

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL

ESTUDIOS ECOFISIOLÓGICOS EN DOS ESPECIES DEL  
GÉNERO *Lupinus* L. QUE CRECEN A LO LARGO DE  
UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN LA CUENCA DEL  
RÍO CHAMA. MERIDA, VENEZUELA.

TESIS

presentada por BENITO E. BRICEÑO ante la  
UNIVERSIDAD DE LOS ANDES como requisito  
parcial para optar al grado de:  
MAGISTER SCIENTIARUM EN ECOLOGIA TROPICAL.

MERIDA, JUNIO DE 1992

## VEREDICTO

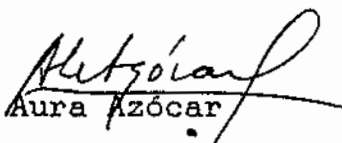
Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de la Facultad de Ciencias con fecha 13-05-91, para conocer y emitir veredicto sobre el Trabajo de Grado presentado por BENITO BRICENO para optar al título de **Magister Scientiae en Ecología Tropical** y que se titula:

**ECOFISIOLOGIA DE DOS ESPECIES DEL GENERO Lupinus L. A LO LARGO DE LA CUENCA DEL CHAMA.**

hacen constar lo siguiente:

**PRIMERO:** Que hoy, 16-06-92, a las 4:00 p.m., nos constituimos como Jurado en el Salón del Postgrado de Ecología Tropical y designamos como Presidente del Jurado a la Dra. Aura Azócar I. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir el trabajo presentado a nuestra consideración con el fin de decidir si se procedía a su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 4:30 p.m. de este mismo día, se procedió al acto público de sustentación del Trabajo de Grado presentado, a requerimiento del Jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente, el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: **SE APRUEBA EL TRABAJO DE GRADO DE MAESTRIA PRESENTADO A NUESTRA CONSIDERACION.**

En fe de lo cual firman en Mérida, a los dieciseis días del mes de junio de mil novecientos noventa y dos.

Dra.   
Aura Azócar

  
Dr. Ernesto Medina

  
Prof. Fermín Rada

*La verdad adelgaza más no  
quebra y se desliza sobre la  
mentira como el aceite sobre  
el agua.*

**MOQUE DE CERVANTES S.**

**(DON QUIJOTE DE LA MANCHA)**

(+)

A Elvia, a Elba Margarita.

Este trabajo fue realizado mediante subsidio otorgado por el Consejo de Desarrollo Científico Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes, proyecto C-444-90.

ESTA TESIS FUE DIRIGIDA POR LA DRA. AURA AZOCAR  
A QUIEN AGRADEZCO LA COLABORACION EN LA  
REDACCION DEFINITIVA.

### Agradecimientos:

a Fermin Rada por sus recomendaciones en la parte técnica. Por su gran colaboración, siempre presto a la sugerencia e intercambio de ideas.

a la profesora Fresia Torres por sus valiosas sugerencias en la parte anatómica.

a Roberto Skwierinski motivador de propuestas y análisis.

a Giuseppe Adamo, Julio Montilla y Benito Briceño B. por su colaboración en el trabajo de campo.

a María y Laura Briceño B. por su ayuda en la transcripción del trabajo.

a Rigoberto Andressen, Daniel Machado, Ministerio del Ambiente y FONAIAP por permitir un fácil acceso a los datos climatológicos.

a Georgina de Saavedra por su ayuda en la tinción de los cortes.

## CONTENIDO

LISTA DE FIGURAS .....	i
LISTA DE TABLAS .....	vi
RESUMEN .....	ix
INTRODUCCION .....	1
DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO .....	21
A.- Geología .....	23
B.- Clima .....	28
C.- Vegetación .....	35
DESCRIPCION DE LAS ESPECIES .....	38
A.- <i>Lupinus meridanus</i> .....	39
B.- <i>Lupinus eromonomos</i> .....	39
TECNICAS Y METODOS DE ANALISIS .....	43
1.- Mediciones en condiciones no controladas .....	43
2.- Mediciones en condiciones controladas .....	46
A.- Respuesta fotosintética a la temperatura .....	46
B.- Parámetros del potencial hídrico .....	49
C.- Determinación de la sensibilidad de tejidos .....	

a las bajas temperaturas .....	50
D.- Análisis térmico diferencial .....	52
E.- Caracterización morfológica .....	52
<b>RESULTADOS .....</b>	<b>55</b>
1.- Intercambio de gases en condiciones de campo .....	55
1.1.- <i>Lupinus meridanus</i> .....	55
A.- Epoca seca .....	55
A1.- Escagüey .....	55
A2.- Mucuchies .....	57
A3.- Apartaderos .....	59
B.- Epoca de lluvias .....	59
B1.- Escagüey .....	59
B2.- Mucuchies .....	60
B3.- Apartaderos .....	62
C.- Eficiencia en el uso del agua. Presión parcial de CO <sub>2</sub> .....	64
1.2.- <i>Lupinus eromonos</i> .....	67
A.- Epoca seca .....	67
A1.- Mifafi .....	67
A2.- Piedras Blancas .....	67
B.- Epoca de lluvias .....	69

B1.- Mifafi .....	69
B2.- Piedras Blancas .....	71
C.- Eficiencia en el uso del agua. Presión parcial de CO <sub>2</sub> .....	73
1.3.- Comportamiento a lo largo del gradiente altitudinal.....	75
2.- Relación fotosíntesis-temperatura .....	78
3.- Balance hídrico .....	81
A.- Efecto de la altitud .....	83
B.- Ajuste de los parámetros del potencial hídrico de la época húmeda a la seca .....	89
C.- Parámetros del potencial hídrico en <i>L. meridanus</i> y <i>L. eromonomos</i> .....	93
4.- Mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas .....	94
5.- Características morfológicas .....	99
5.1.- Análisis cuantitativo de las características morfológicas .....	100
5.2.- Características anatómicas .....	110
DISCUSION .....	118
Intercambio de gases .....	118
Balance Hídrico .....	121
Mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas .....	130

Características morfológicas .....	134
Características anatómicas .....	136
CONCLUSIONES .....	147
LAMINAS .....	152
APENDICE .....	159
BIBLIOGRAFIA .....	160

## LISTA DE FIGURAS

<b>FIGURA 1.-</b> Mapa topográfico del área de investigación en los Andes del Estado Mérida, Venezuela....	22
<b>FIGURA 2.-</b> Panorámica de la localidad de Escagüey....	24
<b>FIGURA 3.-</b> Vista de la región de Mucuchíes.....	24
<b>Figura 4.-</b> Localidad de Apartaderos.....	25
<b>FIGURA 5.-</b> Localidad de Mifafí.....	25
<b>FIGURA 6.-</b> Región de Piedras Blancas.....	26
<b>FIGURA 7.-</b> <i>Lupinus meridanus</i> , localidad de Escagüey.....	40
<b>FIGURA 8.-</b> <i>Lupinus meridanus</i> , región de Mucuchíes....	40
<b>FIGURA 9.-</b> <i>Lupinus meridanus</i> , región de Apartaderos.....	41
<b>FIGURA 10.-</b> <i>Lupinus eromonomos</i> , localidad de Piedras Blancas.....	41
<b>FIGURA 11.-</b> <i>Lupinus eromonomos</i> , región de Mifafí....	42
<b>FIGURA 12A.-</b> Curso diario de la radiación global, densidad de flujo de fotones, temperatura foliar, temperatura del aire, transpiración, asimilación neta de CO <sub>2</sub> y proporción de CO <sub>2</sub> interno a exter-	

- no en *L. meridanus* de la localidad de Escagüey.  
 Epoca seca.....56
- FIGURA 12B.**- Curso diario de la radiación global, densidad de flujo de fotones, temperatura foliar, temperatura del aire, transpiración, asimilación neta de CO<sub>2</sub> y proporción de CO<sub>2</sub> interno a externo en *L. meridanus* de la localidad de Escagüey.  
 Epoca húmeda.....56
- FIGURA 13A.**- Curso diario de la radiación global, densidad de flujo de fotones, temperatura foliar, temperatura del aire, transpiración, asimilación neta de CO<sub>2</sub> y proporción de CO<sub>2</sub> interno a externo en *L. meridanus* de la localidad de Mucuchíes.  
 Epoca seca.....58
- FIGURA 13B.**- Curso diario de la radiación global, densidad de flujo de fotones, temperatura foliar, temperatura del aire, transpiración, asimilación neta de CO<sub>2</sub> y proporción de CO<sub>2</sub> interno a externo en *L. meridanus* de la localidad de Mucuchíes.  
 Epoca húmeda.....58
- FIGURA 14A.**- Curso diario de la radiación global,

densidad de flujo de fotones, temperatura foliar, temperatura del aire, transpiración, asimilación neta de CO<sub>2</sub> y proporción de CO<sub>2</sub> interno a externo en *L. meridanus* de la localidad de Apartaderos. Epoca seca.....61

**FIGURA 14B.**- Curso diario de la radiación global, densidad de flujo de fotones, temperatura foliar, temperatura del aire, transpiración, asimilación neta de CO<sub>2</sub> y proporción de CO<sub>2</sub> interno a, externo en *L. meridanus* de la localidad de Apartaderos. Epoca húmeda.....61

**FIGURA 15A.**- Curso diario de la radiación global, densidad de flujo de fotones, temperatura foliar, temperatura del aire, transpiración, asimilación neta de CO<sub>2</sub> y proporción de CO<sub>2</sub> interno a externo en *L. eromonos* de la localidad de Mifafí. Epoca seca.....68

**FIGURA 15B.**- Curso diario de la radiación global, densidad de flujo de fotones, temperatura foliar, temperatura del aire, transpiración, asimilación neta de CO<sub>2</sub> y proporción de CO<sub>2</sub> interno a exter-

- no en *L. eromonomos* de la localidad de Mifafi.  
 Epoca húmeda.....68
- FIGURA 16A.-** Curso diario de la radiación global, densidad de flujo de fotones, temperatura foliar, temperatura del aire, transpiración, asimilación neta de CO<sub>2</sub> y proporción de CO<sub>2</sub> interno a externo en *L. eromonomos* de la localidad de Piedras Blancas. Epoca seca.....70
- FIGURA 16B.-** Curso diario de la radiación global, densidad de flujo de fotones, temperatura foliar, temperatura del aire, transpiración, asimilación neta de CO<sub>2</sub> y proporción de CO<sub>2</sub> interno a externo en *L. eromonomos* de la localidad de Piedras Blancas. Epoca húmeda.....70
- FIGURA 17A.-** Eficiencia en el uso del agua y potencial hídrico foliar en plantas de *L. meridanus*, y, *L. eromonomos*. Epoca seca.....72
- FIGURA 17B.-** Eficiencia en el uso del agua y potencial hídrico foliar en plantas de *L. meridanus*, y, *L. eromonomos*. Epoca húmeda.....72
- FIGURA 18.-** Asimilación neta de CO<sub>2</sub> en plantas de

*L. meridanus* (2.200, 3.000 y 3.550 m.s.n.m.), y, *L. eromonos* ( 3.750 y 4.200 m.s.n.m.) como función de la temperatura.....80

**FIGURA 19.-** Relación entre el óptimo de temperatura para la asimilación neta de CO<sub>2</sub> y la altitud en plantas del género *Lupinus*: Escagüey, Mucuchíes, Apartaderos, Mifafí y Piedras Blancas.....84

**FIGURA 20.-** Relación entre el potencial osmótico, a saturación y en el punto de pérdida de turgor, con la altitud en plantas del género *Lupinus*. Epoca húmeda.....84

**FIGURA 21.-** Relación entre la temperatura de daño y congelamiento con la altitud, de la raíz, tallo y hoja, en plantas del género *Lupinus*.....97

## LISTA DE TABLAS

- TABLA 1.-** Valores de presión del CO<sub>2</sub> interno (PI), CO<sub>2</sub> externo (PE), proporción de ambas presiones (PI/PE) y conductancia (K) para tasas puntuales de asimilación neta de CO<sub>2</sub> en plantas del género *Lupinus*.....66
- TABLA 2.-** Relación fotosíntesis - temperatura en plantas de tres localidades de *L. meridanus*, y, dos de *L. eromonomos*.....82
- TABLA 3.-** Presión osmótica a saturación (PO), presión osmótica en el punto de pérdida de turgor (PT LP), volumen simplásmico (VS), volumen apoplásmico (VA) y agua osmóticamente retenida en el punto de pérdida de turgor (% H<sub>2</sub>O) para las plantas de las diferentes localidades de *L. meridanus* y *L. eromonomos*. Epoca seca.....86
- TABLA 4.-** Presión osmótica a saturación (PO), presión osmótica en el punto de pérdida de turgor (PT LP), volumen simplásmico (VS), volumen apoplásmico (VA) y agua osmóticamente retenida en el punto de

*L. meridanus* (2.200, 3.000 y 3.550 m.s.n.m.), y, *L. eromonos* ( 3.750 y 4.200 m.s.n.m.) como función de la temperatura.....80

**FIGURA 19.-** Relación entre el óptimo de temperatura para la asimilación neta de CO<sub>2</sub> y la altitud en plantas del género *Lupinus*: Escagüey, Mucuchíes, Apartaderos, Mifafí y Piedras Blancas.....84

**FIGURA 20.-** Relación entre el potencial osmótico, a saturación y en el punto de pérdida de turgor, con la altitud en plantas del género *Lupinus*. Epoca húmeda.....84

**FIGURA 21.-** Relación entre la temperatura de daño y congelamiento con la altitud, de la raíz, tallo y hoja, en plantas del género *Lupinus*.....97

## LISTA DE TABLAS

- TABLA 1.- Valores de presión del CO<sub>2</sub> interno (PI), CO<sub>2</sub> externo (PE), proporción de ambas presiones (PI/PE) y conductancia (K) para tasas puntuales de asimilación neta de CO<sub>2</sub> en plantas del género *Lupinus*.....6
- TABLA 2.- Relación fotosíntesis - temperatura en plantas de tres localidades de *L. meridanus*, y, dos de *L. eromonomos*.....8
- TABLA 3.- Presión osmótica a saturación (PO), presión osmótica en el punto de pérdida de turgor (PT LP), volumen simplásmico (VS), volumen apoplásmico (VA) y agua osmóticamente retenida en el punto de pérdida de turgor (% H<sub>2</sub>O) para las plantas de las diferentes localidades de *L. meridanus* y *L. eromonomos*. Epoca seca.....8
- TABLA 4.- Presión osmótica a saturación (PO), presión osmótica en el punto de pérdida de turgor (PT LP), volumen simplásmico (VS), volumen apoplásmico (VA) y agua osmóticamente retenida en el punto de

pérdida de turgor (% H <sub>2</sub> O) para las plantas de las diferentes localidades de <i>L. meridanus</i> y <i>L. eromonos</i> . Epoca húmeda.....	88
<b>TABLA 5.-</b> Valores de la presión osmótica a saturación (PO), presión osmótica en el punto de pérdida de turgor (PTLP), volumen simplásmico (VS), volumen apoplásmico (VA) y agua osmóticamente retenida en el punto de pérdida de turgor (% H <sub>2</sub> O) que resulta del ajuste hídrico de las plantas al cambiar la época, húmeda a seca.....	91
<b>TABLA 6.-</b> Temperatura de daño (TD) y congelamiento (TC) para los tejidos de raíz, tallo y hojas de las plantas de las localidades de Escagüey, Mucuchíes y Apartadero de la especie <i>L. meridanus</i> , y, de Mifafí y Piedras Blancas de <i>L. eromonos</i> .....	95
<b>TABLA 7.-</b> Características macromorfológicas de las plantas de las diferentes localidades de <i>L. meridanus</i> y <i>L. eromonos</i> .....	101
<b>TABLA 8.-</b> Características foliares micromorfológi-	

cas externas de las plantas de las diferentes localidades de <i>L. meridanus</i> y <i>L. eromonomos</i> .....	104
<b>TABLA 9.-</b> Características foliares micromorfológicas internas de las plantas de las diferentes localidades de <i>L. meridanus</i> y <i>L. eromonomos</i> .....	107
<b>TABLA 10.-</b> Característica endomorfológicas caulinar y radical de las plantas de las diferentes localidades de <i>L. meridanus</i> y <i>L. eromonomos</i> .....	109

## RESUMEN

El presente trabajo tiene como finalidad estudiar las diferentes adaptaciones de dos especies del género *Lupinus* L. que se encuentran a lo largo de la Cuenca del río Chama desde 1.800 hasta 4.200 m.s.n.m.

Se realizaron estudios sobre intercambio de gases, óptimo de temperatura para la fotosíntesis, potenciales hídricos, potenciales osmóticos a saturación y en el punto de pérdida de turgor, mecanismo de resistencia a las bajas temperaturas y morfología externa e interna en *Lupinus meridanus* Moritz ex C.P. Smith (1.800-3.550 m.s.n.m.) y *Lupinus eromonos* C.P. Smith (3.750-4.200 m.s.n.m.). Se delimitaron tres localidades en la primera especie ( 2.200, 3.000 y 3.550 m.s.n.m.) y dos en la segunda (3.750-4.200 m.s.n.m.).

Los resultados muestran que a medida que se avanza en altitud el tamaño de la planta y de sus hojas disminuye, presentan características xeromórficas por efecto de déficit de agua, disminución de la conduc-

tancia y la transpiración explicables en el primer caso por la disminución del índice estomático y en la segunda, además entre otras, por presentar epidermis con papilas y estomas hundidos. Se pudieron separar dos poblaciones en *Lupinus meridanus* y dos en *Lupinus eromonomos*, y, las plantas que crecen a nivel de páramo mostraron ser tolerantes al congelamiento o evasoras (por semillas) como es el caso de *L. meridanus* y, sólo tolerantes como en *L. eromonomos* quien además crece en sitios en los cuales la temperatura es menos extrema. En las cinco poblaciones del género se pudo observar aumento del endurecimiento como efecto de la altitud.

Los valores del ajuste del potencial osmótico a saturación (+0,13 MPa a +0,32 MPa) en *L. meridanus*, (+0,19 MPa a +0,35 MPa) en *L. eromonomos*, como del ajuste del potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (+0,21 MPa a +0,37 MPa) en *L. meridanus*, (+0,22 MPa a +0,41 MPa) en *L. eromonomos* confirman la capacidad de estas plantas en concentrar solutos, capacidad que pareciera aumentar con el incremento del déficit de agua.

Las características anatómicas y ecofisiológicas permiten concluir, que en general, existe una respuesta particular de cada población a las condiciones ambientales específicas de la región en la cual se encuentra.

## INTRODUCCION

El género *Lupinus* L. (Fabaceae) comprende alrededor de 150 especies de amplia distribución en América, desde el Oeste de Estados Unidos y la Cordillera Andina hasta las llanuras del Plata. En general, son plantas húmicolas, higrófilas o semixerófilas, muchas de alta montaña. Aunque gran cantidad de especies son venenosas para el ganado, otras son utilizadas como abono verde, de adorno y en algunos casos sus semillas son comestibles (Burkart, 1943).

En Venezuela este género se dispersa por la Cordillera de la Costa y de los Andes. En esta última, *Lupinus meridanus* abarca desde los 1800 m.s.n.m hasta los 3600 m.s.n.m y *Lupinus eromonomos* crece a partir de los 3700 m.s.n.m. Este rango de distribución altitudinal nos indica que las poblaciones locales deberían estar adaptadas a las condiciones ampliamente variables del ambiente; las cuales son menos favorables con el aumento de la altitud y por ello el número de plantas adaptadas a estas condiciones y capaces de sobrevivir deberían disminuir.

Los ambientes de alta montaña tropical represen-

tan una situación ideal para el estudio del efecto del cambio en el promedio de la temperatura diaria sobre la vegetación ya que es poca o ninguna la fluctuación estacional en la temperatura (Medina, 1986). Los trabajos que se han realizado para ayudar a explicar la distribución altitudinal de las plantas, generalmente, han estado relacionado con las diferencias interespecíficas en respuesta a los cambios en las variaciones climáticas (Woodward y Pigott, 1975). De estas variaciones climáticas la temperatura y presión atmosférica disminuyen con la altitud; la precipitación y velocidad del viento aumentan, y, la irradiación en días claros, aunque aumenta con la altitud en término medio puede disminuir pues depende de la frecuencia y profundidad de la cobertura de las nubes (Tranquillini, 1968; Barry, 1981; Medina, 1986; Smith et al., 1987).

Las diferencias interespecíficas en la forma de la planta y de las hojas son cruciales en determinar las respuestas de las mismas a la temperatura y viento y por eso controlan su distribución (Woodward, 1975; 1979, 1983). Mooney et al. (1964) encontraron que en condiciones de alta insolación y aire relativamente frío la temperatura foliar puede estar por arriba de la

del aire. Estos resultados fueron confirmados por Regehr y Bazzaz (1976) y Smith (1978) quienes encontraron que las plantas de montaña o anuales de invierno poseen temperaturas foliares por arriba de las del aire, mientras que las plantas del desierto poseen temperaturas foliares más bajas.

Existen pocos estudios ecofisiológicos sobre la respuesta de plantas en gradientes altitudinales, de los cuales, la mayor parte han sido realizados en las regiones templadas y en general sobre árboles y arbustos. En las regiones tropicales, aparte de los estudios de Körner et al. (1983) en Nueva Guinea, se encuentran los de Baruch (1979); Meinzer et al. (1985); Goldstein et al. (1985) y Rada et al. (1987) en las regiones andinas. Los trabajos realizados por Körner (1983, 1986) mostraron que las plantas de altas montañas difieren entre ellas en su fisonomía, anatomía y fisiología, y, factores que son efectos primarios del aumento de la altitud (temperatura media y presión) son difíciles de separar de factores específicos del clima local como son la precipitación y la insolación. El tamaño y área específica foliar son afectadas por el régimen de temperatura, mientras que la conductancia, número

ro de estomas y probablemente capacidad fotosintética los afecta la insolación. Para Berry et al. (1980) en las plantas que ocupan hábitats con diferencias térmicas las respuestas fotosintéticas, generalmente, son un reflejo de su adaptación a los regimenes de temperatura de su hábitat respectivo. Esta adaptación generaría ecotipos con diferencias genéticas inducidas por estos medios ambientes muy cambiantes (Bradshaw, 1964; Mächler et al., 1977). En *Chionocholea rigida*, Greer (1984) encontró, que la distribución altitudinal dependía de su capacidad para adaptarse y aclimatarse a las características térmicas existentes a lo largo del gradiente; sin embargo, aunque Kemp et al. (1977) no observaron este comportamiento en las poblaciones discontinuas de *Taraxacum officinale*, si notaron que su distribución altitudinal en sitios térmicamente diversos dependía del óptimo fotosintético de temperatura; el cual en el caso de *Eucalyptus pauciflora* de las montañas australianas y *Podocarpus oleifolius* y *Podocarpus rospigliosii* de las regiones andinas aumentaba con la disminución de la altitud (Slatyer et al., 1977; 1977a; Jaimes, 1985) y, concordaba con la temperatura máxima media del lugar en donde crecía; resultado, este último, que coincide con los obtenidos en *Abies balsamea* y

*Polylepis sericea* (Fryer et al., 1977; Goldstein et al., 1985a).

Entre otros estudios sobre los cambios fisiológicos que ocurren con la altitud destacan, por ejemplo, los realizados sobre *Populus tremuloides*, *Podocarpus rospigliosii*, *Podocarpus oleifolius*, *Vaccinium myrtillus* y *Eucalyptus pauciflora* en donde se encontró que la conductancia es afectada por el déficit de presión de vapor (Körner et al., 1979, 1985; Kaufmann, 1982; Meinzer et al., 1984; Woodward, 1986) y si bien Körner (1981, 1985, 1986) y Woodward (1986) encontraron que la conductancia aumenta con la altitud al disminuir el déficit de presión de vapor, Baruch (1979) en rosetas gigantes y Körner (1983) en hierbas encontraron lo contrario.

Pruntzer (1961) y Walter (1973) no encontraron diferencias notables en la transpiración de las plantas de bajas y altas altitudes, sin embargo, Gates (1968) formuló la hipótesis de que al aumentar la temperatura foliar aumenta la presión de vapor dentro de la hoja y por ello la fuerza de la transpiración. Gale (1973, 1973a) consideró la posibilidad de que al reducirse la

presión atmosférica por efecto de la altitud aumente la evaporación y la transpiración de las plantas. Tranquilini (1976) confirmó esta proposición al encontrar que el abeto que crecía a 1940 m.s.n.m. transpiraba tres veces más en relación al que crecía a 1000 m.s.n.m., y el que crecía a 2140 m.s.n.m transpiraba siete veces más en comparación con el de 1000 m.s.n.m.. Baruch (1979) encontró las mayores tasas transpiratorias en la estación seca y en las poblaciones de *E. schultzii* ubicadas a mayor altitud. Smith y Geller (1979) sugirieron la posibilidad teórica según la cual la influencia de la altitud sobre la transpiración induce una mayor demanda evaporativa que lo pensado, y, en 1980 plantearon la posibilidad de que la combinación de un gran tamaño foliar, baja absorción solar y alta conductancia pueden permitir una reducción en la transpiración sin cierre de los estomas. Hasta el presente se ha encontrado que no todas las especies de montaña tienen características foliares que conduzcan a una máxima reducción en la transpiración para una apertura estomática dada. Oberbauer et al. (1981) consideraron a las características foliares junto con el sistema radical como los factores más importantes, pues las diferencias de las raíces y la diversidad de hábitats a través de un gradiente topo

gráfico interactúan permitiendo el mantenimiento de la diversidad de especies de plantas y modelos de uso de agua. Para Jones (1983) la transpiración tiende a incrementar debido al aumento de la conductancia de la capa límite (resultante del aumento de la velocidad del viento), pero es controlada por la disminución del déficit de presión de vapor.

En 1968 Tranquilini propuso que las plantas de mayor altitud pueden asimilar menos  $\text{CO}_2$  bajo presiones parciales más bajas, y Gale (1972) consideró que la reducción en la fotosíntesis es la responsable del bajo crecimiento. Billings et al. (1961), Hiesey et al. (1971) y Mcnaughton et al. (1974) encontraron en *Oxyria digina*, *Mimulus* y *Tipha latifolia* un aumento en la tasa fotosintética y por lo tanto mayor capacidad en utilizar bajas concentraciones de  $\text{CO}_2$  a grandes altitudes. Los resultados encontrados por Mächler et al. (1979) en trébol así lo confirma, pero consideran que esta respuesta aparentemente depende de la luz y de la temperatura. Baruch (1979), por el contrario encontró tasas fotosintéticas más bajas en poblaciones de *E. shultzei* de mayor altitud y estas tasas son constantes para las épocas seca y lluviosa. Smith et al. (1979) consideran

que al disminuir la temperatura del aire con la altitud tiende a bajar la difusión del  $\text{CO}_2$  y por lo tanto las plantas asimilan menos  $\text{CO}_2$  que el esperado. Otros autores (Farquhar et al., 1982) plantean que la baja tasa de asimilación es debido a la baja temperatura, al disminuir la actividad Rubisco carboxilasa y la capacidad de transporte de electrones, y, hay quienes consideran que el efecto de la altitud sobre la fotosíntesis es tan complejo como sobre la evaporación con la diferencia de que en algunas regiones depende de los perfiles de la radiación y la temperatura (Jones, 1983). La diferencia estaría en que la presión parcial de  $\text{CO}_2$  disminuye consistentemente con la altitud y por ello tiende a influir sobre la fotosíntesis; en cualquier caso la fotosíntesis neta a concentración normal de  $\text{CO}_2$  y luz saturante para las plantas  $\text{C}_3$  está en el orden de 6 a  $17 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  (Jones, 1983). Los resultados obtenidos a lo largo de gradientes altitudinales, sin embargo, demuestran que las diferencias en la máxima capacidad fotosintética para *Chinichloa* son bajas y poco consistente al igual que la respuesta a la temperatura y luz, y, en casos como *Vaccinium myrtillus* se ha observado aumento en la conductancia y tasa fotosintética atribuida al incremento de la densidad estomática

(Greer, 1984; Woodward, 1986).

Un aspecto poco estudiado en el intercambio de gases es la eficiencia en el uso del agua, Parkhurst y Loucks (1972) consideraban que la eficiencia en el uso del agua, es alta para plantas con hojas pequeñas expuestas a alta velocidad del viento y con alta capacidad en absorber radiación en cambio, en plantas con hojas de gran tamaño, la eficiencia en el uso del agua es baja cuando la velocidad en los vientos no es alta y poseen poca capacidad para absorber la radiación. En cualquier caso la eficiencia en el uso del agua es máxima con valores intermedios de la conductancia más que con valores bajos (Osmond et al. 1980; Hall y Schulze 1980). Según Woodward (1986) basta bajo déficit de presión de vapor (debido a una mayor altitud), aumento en la densidad estomática y disminución de la tasa de fotosíntesis para que se induzca una reducción en la eficiencia en el uso del agua.

Dentro de un rango de zona montañosa la distribución de las plantas está muy determinada por la humedad y longitud de la estación de crecimiento (Mooney et al., 1965; Ehleringer y Miller, 1975), por

lo tanto, las especies de sitios húmedos poseen tasas transpiratorias y potenciales hídricos diferentes a las que habitan en lugares más secos. Baruch (1979) aunque no encontró diferencias significativas entre los potenciales hídricos foliares de las diferentes poblaciones de *E. schultzii*, en la estación seca, si observó que al disminuir el potencial hídrico foliar disminuía la tasa fotosintética. La altitud afecta poco la evaporación y el potencial hídrico, por ello no explica completamente la xeromorfía encontrada en las plantas de grandes altitudes, sin embargo, en los periodos secos está relacionado con el tamaño de las plantas y profundidad de sus raíces, así por ejemplo, árboles de bajas altitudes poseen potenciales hídricos foliares más bajos en comparación de los de altas altitudes (Jones, 1983; Körner et al., 1985).

Aunque el contenido de agua del suelo no afecta la conductancia, sin embargo, si el potencial hídrico foliar está por debajo del potencial del agua en la cual la presión de turgor se pierde, entonces la capacidad del mesófilo para tomar  $CO_2$  declina mucho (Larcher et al., 1981; Bradfor et al., 1982). Por ello, se hace necesario analizar los parámetros del ba-

lance hídrico para investigar el comportamiento de las plantas con el cambio de estación (sequía-lluvia). Por otra parte, a lo largo de un gradiente altitudinal aparte del déficit de agua por la ausencia de lluvias, las plantas también pueden enfrentar un déficit de agua debido al congelamiento (sequía fisiológica). Son muy pocos los estudios sobre los parámetros del balance hídrico realizados a lo largo de un gradiente altitudinal y más aún dentro de la especie; la mayoría de los reportes han sido a nivel interspecifico y generalmente en especies de cultivo (Morgan, 1984). Por otra parte, los estudios realizados en el género *Lupinus* han sido en especies europeas cultivadas.

Otro aspecto particular de la alta zona tropical son los congelamientos frecuentes (Hedberg, 1964; Coe, 1967; Troll, 1968; Azócar y Monasterio, 1980; Beck, 1982, 1984), en donde además se ha demostrado la existencia de gradientes de temperatura a lo largo del suelo y perfil del aire el cual varía a través del día (Monasterio, 1979; Azócar y Monasterio 1980; Azócar, 1988). Las características climáticas anteriores someten a las plantas a un gran estrés y a temperaturas por debajo de 0 °C que a pesar de que sean por pocas ho

ras pueden producir daños en los tejidos de las plantas. Algunos organismos pueden sobrevivir a la acción directa de las bajas temperaturas sin sufrir lesiones; esta resistencia se explica por la capacidad del protoplasma para tolerarla; a través de mecanismos efectivos para prevenir o retardar el daño celular, o combinan ambos mecanismos. Es decir, la resistencia de las plantas a un factor ambiental desfavorable y por lo tanto su supervivencia está dada por la tolerancia o evasión. Entre los mecanismos de evasión destacan:

- 1.- Disminución del punto de congelamiento;
- 2.- Ausencia de agua libre;
- 3.- Mantenimiento de la temperatura por encima de los 0 °C;
- 4.- Sobreenfriamiento y evasión al congelamiento intracelular (Levitt, 1980).

La tolerancia al congelamiento se ha observado, en los páramos andinos, en las rosetas caulescentes enanas *Draba chionophilla*, las hierbas perennes *Penecio formosus*, *Castilleja fissifolia*, *Geranium multiceps* y en los cojines de *Lucilia venezuelensis*, *Azorella julianii* y *Arenaria jahnii* (Azócar et al., 1988, Squeo et al., 1991). También ha sido reportado para estas regiones plantas que sólo poseen mecanismos de evasión como en especies del género *Espeletia* que son rosetas

gigantes, en los arbustos de *Hinterhubera lanuginosa* e *Hypericum laricifolium* y en el árbol *Polylepis sericea* (Goldstein et al., 1985b; Rada et al., 1985, 1985b, 1987; Squeo et al., 1991).

A nivel intraespecífico la resistencia al congelamiento de ecotipos y razas climáticas de un amplio rango de especies ha sido reportado por Minckler (1971), Parker (1963), Smithberg y Weiser (1963), Green (1969), Flint (1972), Rehfeldt (1979, 1980) y Clausen (1982) entre otros, sólo para árboles de zona templada, y, Sakai y Larcher (1987) lo interpretan como el aumento de la adaptación a un mayor riesgo al congelamiento.

En general, las plantas de altitudes bajas e intermedias sensibles al congelamiento son capaces de endurecerse para sobrevivir, es el caso por ejemplo de *Eucalyptus pauciflora*, *Nothofagus solandri*, *Nothofagus antarctica* y en *Botrium coccineum* (Pryor, 1956; Green 1969; Sakai et al., 1978; Alberdi, 1985). En plántulas de *Centrosema virginianum* (Fabaceae), Sakai y Larcher (1987), encontraron que aquellas que crecían a mayor altitud y con sus hipocótilos a poca altura del suelo son más favorecidas que las que poseen hipocótilos a

mayor altura del suelo, es decir, diferencias de 1 a 2 °C son decisivas en determinar la extensión del daño en plantas muy sensibles a las heladas.

En las regiones de la alta montaña tropical Goldstein et al. (1985b) encontraron en diez especies del género *Espeletia* que las que crecían a mayores altitudes poseían contenido relativo de agua apoplástica más baja. Según estos autores este carácter determina que la planta es más sensible a cambios en el potencial hídrico foliar y por lo tanto el punto de sobreenfriamiento tiende a declinar linealmente con cambios moderados del mismo. Por otra parte, Rada et al. (1987) sugieren, que la evasión con diferencias en el punto de sobreenfriamiento observado en dos poblaciones de *Espeletia schultzii* en un gradiente altitudinal (2600 a 4200 m.s.n.m.), se debe a que ha habido una fuerte selección a través de una mayor duración del congelamiento nocturno con el aumento de la altitud.

Las adaptaciones de las plantas a medios ambientes extremos no sólo se manifiesta en sus características fisiológicas sino también en algunas morfológicas y anatómicas (Hedberg, 1964), y, para algunos autores

como Tranquilini (1964), Mooney et al. (1965) y Sveshnikova (1970) (citado por Gale, 1973) el aumento en la altitud tiende a inducir en la vegetación una mayor xeromorfía, la cual en algunos casos, las hacen similares, en muchos aspectos, a las plantas de desierto (Smith y Geller, 1979). Para este tipo de xeromorfía comunmente encontrada en plantas de grandes altitudes, Jones (1983) propone el término de escleromorfía. Otro efecto debido a las grandes altitudes es la presencia del congelamiento durante algún tiempo en la estación de crecimiento; según Parkhurst (1972) las plantas favorecidas serían las que poseen hojas pequeñas pues estarían menos acopladas a las temperaturas de congelamiento y sufrirían menos daño. Para él, el tamaño óptimo de una hoja en un ambiente dado es el tamaño en la cual hay la máxima eficiencia en el uso del agua. Smith y Geller (1979), por el contrario, consideran que el tamaño foliar tiene poca relación con el nivel de agua a grandes altitudes.

