



Facultad de Ciencias
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas
Postgrado en Ecología Tropical

Relaciones hídricas en *Ruilopezia atropurpurea* (A.C. Sm.) Cuatrec.
bajo diferentes condiciones microambientales en el Páramo de San
José, estado Mérida

Tesista: Lic. Antonio Navarro Durán
Tutor: Dr. Fermín Rada

Trabajo de grado de maestría ecología tropical

Abril, 2013

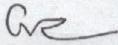
VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el **TRABAJO DE GRADO DE MAESTRÍA** presentado por **Antonio Navarro Durán**, realizada bajo la tutoría del Dr. **Fermín Rada** presentada como requisito para optar al Grado de **MAGISTER SCIENTIAE EN ECOLOGÍA TROPICAL** y que se titula:

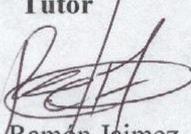
“Relaciones hídricas en *Ruilopezia atropurea* (A.C. Sm) Cuatrec. bajo diferentes condiciones microambientales en el Páramo de San José, Estado Mérida.”

Hacen constar lo siguiente:

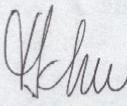
PRIMERO: que hoy 11 de abril el 2013 a las 2:30 p.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo el Presidente del Jurado el Dr. Fermín Rada. **SEGUNDO:** a continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 3:00 p.m. de éste mismo día, se dio curso al Acto Público de sustentación del Trabajo de Grado presentado a requerimiento del jurado en el Salón A-09 de la Facultad de Ciencias. **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 al acto de presentación, el jurado procedió a su deliberación final y decidió **aprobar** el Trabajo de Grado a nuestra consideración.



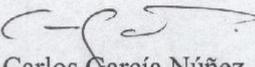
Dr. Fermín Rada
Tutor



Dr. Ramón Jáimez
Jurado



Dra. Teresa Schwarzkopf
Jurado



Dr. Carlos García Núñez
Jurado



POSTGRADO EN ECOLOGÍA TROPICAL
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas

Núcleo "Pedro Rincón Gutiérrez", Edificio "A", La Hechicera, Mérida 5101 - República Bolivariana de Venezuela
Telefax: (58 - 274) 240 1255 / 240 1219 / 244 1575 - Web: www.web.ula.ve/ciencias/webicae Correo_e: poecotro@ula.ve

Dedicatoria

A mi Madre
Antonio Josué y Milena
Mi Familia

Agradecimientos:

A mi tutor: Fermín Rada, por su valiosa amistad, también por soportarme y apoyarme en esos momentos difíciles, y guiarme por el maravilloso mundo de la ecofisiología, además por hacer de las cosas más difíciles, algo simple, muchas gracias.

Al profesor: Benito Briceño, por su amistad, consejos, comentarios y asesorías durante la elaboración de esta investigación.

A los profesores: Aura Azócar, Teresa Schwarzkopf y Ramón Jaimez, por sus aportes y consejos en el anteproyecto.

A mis amigos: Manobanda, William, Alexis, Jorge, y los que se me escapan, en cada uno de ustedes siempre encontré una ayuda, en esos momentos que necesité de una manito.

A los amigos del páramo: Don Antonio, Don Martín y las autoridades civiles del páramo de San José.

A toda la familia del ICAE: A Los profesores(as), por sus conocimientos y paciencia, de todos aprendí mucho. Las secretarias: Nancy, Idalba, los técnicos: Milay y Francis gracias por su amistad y cariño.

A los técnicos: los “parceros” Williams y Johnny sin ustedes este trabajo no hubiese sido posible, además porque antes que nada fueron y seguirán siendo mis amigos.

Contenido

1. INTRODUCCION	1
1.1 La alta montaña como ambiente extremo	1
1.2. Características morfológicas de las especies de páramo	3
1.3 Estrés en plantas.....	5
1.4 Relaciones hídricas e intercambio de gases	7
1.5 Antecedentes de investigación sobre relaciones hídricas en rosetas de páramo	11
2. ÁREA DE ESTUDIO.....	18
2.1 Geología.....	19
2.2 Relieve	20
2.3 Suelos	20
2.4 Clima	20
2.5 Vegetación	21
2.6 Descripción de la especie	22
3. MATERIALES Y MÉTODOS	26
3.1 Trabajo de campo	26
3.2 Variables microclimáticas.....	26
3.3 Medición de potenciales hídricos foliares.....	28
3.4 Determinación de los componentes del potencial hídrico foliar.....	28
3.5 Intercambio de gases	30
3.6 Determinación del área foliar (AF) y área foliar específica (AFE)	30
3.7 Determinación de las características espectrales de la hoja.....	31
3.8 Relación área foliar / médula.....	32
3.9 Análisis estadístico.....	33
4. RESULTADOS	34
4.1 Características ambientales del área de estudio.....	34
4.1.2 Caracterización de variables microclimáticas en días nublados y soleados.....	38
4.2. Potenciales hídricos foliares.....	44
4.3. Análisis de las curvas presión – volumen.....	45
4.4 Intercambio de gases	48
4.5 Área foliar y área foliar específica	51
4.6 Características espectrales	53
4.7 Relaciones entre médula y área foliar	55
5. DISCUSIÓN	56
6. PERSPECTIVAS DE INVESTIGACIÓN	73
7. BIBLIOGRAFÍA.....	74
8. ANEXOS	87

LISTA DE TABLAS

TABLA 1. CARACTERÍSTICAS MORFO-ANATÓMICAS Y ECOFISIOLÓGICAS DE <i>RUILOPEZIA ATROPURPUREA</i> (A. C. SM.) CUATREC. (1) ARISTIGUETA (1964), (2) ROTH (1973)(3) BARUCH Y SMITH (1979), (4) ROSQUETE (2004).....	24
---	----

INDICE DE FIGURAS

- FIGURA 1. MAPA DE ECOSISTEMAS DE LOS ANDES VENEZOLANOS, CORDILLERA DE MÉRIDA, MOSTRANDO LA UBICACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO () (CHACÓN 2007).
..... 18
- FIGURA 2. *RUILOPEZIA ATROPURPUREA* (A) ADULTO, (B) JUVENIL Y (C) INDIVIDUOS JUVENILES EN EL PÁRAMO DE SAN JOSÉ A 3150 MSNM. LÍNEAS ROJAS MUESTRAN ESCALA CORRESPONDIENTE A 15 CM. 25
- FIGURA 4. VALORES DE TEMPERATURAS MÁXIMAS Y MÍNIMAS A 50 CM DEL SUELO (NOVIEMBRE DE 2010 A FEBRERO DE 2012). (A) MICROSITIO BAJO COPA DE ARBUSTOS (B) MICROSITIO EXPUESTO. TEMPERATURAS: MÁXIMAS (—) TEMPERATURAS MÍNIMAS (...). 37
- FIGURA 5. CONTENIDO DE AGUA DEL SUELO A 5 CM DE PROFUNDIDAD, EN MICROSITIO EXPUESTO ENTRE LOS MESES DE NOVIEMBRE DE 2010 A FEBRERO DE 2012. 38
- FIGURA 6. CICLOS DIARIOS DE RADIACIÓN TOTAL REPRESENTATIVOS DE LOS MICROSITIOS ESTUDIADOS. (A) NUBLADO MARZO, (B) NUBLADO ENERO, (C) SOLEADO MARZO, (D) SOLEADO ENERO. EXPUESTA (—) BAJO COPA DE ARBUSTO (...). 39
- FIGURA 7. CICLOS DIARIOS DE TEMPERATURA DEL AIRE REPRESENTATIVOS DE LOS MICROSITIOS ESTUDIADOS. (A) NUBLADO MARZO, (B) NUBLADO ENERO, (C) SOLEADO MARZO, (D) SOLEADO ENERO. EXPUESTA (—), BAJO COPA DE ARBUSTO (...). 40
- FIGURA 8. TEMPERATURAS FOLIARES Y DE AIRE PARA JUVENILES CORRESPONDIENTES A LOS MESES DE MARZO (ÉPOCA HÚMEDA), ENERO (EPOCA SECA). (A) NUBLADO MARZO, (B) NUBLADO ENERO, (C) SOLEADO MARZO, (D) SOLEADO ENERO. TEMPERATURA DE HOJA BAJO COPA DE ARBUSTOS(—), TEMPERATURA DE HOJA EXPUESTA (—) ,TEMPERATURA DE AIRE BAJO COPA DE ARBUSTOS (—) , TEMPERATURA DE AIRE EXPUESTA (----). 41
- FIGURA 9. TEMPERATURAS FOLIARES Y DE AIRE PARA PLANTAS ADULTAS. (A) NUBLADO MARZO, (B) NUBLADO ENERO, (C) SOLEADO MARZO, (D) SOLEADO ENERO. TEMPERATURA DE HOJA BAJO COPA DE ARBUSTOS(—), TEMPERATURA DE HOJA EXPUESTA (—) ,TEMPERATURA DE AIRE BAJO COPA DE ARBUSTOS (—) , TEMPERATURA DE AIRE EXPUESTA (----). 42
- FIGURA 10. VALORES DE DPV EN PLANTAS JUVENILES DE *R. ATROPURPUREA*. (A) NUBLADO MARZO, (B) NUBLADO ENERO, (C) SOLEADO MARZO, (D) SOLEADO ENERO. EXPUESTA (—) Y BAJO COPA DE ARBUSTO (...). 43
- FIGURA 11. VALORES DE DPV EN PLANTAS ADULTAS DE *R. ATROPURPUREA*. (A) NUBLADO MARZO, (B) NUBLADO ENERO, (C) SOLEADO MARZO, (D) SOLEADO ENERO. EXPUESTA (—) Y BAJO COPA DE ARBUSTO (...). 43

- FIGURA 12. VALORES PROMEDIOS DE POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR (Ψ_F) REGISTRADOS ENTRE LAS 6:00 Y 16:00 H PARA *R. ATROPURPUREA*. (A) NUBLADO MARZO, (B) NUBLADO ENERO, (C) SOLEADO MARZO, (D) SOLEADO ENERO. ADULTA BAJO COPA DE ARBUSTOS (—), ADULTA EXPUESTA (—) JUVENIL BAJO COPA DE ARBUSTOS (—) JUVENIL EXPUESTA (...). 45
- FIGURA 13. VALORES DE CURVAS PRESIÓN VOLUMEN, POTENCIAL OSMÓTICO EN EL PUNTO DE PÉRDIDA DE TURGOR (Ψ_{TLP}), MÓDULO DE ELASTICIDAD (E), CONTENIDO RELATIVO DE HUMEDAD EN EL PUNTO DE PÉRDIDA DE TURGOR (CR_{HTLP}), PARA INDIVIDUOS ADULTOS Y JUVENILES BAJO COPA DE ARBUSTOS Y EXPUESTOS PARA LOS MESES DE DICIEMBRE (D), ENERO (E) Y MARZO (M). LETRAS DISTINTAS CORRESPONDEN A DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS ($P < 0,05$) ENTRE MESES..... 47
- FIGURA 14. VALORES PROMEDIOS DE INTERCAMBIO DE GASES, DFFF: DENSIDAD DEL FLUJO FOTÓNICO FOTOSINTÉTICO ($MMOL\ M^{-2}S^{-1}$), Gs: CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA ($MMOL\ M^{-2}S^{-1}$), A: ASIMILACIÓN DE CO_2 ($MMOL\ M^{-2}S^{-1}$), E: TRANSPIRACIÓN ($MOL\ M^{-2}S^{-1}$), (A) ADULTOS, (J) JUVENILES, (N) NOVIEMBRE, (E) ENERO. LETRAS DISTINTAS CORRESPONDEN A DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS ($P < 0,05$) ENTRE MESES (DIFERENTE MES – MISMO SITIO), NÚMEROS DISTINTOS CORRESPONDEN A DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS ($P < 0,05$) ENTRE SITIOS (DIFERENTE SITIO – MISMO MES). 50
- FIGURA 15. VALORES PROMEDIOS DEL ÁREA FOLIAR Y ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA DETERMINADOS PARA LAS HOJAS DEL CENTRO DE LA ROSETA EN INDIVIDUOS JUVENILES Y ADULTOS DE *R. ATROPURPUREA*. LETRAS DISTINTAS CORRESPONDEN A DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS ($P < 0,05$) ENTRE SITIOS (DIFERENTE SITIO – MISMO ESTADÍO), NÚMEROS DISTINTOS CORRESPONDEN A DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS ($P < 0,05$) ENTRE ESTADÍOS (DIFERENTE ESTADÍO – MISMO SITIO). 52
- FIGURA 16. CARACTERÍSTICAS ESPECTRALES PROMEDIOS DE (ABSORBANCIA, REFLECTANCIA, TRANSMITANCIA) DETERMINADAS PARA MUESTRAS FOLIARES DE INDIVIDUOS JUVENILES Y ADULTOS BAJO COPA DE ARBUSTOS Y SITIOS EXPUESTOS. LETRAS DISTINTAS CORRESPONDEN A DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS ($P < 0,05$) ENTRE SITIOS (DIFERENTE SITIO – MISMO ESTADÍO), NÚMEROS DISTINTOS CORRESPONDEN A DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS ($P < 0,05$) ENTRE ESTADÍOS (DIFERENTE ESTADÍO – MISMO SITIO). 54
- FIGURA 17. RELACIÓN ENTRE EL VOLUMEN DE LA MÉDULA CON RESPECTO AL ÁREA FOLIAR TOTAL DE INDIVIDUOS ADULTOS BAJO COPA DE ARBUSTOS Y EXPUESTOS DE *R. ATROPURPUREA*. 55

LISTA DE ANEXOS

- Anexo 1. Resumen mensual de temperaturas para los micrositios expuesto y bajo copa de arbustos. Noviembre de 2010 a febrero de 2012. Valores máximos (max), mínimos (min) y promedios y error (Prom).....87
- Anexo 2. Resumen mensual de radiación total (8:00 a 16:00) para los micrositios expuesto y bajo copa de arbustos. Noviembre de 2010 a febrero de 2012. Valores máximos (max), mínimos (min) y promedios y error (Prom).....87
- Anexo 3. Resumen mensual de contenido de agua en el suelo a -5 cm del suelo para los micrositios expuesto y bajo copa de arbustos. Noviembre de 2010 a febrero de 2012. Valores máximos (max), mínimos (min) y promedios y error (Prom).....88
- Anexo 4. Valores promedios diarios de temperatura de aire y hoja en días nublados y soleados en individuos de *Ruilopezia atropurpurea* para la época húmeda (Marzo) y época seca (Enero)88
- Anexo 5. Valores promedios de los principales componentes del potencial hídrico foliar en juveniles y adultos bajo copa de arbustos y expuestos obtenidos a través de curvas presión-volumen, realizadas durante tres meses distintos (n=5 para cada mes) (\pm) error estandar. Ψ_{t1p} : Potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (MPa); Ψ_{100} : Potencial osmótico de saturación (MPa); ϵ : Módulo de elasticidad (MPa). CRH_{t1p} : Contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgor (MPa).....89
- Anexo 6. Resumen de trabajos en intercambio de gases en plantas de alta montaña.....90
- Anexo 7. Diferencias significativas ($P < 0,05$) de los máximos promedios de potenciales hídricos.....91

RESUMEN

Las regiones de alta montaña tropical presentan un gran interés desde el punto de vista ecofisiológico ya que las peculiares características de estos ambientes extremos y han constituido un escenario muy especial para la evolución de adaptaciones morfológicas y fisiológicas de organismos que las habitan. La interacción de temperaturas extremas, alta radiación y limitada disponibilidad de agua determinan las características morfológicas y fisiológicas, así como la sobrevivencia y distribución de plantas en la alta montaña.

Las rosetas gigantes, forma de vida dominante del páramo, poseen características morfológicas y fisiológicas muy particulares (hojas pubescentes y tallos con una médula bien desarrollada). Sin embargo, encontramos en el páramo de San José, una especie con características contrastantes de las demás rosetas que habitan estos ambientes, es el caso de *Ruilopezia atropurpurea*, endémica de la Cordillera de Mérida, con una distribución entre los 2500 y 3700 m que posee hojas glabras en la haz y presenta un tallo poco desarrollado.

Abordamos el tema desde las respuestas ecofisiológicas y morfológicas y como estas influyen en las características morfofisiológicas de plantas en estadios juveniles y adultos bajo diferentes condiciones microambientales para entender el éxito de esta especie en este ambiente extremo.

Las variables medidas fueron: caracterización ambiental del sitio y sus micrositos (radiación total, temperatura del aire y contenido de agua en el suelo), relaciones hídricas (potenciales hídricos foliares, componentes del potencial hídrico a través de curvas presión-volumen), intercambio de gases (conductancia estomática, transpiración y asimilación de CO₂), características morfológicas y espectrales y relación área foliar médula. Los valores de potencial hídrico estuvieron por encima del punto de pérdida de turgor tanto en la época húmeda como en la época seca a excepción de los individuos juveniles en la época seca que fueron más negativos en horas del medio día. Los sitios bajo la copa de los arbustos fueron más favorables que los sitios expuestos, las conductancias estomáticas estuvieron entre 80 mmol m⁻² s⁻¹ y 150 mmol m⁻² s⁻¹ en época seca y entre 350 mmol m⁻² s⁻¹ y 450 mmol m⁻² s⁻¹ en época húmeda. La asimilación de CO₂, al igual que la conductancia estomática,

fue superior en la época húmeda con valores máximos promedios de un día de hasta $11 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y en la seca $6 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. El área foliar promedio presentada en las hojas de individuos adultos fue superior que la de las hojas de individuos juveniles en cada micrositio. En estos últimos, el área foliar fue superior cuando se encontraban bajo la copa de los arbustos. La reflectancia y transmitancia fue superior en los juveniles y la absorbancia fue similar entre estadíos.

En términos ecofisiológicos (relaciones hídricas e intercambio de gases) *R. atropurpurea* presenta una gran similitud con las demás rosetas que habitan la alta montaña a tal punto que las variables ecofisiológicas medidas pudieran relacionarse más con la estacional climática que por la edad de los individuos y/o la condiciones microclimáticas de los sitios donde había la presencia de esta especie.

1. INTRODUCCION

1.1 La alta montaña como ambiente extremo

Las montañas abarcan una sustancial parte de la superficie terrestre mundial (Berry y Björkman 1981) extendiéndose desde la Antártida al Ártico, a través de un amplio ámbito de provincias climáticas (Azócar y Rada 2006). En los Andes tropicales los páramos se extienden por las regiones más elevadas de Venezuela, Colombia y Ecuador, con algunas ramificaciones hacia el norte en Costa Rica y Panamá y hacia el sur en el norte de Perú (Monasterio 1980). Los páramos presentan ciertas características climáticas, geomorfológicas y ecológicas muy particulares, que determinan las diferentes respuestas de las plantas para su sobrevivencia a estas altitudes (Azócar 1981).

En estos ambientes, el clima es fundamentalmente influenciado por dos circunstancias geográficas: bajas latitudes en conjunto con altas elevaciones, lo que implica, en primer lugar, una constancia climática anual (las variaciones térmicas de mes a mes son inconspicuas), con marcados ciclos diarios que constituyen la pulsación ambiental más característica y de mayor relevancia. En segundo lugar, las altas elevaciones provocan baja presión y temperatura del aire e intensa radiación que conllevan a una fuerte demanda evaporativa y alta nubosidad (Azócar y Rada 2006).

Con el aumento de la altitud disminuye de forma importante la capa atmosférica protectora, aumentando la incidencia de la radiación, que es extremadamente alta (Ball et al. 1991, Germino y Smith 1999, Bader et al. 2007), dando como resultado a la vegetación características morfo-anatómicas muy particulares y convergentes en las diferentes zonas a nivel global (Hedberg 1964, Hedberg y Hedberg 1979). De este modo, tal como se mencionara anteriormente, son

zonas de alta variación térmica diaria y baja variación térmica anual, aunado a la ocurrencia ocasional y estocástica de temperaturas congelantes nocturnas con mayor probabilidad de ocurrencia a mayor altitud y en períodos más secos (Monasterio 1980,1986). Esto llevó a Hedberg (1964) a describirlo como un clima en el que “es invierno cada noche y verano cada día”.

La dinámica espacio temporal de la precipitación es bastante peculiar para cada montaña, pues depende directamente de las condiciones topográficas, exposición y orientación de las mismas. Sin embargo, es posible apreciar ciertas tendencias generales como son los incrementos de precipitación desde bajas a medianas altitudes (rangos asociados a bosques montanos húmedos) mientras que a nivel tropical y ecuatorial disminuyen de forma lineal a partir de los 1500 msnm con patrones hídricos estacionales notables, intensas lluvias, alternando con meses casi completamente secos (Laushcer 1976, Sarmiento 1986, Monasterio y Vuilleumier 1986, Rundel 1994).

La precipitación anual puede variar entre 650 mm en las vertientes seca, hasta 1800 mm en la húmeda, determinando así la existencia de páramos secos y húmedos en los Andes venezolanos (Azócar y Fariñas 2003, Ataroff y Sarmiento 2004). Además, la distribución de las precipitaciones a lo largo del año, muestra una estación seca muy bien definida, con patrones unimodales (patrón llanero), con los mínimos valores entre diciembre y abril, y bimodales (patrón lacustre), con dos máximos en precipitaciones, el primero entre abril y mayo, y el segundo entre septiembre y octubre (Cavieres y Piper 2004, Gieger y Leuschner 2004, Brodersen et al. 2006).

1.2. Características morfológicas de las especies de páramo

Este original ambiente muestra respuestas evolutivas convergentes en morfología y fisiología (Monasterio y Sarmiento 1991). Encontramos aquí un ambiente único donde las plantas deben adaptarse, tanto a las condiciones de baja temperatura y altas radiaciones incidentes durante cualquier día del año, como también a las condiciones de estrés hídrico durante algunos meses del año a través de distintas características fisiológicas, morfológicas y anatómicas que le permitan la sobrevivencia (Rada et al. 1987). Para algunos autores como Tranquilini (1964), Mooney et al. (1965) y Sveshnikova (1970), el aumento en la altitud y las variaciones tan extremas que se presentan en estos lugares en cuanto a la radiación y temperatura tiende a inducir en la vegetación que habita la alta montaña una mayor xeromorfia, la cual las hacen similares, en muchos aspectos, a las plantas de desierto (Smith y Geller 1979), y por esto en plantas de grandes altitudes se ha propuesto el término escleromorfia (Jones 1983).

Fisionómicamente los páramos están "dominados" por gramíneas en macolla, arbustos y "árboles" monocaulos y las rosetas caulescentes gigantes. Esta flora de los páramos se ha originado a partir de elementos extratropicales, tanto australes como boreales, preadaptados a las bajas temperaturas, pero no a la isoterminia anual, ni a la falta de una definida estación de crecimiento. Es en esta flora de origen tropical donde se encuentran las más notables estrategias y adaptaciones morfofuncionales, relacionadas con las economías del carbono, los nutrientes y el balance hídrico (Monasterio y Sarmiento 1991).

Las convergencias morfológicas de rosetas caulescentes gigantes en regiones geográficamente aisladas sugieren que esta forma de vida debe presentar una

solución adaptativa a las presiones selectivas especiales que prevalecen en estos ambientes (Azócar y Rada 2006). Dentro de estas rosetas, el complejo *Espeletia* es el taxón que ha experimentado un intenso proceso de especiación que continua (Cuatrecasas 1979) y por ende un mayor éxito ecológico siendo uno de los más estudiados en este ambiente, además de ser endémico de las regiones andinas (Baruch y Smith 1979, Azócar y Rada 2006).

La mayoría de las rosetas gigantes de la alta montaña andina presentan caracteres morfológicos muy conspicuos, que las diferencian de las demás formas de crecimiento en el páramo: i) una gruesa capa de hojas muertas que rodea el tallo de especies caulescentes, ii) una voluminosa médula central que presentan los tallos de las especies y iii) pubescencia foliar (Azócar y Rada 1993, Monasterio y Sarmiento 1991). Hedberg (1964), Smith (1980,1981), Goldstein y Meinzer (1983), y Azócar y Rada (1993), sugieren que sin la presencia de las hojas marcescentes adheridas al tallo, los tejidos del tallo se congelarían y por lo tanto el agua no estaría disponible para remplazar las pérdidas transpiracionales de la mañana, lo cual ocasionaría marchitez y muerte de las hojas, y en los páramos más altos, su supresión puede ocasionar 100% de mortalidad. En el caso particular de la alta montaña tropical, diferentes estudios apuntan a que la pubescencia foliar juega un papel importante en el balance térmico a través de un acoplamiento entre la radiación incidente y las temperaturas del aire y foliar (Meinzer et al. 1994) y a través de una alta reflexión de la radiación incidente que ayuda a evitar el sobrecalentamiento. Baruch y Smith (1979), Goldstein et al. (1987) y Rosquete (2004) encuentran que entre un 13% y un 21% de la radiación que llega a la superficie foliar es reflejada por dicha pubescencia en diferentes especies de

los géneros *Coespeletia* y *Espeletia*. Otras características morfológicas de algunas rosetas incluyen: La reducción del área foliar, como respuesta a un medio ambiente seco, acompañado por ciertas modificaciones en su estructura interna, disminución del tamaño de las células epidérmicas y del mesófilo, 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 (Shields 1950, Parker 1968, Turner et al. 1981, Shonherr 1982, Jones 1983, Torres 1998).

