

**ENVIRONMENTAL AND HUMAN INFLUENCES ON
TROPICAL TREELINE FORMATION: INSIGHTS
FROM THE REGENERATION ECOLOGY OF
POLYLEPIS SPP. IN THE PÁRAMO DE PAPALLACTA,
ECUADOR**



Dissertation (kumulativ)

zur Erlangung des akademischen Grades
doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)

vorgelegt der

Naturwissenschaftlichen Fakultät I – Biowissenschaften
der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

von

Diplombiologe Arne Cierjacks
geboren am 04.04.1972 in Karlsruhe

Gutachterinnen und Gutachter

1. Prof. Dr. rer. nat. habil. Isabell Hensen
2. Prof. Dr. rer. nat. habil. Helge Bruelheide
3. PD Dr. rer. nat. Michael Kessler

Halle (Saale), Dezember 2006

Verteidigt am 20.03.2007

urn:nbn:de:gbv:3-000011760

[<http://nbn-resolving.de/urn/resolver.pl?urn=nbn%3Ade%3Agbv%3A3-000011760>]

CONTENT

SUMMARY	5
ZUSAMMENFASSUNG	9
RESUMEN	13
ACKNOWLEDGEMENTS	17
1 INTRODUCTION	18
Regeneration at tropical-alpine treelines	18
Objectives and outline of the study	21
Study site	23
Study species and vegetation	28
Description of the forest stands	33
2 IMPACT OF ALTITUDE AND CATTLE TRAMPLING ON <i>POLYLEPIS</i> REGENERATION ALONG A TREELINE IN SOUTH-AMERICA	37
Abstract	37
3 POTENTIAL LATERAL EXPANSION OF <i>POLYLEPIS</i> FOREST FRAGMENTS IN CENTRAL ECUADOR	38
Abstract	38
4 IMPACT OF SOWING, CANOPY COVER AND LITTER ON SEEDLING DYNAMICS OF TWO <i>POLYLEPIS</i> SPECIES AT UPPER TREELINES IN CENTRAL ECUADOR	40
Abstract	40
5 POST-FIRE TREE SEEDLING DYNAMICS IN HIGH-ALTITUDE <i>POLYLEPIS</i> (ROSACEAE) FORESTS OF CENTRAL ECUADOR	41
Abstract	41

6	SYNTHESIS	42
	Environmental influences on regeneration	42
	Anthropogenic influences on regeneration	45
	Recommended reforestation and conservation activities	47
	Conclusion	50
	REFERENCES	52
	APPENDIX	67
	Species list	67
	Post-fire seedling dynamics in <i>P. pauta</i>	70
	PUBLICATIONS OF THIS STUDY	71
	ERKLÄRUNG ÜBER DEN PERSÖNLICHEN ANTEIL AN DEN PUBLIKATIONEN	73
	CURRICULUM VITAE	75
	EIGENSTÄNDIGKEITSERKLÄRUNG	79

SUMMARY

Tropical-alpine treelines are characterized by discontinuous forest patches forming abrupt boundaries with the adjacent grassland vegetation. This also holds true for the tropical-Andean forests formed by *Polylepis* spp. *Polylepis* forests have been listed as one of the most endangered forest ecosystems of the world for which efficient conservation strategies are urgently needed. Although the peculiar vegetation pattern has frequently been attributed to anthropogenic disturbances, quantitative or experimental studies on the consequences of land use and environment for the current treeline position are limited. Knowledge on regeneration processes is crucial to the understanding of treeline formation and future stand development, however, recruitment patterns with associated environmental and human factors at *Polylepis* treelines still remain poorly understood because most previous studies derive from temperate, as opposed to tropical, ecosystems.

The studies which comprise this thesis deal with the impact of altitude, canopy cover, litter depth, grazing and burning on the reproduction of two *Polylepis* species in the Páramo de Papallacta, Ecuador. In particular, I analysed flowering, fruit set, seed viability, seedling emergence and survival as well as stand structure of *Polylepis incana* and *P. pauta*. The data on natural regeneration *in situ* were supplemented by sowing experiments at the upper treeline and after burning in order to discriminate effects of microsite conditions from those of seed availability. Due to the abundance of *Gynoxis acostae* in central Ecuadorian *Polylepis* forests, this species was additionally included into the assessment of post-fire regeneration. As well as contributing to the general theoretical framework on treeline ecology, this study aims at providing recommendations for the practical application of the scientific results. Based on the presented data, potential reforestation and conservation activities are described in the synthesis section at the end of this work.