La reducción del área foliar como respuesta a un medio ambiente seco está acompañada por ciertas modificaciones en su estructura interna, a saber: disminución del tamaño de las células epidérmicas

cas y de las del mesófilo, mayor número de pelos (pelos pequeños por superficie), mayor grosor de la pared celular epidérmica, mayor grosor de la cutícula y en algunos casos presencia de cera que favorece el aumento de la reflexión de la radiación y ocluye los estomas, frecuencia estomática mayor y mayor cantidad de tejido en empalizada a expensa del tejido esponjoso (Shields, 1950; Parker, 1968; Turner et al., 1981; Schönherr, 1982; Jones, 1983). Además Stocker (1960) encontró que las ondulaciones de las células epidérmicas en *Sinapsis alba*, sujetas a déficit hídrico, fué 69% menos que en plantas humedecidas.

Las plantas con reducción en el tamaño celular poseen potenciales osmóticos menores favoreciéndose el mantenimiento de un turgor efectivo (Henckel, 1964; Cuttler, 1977). Burkez (1987), además, mostró en *Brassica napus*, *Phaseolus vulgaris*, *Ympatiens parviflora* y *Mirabilis jalapa* que el grosor foliar varía con el contenido relativo de humedad y responde inversamente a la temperatura del aire y directamente a la humedad relativa. Por otra parte, en *Rumex acetocella* cuando crece bajo humedad posee sólo una capa en empalizada y pelos absorbentes, pero en condiciones de

sequía y suelo arenoso las hojas son más gruesas y pequeñas hasta con tres capas en empalizada (Shields, 1950). Para Nobel (1980) y Björkman (1981) de los factores ambientales el que tiene mayor influencia sobre la anatomía foliar es la iluminación durante la ontogénia, pero la temperatura tendría efecto sobre el crecimiento y la relación agua-estructura anatómica. Estos autores consideran que la relación Area del mesófilo / Area total ( $A_m/A_t$ ) da una mayor idea de la influencia de la estructura anatómica sobre el efecto de la fotosíntesis pues sólo considera la región del mesófilo con la forma y tamaño de sus células, así por ejemplo, en *Encelia farinosa* para un mismo grosor foliar,  $A_m/A_t$  aumenta un 50% en plantas bajo sequía que en plantas bajo condiciones de humedad.

Los estudios sobre cambios anatómicos y morfológicos inducidos por el gradiente altitudinal apenas se han realizado a nivel foliar. Greer (1984) en estudios hechos sobre el género *Chionochoa* y Körner et al. (1986) en observaciones efectuadas sobre diferentes formas de vida (árboles, hierbas y arbustos) encontraron: que las plantas de mayor altitud poseen hojas más pequeñas y gruesas, células epidérmicas con

paredes más gruesas, mayor número de estomas/mm<sup>2</sup>, células más largas, y, en *Eucalyptus pauciflora* el número de corridas en empalizadas tiende a aumentar de 10-11 a 900 m.s.n.m., hasta 11-13 a 2040 m.s.n.m.

En el género *Espeletia* hay cambios en la pubescencia foliar y capacidad de almacenaje de agua (Meinzer et al., 1985); pero específicamente para *Espeletia schultzei*, Rada et al (1987), encontraron que el tamaño de las células epidérmicas y las del mesófilo al igual que la cantidad del contenido relativo del agua disminuye con la altitud.

Woodward (1986, 1987, 1988) observó en *Nardus*, *Rumex*, *Setaria*, *Geum*, *Amaranthus*, *Ambrosia* y *Vaccinium myrtilus* aumentó en el número de estomas/area tanto en la cara adaxial como abaxial como efecto del aumento de la altitud, y , consideraba que el aumento no era debido a las variaciones en el alargamiento de las células epidérmicas sino a las diferentes presiones parciales de CO<sub>2</sub> que se presentan con la elevación.

El efecto del gradiente altitudinal, sobre la raíz y el tallo poco se ha estudiado probablemente por ser órganos menos plásticos; Woodward (1986) encontró que

con la altitud el tallo de *Vaccinium myrtillus* tenía menor diámetro y longitud. Parker (1968) consideraba al tallo como un órgano adaptado para almacenar agua al prevenir la pérdida de la misma o bajar la resistencia a su conducción. Para Zimmerman et al. (1982) el diámetro del vaso es la estructura más importante para la eficiencia en la conducción del agua, pues vasos anchos permiten mayor conducción, pero son menos seguros, los vasos de diámetro pequeño son más seguros y la mayor conducción es favorecida con el aumento del área del xilema como es lo observado en la anatomía de plantas de hábitats seco. Este autor considera que en las regiones tropicales, a lo largo de un gradiente altitudinal, en general, aumentan los vasos con placa de perforación escalareiforme y punteaduras espiraladas.

Los estudios sobre las condiciones ambientales, morfología, anatomía y fisiología nos demuestran que son muchas las variaciones que ocurren a lo largo de un gradiente altitudinal. Este trabajo tiene como objetivo general investigar las respuestas ecofisiológicas de *Lupinus meridanus* y *Lupinus eromonomos* a los cambios ambientales que ocurren a lo largo del gradiente altitudinal en el cual crecen.

Entre los objetivos específicos del trabajo destacan:

1.- Analizar la respuesta de la fotosíntesis de las plantas provenientes de diferentes altitudes.

2.- Estudiar la respuesta de la conductancia estomatal a variaciones en el déficit de presión de vapor aire-hoja.

3.- Analizar el balance hídrico de las dos especies y de sus poblaciones a lo largo del gradiente.

4.- Determinar si las distintas poblaciones de las dos especies difieren en sus mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas.

5.- Analizar el cambio en la densidad estomatal y estructura foliar.

## II. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

Las localidades donde se realizaron las observaciones, mediciones de campo y recolección del material vegetal para completar los estudios en el laboratorio fueron ubicados a diferentes altitudes a lo largo de la Cuenca del Chama-Mocotíes (FIG. 1). Esta selección se realizó teniendo presente accesibilidad, densidad de población, poco riesgo de ser perturbadas y a diferentes altitudes. En base a ello se establecieron tres localidades para *Lupinus meridanus*: Escagüey 2.200 m.s.n.m., presión atmosférica 613,19 mm. de mercurio (FIG. 2); Mucuchíes 3.000 m.s.n.m. presión atmosférica 549,19 mm. Hg (FIG. 3) y Apartaderos 3.550 m.s.n.m., presión atmosférica 505,19 mm. Hg (FIG. 4); y, para *Lupinus eromonos*: Mifafí 3.750 m.s.n.m., presión atmosférica 493,19 mm. Hg (FIG. 5) y Páramo de Piedras Blancas 4.200 m.s.n.m., presión atmosférica 453,19 mm. Hg (FIG. 6).

La Cuenca del Chama-Mocotíes está ubicada en la Cordillera de los Andes entre los  $70^{\circ}47'39''$  y  $71^{\circ}54'36''$  de longitud Oeste y entre los  $08^{\circ}09'$  y  $08^{\circ}53'39''$  de latitud Norte, con alturas comprendidas entre

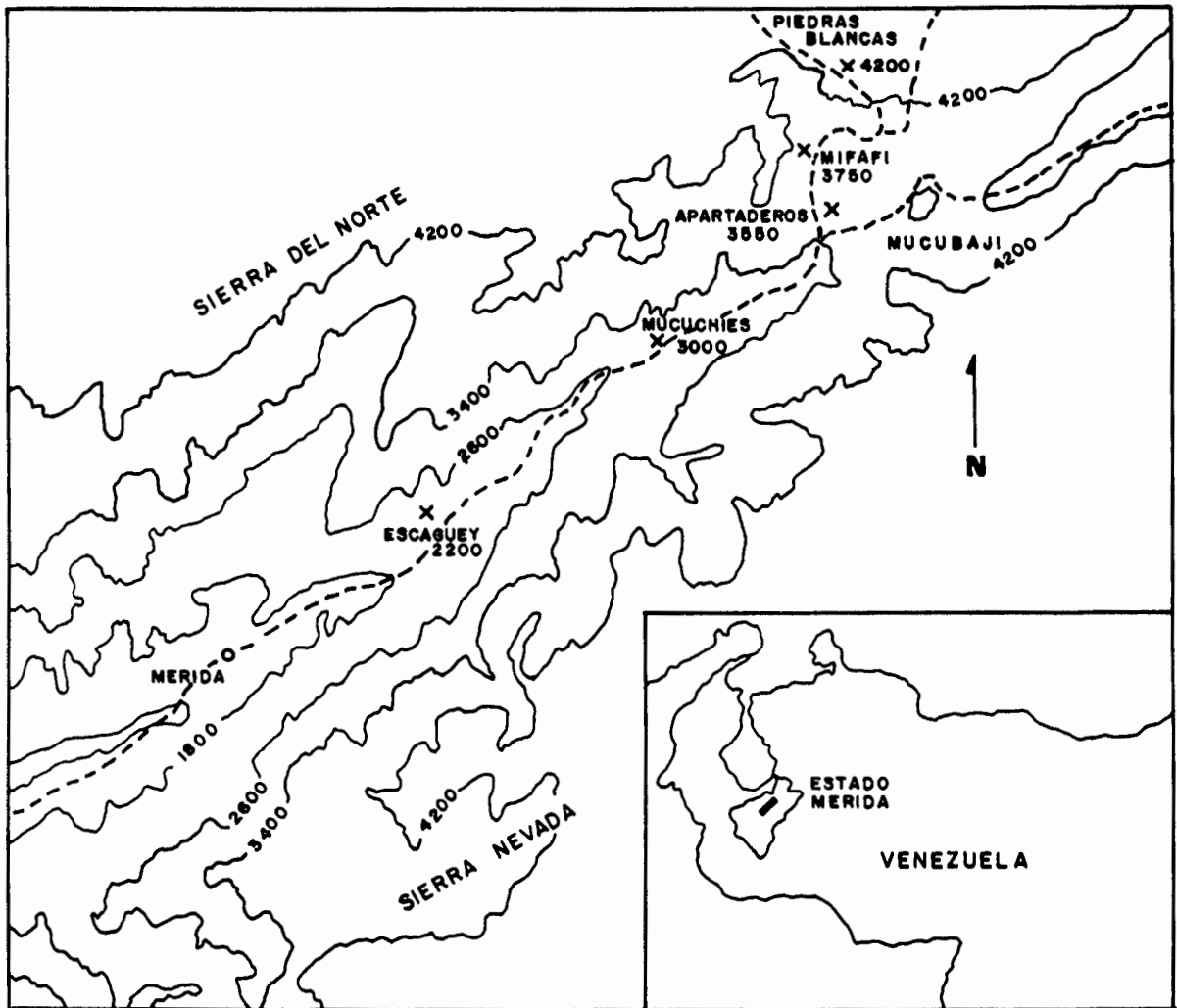


FIGURA 1. Mapa topográfico del área de investigación en los Andes del Estado Mérida, Venezuela. Las localidades están marcadas con X. Escala 1:250.000. (Baruch Z., 1979).

140 y 5000 m.s.n.m. (Andressen y Ponte, 1973).

Para una mejor descripción de los parámetros ambientales del área de estudio analizaremos la geología, clima y vegetación por separado.

#### A. GEOLOGÍA.

Los Andes Venezolanos constituyen una cadena montañosa localizada entre las latitudes  $7^{\circ} 30'$  y  $10^{\circ} 10'$  Norte y las longitudes  $69^{\circ} 20'$  y  $72^{\circ} 50'$  Oeste. Su historia geológica es compleja y ha consistido en ciclos de sedimentación en cuencas marinas alternados con periodos de orogénesis (Schubert, 1980).

La aparente ausencia de depósitos sedimentarios cuaternarios se ha explicado suponiendo que no tenían suficiente elevación durante la mayor parte del pleistoceno pues habrían sido afectados por las glaciaciones (Schubert, 1970; Shagam, 1972). Evidencias indirectas recientes parecen indicar que llegaron a la altitud actual a fines del plioceno y desde entonces su levantamiento ha continuado hasta el presente.

Las principales evidencias de acción de los



FIGURA 2. Panorámica de la localidad de Escagüey.  
Destacan las *Opuntia*.



FIGURA 3. Vista de la región de Mucuchíes.

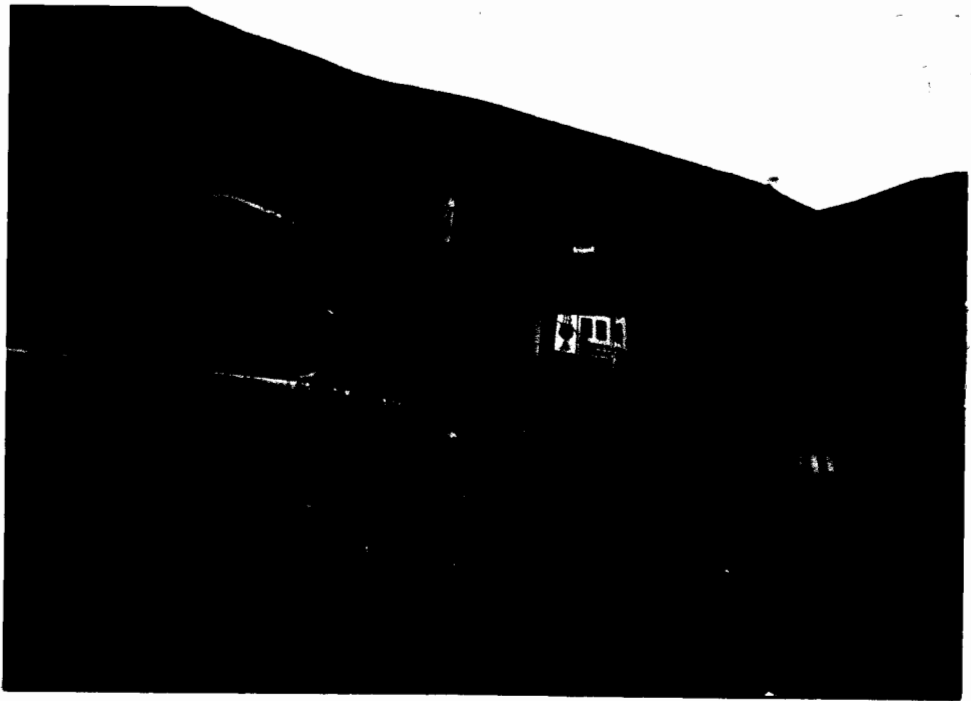


FIGURA 4. Plantas de *Lupinus meridanus* de la localidad de Apartaderos.



FIGURA 5. Localidad de Mifafi.



FIGURA 6. Región de Piedras Blancas. Nótese el suelo arenoso y las rocas.

glaciares son las morrenas, circos, aristas, picachos o agujas y valles glaciales. Los valles glaciales se caracterizan por presencia de estrías, surcos, abrasión, fracturamiento, rocas aborregadas, formas lomos de ballena y bloques erráticos. Aunque la acción glacial se encuentra por arriba de los 3.000 m.s.n.m. sólo se observan sus evidencias por encima de los 3.500 m.s.n.m. Por debajo de los 3.000 metros y hasta el pie de monte andino existen evidencias indirectas caracterizadas por los depósitos fluvio-glaciales.

En la parte más alta de la Cuenca del Chama, el nivel morrénico inferior está ausente lo cual probablemente sea debido a la erosión; el nivel morrénico superior se encuentra entre los 3.400 y 3.700 m.s.n.m. quizás como posible indicación de condiciones más áridas durante los avances glaciales que produjeron este nivel en la zona (Schubert, 1976). Para Tricart (1970) esta región es un área de clima montañoso de baja latitud, caracterizada por una gran cantidad de días con congelación parcial; en donde la escarcha la cual penetra el suelo hasta los 6 cm. y la alta humedad ayuda al movimiento del suelo (Solifluxión).

La zona periglacial puede presentarse hasta los 3.550 m.s.n.m. pues se ha observado en Mucubají entre Diciembre y Marzo, pero por debajo de ésta altitud es difícil de que ocurra, pues la temperatura nunca baja del punto de congelamiento en ninguna época del año.

Las localidades seleccionadas abarcarían depósitos fluviales (Escagüey), fluvio-glaciales (Mucuchíes) y "Till" morrénico con sedimentos no escogidos y no

estratificados (Apartaderos, Mifafí y Piedras Blanca).

## B. CLIMA.

Según Bradley et al. (1991) el clima de estas regiones está controlado por cambios estacionales a través del Ecuador lo cual está enlazado a cambios estacionales en la declinación solar. Según este autor y Monasterio y Reyes (1980), el régimen de las precipitaciones es pronunciadamente Bimodal o lacustre siendo las máximas en Mayo y Octubre llegando esta influencia hasta Mucuchíes. Hacia las grandes altitudes, en el noroeste, el régimen de lluvia es armónicamente modal con precipitación máxima en Junio. Esto puede estar relacionado al movimiento del aire húmedo desde los llanos y la formación de nubes sobre las altas montañas alrededor de la cabecera de los ríos del valle del Chama. Es la asociación de los cambios estacionales en la precipitación y la nubosidad los que dominan el clima de la región y definen la estación. El verano es la estación húmeda (Abril - mediados de Noviembre); el invierno es la estación seca (mediados de Noviembre - Marzo).

De acuerdo al mapa de isoyetas elaborado por Andressen et al. (1973) para esta cuenca, existen diversos sectores significativamente divergentes en el aporte pluviométrico. Sin embargo, por ejemplo, el sector Mucuchies en la parte alta de la cuenca es de carácter relativamente seco, abarcando este bolsón intermontano desde 2.200 m.s.n.m. a 4.200 m.s.n.m., rango altitudinal que corresponde a las localidades que establecimos para las cinco poblaciones del género *Lupinus*.

Según Andressen et al. (1973) a partir de La Montaña y La Mucuy, que es una zona de máxima precipitación, y, siguiendo el valle del Chama, la precipitación disminuye aunque no de manera notoria. El descenso de la precipitación con la altitud, a partir de Mérida-Tabay quizás se deba a la disminución de la humedad específica causada a su vez por la disminución de la temperatura (desde esta altitud hay menos vapor de agua para la condensación). Como se observa, en la siguiente tabla, a partir de Mucuchies hay un pequeño incremento de la precipitación con la altitud. Así:

<u>Estación</u> <u>Metereológica</u>	(1)(2) <u>Altitud</u> <u>(m.s.n.m.)</u>	<u>Precipitación</u> <u>(mm.)</u>
TABAY	1755	1562,9
MUCURUBA	2320	827,3
MUCUCHIES	3000	594,3
PARAMO MUCUCHIES	3685	856,0
PICO EL AGUILA	4150	826,0

Si se compara el promedio de las precipitaciones anuales con las del año 1989 (APENDICE 1), se encuentra que Escagüey y Mucuchies fueron las localidades más húmedas. Según los datos obtenidos de la estación ubicada en la localidad de Cacute, en Escagüey hubo 341,7 mm más de precipitación (1169 mm contra 827,3); con precipitaciones máximas en Mayo y Septiembre (262 y

---

(1) Como para las estaciones de estudio no existen registros continuos de temperatura, precipitación e insolación nos basamos en algunos datos correspondientes a las zonas vecinas. Así tenemos que para Escagüey utilizamos los datos de Mucurubá, para Apartaderos y Mifafí los del Páramo de Mucuchies y para Páramo Piedras Blancas los datos de Pico El Aguila. La estación Mucuchies es la misma que la estación metereológica Mucuchies.

(2) Los datos de precipitación corresponden a los años 50-82 para Mucurubá, Páramo de Mucuchies y Mucuchies. Años 53-85 para Pico el Aguila.

176,78 mm) y mínimas en Enero y Diciembre (11,25 y 16,5 mm). En la localidad de Mucuchíes se registró 28,1 mm más de precipitación en comparación con el promedio anual con mínimas en Abril y Diciembre de 7,1 y 6,1 respectivamente, y, máxima en Mayo (91,5 mm ) y Septiembre (125,9 mm). Las estaciones Páramo de Mucuchíes y Pico El Agulla registraron para ese año 785,5 y 679,8 mm respectivamente sufriendo una disminución de 70,5 mm con respecto al promedio para Páramo de Mucuchíes 146,7 mm. para Pico El Agulla. La mínima precipitación para Páramo de Mucuchíes ocurrió en Abril y Diciembre (6,4 mm.); la máxima precipitación Junio y Julio (131,5 mm. y 152,7 mm.). Para Pico El Agulla la mínima precipitación ocurrió en Enero y Abril (8,3 mm. y 6,4 mm.), la máxima precipitación en Junio-Julio (110,7 mm. y 113,9 mm.).

Otro parámetro ambiental que es afectado por la altitud es la insolación, la cual aumenta debido a que varía la calidad de la capa atmosférica que tienen que atravesar los rayos solares. Según el régimen diario medio, de la insolación, la mañana es más asoleada que la tarde hecho que se acentúa con la altitud y está en relación con el horario de incremento de la nubosidad.

Según Tricart 1961 (citado por Monasterio y Reyes, 1980), Andressen et al. (1973) y Monasterio (1980a) a partir de Escagüey las regiones reciben los rayos del sol antes de que el cielo se cubra de nubes, es decir, parecen recibir más insolación pues se benefician del sol de la mañana cuando es escasa la nubosidad. Regiones como Apartaderos, Mifafí y Piedras Blancas expuestas al norte parecieran recibir menos insolación pues desde el comienzo de la tarde se incrementa la nubosidad y son las horas del día cuando deberían estar más expuestas a los rayos solares.

En cualquier caso, la insolación es muy parecida en la época lluviosa y seca y si bien aumenta con la altitud disminuye en términos de longitud pues depende de la frecuencia, cobertura y grosor de las nubes (Andressen et al., 1973; Barry, 1981).

La disminución de la temperatura con la altitud tiende a ser uno de los parámetros climáticos más importantes del área de estudio. En sus mapas de isotermas medias y cotas de nivel de las cuencas de los ríos Chama y Capazón, Andressen et al. (1973) señalan la siguiente correspondencia entre niveles altitudina-

les y temperatura media anual:

ALTITUD. (m.s.n.m)	TEMPERATURA (°C)
2600	14
3000	10
3400	7
3800	5
4200	3

Por lo tanto la temperatura media anual para la estación metereológica de Mucuchíes es de 10,6 °C; para Páramo de Mucuchíes 3,8 °C y para Píco El Agulla 2,8 °C muy cercana a los valores anteriores, es decir, nos indica que este gradiente altitudinal impone diferencias de temperatura hasta de 12 °C. Schubert y Medina (1982) confirman estos resultados al encontrar que al estar la temperatura del suelo intimamente correlacionada con la temperatura del aire se puede extrapolar y entonces relacionarla con la altitud obteniéndose -0,6 °C / 100 m., es decir, una diferencia de 12 °C entre Escagüey 2200 m.s.n.m. y Piedras Blancas 4200 m.s.n.m.

La temperatura media anual para el año 1989 fué

registrada sólo en las estaciones metereológicas de Mucuchies y Cacute. En la primera se registró una media de  $11^{\circ}\text{C}$  con un promedio máximo de  $16,39^{\circ}\text{C}$  y un promedio mínimo de  $5,62^{\circ}\text{C}$ . En la segunda localidad la temperatura media fue de  $16,9^{\circ}\text{C}$  con promedio máximo de  $22,1^{\circ}\text{C}$  y promedio mínimo de  $11,7^{\circ}\text{C}$ .

Para el Páramo de Piedras Blancas (4200 m.s.n.m) se realizaron registros de temperatura durante 6 meses entre Septiembre de 1983 y Marzo de 1984, encontrándose a 150 cm, temperaturas mínimas de  $-6^{\circ}\text{C}$  entre las 6 y 7 horas y máxima de  $14^{\circ}\text{C}$  entre las 13 y 14 horas con un rango diario de  $9^{\circ}\text{C}$  en Septiembre y  $15^{\circ}\text{C}$  en Marzo. Mediciones de las temperaturas del suelo mostraron que a -5 cm el rango diario estuvo entre  $13^{\circ}\text{C}$  y  $20^{\circ}\text{C}$ , y, aunque no hay temperaturas por debajo de  $0^{\circ}\text{C}$  la mínima fue de  $0,5^{\circ}\text{C}$ , es decir, dentro del punto de congelamiento. A 20 cms de profundidad (-20 cm) el rango diario fue apenas entre  $2-4^{\circ}\text{C}$  y las temperaturas nunca fueron menores de  $2,5^{\circ}\text{C}$  ni mayores de  $10^{\circ}\text{C}$  (Bradley et al., 1991). Es de destacar, según este autor, que la media mensual de la temperatura varía muy poco durante el año como en otras regiones de montañas tropicales, en las cuales los cambios estacionales en

la temperatura se manifiestan principalmente por un aumento en el rango diario durante la estación seca (invierno). Esto es debido a la alta recepción de radiación solar durante el día y su alta pérdida en la noche. Este efecto, según Azócar y Monasterios (1980), aumenta con la altitud de modo que el gradiente altitudinal (Escagüey-Piedras Blancas) abarca regiones por debajo de los 3000 m.s.n.m. en el cual el rango diario de temperatura no es muy alto y cuyos suelos no sufren congelamiento durante el año, y regiones por arriba de los 3000 m.s.n.m. cuyo rango diario de temperatura llega a ser tan alto como de 20 °C, y, cuyos suelos sufren frecuentemente heladas durante los meses secos y sólo algunas ocasionales en los meses húmedos, debido a que se pueden alcanzar temperaturas mucho menores de 0 °C. Es decir, es típico a partir de Mucuchies encontrar predominancia de los ritmos diarios para la mayor parte de las variables ambientales sobre los ritmos estacionales, en este último únicamente contrasta una estación seca y otra lluviosa.

### C. VEGETACIÓN:

Las formaciones vegetales a las cuales nos referiremos han sido analizadas y mapeadas por

Sarmiento et al. (1971) y Monasterio (1980a). Según estos autores, a partir de Mucurubá (2307 m.s.n.m.) desaparecen las formaciones forestales de selva siempre verde seca en las laderas intermontana, ascendiendo solo los bosques de *Alnus acuminata* H.B.K. asociado a hábitats más húmedos como son las galerías y terrazas de los ríos, quebradas y terrazas conos. Debido al uso intensivo agrícola Pre y Post- Hispano se destruyó en gran parte la vegetación natural de matorrales y arbustales pre-parameño. Son típicos de esta región hasta los 3000 m.s.n.m. (Mucuchíes) los matorrales y arbustos adaptados a pocas precipitaciones, especies tales como *Opuntia*, *Eucalyptus*, *Salix*, *Caesalpinea spinosa*, *Dodonaea viscosa*, *Stipa ichu*, *Bacharis floribunda*, *Psila nodiflora*, *Stevia elatior* y pastizales de *Pennisetum clandestinum*, *Sporobolus poiretii*, *Desmodium*, *Agrostis*, *Poa annua* y *Taraxacum officinale* son los dominantes.

Hasta los 3300 m.s.n.m. se encuentra un ecotono antrópico con siembra de papa, trigo, cebada, zanahoria, repollo y mostaza. A partir de los cuales aparecen mosaicos de cultivos y formaciones parameras así: *Chaetolepis alpestris*, *Bacharis prunnifolia*, *Taraxacum officinale*, *Hypericum laricifolium*, *Castilleja fissi-*

tropical se encuentra la tierra templada; por arriba de esta altitud se encuentra el bosque nublado en la tierra fría arriba del cual, a partir de los 3200 m.s.n.m., se encuentra la zona de Páramo en la tierra helada. Este esquema sin embargo, varía de una región a otra, particularmente en relación a la distribución de las precipitaciones.

#### **Descripción de las especies.**

El material vegetal que fue objeto de estudio pertenece a un grupo muy natural y homogéneo y por lo tanto difícil de delimitar, el género *Lupinus* L. de la familia Fabaceae. En general comprende un grupo de plantas herbáceas anuales o perennes rara vez arbustiva, hojas digitadas y racimos terminales erguidos de flores alternas o verticiladas. Comprende alrededor de 150 especies de amplia distribución en América (Burkart, 1943). En Venezuela las especies existentes generalmente se distribuyen en las regiones montañosas Andinas casi exclusivamente por encima de los 1800 m.s.n.m. Todas ellas presentan asociaciones simbióticas con *Rhizobium leguminosarum* biovariedad *Lupinii*, generalmente con nódulos viables, indicándonos que por este medio se aseguran el suministro de

nitrógeno.

*Lupinus meridanus* Moritz ex C.P. Smith ha sido recolectado en la Cordillera de la Costa y de los Andes en gradientes altitudinales que abarca desde los 1800 a 3600 m.s.n.m. Planta herbácea, anual, hasta 1 metro de alto; con estípulas libres. Hojas con peciolo largo, puberulos o no; lámina compuesta digitada, con 5 folíolos hirsutos de 7 mm de ancho y 31 mm de longitud. Inflorescencia racimo simple; flores azul y blanca de 10-20 mm de longitud. Legumbre rufo sericea, más o menos comprimida, coriácea. Figuras 7, 8 y 9.

*Lupinus eromonos* C.P. Smith. con área de distribución por arriba de los 3700 m.s.n.m. en los Andes, constituye macetas con ramas ascendentes fulvo-pubescentes, perennes, con ramificación caulinar a veces sufruticosa. Estípulas poco o nada adherentes. Hojas con peciolo largo, puberulos, lámina compuesta digitada con 5-8 folíolos hirsutos de 1-5 mm de ancho y 7-15 mm de longitud. Inflorescencia racimo simple, flores azul y blanca 10 mm de longitud. Legumbre rufo sericea, canescente cuando madura (Pittier, 1944). Figuras 10 y 11.



Figura 7. *Lupinus meridanus*, localidad de Escagüey.



Figura 8. *Lupinus meridanus*, región de Mucuchíes.



Figura 9. *Lupinus meridanus*, localidad de Apartaderos.



Figura 10. *Lupinus eromonomos*, región de Piedras Blancas.



Figura 11. *Lupinus eromonomos*, localidad de Mifafí.

### III. TECNICAS Y METODOS DE ANALISIS

Una vez establecidas las cinco estaciones (Escagüey, Mucuchíes, Apartaderos, Mifafí y Piedras Blancas) procedimos a aplicar las diferentes técnicas para la obtención de la información que nos permitiera cumplir los objetivos y comprobar las hipótesis propuestas. Para ello tuvimos presente que era pertinente realizar una parte de campo y de laboratorio teniendo en cuenta la estacionalidad de las precipitaciones.

#### CAMPO.

Para las mediciones del intercambio de gases se seleccionaron por localidad, dos hojas maduras de cada uno de tres individuos, y, se utilizó un sistema portátil consistente de una cámara foliar, una unidad de suministro de aire y de una unidad de análisis infrarrojo de gases que funcionaba de modo abierto (sistema LCA-2 The Analytical Development Co.Ltd., Hoddesdon, Herts, England). La cámara foliar, dentro de la cual una porción del foliolo o la hoja completa es aislada por lo menos durante 30 segundos, contiene un sensor de humedad, un termistor para la temperatura del aire y un

sensor cuántico para medir la Densidad de Flujo de Fotones.

El analizador infrarrojo de gases fue calibrado in situ con una mezcla que contiene 348 vpm de  $\text{CO}_2$ . La unidad de suministro de aire fue alimentada con un flujímetro de bulbo-burbuja. Un by-pass con desecante fué utilizado para controlar la humedad en el interior de la cámara foliar.

La tasa de intercambio de gases fue determinada de la tasa de flujo, área de la hoja encerrada en la cámara y diferencia de concentración de vapor de agua y  $\text{CO}_2$  existente entre el aire de referencia y el de análisis. Los cálculos de intercambio de gas se realizaron utilizando las ecuaciones de Von Caemmerer y Farquhar (1981). Para los cálculos finales se introdujo un factor de corrección suministrado por la empresa productora del sistema LCA-2 para eliminar el efecto transpiracional del vapor de agua en la cámara foliar.

Paralelamente a estas mediciones se tomaron datos de la temperatura del aire y de la hoja con termopares de cobre-constantan (calibre 36) construidos y probados

en el laboratorio. Todos los termopares se conectaron a un compensador (Omega Engineering Inc.), unido a un microvoltímetro digital (Data Precision Corporation, Model 258), el cual determina el valor en microvoltios que luego son convertidos a grados centígrados mediante una tabla de conversión. Se utilizó un termopar para el aire y cuatro termopares foliares.

La humedad relativa del ambiente fue medida con un Psicrómetro ventilado Assman, constituido por un termómetro de bulbo seco y otro húmedo, colocado a un metro de altura del suelo. Las dos temperaturas obtenidas se llevaron a la tabla pertinente para convertir los valores en porcentaje de humedad que fue corregido tomando en cuenta la respectiva presión barométrica del sitio de estudio.

Por medio de un sensor Piranómetro (modelo LI-200S) conectado a un integrador (LI-Cor, modelo LI-500) se midió la radiación solar acumulada en el día.

El potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_f$ ) se estimó de las mediciones con la cámara de presión (Bomba de

Scholander PMS Mod. 600). Cada vez se trataban tres hojas de individuos diferentes, las cuales se colocaban en bolsas de polietileno y antes de llevarse a la cámara de presión eran insertas en un bloque de goma. La presión era aplicada hasta que se observaba la expulsión de savia del pecíolo.

Los estudios se realizaron durante el año de 1989 con solo un curso diario por estación; así, en la época seca: Escagüey el 27 de Febrero, Mucuchies 14 de Abril, Apartaderos 21 de Abril, Mifafí 5 de Mayo y Piedras Blancas 10 de Abril. Las mediciones de la época húmeda se realizaron entre el 12 y 25 de Septiembre.

Todas las mediciones se realizaron entre las 8:30 y 17 horas con intervalos de un hora como máximo y 1/2 hora como mínimo dependiendo de las condiciones ambientales. Los datos obtenidos se procesaron y graficaron utilizando el programa SIGMAPLOT.

#### MEDICIONES EN CONDICIONES CONTROLADAS.

##### **A.- Respuesta fotosintética a la temperatura.**

Por medio de esta técnica relacionamos la asimilación de CO<sub>2</sub> en relación a la temperatura a una inten-

sidad de luz constante (curva fotosíntesis-temperatura). Se utilizó el sistema de intercambio gaseoso en modo cerrado y el analizador infrarrojo de gases (LCA-2). De los individuos adultos llevados completos en sus respectivas macetas al laboratorio, se utilizaron tres, cada uno fué colocado en una cámara de asimilación construida en Plexiglass y sellada para evitar fugas. Dentro de la cámara se incluían un ventilador y un radiador los cuales permiten mantener la temperatura de la cámara constante, por medio del flujo de agua que entra y sale y cuya temperatura es mantenida estable mediante un baño de María refrigerado. También quedan incluidos dentro de la cámara tres termocuplas cobre-constantan una para medir temperatura del aire y dos para medir temperatura foliar. Las termocuplas están conectadas a un registrador de carta (Cole Palmer Modelo 8373-30). Una lámpara de 1,5 Kwatt sirve como fuente de luz y se evita el calentamiento directo de la cámara con el agua contenida en una bandeja ubicada encima de la cámara de asimilación. La intensidad de luz se midió con un sensor cuántico ubicado dentro de la cámara y conectado a un radiómetro, se trató de que la radiación incidente dentro de la cámara fuese cons-

tante, aproximadamente  $1.000 \frac{\mu\text{Einstein}}{\text{m}^2 \cdot \text{seg}}$ . Al mismo tiempo de obtenerse registros continuos de temperatura del aire y de las hojas se media en el LCA-2, en referencia, el intercambio de  $\text{CO}_2$ , y, una vez que se estabilizaba se media su consumo por la planta, cada minuto hasta cinco minutos, de esta forma se obtenía la diferencia de concentración o  $\Delta c$  en vpm. Las mediciones se realizaban entre  $-5^\circ\text{C}$  o desde que  $\Delta c = 0$  hasta temperatura máximas de  $30^\circ\text{C}$  o que  $\Delta c = 0$ .