Sin embargo, otras rosetas gigantes que habitan estas regiones, no presentan estas características, por lo que deben exhibir otros mecanismos que garanticen su supervivencia (Azócar y Rada 2006). Dentro de esta perspectiva, Cuatrecasas (1976) propuso una nueva clasificación para las especies del antiguo género *Espeletia*, basado en características morfológicas y anatómicas, estableciendo así, una nueva subtribu (*Espeletiinae*). Dentro de esta subtribu, compuesta por nueve géneros, además de los géneros *Coespeletia* y *Espeletia*, se encuentra el género *Ruilopezia*, descrito como “caulirrósulas monocárpicas con sinflorescencias terminales” (Cuatrecasas 1987). *Ruilopezia atropurpurea* (A.C.Sm). Cuatrecasas, anteriormente *Espeletia atropurpurea*, pertenece a este género y tiene diferencias morfológicas entre las que encontramos hojas coriáceas y de tamaños variables, menor tamaño de médula, ausencia de pubescencia etc., en relación a otras del grupo de las rosetas gigantes de páramo.

1.3 Estrés en plantas

Dado lo amplio del uso del término “estrés” en la bibliografía científica, se enumerarán algunas definiciones enunciadas en la literatura. La definición

biofísica de estrés, involucra una fuerza ejercida sobre un objeto en relación con el área sobre la cual se aplica (es decir, posee un significado equivalente al de presión). Por lo tanto, el término estrés, en el marco de la fisiología vegetal refleja la magnitud de presión ambiental que fuerza al cambio en la fisiología de una planta (Nilsen y Orcutt 1996). Levitt (1980) definió al estrés como ‘cualquier factor ambiental, potencialmente desfavorable para los organismos vivos’. Muchas de las aproximaciones que se han formulado en relación con este concepto son a veces imprecisas y no exentas de una fuerte dosis de subjetividad (Tardieu 1997).

Es bastante frecuente que dos o más factores de estrés coexistan, pudiendo ser la interacción resultante de tipo sinérgico (Nilsen y Orcutt 1996). Un ejemplo de esto es el estrés hídrico, donde la falta de agua puede interactuar con altas temperaturas y altas radiaciones.

En sentido amplio, el estrés hídrico, incluye en realidad dos tipos de estrés contrapuestos: por déficit o por exceso de agua en el suelo (‘flooding’ o ‘waterlogging’) (Nilsen y Orcutt 1996, Samad et al. 2001). Según algunos autores, sequía es un concepto de tipo meteorológico más que fisiológico, ya que se refiere a un período en el cual las precipitaciones no compensan el agua perdida por evapotranspiración (Passioura 1996). Es decir, la presencia de un ‘déficit hídrico’ (transpiración superando la absorción de agua) a causa de que las precipitaciones son insuficientes para satisfacer la demanda, produciendo una sequía estacional.

Las plantas responden a estos períodos de estrés de forma muy diferente. En términos generales la respuesta a estos procesos estresantes depende de su intensidad y su duración. En procesos de poca duración, las plantas pueden

disminuir las pérdidas de agua, regulando la tasa de transpiración. En procesos de mayor duración, presentarán adaptaciones que les permita mantener el estatus hídrico, como por ejemplo: producir ajustes osmóticos, disminución del tamaño de las hojas, pérdida de las hojas, entre otras (Levitt 1980, Goldstein et al. 1989).

Según Levitt (1980) las plantas pueden sobrevivir en ambientes con baja disponibilidad de agua a través de estrategias de evasión y/o tolerancia. En el primer caso, la planta mantiene un estado hídrico favorable, i.e. potenciales hídricos más positivos, a través de estrategias que incluyen variaciones en distintas características morfológicas y fisiológicas de las plantas, como por ejemplo, la presencia de pubescencia, el tamaño y ángulo foliar, desarrollo de una médula reservoria de agua, entre otras. En el segundo caso, las plantas sobreviven a través de adaptaciones fisiológicas, que les permiten continuar funcionando a pesar de que ocurra una deshidratación del protoplasma y sus potenciales hídricos sean muy negativos.

1.4 Relaciones hídricas e intercambio de gases

Uno de los aspectos importantes en la estrategia de las plantas, en ambientes donde se produce una variación de la disponibilidad de agua, es el mantenimiento del turgor. Las plantas vasculares necesitan del mantenimiento de un balance hídrico positivo para poder realizar sus funciones vitales (Goldstein et al. 1989). Para que esto pueda darse, las plantas deberán mantener un suministro de agua adecuado durante gran parte del día y/o mantener valores de turgor positivos de las células foliares.

El otro factor que determina el estado hídrico de las plantas, es el poder evaporativo del aire, que depende directamente de la humedad relativa y las

temperaturas foliares y del aire. A pesar de que la mayor demanda evaporativa del aire ocurre durante la época seca, esta puede afectar el balance hídrico de las plantas durante días despejados de la época húmeda (Azócar y Rada 2006).

La resistencia de las plantas al déficit hídrico viene dada por la capacidad de las mismas a ajustar sus características hídricas en periodos más desfavorables. En este sentido, una herramienta clave para el estudio de esta capacidad de ajuste son las curvas presión-volumen, mediante las cuales es posible estimar los diferentes componentes del potencial hídrico foliar. Algunos autores (He et al. 2007) sugieren que la capacidad de las plantas a resistir la sequía puede estimarse con la utilización exclusiva de las curvas presión-volumen. La comparación directa de parámetros como el potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor y los potenciales hídricos mínimos de campo permiten realizar mediciones de cuan cerca del punto crítico de funcionamiento se encuentra las plantas en campo.

Las limitaciones hídricas pueden causar la disminución significativa en la adquisición de CO₂ de las plantas por cierres estomáticos. Estas limitaciones afectan de forma directa el balance de carbono de las mismas (García-Núñez et al. 2004).

La naturaleza 'química' o 'hidráulica' del control en el cierre estomático asociado al estrés hídrico es un tema de intenso debate, sin embargo, este proceso como estrategia ha sido reportado en especies de las zonas montañosas tropicales, en rosetas gigantes (Goldstein et al. 1984, Rada et al. 1998), en árboles del genero *Polylepis* (Rada et al. 1996, Azócar et al. 2007) y otras formas de vida (Azócar y Rada 2006).

El cierre estomático (y la consecuente disminución de la conductancia) es uno de los efectos del estrés hídrico más ampliamente conocidos. El fenómeno está vinculado al aumento de los niveles xilemáticos (o cambios en la compartimentalización) del ácido abscísico (ABA), aunque la intensidad de la respuesta puede ser modulada por otros factores, entre los que encontramos, el gradiente de presión parcial de vapor de agua (DPV), de forma aún no del todo esclarecida (Tardieu 1997, Tardieu y Simonneau 1998). Es un hecho conocido que el cierre estomático puede inducirse aún antes de cualquier cambio detectable en el potencial hídrico y el contenido relativo de humedad de las hojas. Actualmente se acepta la existencia de una señal hipotética proveniente de las raíces (Flexas y Medrano 2002), asociada con el ácido abscísico (ABA), aunque el mecanismo exacto del proceso parece ser complejo y no ha sido esclarecido aún (Davies y Gowing 1999).

La acumulación de osmolitos en las células vegetales resulta en una disminución del potencial osmótico, permitiendo el mantenimiento de la absorción de agua y de la presión de turgencia. En condiciones de estrés hídrico esto puede contribuir al mantenimiento de diversos procesos fisiológicos tales como la apertura estomática, la fotosíntesis y la expansión celular (Serraj y Sinclair 2002). Esta respuesta al déficit hídrico es conocida como ajuste osmótico.

El ajuste osmótico y el incremento de la elasticidad en la pared celular ayudan a mantener un mayor turgor celular a bajos potenciales del agua en el tejido (Kramer y Boyer 1995) lo cual permitiría a las plantas sobrevivir y crecer durante la sequía. Presentar mayores ajustes osmóticos les permite a las plantas tomar agua del suelo en condiciones de sequía (Tyree 1976), y el

mantenimiento de un potencial de turgencia positivo a valores más bajos de potencial hídrico, favoreciendo el crecimiento celular (Green et al. 1971). Por otro lado, las paredes celulares poco elásticas crean un gradiente de potencial que permite a la planta absorber agua en suelos secos, con pérdidas en el contenido relativo de agua simplástica (Lo gullo et al. 1986).

Las plantas deben tener un balance hídrico favorable, es decir la cantidad de agua perdida (transpiración) y la utilizada (fotosíntesis), debe ser igual a la cantidad incorporada mediante la absorción a través de las raíces. Los estomas son los principales conductos por los cuales el vapor de agua difunde hacia el exterior de la hoja y el CO_2 entra a la misma, produce una inevitable asociación entre agua perdida y carbono ganado que se conoce como paradigma de la función estomática. Esta doble función del estoma determina que los aumentos en la apertura estomática produzcan un incremento en la tasa potencial en la cual el CO_2 puede difundir a los plastidios, pero también incrementa la tasa de pérdida de agua por transpiración.

1.5 Antecedentes de investigación sobre relaciones hídricas en rosetas de páramo

La alta montaña indudablemente constituye un ambiente extremo en términos hídricos y térmicos. A pesar de que hoy en día se cuenta con una caracterización muy completa de las zonas de alta montaña tropical y en especial de ambientes de páramo, los estudios que se han hecho en relación a estas variables corresponden en su mayoría a plantas dominantes de estos ecosistemas de los géneros *Espeletia* y *Coespeletia*. Sin embargo, hay plantas dentro de las rosetas gigantes que presentan diferentes características morfológicas y fisiológicas lo que nos permite pensar que deberían presentar estrategias distintas que le permitan sobrevivir estos mismos ambientes.

A este respecto, hay muy pocos estudios sobre *Ruilopezia atropurpurea*, roseta endémica de la Cordillera de Mérida que muestra características distintas a las expuestas anteriormente para rosetas gigantes (Cuatrecasas 1979, Baruch y Smith 1979, Sodja 2001, Rosquete 2004, Silva 2010).

A nivel de la vegetación de páramo, existen variadas respuestas de las plantas a diferentes factores ambientales. Estos estudios muestran que diferentes especies de los géneros *Espeletia* y *Coespeletia* no tienen la capacidad de resistir potenciales hídricos muy negativos (Goldstein et al. 1984, Goldstein et al. 1989, Estrada et al. 1991, Rada et al. 1998, Rada et al. 2012). Todos estos autores coinciden en que la médula del tallo, el principal reservorio de agua, es capaz de compensar parcialmente las pérdidas transpiracionales diarias para poder resistir los períodos de déficit hídrico (Goldstein et al. 1984, Goldstein y Meinzer 1986).

Goldstein et al. (1985) y Orozco (1986) reportan que plantas juveniles de diferentes especies del género *Coespeletia* alcanzan potenciales hídricos más

negativos que las adultas, debido a la falta de una médula reservoria de agua, y que además los mecanismos fisiológicos exhibidos por los individuos juveniles pueden resultar insuficientes para mantener potenciales hídricos positivos. Diferentes autores han reportado que la falta de una médula en plantas puede determinar un mayor riesgo de mortalidad durante períodos de baja disponibilidad de agua (Antonovicks 1972, Maruta 1976, Cook 1979, Jordán y Nobel 1981, Solbrig 1981, Sarukhan 1980, Smith 1984, Guariguata y Azócar 1988).

Aunque los estudios de intercambio de gases en las diferentes formas de vida en los últimos años ha ido en aumento en su mayoría corresponden a árboles de alta montaña entre los que encontramos *Polylepis spp.* En los que respecta a rosetas gigantes son pocos y podemos citar los realizados por diferentes autores (Baruch y Smith 1979, Schulze et al. 1985, Rada et al. 1996, Rada et al. 2012, ver tabla resumen en anexo 6).

En el caso específico de *Ruilopezia atropurpurea*, en cuanto a su distribución, Baruch y Smith (1979), Sodja (2001) y Rosquete (2004) coinciden en que esta especie se limita a sitios húmedos bajo copa de arbustos, es indiferente en las distintas orientaciones (norte, sur, este y oeste) y se encuentra en sitios inclinados. Por el contrario, Silva (2010) en un estudio de la distribución de diferentes especies de rosetas en el Páramo de San José, estado Mérida, reporta que *Ruilopezia atropurpurea* se encuentra sólo en la vertiente seca, tanto en laderas cóncavas como convexas y sobre suelos con poca humedad. Rosquete (2004) destaca que *R. atropurpurea* mantiene temperaturas foliares cercanas a las del aire, transmitiendo una cantidad importante de radiación. Cabe destacar que pese a no tener pubescencia, esta especie puede

establecerse por encima de los 3450m (estación “La Aguada”), y aunque sus hojas glabras estarían enfrentando estas condiciones estas se minimizarían muy probablemente a la protección que le brindan las antocianinas y otros polifenoles frente a la alta radiación UV. Este autor señala que el color que presenta la hoja en su contorno, hace presumir la presencia de estos compuestos químicos, de hecho esta especie fue denominada *Ruilopezia atropurpurea* por su leve coloración púrpura del contorno de sus hojas.

En relación a aspectos de balance térmico que pueden incidir sobre las relaciones hídricas de *R. atropurpurea*, Baruch y Smith (1979) y Rosquete (2004) determinaron que esta especie presenta un promedio de temperatura foliar similar a *Espeletia schultzii*, especie pubescente que crece en un mismo micrositio bajo las mismas condiciones.

A nivel hídrico, Baruch y Smith (1979) encontraron que *R. atropurpurea* presentó potenciales hídricos foliares más negativos que los encontrados en *E. schultzii*.

Por otra parte, en relación a las propiedades espectrales de las hojas de *R. atropurpurea*, Rosquete (2004) reporta valores de reflectancia y transmitancia de 11% y 12%, respectivamente. Estos datos no coinciden con los de Silva (2010) quien describe valores de reflectancia y transmitancia de 8 % y 3%, respectivamente.

Rosquete (2004), en el estudio del balance energético foliar en *R. atropurpurea* (Especie glabra) y *Espeletia schultzii* (Especie pubescente) encontró que las estrategias adaptativas con que ambas especies enfrentan el exceso de radiación son contrastantes *R. atropurpurea* refleja aproximadamente la mitad

de la radiación de la radiación que *E. schultzii* pero transmite el doble no siendo esto una limitante para su establecimiento en el ambiente de “La Aguada”.

Por último no encontramos estudios de las interacciones entre *R. atropurpurea* y otras especies de plantas, teniendo en cuenta que los efectos de la facilitación difieren mucho con respecto a los competitivos; un vecino puede también proveer beneficios de forma directa (i.e. sombra, temperatura y humedad más favorables, mayor disponibilidad de nutrientes y oxígeno en el suelo) o indirecta (i.e. eliminación de competidores, disuasión de predadores, microbiota edáfica asociada, incremento en las visitas de polinizadores) (Callaway 1995). Bertness y Callaway (1994) sugieren que tal regulación de las condiciones bióticas y abióticas en la vecindad de las plantas, mediada por otras plantas, no es un rasgo idiosincrático de ciertas comunidades sino más bien un fenómeno generalizado.

1.6 HIPOTESIS

Dadas las diferencias morfológicas (ausencia de pubescencia, hojas coriáceas, menor tamaño de la médula) de *Ruilopezia atropurpurea* en relación con las rosetas dominantes del páramo, se espera que presente diferentes respuestas ecofisiológicas para enfrentar las condiciones de déficit hídrico, tanto estacional como diario, presentes en estos páramos andinos.

Por otra parte, en el caso particular del páramo de San José, *R. atropurpurea* se encuentra distribuida indistintamente en ambientes con condiciones contrastantes (totalmente expuestas y bajo las copas de distintos arbustos). Dadas estas características contrastantes, esperaríamos encontrar que esta especie responda de manera diferencial, ajustando distintas características ecofisiológicas (morfológicas y/o de sus relaciones hídricas) para poder establecerse en dichos ambientes.

Finalmente, dado que las plantas juveniles de esta especie, por una parte se encuentran bajo condiciones de temperatura foliares mayores diurnas y menores nocturnas cerca del suelo en relación a las maduras y por otra parte, no poseen una médula reservoria de agua, esperaríamos que presenten estrategias en cuanto a su morfología y fisiología que le den una mayor capacidad de resistencia para sobrevivir estas condiciones adversas.

1.7 OBJETIVOS

Objetivo general

Estudiar los cambios morfofisiológicos y las relaciones hídricas de plantas juveniles y adultas de *Ruilopezia atropurpurea* en respuesta a ambientes contrastantes (bajo copa de arbustos o expuesta) en el páramo de San José en la Cordillera de Mérida.

Objetivo específico

- Caracterizar las condiciones microclimáticas (radiación, humedad relativa, temperatura y contenido de agua en el suelo) en los diferentes sitios (bajo copa de arbustos y expuestos) donde se encuentran los individuos de *R. atropurpurea*.
- Evaluar los potenciales hídricos en cursos diarios y los componentes del mismo mediante curvas presión-volumen de individuos juveniles y adultos en ambientes contrastantes y durante estaciones húmeda y seca en los sitios de muestreo del páramo de San José.
- Estudiar las características del intercambio de gases (conductancia estomática, transpiración y asimilación de CO₂) en individuos juveniles y adultos en ambientes contrastantes y durante estaciones húmeda y seca en los sitios de muestreo del páramo de San José.
- Estudiar los cambios morfológicos (tamaño y forma de las hojas, relación médula-área foliar) en *R. atropurpurea* en etapa juvenil y adulta en dos ambientes contrastantes (bajo copa de arbustos de arbustos y áreas expuestas en el páramo).

- Determinar el área foliar promedio y área foliar específica en individuos juveniles y adultos de *R. atropurpurea* bajo diferentes condiciones ambientales.
- Analizar las características espectrales (radiación reflejada, absorbida y transmitida) de hojas de plantas juveniles y adultas bajo las dos condiciones microambientales propuestas.

2. ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio se realizó en la localidad de San José del Sur, municipio Campo Elías del estado Mérida (8° 19' 43" N, 71°18'19" O) a 3150 msnm (figura 1). En el límite entre las dos vertiente húmeda y seca. Por un lado una vertiente seca (vertiente intermontana, San José) con precipitaciones anuales de 900 mm (Estación climática de Tostos). Por otro lado, una vertiente húmeda con precipitaciones de 1300 mm (Estación Aricagua, vertiente llanera, cuenca del Río Mucutuy) (Monasterio y Reyes 1980).

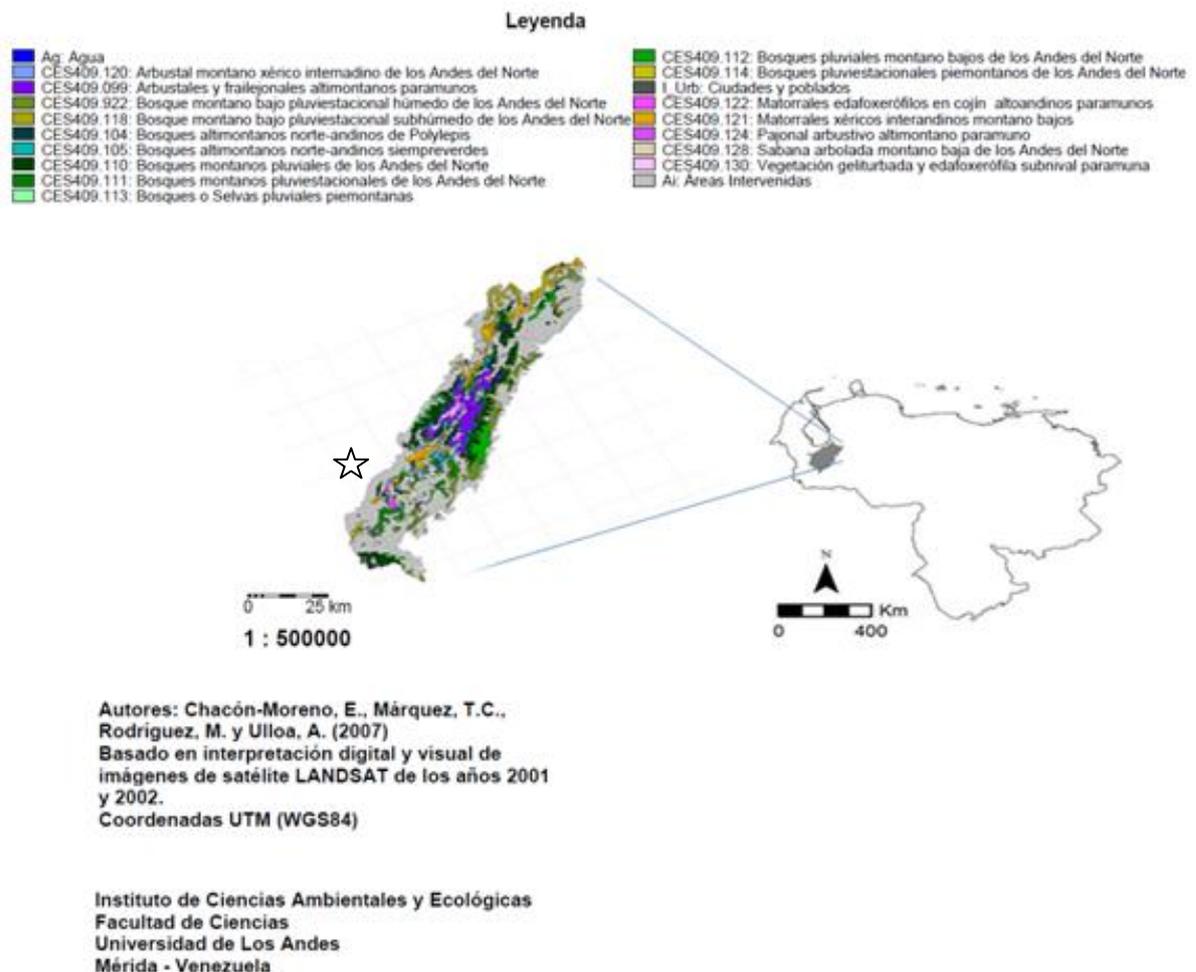


Figura 1. Mapa de ecosistemas de los andes venezolanos, cordillera de Mérida, mostrando la ubicación del área de estudio (☆Chacón 2007).

Las precipitaciones tienden a tener un patrón típicamente llanero, con lluvias durante nueve meses o más, y una estación seca de tres meses o menos para la vertiente llanera (húmeda), y dos períodos de menor precipitación para la vertiente intermontana (seca). Sin embargo, aproximadamente después de las 15:00 h se presenta una fuerte nubosidad durante la mayor parte del año, cubriendo ambas vertientes en la parte más elevada de la montaña. La posición de este límite arbóreo en Venezuela, varía dependiendo de la vertiente (Suárez, 2009), siendo siempre más bajo para las vertientes secas (2400 a 2700 m) se pasa de un bosque siempre-verde montano alto a zonas de bosque pre-paramero, y luego al páramo propiamente dicho y en las húmedas el páramo andino se encuentra entre los 3200 y 3500 m de altitud. Este sitio presenta una temperatura media anual de 8°C (Dulhoste 2010).

El páramo de San José corresponde a una unidad ecológica de Páramo Andino con características propias y diferenciales, entre las que podemos encontrar que su límite inferior se encuentra a 2800 msnm y su límite superior alcanza los 3300 msnm (Ataroff y Sarmiento 2004).

2.1 Geología

Los Andes venezolanos constituyen una cadena montañosa localizada entre las latitudes 7° 30' y 10° 10' N y las longitudes 69° 20' y 72° 50' O. Su historia geológica es compleja y se ha constituido en ciclos de sedimentación en cuencas marinas alternados con periodos de orogénesis (Schubert 1980).

La aparente ausencia de depósitos sedimentarios cuaternarios ocurre por la insuficiente elevación durante la mayor parte del pleistoceno pues habría sido afectado 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 (Monasterio 1980).

2.2 Relieve

El relieve en el área de estudio es el característico para una zona de montaña, con topografía accidentada y fuertes pendientes; presenta laderas con orientación Noroeste y Sureste, con vertientes hacia el Lago de Maracaibo (Monasterio 1980).

2.3 Suelos

Los suelos del Páramo Andino se desarrollan sobre sedimentos de origen glacial y fluvioglacial. En general, son jóvenes, de baja estabilidad y con alta frecuencia de paleosuelos. Altitudinalmente hay una marcada diferencia morfobioclimática en subregiones a saber: periglacial, páramo propiamente dicho y páramo bajo (Malagón 1982 y 2002). Durán (1992) describió los suelos del páramo de San José, como ácidos, esqueléticos, de textura predominantemente arcillosa, con susceptibilidad a la erosión de moderada a alta.

