

**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA  
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLÓGICAS**

**ESTUDIO DEL BALANCE ENERGÉTICO FOLIAR EN  
*Ruilopezia atropurpurea* (A.C Sm.) Cuatrec. (ESPECIE NO  
PUBESCENTE) Y *Espeletia schultzii* WEDD. (ESPECIE  
PUBESCENTE), EN EL PÁRAMO VENEZOLANO.**

**CARMELO ROSQUETE QUINTERO**

**MÉRIDA - VENEZUELA  
2004**



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

En Mérida a los 18 días del mes de octubre de 2004, a las cuatro de la tarde se reunieron los Profesores Fermín Rada, Roberto Skwierinski y Benito Briceño de la Facultad de Ciencias, miembros del jurado nombrado por el Consejo de la Facultad de Ciencias, para revisar el Trabajo especial de Grado que sobre el tema " **Estudio del balance energético foliar en *Ruilopezia atropurpurea* A.C SM. (Cuatr.) (especie no pubescente) y *Espeletia schultzei* Wedd (especie pubescente), en el páramo venezolano** ", presentado por el Bachiller **Carmelo Rosquete Quintero**. Titular de la cedula de identidad N° V-12.779.462, para optar al Título de:

## LICENCIADO EN BIOLOGÍA

En la Facultad de Ciencias de la Universidad de los Andes. Acto seguido se procedió a oír la exposición que sobre el tema arriba mencionado realizó el bachiller **Carmelo Rosquete Quintero**.

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

Finalmente el jurado lo declaró **APROBADO** con la Calificación de **19 PUNTOS**.

## RECOMENDADO PARA PUBLICACIÓN



Dr. Fermín Rada Rincón  
Tutor

Prof. Roberto Skwierinski

Prof. Benito Briceño

ESTE TRABAJO HA SIDO REALIZADO EN EL INSTITUTO DE  
CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLÓGICAS BAJO LA  
DIRECCIÓN DEL **DR. FERMÍN RADA RINCON**

## **AGRADECIMIENTOS.**

A mi Familia absolutamente entregados a mi, su aporte en mi vida es invaluable.

A la vida por todo lo que me ha dado.

A la Escalada por ser la mejor Universidad que existe.

A mis amigos de Escalada Coche Viejo y su familia, Cool, Caligueva, Niño Rata, Piraña and others por todas las experiencias que nos tripeamos y las que faltan.

Al Profesor Ernesto Valiente, David Quintero, Barinas y Gabriel por ser grandes amigos dentro y fuera de la Facultad.

A todos los autores de la música que me tripie durante toda mi carrera, para estudiar y escribir, son ellos Metallica, Bob Marley, Alpha Blondy, Steel Pulse, Rubén Blades, Cypress Hill, Rage Against The Machine, Beastie Boys, Pink Floyd, Mano Negra, Molotov, Soda Stereo por haber sido el acompañante perfecto en esos momentos.

Al pana Oliver por haber sido mi ayudante en el campo.

A las Secretarías del Departamento de Biología, por su constante ayuda y colaboración en toda mi carrera.

Al profesor Fermín Rada por haber cumplido su papel de tutor.

A INPARQUES, por haberme facilitado toda la permisología para realizar este trabajo en el Parque Nacional Sierra Nevada.

Al Sistema Teleférico de Mérida, por su valioso apoyo, facilitando el traslado al área de estudio.

A todos los que alguna vez me hicieron una segunda, durante mi carrera, se los agradezco, " Un pequeño favor puede marcar la diferencia".

## INDICE GENERAL.

Resumen .....	i
Lista de tablas .....	iii
Lista de figuras .....	v
Sección I. Introducción .....	1
A. Introducción .....	1
B. Hipótesis de trabajo .....	5
C. Objetivos .....	5
C.1. Objetivo general .....	5
C.2. Objetivos específicos .....	6
Sección II. Materiales y métodos .....	7
A. Descripción del área de estudio .....	7
A.1. Geología .....	7
A.2. Suelos .....	7
A.3. Clima .....	8
A.4. Vegetación .....	9
B. Descripción de las especies .....	9
B.1. Características morfológicas .....	10
B.2. Otras características de las especies estudiadas .....	12

C. Metodología utilizada .....	15
C.1. Trabajo en el campo .....	15
C.2. Trabajo realizado en el laboratorio .....	15
C.2.1. Determinación de la temperatura optima de fotosíntesis .....	15
C.2.2. Determinación de las características espectrales de las hojas.....	17
C.3. Manejo estadístico realizado a los datos de temperaturas foliares de ambas especies .....	18
C.3.1. Comparación entre orientaciones dentro de cada especie ....	18
C.3.2. Comparación entre especies .....	19
Sección III. Resultados .....	20
A. Características ambientales del área de estudio .....	20
A.1. Humedad relativa .....	20
A.2. Radiación neta .....	21
A.3. Temperatura del ambiente .....	23
B. Características ecofisiológicas de las especies estudiadas .....	26
B.1. Temperaturas foliares de ambas especies .....	26
B.1.1. Temperaturas foliares estudiadas por orientación para ambas especies .....	31
B.1.2. Temperaturas foliares estudiadas entre especies .....	31

B.2. Temperatura óptima de fotosíntesis .....	32
B.3. Características espectrales .....	34
B.5. Altitud alcanzada por las especies de los géneros <i>Ruilopezia</i> y <i>Espeletia</i> .....	34
Sección IV. Discusión .....	36
Sección V. Bibliografía utilizada .....	43
Sección VI. Anexos .....	48
A. Datos de las características ambientales medidas ( Temperatura del aire, %HR y RN) .....	49
B. Datos de temperatura foliar en °C .....	54

## RESUMEN.

Los páramos presentan características geográficas y biológicas que los hacen un ecosistema muy especial, en Venezuela cubren toda la extensión de las altas cordilleras andinas, donde las plantas deben adaptarse a condiciones de bajas temperaturas durante todo el año, estrés hídrico durante algunos meses del año y a un elevado ingreso de radiación solar diurna. Entre las características morfológicas más notables que han desarrollado la mayoría de plantas de páramo está la pubescencia que es objeto de estudio en esta investigación.

