

FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS

CARRERA DE INGENIERÍA AMBIENTAL

"BIOMASA FOLIAR, DESFRONDE Y DESCOMPOSICIÓN DE LA HOJARASCA EN LOS RODALES DE *Polylepis* reticulata DEL PARQUE NACIONAL CAJAS"

Tesis previa a la obtención del título de:

Ingeniero Ambiental

AUTOR: JUAN ANDRÉS PINOS FLORES

DIRECTORA: PhD. HENRIETTA HAMPEL

TUTOR: PhD. CARLOS GRACIA

Cuenca, febrero de 2015





RESUMEN

En el presente trabajo se ha estudiado el desfronde (caída de hojas), la renovación foliar y el proceso de descomposición de la hojarasca de *Polylepis reticulata* en 6 parcelas experimentales permanentes de 100m² de bosque no intervenido, localizadas en el Parque Nacional Cajas (Cuenca, Azuay) durante un período de 9 meses.

Para el desfronde, se distribuyeron en cada parcela 5 recolectores circulares de $0.125m^2$ de superficie con malla de fibra de vidrio de 2x2 mm, el material fue recogido en períodos aproximados de 15 días. Para la descomposición se colocaron bolsas de 15x15cm de superficie de malla de fibra de vidrio de 2x2 mm, con aproximadamente 20g (peso seco) de hojarasca, sobre el suelo cubierto con musgo y hojarasca, se recolectaron en períodos de 30, 60, 90, 150 y 210 días.

Se determinó que en promedio para la *Polylepis reticulata* el desfronde anual fue de 3.85 Tn/ha, la renovación foliar de 1.75 años y la tasa de descomposición de 0.40 año⁻¹. La máxima producción de hojas se dio en el mes de Mayo y fue 4 veces mayor a la mínima. En los 210 días se obtuvo una pérdida de peso aproximada del 20% en relación al peso original.

Palabras clave: Polylepis reticulata, especie endémica, desfronde, descomposición.

ABSTRACT

In this study we analyzed leaf litterfall (falling leaves), leaf turnover and the process of litter decomposition of *Polylepis reticulata* in 6 permanent unlogged sample plots, 100m², located in the Cajas National Park (Cuenca, Azuay) for a period of 9 months.

To measure leaf litterfall, five circular collectors ($0.125m^2$ opening; 2mm mesh size) were distributed in each plot and contents collected every 15 days. Decomposition bags (dimensions 15 x 15 cm; 2mm mesh size) with about 20g (dry weight) of litterfall, were placed in the soil covered with moss and litter. The bags were collected in periods of 30, 60, 90, 150 and 210 days.

Mean annual litterfall for *Polylepis reticulata* was 3.85 Tons/ha and leaf turnover was 1.75 years. The maximum leaf production was in the month of May and was 4 times greater than the minimum. In 210 days, the decomposition bags lost 20% of its mass and resulted in a rate of 0.40 year⁻¹.

Key words: Polylepis reticulata, endemic specie, leaf litterfall, decomposition.





ÍNDICE DE CONTENIDO

1. INTRODUCCION 11	
1.1. PÁRAMOS ECUATORIANOS	13
1.2. PARQUE NACIONAL CAJAS	14
1.2.1. CLIMA	16
1.3. CAMBIO CLIMÁTICO	18
2. OBJETIVOS 21	
2.1. OBJETIVO GENERAL	22
2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	22
3. JUSTIFICACIÓN 23	
4. HIPÓTESIS 27	
5. MARCO TEÓRICO 29	
5.1. EL GÉNERO POLYLEPIS	30
5.1.1. CLASIFICACIÓN DE GRUPOS EVOLUTIVOS DE <i>POLYLEPIS</i>	
5.1.2. NÚMERO DE ESPECIES	32
5.1.3. DISTRIBUCIÓN DE <i>POLYLEPIS</i>	32
5.1.4. POLYLEPIS EN ECUADOR	33
5.2. DESCRIPCIÓN DEL GÉNERO	34
5.2.1. Polylepis reticulata	35
5.3. SITUACIÓN ACTUAL	36
5.4. IMPORTANCIA DE <i>POLYLEPIS</i>	37
5.5. DINÁMICA DE LOS BOSQUES	38
5.5.1. CARBONO	39
5.6. DINÁMICA FOLIAR	40
5.6.1. DESFRONDE	40
5.6.2. DESCOMPOSICIÓN	42
6. MATERIALES Y MÉTODOS 45	
6.1. ÁREA DE ESTUDIO	46
6.2. CLIMA	47
6.3. DESFRONDE	48



6.4. TASA DE RENOVACIÓN	FOLIAR	49
6.5. DESCOMPOSICIÓN DE I	LA HOJARASCA	49
6.6. ANÁLISIS ESTADÍSTICO)	52
7. RESULTADOS 53		
	,	
	ACIÓN FOLIAR	
7.3. FLUJOS DE CARBONO		63
7.4. APORTE PARA EL MODE	ELAMIENTO EN GOTILWA+	65
8. DISCUSIÓN 68		
8.1. DESFRONDE		69
8.2. RENOVACIÓN FOLIAR		74
8.3. DESCOMPOSICIÓN		75
8.4. FLUJOS DE CARBONO		82
9. CONCLUSIONES	<u>85</u>	
10. RECOMENDACIONES	88	
11. BIBLIOGRAFÍA	90	
12.ANEXOS	<u>100</u>	





ÍNDICE DE FIGURAS, TABLAS Y GRÁFICOS

FIGURAS

FIG. 1 PRINCIPALES FUENTES DE EMISIÓN DE CO2 EN EL ECUADOR	18
FIG. 2 POLYLEPIS RETICULATA	36
FIG. 3 CICLO DEL CARBONO	39
FIG. 4 MAPA DE LA UBICACIÓN DE LAS PARCELAS EXPERIMENTALES EN EL PNC	46
FIG. 5 RECOLECTOR PARA EL DESFRONDE	49
FIG. 6 BOLSAS DE DESCOMPOSICIÓN EN EL SUELO	5 ⁻
FIG. 7 DIAGRAMA CONCEPTUAL DEL MODELO GOTILWA+	6
FIG. 8 PARCELA 4	78
<u>TABLAS</u>	
TABLA 1. DISTRIBUCIÓN DEL GÉNERO POLYLEPIS POR PAÍS	33
TABLA 2. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DEL GÉNERO POLYLEPIS EN ECUADOR	34
TABLA 3. COORDENADAS DE LAS PARCELAS EXPERIMENTALES	47
TABLA 4. TASA DE DESFRONDE Y RENOVACIÓN FOLIAR	54
TABLA 5. RESULTADOS DEL ANOVA PARA EL DESFRONDE	57
TABLA 6. CORRELACIONES DE PEARSON ENTRE VARIABLES	59
TABLA 7. VELOCIDAD DE DESCOMPOSICIÓN	60
TABLA 8. RESUMEN DE LOS CAMBIOS CLIMÁTICOS EN LOS DIFERENTES ESCENABIOS PROPUESTOS POR EL IDOC (2012)	60



TABLA 9. ESTIMACION INDIRECTA DE CIERTAS VARIABLES DE POLYLEPIS RETICULATA EN LOS ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMATICO IPCC_RCP 2.6 Y	
IPCC_RCP_8.5 APLICANDO EL MODELO GOTILWA+	67
TABLA 10. RELACIÓN DE LA ALTITUD (ASCENDENTE) CON EL DESFRONDE	71
TABLA 11. LÍMITES SUPERIORES E INFERIORES DE LA COMPOSICIÓN QUÍMICA	
APROXIMADA DE RESTOS VEGETALES	77
GRÁFICOS	
GRAF. 1 DESFRONDE DE LAS 6 PARCELAS EXPERIMENTALES A LO LARGO DEL	
PERÍODO DE MUESTREO	56
GRAF. 2 DESCOMPOSICIÓN DE LAS 6 PARCELAS EXPERIMENTALES EN LOS	
DIFERENTES PERIODOS DE MUESTREO	62
GRAF. 3 REPRESENTACIÓN DE LAS VELOCIDADES DE DESCOMPOSICIÓN (K)	
DE LAS 6 PARCELAS EXPERIMENTALES, CON SUS RESPECTIVOS ERRORES	
ESTÁNDAR	61
GRAF. 4 ESTIMACIÓN DE ALGUNOS FLUJOS DE CARBONO DE LOS BOSQUES DE	
POLYLEPIS RETICULATA EN RELACIÓN AL DESFRONDE Y DESCOMPOSICIÓN DE	
<u>HOJARASCA</u>	64
GRAF. 5 PUNTO DE EQUILIBRIO DINÁMICO DE LA HOJARASCA	63
GRAF. 6 CLIMOGRAMA DEL PARQUE NACIONAL CAJAS, REGISTRADO EN LA	
ESTACIÓN TOREADORA PARA EL AÑO 2014	72



Yo Juan Andrés Pinos Flores autor de la tesis "Biomasa Foliar, Desfronde y Descomposición de la hojarasca en los rodales de *Polylepis reticulata* del Parque Nacional Cajas" reconozco y acepto el derecho de la Universidad de Cuenca, en base al Art. 5 literal c) de su Reglamento de Propiedad Intelectual, de publicar este trabajo por cualquier medio conocido o por conocer, al ser este requisito para la obtención de mi título de (título que obtiene). El uso que la Universidad de Cuenca hiciere de este trabajo, no implicará afección alguna de mis derechos morales o patrimoniales como autor/a

Cuenca, febrero de 2015

Juan Andrés Pinos Flores

0104915558



Juan Andrés Pinos Flores, autor de la tesis "Biomasa Foliar, Desfronde y Descomposición de la hojarasca en los rodales de *Polylepis reticulata* del Parque Nacional Cajas" certifico que todas las ideas, opiniones y contenidos expuestos en la presente investigación son de exclusiva responsabilidad de su autor.

Cuenca, febrero de 2015

Juan Andrés Pinos Flores

0104915558

Agradezco al equipo *Polylepis* (Carlos, Aldemar, Ashley, Karla) por todos los aportes que se realizaron durante la investigación.



PREÁMBULO

El presente trabajo forma parte de una investigación más amplia, conjuntamente con otros trabajos paralelos: (Pacheco, En Proceso), (Gracia *et al.*, En Proceso), tienen consigo la finalidad de estudiar la ecofisiología de *Polylepis reticulata* en el Parque Nacional Cajas, su funcionamiento, su estado actual y finalmente su respuesta ante el efecto de un posible cambio climático. De esta manera mi trabajo es una contribución para el proyecto global que está en marcha.

1. INTRODUCCIÓN



INTRODUCCIÓN

Los Andes tropicales cuentan con una extensión de 1.543.000 km2, desde el oeste de Venezuela hasta la frontera entre Bolivia, Chile y Argentina (Josse *et al.*, 2009), representan el mayor centro de biodiversidad de América del Sur y de la Cordillera Andina. En su conjunto, albergan más de 45.000 plantas vasculares (20.000 endémicas) y 3.400 especies de vertebrados (1.567 endémicos) (Myers *et al.*, 2000). Se conoce que la diferenciación geográfica y climática, junto con las migraciones de especies, son el fundamento de la biodiversidad en los Andes tropicales.

La diversidad de paisajes y suelos, la altitud, los gradientes de precipitación y temperatura han aislado a las poblaciones, favoreciendo la especiación. Así mismo, la estacionalidad es variable en la región, desde el Ecuador casi sin estacionalidad al altamente estacional altiplano boliviano, originando ecosistemas adaptados a patrones climáticos muy distintos.

Los Andes ecuatorianos son la zona que alberga la mayor diversidad florística del Ecuador, además de una amplia gama de especies endémicas de fauna y flora (Baquero, 2004). La riqueza de biodiversidad presente en los Andes ecuatorianos se atribuye a la diversidad de climas, el rango de altitudes, a los diferentes tipos de suelo y a la complejidad geomorfológica. El clima en los Andes ecuatorianos está influenciado principalmente por la altitud, latitud y la persistencia de las masas de aire húmedo cálidas derivadas de los sistemas de vientos tropicales provenientes del océano Atlántico que chocan con los extremos occidentales y orientales de las cordilleras andinas, creando condiciones de muy alta humedad (Clapperton, 1986).

Además los Andes ecuatorianos conforman la región con mayor población en el país, generando una problemática por la presión que ejerce la creciente demografía sobre los ecosistemas naturales (Baquero, 2004).

El Parque Nacional Cajas es uno de los escenarios representativos de los Andes ecuatorianos. Aquí la combinación de factores tanto bióticos como abióticos ha dado lugar a una gran variedad de tipos de vegetación y



ecosistemas. En estos múltiples hábitats se encuentran especies de distribución restringida, con alto grado de vulnerabilidad.

El cambio de temperatura debido al calentamiento global ha afectado más a las tierras altas que a las bajas. Uno de los indicios es el retroceso de los glaciares de los altos Andes tropicales. En este mismo sentido, es igual de importante para los ecosistemas andinos debido a que las zonas de montaña cuentan con una topografía marcada y compleja, por lo que sus climas varían considerablemente a escasa distancia, además de que la temperatura cambia en función de la altitud; las consecuencias de un clima más cálido son diferentes en las distintas elevaciones.

1.1. PÁRAMOS ECUATORIANOS

Los páramos sudamericanos constituyen un componente importante de la biodiversidad de Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú. Las altitudes entre las que se encuentra este ecosistema típicamente tropical varían bastante, pero, en términos generales, se encuentra sobre la línea de bosques continuos (los bosques andinos) y llega hasta por debajo las nieves perpetuas. En el Ecuador se usa comúnmente la altitud de 3.500 m como límite inferior, pero las condiciones geológicas, climáticas y antrópicas hacen que este límite varíe mucho y que se encuentren a veces páramos desde los 2.800 m, especialmente en el sur del país, o bosques cerrados hasta por sobre los 4.000 m (Medina & Mena, 2001).

En el Ecuador, el páramo cubre alrededor de 1.250.000 ha, es decir aproximadamente un 6% del territorio nacional (Medina & Mena, 2001). En términos relativos, el Ecuador es el país que más páramos tiene con respecto a su extensión total. Colombia tiene la mayor extensión de páramos en términos globales, mientras que los demás países los tienen en proporciones menores. Los páramos están por encima de lo que es o lo que algún día fue el ecosistema de bosques andinos, en la actualidad fuertemente alterado (Coppus *et al.*, 2001).



Los páramos forman parte de una notable biodiversidad a escala de ecosistemas que se presenta en el Ecuador gracias a tres factores principales: la situación ecuatorial, la presencia de la cordillera de los Andes y otras sierras menores, la existencia de una fuente perhúmeda amazónica y de varias corrientes marinas frías y cálidas frente a las costas. Dada la gran altitud y por esto las bajas temperaturas y la alta incidencia de neblina e irradiación solar, el clima es muy extremo para los seres vivos presentes (Mena & Hofstede, 2006). El clima durante el año es estable, pero hay una diferencia muy marcada entre el día y la noche, lo que se puede resumir en "verano todos los días, invierno todas las noches". La precipitación para el páramo es moderada, variando desde los 700 mm hasta los 3000 mm (Luteyn, 1992).

La alta irradiación solar, las bajas temperaturas propias de las alturas y los cambios drásticos de temperatura a lo largo del día (que generan una estacionalidad diaria superficialmente parecida a la estacionalidad anual de las latitudes mayores) han generado una biodiversidad especial que presenta adaptaciones especiales (Mena & Hofstede, 2006).

1.2. PARQUE NACIONAL CAJAS¹

Está localizado en la provincia del Azuay al sur del Ecuador, al occidente del cantón Cuenca (ANEXO 1), cuenta con una extensión de 28.544 hectáreas según el acuerdo ministerial N°177 del 12 de diciembre del 2002 y se encuentra entre altitudes de 3.200 m y los 4.545 m. Es perteneciente a la Cordillera Occidental del Sur de los Andes Ecuatorianos, además de formar parte del Área de Biosfera Macizo del Cajas reconocido por la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO) en el año 2013 (ANEXO 2).

_

¹ Información extraída de: MONITOREO Y EVALUCIÓN DE LA EFICIENCIA DEL MANEJO DEL PARQUE NACIONAL CAJAS, 2009 Y EXPEDIENTE PARA LA INSCRIPCIÓN DEL PARQUE NACIONAL CAJAS Y LOS TRAMOS TRANSVERSALES DEL QHAPAQ ÑAN EN LA LISTA DE PATRIMONIO MUNDIAL DE LA UNESCO, 2007.



El Parque Nacional Cajas fue creado mediante acuerdo ministerial Nº 203 del 6 de junio de 1977 como Área Nacional de Recreación, para luego mediante acuerdo Interministerial Nº. 0322 del 26 de julio de 1979, establecer sus límites, y finalmente mediante resolución Nº. 057, del 5 de noviembre de 1996, se procede a cambiar la categoría de Área Nacional de Recreación a Parque Nacional Cajas. El 90.6% del área corresponde al ecosistema de páramo, incluyendo a un sistema lacustre de 235 lagunas permanentes de origen glacial. Cabe destacar que una de las características más predominantes del Parque son sus condiciones hidrográficas y climáticas.

El Parque es uno de los centros de mayor biodiversidad en el mundo, en donde se albergan:

- 157 especies de aves, de las cuales 8 son endémicas y 9 se encuentran amenazadas.
- 44 especies de mamíferos que representan el 10.30% del total de especies del Ecuador y el 77% del piso andino.
- 5 especies de reptiles que constituyen el 48% del piso andino.
- 18 especies de anfibios, equivalente al 37% del piso andino.
- 572 especies de flora distribuidas en 266 géneros y 93 familias. De las
 572 especies, 453 son nativas, 106 son endémicas y 13 introducidas.

*Esta alta diversidad vegetal está relacionada con procesos ecológicoevolutivos, de diversificación y endemismo que han ocurrido, y posiblemente, ocurren todavía en esta zona, en este sentido se puede citar ejemplos como los de los géneros *Polylepis* y *Valeriana*.

Cabe mencionar que el Parque Nacional Cajas es un centro de diversificación y endemismo de *Polylepis*, por mantener 5 de las 7 especies registradas en el Ecuador. El Parque forma parte del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP), como una de las 50 áreas protegidas del Ecuador, además de ocupar el primer lugar en concentración de especies endémicas en relación con su unidad de superficie en comparación con las demás áreas protegidas del Ecuador.



1.2.1. CLIMA

Los Andes cumplen una importante función en el clima de la región, definiendo con su presencia una gran variedad de microclimas según su ubicación, adicionalmente, frente a las costas ecuatorianas la corriente fría de Humboldt se aleja, lo que hace que las aguas más cálidas de la corriente de El Niño tiendan a evaporarse con mayor facilidad y se obtenga una mayor concentración de nubes dentro del territorio ecuatoriano, a diferencia de Perú y Chile. La zona del Parque está en el extremo Sur donde tienen influencia las aguas más calientes de la corriente de El Niño y, por lo tanto, marca la zona de transición climática en la zona de la región costera y serrana (húmeda) (Andes de Páramo), mientras que la costa y la sierra del Perú son muy secas (Andes de Puna), lo que origina una distinción de sus ecosistemas.

La precipitación media anual estimada para el Parque Nacional Cajas es de 1200-1500mm (IERSE, 2004). La variabilidad de las lluvias a pequeña escala está determinada principalmente por variaciones en la velocidad y dirección del viento, controladas por pendientes pronunciadas y la topografía accidentada (Buytaert *et al.*, 2006).

Las características del clima y de los suelos del Parque Nacional Cajas (sistema alto andino), contribuyen de una manera decisiva para que el agua que produce las precipitaciones en el año, sea infiltrada y retenida por el suelo, por su profundidad y su capacidad de almacenamiento; esto ha sido verificado y se presenta en el informe "Caracterización de la capacidad de almacenamiento de agua en el Parque Nacional Cajas, 2006".

El promedio anual de temperatura está alrededor de 7°C, el promedio de máximas es de 13,2°C y el promedio de mínimas de 4,6°C (Buytaert, 2004). La variación entre el día y la noche es alta, los cambios de temperatura diarios pueden ser tan bruscos como de 0°C a 20°C (IERSE, 2004). La radiación solar diaria es casi constante a través del año, debido a la localización cercana a la línea equinoccial; sin embargo, contrasta con un ciclo diario bien marcado (Buytaert *et al.*, 2006).



La precipitación en el páramo es generalmente de moderada a alta. Sin embargo, la entrada real de agua en el sistema hidrológico quizá es significativamente más alta. La combinación entre vientos fuertes y una topografía accidentada puede resultar en una alta variabilidad espacial de la lluvia y de errores en el registro de la precipitación (Buytaert, 2004).

Adicionalmente, la "lluvia horizontal", la precipitación debida a la niebla, al rocío y a la interceptación por la vegetación, puede añadir una cantidad desconocida de agua al sistema hidrológico, especialmente donde hay la presencia de bosquetes de especies arbustivas (Buytaert *et al.* 2006).

Este mecanismo es similar a la precipitación oculta en el bosque nublado de montaña más bajo, donde esto típicamente añade de un 5% a un 20 % de lluvia normal. Por otro lado, el consumo natural de agua en el páramo es muy bajo debido al predominio de pajonales y de hierbas xerofíticas con características de baja evaporación, a pesar de la radiación alta a estas altitudes latitudes. estimaciones existentes de У Las pocas la evapotranspiración actual en el páramo están en el rango de cerca de 1 mm a 1.5mm día⁻¹ (Buytaert, 2004). Estos datos son válidos para el pajonal. Como resultado de la baja evapotranspiración, hay un gran excedente de agua, lo cual alimenta los ríos que descienden hacia las regiones costeras y a la cuenca amazónica.

En definitiva, las características climáticas y de altura definen al Parque Nacional Cajas como zona de páramo, por presentar un intenso frío en varios momentos del día, escasez fisiológica de agua en la noche, alta irradiación ultravioleta y baja presión atmosférica. La fina capa de atmósfera posibilita la filtración de rayos ultravioleta, lo que imposibilita retener el calor generado, lo contrario de lo que sucede en las regiones costanera y amazónica. Estas características crean las condiciones para hacer del Parque un páramo de frío intenso, que obliga a que las especies, por la disminución de oxígeno, hayan tenido que desarrollar peculiaridades genéticas propias, para adaptarse a este hábitat, lo que ha originado endemismos únicos en el mundo.



1.3. CAMBIO CLIMÁTICO

La Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático define:

Por cambio climático se entiende un cambio de clima atribuido directa o indirectamente a la actividad humana que altera la composición de la atmósfera mundial y que se suma a la variabilidad natural del clima observada durante períodos de tiempo comparable.

Las actividades humanas, tales como el uso de combustibles fósiles para la producción de energía y los procesos derivados del cambio en el uso del suelo y silvicultura, están generando grandes emisiones de gases de efecto invernadero (GEI) como dióxido de carbono (CO2), monóxido de carbono (CO), clorofluorocarbonos (CFC´s), óxidos de nitrógeno (NOx) y metano (CH4). Siendo el CO2 uno de los GEI más importantes por las grandes cantidades en las que se emite (Ordoñez y Masera, 2001).

En el Ecuador, las principales fuentes de emisiones de CO2 son el sector forestal con el 69,5% (derivadas de cambios en el uso del suelo); y el sector energético con el 28,8% (derivadas de la quema de combustibles fósiles), como se muestra en la fig. 1, se evidencia un bajo aporte de emisiones del sector industrial, sector agrícola y de gestión de desechos sólidos como botaderos y rellenos sanitarios (Calderón & Lozada, 2010).

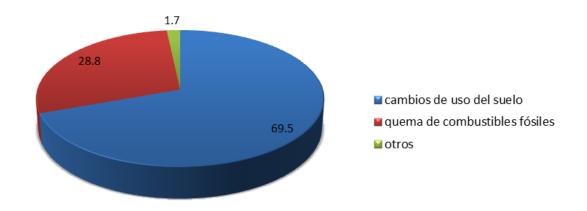


Fig. 1. Principales fuentes de emisión de CO2 en el Ecuador

Fuente: Calderón & Lozada, 2010.



