

Universidad de Los Andes  
Facultad de Ciencias  
Departamento de Biología  
Instituto de Ciencias ambientales y Ecológicas

**RELACIONES HÍDRICAS E INTERCAMBIO DE GASES EN *Coespeletia moritziana*, UNA ROSETA GIGANTE DEL PÁRAMO DESÉRTICO DE PIEDRAS BLANCAS, MÉRIDA-VENEZUELA.**

Trabajo Especial de Grado para optar al título de Licenciada en Biología.

Alzoray del Valle Rojas Altuve  
Tutor: Dr. Fermín Rada.

Mérida, Enero 2008

**A mi nona Lorenza**  
**.....porque la extraño**  
**A mi nono Isabelino**  
**.....porque sigue aquí.**

## **AGRADECIMIENTOS.**

Son muchas las personas que, de una u otra manera, me ayudaron y prestaron su valiosa colaboración para que se llevara a cabo esta tesis, y en vista de lo larga que sería la lista, a todos quiero manifestar mi más sincero agradecimiento y dejar constancia que sin su ayuda hubiera sido imposible llegar a un feliz término.

Mil gracias y añado mi aprecio...

## RESUMEN.

El páramo se considera como un ambiente único, en donde los organismos que habitan en estos ecosistemas han desarrollado mecanismos de adaptación (tanto fisiológicos como morfológicos) que les permiten adaptarse a estas condiciones extremas. La forma de vida más conspicua con altos valores de cobertura en dicho ecosistema son las rosetas caulescentes gigantes consideradas las de mayor éxito ecológico en el poblamiento de los ambientes más extremos, desde el punto de vista térmico e hídrico y también en los hábitats con climas más fluctuantes. Las rosetas gigantes hasta ahora estudiadas, en términos de relaciones hídricas e intercambio de gases, muestran acentuadas respuestas evasoras. Sin embargo, estudios preliminares en juveniles de *Coespeletia moritziana* parecieran indicar que es una especie con mayor capacidad de tolerancia. En este trabajo se estableció una comparación intrínseca del comportamiento ecofisiológico de diversos estadios de crecimiento de *Coespeletia moritziana*. Además se discutió si el comportamiento de dicha especie es análogo o difiere de otras rosetas gigantes estudiadas previamente. Para ésto se estudiaron las relaciones hídricas e intercambio de gases de dicha especie en tres estadios: juvenil, intermedio y adulto durante ambas estaciones seca y húmeda en el Páramo de Piedras Blancas a 4200 m.

Los resultados obtenidos sugieren que los tres estadios de *C. moritziana* estudiados difieren en su comportamiento, ya que las características microclimáticas son diferentes. Por un lado los individuos juveniles responden al déficit hídrico a través de un severo control estomático y potenciales hídricos muy negativos, mientras que los adultos utilizan la médula como reservorio hídrico aumentando su capacitancia, lo que le permite una mayor flexibilidad en la regulación estomática. Por otra parte en el estadio intermedio se confirma la posición del mismo, puesto que se comporta en unas ocasiones como el estadio adulto y en otras como el estadio juvenil. Esto sugiere que *C. moritziana* presenta un comportamiento dual con estrategias de tolerancia y evasión al estrés hídrico y que dichas estrategias se presentan en estadios de desarrollo diferentes. Los resultados de este trabajo mostraron que *C. moritziana* es una especie con una fuerte tolerancia a condiciones desfavorables o extremas, permitiendo así que esta especie pueda habitar en ambientes tan particulares como los afloramientos rocosos. Al mismo tiempo, se sugiere que el comportamiento de ésta especie no es igual a otras rosetas gigantes estudiadas.

## ÍNDICE.

1. Introducción	1
1.1. El ambiente Páramo.	1
1.2. Vegetación del Páramo.	6
1.3. Adaptaciones generales de las plantas a las alta montañas tropicales.	7
1.4. Adaptaciones de las rosetas gigantes ante el estrés hídrico y térmico.	10
2. Hipótesis.	14
3. Objetivos.	15
3.1. Objetivo General.	15
3.2. Objetivos Específicos.	15
4. Área de Estudio.	16
4.1. Ubicación.	16
4.2. Clima.	17
4.3. Geología.	20
5. Descripción de la especie.	21
5.1. Estadios de crecimiento.	22
6. Metodología.	24
6.1. Medidas de campo.	24
6.1.1. Variables microclimáticas.	24
6.1.2. Variables ecofisiológicas.	26
6.2. Medidas de laboratorio.	28
7. Análisis Estadístico.	29

8. Resultados.	29
8.1. Época Húmeda.	29
8.1.1. Variables microclimáticas.	29
8.1.2. Variables ecofisiológicas.	31
8.2. Época Seca.	35
8.2.1. Variables microclimáticas.	35
8.2.2. Variables ecofisiológicas.	37
8.3. Variables estacionales.	41
8.4. Relación entre las variables de respuesta de las plantas.	43
9. Discusión.	46
9.1. Variables ambientales.	46
9.2. Variables de respuesta de las plantas.	47
10. Conclusiones.	52
11. Referencias.	53
12. Anexos.	60

## ÍNDICE DE FIGURAS.

Figura 1. Páramo Desértico. Piedras Blancas.	17
Figura 2. Climadiagrama de Pico El Águila. Edo. Mérida. Datos tomados de Monasterio, 1980.	19
Figura 3. Distintos estadios de crecimiento de <i>Coespeletia moritziana</i> a) estadio Juvenil; b) estadio intermedio; c) estadio adulto.	23
Figura 4. Diseño del muestreo para la toma de los datos microclimáticos en el Páramo Desértico.	25
Figura 5. Cursos diarios de variables ambientales para los tres estadios de <i>Coespeletia moritziana</i> en la época húmeda.	30
Figura 6. Cursos diarios de relaciones hídricas y asimilación de CO <sub>2</sub> para los tres estadios de <i>Coespeletia moritziana</i> en la época húmeda.	33
Figura 7. Cursos diarios de variables ambientales para los tres estadios de <i>Coespeletia moritziana</i> en la época seca.	37
Figura 8. Cursos diarios de relaciones hídricas y asimilación de CO <sub>2</sub> para los tres estadios de <i>Coespeletia moritziana</i> en la época seca.	38
Figura 9. Relación entre la conductancia foliar (Ks) y el potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) de estadios de <i>Coespeletia moritziana</i> en las épocas húmeda □ y seca ■	44
Figura 10. Relación entre la conductancia foliar (Ks) y la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (DPV) de estadios de <i>Coespeletia moritziana</i> en las épocas húmeda □ y seca ■	45

## ÍNDICE DE TABLAS.

Tabla 1. Componentes del potencial hídrico del tejido foliar obtenidos mediante curvas presión-volumen y potencial hídrico foliar mínimo en la época húmeda para estadios de <i>Coespeletia moritziana</i> .	35
Tabla 2. Componentes del potencial hídrico del tejido foliar obtenidos mediante curvas presión-volumen y potencial hídrico foliar mínimo en la época seca para estadios de <i>Coespeletia moritziana</i> .	40
Tabla 3. Valores promedios de variables ambientales en las épocas húmeda (EH) y seca (ES) de los tres estadios de <i>Coespeletia moritziana</i> .	42
Tabla 4. Valores promedios de las variables de respuesta en las época húmeda (EH) y seca (ES) de los estadios de <i>Coespeletia moritziana</i> .	43

# **1. INTRODUCCIÓN.**

## **1.1 El ambiente Páramo.**

En las altas montañas tropicales en Suramérica, África y Oceanía, se halla un tipo de ecosistema, que se encuentra por encima del límite del bosque y por debajo del límite de las nieves con características microclimáticas, florísticas, edafológicas y geomorfológicas muy particulares (Vareschi, 1970). Este ecosistema, el Páramo, presenta un clima frío y húmedo, con súbitos cambios en el estado atmosférico, y, aunque la fluctuación de temperatura anual es pequeña, los cambios de temperatura diaria varían desde valores por debajo del punto de congelación hasta los 30°C. En los Andes Neotropicales los páramos están distribuidos discontinuamente entre los 11° N y 8° S, desde la Cordillera de Mérida en Venezuela, pasando por Colombia y Ecuador hasta la depresión de Huancabamba en el norte del Perú, con algunos relictos en Costa Rica y Panamá (Monasterio, 1980a).

El ambiente Páramo en Venezuela, se distribuye por la cordillera de Mérida, serranía de Tamá, serranía de Trujillo y sierra de Perijá, ocupando una superficie aproximada de 2660 km<sup>2</sup>, de los cuales el 75% se encuentra en el estado Mérida, con casi 2000 km<sup>2</sup> y presenta una distribución netamente insular (Monasterio y Molinillo, 2003). En la cordillera de Mérida el páramo se extiende por encima de los 2000m, en donde se relacionan los gradientes climáticos y los ecosistemas naturales e intervenidos con el gradiente altitudinal, formando verdaderos pisos ecológicos entre los cuales se pueden distinguir:

El Piso Andino que ocupa la franja más extendida en sentido horizontal en los Andes de Venezuela, cuyo límite inferior se halla en el entorno de los 2000m y el límite superior esta aproximadamente a los 4000m. Este piso es fuertemente discontinuo y su conjunto forma una serie de “islas” de distinto tamaño y grado de aislamiento (Monasterio, 1980b). Monasterio y Molinillo (2003) señalan que el piso andino entra en contacto en el límite superior con el siguiente piso (Altiandino), sólo en el núcleo central del páramo y que además este contacto entre ambos parece ser de fundamental importancia en el encadenamiento y estructuración a lo largo de gradientes ambientales y en la capacidad de diversificación de la flora neotropical.

Las formaciones vegetales de este piso se presentan tanto en asociaciones puras constituyendo rosetales, arbutales y pajonales; o en tipos mixtos de fisonomía más heterogénea (Monasterio, 1980b). Además, tienen como carácter común la ausencia total de suelo desnudo y se encuentra el límite superior de la agricultura paramera, que se caracteriza por ciclos intercalados de cultivo y descanso (Monasterio y Molinillo, 2003).

El Piso Altiandino se encuentra casi restringido al núcleo central de páramos: la Sierra Nevada de Mérida, Sierra de Santo Domingo, La Culata y Sierra de Trujillo, se ubica por arriba de 4000m hasta los 4600m. Este piso se presenta como tres grandes “islas” sin conexión directa entre sí. Esto unido a condiciones climáticas pasadas y presentes en cada una de ellas imprime características propias, las que influyen a su vez en el encadenamiento diferencial de la vegetación y en el porcentaje del área que esta ocupa, haciendo que estas “islas” no sean del todo equivalentes (Monasterio, 1979).

En el Altiandino se presentan ciclos de congelamiento nocturno-descongelamiento diurno que impiden toda actividad agrícola debido a las recurrentes heladas. Además presenta condiciones climáticas y topográficas particulares que han permitido la evolución de una vegetación propia del páramo, adaptadas a este medio ambiente de estrés constantes (Monasterio, 1980b; Monasterio y Molinillo, 2003).

Solo dos formaciones vegetales han colonizado el piso altiandino: el Páramo Desértico (las características de esta formación serán detalladas en la metodología) y el Desierto Periglacial en donde la vegetación es muy escasa, discontinua en pequeños manchones de plantas o individuos que están separados por grandes áreas de sustrato sin recubrimiento alguno (Monasterio, 1980b).

Las características más resaltantes del páramo son los gradientes altitéricos y las variaciones altitudinales de precipitación y como consecuencia de este arduo régimen de temperaturas, el agua no siempre está disponible para cubrir la demanda transpiracional a pesar de la abundante precipitación. El gradiente altitérico es determinante para la distribución de las formaciones y especies vegetales, sin embargo, no es continua y en consecuencia, se forman pisos ecológicos o cinturones separados estructural y funcionalmente en los umbrales de temperatura crítica para cada una de las especies (Sarmiento, 1986a). Las repuestas dadas por las variaciones altitudinales de precipitación son en función de la orientación geográfica y de los aspectos orográficos y topográficos más locales, haciendo que estas variaciones presenten

comportamientos más complejos y diferentes (Sarmiento, 1986a; Sarmiento, 1986b; Rundel, 1994).

Durante la mayor parte del año la disponibilidad de humedad puede estar severamente limitada, particularmente en las horas tempranas de la mañana cuando el agua del suelo se encuentra congelada o la baja permeabilidad de la membrana de las raíces impide la toma de agua (Goldstein *et al*, 1984). Estas características constituyen una fuerza selectiva muy importante en la adaptación a los ambientes de la alta montaña tropical (Rundel, 1994), ya que determinan en gran parte la distribución de las especies y formaciones vegetales. Debido a las características climáticas de los páramos, no existe una estación definida de crecimiento. En dicho ambiente ninguna época parece ser favorable para todos los procesos de la planta (Sarmiento, 1986a).

En la época seca el balance energético es más favorable, pero las limitaciones hídricas y las limitaciones térmicas son superiores. En la época húmeda sucede lo contrario, la insolación y las temperaturas diurnas pueden permanecer bajas, por lo tanto, la asimilación y el crecimiento pueden estar limitados por insuficiente luz y temperaturas subóptimas. En las montañas tropicales el congelamiento puede ocurrir en cualquier época del año, por lo tanto las adaptaciones de las plantas deben ser permanentes (Sarmiento, 1986a).

Estas adaptaciones también están influenciadas por los diversos habitats que ocupa la vegetación paramera, ya que estos presentan diferencias en la disponibilidad hídrica, en la estructura de suelo y exposición de las pendientes, ya que existen diferencias en la insolación, la temperatura y la humedad relativa

entre pendientes con orientación Este y pendientes con orientación Oeste (Sarmiento, 1986a).

Otra característica resaltante del páramo es la presencia de un gradiente de temperatura a lo largo del perfil suelo–aire, encontrando que durante el día la temperatura del suelo es mayor que la del aire debido al flujo de radiación recibido. Este gradiente se invierte durante la noche y es a nivel del suelo donde se consiguen las más bajas temperaturas, ya que se presenta una pérdida neta de calor hacia la atmosfera debido a la alta emisión de radiación por parte del suelo (Monasterio, 1979; Schulze et al, 2005).