El objetivo principal de este trabajo es estudiar el papel de la pubescencia en plantas de *Espeletia schultzii* Wedd. a través de una comparación del balance térmico y de radiación entre esta especie y otra especie no pubescente *Ruilopezia atropurpurea* (A.C Sm.) Cuatrec.

Estas especies fueron estudiadas en "La Aguada" a 3.452 m de altitud, estación del teleférico de Mérida. Se realizaron cuatro salidas de campo dos en abril y mayo de 2003 y dos en agosto de 2003, para cada una de estas se midieron las características microambientales y de las plantas en cursos de 48 horas. Se midieron temperaturas foliares, suelo a 10 cm de profundidad, a nivel del suelo y a 50 cm del suelo, humedad relativa y radiación neta. En el laboratorio, a cada especie se les determinó su temperatura óptima de fotosíntesis así como las características espectrales de las hojas, también se realizó ANOVA para determinar si existían diferencias entre las distintas temperaturas.

Ambas especies mantuvieron un promedio de temperatura foliar similar tanto en los cursos soleados como en los cursos nublados, los valores máximos son más altos en *Espeletia schultzii* durante los cursos soleados que en *Ruilopezia atropurpurea*, en los cursos de días nublados los valores máximos fueron muy cercanos en ambas especies, las temperaturas foliares mínimas de ambas especies no fueron estadísticamente distintas, independientemente del tipo de curso (soleado o nublado).

En *Ruilopezia atropurpurea* el porcentaje de horas en las que hubo diferencias significativas entre las temperaturas foliares de las distintas orientaciones (N,S,E,W) fue muy bajo en todos los cursos (<16%). En *Espeletia schultzii*, durante los cursos de días nublados, el porcentaje de horas en las que hubo diferencias significativas entre las temperaturas foliares de las distintas orientaciones fue muy bajo (<19%). En los cursos de días soleados este porcentaje se incrementa (48,5%), estas diferencias de temperaturas foliares entre orientaciones se dan a distintas horas del día sin un patrón definido.

Durante todos los cursos el porcentaje de horas en las que no hubo diferencia entre la temperatura foliar de *Ruilopezia atropurpurea* y la de *Espeletia schultzii* fue muy alto (>80%), por lo que se puede afirmar que las temperaturas foliares de ambas especies no son estadísticamente diferentes, con pocas excepciones que aparecen sin patrón determinado e independientemente de la condición climática presente en el área de estudio.

La temperatura óptima de fotosíntesis de *Ruilopezia atropurpurea* (18,8°C) es mayor que la de *Espeletia schultzii* (13,9°C), en cuanto al intervalo de temperaturas entre los puntos de compensación éste es más amplio en *Espeletia schultzii*. Las estrategias con que ambas especies enfrentan el exceso de radiación son contrastantes, *Ruilopezia atropurpurea* refleja aproximadamente la mitad de la radiación que *Espeletia schultzii* pero trasmite el doble.

Ambas especies mantienen temperaturas foliares durante el día que le permiten fotosintetizar hasta en un 80% de su capacidad máxima.

Los resultados obtenidos en este trabajo nos permiten afirmar que a la altitud de "La Aguada", la pubescencia en *Espeletia schultzii* tiene como función principal disminuir la absorción de radiación solar mediante la reflexión de parte de la misma, en un ambiente con altos ingresos de radiación diurna y proteger a la planta del exceso de radiación UV-B.

## LISTA DE TABLAS.

	<b>Pag</b>
Tabla 1. Características morfoanatómicas de ambas especies según Baruch y Smith (1979) .....	<b>12</b>
Tabla 2. Características ecofisiológicas de ambas especies según Baruch y Smith (1979)..	<b>13</b>
Tabla 3. Contenido calorífico y productividad de hojas de ambas especies según Baruch y Smith (1979) .....	<b>14</b>
Tabla 4. ANOVA entre orientaciones del día 01 de mayo de 2003 para <i>Ruilopezia atropurpurea</i> .....	<b>18</b>
Tabla 5. ANOVA entre ambas especies estudiadas del día 14 de agosto a las 12 horas .....	<b>19</b>
Tabla 6. Valores máximos ( $RN_{Max}$ ), mínimos ( $RN_{Min}$ ) y promedios diurnos ( $RN_{MD}$ ) de Radiación Neta ( $W/m^2$ ) en "La Aguada" durante los diferentes cursos .....	<b>22</b>
Tabla 7. Temperaturas máximas ( $T_{max}$ ), mínimas ( $T_{min}$ ) y media diurna ( $T_{Media Diurna}$ ) del ambiente en "La Aguada" durante los diferentes cursos .....	<b>24</b>
Tabla 8. Área foliar promedio ( $cm^2$ ) de las hojas medidas en plantas de las especies estudiadas (*) .....	<b>26</b>
Tabla 9. Temperatura foliar media diurna ( $TF_{Mdiurna}^{\circ C}$ ) y valores máximos ( $TF_{max}^{\circ C}$ ) y mínimos ( $TF_{min}^{\circ C}$ ) correspondiente a las especies estudiadas durante los diferentes cursos .....	<b>27</b>
Tabla 10. Resultados de los ANOVAS entre orientaciones dentro de las especies y entre especies .....	<b>32</b>

Tabla 11. Temperaturas óptimas de fotosíntesis ( $T_{OP}$ ) y puntos de compensación a bajas ( $PC_{Bajo}$ ) y altas temperaturas ( $PC_{Alto}$ ) para ambas especies .....	<b>32</b>
Tabla 12. Características espectrales de las especies estudiadas expresadas en porcentaje (%) .....	<b>34</b>