Si bien las emisiones de nuestro país constituyen un parte mínima con relación a las emisiones mundiales, la vulnerabilidad del Ecuador al Cambio Climático es alta, debido a su baja capacidad de adaptación por la pobreza y ubicación geográfica, entre otros aspectos (Calderón & Lozada, 2010).

En la actualidad nos enfrentamos al fenómeno del calentamiento global provocado por el aumento de emisión de gases de efecto invernadero; que es atribuido en su gran mayoría a las actividades humanas, y al proceso acelerado de pérdida de bosques y vegetación en regiones muy amplias (Ordoñez y Masera, 2001; Samaniego, 2013). Según las proyecciones del 5to informe del Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC), describe en uno de sus escenarios que si seguimos con la tendencia actual de emisiones podría resultar en un aumento de la temperatura en un rango de 2,6 °C a 4,8 °C para el periodo 2081-2100. (Cambio Climático 2013: Grupo de Trabajo I: Bases físicas).

Debido a la vulnerabilidad de los ecosistemas forestales al cambio climático, es necesario realizar estudios para evaluar el impacto que puede causar la alteración de una variable climática sobre los mismos.

"Los estudios de respuesta de los bosques frente a cambios ambientales van, desde los muy particulares, como los de respuestas fisiológicas (Austin, 1992; Sukumar *et al.*, 1995), hasta los de cambios a gran escala" citado en (Villers & Trejo, 1998).

De los estudios previos se concluye que la respuesta de los bosques a las condiciones ambientales se puede clasificar en dos grandes grupos: respuesta de masas forestales limitadas por la disponibilidad de energía y respuesta de masa forestales limitadas por la disponibilidad de agua (Yepes y Buckeridge, 2011).

La aplicación de modelos de cambio climático proporciona información relevante a la vulnerabilidad o potencialidad de los bienes y servicios que presentaran los ecosistemas forestales y las áreas naturales protegidas. (Villers-Ruiz, & Trejo-Vázquez, 1998; Nadal *et al.*, 2013). Los modelos de



procesos que simulan el funcionamiento de los ecosistemas son herramientas útiles que nos permiten evaluar hipótesis a medio y largo plazo sobre las respuestas de los ecosistemas a diferentes cambios ambientales. (Nadal *et al.*, 2013).

El modelo GOTILWA+ (Growth Of Trees Is Limited by WAter) es un modelo de simulación basado en procesos ecofisiológicos. (Gracia *et al.*, 2004). Las variables de entrada principales del modelo GOTILWA+ son: Clima, ecofisiología de las especies, estructura dimensional de los componentes de su biomasa (alometrías), estructura del rodal y suelo. (Nadal *et al.*, 2013). Dentro de estas variables se consideran algunos de los parámetros que vamos a estudiar en la presente investigación.

2. OBJETIVOS



OBJETIVOS

2.1. Objetivo General

Estudiar la dinámica foliar de los rodales de *Polylepis reticulata* dentro del Parque Nacional Cajas.

2.2. Objetivos Específicos

- Determinar la tasa de desfronde.
- Conocer la tasa de descomposición de la hojarasca en el suelo.
- Establecer la relación de desfronde con la renovación foliar.
- Estimar los flujos de carbono del desfronde y la descomposición.
- Aportar datos de las diferentes variables de entrada, para la simulación de la respuesta de los bosques de *Polylepis reticulata* ante el cambio climático en el modelo GOTILWA+.

3. JUSTIFICACIÓN



JUSTIFICACIÓN

Los bienes y servicios ambientales suministrados por los bosques son de suma importancia ya sea como sumideros de carbono atmosférico, productores de oxígeno, estabilizadores del clima, protectores de la función hidrológica y conservadores de biodiversidad, entre otros (Franquis & Infante, 2003). Pero los bosques no están libres de problemas, tales como el cambio climático que representa una incertidumbre sobre el futuro de las masas forestales.

Resulta necesario conocer los detalles de la estructura y funcionamiento de los árboles para comprender como viven, crecen y se reproducen los mismos; y a su vez estudiar la ecología de los bosques. Se debe conocer con cierto detalle los componentes del árbol (hojas, raíces, corteza, etc.) como se forman y mantiene dichos tejidos y cómo responden a las variaciones de temperatura y otras variables ambientales.

Existe una amplia diversidad de especies de bosques en la provincia del Azuay, un género poco estudiado es *Polylepis* más conocido como Yagual. El género *Polylepis* representa gran parte de la vegetación natural y endémica de los Andes (Kessler, 2006). Los bosques de *Polylepis* presentes en la provincia de Azuay están en su gran parte dentro del Parque Nacional Cajas (PNC). Las condiciones climáticas extremas que se presentan en el PNC por ser zona de páramo andino, además de estar en un rango altitudinal entre 3200 y 4545 m. permiten suponer que los bosques de *Polylepis* resulten extremamente sensibles al cambio climático. Esta adaptación de *Polylepis* de hallarse a grandes alturas, lo vuelve susceptible a los cambios de temperatura que conlleva el cambio climático.

Por esta razón es imprescindible poseer conocimiento del funcionamiento de estos bosques, para su posterior manejo y gestión, ya que en esta zona representativa de los Andes tropicales, se puede observar como vastas zonas de bosques, humedales y páramos has sufrido cambios de uso de suelo por las actividades humanas, para destinarlas a agricultura, silvicultura y ganadería,



además de ser estos bosques altoandinos los primeros en sufrir los estragos del cambio climático.

De aquí la importancia de estudiar el comportamiento fisiológico de los bosques, en este caso particular de los bosques de *Polylepis reticulata* en los Andes Ecuatorianos. Se ha propuesto estudiar la dinámica foliar del árbol, ya que aquí se encuentran tres procesos elementales como son: el desfronde, descomposición y renovación foliar; estos procesos involucran a su vez el estudio del proceso de circulación del carbono: fijación de carbono para fotosíntesis, carbón acumulado en la biomasa foliar y la emisión de carbono en la descomposición de la hojarasca.

Se pretende establecer el funcionamiento de la dinámica foliar con respecto a las condiciones climáticas actuales, análogamente se va a describir información sobre características físicas, el clima y variables locales.

El interés de estudiar estos aspectos funcionales de estos bosques, es porque el conocimiento de la cantidad de desfronde que cae al suelo es necesario para poder establecer el ciclo de los elementos minerales en un ecosistema forestal y la descomposición de la materia orgánica, es un importante proceso que relaciona la dinámica de la vegetación con la dinámica del suelo. Regulando este proceso intervienen factores bióticos y abióticos (Arias, 1991; Alvera, 1973).

En el suelo la materia vegetal se mineraliza y los elementos minerales quedan libres, pudiendo ser absorbidos por las raíces de las plantas y pasar de nuevo al estrato vegetal, en el que pueden estacionarse, si van a parar a órganos perennes (troncos), o vuelven en un corto plazo a caer en el suelo, si pasan a las hojas, flores u otros órganos caducos (Alvera, 1973).

La vegetación tiene la capacidad de asimilar el carbono e incorporarlo a su estructura, es decir, lo fija y lo mantiene almacenado por largos periodos, a través de la fotosíntesis. Es por esta razón que los bosques son importantes sumideros de carbono. (Ordoñez y Masera, 2001)



El estudio de la dinámica foliar de *Polylepis reticulata* es un tema nuevo en nuestro medio, conjuntamente con el estudio de la dinámica del carbono, los cuales nos dan a conocer la importancia que juegan estos rodales, además de ser una base importante para investigaciones futuras como : carbono acumulado en la biomasa forestal, tasa de fotosíntesis, recirculación de carbono al suelo y nutrientes, actividad microbiana, etc. y para establecer planes de manejo de los bosques de *Polylepis reticulata* en la actualidad y a futuro.

4. HIPÓTESIS



HIPÓTESIS

Se mantiene como hipótesis que debido a la poca variabilidad estacional en el Ecuador, que es casi constante a lo largo del año; pero con mayor variabilidad diaria (amplitud térmica), se ha supuesto que el desfronde de igual manera será constante a lo largo del año; solo siendo afectado por los factores climáticos como la precipitación, temperatura y viento, ya que los condiciones de desfronde en otros países del mundo están marcadas por sus estaciones bien definas. En cuanto a la descomposición; debido a que la zona de estudio es páramo y es relativamente frío, se presume que se debería obtener una tasa de descomposición baja, ya que la mineralización de la materia orgánica se inicia a 10°C (Arias, 1991), por lo que los microorganismos ralentizan su acción descomponedora al estar en temperaturas bajas y permitirían la acumulación de materia orgánica en el suelo, no obstante se puede equilibrar esta tasa de descomposición por la alta humedad presente en este ambiente, factor que favorece a la actividad de los microorganismos.

5. MARCO TEÓRICO



MARCO TEÓRICO

5.1. EL GÉNERO POLYLEPIS

El género *Polylepis* pertenece a la familia *Rosaceae*, tribu *Sanguisorbeae*; que se caracteriza por una polinización anemófila y por sus frutos secos (Simpson, 1979; Kessler, 2006), este género fue descrito por los botánicos españoles Ruiz & Pavón en 1794. Etimológicamente proviene de las palabras griegas *poly* que significa varios y *lepis* que significa capas, resaltando la característica de tener varias capas en su corteza (Simpson, 1979). El género *Polylepis* es un elemento endémico de la flora andina (Ridbäck, 2008), y es la única angiosperma leñosa que puede formar bosques en altas elevaciones dominadas por arbustos o hierbas (Goldstein *et al*, 1994).

Polylepis constituye una de las mayores líneas de árboles alpinos en todo el mundo (Toivonen, 2014), situando a Polylepis como el género con la distribución más alta de árboles angiospermas en el mundo. Crece en un rango altitud desde los 2400m hasta los 5200m según la tabla descrita en Zutta et al., 2012 (ANEXO 3), similar en altitud a la especie Juniperus tibetica que crece a 4800m en el Tíbet (Kessler et al, 2014).

En el ANEXO 4 podemos observar la distribución de algunas especies de *Polylepis* en diferentes rangos altitudinales.

En todo su rango de distribución, el género *Polylepis* ha sido estudiado mediante diversas investigaciones desde varios puntos de vista; a continuación cito dos fragmentos de información referentes a esto, para tener una idea de la extensión que abarca el estudio de este género:

En (Fernández et al., 2001) menciona : "estudios existentes : taxonómico (Kessler, 1995), fitosociológico (Fernández, 1996), ecofisiólogico y de distribución (Liberman, 1986), otros estudios han realizado una clasificación ecológica de estos bosques (Navarro, 1997), diagnosis de la vegetación (Hensen, 1994), la historia y/o las causas de la destrucción delos mismos (Kessler & Dreisch, 1993) y finalmente Fjeldsa y Kessler (1996) reúnen toda la



información referente al uso de tierra pasado y actual de estos bosques, el valor ecológico de estos y sus consecuencias de la fragmentación para las condiciones de vida humana."

En (Duchicela, 2011) menciona: "estudios existentes: biología (Simpson, 1979), ecología (Cierjacks *et al.*, 2007; Fjeldsa y Kessler, 1996), taxonomía (Bitter, 1911; Romoleroux, 1996; Simpson, 1979) y composición molecular (Kerr, 2004; Schmidt-Lebuhn *et al.*, 2006)."

5.1.1. CLASIFICACIÓN DE GRUPOS EVOLUTIVOS DE POLYLEPIS

Las especies de *Polylepis* fueron categorizadas en tres grupos por Simpson en 1979 y 1986. Los grupos son denominados "grupo sericea", "grupo reticulata" y "complejo incana". El primer grupo, "grupo sericea" contiene las especies *P. multijuga*, *P. lanuginosa*, *P. hieronymu*, *P. pauta*, *P. sericea*, *P. pepei y P. subsericans*, incluidas en este grupo por la presencia de inflorescencias con bastantes flores, hojas con abundantes foliolos y tricomas largos y sedosos en el envés de los foliolos. En cuanto al hábitat, estas especies ocupan sitios húmedos y más bajos que las otras especies (Simpson, 1986).

El "grupo reticulata" comprende a las especies *P. reticulata, P. weberbaueri y P. quadrijuga.* Estas especies tienen menos cantidad de foliolos que los miembros del "grupo sericea", el haz de los foliolos es rugoso y brillante, el envés es panoso y los márgenes son emarginados. Evolutivamente este grupo es considerado un grupo intermedio evolutivo (Simpson, 1986). Estas especies comúnmente habitan en sitios relativamente húmedos, usualmente en los extremos superiores de los bosques montanos (Simpson, 1979).

El "complejo incana" es un grupo informal de especies ya que contiene a varias especies con morfología similar pero con una gama de diferentes características por ejemplo números desiguales de foliolos y formas heterogéneas de pubescencia. Este complejo contiene a las especies *P. racemosa, P. incana, P. besseri, P. tomentella, P. australis y P. tarapacana.* La habilidad de estas especies de habitar sitios áridos, hostiles y con mayor altitud



que los miembros de los otros grupos sugiere que son las especies más derivadas de *Polylepis* (Simpson, 1986).

5.1.2. NÚMERO DE ESPECIES

Polylepis incluye aproximadamente 27 especies (Mendoza & Cano, 2011; Kessler & Schmidt-Lebuhn, 2006), que forman bosques de hoja perenne con poblaciones muy fragmentadas a lo largo de las alturas de los Andes tropicales (Zutta *et al.*, 2012). La circunscripción de los taxones del género es difícil debido a la amplia variabilidad morfológica dentro de las poblaciones, la variabilidad limitada entre muchas de las especies reconocidas, y al parecer la extensa hibridación que se presentan entre las diferentes especies de Polylepis (Kessler & Schmidt-Lebuhn, 2006; Romoleroux, 1996). Varia información recopilada de estudios sugiere que la hibridación tiene lugar probablemente entre todas las especies del género, siempre y cuando crezcan en proximidad geográfica la una de la otra (Kessler & Schmidt-Lebuhn, 2006).

5.1.3. DISTRIBUCIÓN DE POLYLEPIS

El género *Polylepis* se distribuye desde Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia hasta el centro de Argentina (Córdova) y al norte de Chile (Tarapacá) (Fernández *et al.*, 2001). La distribución de *Polylepis* en los países andinos se describe en la tabla 1.

Tabla 1. Distribución del género Polylepis por país.

País	Especies	Endemismo	
Perú	19	5	
Bolivia	13	4	
Ecuador	7	1*	
Argentina	4	1	
Colombia	3	1	
Chile	2	0	
Venezuela	1	0	

Fuente: Mendoza & Cano, 2011

*Corrección en la información: solo existe una especie endémica de *Polylepis* en Ecuador, no dos especies como expone Mendoza & Cano, 2011

Elaboración: Propia

5.1.4. POLYLEPIS EN ECUADOR

Las 7 especies de *Polylepis* que se encuentran en Ecuador se describen en la tabla 2 con sus ubicaciones. Siendo *Polylepis lanuginosa* la especie endémica del país (Romoleroux *et al.*, 2008).



Tabla 2. Distribución geográfica del género *Polylepis* en Ecuador.

Especie	Distribución en Ecuador	Altitud m.s.n.m.	Cordilleras
P. incana	Azuay, Bolívar, Carchi, Chimborazo, Cotopaxi, Imbabura, Loja, Napo, Pichincha, Tungurahua	2700-4300	Occidental y Oriental
P. lanuginosa	Azuay, Bolívar, Cañar, Chimborazo	2800-3250	Occidental
P. microphylla	Chimborazo	3500-4100	Occidental
P. pauta	Carchi, Cotopaxi, Imbabura, Napo, Pichincha	3800-4200	Oriental
P. reticulata	Azuay, Cañar, Carchi, Chimborazo, Cotopaxi, Imbabura, Loja, Pichincha, Tungurahua	2750-4300	Occidental y Oriental
P. serícea	Azuay, Cañar, Carchi, Chimborazo, Cotopaxi, Imbabura, El Oro, Loja, Napo, Pichincha	3500-4140	Occidental y Oriental
P. weberbaueri	Azuay, Cañar	3500-4100	Occidental

Fuente: Calderón & Lozada, 2010

Elaboración: Propia

5.2. DESCRIPCIÓN DEL GÉNERO

El género *Polylepis* se compone de varias especies de árboles de hoja perenne adaptadas a diferentes condiciones de temperatura y humedad, de relativamente cálidos y húmedos bosques de niebla; a altas montañas frías y secas (Toivonen, 2014).

El género *Polylepis* consiste en arbustos o árboles generalmente con troncos retorcidos, que puede alcanzar una altura de 1–27m y un diámetro de 2m, por lo general cuentan con grandes cantidades de pequeñas ramas muertas en la parte inferior de la copa, las flores de *Polylepis* están entre un diámetro de 4-10mm; estas se agrupan en racimos, los frutos son pequeños con una longitud de cerca de 4-10mm, y la mayoría de las especies son probablemente polinizadas por el viento (Gareca *et al.*, 2010).



Según Hensen, 1995 citado en (Fernández *et al.*, 2001) expone "Las plantas de este género tienen hojas esclerófilas, semisempervirentes. Los árboles poseen una corteza castaña con abundante ritidoma que se exfolia continuamente". Cabe mencionar que de aquí obtiene su nombre característico "Árbol de Papel", al presentar delgadas láminas de ritidoma (semejante a hojas de papel) que se desprenden.

5.2.1. Polylepis reticulata

Esta especie no forma arbustos, solo árboles de hasta 15m de altura. Hojas aglomeradas en la punta de las ramas; hojas de 1,2 a 5 x 1 a 4 cm, con 2 a 4 pares de foliolos, raquis con entrenudos afelpados. Posee racimos simples, de 2 a 10cm de largo, con 4 a 10 flores; las flores miden de 5 a 7mm de largo, las semillas de 2,5 a 4,5mm de largo (Romoleroux, 1996).

Su tronco es retorcido, la corteza es de color café-anaranjado que se desprende constantemente en delgadas láminas. En la fig. 2 se presentan las principales características morfológicas de la especie.





Fig. 2. *P. reticulata*: a) Rama, b) Hojas parte superior, c) Punto de unión de los foliolos; parte superior, d) Punto de unión de los foliolos; parte inferior, e) Fruto, f) Flor.

Fuente: Simpson, 1979.

5.3. SITUACIÓN ACTUAL

Actualmente los bosques de *Polylepis* forman rodales aislados, ubicados en laderas rocosas, bordes de arroyos y cerca a poblaciones; esto es debido a la destrucción realizada por el hombre, no hay duda de que muchos rodales de *Polylepis* son actualmente muy afectados por las actividades humanas, ya sea directamente por la extracción de madera, o indirectamente por el pastoreo de



ganado y la quema de pastizales asociados (Kessler, 1995; Ridbäck, 2008; Toivonen, 2014). Se ha demostrado que estas actividades influyen en la densidad y la altura de los bosques, regeneración de los árboles, y la constitución genética de las poblaciones de *Polylepis* (Kessler *et al*, 2014). Durante los años, las hipótesis alternativas han sugerido que los bosques de *Polylepis* originalmente cubrían la mayor parte de las montañas andinas. (Zutta *et al.*, 2012)

La restricción de los bosques de *Polylepis* a sitios específicos puede atribuirse en parte a la aparición esporádica de microhábitats adecuados en el páramo y en parte a la influencia humana (Simpson, 1986). La razón de esta distribución en parches ha sido expuesta por dos hipótesis: "La hipótesis de una fragmentación natural" y la "hipótesis de una fragmentación por la intervención humana" (Kessler, 2002). Por lo general viven en laderas poco expuestas con presencia de neblina, en el caso de bosques residuales o fragmentados; lo usual es que sean masas puras y ocupen suelos con alto contenido de materia orgánica formada de los mismos árboles (Pretell *et al.*, 1985).

Los taludes pueden proporcionar un hábitat sin la intensa competencia de otras especies. Otras posibles explicaciones incluyen: taludes son menos accesibles para el ganado y para los leñadores, que en las zonas de páramo, están más protegidos del viento, y pueden proporcionar un microclima del suelo más caliente que la del páramo (Osha, 2000).

5.4. IMPORTANCIA DE POLYLEPIS

Ecológicamente estos bosques albergan una amplia gama de biodiversidad de especies propias y algunas veces endémicas, y en peligro de extinción, además de cumplir una fuerte función hidrológica ya que estos bosques funcionan como depósitos de agua, almacenando gran cantidad de humedad proveniente de la lluvia y densas neblinas (Zutta *et al.*, 2012; Fernández *et al.*, 2001). Además *Polylepis* ha irradiado en una amplia variedad de nichos ecológicos, que van desde selvas nubladas muy húmedas a semidesiertos de alta elevación (Kessler *et al.*, 2014).



Estos bosques representan uno de los ecosistemas más amenazados del mundo, pero al mismo tiempo cumplen un rol central en la ecología andina, como hábitat de muchas especies de plantas y animales, previenen la erosión y la degradación de tierras, y como importante fuente de recursos para los habitantes locales (Kessler, 2006; Osha, 2000).

5.5. DINÁMICA DE LOS BOSQUES

La estructura de los bosques y los procesos que ocurren al interior de los mismos están ligados intrínsecamente (Spies, 1998), debido a esto la alteración en su composición se refleja en la regulación de los ciclos biogeoquímicos; que son aquellos relacionados con el reciclaje de elementos y sustancias tales como el: carbono, nitrógeno, agua, oxígeno, hidrógeno, calcio, sodio, azufre, fósforo y potasio. Dichos ciclos ocurren entre los organismos vivos y la atmósfera (Martínez, 2014).

Partiendo de lo anterior, son dos procesos en particular los que mantienen el reciclaje de nutrimentos: la biosíntesis de la biomasa (producción) y la biodegradación de la materia orgánica muerta (descomposición). De manera general, la producción es el proceso mediante el cual se sintetiza la materia orgánica a partir de elementos inorgánicos como resultado de reacciones químicas llevadas a cabo por los organismos autótrofos. La biomasa producida se convierte en los distintos órganos de las plantas y como parte de su ciclo de vida es liberada una vez que estos dejar de ser funcionales, además de las pérdidas que se dan dentro de las cadenas tróficas y otras alteraciones ajenas a los organismos vegetales. Así esta materia orgánica se deposita en el suelo para que dé inicio el proceso de su descomposición que básicamente involucra al igual que en su síntesis una serie de reacciones químicas y procesos que conllevan a la mineralización o regeneración de nutrimentos, por acción de un complejo formado por factores ambientales y la labor de los organismos descomponedores (Martínez, 2014).



5.5.1. CARBONO

Dentro de los ciclos biogeoquímicos, es el de carbono uno de los más importantes para los seres vivos, debido a que este elemento es el principal componente de sus tejidos. Este ciclo consiste en la fijación del carbono contenido en la atmósfera en forma de CO2 por medio del proceso de la fotosíntesis realizado en las plantas, esto ocurre con la absorción de dicho gas por el tejido ubicado principalmente en las hojas y su subsecuente transformación a partir de la energía luminosa, liberando como resultado final oxígeno (O2) a la atmósfera e hidratos de carbono a los demás órganos de la planta. En contraste, el CO2 es liberado por la vía de la respiración celular de las plantas y la respiración microbiana en el suelo durante la descomposición de materia orgánica, por lo que la alteración de la cubierta vegetal incide directamente en la cantidad de CO2 que se capta y se libera a la atmósfera, además de las variaciones estacionales que ocurren de forma natural y la quema de combustibles fósiles (Martínez, 2014; Schlesinger & Bernhardt, 2013).

En la fig. 3 se detalla un esquema simple del ciclo del carbono.



Fig. 3. Ciclo del carbono

Fuente: Tomado y editado de (Martínez, 2014).



5.6. DINÁMICA FOLIAR

Las hojas forman un componente fundamental para las plantas, la producción de hojas usualmente es interrumpida por la fase reproductiva de la planta o por la presencia de condiciones favorables para la reproducción. Las plantas que crecen continuamente a lo largo del año pierden sus hojas sucesivamente, tornándose amarillas o cafés antes de caer; se denominan perennes y las plantas que pierden sus hojas solo en marcadas estaciones del año debido a condiciones adversas se denominan caducifolias. La regulación de la senescencia está programada genéticamente, en plantas leñosas usualmente ocurre por un rango de temperatura, de luz o por situaciones de estrés (Hikosaka, 2005; Duchicela, 2011).