Esto es claramente evidenciado por Monasterio (1979) en el Páramo Desértico de Venezuela donde reporta temperaturas del aire (a 10 y 150cm del suelo) con una oscilación diurna de hasta 13,5°C , que varia desde -2,5 a 12°C en horas del día, mientras que a partir de las 8pm la temperatura del aire se mantiene con valores mas bajos. En la superficie del suelo la oscilación es de 50°C, con una máxima de 40°C y la mínima de -10°C, durante las horas nocturnas.

Azócar (2006) también reportó fluctuaciones térmicas diarias que alcanzaban los 10°C, donde la mayor temperatura encontrada durante el día fue en suelo desnudo con un valor promedio de 13,63°C en la época seca (ES) y en el suelo protegido con vegetación con valores de 8,38°C en la época húmeda (EH) y 6,17°C en ES, mientras que la temperatura del aire (a 50cm del suelo) fue la menor reportada (6,44°C EH y 5,54°C ES). Durante las horas nocturnas evidentemente hay inversión de las temperaturas, encontrando la mayor temperatura en el aire (-0,07°C ES y 1,43°C EH) y las menores fueron reportadas

en el suelo desnudo (-5,06°C ES) y en suelo protegido (-0,92°C EH y 1,39°C ES). Este comportamiento fue similar tanto en la época seca como en la época húmeda, pero con la mayor variación diaria durante la época seca haciendo a este período térmico, el más desfavorable.

En respuesta a todas estas condiciones, se puede señalar al páramo como un ambiente único, en donde los organismos que habitan en estos ecosistemas han desarrollado mecanismos de adaptación (tanto fisiológicos como morfológicos) que les permiten adaptarse a estas condiciones extremas.

## 1.2 Vegetación del Páramo.

Fisonómicamente la formación páramo está constituida por una vegetación característica no mayor de 3m de altura, muy heterogénea en su espectro de formas biológicas (Azócar, 1974). Esta vegetación presenta un alto grado de endemismo, además, exhibe una gran convergencia en fisonomía y formas de crecimiento y se encuentran dispersas a lo largo del páramo, o aisladas como “islas” desde los 2400m a los 4800m (Vareschi, 1970; Monasterio, 1980b; Luteyn, 1999, Briceño y Morillo, 2002).

Las plantas vasculares que se pueden encontrar en el páramo son las siguientes: **rosetas acaules**, por ejemplo, el género *Malvastrum*, **cojines** con géneros como *Arenaria* L, *Aciachne*, *Azorella*; **arbustos** del género *Hypericum* L, *Senecio* L, *Pernettya* Gaudich, *Lupinus* L; **hierbas en macolla** como *Calamagrostis*, *Cortaderia*, *Agrostis*, *Festuca*; **hierbas** como *Castilleja* Mutis ex L.f, *Luzula*; **arboles** del género *Polilepis* Ruiz & Pav, y las **rosetas gigantes**

**caulescentes** (frailejones) cuyos géneros representan la forma de vida más característica y dominante con altos valores de cobertura en dicho ecosistema (Monasterio, 1980b; Azócar y Rada, 1993).

En Venezuela, las rosetas gigantes caulescentes pertenecen a los géneros *Espeletia* Mutis ex Humb. & Bonpl, y *Coespeletia* Cuatrec, *Espeletopsis* Cuatrec, *Ruilopezia* Cuatrec y *Libanothamnus* Ernst, ocupando un rango altitudinal de 2200m a hasta 4600m (Cuatrecasas, 1979) y es considerado como el taxón de mayor éxito ecológico en el poblamiento de los ambientes más extremos, desde el punto de vista térmico e hídrico y también en los habitats con climas más fluctuantes (Monasterio, 1980b). La diversidad de formas y estrategias les permite estar presentes en una extensa gama de habitats y colonizar los espacios periglaciales más extensos de los andes venezolanos (Monasterio y Molinillo, 2003).

La mayoría de las especies de estos géneros presentan una roseta en posición terminal con un arreglo espiralado de las hojas, separadas por entrenudos comprimidos; presentan una cubierta pubescente gruesa en ambas superficies de la hoja que las protegen de las temperaturas congelantes y poseen una medula para almacenar agua (Smith, 1974; Monasterio, 1980b).

### **1.3 Adaptaciones generales de las plantas a las altas montañas tropicales.**

Uno de los factores determinantes para la adaptación de la vegetación en las altas montañas tropicales, es el estrés térmico, por lo que se observa en las plantas un alto nivel de especialización, que se expresa en el desarrollo de

mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas (Levitt, 1972; Azócar et al, 2000). Estos se clasifican en mecanismos de tolerancia al congelamiento (Azócar, et al 1988; Squeo et al, 1991) que consiste en la salida de agua fuera de la célula vegetal hacia los espacios intercelulares y que al expandirse por congelamiento del tejido no provoca el daño que produciría al interior de la célula. Y mecanismos de evasión que se logra a través de cuatro alternativas que pueden ser utilizadas por las plantas para prevenir el daño causado por el congelamiento; 1) mantenimiento de la temperatura por encima de 0°C; 2) superenfriamiento; 3) disminución del punto de congelamiento y 4) ausencia de agua libre (Larcher, 1995; Körner, 1999; Schulze et al, 2005).

También se presenta en estos ambientes un estrés hídrico, diario y estacional, haciendo que la planta no pueda cubrir las demandas transpiratorias durante la mayor parte del año, en este caso las plantas presentan como estrategia de resistencia al déficit hídrico:

La evasión a través de a) almacenamiento interno de agua (alta capacitancia) que puede amortiguar las fluctuaciones diarias y estacionales en el estado hídrico de las hojas; b) desplazamiento temporal de la actividad metabólica; c) control estomático y d) pérdida de las hojas.

La tolerancia a través de a) ajuste osmótico, que actúa para mantener turgor y volumen celular a pesar de las disminuciones en el potencial hídrico del suelo y b) disminución en el contenido de agua (Azócar et al, 2000).

Para plantas que están sometidas a estrés hídrico, los estomas controlan la respuesta fotosintética cuando la concentración interna de CO<sub>2</sub> está positivamente relacionada a la tasa de asimilación, si por el contrario, la

correlación es negativa, los componentes no estomáticos son los que están afectando la tasa de asimilación (Farquhar y Sharkey, 1982).

La fotosíntesis y el intercambio de gases se ven afectados por distintos estreses (salinidad, sequía, inundación, bajas y altas temperaturas, otros.) (Farquhar *et al*, 1989) y para el caso de las plantas que habitan en los páramos de Venezuela; el estrés hídrico, la baja disponibilidad de CO<sub>2</sub> y las bajas temperaturas son los factores de estrés que tienen mayor influencia en la adaptación y conducta de todas las especies que ocupan este ambiente (Rada, 1993).

Según Pearcy *et al* (1987) el balance de carbono integra muchas funciones de la planta, proporcionando así, una herramienta conceptual muy útil y una aproximación práctica para conocer el funcionamiento de una planta en un ambiente en particular. A largo plazo (días y semanas) el intercambio de dióxido de carbono y de vapor de agua entre la planta y la atmósfera están controlados por cambios en el área foliar y por el desarrollo del aparato fotosintético en el mesófilo de la hoja, y a corto plazo (horas a días) por el ajuste de la capacidad fotosintética y cambios en la apertura estomática (Schulze, 1986). Los estomas deben balancear la necesidad de la hoja de permitir la entrada de CO<sub>2</sub> para la fotosíntesis, mientras que limitan las pérdidas transpiratorias de vapor de agua, esta responsabilidad es efectiva bajo condiciones favorables de agua, pero en condiciones desfavorables (poca disponibilidad de agua) el comportamiento estomático juega un papel esencial en el mantenimiento de una eficiencia de uso de agua favorable (Long y Hallaren, 1987).

Se ha estudiado ampliamente como los procesos fisiológicos son afectados y cuales son las respuestas de las distintas especies a las condiciones ambientales tan particulares del ambiente páramo, y así entender como ciertas especies sobreviven e incluso son exitosas en lugares donde otras fallan (Orozco, 1986). Entre estas especies el grupo que más ha llamado la atención y se presenta como grupo emblemático del páramo son las rosetas gigantes.

#### **1.4 Adaptaciones de las rosetas gigantes ante el estrés hídrico y térmico.**

Los géneros *Espeletia* y *Coespeletia* (rosetas gigantes) presentan diversas adaptaciones tanto fisiológicas como anatómicas, que le permiten solventar las condiciones hídricas y térmicas desfavorables.

Como estrategia de resistencia al déficit hídrico las rosetas caulescentes gigantes presentan un sistema de evasión, a través de una alta capacitancia, generada por una gruesa medula en el tallo capaz de almacenar agua, y un cierre estomático con una fuerte regulación, la unión de este par de mecanismos permite mantener potenciales hídricos altos durante todo el año (Goldstein, *et al* 1984; Goldstein y Meinzer 1983). También, Goldstein, *et al* 1984 y 1985 sugirieron que la capacidad de almacenar agua por medio de la médula, podría representar una estrategia ante las frecuentes temperaturas congelantes, las cuales reducen la disponibilidad de agua en el suelo durante las primeras horas del día, así como también para soportar la estación de sequía.

En cuanto a los mecanismos de resistencia a bajas temperaturas, los resultados sugieren que, en las altas montañas tropicales, parece haber una

fuerte presión selectiva hacia la evolución de los sistemas de evasión y/o tolerancia que parece depender, de la naturaleza específica del microclima en el cual las plantas crecen (Azócar y Rada, 1993). Las rosetas gigantes exhiben un conjunto de mecanismos por evasión. Por ejemplo, la presencia de una capa de hojas marcescentes que rodea el tallo de estas plantas, actúa como un aislante térmico, manteniendo la temperatura de las rosetas gigantes por encima de 0°C, aún cuando la temperatura del aire esté por debajo de dicho valor (Goldstein y Meinzer, 1983). Además se ha sugerido, que este cilindro de hojas muertas serviría entre otras cosas, al reciclaje de nutrientes (Garay 1981; Monasterio 1986).

Por su parte, la pubescencia en las hojas, ejerce un efecto sobre el intercambio de CO<sub>2</sub> de *Coespeletias* y *Espeletias*, a través de su influencia en el balance térmico de sus hojas, además, sirven de regulador de las pérdidas de agua por transpiración (Azócar y Rada, 1993).

Goldstein *et al* (1989) en un análisis del intercambio de gases en *Coespeletia timotensis* (Cuatrec.) y en *Coespeletia spicata* (Sch. Bit. Ex wedd) a 4200m de elevación, encontraron menores tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> asociados con los bajos niveles de radiación que llegan a las hojas con mayor pubescencia. En *C. timotensis* estos valores son menores que en *C. spicata* (4 y 7  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , respectivamente). Por otro lado, Rada *et al* (1992), muestran que en plantas de mayor altitud (asociadas a hojas con una mayor capa de pubescencia), la temperatura óptima para la fotosíntesis está por encima de la temperatura media del ambiente, ya que la capa de pubescencia que poseen actúa como

aislante térmico permitiendo a estas plantas mantener temperaturas foliares mayores.

Hasta ahora se han estudiado las características ecofisiológicas de diversas especies de rosetas gigantes. Entre ellas *Espeletia shultzii* Wedd, la cual presenta la mayor distribución altitudinal en los Andes de Venezuela, a través de los cuales también presenta una variación morfológica notable (Rada *et al*, 1998). Sin embargo es importante destacar que la mayoría de los estudios realizados con las distintas especies de *Cospeletia* y *Espeletia*; solo se han enfocado en individuos adultos de cada especie.

Evidentemente las características fisiológicas que permiten la supervivencia de estas especies a las condiciones del páramo, están directamente relacionadas con la morfología de las mismas; por esta razón y lo observado por Rada *et al* (1992) relacionado con las adaptaciones a las distintas características microclimáticas que presentan diversas formas de vida; podrían sugerir que dentro de un mismo grupo como las rosetas gigantes, diversas especies, presenten características ecofisiológicas específicas, cada una de ellas adaptada a sus condiciones microambientales particulares. Este razonamiento también podría ser extrapolado a los estadios de vida de una misma especie, cuyas diferencias morfológicas y microclimáticas son lo suficientemente amplias como para permitir diferencias en su comportamiento ecofisiológico.

Así bien, la verificación de este razonamiento se presenta como un trabajo interesante, ya que hasta ahora sólo Orozco (1986), analizó las características hídricas de tres especies de *Cospeletia* (*C. moritziana*, *C. timotensis* y *C. spicata*). En este sentido trabajó con individuos jóvenes, cuyos resultados luego

comparó con datos anteriormente tomados para individuos adultos. El criterio utilizado por Orozco para la selección de los individuos juveniles, se basó en un criterio morfológico, tomando en cuenta tamaño de la planta (altura entre 20 y 25cm y diámetro de roseta entre 18 y 22cm).

El trabajo de Orozco mostró que los mecanismos de mantenimiento del balance hídrico reflejaban las diferencias locales de disponibilidad de agua en el suelo, ya que las especies de *Coespeletia* estudiadas en este trabajo ocupan habitats muy diferentes. *C. moritziana*, por ejemplo, habita sobre afloramientos rocosos donde el suelo se limita a una capa delgada y son pobres en nutrientes. *C. timotensis* se encuentra en laderas con suelos pedregosos y muy esqueléticos y *C. spicata* se encuentra en depresiones o fondos de valle donde confluyen líneas de drenaje y los suelos son más profundos y orgánicos. También se manifestó que para los individuos jóvenes estudiados, tanto la capacitancia medular como la capacitancia foliar parecen no desempeñar un papel importante en el mantenimiento de una economía hídrica favorable (probablemente por el poco desarrollo de estas estructuras), lo que representa una discrepancia importante con respecto a lo reportado para individuos adultos de las mismas especies. Las plantas pequeñas presentaron otros mecanismos de regulación del balance hídrico, como ajuste osmótico y los potenciales hídricos foliares, críticos para el cierre estomático.

Sin embargo, se desconoce, si distintos estadios de otras especies pertenecientes al género *Coespeletia* como *C. moritziana*, responden de forma similar al analizar las características hídricas y de intercambio de gases. Por esta razón, el objetivo de este trabajo es determinar si diversos estadios de *C.*

*moritziana* muestra un comportamiento ecofisiológico diferencial, y además si esta especie difiere de otras dentro del género respecto de las características antes mencionadas.