2.4 Clima

En los páramos de la Cordillera de Mérida se presentan dos patrones de distribución anual de las lluvias, dependiendo de la orientación de los mismos. Los páramos orientados hacia la vertiente llanera reciben la influencia de dicha zona presentando un patrón de distribución biestacional, mientras que los páramos orientados hacia la cuenca del lago de Maracaibo, presentan un

patrón tetraestacional (Andressen, et al. 1973). Según Durán (1992), como consecuencia de su orientación, en el páramo de San José se puede observar la influencia de los dos patrones de precipitación antes mencionados, debido a la presencia de dos vertientes ubicadas una hacia el río Caparo, que recibe la influencia del patrón de precipitación llanero (biestacional) y otra hacia la cuenca media del río Chama con influencia del patrón de precipitación del lago de Maracaibo (tetraestacional), recibiendo por lo tanto cada vertiente una influencia climática diferente.

2.5 Vegetación

La flora de las altas montañas andinas está compuesta por una mezcla de elementos florísticos de varios orígenes: elementos tropicales que se han adaptado a las zonas de alta montaña y elementos de zonas templadas que han migrado hacia regiones tropicales. Los cambios en la vegetación están relacionados con los cambios en la temperatura media anual asociados al gradiente altitudinal y con los cambios en la precipitación (Monasterio 1980).

El páramo de San José exhibe en su mayoría una vegetación correspondiente a la de Páramo Andino, donde predomina la formación pajonal paramero estableciéndose poblaciones de rosetas caulescentes acompañadas por algunas herbáceas y pequeñas franjas de especies arbustivas. En el límite inferior del gradiente altitudinal estudiado se comienza a observar una estructura boscosa compleja, con estratos difíciles de definir, dominada por árboles de dosel alto y con gran diversidad de epífitas (Silva 2010). Dicha estratificación es característica de la vegetación del bosque paramero, formación vegetal contigua a las zonas bajas de los páramos, constituida mayoritariamente por especies cuya forma de vida es arbórea con individuos

de al menos 5 m de alto. Cabe destacar que el dosel se va haciendo paulatinamente más bajo a medida que se aumenta en altitud (Ataroff y Sarmiento 2004).

Además existe la presencia de amplias zonas de cultivo de hortalizas y evidencias de antiguas siembras de cereales y pequeñas porciones de tierra actualmente cultivadas de trigo y avena para el consumo local. También se evidencia que durante muchos años esta zona de páramo ha sufrido de quemadas ocasionales teniendo una influencia importante en la estructura de la vegetación, todo esto dificulta la interpretación del límite de paramo en esta vertiente seca.

2.6 Descripción de la especie

2.6.1 Características de la especie

Es una especie caulescente, monocárpica, con una médula relativamente pequeña, en comparación con las demás rosetas del paramo. Es una planta arrosetada, hojas obovado-espátuladas, redondeadas hasta agudas en el ápice, angostándose hacia la base en un pecíolo estrechamente alado, 25-40 cm de largo, 3,8 cm de ancho, débilmente aracnoideas hasta completamente glabras por arriba, densamente blanco tomentosas por debajo, brevemente crenuladas y con pequeñísimas eminencias denticuliformes callosas, dobladas hacia adentro; pecíolos estrechamente alados por la continuación de la lámina foliar y de 5-15 cm de largo. Ramas floríferas erectas, con muchísimas cabezuelas, ramas parcialmente blanco tomentosas, con brácteas foliáceas alternas. Inflorescencias corimbo-paniculadas. Cabezuelas semiglobosas, 1,5 – 2 cm de diámetro, sésiles o muy cortamente pediceladas, contenido numerosas flores. Involucro 2-3 seriado, de unos 8 – 12 mm de largo; brácteas

lanceolado—oblongas, abundantemente pilosas por la cara externa. Cabezuelas heterógamas, discoideas; flores externas femeninas, numerosas, dispuestas en 3–4 series, corolas reducidas a un pequeño tubo de 1,5 mm de largo, densamente piloso; flores del centro masculinas numerosas, corolas tubulosas, de unos 6 mm de largo, pilosas en el tubo y en los lóbulos. Aquenios (cypselas) trígonos de unos 3 mm de largo, glabros. Pappus ausente (Aristigueta 1964).

A continuación se resumen algunas características morfológicas y fisiológicas importantes de esta especie de acuerdo a resultados de distintos trabajos realizados previamente (Tabla 1).

Tabla 1. Características morfo-anatómicas y ecofisiológicas de *Ruilopezia atropurpurea* (A. C. Sm.) Cuatrec. (1) Aristigueta (1964), (2) Roth (1973), (3) Baruch y Smith (1979), (4) Rosquete (2004).

CARACTERÍSTICAS	<i>Ruilopezia atropurpurea</i>
Forma de vida	Roseta siempreverde en contacto con el suelo (3)
Pubescencia de la hoja	Escasamente pubescente , en la cara abaxial (2-3)
Estomas	Hipoestomática con estomas protegidos en criptas (2-3)
Tipo de crecimiento	Incrementando su diámetro (1)
Raíz	Raíces fibrosas concentradas en los primeros 15 – 20 cm de suelo (3)
Inflorescencias	Pequeñas flores(ovario ínfero) (3) Inflorescencia verde –amarillenta (3)
Temperatura de la hoja	Variaciones de acuerdo a la planta y a las condiciones ambientales (3)
Tasa fotosintética en laboratorio:	
Baja temperatura	Baja (3)
Alta temperatura	Alta (3)
Resistencia a la sequía	Baja (3)
Movimientos nictinásticos de las hojas	Ausentes (2-3)
Reproducción	Principalmente por semillas y algunas veces Vegetativamente (2)
Hábitat	Abundante en terrenos inclinados, se establece bajo otras plantas (2)
Habito	Caulirrósula Monocárpica (1)
Tipo de lamina foliar	Obovado espatuladas, redondeadas hasta agudas en el ápice, angostándose hacia la base de un pecíolo alado (1-2)
Pubescencia en la superficie adaxial	Completamente glabras (1)
Color de las lígulas de la flor	Marfil (1)
Temperatura optima de fotosíntesis	18,8 +_ 1,2 °C (3)

Para realizar el presente estudio se seleccionó la especie *Ruilopezia atropurpurea* (Figura 2), la cual presenta una distribución altitudinal entre los 2500 y 3700 msnm (Cuatrecasas 1987).

A



B



Figura 2. *Ruilopezia atropurpurea* (A) Adulto, (B) Juvenil y (C) Individuos juveniles en el páramo de San José a 3150 msnm. Líneas rojas muestran escala correspondiente a 15 cm.

Dado que esta especie es descrita como monocárpica, es decir que luego de la floración el individuo muere, había que escoger algún criterio para diferenciar juveniles de adultos. Como criterio diferencial se tomaron como juveniles aquellos individuos que no mostraban hojas marchitas en su base, para los adultos aquellos que presentaran más de un anillo de hojas marcescentes en su base.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Trabajo de campo

El presente estudio se llevó a cabo entre los meses de noviembre 2010 y febrero 2012. Se realizaron 7 salidas de campo cada una de 3 días de muestreo, 4 en la época húmeda (Diciembre 2010, marzo y Noviembre 2011) y 3 en la época seca (Entre enero y febrero de 2012). Se seleccionaron sitios donde existía la presencia de individuos juveniles y adultos de *R. atropurpurea* que se encontraran bajo copa de arbustos y fuera del mismo, a una altitud de 3150 en la vertiente seca del páramo de San José. La vegetación asociada a *R. atropurpurea* correspondía a la reportada por Hedberg (1964) descrita anteriormente, los arbustos que predominaban correspondían al género *Hypericum* con alturas hasta 1m.

3.2 Variables microclimáticas

Se evaluaron algunas variables físicas en los periodos representativos de las temporadas húmeda y seca, esto para tener una caracterización general de los microambientes. Por limitaciones en la cantidad de dispositivos, en cada sitio se colocó una microestación de cuatro canales (HOBO Onset Corp.) en sitios

expuestos y bajo copa de arbustos en la que se medía continuamente cada 10 minutos: temperatura del aire, radiación total ubicados a 50 cm por arriba del suelo y el contenido de agua en el suelo con un sensor tipo TDR (time-domain reflectometer S-SMC-MOO5) colocado de forma horizontal a 5 cm de profundidad en el suelo.

Durante los días de mediciones ecofisiológicas se midieron otros parámetros microclimáticos y de las plantas, cada 2 horas desde las 06:00 a 16:00 horas, directamente en cada sitio de muestreo. Estos parámetros fueron: temperatura del aire, humedad relativa y temperaturas foliares. Para ello se seleccionaron al azar tres (3) individuos en cada uno de los estadios (adultos y juveniles) para los dos microambientes, para un total de 12 individuos. Las temperaturas del aire y foliares se midieron con un termómetros digital (OMEGA, mod. HH-23) con termopares de cobre–constantan conectados en la parte abaxial en las hojas y las de aire colocadas a la altura de las plantas en estudio (juveniles y adultas). La humedad relativa se midió con un higrómetro digital (OMEGA, mod. RH – 200F). Con la información de las temperaturas de aire, foliares y humedades relativas, se calcularon las diferencias de presión de vapor entre las hojas y el aire (DPV) (Pearcy *et al.* 1989). Esta corresponde a la diferencia entre la presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja (**ph**) y del aire (**pa**), y el cálculo se hace a través de la ecuación:

$$DPV = ph - (pa \times HR/100)$$

Las presiones de vapor de agua se obtienen a través de tablas temperatura-presión de saturación de vapor.

3.3 Medición de potenciales hídricos foliares

La condición hídrica de las especies se evaluó midiendo la tensión del agua en el xilema (Taiz y Zeiger 1991). El cual es una aproximación al potencial hídrico foliar (ψ_f). Se tomaron tres réplicas de diferentes plantas por estadio y condición. Para esto se tomaron hojas en individuos juveniles y adultos, cortados e inmediatamente los potenciales hídricos se determinaron midiendo la tensión del agua utilizando una bomba de presión de Scholander (PMS Instruments Company, Oregon, USA). Los potenciales hídricos se midieron cada dos horas entre las 6:00 h y las 16:00 h, si las condiciones climáticas lo permitían, éste método consistió en colocar una hoja en una cámara, dejando fuera de ella una pequeña porción del pecíolo. Desde un cilindro se suministra un gas inerte comprimido (nitrógeno) para aumentar la presión interna de la cámara y provocar el reflujó de agua por los vasos de conducción (xilema) hasta que apareciera la columna de agua sobre el extremo cortado. En ese momento la presión en la cámara es similar a la tensión del agua en los vasos del órgano y proporciona el valor del potencial hídrico foliar (Ψ_f , MPa) Scholander *et al.* (1964).

3.4 Determinación de los componentes del potencial hídrico foliar

Las curvas presión-volumen son una herramienta muy utilizada para examinar los componentes del potencial hídrico en relación con el contenido de agua foliar (Schulte y Hinckley 1985).

Para el análisis de los componentes del potencial hídrico foliar se realizaron 5 curvas presión-volumen, por estadio, por sitio y por época (seca o húmeda). Las mismas fueron realizadas con material colectado para cada una de las réplicas realizadas en la localidad de San José a 3150 m, en los meses de

diciembre (2010) y marzo (2011) (período húmedo) y otras en el mes de enero (2012) (período seco).

En el campo se colectó el material vegetal de cada uno de los individuos (hojas $n=5$) y se sumergían en un envase con agua, luego recortadas nuevamente bajo el agua para mantener la continuidad del agua en el sistema conductor y así asegurar la rehidratación de la muestra. El material fue llevado luego al laboratorio y colocado bajo condiciones de total oscuridad y baja temperatura (aproximadamente $8\text{ }^{\circ}\text{C}$) durante 12 h antes de iniciar las curvas. La obtención de los datos se hizo mediante el uso de la bomba de presión en el cual se toma una medición inicial de potencial hídrico e inmediatamente se pesaba la hoja. Luego se dejó transpirar a la hoja sobre el mesón del laboratorio y se miden los potenciales hídricos $-0,1\text{ MPa}$ y sus correspondientes pesos continuamente hasta lograr obtener una estabilización en las medidas de potencial hídrico. El proceso de compresión y descompresión se realizó muy lentamente para evitar causar daño en los vasos. Con este método se hicieron todas las mediciones de cada curva en una hoja, la cual se presuriza y despresuriza de forma constante durante el seguimiento del proceso de deshidratación (Scholander et al. 1964, Tyree y Hammel 1972). Luego las muestras fueron llevadas a una estufa por 72 horas a $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ para obtener el peso seco. Con los datos se construyeron curvas relacionando el inverso del potencial hídrico foliar vs el contenido relativo de agua, de estas curvas se obtuvieron los datos de los componentes del potencial hídrico foliar: potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (ψ_{TLP}), contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgor (CRH_{TLP}), potencial osmótico de saturación (ψ^{sat}), módulo de elasticidad máximo (ϵ_{max}), para cada individuo en cada micrositio.

3.5 Intercambio de gases

Se realizaron mediciones en campo, durante la época húmeda (noviembre) y época seca (enero), de densidad del flujo fotónico fotosintético (DFFF, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), asimilación de CO_2 (A, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiración (E $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y conductancia estomática (Gs, $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Las mediciones se realizaron con un analizador infrarrojo de gases portátil (ADC LCI, Hoddesdon, RU). Se tomaron datos en tres hojas por planta, completamente extendidas de individuos juveniles y adultos, bajo copa de arbustos y expuestos. Las mediciones fueron realizadas continuamente en 3 individuos por estadio y condición, en un lapso comprendido entre las 9:00 h y las 12:00 h.

3.6 Determinación del área foliar (AF) y área foliar específica (AFE)

Las mediciones del área foliar y área foliar específica se realizaron en hojas totalmente expandidas y sin daños apreciables. Se tomaron 252 hojas de individuos juveniles y adultos, bajo copa de arbustos y expuestos en tres periodos: diciembre 2010, marzo 2011 y enero 2012. Cada muestreo consistió en tomar 7 hojas maduras del centro de la roseta de 3 individuos (juvenil y adulto bajo copa de arbusto y expuestos) diferentes seleccionados al azar y en base al promedio de cada muestra se calculó el valor del área foliar y área foliar específica siguiendo el protocolo para la determinación del área foliar y área foliar específica estandarizado (Garnier *et al.* 2001). En este se plantea la rehidratación del material vegetal traído de campo antes de medir el área foliar, ya que se ha determinado que pueden presentarse algunas variaciones en el área foliar, medida en material no rehidratado, así como del contenido de agua máximo. Este material fue transportado en bolsas plásticas para evitar la desecación de las muestras. El área foliar fue medida mediante la digitalización

de las hojas por medio del programa Irfanview con la ayuda de un escáner modelo Canoscan LiDe 20, a 150 dpi de resolución. Con las imágenes digitales obtenidas y haciendo uso del software de cálculo de áreas denominado Image J se obtuvieron los valores de área foliar. Para calibrar y verificar que los resultados correspondieran a la realidad se realizó el mismo procedimiento con áreas (cm^2) conocidas ($n=10$) y se obtuvo un error de 0,01. Para obtener el peso seco se colocaron las hojas medidas en la estufa durante 72 horas a 60 °C. Finalmente se calculó la relación entre el área de la hoja y el peso seco de la misma.

3.7 Determinación de las características espectrales de la hoja

Las mediciones de las propiedades espectrales se realizaron en 20 hojas fotosintéticamente activas totalmente expandidas y sin daños apreciables del centro de las rosetas, de individuos juveniles y adultos. Las medidas se realizaron durante la época húmeda y época seca en tres periodos: diciembre 2010, marzo 2011 y enero 2012. Se colectaron las hojas de cada individuo, ubicados bajo copa de arbustos y expuestos, este material fue transportado rápidamente al laboratorio en bolsas selladas para evitar su deshidratación y procesadas inmediatamente después de haber llegado al laboratorio, procurando que hubiera transcurrido el menor tiempo entre la selección de las muestras en el campo y su procesamiento.

La reflectancia y transmitancia fueron medidas en el espectro de luz de 400 – 700 nm empleando una esfera de integración (LI-COR LI-1800-12) adaptada con un sensor cuántico (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA). Para cada una de las muestras, la superficie adaxial fue irradiada con la luz de una lámpara halógena de 64 tungsteno. Medidas similares fueron obtenidas para la

intensidad de luz desviada ocasionada por la colimación imperfecta del rayo de la lámpara y para la radiación reflejada por la muestra de referencia (BaSO₄). La reflectancia espectral fue calculada restando la intensidad de luz desviada a las radiaciones reflejadas por la hoja y la referencia, luego dividiendo la radiación reflejada por la hoja entre la radiación reflejada por la referencia. Tal cantidad fue multiplicada por 100 para llevar a porcentaje. La transmitancia foliar fue obtenida al iluminar la superficie adaxial de la muestra de manera que la luz pasara a través de la hoja hacia la esfera de integración. La radiación de la referencia blanca se midió mientras la superficie adaxial daba hacia el interior de la esfera. La radiación transmitida fue multiplicada por 100 y luego dividida por la radiación de la referencia para obtener valores porcentuales. La absorbancia foliar fue calculada como: $100 - (\text{Reflectancia} + \text{Transmitancia})$ (Knapp y Carter 1998).

3.8 Relación área foliar / médula

Se transportaron al laboratorio 28 plantas de juveniles y adultas de *R. atropurpurea* tanto bajo copa de arbustos como expuesta, escogidas al azar, con el fin de determinar la relación área foliar/médula. El área foliar se determinó con cada una de las hojas por el método anteriormente descrito y para calcular el volumen de la médula utilizamos la fórmula para un cono elíptico truncado, ya que la médula de esta especie correspondía a esta figura geométrica.

$$V = (1/3) * \left[(A1 + A2 + \sqrt{(A1 * A2)}) \right] * H$$

Donde:

$$A1 = \pi a1 b1$$

$$A2 = \pi a2 b2$$

Con estos valores se realizó una correlación entre estos valores, y se le aplicó una curva logarítmica.

3.9 Análisis estadístico

1). Para establecer si existían diferencias significativas ($P < 0,05$) en los resultados de:

- a) Microclima (Temperatura de hojas y de aire (máximos extremos))
- b) DPV
- c) Potencial hídrico
- d) Características espectrales
- e) Área foliar y área foliar específica

Utilizamos pruebas no paramétricas (test de Mann–Whitney) por la no normalidad de los datos y algunos casos porque los n eran muy bajos.

2). Para las comparaciones de las curvas presión volumen se empleó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis y para establecer diferencias entre los diferentes meses (Diciembre, Enero y Marzo) se aplicaron test de Mann-Whitney.

3). Las diferentes comparaciones se dieron entre sitios (bajo copa de arbustos y áreas expuestas), estadíos (juvenil y adulto) épocas (húmeda y seca). Todos estos datos fueron analizados mediante la utilización del software estadístico (IBM SPSS Statistics 20).

4. RESULTADOS

4.1 Características ambientales del área de estudio

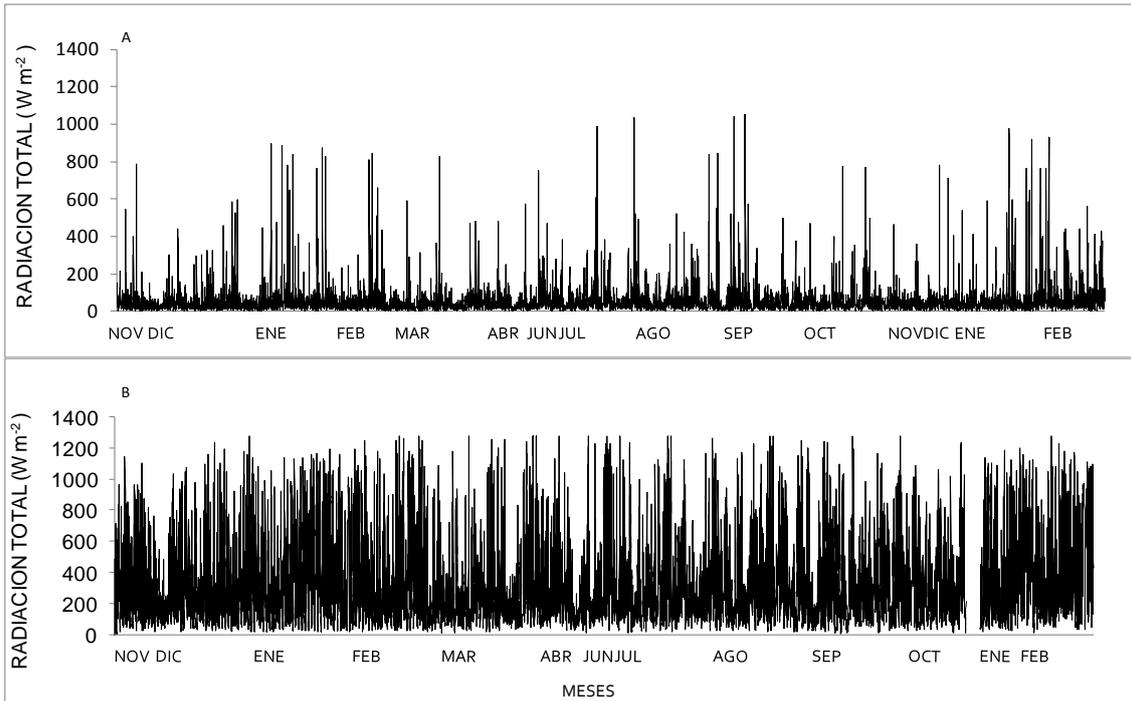
La caracterización microambiental realizada tanto en sitios bajo la copa de arbustos de diferentes especies como en áreas expuestas a 50 cm del suelo reveló que en efecto existe una modificación en el comportamiento microambiental de los sitios en las diferentes épocas (húmeda y seca).

4.1.1 VARIABLES AMBIENTALES

4.1.1.1 Radiación total en el área de estudio

San José, por encontrarse en una altitud de 3115 msnm, presenta valores elevados de radiación máxima. Los valores máximos de radiación total se presentaron para el sitio expuesto, y alcanzaron 1276 W m^{-2} , este valor fue frecuente durante todo el año, pero se hizo más evidente durante los meses de enero y febrero. Para los sitios bajo copa de arbustos, el máximo de radiación fue de 1050 W m^{-2} , este valor sólo se presentó una sola vez en el mes de septiembre de 2011. Como se esperaba, el sombreado que genera la copa de los arbustos atenuó el promedio en casi un 84,4% (porcentaje calculado como la proporción que representa la radiación promedio alcanzada bajo la copa con respecto a la de micrositios abiertos) (Figura 3). En esta figura observamos claramente el inicio y final de las épocas seca (diciembre – febrero) y húmeda (marzo – noviembre) la radiación permaneció consistentemente alta, mientras que durante el resto del año, las fluctuaciones fueron más evidentes. En el micrositio bajo copa de arbustos estos valores permanecieron por debajo de los 400 W m^{-2} la mayoría del tiempo, en algunas pocas ocasiones alcanzaron valores por encima de los 800 W m^{-2} .

1.



2.

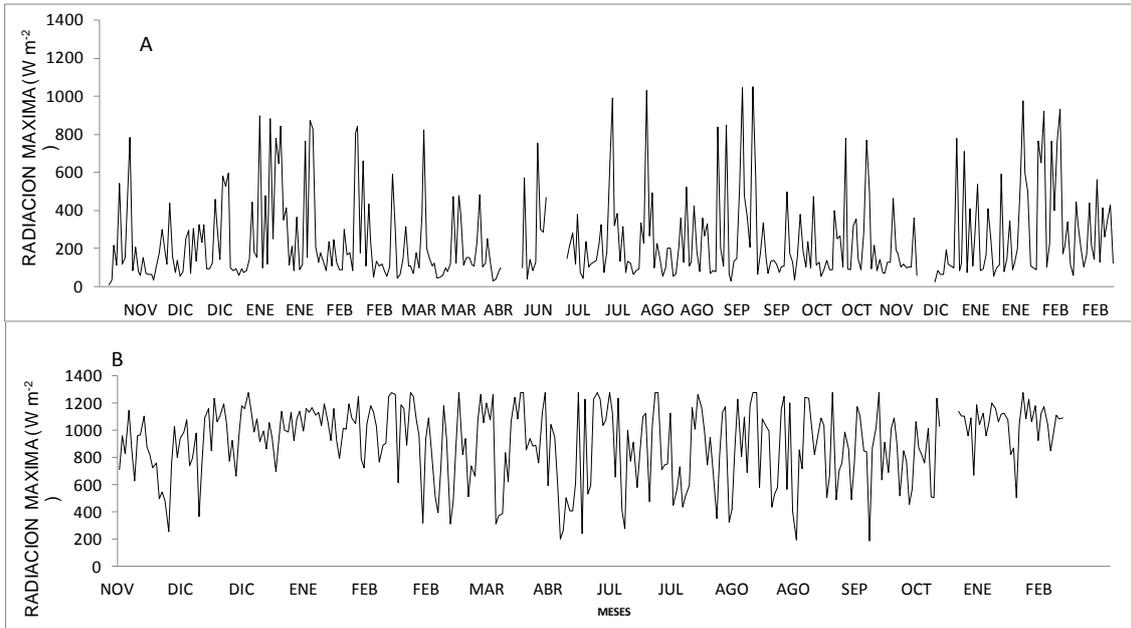


Figura 3. Valores de radiación total a 50 cm del suelo durante el período noviembre 2010 a febrero 2012 **1.** (A) micrositio bajo copa de arbustos, (B) micrositio expuesto. **2.** Valores máximos de radiación (A) Bajo copa arbustos (B) expuestos.