La longevidad de las hojas puede dar información importante acerca de la utilización de los minerales en el suelo. Por ejemplo, si existe una larga longevidad foliar en una localidad con bajos nutrientes, se está invirtiendo la mayor cantidad de nutrientes en las hojas, las plantas adaptadas a baja disponibilidad de nutrientes, tienen contenidos de nutrientes bajos y alta reabsorción de nutrientes antes de la caída de hojas (Duchicela, 2011; Schlesinger & Bernhardt, 2013). Sin embargo, cuando existe un aumento en los nutrientes del suelo, en especial de nitrógeno, la reserva nutricional en las hojas se utiliza para la productividad y para el crecimiento apical, por lo tanto el intercambio de hojas aumenta (Aerts, 1989). Los arboles con mayor longevidad foliar tienen una menor capacidad fotosintética.

5.6.1. DESFRONDE

El desfronde se relaciona con la productividad forestal, fenología, cadenas tróficas, fenómenos meteorológicos y las tasas de rotación de la biomasa y los nutrientes. La hojarasca puede determinarse por factores como la latitud y la altitud, las precipitaciones, las estaciones, la densidad de la vegetación, área basal, y la composición de especies (Williams-Linera *et al.*, 1996).

Los restos vegetales depositados en el suelo forestal se denominan en su conjunto hojarasca o mantillo, y se componen principalmente por hojas,



fragmentos de corteza, ramillas, flores y frutos (Oliva *et al.*, 1992; Álvarez & Harmon, 2003). La acumulación de mantillo resulta del equilibrio entra la velocidad del desfronde y la velocidad de descomposición (García Plé *et al.*, 1990).

De todas los componentes que conforman la hojarasca, la fracción foliar constituye alrededor del 70% y representa una fuente importante de nutrimentos. Su disponibilidad en el mantillo depende principalmente de los procesos de senescencia foliar y abscisión, como parte de la estrategia de reciclaje interno de nutrimento durante el desarrollo de las plantas; es decir los tejidos vegetales se renuevan constantemente (Álvarez & Harmon, 2003). La senescencia foliar como tal es un proceso de envejecimiento de las hojas y se lleva a cabo cuando una hoja deja de ser fotosintéticamente rentable. La abscisión es el proceso que le sique a la senescencia y consiste en la pérdida programada de un órgano vegetal en este caso las hojas. Antes de que estos procesos ocurran, la planta reabsorbe y asigna parte de los nutrimentos a las hojas jóvenes y funcionales, para luego dar paso a la caída de las hojas senescentes y su subsecuente integración a la fracción foliar en la hojarasca, cabe señalar que buena parte de las hojas que van a esta fracción ocurre debido a eventos meteorológicos como lluvias y ráfagas de viento, integrando así hojas con un contenido nutrimental mayor al de las hojas senescentes, enriqueciendo más el mantillo (Martínez, 2014).

La composición química de la fracción foliar esta originalmente constituida por grasas y ceras, carbohidratos solubles, hemicelulosa, celulosa, lignina, proteínas, fenoles y algunos compuestos vegetales secundarios (Lambers *et al.*, 1998). Esta composición determina la calidad como fuente de nutrimentos y sustrato para los organismos descomponedores. La fracción foliar tiene concentraciones más bajas de nitrógeno, fósforo y carbohidratos solubles en comparación en las hojas vivas, de manera contraria las concentraciones de calcio, taninos y materiales estructurales tales como celulosa y lignina pueden ser más altas en las hojas muertas (Martínez, 2014).

La calidad y cantidad del desfronde proporciona una información muy valiosa sobre la productividad y la dinámica del ciclo de los nutrientes en ecosistemas



forestales (Parsons *et al.*, 2014). Junto con la renovación de las raíces finas, es una de las principales vías de transferencia de materia orgánica y nutrientes a los suelos forestales y por tanto está fuertemente ligado al secuestro de carbono en el suelo (Oliva *et al.*, 1992; Pausas *et al.*, 1994; Navarro *et al.*, 2013; Parsons *et al.*, 2014).

En termino generales, la caída de hojarasca da inicio al reciclaje de nutrimentos y elementos esenciales en el suelo del bosque, por lo que su cuantificación permite estimar de manera indirecta el flujo de los mismos, en conjunto con más mediciones ecológicas de un bosque, nos da una idea del flujo del carbono y sus compartimentos (Schlesinger & Bernhardt, 2013).

5.6.2. DESCOMPOSICIÓN

La descomposición de la hojarasca producida por los bosques hace disponible y reciclables los nutrientes y minerales contenidos en ella. Es además la principal fuente de carbono para la síntesis del humus del suelo, así como fuente de energía y nutrientes para invertebrados y microorganismos que participan en su fraccionamiento y descomposición (Del Valle-Arango, 2003).

La descomposición de la hojarasca está controlada por cuatro factores principales: el clima, la calidad de la hojarasca, la abundancia de organismos degradadores de la misma y las características del suelo (Couteaux *et al.*, 1995; Álvarez & Harmon, 2003; Rocha & Ramírez, 2009). En sentido muy amplio, la descomposición incluye mecanismos físicos (fragmentación y lixiviación), químicos (oxidación y condensación), biológicos (ingestión y digestión) (Verdu, 1984, García Plé *et al.*, 1990; Aerts, 1997; Rocha & Ramírez, 2009); y las características edáficas (drenaje, pH, aireación, etc.) (García Plé *et al.*, 1990; Couteaux *et al.*, 1995; Villar *et al.*, 2004), que transforma la materia orgánica dentro de formas cada vez más estables (Aerts, 1997). Dentro de este cambio de estado, la expresión más simple es la pérdida de peso; además de un cambio en la composición química (Verdu, 1984).

El proceso de descomposición tiene dos fases: una fase inicial rápida, en donde algunos componentes de la hojarasca se descomponen más



rápidamente que otros, esta fase está relacionada con la degradación de los compuestos químicos del sustrato, en donde los carbohidratos, principales constituyentes de las células vegetales representados por los azúcares y almidones, son los primeros en degradarse, y una fase en donde el proceso se vuelve más lento, después de la descomposición inicial se forman sustancia estables que previene subsecuentes ataques por los microbios del suelo; además de quedar componentes estructurales como ligninas y fenoles que presentan mayor resistencia a la degradación (Binkley, 1986; Martínez, 2014).

A largo plazo, el resultado de la descomposición es la mineralización del recurso y a corto plazo, la descomposición origina la formación de materia orgánica del suelo, ya sea en forma de fracción celular o de humus (Verdu, 1984).

Al final de la descomposición, los microorganismos utilizan compuestos de carbono para biosíntesis, formando un nuevo material celular o extracelular y como abastecimiento de energía; el producto ultimo del rompimiento de la materia orgánica en el suelo, es decir de los compuestos de C, es el dióxido de carbono (Álvarez & Harmon, 2003).

A una escala global, la cantidad de carbono regresada a la atmosfera por medio de la descomposición de la materia orgánica es un componente importante del presupuesto de carbono (Aerts, 1997; Couteaux *et al.*, 1995).

La descomposición de los residuos vegetales es un proceso clave en el ciclo global del carbono, y su representación realista es esencial para la predicción precisa del carbono en los ecosistemas y la dinámica de los nutrientes (Zhang et al., 2008; Guendehou et al., 2014; Cornwell & Weedon, 2014).

La tasa de descomposición (k) de la materia pude dar información acerca de los indicadores de calidad, como por ejemplo, las proporciones carbono/nitrógeno, carbono/fósforo, lignina/nitrógeno y nitrógeno/fósforo (Aerts, 1997). Los sitios que tienen una baja calidad de sustrato se caracterizan por tener bajas tasas de descomposición, ya que la reabsorción de los nutrientes es alta provocando que la calidad de la hojarasca sea pobre (Villar et al., 2004)



y por lo tanto, de poco aprovechamiento para los microorganismos de descomposición.

La calidad de la hojarasca es el determinante más importante de la tasa de descomposición (k) en una escala regional, y la evapotranspiración real (AET) es el más importante regulador y representa el 46% de la variación del valor k (Aerts, 1997).

Segun Meentemeyer (1978) citado en (Guendehou *et al.*, 2014) mostró que la descomposición de la hojarasca en los ecosistemas terrestres estaba fuertemente controlado por la evapotranspiración real (AET) y la concentración de lignina, de igual manera (Zhang *et al.*, 2008) corrobora que en los sistemas tropicales; el 78% de la variación descomposición de la hojarasca se puede explicar por la evapotranspiración real (AET) y lignina (LIGN).

Varios estudios indican que las tasas de descomposición de la hojarasca tienden a ser más altas en los bosques tropicales lluviosos que en los secos, y a su vez mayores en el trópico que fuera de él (Del Valle-Arango, 2003; Guendehou *et al.*, 2014).

6. MATERIALES Y MÉTODOS



MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio fue realizado desde Marzo hasta Noviembre de 2014 en el Parque Nacional Cajas (PNC). Dentro del Parque se seleccionaron 6 parcelas experimentales de 10x10 m (100m²) con matrices de bosques de *Polylepis reticulata* (Fig. 4); seleccionando bosques que a criterio del investigador sean homogéneos, accesibles, condiciones aptas, no intervenidos, etc. Las 6 parcelas experimentales se ubicaron aproximadamente en el centro de cada bosque para evitar el nombrado "efecto de borde" que puede alterar el desfronde y la tasa de descomposición, al crear microclimas y tener influencia directa de los factores ambientales exteriores (Powers *et al.*, 2009; Laurance & Curran, 2008), en ninguna de las parcelas se observó actividad antropogénica como tala u otras perturbaciones recientes. Todas las parcelas se encuentran dentro de la microcuenca Río Quinuas, perteneciente a la subcuenca del Río Tomebamba y esta a su vez a la cuenca del Río Paute.

PARQUE NACIONAL CAJAS Parcelas de estudio

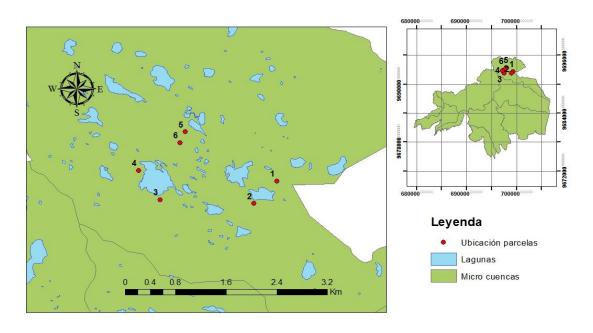


Fig. 4. Mapa de la ubicación de las parcelas experimentales en el PNC.

Elaboración: Propia



*Más detalles de la ubicación de las parcelas revisar ANEXO 5.

Las coordenadas de cada parcela se exponen en la tabla 3.

Tabla 3. Coordenadas de las parcelas experimentales.

	COORDENADAS DE LAS PARCELAS DE ESTUDIO						
Parcela	Latitud (S)	Longitud (O)	Altitud (m.s.n.m.)	Pendiente	Orientación		
1	2°46'48"	79°12'24"	3803	20°	105°		
2	2°47'	79°12'36"	3813	25°	30°		
3	2°46'58"	79°13'24"	3930	25°	340°		
4	2°46'42,4"	79°13'35"	3890	0°	110°		
5	2°46'21,8"	79°13'11"	3833	30°	45°		
6	2°46'27,5"	79°13'13,7"	3735	3°	85°		

Elaboración: Propia

6.2. CLIMA

Los datos de clima fueron proporcionados por el Centro de Hidrología y Clima - Departamento de Recursos Hídricos y Ciencias Ambientales, entidad perteneciente a la Universidad de Cuenca. El Centro cuenta con una red de estaciones meteorológicas distribuidas en diferentes puntos estratégicos y/o zonas de investigación: Parque Nacional Cajas, Zhurucay, entre otros. Una de sus estaciones está ubicada próxima a la laguna Toreadora (ANEXO 6), de la cual se nos proporcionó la base de datos. Los datos son aplicables para las 6 parcelas ya que la estación se encuentra en un punto central de la zona de estudio.

Los datos meteorológicos son correspondientes al período 2012-2014, se exponen en gráficas en el ANEXO 7, pudiendo describir aquí los valores de los componentes:

Precipitación anual: ~1000 mm

Evapotranspiración potencial anual: 740 mm

Temperatura máxima: 17°C

Temperatura mínima: -2°C

Radiación Solar anual: 4249 MJ·m⁻²



6.3. DESFRONDE

Para cuantificar la acumulación de hojas se colocara 5 trampas recolectoras dentro de cada una de las 6 parcelas dando un total de 30 trampas. Las trampas consistirán en trípodes metálicos con base superior circular de 0.4m de diámetro que nos dan una superficie de recolecta de 0,125m², con malla de fibra de vidrio de 2x2 mm que retiene las hojas pero deja pasar el agua de lluvia (Alvera, 1973). Los colectores serán del tipo cono invertido (Newbould, 1967), estos se colocaran al azar en distintos puntos dentro de la parcela evitando los puntos muertos (donde no existe estrato arbóreo); y a 1m del suelo para reducir la posibilidad de que el agua se acumulará en los mismos (Di Stefano & Fournier, 2005). Además estos se nivelaran para obtener una superficie horizontal con ayuda de un nivel de burbuja, de ahí la utilidad de la forma de trípode del recolector; debido a que los terrenos de los rodales son sumamente irregulares, esta forma de recolector fue empleado exitosamente por Oliva *et al.*, 1992. El recolector se aprecia en la fig. 5.

Las hojas se recogerán en intervalos de 15 o 30 días por un periodo de 9 meses. Las hojas se secaran en una estufa a 85°C durante 24h hasta peso constante y la biomasa se expresara como masa, en peso seco (Palacios-Bianchi, 2002). Posteriormente del secado se pasara al pesaje de cada muestra. Para calcular la cantidad de desfronde por unidad de área, se realiza la sumatoria de los pesos de las hojas de cada trampa, luego se calcula la media de estos pesos, esta media se dividirá por el área de la trampa (π ·r²), y finalmente se extrapolo a una hectárea, expresando los valores en megagramos de hojas por hectárea anual (Mg·ha⁻¹·año⁻¹) (Rocha & Ramírez, 2009).

Las fracciones de biomasa que se encuentra en el desfronde de *Polylepis* son: hojas, ramillas, corteza, flores, frutos y misceláneos. Se puede distinguir la aportación de los distintos componentes en la biomasa acumulada, pero no se necesita un análisis por separado de los componentes para cumplir el objetivo del proyecto.





Fig. 5. Recolector para el desfronde.

6.4. TASA DE RENOVACIÓN FOLIAR

La tasa de renovación foliar, expresada como el número de días que tardaría un árbol en renovar la totalidad de su copa, se halló a partir del cálculo de la biomasa foliar aérea presente por m² propio de cada parcela, datos proporcionados por (Gracia et al., En Proceso) y en relación al valor anual de desfronde estimado por m². Luego se realiza la estimación por hectárea, resultando biomasa foliar aérea por hectárea en relación al desfronde anual por hectárea. La renovación foliar, que se puede representar por la vida media de las hojas, está muy ligada a la temperatura, se ha observado que en el caso de árboles de hoja perenne; un aumento de temperatura acelera la dinámica foliar disminuyendo el tiempo de duración de las hojas en las copas y por otro lado en los árboles caducifolios la duración de las hojas se alarga (Gracia et al., 2005).

6.5. DESCOMPOSICIÓN DE LA HOJARASCA

El experimento de descomposición de hojarasca será del tipo manipulativo. Para el estudio del proceso de descomposición se recogerá hojarasca presente en el suelo del bosque, de esta manera se trata de simular las condiciones naturales lo más fielmente posible. Para evaluar la tasa de descomposición de la hojarasca seleccionada se utilizara el método de "bolsas de descomposición" descrito (Bárlocher, 2005). Las hojarasca recolectada se llevara al laboratorio y se secara a temperatura ambiente, introduciendo aproximadamente 20g en



bolsas de fibra de vidrio de 2mm de malla y 225cm² de superficie. Se usara dicha apertura de la malla para facilitar la entrada de un mayor número de organismos descomponedores o detritófagos y facilitar el drenaje de agua de las bolsas. Estas mallas limitaran el ingreso de invertebrados para así poder analizar esencialmente la actividad microbiana (Rendón, 2012), y de hongos descomponedores de materia orgánica. Las bolsas de descomposición se aprecian en la fig. 6.

La utilización de bolsas para el estudio de la descomposición es un método empleado por numerosos autores (García Plé *et al.*, 1990; Palacios-Bianchi, 2002; Del Valle-Arango, 2003; Di Stefano & Fournier, 2005; Rocha & Ramírez, 2009; Sánchez *et al.*, 2010; Duchicela, 2011; Guendehou *et al.*, 2014; Martínez, 2014).

Las hojarasca se dejara secar al aire hasta obtener porcentajes de contenido de agua inferiores al 10%; con este método, a veces, cuando la tasa de descomposición es muy baja no se registra pérdida de peso durante el proceso de descomposición, debido a los errores que se pueden cometer cuando se estima el peso seco inicial que se va a descomponer (Verdu, 1984).

Un total de 108 bolsas serán empleadas; en cada parcela se colocaran 18 bolsas con hojarasca propia de dicha parcela, las bolsas se ubicaran en el horizonte superficial del suelo, tapadas con hojarasca y musgo de la parcela. En cada período de recolección se retiraran 3 bolsas al azar de cada parcela, su contenido se secara en la estufa a 85°C con una ventilación del 60% y durante 1 día, hasta peso constante. La limpieza del material (partículas de tierra, restos vegetales, excrementos, etc.) será muy escrupulosa.

Se aplicara el modelo propuesto por Jenny *et al.* (1949) y retomado por Olson (1963) para obtener el coeficiente de descomposición de la hojarasca (k), el cual estima la tasa de pérdida de biomasa. Este modelo asume una función exponencial negativa del tipo $m1/m0 = e^{-kt}$. El porcentaje de descomposición de las hojas refleja la pérdida de biomasa de las muestras durante un periodo definido de tiempo. La velocidad de descomposición K se estimó despejándolo de la ecuación de Olson y se obtuvo como:



 $K = -\ln (m1 / m0)/t$

Donde: m1= peso final en un tiempo dado (g), m0= peso inicial, t= tiempo de descomposición y K= velocidad de descomposición. Calculamos el valor de k a los 30, 60, 90, 150, y 210 días. Se obtendrá la tasa de descomposición de cada uno de los seis rodales de y una tasa de descomposición general para *Polylepis reticulata* en un rango altitud de aproximadamente 3800m.

Una vez obtenida la tasa de descomposición se calculara el tiempo necesario para descomponer la mitad de la hojarasca (t50%) y a su vez el tiempo necesario para descomponer la hojarasca en su totalidad (t99%).



Fig.6. Bolsas de descomposición en el suelo.

*En el Anexo 8 se pueden apreciar más fotografías del proceso de preparación del material para los muestreos de descomposición y desfronde.



6.6. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para analizar las diferencias del desfronde entre parcela se aplicó un ANOVA (Análisis de la varianza de un factor), para establecer la relación entre variables estructurales y topográficas de estos bosques se aplicó un Análisis de Correlación Lineal Múltiple, además de las Correlaciones de Pearson para ver el nivel de significancia entre estas variables. Para analizar la descomposición se usó un ANCOVA (Análisis de la Covarianza). Toda la estadística se la realizó utilizando el software estadístico SPSS v18, se lo corroboró en el software Sigmaplot 12, el cual además se utilizó para realizar ciertas gráficas, y finalmente se utilizó el programa de Microsoft Excel para realizar gráficas.

7. RESULTADOS



RESULTADOS

7.1. DESFRONDE Y RENOVACIÓN FOLIAR

La caída de hojas a lo largo del período de muestreo en las 6 parcelas experimentales se muestra en la gráfica 1. En la gráfica se puede observar la caída de hojas ocurrió durante todo el período de muestreo y varia a través del tiempo, teniendo un pico de máxima producción a finales del mes de Mayo (promedio de 2.12 g·m⁻²·día⁻¹), seguido de un segundo pico en el mes de Octubre (promedio de 1.55 g· m⁻²·día⁻¹) y el desfronde más bajo se presenta en el mes de Abril (promedio de 0.60 g· m⁻²·día⁻¹).

Las 6 parcelas se comportan de manera similar. La parcela 3 es la que mayor desfronde presenta (4.59 Mg/ha/año), seguida de muy cerca por la parcela 5 (4.56 Mg/ha/año), mientras que la parcela 6 es la de menor desfronde (2.88 Mg/ha/año).

La tasa de desfronde nos explica la cantidad de hojas que caen, en relación a la cantidad existente en la bóveda foliar. Los datos obtenidos del desfronde de las 6 parcelas, conjuntamente con sus tasas de desfronde y su renovación foliar se exponen en la tabla 4.

Tabla 4. Tasa de Desfronde y Renovación Foliar.

Parcela	Biomasa foliar (g·m ⁻²)	Desfronde±SE (g·m ⁻² ·año ⁻¹)	Tasa de desfronde (año ⁻¹)	Renovación foliar (años)
1	586.80	423.19 ± 52.43	0.72	1.39
2	499.14	364.60 ± 7.86	0.73	1.37
3	741	459.03 ± 14.99	0.60	1.66
4	779.70	333.03 ± 50.78	0.43	2.34
5	607.23	456.13 ± 39.06	0.75	1.33
6	696.90	287.80 ± 32.27	0.41	2.42
Media	651.80	385.17	0.61	1.75

SE: Error estándar



Las parcelas 1, 2 y 5 son las que muestran la mayor tasa de desfronde con un valor promedio de (0.73 año⁻¹), mientras que la parcela 4 y 6 presentan los valores más bajos con un promedio de (0.42 año⁻¹); situando a la parcela 3 en un valor intermedio con un valor de (0.60 año⁻¹). En cuanto a la renovación foliar que se calcula al relacionar el desfronde con respecto a la biomasa foliar de las parcelas, nos explica el tiempo total de renovación de hojas de las copas del bosque, las parcelas 4 y 6; son las que tardan más renovar sus copas (promedio de 2.38 años) y el resto de parcelas tienden a tener un valor cercano entre ellas (promedio de 1.43 años). En promedio la tasa de desfronde para *Polylepis reticulata* es de (0.61 año⁻¹) y su renovación foliar se da en un período de 1.75 años.

Cabe recalcar que estos resultados son propios de la especie dependiendo de las variables topográficas y climáticas descritas posteriormente, que se presentan en el Parque Nacional Cajas. Estos valores pueden cambiar a diferentes condiciones topográficas y de clima.



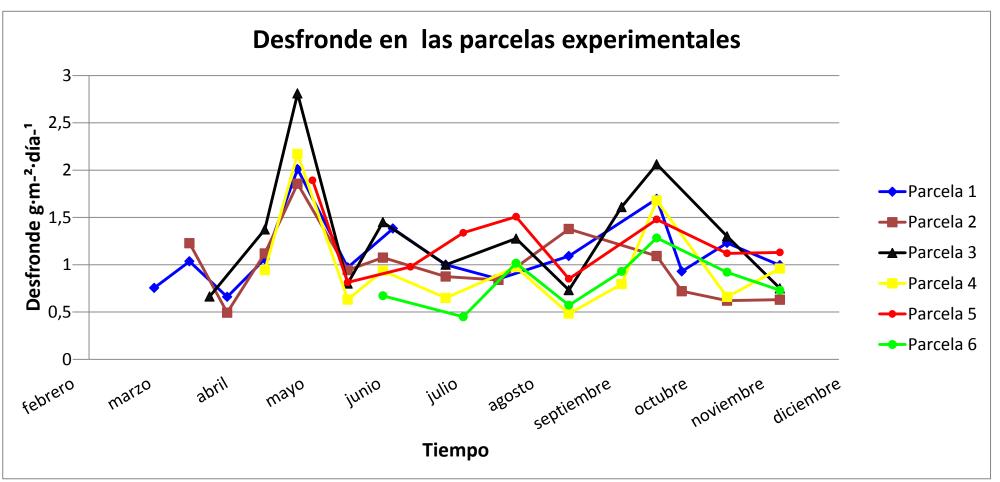


Gráfico 1. Desfronde de las 6 parcelas experimentales a lo largo del período de muestreo.