## LISTA DE FIGURAS.

	<b>Pag</b>
Fig. 1. Climadiagrama de "La Aguada" tomado de Monasterio y Reyes (1980) .....	<b>8</b>
Fig. 2. Especies estudiadas .....	<b>9</b>
Fig.3. Sistema utilizado para determinar la temperatura óptima de fotosíntesis y los puntos de compensación de las especies estudiadas .....	<b>17</b>
Fig. 4. Humedad relativa en "La Aguada" durante todos los cursos medidos .....	<b>21</b>
Fig. 5. Radiación Neta en "La Aguada" durante todos los cursos medidos .....	<b>23</b>
Fig. 6. Temperatura del aire, a -10 cm , 0 cm y 50 cm en "La Aguada" durante el curso de los días 30 de abril al 02 de Mayo.....	<b>25</b>
Fig. 7. Temperatura del aire, a -10cm, 0 cm y 50 cm en "La Aguada" durante el curso de los días 13 al 15 de agosto .....	<b>25</b>
Fig. 8. Temperaturas foliares de <i>Ruilopezia atropurpurea</i> , <i>Espeletia schultzii</i> y del aire a 50 cm durante el curso de los días 30 de abril al 02 de mayo .....	<b>28</b>
Fig. 9. Temperaturas foliares de <i>Ruilopezia atropurpurea</i> , <i>Espeletia schultzii</i> y del aire a 50 cm y del aire a 50 cm del suelo durante el curso de los días 13 al 15 de agosto .....	<b>28</b>
Fig. 10. Cursos diarios de temperatura foliar de <i>Ruilopezia atropurpurea</i> en La Aguada durante el curso del 30 de abril al 02 de Mayo .....	<b>29</b>
Fig. 11. Cursos diarios de temperatura foliar de <i>Ruilopezia atropurpurea</i> en La Aguada durante el curso del 13 al 15 de agosto .....	<b>29</b>

Fig. 12. Cursos diarios de temperatura foliar de <i>Espeletia schultzii</i> en La Aguada durante el curso del 30 de abril al 02 de Mayo .....	<b>30</b>
Fig. 13. Cursos diarios de temperatura foliar de <i>Espeletia schultzii</i> en La Aguada durante el curso del 13 al 15 de agosto .....	<b>30</b>
Fig. 14. Relación temperatura foliar-asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>Ruilopezia atropurpurea</i> ...	<b>33</b>
Fig. 15. Relación temperatura foliar-asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>Espeletia schultzii</i> .....	<b>33</b>
Fig. 16. Máxima altitud alcanzada por las especies pertenecientes a los géneros <i>Espeletia</i> y <i>Ruilopezia</i> .....	<b>35</b>

## **SECCIÓN I: Introducción.**

### **A.- Introducción.**

El páramo andino como área geográfica se localiza en el norte de la Cordillera de los Andes, extendiéndose desde Costa Rica hasta el norte de Bolivia y Perú (Ramsay y Oxley 1996). En Venezuela los páramos ocupan una amplia región ubicada en los estados Mérida, Táchira, Trujillo y en pequeñas franjas en los estados Lara, Barinas y Zulia (Monasterio 1980a). En los Andes Venezolanos se sitúan por lo general por encima de los 3000 m: sin embargo, localmente en las vertientes mas secas se pueden presentar a 2800 m y en las mas húmedas por arriba de los 3400 m (Briceño y Morillo 2002).

Los páramos son áreas que están expuestas a condiciones climáticas muy especiales que condicionan a las especies que se establecen en estos ecosistemas. Entre las características climáticas más importantes tenemos:

Existe una pequeña variación de la temperatura entre estaciones, mientras que hay una gran amplitud en los cambios de temperatura diaria, descrito por Hedberg (1964), como un clima de verano de día e invierno de noche. Las precipitaciones se dan estacionalmente en estos ambientes con estación húmeda y seca bien marcadas. Además de un gradiente altitérico que determina en gran parte la distribución de las especies (Sarmiento 1986) y un alto ingreso de radiación solar diurna (Baruch y Smith 1979).

Debido a las condiciones climáticas que presentan los páramos, las plantas deben adaptarse a estas bajas temperaturas, al estrés hídrico y a la elevada cantidad de radiación solar y por ello han tenido que desarrollar distintas características fisiológicas y morfológicas que les permitan ser exitosas en estos ambientes (Cross 2001).

Dentro de las plantas que se dan en los páramos se encuentran las del complejo *Espeletia* el cual según Cuatrecasas (1976) es el taxón con mayor éxito ecológico en este ambiente.

El complejo *Espeletia* es endémico de las regiones andinas altas del norte, conocidas como páramos. La mayoría de las especies de este género forman rosetas, siempreverdes con hojas grandes y generalmente pubescentes (Baruch y Smith 1979). Las rosetas pueden carecer de un tallo o nacer en troncos erectos generalmente sin ramas apretadamente encasilladas en una envoltura de hojas secas que cumple la función de proteger a la médula del congelamiento que puede ser producido por las bajas temperaturas existentes en estas regiones (Monasterio 1980b; Goldstein et al 1989), la roseta tiene una forma parabólica que le permite captar una cantidad mayor de energía y mejorar su tasa fotosintética y su balance térmico (Meinzer et al 1985; Goldstein et al 1989), la distribución de las hojas en la roseta protege a la yema apical y las hojas mas jóvenes de las bajas temperaturas (Rada et al., 1985), protección que aumenta debido a los movimientos nictinásticos (Smith 1974).

Estas plantas son una característica distintiva de los páramos y ocupan una amplia variedad de hábitats, que van desde suelos rocosos con grandes pendientes, a suelos ricos en valles y terrazas (Baruch y Smith 1979). Cuatrecasas (1976) propone una nueva clasificación para las especies del antiguo género *Espeletia* basado en características morfológicas y anatómicas, estableciendo así una nueva subtribu (*Espeletiinae*), dentro de esta subtribu compuesta por nueve géneros se encuentra el género *Espeletia* que se caracteriza principalmente por ser 'caulirrósulas policárpicas con sinflorescencias axilares' (Cuatrecasas 1987), dentro de este género está *Espeletia schultzii* Wedd. que es objeto de estudio en este trabajo. También dentro de la subtribu *Espeletiinae* se encuentra el género *Ruilopezia* donde las plantas son 'caulirrósulas monocárpicas con sinflorescencias terminales' Cuatrecasas (1987). Una de las especies dentro de este género corresponde a

*Ruilopezia atropurpurea* (A.C.Sm.) Cuatrec. (anteriormente *Espeletia atropurpurea*) y que también fue estudiada en este trabajo.

Además de las características morfológicas descritas anteriormente, destaca la pubescencia que es una de las características más notables desarrolladas por la mayoría de las especies del complejo *Espeletia* y que es objeto de estudio en este trabajo.