Los  $\mu\text{moles}$  de  $\text{CO}_2$  consumidos por la planta fueron calculados mediante la fórmula  $n = \frac{V}{S} \cdot \frac{\Delta c}{\Delta t}$  (1) en donde  $V =$  volumen de la cámara de asimilación ( $0,325 \text{ m} \times 0,24 \text{ m} \times 0,175 \text{ m}$ ),  $S =$  área o superficie foliar asimilatoria dentro de la cámara,  $\Delta c =$  diferencia entre el  $\text{CO}_2$  final y  $\text{CO}_2$  inicial en cinco minutos, es decir,  $n/v \cdot \Delta t = \mu\text{moles}$  de  $\text{CO}_2$  consumidos por segundo.  $PV = nRT$  de donde la presión en la cámara fue  $P = \frac{\Delta c}{V}$  que al ser sustituida en la ecuación:  $\frac{\Delta c}{V} \cdot V = nRT$  de modo que  $n = \frac{\Delta c}{RT}$  entonces  $\Delta c = P_{\text{CO}_2}$  en  $\mu\text{bar}$ ;  $R = 0,82 \frac{\mu\text{bar}}{\text{mol}^\circ\text{K}}$  y  $T = ^\circ\text{K}$ , por lo tanto  $n = \frac{\text{MOL}}{\text{m}^3}$  que son transformados en  $\mu\text{mol}/\text{m}^3$ , es decir,  $n/v$  al ser sustituidos en (1):

$$n = \frac{V(\text{m}^3)}{S(\text{m}^2)} \times \frac{\Delta c (\mu\text{mol}/\text{m}^3)}{\Delta t (\text{seg})} = \frac{\mu\text{mol}}{\text{m}^2 \cdot \text{seg}}$$

El área o superficie foliar de cada uno de los individuos introducidos en la cámara de asimilación fué medida en un planímetro electrónico portátil LI-COR 3000 (Lambda CO.).

#### **B.- Parámetros del potencial hídrico.**

Los componentes del potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) fueron estimados mediante la técnica de curvas de presión-volumen (Tyree y Hammel, 1972), para lo cual se seleccionaron seis plantas adultas por localidad e inmediatamente después de cortadas se introducían en un recipiente con agua y se recortaban nuevamente dentro del agua para evitar la formación de burbujas de aire en los vasos del xilema. Las hojas se cubrían con bolsas de polietileno y se trasladaban al laboratorio, donde se mantenían en la oscuridad por 18 horas para que alcanzaran completa saturación. Después de este tiempo se escogía una hoja completamente expandida, por individuo, la cual una vez que era pesada rápidamente en una balanza de precisión (Metler) se le determinaba el potencial inicial ( $\psi$ ) en una bomba de presión de Scholander (PMS Mod. 600). Las hojas se dejaban transpirar libremente y las determinaciones de peso fresco y de presión balanceante se continuaban hasta obtener va-

rios puntos de la porción lineal de la curva presión-volumen. Se realizó una medición para la época seca y una para la época húmeda para las cinco localidades. Los resultados se graficaron como  $1/\psi_f$  versus Contenido Relativo de Agua (CRA). Para ajustar los puntos en la fase lineal de la curva se utilizó la regresión  $1/\psi_f = b_0 + b_1 \times \text{CRA}$  (Tyree y Richter, 1981, 1982).

Los parámetros obtenidos de la curva presión - volumen incluyen: potencial osmótico de saturación ( $\psi_{\pi}^{100}$ ) y punto de pérdida de turgor ( $\psi_{\pi}^0$ ), (Tyree y Richter, 1981).

### **C.-Determinación de la sensibilidad de los órganos a las bajas temperaturas.**

El método utilizado fué el descrito por Steponkus y Lanphear (1967), el cual, es una forma refinada de utilizar el Cloruro de Trifenil de Tetrazolium (TTC) para determinar daños a tejidos. El estudio se realizó utilizando varios individuos adultos por localidad (n=5); los cuales fueron excavados con suelos y raíces y transportados desde la localidad pertinente al laboratorio donde se colocaron en una cámara de creci-

miento la cual simulaba al máximo las condiciones existentes en cada localidad. Muestras de hojas, tallos y raíces de cada uno de los individuos fueron colocados en diferentes tubos de ensayo, sellados herméticamente, e inmediatamente inmersos en un baño de alcohol refrigerado (Gran Instruments Ltd.) con temperatura graduable. La temperatura se disminuyó desde 10 hasta  $-15^{\circ}\text{C}$  a una tasa de  $10^{\circ}\text{C}/\text{hora}$ . En intervalos de 5 K (o 7 K) se removían las muestras del baño y se dejaban descongelar durante 12 horas a  $6^{\circ}\text{C}$ . Posteriormente a este período de descongelamiento se le añade la solución de TTC, preparada en un buffer de  $\text{NaHPO}_4\text{-KH}_2\text{PO}_4$ , la cual es infiltrada en los tejidos de cada órgano bajo vacío durante 30 min., y se deja a  $6^{\circ}\text{C}$  durante 15 horas. Luego del tiempo de incubación se extrae el formazan producido en cada órgano (por la respiración del tejido) en etanol 95% y se determina la densidad óptica (Absorbancia) a 530 nanómetros (Spectrophotometer Coleman 55, Perkin Elmer). El daño por congelamiento fue definido como la temperatura que causa un 50% de reducción en la absorbancia cuando es comparado con la absorbancia de cada muestra de referencia a  $10^{\circ}\text{C}$ .

#### **D.- Análisis Térmico Diferencial.**

Se trajeron de cada localidad 5 individuos con sus respectivos suelos y raíces los cuales se colocaron en una cámara de crecimiento. De cada individuo se tomaban trozos de tallo y raíz de aproximadamente 3 cm. de largo y varias hojas completas que eran colocados en pequeños tubos, sellados herméticamente, con termopares cobre-constantan insertas en el tejido de cada muestra de modo que la temperatura fué continuamente registrada con un Data Logger de 16 canales (LIC, Universidad de Los Andes) conectado a un microcomputador (Epson Hx20). Los tubos fueron colocados en un baño de alcohol refrigerado y las temperaturas se bajaron desde 10°C hasta -15°C a una tasa aproximada de 10 °C/hora. Un programa computarizado detectaba el aumento marcado en la temperatura del tejido debido al proceso exotérmico en la formación del hielo. Por eso, la temperatura en la cual ocurría el congelamiento del tejido fué realmente determinada con la aparición de una exoterma.

#### **E.- Caracterización Morfológica.**

En cada una de las cinco localidades se realizaron mediciones de la altura de los individuos (n=50),

área foliar (n=16) y el ancho del foliolo (n=3). Además, se recolectaron cuatro individuos de los cuales tres sirvieron para estudios anatómicos de hojas y elementos conductores de la raíz y el tallo, el cuarto tá como referencia en las Colecciones Botánicas del Departamento de Biología de la Universidad de Los Andes.

Cada uno de estos individuos fueron fijados, por lo menos durante siete días, en una mezcla de alcohol 70%, ácido acético glacial y formaldehído (FAA 70%). Los cortes foliares nos dan información cuantitativa y cualitativa, los cortes de raíz y tallo solo datos cualitativos y los cuantitativos de los elementos conductores previa maceración de la raíz y el tallo.

De cada uno de estos órganos se tomaron trozos de aproximadamente 2 cms. los cuales fueron sometidos al vacío durante 20 minutos en FAA 70 %, luego de deshidratarse en alcohol butílico se incluyó en paraplast según técnica de Johansen (1940). A cada uno se les hizo cortes transversales de 15 a 20 micrómetros en micrótopo; a la raíz y al tallo en el de Deslizamiento, a la lámina y peciolo en el Minot, las cintas colocadas en el portaobjeto fueron extendidas en

una plancha de calentamiento (Slide Warner Mod. 26020) y luego de ser secadas durante 24 horas a 42°C fueron coloreadas con una doble tinción de safranina-verde brillante y se les montó en preparaciones permanentes en bálsamo de Canadá.

La maceración de raíz y tallo para la obtención de los elementos xilemáticos se llevó a cabo con una mezcla al 5 % de ácido acético glacial, hidróxido de potasio y peróxido de hidrógeno, y, luego de varias lavadas fueron coloreados con safranina (Boodle, 1916).

La epidermis se obtuvo de raspado de hojas ablandando, decolorando y eliminando los tejidos del mesófilo. Las epidermis limpias fueron teñidas con safranina y montadas en glicerina de Jelly. Se obtuvieron dos secciones de epidermis por cada dos folíolos diferentes para cada uno de los tres individuos de cada localidad.

Las estructuras anatómicas de hoja, tallo y raíz se dibujaron con ayuda de la cámara clara Zeiss. En los diagramas de anatomía se utilizaron los signos convencionales propuestos por Metcalfe y Chalk (1950). Las escalas vienen dadas en  $\mu\text{m}$ .

#### IV.RESULTADOS

##### 1.- INTERCAMBIO DE GASES EN CONDICIONES DE CAMPO.

Para una mejor comprensión, de las figuras 12, 13 y 14 correspondientes al curso diario de intercambio de gases en *Lupinus meridanus* y 15 y 16 en *Lupinus eromomus*, analizaremos separadamente los resultados a nivel intraespecífico e interespecífico.

##### 1.1.- Lupinus meridanus.

Las máximas tasas de asimilación neta de CO<sub>2</sub> (6-8  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ; valores significativamente diferentes a las restantes mediciones del día), para las plantas de la estación Escagüey (figura 12A) se registraron en horas de la mañana (9:30-11:0 horas) que coincidieron con una alta radiación global (500 a 800 Watt), densidad de flujo de fotones y déficit de presión de vapor y conductancias de 0,29-0,3  $\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ , las temperaturas foliares fueron escasamente superiores a las del aire (en aproximadamente 0,5 °C) y superiores a los 22 °C. En las primeras horas de la mañana a pesar de la alta conductancia (0,57  $\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ) las tasas de asimilación registradas no fueron mayores a 1,2  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  y los potenciales hídricos (figura 17A), fueron más positivos (-0,32 MPa), temperaturas foliares de 14 ó 23 °C, pero

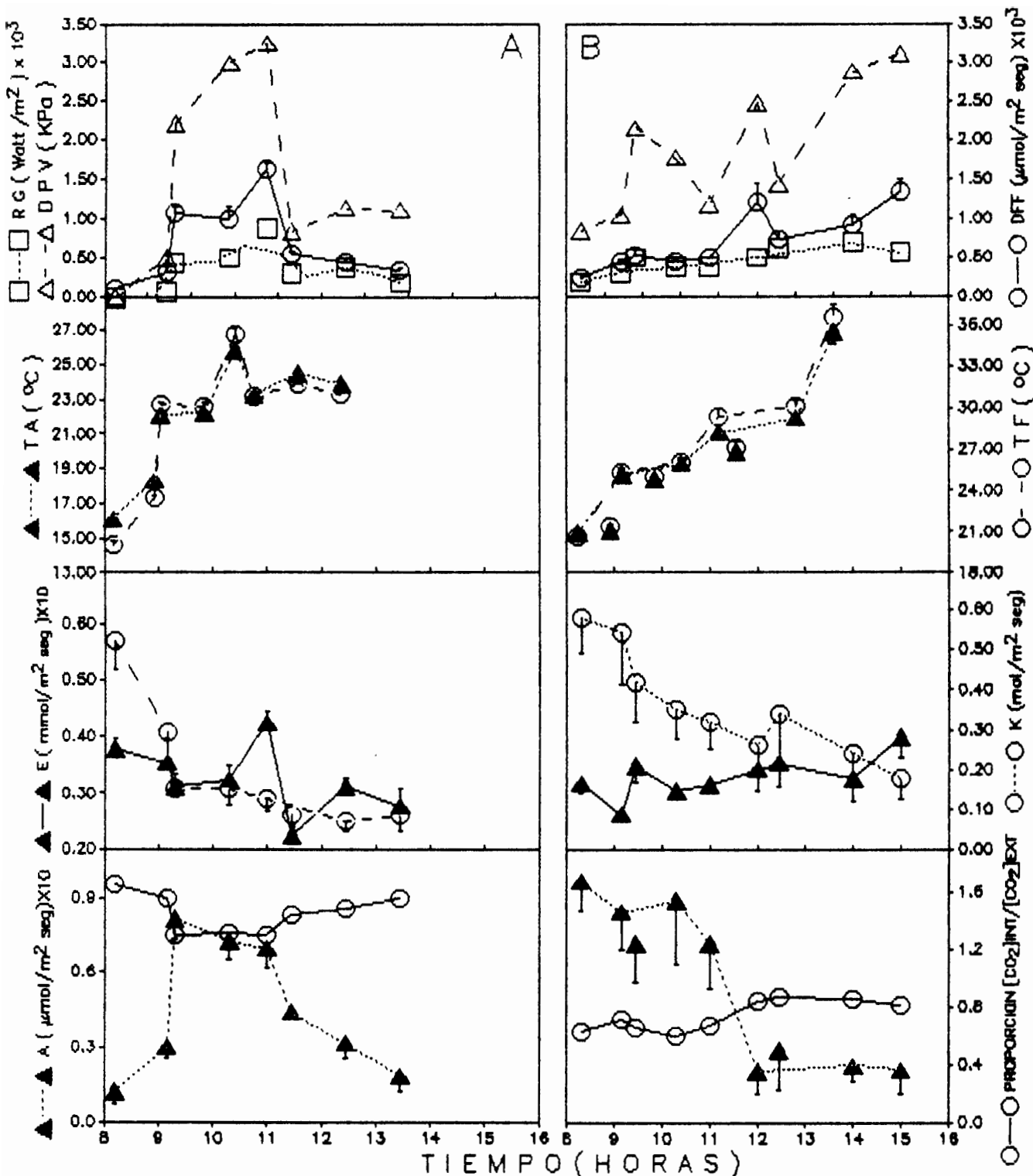


FIGURA 12. Curso diario de la radiación global (RG), densidad de flujo de fotones (DFF), déficit de presión de vapor (DPV), temperatura del aire (TA), temperatura foliar (TF), transpiración (E), conductancia (K), proporción de la concentración de CO<sub>2</sub> interno a externo y asimilación neta de CO<sub>2</sub> en *L. meridanus* de la localidad de Escagüey (2.200 m.s.n.m.). La barra es  $\pm$  un error standard de la media (n=6).

A.- Epoca seca (02-89).

B.- Epoca húmeda (09-89).

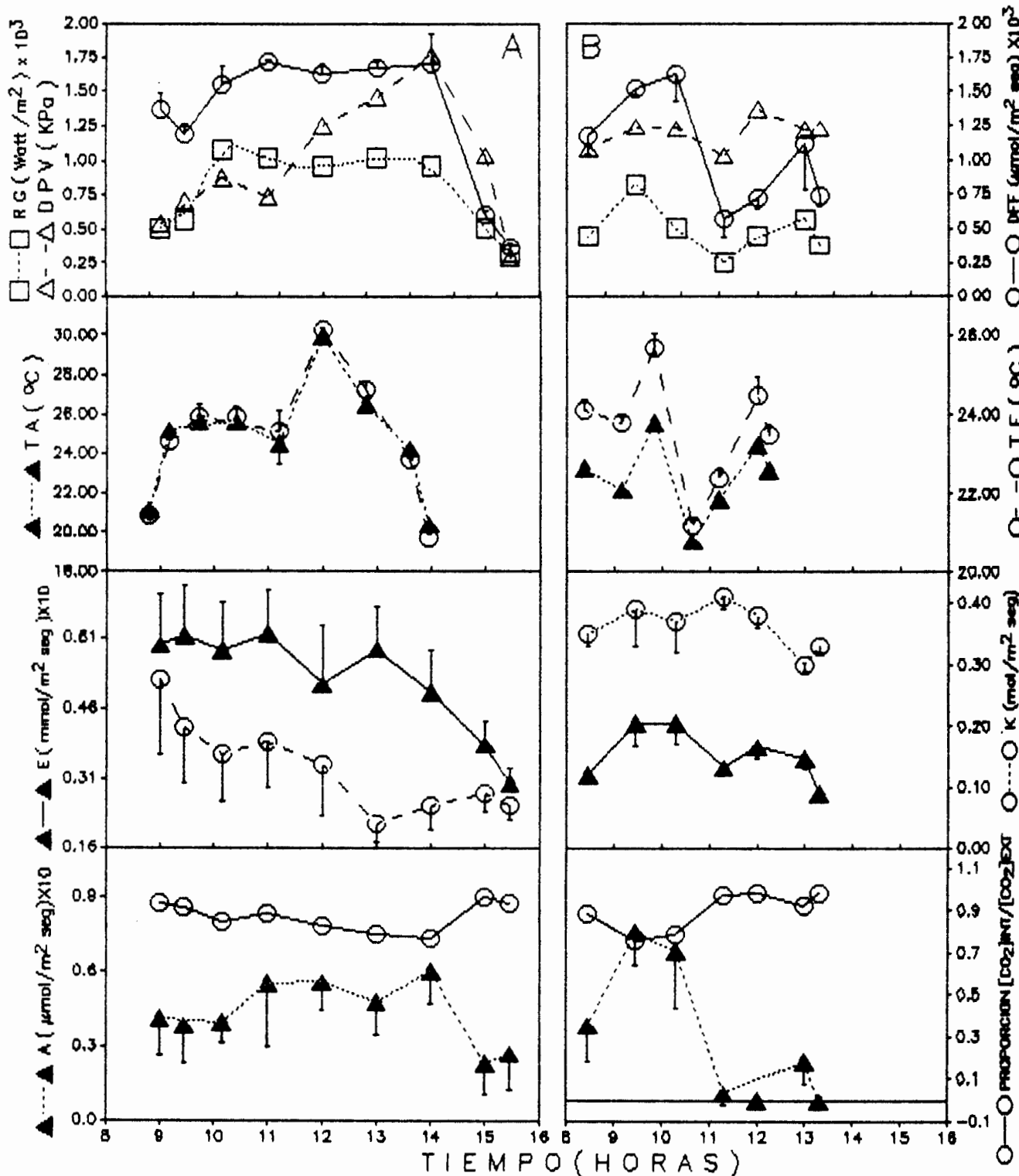


FIGURA 13. Curso diario de la radiación global (RG), densidad de flujo de fotones (DFP), déficit de presión de vapor (DPV), temperatura del aire (TA), temperatura foliar (TF), transpiración (E), conductancia (K), proporción de la concentración de CO<sub>2</sub> interno a externo y asimilación neta de CO<sub>2</sub> en *L. meridanus* de la localidad de Mucuchíes (3.000 m.s.n.m.). La barra es  $\pm$  un error standard de la media (n=6).

A.- Época seca (04-89).

B.- Época húmeda (09-89).

bajo de 25°C.

En la localidad de Apartaderos (figura 14A) la tasa de asimilación neta de CO<sub>2</sub> entre 10 y 14 horas fué más o menos similar (alrededor de 3,00  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ) a pesar de que la densidad de flujo de fotones durante ese día fué variable. La conductancia también fué muy variable como respuesta a un déficit de presión de vapor entre 0,30 a 0,41 Kpa, transpiración casi constante (2,28 a 2,53  $\text{mmol}/\text{m}^2\text{seg}$ ) que produjo potenciales hídricos entre -0,7 a -1 MPa (figura 17A). En las horas en la cual la densidad de flujo de fotones fué superior a 300  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  la tasa de asimilación fué mayor a 2  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  si la temperatura foliar era superior a 15 °C. Pero, cuando la conductancia era de 0,4  $\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ , densidad de flujo de fotones menor 200  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  y las temperaturas foliares eran bajas, la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> no superaba los 2  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ , valor, éste significativamente diferente a los anteriores.

En la época de lluvias la alta asimilación neta de CO<sub>2</sub> (12 a 16  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ; significativamente diferentes) registrados en las plantas de la estación Escagüey (figura 12B) se correspondió con una conductancia de 0,3 - 0,6  $\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  en repuesta a un déficit de presión

de vapor en el orden de 0,8 - 2,15 KPa, tasas transpiratorias (0,8 a 2,2 mmol/m<sup>2</sup>seg) y potenciales hidricos de -0,8 MPa (figura 17B). Estos altos valores en la asimilación neta de CO<sub>2</sub>, en las primeras horas de la mañana (8:30-11:00 a.m), se dieron a pesar de que la radiación global (180-500 Watt/m<sup>2</sup>) y la densidad de flujo de fotones (200-600 μmol/m<sup>2</sup>seg) fueron menores que en la época seca, aunque la temperatura foliar fué muy cercana a la de la época seca (20-27 °C). La caída en la tasa de la asimilación neta hasta 3-4 μmol/m<sup>2</sup>seg se produjo aún con alta densidad de flujo de fotones (600 - 1.300), pero temperaturas foliares por encima de 27°C, aumento en el déficit de presión de vapor, conductancia de 0,18 a 0,3 mol/m<sup>2</sup>seg, transpiración entre 1,8 a 2,84 mmol/m<sup>2</sup>seg y potenciales hidricos hasta de -1 MPa.

En las plantas de la estación Mucuchies (figura 13B) se registró un aumento en la asimilación neta de CO<sub>2</sub> a partir de las 8:45 horas desde 3 hasta 8 μmol/m<sup>2</sup>seg con leve caída a 7 a las 10:30 horas. En este lapso se midieron valores de déficit de presión de vapor entre 1-1,23 KPa con conductancia foliar de 0,35 a 0,39 mol/m<sup>2</sup>seg; transpiración de 1-2 mmol/m<sup>2</sup>seg; potencial hídrico entre -0,5 a -0,87 MPa (figura 17B), y,

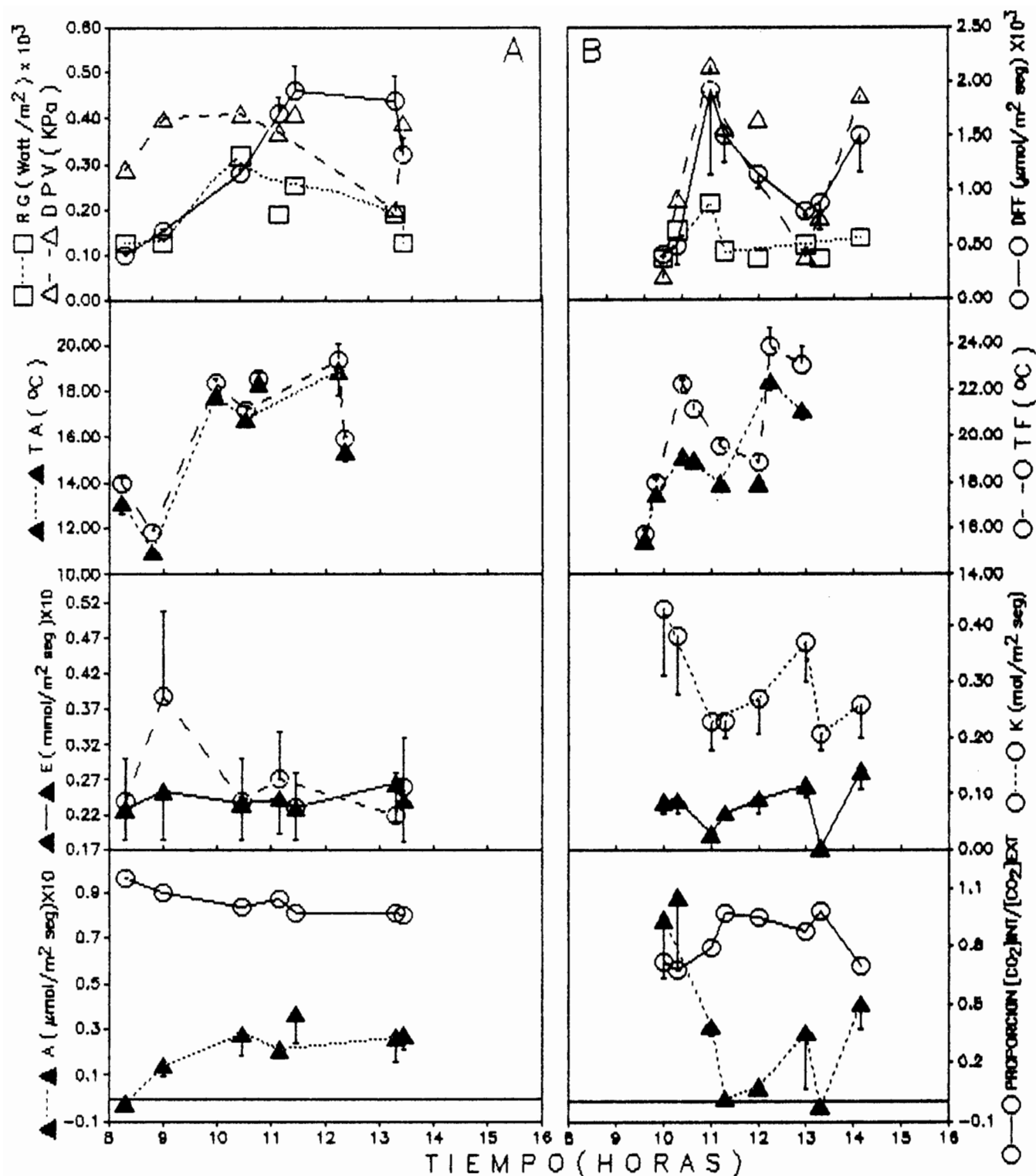


FIGURA 14. Curso diario de la radiación global (RG), densidad de flujo de fotones (DFF), déficit de presión de vapor (DPV), temperatura del aire (TA), temperatura foliar (TF), transpiración (E), conductancia (K), proporción de la concentración de  $CO_2$  interno a externo y asimilación neta de  $CO_2$  en *L. meridanus* de la localidad de Apartaderos (3.550 m.s.n.m.). La barra es  $\pm$  un error standard de la media (n=6).

A.- Época seca (04-89).

B.- Época húmeda (09-89).

densidad de flujo de fotones y temperaturas foliares similares a las de la época seca, es decir, mayores de  $1.000 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  y  $23-26^\circ\text{C}$  respectivamente. Una caída brusca de la asimilación hasta por debajo del punto de compensación de  $\text{CO}_2$  se registró a las 12 horas, aunque aumentó la conductancia hasta  $0,41 \text{ mol}/\text{m}^2\text{seg}$  y los potenciales hídricos oscilaron entre  $-0,6$  a  $-0,7$  MPa, sin embargo, la densidad de flujo de fotones disminuyó escasamente (500-700) al igual que las temperaturas foliares (21-22) y la transpiración ( $1,6 \text{ mmol}/\text{m}^2\text{seg}$ ). El aumento que en la asimilación neta se registró en la siguiente hora ( $1,81 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ) coincidió con el aumento en la densidad en el flujo de fotones (hasta  $1100 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ) y la temperatura foliar de  $24,4^\circ\text{C}$ . Sólo los valores de las 9:45 y 10:30 son diferentes significativamente al resto.

Las máximas tasas de asimilación neta de  $\text{CO}_2$  ( $9 \pm 3,1$  a  $10,5 \pm 3,79 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ), en las plantas de la localidad de Apartaderos (figura 14B), coincidieron con la mayor apertura estomática del día ( $0,38 \pm 0,1$  a  $0,43 \pm 0,12 \text{ mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ) debido a déficit de presión de vapor entre  $0,2-0,9$  KPa. Las tasas transpiratorias fueron menores a  $1 \text{ mmol}/\text{m}^2\text{seg}$  y los potenciales hídricos oscilaron entre  $-0,68$  a  $-0,88$  MPa (figura 17B). Para estas

mismas horas se registraron densidad de flujo de fotones entre 400 a 500  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  con temperaturas foliares entre 15-18 °C. La fuerte disminución de la asimilación neta de  $\text{CO}_2$  a las 11:30 y 12:00 horas se produjo a pesar de la alta densidad de flujo de fotones (1.100-1.500  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ) y temperaturas foliares de 20 a 21 °C; para estas mismas horas los potenciales hídricos y la transpiración son constantes, y, la menor conductancia ( $0,23 \pm 0,03$  a  $0,27 \pm 0,07 \text{ mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ) coincidió con déficit de presión de vapor de 1,5-1,6 KPa. El posterior aumento de la asimilación hasta  $5,04 \pm 1,3 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ , a las 14:15 horas, se produjo a la par de la más alta densidad de flujo de fotones (1.501,67) y temperaturas foliares de 23 °C, sin embargo, la conductancia fue similar debido al déficit de presión de vapor constante (1,87 KPa).

En general, estos cursos diarios de las plantas de las diferentes localidades, muestran que tanto para la época húmeda como seca la tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  estuvo controlada por la densidad de flujo de fotones y la temperatura foliar cuyos óptimos parecieran interdependientes. Para las plantas de la estación Apartaderos, en la época de lluvias; es resaltante que la tasa de asimilación neta de  $\text{CO}_2$  se ve favorecida a pesar

de registros de conductancia de  $0,3 \text{ mol/m}^2 \text{ seg}$  si la densidad de flujo de fotones esta por encima de  $1.000 \mu\text{mol/m}^2 \text{seg}$ , pero si ésta se encuentra por debajo, sólo con conductancias mayores a  $0,3$  se obtuvieron registros de tasas de asimilación superiores a  $1 \mu\text{mol/m}^2 \text{seg}$ ; esto teniendo presente que no hubo diferencias significativas en los valores de la conductancia.

En relación a la eficiencia en el uso del agua (figura 17A y 17B) se encontró que, tanto para la época seca como de lluvias es mayor en las plantas de Escagüey, Apartaderos y Mucuchies respectivamente, aunque Mucuchies tiene un patrón muy parecido al de Apartaderos. Además, ésta eficiencia siempre es mayor en la época húmeda en comparación con la seca en cada una de las localidades.

La presión parcial del  $\text{CO}_2$  interno nos dá una idea de los valores de  $\text{CO}_2$  que puede llegar a contener el mesófilo de las plantas de las diferentes estaciones. La tabla 1 muestra que la presión parcial de  $\text{CO}_2$  interno es significativamente menor en la época seca en relación a la húmeda en Escagüey, Mucuchies y Apartaderos. Estos valores coinciden en ambas épocas con conductancias foliares similares en las plantas de

las localidades de Escagüey y Mucuchíes. Las plantas de la localidad de Apartaderos aunque presentaron una conductancia relativamente mayor en la época húmeda la presión parcial de CO<sub>2</sub> interno es menor que las de las localidades que se encuentran a menor altitud. Esto pareciera estarlos indicando que la presión parcial de CO<sub>2</sub> en el mesófilo probablemente no es dependiente, únicamente, de la apertura estomática.

Las curvas de la figura 12, 13, y 14 de la proporción CO<sub>2</sub> interno a externo, a parte de indicarnos que al registrarse el mínimo valor existe la tasa máxima de asimilación neta de CO<sub>2</sub>, también nos muestra que los cursos en la época húmeda son menos uniformes que en la época seca. Por otra parte, para tasas de asimilación neta de CO<sub>2</sub> en el orden de 3,15-3,84  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  en la época seca la proporción de CO<sub>2</sub> interno a externo fué de 0,86 para las plantas de la localidad de Escagüey-Mucuchíes y 0,81 para las de Apartaderos. En la época de lluvias para los valores de 3,5  $\mu\text{ol}/\text{m}^2\text{seg}$  la proporción de CO<sub>2</sub> interno a externo aumentó de 0,84 en las plantas de la localidad de Escagüey a 0,88 en las de Mucuchíes-Apartaderos (tabla 1).

**TABLA 1.-** Valores de Presión del CO<sub>2</sub> interno (PI), CO<sub>2</sub> externo (PE), proporción de ambas presiones (PI/PE) y conductancia (K) para tasas puntuales de asimilación neta de CO<sub>2</sub>, en plantas del género *Lupinus*.

Estación. Localidad (msnm)	SECA					HUMEDA				
	F <sub>n</sub>	PI	PE	PI/PE	K	F <sub>n</sub>	PI	PE	PI/PE	K
	$\frac{\mu\text{mol}}{2 \text{ m. seg}}$	$\mu\text{bar}$	$\mu\text{bar}$		$\frac{\text{mol}}{2 \text{ m. seg}}$	$\frac{\mu\text{mol}}{2 \text{ m. seg}}$	$\mu\text{bar}$	$\mu\text{bar}$		$\frac{\text{mol}}{2 \text{ m. seg}}$
Escagüey 2200	3,15 ± 0,64	198,3 ± 6,07	232,0 ± 12,01	0,86	0,25 ± 0,02	3,57 ± 1,57	237,3 ± 27,00	284,0 ± 13,80	0,84	0,26 ± 0,06
Mucuchies 3000	3,84 ± 1,53	190,9 ± 6,73	221,0 ± 12,35	0,86	0,42 ± 0,12	3,52 ± 1,64	220,1 ± 11,19	251,0 ± 11,10	0,88	0,35 ± 0,02
Apartaderos 3550	3,67 ± 1,31	160,0 ± 7,12	198,0 ± 9,10	0,81	0,23 ± 0,05	3,55 ± 2,89	188,1 ± 17,86	213,0 ± 8,81	0,88	0,37 ± 0,07
Mifafi 3750	3,59 ± 1,04	166,7 ± 12,88	216,0 ± 7,90	0,77	0,18 ± 0,01	4,13 ± 1,09	174,5 ± 7,43	216,0 ± 11,05	0,83	0,34 ± 0,10
Piedra Blanca 4200	1,53 ± 0,57	175,6 ± 7,12	213,0 ± 10,84	0,82	0,08 ± 0,02	2,75 ± 1,06	169,8 ± 4,24	205,0 ± 8,82	0,83	0,19 ± 0,05

### 1.2.- Lupinus eromonos.

En la época seca las plantas de la localidad de Mifafí (figura 15A), muestran tasas más o menos similares durante el curso diario (alrededor de  $3 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ), la conductancia osciló entre 0,18 a  $0,24 \text{ mol}/\text{m}^2\text{seg}$ , la densidad de flujo de fotones no fué mayor a  $650 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  y las temperaturas foliares a  $16,5^\circ\text{C}$ . Los potenciales hídricos fueron también uniformes (figura 17A).

Para las plantas de la estación Piedras Blancas (figura 16A) la tasa de asimilación neta de  $\text{CO}_2$  es más o menos uniforme durante el curso diario, con mínimos de 0,4 y máximos de  $1,5 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  (los cuales no fueron significativamente diferente entre sí); este último valor se registró en las primeras horas de la mañana. El patrón de la curva de asimilación neta de  $\text{CO}_2$  fue muy parecido al de la conductancia foliar. Los valores de conductancia fueron muy bajos ( $0,07-0,09 \text{ mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ) aunque los déficits de presión de vapor fueron entre 0,49 a 1,13 KPa. La tasa transpiratoria aumentó desde 0,79 hasta  $1,76 \text{ mmol}/\text{m}^2\text{seg}$  y los potenciales hídricos aumentaron durante el transcurso del día pues desde -1,1 MPa a las 9:45 horas alcanzó -0,84 MPa a las 13:00 horas (figura 17A). La radiación global entre 500 a

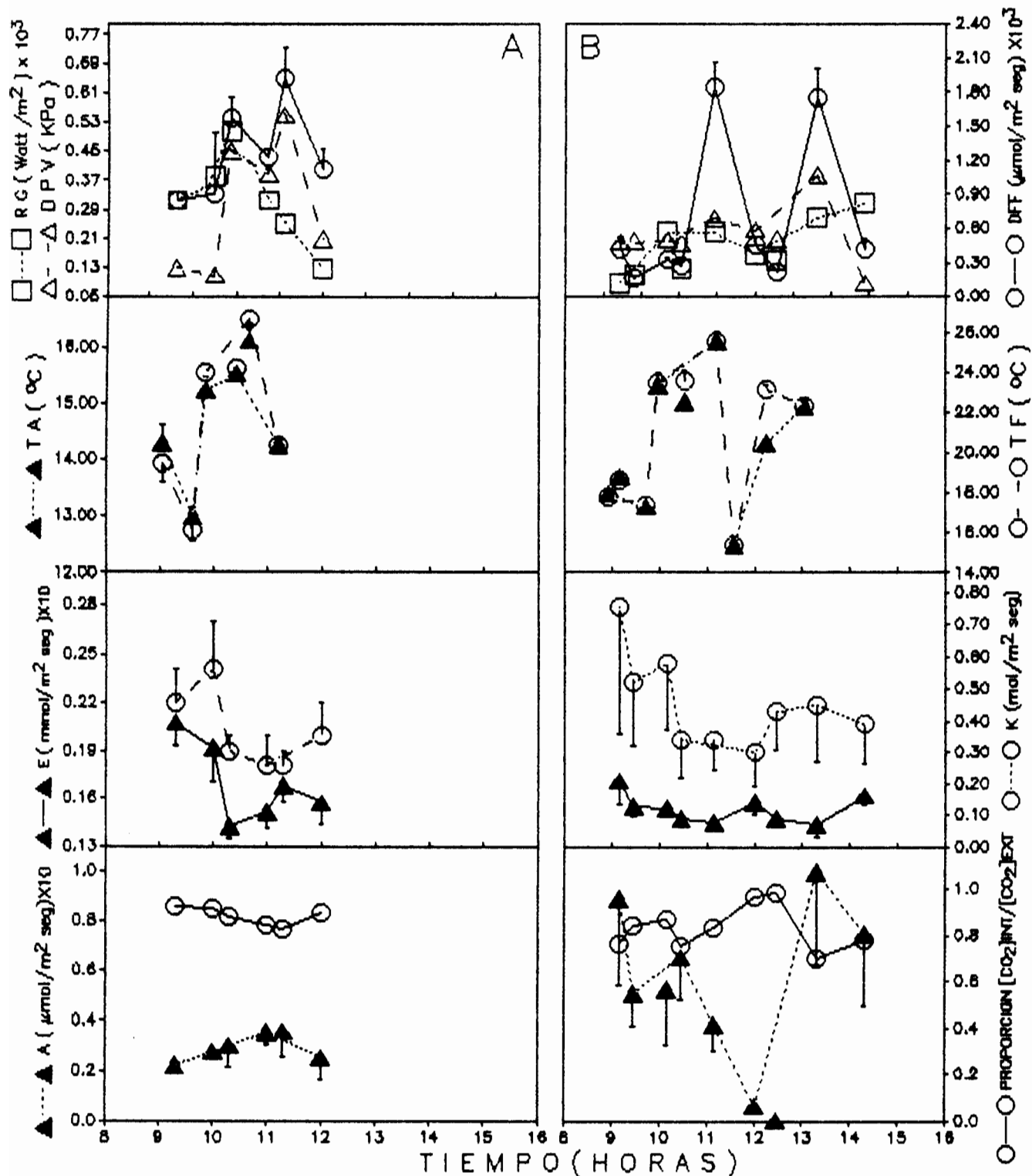


FIGURA 15. Curso diario de la radiación global (RG), densidad de flujo de fotones (DFF), déficit de presión de vapor (DPV), temperatura del aire (TA), temperatura foliar (TF), transpiración (E), conductancia (K), proporción de la concentración de CO<sub>2</sub> interno a externo y asimilación neta de CO<sub>2</sub> en *L. eromonos* de la localidad de Mifafi (3.750 m.s.n.m.). La barra es  $\pm$  un error standard de la media (n=6).

