

**Universidad de Los Andes  
Facultad de Ciencias  
Departamento de Biología  
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE).  
Mérida-Venezuela**

**Mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en plantas jóvenes de *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis*.**

**Trabajo Especial de Grado  
presentado por la  
Bachiller Sonia J. García V.  
ante la Universidad de Los  
Andes como requisito para  
optar al título de Licenciada  
en Biología, bajo la tutoría  
del Dr. Fermín J. Rada R.**

**Mérida, Abril del 2000.**

**La investigación fue realizada en el  
Laboratorio de Ecofisiología Vegetal del  
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas  
de la Facultad de Ciencias de la Universidad de  
Los Andes.**

**Este trabajo fue realizado mediante  
financiamiento otorgado por el Consejo  
de Desarrollo Científico, Humanístico y  
Tecnológico (CDCHT), a través del  
Proyecto C- 963- 99- 01- f titulado  
“Mecanismos de resistencia a  
temperaturas congelantes en plantas  
jóvenes de *Espeletia spicata* y  
*Espeletia timotensis*”, responsable Dr.  
Fermín J. Rada R.**

**INFORME DEL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES PARA CONSIDERAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO DE LA BACHILLER**

**SONIA JOSEFINA GARCIA VARELA**

En Mérida a los 15 días del mes de marzo del 2000, a las 3:00 p.m. se reunieron los Profesores: Fermín J. Rada R., Aura C. Azócar I. y Carlos A. Estrada S., de la Facultad de Ciencias, miembros del jurado nombrado por el Consejo de la Facultad de Ciencias, para revisar el Trabajo Especial de Grado que sobre el tema: " Mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en plantas jóvenes de *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis* ", presentado por la Bachiller **SONIA JOSEFINA GARCIA VARELA**, titular de la Cédula de Identidad N° V- 8.109.658, para optar al título de:

**LICENCIADA EN BIOLOGIA**

en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes. Acto seguido se procedió a oír la exposición que sobre el tema arriba mencionado realizó la Bachiller **SONIA JOSEFINA GARCIA VARELA**.

**Después del correspondiente interrogatorio, el Jurado procedió a deliberar sobre la calificación del trabajo sometido a su consideración.**

**Finalmente el Jurado lo declaró aprobado con la Calificación de DIECIOCHO (18) PUNTOS Y SE RECOMIENDA SU PUBLICACION.**

**Prof. Fermín J. Rada**  
Tutor

**Prof. Aura Azócar**

**Prof. Carlos Estrada**

Nancy.-  
22-03-00



## Resumen

En el gradiente suelo-aire se ha determinado que algunas de las plantas que crecen a nivel del suelo utilizan mecanismos de tolerancia para sobrevivir las bajas temperaturas alcanzadas a este nivel. Por otra parte aquellas plantas que crecen por encima del suelo, entre ellas algunas de las especies estudiadas pertenecientes al género *Espeletia* muestran mecanismos de evasión dadas las condiciones térmicas más favorables existentes a medida que las plantas se alejan del suelo. La pregunta que inmediatamente surge es: ¿Cuáles son los mecanismos de resistencia de estas rosetas gigantes en sus estadios juveniles, es decir, más cerca del suelo?

El objetivo principal del presente trabajo fue estudiar los mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en plantas jóvenes de *E. spicata* y *E. timotensis*, dos especies del Páramo Desértico ubicado dentro del altiplano venezolano.

En ambas especies, se determinaron los siguientes parámetros: temperatura foliar y ambiental, análisis térmico y determinación de la sensibilidad de las especies a las bajas temperaturas en el laboratorio. Además, se realizaron determinaciones del potencial osmótico foliar y

concentración de azúcares solubles durante ciclos de 24 horas en condiciones naturales.

Las mínimas temperaturas foliares alcanzadas fueron de  $-4.9$  y  $-5.1^{\circ}$  C respectivamente durante la época seca. La mínima temperatura para el nivel del suelo registrada con los termómetros de máxima y mínima fue de  $-7.5^{\circ}$ C, la máxima para el suelo fue de  $41.3^{\circ}$  C y la mínima temperatura registrada para el aire fue de  $-5.5^{\circ}$  C. En cuanto al sobreenfriamiento observamos que las hojas alcanzan temperaturas de  $-12.5^{\circ}$  C para *Espeletia spicata* mientras que *Espeletia timotensis* alcanza temperaturas de sobreenfriamiento a  $-13.0^{\circ}$  C. La temperatura a la cual se observa el 50% de daño es aproximadamente  $-15.2^{\circ}$  C para *Espeletia spicata* y  $-15.3^{\circ}$  C para *Espeletia timotensis*.

Los resultados obtenidos sugieren que en *E. spicata* y *E. timotensis* los mecanismos de resistencia operan a través de una relativamente alta capacidad de sobreenfriamiento, el cual protege a las pequeñas hojas que son las estructuras que en nuestro caso se encuentran expuestas a las temperaturas ambientales y que alcanza valores por debajo de estas.

# Contenido

Lista de figuras. . . . .	I
Lista de tablas. . . . .	III
Lista de apéndices. . . . .	IV
<b>Introducción.</b> . . . . .	1
<b>Objetivos.</b> . . . . .	8
<b>Hipótesis.</b> . . . . .	9
<b>Descripción del área de estudio.</b> . . . . .	10
A.- Ubicación Geográfica. . . . .	10
B.- Clima. . . . .	12
C.- Vegetación. . . . .	13
D.- Geología. . . . .	15
<b>Descripción de las especies.</b> . . . . .	18
<i>Espeletia spicata</i> Sch. Bip. Wedd. y <i>Espeletia timotensis</i> Cuatr... . . . .	18
<b>Técnicas y métodos de análisis.</b> . . . . .	21
A.- Temperatura foliar y ambiental. . . . .	22
B.- Determinación del potencial osmótico foliar. . . . .	22

C.- Determinación de azúcares solubles en hojas. . . . .	23
D.- Determinación de la sensibilidad de tejidos a las temperaturas Congelantes. . . . .	25
E.- Análisis térmico. . . . .	26
<b>RESULTADOS.</b> . . . . .	28
A.- Microambiente de <i>Espeletia spicata</i> y <i>Espeletia timotensis</i> .	30
B.- Temperatura foliar en las dos especies. . . . .	31
<b>C.- <i>Espeletia spicata</i></b> . . . . .	32
1.- Temperatura foliar y ambiental. . . . .	32
1.1.- Mes de marzo (época seca). . . . .	32
1.2.- Mes de julio (época húmeda). . . . .	36
2.- Determinación del potencial osmótico y de azúcares solubles en hojas. . . . .	40
3.- Determinación de la sensibilidad de tejidos a las temperaturas congelantes. . . . .	42
4.- Análisis térmico. . . . .	43
5.- Síntesis de los resultados. . . . .	44
<b>D.- <i>Espeletia timotensis</i></b> . . . . .	45
1.- Temperatura foliar y ambiental. . . . .	45
1.1.- Mes de marzo (época seca). . . . .	46

1.2.- Mes de julio (época húmeda). . . . .	50
2.- Determinación del potencial osmótico y azúcares solubles.	54
3.- Determinación de la sensibilidad de tejidos a las temperaturas congelantes. . . . .	57
4.- Análisis térmico. . . . .	58
5.- Síntesis de los resultados. . . . .	60
<b>Discusión.</b> . . . . .	64
A.- <i>Espeletia spicata</i> y <i>Espeletia timotensis</i> . . . . .	64
C.- Comparación con estrategias de resistencia en Zona Templada. . . . .	70
D.- Comparación con otras Zonas de Alta Montaña Tropical	71
<b>Apéndice A.-</b> Tablas de conversión. . . . .	73
<b>Apéndice B.-</b> Temperatura de las hojas y del microambiente de ambas especies en diferentes ciclos diarios. . . . .	75
<b>Apéndice C.-</b> Potencial osmótico para el tejido foliar de ambas especies en diferentes ciclos diarios. . . . .	82
<b>Apéndice D.-</b> Contenido de azúcares solubles de ambas especies en diferentes ciclos diarios. . . . .	89
<b>Apéndice E.-</b> Temperaturas de daño para cada una de las especies	96
<b>BIBLIOGRAFIA.</b> . . . . .	98

## Lista de Figuras

Figura 1.- Ubicación a pequeña y mediana escala del Páramo de Piedras Blancas. . . . .	11
Figura 2.- Páramo de Piedras Blancas (4200 msnm). . . . .	11
Figura 3.- <i>Espeletia spicata</i> . . . . .	20
Figura 4.- <i>Espeletia timotensis</i> . . . . .	20
Figura 5.- Temperatura a lo largo de un ciclo diario, para el microambiente de <i>Espeletia spicata</i> (mes de Marzo). . . . .	35
Figura 6.- Promedios de temperatura foliar, a lo largo de un ciclo diario para <i>Espeletia spicata</i> (mes de Marzo). . . . .	36
Figura 7.- Temperatura a lo largo de un ciclo diario, para el microambiente de <i>Espeletia spicata</i> (mes de Julio). . . . .	38
Figura 8.- Promedios de temperatura foliar, a lo largo de un ciclo diario para <i>Espeletia spicata</i> (mes de Julio). . . . .	39
Figura 9.- Potencial osmótico foliar y concentración de azúcares solubles en hojas de plantas jóvenes, a lo largo de un ciclo diario para <i>Espeletia spicata</i> (mes de Marzo). . . . .	41
Figura 10.- Potencial osmótico foliar y concentración de azúcares solubles en hojas de plantas jóvenes, a lo largo de un ciclo diario para <i>Espeletia spicata</i> (mes de Julio). . . . .	42

Figura 11.- Sensibilidad de las hojas de *Espeletia spicata* a las temperaturas congelantes. . . . . 43

Figura 12.- Capacidad de sobreenfriamiento en hojas de plantas jóvenes de *Espeletia spicata*. . . . . 44

Figura 13.- Temperatura a lo largo de un ciclo diario, para el microambiente de *Espeletia timotensis* (mes de Marzo). . . . . 48

Figura 14.- Promedios de temperatura foliar, a lo largo de un ciclo diario para *Espeletia timotensis* (mes de Marzo). . . . . 49

Figura 15.- Temperatura a lo largo de un ciclo diario, para el microambiente de *Espeletia timotensis* (mes de Julio). . . . . 52

Figura 16.- Promedios de temperatura foliar, a lo largo de un ciclo diario para *Espeletia timotensis* (mes de Julio). . . . . 53

Figura 17.- Potencial osmótico foliar y concentración de azúcares solubles en hojas de plantas jóvenes, a lo largo de un ciclo diario para *Espeletia timotensis* (mes de Marzo). . . . . 55

Figura 18.- Potencial osmótico foliar y concentración de azúcares solubles en hojas de plantas jóvenes, a lo largo de un ciclo diario para *Espeletia timotensis* (mes de Julio). . . . . 56

Figura 19.- Sensibilidad de las hojas de *Espeletia timotensis* a las temperaturas congelantes. . . . . 58

Figura 20.- Capacidad de sobreenfriamiento en hojas de plantas jóvenes de *Espeletia timotensis*. . . . . 60

## Lista de Tablas.

- Tabla 1.-** Resumen de temperatura ambiental y foliar de *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis* en la época relativamente más seca (Páramo de Piedras Blancas, marzo-abril, 1999). . . . . 28
- Tabla 2.-** Resumen de temperatura ambiental y foliar de *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis* en la época húmeda (Páramo de Piedras Blancas, mayo-julio, 1999). . . . . 30
- Tabla 3.-** Resumen con resultados promedios de plantas jóvenes y plantas adultas. . . . . 62

## Lista de Apéndices.

### Apéndice A.- Tablas de conversión

Tabla 1.- Potencial osmótico para soluciones de NaCl conocidas (a 25°C). . . . .	74
--	----

### Apéndice B.- Temperatura de las hojas y del microambiente de ambas especies en diferentes ciclos diarios.

Tabla 1.- Temperatura (°C) de las hojas y del microambiente de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (mes de marzo). . . . .	76
Tabla 2.- Temperatura (°C) de las hojas y del microambiente de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (mes de abril). . . . .	76
Tabla 3.- Temperatura (°C) de las hojas y del microambiente de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (mes de abril). . . . .	77
Tabla 4.- Temperatura (°C) de las hojas y del microambiente de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (mes de mayo). . . . .	77
Tabla 5.- Temperatura (°C) de las hojas y del microambiente de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (mes de junio). . . . .	78
Tabla 6.- Temperatura (°C) de las hojas y del microambiente de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (mes de julio). . . . .	78

Tabla 7.- Temperatura (°C) de las hojas y del microambiente de <i>Espeletia timotensis</i> en un ciclo diario (mes de marzo). . . . .	79
Tabla 8.- Temperatura (°C) de las hojas y del microambiente de <i>Espeletia timotensis</i> en un ciclo diario (mes de abril). . . . .	79
Tabla 9.- Temperatura (°C) de las hojas y del microambiente de <i>Espeletia timotensis</i> en un ciclo diario (mes de abril). . . . .	80
Tabla 10.- Temperatura (°C) de las hojas y del microambiente de <i>Espeletia timotensis</i> en un ciclo diario (mes de mayo). . . . .	80
Tabla 11.- Temperatura (°C) de las hojas y del microambiente de <i>Espeletia timotensis</i> en un ciclo diario (mes de junio). . . . .	81
Tabla 12.- Temperatura (°C) de las hojas y del microambiente de <i>Espeletia timotensis</i> en un ciclo diario (mes de julio). . . . .	81

**Apéndice C. Potencial osmótico para el tejido foliar de ambas especies en diferentes ciclos diarios.**

Tabla 1.- Potencial osmótico para el tejido foliar de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (mes de marzo). . . . .	83
Tabla 2.- Potencial osmótico para el tejido foliar de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (mes de abril). . . . .	83
Tabla 3.- Potencial osmótico para el tejido foliar de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (mes de abril). . . . .	84

Tabla 4.- Potencial osmótico para el tejido foliar de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (mes de mayo). . . . .	84
Tabla 5.- Potencial osmótico para el tejido foliar de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (mes de junio). . . . .	85
Tabla 6.- Potencial osmótico para el tejido foliar de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (mes de julio). . . . .	85
Tabla 7.- Potencial osmótico para el tejido foliar de <i>Espeletia timotensis</i> en un ciclo diario (mes de marzo). . . . .	86
Tabla 8.- Potencial osmótico para el tejido foliar de <i>Espeletia timotensis</i> en un ciclo diario (mes de abril). . . . .	86
Tabla 9.- Potencial osmótico para el tejido foliar de <i>Espeletia timotensis</i> en un ciclo diario (mes de abril). . . . .	87
Tabla 10.- Potencial osmótico para el tejido foliar de <i>Espeletia timotensis</i> en un ciclo diario (mes de mayo). . . . .	87
Tabla 11.- Potencial osmótico para el tejido foliar de <i>Espeletia timotensis</i> en un ciclo diario (mes de junio). . . . .	88
Tabla 12.- Potencial osmótico para el tejido foliar de <i>Espeletia timotensis</i> en un ciclo diario (mes de julio). . . . .	88

**Apéndice D.- Contenido de azúcares solubles en ambas especies a lo largo de ciclos diarios.**

Tabla 1.- Contenido de azúcares solubles para hojas de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (mes de marzo). . . . .	90
Tabla 2.- Contenido de azúcares solubles para hojas de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (mes de abril). . . . .	90
Tabla 3.- Contenido de azúcares solubles para hojas de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (mes de abril). . . . .	91
Tabla 4.- Contenido de azúcares solubles para hojas de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (mes de mayo). . . . .	91
Tabla 5.- Contenido de azúcares solubles para hojas de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (mes de junio). . . . .	92
Tabla 6.- Contenido de azúcares solubles para hojas de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (mes de julio). . . . .	92
Tabla 7.- Contenido de azúcares solubles para hojas de <i>Espeletia timotensis</i> en un ciclo diario (mes de marzo). . . . .	93
Tabla 8.- Contenido de azúcares solubles para hojas de <i>Espeletia timotensis</i> en un ciclo diario (mes de abril). . . . .	93
Tabla 9.- Contenido de azúcares solubles para hojas de <i>Espeletia timotensis</i> en un ciclo diario (mes de abril). . . . .	94
Tabla 10.- Contenido de azúcares solubles para hojas de <i>Espeletia timotensis</i> en un ciclo diario (mes de mayo). . . . .	94

Tabla 11.- Contenido de azúcares solubles para hojas de <i>Espeletia timotensis</i> en un ciclo diario (mes de junio). . . . .	95
Tabla 12.- Contenido de azúcares solubles para hojas de <i>Espeletia timotensis</i> en un ciclo diario (mes de julio). . . . .	95

#### **Apéndice E.- Temperaturas de daño para ambas especies.**

Tabla 1.- Temperatura de daño para <i>Espeletia spicata</i> . . . . .	97
Tabla 2.- Temperatura de daño para <i>Espeletia timotensis</i> . . . . .	97

## INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas de alta montaña se caracterizan por las temperaturas bajas del aire y heladas nocturnas (Smith y Young, 1987) las cuales limitan el crecimiento y sobrevivencia de las plantas en estos hábitats (Sakai y Larcher 1988). El clima en la alta montaña tropical difiere significativamente del de las regiones templadas, particularmente con relación a los patrones diurnos y estacionales de cambio en las temperaturas (Sarmiento 1986, Rundel 1994), pudiéndose describir como un ambiente de "verano cada día e invierno cada noche" (Hedberg 1964) y es este cambio extremo en temperatura un elemento crítico de estrés que enfrentan las plantas en estos ambientes.

En ambientes caracterizados por bajas temperaturas, el estrés lo produce el congelamiento, ya que la formación de hielo es predominantemente extracelular debido a que la concentración de solutos es menor fuera de la célula que dentro, lo que favorece la formación de cristales de hielo en los espacios intercelulares y en las paredes. Por otro lado, como las membranas son suficientemente permeables y la tasa de enfriamiento es lenta, el agua sigue un gradiente de presión de vapor y al

atravesar la membrana se cristaliza trayendo como consecuencia que las células se deshidraten durante el congelamiento extracelular (Rada, 1983).

Muchos organismos, incluyendo plantas y animales, logran sobrevivir en condiciones ambientales desfavorables. En las plantas, estas condiciones conllevan a la utilización de mecanismos que les permite desempeñarse en ambientes donde las heladas y las bajas temperaturas son frecuentes. Estos mecanismos vienen dados por la habilidad del protoplasma para soportar el estrés o por la capacidad de prevenir o retardar el daño celular. Estos mecanismos los podemos clasificar dentro de dos categorías: la evasión y la tolerancia. Levitt (1972) define la tolerancia como la capacidad que tienen las plantas para soportar el estrés cuando el tejido extracelular se ha congelado, pero el intracelular no ha sufrido daño alguno y la evasión se refiere a la condición en la cual los tejidos expuestos no llegan a congelarse pese a que la temperatura ambiental esté muy por debajo de 0 °C.

En cuanto a los mecanismos de evasión, Levitt (1972), señala cinco alternativas de las cuales disponen las plantas para prevenir o retardar el daño celular. Estas son:

- 1.- Mantenimiento de la temperatura por encima de 0 °C, es decir, que no existan posibilidades de que la planta se congele.
- 2.- Disminución del punto de congelamiento.
- 3.- Ausencia de agua libre.

4.- Sobreenfriamiento,

5.- Evasión del congelamiento intracelular.

La primera alternativa es de poca importancia en la mayoría de las plantas de las zonas templadas al igual que las de las altas montañas tropicales, puesto que estas son organismos poikilotérmicos, es decir, su temperatura depende de la temperatura ambiental.

La segunda alternativa, se produce por la acumulación de sustancias en tejidos vitales para la planta, por lo tanto, es de poca importancia ya que por sí sola no daría mayor protección. Sin embargo, en el caso de *Polylepis sericea*, especie arbórea que crece en los altos Andes venezolanos, Rada et al (1985a) describen un aumento en la concentración de solutos durante el período nocturno que permite disminuir el punto de congelamiento y al mismo tiempo aumentar la capacidad de sobreenfriamiento en esta planta.

La tercera alternativa, es de importancia sólo en plantas o partes de plantas que poseen un máximo de tolerancia al estrés hídrico como el polen y las semillas.

La cuarta alternativa, el sobreenfriamiento, consiste en evitar la formación de hielo por diferentes propiedades relacionadas a las células como: dimensiones pequeñas, espacios intercelulares reducidos o ausencia de ellos para evitar la nucleación, contenido de humedad relativo bajo, ausencia de nucleadores internos, etc. Levitt (1972), sostiene que el

sobrenfriamiento puede constituir una modalidad de resistencia de gran importancia en las altas montañas tropicales.