Por todo lo antes mencionado se plantean a continuación las siguientes hipótesis.

## **2. HIPÓTESIS.**

*Coespeletia moritziana* está sometida a un mayor déficit hídrico puesto que se encuentra en hábitats con poca disponibilidad de agua, como los afloramientos rocosos. Se espera que esta especie presente valores menores en cuanto a relaciones hídricas e intercambio de gases con respecto a otras especies de rosetas gigantes ya estudiadas.

Los estadios de crecimiento (juvenil, intermedio y adulto) de *Coespeletia moritziana* deben presentar importantes diferencias en las estrategias utilizadas para soportar el déficit hídrico ya que los microambientes en donde se desarrollan tienen características particulares.

### **3. OBJETIVOS.**

#### **3.1 Objetivo General**

- Estudiar las relaciones hídricas e intercambio de gases de *Coespeletia moritziana*, en tres diferentes estadios de crecimiento, juvenil, intermedio y adulto, bajo condiciones termo-hídricas distintas dentro del gradiente suelo-aire y en periodos en los cuales se aprecian diferencias significativas en la disponibilidad de agua (época seca - época húmeda).

#### **3.2 Objetivos Específicos**

- Estudiar las condiciones microambientales de *Coespeletia moritziana* en tres estadios de desarrollo , mediante cursos diarios de variables microclimáticas durante la época seca y época húmeda.
- Estudiar las relaciones hídricas de los tres estadios mencionados a través de cursos diarios de potencial hídrico foliar.
- Estudiar los componentes del potencial hídrico mediante curvas presión volumen para los tres estadios de *Coespeletia moritziana* durante las dos épocas.
- Comparar la variaciones en distintos parámetros del intercambio de gases como: conductancia estomática, transpiración y asimilación de

CO<sub>2</sub> bajo estrés hídrico (época seca) y en condiciones favorables (época húmeda).

## **4. ÁREA DE ESTUDIO.**

### **4.1 Ubicación.**

El trabajo se llevó a cabo en el Páramo de Piedras Blancas a una altitud de 4200m; éste se encuentra ubicado en el extremo norte de la Sierra de La Culata, en las cabeceras del Río Chama y en la quebrada de Piedras Blancas (Schubert *et al*, 1980). El área de Piedras Blancas corresponde a un Páramo Desértico (Figura 1) que se encuentra incluido en el Piso Altiandino, a más de 4000m junto con el Desierto Periglacial. Este es denominado por Monasterio (1980b) como un rosetal alto y abierto, que consta de dos estratos de vegetación. El primer estrato de vegetación consta de rosetas arborescentes siempre verdes, que pueden alcanzar entre 1 a 3 metros de altura y de arbustos; las especies que integran este estrato de vegetación son todas perennifolias, abarcando una cobertura del 5 al 30%. El segundo estrato se presenta cerca del suelo, formado por plantas en cojín, hierbas y algunas rosetas acaules de pequeño tamaño, las formas de vida son todas perennes siempreverdes con hábitos leñosos o herbáceos, por lo que su cobertura tiende a permanecer a lo largo del año, sin embargo, esta varía entre el 2 y el 40%. Ambos estratos tienen la particularidad de encontrarse distribuidos como pequeñas islas, formando diversas

asociaciones según las características del relieve y el sustrato (Monasterio, 1980b).

Se puede apreciar un porcentaje de sustrato descubierto que varía entre 50 y 90%. La diferencia en los valores de cobertura de la vegetación y el porcentaje de sustrato descubierto se deben, por un lado, a la posición topográfica y al tipo de sustrato sobre los cuales se asienta el páramo desértico, como por otro, al rango altitudinal relativamente amplio de esta formación vegetal (Monasterio, 1979).



Figura 1. Páramo Desértico. Piedras Blancas. Foto A.R.

## 4.2 Clima

Según la clasificación de Köpen, el clima de los páramos de Venezuela corresponde al tipo H, fríos de alta montaña tropical. Como es característico, presentan regímenes casi isotérmicos en los diferentes pisos ecológicos, disminuyendo la temperatura media mensual con la altura, hasta llegar a temperaturas medias muy bajas en la alta montaña (Hofstede et al, 2003).

La distribución de la precipitación está fuertemente influenciada por el relieve. En la cordillera de Mérida, las laderas orientadas hacia la vertiente del Lago de Maracaibo (Noroeste) presentan un patrón bimodal de precipitaciones (patrón lacustre), con dos mínimos, uno a principios de año y un segundo mínimo entre junio y agosto. En contraposición, las vertientes y valles expuestos al Sureste, orientadas hacia los llanos occidentales de Venezuela, presentan un patrón unimodal (patrón llanero), con un máximo entre junio y agosto y un mínimo en enero, sin embargo, en ambos casos se muestra una estación seca bien marcada (Hofstede et al, 2003).

En Piedras Blancas, las lluvias muestran un régimen unimodal, con una precipitación media anual de 798 mm, dando lugar a marcadas estaciones (Figura 2, este climadiagrama pertenece a la zona más cercana a Piedras Blancas). Desde diciembre hasta marzo se encuentran los meses más secos y se presenta con cielos despejados. Entre abril y noviembre se concentran las lluvias con una espesa cobertura de nubes, neblina y lluvia frecuente. (Monasterio y Reyes, 1980).

La temperatura media anual es de 2.8°C, casi constante a través del año, sin embargo, las fluctuaciones de temperatura diarias son pronunciadas, especialmente en la estación seca con una temperatura máxima (18°C) y una mínima (-8°C), que puede caer bajo el mínimo de congelación en cualquier noche del año (Monasterio y Reyes, 1980; Meinzer y Goldstein, 1985).

La humedad puede estar limitada principalmente por las bajas temperaturas del suelo y de la planta más que por los bajos niveles de humedad del suelo, esto ocurre durante la mayor parte del año (Goldstein y Meinzer, 1983).

La radiación es intensa, especialmente durante los días despejados de la estación seca y los vientos son casi continuos durante el día a través de todo el año, presentándose con mayor velocidad durante la estación seca (Smith, 1981).

Los suelos en general son marrón oscuro o negros, húmicos, ácidos y bajos en nutrientes, desarrollados sobre sedimentos recientes de origen glaciar y fluvio-glaciar (Azócar, 1974; Baruch, 1979). Predomina la presencia de roca y arena y hay muy poca producción de materia orgánica, por lo tanto, disminuye la capacidad de retención de agua por ser suelos esqueléticos, rocosos y poco profundos (Malagón, 1982). Durante la estación seca, es común la formación de agujas de hielo en el suelo, que originan la solifluxión. Este fenómeno puede tener una profunda importancia ecológica, ya que el establecimiento de plántulas se ve restringido sólo a sitios protegidos, como alrededor de rocas y cojines, en los cuales se almacena calor durante la noche e impide la solifluxión (Monasterio, 1979; Pérez, 1984).

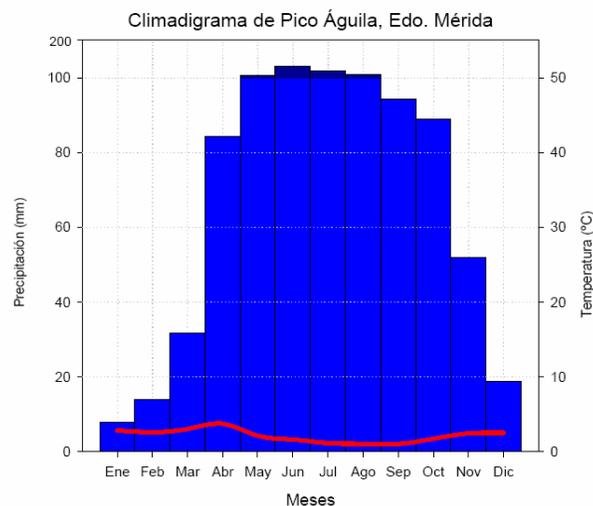


Figura 2. Climadiagrama de Pico El Águila. Edo. Mérida. Datos tomados de Monasterio, 1980.

### **4.3. Geología.**

Los Andes venezolanos han estado expuestos a los procesos geológicos característicos del Cuaternario. Los principales depósitos cuaternario de esta región son: 1) till morrénico en forma de morrenas laterales y terminales y diamictitas pobremente expuestas; 2) sedimentos fluvio-glaciales en forma de terrazas asociadas a la degradación de áreas bajo la influencia de los glaciares; y 3) depósitos fluviales que forman terrazas espectaculares por debajo de los niveles de los depósitos anteriores (Schubert, 1979).

Por encima de los 3000m, la glaciación fue intensa, esto lo indican las múltiples evidencias geomórficas, entre ellas un complejo sistema de morrenas, los circos, aristas, picachos o agujas, y los valles glaciales con sus estrías, surcos, abrasión y fracturamiento (van der Hammen, 1974).

Los rasgos geomorfológicos de origen periglacial, actualmente están presentes en la zona andina entre los 3600m y 4700m. Entre ellos: los microescalones de ladera, los derrubios de canto que cubren las laderas de muchos valles glaciales, el suelo estriado propagado por encima de los 4000m, las bandas no escogidas y restringidas a las partes mas altas (por encima de los 4200m), los polígonos y los círculos escogidos en las áreas planas (Schubert, 1979).

## 5. DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE.

Cuatrecasas describe en 1976 a *Coespeletia moritziana*, y la ubica en la nueva Subtribu Espeletiinae de la Tribu Heliantheae (Asteraceae).

Posee hábito caulirrosulado de máximo abrigo conocido, la inflorescencia se desarrolla en un largo eje que termina en cabezuelas solitarias (Vareschi, 1970), las hojas son delgadas, finas, amarillas y menos pubescentes al compararlas con las hojas de otras especies. Sus raíces son finas y extensivas y penetran por las grietas de las rocas para beneficiarse del suelo esquelético orgánico-mineral (Cuatrecasas, 1979; Monasterio, 1980b).

Exhibe características morfológicas como: protección del meristema apical por las hojas nuevas, tronco erguido simple, recto y columnar; una capa gruesa de hojas marcescentes que rodean al tallo (que actúa como aislante térmico); voluminosa medula central que se presenta en los tallos de todas las especies; hojas coriáceas cubiertas de indumento más o menos compacto. Estas características son señaladas por diversos autores como adecuadas para crecer en ambientes con condiciones extremas como los páramos (Smith, 1974; y Baruch y Smith 1974; Cuatrecasas, 1979; Smith 1981; Azocar y Rada, 1993).

*Coespeletia moritziana* puede encontrarse en afloramiento rocosos, formados por rocas desnudas, fracturables y aguzados; cumbres; crestas de circos; escalones rocosos; aristas y picos y puede alcanzar mayor tamaño y un porte rígido y erguido cuando se encuentra en derrubios de grandes bloques, posee un rango altitudinal entre los 4000 y 4.500 m (Monasterio, 1980b y Orozco, 1986).

### **5.1. Estadios de crecimiento. Juvenil, Intermedio y Adulto.**

Para la realización de este trabajo se utilizaron plantas de *Coespeletia moritziana* con diferentes estadios de crecimiento, de los cuales se seleccionaron, estadio juvenil, estadio intermedio y estadio adulto.

Se utilizó un criterio morfológico para seleccionar dichos estadios, además, a través de observaciones se corroboró que las únicas plantas en edad reproductiva eran las adultas.

Las características morfológicas tomadas en cuenta fueron:

- a) Tamaño de la hoja (cm).
- b) Diámetro de la roseta (cm).
- c) Tamaño total de la planta (cm).

Los individuos juveniles se encuentran al ras del suelo, con hojas entre 15 y 18 cm de longitud, con diámetro de la roseta entre 20 y 25 cm y altura aproximada de la planta entre 20 y 25 cm (Figura 3a). Los individuos intermedios poseen tallos muy poco desarrollados, con hojas entre 20 y 25 cm de longitud, las rosetas de mayor tamaño con 30 cm de diámetro aproximadamente y las plantas con una altura entre 30 y 35 cm (Figura 3b). Los individuos adultos se presentan con el tallo bien desarrollado, entre 35 y 40 cm recubierto de hojas marcescentes, las hojas con una longitud entre 25 y 30 cm, la roseta con un diámetro entre 55 y 60 cm y con un altura de la planta entre 90 y 100 cm, con escapos bien desarrollados (Figura 3c).



Figura 3. Distintos estadios de crecimiento de *Coespeletia moritziana*  
a) estadio Juvenil; b) estadio intermedio; c) estadio adulto. Fotos. A.R

## **6. METODOLOGÍA.**

### **6.1. Medidas de Campo.**

Este trabajo se llevó a cabo durante la época seca (febrero 2006) y la época húmeda (entre julio y noviembre 2007), realizando un total de 3 cursos diarios de medidas para cada época.

Se realizaron cursos diarios de variables microclimáticas como: temperatura del aire, temperatura foliar, humedad relativa y radiación fotosintéticamente activa y de variables ecofisiológicas como: asimilación de CO<sub>2</sub>, conductancia estomática, transpiración y potenciales hídricos foliares. Estas variables fueron medidas a intervalos de 1 a 2 horas, para cada curso diario entre las 09:00 y las 18:00 h.

El área en donde se encontraban los tres estadios de crecimiento de la especie en estudio, abarcó 100m<sup>2</sup> aproximadamente. Los individuos por estadio estaban separados entre 30 y 50cm de distancia y entre estadios, entre 5 y 8 metros de distancia.

#### **6.1.1 Variables microclimáticas.**

##### Temperatura del Aire y Temperatura Foliar.

Se midieron con termopares de cobre-constantan conectados a un teletermómetro digital (DATA PRECISIÓN Corp). Estas temperaturas se midieron

en tres (3) individuos de cada estadio de crecimiento de la especie en estudio. Para la temperatura foliar se colocaron los termopares en el envés de la hoja y para la temperatura del aire los termopares se colocaron a nivel de las hojas protegidas de la radiación incidente por la misma roseta (Figura 4).