In *P. incana*, the numbers of inflorescences, seedlings and saplings per m² decreased significantly with increasing altitude. The upslope decrease of tree height indicates growth limitations of the adult trees, which also affect the development of flowers and fruits. Sowing experiments at the upper distribution limit revealed a very low seedling emergence and survival, in comparison with results obtained in greenhouse and field experiments at lower altitudes. Sowing did not lead to higher seedling numbers than in the control plots. I conclude that low seedling numbers at high altitudes are the consequence of hampered germination due to harsh climatic conditions. In addition, lower inflorescence numbers indicate a reduced seed

production, which might lead to lower seedling numbers. The number of asexual ramets, however, showed no altitudinal trends, which implies a higher importance of vegetative reproduction at the upper treeline.

The number of *P. pauta* inflorescences also decreased significantly upslope, but I found no evidence that seedlings, saplings or stand structure were influenced by altitude – presumably due to the low altitudinal range of this species, which covers only some 400 vertical metres. However, seedling emergence following sowing experiments at the upper treeline was clearly lower than at lower altitudes, and sowing increased seedling number exclusively in the sheltered conditions prevailing in existing forest stands. Following a linear regression, in both forest types the position of the current upper treeline in Ecuador coincides with a decline in inflorescence numbers to zero at about 4100 m asl for *P. incana*, and at about 4200 m asl for *P. pauta*. Nevertheless, I found no evidence of a change in seed viability with altitude.

Canopy cover affected seedling, sapling and ramet numbers significantly in both *Polylepis* species. While seedlings prevailed in the forest interior, sapling and ramet numbers were highest at the forest edge. Thus, the observed life stages show pronounced responses to edge effects. Climatic measurements indicated colder, but less extreme conditions below the canopy in forests compared to on the open paramo. I suggest that these microclimatic differences affect seedling emergence, and particularly so in the highest forest stands. As artificial sowing at these altitudes hardly increased seedling emergence within the forests, if at all, the differences in seedling numbers along the edge cannot be attributed to differences in seed rain. However, seed rain might be an important factor for the regeneration of both *Polylepis* species at lower altitudes. Sapling and ramet numbers, in contrast, responded rather to light conditions than to thermal effects. Hence, the species might be considered as being light demanding, which is supported by the low percentage of stems in narrow diameter classes in the forest interior. Consequently, the *Polylepis* forests of the Páramo de Papallacta mainly rejuvenate at the forest boundaries or in gaps. The overall ramet number was clearly higher in *P. incana* than in *P. pauta*, which emphasizes the relevance of asexual reproduction in this species.

Study sites are grazed but only to a limited extent. Ungulate trampling had a positive impact on the seedling abundance of both *Polylepis* species, presumably due to the removal of the litter layer. This corresponds to a significantly higher seedling emergence after litter removal in the sowing experiments. However, artificial litter addition did not lead to declining

seedling numbers, which might be ascribed to experimental difficulties in establishing a deep and dense litter layer. Herbivore browsing was scarce in the study area and there was no evidence for a negative impact on tree recruitment or stand structure. Hence, grazing at low to moderate intensities proved to be a sustainable land use practice in these forest communities.

In contrast, seedling emergence after burning was clearly reduced. Sowing increased seedling numbers of *P. incana* both in the burned and the unburned plots, which were exclusively located in the lower distribution range of the species. Reduced seedling numbers thus have to be attributed to the decrease in seed rain after canopy burning and to the destruction of the seed bank by fire rather than to climatic constraints. Nevertheless, the extreme climatic conditions at higher altitudes might further aggravate the negative consequences of burning. In contrast, sapling numbers clearly increased after burning, again due to the improvement of light conditions. In terms of its behaviour after burning, *P. incana* might be characterized as an obligate seeder with high tree mortality and low ramet numbers in the burned treatments compared to *Gynoxis acostae* with its vigorous resprouting capacity, which might explain the high percentage of the latter species in the study area. *Polylepis pauta* also showed lower seedling emergence after burning, although this result was not significant. There was no impact of sowing, which might be ascribed to the fact that burned areas and unburned plots were located at the upper distribution limit of the species, where germination is strongly hampered by climatic constraints.

