

REVISION

Temperaturas bajas y límites altitudinales en ecosistemas de plantas superiores: respuestas de las especies al frío en montañas tropicales y subtropicales

Low temperature and altitudinal limits in plant ecosystems: species responses to cold in tropical and subtropical mountains

H. MARINO CABRERA

Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales (C.I.E.L.A.T.)
Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida 5101,
Venezuela. E-mail: cabrera@ciens.ula.ve / cielat@ciens.ula.ve

RESUMEN

Los ecosistemas de alta montaña se caracterizan por las temperaturas bajas del aire y heladas nocturnas, cambiando el patrón de presencia de éstas con la latitud, la altitud y la topografía. La temperatura mínima es una variable importante en los límites de distribución de la vegetación, debido a que las especies difieren en sensibilidad y capacidad para resistirlas. Así, las plantas tropicales y extratropicales presentan diferentes estrategias para sobrevivir, relacionadas además con el mecanismo que poseen de evasión y/o de tolerancia al congelamiento. Esta revisión pretende explicar el papel de las temperaturas bajas en los límites altitudinales de los ecosistemas de plantas superiores, comparando las respuestas adaptativas al frío en las especies de altas montañas tropicales y subtropicales. El límite superior del bosque en montañas tropicales del este de África y en el norte de los Andes corresponde a la altitud libre de heladas, lo que contrasta en México, donde este factor ambiental delimita bosques mixtos y bosques de coníferas. Sin embargo, en montañas tropicales a altitudes más bajas del límite arbóreo, los factores que separan los tipos de vegetación no dependen sólo de las temperaturas. En contraste, en las regiones montañosas templadas de Norteamérica, dominadas por bosques de coníferas siempreverdes, la capacidad de resistencia a las bajas temperaturas que presentan las especies ha sido descrita como explicación a la formación del límite arbóreo y la distribución altitudinal de las especies de árboles. Por otro lado, los patrones latitudinales de bosques en la alta montaña del este y del sur de Asia sugieren que la zonación altitudinal está relacionada con la estacionalidad de la temperatura, lo que difiere al norte y al sur de los 20° N. Asimismo, en Japón, con clima subtropical hasta frío severo desde el sur hasta el norte, se señala a la temperatura como el factor que determina las zonas de vegetación. En el Hemisferio Sur predominan bosques siempreverdes de especies de hoja ancha y bosques de coníferas, caracterizados por cambios estacionales menos extremos, en que la distribución en altitud de las especies de árboles está relacionada con su capacidad de resistencia al congelamiento. En estas zonas templadas las especies de plantas presentan un período de transición desde un bajo a un alto nivel de resistencia a bajas temperaturas y frente a congelamiento, permitiendo esta aclimatación estacional en las plantas enfrentar el clima de las latitudes subtropicales. En especies de alta montaña tropical en los Andes, Hawaii y África, los mecanismos de evasión por superenfriamiento y de tolerancia a congelamiento estarían relacionados, además de la duración de las bajas temperaturas nocturnas en estos ambientes, a las formas de vida de las plantas: las que crecen a nivel del suelo presentarían tolerancia, las arborescentes lo evaden y las del estrato intermedio exhiben ambos mecanismos. Este patrón entre la altura de la planta y el mecanismo de resistencia a bajas temperaturas, descrito también para los Andes subtropicales en Chile, estaría relacionado al microclima en que se encuentran las especies. Finalmente, el efecto de las temperaturas congelantes en plantas superiores parece ser el principal factor –sin ser el único– en limitar la distribución latitudinal y altitudinal en las especies.

Palabras clave: bajas temperaturas, alta montaña, límite arbóreo, evasión y tolerancia al congelamiento.

ABSTRACT

The high mountain ecosystems are characterized by low air temperatures and nocturnal freezing, changing their occurrence with latitude, altitude and topography. The minimum temperature is an important variable in the limits of vegetation distribution, due to the different sensibility and resistance capacity of the species. Thus, tropical and extratropical plants present different strategies to survive, furthermore related with the avoidance and/or tolerance mechanisms against freezing. This review attempts to explain the role of low temperatures in the altitudinal limits of higher plants ecosystems, comparing the adaptive responses to low temperatures in tropical and subtropical high mountain species. The higher limit of the forest in

tropical mountains in the east of Africa and the north of the Andes correspond with freezing-free altitude, contrasting with Mexico, where this environmental factor sets out the boundaries of mixed and coniferous forests. However, in tropical mountains below the altitude of treeline, the factors that separate different types of vegetation depend not only on the temperature. In contrast, in the temperate mountain regions of Northamerica, dominated by evergreen coniferous forests, the capacity of supercooling under low temperatures has been described as the explanation for the treeline formation and the altitudinal distribution of tree species. On the other hand, the latitudinal patterns of forest in the high mountain in the east and south of Asia suggest that the altitudinal zonation is related to seasonal temperature fluctuations, deferring from the north and south of 20° N. In Japan, which has subtropical to severe cold climates from south to north, the temperature has been indicated as the determinant factor of vegetation zones. In the South Hemisphere, with mild seasonal changes, the altitudinal distribution of trees in forests of evergreen and coniferous species, are related with their resistance to freezing. In these temperate zones, plant species have a transitional period from low to high level of resistance against low temperatures and freezing; this cold acclimation allows these species to face the climate of subtropical latitudes. In tropical high mountain species in the Andes, Hawaii and Africa, low temperatures avoidance by supercooling and the freezing tolerance mechanisms would be related, besides, with the plant life-forms: plants that grow at the soil level show tolerance, the shrubby ones avoidance and the intermediate stratum exhibits both mechanisms. This pattern between plant life-form and low temperature resistance mechanism, also described for subtropical Andes in Chile, would be related to microclimatic conditions around the species. Finally, the effect of freezing temperatures in higher plants seems to be a major factor, but not the only one, that limits the latitudinal and altitudinal distribution of species.

Key words: low temperatures, high mountain, treeline, avoidance and tolerance to freezing.

INTRODUCCION

Los ecosistemas de alta montaña se caracterizan por las temperaturas bajas del aire y heladas nocturnas (Smith & Young 1987). Ellas limitan el crecimiento y sobrevivencia de las plantas en estos hábitat (Sakai & Larcher 1987) interactuando con otros factores abióticos (Körner & Larcher 1988). El clima en la alta montaña tropical difiere significativamente del de las regiones templadas, particularmente en relación a los patrones diurnos y estacionales de cambio en las temperaturas (Sarmiento 1986, Rundel 1994), siendo característico "un verano cada día y un invierno cada noche" y es este cambio extremo en temperaturas un elemento crítico de estrés que enfrentan las plantas en estos ambientes. En la alta montaña, las bajas temperaturas resultan de un balance energético negativo, cambiando el patrón de presencia de las temperaturas y heladas con la latitud, la altitud y la topografía, siendo las temperaturas mínimas una variable importante en los límites de distribución de los mayores tipos de vegetación (Woodward & Williams 1987, Prentice et al. 1992), afectando funciones vitales en las plantas y limitando la distribución de las especies dependiendo de su intensidad, duración y variabilidad (Sakai & Larcher 1987). Resultado de que las especies difieren en su capacidad para resistir las temperaturas bajas y en base a los límites específicos de resistencia al frío, es posible distinguir los siguientes grupos: 1.- Plantas sensibles al frío (daño foliar a tempe-

raturas sobre el punto de congelamiento); 2.- Sensibles al congelamiento (presentan daño foliar al formarse hielo en los tejidos), y 3.- Tolerantes al congelamiento (toleran congelamiento extracelular en sus tejidos sin presentar daño foliar).