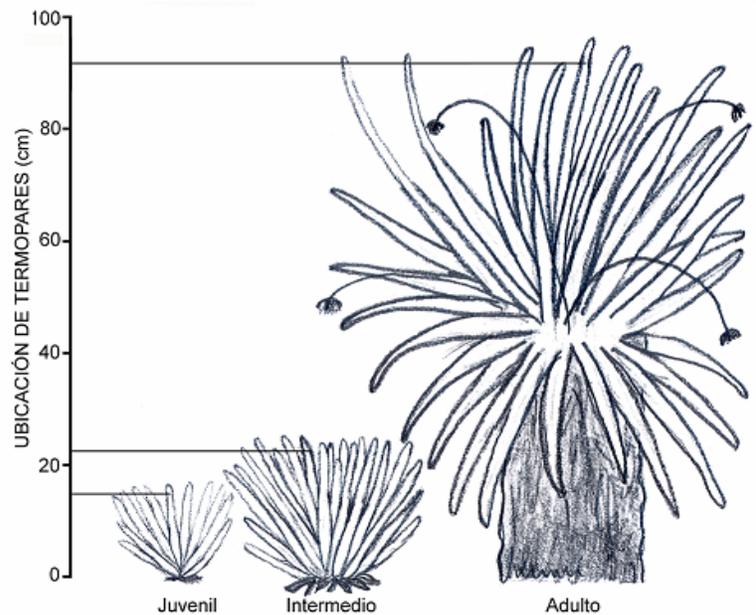


Figura 4. Diseño del muestreo para la toma de los datos microclimáticos en el Páramo Desértico.

### Humedad Relativa.

Se utilizó un higrómetro digital.

Estos datos junto a los datos de temperatura del aire y temperatura foliar se usaron para calcular la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) a través de tablas de presión de saturación (Percy *et al*, 1989) utilizando la formula:

$$DPV = Ph - (Pa * HR/100).$$

Donde: Ph = presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja (KPa).

Pa = presión de saturación de vapor del aire (KPa).

HR = humedad relativa (%).

#### Radiación fotosintéticamente activa (RFA).

Se midió a través de una fotocélula de selenio incorporada a la cámara foliar del equipo de intercambio de gases LCA-4, ADC, Ltd.

#### **6.1.2. Variables ecofisiológicas (respuestas de las plantas).**

En este caso se miden dos (2) hojas de tres (3) individuos para cada uno de los estadios (juvenil, intermedio y adulto).

#### Intercambio de Gases.

Las mediciones de intercambio de gases se realizaron con un sistema portátil (sistema LCA-4, ADC Ltd), operado de modo abierto. Este consiste en una cámara foliar, una unidad de suministro de aire y un analizador infrarrojo de gases. La cámara foliar donde se encierra una porción de la hoja, posee un sensor para medir humedad, un termistor para medir la temperatura del aire y sensor cuántico para mediciones de radiación fotosintéticamente activa. El material foliar se coloca dentro de la cámara por donde pasa un flujo de aire controlado, con concentraciones conocidas de vapor de agua y de CO<sub>2</sub>. Las tasas de transpiración, conductancia y fotosíntesis, se determinan a través de la tasa de flujo de aire, del área foliar que se encuentra dentro de la cámara y de las diferencias en concentración de vapor de agua y de dióxido de carbono del aire

que entra y sale de la cámara (concentración de referencia y análisis, respectivamente).

Los cálculos del intercambio de gases fueron hechos según Long y Hällgren (1987) ver anexo 1.

Estos datos se utilizaron para obtener los promedios para cada una de las variables estudiadas, además se realizaron gráficas de radiación fotosintéticamente activa, asimilación de CO<sub>2</sub>, conductancia estomática y transpiración para ambas estaciones.

#### Potencial Hídrico.

Se seleccionaron tres (3) individuos por cada estadio en estudio y se cortó una hoja por individuo para las mediciones.

Las medidas de potencial hídrico se realizaron con una bomba de presión de Scholander (PMS mod 600). El trabajo consiste en introducir tallos cortados en una cámara hermética, a la que se le aplica presión positiva de manera que venza la presión negativa (tensión) de la columna de agua que se encuentra en el xilema de la planta. La presión de nitrógeno se controla mediante una válvula, hasta lograr que retorne la columna de agua a la superficie cortada expuesta a la presión atmosférica, haciendo la medida de la presión compensada en un manómetro integrado al instrumento.

## 6.2. Medidas de Laboratorio.

### Curvas Presión – Volumen.

Se recortaron hojas de individuos de los tres estadios de *Coespeletia moritziana* (n =3, por estadio) se colocaron en recipientes con agua y luego se recortó el extremo del pecíolo para evitar la entrada de burbujas de aire al xilema. Los recipientes se cubrieron con bolsas de plástico para evitar pérdidas de agua por transpiración y se trasladaron al laboratorio donde se mantuvieron por espacio de 14 a 16 horas en la oscuridad para permitir su completa saturación. Se determinó el peso saturado (peso fresco) a cada hoja (n=3) y se midió el potencial hídrico con la bomba de presión de Scholander, despresurizando lentamente la cámara para evitar producir daño del tejido foliar. Estas hojas se dejan transpirar libremente, sin colocarlas en el agua y mientras perdían agua, se midió el potencial hídrico foliar y el peso fresco.

Las medidas se realizaron en un lapso de 6 a 8 horas, en donde los primeros intervalos de mediciones fueron de 10 a 15 minutos, luego esto fue incrementando de 30 minutos a 1 hora, hasta que los cambios de potencial hídrico se hicieron muy pequeños.

Luego las muestras se colocaron en una estufa a 60°C, para obtener el peso seco.

A partir del método de curvas presión-volumen propuesto por Tyree y Hammel (1972) ver anexo 2, se determinaron los componentes del potencial hídrico foliar: potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ( $\Psi\pi^0$ ) y potencial osmótico de saturación ( $\Psi\pi^{100}$ ).

## **7. ANÁLISIS ESTADÍSTICO.**

Para determinar si existen diferencias significativas en el intercambio de gases, en las relaciones hídricas y en el microclima entre la época húmeda y la época seca se realizó el test no paramétrico de Mann-Whitney (prueba U) de comparación de medias para 2 muestras y el test no paramétrico de Kruskal-Wallis de comparación de medias para más de 2 muestras.

## **8. RESULTADOS.**

De los cursos diarios de variables microclimáticas, relaciones hídricas e intercambio de gases, realizados según lo indicado anteriormente en la metodología (para la época húmeda y seca), se calcularon los promedios ya que para todos los cursos de cada época, las mediciones se realizaron a las mismas horas. Estos se presentan en gráficos y tablas para cada estadio.

### **8.1. Época Húmeda.**

#### **8.1.1. Variables Microclimáticas.**

La figura 5, muestra los cursos diarios para: radiación fotosintéticamente activa (RFA), temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta) y diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (DPV). Estas variables fueron estudiadas,

a las alturas correspondientes de los estadios juvenil, intermedio y adulto de *Coespeletia moritziana* durante la época húmeda.

La radiación fotosintéticamente activa se comportó de forma muy similar para los tres estadios a lo largo del día. Para esta variable los menores valores se observaron al final de la tarde (Fig 5a). Tanto la temperatura del aire como la temperatura foliar (Fig 5b y 5d, respectivamente) presentaron una ligera variación a lo largo del día; para ambas temperaturas se alcanzaron los mayores valores en los individuos juveniles.

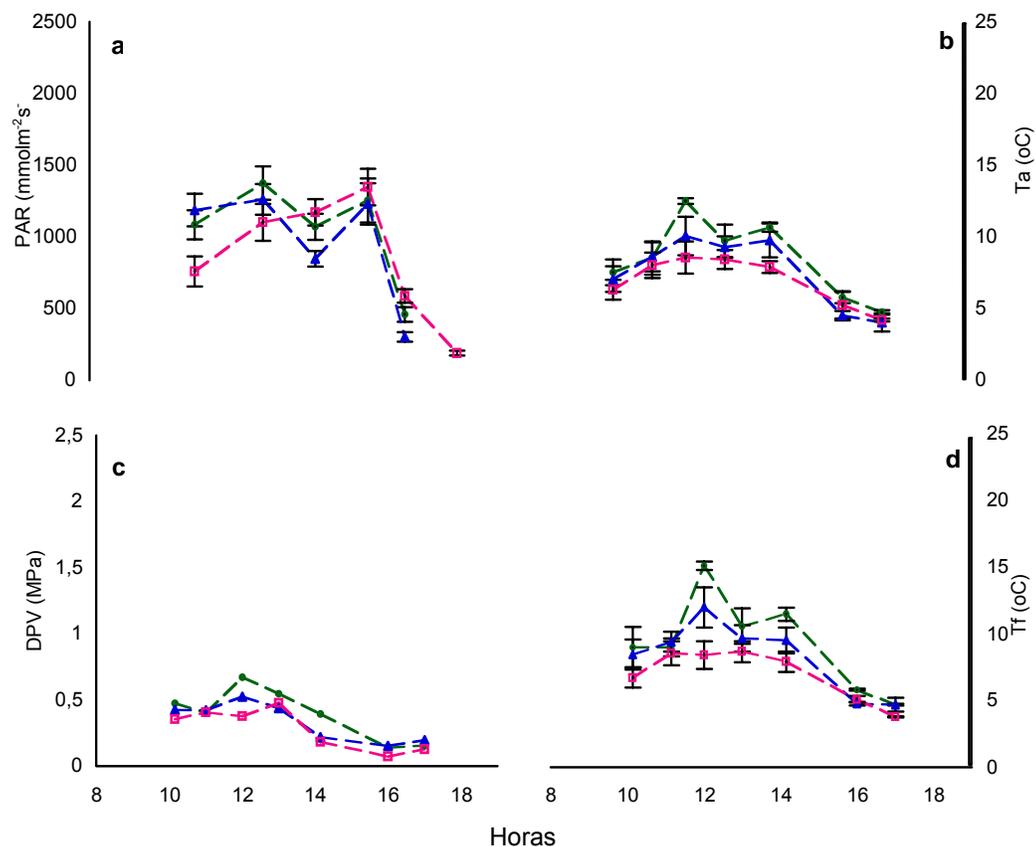


Figura 5. Cursos diarios de variables ambientales para los tres estadios de *Coespeletia moritziana* en la época húmeda. a) PAR: radiación fotosintéticamente activa, b) Ta: temperatura del aire, c) DPV: diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire, d) Tf: temperatura foliar. ○ Juveniles, ▲ Intermedio, □ Adultos.

Los valores de  $T_f$  promediaron  $9,6^{\circ}\text{C}$  para los juveniles,  $8,8^{\circ}\text{C}$  para los intermedios y  $7,5^{\circ}\text{C}$  para los adultos; estos promedios fueron siempre mayores que la temperatura media del aire correspondiente a cada estadio.

Por otro lado durante esta época húmeda el DPV presentó valores muy bajos con respecto a los de la época seca (como se verá en la sección referente a la misma); además se observó muy poca variación durante el día, en los tres estadios de crecimiento (Fig 5c). Sin embargo estos resultados muestran un ligero aumento en horas del mediodía, esto tiene sentido si tomamos en cuenta que tanto la temperatura foliar como la del aire fue mayor para este estadio. El valor promedio del DPV para cada estadio fue  $0,39\text{ KPa}$  en los juveniles,  $0,33\text{ KPa}$  para los intermedios y  $0,28\text{ KPa}$  en el caso de los adultos.

### **8.1.2 Variables Ecofisiológicas (respuestas de las plantas).**

Los tres estadios (juvenil, intermedio y adulto) presentaron un comportamiento divergente en la conductancia estomática ( $K_s$ ) durante la época húmeda (Fig 6c). El estadio juvenil mostró los mayores valores de  $K_s$  durante todo el período de medición (promediando  $100,40\text{ mmol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ) principalmente en horas de la mañana, con un fuerte descenso al mediodía seguido de una recuperación parcial al final de la tarde apreciándose una diferencia clara entre éste y el resto de estadios. Por su parte en el estadio intermedio no se observaron grandes cambios en los valores de la conductancia a lo largo del día;