Dados que el periodo de muestreo transcurrido entre muestreos son desiguales, se han estandarizado los datos, para hacerlos comparables, y se presenta como desfronde diario.

*Los gráficos del desfronde por parcela con sus desviaciones correspondientes se muestra en el ANEXO 9.



El análisis de la varianza de un factor (ANOVA) nos ayuda a estudiar el efecto de variables independientes con respecto a la varianza del desfronde, estas se clasificaron en variables estructurales y variables topográficas, la tabla 5 nos muestra los resultados. Para el análisis estadístico se adopta un nivel de significancia $\mathcal{E} = 0.05$ (95%).

Tabla 5. Resultados del ANOVA para el desfronde.

Variables	Condición para agrupación	Nivel de confianza	Representación	
Parcelas	desfronde de cada parcela	E=0.034 (96.6%)	No significativo	
Variables Estructurales				
Densidad de árboles (árboles/ha)	>4500 <4500	E=0.099 (90%)	Significativo	
DBH (cm)	>15 <15	E=0.666 (33.4%)	Significativo	
Área basal (m²/ha)	>50 <50	E=0.233 (76.7%)	Significativo	
Índice Foliar	>3.50 <3.50	E=0.004 (99.6%)	No significativo	
Peso específico foliar (g·m)	>190 <190	E=0.165 (83.5%)	Significativo	
Biomasa foliar (g·m)	>700 <700	E=0.543 (45.7%)	Significativo	
Variables Topográficas				
Altitud (m.s.n.m.)	>3840 <3840	E=0.639 (36.1%)	Significativo	
Pendiente (°)	>20 <20	E=0.024 (97.6%)	No significativo	
Orientación (º)	Norte Sur	E=0.543 (45.7%)	Significativo	

La diferencia de la varianza del desfronde entre parcelas no es significativa, lo que quiere decir que el desfronde es similar en las 6 parcelas. Se nota una clara significancia tanto para variables estructurales como topográficas que influyen en la producción de hojas.

Para analizar la influencia de cada variable sobre el resultado del desfronde se optó por realizar un análisis de correlación lineal múltiple, además se emplearon datos normalizados, que nos permiten comparar valores similares entre variables, con media 0 y desviación típica 1.



El análisis de correlación lineal múltiple nos explica que aporte de cada variable influye en la varianza del desfronde, los resultados fueron los siguientes:

 Las variables estructurales representan un 37.8% de la varianza del desfronde entre parcelas.

Desfronde = 1.496(Densidad Árboles) + 2.518(DBH) – 1.274(Área Basal) + 1.716(Índice Foliar) – 1.526(Biomasa Foliar) + 3.799E⁻8

 Las variables topográficas representan un 34% de la varianza del desfronde entre parcelas.

Desfronde = 0.279(Altitud) + 0.471(Pendiente) + 0.044(Orientación) + $4.792E^-9$

 Las variables estructurales y topográficas juntas nos representan un 37.8% de la varianza entre parcelas.

Desfronde = $-0.155(DBH) + 0.240(\text{Área Basal}) + 0.406(\text{Altitud}) + 0.511(\text{Pendiente}) + 0.014(\text{Orientación}) + 1.939E^-9$

La respuesta del porque los conjuntos de variables unidos no aumentan la explicación de la varianza; se debe a que estos diferentes grupos de variables no son aditivos, porque están correlacionados entre ellos. Lo cual se puede explicar con la siguiente tabla de correlaciones entre variables.

^{*}Las variables estructurales y topográficas se exponen en tablas en el ANEXO 11



Tabla 6. Correlaciones de Pearson entre variables.

	D	DA	DBH	AB	LAI	PEF	BF	Α	Р	0
D	1	-0.193	0.032	-0.079	0.195	-0.309**	-0.118	0.406**	0.513***	0.246*
DA		1	-0.821***	0.272*	0.317**	-0.362**	-0.11	-0.720***	-0.206	-0.162
DBH			1	0.284*	-0.169	0.643***	0.394**	0.579***	-0.222	-0.034
AB				1	0.429***	0.286*	0.439***	-0.125	-0.443***	-0.248*
LAI					1	0.127	0.659***	0.236	-0.048	0.681***
PEF						1	0.829***	0.243*	-0.791***	0.244*
BF							1	0.331**	-0.615***	0.584***
Α								1	0.277*	0.630***
Р									1	0.096
0										1

D=Desfronde; DA=Densidad de Árboles; DBH=Diámetro a la altura del pecho; AB=Área Basal; LAI=Índice Foliar; PEF=Peso Específico Foliar; BF=Biomasa Foliar; A=Altitud; P=Pendiente; O=Orientación.

Existen correlaciones altamente significantes entre variables, como por ejemplo DA-DBH, que nos da una correlación negativa, esto es evidente en el campo, a mayor número de árboles menor DBH y viceversa. Otro como LAI-BF, también significativo; es obvio suponer que a mayor cantidad de hojas por superficie; tengamos mayor biomasa foliar. Un último referente es la A-DA, la correlación es negativa, implica que a mayor altura menor cantidad de árboles y viceversa, esto es justificado porque a mayores alturas cambian las condiciones climáticas siendo más relevantes para la supervivencia de los árboles.



7.2. DESCOMPOSICIÓN

La descomposición de hojarasca a lo largo del periodo de muestreo en las 6 parcelas experimentales se muestra en la gráfica 2.

El coeficiente de descomposición nos explica la tasa o velocidad con la cual la materia orgánica (hojarasca) pierde cierto volumen de necromasa en un periodo de tiempo (generalmente en años) por acción de los organismos descomponedores. Analizado de ésta manera, el coeficiente de descomposición (k), indica la relación: caída de hojarasca/acumulación. Para estimar este coeficiente de descomposición aplicamos el modelo propuesto por Olson (1963) descrito anteriormente.

La velocidad de descomposición de cada parcela se expone en la tabla 7.

Tabla 7. Velocidad de Descomposición

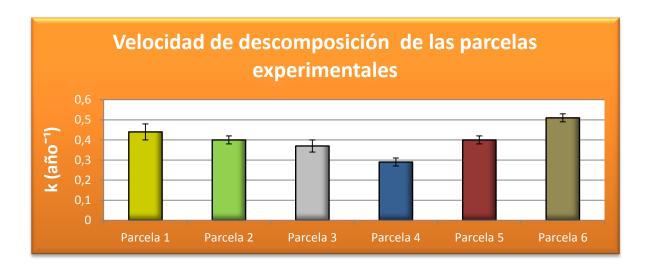
Parcela	Velocidad de descomposición±SE K (año ⁻¹)	R²
1	0.44 ± 0.04	0.88
2	0.40 ± 0.02	0.96
3	0.37 ± 0.03	0.91
4	0.29 ± 0.02	0.98
5	0.40 ± 0.02	0.98
6	0.51 ± 0.02	0.99
media	0.40	0.95

SE: Error estándar

La mayor velocidad de descomposición (k) se presenta en la parcela 6 con un valor de (0.51 año⁻¹); mientras que la menor se presenta en la parcela 4 con un valor de (0.29 año⁻¹). Como se observa en la gráfica 3, las 5 parcelas (1,2,3,5) presentan valores de descomposición similares; a diferencia de la parcela 4 que es única que presenta un valor mínimo y la parcela 6 que presenta un valor máximo. Los resultados se representaron en un gráfico de barras para observar similitudes y diferencias.



Gráfica 3. Representación de las velocidades de descomposición (k) de las 6 parcelas experimentales, con sus respectivos errores estándar.





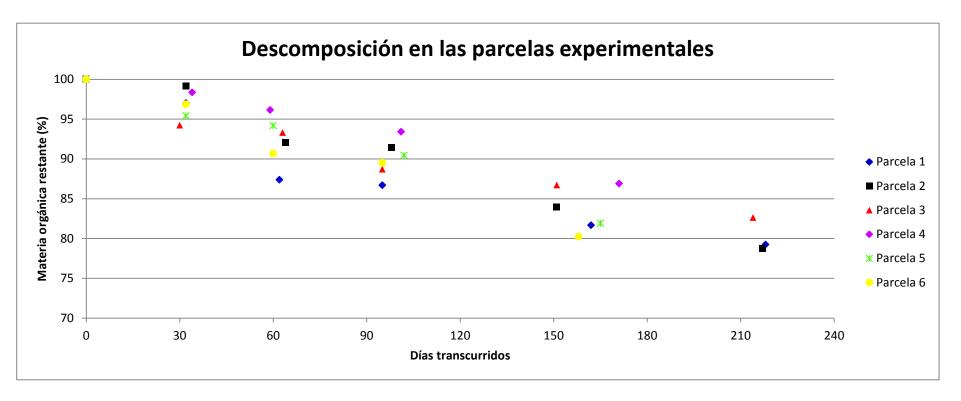


Gráfico 2. Descomposición de las 6 parcelas experimentales en los diferentes periodos de muestreo.

*Los gráficos de la descomposición por parcela con sus desviaciones correspondientes se muestra en el ANEXO 10.

El resultado estadístico del análisis de la covarianza (ANCOVA) para la descomposición, nos indica que no existen diferencias significativas entre parcelas (E=0.017), ni diferencias en relación al tiempo respecto al porcentaje de materia orgánica restante entre parcelas (E=~0). En general la tasa de descomposición (k) para *Polylepis reticulata* es de (0.40 año⁻¹). Cabe recalcar que estos resultados son propios de la especie dependiendo las variables topográficas y climáticas descritas anteriormente, que se presentan en el Parque Nacional Cajas. Estos valores pueden cambiar a diferentes condiciones topográficas y de clima.

Juan Andrés Pinos Flores 62



7.3. FLUJOS DE CARBONO

De los datos obtenidos, intentamos hacer estimación de algunos flujos de salida de carbono (outputs) para *Polylepis reticulata* en las condiciones ambientales pertenecientes al Parque Nacional Cajas. Según Clark *et al.* (2001), estima que de toda la biomasa el 50% corresponde a carbono, además se asumió condiciones de equilibrio del sistema forestal. Los resultados se exponen en el gráfico 4.

Los aportes de hojarasca (193 gC·m⁻²) y la descomposición (0.40año⁻¹) alcanzan un estado de equilibrio dinámico en el que ambas variables se compensan. La hojarasca, una vez alcanzado el punto de equilibrio dinámico, es igual a 288 gC·m⁻².

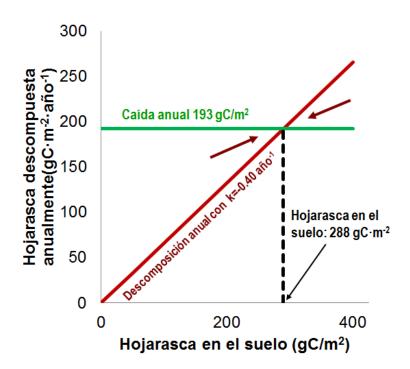


Gráfico 5. Punto de equilibrio dinámico de la hojarasca.

Como es bien sabido los arboles perennifolios gastan mayor energía en las hojas que en cualquier otra parte del árbol (Villar *et al.*, 2004). Según estimaciones indirectas de Gracia *et al*, (En Proceso) *Polylepis reticulata* invierte aproximadamente un 26% del carbono atmosférico absorbido



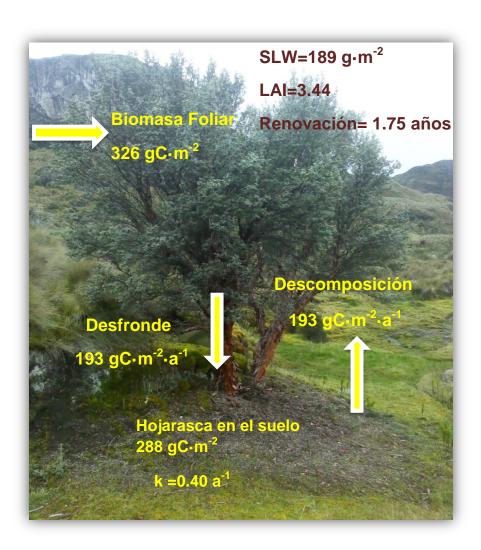
(Producción Primaria Bruta - PPB) en la formación de hojas y un 56% del carbono neto fijado en la fotosíntesis (Producción Primaria Neta - PPN).

$$PPN = PPB - R$$

$$347 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1} = 700 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1} - 353 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$$

R = Respiración

Fuente: Gracia et al, (En Proceso)



SLW: Peso específico foliar (Specific Leaf Weight)

LAI: Índice foliar (Leaf Area Index)

Gráfico 4. Estimación de algunos flujos de carbono de los bosques de *Polylepis reticulata* en relación al desfronde y descomposición de hojarasca.



7.4. APORTE PARA EL MODELAMIENTO EN GOTILWA+

Para cumplir el último objetivo del proyecto a continuación se va a describir brevemente el modelo GOTILWA+.

El modelo GOTILWA+ es un modelo que permite el análisis del crecimiento de masas forestales bajo diferentes condiciones de clima y suelo. Es un modelo basado en procesos ecofisiológicos que se representan en la figura 7.

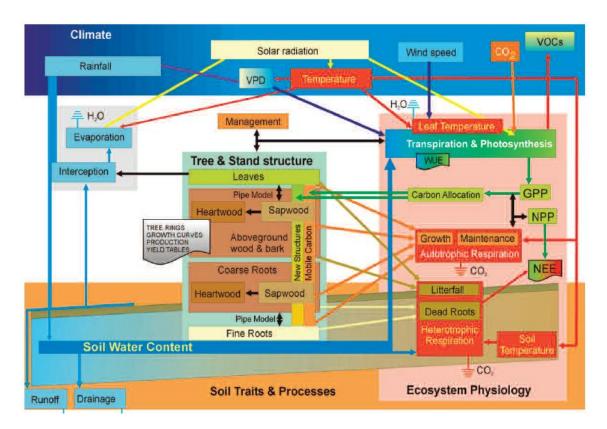


Fig. 7. Diagrama conceptual del modelo GOTILWA+. Se muestran tanto las entradas climáticas como los principales procesos considerados en el modelo, así como sus interrelaciones.

Fuente: Tomado de Nadal et al. (2013)

En la figura 7 se muestra claramente la interacción de las hojas (dinámica foliar) como variable de entrada del modelo: desfronde (litterfall) y la descomposición (heterotrophic respiration). De esta manera los resultados obtenidos en esta investigación son un aporte de las múltiples variables de entrada requeridas por el modelo.



Existen trabajos complementarios que analizan otros flujos del bosque, con la finalidad de aportar en las variables del modelo, Pacheco (En Proceso) se encuentra realizando la determinación de las variables estructurales del bosque y su crecimiento. Por otra parte Garcia et al. (En Proceso) ha determinado variables climáticas, estimaciones de los principales flujos de carbono, una parte de la fisiología de *Polylepis reticulata* (fotosíntesis), además de incluir la investigación de Pacheco (En Proceso) y esta investigación.

La importancia de aplicar modelos de simulación de crecimiento forestal va enfocada a la gestión forestal, como es evidente un aumento de temperatura será el resultado del cambio climático previsto por expertos del Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC) (2013). El modelo nos permitirá simular como cambiaran los flujos en un período de tiempo determinado y su eventual supervivencia o adaptación a cambios ambientales, principalmente temperatura. El IPCC (2013) ha propuesto 4 escenarios de cambio climático:

Tabla 8. Resumen de los cambios climáticos en los diferentes escenarios propuestos por el IPCC (2013) para Sudamérica.

IPCC_RCP	Incremento de CO2 atmosférico (ppm/año)	atmosférico temperatura	
2.6	0.21	0.18	~0
4.5	1.38	0.29	~0
6.0	2.7	0.35	~0
8.5	5.36	0.55	~0

Según el informe del IPCC los cambios en precipitación para Sudamérica serán nulos, dentro del cual se encuentra Ecuador, por lo que los cambios en la precipitación de los diferentes escenarios no aplican en este caso para nuestra región.

Con los flujos obtenidos en esta investigación, se realizó estimaciones indirectas de la variación de los mismos (Desfronde, Biomasa Foliar, Índice Foliar, Renovación Foliar y Descomposición) en dos escenarios de cambio climático el IPCC_RCP_2.6 y IPCC_RCP_8.5, que serán los más representativos según mi criterio. Esto se realizó aplicando simulaciones en el



modelo GOTILWA+, para un periodo de 100 años, considerando los cambios a inicio y fin de siglo.

De las simulaciones se obtuvo los siguientes resultados:

Tabla 9. Estimacion indirecta de ciertas variables de *Polylepis reticulata* en los escenarios de cambio climatico IPCC_RCP 2.6 y IPCC_RCP_8.5 aplicando el modelo GOTILWA+.

ESCENARIO	IPCC_R	RCP 0.0	IPCC_I	IPCC_RCP 2.6		RCP 8.5
	Inicio de	Final de	Inicio de	Final de	Inicio de	Final de
Fecha	siglo	siglo	siglo	siglo	siglo	siglo
i cona	(años)	(años)	(años)	(años)	(años)	(años)
	1-10	90-100	1-10	90-100	1-10	90-100
VARIABLE						
Desfronde	3909.02	4090.78	3972.56	5238.83	4106.55	7975.73
(kg/ha/año)	0000.02	1000110	007.2.00	0200.00	1100.00	7070170
Biomasa Foliar	6.91	7.25	6.91	7.39	6.91	8.28
(Mg/ha)	0.0	0	0.0.		0.0.	0.20
Tiempo de	1.85	1.78	1.83	1.42	1.78	1.04
renovación (años)		•			•	
Índice Foliar	3.60	3.78	3.60	3.85	3.60	4.31
Constante de	0.38	0.40	0.38	0.49	0.39	0.70
Descomposición (k)	2.00	31.0	3.30	31.10	3.30	51. 6

Se debe mencionar que son estimaciones indirectas, y se han hecho a partir del promedio de los resultados, es decir se aplicaron datos promedios para las 6 parcelas, no se hizo por separado cada parcela debido a la extensión del trabajo.

8. DISCUSIÓN



DISCUSIÓN

8.1. DESFRONDE

La caída de hojas en los rodales es continúa a lo largo del estudio, mostrando fluctuaciones en ciertos meses. El hecho que la producción sea continúa a lo largo del estudio se debe según Arenas (1995) a que en las regiones tropicales la ausencia de una prolongada estación fría, permite que el crecimiento se produzca durante todo el año, siempre que las condiciones hídricas sean favorables, beneficiando así la producción de hojarasca.

La caída anual de hojas tuvo un promedio de 3.85 Tn/ha. Cabe destacar que la fracción foliar es el componente de mayor aporte en la hojarasca de los bosques de *Polylepis reticulata* con un rango del 85-90% (análisis de 60 muestras de hojarasca). El porcentaje de necromasa que aportan las hojas a la hojarasca en este estudio, da un indicio que estos bosques se encuentran en buen estado de desarrollo, apoyándome en lo manifestado por Lebret *et al.* (2001), quienes afirman que el porcentaje de hojas decrece con el estado de desarrollo de los bosques (disminución del 80% en bosques jóvenes, a un 60-70% en bosques maduros). Esto se puede verificar con la parcela 4 que representa a un bosque maduro, teniendo arboles con los mayores diámetros (promedio de 22cm), y figura una de las parcelas de menor producción de hojas. Este fenómeno se le atribuye según Thiebaud & Vernet (1981) citado en Mosquera *et al.* (2007), al estado fisiológico de los arboles maduros, que se enfocan más en sus procesos reproductivos, contrario a los arboles jóvenes que favorecen más su crecimiento vegetativo.

La menor caída de hojas se da en la parcela 6 (2.88 Tn/ha·año) a pesar de ser una parcela joven (diámetro promedio de 9cm); se puede evidenciar en campo que esta parcela presenta una alta tasa de mortalidad de árboles, entonces da a suponer que el bajo desfronde se da por una alta competencia interna entre árboles por el agua y los nutrientes; esto es debido a que esta parcela presenta una profundidad de suelo de entre 15-20cm, situado sobre roca madre. Por lo tanto es un suelo con limitada cantidad de nutrientes, retardando el crecimiento vegetativo de los árboles. Se podría decir que se presentan condiciones



desfavorables para un desarrollo vegetativo ideal de este bosque, además de la competencia más intensa en las fases tempranas de desarrollo de la población, afectando el desfronde.

Polylepis reticulata presento picos de desfronde en los meses de Mayo y Octubre, y el mes de menor desfronde fue el mes de abril, resultados que no coinciden con los datos obtenidos por Duchicela (2011) que expone que Polylepis reticulata en los meses de enero y junio presenta picos de perdida de hojas, y el mes de menor caída es noviembre, estos son datos correspondientes al año 2009 en el páramo de Chimborazo. La parcela 3 se destaca en la caída de hojas siendo la de mayor desfronde con 4.59 Tn/ha·año, y en los meses de picos de desfronde, esta parcela es la que mayor aporte tiene. Una característica importante de esta parcela es que está afectada por las variables climáticas en su totalidad, ya que se encuentra en una pequeña planicie casi en su totalidad expuesta al ambiente, sin ninguna protección de rocas, laderas pronunciadas o montanas a diferencia del resto de bosques; una pequeña ladera protege en mínima proporción la parte superior de la parcela. Al verse afectada con mayor influencia del clima especialmente precipitación y viento, influye a que en temporales de mayor desfronde, sea la que mayor aporte tenga de necromasa de hojas en comparación con las otras parcelas. El máximo desfronde de Polylepis reticulata detectado en el Parque Nacional Cajas fue aproximadamente 4 veces mayor que la mínima.

La varianza del defronde en relación a la variable altitud presentó uno de los valores más significativos con un nivel de confianza del 36.1%. Se ha demostrado que la caída de hojarasca decrece considerablemente al aumentar la altitud (Veneklaas,1991; Röderstein *et al.*, 2005). En esta investigación existen diferencias significativas en rangos de altura de ~100m. Si bien la diferencia de alturas entre parcelas es escaza, es posible que otros factores puedan enmascarar la tendencia.



Tabla 10. Relación de la altitud (ascendente) con el desfronde.

Altitud m.s.n.m.	Desfronde Tn/ha∙año
3735	2.88
3811	4.23
3833	4.56
3841	3.65
3890	3.33
3930	4.59

Se puede observar en el cuadro una clara distinción, a la altura mínima, menor desfronde y a la máxima altura, el mayor desfronde. Lo cual no concuerda con lo expuesto con (Veneklaas,1991; Röderstein *et al.,* 2005). Excluyendo los extremos de alturas, si se cumple esta condición donde las 2 parcela de menor altitud poseen un desfronde mayor (promedio de 4.4 Tn/ha·año) en relación a las 2 parcelas siguientes en altura donde el desfronde decrece (3.49 Tn/ha·año), resaltando que estos cambios se dan en una diferencia de altura de ~80m.

En relación con la altitud, los resultados de caída de hojas de esta investigación presenta valores mayores en comparación con un bosque lluvioso tropical montano en Colombia a una altura de 3370m, que presenta un aporte de 2.82 Tn/ha·año de hojas (Veneklaas,1991), y un bosque tropical montano al sur del Ecuador a una altura de 3060m y precipitación anual de 1084mm, que presenta un aporte de 2.63 Tn/ha·año de hojas (Röderstein *et al.*, 2005).

Otro estudio realizado cerca de los 2000m de altura, en un bosque montano húmedo tropical en la Reserva San Francisco en los Andes al Sur del Ecuador, con una precipitación anual de ~2200 mm y temperatura promedio de ~15°C, la caída anual de hojas desde febrero de 2008 a Enero de 2009 fue de 3.46±0.46 Tn/ha (Homeier *et al.*, 2012). La caída de hojas es similar a pesar de la diferencia de altura, precipitación, y temperatura, teniendo en cuenta que se realizó en el mismo espacio geográfico (Andes, al Sur del Ecuador).