Las plantas de zonas tropicales y extratropicales difieren en el mecanismo de resistencia a las bajas temperaturas (evasión por superenfriamiento y/o de tolerancia al congelamiento) y en la máxima resistencia que alcanzan frente a las bajas temperaturas (Tabla 1). Estas estrategias incluyen el superenfriamiento, que consiste en que el agua en las células de la planta permanece en forma líquida a temperaturas por debajo de 0° C, es decir, se evade la formación de hielo. La otra estrategia, tolerancia al congelamiento extracelular, consiste en la salida de agua fuera de la célula vegetal hacia los espacios intercelulares y que al expandirse por congelamiento del tejido no provoca el daño que produciría al interior de la célula. La diferencia entre la temperatura de congelamiento y la temperatura a la cual ocurre daño del tejido, permite determinar en las plantas la capacidad para evadir o tolerar el congelamiento de agua en los espacios intercelulares, indicando cuál mecanismo de resistencia a las temperaturas bajas presenta la especie (Levitt 1980, Sakai & Larcher 1987). Ya que el efecto de las temperaturas congelantes en plantas leñosas parece ser el principal factor en limitar la distribución latitudinal y altitudinal en plantas, se presenta en este trabajo una revisión con el objetivo de entender el

TABLA 1

Nivel de resistencia a temperaturas mínimas en hojas de especies de plantas en diferentes regiones climáticas y en diferentes formaciones de vegetación. La temperatura mínima tolerada es el límite de resistencia en el tejido después de someter las hojas a bajas temperaturas (tomado de Sakai & Larcher 1988, Prentice et al. 1992)

Resistance to low temperatures in leaves of plant species from different climatic regions and different vegetation formations. The minimum temperature tolerance is the resistance limit in the tissue after subject leaves at low temperatures (from Sakai & Larcher 1988, Prentice et al. 1992)

<i>Región climática, Especies y Tipo de vegetación</i>	<i>Temperatura mínima tolerada (° C)</i>
Trópicos (siempre verde hoja ancha: svha)	+5 a -10
Arboles	+5 y -2
Sotobosque	+5 y -2
Alta montaña	-5 y -10
Subtrópicos (svha sensible y resistente a heladas)	0 a -15, respectivamente
Leñosas esclerofilas	-8 y -12
Palmas subtropicales	-5 y -14
Suculentas	-5 y -10
Gramíneas C ₄	-1 y -3
Templadas (svha)	-15 a -30
Leñosas (costeras en invierno moderado)	-6 y -15
Arboles (relictos de origen ártico)	-10 y -25
Arbustos enanos en brezales atlánticos (deciduos de hoja ancha)	-20 y -30 hasta -40
Arboles	-25 y -40
Arbustos de amplia distribución	-25 y -40
Hierbas de sol y de sombra	-10 y -20
Hidrófilas	-10
Areas de inviernos fríos	-15 a -196
Coníferas siempre verdes (H. Sur)	-15 y -20
Coníferas siempre verdes (H. Norte)	-40 y -90
Arboles boreales deciduos de hoja ancha	sin límite (-196)
Arbustos enanos árticos y alpinos	-30 y -70
Hierbas de alta montaña y del ártico	-30 y -196

papel de las temperaturas bajas en los límites altitudinales de ecosistemas de bosque, de árboles y en diferentes tipos de plantas superiores, comparando las respuestas adaptativas en las especies al frío entre altas montañas tropicales y subtropicales.

Ecosistemas de bosque y límite arbóreo

En montañas tropicales se encuentran diferentes tipos de bosques (Grubb 1977) en las que el límite altitudinal de cada ecosistema cambia con el tamaño de la montaña, el llamado efecto Massenerhebung, encontrándose formaciones mayores en montañas altas y grandes que en montañas pequeñas, cerca del mar o en islas. El cambio de las temperaturas en relación a la altitud presenta marcados efectos en los patrones de distribución de la vegetación (Fig. 1), sugiriéndose que pequeñas diferencias en la frecuencia de heladas

—las que pueden ocurrir en cualquier época del año— podrían determinar la línea divisoria entre los ecosistemas de bosque y páramo en las laderas húmedas de los Andes (Sarmiento 1986), encontrándose que el límite superior del bosque continuo al este de Africa y en el norte de los Andes corresponde al límite de la zona libre de heladas (Troll 1973). Así mismo, en la zona donde ocurre el límite arbóreo en el Mt. Wilhelm en Papua Nueva Guinea, el efecto desecante del viento y la ocurrencia de heladas han sido señalados como los factores probables que limitan el crecimiento de los árboles (Corlett 1987). La cobertura de nieve persistente o la abrasión por ella de las hojas no serían factores que causan y expliquen el límite arbóreo en el trópico, debido a que esta no es importante en la altitud a las que se presenta el límite del crecimiento de árboles en estas latitudes, entre los 3.200 y 3.600 msnm (Young 1993).

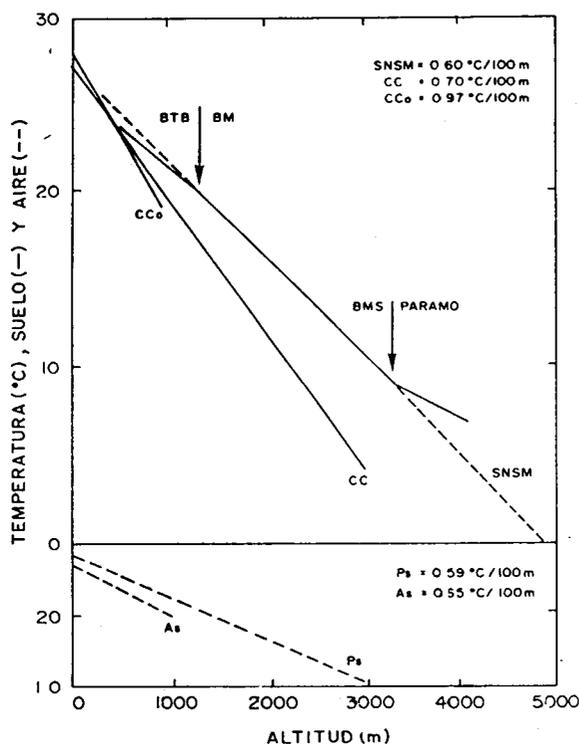


Fig. 1: Relación entre temperatura estable del suelo (—) y la temperatura media del aire (---) con la altitud en montañas tropicales: Cerro Copey (CCo) en Isla Margarita en Venezuela, Cordillera de la Costa (CC) en República Dominicana y Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM) en Colombia; Lado Pacífico (Ps) y Atlántico (As) en Costa Rica. Se indican los límites en la distribución entre los bosques lluviosos de tierras bajas (BTB) y montanos lluviosos (BM) y entre el montano lluvioso superior (BMS) y la vegetación de páramo (tomado de Cavalier en prensa).