La quinta alternativa, es empleada por la mayoría las plantas superiores, expuestas a temperaturas congelantes puesto que este tipo de congelamiento siempre es letal. Todos los tejidos vegetales tienen que evadir el congelamiento intracelular a expensas del congelamiento extracelular (Levitt,1980). Esto nos indica que, teóricamente, la tolerancia al congelamiento intracelular no puede ocurrir en tejidos vegetales y es un hecho que nunca ha sido reportada en la literatura.

Para la tolerancia, existe sólo una alternativa:

1.- Tolerancia al congelamiento extracelular. El proceso de la formación de hielo en los espacios extracelulares fue descrito anteriormente.

Una característica resaltante en la vegetación de la alta montaña tropical es la presencia de rosetas caulescentes gigantes. Estas rosetas presentan una médula central, hojas marcerescentes<sup>3</sup> y una roseta terminal con largas hojas pubescentes, características estas que les ha permitido sobrevivir en ambientes caracterizados por bajas temperaturas y frecuentes heladas durante la noche.

Estudios realizados en plantas adultas de *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis* demuestran que estas especies presentan estructuras aislantes en el tallo y la yema (Rada et al 1985b). Para el tallo, la

protección brindada por la cubierta de las hojas marcescentes es un mecanismo muy eficiente para soportar el estrés producido por las temperaturas congelantes dentro de su ambiente. Estos autores encuentran que a pesar de que la temperatura ambiental alcanza valores muy por debajo de 0° C, el tallo nunca desciende por debajo de esta temperatura. Las yemas son protegidas a través de movimientos nictinásticos foliares y la concomitante formación de la llamada "yema nocturna" (Smith 1974, Rada 1983, Goldstein y Meinzer, 1983). En cuanto a las hojas, estas dos especies junto a otras especies del mismo género muestran como mecanismo único una alta capacidad de sobreenfriamiento (Rada et al 1985b, Goldstein et al 1985).

Existe un gradiente suelo - aire, en el que las temperaturas nocturnas son más extremas a nivel del suelo debido a la reirradiación nocturna del mismo. Esto trae como consecuencia que aquellas plantas que crecen a nivel del suelo estén sometidas a condiciones térmicas más desfavorables.

Azócar et al. (1988) encuentran que *Draba chionophilla*, roseta caulescente 'miniatura' que crece bajo condiciones más desfavorables de temperaturas nocturnas a nivel del suelo, muestra como mecanismo de resistencia en hojas la tolerancia al congelamiento. A partir de estos resultados, estos autores discuten y proponen que aquellas plantas que crecen en un estrato superior del suelo utilizan básicamente mecanismos de

evasión al congelamiento, mientras que aquellas que crecen a nivel del suelo deben tolerar el congelamiento.

Squeo et al. (1991) ponen a prueba esta hipótesis estudiando los mecanismos de resistencia al frío en plantas de diferentes tamaños. Estos autores encuentran que, efectivamente, aquellas plantas que crecen bien por encima del nivel del suelo (arbustos, árboles y rosetas gigantes) son evasoras, a través de diferentes mecanismos siendo el principal, de ellos, una alta capacidad de sobreenfriamiento. Por otra parte, todas aquellas plantas que crecen al ras del suelo fueron todas tolerantes.

Estos resultados son nuevamente apoyados por Squeo et al (1996) en plantas de diferentes formas de vida creciendo a lo largo de gradientes altitudinales en las montañas andinas desérticas de Chile. Una vez más encuentran que aquellas plantas que crecen a nivel del suelo son tolerantes al congelamiento.

Dados estos resultados que, sin duda alguna, determinan una diferencia en mecanismos de resistencia en este gradiente suelo - aire, es lógico preguntarse: ¿Cuáles son los mecanismos de resistencia al congelamiento a través de los cuales pueden sobrevivir aquellas plantas del estrato superior cuando se encuentran en sus estadios tempranos de crecimiento, es decir, cuando se encuentran cerca del suelo?. ¿Se observan cambios de tolerancia a evasión durante el ciclo de vida de estas plantas?.

¿Se mantienen como plantas evasoras pero con mecanismos más resistentes que en sus estadios adultos?. En el caso del género *Espeletia*, las plantas jóvenes creciendo cerca del suelo deben presentar mecanismos más eficientes que las plantas adultas que les permita sobrevivir estas condiciones ambientales adversas.

## OBJETIVOS

### General

El objetivo principal de este trabajo fue estudiar y caracterizar los mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en plantas jóvenes de *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis* a nivel del suelo donde las condiciones ambientales son más extremas, en un páramo desértico de las altas montañas tropicales venezolanas.

### Específicos

- 1.- Determinar las temperaturas a las cuales ocurre daño en tejidos foliares de plantas jóvenes de *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis*.
- 2.- Determinar la capacidad de sobreenfriamiento en plantas jóvenes de *E. timotensis* y *E. spicata*.
- 3.- Relacionar la capacidad de sobreenfriamiento de las plantas jóvenes de *E. spicata* y *E. timotensis* y los cambios en los potenciales hídricos foliares.
- 4.- Determinar la concentración de solutos osmóticamente activos en estas plantas.

## Hipótesis

1.- Si las plantas adultas de *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis* presentan mecanismos de evasión al congelamiento, es de esperarse que las plantas jóvenes de estas especies que crecen a nivel del suelo donde las condiciones ambientales son más extremas, sobrevivan también a través de mecanismos de evasión. Pero a diferencia de las plantas adultas estos mecanismos deben ser más eficientes para no correr riesgos bajo estos microambientes más desfavorables.

2.- A medida que los potenciales hídricos foliares disminuyen durante la época seca, la capacidad de sobrenfriamiento en estas especies debe aumentar, lo que beneficiaría a estas plantas ya que las temperaturas mínimas a nivel del suelo se alcanzan durante la época seca.

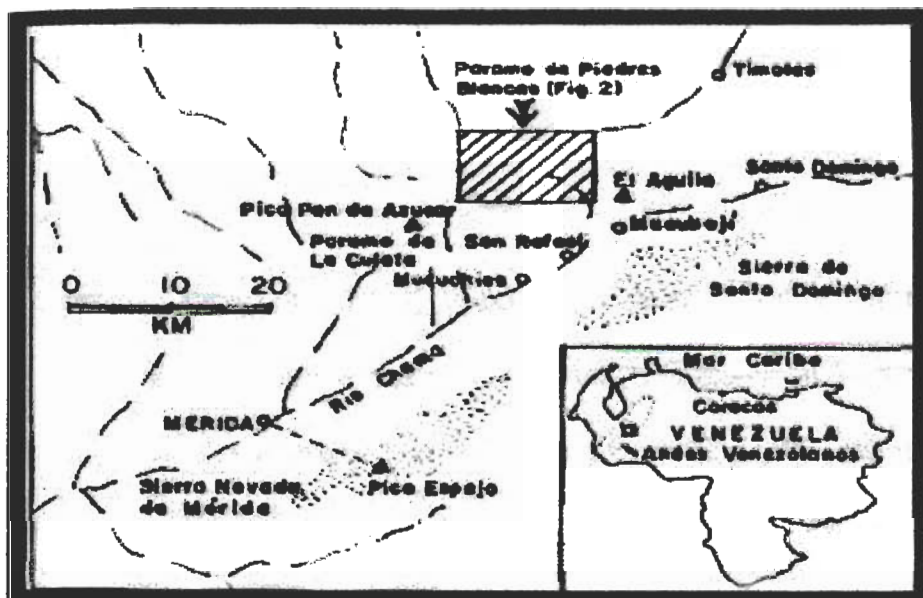
## **Metodología**

### **Descripción del área de estudio.**

#### **A.- Ubicación Geográfica.**

Los páramos de los Andes venezolanos se ubican al sureste del Lago de Maracaibo, entre los 7° 30' y 10° 10' latitud norte y 69° 20' y 70° 50' longitud oeste (Monasterio, 1980).

Las observaciones y mediciones de campo, se llevaron a cabo en el Páramo de Piedras Blancas, Sierra de la Culata, ubicado en la franja altiandina de Venezuela, con una temperatura media anual de 2.8 °C y una precipitación media anual de 700 mm. El Páramo desértico se encuentra ubicado en Venezuela, según algunos autores ocupando un rango entre 3900 y 4600 msnm (Sarmiento 1971), distribución que varía de acuerdo a las condiciones imperantes localmente, alcanzando su máxima extensión en el altiandino relativamente más seco (porción Nororiental de la Sierra de la Culata): Pico El Aguila, localidad típica de esta área situada en pleno Páramo desértico (Monasterio, 1979).



**Figura 1.- Ubicación a pequeña y mediana escala del Páramo de Piedras Blancas ( Tomado de Schubert 1975).**



**Páramo de Piedras Blancas a 4200 msnm (Foto Mario Fariñas)**

## **B.- Clima**

Según Monasterio (1979), el páramo desértico puede definirse como un clima periglacial tropical extenso, o clima periglacial de latitudes bajas. Este clima se caracteriza por ciclos casi diarios de congelamiento-descongelamiento en la superficie del suelo. Estos ciclos repetidos, condicionan una alta movilidad de partículas y fragmentos y modelan superficialmente el sustrato (estructurando bandas, polígonos, círculos, redes, suelos estriados, microescalones, etc).

Como para Piedras Blancas no existen registros continuos de temperatura y precipitación, tomamos algunos datos correspondientes a las zonas vecinas. Debido a que el sitio de estudio se encuentra ubicado aproximadamente a 4200 msnm tomamos los datos de temperatura de Pico El Aguila, ubicado a corta distancia del sitio de trabajo, aproximadamente a 4118 msnm, ya que ambos sitios presentan alturas similares. La temperatura media anual para Pico El Aguila se registra en 2.8° C (Monasterio y Reyes. 1980).

En cuanto a la precipitación, Monasterio (1979) analiza las condiciones de Pico El Aguila: los aportes hídricos (lluvia y nieve) tienen un patrón netamente biestacional llanero, diciembre a marzo son meses climáticamente secos que reciben el 8% de la precipitación total. Abril y

Noviembre son meses de transición que reciben cada uno 8% de la precipitación total y entre Mayo y Octubre se concentra el 76% de las lluvias. La precipitación media anual para la estación de Pico El Aguila es de 796.1 mm, alcanzando los máximos valores durante los meses de Junio y Julio con 124.4 mm y 127.7 mm, respectivamente (Rada, 1983).

### **C.- Vegetación**

Monasterio (1980) describe al Páramo Desértico como un rosetal alto y abierto formado por dos estratos: El primero entre 1 y 3 metros de altura y de 5 a 30% de cobertura, constituido exclusivamente por rosetas arborescentes. El segundo estrato se encuentra adherido al suelo y presenta una cobertura entre 2 y 40 %.

El primer estrato, está formado por árboles pertenecientes al género *Espeletia* y arbustos pertenecientes al género *Hypericum*. Una característica importante de este estrato es la presencia exclusiva de la forma "árbol monocaule": un único tronco sin ramificar terminado por una roseta apical. Las especies que lo integran son todas perennifolias, la biomasa de hojas de la roseta apical está siempre presente. Las hojas que forman la roseta son de tamaño mesófilo a macrófilo, abundando más el segundo tipo; son hojas angostas pero largas, lanuginosas-pubescentes, lo que enmascara en parte su escleromorfía y carnosidad. El follaje muerto permanece adherido al

tronco, recubriéndolo completamente hasta su base. Debido a su descomposición lenta constituye una cubierta protectora que realiza entre otras funciones la de aislante térmico de los tejidos vivos del tronco (Monasterio, 1980).

El segundo estrato no sobrepasa unos escasos centímetros sobre la superficie del sustrato. Las formas de vida predominantes son cojines densos y achatados con tendencia a desarrollar formas circulares. Las especies más importantes pertenecen a los géneros *Azorella*, *Arenaria*, *Aciachne*, *Lucilia*, todas ellas perennes siempreverdes, con hábito herbáceo o leñoso. Existen también formas en roseta acaule de pequeño tamaño, siempreverdes, de los géneros *Hypochoeris*, *Calandrinia*, *Oenothera*, *Malvastrum*, *Draba*, etc (Monasterio, 1980).

En algunas asociaciones se encuentran arbustos dispersos de pequeño porte, también perennifolios, pertenecientes a los géneros *Senecio*, *Hinterhubera*, *Lachemilla* y *Draba* (Monasterio, 1980).<sup>1</sup>

El sitio de estudio específico está formado por una asociación de rosetal de *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis*, especies que ocupan el primer estrato y alcanzan hasta 2 metros de altura. El estrato bajo está compuesto por diferentes especies: *Azorella julianii*, *Aciachne pulvinata*, *Senecio formosum*, *Hinterhubera imbricata*, *Oenothera cuprea*, etc.

#### **D.- Geología**

El páramo desértico es considerado por Monasterio (1979) como uno de los ecosistemas más representativos de la adaptación, colonización, estructuración de la vegetación y evolución de la flora en un ambiente tropical frío de origen relativamente reciente.

Además, junto a los páramos andinos, evolucionaron paralelamente durante el pleistoceno otros ecosistemas de altas montañas tropicales de otros continentes e islas oceánicas, pisos afroalpinos de alta montaña tales como los de Nueva Guinea, Hawaii, América Central, etc. Por lo tanto, la originalidad de la alta montaña tropical húmeda es de reciente formación tanto desde el punto de vista tectónico, como desde el punto de vista de su modelado terrestre, consecuencia de glaciaciones recientes (Monasterio et al 1979).

De igual manera, estos mismos autores indican que, la síntesis ecológica de estos hechos, es la aparición de un ambiente nuevo "el ambiente páramo", que combina como características climáticas básicas: isotermia, microtermia y humedad configurando un clima periglacial tropical húmedo, para cuyo resultado ecológico global no había organismos preadaptados.

Como todas las Cordilleras tropicales con altitudes por encima de los 3000 m, la Cordillera de Mérida fue afectada por las glaciaciones pleistocenas (Schubert, 1989; Schubert y Clapperton, 1990). Uno de los hechos más importantes en relación con estas glaciaciones es que se han hallado pocos indicios de sedimentación o erosión glaciales (Schubert, 1993). Evidencias indirectas recientes indican que los Andes Venezolanos, llegaron a una elevación parecida a la actual a finales del Plioceno. Desde entonces han estado expuestos a procesos geológicos característicos del Cuaternario; su levantamiento ha continuado desde esa época hasta el presente (Schubert, 1980). Resultados de largas investigaciones indican que durante el tiempo postglacial, las condiciones ambientales en las partes altas de la Cordillera han sufrido variaciones hacia climas más cálidos y más fríos. (Salgado-Labouriau y Schubert, 1976).

Shubert (1980) indica que los principales depósitos cuaternarios de los Andes venezolanos son:

- 1.- "Till" morrénico (sedimentos no escogidos y no estratificados consistentes de una mezcla heterogénea de arcilla, arena y cantos, depositados por un glaciar) en forma de morrenas laterales y terminales y diamictitas (roca sedimentaria terrígena, sin o con poco escogimiento, la cual contiene una gran variedad de tamaños de granos), pobremente expuestas.

2.- Terrazas formadas por sedimentos fluvio-glaciales

3.- Depósitos fluviales, los cuales forman terrazas espectaculares por debajo de los niveles de depósitos 1 y 2 descritos anteriormente.

Los Andes Venezolanos, se encuentran ubicados dentro de la clasificación climática periglacial de Tricart (1979) como un área de climas montañosos de baja latitud. Estos se caracterizan por la acción extensiva de la escarcha debido a la gran cantidad de días con congelación parcial; no hay congelamiento permanente (permafrost) y la escarcha penetra en el suelo sólo una corta distancia.

El Páramo de Piedras Blancas, sitio donde realizamos el estudio, se encuentra en el extremo norte de la Sierra de la Culata, en las cabeceras del Río Chama y en la Quebrada de Piedras Blancas (Schubert y Vivas, 1993). La erosión y esculturas glaciales se notan particularmente por encima de los 3400-3700m de altitud y consisten de aristas, picachos, circos, canales glaciales, escalones rocosos, valles colgantes y valles glaciales. Los rasgos de erosión glacial más comunes son estrías, surcos, rocas aborregadas y con forma de lomo de ballena (Schubert, 1993).

En cuanto a los suelos, Monasterio (1980) indica que el porcentaje de suelo desnudo y de rocas en el páramo desértico varía entre 50% y 90%, según los habitats. Para el rosetal de *Espeletia timotensis*, se observan

suelos esqueléticos, móviles en las superficies no cubiertas por la vegetación debido a la intensidad de los procesos criopedológicos, sin embargo, la vegetación que logra instalarse ejerce una notable resistencia, fijando eficientemente diversas áreas del terreno. El rosetal de *Espeletia spicata* se encuentra en sustratos donde coexisten gravas de hasta 20 cm y pequeños bloques angulosos (entre 20 y 30 cm).

### **Descripción de las especies**

*Espeletia spicata* Sch. Bip. Wedd y *Espeletia timotensis* Cuatr.

El género *Espeletia* pertenece según el modelo arquitectónico de Corner a: árboles monoaxiales con crecimiento indefinido e inflorescencias laterales, con una forma de vida policárpica, caulirósula, monocaule, alta.

Ambas especies pertenecen a la Familia Asteraceae y de biotipo Caulirrosula (Vareschi, 1970) y su género es dominante en la flora paramera.

Las especies seleccionadas comparten las siguientes características: presencia exclusiva de la forma "árbol monocaule" con un tronco sin ramificar terminado en una roseta apical; son perennifolias, la biomasa de las hojas de la roseta está siempre presente. Cuando ocurre

la reproducción hay cambios en el aspecto, biomasa total y cobertura

por el desarrollo de numerosas inflorescencias axilares en las hojas basales de la roseta (Monasterio, 1980).

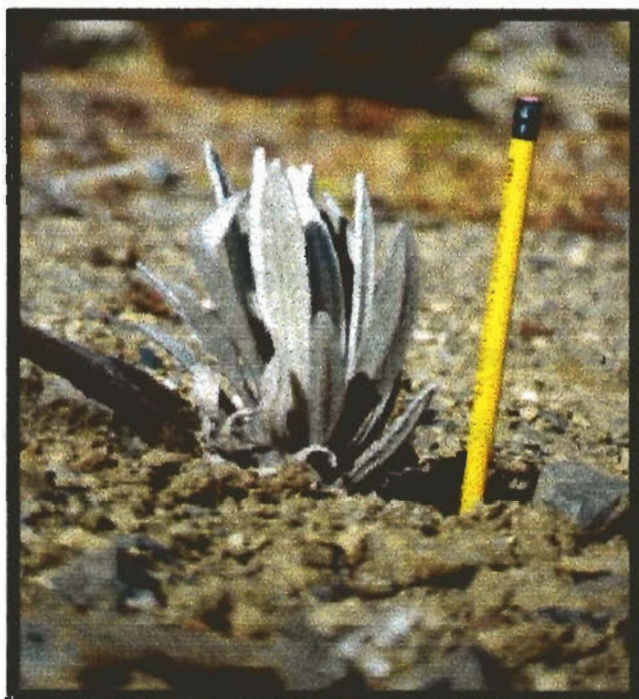
Las hojas que componen la roseta son de tamaño mesófilo a macrófilo, abundando más el segundo tipo. Las hojas son relativamente angostas, largas y extremadamente lanuginoso-pubescente, lo que enmascara en parte su escleromorfía y carnosidad. El follaje muerto permanece adherido al tronco, recubriéndolo completamente hasta su base (Monasterio, 1980b).

***Espeletia spicata*** Sch. Bip. Wedd posee un rango altitudinal entre los 3500 y 4300 metros, ubicada en hábitats intermedios en las pendientes de los circos (Monasterio, 1980), mientras que las rosetas caulescentes de ***Espeletia timotensis*** Cuatr. dominan el paisaje vegetal de los pisos montañosos por encima de los 3900 hasta los 4700 msnm y en su mayoría están asentadas sobre las laderas de los circos glaciales (Estrada, 1995).

El reconocimiento de las plantas jóvenes en sus primeros estadios en el campo es relativamente fácil, ya que las hojas de ***E. timotensis*** son anchas, gruesas, color verde plateado, muy pubescentes y rígidas, mientras que las hojas de ***E. spicata*** son delgadas, finas, color verde plateado y menos pubescentes (Orozco, 1986).