In summary, my results on tree regeneration clearly indicate different regeneration patterns at the upper treeline in comparison to forest boundaries at lower altitudes. The low recruitment at the highest distribution limit characterizes this treeline as being natural due to the harsh climatic conditions. A further upslope migration by means of sexual regeneration seems unlikely, unless climatic conditions change. Consequently, the climatic growth limitations at the upper forest border of *P. incana* and *P. pauta*, which affect growth of adult trees, saplings and ramet populations, equally hampers the production of flowers and seeds as well as seedling recruitment. In contrast, forest boundaries below this altitude did not show any limitations in generative or vegetative reproduction, and the forest edge actually proved to be a zone of high natural recruitment. I conclude that these forest borders have to be attributed to human influences. As there were no negative effects of cattle grazing or woodcutting in the study area, I suggest that fire is the main factor driving boundary formation at lower altitudes. This is particularly probable as fire most commonly affects the otherwise reproductively dynamic edge zones, thus leading to a delay of tree recruitment. According to these findings,

the patchy discontinuous vegetation pattern found at tropical-alpine treelines in Ecuador is a consequence of the burning regime.

The study provides recommendations for forest conservation and restoration. Compulsory fire prevention will be the most important measure in order to maintain and to increase the forest cover by natural regeneration. Moreover, the establishment of firebreaks through the mowing of tussock vegetation around the existing remnants might be helpful in order to prevent grass paramo fires from spreading to forest fragments. In contrast, changes in the grazing regime will not be necessary. The positive consequences derived from changing light conditions and litter removal provide relevant knowledge for sapling production in nurseries and for plantation. Reforestation activities should consider the importance of the shelter from extreme climatic conditions provided by the remaining forest stands, which is particularly important at higher altitudes. Above 3900 m asl, any restoration effort will be difficult and time-consuming. Hence, conservation of the remaining stands should be of a higher priority.

ZUSAMMENFASSUNG

Tropisch-alpine Waldgrenzen sind meist durch einen abrupten Wechsel zur umliegenden Grasvegetation charakterisiert, und die betreffenden Waldbestände bestehen aus kleinflächigen unzusammenhängenden Populationen. Dem gleichen Muster folgen auch die tropisch-andinen *Polylepis*-Wälder Südamerikas. *Polylepis*-Wälder gehören zu den bedrohtesten Waldökosystemen der Erde – daher werden wirkungsvolle Naturschutzstrategien dringend benötigt. Obwohl die besonderen Vegetationsmuster häufig menschlichen Störungen zugeschrieben wurden, ist die Wirkung von Landnutzung und Standortfaktoren auf die aktuelle Physiognomie der Waldgrenze bisher kaum untersucht worden. Insbesondere quantitative Erhebungen und experimentelle Arbeiten fehlen fast vollständig. Die Kenntnis der Regenerationsprozesse könnte nützliche Hinweise über Waldgrenzenbildung und die zukünftige Bestandsentwicklung liefern; allerdings sind die Verjüngungsmechanismen an der Waldgrenze und die zugrundeliegenden abiotischen, biotischen und anthropogenen Einflüsse nach wie vor kaum verstanden, da die Mehrzahl der verfügbaren Daten aus temperaten und nicht tropischen Breiten stammt.

Die vorliegende Arbeit untersuchte den Einfluss von Höhe üNN, Kronendeckung, Streutiefe, Beweidung und Feuer auf die Reproduktion zweier *Polylepis*-Arten im Páramo de Papallacta, Ecuador. Hierfür wurden Blüten- und Fruchtbildung, Keimfähigkeit, Keimung und Keimlingsüberleben sowie die Bestandsstruktur von *Polylepis incana* and *P. pauta* analysiert. Daten zur natürlichen Regeneration am Standort wurden durch Aussaatexperimente an der oberen Waldgrenze bzw. nach Bränden überprüft, um zwischen Habitatunterschieden und Diasporenverfügbarkeit unterscheiden zu können. Da *Gynoxis acostae* in *Polylepis*-Wäldern Zentralecuadors sehr häufig ist, wurde diese Art in die Betrachtung der Regeneration nach Bränden einbezogen. Neben einem Beitrag zur allgemeinen Theorie der Waldgrenzenökologie hat diese Arbeit zum Ziel, Empfehlungen für die praktische Anwendung der wissenschaftlichen Ergebnisse zu liefern. Dementsprechend wurden Aufforstungs- und Naturschutzaktivitäten formuliert, die in der Synthese am Schluss dieser Arbeit beschrieben sind.