Relation between steady soil temperature (—) and mean air temperature (---) with the altitude in tropical mountains: Cerro Copey (CCo) in Isla Margarita in Venezuela, Cordillera de la Costa (CC) in República Dominicana and Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM) in Colombia; Pacific (Ps) and Atlantic side (As) in Costa Rica. Arrows indicate distributional limits between lowland (BTB) and mountain rainforest (BM) and between upper mountain rainforest (BMS) and the paramo vegetation (from Cavalier en prensa).

Cambios en la distribución altitudinal de las temperaturas bajas y de las líneas de nieves pudieron ser factores importantes de la glaciación cuaternaria (Clapperton 1994) y del clima pleistocénico en la flora de América (Vuilleumier 1971), así como de los cambios paleoclimáticos en los ecosistemas templados del Hemisferio Sur (Markgraf et al. 1995).

No están descritos los mecanismos de evasión y/o tolerancia a temperaturas bajas que pueden presentar los árboles del límite superior de bosques tropicales montanos. Sin embargo, estudios realizados en los Andes venezolanos de Mérida en diferentes especies del límite arbóreo como *Espeletia neerifolia* (Compositae), *Podocarpus oleifolius* (Podocarpaceae) y *Alnus jorullensis* (Betulaceae) sugieren que a pesar de presentar tolerancia al congelamiento, lo que permite alcanzar altitudes mayores, el balance de carbono para los árboles se tornaría negativo a mayor altitud (HM Cabrera, resultados no publicados). Esta explicación se apoya en lo descrito para la única especie de árbol en los Andes que crece hasta los 4.600 msnm, en altitudes por sobre la línea de bosque continuo, *Polylepis sericea* (Rosaceae). Se ha sugerido que su distribución en altitudes mayores se debe a que presenta un balance de carbono positivo en ambientes con temperaturas bajas a lo largo del año, incluso en el período de sequía estacional, unido con un eficiente mecanismo de resistencia por evasión a las bajas temperaturas nocturnas (Rada et al. 1985b, Rada et al. 1996). A diferencia de los Andes tropicales, en México la línea inferior de heladas estaría delimitando los bosques mixtos y bosques de coníferas (Lauer & Klaus 1975). El límite arbóreo en los volcanes centrales de México (19° N) que ocurre a 4.000 msnm y está formado por bosques puros de la conífera boreal *Pinus hartwegii* por sobre los bosques mixtos y de coníferas, estaría condicionado por un invierno seco en que la nieve tendría poca importancia en la formación del límite altitudinal de árboles (Lauer 1978). Se ha indicado que las temperaturas bajas junto a la disponibilidad de agua en el suelo, que está determinado principalmente por el número de días con heladas, serían los factores limitantes en el crecimiento de la vegetación arbórea.

Se ha sugerido que el límite superior de cada formación de bosque es función de la temperatura y que el inferior estaría determinado por otros factores, e.g. competencia interespecífica, más que por temperaturas altas (Grubb 1977). A lo largo de un gradiente altitudinal, las comunidades de vegetación en Guatemala están distribuidas ca. 200 m por debajo de sus equivalentes en México, que

para el cambio de temperatura con la altitud para esta región (0,5-0,6° C/100 m) corresponde a que los grupos de vegetación en Guatemala están distribuidos en áreas con temperaturas $\pm 1,7^\circ$ C más altas (Islebe & Velázquez 1994). Las causas detrás de esta diferencia en la distribución altitudinal de los tipos comunes de vegetación se explican por la mayor cercanía de Guatemala al Ecuador y al “efecto Massenerhebungs” más evidente en México. Sin embargo, a pesar de la influencia de este gradiente de temperatura en dirección norte-sur (México más frío que Guatemala) el análisis de la respuesta a factores ecoclimáticos sobre los 3.000 msnm en las comunidades de bosques mixtos, de coníferas y monoespecíficos de *Pinus Hartwegii*, indica la importancia de un gradiente de humedad con condiciones más secas en altitudes mayores, donde diferentes factores como precipitación, temperatura, competencia y diferencias en tipos de suelo tienen un papel importante y contribuyen en explicar los límites altitudinales en la distribución de estos ecosistemas de bosque (Islebe & Velázquez 1994; Islebe et al. 1995). Por otro lado, el límite entre los bosques lluviosos de tierras bajas y bosques montanos cerca de los 1.200 msnm se correlaciona con la base del “primer piso de nubes” y con un aumento en la precipitación. Es probable que a esa altitud el incremento en el contenido de agua del suelo o cambios en sus propiedades químicas –mayor carbono orgánico y nitrógeno total– en los Andes, Borneo, Costa Rica y Sarawak (Cavelier en prensa) podrían explicar este límite entre ecosistemas de bosque de la vegetación tropical. Asimismo, el límite entre los bosques lluviosos montanos inferior y superior se ha correlacionado con la formación de nubes, anegamiento y otras características del suelo (Van der Hammen 1984) encontrándose en montañas tropicales que los factores que controlan los límites entre los tipos de vegetación a altitudes más bajas del límite arbóreo son complejos y no dependen sólo de las temperaturas. Varios autores han analizado aspectos particulares del límite superior del bosque en montañas tropicales (Miehe & Miehe 1994), la ecofisiología de árboles en el límite arbóreo (Tranquillini 1979) y las causas probables al presentarse en diferentes ambientes, en que características de la forma

de crecimiento arbóreo limitarían la distribución altitudinal de los árboles (Stevens & Fox 1991).

Las regiones montañosas templadas de Norteamérica están dominadas por bosques de coníferas siempreverdes, presentándose entre los 2.500-4.200 msnm en el suroeste y desde los 1.700 hasta los 3.500 msnm cerca de la frontera entre Estados Unidos y Canadá. Diferentes autores sugieren la desecación invernal por viento y la muerte de las acículas como posible explicación en la formación del límite arbóreo y el hábito de *Krummholz* (enano) de algunas especies, correlacionándolo además con las temperaturas mínimas de verano y acumulación de nieve (Wardle 1968). Sin embargo, un importante factor en la distribución altitudinal de los árboles podría ser la capacidad de superenfriamiento –la temperatura a la cual ocurre congelamiento del tejido– que presentan las especies del límite arbóreo, que en el invierno llega a cerca de -40° C y coincide con la temperatura calculada para la altitud de diferentes límites arbóreos en Colorado y otras regiones montañosas en el oeste de Norteamérica (Becwar et al. 1981). Coníferas (Pinaceae) que alcanzan el límite arbóreo como *Picea engelmannii*, *Pseudotsuga menziesii* y *Abies lasiocarpa* presentan tolerancia a congelamiento con temperaturas de -40° hasta -45° C, entre 10° y 20° C más bajas que las mínimas toleradas por otras especies de esta familia distribuidas en altitudes menores (*Pinus patula*, *Cedrus deodora*, *Tsuga dunosa* y *Abies spectabilis*). Esto último también ha sido descrito en otras familias de coníferas distribuidas tanto en Norteamérica: *Sequoia sempervirens* (Taxodiaceae) y *Cupressus macrocarpa* (Cupressaceae), como en Japón: *Podocarpus macrophylla* (Podocarpaceae), *Juniperus chinensis* (Cupressaceae) y *Torreya nucifera* (Taxaceae) y en China: *Metasequoia glytostroboides* (Taxodiaceae). Sin embargo, a pesar de la relación entre esta capacidad de superenfriamiento y la distribución de cada especie, en latitudes más extremas en Norteamérica y Asia en especies de diferentes géneros de Pinaceae (*Abies*, *Pinus*, *Larix*, *Picea*) se alcanzan niveles de resistencia al congelamiento entre -60° y -70° C (Sakai & Larcher 1987). Además del nivel de resistencia al frío, otros aspectos como el ba-