**Figura 4.- *Espeletia spicata***



**Figura 5. *Espeletia timotensis***

### **Técnicas y Métodos de análisis.**

Para estudiar los mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en *E. timotensis* y *E. spicata* se emplearon los siguientes métodos de análisis:

- a.- Elaboración de perfiles térmicos de plantas, aire y suelo.
- b.- Determinación de potencial osmótico foliar
- c.- Determinación de azúcares solubles en hojas
- d.- Determinación de la sensibilidad de tejidos a temperaturas congelantes.
- e.- Determinación de la capacidad de sobreenfriamiento en tejidos foliares y yemas.

Las mediciones de campo se llevaron a cabo entre los meses de marzo y julio de 1999, tiempo durante el cual se realizaron seis salidas. Las observaciones y mediciones de campo se realizaron en ciclos de 24 horas y se le dió mayor importancia a las horas nocturnas, en especial a las de la madrugada, ya que es en este período cuando se observan las temperaturas más bajas durante el ciclo. Cada uno de los métodos empleados se describe a continuación:

**a.- Elaboración de perfiles térmicos de plantas, aire y suelo:** En ciclos de 24 horas se midieron los siguientes parámetros: temperatura foliar de ambas especies ( $n = 4$ ), temperatura del suelo y del aire a cinco niveles diferentes: 5 cm bajo suelo, nivel del suelo, 5 cm sobre suelo, 15 cm sobre suelo y 100 cm sobre suelo. Las mediciones se realizaron a partir de las 12:00, siguiendo 14:00, 16:00 y 19:00 horas; 24:00, 4:00, 6:00, 7:00, 9:00 y 11:00 horas, respectivamente. La temperatura foliar se midió con termopares de cobre-constantan contruídos y probados en el laboratorio. Los termopares se conectan a un compensador electrónico (Omega-CJ), que a su vez se une a un milivoltímetro (Data Precision). Los valores en milivoltíos se convierten en °C mediante la relación  $0.4 \text{ mv} = 10 \text{ }^{\circ}\text{C}$ .

Termómetros de mínima y máxima se colocaron en la superficie del suelo y aproximadamente a 150 cm de altura y se leían al finalizar el ciclo de mediciones.

**b.- Determinación del potencial osmótico foliar:** Para las determinaciones de potencial osmótico foliar se tomaron muestras de hojas de ambas especies (3 hojas de 3 plantas diferentes) en las mismas horas en que se registraron las temperaturas. Las muestras se envolvían en papel de aluminio y se sumergían en un termo que contenía nitrógeno líquido, hasta que las hojas tomaran la temperatura del nitrógeno líquido ( $-196 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ), que se detecta por el cese de desprendimiento de vapor dentro del termo. Estas

muestras se colocaban dentro de bolsas plásticas en una cava con hielo para ser trasladadas al laboratorio. Para determinar el potencial osmótico se tomaron discos de tejido de cada muestra y se colocaron en una cámara de muestras conectada a un microvoltímetro de punto de rocío (Wescor INC). Transcurridos 10 minutos, tiempo en el que se logra un equilibrio entre la cámara y la muestra, se tomaron las medidas en microvoltios ( $\mu\text{V}$ ). Estos valores se transformaron en valores de potencial osmótico foliar (MPa), mediante una curva de calibración realizada a partir de valores obtenidos a través de discos de papel de filtro inmersos en soluciones diferentes de NaCl de molalidad conocida y colocadas en la cámara de muestras, la molalidad se convirtió en valores de potencial osmótico a través de una tabla, conseguida esta curva de calibración, los valores de microvoltios eran convertidos a valores de potencial osmótico (Anexo 1). Los valores de potencial osmótico de cada una de las muestras para cada una de las especies tomadas a diferentes horas se graficaron a lo largo de los ciclos de 24 horas.

**c.- Determinación de azúcares solubles en hojas:** Para realizar estas determinaciones, se tomaron muestras a lo largo de los ciclos diario, en las mismas horas en las cuales se tomaron los datos de temperatura. Las muestras tomadas en el campo se colocaron en bolsas de polietileno bien cerradas y en una cava con hielo para ser transportadas al laboratorio donde

se colocaban en una estufa a 40°C durante tres días. Al estar las muestras secas se pulverizaron y se les determinó la presencia de azúcares solubles mediante el método de Antrona (Allen.1974). Este método comprende las siguientes etapas:

### **1.- Preparación de los reactivos:**

1.1.- Solución de glucosa: se tomaron 0.250 gramos de D-glucosa y se colocaron en agua, diluyéndose hasta 1 litro. De esta solución se preparan los estándares para la elaboración de la curva de calibración.

1.2.- Reactivo de Antrona: Se disuelven 500 ml de ácido sulfúrico concentrado en 5 ml de agua destilada. Luego se le agrega 1 gramo de antrona y se mezclan por medio de un agitador magnético. La solución se transfiere a una botella oscura o envuelta con papel de aluminio y se guarda en el refrigerador a una temperatura de 1 °C.

**2.- Procedimiento:** consiste en extraer con agua destilada las diferentes muestras. Estas muestras se colocan a ebullición durante 2 horas, se dejan reposar y se pasan por papel de filtro # 40. Luego de filtradas, las soluciones extraídas se colocan en tubos de ensayo grandes y se les añade la antrona. Posteriormente se ponen a ebullición durante 10 minutos (tiempo en que la glucosa alcanza su máxima densidad óptica). Después se mide la

densidad óptica a 625 nm, utilizando como referencia agua destilada. Con las densidades obtenidas para los estándares de la solución de glucosa, se construye una curva de calibración en la cual los valores de miligramos de glucosa se obtienen por extrapolación. Estos valores de miligramos de glucosa por muestra se transformaron en porcentaje de azúcares solubles/muestra.

**d.- Determinación de la sensibilidad de tejidos a las temperaturas congelantes:** El método empleado para determinar las temperaturas en las cuales se observa daño en los tejidos, fue descrito por Steponkus y Lanphear (1967), método refinado del TTC para determinar daño a tejidos. Se tomaron muestras de ambas especies, en nuestro caso plantas enteras que se colocaban en bolsas plásticas y se llevaban al laboratorio, donde se mantenían en una cámara ambiental la cual simula las condiciones existentes en el páramo. Este método consiste en colocar muestras de las plantas en pequeños tubos de ensayo, sellados herméticamente, en un baño refrigerante con temperatura graduable. Se parte de una temperatura inicial de 5 °C y se disminuye sucesivamente hasta llegar a una temperatura final de -18 °C. A cada temperatura se retiran las muestras de cada especie para su análisis. Se esperaban doce horas, para determinar la supervivencia mediante la aplicación del TTC, la cual consiste en añadir, a cada una de las muestras, la solución de TTC (Cloruro

trifenilo de tetrazolio), preparada en un buffer de  $\text{Na}_2\text{HPO}_4\text{-KH}_2\text{PO}_4$  y dejadas incubando durante 24 horas a temperatura ambiente. Pasado el tiempo de incubación, las muestras se extraen en etanol 95% (6 ml por cada tubo) y se les determina a cada una su densidad óptica a 530 nm. Para determinar la temperatura a la cual se produce daño se empleó el siguiente método: la cantidad de formazán producido por las distintas muestras expuestas a las temperaturas congelantes, es decir, sus absorbancias, se expresa como porcentaje de la cantidad de formazán producido por las muestras de control. Luego de obtener los porcentajes para cada una de las distintas temperaturas, se grafica el porcentaje de supervivencia de los tejidos en el eje de las Y y la temperatura en el eje de las X. Como temperatura de daño por congelamiento se considera un porcentaje de supervivencia de tejido equivalente al 50%. (Rada, 1983).

**e.- Análisis térmico:** Se trajeron del campo muestras de cada especie y se mantuvieron en una cámara de crecimiento hasta el momento de ser empleadas. Se tomaban 3 hojas y se insertaron termopares de cobre-constantan en los tejidos de cada una de las muestras. Estas muestras se colocaban en tubos de ensayo pequeños en un baño refrigerante que permitía trabajar dentro del rango  $+10^\circ\text{C}$  y  $-30^\circ\text{C}$  con una tasa de enfriamiento constante ( $\pm 10^\circ\text{C/h}$ ). Las temperaturas se inscriben continuamente en un registrador de carta. La aparición de la exoterma dada

por la liberación de calor durante el proceso de congelamiento nos indicaba la temperatura a la cual comienza este proceso y por lo tanto la capacidad de sobreenfriamiento.

Durante las salidas de campo se trabajaron parcelas (20 en total) para conocer un poco más sobre la distribución de las plantas jóvenes en sus primeros estadios de *E. timotensis* y *E. spicata*. Las parcelas median 2 mts por 2 mts y trataron de ubicarse en varias categorías, que permitieran visualizar de que manera o cerca de que crecen estas pequeñas plantas. Las parcelas se ubicaron en espacios abiertos, cerca de plantas adultas vivas o muertas, sobre cojines y sobre suelo desnudo.

## RESULTADOS

### Epoca Seca

Los resultados obtenidos para la época seca se resumen a continuación. La temperatura máxima registrada durante la época seca fue de 35.0 °C para el nivel del suelo (tabla 1). Este valor era de esperarse debido a la alta radiación solar que se manifiesta durante ésta época, por otro lado, la temperatura mínima registrada igualmente para el nivel del suelo fue de -2.7 °C. Observando cada uno de los valores obtenidos para los diferentes niveles estudiados y para la temperatura foliar se puede observar que no existen mayores diferencias entre ambas especies, comportándose ambas de manera similar.

Tabla 1. Resumen de temperatura ambiental y foliar de *E. spicata* y *E. timotensis* en la época relativamente más seca (Páramo de Piedras Blancas; marzo-abril de 1999).

Profundidad (cm)	Max- Min	<i>E. spicata</i>	<i>E. timotensis</i>
-5	Máxima	20.0 °C	21.5 °C
	Mínima	- 2.0 °C	- 0.2 °C
0	Máxima	34.0 °C	35.0 °C
	Mínima	- 2.0 °C	- 2.7 °C
+5	Máxima	24.5 °C	21.2 °C
	Mínima	- 1.0 °C	- 0.5 °C
+100	Máxima	19.0 °C	17.0 °C
	Mínima	- 1.0 °C	1.5 °C
Hojas	Máxima	22.9 °C	21.8 °C
	Mínima	- 4.9 °C	- 5.1 °C

Respecto a la temperatura foliar podemos observar que la máxima registrada para *E. timotensis* durante la época seca fue de 21.9 °C, mientras que la mínima fue de -5.1 °C. Para *E. spicata* la temperatura máxima registrada fue de 22.9 °C con una mínima de -4.9 °C (tabla 1). Como puede observarse no existen diferencias notables entre ambas especies durante la época seca. Estos valores eran los esperados ya que los días y las noches son más despejados. Los días son más soleados, con poca o ninguna interferencia de nubes y por lo tanto hay mayor radiación solar.

### **Epoca húmeda**

La temperatura máxima registrada durante la época húmeda para *E. spicata* fue de 38.2 °C a nivel del suelo y la mínima fue de -2.7 °C a nivel del suelo. En cuanto a *E. timotensis* se encontró a nivel del suelo la temperatura máxima de 37.7 °C y la mínima fue de -2.7 °C ,igualmente a nivel del suelo. Comparando los valores obtenidos para ambas especies se observa que la mayor temperatura se obtuvo para *E. spicata* y la mínima temperatura para *E. timotensis* (tabla 2).

Respecto a la temperatura foliar la máxima registrada para *E. timotensis* fue de 22.4 °C con una mínima de -3.4 °C. Para *E. spicata* la máxima temperatura registrada fue de 23.3 °C con una mínima de -3.4 °C.

Tabla 2. Resumen de temperatura ambiental y foliar de *E. spicata* y *E. timotensis* en la época húmeda (Páramo de Piedras Blancas; mayo - julio de 1999).

Profundidad (cm)	Max- Min	<i>E. spicata</i>	<i>E. timotensis</i>
-5	Máxima	18.7 °C	15.5 °C
	Mínima	-0.5 °C	- 0.2 °C
0	Máxima	38.2 °C	37.7 °C
	Mínima	- 2.7 °C	- 2.7 °C
+5	Máxima	21.5 °C	21.5 °C
	Mínima	- 1.0 °C	- 0.2 °C
+15	Máxima	18.7 °C	19.7 °C
	Mínima	- 1.0 °C	0.7 °C
+100	Máxima	19.7 °C	19.2 °C
	Mínima	- 2.2 °C	1.0 °C
Hojas	Máxima	23.3 °C	22.4 °C
	Mínima	- 3.4 °C	-3.4 °C

### Microambiente de *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis*

Para analizar los resultados obtenidos se tomaron en cuenta las diferentes características de cada uno de los meses durante los cuales se trabajó, es decir, se tomó en cuenta la época seca y la época húmeda, para luego usar algunos meses representativos de cada época y poder analizar con más detalle las características observadas para cada una de las especies. En las figuras que se muestran a continuación se observan las

temperaturas promedios de los diferentes niveles estudiados: 5 cm, de profundidad del suelo, ras del suelo, 5, 15 y 100 cm, sobre el suelo respectivamente. Estos datos de temperatura ambiente se tomaron a las mismas horas en que se registraron los datos de temperatura foliar. Durante los primeros meses, marzo y abril, las temperaturas promedio diarias fueron relativamente altas, quizás por ser época seca, sin embargo, las mayores temperaturas registradas se obtuvieron durante la época húmeda para el nivel del suelo. En mayo, junio y julio, las temperaturas promedio disminuyen un poco.

Debido a que para este trabajo, lo más importante es el estudio de las temperaturas congelantes, se consideraron las temperaturas mínimas observadas para cada uno de los meses. Respecto a los tres niveles por encima del suelo, la temperatura mínima es bastante baja (alrededor de  $-1.7^{\circ}\text{C}$ ) durante el mes de abril. Luego, para los meses entre mayo y julio, las temperaturas mínimas se encuentran alrededor de  $-2.6^{\circ}\text{C}$ .

### **Temperatura de las hojas en las dos especies**

Las temperaturas mínimas más bajas durante todo el estudio se registraron durante el mes de marzo tanto para *E. spicata* y *E. timotensis* (alrededor de  $-5.1$  y  $-4.9^{\circ}\text{C}$  respectivamente). Durante los meses entre mayo

y julio, las temperaturas mínimas registradas son un poco más positivas que las anteriores y se obtuvieron para el mes de julio, igual para ambas especies (-3.4 °C). Las hojas, para cada una de las especies, muestran temperaturas muy similares durante todos los ciclos diarios realizados. Por otro lado, las máximas temperaturas foliares registradas para *E. spicata* y *E. timotensis* se obtuvieron durante el mes de julio (22.4 y 23.3 °C), es decir, durante la época húmeda.

A continuación, se analizará detalladamente, para cada una de las especies los resultados obtenidos para temperatura foliar y ambiental, potencial osmótico, concentración de azúcares solubles y análisis térmico para un ciclo diario de 24 horas tanto para época seca como para época húmeda. Los resultados de los otros meses aparecen en tablas dentro de los apéndices B, C, D y E respectivamente.

## ***Espeletia spicata***

### **1.- Temperatura foliar y ambiente.**

#### **1.1.- Mes de marzo**

En la fig. 5 se muestran los resultados correspondientes al mes de marzo. Durante el ciclo diario, la temperatura ambiental en los dos niveles, 5 cm sobre el suelo y 100 cm sobre este, alcanza aunque muy poco,

temperaturas congelantes, es decir, a 5 cm sobre el suelo a las 4:00 horas de la mañana, alcanza valores de  $-0.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ , mientras que la mínima a 100 cm sobre el suelo fue de  $0.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Las temperaturas máximas obtenidas, para ambos niveles, durante el ciclo completo se registraron a las 14:00 horas:  $21.2\text{ }^{\circ}\text{C}$  a 5 cm sobre el suelo y  $17.7\text{ }^{\circ}\text{C}$  a 100 cm sobre el suelo respectivamente. A medida que el sol comienza a ocultarse, la temperatura desciende rápidamente.

En el suelo, a 5 cm de profundidad, se observa el desplazamiento de las horas en que ocurren las temperaturas máximas y mínimas. La temperatura máxima registrada para este nivel fue  $12.5\text{ }^{\circ}\text{C}$  para las 16:00 horas mientras que la mínima a este nivel se alcanza a las 19:00 horas con  $0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

A nivel del suelo, la temperatura máxima registrada se obtiene para las 14:00 horas con  $28.7\text{ }^{\circ}\text{C}$  y la mínima registrada para este nivel fue de  $-2.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Como puede observarse las mayores temperaturas obtenidas durante un ciclo diario son para el nivel del suelo durante el día, debido a la absorción de la energía solar. Sin embargo, durante la noche este nivel también presenta valores negativos de temperaturas, alcanzando así, temperaturas congelantes, es decir, temperaturas por debajo de  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Estas temperaturas extremas se deben a la reirradiación nocturna del suelo.

Estos resultados muestran que la mayor variación en temperatura entre los diferentes niveles estudiados la encontramos a nivel del suelo, donde se registraron la mayor (28.7 °C) y la menor (-2.7 °C) temperatura durante el ciclo diario. Además, la menor variación de temperatura se presenta a 5 cm de profundidad con una diferencia de 12 °C entre máxima y mínima.

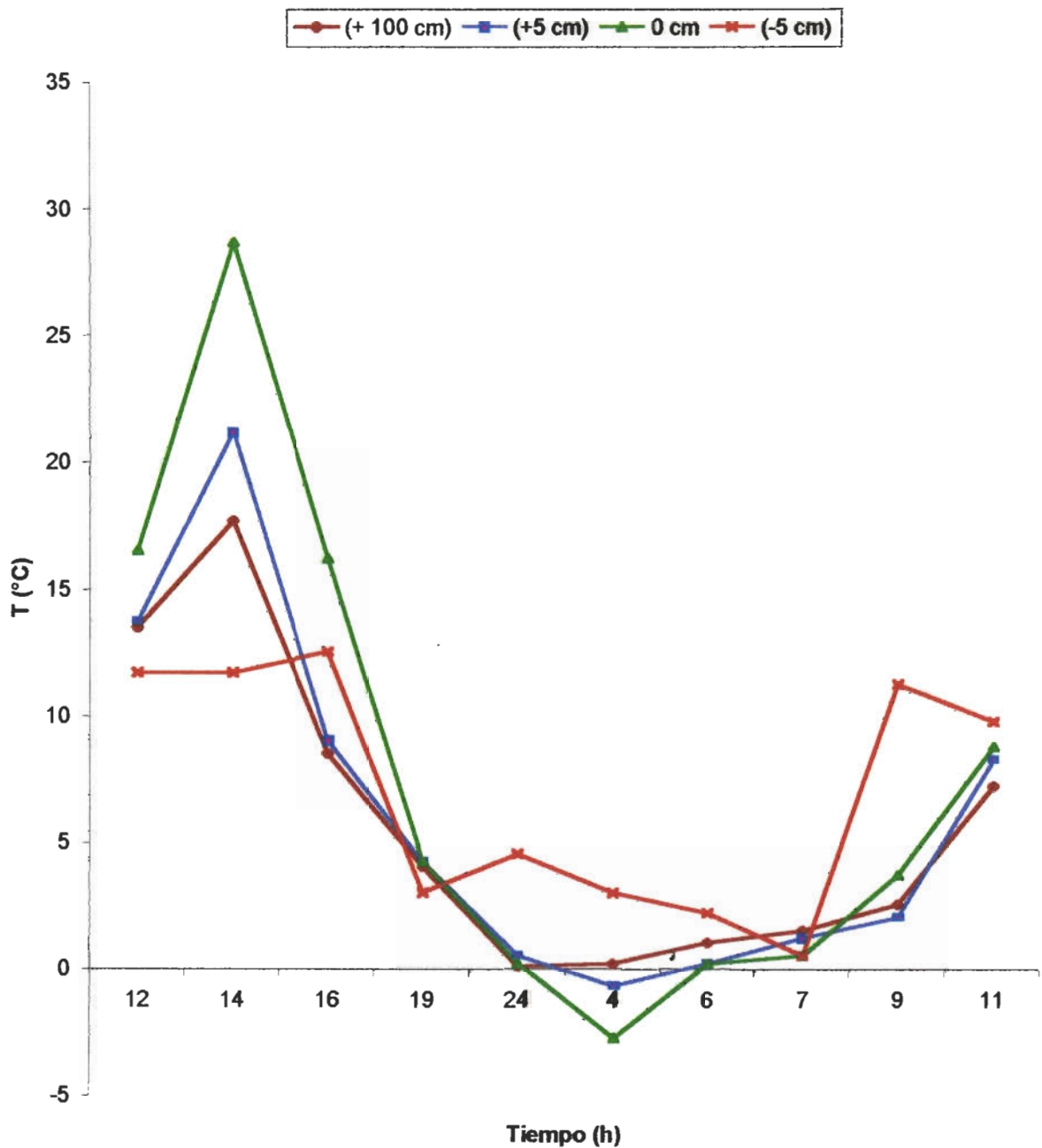


Figura 5. Ciclo diario de temperatura para el microambiente de *Espeletia spicata* durante la época relativamente más seca (mes de Marzo).