El área basal también presento una diferencia significativa en la varianza del desfronde, el área basal es una relación que incluye la densidad de árboles y el



diámetro de los arboles (DBH). El hecho de que el área basal mostrara una relación significativa con la caída de hojas se debe básicamente, a que el área basal muestra el desarrollo del bosque, y a mayor desarrollo mayor producción de hojarasca. La producción de hojarasca incrementa con la edad de la parcela, en relación al área basal, con la colonización de especies epifitas y la madurez de los árboles (Lebret *et al.*, 2001; Rocha & Ramírez, 2009).

Se expone que el desfronde depende tanto de las variables estructurales del bosque, como de las variables topográficas en un 37.8% según el análisis de correlación lineal múltiple, se puede incluir que las variables climáticas tienen una fuerte influencia sobre el desfronde.

En los meses de mayor precipitación Mayo y Octubre (gráfica 6), coinciden las épocas de mayor desfronde, esto es debido a la acción mecánica de la lluvia y la acción del viento que favorecen a la caída de hojas.

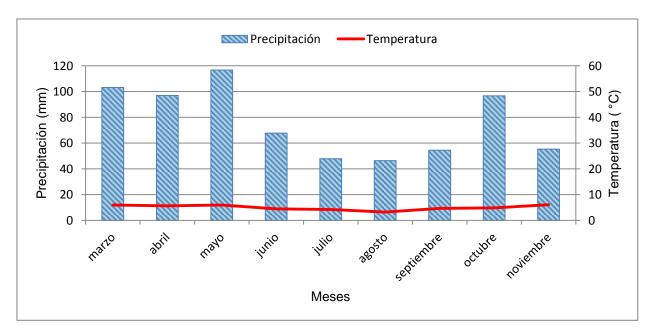


Gráfico 6. Climograma del Parque Nacional Cajas, registrado en la estación Toreadora para el año 2014.

Según Mosquera *et al.* (2007) con incrementos fuertes en la precipitación, se tendra un aumento en la producción de la hojarasca, fenómeno que se presenta por el efecto mecánico de las lluvias, que acompañada de fuertes vientos, aumenta la producción de todos los componentes de la hojarasca. Entonces podemos decir que en épocas de lluvias fuertes, debido a la acción



mecánica de estos episodios climáticos se da aumentos considerables en la producción de hojarasca, y esto es lo que sucede en nuestro estudio.

Bertasso-Borges *et al.* (2003) menciona que las fluctuaciones en la producción de hojarasca en bosques tropicales muestra un patrón de producción, que revela un aumento en las épocas de menor precipitación, lo que se debe según Arenas (1995) a que en los bosques tropicales la mayor caída de hojas en los períodos de menor precipitación se debe a un déficit hídrico, al cual las plantas reaccionan perdiendo abundante follaje. Esto lo corrobora Bray & Gorham, (1964) y Di Stefano & Fournier (2005).

Lo cual no sucede en nuestro estudio, los meses de menor precipitación desde Julio hasta Septiembre, no coinciden con los meses de menor desfronde, siendo relativamente intermedio el desfronde que cae en esta época. Seguramente no se da una mayor producción de desfronde debido a que estos bosques nunca sufren déficit hídrico considerable, ya que la zona siempre cuenta con grandes reservas de agua.

La temperatura no representa un factor importante para el desfronde en las zonas de estudio. La temperatura promedio mensual es similar a lo largo del período de estudio de 9 meses (Graf. 6). Los picos de desfronde se dan en meses de temperaturas mayores, mientras que en los meses más fríos el desfronde se mantiene en valores intermedios, y menores en relación a los picos. Lo cual no concuerda con investigaciones realizadas en climas mediterráneos, como Alvera (1973) que en los meses más fríos registra una caída superior de hojas, debido seguramente a la coincidencia de vientos fuertes con heladas, ni con lo dicho por Pausas *et al.* (1994) que existe una relación negativa entre la producción de hojas y la temperatura. Es de mencionar que el clima mediterráneo tiene estaciones muy marcadas, con veranos muy secos.

El resultado obtenido de 3.85 Mg/ha·año de hojas está dentro del rango expuesto por Chave *et al.* (2009) de 0.27-11.01 Mg/ha·año para caída de hojas en diferentes bosques tropicales pertenecientes a América del Sur.



El producción de hojarasca en bosques tropicales montanos asiáticos es de 422+127 g· m⁻²·a⁻¹ entre un rango de 230-570 g· m⁻²·a⁻¹ (Chun-jiang *et al.*, 2003). Lo que muestra que este bosque tropical altoandino está dentro de este rango de producción de hojarasca de bosques tropicales montanos con un valor promedio de 385 g·m⁻²·a⁻¹.

El valor de 3.85 Mg/ha·año del estudio en cambio resulta inferior al obtenido por Takeda *et al.* (1996) para bosques tropicales, el rango es de 5-153.85 Mg/ha·año, esta amplitud de valores debe según Bertasso-Borges *et al.* (2003) a las diferencias en estructura y composición florística de los bosques tropicales.

No obstante, la comparación de los datos obtenidos con los datos bibliográficos es simplemente orientativa y debe tomarse con cautela, ya que parte de diferencias en el clima, topográficas, especie vegetal y características estructurales del bosque, además existen diferencias en la metodología (luz de malla, tipo recolector, periodo de recolección, temperatura de secado, etc.)

8.2. RENOVACIÓN FOLIAR

La renovación foliar, que también se puede representar por la vida media de las hojas, está muy ligada a la temperatura, al igual que otras variables fenológicas. En el caso de los árboles de hoja perenne, se ha observado que un aumento de temperatura puede acelerar su dinámica foliar disminuyendo la duración de las hojas, lo que se acelera aún más en el caso de condiciones de seguía (Gracia *et al.*, 2005).

Si el cambio climático apunta hacia un incremento de las temperaturas, se deduce que la renovación foliar se verá acelerada (Gracia *et al.*, 2005).

La vida media de las hojas encontrada en este estudio fue de 1.75 años, similar a la vida media de las hojas de encina en bosques mediterráneos, de 2.8 años en el Montseny, donde la temperatura media es de 10°C y llueven 700mm anuales y de 1.7 años en Sevilla, con temperatura de 18.8°C y llueven 535mm



anuales (Gracia et al., 2001). Y también puede representar un periodo largo de regeneración de hojas, comparado con la renovación foliar de manglares tropicales que están dentro una renovación de 0.5 años (Lema-Vélez & Polanía, 2005; Barreiro-Güemes, 1999).

La tasa de renovación de follaje al parecer no tiene ninguna relación con el grado de desarrollo de los bosques, ya que la tasa de renovación estimada varía sin tendencia para los bosques de menor y mayor diámetro medio, y no deja clara ninguna posible interpretación.

8.3. DESCOMPOSICIÓN

Existen tres niveles de control de la descomposición de la hojarasca en el siguiente orden de importancia: clima > características químicas de la hojarasca > organismos del suelo. El clima es el factor más importante y dentro de este las variables principales son la temperatura y la humedad (Couteaux et al., 1995; Aerts, 1997; Álvarez, 2001; Álvarez & Harmon, 2003; Villar et al., 2004; Zhang et al., 2008; Martínez, 2014); según Heal et al. (1997) citado en Álvarez & Harmon (2003) su mayor efecto consiste en que la temperatura y la humedad generan condiciones adecuadas para el establecimiento de la fauna y microflora descomponedora.

La temperatura y la humedad son los dos factores que controlan las tasas de descomposición bajo condiciones naturales. Temperaturas bajas permiten acumulación de materia orgánica con la mejora de una serie de propiedades del suelo (Arias, 1991). Montagnini et al. (1993) y Montagnini y Jordan (2002) citados en Di Stefano & Fournier (2005), consideran como ventajoso el hecho que se acumule hojarasca en el suelo ya que facilita la protección del suelo contra la erosión, y a que los nutrimentos almacenados en la hojarasca se liberen más lentamente. Esto último reduce la posibilidad de su lixiviación en particular en ambientes de alta precipitación. Las plantas perennifolias, producen hojarasca con poca riqueza relativa en nutrientes, y además se liberan muy lentamente (Villar et al., 2004). Los descomponedores actúan de



manera óptima bajo condiciones de temperatura en el suelo entre los 20-30°C y niveles de humedad de cercanos a capacidad de campo (Martínez, 2014)

La tasa de descomposición obtenida de 0.40 año-1 es relativamente baia, en comparación con bosques tropicales, pero aceptable para bosques altoandinos que están sujetos a condiciones específicas de clima. Como es característico en los procesos de descomposición, se debería observar una fuerte pérdida de peso durante los primeros meses, seguidos por un periodo de muy lenta descomposición (García Plé et al., 1990; Di Stefano & Fournier, 2005). Lo cual no sucede relativamente en nuestro estudio, ya que la descomposición es tan baja, que a lo largo de los 210 días; se ha descompuesto solamente un 20% de la hojarasca (Graf. 2). Para que se descomponga la mitad de la hojarasca (t50%) se necesita un tiempo de 1.73 años y para que se descomponga la hojarasca en su totalidad (t99%) se necesita de 11.51 años. Esta lenta descomposición es debido a la dureza (grado de esclerofilia) de la hoja de Polylepis reticulata, con elevado contenido de lignina y celulosa; y a las bajas temperaturas medias. Además de la pérdida de peso hemos observado un cambio en la coloración de las hojas (de café claro a marrón oscuro) y un aumento en el grado de compactación.

La composición química de la hoja es una característica importante que puede tener implicaciones sobre el reciclado de nutrientes, modulando las tasas de descomposición de la hojarasca (Witkamp, 1966; Villar *et al.*, 2004).

Los ocho componentes cuantitativamente más importantes del material vegetal son: minerales, ácidos orgánicos, proteínas, carbohidratos totales estructurales, carbohidratos no estructurales, lípidos, lignina y fenoles solubles (Poorter & Villar, 1997). Una composición química aproximada de restos vegetales más simplificada expuesta por Kononova (1982) se presenta continuación:



Tabla 11. Límites superiores e inferiores de la composición química aproximada de restos vegetales (% en base seca).

	Ceras	Proteínas	Celulosa	Hemicelulosa	Lignina
ÁRBOLES					
Madera	-	0.5-1	40-50	20-30	20-25
Hojas	3.5	4-10	15-25	10-20	10

Fuente: Kononova (1982)

La descomposición de los residuos vegetales es un proceso por el cual, los compuestos solubles y de fácil degradación como los azúcares, almidón y proteínas son rápidamente consumidos por los organismos degradadores. Otros compuestos orgánicos como la celulosa, hemicelulosa, grasas y ceras son considerados intermedios debido a que son más resistentes al ataque de los microorganismos; mientras que la lignina es un compuestos altamente resistentes al ataque de los descomponedores (Hernández, 2011). En general, las hojas ricas en compuestos defensivos tendrían tasas de descomposición más bajas y se acumularían en el suelo (Villar *et al.*, 2004).

La tasa de descomposición más baja se encontró en la parcela 4 con un valor de 0.29 año⁻¹, la parcela 4 presenta empozamiento de agua, lo cual resulta en la formación de fango, esta parcelas al no tener pendiente y suelo con partes cóncavas; resultan en el almacenamiento de agua constante, por lo que permanece saturado toda la época del año, ya que no existen por donde drenar el exceso de agua (Fig. 8). Este suelo al estar saturado de agua posee poca oxigenación, hipotéticamente la baja aireación deberá producir tasas de descomposición de la hojarasca más lentas, a diferencia de los mismos bosques no saturados de agua (Del Valle-Arango, 2003). La descomposición anaeróbica, predominante en medios saturados, ocurre a menor velocidad que la descomposición aerobia (Kononova 1982). La falta de aireación, da como resultado que se produzca una descomposición anaerobia que es más lenta que la aerobia, esto explica el resultado más bajo de esta parcela. Otro factor importante que influye en esta parcela es el peso específico foliar, la parcela posee el mayor valor entre las seis parcelas. Esta parcela representa un bosque maduro, como se explicó previamente, entonces, a medida que la planta envejece, el contenido de los constituyentes solubles en agua, proteínas y



minerales decrece y la abundancia de celulosa, hemicelulosa y lignina aumenta. Dando como resultado un mayor peso específico foliar, el cual influye en la tasa de descomposición al contener mayoritariamente constituyentes de difícil degradación como son las celulosas y lignina.





Fig. 8. Derecha: Vista frontal de la parcela 4. **Izquierda:** Vista superior del suelo de la parcela 4.

La parcela 3 presenta la siguiente tasa de descomposición más baja, después de la parcela 4 que fue explicada anteriormente. Como se ha mencionado esta parcela es un fragmento totalmente desprotegido, con influencia y afección directa de las variables climáticas. Varela et al. (2002), en su revisión encontró estudios realizados sobre el efecto del aislamiento de los hábitats sobre variables microclimáticas ambientales usando fragmentos de bosque, estos indican que existe un efecto de borde respecto a la temperatura ambiental que se extiende hasta 40-50 m hacia el interior de los fragmentos y un efecto sobre la humedad del suelo, que se extendería hasta los 20 m hacia el interior. Entonces esta baja tasa de descomposición, diferente a las obtenidas en el resto de parcelas, sería el resultado de una influencia del clima, con el efecto de borde que altera la temperatura y humedad de la parcela. Además, en esta parcela es característico grandes aperturas entre las copas de los árboles, que permiten que la radiación solar incida directamente en el suelo del bosque, aumentado la evapotranspiración del bosque y bajando el porcentaje de humedad.



La mayor tasa de descomposición se da en la parcela 6, una mayor humedad de la parcela 6 podría influir en que en este bosque exista una mayor tasa de descomposición de hojarasca. La mayor producción de musgo y liquen presentes en parcela 6, son un indicador de la mayor humedad presente en este sitio (Palacios-Bianchi, 2002). La parcela 6 forma parte del Bosque de San Luis (Bosque continuo) y las demás parcelas son fragmentos de bosques, entonces, según Varela et al. (2002) y Palacios-Bianchi (2002), la descomposición es mayor en el bosque continuo que en los fragmentos, la humedad es un poco mayor en bosques continuos que en los fragmentos y la calidad de la hojarasca es mayor en los fragmentos que en el bosque continuo, por lo que estos corroboran a que hayamos obtenido esta tasa de descomposición.

La descomposición procede típicamente más fácilmente en zonas neutras más que en ácidas. Los suelos de *Polylepis reticulata* en el Parque Nacional Cajas en un estudio realizado por Mancheno (2011) muestran que los suelos son ácidos con un pH de 5.4, variable que también pueda explicar las bajas tasas de descomposición.

Aunque la mayoría de los autores emplea hojarasca seca al horno, este procedimiento no se empleó aquí por considerar que podría alterar las tasas de descomposición de la hojarasca de estos bosques que nunca están secos (Del Valle-Arango 2003).

En la gráfico 6 se puede observar que durante los meses de Marzo, Abril, y Mayo se da la mayor precipitación y una alta temperatura, esto explicaría la mayor tasa de descomposición dada en estos meses. En Junio, Julio, Agosto y Septiembre se puede decir que la precipitación es baja y la temperatura disminuye notablemente; de forma paralela la tasa de descomposición disminuye (García Plé et al., 1990). En Noviembre mes de baja precipitación y máximo de temperatura se dan tasas de descomposición más bajas similar a lo ocurrido en un bosque mediterráneo (García Plé et al., 1990). En el primer caso de Marzo-Mayo la descomposición es mayor, al tener abundante humedad por las altas precipitaciones y una temperatura de ~6°C que relativamente favorece a la actividad microbiana. La descomposición de hojarasca, es más rápida en



condiciones de alta humedad en el suelo (Palacios-Bianchi, 2002) y la mineralización de la materia orgánica se inicia en temperaturas aproximadas a los 10°C (Arias, 1991). En el caso de Junio-Septiembre, las tasas de descomposición disminuyen, porque la humedad baja por la menor precipitación y la actividad descomponedora de los microorganismos se ralentiza o desactiva debido a las bajas temperaturas (~3°C). En presencia de temperaturas extremadamente altas o bajas se inhibe la descomposición (Didham, 1997; Witkamp, 1996).Y en el último caso de Noviembre se debe que a pesar de que la humedad baja debido a la menor precipitación, con una temperatura más alta se da una mayor evapotranspiración, lo cual reduce aún más la humedad del suelo, y este a su vez es factor limitante para el desarrollo de los microorganismos descomponedores.

Una alta producción y baja tasa de descomposición de la hojarasca puede resultar en la acumulación de hojarasca en el horizonte superficial del suelo, aumentando la biomasa y la profundidad de la hojarasca (Palacios-Bianchi, 2002).

El coeficiente de descomposición (k), que tiene relación con la caída de hojarasca/acumulación, varía de 0.5 en los bosques templados, a 2.0 en las selvas tropicales (Álvarez, 2001); demostrando que los bosques altoandinos de *Polylepis reticulata* están por debajo de este rango.

En promedio, la tasa de descomposición encontrada en este estudio fue relativamente más alta, comparada con los resultados expuestos por Duchicela (2011), para *Polylepis reticulata*; pero más baja que los resultados obtenidos para *Polylepis incana* y *Polylepis pauta*. Los dos sitios de estudio están entre alturas de 4000-4200m.



Se puede deducir que obtuvimos una tasa de descomposición más alta para *Polylepis reticulata*, por la condición de precipitación; que es más alta en el Parque Nacional Cajas, y por el margen de error expuesto en el (r²).

Zhang et al. (2008) crearon una base de datos, de 110 sitios de estudio, con 293 tasas de descomposición extraídas de 70 estudios a nivel mundial, para calcular el valor de k de todos los lugares se aplicaron el modelo de Olson. La tasa de descomposición obtenida en este estudio, para una temperatura de ~6°C está dentro del rango expuesto por Zhang et al. (2008) para tasas de descomposición terrestres, al igual que para una precipitación de 1000mm.

Guendehou *et al.* (2014) determinó que las tasas de descomposición para diferentes bosques tropicales ubicados al este de África están en un rango de (1.69 - 4.67 año⁻¹), que son tasas muy superiores a las encontradas en este páramo altoandino. Se entiende que este contraste de rangos, se explica principalmente por la diferencia de temperaturas de las zonas.

Tasas de descomposición de la fracción foliar de *Pinus patula Schltdl. & Cham.* en rodales de diferente edad ubicados en México; son de (0.37 - 0.56 año⁻¹) (Martínez, 2014), de *Vochysia guatemalesis* en Costa Rica es de 0.45 año⁻¹ (Di Stefano & Fournier, 2005), para *Pinus halepensis* en España; es de 0.17 año⁻¹ (García Plé *et al.*, 1990) y para un bosque pantanoso en Colombia es de 1.70 año⁻¹ (Del Valle-Arango, 2003). Para el primer y segundo caso la tasa de descomposición de *Polylepis reticulata* es similar, y para el tercer caso es superior, demostrando que existen tasas aún más bajas de las obtenidas en este estudio, y para el último caso es cuatro veces menor.

No obstante, la comparación de los datos obtenidos con los datos bibliográficos es simplemente orientativa y debe tomarse con cautela, ya que parte de diferencias en el clima, topográficas, cobertura vegetal, calidad de la hojarasca de las diferentes especies, tipo de humus y fauna edáfica, además existen diferencias en la metodología (luz de malla, días transcurridos, etc.).

La tasa de descomposición anual encontrada en este estudio está entre los valores más bajos para ecosistemas tropicales de alta humedad y de otras especies tropicales, las posibles razones para valores tan bajos pueden ser:



- Temperaturas extremadamente bajas inhiben la descomposición, al desactivar o ralentizar la acción de la fauna y microflora descomponedora.
- Aumento de la concentración de lignina, celulosa u otras sustancias recalcitrantes, a través del tiempo.
- La apertura del cedazo utilizado siempre limitó la entrada de varios grupos de detritívoros (parte de la mesofauna y de la macrofauna), los cuales se considera facilitan la descomposición por parte de las bacterias y los hongos (Villela y Proctor 2002, Del Valle-Arango, 2003; Di Stefano & Fournier, 2005).
- Las hojas dentro de las bolsas estuvieron muy compactas, lo cual redujo el acceso por parte de los descomponedores.
- Puesto que las bolsas se colocaron sobre la superficie parcialmente cubiertas por hojarasca, y que la apertura del cedazo utilizado facilitó el drenaje de las mismas, estas pudieron sufrir frecuentes ciclos de secado y humedecimiento. Clein y Schimel (1994) demostraron que las fluctuaciones frecuentes en humedad en la capa de hojarasca, reduce las poblaciones de los microorganismos al punto que afectan las tasas de descomposición.

Es de señalar que la tasa de descomposición es menor cuando la regresión exponencial se calcula a partir de los datos obtenidos en un periodo de tiempo superior a un año (García Plé *et al.*, 1990).

8.4. FLUJOS DE CARBONO

La especie *Polylepis reticulata* absorbe cantidades considerables de carbono atmosférico, para luego asimilarlo a su estructura, pero esto tiene un alto coste en relación al agua (Birot *et al.*, 2011).

Los flujos de carbono obtenidos en la investigación, indican que existe un equilibrio en relación a entradas y salidas de carbono, como hipótesis se propuso que resultarían cambios considerables al presentarse los efectos del cambio climático, lo cual no se pudo interpretar con claridad debido a la



incertidumbre que lleva consigo el cambio climático. De la información disponible se realizó modelaciones de la reacción de estos bosques en condiciones actuales, y en dos escenarios del cambio climáticos propuestos por el IPCC (2013).

Los resultados son sorpresivamente lo que se esperaba, habrá cambios considerables en ciertos flujos de carbono de estos bosques, se observa una gran diferencia en el escenario IPCC_RCP 8.5, ya que es el escenario más pesimista de todos. Donde el desfronde a final de siglo casi se duplica, la vida media de las hojas disminuye casi a la mitad y la biomasa foliar aumenta, esto es normal debido a que como el aire en un futuro estará más cargado de CO2 el árbol tendrá más para invertir en hojas resultando en mayor producción. Como es normal en todas las simulaciones con y sin escenarios se dará mortandad de árboles, lo que se denomina Ley de Yoda o autoaclareo. Al aumentar la temperatura, favorece la descomposición aumentando la velocidad de descomposición, lo cual es el resultado de las simulaciones para esta variable, en el escenario IPCC_RCP 8.5 donde la temperatura aumenta considerablemente, aumenta de igual manera la velocidad de descomposición. Esto se corrobora porque al aumentar el desfronde a final de siglo, la descomposición debe aumentar para que existan condiciones de equilibrio dinámico en el bosque. Las estimaciones indirectas realizadas en la investigación no son completamente fiables y deben tomarse con mucha cautela, solo como un indicio o guía de los posibles cambios en los flujos de carbono en los bosques de Polylepis reticulata.

La respuesta a estos resultados se encuentra en que no habrá cambios en la precipitación en esta región específica de Sudamérica. Lo que nos deja la misma abundancia de agua, que en Parque Nacional Cajas siempre está en excedente. Al aumentar la temperatura aumenta la evapotranspiración y hace disponible menor cantidad de agua, pero la estrategia perennifolia, y en particular la hoja esclerófila se han considerado como una adaptación para evitar la pérdida de agua. Este tipo de hojas tiene las paredes celulares engrosadas, espesas cutículas protectoras, cubiertas pelosas o céreas; características que permiten reducir la transpiración cuando la planta se encuentra sometida a estrés hídrico (Larcher, 2003). Lo cual puede favorecer a



Polylepis reticulata a estar adaptado o hacer frente a las condiciones adversas de un posible cambio climático.

La mayoría de los sumideros de C en la vegetación están localizados en bosques (tropicales) de baja latitud (62 por ciento), En los trópicos, el C que está en sumideros superficiales varía entre 60 y 230 ton C/ha en bosques primarios (Kanninen, 2000).

Los resultados obtenido en este estudio de 1.93 Mg C ·ha⁻¹·año⁻¹, están dentro del rango 1.6-3.7 Mg C ·ha⁻¹·año⁻¹para hojarasca publicados por Clark *et al.* (2001) para bosque tropicales con precipitaciones dentro de un rango de 700-1500mm, reportados para distintas zonas de México, Brasil, Venezuela y Puerto Rico. Y en general está dentro del rango de la investigación de Clark *et al.* (2001) de 0.9 - 6 Mg C ·ha⁻¹·año⁻¹ para diferentes bosques tropicales maduros.