lance de carbono anual podría estar desempeñando un importante papel en la formación del límite arbóreo superior en estos ecosistemas, por medio de la formación de caracteres de protección, como es el desarrollo de una fuerte cutícula, contra desecación y mortalidad por viento (Tranquillini 1979). Apoyando esta hipótesis sobre los factores que limitan la distribución altitudinal, ha sido sugerido que la capacidad de superenfriamiento en las especies de árboles estaría limitando la distribución hacia latitudes más al norte –con temperaturas más bajas– como puede concluirse de la superposición entre el límite norte de la formación de bosque decido en Norteamérica con la isoterma de temperatura mínima promedio anual de -40°C (Arris & Eagleson 1989).

En otras zonas templadas del Hemisferio Norte los patrones latitudinales de bosques en la alta montaña del este y del sur de Asia indican que la zonación altitudinal esta relacionada a la estacionalidad de la temperatura, que difiere al norte y al sur de los 20°N (Tabla 2, Fig. 2). Al sur de esta latitud, árboles siempre verdes de hoja ancha alcanzan el límite altitudinal del bosque o límite arbóreo, en el que la temperatura media del mes más frío esta sobre -1°C . Sin embargo, al norte de esa latitud, el límite altitudinal del bosque está formado por especies acucifolias siempreverdes, con los árboles deciduos de hoja ancha en altitudes menores (Ohsawa 1990). Bosques deciduos templados y de coníferas

toleran inviernos con temperaturas bajo -1°C , desarrollándose por sobre la zona de bosques siempreverdes de hoja ancha y relacionado a sus rangos de distribución latitudinal y altitudinal se presentan grandes diferencias en la resistencia al congelamiento en las especies. En montañas húmedas de Asia, el régimen contrastante de temperatura tropical y templado, este último un ambiente estacional con limitaciones por bajas temperaturas, genera diferentes patrones altitudinales con respecto a la distribución de la altura de los árboles y en la riqueza de especies (Ohsawa 1995). Finalmente, en Japón diferentes regímenes climáticos (subtropical hasta frío severo) se presentan de sur a norte, siendo la temperatura el factor que determina las zonas de vegetación. El límite arbóreo en los 36°N ocurre entre 2.450 y 2.650 msnm, predominando bosques de coníferas siempreverdes, arbustales de *Pinus pumila* o de otras especies de hoja ancha de diferentes géneros de especies deciduas y siempreverdes (Wardle 1977, Yanagimachi & Ohmori 1991). La mayoría de árboles siempreverdes de hoja ancha (e.g. *Ligustrum japonicum*, *Ilex integra*, *Quercus gilva*, *Q. glauca*, *Q. sessiliflora*, *Eurya japonica* y *Camelia japonica*) en el límite norte de su distribución presentan temperaturas de superenfriamiento y tolerancia al congelamiento entre -15° y -18°C , que coinciden en 1° a 2°C con la temperatura media del mes más frío y es comparable a temperaturas mínimas extremas entre -15° y

TABLA 2

Temperaturas medias cerca del límite del bosque en montañas del este y sur de Asia (tomado de Ohsawa 1990). *Calculada con la fórmula señalada en el texto de la Figura 2

Mean temperatures near the forest limit in mountains of the east and south of Asia (from Ohsawa 1990).

*Calculated with the formula shown in Figure 2

Localidad	Latitud	Longitud	Límite bosque (msnm)	Temperatura estimada en el límite del bosque ($^{\circ}\text{C}$)			
				Anual	Mes cálido	Mes frío	Suma de temperaturas ($^{\circ}\text{C} \cdot \text{mes}$)*
Mt Akandeke, Japón	43.3°N	144.1°E	1600	-3.1	13.9	-17.9	17.8
Mt Nantaisan, Japón	36.7°N	139.3°E	2700	-2.4	11.5	-16.1	15.1
Sertar, China	32.3°N	100.4°E	3895	-0.1	10.0	-11.4	13.4
Litang, China	30.0°N	100.2°E	4200	3.0	10.4	-6.1	20.4
Daocheng, China	29.0°N	100.1°E	4200	1.2	9.2	-8.6	14.6
Tibet, China	29.0°N	-	4000	1.8	9.8	-7.8	13.0
Namche Bazar, Nepal	27.5°N	86.4°E	3900	3.7	9.3	-3.2	16.8
Walungch Gola, Nepal	27.4°N	87.5°E	3800	2.4	8.3	-5.0	10.0
Mt Yushan, Taiwán	23.5°N	121.0°E	3600	5.0	-	-	12.0
Mt Wilhelm, N. Guinea	5.4°S	145.1°E	3800	5.8	6.2	5.4	10.2