4.1.1.2 Temperatura

En la figura 4 se presentan los valores máximos y mínimos de temperatura, para los sitios bajo copa de arbustos y expuestos, para el periodo de noviembre de 2010 a febrero de 2012. Podemos observar claramente que las mayores diferencias entre máximos y mínimos se dan desde principios de enero hasta mediados de febrero, diferencias típicas de época seca. La temperatura máxima absoluta en el micrositio expuesto fue de 35,7 °C, y la mínima absoluta fue de -3,4 °C, estos valores se presentaron el mismo día (20 enero 2011), mostrando una diferencia diaria de 39,0 °C. La temperatura máxima absoluta bajo copa de arbustos fue de 24,0 °C (8 noviembre 2011), y la mínima absoluta fue de -1,2 (20 enero 2011), la diferencia diaria máxima para este sitio fue de 19,4 °C. En términos anuales, los micrositios bajo copa de arbustos, presentaron una temperatura promedio de (8,9 °C) mientras que los micrositios expuestos presentaron (9,9 °C) con tan solo una diferencia entre los dos micrositios de 1 °C, encontrando que son más importantes los cambios que se presentan en términos diarios que anuales.

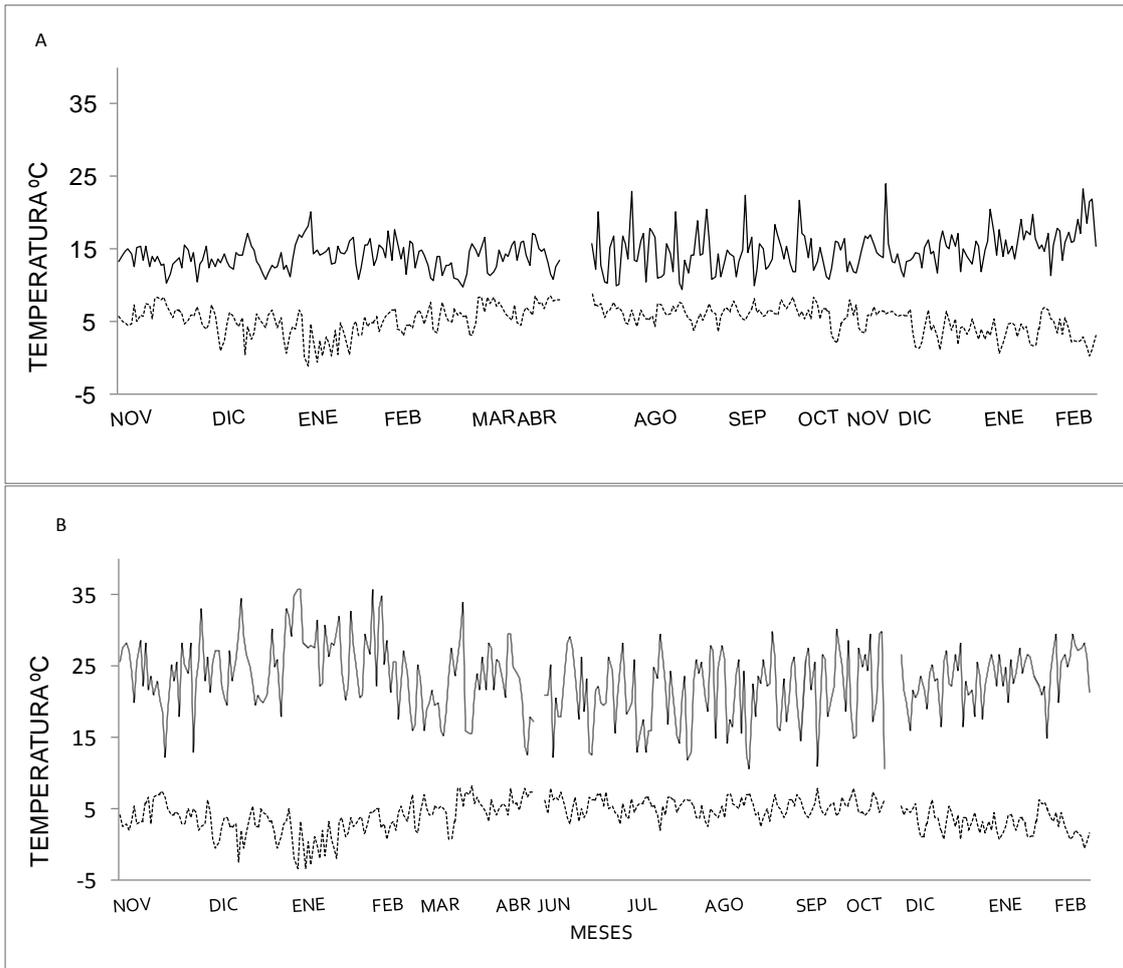


Figura 4. Valores de temperaturas máximas y mínimas a 50 cm del suelo (noviembre de 2010 a febrero de 2012). (A) micrositio bajo copa de arbustos (B) micrositio expuesto. Temperaturas: máximas (—) Temperaturas mínimas (...).

4.1.1.3 Contenido de agua en el suelo

En el páramo de San José se evidencia, en términos hídricos y a nivel estacional, dos periodos, uno en el que inicia la época seca (enero y febrero de 2012), siendo estos meses más secos que sus homólogos en 2011 (figura 5). Además se observa que las pérdidas en estos meses también son importantes, después de una época seca, se observa que los suelos empiezan a almacenar agua, recuperando la humedad del suelo, para dar paso a un largo periodo que corresponde a la época húmeda, que va desde marzo hasta diciembre.

También se puede observar que la época seca de los meses de enero y febrero correspondientes al año 2012 es claramente más extrema que la del año 2011.

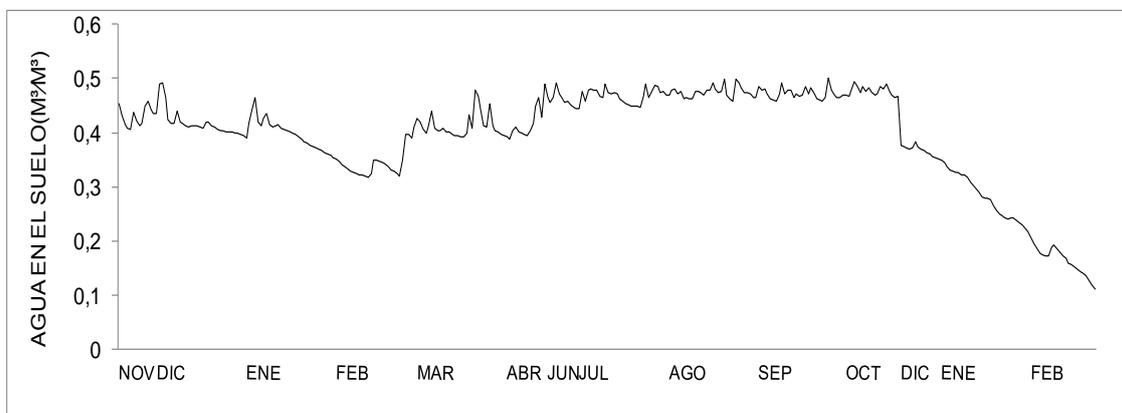


Figura 5. Contenido de agua del suelo a 5 cm de profundidad, en micrositio expuesto entre los meses de noviembre de 2010 a febrero de 2012.

4.1.2 Caracterización de variables microclimáticas en días nublados y soleados

Teniendo una caracterización general de la temperatura del aire y de la radiación total en sitios expuestos y bajo copa de arbustos hacemos ahora una caracterización más detallada para días nublados y soleados, durante las épocas húmeda y seca.

Es importante mencionar que los resultados analizados a continuación son sólo ejemplos representativos para tener una mejor visualización de lo que ocurre en términos de respuestas hídricas durante días soleados y nublados.

4.1.2.1 Radiación total en micrositios

En la figura 6 se presenta el comportamiento de la radiación total a lo largo de cursos diarios representando un día soleado y otro nublado para marzo 2011 (época húmeda) y enero 2012 (época seca). Son evidentes las diferencias de radiación total en el sitio expuesto y bajo copa de arbustos en las dos épocas,

con valores más extremos en la época seca, tanto para un día nublado como uno soleado. El micrositio expuesto presentó valores máximos de 450 W m^{-2} para el día nublado y 1100 W m^{-2} para el soleado. Estos contrastes no son tan evidentes en la época húmeda, para los micrositios expuesto y bajo copa de arbustos en un día soleado y nublado, se encontró que los valores tienen el mismo comportamiento alcanzando sólo por algunos momentos 800 W m^{-2} en el sitio expuesto y 100 W m^{-2} bajo copa de arbustos en el día soleado.

Radiación Época húmeda

Radiación época seca

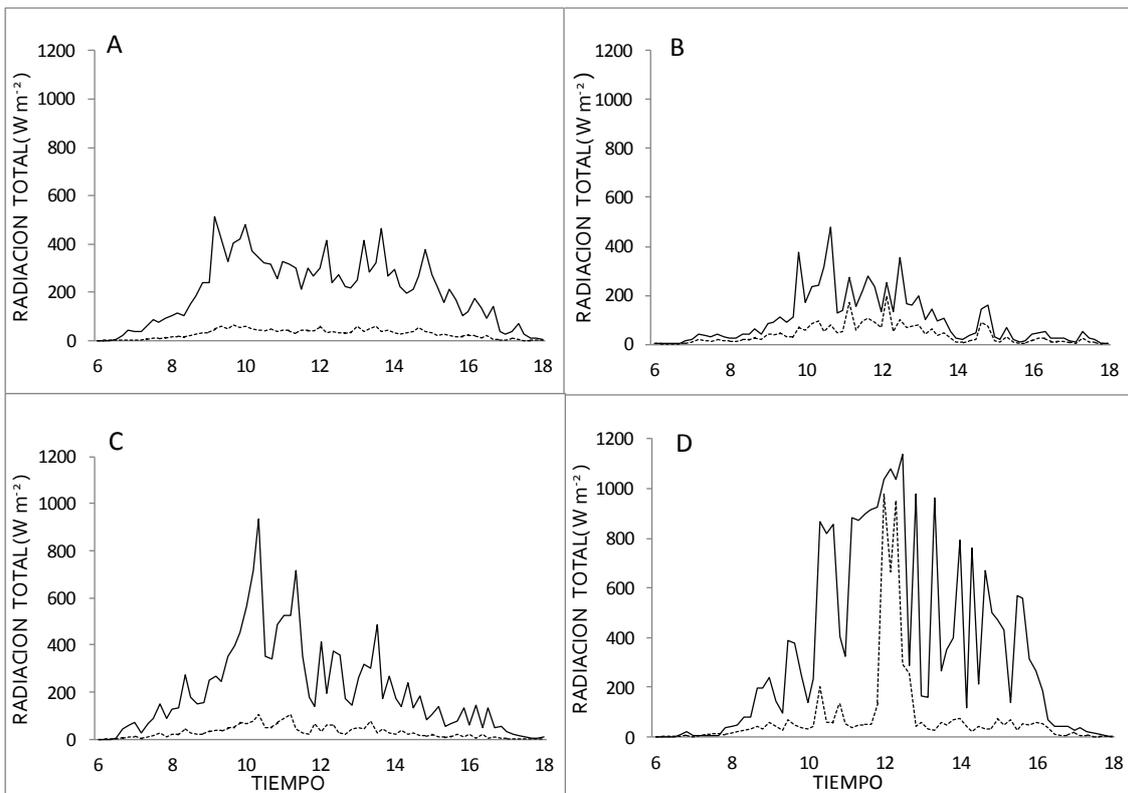


Figura 6. Ciclos diarios de radiación total representativos de los micrositios estudiados. (A) Nublado marzo, (B) Nublado enero, (C) Soleado marzo, (D) Soleado enero. Expuesta (—) Bajo copa de arbusto (...).

4.1.2.2 Temperatura del aire en micrositios

En el caso de la temperatura del aire (Figura 7) se observaron variaciones a nivel diario y estacional para cada uno de los micrositios, encontrándose temperaturas superiores en el micrositio expuesto que bajo copa de arbustos.

Estas variaciones se hacen más notorias entre épocas, aunque a nivel diario (soleado y nublado) al analizar sus promedio se observa que estas variaciones son mínimas siendo más importantes en algunas horas del día (mediodía).

Temperatura Época húmeda

Temperatura época seca

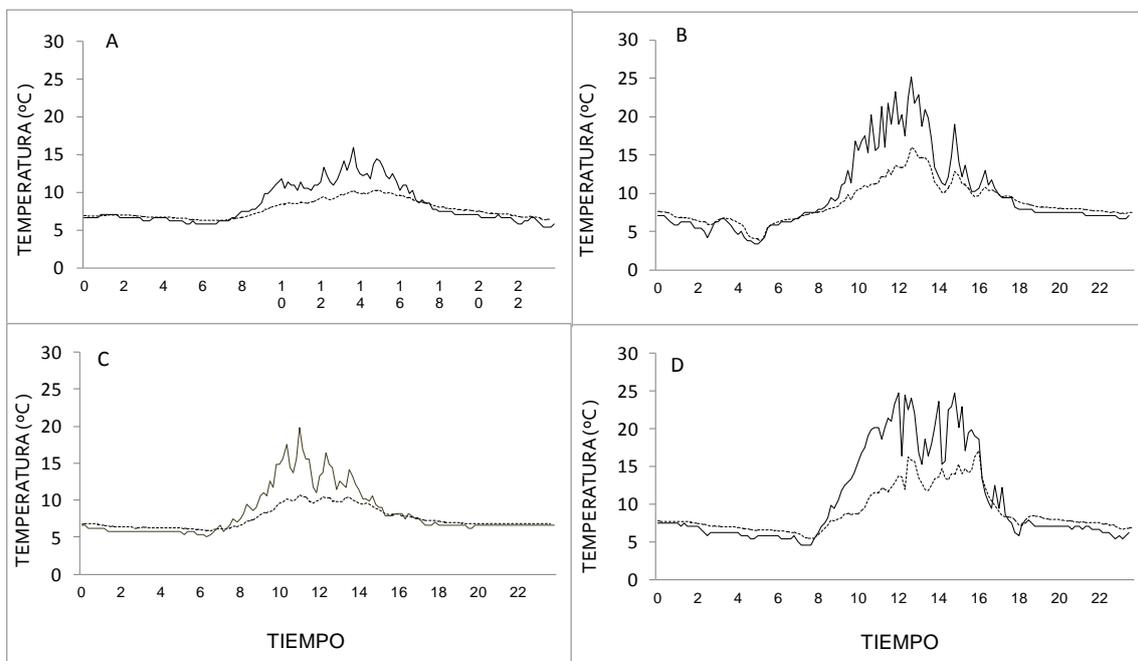


Figura 7. Ciclos diarios de temperatura del aire representativos de los micrositios estudiados. (A) Nublado marzo, (B) Nublado enero, (C) Soleado marzo, (D) Soleado enero. Expuesta (—), Bajo copa de arbusto (...).

4.1.2.3 Temperatura foliar

En la tabla 2 (anexo), se presentan las temperaturas foliares y de aire promedios, correspondientes a los días nublados y soleados de las dos épocas, y bajo diferentes condiciones ambientales. De la misma manera que se observó en las figuras previas, en estas se muestra como las plantas expuestas mantienen temperaturas mayores, que las plantas bajo la copa de los arbustos. Por otra parte, sólo hubo diferencias significativas ($P < 0,05$), entre los juveniles bajo la copa de arbustos y los individuos que se encontraban expuestos el mes de enero. Podemos observar en las figuras 8 y 9 que las

temperaturas son más extremas en los días soleados y en los individuos expuestos. En términos estacionales, podemos decir que las temperaturas, tanto las foliares como las del aire, fueron superiores en la época seca, independientemente de si correspondía a un día soleado o nublado. Normalmente todas las temperaturas foliares fueron superiores a las del aire, pero estas fueron menos extremas para el mes de marzo y bajo copa de arbustos.

Época húmeda

época seca

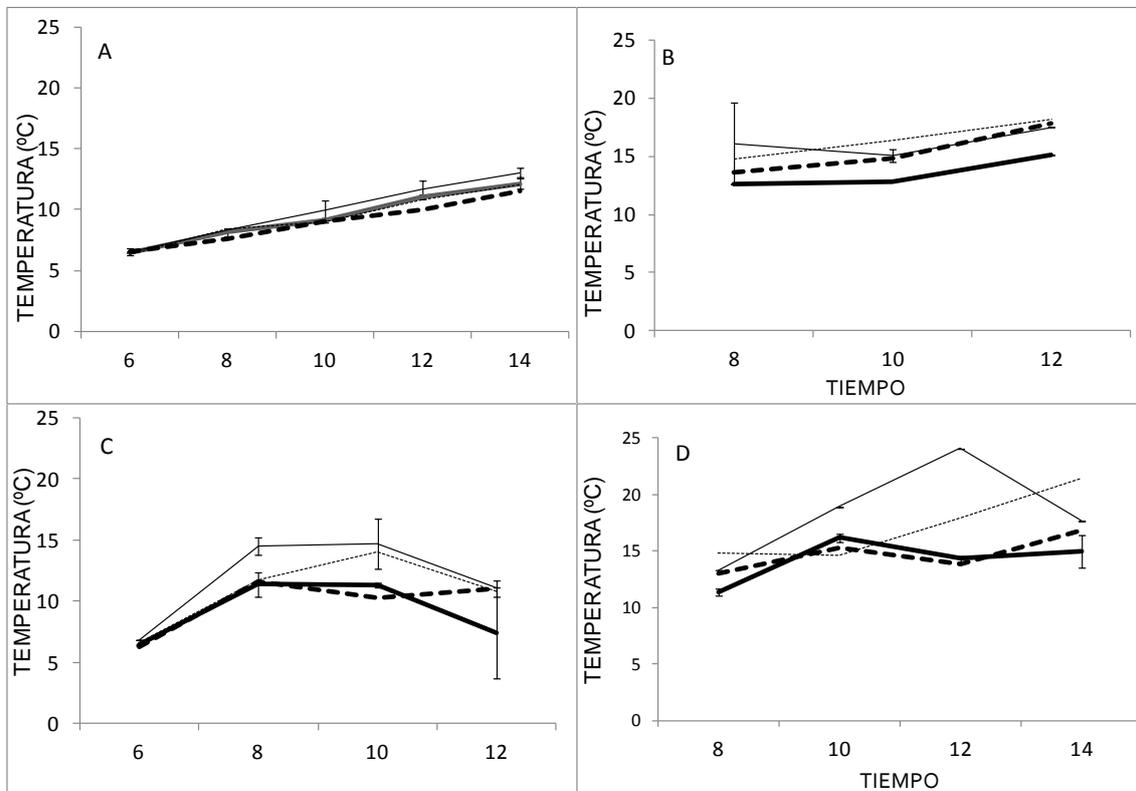


Figura 8. Temperaturas foliares y de aire para juveniles correspondientes a los meses de marzo (época húmeda), enero (época seca). (A) Nublado marzo, (B) Nublado enero, (C) Soleado marzo, (D) Soleado enero. Temperatura de hoja bajo copa de arbustos(—), temperatura de hoja expuesta (—) ,temperatura de aire bajo copa de arbustos (— —) , temperatura de aire expuesta (----).

Época húmeda

época seca

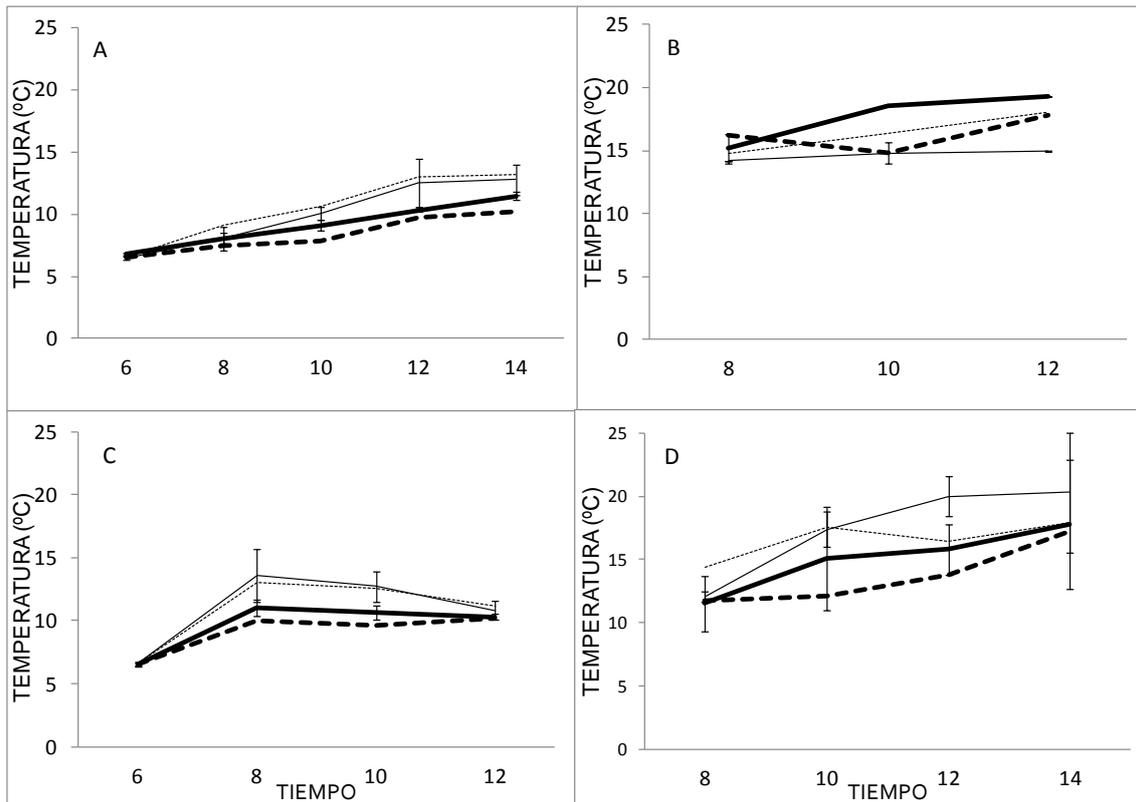


Figura 9. Temperaturas foliares y de aire para plantas adultas. (A) Nublado marzo, (B) Nublado enero, (C) Soleado marzo, (D) Soleado enero. Temperatura de hoja bajo copa de arbustos(—), temperatura de hoja expuesta (—) ,temperatura de aire bajo copa de arbustos (— —) , temperatura de aire expuesta (----).

4.1.2.4 Diferencia de presión de vapor entre hoja y aire

Los valores de DPV, obtenidos para individuos juveniles y adultos bajo copa de arbustos y expuestos, en un día soleado y nublado para los meses de marzo (época húmeda) y enero (época seca), se presentan en las figuras 10 y 11. Las diferencias sólo fueron significativas ($P < 0,05$) en la época seca, en juveniles y adultos bajo copa de arbustos y expuestos. Los valores máximos se dieron en los juveniles expuestos 3,1 KPa para días soleados en el mes de enero, para los demás estadios y épocas no sobrepasaron los 1 KPa.