En las hojas (fig. 6), durante las horas diurnas, la temperatura foliar es superior a la temperatura ambiental (100 cm sobre el suelo). En las horas nocturnas la temperatura foliar es bastante cercana a la temperatura ambiental.

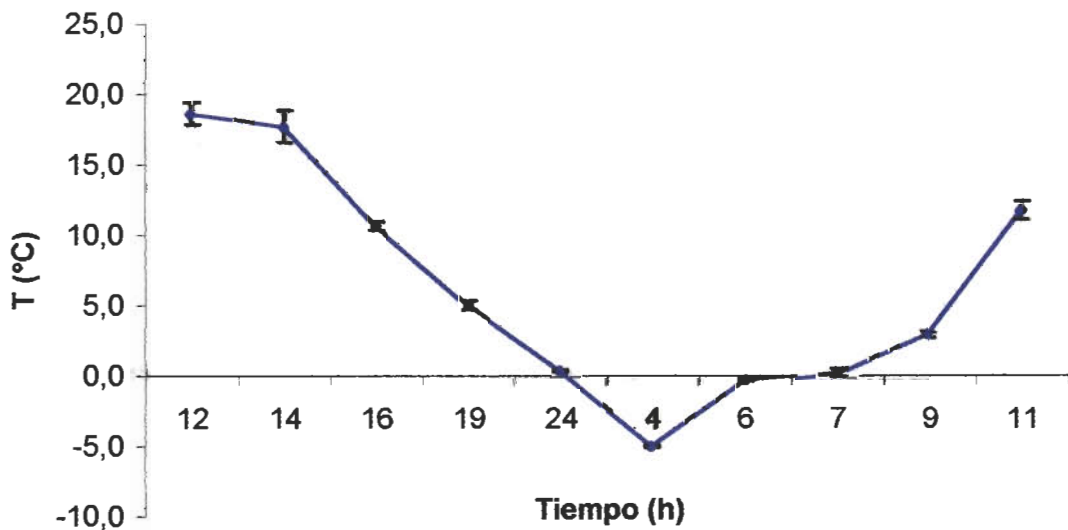


Figura 6. Temperatura foliar de *Espeletia spicata* durante la época relativamente más seca (mes de Marzo).

### 1.2.- Mes de Julio

Este mes, representativo de la época húmeda presenta los valores de temperaturas más bajas registradas durante el presente trabajo,

registrándose  $-6.5\text{ }^{\circ}\text{C}$  cerca del suelo y  $-4.5\text{ }^{\circ}\text{C}$  a 150 cm sobre este, en los termómetros de mínima y máxima.

La fig. 7, nos permite observar el ciclo diario de temperatura para los diferentes niveles estudiados, en este caso 5 cm de profundidad, nivel del suelo, 5, 15 y 100 cm sobre el suelo. Podemos observar que para los tres niveles del aire, la temperatura mínima se alcanzó a las 4:00 horas, siendo  $-0.7\text{ }^{\circ}\text{C}$  a 5 cm sobre el suelo y  $1.5\text{ }^{\circ}\text{C}$  a 100 cm sobre el mismo. Durante las horas del día, las temperaturas a los tres niveles no sobrepasa los  $14\text{ }^{\circ}\text{C}$ , debido a la poca radiación solar recibida durante esta época. La máxima se registró durante el segundo día: para 5 y 15 cm se registró  $11.7\text{ }^{\circ}\text{C}$  para las 11:00 horas, mientras que para 100 cm, la máxima se registró el primer día a las 14:00 horas con  $14\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

Durante este curso, la temperatura a 5 cm de profundidad del suelo presenta una variación de  $11.5\text{ }^{\circ}\text{C}$  para las 11:00 de la mañana del segundo día y  $2\text{ }^{\circ}\text{C}$  para las 4:00 de la mañana. La mayor variación ocurre a nivel del suelo con una diferencia de  $23.7\text{ }^{\circ}\text{C}$  entre la máxima y la mínima; a 100 cm sobre el suelo, la variación es de  $12.5\text{ }^{\circ}\text{C}$  y a 15 cm la variación es de  $9.7\text{ }^{\circ}\text{C}$  respectivamente.

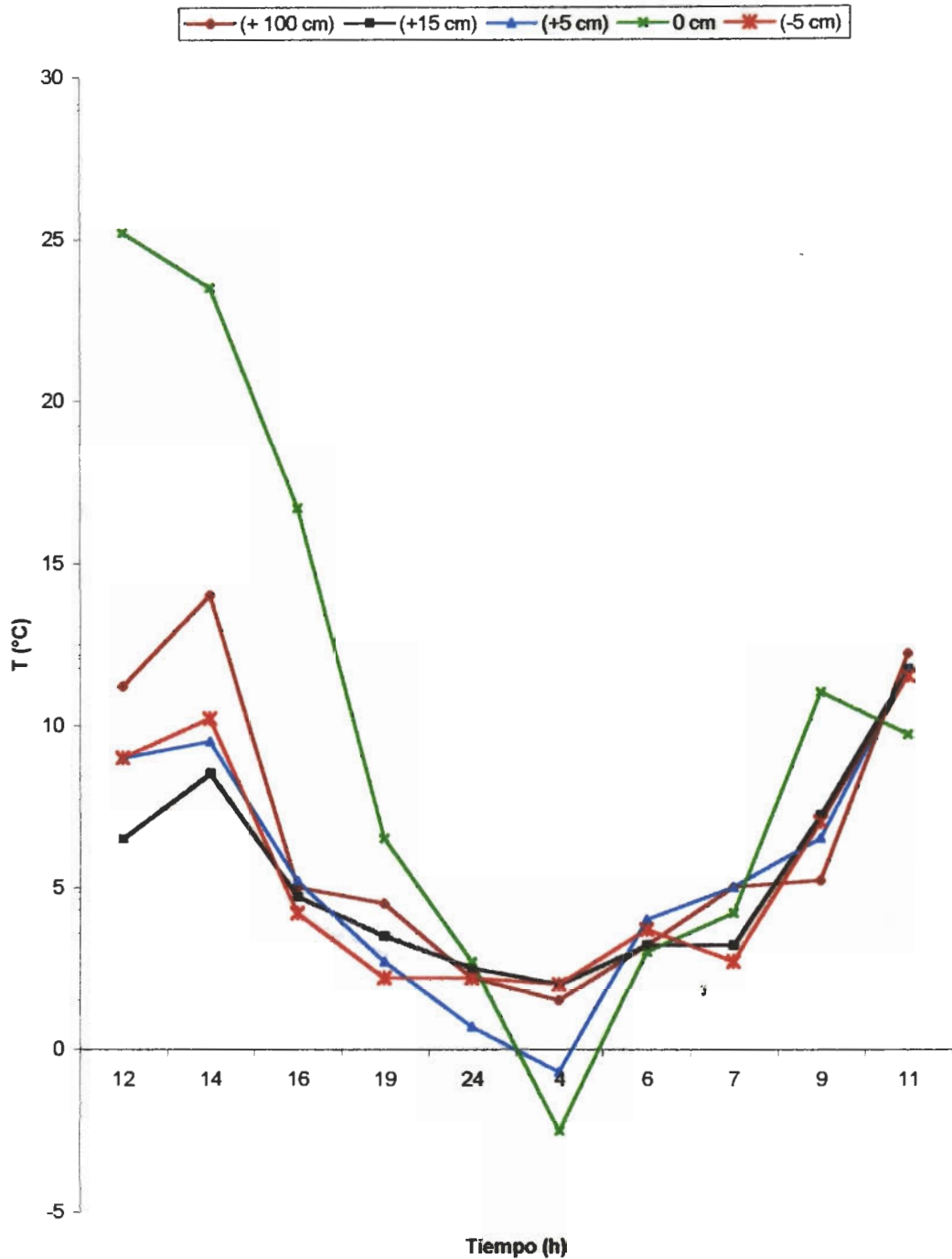


Figura 7. Ciclo diario de temperatura para el microambiente de *Espeletia spicata* durante época húmeda (mes de Julio).

La fig. 8, muestra los resultados obtenidos para las hojas a lo largo de un ciclo diario, durante el mes de julio. Se puede observar que en algunos casos, las temperaturas foliares durante el día son mayores que las ambientales, sin embargo, también se observa que algunas veces, las temperaturas ambientales son un poco superiores a las foliares. Durante la noche, la temperatura foliar se encuentra por debajo de la temperatura ambiental. Alrededor de las 7:00 de la mañana, la temperatura foliar disminuye hasta  $-3.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ , mientras que la temperatura ambiental para esta misma hora no desciende por debajo de  $-2.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

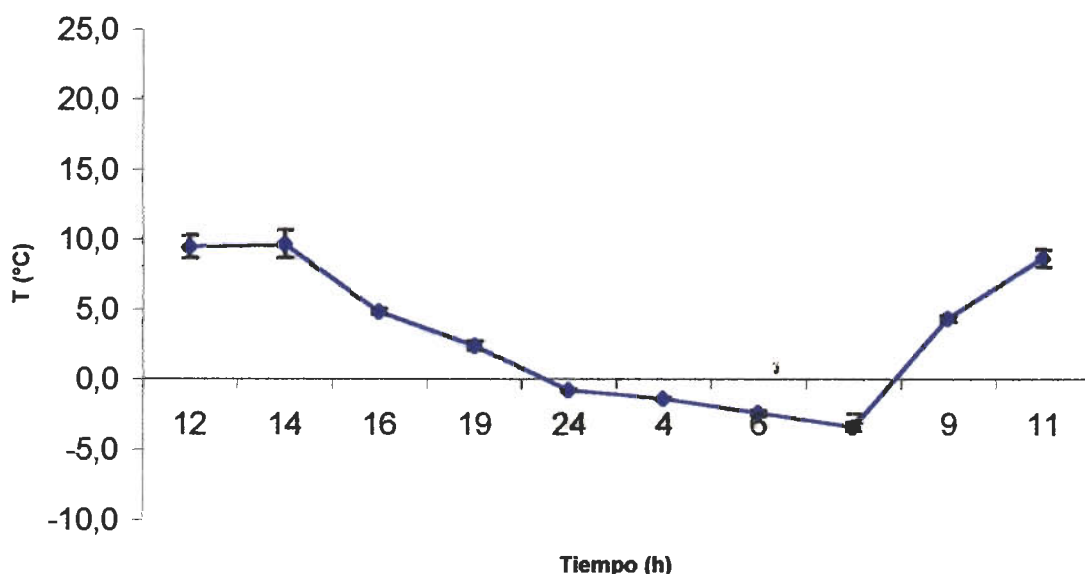


Figura 8. Temperatura foliar de *Espeletia spicata* durante época húmeda (mes de Julio).

## **2.- Determinación de potencial osmótico foliar y azúcares solubles.**

En *Espeletia spicata*, para el mes de marzo, los valores de potencial osmótico y porcentaje de azúcares solubles son más o menos constantes (fig. 9), durante el ciclo de 24 horas. El potencial osmótico mínimo, es de -2.79 MPa a las 12:00 horas con una temperatura de 18.6 °C.

El valor más positivo es de -0.88 bares a las 24:00 horas con una temperatura de 0.4 °C. Respecto a la concentración de azúcares solubles observamos que para las hojas jóvenes se produce un incremento entre las 16:00 horas en que la concentración se encuentra alrededor de 3.9 % y las 24:00 horas cuando encontramos concentraciones cerca de 4.1 %. Sin embargo, es a las 19:00 horas cuando se alcanza la máxima concentración con 5.7 %.

A partir de las 4:00 horas ésta concentración desciende y se mantiene más o menos constante durante las horas posteriores.

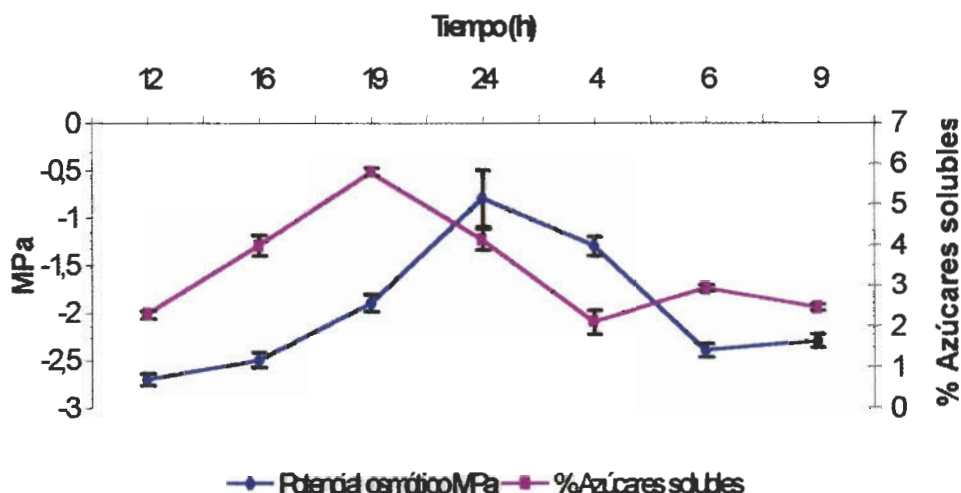


Figura 9.- Potencial osmótico foliar y porcentaje de azúcares solubles para hojas de plantas jóvenes de *Espeletia spicata* en un día durante la época relativamente más seca (mes de Marzo).

Para el mes de julio (fig. 10) los valores de potencial osmótico son similares a los del mes de marzo. Podemos observar que para las hojas se produce un incremento durante las primeras horas del ciclo (12:00, 14:00, 16:00 y 19:00 horas respectivamente). Luego se observa un descenso entre las 24:00 horas y las 4:00 horas (-0.96 y -0.99 MPa). Posteriormente las 6:00 7:00 9:00 y 11:00 horas muestran una tendencia más o menos similar, sin embargo, no se alcanzan valores tan negativos para este día como para el anterior. En cuanto a la concentración de azúcares solubles podemos observar en la misma gráfica que los valores se mantienen más o menos

constantes, con un pequeño incremento a las 16:00 horas con 2.9 % y una disminución a las 6:00 horas con 1.0 %. Los valores de miligramos de glucosa se mantienen constantes a lo largo del ciclo diario.

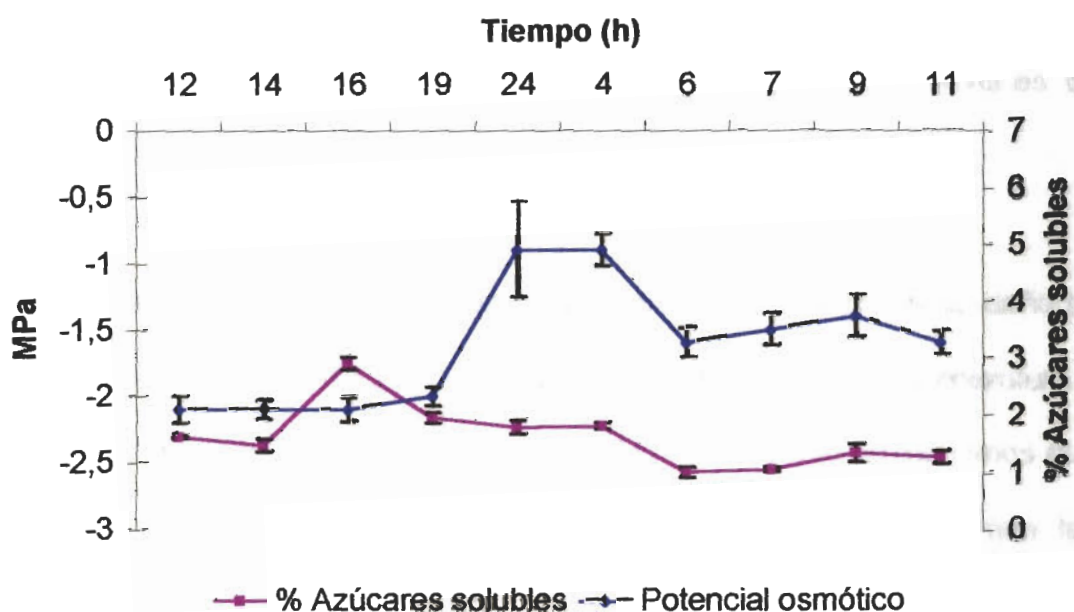


Figura 10.- Potencial osmótico foliar y porcentaje de azúcares solubles en hojas de plantas jóvenes de *Espeletia timotensis* en un día de la época húmeda (mes de Julio).

### 3.- Sensibilidad de tejidos a las temperaturas congelantes

La fig. 11, muestra los resultados obtenidos en las pruebas de sensibilidad de los tejidos a las temperaturas congelantes, en el laboratorio.

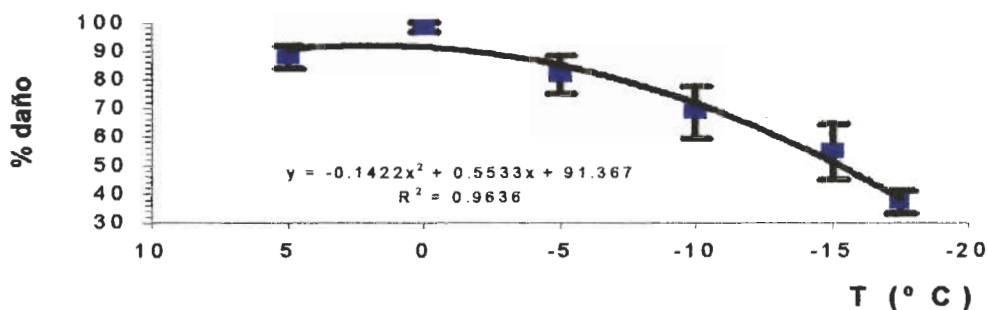


Figura 11.- Temperatura de daño en hojas de plantas jóvenes de *Espeletia spicata*

Para *Espeletia spicata*, la temperatura a la cual se observa 50% de daño es de aproximadamente -15.2 °C para hojas. En hojas adultas la temperatura a la cual se observa 50% de daño es de -7.4° C. Por lo tanto, observamos que las hojas de plantas jóvenes alcanzan temperaturas más bajas que las adultas.

#### 4.- Análisis Térmico.

En la fig. 12 se pueden observar los resultados de las pruebas realizadas para el análisis térmico para *Espeletia spicata*, el cual se llevó a cabo sólo en hojas y en algunos casos en la yema obteniéndose para esta valores de -13.2° C. Este valor es bastante parecido al obtenido para las hojas.

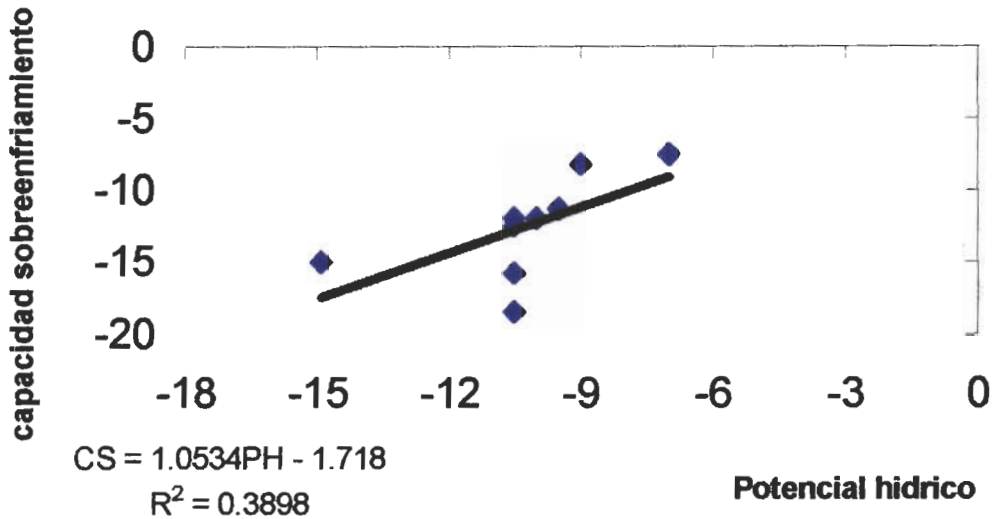


Figura 12. Capacidad de sobreenfriamiento en hojas de plantas jóvenes de *Espeletia spicata*.