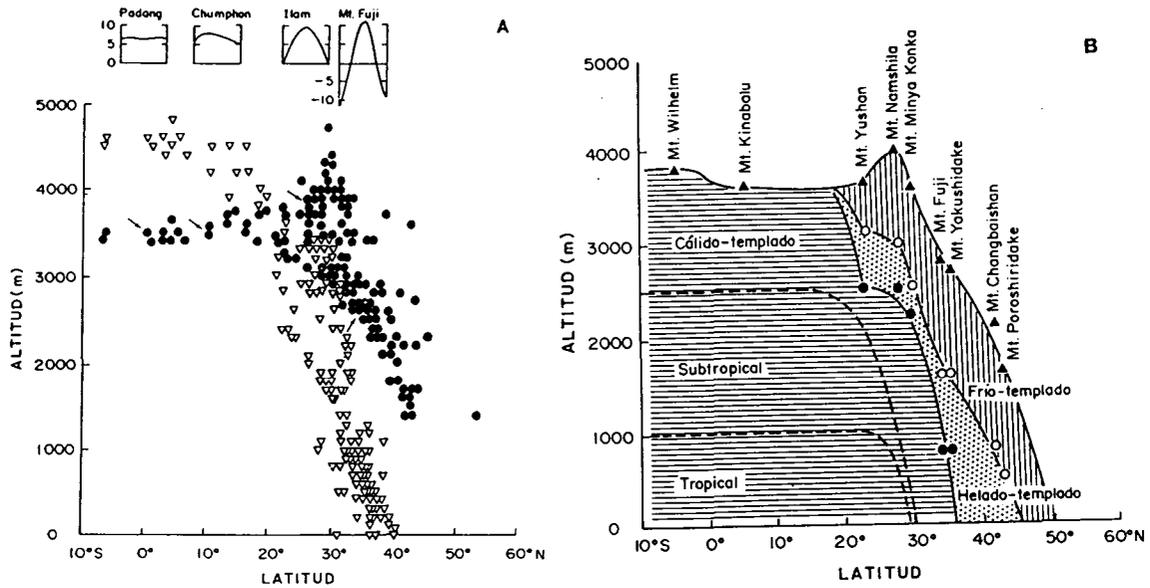


Fig. 2: (A) Altitudes para temperatura media de -1°C (∇) del mes más frío y para un índice de la suma de temperaturas, W , de $15^{\circ}\text{C} \cdot \text{mes}$ (\bullet) donde $W = \sum (t-t_0)$ y t son temperaturas promedio mensuales sobre un umbral, t_0 . Las flechas indican las curvas de temperatura para las cuatro estaciones mostradas arriba. (B) Zonas climáticas de bosques en montañas húmedas de Asia, indicando la altitud del límite del bosque (\blacktriangle) y los límites en las montañas entre condiciones helado-templado y frío-templado (\circ) and (\bullet) entre helado-templado y cálido-templado (tomado de Ohsawa 1990).

(A) The altitudes for a mean temperature of -1°C (∇) for the coldest month, and a temperature sum of $15^{\circ}\text{C} \cdot \text{months}$ (\bullet) where $W = \sum (t-t_0)$ and t are monthly mean temperatures above to. Arrows indicate four stations for which temperature curves are shown above. (B) forest-climatic zones on humid Asian mountains, symbols indicate the altitude of forest limit (\blacktriangle) and boundaries between cold-temperate and cool-temperate (\circ) and between cool-temperate and warm-temperate (\bullet) conditions in the mountains (from Ohsawa 1990).

-18°C (Sakai & Larcher 1987). Así, el potencial de resistencia (tolerancia) al congelamiento de las especies en ecosistemas forestales templados del hemisferio norte podría relacionarse con la mínima temperatura del aire existente en sus rangos de distribución natural.

En el Hemisferio Sur, en climas templados con inviernos moderados caracterizados por cambios estacionales menos extremos de temperatura y con altas precipitaciones distribuidas a lo largo del año, predominan bosques siempreverdes de especies de hoja ancha y bosques de coníferas (Sakai & Larcher 1987). La distribución en altitud de las especies de árboles está relacionada con su capacidad de resistencia al congelamiento (Tabla 3) resultando que especies siempreverdes del límite arbóreo –por ejemplo *Nothofagus solandri* en Nueva Zelanda– no sobrepasan altitudes por arriba de los sitios donde las temperaturas mínimas están por debajo del nivel de resistencia al congelamiento en las

plántulas, indicando la mayor sensibilidad a las bajas temperaturas en las especies arbóreas en este estado del desarrollo (Sakai & Larcher 1987). En los Andes al sur de la latitud 36°S , los bosques de *Nothofagus*, género dominante en los bosques templados fríos de Sudamérica, están formados en las altitudes más bajas, tanto por especies deciduas y siempreverdes, pero en las altitudes mayores la especie decidua *N. pumilio* forma bosques puros y localmente con *N. antarctica*, el límite arbóreo. En un gradiente altitudinal dentro del género *Nothofagus*, la resistencia al congelamiento en árboles indica que el bosque subalpino (cubierto de nieve 7-8 meses por año y con bajas temperaturas de ca. -7.5°C) es dominado por las especies deciduas, con mayor capacidad de resistir el congelamiento que las especies que son siempreverdes (Alberdi et al. 1985). Ambas especies deciduas junto a la siempreverde *N. betuloides*, alcanzan en América el límite más al sur (56°S) del crecimiento de árboles. En

TABLA 3

Resistencia al congelamiento en árboles de Nueva Zelandia (NZ), Tasmania (T), Australia (A) y Chile (Ch) en zonas templadas del Hemisferio Sur. (•) hojas, (Δ) tallos y (□) brotes. (tomado de Sakai et al. 1981, Sakai & Larcher 1988; Alberdi et al. 1985)

Freezing resistance in Nueva Zelandia (NZ), Tasmania (T), Australia (A) and Chile (Ch) trees in temperate zones of South Hemisphere. (•) leaves, (Δ) shoot and (□) buds (from Sakai et al. 1981, Sakai & Larcher 1988; Alberdi et al. 1985)

Especie	Resistencia a Congelamiento (°C)								Distribución
	-10	-12	-14	-16	-18	-20	-22	-24	
Coníferas* y Angiospermas									
<i>Dacrydium cupressinum</i> *	•Δ□								90 m (NZ)
<i>Dacrydium bidwilli</i> *							•Δ□		670 m (NZ)
<i>Phyllocladus asplenifolius</i> *	•Δ□								30 m (NZ)
<i>P. asplenifolius</i> var. <i>alpinus</i> *						•Δ□			1.200 m (NZ)
<i>Podocarpus ferruginuos</i> *	•Δ			□					30 m (NZ)
<i>Podocarpus nivalis</i> *						•Δ□			910 m (NZ)
<i>Athrotaxis cupressoides</i> *						•Δ□			1.000 m (T)
<i>Eucalyptus pauciflora</i>			•Δ□						1.760 m (A)
<i>E. cinerea</i>	•Δ□								50 m (A)
<i>E. gunnii</i>			•Δ□						1.000 m (T)
<i>Nothofagus fusca</i>	•Δ□								230 m (NZ)
<i>N. solandri</i> var. <i>cliffortioides</i>		•Δ□							1.370 m (NZ)
<i>N. gunnii</i> (deciduo)				•Δ□					1.000 m (T)
<i>N. antarctica</i> (deciduo)						•Δ□			1.080 m (Ch)
<i>N. pumilio</i> (deciduo)						•Δ□			1.040 m (Ch)
<i>N. betuloides</i> (siempreverde)	•Δ□								1.000 m (Ch)
<i>N. dombeyi</i> (siempreverde)	•Δ□								1.020 m (Ch)
<i>Embothrium coccineum</i> (semideciduo)						•Δ□			120 m (Ch)
<i>E. coccineum</i> (deciduo)						•Δ□			1.080 m (Ch)
<i>Drimys winteri</i> (siempreverde)	•Δ□								1.040 m (Ch)
<i>Ovidio andina</i> (deciduo)	•Δ□								1.040 m (Ch)

otras áreas del Hemisferio Sur, los límites arbóreos están formados por diferentes especies, como por ejemplo en Tasmania con *Eucalyptus coccifera* y la decidua *Nothofagus gunnii*. Especies alpinas y subalpinas como *Podocarpus nivalis*, *P. lawrencei* y *Dacrydium bidwilli* (Podocarpaceae) son las coníferas en Nueva Zelandia y Australia que presentan mayores niveles de resistencia al congelamiento en invierno (Wardle 1985). Entre todas las coníferas del Hemisferio Sur, dentro del género *Araucaria* se encuentran las especies de mayor sensibilidad a las bajas temperaturas (entre -5° C y -10° C), lo que corresponde a sus rangos de distribución subtropical. En *Eucalyptus* —el género más importante de árboles en Australia con distribución de especies desde ambientes tropicales hasta alpinos— en la especie *E. pauciflora*, que forma en estos últimos el límite arbóreo, sus hojas sólo resisten temperaturas superiores a -15° C y las temperaturas bajas y las heladas son importantes factores ecológicos, tanto en el límite arbóreo como en otros ecosistemas de bosque de *Eucalyptus* (Banks &

Paton 1993). Otras especies de pequeños árboles y arbustos de la alta montaña australiana mayoritariamente sobreviven congelamiento sólo a temperaturas entre -10° C hasta -15° C (Sakai et al. 1981).