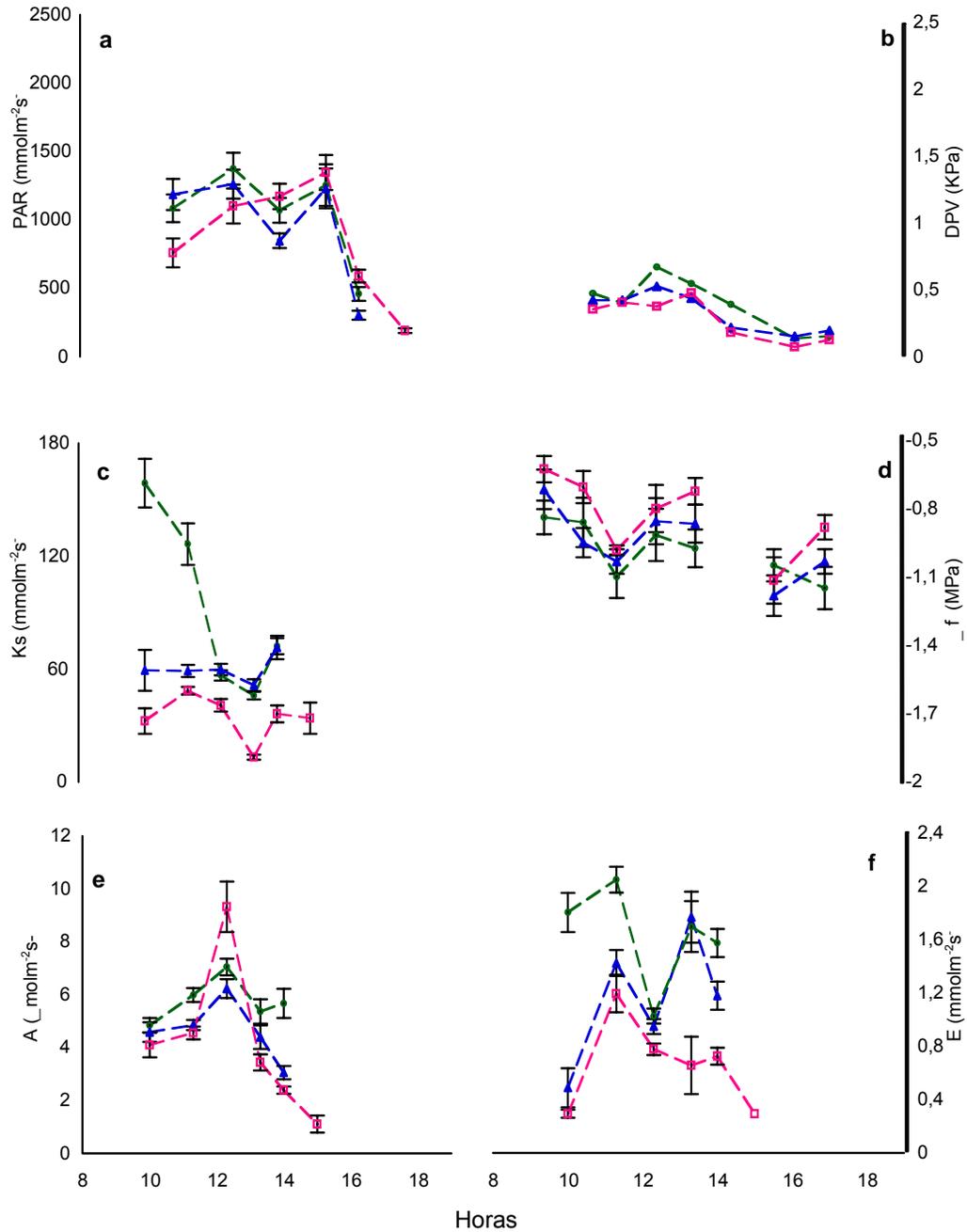


Figura 6. Cursos diarios de relaciones hídricas y asimilación de CO<sub>2</sub> para los tres estadios de *Coespeletia moritziana* en la época húmeda. a) PAR: radiación fotosintéticamente activa, b)DPV: diferencia de presión de vapor entre la hoja y aire, c) Ks: conductancia estoática, d) Ψ<sub>f</sub>: potencial hídrico foliar, e) A asimilación de CO<sub>2</sub>, f) E: transpiración.  
○ Juveniles, ▲ Intermedio, □ Adulto.

estos valores estuvieron entre 59 y 70  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con un promedio de 59,65  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Para el caso del estadio adulto se reportaron los valores más bajos de conductancia estomática (con un promedio de 32,44  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

Los potenciales hídricos ( $\Psi_f$ ) se mantuvieron altos y con poca fluctuación durante el día, además presentaron una leve disminución al mediodía en todos los estadios, pero con una pequeña diferencia en sus valores (Fig 6d).

Los individuos juveniles mostraron los potenciales más bajos durante todo el curso de medición disminuyendo a medida que transcurría el día; además este bajo  $\Psi_f$  coincide con los máximos DPV para el estadio. El valor promedio para los juveniles fue -0,94 MPa.

El estadio adulto presentó los valores más altos del potencial con un ligero aumento al final de la tarde, lo cual difiere de lo observado para el estadio juvenil.

Así mismo, el estadio intermedio se comportó de forma similar obteniéndose finalmente, valores promedios de potencial hídrico para esta época de -0,90 y -0,78 MPa, respectivamente.

Las tasas de asimilación de  $\text{CO}_2$  (A) para la época húmeda fueron muy similares para los tres estadios. En todos estos, hubo al mediodía un pequeño aumento de A, la cual bajó progresivamente durante el resto de la tarde de la misma forma en la que disminuyó la radiación (Fig 6a y Fig 6e). Los valores mas altos de A le correspondieron al estadio juvenil lo que coincide con la alta conductancia estomática observada para este mismo estadio, el cual finalmente presentó un valor promedio para A de 5,64  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Este comportamiento fue inverso en los adultos, es decir, menores valores de asimilación y menores

valores de conductancia estomática, sin embargo, en este caso, se observa un pico de ascenso al mediodía que no se corresponde con ningún pico en la PAR, ni en el Ks.

Por su parte, para el estadio intermedio los valores se mantuvieron muy cercanos al estadio adulto mostrando promedios de asimilación de 4,60 y 3,88  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivamente.

En la transpiración (E) se observaron patrones de comportamiento distintos para los tres estadios (Fig 6f). Por un lado, el juvenil presentó los valores más altos durante todo el curso con un fuerte descenso al mediodía, con un valor promedio de 1,70  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; mientras que los estadios intermedio y adulto exhibieron valores muy similares a tempranas horas de la mañana, sin embargo después de las 12:30 pm el comportamiento varió, observándose una disminución en los adultos y un aumento en los intermedios, estos individuos además presentaron una disminución al final de la tarde. Los menores valores de E fueron exhibidos por las plantas adultas promediando 0,68  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mientras que el valor promedio de las intermedias fue 1,11  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

De los componentes del potencial hídrico foliar calculados a través de las curvas presión-volumen se consideraron el potencial osmótico de saturación ( $\Psi\pi^{100}$ ) y el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ( $\Psi\pi^{\circ}$ ) para determinar si se produce un ajuste osmótico en cualquiera de los tres estadios de *Coespeletia moritziana* estudiados. Todos estos valores se muestran en la tabla 1, conjuntamente con el potencial hídrico foliar mínimo ( $\Psi_f \text{ mín}$ ) de cada estadio medidos en campo, el cual también es considerado para la determinación del ajuste osmótico.

Los valores más positivos de  $\Psi\pi^{100}$  y  $\Psi\pi^0$  se encontraron en el estadio adulto, mientras que el intermedio presentó los más negativos. Por su parte el juvenil exhibió valores intermedios a los determinados para los dos estadios restantes. El  $\Psi_f$  mínimo para cada estadio en ningún momento fue más bajo que el  $\Psi\pi^0$  en esta estación. Se encontraron diferencias significativas de  $\Psi\pi^{100}$  entre los estadios juvenil y adulto con el estadio intermedio. Por otro lado,  $\Psi\pi^0$  presentó diferencias entre las plantas juveniles con las intermedias y las adultas.

Tabla1. Componentes del potencial hídrico del tejido foliar obtenidos mediante curvas presión-volumen y potencial hídrico foliar mínimo en la época húmeda para estadios de *Coespeletia moritziana*.

Estadio	$\Psi\pi^{100} \pm e$	$\Psi\pi^0 \pm e$	$\Psi_f \text{ mín} \pm e$
Juvenil	-1,40 $\pm$ 0,14 <sup>a</sup>	-1,93 $\pm$ 0,20 <sup>a, b</sup>	-1,15 $\pm$ 0,09
Intermedio	-1,70 $\pm$ 0,05 <sup>b</sup>	-2,10 $\pm$ 0,04 <sup>b</sup>	-1,18 $\pm$ 0,07
Adulto	-1,36 $\pm$ 0,05 <sup>a</sup>	-1,69 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	-1,12 $\pm$ 0,08

( $\Psi\pi^{100}$ ) potencial osmótico de saturación.

( $\Psi\pi^0$ ) potencial en el punto de pérdida de turgor.

( $\Psi_f \text{ mín}$ ) potencial hídrico foliar mínimo.

a, b y c diferencias significativas.

## 8.2. Época Seca.

### 8.2.1. Variables microclimáticas.

En la figura 7, se presentan las variaciones diarias promedio para cada hora de la radiación fotosintéticamente activa (PAR), temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta) y diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire

(DPV). Esto se presenta de igual forma para los estadios antes mencionados de *Coespeletia moritziana*, pero en este caso correspondiente a la época seca.

Durante este periodo de mediciones los días fueron despejados y muy soleados reportando para los tres estadios altos valores de radiación, con un considerable aumento al mediodía y un fuerte descenso al final de la tarde (Fig 7a). La temperatura foliar fue mayor que la temperatura del aire durante todo el curso de mediciones.

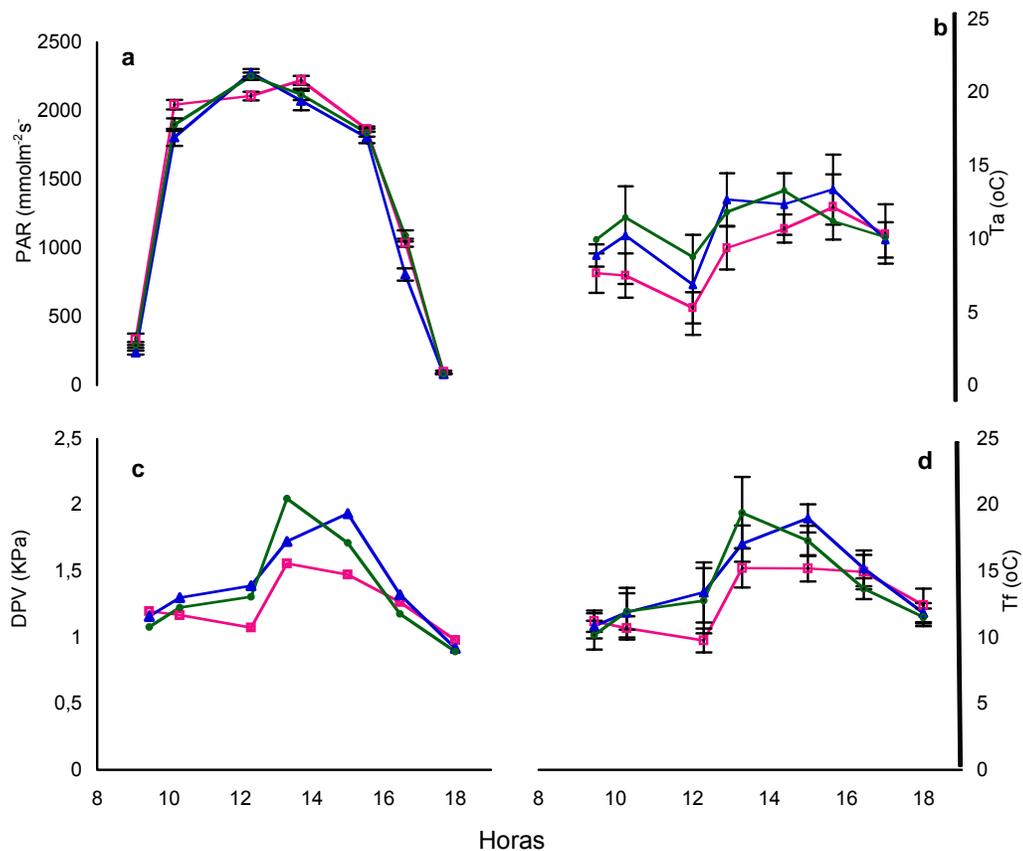


Figura 7. Cursos diarios de variables ambientales para los tres estadios de *Coespeletia moritziana* en la época seca. a) PAR: radiación fotosintéticamente activa, b) Tf: temperatura foliar, c) DPV: diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire, d) Ta: temperatura del aire. ○ Juveniles, ▲ Intermedio, □ Adultos.

La temperatura del aire presentó en promedio temperaturas muy cercanas entre los estadios juvenil e intermedio (10,98 y 10,64°C, respectivamente), mientras que el estadio adulto mostró las menores temperaturas en esta época (9,03°C).

La mayor temperatura foliar se encontró en los intermedios, mientras que las menores las alcanzó el estadio adulto (Fig 7d).

Así bien, los valores promedios de temperatura foliar reportados en la figura 7d son 13,83°C para juveniles, 14,18°C para intermedio y 12,79°C para adultos.

El comportamiento del DPV fue muy similar a lo largo del día en los tres estadios (Fig 7c); observándose un aumento entre las 12:00 m y 1:00 pm, lo que coincidió con los mayores valores de radiación y la mayor temperatura foliar; además se observó un descenso al final de la tarde. Por otra parte, el menor valor promedio para esta variable se registró en el estadio adulto (1,24 KPa), seguido del juvenil 1,34 KPa, y finalmente el intermedio (1,39 KPa).

### **8.2.2 Variables Ecofisiológicas (respuestas de las plantas).**

En los gráficos de la figura 8 se muestran los resultados obtenidos para la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (DPV), la conductancia estomática ( $K_s$ ), el potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ), la asimilación de  $CO_2$  (A) y la transpiración (E).

De los estadios estudiados, los juveniles tuvieron un comportamiento distinto al de los intermedios y los adultos respecto de la conductancia estomática

(Fig 8c). Los resultados mostraron en los juveniles la mayor conductancia estomática en las horas de la mañana.