## 5.- Resumen de los resultados

Resumiendo los resultados obtenidos para esta especie, podemos indicar algunas de las características más resaltantes observadas y estudiadas durante el trabajo de campo y de laboratorio para los distintos meses en que se realizaron las mediciones.

5.1.- En cuanto a las medidas de temperatura obtenemos que en algunos casos las hojas alcanzan temperaturas por debajo de la ambiental

durante la noche, mientras que durante el día la temperatura foliar es ligeramente superior a la temperatura ambiental.

5.2.- El potencial osmótico se hace más negativo durante el día y más positivo durante la noche, lo que nos lleva a concluir que no hay utilización de azúcares solubles en las horas nocturnas.

5.3.- En cuanto a la sensibilidad de tejidos podemos concluir que las hojas de esta especie presentan un porcentaje de daño del 50% aproximadamente a  $-15.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

5.4.- Los estudios de análisis térmico diferencial muestran que las hojas presentan una gran capacidad de sobreenfriamiento, alcanzando valores en algunos casos por debajo de  $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

## ***Espeletia timotensis***

### **1.- Temperatura foliar y ambiente**

#### **1.1.- Mes de marzo**

Para el microambiente de *E. timotensis* solo algunas o muy pocas temperaturas se encuentran por debajo de 0 °C durante este mes (fig. 13). La mínima temperatura registrada para esta especie durante el mes de marzo fue de -1.5 °C a 100 cm sobre el suelo. Las temperaturas registradas durante el ciclo de 24 horas para esta especie son mucho más elevadas que las registradas para la especie anterior. Durante el día, las temperaturas son relativamente elevadas y disminuyen rápidamente durante la noche y posteriormente vuelven a aumentar al comenzar el nuevo día, sin embargo, no llegan a registrarse los mismos valores debido a las condiciones climáticas reinantes durante un día y el otro. A nivel del suelo, la máxima temperatura se registra a las 12:00 horas con 35 °C y luego desciende durante la noche hasta alcanzar valores de -2.7 °C a las 4:00 horas. Como puede notarse la mayor variación se encuentra a nivel del suelo, pero esta variación es mayor que en el caso de *E. spicata*.

En cuanto a la temperatura del suelo a 5 cm de profundidad, se nota una mayor variación para el microambiente de *E. timotensis* en comparación con el de *E. spicata*. Como se puede observar la variación entre la

temperatura máxima y la mínima durante el ciclo para este nivel es de 18.3 °C.

Para los dos niveles del aire encontramos que para 5 cm sobre el suelo, la temperatura máxima se registra en 20.7 °C mientras que la mínima se encuentra en -0.2 °C; para 100 cm la diferencia es mucho menor, ya que la temperatura máxima se registra en 13.5 °C con una mínima de -1.5 °C.

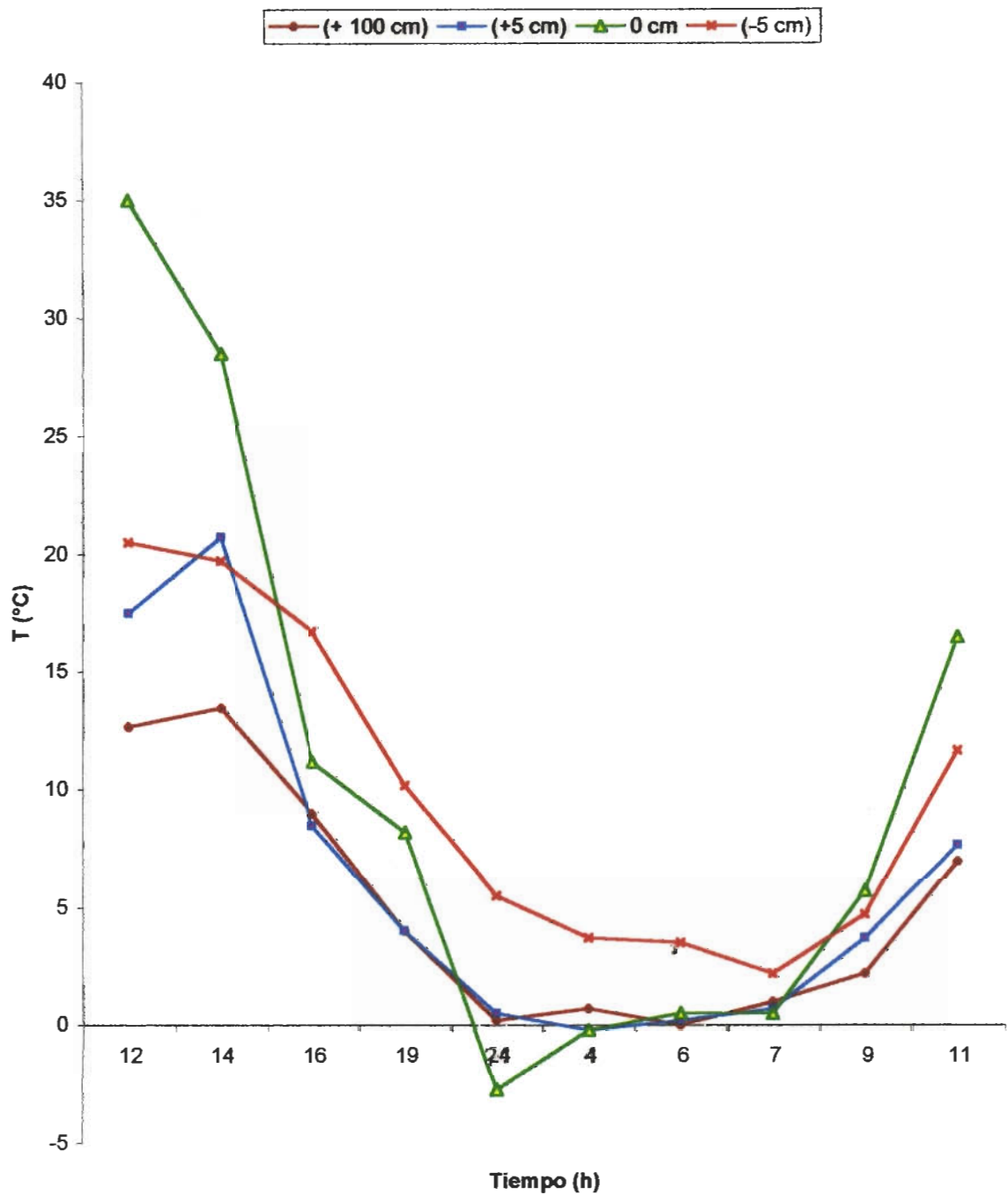


Figura 13. Ciclo diario de temperatura para el microambiente de *Espeletia timotensis* durante la época relativamente más seca (mes de Marzo).

La fig. 14, muestra los resultados obtenidos para temperatura foliar en *E. timotensis*. Durante las horas diurnas, la temperatura foliar sigue un curso similar a la temperatura ambiental, sin embargo, a partir de las 19:00 horas, la temperatura foliar disminuye, alcanzándose temperaturas congelantes de hasta  $-1.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ , temperaturas incluso que no se alcanzan en los diferentes niveles estudiados de temperatura ambiental. La máxima temperatura foliar ( $21.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), se observa a las 14:00 horas del primer día y la mínima se registra a las 4:00 horas con  $-5.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

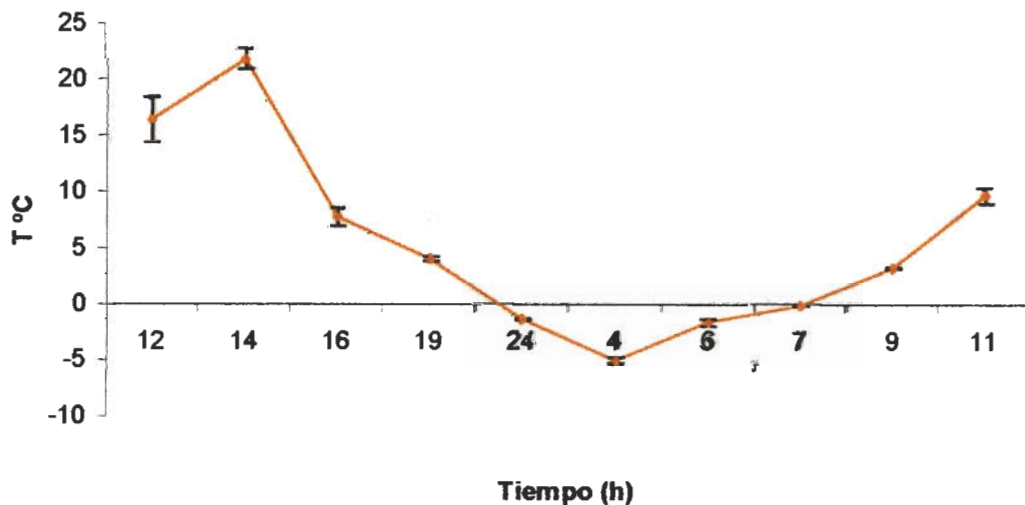


Figura 14. Temperatura foliar de *Espeletia timotensis* durante la época relativamente más seca (mes de Marzo).

## 1.2.- Mes de Julio

En la fig. 15, se muestran los resultados de temperatura ambiente para los diferentes niveles estudiados para *E. timotensis* durante el ciclo de 24 horas realizado durante el mes de julio. En este caso, para los tres niveles sobre el suelo, a 5, 15 y 100 cm sobre este, las temperaturas máximas no sobrepasan los 13 °C. Estos valores comienzan a disminuir hasta alcanzar 0.5 °C a las 24:00 horas. Las máximas temperaturas para estos niveles se registran el primer día de trabajo, exactamente a las 14:00 horas. A 5 cm de profundidad del suelo, se observa una variación de 8.3 °C entre la máxima y la mínima del ciclo diario. La máxima temperatura para este nivel es de 10.5 °C y la mínima de 2.2 °C.

Para 5 cm sobre el suelo, se registran para este ciclo, temperaturas bajas, registrándose una temperatura máxima de 8.5 °C y una mínima de 1.7 °C; para 15 cm sobre el suelo, la máxima temperatura se registra en 8.5 °C para las 14:00 horas, mientras que la mínima se obtiene a las 4:00 horas con 2.2 °C. En cuanto a 100 cm sobre el suelo, la temperatura máxima se registra igualmente a las 14:00 horas con 12.2 °C y la mínima se registra a las 24:00 horas (0.5 °C).

La mayor variación de temperatura se observa para el nivel del suelo, en el cual, la temperatura máxima se registra a las 12:00 horas (24.2 °C) y la mínima a las 4:00 horas (-1.2 °C). Como puede observarse, es a este nivel

donde se observa la temperatura más elevada para este mes y si se compara con el valor obtenido para la otra especie, no existe mucha diferencia.

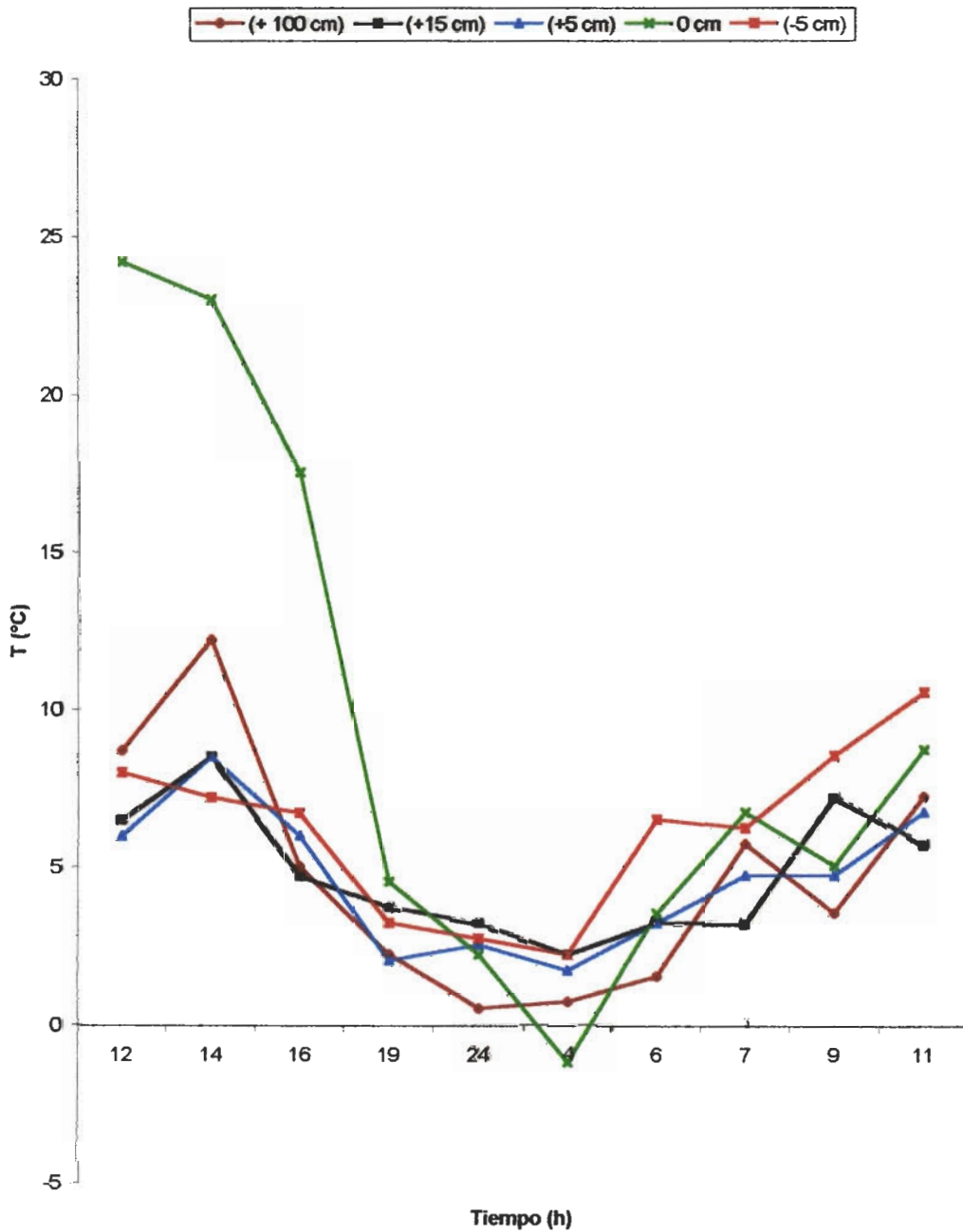


Figura 15. Ciclo diario de temperatura para el microambiente de *Espeletia timotensis* durante época húmeda (mes de Julio).

Respecto a la temperatura foliar (fig. 16), podemos observar que los valores obtenidos durante este mes son bastante bajos en comparación con los del mes de marzo, en nuestro caso, mes representativo de lo que podríamos llamar la época relativamente más seca. En algunos casos, la temperatura foliar estuvo por encima de la ambiental y en otros, ambas temperaturas tienden a parecerse un poco. La temperatura máxima registrada para este caso fue de 9.9 °C a las 14:00 horas, mientras que la mínima se obtuvo a las 7:00 horas con -3.4 °C. Para este ciclo en particular, las temperaturas foliares para ambas especies son muy similares, por lo tanto, estas se comportan de manera semejante en cuanto a temperatura se refiere.

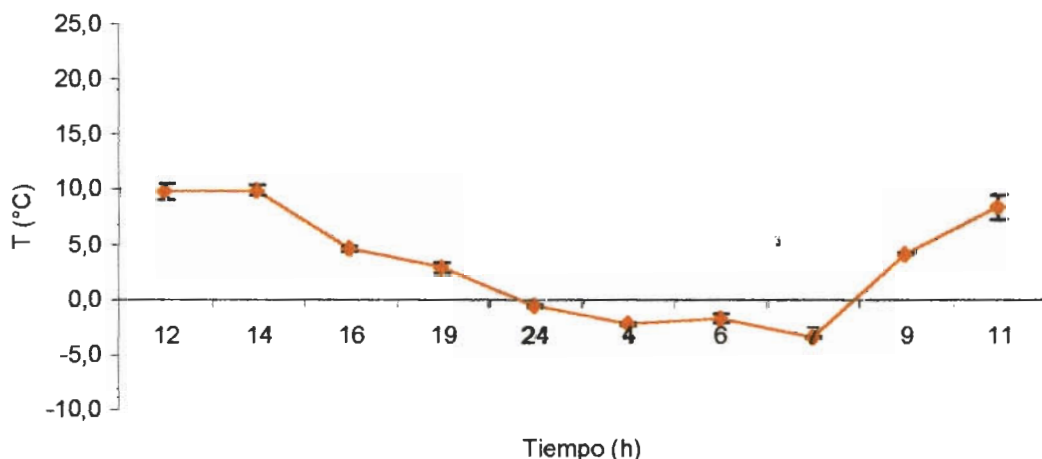


Figura 16. Temperatura foliar de *Espeletia timotensis* durante época húmeda (mes de julio)

## **2.- Determinación de potencial osmótico foliar y porcentaje de azúcares solubles.**

Como podemos observar para el mes de marzo (figura 17), las medidas de potencial osmótico se parecen bastante a las obtenidas en esta misma época para *E. spicata*.

El valor de potencial osmótico más negativo obtenido fue de -2.3 MPa a las 9:00 horas, con una temperatura de 3.1 °C, mientras que el potencial osmótico más positivo fue de -1.1 MPa a las 24:00 horas con una temperatura de -0.4 °C.

Como puede observarse los valores de potencial osmótico disminuyen durante la noche y aumentan durante el día. Los valores de potencial osmótico durante este mes, muestran una constancia entre las 12:00 horas y las 6:00 horas, observándose un incremento a partir de las 7:00 horas hasta las 11:00 horas respectivamente (-2.1; -2.3; -2.0 MPa).

Como veremos más adelante, comparando con los resultados obtenidos para azúcares solubles, podemos observar que no existe relación entre estos dos parámetros durante este mes.

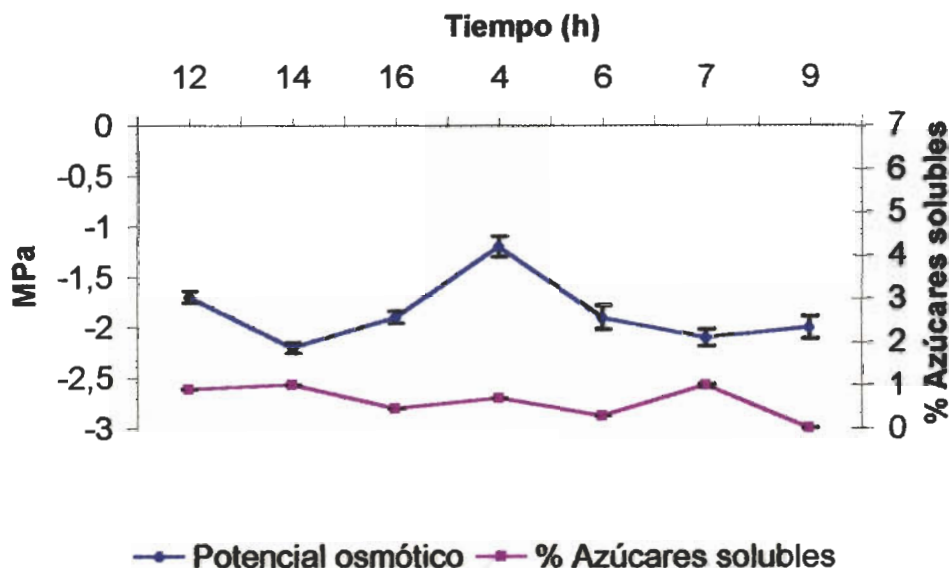


Figura 17. Potencial osmótico foliar y porcentaje de azúcares solubles de *Espeletia timotensis* en un día de la época relativamente más seca (mes de marzo).

En cuanto a la concentración de azúcares solubles podemos observar (fig. 17), que los valores son muy constantes a lo largo del ciclo de 24 horas, sin embargo, estos valores son bastante diferentes a los obtenidos durante este mes para *Espeletia spicata*.

Para el mes de julio (fig. 18), encontramos una pequeña disminución en los valores de potencial osmótico. Observamos que los valores de potencial osmótico son muy parecidos a los obtenidos para *Espeletia spicata* durante este mismo ciclo. Los potenciales osmóticos más negativos se registran durante las 12:00 y las 19:00 horas, luego estos valores se hacen

más positivos,  $-0.91$  MPa a las 4:00 horas; estos valores se vuelven un poco más negativos entre las 6:00 y las 11:00 horas.