A.- Epoca seca (05-89).

B.- Epoca húmeda (09-89).

1.000 Watt/m<sup>2</sup> y la alta densidad de flujo de fotones por encima de 1.000 μmol/m<sup>2</sup>seg con temperaturas foliares superior a 20°C son indicativos de que hubiese podido registrarse valores altos en la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>, por eso, los valores muy bajos pudieran atribuirse a la poca apertura estomática.

Las plantas de la estación Mifafi (figura 15B) presentaron durante la temporada de lluvias registros más altos de asimilación neta de CO<sub>2</sub> en comparación con la época seca. Estos valores (5,6 a 10,8 μmol/m<sup>2</sup>seg), que se midieron a diferentes horas del día, y los cuales fueron significativamente diferentes del resto, son concordantes con conductancias foliares de 0,34 a 0,75 mol/m<sup>2</sup>seg y déficit de presión de vapor entre 0,47 a 1,07 KPa; además, las tasas transpiratorias (0,68 a 2,07 mmol/m<sup>2</sup>seg) coinciden con potenciales hídricos hasta de -1,39 MPa (figura 17B). Estas máximas tasas de asimilación neta de CO<sub>2</sub> se registraron con oscilaciones en la densidad de flujo de fotones de 160 a 1.751,67 μmol/m<sup>2</sup>seg y temperaturas foliares entre 17 y 24 °C. Registros en la asimilación neta de CO<sub>2</sub> por debajo de 1 μmol/m<sup>2</sup>seg se produjeron entre las 12 y 13:00 horas con temperaturas foliares de 25,58 °C y 15 °C respectivamente y, aún cuando los otros parámetros se

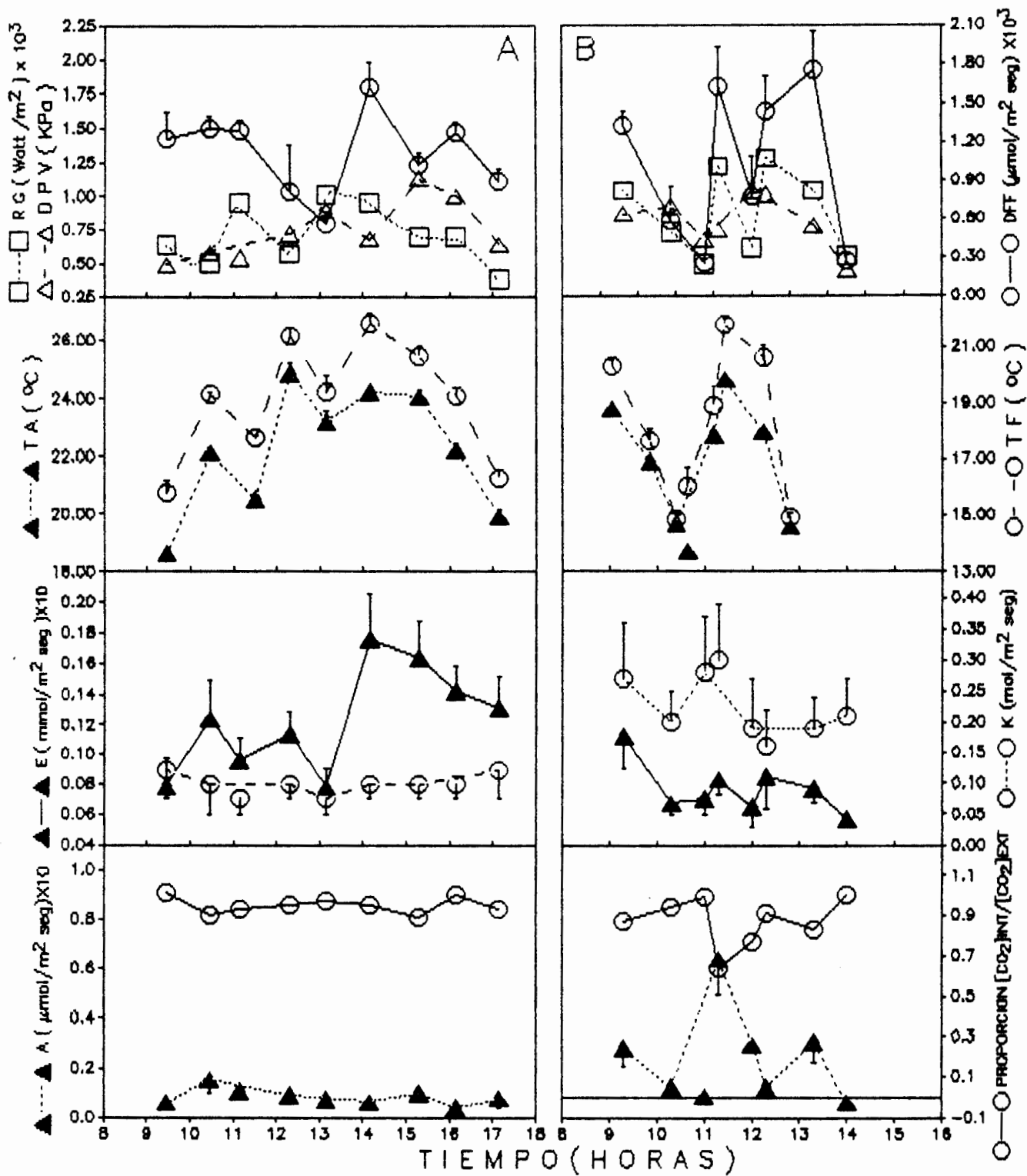


FIGURA 16. Curso diario de la radiación global (RG), densidad de flujo de fotones (DPFV), déficit de presión de vapor (DPV), temperatura del aire (TA), temperatura foliar (TF), transpiración (E), conductancia (K), proporción de la concentración de CO<sub>2</sub> interno a externo y asimilación neta de CO<sub>2</sub> en *L. eromonos* de la localidad de Piedras Blancas (4.200 m.s.n.m.). La barra es  $\pm$  un error standard de la media (n=6).

A.- Epoca seca (04-89).

B.- Epoca húmeda (04-89).

mantuvieron más o menos uniformes, la densidad de flujo de fotones fué de 200 y 400  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  respectivamente.

En Piedras Blancas, la tasa más alta de asimilación neta de  $\text{CO}_2$ , en la temporada de lluvias (figura 16B), se registró a las 11:30 horas con 6,83  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  coincidiendo con conductancias de 0,3  $\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ , déficit de presión de vapor de 0,52 KPa. La transpiración fué en el orden de 1  $\text{mmol}/\text{m}^2\text{seg}$  y el potencial hídrico foliar fué de -1,18 MPa (figura 17B); la densidad de flujo de fotones fué superior a 1.500  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  y la temperatura foliar de 16 °C.

Las tasas de asimilación neta de  $\text{CO}_2$  por debajo de 1  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  registradas a las 10:30, 11:00, 12:30 y 14 horas coincidieron con rangos de conductancia foliar entre 0,16-0,21  $\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  y déficit de presión de vapor de 0,7; 0,44; 0,79 y 0,21 Kpa respectivamente. A esas horas se registraron tasas transpiratorias entre 0,42 a 1,12  $\text{mmol}/\text{m}^2\text{seg}$ , ocurriendo la más baja tasa transpiratoria (0,42  $\text{mmol}/\text{m}^2\text{seg}$ ) a la misma hora del menor potencial hídrico foliar (-1,4 MPa). Para las horas 10:30 y 11:00 horas la densidad de flujo de fotones fué de 580 y 260  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  respectivamente y temperaturas foliares de 17,5 y 14,86 °C. A las 12:30 horas con

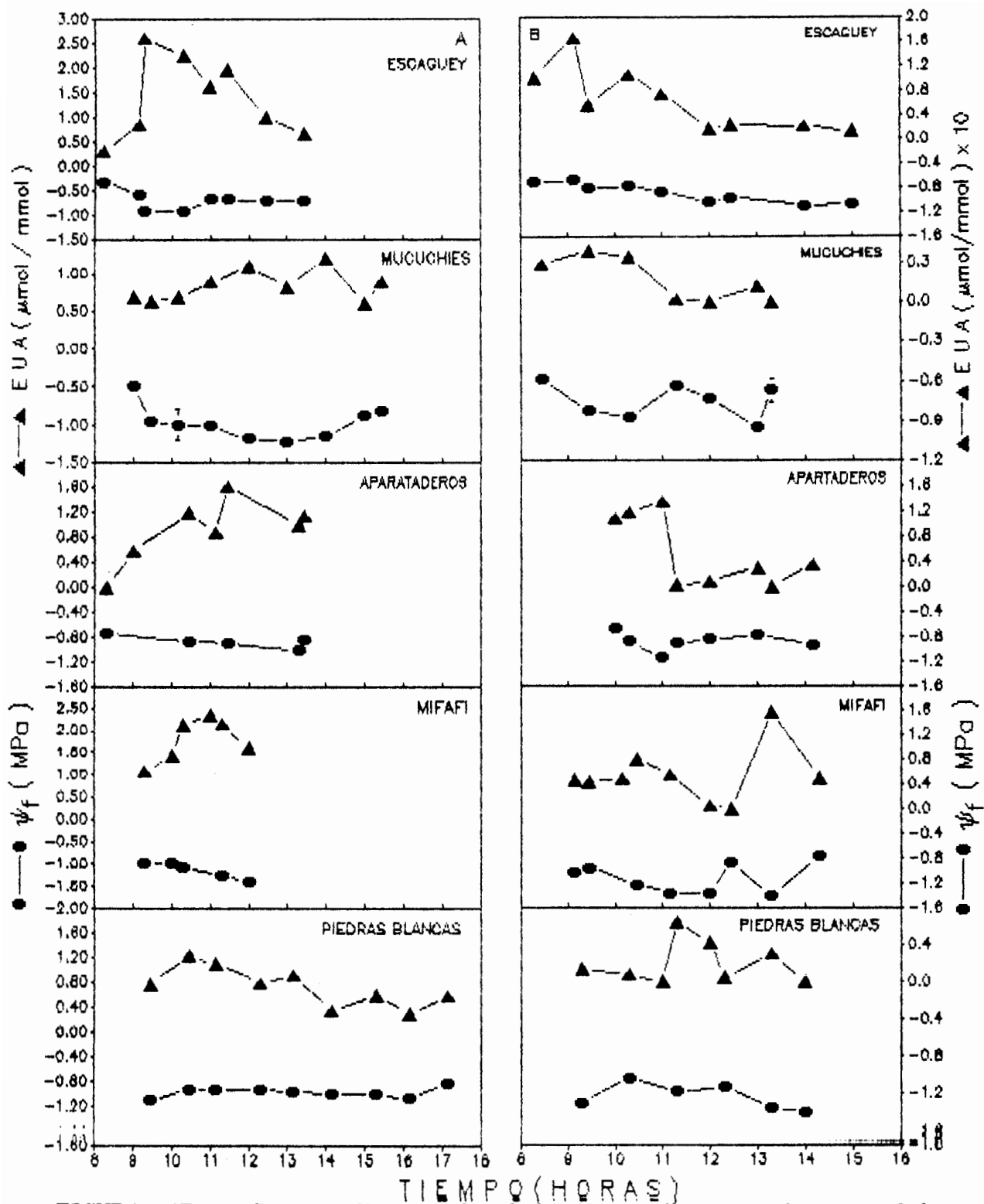


FIGURA 17. Curso diario de la eficiencia en el uso del agua (EUA) y de los potenciales hídricos foliares ( $\psi_f$ ) en *L. meridanus* de las localidades de Escagüey (2.200 m.s.n.m.), Mucuchies (3.000 m.s.n.m.) y Apartaderos (3.550 m.s.n.m.), y, en *L. eromonomos* de las localidades Mifafi (3.750 m.s. n.m.) y Piedras Blancas (4.200 m.s.n.m.). La barra es  $\pm$  un error standard de la media ( $n=6$ ) y para el potencial hídrico ( $n=3$ ).

A.- Epoca seca.

B.- Epoca húmeda o de lluvias.

registros de densidad de flujo de fotones de  $1.436 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  y temperaturas foliares de  $21,8^\circ\text{C}$  la baja asimilación neta de  $\text{CO}_2$  ( $0,51 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ) podría explicarse por las conductancias foliares en el orden de  $0,16 \text{ mol}/\text{m}^2\text{seg}$ . El aumento en la tasa de asimilación neta de  $\text{CO}_2$  a  $2,75 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ , que se registró a las 13:30 horas, coincide con conductancias foliares de  $0,19 \text{ mol}/\text{m}^2\text{seg}$ , densidad de flujo de fotones de  $1746 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  y temperaturas foliares de  $20,6^\circ\text{C}$ . La posterior caída de la asimilación neta de  $\text{CO}_2$  ( $-0,26 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ) a las 14:00 horas se produjo aún cuando la conductancia aumenta ( $0,21 \text{ mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ), pero disminuye la temperatura foliar ( $15^\circ\text{C}$ ) y densidad de flujo de fotones ( $278 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ).

La figura 17 muestra que los mayores valores de la eficiencia en el uso del agua se registraron en las plantas de la localidad de Mifafí en relación a las de Piedras Blancas. Además, señala que en ambas localidades la eficiencia puede ser hasta seis veces mayor en la temporada de lluvias en comparación con la seca.

En relación a la presión parcial de  $\text{CO}_2$  interno para ambas épocas y teniéndose presente la tasa máxima de asimilación neta de  $\text{CO}_2$ , la tabla 1 muestra que

las plantas de la localidad de Mifafí, en comparación con las de Piedras Blancas, presentan mayor fotosíntesis neta con presión de CO<sub>2</sub> en el mesófilo similar y conductancia significativamente mayor (hasta el doble).

Los cursos de la proporción de CO<sub>2</sub> interno a externo de las figuras 15 y 16 señalan que para valores bajos de la proporción existen altas tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> y una gran uniformidad del curso en la época seca en comparación a las muchas oscilaciones en la húmeda; quizás debido a variaciones muy pronunciadas en la conductancia foliar. Además, durante la época seca, en las plantas de la localidad de Piedras Blancas se registró una proporción de CO<sub>2</sub> interno a externo mayor que en las de Mifafí cuyos valores de asimilación neta de CO<sub>2</sub> fueron mayores (tabla 1). En la época de lluvias la proporción de CO<sub>2</sub> interno a externo es similar para las plantas de ambas localidades, pero las de Mifafí registraron los mayores valores de asimilación neta de CO<sub>2</sub>. Es decir, a diferencia de las plantas de las localidades de *L. meridanus* en la cual la eficiencia en el uso del CO<sub>2</sub> aumentó con la altitud, en las de *L. eromonomos* pareciera que disminuye.

### 1.3.- COMPORTAMIENTO A LO LARGO DEL GRADIENTE ALTITUDINAL.

EL análisis a lo largo del gradiente altitudinal nos muestra un patrón microclimático que pareciera respuesta a la ubicación de la localidad, así por ejemplo: Mucuchíes y Piedras Blancas están ubicadas en lugares abiertos ó expuestos mientras Escagüey, Apartaderos y Mifafí en valles ó al pie de morrenas. Estas últimas, debido a su ubicación, reciben radiación directa más tarde en el día y la pierden más temprano. Además, el hecho que las mediciones se hayan realizado en días distintos no permiten que las comparaciones sean más objetivas, pero si podrían indicarnos las tendencias que pudieran existir a lo largo del gradiente.

Del estudio de las gráficas 12, 13, 14, 15, 16 y 17 se puede resaltar:

1.- La temperatura del aire disminuye con la altitud y la foliar aunque siguió su mismo patrón fue menor hasta en  $0,5^{\circ}\text{C}$  a bajas altitudes (2.200 a 3.000 m.s.n.m.), pero a 4.200 m.s.n.m. pudo alcanzar hasta  $2^{\circ}\text{C}$  por encima de la del aire.

2.- Para valores puntuales de asimilación neta de  $\text{CO}_2$  la presión de  $\text{CO}_2$  interno y externo disminuye con la altitud y siempre es mayor en la época de llu-

vias. Sin embargo, como se observa en la tabla 1, estos valores son poco diferentes entre las plantas de Apartaderos y Mifafí quizás por lo cercano de las localidades (3.550 y 3.750 m.s.n.m. respectivamente). También se nota que los valores registrados para las plantas de las localidades Escagüey-Mucuchíes son significativamente diferentes a las de las localidades Apartaderos-Mifafí-Piedras Blancas, pero no lo son entre ellas. Esta misma tendencia se observa en la época húmeda, pero los valores son más altos, explicable para la presión de CO<sub>2</sub> interno por la mayor apertura estomática debido a una mayor humedad atmosférica, y, para la presión de CO<sub>2</sub> externo por la mayor cantidad de procesos metabólicos en microorganismos y plantas superiores favorecidos por la mayor humedad.

3.- En los cursos de los potenciales hídricos foliares al igual que en el caso anterior no se observan tendencias claras las cuales puedan ser consideradas como efecto de la altitud, en general fueron más negativos durante la época de lluvias en comparación con la seca. Pero si es notorio, que la primera medida del potencial hídrico foliar (realizada aproximadamente a la misma hora para cada localidad) disminuyó con la altitud, y las diferencias son más resaltantes en la época seca que en la húmeda. Así por ejemplo, pa

ra la época seca el primer potencial hídrico registrado fue: Escagüey  $-0,32 \pm 0,04$  MPa, Mucuchies  $-0,5 \pm 0,09$  MPa, Apartaderos  $-0,73 \pm 0,03$  MPa, Mifafi  $-0,98 \pm 0,06$  MPa y Piedras Blancas  $-1,1 \pm 0,13$  MPa. Esta disminución del potencial hídrico foliar quizás pudiera ser explicado por el hecho de que con la altitud y, en la época seca, las temperaturas ambientales son menores y por lo tanto el agua es más densa por estar más cerca del punto de congelamiento.

4.- La transpiración tiende a disminuir con la altitud, pero en las plantas de la estación Mucuchies fue mayor que en las de Escagüey.

5.- La conductancia en la época seca, con excepción de las plantas de la localidad de Mucuchies cuyos valores fueron escasamente superiores a los de Escagüey, disminuyó con la altitud. En la época de lluvias no se observaron tendencias que respondieran a la mayor altitud.

6.- Confirmando los resultados obtenidos en la proporción de CO<sub>2</sub> interno-externo se nota que la tasa de asimilación neta de CO<sub>2</sub> disminuyó con la altitud y las plantas de las localidades de Apartaderos y Mifafi mostraron el mismo patrón. En la época húmeda, es más difícil encontrar diferencias y, aunque las plantas de Escagüey presentaron las más altas tasas de asimilación

neta de CO<sub>2</sub> y las de la estación Piedras Blancas las más bajas, las ubicadas a 3.000 m.s.n.m presentan valores muy por debajo de las de Apartaderos y Mifafí que son muy similares.

7.- La eficiencia en el uso del agua, en las plantas de las diferentes localidades, disminuye con la altitud, pero si se toman en cuenta solamente las diferencias interespecíficas este carácter no se conserva. Por otra parte, en la época húmeda, pueden existir registros de cero en las plantas de las localidades de Mucuchíes, Apartaderos, Mifafí y Piedras Blancas indicando altas tasas transpiratorias, pero cero asimilación neta de CO<sub>2</sub>, quizás por la alta disponibilidad de agua existente para las plantas de estos lugares.

### 3.- RELACIÓN FOTOSÍNTESIS-TEMPERATURA.

En la figura 18 se puede observar que tanto *L. meridanus* como *L. eromonos* presentan óptimos de temperatura diferentes correspondientes a plantas que crecen en las diferentes localidades. En el primer caso los valores son significativamente diferentes, tanto en el óptimo de temperatura como en la temperatura mínima y máxima del punto de compensación de CO<sub>2</sub>, entre las plantas de la localidad de Escagüey y las de Mucuchíes - Apartaderos (tabla 2). En *L. eromonos*

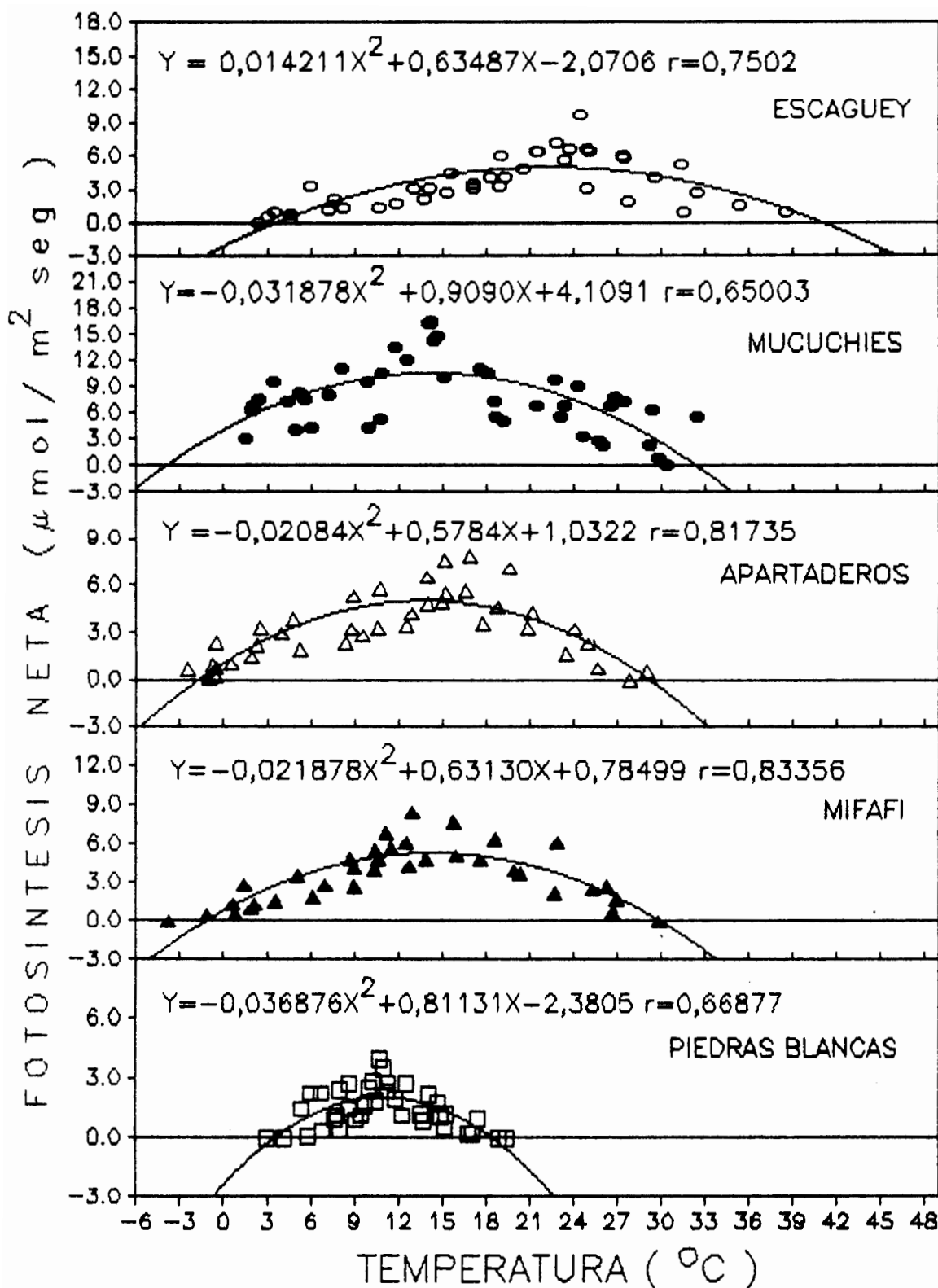


FIGURA 18. ASIMILACION NETA DE  $\text{CO}_2$  EN PLANTAS DE *L. meridanus* ( $\circ$  2.200,  $\bullet$  3.000 Y  $\triangle$  3.550 m.s.n.m.) Y *L. eromonomas* ( $\blacktriangle$  3.750 Y  $\square$  4.200 m.s.n.m.) DE DIFERENTES ALTITUDES COMO FUNCION DE LA TEMPERATURA. IRRADIACION CONSTANTE ( $1.000 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ).

al laboratorio que pudieran haber inducido cierre estomático (a pesar de haberse colocado en cámaras aclimatizadas), y, un efecto mucho menor, pero importante, fué la constancia de la radiación la cual nunca fué mayor a  $1.000 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ , y, de los resultados obtenidos in situ las tasas de asimilación de  $\text{CO}_2$  mencionadas se producen con alta densidad de flujo de fotones ( $1.700 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ) y baja conductancia foliar, ó, alta conductancia foliar ( $0,3-0,7 \text{ mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ) y baja densidad de flujo de fotones.

La figura 19 es una correlación entre la temperatura óptima para la máxima tasa de asimilación neta de  $\text{CO}_2$  y la altitud. De acuerdo a ella la temperatura óptima disminuye con la altitud, y según la ecuación  $y = -0,0049324X + 0,3167$  donde  $X$  es la altitud en metros, encontramos que por cada 100 metros de aumento en la altitud hay una disminución de  $0,49^\circ\text{C}$  del óptimo de temperatura para la fotosíntesis. Esta correlación tiene un coeficiente de regresión ( $r = -0,9473$ ) estadísticamente significativa a 0,01 nivel de probabilidad.

#### 4.- BALANCE HÍDRICO.

Los resultados de las curvas presión-volumen realizados para las plantas de cada localidad son mostrados

**TABLA 2.-** Relación Temperatura-Fotosíntesis en plantas de tres localidades de *L. meridanus* y dos de *L. eromonomos*.

Para cada localidad n=3.

Localidad	Óptimo de Temp. °C	Punto de Compensación de CO <sub>2</sub>		Temp. Media Mínima °C	Temp. Media Máxima °C
		Temp. Mínima °C	Temp. Máxima °C		
Escagüey 2200 msnm	22,3 ± 0,90	3,4 ± 0,98	41,2 ± 2,82	23,4 ± 0,47	25,0 ± 0,47
Mucuchíes 3000 msnm	14,3 ± 0,33	-2,2 ± 1,7	32,4 ± 2,21	14,2 ± 0,24	14,7 ± 0,24
Apartaderos 3550 msnm	13,9 ± 0,33	-1,8 ± 0,51	29,6 ± 0,88	15,0 ± 0,60	16,9 ± 0,60
Mifafi 3750 msnm	14,4 ± 0,81	-1,4 ± 0,96	30,0 ± 1,36	11,5 ± 0,44	13,0 ± 0,44
Piedras Blancas 4200 msnm	11,0 ± 0,73	3,4 ± 1,0	18,5 ± 0,72	10,6 ± 0,62	12,5 ± 0,62

dos en la tabla 3 para la época seca y en la tabla 4 para la húmeda.

A.- Del análisis del efecto de la altitud sobre cada uno de los parámetros, para cada época, encontramos:

1.- En la época seca es difícil dilucidar tendencias claras para los diferentes parámetros de la curva de las plantas de *L. meridanus* provenientes de las distintas localidades. La propensión más notoria se observa en el volumen simplásmico el cual tiende a disminuir con la altitud, así: Escagüey 96 %, Mucuchíes 85,7 % y Apartaderos 77 %. El volumen apoplásmico aumentó de 3,9 % en Escagüey a 14,29 % y 22,86 % en Mucuchíes y Apartaderos respectivamente, valores que están hasta un 50 % por debajo de los de la época de lluvias.

En las plantas de la localidad de Mifafí y Piedras Blancas, al igual que en las de las diferentes localidades de *L. meridanus*, hay diferencias significativas tanto del potencial osmótico como del punto de pérdida de turgor. Además, similar a *L. meridanus*, presenta disminución (sin diferencias significativas) en el volumen simplásmico y aumento en el apoplásmico,

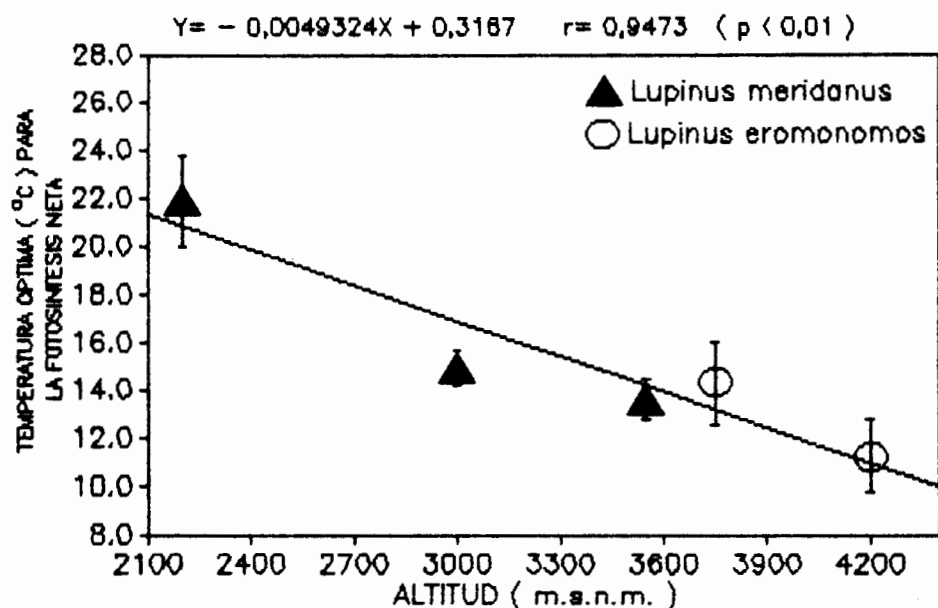


FIGURA 19. RELACION ENTRE EL OPTIMO DE TEMPERATURA PARA LA ASIMILACION DEL CO<sub>2</sub> Y LA ALTITUD, EN PLANTAS DEL GENERO LUPINUS: ESCAGUEY (2.200 msnm), MUCUCHIES (3.000 msnm), APARTADEROS (3.550 msnm), MIFAFI (3.750 msnm) Y PIEDRAS BLANCAS (4.200 msnm). LA BARRA ES  $\pm$  UN ERROR STANDARD DE LA MEDIA (n=3) DE CADA LOCALIDAD.

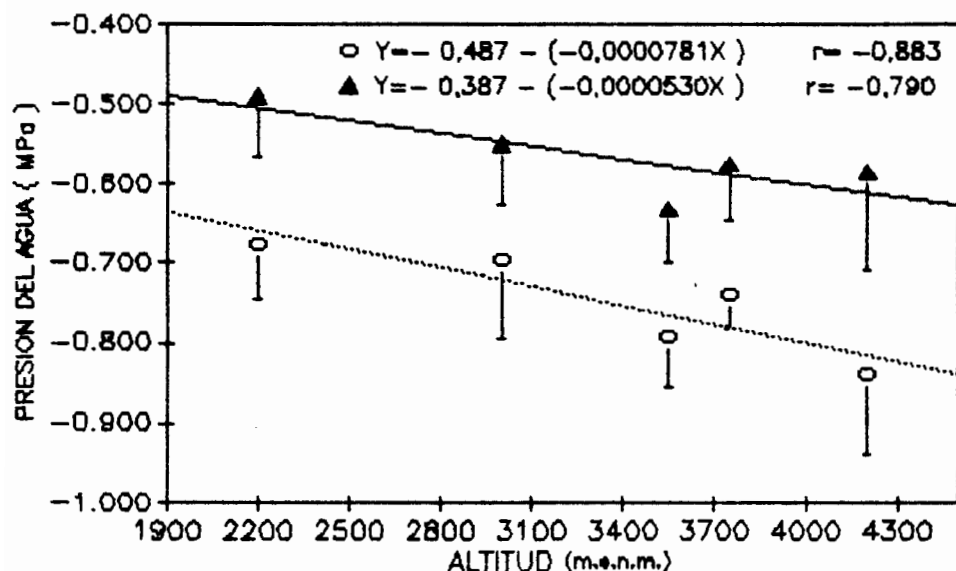


FIGURA 20 RELACION ENTRE EL POTENCIAL OSMOTICO, A SATURACION ( $\blacktriangle$ ) Y EN EL PUNTO DE PERDIDA DE TURGOR ( $\circ$ ), CON LA ALTITUD EN PLANTAS DEL GENERO LUPINUS. LA BARRA ES  $\pm$  UN ERROR STANDARD DE LA MEDIA (n=6) DE CADA LOCALIDAD VALORES DE LA EPOCA HUMEDA.

y, al igual que en los casos anteriores puede llegar a ser hasta un 40 % menor con respecto a la época húmeda.

2.-En la época húmeda hay diferencias significativas en la disminución del potencial osmótico con el aumento de la altitud, pero no así en el punto de pérdida de turgor los cuales son muy parecidos en las plantas de la estación Escagüey con las de Mucuchíes (-0.69) y más altos que en las de Apartaderos (-0,79 MPa). Para el volumen simplásmico al igual que el apoplásmico es difícil encontrar una tendencia y no son significativamente diferentes entre las plantas de las distintas estaciones. En general, el mayor volumen simplásmico lo poseen las plantas de la estación Mucuchíes (56,70 %) las cuales mostraron el menor volumen apoplásmico. Las plantas de las estaciones Escagüey-Apartaderos presentan valores similares para el volumen simplásmico y apoplásmico.

Las plantas de las estaciones Mifafí y Piedras Blancas no presentaron diferencias significativas en el potencial osmótico a saturación, pero en el punto de pérdida de turgor disminuyó de -0,74 en Mifafí a -0,84 en Piedras Blancas. El volumen simplásmico y apoplásmico no son significativamente diferentes para las

**TABLA 3.** Presión osmótica a saturación (PO), presión osmótica en el punto de pérdida de turgor (PTLP), volumen simplásmico (VS), volumen apoplásmico (VA) y agua osmóticamente retenida en el punto de pérdida de turgor (% H<sub>2</sub>O) para las plantas de las diferentes localidades de *L. meridanus* y *L. eromonomos* en la época seca. Los valores del volumen simplásmico y apoplásmico en % se calcularon considerando que la suma de ambos es el 100% del agua de la planta.