Entre los estudios ecofisiológicos realizados que nos sirven de apoyo para este trabajo están los siguientes:

Ehleringer y Bjorkman (1978) encontraron que la pubescencia, modifica el balance energético de la hoja y reduce drásticamente la tasa fotosintética, además esa reducción en la tasa fotosintética es causada por la disminución de la absorción de luz, más que por la disminución de la conductancia de dióxido de carbono a través de la capa límite.

Meinzer y Goldstein (1985) encontraron que para *Coespeletia timotensis* (Cuatrec.) Cuatrec. (anteriormente *Espeletia timotensis* Cuatrec.) la pubescencia de la hoja modifica el equilibrio térmico, incrementando el espesor de la capa límite y la resistencia a la transferencia de calor convectivo y latente. Por otra parte, los efectos de la pubescencia sobre la reflexión de la radiación solar son menores comparadas con la influencia sobre la resistencia de la capa límite. El acoplamiento entre las temperaturas de la hoja y del aire entonces disminuye y el acoplamiento entre la temperatura de la hoja y de la radiación incidente aumenta. El desacoplamiento entre la temperatura de la hoja y el aire significa, entonces, que la temperatura foliar permanezca muy por encima de la del aire durante las horas diurnas y de esta manera las hojas alcanzan temperaturas más favorables para la fotosíntesis. Además, Gausman y Cárdenas (1969), Wuescher (1970) y Ehleringer y Bjorkman (1978) demostraron que la pubescencia no necesariamente reduce la absorción, especialmente cuando los vellos de la hoja están vivos. Los aumentos de la temperatura

foliar inducidos por la pubescencia ya han sido descritos (i.e. Wuescher 1970), así como también en otras estructuras tales como inflorescencias (Krog 1955).

Hedberg (1964) y Baruch y Smith (1979) propusieron que el valor adaptativo de la pubescencia en las hojas de las rosetas gigantes tropicales africanas y andinas debía estar relacionado a una reducción en la absorción de radiación, y en consecuencia, una reducción en la temperatura de la hoja y una menor transpiración.

Rada (1993) cuestiona el valor adaptativo de la pubescencia propuesto por Meinzer y Goldstein (1985). Este autor encontró que la temperatura foliar promedio de *Espeletia schultzii* Wedd. en la localidad de Piedras Blancas (4200 m) estaba casi 6 °C por encima de la temperatura óptima de fotosíntesis para esta especie a esa altitud resultando en un efecto negativo para el balance de carbono, ya que aleja la temperatura del óptimo fotosintético, además, el aumento en el grosor de la capa límite incrementa la resistencia a la difusión del dióxido de carbono al interior de la hoja. También encontró que en una especie de hojas glabras, *Senecio formosus* H.B.K. (Asteraceae) con tamaño foliar similar a *Espeletia schultzii* Wedd., presenta temperaturas foliares muy cercanas a la temperatura óptima para fotosíntesis para esa especie, sugiriendo la necesidad de un estudio más profundo del efecto de la pubescencia en plantas del complejo *Espeletia*.

Una manera de enfocar el estudio de la pubescencia en plantas de páramo es a través de una comparación entre especies de una misma forma de vida (i.e. plantas arrosetadas) con características foliares de forma y tamaño similares, pero con la diferencia de que una presenta pubescencia y la otra no. Para este estudio en particular se escogieron las especies *Espeletia schultzii* y *Ruilopezia atropurpurea* las cuales presentan estas características requeridas.

## **B.- Hipótesis de Trabajo:**

A pesar de que el páramo es considerado un ambiente frío, existe una alta incidencia de radiación solar debido a la altitud; por lo tanto, se sugiere que el papel de la pubescencia en plantas del Complejo *Espeletia* es el de reflejar parte de la radiación que llega a nivel de la hoja con el fin de evitar el sobrecalentamiento de la lámina foliar.

Por otra parte, en el caso de especies que no posean pubescencia en sus hojas, esperaríamos encontrar temperaturas foliares más elevadas durante el día u otros mecanismos de protección ante la radiación.

En cuanto a los efectos de la pubescencia sobre las temperaturas nocturnas, esperaríamos que una especie pubescente presente temperaturas foliares mayores que la no pubescente debido a una mayor capa límite que funcionaría como una barrera al flujo de calor desde la lámina hacia el ambiente durante la noche.

Partiendo de la idea de que la pubescencia en el complejo *Espeletia* cumple un papel similar al que cumple en las plantas desérticas, es decir una disminución en la absorción de la radiación solar, lo que conlleva a temperaturas foliares a nivel de la lámina menores, esperaríamos que las temperaturas óptimas de fotosíntesis fueran mayores en plantas no pubescentes en comparación con las pubescentes.

## **C.- Objetivos:**

### **C.1.-Objetivo general:**

Estudiar el papel de la pubescencia en plantas de *Espeletia schultzii* Wedd. a través de una comparación del balance térmico y de radiación entre esta especie y otra especie no pubescente (*Ruilopezia atropurpurea* (A.C Sm.) Cuatrec.).

## **C.2.-Objetivos específicos:**

- Estudiar las características ambientales (radiación, humedad relativa y temperatura) del sitio donde conviven ambas especies pubescente y no pubescente.
- Caracterizar el comportamiento térmico de hojas de ambas especies pubescente y no pubescente en relación a las variaciones ambientales estudiadas.
- Determinar la temperatura óptima de fotosíntesis para las plantas estudiadas.
- Determinar las características espectrales (radiación reflejada, absorbida y transmitida) de las hojas de las especies estudiadas.

## **SECCIÓN II: Materiales y métodos.**

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

El estudio se realizó en "La Aguada" a 3452 msnm (8° 45' N, 71° 09' W), exposición noroeste una estación de Teleférico en la ruta de la Ciudad de Mérida al Pico Espejo.

#### **A.1.- Geología.**

Geológicamente el área que ocupa "La Aguada" pertenece a la facie Sierra Nevada-Grupo Iglesias, caracterizado fundamentalmente por gneisses, esquistos micáceos, anfibolita, cuarcita, migmatita y gneisses de inyección, fases de anfibolitas, probablemente, presenta areniscas feldespáticas, ortocuarcita y lutitas, con cantidades menores de ftanita y caliza (Abreu y Zerpa 1985).