Bei *P. incana* nahm die Anzahl der Blütenstände, Keimlinge und Jungpflanzen mit zunehmender Höhe ab. Die Abnahme der Baumhöhe mit der Höhenlage zeigt Wachstumsbegrenzungen an, welche offensichtlich auch die Blüten- und Fruchtentwicklung beeinflussen. Aussaatversuche an der oberen Verbreitungsgrenze erbrachten sehr geringe

Keimungs- und Überlebensraten im Vergleich zu Ergebnissen aus Gewächshaus- und Feldversuchen in tieferen Lagen. Künstliche Aussaat an der Waldgrenze führte nicht zu höheren Keimlingszahlen als in den Kontrollflächen. Man kann daraus schließen, dass die geringen Keimlingszahlen in großer Höhe zum einen die Folge von extremen klimatischen Bedingungen in den oberen Waldbeständen sind. Zum anderen weisen die geringeren Blütenstandszahlen in den oberen Beständen darauf hin, dass auch verringerte Diasporenproduktion eine Rolle spielen kann. Die Zahl asexuell gebildeter Ramets zeigte dagegen keine Abhängigkeit von der Höhenlage, was insgesamt zu einer erhöhten Bedeutung von vegetativer Reproduktion an der oberen Waldgrenze führt.

Die Zahl der *P. pauta*-Blütenstände nahm ebenfalls mit der Höhenlage ab, während ein Einfluss der Höhe auf Keimlinge, Jungpflanzen oder Bestandsstruktur nicht nachgewiesen werden konnte. Das ist wahrscheinlich auf die schmalere Höhenamplitude zurückzuführen, denn die Art besetzt nur 400 Höhenmeter. Trotzdem waren die Keimlingszahlen nach Aussaatversuchen an der oberen Waldgrenze deutlich niedriger als in tieferen Lagen und Aussaat führte ausschließlich in den geschützten Bedingungen innerhalb der vorhandenen Bestände zu höheren Keimlingszahlen.

In beiden Waldgesellschaften fällt die Lage der oberen Waldgrenze mit der Höhe zusammen, an der die Blütenstandszahl gemäß linearer Regression null ergeben würde, nämlich bei 4100 m üNN für *P. incana* und 4200 m üNN für *P. pauta*. Eine Änderung der Diasporenqualität mit der Höhe konnte hingegen nicht nachgewiesen werden.

Die Kronendeckung hatte signifikanten Einfluss auf die Keimlings-, Jungpflanzen- und Rametzahlen beider Arten. Während Keimlinge hauptsächlich im Waldesinneren aufkamen, waren Jungpflanzen- und Rametzahlen am Waldrand am höchsten. Waldrandeffekte wirkten sich also deutlich unterschiedlich auf die beobachteten Lebensstadien aus. Klimamessungen belegten kühlere, aber ausgeglichene Bedingungen unter der Kronenschicht verglichen mit der umgebenden Grasparamo-Vegetation. Daher lässt sich schlussfolgern, dass mikroklimatische Unterschiede die Keimung beeinflussen, insbesondere in den höher gelegenen Waldbeständen. Da Aussaat in diesen Höhen, wenn überhaupt, nur innerhalb der Wälder zu einer höheren Keimungsrate führte, lassen sich die unterschiedlichen Keimlingszahlen in den Waldrandtransekten nicht ausschließlich auf evtl. kleinräumige Unterschiede im Diasporenregen zurückführen. Trotzdem kann der Diasporenregen ein wichtiger Faktor in tieferen Lagen sein. Im Gegensatz dazu waren Jungpflanzen- und Rametzahlen eher von den Einstrahlungsbedingungen als vom thermischen Mikroklima

abhängig. Beide Arten sind also Lichtarten, was auch durch den geringen Anteil von Stämmen in den unteren Durchmesserklassen im Waldinneren unterstützt wird. Folglich verjüngen sich die *Polylepis*-Wälder des Páramo de Papallacta überwiegend am Waldrand oder in Bestandslücken. Die Gesamtzahl der *P. incana*-Ramets war deutlich höher als bei *P. pauta*, was die Bedeutung vegetativer Regeneration in dieser Art hervorhebt.