Estación	N	PO (MPa)	PTLP (MPa)	VS		VA		% H <sub>2</sub> O
				(Gr)	(%)	(Gr)	(%)	
Escagüey	5	-0,81	-1,02	0,49	96,1	0,02	3,9	23,2
		±	±	±	±	±	±	±
		0,02	0,01	0,04	7,8	0,01	1,9	1,8
Mucuchies	4	-0,68	-0,90	0,42	85,7	0,07	14,3	24,8
		±	±	±	±	±	±	±
		0,02	0,03	0,04	8,2	0,01	2,0	1,8
Apartaderos	4	-0,94	-1,16	0,27	77,1	0,08	22,9	22,8
		±	±	±	±	±	±	±
		0,11	0,04	0,06	17,1	0,04	11,4	6,8
Mifafí	4	-0,76	-0,96	0,45	73,8	0,16	26,2	22,2
		±	±	±	±	±	±	±
		0,02	0,04	0,19	31,6	0,08	19,1	2,8
Piedras Blancas	5	-0,90	-1,25	0,40	55,8	0,28	41,2	25,1
		±	±	±	±	±	±	±
		0,05	0,06	0,15	20,9	0,17	25	9,0
<i>Lupinus meridanus</i>	13	-0,81	-1,03	0,40	90,9	0,04	9,1	29,4
		±	±	±	±	±	±	±
		0,04	0,03	0,04	9,1	0,01	2,9	2,9
<i>Lupinus eromonomos</i>	9	-0,87	-1,12	0,42	64,6	0,29	35,4	27,8
		±	±	±	±	±	±	±
		0,05	0,06	0,11	16,9	0,10	15,4	2,0

plantas de ambas estaciones, pero el primero tendió a aumentar (36 % a 52 %) y el segundo a disminuir (63,2 % a 47,9 %).

3.-Para el agua osmóticamente retenida en el punto de pérdida de turgor no existen diferencias significativas entre las plantas de las diferentes localidades en la época seca. En la época de lluvias las plantas de las estaciones Escagüey y Piedras Blancas retienen más agua en el punto de pérdida de turgor que las plantas del resto de las localidades, quizás, por ello, pudieran presentar más resistencia al marchitamiento.

4.-Si se comparan los diferentes valores del punto de pérdida de turgor, de las plantas de las distintas localidades, con el potencial hídrico foliar mínimo registrado en el campo, se encuentra que en la época húmeda todas sufrieron pérdida de turgor hasta en -0,65 MPa como fue el caso de las de Mifafí. Durante la época seca sólo en las plantas de la localidad de Mucuchíes (-0,3 MPa) y Mifafí (-0,42 MPa) presentaron pérdida de turgor.

5.-La correlación entre el potencial osmótico a saturación y en el punto de pérdida de turgor de las

**TABLA 4.** Presión osmótica a saturación (PO), presión osmótica en el punto de pérdida de turgor (PTLP), volumen simplásmico (VS), volumen apoplásmico (VA) y agua osmóticamente retenida en el punto de pérdida de turgor (% H<sub>2</sub>O) para las plantas de las diferentes localidades de *L. meridanus* y *L. eromonomos* en la época húmeda. Los valores del volumen simplásmico y apoplásmico en % se calcularon considerando que la suma de ambos es el 100% del agua de las plantas.

Estación	N	PO (MPa)	PTLP (MPa)	VS		VA		% H <sub>2</sub> O
				(Gr)	(%)	(Gr)	(%)	
Escagüey	6	-0,49	-0,68	0,49	44,7	0,59	55,2	90,2
		±	±	±	±	±	±	±
		0,04	0,05	0,09	9,4	0,09	9,4	2,4
Mucuchies	6	-0,55	-0,69	0,55	56,7	0,42	49,3	29,2
		±	±	±	±	±	±	±
		0,04	0,05	0,08	8,24	0,15	15,5	1,8
Apartaderos	6	-0,63	-0,79	0,25	47,2	0,28	52,8	29,4
		±	±	±	±	±	±	±
		0,09	0,09	0,04	7,6	0,02	9,8	9,8
Mifafi	6	-0,57	-0,74	0,21	36,8	0,36	69,2	34,1
		±	±	±	±	±	±	±
		0,04	0,02	0,03	5,3	0,05	8,8	4,0
Piedras Blancas	5	-0,58	-0,84	0,25	52,1	0,29	47,9	94,1
		±	±	±	±	±	±	±
		0,06	0,04	0,004	1,2	0,05	10,4	5,2
<i>Lupinus meridanus</i>	18	-0,56	-0,72	0,48	59,9	0,41	46,1	24,6
		±	±	±	±	±	±	±
		0,02	0,02	0,09	10,1	0,06	6,7	2,1
<i>Lupinus eromonomos</i>	11	-0,58	-0,78	0,29	44,2	0,29	55,8	26,8
		±	±	±	±	±	±	±
		0,03	0,03	0,02	3,8	0,04	7,7	9,6

cinco poblaciones del género *Lupinus* con la altitud, muestran que para la época húmeda existen valores de regresión altos para ambos parámetros, señalándonos disminución de ambos potenciales por efecto de la altitud (Figura 20). En la época seca los valores de regresión son bajos, 0,55 para  $\varphi_{\pi}^{100}$  y 0,48 para  $\varphi_{\pi}^0$ , es decir, es muy poco o nada el efecto que sobre ambos parámetros produce la altitud.

B.- Al comparar los diferentes parámetros del potencial hídrico obtenidos con las curvas presión-volumen de la época húmeda con la seca (tabla 5), encontramos:

1.- Hay una tendencia a ajustar osmóticamente a saturación en el orden de 0,31 MPa en las plantas de las localidades Escagüey-Apartaderos y 0,13 MPa en las de Mucuchíes. Entre las plantas de *Lupinus eromonos* el ajuste es mayor en las de Piedras Blancas (0,35 MPa) que en las de Mifafí ( 0,19 MPa).

2.- El punto de pérdida de turgor ( $\varphi_{\pi}^0$ ) también sufre ajuste entre ambas épocas, así: Escagüey 0,34 MPa, Mucuchíes 0,21 MPa, Apartaderos 0,37 MPa, Mifafí 0,22 MPa y Piedras Blancas 0,41 MPa.

Estos ajustes, tanto en el potencial osmótico a saturación como en el punto de pérdida de turgor, nos indican que las plantas de las diferentes estaciones acumulan solutos en respuesta al déficit hídrico (Barlow, 1986; Morgan, 1984; Turner y Jones, 1980). Como existen diferentes valores en los ajustes podemos pensar que la disponibilidad de agua es diferente en cada estación, por ejemplo, las plantas de la estación Piedras Blancas presentan los más altos valores en ajuste osmótico a saturación y en el de pérdida de turgor debido al déficit de agua por ausencia ó escasas precipitaciones, o aún, siendo éstas altas no es accesible a las plantas en las primeras horas de la mañana (sequía fisiológica).

3.- La suma del volumen simplásmico y apoplásmico resulta en 100 % del volumen total, y, el por ciento de cada uno de ellos nos señala que el agua apoplásmica siempre fue menor en la época seca durante la cual la simplásmica fue alta, y escasamente superior a la simplásmica en la época húmeda, únicamente las plantas de las estaciones Mucuchíes y Piedras Blancas presentaron menor volumen apoplásmico y mayor del simplásmico para esta época. En general, como el volumen apoplásmico siempre fue mayor en la época húmeda que en la seca, la

**TABLA 5.** Valores de la presión osmótica a saturación (PO), presión osmótica en el punto de pérdida de turgor (PTLP), volumen simplásmico (VS), volumen apoplásmico (VA) y agua osmóticamente retenida en el punto de pérdida de turgor (% H<sub>2</sub>O) que resulta del ajuste del estado hídrico de las plantas al cambiar la época de húmeda a seca. Los valores del volumen simplásmico y apoplásmico en % se calcularon considerando que la suma de ambos es el 100% del agua de la planta.

Estación	PO (MPa)	PTLP (MPa)	VS (%)	VA (%)	H <sub>2</sub> O (%)
Escagüey	+0,92	+0,94	-51,29	51,9	6,97
Mucuchies	+0,19	+0,21	-29,01	29,01	-1,59
Apartaderos	+0,91	+0,97	-30,00	29,97	0,6
Mifafi	+0,19	+0,22	-36,99	36,99	1,85
Piedras Blancas	+0,95	+0,41	-6,74	6,74	8,25
<i>Lupinus meridanus</i>	+0,25	+0,91	-36,98	36,98	1,22
<i>Lupinus eromonensis</i>	+0,29	+0,94	-20,99	20,19	-1,02

diferencia entre ambas nos indica que existe ajuste, y ajustes de 51,3 % de las plantas de la localidad de Escagüey permiten separarlas de las de Mucuchíes-Apartaderos que en promedio tenían 29,49 %, y, a las de Mifafí con 36,9 % de las de Piedras Blancas que poseían volumen apoplásmico de 6,47% . Además, la disminución de este volumen con la altitud evitaría que las plantas que crecen a grandes alturas sufran excesivo daño por el congelamiento de esta agua extracelular (Levitt, 1972).

El volumen simplásmico fue mayor en la época seca con respecto a la húmeda y el % de aumento hacia la estación húmeda variaba dependiendo de la localidad a la cual pertenecían las plantas, así: Escagüey -51,3; Mucuchíes -29,0; Apartaderos - 30,0; Mifafí -36,9 y Piedras Blancas -6,74. Confirmándonos el resultado del volumen apoplásmico, según el cual, las plantas de la localidad Escagüey tienen un comportamiento hídrico diferente a las de Mucuchíes-Apartaderos, y, las de Mifafí a las de Piedras Blancas.

4.- Con excepción de las plantas de la localidad de Mucuchíes que no presentaron ajuste en el agua osmóticamente retenida en el punto de pérdida de turgor

(-1,59 %), en general, todas presentaron ajuste: Escagüey 6,97 %, Apartaderos 0,6 %, Mifafí 1,85 % y Piedras Blancas 8,25 % indicándonos que son más resistentes en perder el turgor en la estación seca.

C.- Como las plantas de las localidades de Escagüey, Mucuchíes y Apartaderos corresponden a la especie *Lupinus meridanus*, y, las de Mifafí y Piedras Blancas a *L. eromonos*, entonces, los valores obtenidos para cada parámetro de la curva presión-volumen pueden ser promediados y logramos una visión general del comportamiento de cada especie. En las tablas 3, 4 y 5 se registran dichos valores, indicándonos:

1.- Entre ambas especies sólo existen diferencias significativas en los valores del punto de pérdida de turgor para la época húmeda. Por otra parte, aunque no son significativamente diferentes, el volumen apoplásmico de la época húmeda y seca respectivamente es mayor en *L. eromonos* (55,77 % y 35,38 %) que en *L. meridanus* (45,67 % y 9,09 %). El volumen simplásmico, por el contrario, fue menor en *L. eromonos* (44,23 % y 64,6 %) que en *L. meridanus* (53,93 % y 90,90 %).

2.- Los ajustes de los diferentes parámetros entre la época húmeda y seca son muy parecidos. Por ejem

plo, para *L. meridanus* el ajuste del potencial osmótico y del potencial del punto de pérdida de turgor fue 0,29 MPa y 0,31 MPa respectivamente, y, para *L. eromonos* 0,29 MPa y 0,34 MPa. El volumen apoplásmico no presentó ajuste pues fue siempre mayor en la época húmeda, así: *L. meridanus* 36,98 % y *L. eromonos* 20,19 %. EL ajuste del volumen simplásmico para *L. meridanus* fue -36,98 % y el de *L. eromonos* -20,39 %. Por otra parte los valores del ajuste del agua retenida en el punto de pérdida de turgor de 1,22 % para *L. meridanus* y -1,0 % en *L. eromonos* nos indica; que mientras la primera puede perder turgor más fácilmente en la época seca que en la de lluvias, la segunda especie es más resistente a perderlo en la época seca.

De lo anteriormente expuesto podemos sugerir que ambas especies tienen la misma estrategia hídrica para adaptarse a estos ambientes; las diferencias vendrían dadas por sus ciclos de vida: anuales en *Lupinus meridanus* y perennes en *Lupinus eromonos*.

#### 4.- MECANISMOS DE RESISTENCIA A LAS BAJAS TEMPERATURAS.

La tabla 6 muestra las temperaturas de daño para la raíz, tallo y hojas de las plantas de las distintas localidades.

**TABLA 6.** Temperatura de daño (TD) y de congelamiento (TC) para los tejidos de raíz, tallo y hoja de las plantas de las estaciones Escagüey, Mucuchies y Apartaderos de la especie *L. meridanus*, y, de Mifafi, y Piedras Blancas de *L. eromonos*.

ESTACION	N	RAIZ		TALLO		HOJA	
		TD (°C)	TC (°C)	TD (°C)	TC (°C)	TD (°C)	TC (°C)
Escagüey	5	-1,99 ± 1,20	-1,98 ± 0,47	-1,74 ± 0,68	-9,92 ± 0,30	-2,72 ± 1,33	-9,15 ± 0,30
Mucuchies	5	-1,80 ± 1,01	-1,86 ± 0,18	-2,84 ± 0,33	-9,84 ± 0,27	-9,51 ± 1,88	-9,2 ± 0,30
Apartaderos	5	-1,95 ± 0,96	-1,84 ± 0,22	-2,89 ± 1,85	-9,75 ± 0,73	-4,68 ± 2,25	-9,97 ± 0,13
Mifafi	5	-9,46 ± 1,43	-2,69 ± 0,25	-4,31 ± 0,56	-4,42 ± 0,34	-6,29 ± 1,89	-4,04 ± 0,35
Piedras Blancas	5	-9,68 ± 0,31	-2,90 ± 0,23	-6,80 ± 2,14	-4,60 ± 0,32	-7,85 ± 1,41	-4,00 ± 0,17

La temperatura de daño para la raíz, tallo y hoja, semejante a las de congelamiento (obtenidas por el análisis térmico diferencial), no presenta diferencias significativas entre las plantas de las distintas localidades correspondiente a cada especie, pero en cada caso es notorio la disminución de la temperatura con el aumento de la altitud; como se observa en la figura 21.

Entre las plantas de las distintas localidades al comparar las temperaturas de congelamiento con las de daño, se aprecia: 1.-No existen diferencias significativas, a nivel de la raíz, con excepción de las de P. Blancas, es decir, en estas se observa una leve tendencia a tolerar el congelamiento. 2.-Las temperaturas de congelamiento del tallo de *L. meridanus* de las diferentes localidades siempre son menores que las de daño, lo cual parece incongruente aunque se repiten consistentemente. Esto quizás pudiera explicarse por la ubicación del termopar en el centro del tallo (a nivel medular), la cual registraría temperaturas de congelamiento en el tejido mucho menores que las que realmente se producirían a nivel de epidermis o corteza. En las plantas de P. Blancas, en las cuales son mayores, no es significativamente diferente. 3.-A nivel

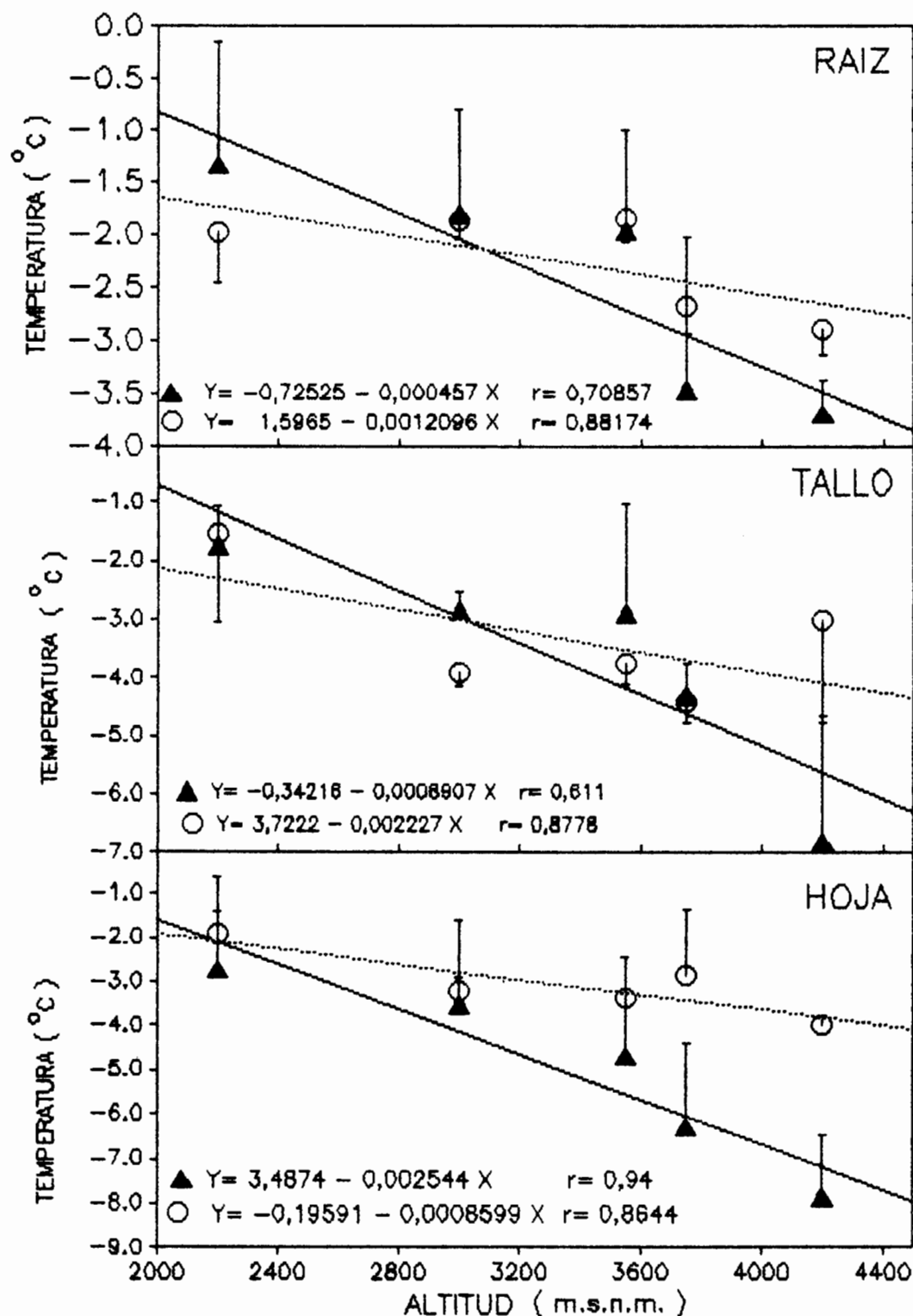


FIGURA 21. RELACION ENTRE LA TEMPERATURA DE DAÑO (▲) Y DE CONGELAMIENTO (○) CON LA ALTITUD, DE LA RAIZ, TALLO Y HOJA, EN PLANTAS DEL GENERO LUPINUS. LA BARRA ES ± UN ERROR STANDARD DE LA MEDIA (n=5) DE CADA LOCALIDAD.

foliar, se observa la misma tendencia, es decir, *L. eromonomos* muestra una tolerancia aunque de pocos grados en tanto que *L. meridanus* no sobreenfría ni tolera.

La temperatura de congelamiento disminuye 0,04 °C/100 m. de aumento de altitud en la raíz y; en el tallo y hoja 0,08 °C. La temperatura de daño disminuye en 0,1 °C en la raíz , 0,22 y 0,25 °C en el tallo y hoja respectivamente (Figura 21). Es decir, existe en las plantas un tendencia al endurecimiento a las bajas temperaturas, la cual viene dada por una gran resistencia al congelamiento, que se expresa en un aumento en el rango de la temperatura de daño a tal extremo que puede disminuir hasta un 40% con respecto a la de congelamiento al aumentar la altitud. Esta diferencia es más notoria si se compara la pendiente de las curvas de la temperatura de congelamiento y daño para cada órgano. También se destaca de las ecuaciones que para el tallo y hojas las temperaturas de congelamiento y daño por cada 100 m. de aumento de la altitud poseen el mismo patrón, pero en la raíz es 50% menor con respecto a los órganos anteriores quizás por encontrarse en un medio más uniforme y constante. El endurecimiento también ha sido reportado por Parker (1963), Smithberg et al. (1963), Green (1969), Minckler (1971), Flint

(1972), Rehfeldt (1979, 1980) y Clausen (1982), pero sólo en árboles de la zona templada.

En las plantas de las localidades de Mifafí y P. Blancas se registran temperaturas de daño por debajo de las de congelamiento, y, con excepción de las temperaturas para la raíz y tallo de las plantas de Mifafí en las cuales no existe diferencias significativas entre congelamiento y daño, en el resto esta diferencia sí está presente. Por otra parte, en la raíz y tallo de las plantas de Mifafí tendrían que registrarse temperaturas mínimas de  $-2^{\circ}\text{C}$  en la raíz y  $-3,75^{\circ}\text{C}$  en el tallo para que el individuo muera.

En todo caso, los individuos de Apartaderos, Mifafí y Piedras Blancas generalmente son localizados en sitios rocosos, cerca de masas de agua o entre arbustales, y, en el caso específico de los que crecen en Apartaderos son muy escasos en la época seca; que es cuando existe la posibilidad de que las temperaturas ambientales sean más extremas.

## 5.- CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS.

Serán analizadas utilizando los datos cuantitati-

vos y cualitativos obtenidos del estudio de los rasgos externos e internos.

#### 5.1- Análisis cuantitativo de las características morfológicas.

En la tabla 7 se observa que el tamaño de las plantas de las diferentes localidades disminuye en altura con el aumento de la altitud, independientemente de que pertenezcan a diferentes especies. Además, los individuos de *L. meridanus* son 1,6 veces más altos que los de *L. eromonos*. Si consideramos a las hojuelas de las hojas compuestas como hojas individuales, como fué sugerido por Raunkiaer (1934), en la misma tabla 7 se puede apreciar que el área foliar de las plantas de las localidades Escagüey-Mucuchíes pueden ser hasta el doble en tamaño que las de Apartaderos; mientras que, entre las de Mifafi y P. Blancas no existen diferencias significativas. Utilizando el ancho del foliolo encontramos, quizás debido a lo bajo de la muestra, diferencias entre las plantas de las localidades de Escagüey-Apartaderos con las de Mucuchíes, pero no entre las de Mifafi y P. Blancas. Entre ambas especies hay diferencias significativas en el área y ancho del foliolo, siendo la primera hasta cuatro veces mayor y la segunda 1,7 veces más ancha en *L. meridanus* que en

**TABLA 7.** Características macromorfológicas de las plantas de las diferentes localidades de *L. meridanus* y *L. eromonomos*.

ESTACION	Altura de la planta		Area del foliolo		Ancho del foliolo		Dimensiones Características 0,74 x ancho(cm)= D
	N	cm.	N	cm <sup>2</sup>	N	cm.	
Escagüey	50	55,28 ± 3,81	16	2,96 ± 0,27	3	0,62 ± 0,08	0,46 ± 0,06
Mucuchies	50	41,98 ± 2,21	16	2,5 ± 0,22	4	0,85 ± 0,12	0,63 ± 0,09
Apartaderos	50	39,92 ± 3,87	16	1,01 ± 0,09	3	0,58 ± 0,05	0,43 ± 0,04
Mifafí	50	33,74 ± 3,87	16	0,48 ± 0,04	5	0,37 ± 0,04	0,27 ± 0,03
Piedras Blancas	50	24,69 ± 1,80	16	0,43 ± 0,05	4	0,28 ± 0,05	0,21 ± 0,04
<i>Lupinus meridanus</i>	150	45,8 ± 1,96	48	2,16 ± 0,17	10	0,7 ± 0,06	0,52 ± 0,04
<i>Lupinus eromonomos</i>	100	24,69 ± 1,80	32	0,46 ± 0,03	9	0,34 ± 0,03	0,25 ± 0,02

*L. eromonomos*.

La clase de tamaño de las hojas es un indicador de las condiciones climáticas (Raunkiaer, 1934) y es más un resultado del medio ambiente que de la historia genética aunque esta pueda tener influencia. Para Bailey y Sinnot (1916) la dimensión foliar afecta directamente el intercambio de energía en la hoja, es por ello que el tamaño foliar ha sido tan estudiado y clasificado en base al área superficial o dimensiones características. Taylor (1975) condensa y compara las clases de tamaño foliar de Raunkiaer (1934) con las dimensiones características de Parkhurst et al. (1968) y de acuerdo a ellos las plantas de las localidades Escagüey-Mucuchies serían micrófilas pequeñas, Apartaderos nanófilas grandes y las de Mifafi-P. Blancas nanófilas pequeñas. De acuerdo a la clasificación de las dimensiones características, las plantas de Escagüey-Apartaderos serían D-nanófilas pequeñas, las de Mucuchies D-nanófilas medianas y las de Mifafi-P. Blancas D-leptófilas medianas. A nivel interespecífico encontramos que *L. meridanus* posee hojas nanófilas grandes y *L. eromonomos* nanófilas pequeñas, pero según sus dimensiones características la primera especie posee hojas D-nanófila mediana y la segunda D-leptófila grande.

Las características de la anatomía foliar externa, mostrada en la tabla 8, nos indican la presencia de diferencias significativas entre las plantas de las diferentes estaciones de *L. meridanus* para las células epidérmicas de ambas caras, las cuales disminuyen en tamaño con el aumento de la altitud; en las hojas de las plantas de la localidad Mucuchies estas células son mayores en la cara abaxial que en la adaxial. Los estomas de las plantas de las localidades Escagüey-Mucuchies son significativamente más pequeños que los de las plantas de Apartaderos, pero los de la cara abaxial no son afectados con el aumento de la altitud. El índice estomático es significativamente mayor en la cara abaxial en relación a la adaxial y aumenta con la altitud hasta los 3.000 m.s.n.m. a partir del cual el valor es menor que el obtenido para las plantas de 2.200 m.s.n.m.

Las plantas de las localidades de Mifafi y Piedras Blancas presentan aumento significativo en el tamaño de las células epidérmicas para ambas caras, y sólo aumento en el tamaño de los estomas de la cara adaxial. El índice estomático disminuye con la altitud y es significativamente mayor en la cara abaxial en comparación con la adaxial. A nivel interespecífico encon-

**TABLA 8.** Características foliares micromorfológicas externas de las plantas de las diferentes estaciones de *L. meridanus* y *L. eromonos*. Se midieron 25 células de 2 foliolos diferentes/individuo.

ESTACION	N	CARA ADAXIAL			CARA ABAXIAL		
		T. cel. ep. ( $\mu\text{m}$ )	T. est. ( $\mu\text{m}$ )	Ind. est.	T. cel. ep. ( $\mu\text{m}$ )	T. est. ( $\mu\text{m}$ )	Ind. est.
Escagüey	3	61,49	27,61	69	51,11	34,51	63
		±	±	±	±	±	±
		2,04	0,62	3	2,94	0,66	11
Mucuchies	3	55,5	26,79	153	59,26	32,31	239
		±	±	±	±	±	±
		2,12	0,36	11	1,63	1,57	9
Apartaderos	3	48,25	33,37	60	42,86	32,82	123
		±	±	±	±	±	±
		2,79	1,89	6	1,43	0,34	11
Mifafi	3	38,51	27,35	66	31,94	31,24	119
		±	±	±	±	±	±
		1,04	0,48	5	0,54	0,95	14
Piedras Blancas	3	46,72	32,41	51	38,76	31,91	73
		±	±	±	±	±	±
		1,12	1,80	8	1,42	1,80	3
<i>Lupinus meridanus</i>	9	55,08	29,26	94	51,07	33,21	175
		±	±	±	±	±	±
		2,24	1,19	15	2,59	0,60	18
<i>Lupinus eromonos</i>	6	42,61	29,88	58	35,35	31,58	109
		±	±	±	±	±	±
		1,93	1,40	15	1,65	0,92	13

**ABREVIACIONES:**

T = tamaño ; Cel = célula ; Ep = epidermis ;

Est = estomas ; Ind = índice.

$$\text{Ind. Est} = \frac{\# \text{ est.}}{\text{es.} + \# \text{ cel. ep.}} \times 100$$

tramos que *L. meridanus* posee células epidérmicas, índice estomático por ambas caras y estomas de la cara abaxial significativamente de mayor tamaño que *L. eromonomos*.

Estos resultados parecieran sugerirnos, en general, que a nivel intra o infraespecífico se pueden encontrar diferencias significativas en el tamaño de las células epidérmicas, índice estomático y tamaño de los estomas de la cara adaxial, pero a nivel de especie las diferencias vienen dadas además de las características antes nombradas por el tamaño de los estomas de la cara abaxial y no por los de la cara adaxial.

La anatomía foliar interna de *L. meridanus* muestra disminución en el espesor foliar y área del mesófilo por efecto de la altitud, pero los valores no son significativamente diferentes entre sí (tabla 9). Por otra parte, las células del mesófilo de las plantas de las localidades Escagüey-Mucuchíes son significativamente más grandes que las de Apartaderos, y, el área intercelular puede llegar a ser significativamente el doble en las plantas de la región Mucuchíes en comparación con las de Escagüey-Apartaderos siendo esta última la que posee la menor área. Entre las plantas de la

localidad Mifafi y P. Blancas no existen diferencias significativas en el tamaño de las células del mesófilo, área del mesófilo y área intercelular, aunque tiendan a aumentar con la altitud, sólo existen valores significativos en el espesor foliar.

La proporción  $\text{Area mesófilo}/\text{Area foliar}$  se utiliza para encontrar el efecto que puede tener la anatomía foliar sobre la fotosíntesis; ya que únicamente tiene presente el mesófilo con el tamaño y forma de sus células descartando la epidermis, pubescencia, estomas etc. (Nobel et al., 1980). En la tabla 9 se puede observar que en *L. meridanus* la proporción aumenta con la altitud, llegando a ser hasta 2,69 veces mayor el valor en las plantas de Apartaderos con respecto a las de Escagüey. Estas diferencias pudieran ser debidas a los distintos tamaños de las células del mesófilo para un mismo espesor foliar (Nobel, 1980), y, como en el caso de las plantas de *Encelia farinosa* el aumento en la proporción es favorecida por dimensiones celulares más pequeñas. En *Lupinus eromonomos* el aumento de la proporción en 1,24 veces más en las de Piedras Blancas no se puede explicar ni por las dimensiones de las células del mesófilo ni por el área foliar pues no son significativamente diferentes, pareciera entonces que sólo pu-

**TABLA 9.** Características foliares micromorfológicas internas de las plantas de las diferentes localidades de *L. meridanus* y *L. eromonomos*. Los valores del tamaño de las células del mesófilo se obtuvieron de la medición de 25 células de 2 folíolos diferentes/individuo.

ESTACION	N	Epesor foliar ( $\mu\text{m}$ )	Area del mesófilo ( $\mu\text{m}$ )	Tamaño células del mesófilo ( $\mu\text{m}$ )	Area intercelular ( $\mu\text{m}^2$ )	Area mesófilo / Area foliar. $\frac{2}{2}$ ( $\text{cm}^2 / \text{cm}^2$ )
<b>Escagtey</b>	3	123,7 ± 14,1	468,14 ± 71,6	18,82 ± 3,56	57,69 ± 6,58	158,16
<b>Mucuchies</b>	3	121,5 ± 5,3	487,9 ± 23,21	24,16 ± 2,32	111,1 ± 12,56	195,16
<b>Apartaderos</b>	3	110,5 ± 8,5	429,95 ± 39,16	20,58 ± 0,49	45,14 ± 12,39	425,69
<b>Mifafi</b>	3	98,2 ± 7,7	412,27 ± 22,21	19,39 ± 0,31	42,91 ± 3,04	858,90
<b>Piedras Blancas</b>	3	124,2 ± 9,2	458,23 ± 38,52	19,54 ± 1,75	53,1 ± 10,62	1065,65

diera explicarse por las diferencias en el espesor foliar.

Los resultados del tallo y la raíz ofrecen muy pocas diferencias cuantitativas en los tejidos que la conforman y generalmente se utilizan los elementos conductores del xilema. La tabla 10 muestra los valores de la longitud de los elementos conductores y el diámetro de su placa de perforación. En *L. meridanus* no existen diferencias significativas ni en la longitud ni en el diámetro de la placa de perforación del tallo, y, pareciera existir la tendencia de una mayor longitud en los elementos xilemáticos de las plantas de la localidad de Mucuchíes y el menor diámetro de la placa de perforación en las de Apartaderos. Entre las plantas *L. eromonomos* hay disminución no significativa en la longitud, pero el diámetro de la placa de perforación si es significativamente menor en las plantas de la localidad de P. Blancas en comparación con las de Mifafi.

Las plantas de la especie *L. meridanus* presentan elementos conductores xilemáticos significativamente más largos y con placa de perforación más ancha que las pertenecientes a *L. eromonomos*.

**TABLA 10.** Características endomorfológicas caulinar y radical de las plantas de las diferentes localidades de *L. meridanus* y *L. eromonomos*, obtenidos de la medición de 11 células/individuo.

ESTACION	N	TALLO		RAIZ	
		Longitud del vaso ( $\mu\text{m}$ )	Diámetro placa de perforación ( $\mu\text{m}$ )	Longitud del vaso ( $\mu\text{m}$ )	Diámetro placa de perforación ( $\mu\text{m}$ )
Escagüey	3	144,7	24,3	119,1	29,1
		$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$
		5,6	1,3	2,3	0,6
Mucuchies	3	176,8	23,5	104,6	37,6
		$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$
		9,3	2,0	10,8	4,0
Apartaderos	3	164,8	20,0	118,2	33,1
		$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$
		15,9	1,5	4,8	1,3
Mifafi	3	124,8	18,8	99,2	21,0
		$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$
		16,4	0,8	2,8	2,0
Piedras Blancas	3	98,2	12,8	72,0	38,0
		$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$
		11,7	0,3	14,6	0,3
<i>L. meridanus</i>	9	162,1	22,6	114,0	33,2
		$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$
		7,3	1,0	2,5	1,4
<i>L. eromonomos</i>	6	111,5	15,8	85,6	29,5
		$\pm$	$\pm$	$\pm$	$\pm$
		10,8	1,2	9,0	3,92

A nivel radical, los elementos conductores de las plantas de las localidades Escagüey-Apartaderos son significativamente más largos que los de Mucuchíes, y, el diámetro de la placa de perforación es similar en las plantas de las localidades Mucuchíes-Apartaderos las cuales son significativamente más anchas que en las de Escagüey. Entre las plantas de las localidades Mifafí y P. Blancas existen diferencias significativas en la longitud la cual disminuye con la altitud y en el diámetro de la placa de perforación la cual aumenta. Las plantas pertenecientes a *L. meridanus* presentan elementos conductores significativamente más largos y con diámetro de la placa de perforación similar a las plantas de *L. eromonomos*.

## 5.2 Características anatómicas.

En la anatomía foliar externa mostrada en las Láminas 1C, 1D, 2E, 2F y 3D, 3F para *L. meridanus* resaltan los cambios morfológicos que sufren las células epidérmicas con el aumento de la altitud. Las plantas de las localidades ubicadas a menor altitud (Escagüey-Mucuchíes) presentan las células epidérmicas de ambas caras con paredes pronunciadamente onduladas, las cuales son prácticamente rectas en las plantas de

Apartaderos. En estas últimas también observamos el mayor engrosamiento de la pared celular por ambas caras (Láminas 3E, 3G) la cual no existe en las plantas de las localidades de Escagüey-Mucuchies, además, las proyecciones cuticulares (papilas) que están prácticamente ausentes en las plantas de la estación Escagüey y son escasas en las de Mucuchies; son muy abundantes en las hojas de las plantas que crecen en Apartaderos y en mayor cantidad en la cara adaxial que en la abaxial. Los estomas son anomocíticos y mientras en las plantas de las regiones de Escagüey-Mucuchies están hundidos en las de Apartaderos están sobresalientes o a nivel de la epidermis y con una célula paralela. Todas las plantas de las diferentes estaciones poseen pelos simples en una o ambas caras.