#### **A.2.- Suelos.**

Según Rodríguez (1958), "La Aguada" presenta un material detrítico poco consolidado, húmedo y arcilloso. El suelo es clasificado como de clase franco, profundidad superficial, textura liviana, permeabilidad mediana, contenido de materia orgánica bajo, fertilidad baja, humedad mediana y presentando en algunas zonas erosión del tipo cárcavas, derrumbes y zanjas.

### A.3.- Clima.

El clima paramero es estacional con la estación seca que se extiende desde noviembre hasta abril (Fig. 1). Las temperaturas promedio mensuales permanecen casi constantes todo el año pero las oscilaciones diarias son mayores durante la estación seca (Baruch y Smith 1979).

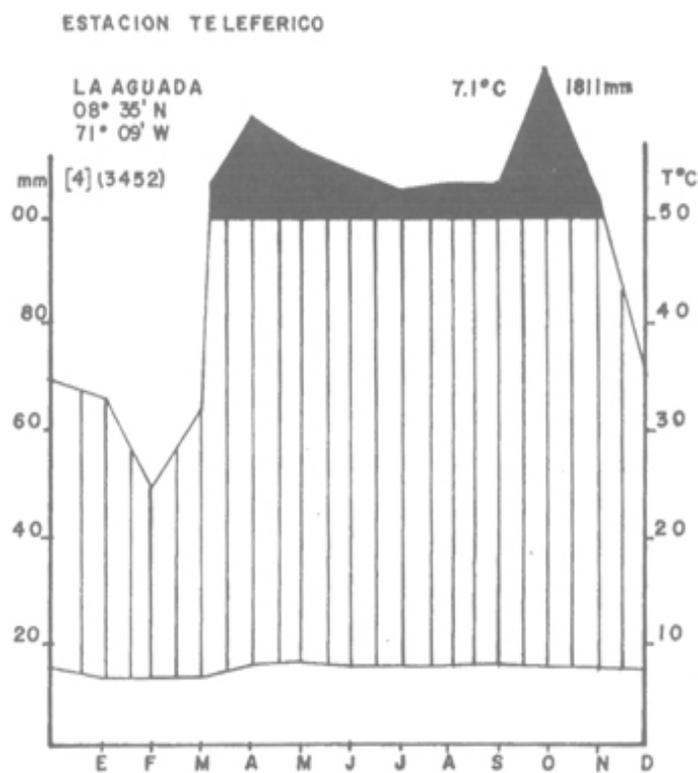


Fig. 1. Climadiagrama de "La Aguada" tomado de Monasterio y Reyes (1980).

#### **A.4.- Vegetación.**

"La Aguada" está dentro de la Formación Páramo Pastizal Húmedo de Umbría que al estar en la vertiente noroeste, recibe menor radiación directa del sol, pues en la mañana el sol incide directamente después de las 9 a.m y en la tarde, la frecuente y alta nubosidad filtra la radiación (Abreu y Zerpa 1985).

La vegetación asociada con las *Espeletias* y *Ruilopezias* en "La Aguada" se compone de hierbas pequeñas, rosetas acaulescentes, plantas en forma de cojín, arbustos inferiores a un metro y retazos ocasionales de arbustos mayores de hasta cuatro metros de altura (Baruch y Smith 1979).

#### **B.- Descripción de las especies.**

En la siguiente sección se describirá las distintas características morfológicas, ecofisiológicas y anatómicas de ambas especies estudiadas.



*Ruilopezia atropurpurea*

*Espeletia schultzii*

**Fig. 2. Fotografías de ambas especies estudiadas.**

### **B.1.- Características morfológicas.**

#### *Ruilopezia atropurpurea.*

Planta arrosetada. Hojas obovado-espátuladas, redondeadas hasta agudas en el ápice, angostándose hacia la base en un pecíolo estrechamente alado, 25-40 cm. de largo, 3-8 cm. de ancho, débilmente aracnoideas hasta completamente glabras por arriba, densamente blanco-tomentosas por debajo, brevemente crenuladas y con pequeñísimas eminencias denticuliformes callosas, dobladas hacia adentro; pecíolos estrechamente alados por la continuación de la lamina foliar y de 5-15 cm de largo. Ramas floríferas erectas, con muchísimas cabezuelas, ramas parcialmente blanco-tomentosas, con bracteadas foliáceas alternas. Inflorescencias corimbo-paniculadas. Cabezuelas semiglobosas, 1,5-2 cm de diámetro, sesiles o muy cortamente pediceladas, conteniendo numerosas flores. Involucro 2-3 seriado, de unos 8-12 mm de largo; bracteadas lanceolado-oblongas, abundantemente pilosas por la cara externa. Receptáculo paleáceo; páleas oblongo-obovadas, de unos 6 mm de largo, pilosas en el ápice. Cabezuelas heterógamas, discoideas; flores externas femeninas, numerosas, dispuestas en 3-4 series, corolas reducidas a un pequeño tubo de 1,5 mm de largo, densamente piloso; flores del centro masculinas numerosas, corolas tubulosas, de unos 6 mm de largo, pilosas en el tubo y en los lóbulos. Aquenios trígonos y de unos 3mm de largo, glabros. Papis ausente. (Aristigueta 1964).

*Espeletia schultzii*.

Planta arrosetada. Hojas oblongas hasta oblongo-lanceoladas, obtusas o subagudas en el ápice, escasamente angostas hacia la base, 20-40 cm de largo, 3-6 cm de ancho, densamente cinéreo-lanosas por ambas caras, enteras, subcoriáceas, nervios secundarios un poco ascendentes, 1-2 por centímetro. Ramas florales erectas, alrededor de 1 m de alto, copiosamente lanosas, llevando pocas hojas caulinares opuestas, en casos excepcionales hojas caulinares alternas. Inflorescencias corimbo-paniculadas. Cabezuelas 2-2,5 cm de diámetro, excluyendo las flores del radio, pediceladas, pedicelos 1-4 cm de largo, conteniendo numerosas flores. Involucro de unos 10 mm de largo; brácteas lanceolado-oblongas, agudas en el ápice, pilosas en el dorso. Cabezuelas heterógamas, radiadas; flores del radio numerosas, 2-seriadas, femeninas, corolas liguladas, tubo densamente piloso, 2-2,5 mm de largo, lámina glabra, 10-15 mm de largo; flores del disco numerosas, masculinas, corolas tubulosas, 6-7 mm de largo, densamente pilosas en el tubo, glabras en el resto. Aquenios trígonos, glabros, de unos 2 mm de largo. Pappus ausente. (Aristigueta 1964).