Viehtritt hatte eine positive Wirkung auf die Keimlingszahl. Dies ist wahrscheinlich auf die Verringerung der Streuschicht zurückzuführen, was auch durch die signifikant höhere Keimungsrate nach experimenteller Streuentfernung in den Aussaatversuchen bestätigt wird. Trotzdem führte künstliche Streuzugabe nicht zu einer Verringerung der Keimlingszahl, was durch unzureichende Streutiefe und -dichte in den Experimenten begründet sein könnte. Die Nutztiere fraßen im Untersuchungsgebiet nur selten an Zweigen oder Blättern, und es gab keine Hinweise auf negative Auswirkungen auf Verjüngung oder Bestandstruktur. Die vorherrschende Beweidung bei niedriger bis mittlerer Intensität stellte sich also als nachhaltige Landnutzung dieser Waldgesellschaften heraus.

Im Gegensatz dazu war die Keimung nach Bränden deutlich reduziert. Experimentelle Aussaat erhöhte die Keimlingszahlen von *P. incana* sowohl in den gebrannten als auch in den ungestörten Flächen, wobei dieses Experiment im unteren Verbreitungsbereich der Art durchgeführt wurde. Die nach Brand verringerten Keimlingszahlen müssen daher der Verringerung des Diasporenregens nach Kronenbrand und der durch Feuer zerstörten Diasporenbank zugeschrieben werden und nicht mikroklimatischen Einflüssen. Trotzdem ist es möglich, dass die extremen klimatischen Bedingungen in größerer Höhe die negativen Konsequenzen von Bränden noch verstärken. Dagegen war die Anzahl der etablierten Jungpflanzen in den gebrannten Flächen deutlich höher, was wiederum auf die besseren Einstrahlungsbedingungen zurückzuführen ist. Bezüglich des Verhaltens nach Bränden lässt sich *P. incana* als "obligate seeder" mit hohen Mortalitätsraten und geringen Rametzahlen in den gebrannten Flächen charakterisieren. Im Gegensatz dazu verfügt *Gynoxis acostae* über eine ausgeprägte Fähigkeit zur Stockausschlagsbildung, was ihren hohen Anteil im Untersuchungsgebiet erklären könnte. Auch *P. pauta* wies geringe Keimlingszahlen nach Bränden auf, was jedoch nicht statistisch abgesichert werden konnte. Bei dieser Art hatte Aussaat keinen Einfluss auf die Keimlingszahlen, da sich die gebrannten und nicht gebrannten Flächen an der oberen Verbreitungsgrenze der Art befanden.

Zusammenfassend zeigen die Ergebnisse zur Regeneration deutliche Unterschiede zwischen der oberen Waldgrenze und Waldrändern in tieferen Lagen auf. Die geringe

Verjüngung an der oberen Verbreitungsgrenze charakterisiert diese Waldgrenze als natürlich. Eine weitere Aufwärtsausbreitung über sexuelle Regeneration ist unwahrscheinlich, solange sich das Klima nicht ändert. Die klimatischen Wachstumsbeschränkungen, welche sich auf Altbäume, Jungpflanzen und Ramets auswirken, betreffen im Falle von *P. incana* und *P. pauta* offensichtlich auch die Blüten- und Diasporenbildung sowie die Keimlingsdynamik. Waldränder unterhalb dieser oberen Waldgrenze wiesen dagegen keinerlei Beschränkungen in der generativen oder vegetativen Reproduktion auf. Im Gegenteil: die Waldränder waren sogar Zonen außerordentlich hoher natürlicher Verjüngung. Folglich sind diese Vegetationsgrenzen menschlichen Einflussfaktoren zuzuschreiben. Da es keine negativen Auswirkungen der Beweidung mit Kühen im Untersuchungsgebiet gab, ist Feuer als Hauptfaktor für die Randbildung in tieferen Lagen anzusehen. Dies ist vor allem deshalb wahrscheinlich, da Feuer meist die reproduktive Randzone schädigt und so zu einer verzögerten Verjüngung führt. Aufgrund dieser Ergebnisse ist die mosaikartige unzusammenhängende Vegetationsstruktur tropisch-alpiner Waldgrenzen in Ecuador mit hoher Wahrscheinlichkeit eine Folge des Feuerregimes.