Época húmeda

época seca

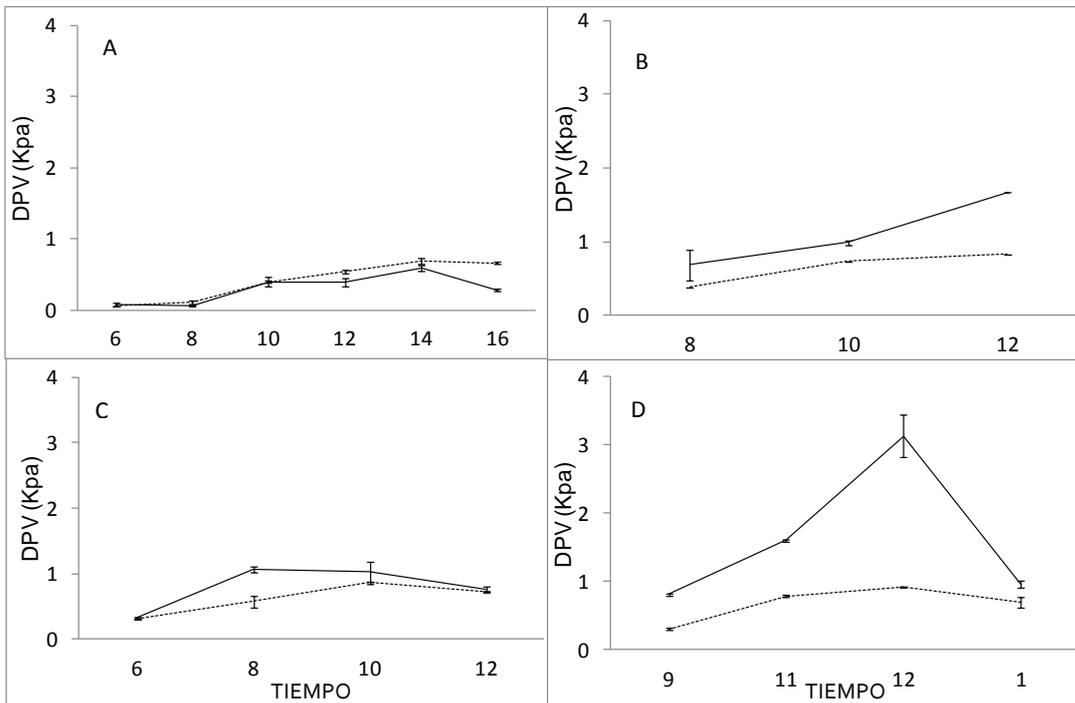


Figura 10. Valores de DPV en plantas juveniles de *R. atropurpurea*. (A) Nublado marzo, (B) Nublado enero, (C) Soleado marzo, (D) Soleado enero. Expuesta (—) y bajo copa de arbusto (...).
Época húmeda

época seca

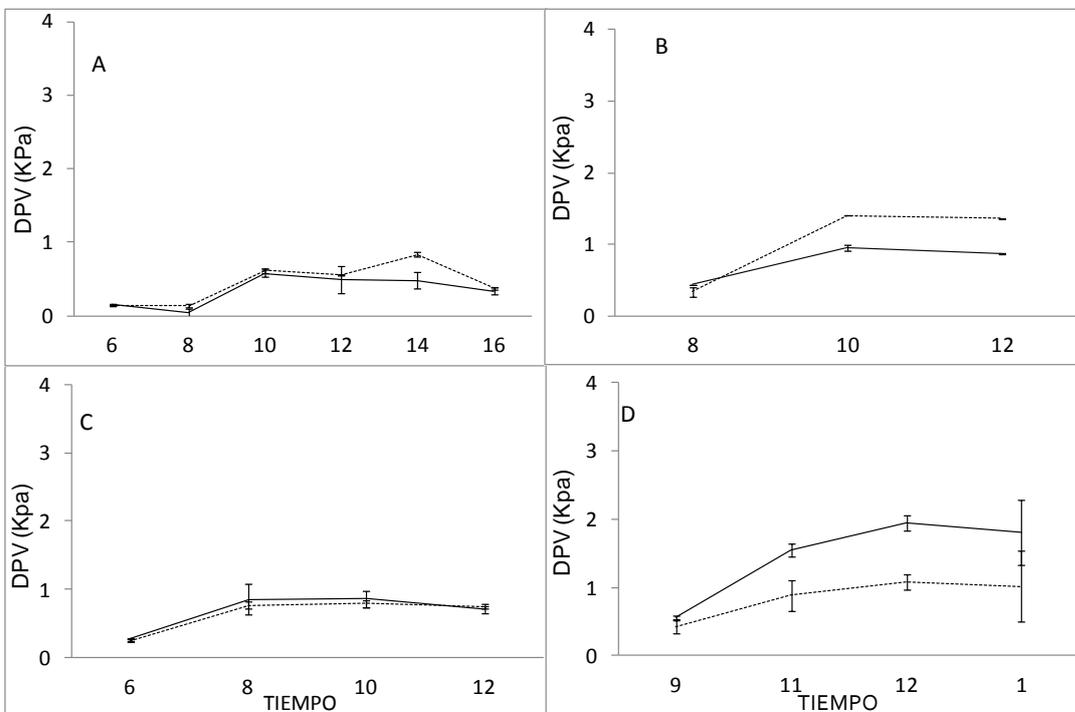


Figura 11. Valores de DPV en plantas adultas de *R. atropurpurea*. (A) Nublado marzo, (B) Nublado enero, (C) Soleado marzo, (D) Soleado enero. Expuesta (—) y bajo copa de arbusto (...).

4.2. Potenciales hídricos foliares

Los valores de potencial hídrico foliar, obtenidos tanto en época seca como en época húmeda, en días soleados y nublados, para los juveniles y adultos bajo copa de arbustos y expuestos, se presentan en la figura 12. Al contrastar los potenciales hídricos en juveniles y adultos, tanto bajo copa de arbustos como expuesto, fue evidente que la mayoría de los individuos mostraron potenciales significativamente más favorables en la época húmeda, siendo los adultos los que mostraron potenciales hídricos más positivos. En la época seca los valores llegaron a -1,5 MPa en los juveniles expuestos pero fue una constante que siempre estuvo sometido a potenciales hídricos más negativos (condición desfavorable) con respecto a los adultos en las dos épocas.

Con respecto a los valores más negativos en cada uno de los días representativos de las dos épocas correspondían a las horas del mediodía, tanto en adultos como juveniles. Pero en los días nublados, para el mes de enero (época seca) en cada uno de los estadios, los individuos expuestos presentan valores de potencial hídrico similares a los de individuos bajo copa de arbustos. Sin embargo, son más negativos que en la época húmeda. Estos valores de potencial hídrico en ningún momento alcanzan menores valores a -1,1 MPa.

En el día soleado de la época seca se aprecia que estar bajo copa de arbustos favorece las condiciones hídricas de las plantas independiente del estadio de crecimiento, reduciendo la pérdida de agua, en la época húmeda estas diferencias son significativas ($P < 0.05$) en los juveniles.

Época húmeda

época seca

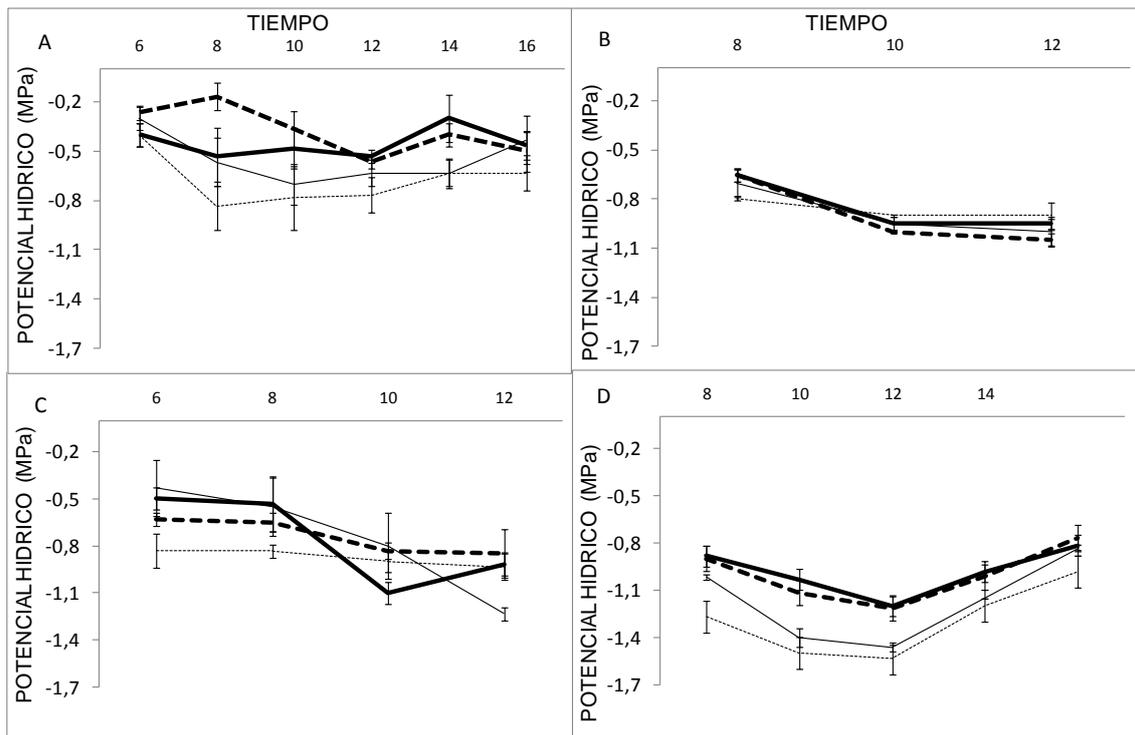


Figura 11. Valores promedio de potencial hídrico Foliar (Ψ_f) registrados entre las 6:00 y 16:00 h para *R. atropurpurea*. (A) Nublado marzo, (B) Nublado enero, (C) Soleado marzo, (D) Soleado enero. Adulta bajo copa de arbustos (—), adulta expuesta (---) juvenil bajo copa de arbustos (—) juvenil expuesta (...).

4.3. Análisis de las curvas presión – volumen

Los resultados correspondientes a los valores de potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor, potencial osmótico de saturación y, contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgor y el módulo de elasticidad, obtenidos de las curvas presión volumen, se presentan en la tabla 5 (anexo) y en la figura 13.

Los valores de Ψ_{tlp} fueron más negativos en los individuos adultos en el mes de enero (época seca) con relación a los demás meses (diciembre y marzo) que los juveniles para los mismos meses, Sólo en los juveniles expuestos no se observaron diferencias significativas ($P < 0,05$) entre los distintos meses.

Aunque el valor más negativo de Ψ_{tlp} se dio en adultos expuestos (-1,76 MPa), existe una tendencia en que los valores más negativos se presenten en los individuos expuestos en relación a sus similares bajo copa de arbustos, lo más interesante es poder observar como cada individuo ajusta Ψ_{tlp} haciéndose, más negativo de la época húmeda hacia la época seca.

Los valores de ε presentaron diferencias significativas ($P < 0,05$) para los juveniles bajo copa de arbustos en los meses de enero y marzo. En los individuos bajo copa de arbustos ε presentó mayores valores que los expuestos para la época húmeda. En relación a la época seca estos valores se mantuvieron alrededor de los 20 MPa.

En cuanto a CRH_{tlp} , las diferencias fueron significativas ($P < 0,05$) en los juveniles (enero-marzo). Aunque estas fueron las únicas diferencias significativas, la tendencia fue que los mayores valores se presentaron en la época húmeda (marzo y diciembre).

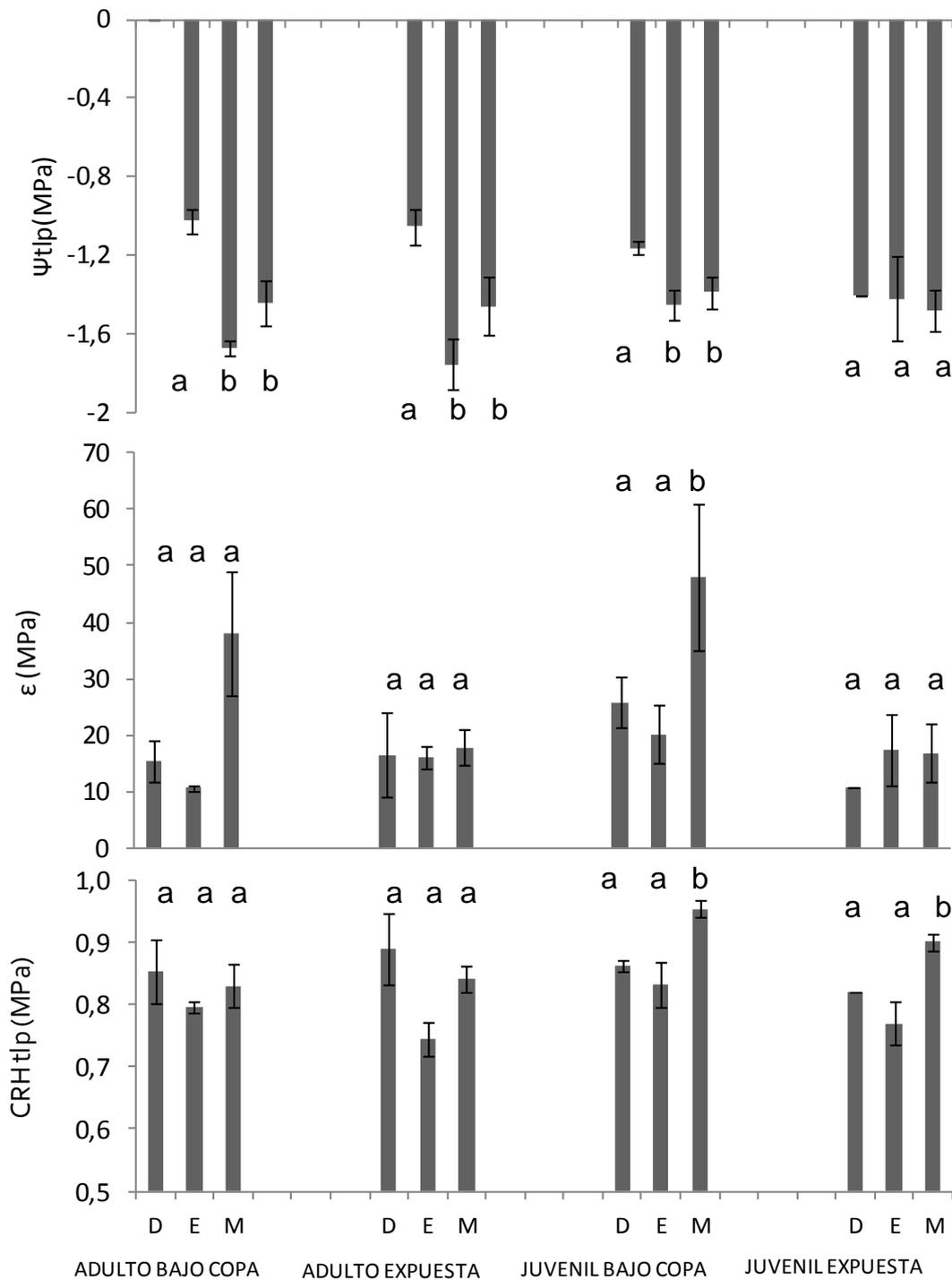


Figura 12. Valores de curvas presión volumen, potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (Ψ_{tlp}), módulo de elasticidad (ϵ), contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor (CRH $_{tlp}$), para individuos adultos y juveniles bajo copa de arbustos y expuestos para los meses de diciembre (D), enero (E) y marzo (M). Letras distintas corresponden a diferencias significativas ($P < 0,05$) entre meses.

4.4 Intercambio de gases

Los valores promedios de algunos parámetros del intercambio de gases (A, E, Gs) se presentan en la figura 14. Los valores de DFFF fueron siempre superiores para los individuos expuestos con valores por encima de $1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para ambas épocas: húmeda (noviembre) y seca (enero). Mientras que para individuos bajo copa de arbustos se encontraron diferencias significativas ($P < 0,05$) entre las dos épocas, con valores entre 300 y $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para la época húmeda y entre 600 y $900 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para la seca.

Los valores de Gs entre individuos y micrositos no presentan mayores diferencias, mientras que estacionalmente estas diferencias son muy marcadas. Para el mes de noviembre estos valores estuvieron por el orden de 350 a $450 \text{mmol}^{-2}\text{s}^{-1}$ y en el mes de enero entre 80 y $150 \text{mmol}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Cuando analizamos la asimilación de CO_2 (A) notamos que las máximas tasas promedio en los individuos expuestos durante la época húmeda ($11 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) para juveniles, y ($10,2 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) en adultas. Los menores valores se presentaron en la época seca para todos los estadios con valores entre $5,9$ en juveniles y $6,6 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ adultos. No hubo diferencias significativas ($P < 0,05$) entre los individuos juveniles y adultos expuestos de enero, por otra parte, bajo copa de arbustos encontramos que la A no estaba determinada por la DFFF sino en términos hídricos, en el mes de noviembre, con valores de A de $8,7$ y $7,4 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para juveniles y adultas, respectivamente, y en la época seca estos valores se encontraban entre 6 y $7 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, encontrándose diferencias significativas ($P < 0,05$) estacionales.

Esta disminución en A entre épocas puede ser explicada por una importante disminución en las conductancias estomáticas, siendo este efecto más

importante y de mayor relevancia en las juveniles. El efecto de la Gs puede verse también en una disminución importante de las pérdidas de agua por transpiración, principalmente en las juveniles.

Las tasas transpiratorias fueron mayores, en todos los casos, durante el mes de noviembre. Las diferencias significativa ($P < 0,05$) se presentaron entre épocas (Noviembre = húmeda y Enero = seca), en las juveniles. Las diferencias también fueron significativas para cada uno de los micrositios, siendo las juveniles las que presentaron los menores valores de E. Es así como para adultos expuestos y bajo copa de arbustos observamos una reducción de un 42% y un 31% en E entre épocas húmeda y seca, respectivamente. En el caso de las juveniles esta reducción es de un 64% tanto para expuestos como para aquellas bajo copa de arbustos.

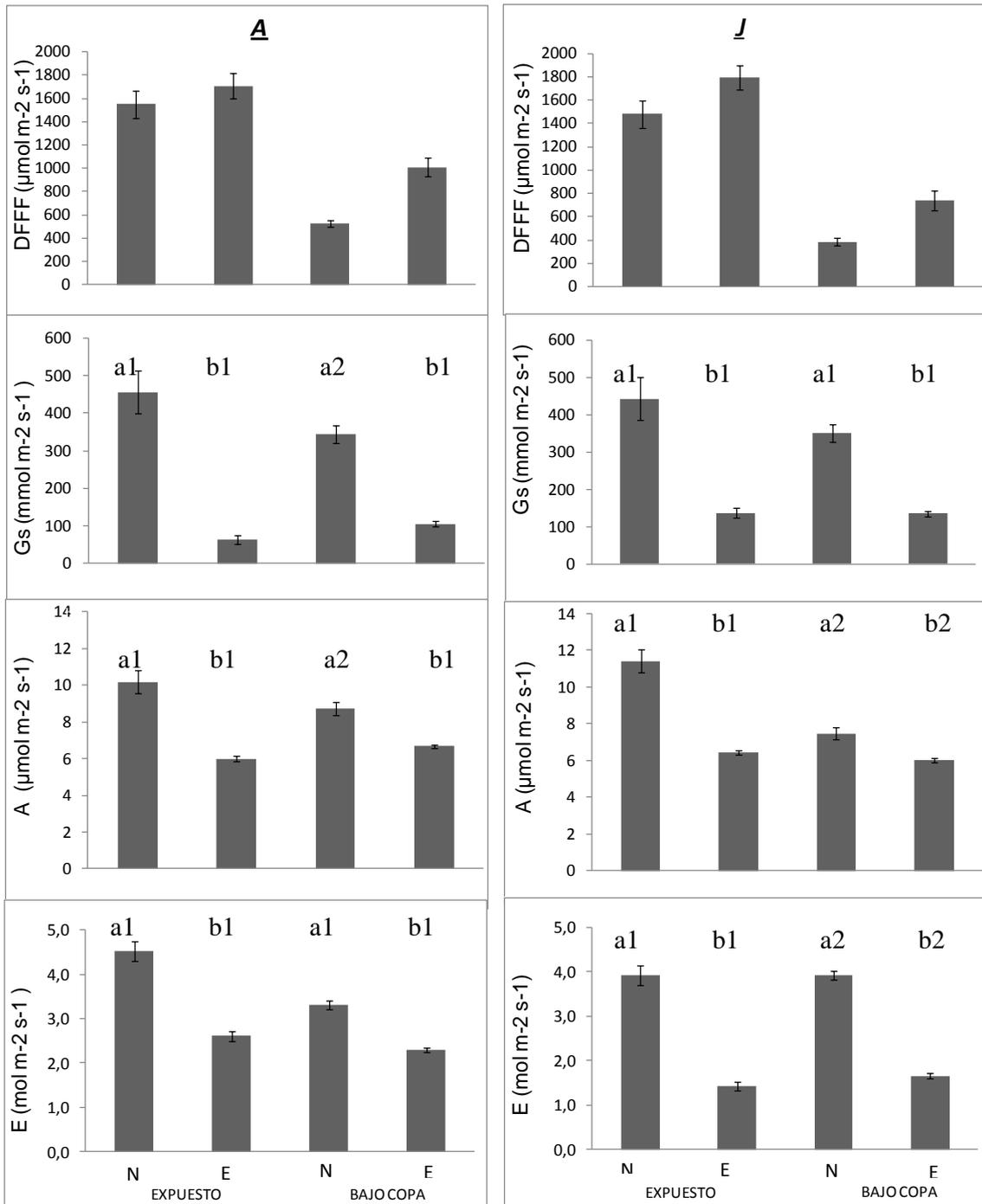


Figura 13. Valores promedio de intercambio de gases, DFFF: densidad del flujo fotónico fotosintético ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), Gs: conductancia estomática ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), A: asimilación de CO_2 ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), E: transpiración ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), (A) Adultos, (J) Juveniles, (N) noviembre, (E) enero. Letras distintas corresponden a diferencias significativas ($P < 0,05$) entre meses (diferente mes – mismo sitio), números distintos corresponden a diferencias significativas ($P < 0,05$) entre sitios (diferente sitio – mismo mes).

4.5 Área foliar y área foliar específica

El área foliar promedio de las hojas del centro de la roseta de individuos juveniles y adultos de *R. atropurpurea*, presentaron diferencias significativas ($P < 0,05$) entre micrositios y entre cada uno de los estadíos (Figura 15). En los individuos bajo copa de arbustos estos valores fueron mayores que los individuos expuestos.

Con respecto al área foliar específica, aunque estadísticamente no se encontraron diferencias significativas ($P < 0,05$) entre individuos y sitios, sus valores tienden a ser superiores en los individuos que se encontraban bajo la copa de los arbustos. Esta tendencia sugiere que las hojas son más gruesas fuera de los arbustos.

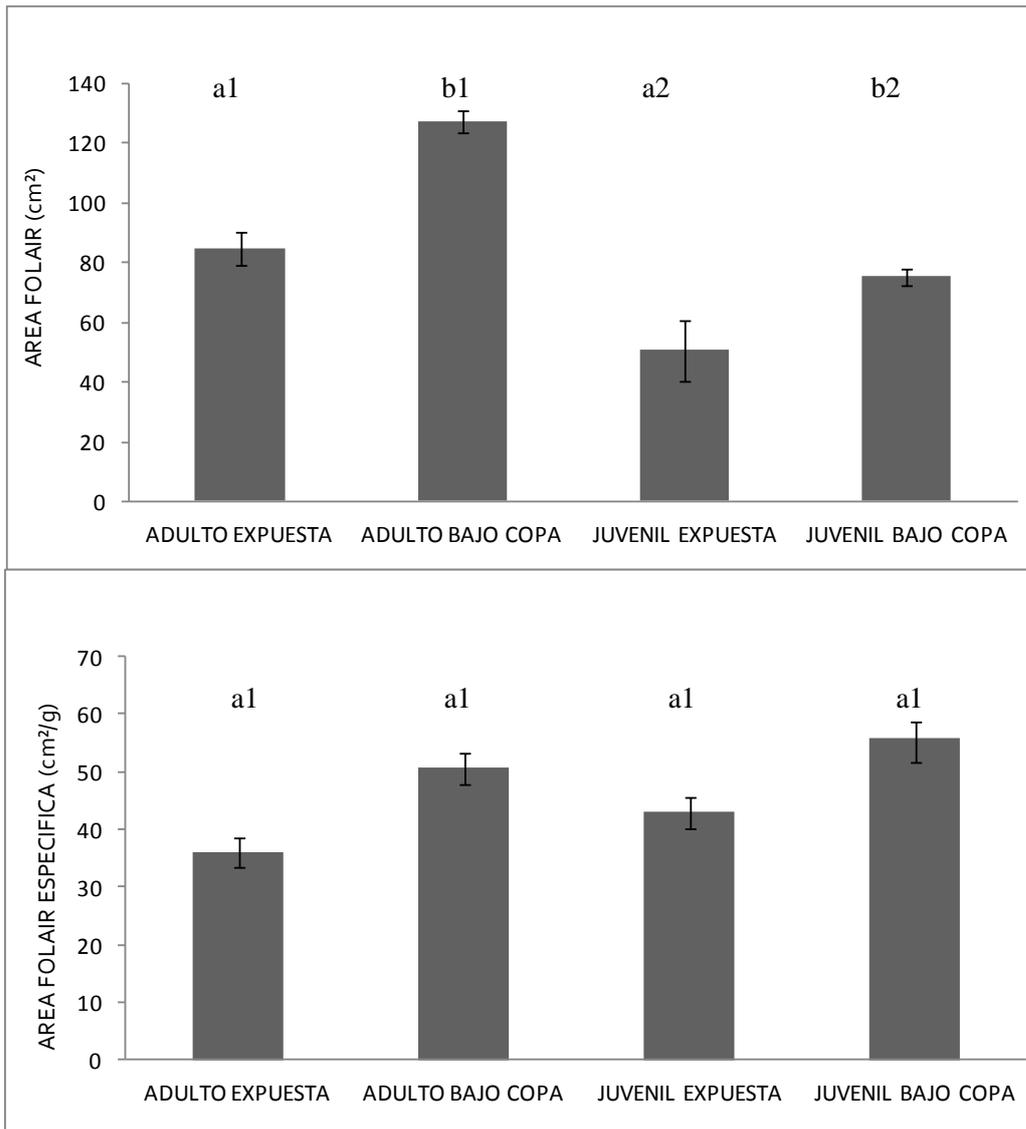


Figura 14. Valores promedios del área foliar y área foliar específica determinados para las hojas del centro de la roseta en individuos juveniles y adultos de *R. atropurpurea*. Letras distintas corresponden a diferencias significativas ($P < 0,05$) entre sitios (diferente sitio – mismo estadio), números distintos corresponden a diferencias significativas ($P < 0,05$) entre estadios (diferente estadio – mismo sitio).