## B.2.- Otras características de las especies estudiadas.

En las tablas 1,2 y 3 se observan distintas características morfoanatómicas, ecofisiológicas y de contenido energético de ambas especies estudiadas.

**Tabla 1. Características morfoanatómicas de ambas especies según Baruch y Smith (1979).**

<b>Característica</b>	<b><i>Espeletia schultzei</i></b>	<b><i>Ruilopezia atropurpurea</i></b>
Forma de vida	Rosetas siempreverdes con un semitronco elevándose un metro o más.	Rosetas siempreverdes en contacto con el suelo.
Tamaño de hoja (n=50)	Sin diferencias estacionales 35,6 ± 6,5 cm de largo 5,3 ± 1,1 cm de ancho	Con diferencias estacionales Epoca lluviosa. 33,8 ± 5,4 cm de largo 6,0 ± 0,9 cm de ancho Epoca seca. 8,8 ± 2,8 cm de largo 1,2 ± 0,5 cm de ancho
Pubescencia de la hoja	Densamente pubescente Cara adaxial 1,66 ± 0,46 mg/cm <sup>2</sup> Cara abaxial 1,09 ± 0,2 mg/cm <sup>2</sup>	Escasamente pubescente, solo en la cara abaxial
Espesor de densidad (n= 250)	13,4 ± 1,5 mg/cm <sup>2</sup>	13,7 ± 1,2 mg/cm <sup>2</sup>
Área de hoja por planta (n= 6)	9.870,31 ± 2.312,75 cm <sup>2</sup>	5.674,52 ± 938,48 cm <sup>2</sup>
Índice de área foliar (n=6)	1,95 ± 0,2	1,65 ± 0,201
Estomas	Ambas especies son hipoestomáticas con estomas protegidos en cripta.	
Tipo de crecimiento	Incrementando su altura	Incrementando su diámetro
Raíces	Ambas especies poseen raíces fibrosas concentradas en los primeros 15-20 cm de suelo.	
Inflorescencias	Grandes flores amarillas	Pequeñas flores Inflorescencia verde-amarillenta

**Tabla 2. Características ecofisiológicas de ambas especies según Baruch y Smith (1979).**

	<i>Espeletia schultzei</i>	<i>Ruilopezia atropurpurea</i>
Reflectividad de la hoja (n=14) Radiación global PhAR	33,0 ± 4,1% 14,4 ± 1,3%	28,1 ± 2,9% 6,5 ± 0,8 %
Temperatura de la hoja	Similar para ambas especies con variaciones de acuerdo a la planta y a las condiciones ambientales.	
Potencial hídrico en el campo (n=60)	Alto	Bajo
Tasas fotosintéticas en el campo (n=60) Época seca	Valores similares para ambas especies.	Valores similares para ambas especies.
Época húmeda	Baja	Alta
Tasas fotosintéticas en el laboratorio (n=3) Baja temperatura Alta temperatura	Alta Baja	Baja Alta
Intensidad de luz de saturación (n=3)	Alta como 2,0 ly/min	Alrededor de 1,0 ly/min
Resistencia a la sequía	Alta	Baja
Movimientos nictinásticos de las hojas	Presente	Ausente
Daños por insectos y herbívoros Área de hoja (n=58) Daños a la planta	0,16 ± 0,03 cm <sup>2</sup> 29%	3,3 ± 0,24 cm <sup>2</sup> 100%
Reproducción	Solo por semillas	Por semillas y algunas veces vegetativamente
Hábitat	Abundante en levas pendientes No crece bajo otras plantas	Abundante en terrenos inclinados Se establece bajo otras plantas

**Tabla 3. Contenido calórico y productividad de hojas de ambas especies según Baruch y Smith (1979).**

	<i>Espeletia schultzei</i>	<i>Ruilopezia atropurpurea</i>
Contenido calórico de hojas enteras	5,00 ± 0,012 kcal/gr	5,42 ± 0,028 kcal/gr
Pubescencia de la hoja	4,68 ± 0,015 kcal/gr	4,81 ± 0,015 kcal/gr
Raíces	4,90 ± 0,020 kcal/gr	5,01 ± 0,018 kcal/gr
Tallo	4,70 ± 0,013 kcal/gr	
Productividad de hoja (kcal semana/m <sup>2</sup> )		
Época seca	45,9	4,5
Época húmeda	50,4	142,5
Productividad de hojas por año (kcal año/m <sup>2</sup> )	2,546	2,446

## **C.- Metodología utilizada.**

### **C.1.- Trabajo realizado en el campo.**

Se realizaron cuatro salidas de campo dos en abril y mayo de 2003 y dos en agosto de 2003, para cada una de estas se midieron las características microambientales y de las plantas en cursos de 48 horas, se midieron temperaturas foliares, la temperatura del suelo a 10 cm de profundidad, temperatura del aire a nivel del suelo y la temperatura a 50 cm del suelo, utilizando termocuplas acopladas a un termómetro digital OMEGA HH23, (OMEGA, Standford, Connecticut, USA). Para las mediciones de temperatura foliar, las termocuplas se introdujeron en las láminas foliares, se midieron tres plantas de cada especie y en ellas se tomaron hojas adultas, a distintas exposiciones (N,S,E,O), con tamaño similar, luego de concluidos los cursos se trajeron al laboratorio las hojas de las plantas medidas y se les determinó su área foliar con un medidor de área foliar LI-COR LI-3100 (LI-COR, INC., Lincoln, Nebraska, USA).

Se midió humedad relativa para lo cual se utilizó un higrómetro digital OMEGA RH-200°F (OMEGA, Standford, Connecticut, USA) ubicado a 50 cm por encima del suelo. Se midió el balance entre la entrada y salida de radiación solar para lo cual se utilizó un radiómetro neto (Micromet Instruments, Bothell, Washington, USA) colocado a 50 cm del suelo.