Las Láminas 5D, 5F y 6E, 6F muestran que las plantas de la estación Mifafí y P. Blancas presentan epidermis con paredes rectas y gruesas. El grosor de las paredes de las células epidérmicas de las plantas de Mifafí es muy similar a las de Apartaderos, mientras que las de las plantas de P. Blancas son de mayor grosor sobre todo en la cara adaxial. En estas plantas existen papilas, pelos simples y estomas anomocíticos por ambas caras. Los estomas están hundidos y en las

plantas de Mifafí presentan una célula paralela que las asemeja con las de Apartaderos.

Transcorte foliar horizontal en las plantas de Escagüey-Mucuchíes y en forma de V en las de Apartaderos (Láminas 1A, 2A, 3A) pues el nervio medio es más pronunciado. En estos transcortes se observan 11 haces vasculares en las plantas de las localidades de Escagüey-Apartaderos contra 23 de las de Mucuchíes. La Lámina 1E representa la estructura del nervio medio de las hojas de las plantas de las localidades de Escagüey Mucuchíes en donde se observa que pueden poseer de 2-3 corridas de células en empalizadas en la cara adaxial. El nervio medio foliar de las plantas de la región Apartaderos (Lámina 3B) poseen una mayor cantidad de parénquima (quizás como tejido reservante de agua) con sólo 1-2 corridas de células en empalizada en la cara adaxial. Las plantas de las localidades de Mifafí y P. Blancas presentan transcorte foliares similares, con 13 a 14 haces vasculares a lo largo de la lámina foliar (Láminas 5B, 6A), además, no existe diferencias entre la estructura de la lámina foliar y el nervio medio.

Las plantas de las localidades de Escagüey y Mucuchíes poseen lámina bifacial (Láminas 1B, 2D), las

de la localidad de Apartaderos es monofacial (Lámina 3B). Mesófilo adaxial de las plantas de Escagüey y Apartaderos posee 2-3 corridas de células en empalizada, mientras las de Mucuchíes únicamente 1-2. Mesófilo abaxial esponjoso en las plantas de las localidades de Escagüey-Mucuchíes con mayor cantidad de espacios intercelulares en esta última. En las plantas de la región Apartaderos el mesófilo abaxial está costituido por 1-2 corridas de células en empalizada, pero con mayor proporción de espacio intercelular que en la cara adaxial.

En las plantas de las localidades de Mifafí y P. Blancas la lámina foliar es monofacial, en esta última, las hojas presentan células epidérmicas mucho más papilosas por ambas caras; mesófilo adaxial con 4 corridas de células en empalizadas; el abaxial con 3 corridas muy bien diferenciadas a lo largo de la lámina, pero algo más lacunoso que en la cara adaxial (Lámina 6B). En las plantas de la localidad de Mifafí el número de corridas de células en empalizada por la cara adaxial alcanzan a 3 y por la abaxial a 2, pero en esta última en ciertos sitios de la lámina no está muy bien definida (Lámina 5C).

El transcorte del peciolo de las plantas de las localidades de Escagüey, Mucuchies y Apartaderos es similar (Lámina 2A), sin embargo, la estructura del de las plantas de las localidades de Escagüey-Mucuchies (Lámina 2B) con grandes haces vasculares, 3 corridas de células clorofílicas debajo de una epidermis simple las diferencia de las de Apartaderos; que con su doble epidermis y 3-4 corridas de células clorofílicas las asemeja al peciolo de las plantas de las localidades de Mifafi-P. Blancas cuyo transcorte (triangular) las diferencia de las de Apartaderos (Láminas 3A, 5A).

La estructura del tallo de las plantas de las diferentes localidades de *L. meridanus* es muy similar como se observa en la Lámina 4A, 4B, 4C. En general encontramos un anillo esclerenquimático a nivel de la corteza que es más ancho en las plantas de la localidad de Mucuchies, vasos con punteadura escalareiforme y placa de perforación simple. El tallo de las plantas de las regiones Escagüey-Mucuchies es fistuloso y el de las plantas de Apartaderos es macizo con parénquima probablemente reservante de agua. La proporción  $\text{Area medular} / \text{Areacaulinar}$  para  $n=1$  es alta (0,30) en las plantas de las localidades de Escagüey-Apartaderos y baja (0,14) en las de Mucuchies.

El tallo de las plantas de la región Mifafí es principal mientras el de P. Blancas es secundario; en cualquier caso es macizo pues la medula no se rompe con el crecimiento de la planta y con anillo esclerenquimático (Láminas 7A, 7B, 7C, 7F, 7G). La Lámina 7A, 7C muestra un tejido xilemático poroso en anillo o anular que muestra estacionalidad delimitado por el ancho de los vasos, el cual es típico para las plantas de la región Mifafí. Las plantas de la región P. Blancas presenta tallo no delimitado por la estacionalidad (Lámina 7F, 7G), es de distribución porosa difusa en donde los poros pueden llegar a ser solitarios. Vasos con punteaduras escalareiformes y placa de perforación simple (Lámina 7I). Entre las plantas de ambas localidades no existen diferencias en la proporción  $\text{Area}_{\text{medular}}/\text{Area}_{\text{caulinar}}$ .

La proporción  $A_m/A_c$  para  $n=3$  de *L. meridanus* y  $n=2$  de *L. eromonos*, muestra que la porción medular en la primera aunque esté fistulosa es mucho mayor que en la segunda (0,76 contra 0,07). La proporción de las de Apartaderos (0,30) puede ser hasta 3,75 veces mayor que las de Mifafí y P. Blancas.

La Lámina 4D, 4E muestra un detalle esquemático de la raíz y los vasos los cuales son similares en *L. meridanus* en las tres localidades. En *L. eromonos* encontramos también similitud en las plantas de las dos localidades (Láminas 7D, 7E). Todas ellas presentan vasos con punteadura escalareiforme y placa de perforación simple. La proporción Área cortical/Área radical es de 0,71 (n=2) para *L. eromonos* y 0,35 (n=3) para *L. meridanus*; indicando una menor cantidad de tejido parenquimático cortical en la segunda especie.

Todos estos datos cualitativos parecieran sugerirnos que en *L. meridanus* el tejido reservante de agua está en mayor proporción a nivel caulinar (cuando no se rompe por el crecimiento) y en *L. eromonos* a nivel radical. Estas características estructurales serían respuestas a las condiciones ambientales y estrategias reproductivas de cada especie: anuales, de rápido crecimiento donde sólo los individuos que crecen a mayor altitud tienen que soportar los congelamientos nocturnos diarios como es el caso de *L. meridanus*, y, perennes, de crecimiento lento, con tallos primarios o secundarios que se originan a nivel de yemas radicales ubicadas por debajo del suelo; son típicas de regiones donde ocurren congelamientos nocturnos diarios como es

el caso de *L. eromonos*.

## V.DISCUSION

La respuesta de la fotosíntesis de las plantas de las diferentes localidades, a las distintas condiciones ambientales del gradiente, muestran la gran capacidad foliar para alcanzar el equilibrio con las condiciones microambientales. Desafortunadamente no fué posible medir todas estas condiciones en cada una de las localidades el mismo día. Sin embargo, aparte de los reportes de que la insolación aumenta con la altitud tanto en la época húmeda como seca y de las diferencias que existen en las precipitaciones para cada localidad como se ve en el apéndice 1, el trabajo de campo mostró que los otros parámetros microclimáticos variaron con el aumento de la altitud y son coincidentes con los resultados reportados en la literatura, a saber: disminución de la temperatura del aire y junto con ella la foliar la cual, además, puede llegar a ser hasta 2 °C superior a la del aire como es el caso de las plantas de la localidad de mayor altitud. Según Regerh y Bazzas (1976) esto se debe a las condiciones de alta insolación y aire relativamente frío; Smith (1978) también reportó este resultado y Jones (1983) considera que esta mayor temperatura puede ser debido a la disminución del movimiento del aire cerca del suelo y una alta

absorción de la radiación por parte de la hoja.

La disminución del déficit de presión de vapor y de la presión parcial interna y externa del CO<sub>2</sub> también ha sido reportada por Tranquilini (1968) y Smith et al. 1987.

El estudio realizado en este trabajo sobre las respuestas de especies de un mismo género a lo largo de un gradiente altitudinal mostró: disminución de la conductancia foliar, resultado que coincide con lo reportado por Baruch (1979) y Körner (1983). También encontramos, disminución en la eficiencia en el uso del agua la cual se explica por la disminución de la tasa de asimilación neta de CO<sub>2</sub> (Woodward, 1986).

La disminución de la tasa de asimilación neta de CO<sub>2</sub> en plantas de altitudes más altas fue sugerido por Tranquilini (1968) al encontrar que la presión de CO<sub>2</sub> disminuye y reportado para el trébol en los Alpes (Mächler et al., 1977) y para *Espeletia schultzii* en la Cordillera de Mérida (Baruch, 1979). Sin embargo, si tenemos en cuenta que el cociente de la relación de la presión parcial de CO<sub>2</sub> interno a externo también disminuye con la altitud, aunque la tasa de asimilación neta

es constante, entonces para el caso de las plantas de las diferentes localidades (hasta 3.750 m.s.n.m.) hay aumento en la eficiencia en la toma de CO<sub>2</sub>, resultado también reportado para dos razas de *Oxyria* (Billing et al., 1961) y ecotipos de *Typha latifolia* (Mcnaughton et al., 1974), ambas en gradientes altitudinales alpinos.

En el caso de las plantas que crecen a 4.200 m.s.n.m. esta eficiencia disminuyó y esto podría explicar el bajo crecimiento de las plantas de esta localidad.

Cuando se analiza el efecto de la altitud sobre la transpiración se encuentran patrones contradictorios, y aunque en general, se considera que esta variable aumenta con la altitud, en nuestro caso disminuyó quizás favorecido por la disminución de la conductancia.

Es importante tener presente, que con excepción de la conductancia, el comportamiento de las variables antes nombradas fué similar en las épocas húmeda y seca, aunque los valores son mayores en la primera en comparación con los de la época seca.

No existen reportes sobre cambios de los potenciales hídricos foliares por efecto de la altitud, y aunque no encontramos tendencias significativas en los cursos diarios se pudo observar que la primera medida del día en cada localidad se hace menor a mayor altitud; indicándonos que debido a que el agua del suelo está congelada o muy fría, la disponibilidad para la planta es menor (sequía fisiológica). Esto explicaría el por qué de la baja conductancia foliar en las plantas de la localidad de Piedras Blancas, la cual fué mucho menor en la época seca cuando se registraron las menores temperaturas. Según Cox y Boersma (1967) la reducción de la temperatura del suelo aumenta el estrés hídrico que se expresa como disminución de la tasa transpiratoria y de la apertura estomática, también se inhibe la actividad fotoquímica (Nir y Poljakoffmayber, 1967) y disminuye la capacidad de regeneración de la enzima Rubisco al descender el potencial hídrico (Farquhar y Sharkey, 1982).

Los cursos diarios de asimilación neta de CO<sub>2</sub>, tanto para la época seca como en la de lluvias, para cada una de las localidades (figuras 12, 13, 14, 15, 16), sugiere que las tasas fotosintéticas están controladas en primera instancia por la densidad de flujo fo-

tones y la temperatura foliar, las cuales parecen ser interdependientes, pero sin relación notoria con la apertura estomática. En general, las altas tasas de asimilación neta de CO<sub>2</sub> coincidieron con altos valores en la densidad de flujo de fotones (mayor a 1.000  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ) y temperaturas foliares óptimas. Estos resultados confirman lo planteado por Farquhar et al. (1982) y Jones (1983) según lo cual el efecto de la altitud sobre la fotosíntesis es tan complejo como sobre la evaporación, con la diferencia de que en algunas regiones depende de los perfiles de la radiación y la temperatura con tasas de asimilación en el orden de 6-17  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  para una planta C<sub>3</sub>. Por otra parte, Mächler et al. (1977) en ecotipos de *Trifolium repens* distribuido entre 600 a 2040 m.s.n.m. en un gradiente altitudinal alpino, Baruch (1979) en *E. schultzii* (3450 a 4200 m.s.n.m.) y Goldstein et al. (1989) en *E. timotensis* y *E. spicata* a 4200 m.s.n.m en la Cordillera Andina Venezolana encontraron que la asimilación neta de CO<sub>2</sub> pareciera estar asociada a la densidad de flujo de fotones y temperatura foliar y, en el caso de las plantas de la localidad Piedras Blancas, además, por la conductancia foliar.

Los resultados obtenidos en nuestro estudio de campo, muestran que las mayores tasas de asimilación ne

ta de CO<sub>2</sub> registrada en los cursos diarios para las plantas de las diferentes localidades, es un indicativo de la probable respuesta adaptativa a las características de cada región. Los estudios de laboratorio sugieren, además, que estas diferentes respuestas a los distintos ambientes podrían generar diferencias genéticas, es decir, las temperaturas medias óptimas, medias altas y mínimas, y temperaturas altas y mínimas para el punto de compensación de CO<sub>2</sub> varían con la ubicación altitudinal de cada localidad (Figuras 18 y 19). Estos resultados son similares a los obtenidos por Slatyer et al. (1977, 1977a); Fryer et al. (1977); Jaimes (1985) y Goldstein et al. (1985a) para los árboles *Eucalyptus pauciflora*, *Abies balsamea*, *Podocarpus rospigliosii*, *Podocarpus oleifolius* y *Polylepis sericea* respectivamente, en los cuales el óptimo de temperatura fotosintética disminuyó con el aumento de la altitud. Pero a diferencia de ellos, la temperatura media máxima del lugar, no coincide con la del óptimo para la fotosíntesis, pues, las de Escagüey y Mucuchies estuvieron respectivamente 1,82K y 4,3K por encima de la media máxima del lugar, mientras las de Apartaderos, Mifafí y Piedras Blancas fueron 0,40K, 0,21K y 1,48K menor que la media máxima de la respectiva localidad. Es decir, pareciera que las plantas de estas diferentes locali-

dades tienen óptimos de temperatura fotosintética que les permite una distribución altitudinal en sitios termicamente diversos independiente a la temperatura media máxima del lugar, resultados muy similares a los encontrados por Kemp et al. (1977) en *Taraxacum officinale*, Moser et al. (1977) (citado por Körner y Larcher, 1988) en *Ranunculus glacialis* y Körner y Diemer (1987) para 17 especies herbáceas de altas y bajas altitudes de los Alpes. Según Körner y Larcher (1988) se podrían separar dos grandes grupos de plantas: las que poseen óptimos de temperaturas foliares para la fotosíntesis ajustadas a la declinación de la temperatura media máxima del aire con la altitud, es el caso de los árboles, y, el grupo de plantas bajas o postradas en las cuales no existe una tendencia clara, como es el caso de las plantas herbáceas.

De la figura 19 se puede obtener la relación algebraica que muestra, que por cada 100 metros de aumento de altitud, la temperatura del óptimo de la fotosíntesis disminuye  $0,49^{\circ}\text{C}$ , muy cercano al valor obtenido por Barry (1981) y Schubert y Medina (1982) de  $0,61^{\circ}\text{C}$  para la temperatura del aire. Sin embargo, entre Mifafi (3.750 m.s.n.m.) y Piedras Blancas (4.200 m.s.n.m.) esta disminución puede ser de  $0,67^{\circ}\text{C}$  según la ecuación  $Y = -0,006725X + 0,39506$  con  $r = -1$  y  $p < 0,01$ .

En relación a los parámetros del potencial hídrico a lo largo del gradiente altitudinal y dentro de una especie son muy pocos los estudios realizados.

A nivel de especie, el valor del ajuste osmótico a saturación en *L. meridanus* y *L. eromonomos* son similares a los obtenidos por Turner et al. (1987) para *Lupinus angustifolius* y *L. luteus* cultivados (-0,2 MPa), pero, mucho menor que el de *L. atlanticus* y *L. pilosus* silvestre el cual fué de -0,4 a -0,5 MPa. Jensen (1990) encontró  $\psi_{\pi}^{100}$  de -0,52 y -0,59 MPa en plantas con riego, y en plantas sin riego el  $\psi_{\pi}^{100}$  fué -0,9 MPa, con ajuste osmótico de -0,3 MPa en *Lupinus consentini* de hoja ancha y -0,4 MPa en *L. angustifolius* de hoja estrecha. El ajuste osmótico en el punto de pérdida de turgor, al igual que los potenciales osmóticos a saturación y en el punto de pérdida de turgor de *L. consentini* es similar al de *L. meridanus* y *L. eromonomos*. En otras leguminosas como *Glycine max* (Markhart, 1985), *Medicago sativa*, *Vigna unguiculata*, *Macroptilium atropurpureum*, *Phaseolus vulgaris* y *acutifolius* ( Muchow, 1985; Schackel y Hall, 1983; Turner et al., 1978 citados por Turner et al., 1987) los ajustes osmóticos son menores y, en *Cajanus cajan*, puede alcanzar hasta -1,4 MPa (Flower y Ludlow, 1986). En

*Lupinus arizonicus*, que es una especie de desierto, no se han registrado ajustes osmóticos. En plantas anuales como girasol, girasol y sorgo el ajuste osmótico desaparece a los diez días dependiendo del tamaño del ajuste (Turner et al., 1980). En cualquier forma, el grado de ajuste osmótico depende de la tasa de disminución del potencial hídrico foliar y está correlacionado a los cambios de proporción del potencial de turgor (Turner et al., 1987; Conroy et al., 1988).

Con respecto a otras especies de la misma región andina, como las rosetas gigantes (*Espeletia schultzii*, por ejemplo) estudiada por Goldstein et al. (1984), el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor es mayor en la época húmeda y similar en la seca, pero el ajuste es mayor para *Lupinus*. En comparación con los árboles de *Polylepis sericea* (Rada et al. 1985a), el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor es mayor ( $\psi_{\pi}^0$  -0,72 a -1,1 MPa en *Lupinus* contra -1,5 MPa a -2,0 MPa en *Polylepis*), pero el ajuste osmótico en  $\psi_{\pi}^0$  es menor (-0,3 MPa contra -0,5 de *Polylepis*). Estos resultados contrastan con el encontrado en *Eucalyptus pauciflora*, en donde no existe un aparente ajuste osmótico estacional a la sequía y es probable que el agua disponible del suelo al disminuir sea sólo

controlada por la conductancia considerando, por ello Pook et al. (1966), que esta especie estaría pobremente adaptada a condiciones severas de sequía. Por otra parte, las diferencias en el ajuste osmótico entre *L. meridanus* (-0,25 a -0,34 MPa) y *L. eromonos* (-0,29 a -0,34) podrían explicarse en base a su habitat, en la primera (crece en los lugares más húmedos en la época seca), y, por la presencia de una médula la cual no desaparece con el crecimiento en altura de la planta, en la segunda, favoreciendo al igual que en *E. schultzii* que no haya cambios profundos en el potencial hídrico foliar (Goldstein et al., 1984).

Uno de los pocos estudios realizados sobre las variaciones del potencial hídrico a nivel intraespecífico ha sido el de Farris (1987) en plántulas de *Cleome serrulata*, y, al igual que en sus resultados también en los nuestros se observan variaciones en los componentes del potencial hídrico que podrían sugerir diferencias genéticas. De ellos destacan, con diferencias significativas para cada una de las diferentes localidades, el potencial osmótico a saturación ( $\Psi_{\pi}^{100}$ ) y en el punto de pérdida de turgor ( $\Psi_{\pi}^0$ ) en la época seca, pero para la época húmeda tendríamos diferencias significativas entre las plantas de las localidades Escagüey-Mucuchíes

de las de Apartaderos en la especie *L. meridanus* y, sólo con diferencias significativas en  $\Psi_{\pi}^0$  entre las plantas de las localidades de Mifafí y de Piedras Blancas de la especie *L. eromonos*. El hecho de que ambos parámetros no mantienen las diferencias significativas que existen entre los valores de la época seca en la época húmeda; y que además, sólo existe correlación con la altitud para las cinco poblaciones del género *Lupinus* en la época húmeda, quizás pudiera ser explicado por las precipitaciones diferenciales a lo largo del gradiente. Durante la época seca las precipitaciones están prácticamente ausentes y, además, debido a las bajas temperaturas puede producirse sequía fisiológica, aspectos que determinan que precisamente durante esta época se observen las mayores diferencias entre estos parámetros, pues, estarían respondiendo más estrictamente al carácter hídrico del suelo.

Por otra parte, si consideramos que generalmente las plantas no presentan elasticidad en la pared de las células y ajuste osmótico al mismo tiempo (Pavlik, 1984), podríamos sugerir que en estas plantas no deberían existir valores muy altos en la elasticidad de la pared celular, y el mayor ajuste osmótico nos indicaría la posibilidad de mantener un turgor positivo a poten-

ciales hídricos más negativos, favoreciendo su crecimiento. Este caracter nos permite separar las plantas de las localidades de Escagüey - Apartaderos de las de Mucuchíes, y, las de Piedras Blancas de las de Mifafí. Además, un mayor ajuste osmótico también podría estar indicando que las plantas habitan en micrositios más secos, al mantener mayor presión de turgor a contenidos relativos de agua más bajos, como fué sugerido por Robichaux (1984) para dos especies simpátricas de *Dubautia*, pero las cuales sólo poseían elasticidad en la pared celular. Según el apéndice 1, sin embargo, en la localidad de Escagüey y Mucuchíes para el año de estudio hubo aumento en las precipitaciones hasta en 341,7 y 28,1 mm. respectivamente, mientras en Apartaderos-Mifafí hubo disminución en 71 mm, y, en Piedras Blancas 146,3 mm.

En relación al agua simplásmica y apoplásmica aun que los valores no fueron significativamente diferentes entre las plantas de las distintas localidades, pueden indicarnos tendencias entre ellas, así por ejemplo, el mayor volumen apoplásmico en relación al simplásmico favorece una menor pérdida de agua del simplásmo (Tyree et al. 1988). En cada localidad no hubo mayor volumen apoplásmico que simplásmico, pero entre ellas fué mayor

para las de Apartaderos y para las de Mifafí. A nivel interespecífico fué mayor, aunque no significativamente, en *L. eromonomos* que en *L. meridanus* en ambas épocas.

Por otra parte, los valores del agua osmóticamente retenida en el punto de pérdida de turgor para la época húmeda, nos indican que las plantas de la localidad de Escagüey son más resistentes al marchitamiento que las de Mucuchíes y Apartaderos, y las de Piedras Blancas que las de Mifafí. En el primer caso, explicable por ser una localidad más húmeda, y, en el segundo por que la planta es más tolerante a la sequía. A nivel interespecífico no hay diferencias en ninguna de las dos épocas.

Estos resultados podrían estar indicando que dentro de la especie existirían variaciones genéticas considerables en las relaciones hídricas de las plantas de las diferentes localidades, y según las cuales podrían actuar bajo selección natural (Farris, 1987).

En el reservorio genético de toda población existe un rango de variación que le permite sobrevivir a un cierto grado de cambios del medio ambiente. El aumento

de la altitud incrementa la severidad de los riesgos al congelamiento, pero las plantas de altitudes bajas e intermedias muestran rasgos de resistencia con el aumento de la altitud para poder sobrevivir (Sakai y Larcher, 1987). En las dos especies se pudo observar que aumenta la resistencia al daño por congelamiento al aumentar la altitud. Sin embargo, según la clasificación de Larcher (1981b) las plantas sensibles al congelamiento que sufren daño a temperaturas de  $-1$  a  $-3$  °C no se endurecen con el aumento de la altitud, mientras que las que sufren daño a temperaturas entre  $-3$  a  $-10$  °C si tienen la capacidad de endurecerse con el aumento de la altitud. De acuerdo a esta clasificación las plantas de las diferentes localidades de *L. meridanus* presentan diferentes comportamientos en sus órganos; la raíz y el tallo de las plantas de todas las localidades corresponderían al primer sistema de la clasificación y en las localidades Mucuchíes-Apartaderos únicamente las hojas corresponderían al segundo sistema. En el caso de *L. eromonomos* todos los órganos de la planta se comportan como el segundo sistema de clasificación propuesto por Larcher. Si enfocamos los resultados desde la óptica interespecífica los diferentes órganos de *L. eromonomos* se endurecen con el aumento de la altitud, mientras que sólo las hojas de *L. meridanus* pre-

sentarían estas características. Por otra parte, ambas especies presentan ajuste osmótico a saturación y del punto de pérdida de turgor que se produce en base a la acumulación de solutos, y, el ajuste es mayor en *L. eromonomos* que en *L. meridanus*.

Según Sakai (1959a) y Hamaya (1968) las diferencias en la resistencia al congelamiento entre diferentes poblaciones pudieran ser debido a diferencias genotípicas en la capacidad de endurecimiento, o diferencias en la longitud de su periodo activo de crecimiento. Pero Sakai y Larcher (1987) también consideran que la inconsistencia en el endurecimiento pudiera ser debido a las características topográficas en donde crecen las plantas, así por ejemplo, las plantas que crecen en valles tienen un congelamiento más severo que las que crecen en pendientes; por eso, bajo la influencia de los eventos congelantes la selección natural podría operar aumentando el endurecimiento en la población. En el caso de las plantas de las diferentes localidades de *L. meridanus*, a nivel foliar, se presentan mecanismos de resistencia los cuales pueden sugerirnos diferencias genotípicas entre ellas que secundariamente pudieran estar afectados por la ubicación topográfica. Para las plantas de *L. eromonomos* la capacidad de endu-

recimiento de todos los órganos está afectada, además, por la ubicación topográfica.

Se ha demostrado que las plantas que crecen a nivel del suelo son tolerantes al congelamiento, las arborescentes evasoras y las de tamaño intermedio pueden mostrar tolerancia y algunos de los tipos de mecanismos de evasión (Squeo et al., 1991). *Lupinus meridanus* es una especie arbustiva anual, *L. eromonos* es arbustiva perenne; la primera con un amplio rango altitudinal (1.800-3600 m.s.n.m) presenta diferencias en la longitud de su periodo de crecimiento activo, adquieren la capacidad de endurecimiento a partir de los 3.000 m.s.n.m , crecen en micrositios protegidos (ejm. arbustales, cerca de masas de agua etc.), y, en casos severos de congelamientos la especie no es afectada debido a que produce un gran reservorio de semillas que le aseguran autoperpetuación para épocas más benignas (evasión). La segunda especie resiste las bajas temperaturas combinando tolerancia al congelamiento (a través del endurecimiento) con su ubicación en sitios topográficos muy expuestos (pendientes) y micrositios con gran cantidad de rocas y muy húmedos; además, la formación de nuevos ramets se produce a partir de yemas ubicadas a ras o por debajo del suelo, que tienen tempera-

turas más altas.

También es importante destacar la presencia de movimientos nictinásticos, que en las Fabaceas permiten el cambio de orientación del folíolo por acción de los pulvínulos, los cuales pueden minimizar la pérdida de calor de los órganos y en plantas muy sensibles temperaturas de 1-2°C son decisivas en determinar la extensión del daño. Según Schwintzer (1971) y Enright (1982) la reducción en la pérdida de calor puede ser favorecido hasta en 1 °C, por eso consideramos que las plantas de *L. meridanus* son más favorecidas que *L. eromonomos* por ser en las primeras más notorio dicho movimiento.

Al igual que lo planteado por Turesson (1925, 1930), Clausen et al. (1940) y lo encontrado por Woodward (1986) en *Vaccinium myrtillus*, en *Lupinus* se observa el efecto obvio del medio ambiente montaña sobre la forma de la planta, es decir, se hacen más postradas con la altitud; lo cual las favorece pues reduce su sensibilidad a las altas velocidades del viento en el límite superior de la montaña, minimiza el déficit de presión de vapor y aumenta la resistencia de la capa límite que junto a una eficiente absorción de radiación

permiten a las hojas y flores temperaturas por arriba de las del aire (Jones, 1983; Woodward, 1983, 1986).

Para Parkhurst et al. (1972) cualquier población en un medio ambiente dado los genotipos tienen fenotipos muy cercanos al óptimo para su crecimiento y reproducción, y, en el caso de las hojas el óptimo depende de su tamaño el cual se acopla a la temperatura, vapor de agua y CO<sub>2</sub> del aire. Este óptimo foliar, en nuestro caso, es mucho más preciso si se tiene presente sólo el tamaño foliar (Raunkiaer, 1934) pues permite separar a las plantas que crecen en áreas sin congelamientos nocturnos diarios y las cuales poseen hojas del tipo micrófilas subpequeñas (Escagüey-Mucuchíes), de las plantas con hojas del tipo nanófilas grandes hasta nanófilas pequeñas (Apartaderos-Mifafí-P. Blancas, respectivamente), las cuales crecen a mayor altitud donde los congelamientos nocturnos diarios son más frecuentes y las bajas temperaturas son extremas. Según Parkhurst et al. (1972) las hojas más pequeñas son más comunes en regiones donde el congelamiento puede ocurrir en cualquier tiempo durante la estación de crecimiento y sufrirán menos daño por estar menos acopladas a las temperaturas del aire; en nuestro caso, la disminución del tamaño foliar con la altitud es notoria y este óp-

timo tamaño parecería, entonces, la mejor adaptación a la temperatura de la región y no para mayor eficiencia en el uso del agua.

La reducción del tamaño foliar está acompañada con ciertas modificaciones externas e internas y es una modificación casi universal en las xerófitas (Maximov, 1929; Shields, 1950; Stocker, 1960). La reducción en el tamaño de los estomas, de las células epidérmicas y de las del mesófilo, mayor grosor de la cutícula (presencia de papilas) y de las paredes de las células epidérmicas son características xeromórficas (Parker, 1968; Körner et al., 1985); que según Jones (1983) son mecanismos de adaptación que minimizan la transpiración. Stocker (1960) encontró un 69% de disminución en las ondulaciones de las células epidérmicas de *Sinapsis alba* sometidas a déficit hídrico en comparación con plantas bien regadas; en las plantas de las localidades de Escagüey-Mucuchíes (2.200-3.000 m.s.n.m) se observó el mayor tamaño de las células epidérmicas y de los estomas en la cara abaxial, pero eran las que presentaban las ondulaciones de las paredes epidérmicas más pronunciadas. El índice estomático, al igual que lo encontrado por Köerner et al. (1986) para *Rumex acetosella* e *Hypochoeris radiata*, no tiene relación con la altitud en las plantas de *Lupinus meridanus*; pero en las de *L.*

*eromonomos* disminuye. Woodward et al. (1988) encontraron disminución del índice estomático en *Setaria*, *Amaranthus* y *Ambrosia* cuando las sometió a altas concentraciones de CO<sub>2</sub>. Nuestros resultados contradicen a los encontrados por Köerner et al. (1985, 1986) y Woodward (1986, 1988) quienes observaron aumento del índice estomático por efecto de la altitud.

No se conocen los mecanismos que controlan la densidad estomática durante la diferenciación foliar de las plantas, aunque factores como intensidad de luz y déficit de agua pueden iniciar cambios comparables a los causados por el CO<sub>2</sub> (Mansfield et al., 1990). Para Woodward et al. (1988) el mayor índice estomático no es debido a variaciones en el alargamiento de las células epidérmicas, sino a la menor presión parcial de CO<sub>2</sub>, y Osmond et al. (1980) encontraron que plantas de *Atriplex triangularis* que crecían bajo altas intensidades de luz poseían mayor índice estomático en comparación con las que crecían a baja intensidad. Nuestros resultados parecieran estar indicando que un efecto combinado de estrés hídrico y baja intensidad de luz, por un menor tiempo de radiación debido a la mayor nubosidad y neblina, tenderían a favorecer este bajo índice el cual es más notorio a partir de los 3.550 me-

tros de altitud, independientemente de la especie.

Otros caracteres resaltantes en las plantas que se encuentran a partir de los 3.550 m.s.n.m. son: la presencia de estomas hundidos (en *L. eromonos*), bajo índice estomático, gran cantidad de papilas y presencia de pelos, caracteres, estos, que podrían disminuir el acoplamiento entre la temperatura del aire y la foliar (Meinzer et al., 1986) afectando no sólo las propiedades espectrales, sino también el grosor de la capa límite cercana a la hoja (Smith et al., 1977). Esto podría explicar la disminución de la conductancia con la altitud, lo que favorecería a su vez, una menor transpiración en ambas épocas. En las plantas de la región Mucuchíes (3.000 m.s.n.m.) la mayor conductancia y transpiración en comparación con las plantas de la localidad de Escagúey (2.200 m.s.n.m.), a pesar de no presentar un área foliar significativamente diferente, probablemente es debido al mayor número de haces vasculares foliares (el doble en comparación con las de Escagúey) e índice estomático un poco mayor al doble por ambas caras que favorecen una mejor conductancia hidráulica.

Los parámetros ambientales pueden afectar la ana-

tomía foliar, al causar cambios en el número de capas de células en el mesófilo o en las dimensiones celulares, produciendo áreas foliares internas distintas y en diferente disposición para la absorción de CO<sub>2</sub> por unidad de superficie foliar (Nobel et al., 1980); además, de ser responsable de la economía hídrica (Passioura, 1982). El efecto ambiental es notorio entre las diferentes plantas de *L. meridanus* y *L. eromonomos*, en donde la reducción del tamaño del mesófilo y sus células, de la alta o baja proporción de espacio intercelular o aumento del espesor foliar (en las plantas de *L. eromonomos*) por efecto de la altitud así lo demuestran, y, coincide con lo observado por Rada et al. (1985) para *Espeletia schultzii*. Por otra parte, al igual que lo encontrado por Köerner et al. (1985) el aumento de la altitud favorece el incremento en el número de capas de células en empalizada y en nuestro caso, aumento en el número de células clorofílicas en el pecíolo y transformación de mesófilo esponjoso en empalizada. Esta última característica también fue observada por Shields (1950) en *Rumex acetosella* cuando crecía bajo condiciones de suelo arenoso y sequía, considerándose que la alta intensidad de luz y la resistencia al flujo, que resulta del déficit de agua, aparentemente, contribuye a la diferenciación del tejido en empalizada. Además,

en *Ulmus americana*, este mismo autor encontró, más compactividad estructural y mayor grosor de la cutícula en plantas que crecían en sequía en comparación con las que crecían en un medio con más humedad. Por extrapolación podríamos especular que las plantas de la regiones de Escagüey y Mucuchíes se encuentran, aparentemente (en ese orden), en un medio más húmedo en comparación con el de las otras regiones.

Aunque se piensa que el número de capas de células, por ejemplo, esté determinado y establecido primariamente en el crecimiento foliar; Steeves (1983) plantea que el grosor foliar, entre otras características, varía considerablemente en respuesta a las condiciones ambientales. Nobel et al. (1975) y Doley (1978) encontraron que las hojas de *Plectranthus* y de *Eucalyptus* que crecían bajo alta intensidad de luz eran más gruesas que las que crecían a baja intensidad de luz. Por otra parte, Moos (1965) observó que las hojas isobilaterales de gramíneas iluminadas con el mismo  $Q_v$  en cada cara tenían la misma tasa fotosintética, pero si se les iluminaba al mismo tiempo por ambas caras la tasa fotosintética era mayor, resultado contrario fue el encontrado en *Helianthus annuus* y algunas leguminosas (Begg et al., 1974; Ehleringer et al., 1980) cuyas ho-

jas dorsiventrales presentaban tasas fotosintéticas más bajas cuando se iluminaban en la cara abaxial que cuando se iluminaban en la adaxial; indicándonos, por lo tanto, la toma menos eficiente de luz por las células del mesófilo esponjoso. En las plantas de la región Apartaderos, Mifafí y P. Blancas el aumento en el grosor foliar (por mayor número de células en empalizada) o la transformación de células del mesófilo esponjoso en mesófilo en empalizada, junto a los movimientos nicotínicos y presencia de papilas (que hacen las veces de lente) aseguraría que las hojas tengan una eficiente tasa fotosintética en el poco tiempo de iluminación diaria, aunque la densidad de flujo de fotones esté muy por debajo del óptimo.

La reducción en el tamaño foliar que también se ha encontrado entre plantas regadas y sin regar (Henckel, 1964) parece favorecer la disminución del potencial osmótico (Cuttler, 1977) y conduce a un mantenimiento más efectivo del turgor, como se observa en la tabla 3 y 4.