4.6 Características espectrales

Con respecto a las características espectrales (Figura 16), esta especie muestra una absorbancia mayor en adultos, tanto bajo copa de arbustos como expuestos, siendo significativamente diferentes a los juveniles en los mismos sitios. En cuanto a la transmitancia, esta fue superior en los individuos juveniles y las diferencias fueron significativas ($P < 0,05$) entre estadio y entre sitios. Mientras que la reflectancia presentó un patrón similar de comportamiento donde los valores sólo fueron significativamente diferentes ($P < 0,05$) entre los adultos y juveniles expuestos, siendo mayor en los juveniles.

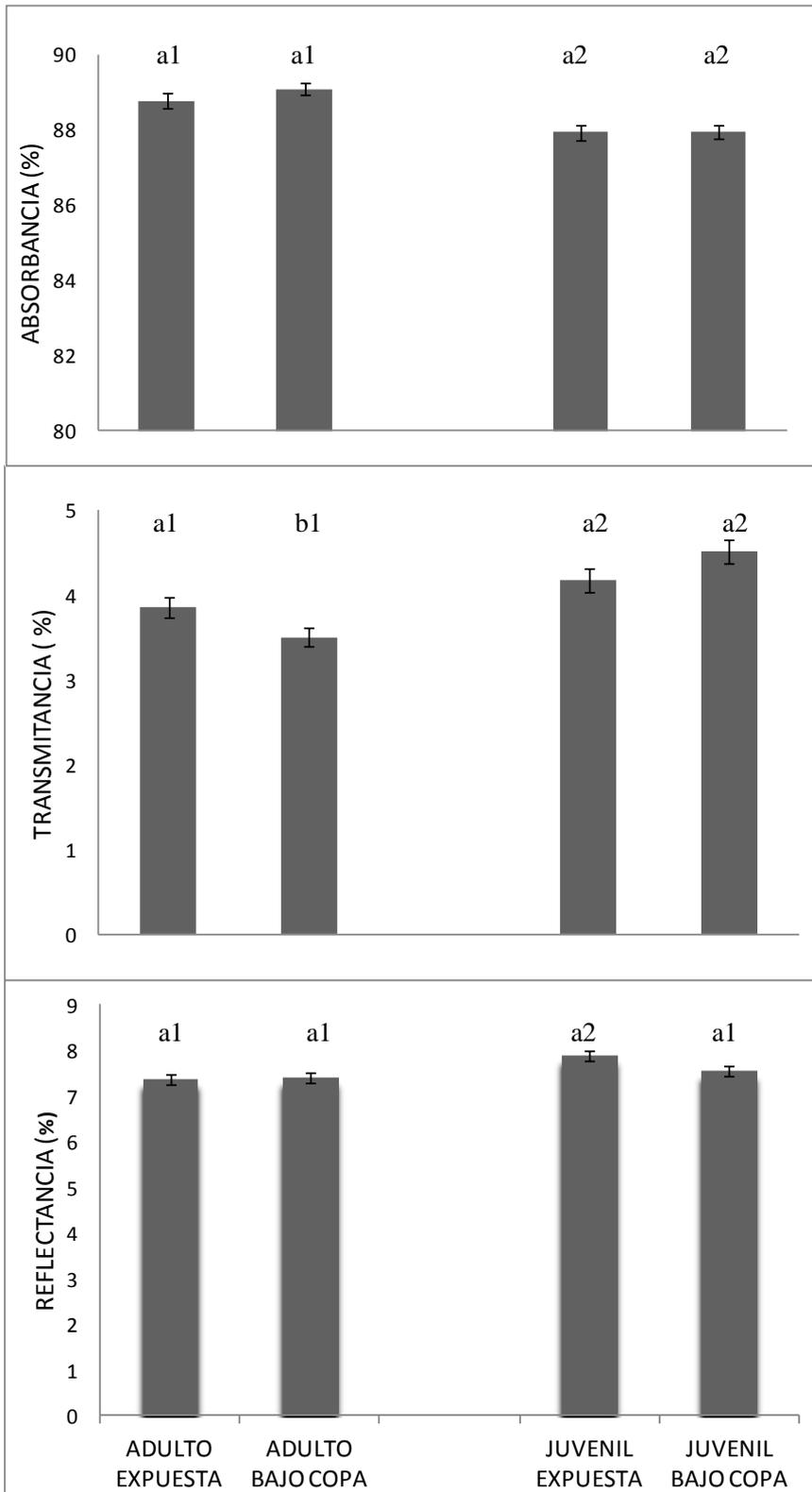


Figura 15. Características espectrales promedios de (Absorbancia, reflectancia, transmitancia) determinadas para muestras foliares de individuos juveniles y adultos bajo copa de arbustos y sitios expuestos. Letras distintas corresponden a diferencias significativas ($P < 0,05$) entre sitios (diferente sitio – mismo estadío), números distintos corresponden a diferencias significativas ($P < 0,05$) entre estadíos (diferente estadío – mismo sitio).

4.7 Relaciones entre médula y área foliar

La relación entre médula y área foliar total en individuos adultos de *R. atropurpurea* se presenta en la figura 17. Los puntos corresponden a individuos de la especie y la línea representa la curva de mejor ajuste que describe la variación del volumen de la médula al incrementar el área foliar de la misma. La línea de tendencia presente en la figura corresponde a una regresión logarítmica ($y = 565,35\ln(x) + 998,71$) donde efectivamente existe una correlación entre los datos ($R^2 = 0,68$).

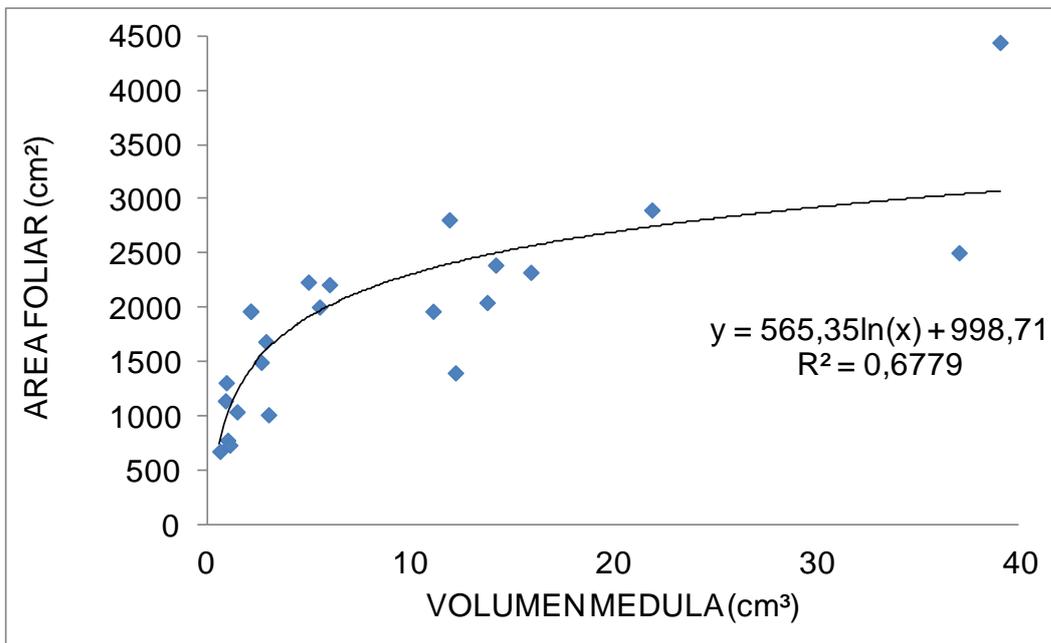


Figura 16. Relación entre el volumen de la médula con respecto al área foliar total de individuos adultos bajo copa de arbustos y expuestos de *R. atropurpurea*.

5. DISCUSIÓN

Los patrones de distribución de las plantas se explican entre otras por sus características fisiológicas y, en gran medida, por los requerimientos específicos de cada especie durante la fase temprana de su establecimiento (Orozco 1986). Autores como Baruch y Smith (1979) reportan que en el caso de las *Ruilopezias*, se restringen al piso altitudinal Páramo Andino y parecieran no tener las características necesarias para alcanzar ambientes con variables más extremas entre las que podríamos mencionar: Alta radiación, déficit hídrico y temperaturas altas y/o congelantes durante algunas noches. Esto es corroborado por Monasterio (1986) quien encontró que las *Espeletias* monocárpicas no se establecen por encima de la barrera del clima periglacial. Mientras que las rosetas policárpicas (meristemas florales auxiliares), como las *Espeletias* y *Coespeletias*, son características del Piso Andino y Altiandino. Nuestras observaciones en campo y laboratorio, apoyadas también por Monasterio (1986) indican que además de la reproducción sexual (semilla), estas plantas tienen la capacidad de reproducirse también por producción de brotes laterales (Rizomas), produciendo varios clones y raíces de un mismo tallo. Baruch y Smith (1986) encontraron hasta 21 clones interconectados unos con otros en una misma planta y plantean que esta forma de reproducción vegetativa puede resultar más favorable y de importancia en el mantenimiento de las características genéticas de la población, además de la desventaja que existe en poseer un tallo con estructuras reproductivas, ya que esto genera un mayor gasto energético. Por su parte, Cáceres (2011) encontró que la propagación clonal bajo estrés ambiental severo sugiere la permanencia biológica como estrategia.

Monasterio (1986) encontró que esta especie está restringida al páramo bajo (3.200 a 3.600 m) y Duran (1992) reporta que aparece en regiones de alta precipitación, con moderada temperaturas. Sin embargo, aunque nuestro estudio no comprende una distribución de *R. atropurpurea* ni una caracterización fenológica de la especie, existen sólo algunos estudios que abordan el tema de distribución, y además dan soporte científico a nuestra investigación, entre los que se encuentran para las localidades de San José (Silva 2010), El Batallón (Goldstein et al. 1984) y La Aguada (Roth 1973, Baruch y Smith 1979, Rosquete 2004, Sodja 2001).

De acuerdo a nuestras observaciones y a las características ambientales descritas por diferentes autores para el paramo san José, esta especie fue encontrada en un sitio donde las condiciones ambientales predominantes pudieran ser homologas de sitios húmedos, Contrario a esto, Silva (2010) encontró en su estudio de distribución, que la densidad de individuos es baja entre 3000 y 3200 y que esta distribución no era significativa para variables (altitud, pendiente, forma de ladera) y que sólo fue encontrada en la vertiente seca del Páramo de San José.

5.1 Caracterización ambiental del sitio de estudio

Varios estudios se han realizado en los páramos de Venezuela, y se han descrito diversos ambientes, mostrando características muy variables en términos de temperatura y precipitación (Sarmiento 1986, Azócar y Rada 2006). La Estación La Aguada del teleférico de Mérida (3452 m), uno de los sitios donde se ha reportado *R. atropurpurea*, corresponde a una vertiente húmeda con una diferenciación clara entre épocas de lluvia y sequía (ver climadiagrama en Monasterio y Reyes 1980). Nuestro sitio de estudio, (ubicado

en la vertiente seca) de acuerdo a las variables medidas, tiene mucha similitud a este lugar (vertiente húmeda), contrario a lo que muchos autores han descrito del páramo San José.

Aunque no se dispone de datos de precipitación para este sitio en particular, con los registros existentes, incluyendo los de esta tesis (radiación total, temperatura el aire y de contenido de agua en el suelo), se define claramente, una estación seca marcada durante los meses de enero y febrero, siendo el año 2012 más extremo que el mismo periodo en 2011. Además, podemos determinar que en este sitio específico del páramo de San José las condiciones ambientales son muy particulares (relativamente húmedo), es un lugar donde durante la mayor parte del año la presencia de nubes y neblina (lluvia horizontal) es importante, pudiendo ser una fuente de agua para las diferentes especies que habitan este sitio. En términos de radiación total, es en la época seca cuando los máximos se presentan con mayor periodicidad, sin embargo, la presencia de nubes ocurre a finales de la tarde. Según Orozco (1986) esta característica ejerce un efecto tampón amortiguando la amplitud de las variaciones diarias. Esta condición es vital para las especies que habitan estos lugares, ya que metros más abajo de nuestro sitio de estudio y según nuestras observaciones tanto el suelo (menos presencia de materia orgánica, y más rocoso) como la vegetación (dominada por gramíneas) tiene características diferentes a los observados a 3150 m.

Partiendo de la caracterización ambiental, varios autores han considerado que un importante número de adaptaciones de las plantas de la alta montaña, al igual que para zonas áridas, van dirigidas hacia el problema de la alta entrada de energía (Azócar y Rada 2006). Otros autores (Germino y Smith, 1999,

Johnson et al. 2004; Bader et al. 2008, Holtmeier 2009, Ziska 1996, Rada et al. 2012) plantean que las altas radiaciones pueden tener un efecto negativo en los procesos fotosintéticos en las plantas de alta montaña. A pesar de esto, Cavieres et al. (2000) en un estudio de dos especies arbóreas en el páramo de San José, concluye que el balance de carbono en estas especies está siendo limitado por la alta nubosidad que ocurre durante todo el año en este páramo.

Dentro de este mismo orden de ideas, las temperaturas promedio son constantes durante todo el año, pero las oscilaciones diarias son mayores durante la estación seca. Estas temperaturas diurnas deben tener un efecto diferente sobre la vegetación que crece a nivel del suelo con respecto a las que tienen una mayor altura, en especial en la capacidad fotosintética de estas plantas, ya que la morfología de la planta influye enormemente sobre su régimen de temperatura (Nobel 1988). Son escasos los estudios que muestran las diferencias en temperaturas foliares entre estadíos en rosetas gigantes.

Rada et al. (2012) muestran como los individuos juveniles de *Coespeletia moritziana*, creciendo en el páramo de Piedras Blancas a 4200 m, muestran temperaturas foliares mayores, en comparación a sus estadíos adultos. Por su parte, Orozco (1986) encontró que las hojas de plantas de la alta montaña alcanzan temperaturas sorprendentemente altas en relación a la temperatura del aire. Sin embargo, diferentes autores, Monasterio (1979, 1986) y Azócar y Monasterio (1980), han demostrado que hay una relación directa entre la forma de vida (plantas que crecen en diferentes estratos) y la temperatura foliar, siendo las temperaturas diurnas mayores a nivel del suelo, que por encima de este.

Esto significa que las plantas que crecen más cerca del suelo deben estar sujetas a condiciones más extremas (altas radiaciones y temperatura). Rada et al. (1992) encuentran diferencias de hasta 5 °C entre la temperatura del aire y de las hojas en árboles y arbustos en estratos más alejados del suelo, en comparación con rosetas acaules y hierbas que crecen a nivel del suelo (hasta 15 °C). Esta relación es también descrita para otras regiones tropicales y templadas (Körner 1999).

Aunque en la mayoría de los casos en individuos juveniles y adultos que crecen expuestos no se observan diferencias en cuanto al diámetro y altura de la roseta, esto no pudiera estar ocurriendo en los individuos bajo la copa de arbustos, aun así se pudo observar que eran los juveniles bajo copa de arbustos y expuestos al igual que los adultos expuestos los que presentarían valores de temperatura superiores a sus homólogos. Las temperaturas más extremas ocurrieron en los juveniles expuestos, en cambio bajo copa de arbustos las temperaturas fueron superiores en los adultos todo el tiempo. Esto es dado por las características morfológicas de *R. atropurpurea* que no posee pubescencia corroborado por los estudios de Rosquete (2004).

Es muy probable que esta especie utilice las antocianinas y otros polifenoles como mecanismo de protección ante la radiación UV, debido a que éstos son compuestos polares que imparten el color rojo, morado y azul a los vegetales y se encuentran acumulados en las vacuolas de las células (Wagner 1982). Estos compuestos desempeñan diferentes funciones en la planta, entre ellas la protección contra los efectos de la radiación UV (Seeram y Muraleedharan 2001). Por otra parte, es claro que en el caso particular del Páramo de San José, *R. atropurpurea* crece tanto bajo arbustos como en condiciones

completamente expuestas. Nuestros resultados muestran que las condiciones ambientales en estos dos micrositios afectan de manera diferente a los individuos que los habitan. Las condiciones microclimáticas según nuestros resultados fueron menos extremas (en términos de radiación, temperaturas altas y bajas, humedad del suelo) en el micrositio bajo la copa de arbustos. En términos de las condiciones hídricas del suelo se observa una disminución en los aportes de agua al sistema durante los meses de enero y febrero, corroborando que estos meses corresponden a meses más secos que el resto del año. Todos estos resultados concuerdan con los reportados por Cáceres (2011) quien en su estudio en el paramo altiandino a una altitud de 4300 m, describe que bajo la copa de los arbustos de *H. laricifolium* se presentan menores intensidades de radiación, oscilaciones diarias térmicas y de humedad relativa del aire menos severas, menores pérdidas evaporativas y por ende una mayor disponibilidad de agua en el suelo. Esta autora sugiere que el sombreado podría constituir un mecanismo clave de facilitación en ambientes de páramo.

Con respecto a los valores de DPV en la época húmeda tanto bajo copa de arbusto, como expuesto, presentan un comportamiento similar. En la época seca y en días soleados concuerdan con los reportados por Rada et al. (2012) en *C. moritziana* a 4200 m y Azócar y Rada (1993) en *E. schultzii* a 3550 m. los valores fueron superiores en los micrositios expuesto a excepción del día nublado de la época seca, mientras que para los días nublados y soleados de la época húmeda se asemejan a los reportados por Orozco (1986) en juveniles de tres especies de rosetas gigantes. Esta autora encontró valores menores de

1,5 KPa. Estas diferencias están más relacionadas en términos estacionales y micrositios, que en términos del estadio en que se encuentre el individuo.

5.2 Relaciones hídricas

El potencial hídrico de las plantas depende de las condiciones hídricas del hábitat donde crecen y se desarrollan (Colombo et al. 2007). En nuestro caso particular los valores diarios máximos de potencial hídrico foliar en *R. atropurpurea*, en época húmeda y seca, concuerdan con lo reportado por Baruch y Smith (1979) y Goldstein et al. (1984). Ellos encuentran que en la época seca se dan los valores más negativos hasta -1,6 MPa en horas del mediodía, mientras que en la época húmeda los valores se mantienen por encima de -1 MPa. Esta comparación se hace sólo con los individuos adultos, ya que no hay potenciales hídricos foliares descritos en la bibliografía para individuos juveniles. Para este estadio sólo existen datos para *C. spicata*, *C. timotensis* y *C. moritziana* (Orozco 1986, Estrada et al. 1991, Rada et al. 2012). Estos autores encontraron potenciales hídricos foliares mínimos de hasta -2,5 MPa. En individuos juveniles de estas rosetas. Resulta interesante que un estudio realizado por Roth (1973) encontró similitud en la morfología de las hojas entre *R. atropurpurea* y *C. timotensis*. Otros autores como Goldstein y Meinzer (1983) reportan valores de potenciales hídricos foliares mínimos para otras rosetas de -0,9 MPa, en hojas con pubescencia, en horas de mediodía en días excepcionalmente claros de la época seca. Estos valores son semejantes a los nuestros sólo cuando comparamos con individuos bajo copa de arbustos y durante la época húmeda. Además es importante notar que los individuos adultos, y especialmente bajo copa de arbustos, mostraron potenciales hídricos foliares siempre más positivos que los individuos juveniles durante cada una de

las épocas. Los individuos expuestos presentaron potenciales hídricos foliares más negativos, hasta -1,5 Mpa no llegando nunca valores del punto de pérdida de turgor (-1,7 MPa) especialmente durante la estación seca, y esto puede ser uno de los motivos por los que esta especie esté restringida a los páramos bajos y relativamente húmedos, con presencia de fuertes neblinas y ligeras precipitaciones (Baruch y Smith 1979). Hay que tener en cuenta que para nuestro estudio tratamos de utilizar individuos no clónales, evitando con esto una posible variación de los datos, por que como veremos más adelante hay otros factores que están influyendo sobre las condiciones hídricas de las plantas que ahí habitan.

El potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor se hizo más negativo en adultos expuestos y adultos y juveniles bajo copa de arbustos.

En juveniles expuestos las diferencias entre épocas no fueron significativas, estos datos son semejantes a los reportados por Orozco (1986), Estrada et al. (1991) y Rada et al. (2012). Ellos encontraron que el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor en *C. mortiziana*, estuvo por encima de los potenciales hídricos foliares en individuos juveniles cuando estos alcanzaban los (-2.3 MPa), contrario a esto, en otras rosetas como *C. spicata* y *timotensis*, los valores del potencial hídrico foliar máximo en adultos y juveniles estuvo por encima del potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor.

De acuerdo a esto, hay un ajuste osmótico estacional que se manifiesta en individuos adultos en cada uno de los micrositios en respuesta al potencial hídrico, lo que sugiere que estaría presentando un aumento del estrés hídrico cuando se presenta la época seca. En los juveniles expuestos las diferencias no fueron significativas ($P < 0,05$) y por tanto en estos el ajuste osmótico no se

estaría presentando. En rosetas gigantes solo existe un estudio Rada et al (2012) que encuentra ajuste osmótico estacional tanto en individuos juveniles como en adultos.

Respecto a los demás valores de los componentes del potencial hídrico foliar, al compararlos con los reportados por Azócar y Rada (2006) de inicio a finales de la época seca en el Páramo Altiandino para *Polylepis seríceae*, una especie más tolerante al déficit hídrico, encontramos que nuestros valores de los individuos juveniles y adultos en época húmeda y seca, presentaron mayores valores de potencial osmótico de saturación y modulo de elasticidad pero igual contenido de humedad. El aumento de la elasticidad se dió, a excepción de los juveniles expuestos, en la época seca. Esto sugiere que el estrés hídrico estacional presente en este sitio es de poca duración e intensidad ya que algunos autores asocian cambios en la elasticidad de las paredes celulares como un mecanismo de resistencia al déficit hídrico estacional bajo condiciones leves de estrés (Goldstein et al. 1989). Esto puede explicarse por la presencia de neblina en horas de la tarde en ambas épocas la cual genera un aporte de agua al sistema y por ende disminución de la demanda evaporativa.

5.3 Intercambio de gases

Bajo condiciones muy extremas en la alta montaña africana, Schulze et al. (1985) reportan para rosetas caulescentes gigantes a una altura de 4200 m en la estación seca valores de conductancia estomática entre $40 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ a $150 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. En la cordillera de los Andes, Rada et al. (1998) reportan conductancias estomáticas entre 100 y $200 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en la estación húmeda y por debajo de $50 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para la seca, en individuos de *Espeletia schultzii* creciendo a lo largo de un gradiente altitudinal (2600-4200 m).

También Rada et al. (2012) reporta Gs entre 40 mmol m⁻²s⁻¹ y 80 mmol m⁻²s⁻¹ a nivel estacional y en individuos de distintos estadíos de *C. moritziana*. Por su parte, Orozco (1986) describe valores de 50 mmol m⁻²s⁻¹ (época seca) y 400 mmol m⁻²s⁻¹ (época húmeda) para *C. spicata*, *C. moritziana* y *C. timotensis*. Nuestros resultados corroboran lo encontrado por estos autores siendo más importantes las diferencias en términos estacionales que entre estadíos y micrositios.

Diferentes autores han relacionado una disminución de la conductancia estomática en respuesta al DPV en rosetas gigantes de la alta montaña tropical (Schulze et al. 1985, Goldstein et al. 1989) y para diferentes especies y hábitats (Drake et al. 1970, Lange et al. 1971, Shultze et al. 1972, Aston 1976, Watt y Nielsen 1978, Pallardy y Kozlowski 1979, Black y Squire 1979, Whitehead et al. 1981, Turner et al. 1985). En nuestro caso no podríamos asegurar que la disminución de la conductancia estomática se deba a un aumento en el DPV dado que no se tienen resultados simultáneos de ambas variables, pero si sabemos que el DPV en la época seca fue superior a la húmeda en ambos estadíos.

Por otra parte, Lawlor (2002) y Azócar y Rada (1993) sugieren que un severo cierre estomático puede ser inducido por una disminución del potencial hídrico foliar. Orozco (1986) relaciona los cierres estomáticos con disminuciones en el potencial hídrico foliar en *C. spicata* y *C. moritziana*. Al igual que para el DPV, no tenemos una correlación entre potencial hídrico foliar y conductancia estomática para comprobar esto. Este cierre estomático severo durante la estación seca determina una disminución en las pérdidas de agua, evitando así que la planta alcance potenciales hídricos foliares cercanos al punto de pérdida

de turgor, por tal motivo en la época húmeda, el perder agua no es tan importante, pues hay disponibilidad del recurso tanto en el suelo como en el ambiente que la rodea.