### **C.2.- Trabajo en el laboratorio.**

#### **C.2.1.- Determinación de la temperatura óptima de fotosíntesis.**

En el laboratorio se determinó la temperatura óptima de fotosíntesis de *Ruilopezia atropurpurea* y *Espeletia schultzei*, por el método utilizado por Rada et al. (1992), el cual consiste en realizar curvas temperatura foliar-fotosíntesis neta. Para esto fue necesario

llevar al laboratorio cuatro plantas de cada especie, las cuales se excavaron con sus raíces y suelo adyacente para luego ser trasladadas al laboratorio inmediatamente. Las curvas se comenzaron a realizar al llegar las plantas al laboratorio utilizando un sistema de intercambio de gases con un analizador de gases infrarrojo (LCA-2, ADC Ltd.) y una cámara foliar (140 cc) (Fig. 3), terminando todas las mediciones por especie en un periodo no mayor a 8 horas para evitar una posible aclimatación de las plantas. La cámara contenía tres termocuplas cobre-constantan (2 foliares y 1 de aire) acopladas a un termómetro digital, la finalidad de estas termocuplas era obtener la temperatura del aire y de las hojas dentro de la cámara. Un sensor cuantico se colocó dentro de la cámara y una fuente de luz se colocó por encima de la cámara, la cual suministraba una intensidad de 1000  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ . Para variar la temperatura del aire, y por lo tanto de las hojas dentro de la cámara, se utilizó un radiador conectado a un baño refrigerante y a su vez un ventilador estaba dirigido hacia las hojas de las plantas pasando el flujo de aire a través del radiador (Fig. 3).

Las tasas de asimilación de  $\text{CO}_2$  se obtuvieron a través de la disminución de la concentración de  $\text{CO}_2$  dentro de la cámara, asegurándose que solo tejido fotosintético estuviera incluido dentro de la misma. Estas mediciones se realizaron minuto a minuto a intervalos de 8 minutos a cada temperatura escogida (a intervalos de  $2^\circ\text{C}$  en los extremos altos y bajos y de  $0,5$  a  $1,0^\circ\text{C}$  a temperaturas cercanas del óptimo). Las plantas se dejaron 10 minutos a cada temperatura.

La fotosíntesis neta ( $A$ ;  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$ ) se calculó según Field et al. (1989) con la siguiente ecuación:

$$A = V * \Delta\text{CO}_2 / L * \Delta\text{tiempo}$$

Donde  $V$  es el volumen de la cámara ( $m^3$ ),  $L$  el área foliar dentro de la cámara ( $m^2$ ),  $\Delta CO_2$  los cambios en la concentración de dióxido de carbono ( $\mu mol/ m^{-3}$ ) por tiempo ( $\Delta tiempo$ , segundos).



**Fig.3. Sistema utilizado para determinar la temperatura óptima de fotosíntesis y los puntos de compensación de las especies estudiadas.**

### **C.2.2.- Determinación de las características espectrales de las hojas.**

Las características espectrales (reflexión, absorción y trasmisión) de las hojas de ambas especies en relación a la radiación solar en el intervalo de longitudes de onda de 400-700 nm se obtuvieron a través del uso de una esfera de integración LI-COR LI-1800-12 adaptada con un sensor cuantico LI-COR LI-190 (Ambos de LI-COR, INC., Lincoln, Nebraska, USA).

Se tomaron 20 hojas de distintas plantas para cada una de las especies en el campo y se llevaron al laboratorio. Las mediciones se realizaron aproximadamente 2 horas después de tomadas las muestras en el campo.

### **C.3.-Manejo estadístico realizado a los datos de temperaturas foliares de ambas especies.**

Para los datos de temperatura foliar obtenidos para ambas especies se les realizó un análisis estadístico ANOVA, una prueba estadística de comparación de medias utilizando el programa SPSS 11.0.

#### **C.3.1.- Comparación entre orientaciones dentro de cada especie.**

Se les aplicó ANOVA a cada una de las horas medidas dentro de cada especie para determinar si existen diferencias significativas entre la temperatura foliar medida a distintas orientaciones en cada especie, a cada hora medida, por ejemplo a las 12 horas del curso del día 01 de mayo se compararon los tres valores de temperatura foliar (3 plantas) que tenemos en la orientación Norte para *Ruilopezia atropurpurea* con los otros tres valores de sur, este y oeste para esa misma hora (Tabla 4).

**Tabla 4. ANOVA entre orientaciones del día 01 de mayo de 2003 para *Ruilopezia atropurpurea*.**

<b>Hora</b>	<b>N1</b>	<b>N2</b>	<b>N3</b>	<b>S1</b>	<b>S2</b>	<b>S3</b>	<b>E1</b>	<b>E2</b>	<b>E3</b>	<b>W1</b>	<b>W2</b>	<b>W3</b>
<b>12:00</b>	17,1	15,8	16,5	23,8	21,9	20,0	18,0	24,4	19,9	18,7	18,3	17,9
Resultado del análisis. Si hay diferencias significativas entre las temperaturas de las distintas orientaciones en <i>Ruilopezia atropurpurea</i> para esta hora ( $p < 0,039$ ).												

### C.3.2.- Comparación entre especies.

Luego de realizar los ANOVAS entre orientación en cada una de las especies, en las horas donde no hubo diferencia significativa entre las distintas orientaciones en ambas especies, se compararon las 12 temperaturas foliares medidas en *Ruilopezia atropurpurea* a una hora con las 12 temperaturas foliares medidas en *Espeletia schultzii* a la misma hora (Tabla 5).