Temperaturas bajas y respuestas adaptativas en plantas

En zonas con un clima estacional en las latitudes medias, las plantas presentan un período de transición desde un bajo a un alto nivel de resistencia a temperaturas congelantes. Esta “aclimatación” estacional al frío involucra una secuencia de procesos (cese de crecimiento, inducción de dormancia, defoliación, etc.) que son interdependientes, en que cada etapa prepara el camino para el siguiente y que involucran la acumulación de compuestos de reserva para síntesis de proteínas y lípidos, así como cambios estructurales que confieren a las plantas el máximo de “endurecimiento” al frío (Sakai & Larcher 1987, Hällgren & Öquist 1990, Alberdi & Corcuera 1991). Además, los árboles en las zonas tem-

pladas en elevaciones altas con su forma de crecimiento de Krummholz son cubiertos por nieve a lo largo del invierno, protegiéndose así los tejidos de las bajas temperaturas extremas y del efecto desecante del viento (Rundel 1994). Larcher & Bauer (1981) presentan una revisión de la importancia ecológica en plantas de la resistencia a las temperaturas bajas.

En montañas húmedas de latitudes medias se desarrolla en el otoño la resistencia al congelamiento –endurecimiento invernal– después de varias noches sucesivas con temperaturas bajo -10°C , estando relacionado el nivel de tolerancia al congelamiento con el origen geográfico y con características del micrositio ocupado por cada especie (Sakai & Larcher 1987). Para especies de los Alpes Centrales y Japón, en hierbas (*Silene acaulis*, *Carex firma*, *Sempervivum montanum* y *Soldanella alpina*) o en arbustos enanos (*Artostaphylus uva ursi*, *Calluna vulgaris*, *Diapensia lapponica*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* y *V. vitis idaea*) la resistencia al congelamiento en el invierno en las plantas se encuentra en un rango desde -30°C hasta cerca de -80°C , contrastando que estas mismas especies en el verano sólo resisten episodios de congelamiento entre -5° hasta -8°C (Sakai & Larcher 1987). En este contexto, especies diferentes a las anteriores, pero con igual forma de vida arbustiva o herbácea de alta montaña en regiones áridas en Asia –en Pamir entre los 3.800-4.300 msnm, con mayores fluctuaciones diurnas y en la estación de crecimiento con temperaturas por debajo de -10°C – sobreviven en períodos de verano a bajas temperaturas nocturnas entre -10° y -15°C . En climas hiperáridos subtropicales la aridez del suelo es un factor más limitante para el crecimiento de árboles que las temperaturas bajas.

En las altitudes mayores de montañas de la zona ecuatorial las heladas nocturnas y temperaturas del aire entre -5° y -10°C son frecuentes a lo largo del año, especialmente en la época de sequía (Sarmiento 1986, Beck 1994, Rundel 1994). Adaptaciones morfológicas y fisiológicas relacionadas a evasión o a tolerancia al congelamiento han sido descritas en plantas de alta montaña de diferentes regiones tropicales geográficamente sepa-

radas. En especies de los géneros *Senecio* y *Lobelia* en Africa, *Argyroxiphium* en Hawaii y de *Espeletia* en América se han descrito diferentes respuestas adaptativas a las temperaturas bajas (Beck 1994, Lipp et al. 1994, Monasterio & Sarmiento 1991). En rosetas gigantes –la forma de vida dominante en estos ambientes sobre el límite arbóreo– un mecanismo de evasión al congelamiento es el de “tampón térmico”, en el que por medio de un fluido viscoso dentro de la inflorescencia de especies del género *Lobelia*, es posible mantener las temperaturas de los tejidos por sobre las del aire. En otros tejidos, el congelamiento del agua en la planta se evade gracias a un mecanismo de protección por “aislamiento”, en el que una gruesa capa de hojas marcescentes unida al tallo aísla el parénquima de las bajas temperaturas del aire, así como la formación de una yema nocturna por movimientos nictinísticos de entre 50 y 150 hojas, aísla de las heladas los tejidos meristemáticos y jóvenes. Además, la evasión al congelamiento del tejido por debajo de la temperatura de equilibrio de congelamiento sin formación de hielo –superenfriamiento– hasta de -16°C es común en las hojas de diferentes especies de *Espeletia* (Rada et al. 1987). Esto contrasta con lo descrito por Azócar et al. (1988) para *Draba chionophila*, una roseta miniatura que crece en condiciones extremas de temperatura en los Andes venezolanos a 4.700 msnm. La tolerancia al congelamiento, es decir, la capacidad para tolerar la formación de hielo extracelular sin daño en el tejido, es el mecanismo de resistencia a las bajas temperaturas presente en esta especie con forma de vida más íntimamente ligada al suelo (Tabla 4). Es interesante señalar que en distintos géneros con formas de vida de roseta gigante o arbustiva en la alta montaña de Africa y de Hawaii, también presentan tolerancia al congelamiento frente a temperaturas bajas (Beck 1994, Lipp et al. 1994). Respecto a esto ha sido propuesto que en comparación a la evasión por superenfriamiento, la tolerancia al congelamiento sería un mejor mecanismo de resistencia al frío bajo temperaturas extremas (Levitt 1980, Sakai & Larcher 1987, Azócar et al. 1988, Squeo et al. 1991). Asimismo, el superenfriamiento y la evasión por aislamiento podrían ser seleccionados

TABLA 4

Resistencia a las bajas temperaturas por superenfriamiento (S) o por tolerancia (T) en especies de la alta montaña tropical (a) y subtropical (b). Roseta gigante (Rg), Arbol (A), Arbusto (Ar), SubArbusto (SAr), Hierba perenne (Hp), Cojin (Cj) y (Ra) Roseta acaule (tomado de Beck 1994, Lipp et al. 1994, Squeo et al. 1991, Squeo et al. en prensa)

Resistance to low temperatures by supercooling (S) or tolerance (T) in species of tropical (a) and subtropical (b) high mountain. giant rosette (Rg), tree (A), shrub (Ar), sub shrub (SAr), perennial herb (Hp), cushion (Cj) and (Ra) miniature rosette (from Beck 1994, Lipp et al. 1994, Squeo et al. 1991, Squeo et al. en prensa)