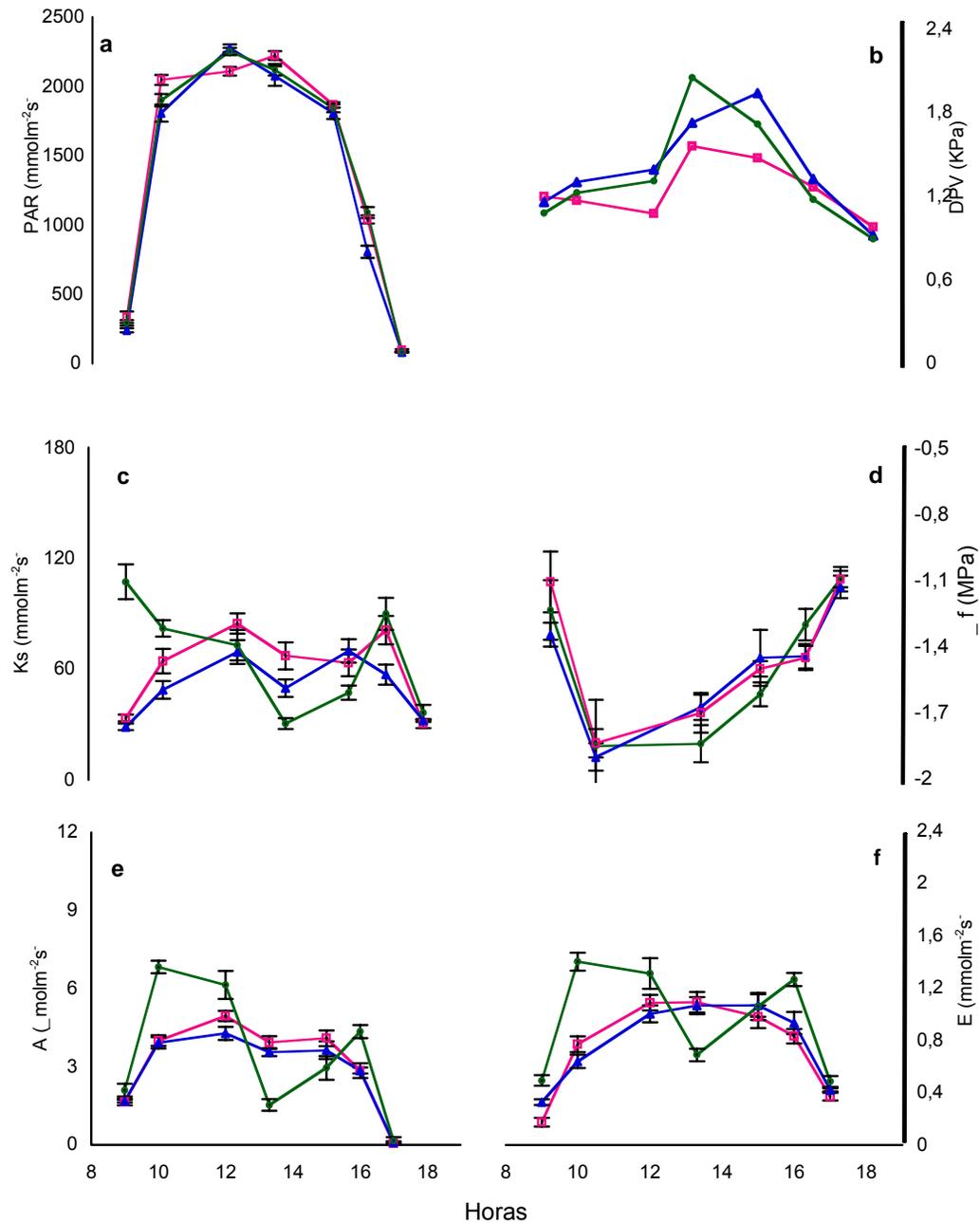


Figura 8. Cursos diarios de relaciones hídricas y asimilación de CO<sub>2</sub> para los tres estadios de *Coespeletia moritziana* en la época seca. a) PAR: radiación fotosintéticamente activa, b)DPV: tdiferencia de presión de vapor entre la hoja y aire, c) Ks: conductancia estoática, d) Ψf: potencial hídrico foliar, e) A asimilación de CO<sub>2</sub>, f) E: transpiración.

○ Juveniles, ▲ Intermedio, □ Adulto.

Asimismo, esta variable experimentó un fuerte descenso que duró varias horas en este estadio, reflejando así una fluctuación alta durante el curso diario. Sin embargo, las plantas juveniles presentaron el promedio de  $K_s$  más altos ( $66,80 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

Para las plantas intermedias y adultas la conductancia fue baja en las primeras horas de la mañana y a medida que transcurrió el día fue aumentando hasta que disminuyó nuevamente al final de la tarde.

Los intermedios exhibieron los valores más bajos ( $50,88 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), en adultos este  $K_s$  fue muy cercano a los juveniles ( $63,37 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Por otro lado, la conductancia estomática disminuyó de forma coincidencial a las horas de mayor temperatura foliar y mayores DPV (Fig 8a y 8b).

En cuanto al potencial hídrico ( $\Psi_f$ ) se observó un patrón muy similar para los tres estadios estudiados (Fig 8d). Los valores del potencial hídrico experimentaron una fuerte disminución a media mañana y permanecieron bajos durante todo el día con un ligero aumento al final de la tarde.

En general todos los estadios presentaron una reducción significativa de los valores del  $\Psi_f$ , en los cuales los juveniles e intermedios presentaron los  $\Psi_f$  más negativos  $-1,43$  y  $-1,46$  MPa, respectivamente, mientras que los adultos mostraron un  $\Psi_f$  más alto  $-1,39$  MPa.

La asimilación (A) presentó una mayor fluctuación en el estadio juvenil con una depresión a mediodía que coincidió con la menor conductancia. Para los otros dos estadios la tendencia fue similar con las menores tasas de asimilación a primeras horas y al final de la tarde (Fig 8e). La mayor tasa de asimilación se reportó con los juveniles seguido de los adultos ( $3,54$  y  $3,19 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ,

respectivamente) mientras que los intermedios tuvieron la menor asimilación durante todo el día ( $2,88 \mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

Un comportamiento muy similar al descrito anteriormente, fue observado en la transpiración (E), en la cual, tanto las plantas intermedias como las adultas aumentaron los valores de E a lo largo del día, lo que coincide con los DPV, encontrando valores promedios iguales para ambos estadios ( $0,77 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), mientras que las juveniles exhibieron un patrón análogo a la asimilación (Fig 8f), reportando la mayor transpiración para los tres estadios ( $0,97 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ).

Durante la estación seca se observaron los valores más bajos de los componentes del potencial hídrico del tejido foliar y del potencial hídrico foliar mínimo (Tabla 2). De los tres estadios, el intermedio alcanzó los valores más negativos de  $\Psi\pi^0$  y  $\Psi_f \text{ mín}$ , mientras que  $\Psi\pi^{100}$  fue menor en el estadio adulto. Los  $\Psi\pi^0$  y los  $\Psi_f \text{ mín}$  presentaron valores muy similares tanto en las plantas juveniles como en las adultas. Durante esta época  $\Psi_f \text{ mín}$  tampoco llegó a ser más bajo que  $\Psi\pi^0$  en ninguno de los tres estadios estudiados. Solo  $\Psi\pi^{100}$  presentó diferencias significativas entre los tres estadios.

Tabla 2. Componentes del potencial hídrico del tejido foliar obtenidos mediante curvas presión-volumen y potencial hídrico foliar mínimo en la época seca para *Coespeletia moritziana*.

Estadio	$\Psi\pi^{100} \pm e$	$\Psi\pi^0 \pm e$	$\Psi_f \text{ mín} \pm e$
Juvenil	$-1,70 \pm 0,14^a$	$-2,30 \pm 0,14$	$-1,85 \pm 0,21$
Intermedio	$-1,95 \pm 0,06^b$	$-2,35 \pm 0,04$	$-1,90 \pm 0,06$
Adulto	$-2,10 \pm 0,07^c$	$-2,30 \pm 0,07$	$-1,84 \pm 0,06$

( $\Psi\pi^{100}$ ) potencial osmótico de saturación.

( $\Psi\pi^0$ ) potencial en el punto de pérdida de turgor.

( $\Psi_f \text{ mín}$ ) potencial hídrico foliar mínimo.

a, b y c diferencias significativas entre estadios.

### 8.3. Variaciones Estacionales.

En la tabla 3, se muestran las diferencias estacionales de las variables ambientales estudiadas en los estadios de crecimiento de *Coespeletia moritziana*. En esta tabla se aprecia que todas las variables presentan promedios mayores para la época seca con respecto a la húmeda para todos los estadios. Además, la temperatura foliar fue mayor que la temperatura del aire también en los tres estadios. Estas diferencias entre estaciones son estadísticamente significativas.

Las diferencias estacionales de las variables ecofisiológicas de las plantas pueden apreciarse en la tabla 4. Los potenciales hídricos y su tendencia diaria fueron ligeramente similares entre los tres estadios de crecimiento durante las dos épocas, el menor  $\Psi_f$  se registro en el estadio juvenil y el mayor en el adulto. Entre épocas se observaron diferencias entre los valores obtenidos, encontrando para la época seca los  $\Psi_f$  más negativos.

En la época húmeda se encontraron los mayores valores de  $K_s$ ,  $E$ , y  $A$  en los estadios juvenil e intermedios, a diferencia del estadio adulto que presentó el mayor valor de conductancia estomática y transpiración en la época seca, mientras que la asimilación de  $CO_2$  mostró valores similares para este estadio en las dos épocas estudiadas.

El flujo transpiratorio tiende a aumentar con el DPV y es mayor en las plantas juveniles con respecto a las intermedias y adultas. En las plantas adultas este parámetro difiere al igual que  $K_s$  en cuanto al comportamiento entre las épocas estudiadas, es decir, durante la época seca, la transpiración tiende a

aumentar igual que la conductancia estomática, mientras que para juveniles e intermedias Ks y E tienen los menores valores durante esta época.

Tabla 3. Valores promedios de variables ambientales en las épocas húmeda (EH) y seca (ES) de los tres estadios de *Coespeletia moritziana*. PAR: radiación fotosintéticamente activa, Tf: temperatura foliar, Ta: temperatura del aire y DPV: diferencia de presión de vapor hoja-aire.

Estadios	Época	PAR ± S	Tf ± S	Ta ± S	DPV ± S
Juvenil	EH	1096,36 ± 56,21*	9,60 ± 0,60*	8,70 ± 0,47*	0,39 ± 0,07*
	ES	1402,13 ± 42,34	13,83 ± 0,70	11,00 ± 0,90	1,24 ± 0,08
Intermedio	EH	1024,27 ± 55,09*	8,80 ± 0,50*	8,10 ± 0,45*	0,33 ± 0,07*
	ES	1317,76 ± 46,14	14,18 ± 0,60	10,60 ± 0,80	1,39 ± 0,13
Adulto	EH	961,24 ± 55,99*	7,50 ± 0,37*	7,40 ± 0,32*	0,28 ± 0,06*
	ES	1448,54 ± 40,20	12,79 ± 0,50	9,00 ± 0,60	1,34 ± 0,16

(S) Desviación estándar de los cursos diarios.

\*Diferencias significativas entre estaciones.

En cuanto a la eficiencia del uso del agua (EUA), el estadio intermedio y el adulto mostraron una disminución de sus valores promedios en la época seca con respecto a la época húmeda. Solo el estadio juvenil presentó un pequeño aumento del valor promedio en la época seca.

Todos estos parámetros mostraron diferencias estadísticas significativas, inclusive la asimilación de CO<sub>2</sub>, sólo que este último presentó una diferencia más pequeña en comparación a las diferencias estadísticas encontradas para los otros parámetros.

Tabla 4. Valores promedios de las variables de respuesta en las época húmeda (EH) y seca (ES) de los estadios de *Coespeletia moritziana*.  $\Psi_f$ : potencial hídrico, Ks: conductancia estomática, E: transpiración, A: asimilación de CO<sub>2</sub>, A/E: eficiencia de uso de agua.

Estadios	Época	$\Psi_f \pm e$	Ks $\pm e$	E $\pm e$	A $\pm e$	EUA $\pm e$
Juvenil	EH	-0,94 $\pm$ 0,38*	100,40 $\pm$ 5,43*	1,70 $\pm$ 0,06*	5,64 $\pm$ 0,17*	3,30 $\pm$ 1,26*
	ES	-1,43 $\pm$ 0,62	66,80 $\pm$ 2,71	0,97 $\pm$ 0,03	3,54 $\pm$ 0,16	3,63 $\pm$ 0,38
Intermedio	EH	-0,90 $\pm$ 0,36*	59,65 $\pm$ 3,41*	1,11 $\pm$ 0,06*	4,60 $\pm$ 0,16*	4,12 $\pm$ 1,29*
	ES	-1,46 $\pm$ 0,43	50,88 $\pm$ 1,97	0,77 $\pm$ 0,02	2,88 $\pm$ 0,10	3,71 $\pm$ 0,38
Adulto	EH	-0,78 $\pm$ 0,34*	32,44 $\pm$ 2,12*	0,68 $\pm$ 0,04*	3,88 $\pm$ 0,19*	5,66 $\pm$ 1,57*
	ES	-1,39 $\pm$ 0,56	63,37 $\pm$ 2,47	0,77 $\pm$ 0,02	3,19 $\pm$ 0,10	4,10 $\pm$ 0,29

(S) Desviación estándar de los cursos diarios.

\*Diferencias significativas entre estaciones.

#### 8.4. Relación entre las variables de respuestas de las plantas.

En este caso se analizó la relación entre la conductancia estomática (Ks) y el potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) y la relación entre Ks y la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (DPV) mediante diagramas de dispersión (Fig 9 y 10).

El Ks tendió a disminuir a medida que descendió el  $\Psi_f$  y en la misma medida que aumentó el DPV, durante las dos épocas estudiadas. Esta tendencia se observó solo en los individuos juveniles (Fig. 9a y 10a). Los intermedios no mostraron un aumento de Ks en relación a  $\Psi_f$  negativos ni a DPV altos (Fig. 9b y 10b); por lo que se observó un comportamiento estable para ambas épocas en cuanto a estos parámetros, lo que pareciera indicar una independencia de la conductancia estomática con respecto de los otros dos parámetros. Por su parte en los adultos se observó un aumento de la conductancia estomática a medida

que disminuyeron los potenciales y aumentó el DPV durante la época seca (Fig. 9c y 10c).

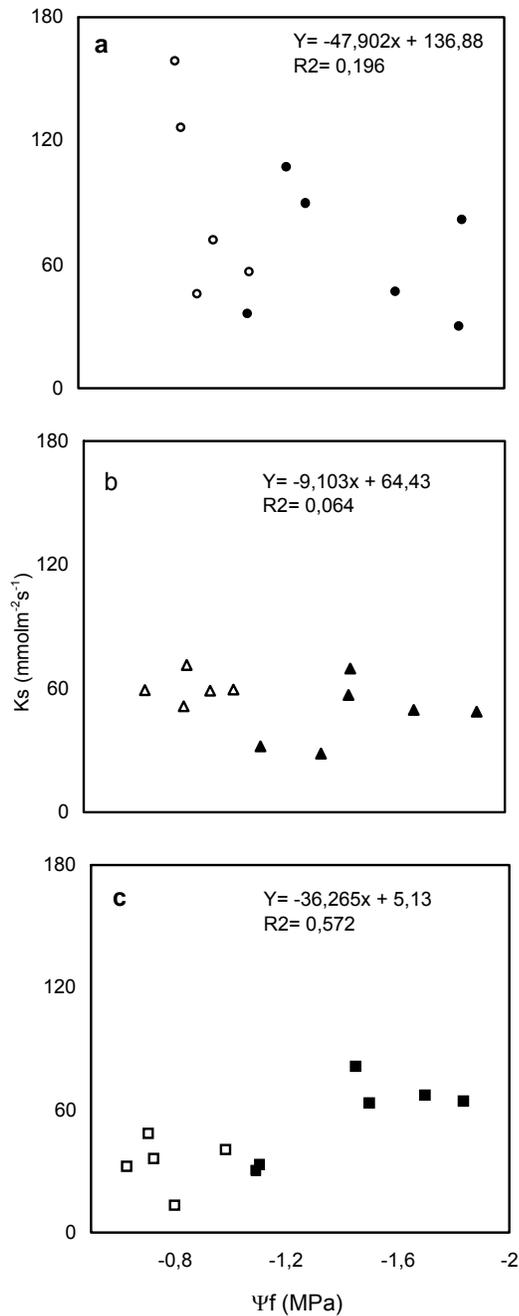


Figura 9. Relación entre la conductancia foliar ( $K_s$ ) y el potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) de estadios de *Coespeletia moritziana* en las épocas húmeda  $\square$  y seca  $\blacksquare$ : a: Juvenil, b: intermedio, c: adulto.