Die vorliegende Arbeit hat naturschutzrelevante Bedeutung. Verbindliche Feuerregelungen stellen die vordringlichste Maßnahme zur Erhaltung bzw. Ausdehnung der Waldfläche durch natürliche Regeneration dar. Außerdem kann die Einrichtung von Feuerschutzstreifen durch das Abmähen der Grasvegetation rund um die Waldfragmente hilfreich sein, um ein Übergreifen von Grasparamobränden auf die Wälder zu verhindern. Demgegenüber wird eine Veränderung des Beweidungsregimes nicht als notwendig erachtet. Der Einfluss der Einstrahlungsbedingungen und der Streuverringerng ist bei der Jungpflanzenproduktion in Baumschulen und bei Aufforstungen zu beachten. Außerdem sollte bei Aufforstungsaktivitäten die ausgleichende Wirkung der verbleibenden Waldbestände auf das Mikroklima bedacht werden, was besonders in höheren Lagen bedeutend ist. Über 3900 üNN werden jegliche Wiederaufforstungsbemühungen schwierig und zeitaufwändig sein. Daher sollte in den höher gelegenen Beständen strenger Schutz der verbleibenden Waldfragmente allerhöchste Priorität haben.

RESUMEN

La línea de bosque tropical se caracteriza por tener parches de bosques discontinuos, los cuales forman bordes abruptos que limitan con el pajonal. Esta característica está presente en los bosques tropicales-andinos de *Polylepis* spp. Los bosques de *Polylepis* son uno de los ecosistemas forestales más amenazados del mundo y es urgente buscar estrategias eficientes para su conservación. Aunque el patrón peculiar de la vegetación se ha atribuido frecuentemente a la intervención humana, se han efectuado hasta el momento solamente pocos estudios cuantitativos o experimentales que se dedican a las consecuencias del uso de tierra y del medio ambiente sobre la posición actual de la línea de bosque. El conocimiento de los procesos de regeneración es indispensable para entender la formación de la línea de bosque y el desarrollo de los bosques en el futuro. Se cuenta con pocos estudios sobre la regeneración en la línea de bosque y los factores involucrados, como aquellos realizados en ecosistemas templados y no tropicales.

El objetivo del presente estudio fue el investigar el impacto de la altitud, el dosel, la profundidad de hojarasca, el pastoreo y la quema sobre la regeneración de dos especies de *Polylepis* en el Páramo de Papallacta, Ecuador. En particular, se analizaron la floración, producción de semillas, viabilidad de semillas, germinación y supervivencia de las plántulas tal como la estructura poblacional de *Polylepis incana* y *P. pauta*. Además de la regeneración natural *in situ*, se realizaron experimentos de siembra en el límite superior de la distribución de las especies y después de las quemas para distinguir los efectos del hábitat y de la lluvia de semillas. Debido a la abundancia de *Gynoxys acostae* dentro de los bosques de *Polylepis* en el centro del Ecuador, se incluyó a esta especie para la investigación de la regeneración después de la quema. Con el fin de contribuir a la teoría general de la ecología de la línea de bosque, se intentó dar recomendaciones para la aplicación práctica de los resultados científicos. En base de los datos presentados, se proponen actividades de reforestación y de conservación en la síntesis proporcionada al final de este estudio.

En *P. incana*, el número de inflorescencias, plántulas y plantas jóvenes por metro cuadrado se redujeron significativamente con la altitud. La disminución de la altura de los árboles con la altitud indica limitaciones del crecimiento de las plantas adultas, la misma que influye en el desarrollo de flores y semillas. Después de la siembra experimental realizada en el límite superior de las especies, la emergencia y la supervivencia de las plántulas fueron menores que en otros experimentos efectuados en el campo y en viveros a menores altitudes.

La siembra no incrementó el número de plántulas en comparación de los cuadrados de control. En conclusión, a mayor altitud hay menor cantidad de plántulas por la limitada germinación a causa de las extremas condiciones climáticas. Además, el menor número de inflorescencias indica una reducida producción de semillas que también podría provocar una menor cantidad de plántulas. Sin embargo, el número de rebrotes generados asexualmente no mostró una tendencia altitudinal indicando que la reproducción vegetativa sea más relevante en la línea de bosque que la regeneración generativa.