Especie	Resistencia	Temperaturas (°C)		Forma de Vida (msnm)
		Daño	Congelamiento	
(a) Hawaii [†] , Africa*, América				(2.750-4.200-4.500)
<i>Argyroxiphium sandwicense</i> [†]	T	-14.8	-5.2	Rg
<i>Sophora chrysophylla</i> [†]	T	-11.8	-5.1	Ar
<i>Styphelia tameiameia</i> [†]	T	< -15	-9.4	Ar
<i>Vaccinium reticulatum</i> [†]	T	< -15	-4.5	Ar
<i>Dubatia menziessi</i> [†]	S	-7.0	-6.6	Ar
<i>Senecio keniodendron</i> *	T	< -10	-8.0	Rg
<i>S. brassica</i> *	T	< -15	-10.0	Rg
<i>S. keniensis</i> *	T	-10.0	-8.0	Rg
<i>S. purtschelleri</i> *	T	-	-14.0	Rg
<i>Lobelia keniensis</i> *	S	< -20	< -20	Rg
<i>L. telekii</i> *	S	< -20	< -20	Rg
<i>Espeletia moritziana</i>	S	-11.3	-10.6	Rg
<i>E. schultzei</i>	S	-12.0	-11.6	Rg
<i>E. spicata</i>	S	-11.3	-12.8	Rg
<i>E. timotensis</i>	S	-11.9	-11.7	Rg
<i>Polylepis sericea</i>	S	-8.0	-7.5	A
<i>Hinterturbera lanuginosa</i>	S	-12.3	-12.7	Ar
<i>Hypericum laricifolium</i>	S	-10.9	-9.4	Ar
<i>Senecio formosus</i>	T	-9.3	-3.5	Hp
<i>Castilleja fissifolia</i>	T	-14.8	-4.1	Hp
<i>Arenaria jahnii</i>	T	-18.8	-3.2	Cj
<i>Azorella julianii</i>	T	-10.6	-3.7	Cj
<i>Draba chianophila</i>	T	-14.8	-5.0	Ra
<i>Geranium multiceps</i>	T	-13.0	-3.5	Hp
<i>Lucilia venezuelensis</i>	T	-14.3	-4.4	Cj
(b) Andes subtropicales (Chile)				(3.200-4.250)
<i>Cristaria andicola</i>	S	-4.7	-5.5	Hp
<i>Adesmia hystrix</i>	S	-7.8	-7.5	Ar
<i>Ephedra breana</i>	S	-13.3	-11.5	Ar
<i>Tetraglochin alatum</i>	S	-11.1	-12.0	Ar
<i>Adesmia aegiceras</i>	T	-15.3	-5.8	SAr
<i>Astragalus cruckshanksii</i>	T	-16.0	-3.1	Hp
<i>Phacelia cumingii</i>	T	-13.9	-3.7	Hp
<i>Viola montagnei</i>	T	-9.0	-3.8	Hp
<i>Viviana marifolia</i>	T	-12.0	-3.5	SAr
<i>Adesmia echinus</i>	T	-14.2	-4.1	SAr
<i>Adesmia subterranea</i>	T	-12.3	-5.1	Cj
<i>Calceolaria pinifolia</i>	T	-20.0	-4.1	Cj
<i>Chaetanthera acerosa</i>	T	-19.0	-5.3	Hp
<i>Gymnophyton spinosissimum</i>	T	-12.0	-2.7	Cj
<i>Menonvillea cuneata</i>	T	-16.3	-2.7	Hp
<i>Viola chrysantha</i>	T	-20.0	-2.4	Hp

para regiones o microhábitat en los que las temperaturas congelantes en el período nocturno son más cortas y menos extremas, debido a que estos mecanismos podrían ser efectivos sólo por unas pocas horas (Goldstein et al. 1985, Rada et al. 1985a).

La evasión por superenfriamiento ha sido descrita en especies de ambientes tropicales

en que las temperaturas congelantes nocturnas ocurren por períodos cortos (Goldstein et al. 1985, 1994, Rada et al. 1985a, 1987) en comparación con la tolerancia al congelamiento, descrito como el más importante mecanismo de resistencia a las bajas temperaturas en especies de la alta montaña de Africa, en que las plantas son expuestas a períodos

más largos de temperaturas bajo cero (Beck 1994) y en algunas especies de Hawaii, con un clima relativamente impredecible en términos de la duración y ocurrencia de ellas (Lipp et al. 1994). Sin embargo, al estudiar en plantas de los Andes de distinto tamaño –formas de vida– diferencias en las especies entre los mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas (congelamiento o superenfriamiento) se ha encontrado que plantas que crecen a nivel del suelo presentan tolerancia, las arborescentes evaden el congelamiento y que plantas del estrato intermedio exhiben ambos mecanismos. Este patrón entre la altura de la planta y el mecanismo de resistencia a bajas temperaturas descrito para especies de plantas de los Andes tropicales y de los Andes desérticos subtropicales en el norte de Chile, estaría relacionado al microclima a que se halla expuesta cada forma de vida en la alta montaña. Además, encontrar en especies de los Andes desérticos ambos mecanismos dentro de un mismo género, *Adesmia* sugiere que las restricciones filogenéticas serían bajas para cambios entre los mecanismos de superenfriamiento y tolerancia (Squeo et al. 1991, en prensa).

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a COLCIENCIAS, en Colombia, el otorgamiento en 1996 del Premio Estímulo a Investigadores, la acreditación como Candidato a Investigador en el Programa de Promoción del Investigador de CONICIT en Venezuela, a la Red Latinoamericana de Botánica (RLB) la beca de perfeccionamiento 93-P3 para realizar una estada de investigación en el CIELAT en 1994 y los fondos para costos de publicación del Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. Además, agradece los valiosos comentarios y sugerencias realizados por tres revisores anónimos del manuscrito, los que han permitido mejorar su versión final.