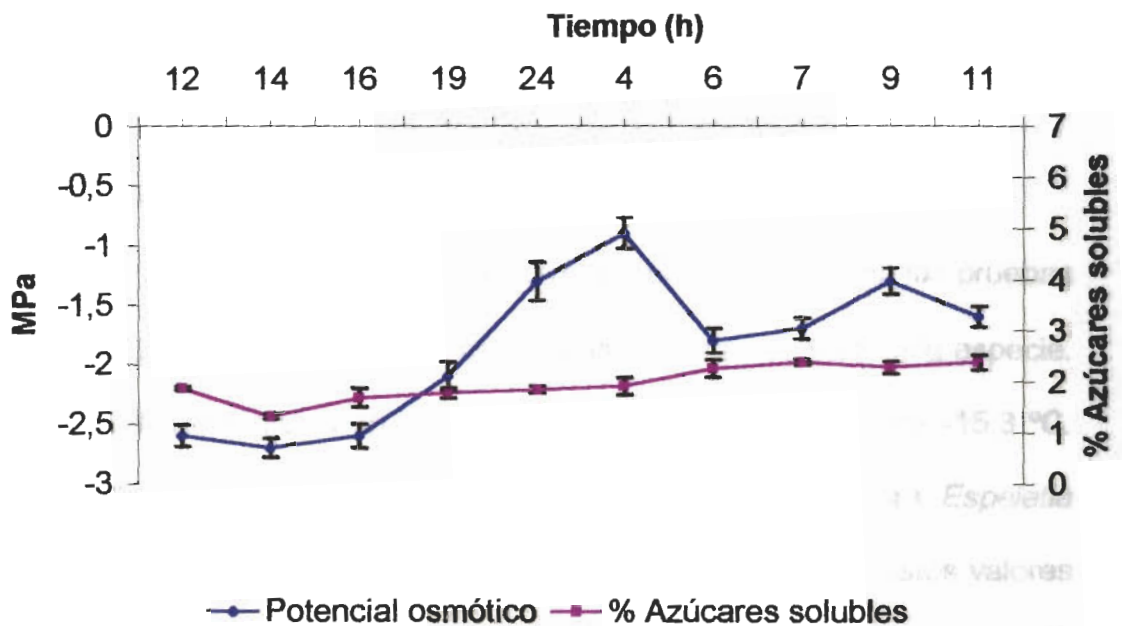


Figura 18.- Potencial osmótico foliar y contenido de azúcares solubles en hojas de plantas jóvenes de *Espeletia timotensis* en un día de época húmeda (mes de Julio).

En la figura 18, igualmente se muestran los resultados obtenidos para la concentración de azúcares solubles, a lo largo de 24 horas para *Espeletia timotensis*, durante el mes de julio. Puede observarse que la variación entre máxima y mínima concentración es menor durante este mes,

debido a la alta actividad fotosintética y alta radiación producida durante esta época. Durante el mes de julio, se observa que la curva es relativamente constante, notándose un pequeño incremento a las 7:00 horas. El menor valor en la concentración de azúcares se registró a las 14:00 horas con 1.3% de azúcares solubles.

### **3.- Sensibilidad de tejidos a las temperaturas congelantes**

En la fig. 19, se muestran los resultados obtenidos en las pruebas de sensibilidad de tejidos a las temperaturas congelantes para esta especie. Los tejidos foliares muestran 50% de daño a una temperatura de  $-15.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Como podemos observar en la gráfica, el  $r$  es más alto para *Espeletia timotensis* que para *Espeletia spicata*, pero para ambos casos estos valores son importantes, ya que este valor explica que porcentaje está dado por la variación en potencial hídrico.

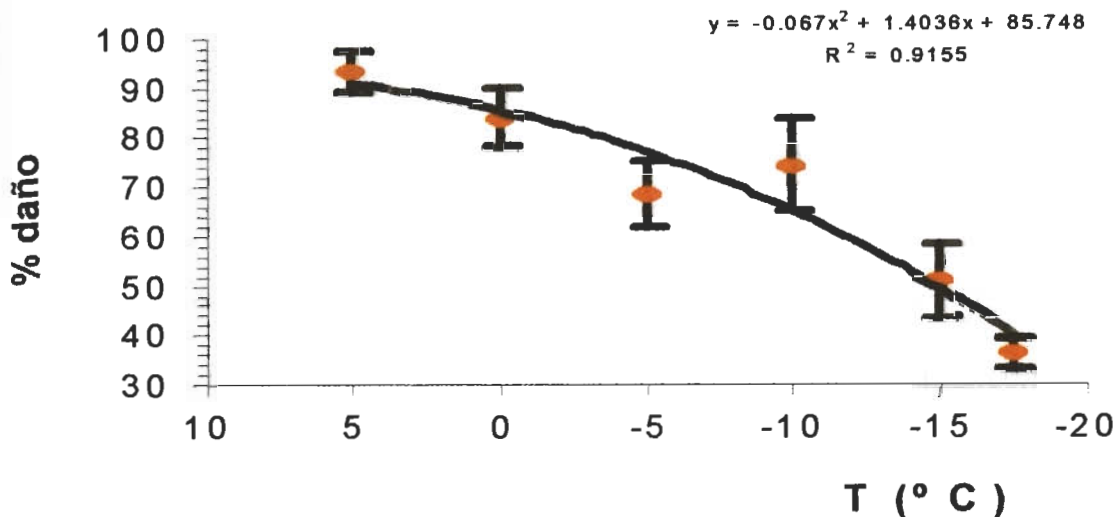


Figura 19. Temperatura de daño en hojas de plantas jóvenes de *Espeletia timotensis*.

#### 4.- Análisis Térmico

Para esta especie se estudió el comportamiento de hojas y en algunos casos de la yema al sobreenfriamiento; así tenemos que para dichas muestras, las exotermas ocurren a temperaturas variables que oscilan desde los -8 °C hasta -18 °C dependiendo del potencial hídrico (Fig. 20). La relación entre potencial hídrico y capacidad de sobreenfriamiento viene dada por el hecho de que mientras más negativo es el potencial hídrico, mayor es

la capacidad de sobreenfriamiento, lo que favorece a las pequeñas plantas que crecen cerca del suelo. Tomamos los valores, los sumamos y obtuvimos los promedios de todas las pruebas realizadas y observamos que las hojas de esta especie pueden soportar temperaturas o sobreenfriar hasta  $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$ . En cuanto a la yema, las exotermas se registraron en  $-12.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ , valor comprendido entre los valores de temperatura de sobreenfriamiento obtenido para las hojas.

Comparando los resultados obtenidos para análisis térmico con los de sensibilidad de los tejidos a las temperaturas congelantes, se consigue que la temperatura a la cual ocurre más del 50% de daño se encuentra bastante cerca a la temperatura conseguida durante el análisis térmico.

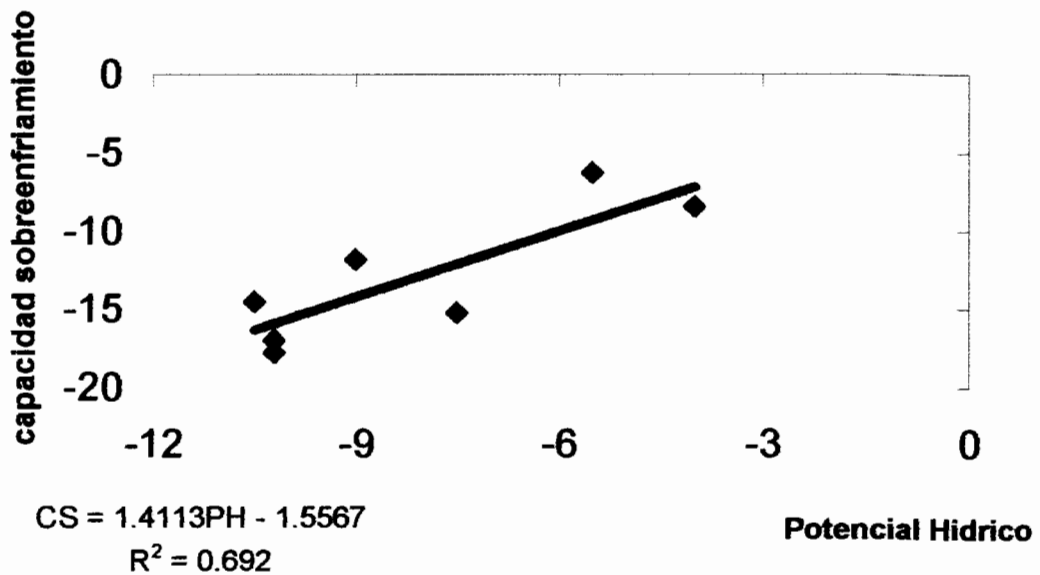


Figura 20. Capacidad de sobreenfriamiento en hojas de plantas jóvenes de *Espeletia timotensis*.

## 5.- Síntesis de los resultados

Para concluir el análisis de los resultados obtenidos para *E. timotensis*, podemos mostrar algunas de las características más resaltantes observadas.

5.1.- El ambiente de esta especie presenta variaciones de temperatura menores que el de *Espeletia spicata*, a pesar de que ambos microambientes se encuentran relativamente cerca.

5.2.- En algunos casos, la temperatura foliar presenta una tendencia similar a la ambiental, aunque algunas veces la temperatura foliar descendió

a temperaturas muy por debajo de la temperatura ambiental, como es el caso del mes de marzo, donde se registró una temperatura mínima foliar de  $-5.1$  °C a las 4:00 horas y para el mes de julio, se registró una mínima de  $-3.4$  °C a las 7:00 horas respectivamente.

5.3.- Los valores del potencial osmótico muestran un pequeño incremento comparados con los obtenidos para la especie descrita anteriormente.

5.4.- El 50% de daño se observa alrededor de  $-15.3$  °C, resultado similar a la temperatura de congelamiento obtenida durante el análisis térmico.

Los resultados obtenidos en las parcelas fueron los siguientes:

.- El 15% de las plantas de *Espeletia spicata* en sus primeros estadios se encuentran cerca de rocas, el 20% cerca de plantas adultas vivas, muertas o en descomposición, el 56% sobre cojines de *Aciachnne* y el 9.0% sobre suelo desnudo.

.- Para *Espeletia timotensis*, el 48% se encuentra cerca de rocas, el 11% cerca de plantas adultas, el 41% sobre cojín de *Aciachnne* y no se registraron plantas sobre suelo desnudo.

**Tabla 3.- Resumen con resultados promedios en plantas jóvenes y adultas.**

A continuación se muestran los resultados obtenidos para las plantas jóvenes y sus respectivas comparaciones con resultados obtenidos para plantas adultas.

Tabla 3.- Tabla resumen con resultados promedios en plantas jóvenes y adultas.

Especie	Estadio	Temperatura de daño (°C)	Temperatura de sobrenf. (°C)	Temperaturas mínimas foliares (°C).
<i>E. spicata</i>	Joven	-15.2	-12.5±1.25	-4.9
	Adulta	-13.0	-15.6	-2.0
<i>E. timotensis</i>	Joven	-15.3	-13.0±1.73	-5.1
	Adulta	-13.5	-12.9	1.0

Los resultados para plantas adultas fueron tomados de Rada et al. (1995).

Los resultados de la tabla, nos permiten hacer comparaciones entre plantas jóvenes y plantas adultas. La temperatura de daño reportada para las plantas adultas es menor que la obtenida para las plantas jóvenes. Estos resultados nos permiten concluir que los tejidos de *Espeletia* no toleran la formación de hielo.

En cuanto a la temperatura de sobreenfriamiento observamos que los valores tienden a ser muy parecidos, sin embargo, para *E. spicata*, las plantas adultas muestran una capacidad de sobreenfriamiento mayor que

para las plantas jóvenes, mientras que para *E. timotensis* los valores son muy parecidos en ambos casos.

Respecto a la temperatura foliar podemos observar que las hojas de las plantas jóvenes soportan temperaturas congelantes más bajas que las obtenidas para plantas adultas. Por lo tanto, podemos concluir que las hojas de plantas jóvenes y de plantas adultas de estas rosetas evaden el congelamiento y no toleran la formación de hielo en sus tejidos. Es decir, utilizan el sobreenfriamiento como el mecanismo más importante para evadir las bajas temperaturas. Esto nos lleva a pensar que estas especies en particular se comportan como evasoras durante todas las etapas de su vida, es decir, en estas plantas, los tejidos expuestos no llegan a congelarse a pesar de que la temperatura ambiental se encuentra muy por debajo de 0 °C. (Levitt,1972).

## **Discusión.**

Los resultados que se obtuvieron durante 5 meses de mediciones en campo y laboratorio nos permiten hacer algunas comparaciones entre estas dos especies y entre plantas jóvenes y plantas adultas ya citadas en la literatura, relacionadas con la manera en que responden a las bajas temperaturas nocturnas presentes en el medio ambiente en el que se encuentran. Hedberg (1964) menciona que la adaptación a los ambientes extremos se manifiesta no sólo en las características fisiológicas de las plantas que lo habitan, sino también en algunas otras características morfológicas y anatómicas.

### ***A.- Espeletia spicata y Espeletia timotensis***

Los resultados obtenidos para las hojas de plantas jóvenes de estas dos especies, muestran que su supervivencia a las temperaturas congelantes opera a través de mecanismos de evasión, condición en la cual los tejidos expuestos no llegan a congelarse a pesar de que la temperatura ambiental se encuentra muy por debajo de 0 ° C (Levitt, 1972).

La temperatura foliar y ambiental de ambas especies son muy similares a lo largo de los diferentes ciclos diarios. Las hojas de plantas jóvenes alcanzan temperaturas muy por debajo de la temperatura ambiental,

como fue el caso del mes de marzo donde se registró una temperatura mínima foliar de  $-4.9$  y  $-5.1$  °C respectivamente lo cual indicaría que la pubescencia de estas pequeñas hojas no actúa como estructura aislante de la temperatura y nos permite concluir que ambas especies son evasoras al congelamiento durante todas las etapas de su vida. Estos resultados contrastan con los discutidos por diferentes autores (Hedberg, 1964) quienes sugieren que la pubescencia funciona como aislante que les permite evitar la reirradiación de calor durante las horas de la noche, con lo cual se reduce el enfriamiento de las hojas. Por lo tanto, la pubescencia no debe ser considerada como un mecanismo de evasión a las temperaturas congelantes.

Respecto a la concentración de azúcares solubles y el potencial osmótico de las hojas de plantas jóvenes, a lo largo de los diferentes ciclos diarios realizados, la variación observada es bastante pequeña, por lo que creemos que ninguno de ellos actúa como mecanismo de resistencia a las temperaturas congelantes. En las plantas adultas de *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis*, el potencial osmótico aumenta durante las horas nocturnas, lo que indica que esta especie no utiliza la depresión del punto de congelamiento por medio de una disminución del potencial osmótico como mecanismo de resistencia a las temperaturas congelantes. La concentración de azúcares solubles se mantiene bastante constante a lo largo de los ciclos

diarios, lo que también apoya que estas especies no utilizan la depresión del punto de congelamiento para evadir las temperaturas congelantes (Rada, 1983).

Como observamos en los resultados, las hojas de las plantas jóvenes de ambas especies pueden sobreenfriarse en un rango de temperaturas comprendido entre  $-8.0\text{ }^{\circ}\text{C}$  y  $-18.0\text{ }^{\circ}\text{C}$  dependiendo del potencial hídrico. Por lo tanto, creemos que el sobreenfriamiento se presenta como la alternativa más importante en cuanto al mecanismo de evasión que emplean las hojas jóvenes para resistir las bajas temperaturas y por consiguiente permitir su supervivencia dentro de estos ambientes caracterizados por las frecuentes heladas y las bajas temperaturas.

Los resultados muestran que el punto en el cual el tejido foliar se congela es más o menos similar en hojas jóvenes y adultas, es decir, que el mecanismo opera de igual forma independientemente del grado de desarrollo del tejido, a pesar de que en hojas más jóvenes el tamaño de las células sería menor y por lo tanto se favorecería el sobreenfriamiento (Rada, 1983). Es por esto, que los experimentos con hojas de plantas jóvenes muestran que la temperatura a la cual se observa el 50% de daño es de aproximadamente  $-15.2\text{ }^{\circ}\text{C}$  para *Espeletia spicata* y  $-15.3\text{ }^{\circ}\text{C}$  para *Espeletia timotensis*, mientras que en estudios realizados por Rada (1985), muestran

que la temperatura a la cual se observa el 50% de daño es de  $-16.0\text{ }^{\circ}\text{C}$  para las hojas jóvenes y de  $-11.3\text{ }^{\circ}\text{C}$  para las hojas adultas.

Rada (1983) concluye que la médula del tallo y la yema no tienen la capacidad de sobreenfriarse, mientras que en las hojas se observa una gran capacidad de sobreenfriamiento, alcanzando incluso valores por debajo de los  $-10.0^{\circ}\text{C}$  sin congelarse.

La capacidad de las hojas para sobreenfriarse a temperaturas por debajo de  $-10.0\text{ }^{\circ}\text{C}$  viene dada quizás por algunas sustancias almacenadas dentro de estas y las cuales no interfieren sobre los valores obtenidos para el potencial osmótico. En el caso de *Espeletia spicata*, las hojas de estas plantas presentan una sustancia mucilaginosa con las cuales se han llevado a cabo algunas pruebas donde se encuentra que el potencial osmótico está alrededor de los  $-80.0$  bares. Seguramente, esta sustancia sea algún polímero de bajo peso molecular que actúa como crioprotector, permitiendo que las hojas de estas plantas puedan alcanzar temperaturas muy negativas sin congelarse y sin cambiar el potencial osmótico (Olien, 1978).

Concluimos, entonces, que es el sobreenfriamiento la única alternativa que emplean las hojas de las plantas jóvenes al igual que las plantas adultas para resistir las bajas temperaturas presentes en el medio donde habitan. Como se señaló en la sección de los resultados, las hojas de plantas jóvenes de *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis*, pueden sobreenfriarse hasta temperaturas comprendidas entre  $-8.0\text{ }^{\circ}\text{C}$  y  $-18.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Además se pudo

comprobar durante las salidas de campo, que en los momentos en que la temperatura foliar de ambas especies se encontraba por debajo de 0 °C, las mismas no se llegaban a congelar, permaneciendo siempre en su estado natural. Por lo tanto, estos resultados obtenidos nos permite concluir que el sobreenfriamiento de las hojas por debajo de los -8.0 °C es el mecanismo de evasión de mayor relevancia para la sobrevivencia de estas especies dentro de estos ambientes en los cuales las heladas y las bajas temperaturas son frecuentes.

En las plantas jóvenes de estas especies, el valor de temperatura a la cual se observa el 50% de daño es de aproximadamente -15.0 °C, temperatura comprendida dentro del rango de temperatura de sobreenfriamiento.

En cuanto a la distribución de plantas jóvenes podemos concluir que *Espeletia timotensis* se distribuye principalmente cerca de plantas adultas y de rocas. Sólo algunas crecen sobre cojines de *Aciachne*, mientras que *Espeletia spicata* en todas las parcelas crece generalmente sobre cojines de *Aciachne*, cerca de rocas y de plantas adultas muertas o en descomposición. Muy pocas sobre suelo desnudo.

Monasterio (1986) sugiere que los individuos juveniles muy pequeños podrían ser afectados por presiones selectivas semejantes a las que actúan sobre las plántulas. Entre las posibles causas de mortalidad para este

especie, Estrada y Monasterio (1988) mencionan: 1.- Los procesos de solifluxión de las partículas del suelo (Schubert 1975, Malagón 1982) que produce una alta inestabilidad edáfica a escala del microhábitat, por lo tanto, puede convertirse en un importante factor de mortalidad. El proceso de congelamiento- descongelamiento del suelo superficial, ocurre casi diariamente en el Páramo Desértico y actúa como un importante factor selectivo sobre las poblaciones de *Espeletia sp* (Monasterio, 1986a); 2.- Daños fisiológicos por heladas y/o marchitamiento debido a desecamientos temporales (a escala estacional o diaria) de la superficie del suelo, podrían ser asimismo factores de mortalidad en plántulas (Tranquillini 1964, Billings y Mooney 1968, Bliss 1971, Smith 1984, Monasterio 1986<sup>a</sup>).

Estos mismos autores concluyen que a medida que las plantas crecen van produciendo nuevas hojas y desarrollando su sistema radicular; es aquí cuando comienza lo que se conoce como fase de establecimiento. La planta tiende a afincarse en el suelo, se hace metabólicamente carbono independiente (por el desarrollo de nuevas hojas) e inicia un proceso de crecimiento y desarrollo acelerado que le permitirá evadir las rigurosas condiciones microambientales cercanas a la superficie del suelo. Se puede producir un mejor balance térmico para la planta si se encuentran rodeadas de bloques de piedras, guijarros o incluso alguna pequeña hierba o arbusto (Geiger, 1966). También influyen en un ambiente térmico favorable la presencia en el suelo de restos de hojarasca (Estrada y Monasterio, 1988).