9. CONCLUSIONES



CONCLUSIONES

La caída de hojas se da a lo largo de todo el año, con fluctuaciones entre los diferentes meses. Estos bosques no sufren temporadas de sequía o estrés hídrico, por lo que la disponibilidad de agua en este caso no es un factor influyente para el desfronde y la descomposición de la hojarasca.

El número de recolectores para el desfronde fue suficiente para obtener medidas con errores relativos menores del 10%.

Se estudió solo el aporte de hojas debido a que representan aproximadamente el 90% de la hojarasca, además que la separación de flores y frutos debido a su tamaño es una actividad dificultosa como para ser estudiada y su contribución a la necromasa es parcialmente mínima.

La baja producción de hojas en los bosques altoandinos, es debido a que se encuentran en elevaciones altas (superiores a los 3500m), la baja temperatura característica de este medio según Arena (1995) puede llegar a convertirse en un factor inhibidor de la productividad, explicando que cuando desciende la temperatura de forma significativa, se reduce la producción de hojarasca, esto lo corrobora Clark *et al.* (2001), al exponer que en los bosques se observa una reducción de la productividad con el aumento de altura.

Los picos de desfronde se presentan durante los meses de mayor precipitación (Mayo y Octubre). La descomposición es baja debido a las condiciones climáticas, y solo se acelera cuando se presentan condiciones favorables para el desarrollo de los microorganismos descomponedores.

La descomposición de la hojarasca se da muy lentamente perdiendo en promedio alrededor del 20% de su peso inicial en aproximadamente 210 días.

Las bajas temperaturas son el principal factor que influye en la descomposición, seguido de la dureza de la hoja.

Esta es una investigación pionera para el desfronde en bosques altoandinos, y para la especie *Polylepis*, y la segunda investigación en relación a la descomposición.



No se evidencia información acerca del desfronde y descomposición de hojarasca en bosques altoandinos en elevaciones superiores a 3500m, y tampoco para promedios anuales de temperatura de 6°C. No se ha encontrado información de otras especies de *Polylepis* en cuanto al desfronde y solo existe una investigación referente a descomposición de hojarasca.

Los resultados obtenidos del desfronde y descomposición de la hojarasca pueden variar considerándose subestimaciones debido a que no se completó la recolección anual, faltando los meses de Diciembre, Enero y Febrero, que son meses pertenecientes a la temporada lluviosa en la Sierra ecuatoriana, pudiendo aumentar considerablemente el desfronde y la tasa de descomposición (aumenta la humedad) en este período.

El clima frio y húmedo, y la baja presión atmosférica favorecen la acumulación de la materia orgánica en el suelo.

Tradicionalmente, el modelo de decaimiento exponencial, que asume una tasa de descomposición relativa constante a través del tiempo, ha sido ampliamente utilizado, tanto para el análisis de los datos empíricos y modelos a gran escala. Si bien este modelo puede ser adecuado en algunos contextos, también hay muchas observaciones empíricas para los que no se ajusta bien a los datos (Cornwell & Weedon, 2014).

Las áreas naturales protegidas presentan especial interés ya que sus ecosistemas y hábitats acogen una buena parte de flora y fauna del país que ha sido declarada como endémica, en peligro de extinción, rara, etc., y por lo tanto está sujeta a una protección especial (Villers-Ruiz, & Trejo-Vázquez, 1998).



10. RECOMENDACIONES



RECOMENDACIONES

Para un estudio más preciso, se debe evaluar las variables climáticas en cada parcela, considerando esta vez el factor viento, ya que este por su acción mecánica favorece a la caída de hojas y el factor humedad para evaluar las condiciones en las cuales se está dando la descomposición. Se debe realizar en cada parcela, debido a que existen parcelas totalmente expuestas a los factores climáticos, otras parcialmente cubiertas por laderas y otras encerradas o protegidas por paredes de roca natural.

Se debería completar el año de muestreo para obtener la variabilidad anual, a su vez se debería realizar uno o dos años más de muestreo para obtener la variabilidad interanual.

Realizar la recolecta de desfronde y bolsas de descomposición en periodos iguales para todas las parcelas, para tener una comparación más precisa.

Se debe realizar un análisis de la composición química de las hojas, para verificar la calidad de la hojarasca, ya que es un factor influyente en la tasa de descomposición.

La relación C/N se ha considerado como un índice de la calidad de la hojarasca que permite predecir la descomposición (Álvarez, 2001)

Se debería emplear 3 muestras testigo, a las cuales el día de la instalación de todas las bolsas, se las separe y se las lleve al laboratorio, se las seca en la estufa, y se obtiene el porcentaje de agua presente, y a partir de ello se hace la relación en las demás bolsas el momento de su análisis respectivo.

El modelo GOTILWA+ simula el crecimiento de las masas forestales bajo diferentes escenarios de cambio climático, siendo utilizado como una herramienta de gestión forestal. Se recomienda seguir realizando investigaciones paralelas para completar las variables de entrada del modelo para su posterior aplicación.

11. BIBLIOGRAFÍA



BIBLIOGRAFÍA

Aerts, R. (1989). The effect of increased nutrient availability on leaf turnover and aboveground productivity of two evergreen ericaceous shrubs. *Oecologia*, 78(1), 115-120.

Aerts, R. (1997). Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, 439-449.

Álvarez, J. (2001). Descomposición y ciclo de nutrientes, en ecosistemas terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie) Núm. Es-1*, 11-27.

Álvarez-Sánchez, J., & Harmon, M. E. (2003). Descomposición de hojarasca: hojas y madera. *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México. Instituto de Ecología, AC, Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM, Xalapa, México.*[Links], 108-122.

Alvera, B. (1973). Estudios en bosques de coníferas del Pirineo Central. Serie A: Pinar con acebo de San Juan de la Peña: 1)" Producción de hojarasca". *Pirineos*, 109, 17-29.

Arenas, H. (1995). Dinámica de la hojarasca en un bosque nativo altoandino y en un bosque de eucaliptos en la Región de Monserrate, Colombia. *Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino cordillera Oriental de Colombia*, 2, 457-484.

Arias, H. (1991). La descomposición de la materia orgánica y su relación con algunos factores climáticos y microclimáticos. Agronomía Colombiana. Volumen 8, Número 2: 384–388.

Baquero, F., Sierra, R., Ordóñez, L., Tipán, M., Espinosa, L., Rivera, M., & Soria, P. (2004). La vegetación de los Andes del Ecuador. *Memoria explicativa de los mapas de vegetación: potencial y remanente a escala*, 1(250.000), 55.

Bärlocher F. (2005). Leaf mass loss estimated by litter bag technique. En: Graca A.S., Barlocher F. y Gessner M.O. Eds. Methods to study litter decomposition: a practical guide, pp. 36–42. Springer, Dordrecht, Alemania.

Barreiro-Güemes, M. T. (1999). Aporte de hojarasca y renovación foliar del manglar en un sistema estuarino del Sureste de México. *Revista de Biología Tropical*, *47*(4), 729-737.

Bertasso-Borges, M. S., Trueba, D. P., Peral, F. C., Tamburi, C. A., Caseri, R., & Iturralde, R. B. (2003). Producción de hojarasca en un bosque semideciduo estacional en São Pedro, Potirendaba, estado de São Paulo, Brasil. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, 173-176.



Binkley, D. (1986). Forest nutrition management. John Wiley & Sons.New York, EEUU. pp. 290.

Birot, Y., Gracia, C., & Palahi, M. (2011). Water for forests and people in the Mediterranean region: a challenging balance. European Forest Institute (EFI), 74-78.

Bray, J. R., & Gorham, E. (1964). Litter production in forests of the world. *Advances in ecological research*, 2, 101-157.

Buytaert, W. (2004). The properties of the soils of the south Ecuadorian páramo and the impact of land use changes on their hydrology. Ph.D. thesis. Katholieke Universiteit Leuven.

Buytaert, W., Poyck, S., Iñiguez, V., y De Bièvre, B. (2006). Hill slope flow in organic soils, a case study from the Ecuadorian páramo ecosystem. Geophysical Research Abstracts, Vol. 8, 04359.

Calderón Loor, M. R., & Lozada Velastegui, V. S. (2010). Determinación de biomasa y contenido de carbono en plantaciones forestales de Polylepis incana y Polylepis reticulata (Tesis de pregrado). Escuela Politécnica Nacional. Quito, Ecuador.

Chave, J., Navarrete, D., Almeida, S., Álvarez, E., Aragão, L. E. O. C., Bonal, D., ... & Malhi, Y. (2009). Regional and temporal patterns of litterfall in tropical South America. *Biogeosciences Discussions*, *6*(4), 7565-7597.

Chun-jiang, L., Ilvesniemi, H., Berg, B., Kutsch, W., Yu-sheng, Y., Xiang-qing, M., & Westman, C. J. (2003). Aboveground litterfall in Eurasian forests. *Journal of Forestry Research*, *14*(1), 27-34.

Clapperton, C. M. (1986). Glacial geomorphology, Quaternary glacial sequence and palaeoclimatic inferences in the Ecuadorian Andes. *International Geomorphology*, *2*, 843-870.

Clark, D. A., Brown, S., Kicklighter, D. W., Chambers, J. Q., Thomlinson, J. R., Ni, J., & Holland, E. A. (2001). Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological applications*, *11*(2), 371-384.

Clein, J. S., & Schimel, J. P. (1994). Reduction in microbial activity in Birch litter due to drying and rewetting event. *Soil Biology and Biochemistry*, *26*(3), 403-406.

Coppus, R., Nonhebel, M., Mera, V., Leon-Yanez, S., Hofstede, R., & Wolf, J. H. D. (2001). El estado de salud de algunas paramos en el Ecuador: una metodologia de campo. 219-240.



Cornwell, W. K., & Weedon, J. T. (2014). Decomposition trajectories of diverse litter types: a model selection analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, *5*(2), 173-182.

Couteaux, M. M., Bottner, P., & Berg, B. (1995). Litter decomposition, climate and liter quality. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(2), 63-66.

Del Valle-Arango, J. I. (2003). Descomposición de la hojarasca fina en bosques pantanosos del Pacífico colombiano. *Interciencia*, 28(3), 148-153.

Di Stefano, J. F., & Fournier, L. A. (2005). Caída de hojarasca y tasas de descomposición de las hojas de Vochysia guatemalesis en una plantación de 10 años, Tabarcia de Mora, Costa Rica. *Agron. Costarr*, *29*, 9-16.

Didham, R. K. (1997). The influence of edge effects and forest fragmentation on leaf litter invertebrates in central Amazonia. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago*, 55-70.

Duchicela, S. A., (2011). Estudio sobre crecimiento radial, intercambio y descomposición foliar de tres especies de Polylepis (Rosaceae) en dos localidades de los Andes ecuatorianos (Tesis de pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador.

Empresa Pública Municipal de Telecomunicaciones, Agua Potable, Alcantarillado y Saneamiento – ETAPA EP. (2009). Monitoreo y Evaluación de la Eficiencia del Manejo del Parque Nacional Cajas.

Fernández, M., Mercado, M., Arrázola, S., & Martínez, E. (2001). Estructura y composición florística de un fragmento boscoso de Polylepis besseri hieron subsp. besseri en Sacha Loma (Cochabamba). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*, 9, 15-27.

Franquis, F. R., & Infante, A. (2003). Los bosques y su importancia para el suministro de servicios ambientales. Venezuela, Revista Forestal Latinoamericana, 34-2003.

García Plé, C., Prats, E., Vanrell, P., Sabater L., & Morey M. (1990). Dinámica de la descomposición de las hojas de Pinus halepensis Mill. en Cap des Pinar (Alcúdia, Mallorca).

Gareca, E. E., Hermy, M., Fjeldså, J., & Honnay, O. (2010). Polylepis woodland remnants as biodiversity islands in the Bolivian high Andes. *Biodiversity and conservation*, 19(12), 3327-3346.

Goldstein, G., Meinzer, F., & Rada, F. (1994). Environmental biology of a tropical treeline species, Polylepis sericea. In: Tropical Alpine Environments: Plant Form and



Function. PW Rundel, AP Smith, FC Meinzer (eds.). Cambridge University Press, Cambridge.

Gracia, C. A., Ferrer, E. P., Plaza, A. S., & Jorba, S. S. (2004). GOTILWA+: Un modelo de crecimiento forestal basado en procesos ecofisiológicos. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*.

Gracia, C., Gil, L., & Montero, G. (2005). 9. IMPACTOS SOBRE EL SECTOR FORESTAL.

Gracia, C., Sabaté, S., López, B., & Sánchez, A. (2001). Presente y futuro del bosque mediterráneo: balance de carbono, gestión forestal y cambio global. Aspectos funcionales de los ecosistemas mediterráneos. CSIC-AEET, Granada, 351-372.

Guendehou, G. H., Liski, J., Tuomi, M., Moudachirou, M., Sinsin, B., & Mäkipää, R. (2014). Decomposition and changes in chemical composition of leaf litter of five dominant tree species in a West African tropical forest. *Tropical Ecology*, 55(2), 207-220.

Hernández, R. M. (2011). Tasas de descomposicion de la hojarasca en un sistema agroforestal con cafe en el Pacifico de Nicaragua. *La Calera*, 7(8), 10-14.

Hikosaka, K. (2005). Leaf canopy as a dynamic system: ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Annals of Botany*, *95*(3), 521-533.

Homeier, J., Hertel, D., Camenzind, T., Cumbicus, N. L., Maraun, M., Martinson, G. O., ... & Leuschner, C. (2012). Tropical Andean forests are highly susceptible to nutrient inputs—Rapid effects of experimental N and P addition to an Ecuadorian montane forest. *PloS one*, 7(10), e47128.

IERSE. (2004). Estaciones meteorológicas de la cuenca del río Paute. Universidad del Azuay, Cuenca, Ecuador.

IPCC. (2013). Panel Intergubernamental de Cambio Climático (Cambio Climático 2013: Grupo de Trabajo I: Bases físicas). Quinto informe correspondiente al año 2013.

Jenny, H., Gessel, S. P., & Bingham, F. T. (1949). Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Science*, *68*(6), 419-432.

Josse, C., Cuesta, F., Navarro, G., Barrena, V., Cabrera, E., Chacón-Moreno, E., ... & Tovar, A. (2009). Ecosistemas de los Andes del norte y centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela. Secretaría General de la Comunidad Andina, Lima.



Kanninen, M. (2000). Secuestro de carbono en bosques, su papel en el ciclo global. In 2. Conferencia Electrónica de la FAO Sobre Agroforestería para la Producción Animal en América Latina (Agrofor), Roma (Italia)(Ago 2000-Mar 2001).

Kessler, M. (1995). Present and potential distribution of Polylepis (Rosaceae) forests in Bolivia. *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*, 281-294.

Kessler, M. (2002). The "Polylepis problem": where do we stand. *Ecotropica*, 8(2), 97-110.

Kessler, M. (2006). Bosques de Polylepis. *Botánica económica de los Andes centrales*, 110-120.

Kessler, M., & Schmidt-Lebuhn, A. N. (2006). Taxonomical and distributional notes on < i> Polylepis</i>(Rosaceae). *Organisms diversity & evolution*, *6*(1), 67-69.

Kessler, M., Toivonen, J. M., Sylvester, S. P., Kluge, J., & Hertel, D. (2014). Elevational patterns of Polylepis tree height (Rosaceae) in the high Andes of Peru: role of human impact and climatic conditions. *Frontiers in plant science*, 5.

Kononova, M. M.(1982). *Materia orgánica del suelo: su naturaleza, propiedades y métodos de investigación*. Oikos-Taus. Barcelona. España. 365pp.

Lambers, H., Chapin III, S. F., & Pons, TL. (1998). Plant Physiological Ecology. Springer-Verlag, Inc. New York. 540.

Larcher, W. (2003). Physiological Plant ecology. Springer-Verlang. Berlin, Alemania.

Laurance, W. F., & Curran, T. J. (2008). Impacts of wind disturbance on fragmented tropical forests: a review and synthesis. *Austral Ecology*, 33(4), 399-408.

Lebret, M., Nys, C., & Forgeard, F. (2001). Litter production in an Atlantic beech (Fagus sylvatica L.) time sequence. *Annals of forest science*, *58*(7), 755-768.

Lema Vélez, L. F., & Polanía, J. (2005). Regeneración natural y producción del manglar del delta del río ranchería, Caribe colombiano. *Actual Biol*, *27*(82), 25-33.

Luteyn, J. L. (1992). Páramos: why study them? In: Balslev, H. and Luteyn, J. L. (eds.), Páramo: an Andean ecosystem under human influence. Academic Press London, pp. 1-14.



Mancheno Herrera, A. C. (2011). Análisis de los impactos en la calidad del suelo causados por el pino (Pinus patula) en comparación con el suelo ocupado por polylepis (Polylepis reticulata) en el Parque Nacional Cajas, (Tesis de pregrado). Universidad Politécnica Salesiana - Sede Cuenca-Ecuador.

Martínez Castillo, B. E. (2014). Descomposición de la fracción foliar de Pinus patula Schltdl. & Cham. y dinámica de la producción de hojarasca en un bosque manejado, en el estado de Hidalgo. Tesis (Maestría en Ciencias, especialista en Ciencias Forestales).- Colegio de Postgraduados, 2014. México.

Medina, G., & Mena, V. P. (2001). Los páramos de Ecuador. Los Páramos del Ecuador. Particularidades, Problemas y Perspectivas. Proyecto Páramo. Quito. Fundación Ecuatoriana de Estudios Ecológicos. 1-23.

Mena, P., & Hofstede, R. (2006). Los páramos ecuatorianos. *Botánica* económica de los Andes Centrales. Universidad Mayor de San Andres, La Paz. 91-109.

Mendoza, W., & Cano, A. (2011). Diversidad del género Polylepis (Rosaceae, Sanguisorbeae) en los Andes peruanos. *Revista Peruana de Biología*, 18(2), 197-200.

Mosquera, H. Q., Ramos-Palacios, Y. A., & Bonilla, D. A. (2007). Cuantificación de la caída de hojarasca como medida de la productividad primaria neta en un bosque pluvial tropical en Salero, Chocó, Colombia. *Revista Institucional Universidad Tecnológica del Chocó*, 26(1), 28-41.

Municipio de Cuenca. (2007). Expediente para la Inscripción del Parque Nacional Cajas y los Tramos Transversales del Qhapaq Ñan en la lista de Patrimonio Mundial de la Unesco.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, *403*(6772), 853-858.

Nadal Sala, D., Sabaté Jorba, S., & Gracia Alonso, C. (2013). GOTILWA+: un modelo de procesos que evalúa efectos del cambio climático en los bosques y explora alternativas de gestión para su mitigación.

Navarro Reyes, F. B., Jiménez Morales, M. N., Ripoll Morales, M. A., Sánchez-Miranda Moreno, A., Gallego Teruel, E., Terrón López, L., & Fernández Ondoño, E. (2013). Patrón anual de desfronde a nivel de árbol y de rodal en una forestación de Pinus halepensis Mill. 5 años después de la aplicación de diferentes regímenes de claras. In *Congresos Forestales*.



Newbould, P. J. (1967). *Methods for estimating the primary production of forests* (p. 62). Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Oliva, M., Caritat, A., & Molinas, M. (1992). Variación estacional del desfronde en dos parcelas de alcornocal. *Scientia gerundensis*, *18*, 121-130.

Olson, J. S. (1963). Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, *44*(2), 322-331.

Ordóñez, A., & Masera, O. (2001). Captura de carbono ante el cambio climático. *Madera y bosques*, 7(1), 3-12.

Osha, J. (2000). Current stand structure of Polylepis reticulata in the Sacha Huayco forest of Ecuador and implications for regeneration. *A Message from the TRI News Editors*, 25.

Palacios-Bianchi, P. (2002). Producción y descomposición de hojarasca en un bosque maulino fragmentado. *revista Biología Ambiental (en línea)*.

Parsons, S. A., Valdez-Ramirez, V., Congdon, R. A., & Williams, S. E. (2014). Contrasting patterns of litterfall seasonality and seasonal changes in litter decomposability in a tropical rainforest region.

Pausas, J. G., Carceller, F., & Vallejo, R. (1994). El desfronde en bosques de Pinus sylvestris L. en relacion con las caracteristicas climaticas. *Ecología*.

Poorter, H., & Villar, R. (1997). The fate of acquired carbon in plants: chemical composition and construction costs. *Plant resource allocation*, 39-72.

Powers, J. S., Montgomery, R. A., Adair, E. C., Brearley, F. Q., DeWalt, S. J., Castanho, C. T., ... & Lerdau, M. T. (2009). Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. *Journal of Ecology*, *97*(4), 801-811.

Pretell Chiclote, J., Ocaña Vidal, D., Jon Jap, R., & Barahona Chura, E. (1985). Apuntes sobre algunas especies forestales nativas de la sierra peruana.

Rendón Cedeño, M. J. (2012). Hifomicetes tropicales de páramo y su rol en la descomposición de hojarasca.

Ridbäck, U. (2008). A floristic study of Polylepis forest fragments in the central Andes of Ecuador. Universidad de Gotland. Suecia.

Rocha-Loredo, A. G., & Ramírez-Marcial, N. (2009). Producción y descomposición de hojarasca en diferentes condiciones sucesionales del bosque de pino-encino en Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (84), 1-12.



Röderstein, M., Hertel, D., & Leuschner, C. (2005). Above-and below-ground litter production in three tropical montane forests in southern Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, *21*(05), 483-492.

Romoleroux, K. (1996). Rosaceae. En: G. Harling & L. Andersson (eds). Flora of Ecuador 56: 1-152.

Romoleroux, K. Cárate, D., Navarrete, H. (2008). Los bosques olvidados de los Andes. Nuestra Ciencia 10: 34-37.

Samaniego, J. (2013). Cambio climático y desarrollo en América Latina.

Sánchez, S., Crespo, G. J., & Hernández, M. (2010). Descomposición de la hojarasca en un sistema silvopastoril de Panicum maximum y Leucaena leucocephala (Lam) de Wit cv. Cunningham: III. Influencia de la densidad y diversidad de la macrofauna asociada. *Pastos y Forrajes*, 33(1), 1-1.

Schlesinger, W. H., & Bernhardt, E. S. (2013). *Biogeochemistry: an analysis of global change*. Academic press.

Simpson, B. B. (1979). A revision of the genus Polylepis (Rosaceae: Sanguisorbeae) (No. 43). Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Simpson, B. B. (1986). Speciation and specialization of Polylepis in the Andes. En: High Altitude Tropical Biogeography (Viulleumier, F. y Monasterio, M., eds). Oxford University Press, New York. pp. 304-316.

Spies, T. A. (1998). Forest structure: a key to the ecosystem. *Northwest science*, 72, 34-36.

Takeda, H., Turner, I. M., Diong, C. H., Lim, S. S. L., & Ng, P. K. L. (1996). Templates for the organization of soil animal communities in tropical forests. In *Biodiversity and the dynamics of ecosystems. Proceedings of an international workshop, National University of Singapore, Singapore, 1-3 December, 1995.* (pp. 217-226). International Network for DIVERSITAS in Western Pacific and Asia (DIWPA), Center for Ecological Research.

Toivonen, J. M. (2014). Determinants of Polylepis (Rosaceae) Forest Distribution and Treeline Formation in the High Andes.

Varela, A., Barriga, P., & Ahumada., J. A. (2002). Comparación de factores abióticos relacionados con la descomposición de hojarasca entre fragmentos y no fragmentos de bosque Altoandino Nublado (Sabana de Bogotá, Colombia). *Ecotropicos*, *15*(2), 185-193.

Veneklaas, E. J. (1991). Litterfall and nutrient fluxes in two montane tropical rain forests, Colombia. *Journal of Tropical Ecology*, 7(03), 319-336.



Verdú, A. M. C. (1984). Circulació de nutrients en tres ecosistemes forestals del Montseny: caiguda de virosta i descomposició de la fullaraca. Tesis Doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona).

Villar, R., Ruiz-Robleto, J., Quero, J. L., Poorter, H., Valladares, F., & Marañón, T. (2004). Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, 191-227.