LITERATURA CITADA

- ALBERDI M, M ROMERO, D RIOS & H WENZEL (1985) Altitudinal gradients of seasonal frost resistance of *Nothofagus* communities of southern Chile. *Acta Oecologia* 6: 21-30.
- ALBERDI M & LJ CORCUERA (1991) Cold acclimation in plants. *Phytochemistry* 30: 3177-3184.
- ARRIS, LL & PS EAGLESON (1989) Evidence of a physiological basis for the boreal-deciduous forest ecotone in North America. *Vegetatio* 82: 55-58.
- AZOCAR A, F RADA & G GOLDSTEIN (1988) Freezing tolerance in *Draba chionophila*, a "miniature" caulescent rosette species. *Oecologia* 75: 156-160.
- BANKS JCG & DM PATON (1993) Low temperature as an ecological factor in the cool-climate eucalypt forests. *Studia Forestalia Suecica* 191: 25-32.
- BECWAR MR, C RAJASHEKHAR, KJ HANSEN-BRISTOW & MJ BRUKE (1981) Deep undercooling of tissue water and winter hardiness limitations in timberline flora. *Plant Physiology* 68: 111-114.
- BECK E (1994) Cold tolerance in tropical alpine plants. En: Rundel PW, AP Smith & FC Meinzer (eds) *Tropical Alpine environments: plant form and function*: 77-110. Cambridge University Press, Cambridge.
- CAVELIER J (en prensa) Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in wet tropical mountains. En: Stephen SM, RL Chazdon & AP Smith (eds) *Tropical plant ecophysiology*. Chapman & Hall, London.
- CLAPPERTON CM (1994) The quaternary glaciation of Chile: a review. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 369-383.
- CORLETT RT (1987) Post-fire succession on Mt. Wilhelm, Papua New Guinea. *Biotropica* 19: 157-160.
- GOLDSTEIN G, F RADA & A AZOCAR (1985) Cold hardiness and supercooling along an altitudinal gradient in Andean giant rosette species. *Oecologia* 68: 147-152.
- GOLDSTEIN G, F MEINZER & F RADA (1994) Environmental biology of a tropical treeline species, *Polylepis sericea*. En: Rundel PW, AP Smith & FC Meinzer (eds) *Tropical Alpine environments: plant form and function*: 129-149. Cambridge University Press, Cambridge.
- GRUBB PJ (1977) Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 83-107.
- HÄLLGREN JE & G ÖQUIST (1990) Adaptations to low temperatures. En: Alscher RG & JR Cumming (eds) *Stress responses in plants: adaptation and acclimation mechanisms*. *Plant Biology* 12: 265-293. Wiley-Liss, New York.
- ISLEBE GA & A VELAZQUEZ (1994) Affinity among mountain ranges in Megamexico: A phytogeographical scenario. *Vegetatio* 115: 1-9.
- ISLEBE GA, A VELAZQUEZ & AM CLEEF (1995) High elevation coniferous vegetation of Guatemala. *Vegetatio* 116: 7-23.
- KÖRNER CH & W LARCHER (1988) Plant life in cold climates. En: Long SF & FI Woodward (eds) *Plants and temperature*. *Symposia Society for Experimental Biology Vol 42*: 25-57. The Company of Biologists Limited, Cambridge.
- LARCHER W & H BAUER (1981) Ecological significance of resistance to low temperature. En: Lange OL, PS Nobel, CB Osmond & H Ziegler (eds) *Physiological plant ecology I*, Vol 12: 403-437. Springer-Verlag, Berlin.
- LAUER W & D KLAUS (1975) Geocological investigations on the timberline of Pico de Orizaba, México. *Arctic and Alpine Research* 7: 15-330.
- LAUER W (1978) Timberline studies in central México. *Arctic and Alpine Research* 10: 383-396.
- LEVITT J (1980) Responses of plants to environmental stresses. En: Kozlowski TT (ed) *Chilling, freezing*

- and high temperature stresses. Vol 1: 116-162. Academic Press, New York.
- LIPP CC, G GOLDSTEIN, FC MEINZER & W NIEM-CZURA (1994) Freezing tolerance and avoidance in high-elevation Hawaiian plants. *Plant, Cell and Environment* 17: 1035-1044.
- MARKGRAF V, M McGLONE & G HOPE (1995) Neogene paleoenvironmental and paleoclimatic change in southern temperate ecosystems - a southern perspective. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 142-147.
- MIEHE G & S MIEHE (1994) The upper forest limit in tropical mountains. *Phytocoenologia* 24: 53-110.
- MONASTERIO M & L SARMIENTO (1991) Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold Andean tropics. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 387-391.
- OHSAWA M (1990) An interpretation of latitudinal patterns of forest limits in south and east Asian mountains. *Journal of Ecology* 78: 326-329.
- OHSAWA M (1995) Latitudinal comparison of altitudinal changes in forest structure, leaf type, and species richness in humid monsoon Asia. *Vegetatio* 121: 3-10.
- PRENTICE IC, W CRAMER, SP HARRISON, R LEEMANS, RA MONSERUD, & A SOLOMON (1992) A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography* 19: 117-134.
- RADA F, G GOLDSTEIN, A AZOCAR & F MEINZER (1985a) Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. *Plant, Cell and Environment* 8: 501-507.
- RADA F, G GOLDSTEIN, A AZOCAR & F MEINZER (1985b) Daily and seasonal osmotic changes in a tropical treeline species. *Journal of Experimental Botany* 36: 989-1000.
- RADA F, G GOLDSTEIN, A AZOCAR & F TORRES (1987) Supercooling along an altitudinal gradient in *E. schultzii*, a caulescent giant rosette species. *Journal of Experimental Botany* 38: 491-497.
- RADA F, A AZOCAR, B BRICEÑO, J GONZALEZ & C GARCIA-NUÑEZ (1996) Carbon and water balance in *Polylepis sericeae*, a tropical treeline species. *Trees* 10: 218-222.
- RUNDEL PW (1994) Tropical alpine climates. En: Rundel PW, AP Smith & FC Meinzer (eds) *Tropical Alpine environments: plant form and function*: 21-44. Cambridge University Press, Cambridge.
- SAKAI A & W LARCHER (1987) Frost survival of plants: responses and adaptation to freezing stress. Billings WD, F Golley, OL Lange, JS Olson & H Remmert (eds) *Ecological studies*, Vol 62. Springer-Verlag, Berlin. xii + 323 pp.
- SAKAI A, DM PATON & P WARDLE (1981) Freezing resistance of trees of the south temperate zone, especially subalpine species of Australasia. *Ecology* 62: 563-570.
- SARMIENTO G (1986) Ecological features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier F & M Monasterio (eds) *High altitude tropical biogeography*: 11-45. Oxford University Press, Oxford.
- SMITH AP & TP YOUNG (1987) Tropical alpine plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 137-158.
- SQUEO FA, F RADA, A AZOCAR & G GOLDSTEIN (1991) Freezing tolerance and avoidance in high tropical andean plants: Is it equally represented in species with different plant height? *Oecologia* 86: 378-382.
- SQUEO FA, F RADA, C GARCIA, M PONCE, A ROJAS & A AZOCAR (en prensa) Cold resistance mechanisms in high desert Andean plants. *Oecologia*.
- STEVENS GC & JF FOX (1991) The causes of treeline. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 177-191.
- TRANQUILLINI W (1979) Physiological ecology of the Alpine timberline. Billings WD, F Golley, OL Lange & JS Olson (eds) *Ecological studies* Vol 31. Springer-Verlag, Berlin. xi + 137 pp.
- TROLL C (1973) The upper timberlines in different climatic zones. *Arctic and Alpine Research* 5: A3-A18.
- VAN DER HAMMEN T (1984) Tipos de suelos en relación con ecosistemas en el transecto Buritica-La Cumbre. En: van der Hammen T & PM Ruiz (eds) *La Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia), Transecto Buritica-La Cumbre. Studies on Tropical Andean Ecosystems*, Vol 2: 123-136. J. Cramer, Berlin.
- VUILLEUMIER BS (1971) Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science* 173: 771-780.
- WARDLE P (1968) Engelmann spruce (*Picea engelmannii* Engel.) at its upper limits on the Front Range, Colorado. *Ecology* 49: 483-495.
- WARDLE P (1977) Japanese timberlines and some geographic comparisons. *Arctic and Alpine Research* 9: 249-258.
- WARDLE P (1985) New Zealand timberlines. *New Zealand Journal of Botany* 23: 263-271.
- WOODWARD FI & BG WILLIAMS (1987) Climate and plant distribution at global and local scales. *Vegetatio* 69: 189-197.
- YANAGIMACHI O & H OHMORI (1991) Ecological status of *Pinus pumila* scrub and the lower boundary of the Japanese alpine zone. *Arctic and Alpine Research* 23: 424-435.
- YOUNG KR (1993) Tropical timberlines: Changes in forest structure and regeneration between two peruvian timberline margins. *Arctic and Alpine Research* 25: 167-174.