El número de inflorescencias de *P. pauta* también disminuyó con la altitud, pero no se encontró influencia altitudinal sobre las plántulas, las plantas jóvenes o la estructura poblacional del bosque. Esto podría ser debido a la distribución menos amplia de la especie, cubriendo solamente alrededor de 400 metros de altitud. No obstante, la germinación después de la siembra experimental fue claramente menor que en altitudes menores y la siembra aumentó el número de plántulas exclusivamente en condiciones de mayor temperatura dentro de los bosques. Según una regresión lineal, la posición actual de la línea de bosque coincide en las dos especies con la reducción del número de inflorescencias a cero que se estimó para *P. incana* a 4100 msnm y para *P. pauta* a 4200 msnm. No se detectó ningún cambio en la viabilidad de las semillas con la altitud.

El dosel tuvo un impacto significativo sobre el número de plántulas, plantas jóvenes y rebrotes en ambas especies. Se encontró mayor número de plántulas en el interior de los bosques mientras que en el borde predominaron las plantas jóvenes y los ramets. Las etapas de vida observadas mostraron un comportamiento diferente en relación con los efectos de borde. Las mediciones climáticas indicaron condiciones más frías pero menos extremas bajo el dosel en comparación con el páramo abierto. Estas diferencias climáticas podrían tener efectos negativos sobre la germinación y es más probable en mayores altitudes. La diferencia en el número de plántulas a lo largo del límite de bosque no se pueden atribuir a la lluvia de semillas, ya que haya aumentado exclusivamente dentro de los mismos con la siembra experimental.

No obstante, la lluvia de semillas podría ser relevante para la regeneración de ambas especies en altitudes más bajas. Por otro lado, las plantas jóvenes y los ramets son influenciados por las condiciones de luz que por efectos térmicos. De esta manera, las especies se consideran de alta demanda de luz, fomentando el hecho de que se encuentra un porcentaje bajo de troncos delgados dentro del bosque. En consecuencia, los bosques de *Polylepis* del Páramo de Papallacta generalmente se regeneran en los bordes o en claros de

bosque. El número total de ramets de *P. incana* fue superior que el de *P. pauta*, demostrando la importancia de la reproducción vegetativa en la primera especie.

En los sitios de estudio existe pastoreo de ganado vacuno con intensidades bajas y medias. El pisoteo de ungulados tenía un impacto positivo sobre la abundancia de plántulas en ambas especies de *Polylepis*, que supuestamente es a causa de la eliminación de la capa de hojarasca. Esto coincide con un número significativamente más alto de plántulas en los tratamientos sin hojarasca de los experimentos con siembra. No obstante, la adición artificial de hojarasca no disminuyó el número de plántulas, que podría ser por dificultades experimentales estableciendo una densa y profunda capa de hojarasca.

El ramoneo de herbívoros se observó escasamente en el área de estudio y no se probó un efecto negativo alguno sobre la regeneración o la estructura poblacional de los bosques. El pastoreo de intensidades bajas a medias se puede considerar como sustentable en estos ecosistemas.

En cambio, el apareamiento de plántulas después de la quema fue claramente reducida. La siembra aumentó el número de plántulas de *P. incana* tanto en los cuadrantes quemados como en los no quemados ubicados en bajas altitudes. Esto implica que el bajo número de plántulas son consecuencia de la lluvia de semillas menos fuerte después de la quema del dosel y también de la destrucción del banco de semillas por el fuego, mientras que efectos climáticos no tuvieron un impacto en este caso. Sin embargo, los impactos climáticos podrían desempeñar un papel en bosques quemados situados en altitudes mayores. Al contrario, plantas jóvenes se observaron claramente de forma más frecuente después de las quemas que es por causa del aumento de la radiación solar antes mencionada.

La regeneración de *P. incana* después de la quema depende casi enteramente de semillas, mientras que se observó un porcentaje alto de mortalidad en los adultos y bajo en rebrotes. *Gynoxys acostae* tiene alta capacidad de rebrotar después del fuego, que posiblemente causa la abundancia de esta especie en el área de estudio.

En los bosques de *P. pauta* se encontró también un número reducido de plántulas después de la quema, aunque este resultado no se comprobó estadísticamente. En la siembra no se observó un efecto alguno por el hecho de que los cuadrantes quemados y no quemados se ubicaron en el límite superior de esta especie, en donde la germinación es limitada por los efectos climáticos.