## **B.- Comparación con estrategias de resistencia con plantas de Zona Templada.**

En las zonas templadas, el grado de resistencia a las bajas temperaturas depende de la época del año. Las plantas allí presentes se hacen más resistentes durante los meses de otoño hasta alcanzar su máxima resistencia durante el invierno, sin embargo, su resistencia se hace menor durante la primavera hasta alcanzar el mínimo durante el verano. En cuanto a los resultados obtenidos para las dos especies en estudio, no mostraron cambios significativos durante los ciclos diarios en el transcurso de 5 meses de trabajo de campo.

Por lo tanto, creemos que no existen diferencias en cuanto a los mecanismos de resistencia para las dos especies en estudio, es por esto que observamos que los valores de potencial osmótico son bastante parecidos a lo largo de los ciclos diarios de 24 horas. Estos resultados indican que los cambios del potencial osmótico están ligados a los cambios diarios de la temperatura y no cambios estacionales.

Debido a las grandes diferencias en las características climáticas de la zona templada y tropical, las plantas que habitan estos dos distintos ambientes deben mostrar diferentes estrategias de adaptación. En nuestro caso, en las zonas de alta montaña tropical, el estrés producido por las bajas temperaturas se encuentra presente durante todo el año. En las dos

especies estudiadas de la alta montaña tropical de los Andes Venezolanos, el sobreenfriamiento es el principal mecanismo de resistencia desarrollado para soportar el estrés que produce el congelamiento a lo largo de todo el año. Se nota igualmente que este es un mecanismo de evasión, por lo tanto, pareciera que *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis* en sus primeros estadíos al igual que cuando se encuentran en su etapa adulta no son capaces de tolerar el congelamiento en sus tejidos.

### **C.- Comparación con otras zonas de Alta Montaña Tropical.**

En las zonas tropicales, se observa que existen algunas diferencias, al igual que algunas semejanzas entre las distintas montañas del mundo. Igual a lo observado en los páramos del Norte de Sur América, la roseta caulescente gigante es común en otras regiones de los trópicos y que han evolucionado independientemente (Smith, 1979): el género *Espeletia* en los Andes, en Hawaii el género *Argyrociphium* (Compositae); *Cyathea* en Nueva Guinea y en Africa Oriental los géneros *Lobelia* y *Senecio* (Compositae) (Smith, 1979; Hedberg, 1964).

A diferencia de las dos especies estudiadas del Páramo Desértico ubicado dentro del Altiandino Venezolano, las cuales dependen exclusivamente de mecanismos de resistencia a través de la evasión principalmente de una alta capacidad de sobreenfriamiento, Beck et al (1982), encontraron que en los géneros de *Senecio* y *Lobelia* de las altas

montañas tropicales del Africa, existe la tolerancia al congelamiento, es decir, ellos encuentran que las hojas expuestas de estos dos géneros, soportan el congelamiento durante las horas nocturnas, mientras que en *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis*, donde el sobreenfriamiento es el mecanismo de evasión más importante, estos autores señalan que en los dos géneros estudiados hay una evasión a través del sobreenfriamiento (Rada, 1983).

**APENDICE A**  
**TABLAS DE CONVERSION.**

Tabla 1.- Potencial osmótico para soluciones de Na Cl conocidas (a 25 °C)

Molalidad (m)	Potencial Osmótico
0.1	-4.62
0.3	-13.7
0.5	-22.82
0.7	-32.13
1.0	-46.37
1.2	-56.03
1.4	-65.95
1.6	-76.24

Tomada de Ross, C. (1974)

**APENDICE B**  
**TEMPERATURA DE LAS HOJAS Y DEL**  
**MICROAMBIENTE DE AMBAS ESPECIES EN**  
**DIFERENTES CICLOS DIARIOS.**

Tabla 1.- Temperatura (° C) de las hojas y del microambiente en plantas jóvenes de *Espeletia spicata* a lo largo de un ciclo diario (mes de marzo)

Hora	12	14	16	19	24	4	6	7	9	11
+100cm	13.5	17.7	8.5	4.0	0.1	0.2	1.0	1.5	2.5	7.2
+5cm	13.7	21.2	9.0	4.2	0.5	-0.7	0.2	1.2	2.0	8.2
0 cm	16.5	28.7	16.2	4.2	0.2	-2.7	0.2	0.5	3.7	8.7
-5cm	11.7	11.7	12.5	3.0	4.5	3.0	2.2	0.5	11.2	9.7
Hoja joven	18.6±0.8	17.7±1.1	10.6±0.3	5.0±0.3	0.4±0.1	-4.9±0.1	-0.3±0.1	0.2±0.3	3.0±0.2	11.7±0.6

Tabla 2.- Temperatura (° C) de las hojas y del microambiente en plantas jóvenes de *Espeletia spicata* a lo largo de un ciclo diario (mes de abril)

Hora	12	14	16	19	24	4	6	7	9	11
+100	17.2	19.0	9.0	3.0	0.2	0.2	-1.0	1.5	2.5	12.5
+5cm	24.5	21.5	12.0	4.7	0.7	0.7	-1.7	1.0	3.0	23.2
0 cm	34.0	32.7	16.5	4.5	0.2	-0.7	-2.0	-2.7	4.0	28.5
-5cm	14.2	20.0	18.0	9.0	3.7	0.5	-0.2	1.0	4.7	16.0
Hoja joven	17.5±0.6	22.9±0.4	10.3±1.2	3.9±0.4	0.5±0.4	-0.2±0.7	-1.8±0.1	0.9±0.4	3.1±0.2	15.0±0.7

Tabla 3.- Temperatura (° C) de las hojas y del microambiente en plantas jóvenes de *Espeletia spicata* a lo largo de un ciclo diario (mes de abril)

Hora	12	14	16	19	24	4	6	7	9	11
+100	6.2	5.2	4.0	1.5	1.5	0.2	0.7	0.7	3.2	12.2
+5cm	6.2	6.0	4.2	2.2	1.0	1.0	0.2	1.0	4.0	10.0
0 cm	10.0	7.7	3.0	2.0	1.5	-2.0	0.2	1.2	3.0	10.5
-5cm	5.7	4.5	3.7	2.2	1.5	2.5	2.2	3.5	3.2	7.5
Hoja joven	7.5±0.1	6.7±0.3	5.8±0.1	2.7±0.2	-0.6±0.1	-2.1±0.1	-2.0±0.1	0.7±0.2	3.6±0.5	12.7±0.9

Tabla 4.- Temperatura (° C) de las hojas y del microambiente en plantas jóvenes de *Espeletia spicata* a lo largo de un ciclo diario (mes de mayo).

Hora	12	14	16	19	24	4	6	7	9	11
+100	18.0	12.5	12.0	2.7	2.2	1.5	2.0	2.5	6.7	14.7
+15	13.7	12.7	12.0	3.0	2.5	2.0	2.0	6.0	8.0	17.2
+5cm	17.5	14.5	11.5	3.5	0.5	0.7	1.5	2.0	5.2	14.7
0 cm	38.2	34.0	23.7	6.7	0.2	-0.7	0.2	0.5	17.5	27.2
-5cm	18.7	16.7	10.0	8.7	4.5	3.0	2.5	3.5	11.7	12.0
Hoja joven	22.1±1.3	21.6±0.9	17.5±1.6	3.8±0.3	-0.4±0.1	-1.2±0.1	-1.3±0.8	1.3±0.4	8.4±0.7	18.9±1.7

Tabla 5.- Temperatura (° C) de las hojas y del microambiente en plantas jóvenes de *Espeletia spicata* a lo largo de un ciclo diario (mes de junio).

Hora	12	14	16	19	24	4	6	7	9	11
+100cm	19.7	10.5	10.5	6.5	1.5	1.0	2.2	2.2	2.5	2.7
+15cm	14.0	18.7	13.0	6.7	3.7	1.0	1.7	1.7	1.5	2.0
+5cm	21.5	13.0	10.5	9.0	1.0	-1.0	2.5	1.7	2.2	2.5
0 cm	24.0	14.7	13.7	11.5	1.2	-2.2	-2.2	-2.7	2.0	3.0
-5cm	12.7	10.2	7.7	6.0	1.5	-0.5	4.0	5.5	2.0	3.0
Hoja joven	23.3±0.3	14.4±0.5	11.0±3.5	10.1±0.3	-1.5±0.2	-2.1±0.1	-2.3±0.1	-2.5±0.6	2.7±0.2	2.8±0.1

Tabla 6.- Temperatura (° C) de las hojas y del microambiente en plantas jóvenes de *Espeletia spicata* a lo largo de un ciclo diario (mes de julio).

Hora	12	14	16	19	24	4	6	7	9	11
+100cm	11.2	14.0	5.0	4.5	2.2	1.5	3.2	5.0	5.2	12.2
+15cm	6.5	8.5	4.7	3.5	2.5	2.0	3.2	3.2	7.2	11.7
+5cm	9.0	9.5	5.2	2.7	0.7	-0.7	4.0	5.0	6.5	11.7
0 cm	25.2	23.5	16.7	6.5	2.7	-2.5	3.0	4.2	11.0	9.7
-5cm	9.0	10.2	4.2	2.2	2.2	2.0	3.7	2.7	7.0	11.5
Hoja joven	9.4±0.8	9.6±1.0	4.8±0.2	2.4±0.3	-0.8±0.1	-1.4±0.1	-2.4±0.2	-3.4±0.3	4.3±0.2	8.6±0.6

Tabla 7.- Temperatura (° C) de las hojas y del microambiente en plantas jóvenes de *Espeletia timotensis* a lo largo de un ciclo diario (mes de marzo).

Hora	12	14	16	19	24	4	6	7	9	11
+100	12.7	13.5	9.0	4.0	0.2	0.7	-	1.0	2.2	7.0
+5cm	17.5	20.7	8.5	4.0	0.5	-0.2	0.2	0.7	3.7	7.7
0 cm	35.0	28.5	11.2	8.2	-2.7	-0.2	0.5	0.5	5.7	16.5
-5cm	20.5	19.7	16.7	10.2	5.5	3.7	3.5	2.2	4.7	11.7
Hoja joven	16.4±2.0	21.9±0.9	7.8±0.8	4.0±0.2	-0.4±0.1	-1.7±0.3	-5.1±0.3	-0.2±0.0	3.1±0.1	9.6±0.8

Tabla 8.- Temperatura (° C) de las hojas y del microambiente en plantas jóvenes de *Espeletia timotensis* a lo largo de un ciclo diario (mes de abril).

Hora	12	14	16	19	24	4	6	7	9	11
+100 cm	17.0	14.0	8.0	2.5	0.2	0.5	1.2	0.2	2.0	11.0
+5cm	16.7	15.5	5.7	3.7	0.2	0.2	1.2	1.2	3.0	21.0
0 cm	32.0	28.2	4.0	4.7	0.2	0.5	-2.2	2.2	4.7	24.7
-5cm	21.5	18.5	4.0	9.0	4.5	1.2	-0.2	-0.2	2.5	14.0
Hoja joven	16.9±1.6	13.8±0.4	7.9±0.5	3.4±0.7	-0.3±0.1	-1.4±0.3	-1.7±0.2	1.6±0.3	2.8±0.1	13.9±0.4

Tabla 9.- Temperatura (° C) de las hojas y del microambiente en plantas jóvenes de *Espeletia timotensis* a lo largo de un ciclo diario (mes de abril).

Hora	12	14	16	19	24	4	6	7	9	11
+100 cm	9.2	9.0	8.7	3.5	2.0	0.5	0.2	1.5	3.0	9.5
+5cm	7.7	6.7	6.5	3.7	1.7	-0.5	0.2	0.2	2.7	8.7
0 cm	11.2	9.5	7.0	5.7	2.0	0.2	-2.2	2.7	7.0	13.2
-5cm	7.7	6.1	4.7	4.0	3.7	2.7	2.5	3.0	3.0	10.5
Hoja joven	16.9±1.6	13.8±0.4	7.9±0.5	3.4±0.7	-0.3±0.1	-1.4±0.3	-1.7±0.2	1.6±0.3	2.8±0.1	13.9±0.4

Tabla 10.- Temperatura (° C) de las hojas y del microambiente en plantas jóvenes de *Espeletia timotensis* a lo largo de un ciclo diario (mes de mayo).

Hora	12	14	16	19	24	4	6	7	9	11
+100 cm	18.2	15.2	14.2	3.7	-0.2	-0.7	-	1.7	12.7	14.2
+15 cm	13.7	12.7	11.5	3.7	2.7	2.2	-	5.5	8.0	9.7
+5 cm	21.5	20.5	10.2	2.7	2.2	-0.2	0.2	2.0	11.7	16.0
0 cm	37.7	25.2	22.7	9.7	-2.7	-2.2	0.2	1.2	15.0	25.2
-5 cm	14.2	13.7	14.5	13.0	5.5	3.7	3.0	5.7	5.5	14.2
Hoja joven	22.4±1.0	20.9±1.4	14.5±0.7	3.6±0.3	-0.4±0.1	-1.7±0.3	-1.5±0.4	1.5±0.3	7.1±0.9	18.8±2.6

Tabla 11.- Temperatura (° C) de las hojas y del microambiente en plantas jóvenes de *Espeletia timotensis* a lo largo de un ciclo diario (mes de junio).

Hora	12	14	16	19	24	4	6	7	9	11
+100 cm	19.2	9.5	7.0	5.0	2.2	1.5	2.5	3.0	2.0	3.5
+15 cm	14.2	19.7	13.5	7.5	5.0	3.0	1.7	2.5	2.0	2.5
+5 cm	21.2	11.0	9.5	8.0	1.7	1.0	1.5	3.0	3.0	4.5
0 cm	24.0	13.7	13.2	10.0	-2.2	-1.5	1.7	4.0	3.7	3.7
-5 cm	15.5	14.2	12.7	14.5	3.5	-0.2	5.7	5.5	5.0	5.0
Hoja joven	21.9±0.6	13.1±0.9	10.1±0.9	8.3±0.8	-1.8±0.2	-2.2±0.1	-1.4±0.3	-2.1±0.3	3.0±0.3	3.8±0.4

Tabla 12.- Temperatura (° C) de las hojas y del microambiente en plantas jóvenes de *Espeletia timotensis* a lo largo de un ciclo diario (mes de julio).

Hora	12	14	16	19	24	4	6	7	9	11
+100 cm	8.7	12.2	5.0	2.2	0.5	0.7	1.5	5.7	3.5	7.2
+15 cm	6.5	8.5	4.7	3.7	3.2	2.2	3.2	3.2	7.2	5.7
+5 cm	6.0	8.5	6.0	2.0	2.5	1.7	3.2	4.7	4.7	6.7
0 cm	24.2	23.0	17.5	4.5	2.2	-1.2	3.5	6.7	5.0	8.7
-5 cm	8.0	7.2	6.7	3.2	2.7	2.2	6.5	6.2	8.5	10.5
Hoja joven	9.8±0.7	9.9±0.5	4.6±0.3	2.9±0.5	-0.6±0.1	-2.2±0.1	-1.7±0.4	-3.4±0.1	4.2±0.1	8.4±1.1

**APENDICE C**  
**POTENCIAL OSMOTICO PARA EL TEJIDO FOLIAR DE**  
**AMBAS ESPECIES EN DIFERENTES CICLOS**  
**DIARIOS.**

Tabla 1.- Potencial osmótico para el tejido foliar de *Espeletia spicata* en un ciclo diario (mes de marzo).

Hora	Potencial osmótico (MPa)	Temperatura foliar (°C)
12:00	-2.7±0.06	18.6
14:00	-	17.7
16:00	-2.5±0.08	10.6
19:00	-1.9±0.09	5.0
24:00	-0.8±0.3	0.4
4:00	-1.3±0.1	-4.9
6:00	-2.4±0.07	-0.3
7:00	-2.1±0.06	0.2
9:00	-2.3±0.07	3.0
11:00	-1.5±0.5	11.7

Tabla 2.- Potencial osmótico para el tejido foliar de *Espeletia spicata* en un ciclo diario (mes de abril).

Hora	Potencial osmótico(MPa)	Temperatura foliar (°C)
12:00	-1.5±0.18	17.5
14:00	-2.7±0.24	22.9
16:00	-3.6±0.18	10.3
19:00	-1.3±0.21	3.9
24:00	-2.9±0.24	0.5
4:00	-2.5±0.13	-0.2
6:00	-2.2±0.16	-1.8
7:00	-2.1±0.21	0.9
9:00	-2.3±0.07	3.1
11:00	-2.0±0.11	15.0

Tabla 3.- Potencial osmótico para el tejido foliar de *Espeletia spicata* en un ciclo diario (mes de abril).

Hora	Potencial osmótico (MPa)	Temperatura foliar (°C)
12:00	-2.1±0.10	7.5
14:00	-2.0±0.08	6.7
16:00	-1.4±0.05	5.8
19:00	-0.8±0.11	2.7
24:00	-1.4±0.10	-0.6
4:00	-1.5±0.11	-2.1
6:00	-1.2±0.09	-2.0
7:00	-1.3±0.10	0.7
9:00	-1.7±0.04	3.6
11:00	-1.7±0.11	12.7

Tabla 4.- Potencial osmótico para el tejido foliar de *Espeletia spicata* en un ciclo diario (mes de mayo).

Hora	Potencial osmótico (MPa)	Temperatura foliar (°C)
12:00	-3.3±0.09	22.1
14:00	-3.1±0.08	21.6
16:00	-1.7±0.12	17.5
19:00	-2.1±0.10	3.8
24:00	-1.9±0.10	-0.4
4:00	-1.7±0.10	-1.2
6:00	-2.4±0.06	-1.3
7:00	-2.8±0.11	1.3
9:00	-2.6±0.11	8.4
11:00	-2.5±0.13	18.9

Tabla 5.- Potencial osmótico para el tejido foliar de *Espeletia spicata* en un ciclo diario (mes de junio).

Hora	Potencial osmótico (MPa)	Temperatura foliar (°C)
12:00	-2.1±0.11	23.3
14:00	-2.1±0.08	14.4
16:00	-2.1±0.08	11.0
19:00	-1.9±0.08	10.1
24:00	-1.2±0.10	-1.5
4:00	-0.9±0.11	-2.1
6:00	-1.6±0.11	-2.3
7:00	-1.5±0.12	-2.5
9:00	-1.3±0.13	2.7
11:00	-1.7±0.10	2.8

Tabla 6.- Potencial osmótico para el tejido foliar de *Espeletia spicata* en un ciclo diario (mes de julio).

Hora	Potencial osmótico (MPa)	Temperatura foliar (°C)
12:00	-2.1±0.10	9.4
14:00	-2.1±0.07	9.6
16:00	-2.1±0.09	4.8
19:00	-2.0±0.07	2.4
24:00	-0.9±0.36	-0.8
4:00	-0.9±0.12	-1.4
6:00	-1.6±0.11	-2.4
7:00	-1.5±0.12	-3.4
9:00	-1.4±0.16	4.3
11:00	-1.6±0.09	8.6

Tabla 7- Potencial osmótico para el tejido foliar de *Espeletia timotensis* en un ciclo diario (mes de marzo).

Hora	Potencial osmótico (MPa)	Temperatura foliar (°C)
12:00	-1.7±0.06	16.4
14:00	-2.2±0.05	21.9
16:00	-1.9±0.06	7.8
19:00	-1.9±0.08	4.0
24:00	-1.1±0.1	-0.4
4:00	-1.2±0.1	-5.1
6:00	-1.9±0.12	-0.8
7:00	-2.1±0.08	-0.2
9:00	-2.3±0.12	3.1
11:00	-2.0±0.11	9.6

Tabla 8.- Potencial osmótico para el tejido foliar de *Espeletia timotensis* en un ciclo diario (mes de abril).

Hora	Potencial osmótico (MPa)	Temperatura foliar (°C)
12:00	-2.1±0.11	16.9
14:00	-2.0±0.04	13.8
16:00	-3.4±0.09	7.9
19:00	-1.9±0.16	3.4
24:00	-1.6±0.27	-0.3
4:00	-3.5±0.16	-1.4
6:00	-3.0±0.14	-1.7
7:00	-2.3±0.31	1.6
9:00	-2.1±0.20	2.8
11:00	-2.0±0.11	13.9

Tabla 9- Potencial osmótico para el tejido foliar de *Espeletia timotensis* en un ciclo diario (mes de abril).