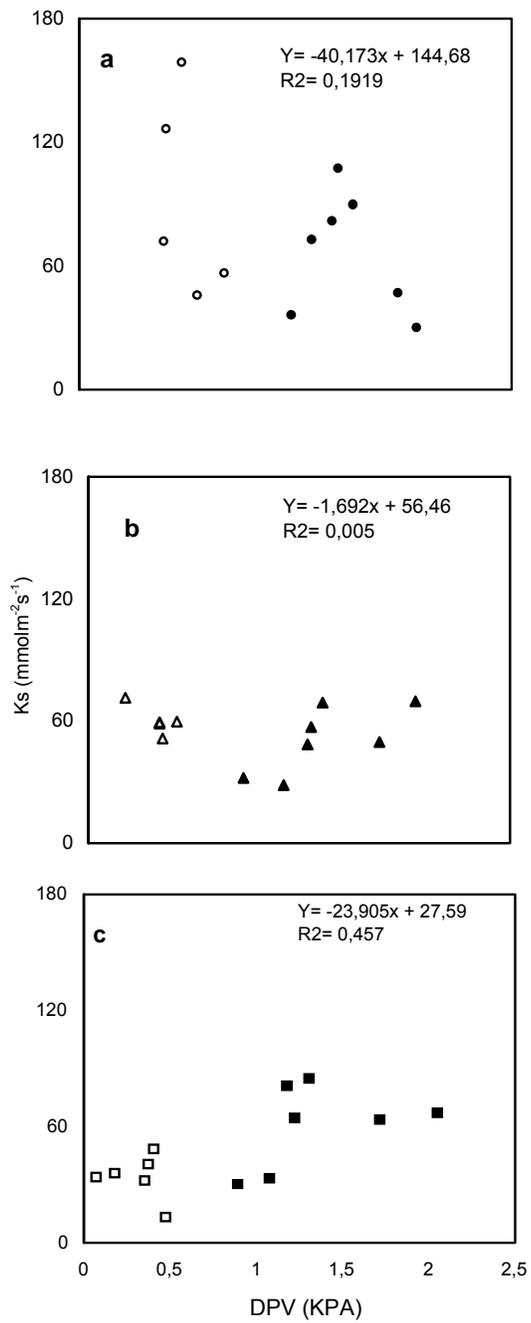


Figura 10. Relación entre la conductancia foliar (Ks) y la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (DPV) de estadios de *Coespeletia moritziana* en las épocas húmeda □ y seca ■ a: Juvenil, b: intermedio, c: adulto.

## **9. DISCUSIÓN.**

A continuación se discutirán los resultados obtenidos estableciendo comparaciones entre las respuestas dadas por los distintos estadios de crecimiento (juvenil, intermedio y adulto) de la roseta gigante *Coespeletia moritziana*, a las condiciones ambientales de estrés en las que habitan. Además se discutirá si este comportamiento es análogo o difiere de otras rosetas gigantes estudiadas previamente.

### **9.1. Variables ambientales (microclima).**

Dentro del perfil suelo-aire los estadios de crecimiento representan un gradiente de altura. A nivel del suelo el estadio juvenil con una altura entre 15 y 18cm, el estadio intermedio 20 y 25cm y el estadio adulto con 90cm aproximadamente; cada uno representando una temperatura del aire dentro del gradiente.

La diferencia obtenida en la temperatura de las plantas sugiere que cada estadio se desarrolla en un microambiente con características microclimáticas específicas a las que deben adaptarse las plantas para ser exitosas.

El gradiente de temperatura representado por el tamaño de estos estadios presentó mayores temperaturas a lo largo del mismo durante la época seca en los cursos de mediciones realizados, debido principalmente a la escasa nubosidad que permitió un mayor impacto de la radiación, lo que a su vez se reflejó en una mayor temperatura foliar.

Estas mayores temperaturas foliares traen como consecuencia la pérdida de agua por parte de la planta debido a la diferencia con la presión de vapor de agua en el aire. En este trabajo se observó que solo las plantas juveniles solventaron este problema disminuyendo la conductancia estomática.

## **9.2 Variable de respuesta de las plantas.**

Uno de los componentes del potencial hídrico, el potencial de turgor juega un papel muy importante en el mantenimiento de ciertas funciones fisiológicas como el movimiento estomático, transporte a través de la membrana y la expansión y división celular (Zimmerman, 1978; Hsiao et al, 1976).

Todos los estadios presentaron una mayor disminución de los potenciales osmóticos de saturación ( $\Psi\pi^{100}$ ) y de los potenciales en el punto de pérdida de turgor ( $\Psi\pi^0$ ) en la época seca, lo que indica que se produjo ajuste osmótico debido a la intensidad del período de sequía. Según Orozco (1986) este ajuste osmótico es uno de los mecanismos que permite el mantenimiento del turgor celular compensando el efecto de rápida pérdida de turgor que ocasionan las paredes rígidas en los afloramientos rocosos. De manera que *C. moritziana* gracias a este mecanismo posee una ventaja para habitar en los afloramientos rocosos. Además el ajuste osmótico debe ser una importante estrategia en las plantas pequeñas para soportar los períodos de sequía, ya que ellas no poseen mecanismos especializados para la retención de agua como la médula de las adultas, lo que podría explicar lo anteriormente descrito de la disminución de la

conductancia en las juveniles durante la época seca, a medida que aumentó el DPV y disminuyó el potencial hídrico.

El potencial hídrico foliar mínimo siempre fue mayor que los potenciales osmóticos en el punto de pérdida de turgor, lo que indica que estas plantas no llegaron a perder turgor en ningún momento. Los bajos valores obtenidos de  $\Psi\pi^{100}$ ,  $\Psi\pi^0$  y  $\Psi_f$  muy negativos, coinciden con los obtenidos por Orozco (1986) para estadios juveniles de *C. moritziana*. Esta autora argumentó que dicho valores son característicos de una planta tolerante a la sequía y que además las plantas tolerantes son pioneras en la colonización de afloramientos rocosos y suelos poco profundos, lo que sugiere que *C. moritziana* es una planta que presenta mecanismo de tolerancia al déficit hídrico. Los valores de potencial hídrico obtenidos en todos los estadios estudiados, fueron más negativos que los reportados para plantas adultas de otras especies de rosetas gigantes. Goldstein *et al* (1984) reportaron potenciales hídricos para *Espeletia lutescens* (Cuatrec. & Aristeg) -0,5Mpa, *Coespeletia spicata* -0,7Mpa y *Espeletia schultzii* -0,75Mpa; mientras que Meinzer y Goldstein (1985) y Rada *et al* (1998) reportaron valores de  $\Psi_f$  de -1,0 Mpa para *Espeletia schultzii*. El patrón de  $\Psi_f$  obtenido por Orozco (1986) en especies juveniles fue *C. timotensis* > *C. spicata* > *C. moritziana*.

Existen diversos factores que pueden regular el movimiento de apertura y cierre estomático de las plantas, entre estos tenemos: radiación, estado hídrico de la planta, temperatura foliar, humedad del suelo y del ambiente y concentración de CO<sub>2</sub> (Hall *et al*, 1976). Tanto en la época seca como en la época húmeda la baja conductancia estomática en el estadio juvenil está relacionada con el incremento en el DPV y los bajos potenciales hídricos, la cual se observa tanto en

los gráficos de cursos diarios como en los de dispersión donde se muestra una correlación significativa entre estas variables. Durante la época seca este patrón de la conductancia estomática es bien marcado debido a la fuerte radiación, originando que los DPV sean mayores, lo que a su vez causa el cierre de los estomas por una fuerte regulación. Esta tendencia de disminución de la conductancia a medida que aumenta el DPV ha sido ampliamente estudiada para otras especies y hábitats (Turner, et al, 1985; Goldstein *et al*, 1989; Alvarez, 1996). Es importante destacar que a pesar de la disminución de  $K_s$  durante la época seca, las plantas juveniles presentaron en promedio los valores de conductancia estomática más altos.

En el estadio intermedio la conductancia parece no estar afectada por ningún parámetro, pues en ambas épocas estudiadas las diferencias en los valores no son muy altas. Las relaciones entre el  $K_s$  y DPV así como el  $K_s$  y  $\Psi_f$  no muestran correlación alguna. Estos resultados pudieran ser explicados si en este estadio de vida ya se estuviera desarrollando la médula, lo que representaría un pequeño aumento en la capacidad de reservorios internos.

A pesar de los altos valores de DPV y los potenciales hídricos bajos obtenidos particularmente durante la época seca, las plantas adultas experimentan un considerable aumento en la conductancia estomática, lo que podría ser explicado por la alta capacitancia medular y foliar (Azócar, *et al* 2000) aunado a la tolerancia a los potenciales hídricos tan negativos obtenidos por esta especie a diferencia de otras especies de rosetas ya estudiadas.

Por otro lado, la conductancia en los tres estadios fue baja en comparación con otras rosetas gigantes estudiadas, como *Espeletia schultzii* con valores entre

40,4 y 122,3 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Rada *et al*, 1998); Baruch y Smith (1979) reportaron para *E. schultzei* y *E. atropurpurea* (A.C.Sm.) Cuatrec, conductancias de 212 y 424 mmolm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>.

La disminución en la asimilación de CO<sub>2</sub> para el estadio juvenil e intermedio está asociada con las bajas tasas de conductancia estomática. Este comportamiento coincide con lo reportado por Goldstein *et al* (1987) para *C. timotensis* y *C. spicata*. Además, para el estadio adulto durante la época seca los valores de A tienden a disminuir poco debido al aumento de la conductancia, afirmando así la influencia de K<sub>s</sub> sobre la toma de CO<sub>2</sub>.

La apertura estomática conduce a la toma de CO<sub>2</sub> para la fotosíntesis, pero también resulta en una inevitable pérdida de agua. Un parámetro útil para relacionar ambos flujos es la eficiencia de uso de agua (EUA), que se define como la cantidad de CO<sub>2</sub> fijado por unidad de agua pérdida (Nobel, 1991).

Los resultados obtenidos sugieren que los tres estadios de *C. moritziana* estudiados difieren en su comportamiento, ya que las características microclimáticas son diferentes. Por un lado los individuos juveniles responden al déficit hídrico a través de un severo control estomático y potenciales hídricos muy negativos, mientras que los adultos utilizan la médula como reservorio hídrico aumentando su capacitancia, lo que le permite una mayor flexibilidad en la regulación estomática, esto es observado de manera indirecta a través del aumento de la conductancia a pesar de las altas temperaturas durante la época seca. En el estadio intermedio se confirma la posición del mismo, puesto que se comporta en unas ocasiones como el estadio adulto y en otras como el estadio juvenil. Esto sugiere que *C. moritziana* presenta un comportamiento dual con

estrategias de tolerancia y evasión al estrés hídrico y que dichas estrategias se presentan en estadios de desarrollo diferentes.

Por otro lado, Azócar *et al* (2000) afirman que existe homogeneidad en el comportamiento de todas las especies de rosetas gigantes estudiadas y por lo tanto responde de manera idéntica tanto al estrés hídrico como al estrés térmico, lo que llevo a estos autores a concluir que el ambiente páramo es un ambiente muy frágil a cambios climáticos dirigidos hacia mayores temperaturas y mayor estrés hídrico. Sin embargo, *C. moritziana* mostró una disminución considerable en los valores de los distintos parámetros ecofisiológicos en comparación con otras rosetas gigantes presentes en el Páramo.

## 10. CONCLUSIONES GENERALES.

Debido a la ausencia de la médula (reservorio de agua) y a la poca capacitancia foliar, el estadio juvenil presenta otros mecanismos de regulación al déficit hídrico, como la capacidad de soportar potenciales hídricos más bajos y un ajuste osmótico que no había sido descrito para otras especies dentro de los géneros *Espeletia* y *Coespeletia*. Además, estas plantas juveniles se apoyan en un fuerte control estomático. A diferencia de los adultos, los cuales presentan una alta capacitancia tanto medular como foliar.

*Coespeletia moritziana* responde satisfactoriamente a la sequía, ya que durante el período de menor disponibilidad hídrica mantuvo mayores conductancias estomáticas a pesar de la reducción en su potencial hídrico foliar.

Los resultados de este trabajo mostraron que *C. moritziana* es una especie con una fuerte tolerancia a condiciones desfavorables o extremas, permitiendo así que esta especie pueda habitar en ambientes tan particulares como los afloramientos rocosos. Al mismo tiempo, se sugiere que el comportamiento de ésta especie no es igual a otras rosetas gigantes estudiadas.

Se aceptan las hipótesis que plantean que *Coespeletia moritziana* presenta valores distintos en cuanto a relaciones hídricas e intercambio de gases al compararla con especies de los géneros *Espeletia* y *Coespeletia* estudiadas y que entre estadios de crecimiento el comportamiento también difiere debido a los microambientes en donde se desarrollan cada uno.