En resumen, los resultados presentados indican claramente patrones diferentes de regeneración en la línea superior de bosque en comparación con los bordes de bosques en

altitudes más bajas. La regeneración en el límite de distribución más alto, demuestra que esta línea de bosque es natural por las condiciones climáticas. No es probable que por regeneración generativa se de el crecimiento de las especies cada vez a mayor altitud, suponiendo que el clima principalmente no cambie.

En consecuencia, las limitaciones climáticas en el crecimiento al límite superior de *P. incana* y *P. pauta* que afectan el crecimiento de las plantas adultas y jóvenes (rebrotos) también disminuyen la producción de flores y semillas, inhibiendo los procesos de germinación. En cuanto a los bordes del bosque ubicados en altitudes más bajas, no presentaron ninguna limitación la reproducción generativa o vegetativa. Además, se probó que estas zonas son de alta regeneración natural. Como conclusión los bordes son producidos por la intervención humana.

No se observaron efectos negativos del pastoreo o de la tala de madera en el área del estudio. El fuego es el mayor factor para la formación de bordes de bosque en altitudes menores porque la frecuencia de las quemas afecta directamente el límite del bosque. Esto causa un retraso grave de reproducción por ser la zona más productiva en cuanto a la regeneración. En base a estos resultados, la distribución discontinua de los bosques tropicales alto-montanos podría ser el producto del régimen de fuego en estos bosques.

Además, el estudio tiene relevancia para la conservación y reforestación de los bosques de *Polylepis*. La prevención de fuegos forestales parece la actividad más importante para conservar el área forestal y al mismo tiempo incentivar para permitir la regeneración natural. El establecimiento de corredores rompe-fuegos, cortando el pajonal junto a los remanentes de bosque, evitaría que los fuegos de pajonal se extiendan hacia los bosques. Por otro lado, el cambio del sistema de pastoreo no parece necesario. El impacto positivo de la luz y la eliminación de hojarasca son conocimientos relevantes para la producción de plantines en vivero y para la reforestación.

Es importante que en actividades de reforestación se considere el abrigo que brindan los remanentes de bosque en particular en las zonas altas. La conservación de los remanentes debe ser prioritario porque a altitudes mayores de 3900 msnm todos los esfuerzos en reforestación serán difíciles y tomarán mucho tiempo.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was part of the project “regeneration ecology of tropical timberlines” kindly funded by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG). First of all, I want to thank my wife Silja and my daughters Karla and Mareike for their company in Ecuador, which enabled and strengthened my commitment to this study. I thank Prof. Dr. Isabell Hensen and Dr. Karsten Wesche for their continuous scientific and emotional support during all phases of this project. Nadine Rühr, Silvia Salgado, Juan Enrique Iglesias are thanked for their great contributions to this work and for their warm company during field work. In addition, I thank Sebastian Ploch for assistance in the field. I gratefully acknowledge the fruitful collaboration with Dr. Hugo Navarrete, Susana León-Yáñez and Dr. Katya Romoleroux from the Herbario QCA of the Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Special thanks go to Dr. Alfonso Gortaire, Alicia and Esteban Gortaire (Quito), Pablo Ochoa (Quito) as well as to Dr. Francisco Gangotena (Pifo) and his family for their support during all stages of the work in Ecuador and for their friendship. This work would not have been possible without the people from the farmer associations in Itulcachi and Inga Alto as well as Camilo Ponze, who helped during fencing. Prof. Dr. Helge Bruelheide and Dr. Ilona Leyer, University of Marburg, provided useful comments on the statistical analysis. I am grateful to Birgit Müller and Christine Voigt for the germination experiments and the genetic analysis, which will be crucial for the continuation of this work. Prof. Dr. Antoine Cleef from the Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, University of Amsterdam, and Dr. Robert Hofstede, IUCN South America, are thanked for interesting discussions. Dr. Daniel Renison revised the project planning at the beginning of the study and gave me the opportunity to participate in the conference “Ecología y conservación de bosques montanos” in Argentina. Martin Stanley encouraged me to write a proposal for a reforestation project in the Páramo de Papallacta. I thank Gustavo Mosquera, Mateo Espinosa and Galo Pillajo from Fundación Antisana for their interest in this work and their collaboration. Danny McCluskey repeatedly checked my English. Finally, I give thanks to all the colleagues at the Institute of Biology/Geobotany and Botanical Garden in Halle, Germany, in particular to Dr. Peggy Seltmann, Beatrix Vonlanthen, Katrin Ronnenberg and Matthias Pietsch for their great company.