Villela, D. M., & Proctor, J. (2002). Leaf litter decomposition and monodominance in the Peltogyne forest of Maraci Island, Brasil. *Biotropica*, 34(3), 334-347.

Villers-Ruiz, L., & Trejo-Vázquez, I. (1998). Impacto del cambio climático en los bosques y áreas naturales protegidas de México. *Interciencia*, 23(1), 10-19.

Williams-Linera, G., Tolome, J., Forest, C., Litterfall, & Forest, L. M. (1996). Litterfall, temperate and tropical dominant trees, and climate in a Mexican lower montane forest. *Biotropica*, 649-656.

Witkamp, M. (1966). Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora, and microbial respiration. *Ecology*, 194-201.

Yallico, E. (1992). Distribución de Polylepis en el sur de Puno. Arbolandino. Perú.

Yepes, A., & Buckeridge, M. S. (2011). RESPUESTAS DE LAS PLANTAS ANTE LOS FACTORES AMBIENTALES DEL CAMBIO CLIMÁTICO GLOBAL-REVISIÓN. *Colombia Forestal*, *14*(2), 213-232.

Zhang, D., Hui, D., Luo, Y., & Zhou, G. (2008). Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology*, 1(2), 85-93.

Zutta, B. R., Rundel, P. W., Saatchi, S., Casana, J. D., Gauthier, P., Soto, A., ... & Buermann, W. (2012). Prediciendo la distribución de Polylepis: bosques Andinos vulnerables y cada vez más importantes. *Revista Peruana de Biología*, 19(2), 205-212.

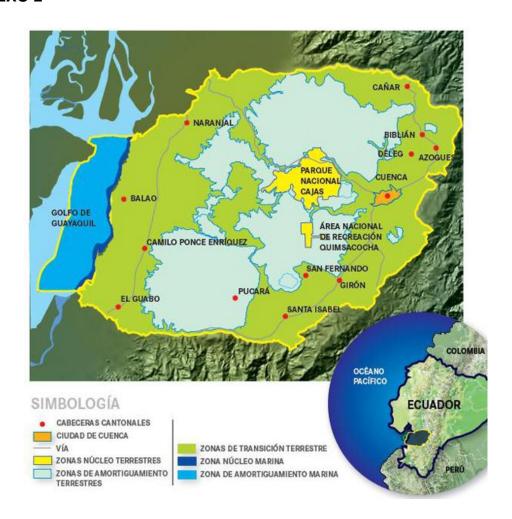
12. ANEXOS





Ubicación del Parque Nacional Cajas

ANEXO 2



Mapa de Zonificación de la Reserva de Biosfera Macizo del Cajas.

Fuente: ÁREA DE BIOSFERA MACIZO DEL CAJAS – Sitio web oficial, consultado online 12/04/2014 http://biosferacajas.org/mapas/mapas.html.



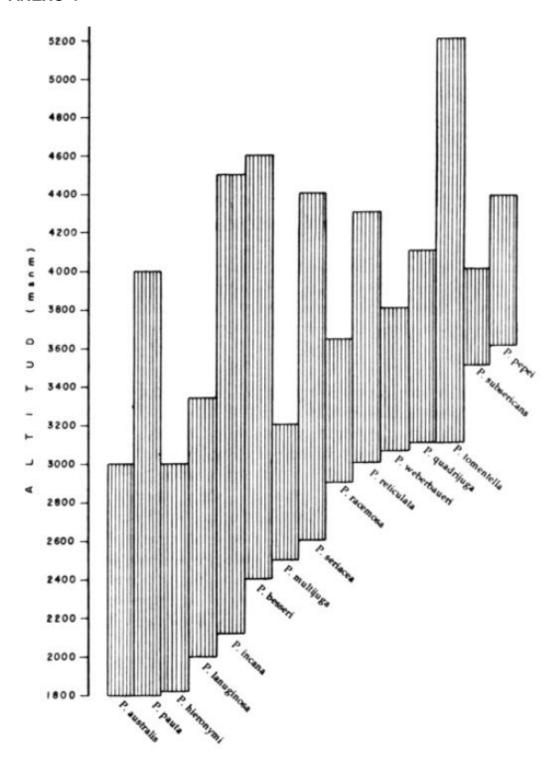
P. titicarum Ecuador hasta el sur de Peru ^(v) Perú. P. titicarum Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. lianuta Sur Peruano a Bolivia Pendientes envueltas en neblina de 2900-4100 m. P. lianuginosa Ecuador (x, v) Limitados a ambientes áridos de montaña. P. microphylla Ecuador y aislado en Perú (x, v) Aislado en el Volcán Chimborazo, Ecuador y trasplantes precolombinos en Perú. P. multijuga Norte del Peru (x, v) Bosques montañosos bajos. P. neglecta Central y sur de Bolivia (x, v) Encontrado en 2400-3500 m y tiende a crecer en arroyos o en lomas expuestas. P. pacensis Bolivia occidental (x) Valles inter-andinos y cordilleras occidentales desde 3200-4100 m. P. pauta Ecuador y aislado en Perú y Bolivia (x) Bosques de montaña hasta 4000 m, en zonas con neblina frecuentes. P. pepei Peru central hasta el noreste de Bolivia (x) Bosques de montaña hasta 4000 m, en zonas con neblina frecuentes. P. nacemosa Perú a Bolivia, y aislado en Ecuador (x) En la zona de transición de los bosques montañosos húmedos a pajonales de puma. P. nacemosa Perú a Bolivia, y aislado en Ecuador (x) En la zona de la línea de bosque continuo hasta el páramo. Limite superior de bosques montañosos húmedos y zonas de niebla frecuentes. Se encuentran en los bosques montañosos húmedos y zonas de niebla frecuentes. Se encuentran en los bosques nublados altos y algunos valles interandinos. P. rugulosa Suroeste de Perú a extremo norte de Chile (x) Entre 3000-4600 m por cañón y laderas orientados sudoeste. P. sericea** Venezuela a Bolivia P. subscricans Centro y sur de Perú (x) Encontrado en 2900-5100 m, a menudo en las partes altas de cañones. P. subtusalbida Sur de Perú y Bolivia central (x) Perú (x) Encontrado en 2900-5100 m, a menudo en las partes altas de cañones. P. turapacana Frontera de Argentina, Bolivia, Chile, y Perú (x) Se encuentran en alturas extremas de 4000-5200 m y paisajes áridos.	Especie Distribución		Notas sobre ecología		
P. camoi Ayacucho, Cusco y Junin, Perú® De 3350-3400. P. crista-galli Sur de Bolivia a norte de Argentina® Por debajo de 3000 a 3900 m, favorece laderas secas en las elevaciones más bajas. P. flavipila Andina occidental del centro del Perú® Pendientes áridas de 3600-4100 m. P. hieronymi Sur de Bolivia hasta el norte de Argentina® orientales. Pendientes áridas de 3600-4100 m. P. hicarum Ecuador hasta el sur de Perú® Laderas occidentales de Ecuador desde 3500-4100 m. Hasta 4200 m en Perú. P. hicarum Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. lamata Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. lamatin Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. lamatin Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. lamatin Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. lamatin Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. lamatin Sur Derucano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. mi	P. australis	Central y nor-oeste de Argentina ^(e)	Alto bosque nublado, restringida a laderas y barrancos.		
P. crista-galli Sur de Bolivia a norte de Argentina Por debajo de 3000 a 3900 m, favorece laderas secas en las elevaciones más bajas. P. fivipila Andina occidental del centro del Perú® Pendientes áridas de 3600-4100 m. P. hicromymi Sur de Bolivia hasta el norte de Argentina Laderas occidentales de Ecuador desde 3500-4100 m. Hasta 4200 m en Perú. P. incarum Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con liturias estacionales. P. lamatin Sur Peruano a Bolivia Pendientes envueltas en neblina de 2900-4100 m. P. lamatin Sur Peruano a Bolivia Pendientes envueltas en neblina de 2900-4100 m. P. lamatinos Ecuador (***) Limitados a ambientes áridos de montaña. P. microphylla Ecuador y aislado en Perú® Aislado en el Volcán Chimborazo, Ecuador y trasplantes precolombinos en Perú. P. neglecta Central y sur de Bolivia (***) P. pauta Ecuador y aislado en Perú y Bolivia (***) P. pauta Ecuador y aislado en Perú y Bolivia (***) P. pauta Ecuador y aislado en Perú y Bolivia (***) P. papar Peru central hasta el noreste de Bolivia (***) P. racemosa Perú a Bolivia, y aislado en Ecuador (***) P. racemosa Perú a Bolivia, y aislado en Ecuador (***) P. racemosa Perú a Bolivia, y aislado en el norte y centro del Perú*) P. racemosa Sur de Perú a extremo norte de Chile(***) P. racemosa Centro y sur de Perú a extremo norte de Chile(***) P. substricans Centro y sur de Perú a extremo norte de Chile(***) En las regiones con una precipitación anual de 600 mn y uma altura de 3000-4500 m. P. substricans Centro y sur de Perú a Envisa (***) En las regiones con una precipitación anual de 600 mn y uma altura de 3000-4500 m. P. tampacama Frontera de Argentina, Bolivia, Chile, y Perú* (***) En las regiones con una precipitación anual de 600 mn y uma altura de 3000-4500 m. P. tampacama Frontera de Argentina, Bolivia, Chile, y Perú* (***) En las regiones con una precipitación anual de 600 mn y uma altura de 3000-4500 m. P. tampacama Prontera de Argentina, Bolivia, Chile, y Perú* (***) En las regiones con una p	P. besseri	Sur Perú a Bolivia	De 3000-4100 m en algunas áreas a menudo se forman bosques puros.		
P. Interrigiuli Andina occidental del centro del Perú ⁽⁶⁾ Pendientes áridas de 3600-4100 m. Especie pionera que se encuentra por debajo 3000-3400 m y laderas orientales. P. incana Ecuador hasta el sur de Perú ⁽⁶⁾ P. Interrigiulia Ecuador hasta el sur de Perú ⁽⁶⁾ P. Interrigiulia Ecuador hasta el sur de Perú ⁽⁶⁾ P. Interrigiulia Ecuador hasta el sur de Perú ⁽⁶⁾ P. Interrigiulia Ecuador hasta el sur de Perú ⁽⁶⁾ P. Interrigiulia Ecuador hasta el sur de Perú ⁽⁶⁾ P. Interrigiulia Ecuador hasta el sur de Delivía Principalmente en 3600-4200 m en zonas con lluvías estacionales. P. Interrigiulia Ecuador y aislado en Perú ⁽⁶⁾ P. Interrigiulia Ecuador y aislado en Perú ⁽⁶⁾ P. Interrigiulia Ecuador y aislado en Perú ⁽⁶⁾ Encontrado en 2400-3500 m y tiende a crecer en arroyos o en lomas expuestas. P. pacensis Bolivia occidental ⁽⁶⁾ Particulata Ecuador y aislado en Perú y Bolivia ⁽⁶⁾ Encontrado en 2400-3500 m y tiende a crecer en arroyos o en lomas expuestas. P. pacuta Ecuador y aislado en Perú y Bolivia ⁽⁶⁾ En la zona de transición de los bosques montañosos húmedos a pajonales de puna. P. pauta Ecuador y aislado en Ecuador ⁽⁶⁾ En la zona de transición de los bosques montañosos húmedos a pajonales de puna. P. recemosa Perú a Bolivia, y aislado en Ecuador ⁽⁶⁾ En la zona de transición de los bosques montañosos húmedos a pajonales de puna. P. recemosa Perú a Bolivia, y aislado en el norte y centro del Perú ⁽⁶⁾ En la zona de transición de los bosques montañosos húmedos y zonas de niebla frecuentes. Ecuador y aislado en el norte y centro del Perú ⁽⁶⁾ Entre 3000-4600 m por cañón y laderas orientados sudoeste. P. reticulata Ecuador y aislado en el cuador ⁽⁶⁾ Entre 3000-4600 m por cañón y laderas orientados sudoeste. Bosques húmedos de montaña, de 2600 m hasta 4100 m en muchas zonas del Perú. En las regiones con una precipitación anual de 600 mm y una altura de 3000-4500 m. P. tarapacama Frontera de Argentina, y aislado en Perú central Bolivia a Argentina, y aislado en Perú central Altos limites de los	P. canoi	Ayacucho, Cusco y Junín, Perú ^(e)	De 3350-3400.		
P. hieronymi Sur de Bolivia hasta el norte de Argentina ^(v) P. hieronymi Sur de Bolivia hasta el norte de Argentina ^(v) Laderas occidentales de Ecuador desde 3500-4100 m. Hasta 4200 m en Perú. P. hieronymi Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. hindrum Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. hindrum Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. hindrum Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. hindrum Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. hindrum Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. hindrum Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. hindrum Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. hindrum Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. hindrum Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. hindrum Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m pt tende a crecer en arroyos en lomas expuestas. P. hindrum Sur de Bolivia Principalmente en 3800-4200 m pt tende a crecer en arroyos en lomas expuestas. P. neglecta Central y sur de Bolivia ^(w) Bosque e montañosos bajos. Encontrado en 2400-3500 m y tiende a crecer en arroyos en lomas expuestas. P. pepei Peru central hasta el noreste de Bolivia ^(w) Bosque en montañosos con ineblia frecuentes. P. pepei Peru central hasta el noreste de Bolivia ^(w) Bosque en montañosos húmedos a pajonales de puna. P. racemosa Perú a Bolivia, y aislado en Ecuador Perú Por encima de la linea de bosque continuo hasta el páramo. Límite superior de bosques montañosos húmedos y zonas de niebla frecuentes. P. reticulata Ecuador y aislado en loret y centro del Perú Por encima de la linea de bosque montañosos húmedos y a	P. crista-galli	Sur de Bolivia a norte de Argentina ^(v)			
P. incama Ecuador hasta el sur de Perú ^(w) Laderas occidentales de Ecuador desde 3500-4100 m. Hasta 4200 m en Perú. P. tincarum Sur Peruano a Bolivia Pendientes en segundares en neblina de 2900-4100 m. P. lamata Sur Peruano a Bolivia Pendientes en neblina de 2900-4100 m. P. lamata Sur Peruano a Bolivia Pendientes envueltas en neblina de 2900-4100 m. P. lamatinosa Ecuador (6x) Limitados a ambientes áridos de montaña. P. microphylla Ecuador y aislado en Perú ^(w) Aislado en el Volcán Chimborazo, Ecuador y trasplantes precolombinos en Perú. P. multijuga Norte del Peru ^(w) Bosques montañosos bajos. P. neglecta Central y sur de Bolivia (6x) Encontrado en 2400-3500 m y tiende a crecer en arroyos o en lomas expuestas. P. pacensis Bolivia occidental (6) Valles inter-andinos y cordilleras occidentales desde 3200-4100 m. P. paulta Ecuador y aislado en Perú y Bolivia (6) Bosques de montaña hasta 4000 m, en zonas con neblina frecuentes. P. pepei Peru central hasta el noreste de Bolivia (6) En la zona de transición de los bosques montañosos húmedos a pajonales de puna. P. nacemosa Perú a Bolivia, y aislado en Ecuador (6) Limite superior de bosques montañosos húmedos y zonas de niebla frecuentes. P. reticulata Ecuador y aislado en el norte y centro del Perú (6) Encuentes. P. reticulata Ecuador y aislado en el norte y centro del Perú (7) Encuentes. P. reticulata Ecuador y aislado en el norte y centro del Perú (7) Encuentes. P. reticulata Ecuador y aislado en el norte y centro del Perú (7) Encuentes. P. sericea** Venezuela a Bolivia P. subsericans Centro y sur de Perú a extremo norte de Chile (6) Encontrado en 2900-5100 m, a menudo en las partes altas de cañones. P. subtusalbida Sur de Perú y Bolivia central (6) Encontrado en 2900-5100 m, a menudo en las partes altas de cañones. En las regiones con una precipitación anual de 600 mm y una altura de 3000-4500 m. P. tarapacana Frontera de Argentina, Bolivia, Chile, y Perú (6) Encontrado en 2900-5100 m, a menudo en las partes altas de cañones. Ocupan una var	P. flavipila	Andina occidental del centro del $\text{Per}\acute{\mathbf{u}}^{(\text{e})}$			
P. nicanima Ecuador hasta el sur de Peru ⁽¹⁾ P. titcarum Sur Peruano a Bolivia Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales. P. lamata Sur Peruano a Bolivia Pendientes envueltas en neblina de 2900-4100 m. P. lamaginosa Ecuador ⁽¹⁾ Ecuador y aislado en Perú ⁽²⁾ Bosques montañosos bajos. P. nœglecta Central y sur de Bolivia ⁽¹⁾ P. pauta Ecuador y aislado en Perú y Bolivia ⁽²⁾ P. paperi Peru central hasta el noreste de Bolivia ⁽²⁾ P. pepei Peru central hasta el noreste de Bolivia ⁽³⁾ P. nœglecta Cordilleras orientales de Colombia ⁽³⁾ P. nœglecta Cordilleras orientales de Colombia ⁽⁴⁾ P. pepei Perú a Bolivia, y aislado en Ecuador ⁽⁴⁾ En la zona de transición de los bosques montañosos húmedos a pajonales de puna. P. reticulata Ecuador y aislado en Ecuador ⁽⁴⁾ En la zona de la línea de bosque continuo hasta el páramo. Limite superior de bosques montañosos húmedos y zonas de niebla frecuentes. P. reticulata Ecuador y aislado en el norte y centro del Perú (**) En la zona de la línea de bosque continuo hasta el páramo. Limite superior de bosques montañosos húmedos y zonas de niebla frecuentes. P. reticulata Ecuador y aislado en Ecuador ⁽⁴⁾ Entre 3000-4600 m por cañón y laderas orientados sudoeste. P. sericca** Venezuela a Bolivia Sur de Perú y Bolivia central ⁽⁶⁾ Entre 3000-4500 m por cañón y laderas orientados sudoeste. P. subsericams Centro y sur de Perú y Bolivia central ⁽⁶⁾ Encontrado en 2900-5100 m, a menudo en las partes altas de cañones. P. tomentella Bolivia a Argentina, Polivia, Chile, y Perú (**) Se encuentran en alturas extremas de 4000-5200 m y pajasjes áridos. Ocupan una variedad de hábitats de mucha altitud con precipitaciones de 450-800 mm. Altos límites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuente.	P. hieronymi	Sur de Bolivia hasta el norte de Argentina ^(v)			
P. lanata Sur Peruano a Bolivia Pendientes envueltas en neblina de 2900-4100 m. P. lanuginosa Ecuador (x) Limitados a ambientes áridos de montaña. P. microphylla Ecuador y aislado en Perú(x) Aislado en el Volcán Chimborazo, Ecuador y trasplantes precolombinos en Perú. P. multijuga Norte del Peru(x) Bosques montañosos bajos. P. neglecta Central y sur de Bolivia(x) Encontrado en 2400-3500 m y tiende a crecer en arroyos o en lomas expuestas. P. pacensis Bolivia occidental(x) Valles inter-andinos y cordilleras occidentales desde 3200-4100 m. P. paulta Ecuador y aislado en Perú y Bolivia(x) Bosques de montaña hasta 4000 m, en zonas con neblina frecuentes. P. pepei Peru central hasta el noreste de Bolivia(x) Por encima de la línea de bosques montañosos húmedos a pajonales de puna. P. racemosa Perú a Bolivia, y aislado en Ecuador(x) Por encima de la línea de bosque continuo hasta el páramo. P. reticulata Ecuador y aislado en el norte y centro del Perú(x) Se encuentran en los bosques montañosos húmedos y zonas de niebla frecuentes. P. rugulosa Suroeste de Perú a extremo norte de Chile(x) Entre 3000-4600 m por cañón y laderas orientados sudoeste. P. subsericans Centro y sur de Perú (x) Encontrado en 2900-5100	P. incana	Ecuador hasta el sur de Perú ^(v)	Laderas occidentales de Ecuador desde 3500-4100 m. Hasta 4200 m en Perú.		
P. lanuginosa Ecuador (%) Ecuador y aislado en Perú (**) P. multipiga Norte del Peru (**) P. nuglecta Central y sur de Bolivia (**) P. pauta Ecuador y aislado en Perú y Bolivia (**) P. pepei Peru central hasta el noreste de Bolivia (**) P. racemosa Perú a Bolivia, y aislado en Ecuador (**) P. racemosa Perú a Bolivia, y aislado en el norte y centro del Perú (**) P. rugulosa Suroeste de Perú a extremo norte de Chile (**) P. subsericans Centro y sur de Perú (**) Entra 3000-4600 m por cañón y laderas orientados sudoeste. P. subtusalbida Sur de Perú y Bolivia, Chile, y Perú (**) P. tiracontandana Sur de Perú a Bolivia, aislado en Perú central (**) En la regiones con una precipitación anual de 600 mm y una altura de afones. Altos limites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuentes. Centro y sur de Perú a Bolivia, Chile, y Perú (**) Altos limites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuentran en alturas extremas de 4000 my paisajes áridos. Ocupan una variedad de hábitats de montaña de 1000 m en regiones con niebla frecuente. Altos limites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuentran en alturas extremas de 4000 my paisajes áridos. Ocupan una variedad de hábitats de mucha altitud con precipitaciones de 450-800 mm. Altos limites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuentes.	P. incarum	Sur Peruano a Bolivia	Principalmente en 3800-4200 m en zonas con lluvias estacionales.		
P. microphylla Ecuador y aislado en Perú ⁽⁶⁾ Aislado en el Volcán Chimborazo, Ecuador y trasplantes precolombinos en Perú. P. multijuga Norte del Peru ^(6,1) Bosques montañosos bajos. Encontrado en 2400-3500 m y tiende a crecer en arroyos o en lomas expuestas. P. pacensis Bolivia occidental ⁽⁶⁾ Valles inter-andinos y cordilleras occidentales desde 3200-4100 m. P. pauta Ecuador y aislado en Perú y Bolivia ⁽⁶⁾ Bosques de montaña hasta 4000 m, en zonas con neblina frecuentes. P. pepei Peru central hasta el noreste de Bolivia ⁽⁶⁾ Bosques de montaña hasta 4000 m, en zonas con neblina frecuentes. En la zona de transición de los bosques montañosos húmedos a pajonales de puna. Por encimosa Perú a Bolivia, y aislado en Ecuador ⁽⁶⁾ Límite superior de bosques montañosos húmedos y zonas de niebla frecuentes. Se encuentran en los bosques nublados altos y algunos valles interandinos. P. rugulosa Suroeste de Perú a extremo norte de Chile ⁽⁶⁾ Entre 3000-4600 m por cañón y laderas orientados sudoeste. P. sericea** Venezuela a Bolivia Sur de Perú y Bolivia central ⁽⁶⁾ Entos rugues de montaña, de 2600 m hasta 4100 m en muchas zonas del Perú. Encontrado en 2900-5100 m, a menudo en las partes altas de cañones. En las regiones con una precipitación anual de 600 mm y una altura de 3000-4500 m. Ocupan una variedad de hábitats de mucha altitud con precipitaciones de 450-800 mm. Altos límites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuente.	P. lanata	Sur Peruano a Bolivia	Pendientes envueltas en neblina de 2900-4100 m.		
P. multijuga Norte del Peru ^(6,7) Bosques montañosos bajos. P. neglecta Central y sur de Bolivia ^(6,7) Encontrado en 2400-3500 m y tiende a crecer en arroyos o en lomas expuestas. P. pacensis Bolivia occidental ⁽⁶⁾ Valles inter-andinos y cordilleras occidentales desde 3200-4100 m. P. pauta Ecuador y aislado en Perú y Bolivia ⁽⁷⁾ Bosques de montaña hasta 4000 m, en zonas con neblina frecuentes. P. pepei Peru central hasta el noreste de Bolivia ⁽⁸⁾ Bosques de montaña hasta 4000 m, en zonas con neblina frecuentes. P. pepei Peru central hasta el noreste de Bolivia ⁽⁸⁾ En la zona de transición de los bosques montañosos húmedos a pajonales de puna. P. nacemosa Perú a Bolivia, y aislado en Ecuador ⁽⁹⁾ Por encima de la línea de bosque continuo hasta el páramo. Límite superior de bosques montañosos húmedos y zonas de niebla frecuentes. Se encuentran en los bosques nublados altos y algunos valles interandinos. P. reticulata Ecuador y aislado en el norte y centro del Perú (*) P. rugulosa Suroeste de Perú a extremo norte de Chile ⁽⁶⁾ Entre 3000-4600 m por cañón y laderas orientados sudoeste. P. sericca** Venezuela a Bolivia P. subscricans Centro y sur de Perú (*) Encontrado en 2900-5100 m, a menudo en las partes altas de cañones. P. subtusalbida Sur de Perú y Bolivia central ⁽⁶⁾ En las regiones con una precipitación anual de 600 mm y una altura de 3000-4500 m. P. tomentella Bolivia a Argentina, y aislado en Perú central Ocupan una variedad de hábitats de mucha altitud con precipitaciones de 450-800 mm. Altos límites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuente.	P. lanuginosa	Ecuador ^(e,v)	Limitados a ambientes áridos de montaña.		
P. neglecta Central y sur de Bolivia (6x) Encontrado en 2400-3500 m y tiende a crecer en arroyos o en Iomas expuestas. P. pacensis Bolivia occidental(6) Valles inter-andinos y cordilleras occidentales desde 3200-4100 m. P. pauta Ecuador y aislado en Perú y Bolivia(6) Bosques de montaña hasta 4000 m, en zonas con neblina frecuentes. P. pepei Peru central hasta el noreste de Bolivia(6) En la zona de transición de los bosques montañosos húmedos a pajonales de puna. P. quadrijuga Cordilleras orientales de Colombia(6) Por encima de la línea de bosque continuo hasta el páramo. P. racemosa Perú a Bolivia, y aislado en Ecuador(7) Límite superior de bosques montañosos húmedos y zonas de niebla frecuentes. P. reticulata Ecuador y aislado en el norte y centro del Perú(6) Se encuentran en los bosques nublados altos y algunos valles interandinos. P. rugulosa Suroeste de Perú a extremo norte de Chile(6) Entre 3000-4600 m por cañón y laderas orientados sudoeste. P. sericca** Venezuela a Bolivia Bosques húmedos de montaña, de 2600 m hasta 4100 m en muchas zonas del Perú. P. subscricans Centro y sur de Perú(6x) Encontrado en 2900-5100 m, a menudo en las partes altas de cañones. P. subtusalbida Sur de Perú y Bolivia central(6) En las regiones con una precipitación anual de 600 mm y una altura de 3000-4500 m. P. tomentella Bolivia a Argentina, y aislado en Perú central Ge 450-800 mm. Altos límites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuente.	P. microphylla	Ecuador y aislado en Perú ^(v)	Aislado en el Volcán Chimborazo, Ecuador y trasplantes precolombinos en Perú.		
expuestas. P. pacensis Bolivia occidental ⁽⁶⁾ Valles inter-andinos y cordilleras occidentales desde 3200-4100 m. P. pauta Ecuador y aislado en Perú y Bolivia ⁽⁶⁾ Bosques de montaña hasta 4000 m, en zonas con neblina frecuentes. P. pepei Peru central hasta el noreste de Bolivia ⁽⁶⁾ Por encima de la línea de bosques montañosos húmedos a pajonales de puna. P. racemosa Perú a Bolivia, y aislado en Ecuador ⁽⁶⁾ P. reticulata Ecuador y aislado en el norte y centro del Perú ⁽⁶⁾ Se encuentran en los bosques montañosos húmedos y zonas de niebla frecuentes. Se encuentran en los bosques nublados altos y algunos valles interandinos. P. rugulosa Suroeste de Perú a extremo norte de Chile ⁽⁶⁾ P. sericca** Venezuela a Bolivia P. subsericans Centro y sur de Perú ⁽⁶⁾ Encontrado en 2900-5100 m, a menudo en las partes altas de cañones. P. subtusalbida Sur de Perú y Bolivia central ⁽⁶⁾ Sur de Perú y Bolivia, Chile, y Perú ⁽⁶⁾ Se encuentran en alturas extremas de 4000-5200 m y paisajes áridos. Ocupan una variedad de hábitats de mucha altitud con precipitaciones de 450-800 mm. Altos límites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuente.	P. multijuga	Norte del Peru ^(e,v)	Bosques montañosos bajos.		
P. pauta Ecuador y aislado en Perú y Bolivia (v) Bosques de montaña hasta 4000 m, en zonas con neblina frecuentes. P. pepei Peru central hasta el noreste de Bolivia (v) En la zona de transición de los bosques montañosos húmedos a pajonales de puna. P. quadrijuga Cordilleras orientales de Colombia (e) Por encima de la línea de bosque continuo hasta el páramo. Límite superior de bosques montañosos húmedos y zonas de niebla frecuentes. Se encuentran en los bosques nublados altos y algunos valles interandinos. P. rugulosa Suroeste de Perú a extremo norte de Chile (v) Entre 3000-4600 m por cañón y laderas orientados sudoeste. P. sericca** Venezuela a Bolivia Bosques húmedos de montaña, de 2600 m hasta 4100 m en muchas zonas del Perú. P. subtusalbida Sur de Perú y Bolivia central (e) En las regiones con una precipitación anual de 600 mm y una altura de 3000-4500 m. P. tarapacana Frontera de Argentina, Bolivia, Chile, y Perú (c) Se encuentran en alturas extremas de 4000-5200 m y paisajes áridos. Ocupan una variedad de hábitats de mucha altitud con precipitaciones de 450-800 mm. Altos límites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuente.	P. neglecta	Central y sur de Bolivia ^(e,v)	Encontrado en 2400-3500 m y tiende a crecer en arroyos o en lomas expuestas.		
P. pepei Peru central hasta el noreste de Bolivia ^(w) En la zona de transición de los bosques montañosos húmedos a pajonales de puna. P. quadrijuga Cordilleras orientales de Colombia ^(e) Por encima de la línea de bosque continuo hasta el páramo. Límite superior de bosques montañosos húmedos y zonas de niebla frecuentes. Se encuentran en los bosques nublados altos y algunos valles interandinos. P. rugulosa Suroeste de Perú a extremo norte de Chile ^(w) Entre 3000-4600 m por cañón y laderas orientados sudoeste. P. sericea** Venezuela a Bolivia Bolivia Encontrado en 2900-5100 m, a menudo en las partes altas de cañones. P. subsericans Centro y sur de Perú y Bolivia central ^(e) En las regiones con una precipitación anual de 600 mm y una altura de 3000-4500 m. P. tarapacana Frontera de Argentina, Bolivia, Chile, y Perú ^(c) Se encuentran en alturas extremas de 4000-5200 m y paisajes áridos. Ocupan una variedad de hábitats de mucha altitud con precipitaciones de 450-800 mm. Altos límites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuente.	P. pacensis	Bolivia occidental ^(e)	Valles inter-andinos y cordilleras occidentales desde 3200-4100 m.		
P. quadrijuga Cordilleras orientales de Colombia ^(e) Por encima de la línea de bosque continuo hasta el páramo. P. racemosa Perú a Bolivia, y aislado en Ecuador ^(v) Límite superior de bosques montañosos húmedos y zonas de niebla frecuentes. P. reticulata Ecuador y aislado en el norte y centro del Perú Se encuentran en los bosques nublados altos y algunos valles interandinos. P. rugulosa Suroeste de Perú a extremo norte de Chile ^(v) Entre 3000-4600 m por cañón y laderas orientados sudoeste. P. sericea** Venezuela a Bolivia Bosques húmedos de montaña, de 2600 m hasta 4100 m en muchas zonas del Perú. P. subsericans Centro y sur de Perú (e,v) Encontrado en 2900-5100 m, a menudo en las partes altas de cañones. P. subtusalbida Sur de Perú y Bolivia central ^(e) En las regiones con una precipitación anual de 600 mm y una altura de 3000-4500 m. P. tarapacana Frontera de Argentina, Bolivia, Chile, y Perú Se encuentran en alturas extremas de 4000-5200 m y paisajes áridos. Ocupan una variedad de hábitats de mucha altitud con precipitaciones de 450-800 mm. Altos límites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuente.	P. pauta	Ecuador y aislado en Perú y Bolivia ^(v)	Bosques de montaña hasta 4000 m, en zonas con neblina frecuentes.		
P. racemosa Perú a Bolivia, y aislado en Ecuador(v) Límite superior de bosques montañosos húmedos y zonas de niebla frecuentes. P. reticulata Ecuador y aislado en el norte y centro del Perú(v) P. rugulosa Suroeste de Perú a extremo norte de Chile(v) Entre 3000-4600 m por cañón y laderas orientados sudoeste. Bosques húmedos de montaña, de 2600 m hasta 4100 m en muchas zonas del Perú. P. subsericans Centro y sur de Perú(e,v) Encontrado en 2900-5100 m, a menudo en las partes altas de cañones. P. subtusalbida Sur de Perú y Bolivia central(e) En las regiones con una precipitación anual de 600 mm y una altura de 3000-4500 m. P. tarapacana Frontera de Argentina, Bolivia, Chile, y Perú(c) Se encuentran en alturas extremas de 4000-5200 m y paisajes áridos. Ocupan una variedad de hábitats de mucha altitud con precipitaciones de 450-800 mm. Altos límites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuente.	P. pepei	Peru central hasta el noreste de Bolivia ^(v)	En la zona de transición de los bosques montañosos húmedos a pajo- nales de puna.		
P. reticulata Ecuador y aislado en el norte y centro del Perú ^(v) P. reticulata Ecuador y aislado en el norte y centro del Perú ^(v) Entre 3000-4600 m por cañón y laderas orientados sudoeste. P. sericea** Venezuela a Bolivia Entre 3000-4600 m por cañón y laderas orientados sudoeste. Bosques húmedos de montaña, de 2600 m hasta 4100 m en muchas zonas del Perú. P. subsericans Centro y sur de Perú ^(e,v) Encontrado en 2900-5100 m, a menudo en las partes altas de cañones. En las regiones con una precipitación anual de 600 mm y una altura de 3000-4500 m. P. tarapacana Frontera de Argentina, Bolivia, Chile, y Perú ^(e) Bolivia a Argentina, y aislado en Perú central P. triacontandra Sur de Perú a Bolivia, aislado en centro de Perú Altos límites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuente.	P. quadrijuga	Cordilleras orientales de Colombia ^(e)	Por encima de la línea de bosque continuo hasta el páramo.		
P. rugulosa Suroeste de Perú a extremo norte de Chile ^(w) Entre 3000-4600 m por cañón y laderas orientados sudoeste. P. sericea** Venezuela a Bolivia Bosques húmedos de montaña, de 2600 m hasta 4100 m en muchas zonas del Perú. P. subsericans Centro y sur de Perú (e,v) Encontrado en 2900-5100 m, a menudo en las partes altas de cañones. P. subtusalbida Sur de Perú y Bolivia central(e) En las regiones con una precipitación anual de 600 mm y una altura de 3000-4500 m. P. tarapacana Frontera de Argentina, Bolivia, Chile, y Perú Se encuentran en alturas extremas de 4000-5200 m y paisajes áridos. P. tomentella Bolivia a Argentina, y aislado en Perú central de 450-800 mm. P. triacontandra Sur de Perú a Bolivia, aislado en centro de Perú Altos límites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuente.	P. racemosa	Perú a Bolivia, y aislado en Ecuador ^(v)			
P. sericea** Venezuela a Bolivia Bosques húmedos de montaña, de 2600 m hasta 4100 m en muchas zonas del Perú. P. subsericans Centro y sur de Perú (e,v) Encontrado en 2900-5100 m, a menudo en las partes altas de cañones. P. subtusalbida Sur de Perú y Bolivia central(e) En las regiones con una precipitación anual de 600 mm y una altura de 3000-4500 m. P. tarapacana Frontera de Argentina, Bolivia, Chile, y Perú(e) Se encuentran en alturas extremas de 4000-5200 m y paisajes áridos. P. tomentella Bolivia a Argentina, y aislado en Perú central P. triacontandra Sur de Perú a Bolivia, aislado en centro de Perú Altos límites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuente.	P. reticulata	Ecuador y aislado en el norte y centro del Perú $^{(v)}$	•		
P. subsericans Centro y sur de Perú(ex) Encontrado en 2900-5100 m, a menudo en las partes altas de cañones. P. subtusalbida Sur de Perú y Bolivia central(e) En las regiones con una precipitación anual de 600 mm y una altura de 3000-4500 m. P. tarapacana Frontera de Argentina, Bolivia, Chile, y Perú(c) Se encuentran en alturas extremas de 4000-5200 m y paisajes áridos. P. tomentella Bolivia a Argentina, y aislado en Perú central Cocupan una variedad de hábitats de mucha altitud con precipitaciones de 450-800 mm. P. triacontandra Sur de Perú a Bolivia, aislado en centro de Perú Altos límites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuente.	P. rugulosa	Suroeste de Perú a extremo norte de Chile ^(v)			
P. subtusalbidaSur de Perú y Bolivia central(e)En las regiones con una precipitación anual de 600 mm y una altura de 3000-4500 m.P. tarapacanaFrontera de Argentina, Bolivia, Chile, y Perú(c)Se encuentran en alturas extremas de 4000-5200 m y paisajes áridos.P. tomentellaBolivia a Argentina, y aislado en Perú centralOcupan una variedad de hábitats de mucha altitud con precipitaciones de 450-800 mm.P. triacontandraSur de Perú a Bolivia, aislado en centro de PerúAltos límites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuente.	P. sericea**	Venezuela a Bolivia	•		
P. tarapacana Frontera de Argentina, Bolivia, Chile, y Perú ^(c) Se encuentran en alturas extremas de 4000-5200 m y paisajes áridos. P. tomentella Bolivia a Argentina, y aislado en Perú central Ocupan una variedad de hábitats de mucha altitud con precipitaciones de 450-800 mm. P. triacontandra Sur de Perú a Bolivia, aislado en centro de Perú Altos límites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuente.	P. subsericans	Centro y sur de Perú ^(e,v)	Encontrado en 2900-5100 m, a menudo en las partes altas de cañones.		
P. tomentella Bolivia a Argentina, y aislado en Perú central Ocupan una variedad de hábitats de mucha altitud con precipitaciones de 450-800 mm. P. triacontandra Sur de Perú a Bolivia, aislado en centro de Perú frecuente. Altos límites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuente.	P. subtusalbida	Sur de Perú y Bolivia central ^(e)	En las regiones con una precipitación anual de 600 mm y una altura de 3000-4500 m.		
P. triacontandra Sur de Perú a Bolivia, aislado en centro de Perú de 450-800 mm. Altos límites de los bosques húmedos, a 4000 m en regiones con niebla frecuente.	P. tarapacana	Frontera de Argentina, Bolivia, Chile, y Perú ^(c)	Se encuentran en alturas extremas de 4000-5200 m y paisajes áridos.		
frecuente.	P. tomentella	Bolivia a Argentina, y aislado en Perú central			
P. weberbaueri** Ecuador hasta el sur de Perú ^(v) Los bosques húmedos montañosos, de 2500-4300 m.	P. triacontandra	Sur de Perú a Bolivia, aislado en centro de Perú			
	P. weberbaueri**	Ecuador hasta el sur de Perú ^(v)	Los bosques húmedos montañosos, de 2500-4300 m.		