Hora	Potencial osmótico (MPa)	Temperatura foliar (°C)
12:00	-1.2±0.09	16.9
14:00	-1.4±0.08	13.8
16:00	-1.1±0.12	7.9
19:00	-0.8±0.10	3.4
24:00	-0.9±0.10	-0.3
4:00	-1.2±0.10	-1.4
6:00	-1.5±0.06	-1.7
7:00	-1.3±0.11	1.6
9:00	-1.5±0.11	2.8
11:00	-1.6±0.13	13.9

Tabla 10.- Potencial osmótico para el tejido foliar de *Espeletia timotensis* en un ciclo diario (mes de mayo).

Hora	Potencial osmótico (MPa)	Temperatura foliar (°C)
12:00	-4.4±0.09	22.4
14:00	3.7±0.08	20.9
16:00	-2.9±0.12	14.5
19:00	-1.9±0.10	3.6
24:00	-2.1±0.10	-0.4
4:00	-2.0±0.10	-1.7
6:00	-2.6±0.06	-1.5
7:00	-2.6±0.11	1.5
9:00	-2.6±0.11	7.1
11:00	-2.5±0.13	18.8

Tabla 11.- Potencial osmótico para el tejido foliar de *Espeletia timotensis* en un ciclo diario (mes de junio).

Hora	Potencial osmótico (MPa)	Temperatura foliar (°C)
12:00	-2.6±0.08	21.9
14:00	-2.7±0.08	13.1
16:00	-2.7±0.08	10.1
19:00	-1.7±0.08	8.3
24:00	-1.2±0.13	-1.8
4:00	-0.9±0.11	-2.2
6:00	-1.8±0.10	-1.4
7:00	-1.4±0.10	2.1
9:00	-1.3±0.11	3.0
11:00	-1.6±0.10	3.8

Tabla 12.- Potencial osmótico para el tejido foliar de *Espeletia timotensis* en un ciclo diario (mes de julio).

Hora	Potencial osmótico (MPa)	Temperatura foliar (°C)
12:00	-2.6±0.09	9.8
14:00	-2.7±0.08	9.9
16:00	-2.6±0.10	4.6
19:00	-2.1±0.12	2.9
24:00	-1.3±0.16	-0.6
4:00	-0.9±0.13	-2.2
6:00	-1.8±0.10	-1.7
7:00	-1.7±0.09	-3.4
9:00	-1.3±0.11	4.2
11:00	-1.6±0.09	8.4

**APENDICE D**  
**CONTENIDO DE AZUCARES SOLUBLES EN AMBAS**  
**ESPECIES A LO LARGO DE CICLOS DIARIOS.**

Tabla 1.- Contenido de azúcares solubles para hojas en plantas jóvenes de *Espeletia spicata* en un ciclo diario (mes de marzo).

Hora	Miligramos de glucosa (mg)	Porcentaje de carbohidratos (%)
12:00	0.09±0.0	2.29± 0.09
14:00	0.10±0.01	2.62±0.14
16:00	0.16±0.01	3.98±0.26
19:00	0.23±0.00	5.78±0.10
24:00	0.17±0.01	4.12±0.26
4:00	0.08±0.01	2.10±0.30
6:00	0.12±0.00	2.92±0.08
7:00	-	-
9:00	0.10±0.00	2.46±0.08
11:00	-	-

Tabla 2.- Contenido de azúcares solubles para hojas en plantas jóvenes de *Espeletia spicata* en un ciclo diario (mes de abril).

Hora	Miligramos de glucosa (mg)	Porcentaje de carbohidratos (%)
12:00	0.04±0.00	0.96± 0.01
14:00	0.04±0.00	0.95±0.04
16:00	0.05±0.00	1.28±0.01
19:00	0.05±0.00	1.25±0.11
24:00	0.08±0.00	1.90±0.05
4:00	0.03±0.00	0.84±0.05
6:00	0.03±0.00	0.77±0.01
7:00	0.03±0.00	0.82±0.09
9:00	0.09±0.00	2.23±0.08
11:00	0.08±0.00	2.10±0.01

Tabla 3.- Contenido de azúcares solubles para hojas en plantas jóvenes de *Espeletia spicata* en un ciclo diario (mes de abril).

Hora	Miligramos de glucosa (mg)	Porcentaje de carbohidratos (%)
12:00	0.05±0.00	1.31± 0.02
14:00	0.06±0.00	1.50±0.03
16:00	0.04±0.00	0.97±0.02
19:00	0.05±0.00	1.32±0.01
24:00	0.08±0.00	1.97±0.04
4:00	0.04±0.00	1.03±0.01
6:00	0.05±0.00	1.21±0.10
7:00	0.04±0.00	1.07±0.02
9:00	0.05±0.00	1.28±0.05
11:00	0.05±0.00	1.19±0.10

Tabla 4.- Contenido de azúcares solubles para hojas en plantas jóvenes de *Espeletia spicata* en un ciclo diario (mes de mayo).

Hora	Miligramos de glucosa (mg)	Porcentaje de carbohidratos (%)
12:00	-	-
14:00	0.02±0.00	0.49±0.06
16:00	0.01±0.00	0.39±0.04
19:00	0.03±0.00	0.83±0.04
24:00	0.02±0.00	0.51±0.06
4:00	0.04±0.00	0.64±0.39
6:00	0.02±0.00	0.41±0.01
7:00	0.02±0.00	0.67±0.08
9:00	0.03±0.00	0.76±0.08
11:00	-	-

Tabla 5.- Contenido de azúcares solubles para hojas en plantas jóvenes de *Espeletia spicata* en un ciclo diario (mes de junio).

Hora	Miligramos de glucosa (mg)	Porcentaje de carbohidratos (%)
12:00	0.07±0.00	1.70± 0.07
14:00	0.05±0.01	1.21±0.13
16:00	0.06±0.00	1.53±0.08
19:00	0.05±0.00	1.17±0.06
24:00	0.04±0.00	0.94±0.02
4:00	0.03±0.00	0.67±0.02
6:00	0.07±0.01	1.63±0.15
7:00	0.07±0.00	1.67±0.03
9:00	0.09±0.01	2.22±0.31
11:00	0.11±0.00	2.78±0.02

Tabla 6.- Contenido de azúcares solubles para hojas en plantas jóvenes de *Espeletia spicata* en un ciclo diario (mes de julio).

Hora	Miligramos de glucosa (mg)	Porcentaje de carbohidratos (%)
12:00	0.05±0.00	1.62± 0.03
14:00	0.04±0.00	1.47±0.11
16:00	0.10±0.00	2.91±0.11
19:00	0.06±0.00	1.96±0.09
24:00	0.05±0.00	1.79±0.12
4:00	0.06±0.00	1.81±0.05
6:00	0.02±0.00	1.00±0.09
7:00	0.03±0.00	1.05±0.04
9:00	0.04±0.00	1.34±0.16
11:00	0.03±0.00	1.26±0.11

Tabla 7.- Contenido de azúcares solubles para hojas en plantas jóvenes de *Espeletia timotensis* en un ciclo diario (mes de marzo).

Hora	Miligramos de glucosa (mg)	Porcentaje de carbohidratos (%)
12:00	0.95±0.0	0.04±0.00
14:00	1.03±0.00	0.04±0.00
16:00	0.47±0.00	0.02±0.00
19:00	-	-
24:00	-	-
4:00	0.75±0.00	0.03±0.00
6:00	0.33±0.00	0.01±0.00
7:00	1.02±0.00	0.04±0.04
9:00	-	-
11:00	0.51±0.00	0.02±0.00

Tabla 8.- Contenido de azúcares solubles para hojas en plantas jóvenes de *Espeletia timotensis* en un ciclo diario (mes de abril).

Hora	Miligramos de glucosa (mg)	Porcentaje de carbohidratos (%)
12:00	0.02±0.00	0.46± 0.02
14:00	0.02±0.00	0.55±0.03
16:00	0.02±0.00	0.46±0.02
19:00	0.04±0.00	0.89±0.04
24:00	0.02±0.00	0.57±0.02
4:00	0.04±0.00	0.98±0.03
6:00	0.02±0.00	0.61±0.01
7:00	0.03±0.00	0.75±0.01
9:00	0.03±0.00	0.76±0.04
11:00	0.05±0.00	1.26±0.05

Tabla 9.- Contenido de azúcares solubles para hojas en plantas jóvenes de *Espeletia timotensis* en un ciclo diario (mes de abril).

Hora	Miligramos de glucosa (mg)	Porcentaje de carbohidratos (%)
12:00	0.03±0.00	0.65± 0.06
14:00	0.03±0.00	0.81±0.00
16:00	0.05±0.00	1.30±0.07
19:00	0.04±0.00	0.99±0.06
24:00	0.04±0.00	0.91±0.07
4:00	0.02±0.00	0.55±0.05
6:00	0.05±0.00	1.35±0.03
7:00	0.06±0.00	1.44±0.01
9:00	0.06±0.00	1.45±0.02
11:00	0.07±0.00	1.73±0.07

Tabla 10.- Contenido de azúcares solubles para hojas en plantas jóvenes de *Espeletia timotensis* en un ciclo diario (mes de mayo).

Hora	Miligramos de glucosa (mg)	Porcentaje de carbohidratos (%)
12:00	0.05±0.00	1.17± 0.06
14:00	0.05±0.00	1.38±0.05
16:00	0.05±0.00	1.37±0.01
19:00	0.05±0.00	1.37±0.00
24:00	0.04±0.00	1.06±0.06
4:00	0.07±0.00	1.82±0.02
6:00	0.03±0.00	0.74±0.01
7:00	0.04±0.00	0.91±0.04
9:00	0.03±0.00	0.71±0.02
11:00	0.03±0.00	0.76±0.08

Tabla 11.- Contenido de azúcares solubles para hojas en plantas jóvenes de *Espeletia timotensis* en un ciclo diario (mes de junio).

Hora	Miligramos de glucosa (mg)	Porcentaje de carbohidratos(%)
12:00	0.06±0.01	1.57± 0.18
14:00	0.05±0.01	1.27±0.21
16:00	0.07±0.01	1.72±0.16
19:00	0.07±0.00	1.86±0.05
24:00	0.07±0.01	1.70±0.20
4:00	0.07±0.00	1.65±0.10
6:00	0.07±0.00	1.74±0.11
7:00	0.07±0.01	1.83±0.36
9:00	0.05±0.01	1.35±0.14
11:00	0.07±0.01	1.77±0.14

Tabla 12.- Contenido de azúcares solubles para hojas en plantas jóvenes de *Espeletia timotensis* en un ciclo diario (mes de julio).

Hora	Miligramos de glucosa (mg)	Porcentaje de carbohidratos (%)
12:00	0.06±0.00	1.86± 0.04
14:00	0.04±0.00	1.31±0.05
16:00	0.06±0.00	1.68±0.18
19:00	0.05±0.00	1.78±0.10
24:00	0.06±0.00	1.84±0.07
4:00	0.06±0.00	1.91±0.17
6:00	0.06±0.01	2.25±0.17
7:00	0.08±0.00	2.38±0.05
9:00	0.07±0.00	2.27±0.12
11:00	0.08±0.01	2.37±0.14

**APENDICE E**  
**TEMPERATURA DE DAÑO PARA AMBAS ESPECIES.**

Tabla 1.- Temperatura de daño en hojas de plantas jóvenes de  
*Espeletia spicata*

Temperatura (°C)	% de daño para <i>E. spicata</i>
5.0	87.7±4.0
0	98.4±1.7
-5.0	81.6±6.7
-10.0	68.4±9.2
-15.0	54.6±9.7
-17.5	37.1±4.0

Tabla 2.- Temperatura de daño en hojas de plantas jóvenes de  
*Espeletia timotensis*

Temperatura (°C)	% de daño para <i>E. timotensis</i>
5.0	93.4±4.0
0	84.4±5.9
-5.0	68.7±6.6
-10.0	74.6±9.2
-15.0	51.3±7.6
-17.5	36.8±4.0

## Bibliografía

- Allen, S. (1974). *Chemical analysis of ecological materials*. Oxford, Blackwell.
- Azocar, A. y Monasterio, M. (1981). Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el Páramo de Mucubají. En M. Monasterio (De.): *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida -Venezuela.
- Azócar, A.; Rada, F. y Goldstein G. (1988). Freezing tolerance in *Draba chionophila*, a 'miniature' caulescent rosette species. *Oecología* 75: 156-160.
- Beck, E.; Senser, M.; Scheibe, R.; Steiger, H. y Pontgrantz, P. (1982). Frost avoidance and freezing tolerance in Afroalpine 'Giant rosette' plants. *Plant, Cell and Environment*, 5: 215-222
- Billings, W.D. y Mooney, H.A. (1968). The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Review* 43: 481-529.
- Bliss, L.C. (1971) Arctic and alpine plant life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 405-38.
- Cabrera, M. (1996). Temperaturas bajas y límites altitudinales en ecosistemas de plantas superiores: respuestas de las especies al frío en montañas tropicales y subtropicales. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 309- 320.

- Estrada, C. (1983). Dinámica del crecimiento y reproducción de *Espeletia* en el Páramo Desértico. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical. Universidad de Los Andes. Mérida- Venezuela.
- Estrada, C. (1995). Procesos Productivos en poblaciones de *Espeletia timotensis* en el Páramo desértico. Tesis doctoral. Postgrado de Ecología Tropical. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- 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.
- Geiger, R. (1966) *The climate near the ground*. Cambridge, Mass. Harvard University Press.
- 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: 000-000.
- Goldstein, G.; F. Rada y A. Azócar (1985). Cold hardiness and supercooling along an latitudinal gradient in andean rosette species. *Oecología* 68 147-152.
- Goldstein, G.; F. Rada; M. O. Canales y O. Zabala (1989). Leaf gas exchange of two giant caulescent rosette species. *Oecología Plantarum* 10(4): 359-370.

- Heber, U. y Santarius, K. (1973). Cell death by cold and heat, and resistance to extreme temperatures. Mechanism of hardening and dehardening. En H. Precht ; J. Cristophersen ; H. Hansel y W. Larcher (Eds.) : Temperature and Life. Springer- Verlag. Berlín, Heidelberg . New York.
- Hedberg, O. (1964). Features of Afroalpine planta ecology. Acta Phytogeographic Suecica, 49 : 1-144.
- Larcher, W. (1973). Gradual process of damage due to temperature stress. En H. Precht ; J. Cristophersen : H. Hansel y W. Larcher (Eds.) : Temperatura and Life. Springer- Verlag. Berlín Heidelberg- New York.
- Levitt, J. (1972). Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York.
- Levitt, J. (1980). Responses of plants to environmental stresses. Vol 1, Chilling, Freezing and High Temperature stresses. 2<sup>nd</sup>. De. Academic Press, New york.
- Malagón, D. (1982). Evolución de los suelos en el Páramo Andino. CIDIAT, Mérida, 222 pp.
- Meinzer, F. y Goldstein, G. (1985). Some consequences of leaf pubescence in the andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. Ecology 66(2): 512- 520.
- Monasterio, M. (1979). El Páramo Desértico en el Altiandino de Venezuela. En Salgado- Laboriau (Ed.): El Medio Ambiente Páramo. UNESCO- IVIC, Caracas 117- 146.

- Monasterio, M. (1980). Las formaciones vegetales de los Páramos de Venezuela. En M. Monasterio (Ed.): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida- Venezuela.
- Monasterio, M. y Reyes, S. (1980). Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes venezolanos. En M. Monasterio (Ed.): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida- Venezuela.
- Monasterio, M. (1983). Adaptación de especies al Trópico frío: el caso *Espeletia* en el Páramo desértico. Trabajo de Ascenso Profesor Titular. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Monasterio, M (1986 a). Adaptative Strategies of *Espeletia* in the Andean Desert Paramo, 19-80. En: Vuilleumier, F. Y Monasterio, M. (Eds.). High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press.
- Monasterio, M. y Vuilleumier, F. (1986). High Tropical Mountain Biota of the World, En: F. Vuilleumier and Monasterio (Eds.). High Altitude Tropical Biogeography. New York: Oxford University Press, pp. 3-7.
- Orozco, A. (1986). Economía Hídrica en rosetas juveniles de *Espeletia* en el Páramo desértico. Postgrado de Ecología Tropical. Universidad de Los Andes. Mérida- Venezuela.

- Olien, C. (1978). Analyses of freezing stresses and plant response. En P. H. Li y A. Sakai (Eds.): *Plant Cold Hardiness and Freezing Stress*. Academic Press, New York.
- Rada, F. (1983). Mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en *Espeletia spicata* y *Polylepis sericeae*. Postgrado en Ecología Tropical. Universidad de Los Andes. Mérida- Venezuela.
- Rada, F.; Goldstein, G.; Azócar, A.; Meinzer, F. (1985a). Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. *Plant, Cell and Environment* 8, 501-507.
- Rada, F.; G. Goldstein; A. Azócar y F. Meinzer (1985b). Daily and seasonal osmotic changes in a tropical treeline species. *Journal of Experimental Botany* 36: 989- 1000.
- Rada, F; G. Goldstein; A. Azócar y F. Torres (1987). Supercooling along an Latitudinal Gradient in *Espeletia schultzii*, a Caulescent Giant Rosette Species. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 38, No. 188, pp 491- 497.
- Sakai, A. y W. Larcher (1987). Frost survival of plants: responses and adaptation to freezing stress. Billings WD. F. Golley. LO Lange, JS Olson y H. Remmert (Eds.): *Ecological studies*. Vol 62. Springer- Verlag, Berlín. xii+323 pp.
- Salgado- Labouriau, (1976). *El Medio Ambiente Páramo*. Unesco- IVIC. Caracas, Venezuela.

- Sarmiento, G.; Monasterio, M.; Azócar, A.; Castellano, E. Y Silva, J.(1971).  
Vegetación Natural. Estudio Integral de la Cuenca de los Ríos Chama y Capazón. Sub- Proyecto No. III, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Sarmiento, G. (1986). Ecological Features of Climate in High Tropical Mountains. In: Vuilleumier, F. y Monasterio, M. (Eds.) High Altitude Tropical Biogeography, pp 11- 45. Oxford University Press.
- Schubert, C. (1979). La zona del Páramo: Morfología glacial y periglacial de los Andes de Venezuela. En Salgado- Laboriau (Eds.): El Medio Ambiente Páramo. UNESCO- IVIC, pp 11- 27.
- Schubert, C. (1975). Glaciation and Periglacial Morphology in the Northwestern Venezuelan Andes. *Eiszeitalter y Gegenwart* 26: 196-211.
- Schubert, C. (1980). Aspectos geológicos de los Andes venezolanos: Historia, breve síntesis, el cuaternario y bibliografía. En M. Monasterio (Ed.): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. pp 29- 46.
- Schubert, C. y Clapperton, (1990). Quaternary glaciations in the northern Andes (Venezuela, Colombia and Ecuador): *Quaternary Science Reviews*, 9:123-135.
- Schubert, C. y Vivas, L. (1993). El Cuaternario de la Cordillera de Mérida Andes Venezolanos. Universidad de Los Andes, Fundación Polar. Mérida, Venezuela.

- Smith, A. (1974). Bud temperature in relation to nyctinastic leaf movement in an Andean giant rosette plant. *Biotropica*, 6(4): 263- 266.
- Smith, A. (1979). Function of dead leaves in *Espeletia schultzii* (Compositae), an Andean caulescent rosette plant. *Biotropica*, 11(1): 43- 47.
- Smith, A. (1984). Postdispersal parent-Offspring in plants: antecedent and hypothesis from the Andes. *American Naturalist* 123: 354-70.
- Smith, A. y T. Young (1987). Tropical alpine plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 137- 158.
- Squeo, F.; F. Rada; A. Azócar y G. Goldstein (1991). Freezing tolerance and avoidance in high tropical andean plants: Is it equally represented in species with different plant height?. *Oecología* 86: 378- 382.
- Squeo, F.; F. Rada; C. García; M. Ponce; a. Rojas y A. Azócar (1996). Cold resistance mechanism in high desert Andean plants. *Oecología* 105: 552- 555.
- Steponkus, P. y Lanphear, F. (1967) Refinement of the triphenyl tetrazolium chloride method of determining cold injury. *Plant Physiology*, 42: 1423- 1426.
- Tranquillini, W. (1964). The physiology of plants at high altitudes *Annual Review of Plant Physiology*. 15: 345-62.
- Tricart, J. (1970). *Geomorphology of Cold Environments*. McMillan. St. Martins Press, New York, pág 318.

Vareschi, V. (1970). Flora de los Páramos de Venezuela. Ediciones del Rectorado, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.

Weiser, C. (1970). Cold resistanse and injury in woody plants. Science, 169: 1269- 1278.