## 11. REFERENCIAS.

- Alvarez, Gladys. 1996. Relaciones hídricas y de carbono en plantas epífitas de una Selva Nublada Tropical. La Mucuy, Estado Mérida. Trabajo Especial de Grado. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela.
- Azócar, A. 1974. Análisis de las características de diferentes habitats en la formación páramo. Trabajo de ascenso no publicado. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Azócar, A y Rada, F. 1993. Ecofisiología de plantas de la alta montaña andina. En: Azócar, A. (ed). Respuestas ecofisiológicas de plantas de ecosistemas tropicales. Ediciones del CIELAT, Universidad de Los Andes. Merida, Venezuela.
- Azócar, A. y Rada, F. 1988. Freezing tolerante in *Draba chionophila*, a “miniatura” caulescent rosette species. *Oecologia* 75: 156-160.
- Azócar, A., Rada, F. y García-Nuñez, C. 2000. Aspectos Ecofisiológicos para la conservación de Ecosistemas Tropicales Contrastantes. *Boletín Sociedad. Botánica. México* 65: 89-94.
- Azócar, C.J. 2006. Relación entre anatomía foliar, forma de vida y mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en diferentes especies en el Páramo de Piedras Blancas. Trabajo Especial de Grado. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela.
- Baruch, Z. 1979. Elevational differentiation in *Espeletia schultzii* (Compositae), a giant rosette plant of the Venezuelan paramos. *Ecology* 60 (1): 85-98.

- Baruch, Z. y Smith, A. P. 1979. Morphological and Physiological correlates of niches Breadth in two species of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Oecologia* 38: 71-82
- Briceño, B. y Morillo, G. 2002. Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledóneas (Magnoliopsida). *Acta Botánica Venezolana*. 25 (1): 1-46.
- Cuatrecasas, J.A. 1976. A new subtribe in the Heliantheae (Compositae): Espeletiinae. *Phytologia* 35 (I): 43-61.
- Cuatrecasas, J.A. 1979. Comparación fitogeográfica de Páramos entre varias Cordilleras. En M. Salgado-Labouriau (Ed), *El medio ambiente páramo*. Caracas: UNESCO-IVIC.
- Farquhar, D. y Sharkey, T. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of plant Physiology*. 33: 317:345.
- Farquhar, D., Wong, S., Evans, J. y Hubick, K. 1989. Photosynthesis end gas Exchange.
- Garay, I. 1981. Le peuplement de microarthropodes dans la litière sur pied de *Espeletia timitensis* et *E. lutescens*. *Revue Ecologie et Biologie du Sol*. 13 (3): 209-219.
- 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 Environment*. 6: 649-656.
- Goldstein, G., Meinzer, F. y Monasterio, M. 1984. The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant, Cell and Environment*. 7:179-186.

- Goldstein, G., Rada, F. y Azócar, A. 1985. Cold hardiness and supercooling along an altitudinal gradient in Andean giant rosette species. *Oecologia*. 68: 147-152.
- Goldstein, G., Rada, F., Canales, M. y Zabala, O. 1989. Leaf gas Exchange of two giant caulescent rosette species. *Oecologia Plantarum*. 10: 359-370.
- Hall, A.E., Schulze, E. y Lange, O.L. 1976. Current perspectives of steady-state stomatal responses to environment. En: *Water and plant life*. O.L. Lange, L., Kappen, E.D. Schulze (Eds). *Ecological studies Vol. 19*. Springer, Berlin Heidelberg. New York. 169-188pp.
- Hofstede, R. 2003. Los Páramos en el mundo, su diversidad y sus habitantes. En: Hofstede, R; Segarra, P; Mena, P. (Eds). *Los Páramos del mundo*. 15-38pp.
- Hsiao, T.C., Acevedo, E., Federes, E y Henderson, D.W. 1976. Stress metabolism. Water stress, growth and osmotic adjustment. *Philosophical transactions of the royal society of London*. B, 273: 479-500.
- Körner, Ch. 1999. *Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Berlin: Springer-Verlag.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. Springer. Berlin.
- Levitt, J. 1972. *Physiological Ecology: responses of plants to environmental stress*. Academia Press, Inc. New York. 697pp.
- Long, S. y Hallaren, J. 1987. Measurement of CO<sub>2</sub> assimilation by plants in the field and the laboratory. En: Coombs, J., Hall, D., Long, S. y

- Scurlock, J. (eds.) *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*. Second edition. Pergamon Press. Oxford. England.
- Luteyn, J. 1999. Páramos. A checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. *Memories of The New York Botanical Garden*. 84. New York.
- Malagón, D. 1982. Evolución de los suelos en el Páramo Andino (NE del Estado Mérida-Venezuela). Serie: Suelos y Clima Sc 56. CIDIAT, Mérida.
- Meinzer, F. y Goldstein, G. 1985. Some consequences of leaf pubescent 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 M. Salgado-Labouriau (Ed), *El medio ambiente páramo*. Caracas: UNESCO-IVIC.
- Monasterio, M. 1980a. Los Páramos andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidades con otras regiones andinas. En M. Monasterio (Ed), *Estudios ecológicos de los páramos andinos*. Universidad de Los Andes. Mérida-Venezuela. 15-27pp.
- Monasterio, M. 1980b. Las formaciones vegetales de los Páramos de Venezuela. En M. Monasterio (Ed), *Estudios ecológicos de los páramos andinos*. Universidad de Los Andes. Mérida-Venezuela. 93-158pp.
- Monasterio, M. 1986. *Recherches écologiques sur les Espeletia du páramo desertique des hautes Andes tropicales du Venezuela*. Tesis Doctoral d'État. Universidad Pierre et Marie Curie. Paris. 114pp.

- Monasterio, M. y Reyes, S. (1980). Diversidad ambiental y variaciones en la vegetación de los páramos de los andes venezolano. En: M. Monasterio (Ed), Estudios ecológicos de los páramos andinos. Universidad de Los Andes. Mérida-Venezuela. 47-92pp.
- Monasterio, M. y Molinillo, M. 2003. Venezuela, el paisaje y su diversidad. En: Hofstede, R., Segarra, P. y Mena, P. (Eds). Los Páramos del mundo. 205-244pp.
- Nobel, P. 1991. Physicochemical and environmental plant physiology. Academia Press, Inc. California. 455pp
- Orozco, A. 1986. Economía Hídrica en rosetas juveniles de Espeletia en el Páramo Desértico. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela. 95pp.
- Pearcy, R., Björkman, O., Caldwell, M., Keeley, J., Monson, R. y Strain, B. 1987. Carbon gain by plants in natural environments. *Bioscience* 37 (1): 21-29.
- Pérez, FL. 1984. Striated soils in an Andean paramo of Venezuela: its origin and orientation. *Artic Alp. Res* 16: 277-289.
- Rada, F., González, J., Azócar, A., Briceño, B. y Jaimez, R. 1992. Net photosynthesis leaf temperature relations in plant species with different height along an altitudinal gradient. *Acta Oecologia*. 13(5): 535-542.
- Rada, F. 1993. Respuestas Estomáticas y Asimilatorias de CO<sub>2</sub> en Plantas de Distintas Formas de Vida a lo largo de un Gradiente Altitudinal en la Alta Montaña Tropical Venezolana. Trabajo para optar al grado de Doctor en Ecología Tropical. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.

- Rada, F., Azócar, A., Gonzáles, J. y Briceño, B. 1998. Leaf gas exchange in *Espeletia schultzii* Wedd, a giant caulescent rosette species, along an altitudinal gradient in the Venezuela Andes. *Acta Oecologia* 19(1): 73-79.
- Rundel, P. 1994. Tropical Alpine Climate. En; Rundel, P., Smith, A. y Meinzer, F. (Eds). *Tropical Alpine Environments. Plant form and function*. Cambridge University Press.
- Sarmiento, G. 1986a. Ecological features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier F. y Monasterio, M (eds.). *High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press. Oxford. 11-45pp.
- Sarmiento, G. 1986b. Los principales gradientes ecoclimáticos de los Andes tropicales. Simposio de ecología de tierras altas. *Anales del VI Congreso Latinoamericano de Botánica*. Vol 1. Colombia.
- Schubert, C. 1979. La zona del páramo. Morfología glacial y periglacial de los Andes de Venezuela. En M. Salgado-Labouriau (Ed), *El medio ambiente páramo*. Caracas: UNESCO-IVIC.
- Schubert, C. 1980. Aspectos geológicos de los Andes Venezolanos. En: M. Monasterio (Ed), *Estudios ecológicos de los Páramos andinos* (pp. 26-46). Universidad de Los Andes. Mérida-Venezuela.
- Schulze, E. 1986. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Annual Review of plant physiology*. 37: 247-274.
- Schulze, E., Beck, E. y Müller-Hohenstein. 2005. *Plant Ecology*. Springer Berlin Heidelberg. 702pp.

- Smith, A.P. 1974. Population Dynamics and Growing Forms of *Espeletia* in the Venezuelan Andes. PhD Dissertation. Duke University, Durham North Carolina, 240 pp.
- Smith, A.P. 1981. Growing and Population Dynamics of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Smithsonian Contr. Bot.* 48.
- Squeo, F., Rada, F., Azócar, A. y Goldstein, G. 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: Is equally represented in species with different plant height?. *Oecologia* 86: 378-382.
- Turner, N.C., Schulze, E. y Gollan, T. 1985. The responses of stomatal and leaf gas Exchange to VPD and soil water content II. In the mesophytic herbaceous species *Helianthus annuus*. *Oecologia* 65: 348-355.
- Tyree, M. y Hammel, H. 1972. The Measurement of the Turgor Pressure and the Water Relations of Plants by the Pressure-bomb Technique. Botany School, University of Cambridge England Physiological Research Laboratory, Scripps Institution of Oceanography La Jolla, California.
- Van der Hammen, 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1: 3-26.
- Vareschi, V. 1970. Flora de los Páramos de Venezuela. Ediciones del Rectorado. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 429pp.
- Zimmermann, U. (1979). Physics of turgor and osmoregulation. *Annual review of plant physiology.* 29 121-148.

## 12. ANEXOS.

### ANEXO 1.

Cálculos del intercambio de gases fueron hechos según Long y Hällgren (1987).

1) Conversión de los flujos volumétricos:

$$f = f_v / 1000 * 1 / 22,4 * 273,15 / (273,15 + T) * p / 101,3 * 1 / 60 \quad (\text{Ec. 1})$$

Donde:

f = flujo molar del aire ( $\text{mol} * \text{s}^{-1}$ )

22,4 = volumen en  $\text{dm}^3$  de un mol de aire en condiciones normales de temperatura y presión.

T = temperatura registrada durante la medición ( $^{\circ}\text{C}$ ).

p = presión atmosférica registrada durante la medición (Kpa).

2) Cálculos de la tasa de transpiración (E):

$$E = f / s * (x_0 - x_e) / (1 - x_0), \quad (\text{Ec. 2})$$

Donde: E = tasa de transpiración ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

X<sub>0</sub> = fracción molar del vapor de agua a la salida de la cámara ( $\text{mol mol}^{-1}$ ).

X<sub>e</sub> = fracción molar del vapor de agua a la salida de la cámara ( $\text{mol mol}^{-1}$ ).

s = tiempo en segundos.

x<sub>0</sub> y x<sub>e</sub> son cálculos de las presiones de vapor saturadas (es) a la temperatura foliar medida, dada la humedad (HR).

$$x_0 = e_s * \text{HR} / (100 * p).$$

3) Cálculos de la tasa de asimilación (A):

$$A = f / s * \Delta C, \quad (\text{Ec. 3})$$

Donde:

$\Delta C$  = diferencia en la concentración de CO<sub>2</sub> entre los flujos de referencia y análisis ( $\text{mol mol}^{-1}$ ).

Se debe aplicar una corrección por el aumento de vapor de agua por transpiración de la hoja, donde la ecuación definitiva es:

$$A = f / s * ^\circ\text{C} * [(1 - x_e) / (1 - x_0)] \quad (\text{Ec. 4})$$

4) Cálculo de la conductancia estomática (Gs):

$$G_s = E / (x_s T_1 - x_e) \quad (\text{Ec. 5})$$

Donde:

G<sub>s</sub> = conductancia estomática (mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)

X<sub>s</sub> = fracción molar de vapor de agua a saturación. Asumiendo que la hoja está saturada con el vapor de agua a la temperatura foliar existente T<sub>1</sub>.

## ANEXO 2.

Método de curvas presión-volumen propuesto por Tyree y Hammel (1972). Una curva presión volumen (Fig 13.) tiene dos fases: una fase curvilínea (exponencial negativa) correspondiente al componente de turgor ( $\Psi_p$ ) a pequeñas pérdidas de agua, y una fase lineal correspondiente al componente osmótico, donde la muestra pierde una gran cantidad de agua a pequeñas disminuciones del potencial hídrico total. Los puntos en la fase lineal se ajustan a la ecuación de la recta ( $1/\Psi F = a + b (CRH)$ ). En función a estos parámetros es posible deducir los valores del potencial osmótico y del potencial de turgencia para un determinado CRH.

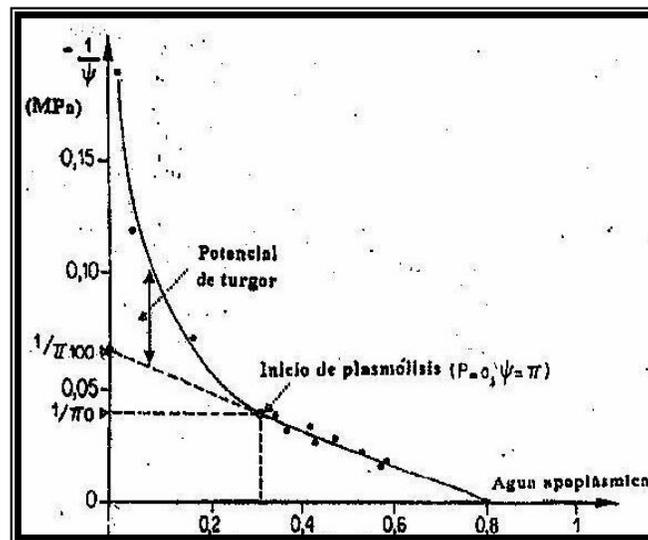


Diagrama de una curva presión-volumen típica. Tomado de [www.sap.uchile.cl/docencia.pdf](http://www.sap.uchile.cl/docencia.pdf).