Por otra parte, contrario a lo encontrado por Rada et al. (1987) no evidenciamos correlación entre el tamaño de las células epidérmicas, del mesófilo y área

intercelular con la altitud, lo cual, unido al aumento del volumen apoplásmico (tabla 3 y 4) por efecto de la altitud, sugiere la posibilidad del aumento en la formación del hielo al incrementarse los sitios de nucleación (Levitt, 1980) y, pareciera estar asociado con el endurecimiento (Hellkvist et al., 1974; Tyree et al., 1978). No se sabe aún como el endurecimiento se puede relacionar con cambios en el simplasma o en la estructura de la pared celular, pero Tyree et al. (1982) consideran que el aumento en el volumen apoplásmico puede resultar del incremento en el grosor de la pared o cambios en la estructura de la pared celular de las hojas maduras. En el caso de *Lupinus* el volumen apoplásmico aumenta como resultado del incremento de la pared, como puede observarse en las Láminas 3G, 5E, 6D y 6F.

Björkman (1981) sugirió que el aumento en la proporción *Amesófito/Afoliar* (tabla 9) favorece el aumento de la tasa fotosintética por área foliar en amplios rangos de niveles de luz al aumentar la cantidad de RUBP-carboxilasa y componentes de transporte de electrones, sin embargo, consideraba que este carácter no era determinante para establecer diferencias en las tasas fotosintéticas entre distintas especies. En nues-

tro caso, esta proporción fué mucho más alta en las plantas de la localidad de P. Blancas (4.200 m.s.n.m.) y las tasas fotosintéticas fueron menores que las de la población de su misma especie ubicada a 3750 m.s.n.m. Por otra parte, la disminución en el espesor foliar por efecto de la altitud en las plantas *L. meridanus* y aumento en las de *L. eromonos* (tabla 9) sugiere que más que un efecto por aumento en el nivel de luz (Björkman, 1981), el grosor o espesor foliar pareciera variar directamente con el contenido relativo de agua y humedad relativa e inversamente con la temperatura del aire (Burquez, 1987).

La estructura anatómica del tallo y la raíz presentan muy pocas diferencias entre las plantas de las distintas localidades. Los vasos de la raíz y tallo de ambas especies presentan placa de perforación simple y punteadura escalareiforme que es un carácter evolucionado, y, contradice la sugerencia de Zimmerman (1982) según la cual en las plantas de las regiones tropicales la placa de perforación escalareiforme y punteadura espiralada aumenta con la altitud. Además, la placa de perforación simple no se suma a la resistencia en el flujo de agua como en el caso de una placa de perforación escalareiforme (Baas, 1986). Esto ex-

plica que las altas tasas transpiratorias de las plantas de la región Mucuchíes, además de ser favorecidas por el alto índice estomático y de haces vasculares foliares es coadyuvado por elementos xilemáticos largos y anchos en el tallo, y, elementos xilemáticos cortos pero con mayor diámetro que las del tallo en la raíz, que aumentan la eficiencia en la conducción (Zimmerman, 1982).

En los casos de bajos valores en la longitud de los vasos (*L. eromonos*), estos están asociados con el bajo crecimiento de la planta, adaptada a medios ambientes áridos, templados y árticos en los cuales la disminución del diámetro es típico de plantas bajo estrés de agua y tienen gran efecto sobre la conductividad al disminuir su eficiencia (Zimmerman et al., 1982), pero evitan la probabilidad del embolismo, muy frecuente en vasos anchos (Baas, 1986).

*Lupinus meridanus* está caracterizada por una alta velocidad en el crecimiento que origina tallos fistulosos, por el rompimiento de la médula, como sucede en las plantas de la región Escagüey y Mucuchíes; en las de Apartaderos al igual que *L. eromonos* existe una médula que almacena agua. Sin embargo, en *L. eromono-*

mos, por ser perenne, se diferencian dos tipos de leño: poroso-difusa en las plantas de la localidad de Piedras Blancas, poroso-anular en las que crecen en la región de Mifafi y que es típico de especies las cuales crecen en lugares donde hay marcada estacionalidad climática. Según Esau (1977) el leño poroso-anular conduce el agua a la zona de crecimiento a una velocidad, diez veces mayor que la registrada para plantas con porosidad difusa.

La mayor proporción Acortical/Aradical en *L. eromonomos* en comparación con *L. meridanus* podría estar nos señalando una raíz con gran capacidad de almacenaje de humedad para la sobrevivencia en períodos secos (Parker, 1968). Además, sería en esta región cortical en donde se alojaría la la mayor proporción de biomasa (Chapin III et al., 1981).

Como vemos, las especies estudiadas presentan caracteres comunes y diferenciales tanto en su morfología externa como en su anatomía; demostrándonos que las plantas según sus posibilidades de variación sufren un proceso de adaptación para resistir determinadas condiciones ambientales la cual es significativa dentro de grupos estrechamente relacionados como son géneros y especies (Pykkö, 1966). Por ejemplo, la presencia de pa

pilas, pelos, paredes de las células epidérmicas rectas y gruesas, mesófilo compacto diferenciado en empalizada en ambas caras, estomas anomocíticos o paralelos; anfiestomático o hipoestomático, criptas, parénquima reservante de agua en lámina, nervio medio poco pronunciado y cámaras o espacios aeríferos en lámina, pecíolo o vaina son algunas de las características anatómicas que en general se han reportado para diferentes especies de los páramos (Turelli et al., 1985; Luque, 1986, Torres et al., 1986, 1987, 1987a; Briceño, 1987) sugiriendo un patrón anatómico el cual también se repite en *L. meridanus* (Apartaderos) y *L. eromonos*. Las características antes nombradas aparecen, entonces, como respuestas a factores ambientales como: estrés hídrico, alta velocidad del viento, poca irradiación y cuando la reciben con alta intensidad, y temperaturas bajas extremas en diferentes noches del año. Las plantas *L. meridanus* que crecen por debajo de los 3.000 m.s.n.m. donde los factores antes nombrados no se producen con la misma intensidad presentan características anatómicas diferentes. Por otra parte las diferencias anatómicas existentes entre los diferentes géneros y especies, que crecen en el páramo, vendrían dadas por el hábito y hábitat de cada especie siendo esta última afectada por el agua y la insolación (Körner et al., 1986).

## VI. CONCLUSIONES.

Lo resultados obtenidos nos permiten hacer algunas generalizaciones sobre los diferentes mecanismos de adaptación presentes en *Lupinus* a lo largo de este gradiente altitudinal, así tenemos :

1.- Los efectos producidos por las variables ambientales coinciden con los reportados en la literatura. Sin embargo, parámetros como la conductancia disminuyen; debido al decrecimiento del índice estomático que unido a los estomas hundidos y vasos cortos y angostos favorecen la reducción de las tasas transpiratorias con el aumento de la altitud.

2.-La tasa de asimilación neta de  $\text{CO}_2$  está controlada, en general, por la densidad de flujo de fotones y la temperatura foliar. En las plantas ubicadas a mayor altitud, además, por la conductancia foliar.

3.-Existe aumento en la eficiencia de asimilación de  $\text{CO}_2$  y, cuando ésta disminuye el crecimiento es limitado. Esto podría explicarse por las bajas conductancias como consecuencia del estrés hídrico producido por la escasez de lluvias o temperaturas congelantes.

4.-Las curvas del óptimo de temperatura para la fotosíntesis permiten separar tres poblaciones en *Lupinus meridanus* y dos en *Lupinus eromonomos*. Sin embargo, si se toman en cuenta las diferencias significativas de los valores del óptimo de temperatura y temperaturas altas y bajas en el punto de compensación de CO<sub>2</sub>, encontraríamos únicamente dos poblaciones para *L. meridanus* (Escagüey y Mucuchies-Apartaderos).

5.-El óptimo de temperatura para la asimilación neta de CO<sub>2</sub> disminuye con la altitud, y, en ningún caso coincide con la temperatura media máxima del lugar.

6.-En las plantas de las cinco localidades se observó ajuste osmótico a saturación y en el punto de pérdida de turgor. Los valores del ajuste osmótico a saturación están en el rango reportado para otras especies del género (-0,25 MPa a -0,34 MPa).

8.-Las claras diferencias en los componentes del potencial hídrico para ambas épocas en las plantas de *L. meridanus* sugieren que éstas sean debidas a distinta constitución genética, y por lo tanto se pueden establecer dos poblaciones: Escagüey-Mucuchies y Apartaderos. En *L. eromonomos* las diferencias en los compo-

nentes hídricos no son tan claras en la época húmeda.

8.-La capacidad de endurecimiento de las hojas de *L. meridanus* ubicadas en Apartaderos y de la raíz, tallo y hoja de *L. eromonomos* es favorecida por la aptitud de acumular de solutos, la cual es mayor en *L. eromonomos* que en *L. meridanus* como lo confirman los valores del ajuste osmótico.

9.-La diferente capacidad a resistir el congelamiento pudiera ser una combinación de diferencias genotípicas en la capacidad de endurecimiento y longitud de su periodo de activo crecimiento con las características topográficas de su hábitat.

10.-*Lupinus meridanus*, especie anual, es tolerante en escaso grado al congelamiento la cual combina con su ubicación topográfica y evasión por medio de semillas. *Lupinus eromonomos*, especie perenne, es estrictamente tolerante y evita las temperaturas bajas extremas al crecer en regiones que le son más favorables.

11.-El área óptima foliar de las diferentes poblaciones como son: micrófilas subpequeñas para las de Esca-

güey- Mucuchies, nanófilas grandes para las de Apartaderos y nanófilas pequeñas para las de Mifafí-Piedras Blancas, es la mejor adaptación a la temperatura de la región y es resultado notorio del efecto de la altitud, pues su tamaño estaría menos acoplado a la temperatura de congelamiento.

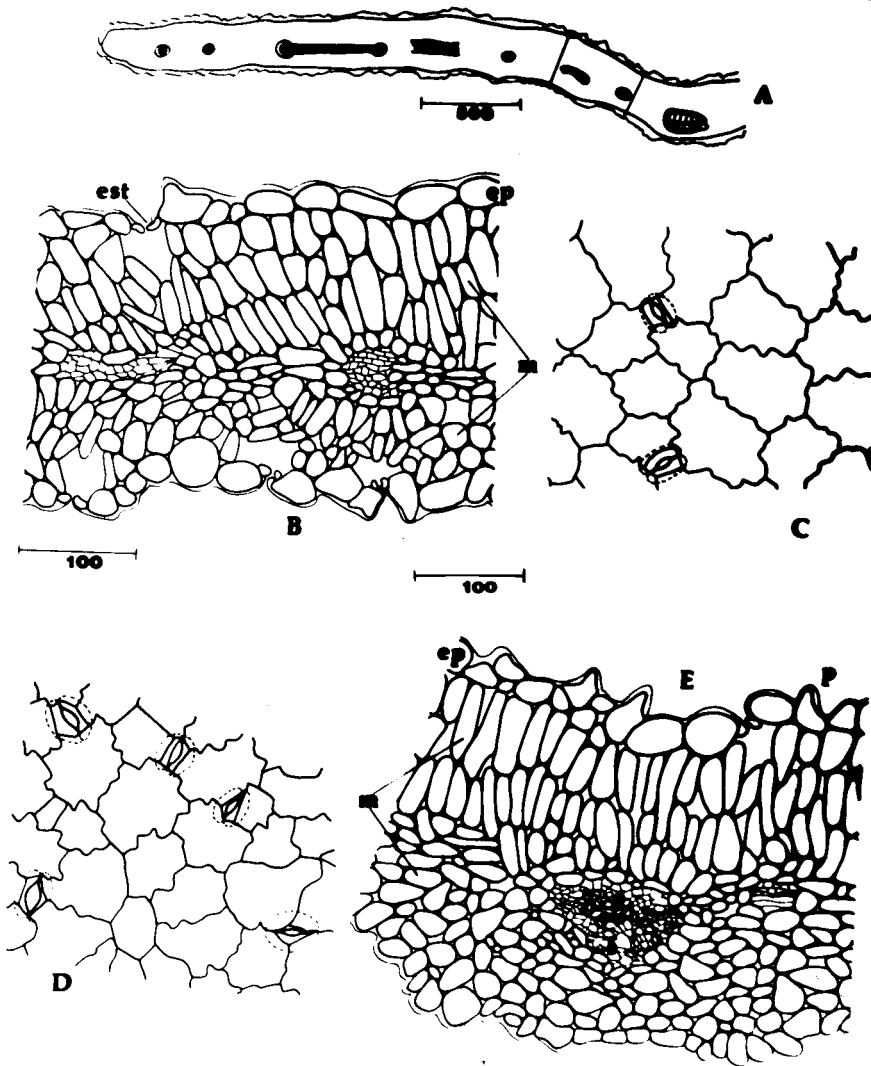
12.-Las características anatómicas que presentan las plantas por arriba de los 3.550 m.s.n.m. sugieren adaptación a un xerofitismo caracterizado por el estrés hídrico, bajas temperaturas, alta velocidad del viento y poca radiación en el día y cuando existe con alta intensidad.

13.-La presencia de papilas mesófilo en empalizada por ambas caras y alta proporción  $A_{mesófilo}/A_{foliar}$  son adaptaciones anatómicas para una mayor eficiencia en los procesos fotosintéticos.

14.-El bajo índice estomático en las plantas que se encuentran por encima de los 3.550 m.s.n.m. pudiera ser debido al estrés hídrico en sinergismo con la baja intensidad lumínica, la cual viene dada más por el poco tiempo de exposición a una alta radiación que por la intensidad de la radiación en sí la cual es muy

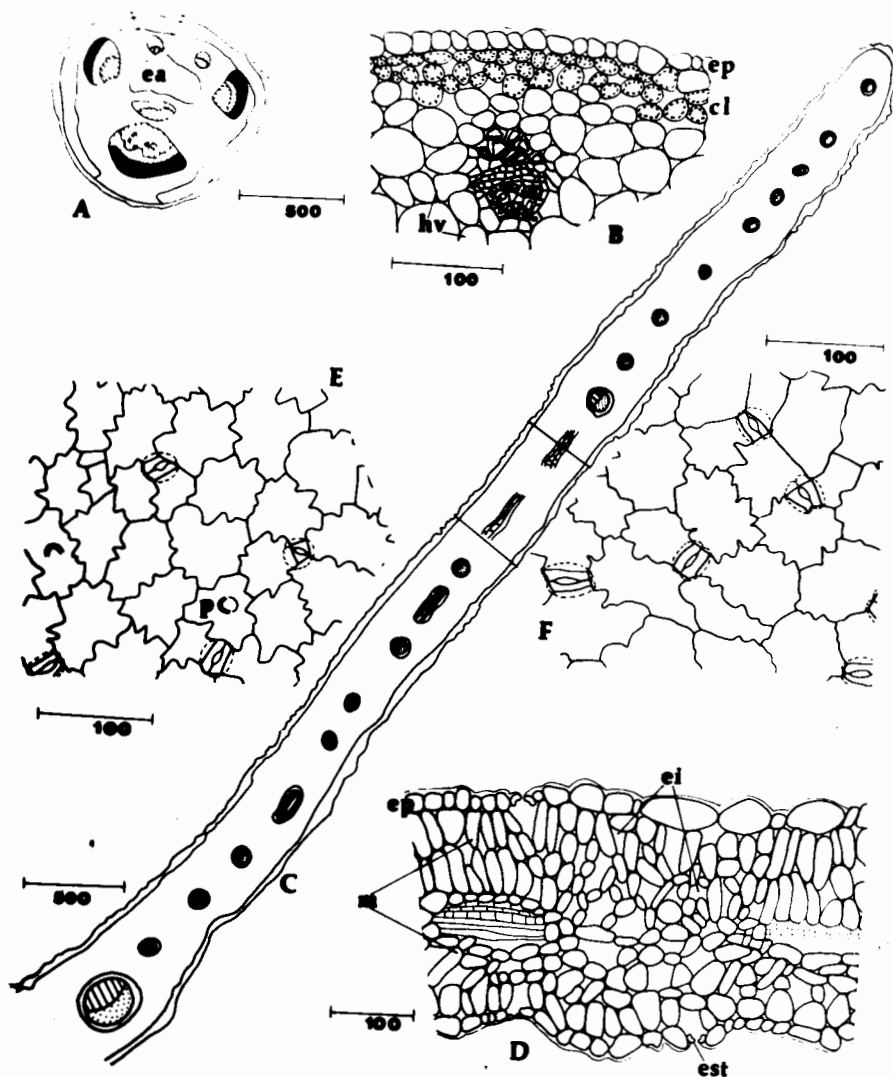
puntual. Esta alta intensidad de radiación, aún siendo muy puntual, pareciera ser, sin embargo, suficiente para diferenciar hojas monofaciales.

15.-La presencia de vasos con placa de perforación simple favorece una alta conducción hidráulica, pero la disminución en su diámetro por efecto de la altitud, además, de afectar una conducción hidráulica óptima evita el embolismo que produce daño en las plantas.



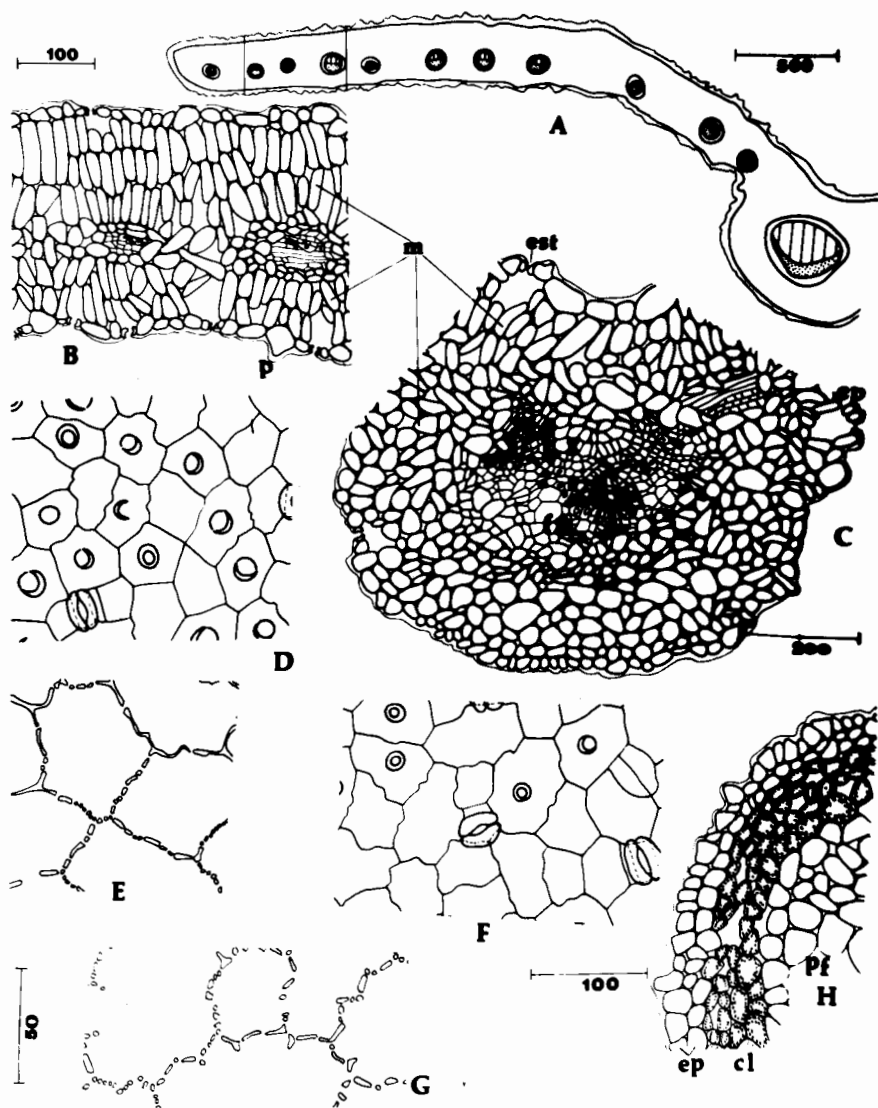
LAMINA 1. *Lupinus meridanus* Moritz ex C. P. Smith (región de Escagüey, 2200 m.s.n.m.). A-E Hoja. A.- Detalle esquemático de nervio medio y porción de lámina. B.- Detalle de una porción (marcada en A) de epidermis adaxial, abaxial y mesófilo. C.- Epidermis adaxial. D.- Epidermis abaxial. E.- Detalle de nervio medio (estructura similar a las de la estación Mucuchies). Escala 100  $\mu$ m para C, D y E.

Abreviaciones: ep=epidermis, est=estomas, f=floema, m=mesófilo, p=papilas, x=xilema.



LAMINA 2. *Lupinus meridanus* Moritz ex C. P. Smith (localidad Mucuchíes, 3000 m.s.n.m.). A-B Pecíolo (similar en estructura a las de Escagüey). A.- Transcorte. B.- Detalle de una porción (marcada en A) de epidermis, células clorofílicas y haz vascular. C-F Hoja. C.- Detalle esquemático de nervio medio y porción de lámina. D.- Detalle de una porción (marcada en C) de epidermis adaxial, epidermis abaxial y mesófilo. E.- Epidermis adaxial. F.- Epidermis abaxial.

Abreviaciones: cl=células clorofílicas, ea=espacio aerífero, ei=espacio intercelular, ep=epidermis, est=estomas, hv=haz vascular, m=mesófilo, p=papilas.

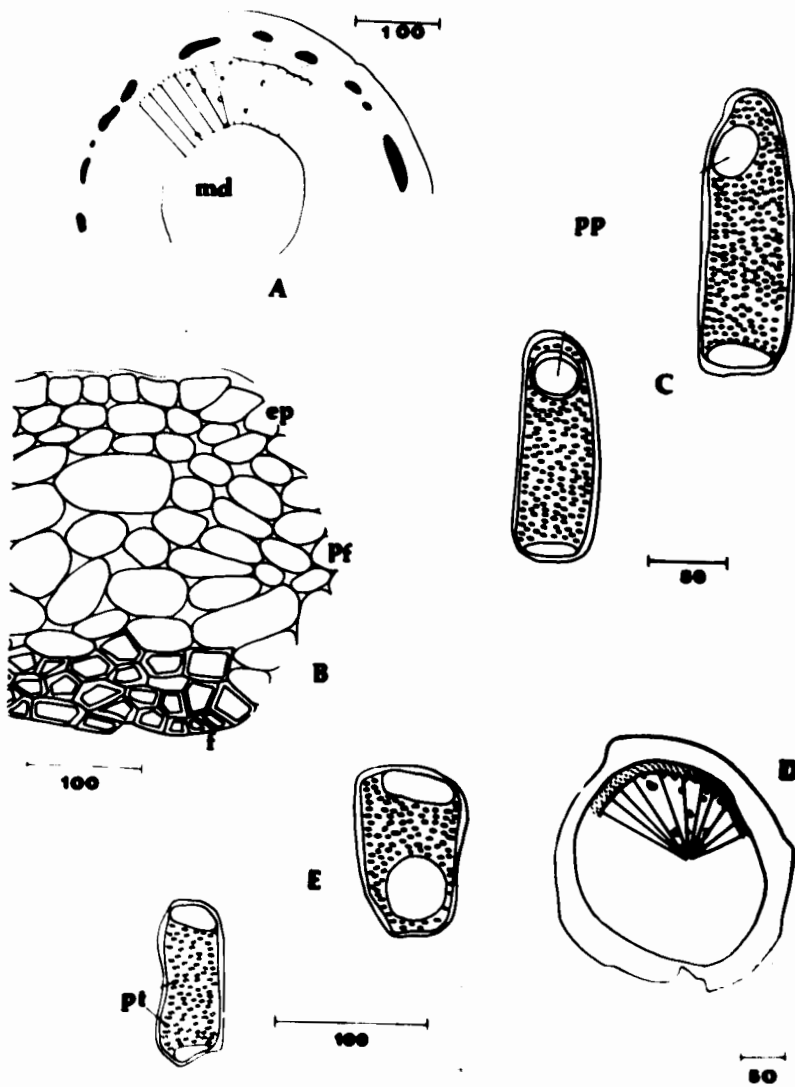


LAMINA 3. *Lupinus meridanus* Moritz ex C. P. Smith (localidad de Apartaderos, 3550 m.s.n.m.). A-G Hoja. A.-Detalle esquemático de nervio medio y porción de lámina. B.- Detalle de una porción (marcada en A) de epidermis adaxial, epidermis abaxial y mesófilo. C.-Detalle de nervio medio. D.-Epidermis adaxial. E.-Detalle del grosor de la pared celular. F.- Epidermis abaxial. G.- Detalle del grosor de la pared celular. H.- Detalle de una porción (marcada en A, Lámina 5) de epidermis, células clorofilicas y parénquima fundamental del peciolo; estructura similar a las de las plantas de Mifafi y P. Blancas.

La misma escala para D, F y H.

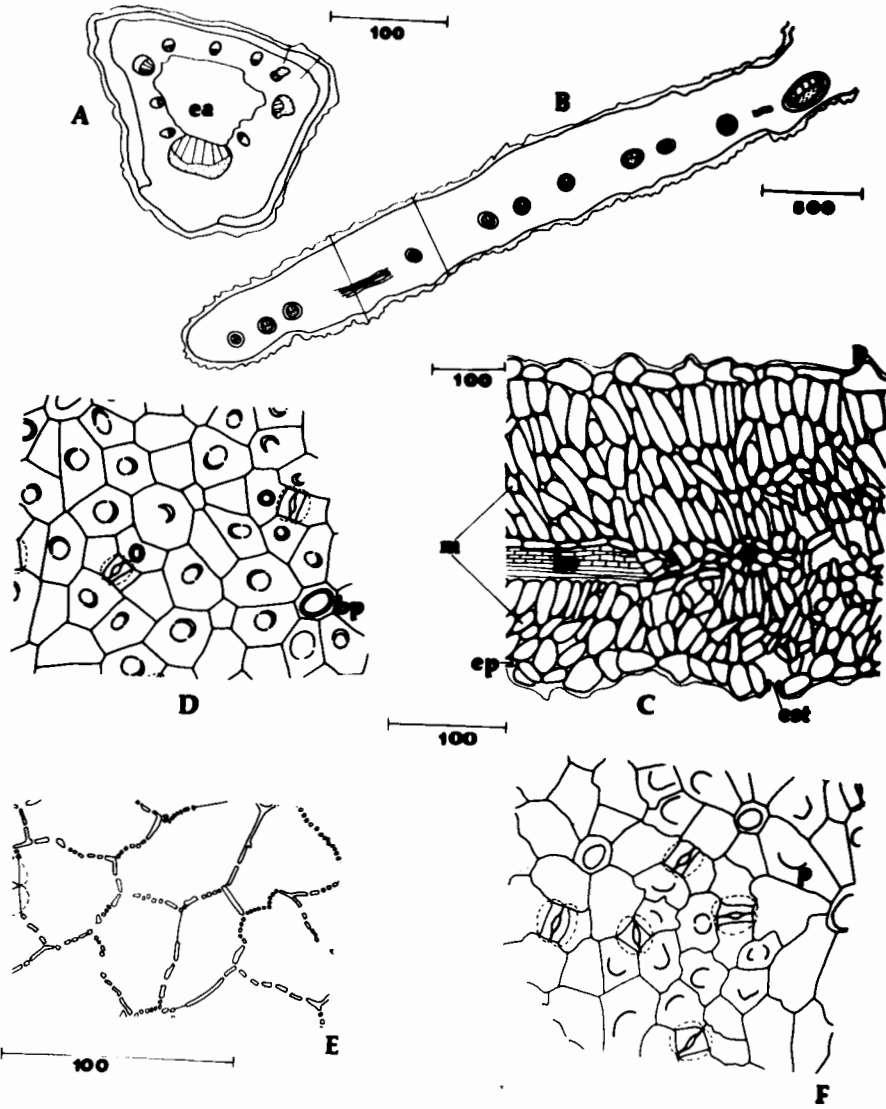
Abreviaciones:

cl=células	clorofilicas,	ep=epidermis,
est=estomas,	f=floema,	p=papilas,
m=mesófilo,		
pf=parénquima fundamental,	x=xilema.	



LAMINA 4. *Lupinus meridanus* Moritz ex C. P. Smith (regiones de Escagüey, Mucuchies y Apartaderos). A-C Tallo. A.- Detalle esquemático de la estructura del tallo. B.- Detalle de una porción de epidermis y corteza. C.- Detalle de los vasos. D-E Raíz. D.- Detalle esquemático de la estructura de la raíz. E.- Detalle de los vasos.

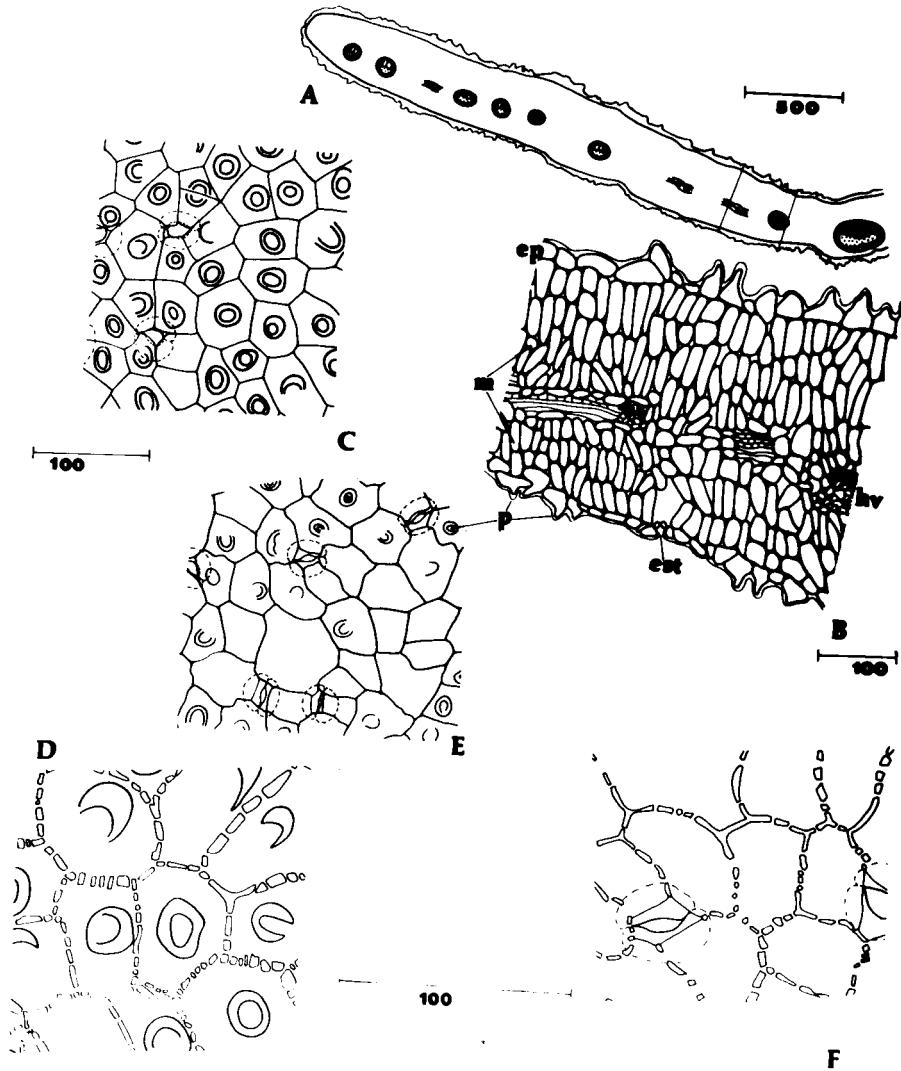
Abreviaciones: ep=epidermis, f=fibras, md=medula,  
 pf=parénquima fundamental, pp=placa de perforación,  
 pt=punteadura.



LAMINA 5. *Lupinus eromonos* C. P. Smith (localidad de Mifafí, 3750 m.s.n.m.). A.- Transcorte del peciolo, la porcion demarcada es de estructura similar a las de las plantas de Apartaderos y P. Blancas. B.- Detalle esquemático de nervio medio y porción de lámina. C.- Detalle de una porción (marcada en B) de epidermis adaxial, epidermis abaxial y mesófilo. D.- Epidermis adaxial. E.- Detalle del grosor de la pared celular igual al de la epidermis abaxial. F.- Epidermis abaxial.

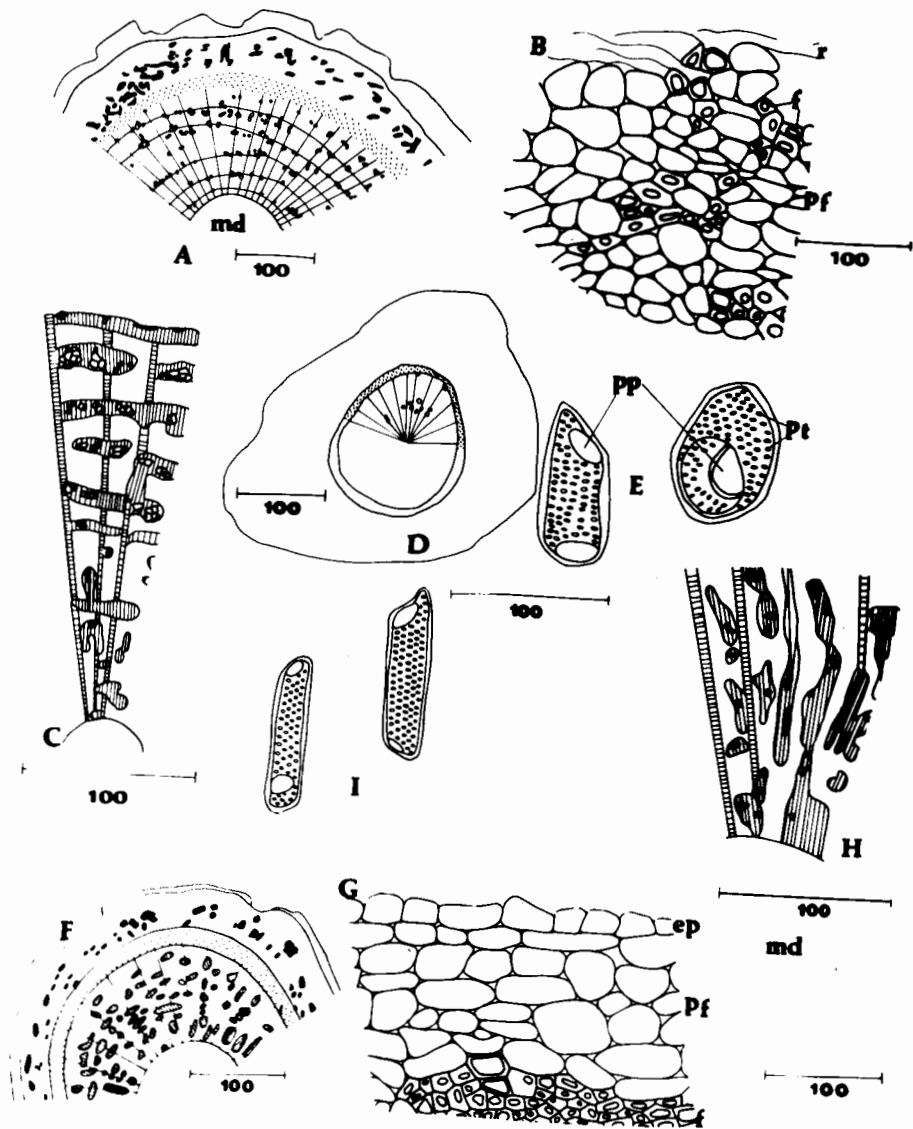
La misma escala para D y E.

Abreviaciones: bp=base de pelo, ea=espacio aerífero, ep=epidermis, est=estomas, hv=haz vascular, m=mesófilo, p=papilas.