Las tasas máximas de asimilación de CO₂ (entre 10 y 12 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) se dan en adultos y juveniles expuestos en la época favorable. Estos se asemejan a los reportados por Schulze et al. (1985) en los géneros *Dendrosenecio* y *Lobelia*, rosetas gigantes de África. Rosquete (2004) encuentra tasas de aproximadamente 6 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en adultos de *Ruilopezia atropurpurea* bajo condiciones de laboratorio. Goldstein et al. (1989) describen tasas máximas de A de 8 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para *Coespeletia spicata*. Por otra parte, la reducción estacional de A para *R. atropurpurea* se asemeja a los valores obtenidos para las demás rosetas caulescentes de los páramos andinos (Goldstein et al. 1989, Rada et al. 1998, Rada et al. 2012, ver tabla resumen anexo 6). Esta reducción en la tasa de asimilación de CO₂ la pudimos observar en la disminución del CO₂ intercelular que se presentó de la época húmeda a la seca, en todos los individuos adultos y juveniles bajo copa de arbustos y expuestos, siendo más notoria en los juveniles expuestos, debido a un severo cierre estomático observado durante la estación seca. Podemos descartar efectos de las temperaturas foliares sobre A, dado que durante la estación seca y en horas del medio día estas estaban entre 17 °C y 24 °C. Estos valores se encuentran dentro de los reportados por Rosquete (2004) en la estación La Aguada donde encuentra que la temperatura óptima para la fotosíntesis es de 18,8 °C.

5.4 Área foliar y área foliar específica

Además de la radiación solar, hay otros factores que determinan un aumento o disminución del AF y AFE, y que es importante considerar:

- 1) El estado fenológico en el que se encuentre el individuo, el crecimiento foliar se detiene en el momento de la reproducción (Monasterio 1980).
- 2) El tipo de reproducción, aunque no se tuvo en cuenta en este trabajo, las plantas que se reproducen sexualmente presentan áreas foliares menores que las que se reproducen vegetativamente (Passioura 1994).
- 3) El efecto del estrés hídrico sobre el crecimiento, el cual conduce a una disminución del área foliar (Passioura 1994).

Para el caso específico de *R. atropurpurea*, Silva (2010) reportó valores promedio de área foliar de 110 cm² en hojas de individuos adultos. Por su parte, Rosquete (2004) reportó valores promedio de 93 cm² en hojas de individuos adultos. Nuestros valores promedio para hojas de individuos adultos bajo copa de arbustos, son similares a los de Silva (2010) mientras que para adultos expuestos son similares a los de Rosquete (2004). Por otra parte, Baruch y Smith (1979) en sus estudios determinaron el área foliar por individuo, reportan un valor de 5,674 cm² por planta. Nuestros valores de área foliar en individuos adultos están entre 933 cm² y 4443 cm². Por otra parte, la mayoría de los autores coinciden en que el AFE es una característica que está altamente relacionada a las diferentes estrategias de crecimiento en plantas, en general, altas AFE están asociadas a altos contenidos de nitrógeno, altas tasas fotosintéticas y a las eficiencias en la obtención de recursos (Lambers et al. 1998). Mientras que especies con bajas AFE se asocian a plantas conservadoras de recursos (Porter y Evans, 1998). El AFE podría ser utilizado

como un índice de escleromorfismo, valores bajos de AFE se han relacionados con una alta capacidad para resistir una baja disponibilidad de agua (Ogaya y Peñuelas, 2006).

Dulhoste (2010) indica que los valores de AFE tendrán una mayor variación causada por las condiciones ambientales en las que se desarrollan las plantas y la capacidad de estas especies a responder a los cambios ambientales, más que a variaciones causadas por otros factores (estadíos sucesionales). Por otra parte, hojas con bajas AFE han sido consideradas como hojas desarrolladas para condiciones de sol (Boardman 1977, Bazzaz 1996, Castrillo 2006, Markesteijn et al. 2007), mientras que hojas más delgadas estarían desarrollándose en ambientes de menor radiación. En este orden de ideas, Silva (2010) reportó para *R. atropurpurea*, valores de AFE de 44,4 cm²/g. En este trabajo los valores en individuos expuestos fue inferior, mínimos (36 cm²/g) máximos (42 cm²/g) y en los individuos bajo copa de arbustos fue superior (50 cm²/g) máximos (55 cm²/g) y aunque no encontramos diferencias significativas ($P < 0,05$) ni en micrositos ni estadíos, se puede observar que los individuos expuestos tanto juveniles como adultos mantienen una menor AFE. Es posible que la combinación de una menor radiación incidente y condiciones hídricas más favorables, permitan que plantas desarrollen hojas más delgadas y menos esclerófilas en individuos bajo copa de arbustos, lo que les permitiría aumentar su inversión en área foliar fotosintética y disminuir su inversión en mecanismos de resistencia al estrés hídrico o de exceso de radiación (Rada y Azócar 2006).

5.5 Características espectrales

Existe una serie de características de las hojas que podrían estar involucradas en la reflectancia, absorbancia y transmitancia. Roth (1973) encuentra para *R. atropurpurea* canales secretores con un contenido de resina y que le da el olor característico a estas plantas, pero en menor número que otras *Espeletias* de paramo altiandino. Lambers et al. (1998) reportaron el desarrollo de estructuras y compuestos reflectantes en la epidermis (pubescencia, lípidos en forma de ceras y sales). La especie estudiada no presenta pubescencia en las hojas, pero si una cera que pudiera estar influyendo en estos procesos. En cuanto a la transmitancia y absorbancia no se encontraron reportes, pero las diferencias entre especies e individuos podrían estar dada por factores como: el estado nutricional de la planta, la anatomía de la hoja, el estado fenológico, contenido de clorofila, otros pigmentos etc. Silva (2010) encontró que *R. atropurpurea* refleja 9 %, absorbe 88% y transmite 3%, de la radiación que alcanza la superficie foliar, y que las hojas de *R. atropurpurea* son las que menos reflejan en comparación con otras rosetas, y a su vez las que más radiación absorben. Resultados diferentes encontró Rosquete (2004) (Reflectancia 11%, absorbancia 77% y transmitancia 12%). Además este autor, al comparar *R. atropurpurea* con *E. schultzii*, encontró que las estrategias con que ambas especies enfrentan el exceso de radiación son contrastantes, *R. atropurpurea* refleja aproximadamente la mitad de la radiación que *E. schultzii*, pero transmite el doble y en consecuencia absorben igual.

Nuestros resultados presentan diferencias a los reportados por estos autores, a nivel de estadios sólo hubo diferencias significativas ($P < 0,05$) en reflectancia, entre adultos bajo copa de arbustos y expuestos, además existe una leve

tendencia a que los adultos reflejen y, transmitan menos que los juveniles, y absorben un poco más, indiferentemente del sitio donde se establezcan. En términos de estadios si hubo diferencias entre adultos y juveniles expuestos para todas las características espectrales y para los individuos bajo dosel solo en transmitancia existió diferencia significativa. Sin embargo, estos valores tienen mayor similitud con los reportados por Silva (2010) en el mismo sitio de muestreo nuestro. Cabe considerar que *R. atropurpurea* presentó similitud con las demás rosetas gigantes del páramo con las variables anteriormente medidas en este trabajo pero en términos de sus características espectrales difieren con los reportados por Rosquete (2004) para una especie pubescente, ya que *R. atropurpurea* refleja casi tres (3) veces menos, absorbe 15 % más y sólo transmite 2% menos.

5.6 Relación médula área foliar

Goldstein et al. (1984) señalan la importancia de la presencia de la médula en el tallo de las rosetas gigantes del páramo. Esta médula permite la acumulación de agua que a su vez permite mantener potenciales hídricos foliares más positivos y mantener de esta forma conductancias estomáticas que puedan favorecer la adquisición de CO₂. Bajo esta premisa, Giraldo (2009) señala que el cierre estomático es más importante en las plantas jóvenes que en las adultas, atribuyéndole a la médula (más desarrollada en los individuos adultos) un rol importante en el balance hídrico de las especies. Resultados similares se han reportado para algunas especies de rosetas caulescentes (Goldstein et al. 1984, Meinzer et al. 2003). Nuestros resultados, aunque hubo una correlación entre el tamaño de la médula y el área foliar, no apoyan lo encontrado por

estos autores, ya que las conductancias estomáticas tanto en adultos como en juveniles presentan gran similitud.

Se ha postulado y comprobado experimentalmente que el bajo nivel de capacitancia hídrica (Relación entre el volumen de médula del tronco y el área foliar) (Goldstein et al. 1985) y la falta de habilidad de ajuste osmótico a periodos de baja disponibilidad de agua en el suelo (Goldstein et al. 1985, Orozco 1986) son causas de mortalidad relevantes en individuos juveniles de rosetas gigantes. Sin embargo, por observaciones en campo, encontramos que los individuos que provenían de semilla (menor diámetro de la roseta, no clónales, no agrupado) eran más escasos que aquellos que provenían de reproducción vegetativa (mayor diámetro, con mas individuos clónales en el rizoma, agrupados). Con relación a la médula, Rada et al. (2012) encontraron que los estadíos intermedios y juveniles de *C. Moritziana*, en la época húmeda, presentaban conductancias estomáticas altas. No obstante en este trabajo no corrobora lo encontrado por estos autores ya que se encontró que la relación entre el tamaño de médula y el área foliar, estaría determinado, no sólo por el estado fenológico en que se encuentre el individuo, sino también por el tipo de reproducción del cual provenga.

En conclusión, el páramo de San José corresponde a un páramo seco en la cordillera de Mérida, pero las condiciones ambientales de algunos de sus sitios presentan características de sitios húmedos que, como se ha establecido en diferentes trabajos, esta condición estaría ocurriendo en los límites con la vertiente húmeda. Nuestro sitio en particular presenta características de ambientes húmedos, ya que en los 15 meses de toma de datos se presentaron dos periodos estacionales, un periodo de época húmeda 10 meses y casi 2

meses correspondientes a época seca. Además pudimos notar como las nubes (siendo esta una de las características más importantes de estos sitios) y lluvias se presentan a lo largo del año, con la particularidad de que sólo llegan a este sitio y no se desplazan altitudinalmente más abajo.

Efectivamente los sitios bajo copa de arbustos parecieran ser más favorables, en términos hídricos, para el establecimiento de especies, pero esto no es del todo cierto para *Ruilopezia atropurpurea*, ya que también fue observada en lugares expuestos. Se generan interrogantes sobre la relación entre arbustos y *R. atropurpurea*, ¿quién está favoreciendo a quien? Partiendo de esta premisa, la clasificación del concepto monocárpica para esta especie no está del todo muy clara y genera dudas al respecto, pues puede ser monocárpica para el individuo pero perenne para la población.

A nivel ecofisiológico y en comparación con los trabajos realizados por otros autores en los páramos y altas montañas, en general se encontraron muchas similitudes en los resultados de *R. atropurpurea* con las demás rosetas que habitan estos lugares, algo interesante pues las características morfológicas de *R. atropurpurea* difieren de las distintas especies de estas altitudes.

Las diferencias entre las variables estudiadas (temperaturas foliares, potenciales hídricos e intercambio de gases) pudieran estar más influenciadas en términos estacionales que a nivel de estadíos y micrositios, pero con una leve tendencia a ser los individuos juveniles expuestos los que se ven más afectados, al punto que fueron los únicos que en horas de medio día en un día soleado, mostraron potenciales hídricos más negativos que los del punto de pérdida de turgor, pero a su vez los que presentaron mayor elasticidad en las paredes.

6. PERSPECTIVAS DE INVESTIGACIÓN

En nuestro estudio quisimos abordar, de manera exploratoria, las diferencias ecofisiológicas y morfológicas que presenta *R. atropurpurea* con respecto a estadíos y micrositios bajo las condiciones extremas (altas radiaciones, altas y bajas temperaturas, déficit hídrico estacional, entre otros) de un páramo. Pero podrían existir otras diferencias que darían respuesta a una serie de interrogantes al término de este trabajo, entre los que encontramos:

- ¿Qué tanta similitud tiene nuestro sitio de estudio con micrositios de la vertiente húmeda, y como varían estas variables altitudinalmente?
- ¿Existen diferencias a nivel ecofisiológico (Relaciones hídricas, intercambio de gases etc.) y morfológico (área foliar, AFE, tamaño de médula etc.) entre los individuos que provienen de reproducción sexual y asexual, y como se distribuyen en el ecosistema páramo?
- Conocer la fenología de *Ruilopezia atropurpurea*, para entender los ciclos reproductivos, relación de crecimiento y edad de los individuos y si estos varían en diferentes ambientes.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Andressen, R. y Ponte, R. (1973). Climatología e Hidrología. Estudio Integral de las Cuencas de los Ríos Chama y Capazón. Sub – Proyecto N°. II. Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales. ULA. Mérida.
- Antonovicks, J . (1972). Population dynamics of the grass *Anthoxanthum odoratum* on a zinc mine. *Journal of Ecology*, 60: 351 - 365.
- Aristigueta, L. (1964). *Compositae (Vernonieae – Eupatorieae – Astereae – Anuleae)*. Lasser, T. (Ed.), Flora de Venezuela. Instituto Botánico. Dirección de Recursos Naturales Renovables. MAC. Caracas. Venezuela, 10 (02): 1 – 483.
- Aston, M. J. (1976). Variation of stomatal diffusive resistance with ambient humidity in sunflower (*Helianthus annuus*). *Australian Journal of Plant Physiology*, 3: 489-501.
- Ataroff, M. y Sarmiento, L. (2004). Diversidad en los Andes de Venezuela. I mapa de las unidades ecológicas del Estado Mérida. CD- ROM. Ediciones Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Universidad de los Andes.
- Azócar, A. y Rada, F. (2006). *Ecofisiología de Plantas de Páramo*. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Azócar, A. y Rada, F. (1993). Respuestas Ecofisiológicas de Plantas de Ecosistemas Tropicales. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela, 82-110.
- Azócar, A. y Fariñas, M. (2003). Páramos: Aguilera, M., Azócar, A. y González-Jiménez, E. (Eds): Biodiversidad en Venezuela. Tomo II. FONACIT-Fundación Polar. Caracas, 716-733.
- Azócar, A. y Monasterio, M. (1980). Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el Páramo de Mucubaji. Mérida. Venezuela.
- Azócar, A. (1981). La Flora de los Páramos Venezolanos. D. K. Weidman. Librería Alemana S.R.L. 16-21.

- Bader, M. Y., Rietkerk, M. y Bregt, A. K. (2007). Vegetation structure and temperature regimes of tropical alpine treelines. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 39(3): 353-364.
- Bader, M. Y., Rietkerk, M. y Bregt, A. K. (2008). A simple spatial model exploring positive feedbacks at tropical alpine treelines. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 40(2): 269-278.
- Ball, M. C., Hodges, V.S. y Laughlin, G.P. (1991). Cold-induced photoinhibition limits regeneration of snow at tree-line. *Functional Ecology*, 5: 663-668.
- Baruch, Z. y Smith, A. P. (1979). Morphological and physiological correlates of niche breadth in two species of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Oecologia*, 38: 71-82.
- Bazzaz, F. A. (1996). *Plants in Changing Environments: linking physiological, populational and community Ecology*. Cambridge University Press. Madrid España, 231 pp.
- Berry, J. A. y Björkman, O. (1981). Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of plant Physiology*, 31: 491 – 543.
- Bertness M. y Callaway R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9: 191–193.
- Black, C.R. y Squire, G.P. (1979). Effects of atmospheric saturation deficits on the stomatal conductance of pearl millet (*pennisetum typhoides* S.) and groundnut *Arachis hipoquesa* L. *Journal of Experimental Botany*, 30: 935-945.
- Boardman, N.K. (1977). Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual. Review of Plant Physiology*, 28: 355-377.
- Brodersen, C. R., Germino, M. J. y Smith, W. K. (2006). Photosynthesis during an episodic drought in *Abies lasiocarpa* and *Picea engelmannii* across an alpine treeline. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 38(1): 34-41.
- Cáceres, Y. (2011). Relaciones espaciales y mecanismos de interacción entre un arbusto dominante (*Hypericum laricifolium*) y otras especies de plantas en el páramo Altiandino. Tesis de Maestría. Postgrado de

- Ecología Tropical. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias. Mérida. Venezuela.
- Callaway, R. (1995). Positive interactions among plants. *Botanical Reviews*, 61: 306–349.
- Castrillo, M. (2006). Fotosíntesis en tres poblaciones altitudinales de la planta andina *E. schultzii* (Compositae). Dpto. Biología de Organismos. Universidad Simón Bolívar. Caracas. Venezuela. *Revista. Biologica. Trópicos*, 54 (4).
- Cavieres, A., Fermín Rada, F., Azócar, A., García, C., y Cabrera, M. (2000). Gas exchange and low temperature resistance in two tropical high mountain tree species from the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica*, 21:203-211.
- Cavieres, L. A. y Piper, F. (2004). Determinantes Ecofisiológicos del Límite Altitudinal de los Árboles: Cabrera, M. *Fisiología Ecológica en Plantas*. Valparaíso: Ediciones de la Universidad Católica de Valparaíso, 221-234.
- Chacón, M.E., Marquez, T.C., Rodriguez, M. y Ulloa, A. (2007). Basado en interpretación digital y visual de imágenes satelitales LANDSAT de los años 2001 y 2002. AE. Mérida. Venezuela.
- Colombo, R., Marín, O., Irazábal, S. y Tezara, W. (2007). Relaciones hídricas, fotosíntesis y anatomía foliar de dos especies del género *Calotropis*. *Interciencia*, 32: (11) 791 - 796.
- Cook, R.E, (1979). Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. *Topics in Plant Population Biology*. Columbia University Press, New York, 207-231.
- Cuatrecasas, J. (1987). Clave Diagnóstica de las Especies de *Ruilopezia* (*Espeletiinae. Heliantheae*, Compositae). *Anales, Jardín Botánico, Madrid*, 44(2): 401-419.
- Cuatrecasas, J. (1976). A new subtribe in the *Heliantheae* (Compositae) *Espeletiinae*. *Phytologia*, 35(1): 43-61.

- Cuatrecasas, J. (1979). Comparación fitogeográfica de páramos entre varias cordilleras. En: Salgado- Labouriau, M. (Ed.). El Medio Ambiente Páramo. Caracas. UNESCO-IVIC.
- Davies, W.J. y Gowing D. J. (1999). Plant responses to small perturbations in soil water status. In Physiological Plant Ecology (Press MC, Scholes JD, Barker MG eds.). Blackwell Science Oxford, 67 -89.
- Drake, B.G., Raschke, K. y Salisbury, F.B. (1970). Temperature and transpiration resistance of *Xanthium* leaves as affected by air temperature, humidity and wind speed. Plant Physiology, 46: 324-330.
- Dulhoste, R. (2010). Respuestas de especies leñosas al estrés térmico e hídrico en una zona de transición Selva-Páramo en los Andes Venezolanos. Tesis de Doctorado. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Durán, C. (1992). Proyecto Integral de Manejo para la Cuenca Alta Uribante – Caparo y Estado Mérida. M.A.R.N.R. Dirección Regional 12. Mérida. Venezuela.
- Durst, R. y Wrolstad, R.E. (2001). Separation and Characterization of Anthocyanins by HPLC. In: Handbook of Food Analytical Chemistry. New Jersey: John Wiley and Sons, 33-45.
- Estrada, C. y Monasterio, M. (1988). Ecología poblacional de una roseta gigante, *Espeletia spicata* Sch. Bip. (Compositae), del Páramo Desértico. Ecotrópicos, 1(1): 25-39.
- Estrada, C., Goldstein, G. y Monasterio, M. (1991). Leaf dynamics and water relations of *Espeletia spicata* and *E. timotensis*, two giant rosettes of the Desert Páramo in the tropical Andes. Acta Oecologica, 12(5): 603-616.
- Flexas, J., Escalona, J.M. y Medrano, H. (1998). Down-regulation of photosynthesis by drought under field conditions in grapevine leaves. Australian Journal of Plant Physiology, 25: 893-900.
- García-Núñez, C., Rada, F., Boero, C., González, J., Gallardo, M., Azócar, A., Liberman-Cruz, M., Hilal, M. y Prado, F. (2004). Leaf gas exchange and water relations in *Polylepis tarapacana* at extreme altitudes in the Bolivian Andes. Photosynthetica, 42(1): 133-138.

- Garnier, E., Laurent, A., Bellmann, S., Debain, P., Berthelie, B., Ducout, C., Roumet y M. (2001). Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytology*, 152: 69-83.
- Germino, M. J. y Smith, W. K. (1999). Sky exposure, crown architecture and low-temperature photoinhibition in conifer seedlings at alpine treeline. *Plant, Cell and Environment*, 22(4): 407-415.
- Gieger, T. y Leuschner, C. (2004). Altitudinal change in needle water relations of *Pinus canariensis* and possible evidence of a drought induced alpine timberline on Mt. Teide. Tenerife. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 199(2): 100-109.
- Giraldo, P. (2009). El papel de la médula en las relaciones hídricas de dos especies de la subtribu *Espeletinae*. *Libanothannus neriifolius* Ernst. y *Carramboa tachirensis* (Aristeg) Cuatrec. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas Facultad de Ciencias, Mérida, Venezuela: Universidad de Los Andes.
- Goldstein, G. y Meinzer, F. (1986). Adaptations for water and thermal balance in Andean giant rosette plant: TH Givnish (Ed.): *On the Economy of Plant Form and Function*, 381-411.
- Goldstein, G. y Meinzer, F. (1983). Influence of insulating dead leaves and low temperatures on water balance in an Andean giant rosette plant. *Plant, Cell and Environment*, 6: 649 – 656.
- 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 Azócar, A. (1985). Cold hardness and supercooling along an altitudinal gradient in Andean giant rosette species. *Oecologia*, 68(1): 147-152.
- Goldstein, G., Rada, F., Orozco, A., Montilla, M., Zabala, O., Cavelier, J. y Azocar, A. (1989). Mantenimiento del turgor en especies leñosas tropicales: un modelo basado en cambios estacionales de osmolaridad y elasticidad. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 27: 37-49.

- Goldstein, G. y Sarmiento, G. (1987). Water relations of trees and grasses and their consequences for the structure of savanna vegetation. En: Walker, B.H. (ed). Tropical Savanna Determinants, IRL Press, Oxford, 13-38.
- Goldstein, G., Rada, F., Canales, J., Zabala, O. (1989). Leaf gas exchange of two giant caulescent rosette species. *Acta Oecologica-Oecologia Plantarum*, 10: 359-370.
- Green, P.B., Erickson, R.O., Buggy, J. (1971). Metabolic and physical control of cell elongation rate - in vivo studies of *Nitela*. *Plant Physiology*, 47: 423-430.
- Guariguata, M. T. Azócar, A. (1998). Seed bank dynamics and germination ecology in *Espeletia timotensis* (Compositae), an Andean giant rosette. *Biotropica*, 20(1): 54-59.
- He, e. (2007). GeoChip: A Comprehensive microarray for investigating biogeochemical, ecological and environmental processes. *The Isme Journal*, 1:67-77.
- Hedberg, O. (1964). Features of Afroalpine Plant Ecology. *Acta Phytogeografica*, Suecia, 49: 1 - 114.
- Hedberg, I. Y Hedberg, O. (1979). Tropical-alpine life-forms of vascular plants. - *Oikos*, 33: 297-307.
- Holtmeier, F. K. (2009). Mountain Timberlines. Ecology, Patchiness and Dynamics. Geneva. Switzerland, 437 pp.
- Johnson, D. M., Germino, M. J. y Smith, W. K. (2004). Abiotic factors limiting photosynthesis in *Abies lasiocarpa* and *Picea engelmannii* seedling Gs below and above the alpine timberline. *Tree Physiology*, 24(4): 377-386.
- Jones, H.G. (1983). *Plants and Microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University press, 310 pp.
- Jordán, P. W. Nobel, P. S. (1981). Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology*, 62: 901-606.
- Knapp, A., y Carter, G. (1998). Variability in leaf optical properties among 26 species from a broad range of habitats. *American Journal of Botany*, 85: 940- 946.
- Kramer, P. J. y Boyer, J. S. (1995). *Water Relations of Plants and Soils*. Academic Press. San Diego.