^{*}De acuerdo al 2011 Lista Roja de Especies Amenazadas. ** Especies modelado.

TABLA ZUTTA ET AL, 2012: Descripción de la distribución de especies de Polylepis, notas sobre la ecología y estado de conservación*.

⁽e) Endémico, (v) Vulnerable, (c) Casi amenazada



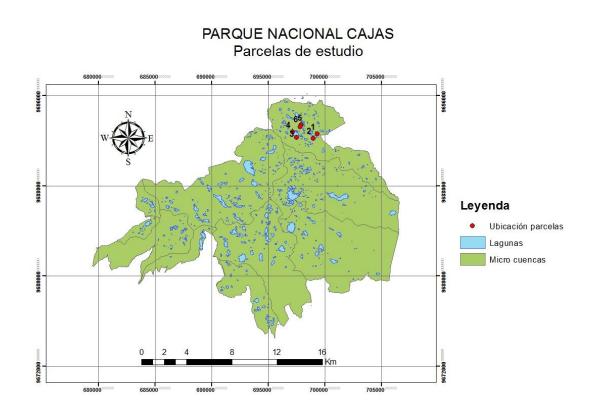


Rangos altitudinales de diferentes especies de Polylepis, ordenados según cota inferior.

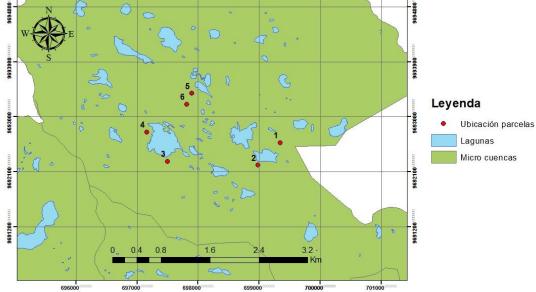
Fuente: Simpson, 1979

Elaboración: Yallico, 1992





PARQUE NACIONAL CAJAS Parcelas de estudio



Parcelas experimentales de Polylepis reticulata en el Parque Nacional Cajas.







Vista de las parcelas desde Google Earth 2014.



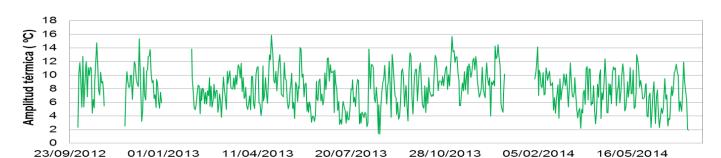


Estación meteorológica ubicada en el centro de la zona de estudio, próxima a la laguna Toreadora.

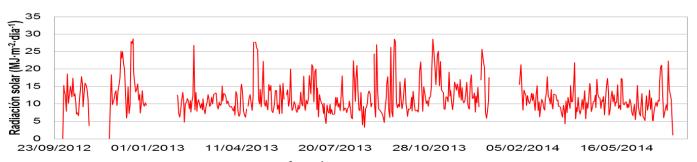


Variables Climáticas:

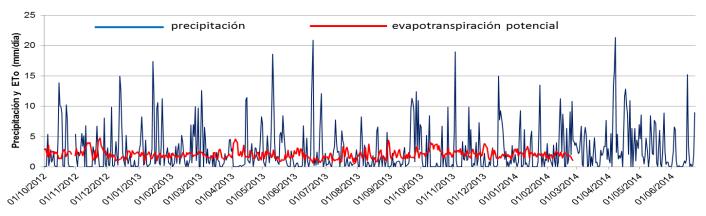




P.N. El Cajas: Amplitud térmica diaria



P. N. El Cajas: Radiación solar (MJ·m⁻²·dia⁻¹)



P. N. El Cajas: Precipitación y ETP (mm/día)





Pesaje de las bolsas vacías



Pesaje de las bolsas con hojarasca



Bolsas de descomposición listas para ser instaladas en las parcelas





Bolsas de descomposición colocadas en el suelo



Las bolsas son cubiertas con musgo y hojarasca presentes en el suelo





Vista frontal del recolector de desfronde



Vista superior del recolector de desfronde



Hojarasca almacenada en el recolector





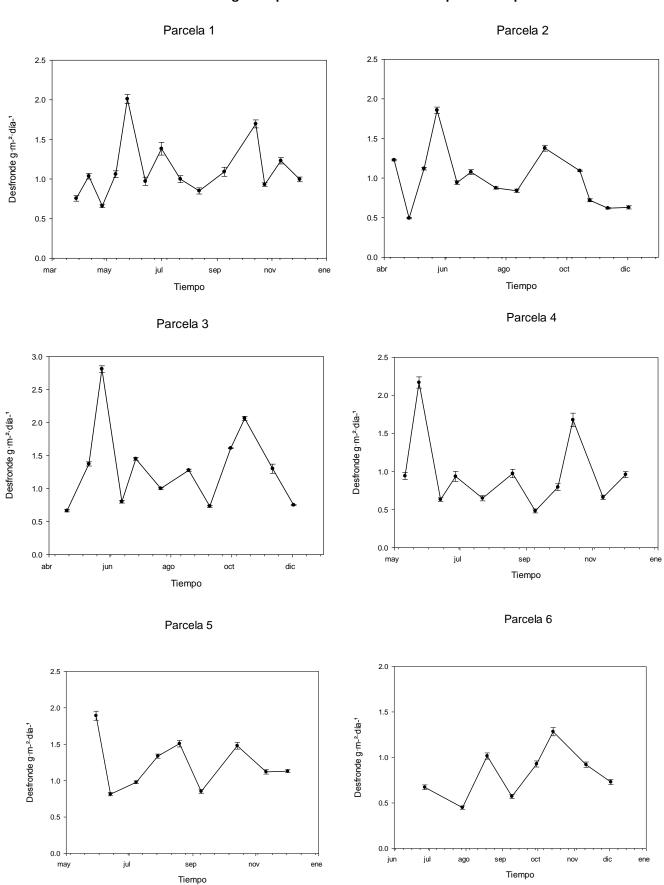
Ubicación de un recolector debajo de la copa de un árbol



Vista de la distribución de los recolectores dentro de la parcela

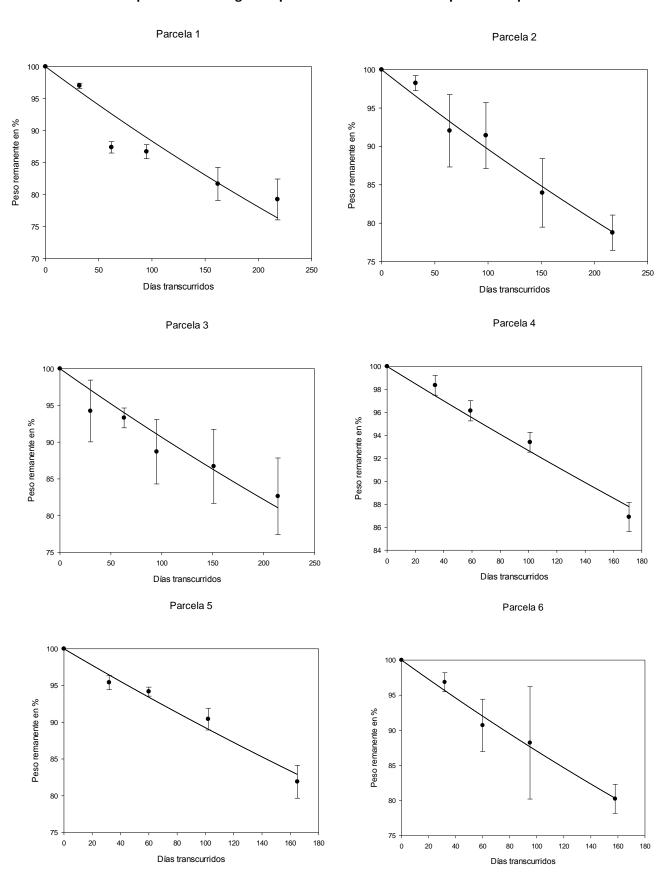


Desfronde a lo largo del período de muestreo en las parcelas experimentales





Descomposición a lo largo del período de muestreo en las parcelas experimentales





Variables Topográficas

Parcela	Altitud (m.s.n.m.)	Pendiente (º)	Orientación (º)
1	3811	20°	105°
2	3841	25°	30°
3	3930	25°	340°
4	3890	0 °	110°
5	3833	30°	45°
6	3735	3°	85°

Variables Estructurales

Parcela	Densidad (árboles/ha)	DBH±SE (cm)	Área basal (m²/ha)	Índice Foliar	Peso específico foliar (g·m)
1	8800	6.62±0.34	61.11	3.60	163
2	1300	14.49±2.35	28.20	2.82	177
3	2000	13.46 ±1.80	38.10	3.80	195
4	1700	22.33±1.93	74.55	3.45	226
5	3100	15.75±0.96	67.13	3.51	173
6	7250	9.36±0.38	54.12	3.45	202

DBH: Diámetro a la altura del pecho

SE: Error estándar

El DBH medio se ha calculado ponderando la frecuencia de árboles de diferente tamaño en cada parcela.

Fuente: Pacheco (En Proceso)