LAMINA 6. *Lupinus eromonomos* C. P. Smith (localidad de Piedras Blancas, 4200 m.s.n.m.). A-F Hoja. A.- Detalle esquemático del nervio medio y de la porción de la lámina. B.- Detalle de una porción (marcada en A) de epidermis adaxial, epidermis abaxial y mesófilo. C.- Epidermis abaxial. D.- Detalle del grosor de la pared celular. E.- Epidermis adaxial. F.- Detalle del grosor de la pared celular. Escala común para C y E, y, D y F.

Abreviaciones: ep=epidermis, est=estomas, hv=haz vascular, m=mesófilo, p=papilas.



LAMINA 7. *Lupinus eromonomos* C. P. Smith (regiones de Mifafi y Piedras Blancas). A-C Tallo de las plantas de Mifafi. A.- Detalle esquemático de la estructura del tallo. B.- Detalle de una porción de epidermis y corteza. C.- Detalle de una porción de tejido vascular. D-E Raíz, estructura común a las plantas de ambas estaciones. D.- Detalle esquemático de la estructura de la raíz. E.- Detalle de los vasos. F-I Tallo de las plantas de Piedras Blancas. F.- Detalle esquemático de la estructura del tallo. G.- Detalle de una porción de epidermis y corteza. H.- Detalle de una porción del tejido vascular. I.- Detalle de los vasos, similares a los de las plantas de Mifafi.

Escalas semejantes para E e I.

Abreviaciones: ep=epidermis, f=fibras, md=medula, pf=parénquima fundamental, pp=placa de perforación, pt=punteadura, r=ritidoma.

APENDICE 1.

ESTACION MES	CACUTE				MUCUCHIES				P. Mucuchies	Pico el Aguila
	pp. (mm.)	Temperatura °C			pp. (mm.)	Temperatura °C			pp. (mm.)	pp. (mm.)
		Max.	Min.	Me.		Max.	Min.	Me.		
Enero	11,25	-	-	-	13	16,3	4,20	10,25	12,6	8,3
Feb.	110,5	-	-	-	34,10	16,6	3,80	10,20	26,6	21,8
Marzo	136,25	-	-	-	36,70	16,14	5,0	10,60	52,2	46,9
Abril	106,5	-	-	-	7,10	18,06	5,8	11,93	6,4	6,4
Mayo	262,0	21,41	11,83	16,62	91,50	16,30	6,60	11,50	95,4	83,8
Junio	38,78	22,22	12,05	17,14	80,10	15,10	6,20	10,60	131,5	110,7
Julio	38,78	22,86	12,28	17,57	76,70	15,15	6,18	10,70	152,7	113,9
Agos.	66,25	20,44	12,38	16,41	77,50	16,20	6,50	11,35	79,3	82,1
Sept.	176,78	23,64	12,76	18,2	125,9	16,20	6,20	11,20	126,4	94,6
Octu.	150,25	22,01	12,29	17,15	76,10	16,45	6,33	11,39	-	-
Novi.	20,5	22,60	11,05	16,83	1,50	16,48	6,09	11,28	96	100,3
Dici.	16,5	22,05	9,28	15,66	1,60	17,70	4,50	11,0	6,4	11
$\bar{X}$ (Temperat.)		22,15	11,74	16,94		16,39	5,62	11,0		
total pp.		1.169				622,4			785	679,8

## BIBLIOGRAFIA

- ALBERDI M., ROMERO M., RIOS D. y WENZEL H. 1985.**  
Altitudinal gradients of seasonal frost resistance in *Nothofagus* communities of Southern Chile. *Acta Ecologica* Vol 6(20): No 1: 21-30.
- ANDRESSEN R. y PONTE R. 1973.**  
Climatología e hidrología integral de las cuencas de los ríos Chama y Capazón. Subproyecto No II. Instituto de Geografía y Conservación de los Recursos Naturales. U.L.A. Mérida, pp 135.
- AZOCAR A. y MONASTERIO M. 1980.**  
Caracterización ecológica del clima en el Páramo de Mucubají. En Estudios Ecológicos en los Paramos Andinos. Monasterio M. (ED). Ediciones Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela, pp 207-224.
- AZOCAR A., RADA F. y GOLDSTEIN G. 1988.**  
Freezing tolerance in *Draba chionophila*, a "miniature" caulescent rosette species. *Oecología* 75: 156-160.
- BAAS P. 1986.**  
Ecological patterns in xylem anatomy. En On the economy of plant form and function. Givinish T.J. (Eds). Cambridge University Press, pp 327-352.
- BARLOW E.W.R. 1986.**  
Water relations of expanding leaves. En Plant growth, drought and salinity. Turner, H.C. y Passioura J.B. (EDS). CSIRO, Melbourne, Australia, pp 45-58
- BARRY R.G. 1981.**  
Mountain weather and climate. Methuen y Co. LTD. London.
- BARUCH Z. 1979.**  
Elevational differentiation in *Espeletia schultzii* (Compositae), a giant rosette plant of the Venezuelan Paramos. *Ecology* 60(1): 85-98.
- BECK E., SENSER M., SCHEIBE R., STEIGER D. y PONGRATZ P. 1982.**  
Frost avoidance and freezing tolerance in Afroal-

- pine " giant rosette " plants.  
**Plant Cell Environ.** 5: 215-222.
- BECK E., SCHULZE E., SENSER M. y SCHEIBE R. 1984.**  
 Equilibrium freezing of leaf water and extracellular ice formation in Afropine " giant rosette " plants.  
**Planta** 162: 276-282.
- BEGG, J.E. y TORSELL B.W.R. 1974.**  
 Diaphotonastic and parahelionastic leaf movements in *Stylosanthes humilis* H.B.K. (Toronsville Stylo). En Mechanisms of regulation of plant growth. Bialeski R.L., Ferguson A.R. y Cresswell M.M. (EDS). Wellington: Royal Society of New Zealand, pp 277-283.
- BERRY J.A. y BJÖRKMAN O. 1980.**  
 Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants.  
**Ann Rev. Plant Physiol.** 31: 491-543.
- BILLINGS W.D., CLEBSCH E.E.C. y MOONEY H.A. 1961.**  
 Effect of low concentrations of carbon dioxide on photosynthesis rates of two races of *Oxyria*.  
**Science** 133: 1834.
- BJÖRKMAN O. 1981.**  
 Response to different quantum flux densities. En physiological plant ecology I. Response to the physical environment. Encyclopedia of plant physiology New series vol 12 A. Lange O.L., Nobel P. S, Osmond C.B. y Ziegler H. (EDS) Springer - Verlag, pp 57-107.
- BOODLE L.A. 1916.**  
 A method of macerating fibres.  
**Bull. Misc. Inf. Few.**: 108-110.
- BRADFORD K.T. y HSIAO T. 1982.**  
 Physiological responses to moderate water stresses. En Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation. Encyclopedia of plant physiology. New series vol 12C. Lange O.L, Nobel P.S., Osmond C.B. y Ziegler H. (EDS). Springer - Verlag. Berlin, Heidelberg, New York, pp 263-323.
- BRADLEY R., YURETICH R. y WEINGARTEN B. 1991.**  
 Studies of modern climate. En Late quaternary cli

matic fluctuations of the Venezuelan Andes. Yure-  
tich R. (ED).  
Contribution. No 65, pp 44-62.

**BRADSHAW A.D. 1964.**

Interrelationship of genotype and phenotype in ra-  
rying environment.  
Scot. Plant. Breed. Rec. 1964: 117-125.

**BRICEÑO B. 1987.**

El género *Pea* L. en el páramo de Mucubají, Mérida,  
Venezuela.  
Revista de Ecología Latinoamericana Vol. 1 (3-4):  
36-51.

**BURQUEZ A. 1987.**

Leaf thickness and water deficits in plants: A tool  
for field studies.  
Journal of Experimental Botany Vol 38, No 186:  
109-114.

**BURKART A. 1943.**

Las leguminosas silvestres y cultivadas. 2da edi-  
ción. Acme Agency. Suc. de Resp. LTDA. Buenos Ai-  
res. Argentina, pp 569.

**CHAPIN III S.F. y CHAPIN M. 1981.**

Ecotypic differentiation of growth processes in  
*Carex aquatilis* along altitudinal and local gra-  
dient.  
Ecology 62 (4): 1000-1009.

**CLAUSEN J., KECK D.D. y HIESEY W.M. 1940.**

Experimental studies on the nature of species. I.  
The effect of varied environments on western north  
american plant.  
Carnegie Institution of Washington Publication  
520: 1-452.

**CLAUSEN K.E. 1982.**

Variation in frost injury to white ash families in  
an Ontario plantation.  
Can. J. For. Res. 12: 440-443.

**COE J.M. 1967.**

The ecology of the alpine zone of mount Kenya. Dr.  
W. Junk, The Hague.

**CONROY J.P., VIRGONA J.M., SMILLIE R.M. y BARLOW E.W.  
1988.**

Influence of drought acclimation and CO<sub>2</sub> enrich-

- ment on osmotic adjustment and chlorophyll a fluorescence of sunflower during drought.  
**Plant Physiol. 86: 1108-1115.**
- COX, L.M. y BOERSMA L. 1967.**  
 Transpiration as a function of soil temperature and soil water stress.  
**Plant Physiology 42: 550-556.**
- CUTTLE J.M., RAINS D.W. y LOOMIS R.S. 1977.**  
 The importance of cell size in the water relations of plants.  
**Physiol. Plant. 40: 255-260.**
- DOLEY D. 1978.**  
 Effects of shade on gas exchange and growth in seedlings of *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden.  
**Australian of Plant Physiol. 5: 723-738.**
- EHLERINGER J.R. y MILLER P.C. 1975.**  
 Water relations of selected plants in the Alpine Tundra, Colorado.  
**Ecology 22: 370-378.**
- EHLERINGER J.R. y FORSETH I. 1980.**  
 Solar tracking by plant  
**Science 210: 1094-1098.**
- ENRIGHT J.T. 1982.**  
 Sleep movements of leaves: in defense of Darwin's interpretation.  
**Oecologia 54: 253-259.**
- ESAU K. 1977.**  
 Anatomy of seed plants. 2<sup>da</sup> edición, John Wiley and Sons INC., pp 350.
- FARQUHAR G.D. y SHARKEY T.D. 1982.**  
 Stomatal conductance and photosynthesis.  
**Ann. Rev. Plant Physiol. 33: 317-345.**
- FLINT H.L. 1972.**  
 Cold hardiness of twigs of *Quercus rubra* L. as a function of geographic origin.  
**Ecology 53: 1163-1170.**
- FLOWER D.J. y LUDLOW M.M. 1986.**  
 Contribution of osmotic adjustment to the dehydration tolerance of water-stressed pigeonpea (*Cajanus cajan* (L.) Millsp.) leaves.

Plant Cell Environ. 9: 33-40.

**FRYER J.H. y LEDIG T. 1971.**

Microevolution of the photosynthetic temperature optimum in relation to the elevational complex gradient.

Canadian Journal of Botany Vol 50: 1231-1235.

**GALE J. 1972.**

Availability of carbon dioxide for photosynthesis at high altitudes: theoretical considerations.

Ecology 53: 494-497.

**GALE J. 1973.**

Elevation and transpirations: some theoretical considerations with special reference to mediterranean type climate.

J. Applied Ecol. 9(3): 691-702.

**GALE J. 1973A.**

Experimental evidence for the effect of barometric pressure on photosynthesis and transpiration. En plant response to climatic factors.

UNESCO. Proc. UPPSALA Symp., Ecology and Conservation 5: 289-294.

**GREEN J.W. 1969.**

Temperature response in altitudinal populations of *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng.

New Phytol 68: 339-410.

**GREER D.H. 1984.**

Seasonal changes in photosynthetic activity of snowtussocks (*Ehionochloa* spp.) along an altitudinal gradient in Otago, New Zealand.

Oecologia 63: 271-274.

**GOLDSTEIN G., MEINZER F. y MONASTERIO M. 1984.**

The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species.

Plant, Cell and Environment 7: 179-186.

**GOLDSTEIN G., RADA F. y AZOCAR A. 1985.**

Cold hardiness and supercooling along an altitudinal gradient in andean giant rosette species.

Oecologia 68: 147-152.

**GOLDSTEIN G., MEINZER F. y RADA F. 1985A.**

Ecophysiology of *Polylepis sericea* at treeline in Venezuela. Unpubl. Universidad de los Andes, Mé-

rida, Venezuela.

**HALL A.E. y SCHULZE E.D. 1980.**

Stomatal response to environment and a possible interrelation between stomatal effects on transpiration and CO<sub>2</sub> assimilation.  
**Plant Cell Environ 3: 467-474.**

**HAMAYA T., KURAHASHI A., TAKAHASHI N. y SAKAI A. 1968.**

Studies in frost-hardiness of the Japanese and the Dahurian larch and their hybrids.  
**Bull. Tokyo Univ. For. 64: 197-240.**

**HEDBERG O. 1964.**

Features of Afroalpine plant ecology.  
**Acta Phytogeogr. Suec. 49: 1-44.**

**HELLKVIST R., RICHARDS G.P. y JARVIS P.G. 1974.**

Vertical gradients of water potential and tissue water relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber.  
**J. Appl. Ecol. 11: 637-667.**

**HENCKEL R.A. 1964.**

Physiology of plants under drought.  
**Ann. Rev. Plant Physiol. 15: 386-408.**

**HIESEY W.M., NOBS M.A. y BJÖRKMAN O. 1971.**

Experimental studies on the nature of species V: Biosystematics, genetics and physiological ecology of the *Erythranthe* section *Mimulus*.  
**Carnegie Inst. Wash. Publ. 628.**

**JAIMES M. 1985.**

Mecanismos de regulación del intercambio de gases en dos especies de la Selva Nublada. Unpubl. Licenciatura de dissen. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

**JENSEN C.R. y HENSON I.E. 1990.**

Leaf water relations characteristics of *Lupinus angustifolius* and *L. cosentinii*.  
**Oecología 82: 114-121.**

**JOHANSEN D.A. 1940.**

Plant microtechnique ED. Macgraw. Hill Book Company I.N.C., pp 522.

**JONES H.G. 1983.**

Plant and microclimate. Cambridge. University

Press, pp 323.

**KAUFMANN M.R. 1982.**

Leaf conductance as a function of photosynthetic photon flux density and absolute humidity difference from leaf to air.

*Plant Physiol* 69: 1018-1022.

**KEMP P.R., WILLIAMS G.J. y MAY D.S. 1977.**

Temperature relations of gas exchange in altitudinal population of *Taraxacum officinale*.

*Can. J. Bot.* 55: 2496-2502.

**KOERNER CH., SCHEEL J.A. y BAUER H. 1979.**

Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants.

*Photosynthetica* 13: 45-82.

**KÖRNER CH. y MAYR R. 1981.**

Stomatal behaviour in Alpine plant communities between 600 and 2600 metres above sea level. In *Plants and their atmospheric environment*. Grace J, Ford E.D. y Jarvis P.G. (EDS). Blackwell. Oxford-London -Edinburgh, pp 205-218.

**KÖRNER CH., ALLISON A. y HILSCHER H. 1983.**

Altitudinal variation in leaf diffusive conductance and leaf anatomy in heliophytes of montane New Guinea and their interrelation with microclimate.

*Flora* 174: 91-135.

**KOERNER CH. y COCHRANE P.M. 1985.**

Stomatal responses and water relations of *Eucalyptus pauciflora* in summer along an elevational gradient.

*Oecologia* 66: 443-455.

**KÖRNER CH., BANNISTER P., y MARK A.F. 1986.**

Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand.

*Oecologia* 69: 577-588.

**KÖRNER CH. y DIEMER M. 1987.**

*In situ* photosynthetic responses to light temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude.

*Functional Ecol.* 1: 179-194.

**KÖRNER CH. y LARCHER W. 1988.**

Plant life in cold climates. En *Plants and temperature*. Long S.F. y Woodward F.I. (EDS). Symp. Soc. Exp. Biol. Vol. 42. Cambridge: The company of biologist limited, pp 25-57.

**LARCHER W., DE MORAES J.A.P.V. y BAUER H. 1981.**

Adaptative responses of leaf water potential, CO<sub>2</sub> gas exchange and water use efficiency of *Olea europaea* during drying and rewatering. En *Components of productivity of Mediterranean climate regions basic and applied aspects*. Margaris N.S. y Mooney H. A. (EDS). Junk, The Hague, pp 77-84.

**LARCHER W. 1981.**

Resistenzphysiologische grundlagen der evolutiven kälteakklimatisation von sprosspflanzen. *Plant System. Evol.* 137: 145-180.

**LARCHER W. 1982.**

Typology of freezing phenomena among vascular plants and evolutionary trends in frost acclimation. En *Plant cold hardiness and freezing stress*. Sakai A., Li P. H. (Eds). Academic Press, NY, pp 417-426.

**LEVITT J. 1972.**

Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York.

**LEVITT J. 1980.**

Responses of plants to environmental stresses. Vol. I. Chilling, freezing and high temperature stresses. Academic Press, New York, 2<sup>da</sup> edition.

**LUQUE R. 1986.**

Sistemática y anatomía foliar de las especies de *Draba* L. (Brassicaceae) del páramo de Piedras Blancas. Unpubl. trabajo de ascenso. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

**MÄCHLER F. y NÖSBERGER J. 1977.**

Effect of light intensity and temperature on apparent photosynthesis of altitudinal ecotypes of *Trifolium repens* L. *Oecologia* 31: 73-78.

**MCNAUGHTON S.J., CAMPBELL R.S., FREYER R.A., MYLROIE J. E. y RODLAND K.D. 1974.**

Photosynthetic properties and root chilling responses of altitudinal ecotypes of *Typha Latifolia* L. *Ecol.* 55: 168-172.

- MANSFIELD T.A., ETHERINGTON A. M. y ATKINSON C.J. 1990.**  
Some current aspects of stomatal physiology.  
*Ann. Rev. Plant Physiol. and Plant Molecular Biology* 41: 1-75.
- MARKHART A.H. 1985.**  
Comparative water relations of *Phaseolus vulgaris* L. and *Phaseolus acutifolius* Labill.  
*New Phytol.* 75: 53-62.
- MAXIMOV N.A. 1929.**  
The plant in relation to water. Unwin Bros., London, pp 451.
- MEDINA E. 1986.**  
Forest, savannas and montane tropical environments. En *Photosynthesis in contrasting environments*. Barker, N.R. and Long, S.P. (ED). Elsevier Science Publishers B.V. (Biomedical Division), pp 139-171.
- MEINZER F., GOLDSTEIN G. y JAIMES M. 1984.**  
The effect of atmospheric humidity on stomatal control of gas exchange in two tropical coniferous species.  
*Can. J. Bot.* 62: 591-595.
- MEINZER F.C., GOLDSTEIN G.H. y RUNDEL P.W. 1985.**  
Morphological changes along an altitude gradient and their consequences for andean giant rosette plant.  
*Oecología* 65: 278-283.
- MEINZER F. y GOLDSTEIN G. 1986.**  
Adaptations for water and thermal balance in Andean giant rosette plants. En *On the economy of plant form and function*. Givinish T.J.(ED). Cambridge University Press, pp 381-411.
- MINCKLER L.S. 1951.**  
Southern pines from different geographic sources show different responses to low temperatures.  
*J. For.* 49: 915-916.
- MONASTERIO M. 1979.**  
El páramo desértico en el altandino de Venezuela. En *El medio ambiente páramo*. Salgado Labouriau M. L. (ED). UNESCO - IVIC. Caracas, pp 117-146.
- MONASTERIO M. y REYES J. 1980.**  
Diversidad ambiental y variación de la vegetación

en los páramos de los Andes Venezolanos. En Estudios ecológicos en los paramos andinos. Monasterio M. (ED). Ediciones Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela, pp 49-71.

**MONASTERIO M. 1980A.**

Las formaciones vegetales de los paramos de Venezuela. En Estudios ecológicos en los paramos andinos. Monasterio, M.(ED). Ediciones de la Universidad de los Andes, Mérida. Venezuela, pp 93-158.

**MOONEY H.A., WRIGHT R.D. y STRAIN B.R. 1964.**

The gas exchange capacity of plants in relation to vegetation zonation in the White Mountains of California.

Amer. Midland Natur. 72: 281-297.

**MOONEY H.A., HILLIER R.D. y BILLINGS W.D. 1965.**

Transpiration rates of Alpine plants in the Sierra Nevada of California.

Amer. Midland Natur. 74: 374-386.

**MOOS D.N. 1965.**

Capture of radiante energy by plants.

Metereological Monographs 6: 90-108.

**MORGAN J.M. 1984.**

Osmoregulation and water stress in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 35: 299-319.

**MOSER W., BRZOSKA W., ZACHHUBER K. y LARCHER W. 1977.**

Ergebnisse des IBP-Projekts hoer nebelkogel 3184 m. sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Mathem. Naturwiss.

Kl. Abt J. 186: 387-419.

**MUCHOW R.C. 1985.**

Stomatal behavior in grain legumes grown under different soil water regimes in a semi-arid tropical environment.

Field Crops Res. 11:291-307.

**NIR, L. y POLJAKOFF - MAYBER. 1967.**

Effect of water stress on the photochemical activity of chloroplast.

Nature. 97: 418-419.

**NOBEL P.S., ZARAGOZA L.J. y SMITH W.K. 1975.**

Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate and illumination level during develop-

ment for leaves of *Plectranthus parviflorus*.  
*Plant Physiology* 55: 1067-1070.

**NOBEL P. 1980.**

Leaf anatomy and water use efficiency. En *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. Turner N.C y Kramer P.J. (EDS). Wiley and Sons, New York, pp 43-55.

**OBERBAUER S.F. y BILLINGS W.O. 1981.**

Drought tolerance and water use by plants along Al pine topographic gradient.  
*Oecologia*. 50: 325-331.

**OSMOND C.B., BJÖRKMAN O. y ANDERSON D.J. 1980.**

Physiological processes. En *Plant ecology: Toward a synthesis with *Atriplex**. Springer-Berlin-Heidelberg - New York, pp 468.

**PARKER J. 1963.**

Cold resistance in woody plants.  
*Bot. Rev.* 29: 123-201.

**PARKER J. 1968.**

Drought resistance mechanisms. En *Water deficits and plant growth*. Vol I. Kolowski T.T. (ED). Academic Press, New York. U.S.A., pp 195-235.

**PARKHURST D.F. y LOUCKS O.L. 1972.**

Optimal leaf size in relation to environment.  
*Journal of Ecology*. 60: 505-538.

**PASSIOURA J.B. 1982.**

Water soil-plant atmosphere continuum. En *Water relations and carbon assimilation*. Lange O. L., Nobel P. S., Osmond C.B. y Ziegler H. (EDS). *Physiological plant ecology II*. Encyclopedia of plant physiology. New series vol 12C. Springer-Verlag-Berlin, Heidelberg, New York, pp 5-33.

**PAVLIK B. M. 1984.**

Seasonal changes of osmotic pressure, symplasmic water content and tissue elasticity in the blades of dune grasses growing *in situ* along the coast of Oregon.  
*Plant Cell Environ.* 7: 531-539.

**PITTIER H. 1944.**

Leguminosas de Venezuela. I. *Papilionaceas*. Boletín técnico No 5. Ministerio de Agricultura y Cría.

Servicio Botanico. Editorial Elite, pp 254.

- POOK E.W., COSTIN A.B. y MOORE C.W.E. 1966.**  
Water stress in the native vegetation during the drought of 1965.  
*Aust. J. Bot.* 14: 257-267.
- PRUNTZER E. 1961.**  
Die verdunstungs verhältnisse einiger subalpiner standorte.  
*Mitt. Forstl. Bundes-Vers-Anst. Mariabrunn (Wien).* 59: 231-256.
- PRYOR L.D. 1956.**  
Variation in snow gum (*Eucalyptus pauciflora* Sieb)  
*Proc. Linn. Soc. NSW.* 81: 299-311.
- PYKKÖ M. 1966.**  
The leaves anatomy of east Patagonian xeromorphic plants.  
*Ann. Bot. Fenn.* 3: 453-622.
- RADA F., GOLDSTEIN G., AZOCAR A. y MEINZER F. 1985.**  
Freezing avoidance in andean giant rosette plants.  
*Plant, Cell Environ.* 8: 501-507.
- RADA F., GOLDSTEIN G., AZOCAR A. y MEINZER F. 1985A.**  
Daily and seasonal osmotic changes in a tropical treeline species.  
*Journal of Exp. Bot.* Vol 36. No 167: 989-1000.
- RADA F., GOLDSTEIN G., AZOCAR A. y TORRES F. 1987.**  
Supercooling along an altitudinal gradient in *Boopis schultzii*, a caulescent giant rosette species.  
*Journal of Experimental Botany.* Vol 38, No 188, pp 491-497.
- RAUNKIAER C. 1934.**  
The life forms of plants and plant geography. New York: Oxford Univ. Press.
- REGERHR D.L. y BAZAZZ F.A. 1976.**  
Low temperature photosynthesis in succesional winter annuals.  
*Ecology.* '57: 1297-1303.
- REHFELDT G.E. 1979.**  
Variation in cold hardiness among populations of *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*. U.S.D.A. For. Ser. Res. Pap. INT - 233 Ogden, Utah, U.S.A., pp

**REHFELDT G.E. 1980.**

Cold acclimation in populations of *Pinus contorta* from the Northern Rocky Mountains.  
*Bot. Gaz.* 141: 458-463.

**SAKAI A. 1959.**

The frost-hardening process of woody plant. V. The relationship developmental stage and frost-hardening.  
*Low Temp. Sci. B.* 15: 17-19.

**SAKAI A. y YOSHIDA S. 1968.**

The role of sugar and related compound in variations of freezing resistance.  
*Cryobiology* 5: 160-174.

**SAKAI A. y LARCHER W. 1987.**

Frost survival of plants. Ecological studies 62. Responses and adaptation to freezing stress. Springer-Verlag - Berlin - Heidelberg - London - Paris New York - Tokio, pp 320.

**SARMIENTO G., MONASTERIO M., AZOCAR A., CASTELLANO E. y SILVA J. 1971.**

Vegetación natural. Estudio integral de la cuenca de los ríos Chama y Capazón. Sub-proyecto No III. Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.

**SCHÖRNHERR J. 1982.**

Resistances of plant surfaces to water loss: transport properties of cutin, suberin and associated lipids. En Water relations and carbon assimilation. Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B. y Ziegler H. (EDS). Physiological plant ecology II. Encyclopedia of plant physiology. New series vol 12C. Springer-Verlag-Berlin - Heidelberg - New York, pp 153-179.

**SCHUBERT C. 1970.**

Geología glacial del Alto río Santo Domingo, Andes venezolanos.  
*Asoc. Ven. Geol. Min. y Petróleo. Bol. Inf.,* Vol. 13: 232-261.

**SCHUBERT C. 1976.**

Glaciación y morfología periglacial en los Andes Venezolanos noroccidentales.

**SCHUBERT C. 1980.**

Aspectos geológicos de los Andes Venezolanos: Historia, breve síntesis, el cuaternario y bibliografía. En Estudios ecológicos en los páramos andinos. Monasterio M. (ED). Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela, pp 29-46.

**SCHUBERT C. y MEDINA E. 1982.**

Evidence of quaternary glaciation in the Dominican Republic: some amplification for caribbean paleoclimatology.

*Paleogeography, paleoclimatology, paleoecology* 39, pp 281-284.

**SCHWINTZER C.R. 1971.**

Energy budgets and temperatures of nyctinastic leaves on freezing nights.

*Plant Physiol.* 48: 203-207.

**SHACKEL K. A. y HALL A. E. 1983.**

Comparison of water relations and osmotic adjustment in sorghum and cowpea under field conditions. *Aust. Plant Physiol.* 10: 423-435.

**SHAGAM R. 1972.**

Evolución tectónica de los Andes Venezolanos.

*Bol. Geol., Pub Esp.* 5. Tomo 2., pp 1201-1261.

**SHIELDS L.M. 1950.**

Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences.

*Bot. Rev.* 16: 399-447.

**SLATYER R.O. y FERRAR P.J. 1977.**

Altitudinal variation in the photosynthetic characteristics of snow gum, *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng. V. Rate of acclimation to altered growth environment.

*Aust. J. Plant Physiol.* 4: 595-609.

**SLATYER R.O., y MORROW P.A. 1977A.**

Altitudinal variation in the photosynthetic characteristics of snow gum (*Eucalyptus pauciflora* Sieb ex Spreng) I. Seasonal changes under field conditions in the snowy Mountains area of South - Eastern Australia.

*Aust. J. Bot.* 25: 1-20.

**SMITH W.K. y NOBEL P.S. 1977.**

Influences of seasonal changes in leaf morphology on water-use efficiency for three desert broad leaf shrubs.

*Ecology* 58: 63-73.

**SMITH W.K. 1978.**

Temperature of desert plants: another perspective on the adaptability of leaf size.

*Science* 201: 614-616.

**SMITH W.K. y GELLER G.N. 1979.**

Plant transpiration at high elevations: theory, field measurements, and comparisons with desert plants.

*Oecologia* 41. 109-122.

**SMITH W.K. y GELLER G.N. 1980.**

Leaf and environmental parameters influencing transpiration: theory and field measurements.

*Oecologia* 46: 308-313.

**SMITH W.K. y YOUNG T.P. 1987.**

Tropical Alpine plant ecology.

*Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 137-158.

**SMITHBERG M.H. y WEISER C.G. 1968.**

Patterns of variation among climatic races of red-osier dogwood.

*Ecology* 49: 495-505.

**SQUEO F.A., RADA F., AZOCAR A. y GOLDSTEIN G. 1991.**

Freezing tolerance and avoidance in high tropical andean plants: is it equally represented in species with different plant height?

*Oecologia*. 86: 376-382.

**STEEVES T.A. 1983.**

Summary and discussion. En *The growth and functioning of leaves.* Dale J. E. y Milthorpe F. L. (EDS). Cambridge University Press, pp 145-148.

**STEPONKUS P. y LAMPHEAR F. 1967.**

Refinement of the triphenyl tetrazolium chloride method for determining cold injury.

*Plant Physiology*, 42: 1423-1426.

**STOCKER O. 1960.**

Physiological and morphological changes in plants due to water deficiency.

*Arid. Zone Res.* 15: 63-104.

**SVESHNIKOVA V.M. 1970.**

Water regime of plants under the extreme conditions of high - Mountain Deserts of Pamirs. Proc. UNESCO Symp. Plant Response to Climatic Factors, Uppsala ( In Press ).

**TAYLOR E.S. 1975.**

Leaf form. En Ecological studies 12. Perspectives of biophysical ecology. Gates D. M. y Schmerl R. B. (Eds), pp 73-86.

**TORRES F., BRICEÑO B. y RICARDI M. 1986.**

Anatomía foliar y consideraciones ecológicas acerca del género *Eoespeletia* Cuatrecasas. IV Congreso Latinoamericano de Botánica.

**TORRES F., BRICEÑO B. y LUQUE R. 1987.**

Características epidérmicas en *Lachemilla* Rydb. del páramo de Piedras Blancas. XXXVII Convención de la Asociación Venezolana para el Avance de la Ciencia.

**TORRES F. y BRICEÑO B. 1987A.**

Anatomía foliar y consideraciones ecológicas en *Hinterhubera* Sch. Bip. XXXVII Convención de la Asociación para el Avance de la Ciencia.

**TRANQUILLINI W. 1964.**

The physiology of plants at high altitudes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 15: 345-362.

**TRANQUILLINI W. 1976.**

Water relations and Alpine Timberline. En Water and plant life. Lange O.L., Kappan L y Schulze E. D. Berlín - Heidelberg - New York - Springer, pp 473-491.

**TRICART J. 1961.**

Problèmes de mise en valeur de montagnes tropicales et Subtropicales. II. Problèmes du développement dans les Andes Venezueliennes. Centre de documentation Universitaire, Paris.

**TRICART J. 1970.**

Geomorphology of cold environments: Macmillan, Londres, pp 320.

**TROLL C. 1968.**

The Cordilleras of the tropical Americas: aspects of climatic, phytogeographical and agrarian eco-

gy.

Coll Geogr. 9: 15-56.

**TURELLI M.M., TORRES F. y BRICEÑO B. 1985.**

Anatomía foliar de las Asteraceae del páramo de Piedras Blancas, Venezuela.I. Género *Lucilia* Cass.  
Rev. Unrc. 5(2): 243-252.

**TURESSON G. 1925.**

The plant species in relation to habitat and climate.

Hereditas 14: 147-236.

**TURESSON G. 1930.**

The selective effect of climate upon the plant species.

Hereditas 14: 99-152.

**TURNER N.C., BEGG J.E., RAWSON H.M., ENGLISH S.D. y HEAN A.B. 1978.**

Agronomic and physiological responses of soybean and sorghum crops to water deficits. III. Components of leaf water potential, leaf conductance,  $^{14}\text{CO}_2$  photosynthesis and adaptation to water deficits.

Aust. J. Plant Physiol. 5: 179-194.

**TURNER N. y JONES M. 1980.**

Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evolution. En Adaptation of plants to water and high temperature stress. Turner N. C. y Kramer P.J. (EDS). Wiley y Sons, New York, pp 87-104.

**TURNER N.C. y BEGG J.E. 1981.**

Plant water relation and adaptation to stress.  
Plant and Soil 58: 97-131.

**TURNER N.C., STERN W.R. y EVANS P. 1987.**

Water relations and osmotic adjustment of leaves and roots of *Lupinus* in response to water deficits.  
Crop. Sci. 27: 977-983.

**TYREE M.T. y HAMMEL H.T. 1972.**

The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure - bomb technique.

J. Exp. Bot. 23: 267-282.

**TYREE M.T., CHEUNG N.S., MACGREGOR M.E. y TALBOT A.J. B. 1978.**

The characteristic of seasonal and ontogenic changes in the tissue-water relations of *Acer*, *Populus*, *Tsuga*, *Picea*.

**Canadian Journal of Botany 56: 635-647.**

**TYREE M. y RICHTER H. 1981.**

Alternate methods of analysing water potential isotherms: some cautions and clarifications. I. The impact of nonideality and some experimental errors.

**Journal of Exp. Botany. 32: 643-653.**

**TYREE M.T. y RICHTER H. 1982.**

Alternate methods of analysing water potential isotherms: some cautions and clarifications II. Curvilinearity in water potential isotherms.

**Can. J. Bot. 60: 911-916.**

**VON CAEMMERER S. y FARQUHAR G.D. 1981.**

Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves.

**Planta. 153: 376-387.**

**WALTER H. 1973.**

Vegetation of the earth (Trans. by J. Wieser) London. English Universities Press.

**WOODWARD F.I. 1975.**

The climatic control of the altitudinal distributions of *Sedum rosea* (L.) Scop. and *S. telephium* L.. II The analysis of plant growth in controlled environments.

**New Phytol 74: 335-348.**

**WOODWARD F.I. y PIGOTT C.D. 1975.**

The climatic control of the altitudinal distributions of *Sedum rosea* (L.) Scop. and *S. telephium* L. I. Field observations.

**New Phytol. 74: 323-334.**

**WOODWARD F.I. 1979.**

The differential temperature responses of the growth of certain plant species from differential altitudes. I. Growth analysis of *Phleum alpinum* L. *P. bertolonii*. D.C., *Pesleria albicans*. Kit. and *Dactylis glomerata* L.

**New Phytol. 82: 385-395.**

**WOODWARD F.I. 1983.**

The significance of interspecific differences in specific leaf area to the growth of selected herbaceous species from different altitudes.  
*New Phytol.* 95: 313-323.

**WOODWARD F.I. 1986.**

Ecophysiological studies on the snub *Vaccinium myrtillus* (L.) Link. taken from a wide altitudinal range.  
*Oecologia.* 70: 580-586.

**WOODWARD F.I. 1987.**

Climate and plant distribution. Cambridge University Press.

**WOODWARD F.I. y BAZZAZ F.A. 1988.**

The responses of stomatal density to CO<sub>2</sub> partial pressure.  
*Journal of Exp. Bot.* Vol 39 No 209: 1771-1781.

**ZIMMERMANN M.H. y MILBURN J.A. 1982.**

Transport and storage water. En water relations and carbon assimilation. Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B. y Ziegler H. (EDS). Physiological plant ecology II. Encyclopedia of Plant Physiology. New series vol 12C. Springer-Verlag-Berlin Heidelberg - New York, pp 135-151.