- Körner, C. (1999). *Alpine Plant Life, Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Second Edition, Berlin, Springer, 323 pp.
- Lambers, H. Stuart Chapin III F, Pons TL. (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer Verlag, New York, 604 pp.
- Lange, O.L., Losch, R., Schulze, E.D. y Kappel, L. (1971). Responses of stomata to changes in humidity. *Plant*, 100: 76-86.
- Lawlor, D. W. (2002). Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: Mechanisms are the key to understanding production systems. *Journal of Experimental Botany*, 53(370): 773-787.
- Leuschner, C. (2000). Are high elevations in tropical mountains arid environments for plants. *Ecology*, 81 (5): 1425-1436.
- Levitt, J. (1980). *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Second Edition .Volumen 1, . Chilling, Freezing and High Temperature Stresses.. Academic Press. New York, 497 pp.
- Logullo, M.A., Salleo, S. y Rosso, R. (1986). Drought avoidance strategy in *Ceratonia siliqua* L., a mesomorphic tree in the xeric Mediterranean area. *Annual Missouri Botanical*, 58: 745-756.
- Malagon, D. (1982). Evolución de suelos en el Páramo Andino (NE del Estado de Mérida. Venezuela. Serie Suelos y Clima. CIDIAT. 222 pp.
- Malagon, D. (2002). Los Suelos de las Regiones Paramunas de Colombia y Venezuela. Memorias. Tomo I. Simposio Historia Natural y Aspectos Biogeográficos del Páramo. Congreso Mundial de Páramos. Paipa. Colombia.
- Markesteyn, L., Poorter, L. y Bongers, F. (2007). Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. *American Journal of Botany*, 94 (4): 515-525.
- Maruta, E. (1976). Seedling establishment of *Polygonum cuspidatum*. *Japanese Journal of Ecology*, 26:101-105.
- Meinzer, F. C., James, S. A., Goldstein, G. y Woodruff, D. (2003). Whole tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment*, 26(7): 1147-1155.
- Meinzer, F., Goldstein, G. y Rada, F. (1994). Páramo Microclimate and Leaf Thermal Balance of Giant rosette Plants. Capítulo 3.

- Monasterio, M. (1979). El Páramo Desértico En El Altiandino De Venezuela En: MI Salgado Labouriau (Ed) El Medio Ambiente Páramo. UNESCO –IVIC, Caracas, 150-159.
- Monasterio, M. y Sarmiento, L. (1991). Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold Andean tropics. Trends in Ecology and Evolution, 6: 387-391.
- Monasterio, M. (1980). Los Páramos Andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidad con otras regiones andinas. En: Monasterio, M. (Ed): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida, 15-27.
- Monasterio, M. (1986). adaptative strategies of *Espeletia* in the andean desert páramo. in: vuilleumier f. y monasterio m. (ed.). High altitude tropical biogeography. Oxford university press,oxford, 49-80.
- Monasterio, M. y Reyes, S. (1980). Diversidad Ambiental yVariación de la Vegetación en los Páramos de los Andes Venezolanos: Monasterio M. (Ed.). Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Universidad de Los Andes. Mérida. 47-91.
- Monasterio, M. y Vuilleumier, F. (1986). High tropical mountain biota of the world. En: Vuilleumier F. y M. Monasterio (Eds). High altitude tropical biogeography. Oxford University Press, Oxford, 3-7.
- Mooney, H.A., Hillier, R.D. y Billings, W.D. (1965). Transpiration rates of alpine plants in the Sierra Nevada of California. American, Midland Naturalist, 74: 374- 386.
- Nilsen, E.T. Orcutt, D.M. (1996). Physiology of Plants. Under Stress. Soil and Biotic Factors. John Wiley & Sons, 684 pp.
- Nobel, P. (1988). Principles underlying the prediction of temperature in plants, with special reference to desert succulents.In: long S.P Y Woodward f.I, eds, Plants and Temperature. Company of Biologists, Cambridge, 1 – 23.
- Ogaya, R. y Peñuelas, J. (2006). Contrasting foliar responses to drought in *Quercus ilex* and *Pillyrea latifolia*. Biologia Plantarum, 50: 373-382.
- Orozco, A. (1986). Economía Hídrica en Rosetas Juveniles de *Espeletia* en el Páramo Desértico. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias. Mérida. Venezuela.

- Pallardy, S.G. y Kozlowski, T.T. (1979). Stomata response of populous clones to light intensity and vapor pressure deficit. *Plant, Physiol*, 64: 112 – 114.
- Parker, J. (1968). Drought resistance mechanisms. En water deficits and plant growth. Vol I Kolowski T.T (ED) ,New York,Academic press, 195-235.
- Passioura, J.B. (1994). The yield of crops in relation to drought. In 'Physiology and determination of crop yield' American Society of Agronomy. Madison. USA.
- Passioura, J. B. (1996). Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regulation*, 20: 79-83.
- Pearcy, R.W., Ehleringer, J. R., Mooney, H.A. & Rundel, P.W. (1989). *Plant Physiological Ecology: Field Methods and Instrumentation*. Chapman and Hall, New York, 457.
- Poorter, H. y Evans, J.R. (1998). photosynthetic nitrogen- use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, 116:26-37.
- Rada, F., Azócar, A., González, J., Briceño, B. y R., Jaimez. (1992). Net photosynthesis-leaf temperature relations in plant species with different height along an altitudinal gradient. *Acta Oecologica*, 13: 535-542.
- Rada, F., Azocar, A. y Rojas-Altuve, A. (2012). Water relations and gas exchange in *Coespeletia moritziana* (Ssch.Bip) Cuatrec.,a giant rosette species of the high tropical Andes. ICAE. Universidad de los Andes. Merida. Venezuela. *Phothosynthetica*, 50(3): 429-436.
- Rada, F., Azócar, A., Briceño, B., González, J. y García-Núñez, C. (1996). Carbon y water balance in *Polylepis sericea*. a tropical treeline species. *Trees - Structure and Function*, 10(4): 218-222.
- Rada, F., Azócar, A., González, J. y Briceño, B. (1998). Leaf gas exchange in *Espeletia schultzii* Wedd,a giant caulescent rosette species, along an altitudinal gradient in the Venezuelan Andes, *Acta Oecologica*, 19: (1. 73-79).
- Rada, F., Goldstein, G., Azocar, A. & Torres, F. (1987). Supercooling along an Altitudinal Gradient in *Espeletia schultzii*, a Caulescent Giant Rosette Species. *Journal of Experimental Botany*, 38(3): 491-497.
- Rada, F., Goldstein, G., Azócar, A y Meinzer, F. (1985). Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. *Plant, Cell and Environment*, 8: 501-507.

- Rosquete, C. (2004). Estudio del Balance Energético foliar en *Ruilopezia atropurpurea* (A.C SM.) Cuatrecasas. (Especie no pubescente) y *Espeletia schultzii* Wedd. (especie pubescente). en el Páramo Venezolano. Trabajo especial de Grado. Pregrado Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Roth, I.(1973). Anatomía de las hojas de plantas de los páramos venezolanos (*Espeletia*). Acta botánica venezolana 8(4):281- 310.
- Rundel, P. (1994). Tropical Alpine Climates. En: Rundel, P.W., Smith A.P. y F.C. Meinzer Tropical alpine Environments: Plants form y function. Cambridge: Cambridge University Press, 21-44.
- Samad, A., Meisner, C.A., Saifuzzaman, M. y van-Ginkel, M. (2001). Waterlogging tolerance. In 'Application of physiology in wheat breeding' Reynolds MP, Ortiz-Monasterio JI, McNab A eds.), CIMMYT, México DF, 136-144.
- Sarmiento, G. (1986). Ecological Features of Climate in High Tropical Mountains. In: Vuilleumier, F. y M. Monasterio (Eds.) High Tropical Biogeography. Oxford University press, 11-45.
- Sarukhan, J. (1980). Demographic problems in tropical system. Demography and Evolution in plant population. O.Solbrig (Ed) Blackwell´s,Oxford ,161-188.
- Scholander, P.F., Hammel, H.T., Bradstreet, E.D. y Hemmingsen, E.A. (1964). Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America, 52: 119 – 125.
- Schubert, C. (1970). Geología glacial del alto rio Santo Domingo, Andes Venezolanos. Asociacion.venezolana. Geologia.minineria.y petróleos, 13: 232-261.
- Schubert, C. (1980). Aspectos Geológicos de los Andes Venezolanos. En Monasterio, M. Estudios Ecologicos de los Paramos Andinos.Ediciones de la Universidad de los Andes Merida.
- Schubert, C. y Vivas, L. (1993). El Cuaternario en la Cordillera de Mérida. Universidad de Los Andes. Fundación Polar. Mérida. Venezuela. 355 pp.

- Schulte, P. J. y Hinckley, T. M. (1985). A Comparison of Pressure - Volume Curve Data Analysis Techniques. *Journal of Experimental Botany*, 36(10): 1590-1602.
- Seeram, D., Muraleedharan, G. (2001). Nair Degradation Products of Cyanidin Glycosides from Tart Cherries and Their Bioactivities. Navindra P., J. *Agric. Food Chem*, 49 (10): 4924–4929.
- Serraj, R. y Sinclair, T.R. (2002). Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions *Plant. Cell and Environment*, 25: 333-341.
- Shagam,R. (1972). Evolución Tectónica de los Andes Venezolanos. *Boletin de Geologia, Publicacion especial*, 5 (2): 1201-1261.
- Shields, L.M. (1950). Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *The Botanical Review*, 16: 399-447.
- Shonherr, J. (1982). Resistances of plant surfaces to water loss: transport properties of cutin,suberin and associated lipids. En Lange O.L., Nobel P.S.osmond C.B. y ziegler H (EDS) *Physiological plant ecology II. Encyclopedia of plant physiology new series 12B*. Springer- verlag - Berlin - Heidelberg - New York, 154-179.
- Shulze,E-D., lange, O.L., Buschbom, U., Kappen, L. y Evenaris, M. (1972). Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. *Planta*, 108:259-270.
- Shulze,E-D., Beck, E., Scheibe, R. y Zieggler, P. (1985). Carbon dioxide assimilation and stomatal response of afroalpine giant rosette plant. *Oecologia*, 65: 207-213.
- Silva, C. (2010). Distribución y Morfología de Rosetas Caulescentes en el Paramo de San José. Trabajo Especial de Grado. Pregrado Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Estado Mérida, Venezuela, 2010.
- Smith, A. (1984). Postdispersal parentoffspring conflict in plants: antecedent and hypothesis from the Andes. *American Naturalist*, 123: 354–370.
- Smith, A,P. (1974). Bud temperature in relation to nyctinastic leaf movement in an Andean giant rosette plant. *Biotropica*, 6: 263 -266.
- Smith, A.P. (1980). The paradox of plant height in an Andean giant rossete species. *Journal of Ecology*, 68:63-68.

- 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, A. (1981). Growth and Population Dynamics of *Espeltia* in the Venezuelan Andes. .Smithsonian Contributions to Botany, No. 48: 44 pp.
- Sodja, L. (2001). Estudio Florístico del Cerro Pozo Negro, Páramo de San José (Mérida - Venezuela). Trabajo Especial de Grado. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias. Mérida, Venezuela. 106 pp.
- Solbrig, O.T. (1981). Studies on the population biology of the genus *viola*. II. The effect of Plant size on fitness in *viola sororia* *Evolution*, 35: 1080-1093.
- Suárez, P. M. (2009). Modelización de la Distribución de la Línea de Contacto Bosque-Páramo en los Andes Venezolanos. Departamento de Biología. Pregrado Biología. Facultad de Ciencias. Mérida. Venezuela. Universidad de Los Andes, 128 pp.
- Sveshnikova, V.M. (1970). Water Regime of Plants Under the Extreme Conditions of High - Mountain Deserts of Pamirs. UNESCO.(Ecology and conservation 5) .Plant response to Climatic Factors. Proc Uppsala Symp, 555 – 561.
- Taiz, L. y Zeiger, E. (1991). Plant Physiology. Benjamin-Cummings,co Publishing Company,California, 565 pp.
- Tambussi, E. (1998). Fotosíntesis, Fotoprotección, Productividad y Estrés Abiótico: algunos casos de estudio. La Fisiología de las Plantas en el Ambiente. Tesis Doctoral. Departamento de Biología Vegetal Universidad de Barcelona, 202 pp.
- Tardieu, F. (1997). Drought perception by plants. Do cells of droughted plants experience water stress? *Plant Growth regul*, 20 :93-104.
- Tardieu, F. y Simonnea, U. (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*, 49: 419-432.
- Torres, F. (1998). Anatomía foliar en *Coespeletia* (Cuat) del Páramo de Piedras Blancas. Plan Estructural Básico y sus Modificaciones. Universidad de los Andes. Jardín Botánico.53 pp.

- Tranquilini, W. (1964). The physiology of plants at high altitudes. Annual Review. Plant physiol, 15: 345-362.
- Turner, N.C., Schulze, E. D. y Gollan, T. (1985). The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content II. In the mesophytic herbaceous species *Helianthus annuus*. Oecologia, 65: 348-355.
- Turner, N. C., Stern, W. R. y Evans, P. (1981). Plant water relations and adaptation to stress plant and Soil, 58: 97-131.
- Tyree, M, T. (1976). Physical parameters of the soil-plant-atmosphere system: Breeding for drought resistance characteristics that might improve wood yield. En cannell, M.G.R. y Last, F.T. (1976); eds. Tree Physiology and Yield Improvement. New York. Academic Press, 329-348.
- 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. Journal of Experimental Botany, 23(74): 267 – 282.
- Watt, W.R. y Nielsen, R. E. (1978). Photosynthesis in sitka spruce (*Picea sitchensis* (bong carr). VIII. Measurements of stomatal conductance and CO₂ uptake in controlled environments. Journal of applied Ecology, 15: 245-255.
- Whitehead, D., Okali, D.U. y Fasehum, F.E. (1981). Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. Journal of Applied Ecology, 18: 571-587.
- Ziska, L.H. (1996). The potential sensitivity of tropical plants to increased ultraviolet- B Radiation. J. Plant Physiol, 148: 35-41.
- Warner, G.J. (1982). Cellular and Subcellular Location in Plant Metabolism. In: Creasy L, Hrazdina G. editors. Recent advances in Phytochemistry. New York, 1-45.

8. ANEXOS

Anexo 1. Resumen mensual de temperaturas para los micrositiros expuesto y bajo copa de arbustos. Noviembre de 2010 a febrero de 2012. Valores máximos (max), mínimos (min) y promedios y error (Prom).

TEMPERATURA °C								
AÑO	No DIAS	MESES	EXPUESTA			BAJO COPA DE ARBUSTOS		
			Max	Min	Prom ± error	Max	Min	Prom ± error
2010	13	NOVIEMBRE	28,7	2	10,4 ± 0,11	15,4	4,5	9,4 ± 0,05
2010	31	DICIEMBRE	34,4	-2,4	9,9 ± 0,08	17,2	0,5	8,9 ± 0,03
2011	31	ENERO	35,7	-3,4	9,5 ± 0,10	20,1	-1,2	8,1 ± 0,04
2011	28	FEBRERO	35,7	-2	9,8 ± 0,09	17,7	0,4	8,4 ± 0,04
2011	31	MARZO	34	0,7	9,7 ± 0,06	16,6	3	8,8 ± 0,03
2011	14	ABRIL	29,5	4,2	10,5 ± 0,09	17,2	4,5	9,9 ± 0,04
2011	11	JUNIO	29,1	2,9	10,6 ± 0,11			
2011	31	JULIO	29,5	2	9,9 ± 0,06			
2011	31	AGOSTO	27,9	2,5	9,9 ± 0,06	22,9	4,3	8,9 ± 0,03
2011	30	SEPTIEMBRE	29,9	2,5	9,9 ± 0,07	22,4	3,5	8,9 ± 0,03
2011	19	OCTUBRE	30,3	4,2	10,7 ± 0,09	21,6	2,2	9,0 ± 0,03
2011	10	NOVIEMBRE				24	3,4	9,6 ± 0,07
2011	14	DICIEMBRE	26,7	1,2	9,4 ± 0,11	16,3	1,3	8,3 ± 0,06
2012	31	ENERO	28,3	0,7	9,3 ± 0,08	20,4	0,7	8,4 ± 0,04
2012	23	FEBRERO	29,5	-0,6	9,6 ± 0,10	23,2	0,3	8,6 ± 0,06
Total	348							

Anexo 2. Resumen mensual de radiación total (8:00 a 16:00) para los micrositiros expuesto y bajo copa de arbustos. Noviembre de 2010 a febrero de 2012. Valores máximos (max), mínimos (min) y promedios y error (Prom).

RADIACION W m ⁻² (8AM - 4PM)								
AÑO	DIAS	MESES	EXPUESTA			BAJO COPA DE DOSEL		
			Max	Min	Prom ± error	Max	Min	Prom ± error
2010	13	NOVIEMBRE	1147	3	266 ± 5	784	3	42 ± 1,2
2010	31	DICIEMBRE	1277	17	275 ± 3,4	583	3	41 ± 0,7
2011	31	ENERO	1191	17	272 ± 4,2	897	3	49 ± 1,1
2011	28	FEBRERO	1277	12	326 ± 4,3	873	3	48 ± 1,1
2011	31	MARZO	1277	11	311 ± 3,2	824	3	39 ± 0,7
2011	14	ABRIL	1277	27	263 ± 4	482	3	38 ± 0,7
2011	11	JUNIO	1277	13	313 ± 6,6	752	3	57 ± 1,1
2011	31	JULIO	1277	8	283 ± 3,3	1032	3	54 ± 1,2
2011	31	AGOSTO	1277	18	298 ± 3,6	847	3	51 ± 1,0
2011	30	SEPTIEMBRE	1277	6	29 ± 3,5	1051	3	50 ± 1,1
2011	19	OCTUBRE	1233	13	301 ± 4,6	777	3	46 ± 0,7
2011	10	NOVIEMBRE				463	6	44 ± 1,2
2011	14	DICIEMBRE				778	3	41 ± 1,1
2012	31	ENERO	1199	21	339 ± 4,3	976	3	49 ± 1,2
2012	23	FEBRERO	1277	14	415 ± 5,1	929	4	58 ± 1,2
Total	348							

Anexo 3. Resumen mensual de contenido de agua en el suelo a -5 cm del suelo para los micrositios expuesto y bajo copa de arbustos. Noviembre de 2010 a febrero de 2012. Valores máximos (max), mínimos (min) y promedios y error (Prom).

CONTENIDO DE AGUA EN EL SUELO A -5 cm (m ³ /m ³)									
AÑO	DIAS	MESES	EXPUESTA			BAJO COPA DE ARBUSTOS			
			Max	Min	Prom ± error	Max	Min	Prom	
2010	13	NOVIEMBRE	0,5	0,4	0,43 ± 0,0007	0,5	0,5	0,48 ± 0,0003	
2010	31	DICIEMBRE	0,5	0,4	0,42 ± 0,0004	0,5	0,4	0,47 ± 0,0003	
2011	31	ENERO	0,5	0,4	0,42 ± 0,0004	0,5	0,5	0,48 ± 0,0001	
2011	28	FEBRERO	0,5	0,3	0,34 ± 0,0004	0,5	0,4	0,46 ± 0,00001	
2011	31	MARZO	0,5	0,4	0,41 ± 0,0004				
2011	14	ABRIL	0,5	0,4	0,41 ± 0,0007				
2011	11	JUNIO	0,5	0,4	0,46 ± 0,0004				
2011	31	JULIO	0,5	0,4	0,47 ± 0,0002				
2011	31	AGOSTO	0,5	0,5	0,47 ± 0,0002	0,5	0,2	0,34 ± 0,0008	
2011	30	SEPTIEMBRE	0,5	0,4	0,47 ± 0,0002	0,5	0,2	0,34 ± 0,0007	
2011	19	OCTUBRE	0,5	0,5	0,48 ± 0,0002	0,5	0,3	0,34 ± 0,0006	
2011	10	NOVIEMBRE	0	0,0		0,5	0,3	0,31 ± 0,0009	
2011	14	DICIEMBRE	0,4	0,3	0,37 ± 0,0002	0,5	0,3	0,33 ± 0,0004	
2012	31	ENERO	0,3	0,2	0,28 ± 0,0006	0,3	0,3	0,26 ± 0,0003	
2012	23	FEBRERO	0,2	0,1	0,16 ± 0,0004	0,2	0,2	0,21 ± 0,0002	
Total	348								

Anexo 4. Valores promedios diarios de temperatura de aire y hoja en días nublados y soleados en individuos de *Ruilopezia atropurpurea* para la época húmeda (Marzo) y época seca (Enero).

MARZO	TEMPERATURA °C HOJA - AIRE			
	NUBLADO		SOLEADO	
	Hoja	Aire	Hoja	Aire
JUVENIL BAJO COPA	9,4 ± 0,2	7,5	9,1 ± 1,3	9,8
ADULTO BAJO COPA	9,2 ± 0,3	8,4	9,6 ± 0,4	9,1
JUVENIL EXPUESTA	9,9 ± 0,4	9,3	11,8 ± 0,6	10,8
ADULTO EXPUESTA	10 ± 1	10,5	10,9 ± 1,1	10,9
ENERO	TEMPERATURA °C HOJA - AIRE			
	NUBLADO		SOLEADO	
	Hoja	Aire	Hoja	Aire
JUVENIL BAJO COPA	13,5 ± 0,4	15,4	14,2 ± 0,6	14,7
ADULTO BAJO COPA	17,7 ± 0,4	16,3	15,1 ± 3,3	13,7
JUVENIL EXPUESTA	16,2 ± 1,3	16,5	19 ± 1	16,7
ADULTO EXPUESTA	14,7 ± 0,3	16,4	17,5 ± 2,4	17,3

Anexo 5. Valores promedios de los principales componentes del potencial hídrico foliar en juveniles y adultos bajo copa de arbustos y expuestos obtenidos a través de curvas presión-volumen, realizadas durante tres meses distintos (n=5 para cada mes) (\pm) error estándar. Ψ_{tlp} : Potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (MPa); Ψ_{100} : Potencial osmótico de saturación (MPa); ϵ : Módulo de elasticidad (MPa). CRH_{tlp} : Contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgor (MPa).

CURVAS PRESION VOLUMEN				
ADULTO BAJO COPA	Ψ_{tlp}	Ψ_{100}	ϵ	CRH_{tlp}
Diciembre	-1,02 \pm 0,06	-0,51 \pm 0,117	15,3 \pm 3,683	0,853 \pm 0,051
Marzo	-1,44 \pm 0,11	-1,25 \pm 0,082	37,98 \pm 11,119	0,83 \pm 0,034
Enero	-1,67 \pm 0,04	-0,99 \pm 0,151	10,66 \pm 0,478	0,796 \pm 0,01
ADULTO EXPUESTA				
Diciembre	-1,06 \pm 0,092	-0,78 \pm 0,021	16,45 \pm 7,566	0,89 \pm 0,057
Marzo	-1,46 \pm 0,149	-0,99 \pm 0,158	17,82 \pm 3,172	0,84 \pm 0,021
Enero	-1,76 \pm 0,128	-0,85 \pm 0,199	16,15 \pm 1,968	0,745 \pm 0,026
JUVENIL BAJO COPA				
Diciembre	-1,16 \pm 0,035	-0,55 \pm 0,123	25,8 \pm 4,494	0,863 \pm 0,009
Marzo	-1,39 \pm 0,082	-1,15 \pm 0,062	48 \pm 12,894	0,954 \pm 0,014
Enero	-1,45 \pm 0,074	-0,76 \pm 0,172	20,13 \pm 5,107	0,833 \pm 0,036
JUVENIL EXPUESTA				
Diciembre	-1,4 \pm	-0,42 \pm	10,8 \pm	0,82 \pm
Marzo	-1,48 \pm 0,103	-1,15 \pm 0,145	16,75 \pm 5,214	0,9 \pm 0,015
Enero	-1,42 \pm 0,212	-0,7 \pm 0,078	17,43 \pm 6,305	0,77 \pm 0,036

Anexo 6. Resumen de trabajos en intercambio de gases en plantas de alta montaña.

CONDUCTANCIAS ESTOMATICAS			
Schulze et al. (1985)	Rada et al. (1998) Espeletia schultzi (2600-4200 m)	Rada et al. (2012)	Orozco (1986) C. spicata, C. moritziana y C. timotensis
(africa) 40 mmol m ⁻² s ⁻¹ a 150 mmol m ⁻² s ⁻¹	(andes) húmeda 100 y 200 mmol m ⁻² s ⁻¹	40 mmol m ⁻² s ⁻¹ y 80 mmol m ⁻² s ⁻¹ (húmeda y seca)	50 mmol m ⁻² s ⁻¹ (época seca)
	seca 50 mmol m ⁻² s ⁻¹		400 mmol m ⁻² s ⁻¹ (época húmeda)

ASIMILACION			
Schulze et al. (1985) en los géneros <i>Dendrosenecio</i> y <i>Lobelia</i>	Rosquete (2004) <i>Ruilopezia atropurpurea</i> bajo condiciones de laboratorio	Goldstein et al. (1989) <i>Coespeletia spicata</i>	(Goldstein et al. 1989, Rada et al. 1998, Rada et al. 2012)
(entre 10 y 12 μmol m ⁻² s ⁻¹)	6 μmol m ⁻² s ⁻¹	8 μmol m ⁻² s ⁻¹	Reduccion estacional

Anexo 7. Diferencias significativas ($P < 0,05$) de los máximos promedios de potenciales hídricos.

	EPOCA HUMEDA	EPOCA SECA	SOLEADO / NUBLADO	NUBLADO	SOLEADO	NUBLADO	SOLEADO
	SOLEADO VS NUBLADO		HUMEDA VS SECA	HUMEDA	HUMEDA	SECA	SECA
JUVENILES EXPUESTAS	X	X	X	X	X		X
JUVENILES BCA		X	X				
ADULTAS EXPUESTAS		X	X				X
ADULTAS BCA			X				