**Tabla 5. ANOVA entre ambas especies estudiadas del día 14 de agosto a las 12 horas.**

Hora	<i>Ruilopezia atropurpurea</i>												<i>Espeletia schultzii</i>											
12:00	16,6	15,6	14,0	14,7	15,0	15,2	14,4	15,8	14,5	14,5	16,8	15,0	17,4	12,5	14,0	14,5	11,4	17,2	18,3	17,4	16,6	14,4	14,2	11,3
	Resultado del análisis: No hubo diferencias significativas entre las temperaturas foliares de ambas especies a esta hora. ( $p > 0,749$ )																							

## **SECCION III: Resultados.**

### **A.-Características ambientales del área de estudio.**

#### **A.1.-Humedad relativa:**

El ambiente del área de estudio en "La Aguada" tiene la particularidad de tener suelo poco desnudo, lo que implica que el ambiente cercano al suelo y el suelo como tal sean unos muy buenos agentes retenedores de humedad, además que el aire proveniente de cotas inferiores donde está la selva nublada (La Montaña) viene cargado de bastante humedad.

Durante el curso del 30 de abril al 02 de mayo (días soleados) se midieron valores de humedad bastante contrastantes con valores máximos de 97% para las 5 y las 6 horas de la mañana del día 1 de mayo y un valor mínimo de 38% para las 9 horas del día 2 de mayo y un valor promedio de humedad relativa durante el curso de 66,1% (Fig. 4).

Durante el curso del 13 al 15 de Agosto (días nublados) el valor máximo alcanzado fue del 100% durante las 14 y las 16 horas del día 13 de agosto y el valor mínimo fue de 45% medido a las 10 horas del día 14 y un valor promedio de 75,6% (Fig. 4).

El curso más húmedo fue el de los días 24 al 26 de abril donde el máximo fue del 100% alcanzado en tres ocasiones durante las noches de los días 24 y 25 (Fig. 4) y el valor mínimo alcanzado fue de 68% medido a las 10 horas del día 26 y el valor promedio de humedad relativa fue de 88,2% (Fig. 4).

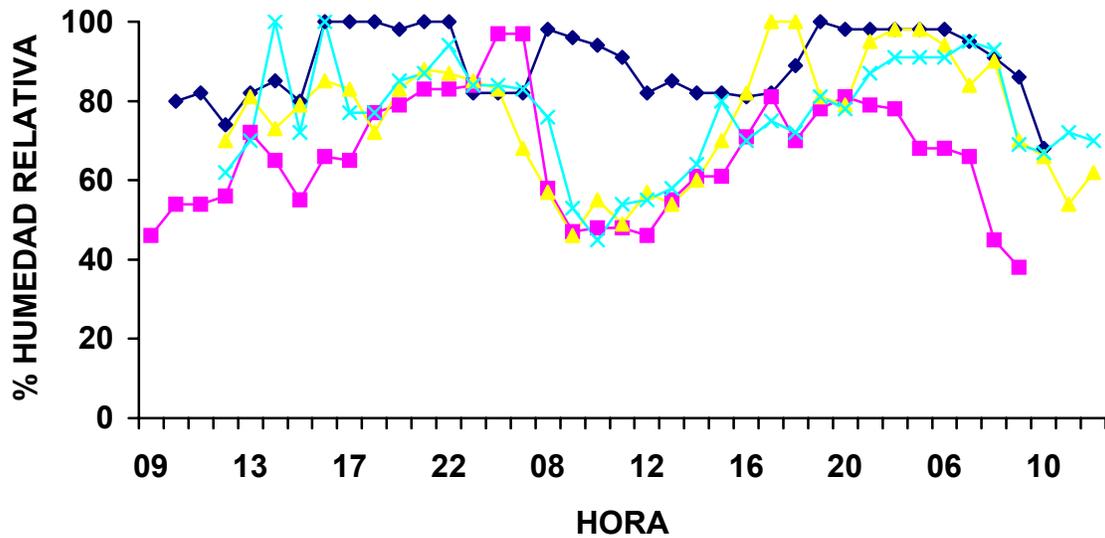


Fig. 4. Humedad relativa en "La Aguada" durante todos los cursos medidos, 24 al 26 de abril (-◆-), 30 de abril al 02 de mayo (-■-), 11 al 13 de agosto (▲-) y 13 al 15 de agosto (-×-).

#### A.2.- Radiación neta.

"La Aguada" al encontrarse a una altitud de 3452 m presenta valores elevados de radiación, y a pesar de ser bastante variable dependiendo de la nubosidad, tanto en época húmeda como en época seca se pueden dar días soleados así como días totalmente nublados.

La radiación neta, resultado de un balance entre la entrada y salida de radiación, mostró valores positivos en todas las horas a partir de las 7:00 y hasta las 19:00 y valores negativos desde las 20:00 hasta las 6:00 ya que durante el día la radiación incidente es mayor a la radiación emitida por el suelo, dando un balance positivo de radiación. Lo contrario ocurre durante la noche cuando la radiación emitida del suelo es mayor a la radiación incidente (Tabla 6).

**Tabla 6. Valores máximos ( $RN_{Max}$ ), mínimos ( $RN_{Min}$ ) y promedios diarios ( $RN_{MD}$ ) de Radiación Neta ( $W/m^2$ ) en "La Aguada" durante los diferentes cursos.**

<b>CURSO</b>	<b><math>RN_{Max}</math></b>	<b><math>RN_{Min}</math></b>	<b><math>RN_{MD}</math></b>
24 AL 26 DE ABRIL	969,2	-56,1	194,7
30 DE ABRIL AL 02 DE MAYO	1047,0	-271,2	547,4
11 AL 13 DE AGOSTO	679,9	-265,1	305,7
13 AL 15 DE AGOSTO	515,4	-271,2	156,2

El curso del 30 de abril al 02 de mayo fue el curso más soleado, durante este curso la nubosidad fue muy baja, no apareció la neblina y las noches se presentaron totalmente despejadas alcanzando valores tan altos como  $1047 W/m^2$  y tan bajos como  $-271,2 W/m^2$  (Fig. 5).

El curso más nublado fue el del 13 al 15 de agosto en el cual el máximo valor alcanzado fue de  $515,4 W/m^2$  y el mínimo fue de  $-271,2 W/m^2$ .

Ya que para nuestro trabajo la comparación entre ambas especies debe darse en el marco del comportamiento térmico de estas tanto en días soleados como en días nublados, basaremos las comparaciones en los cursos del día 30 de abril al 02 de mayo (curso soleado) y el curso del día 13 al 15 de agosto (curso nublado), días más representativos de ambas condiciones ambientales (Fig. 5).

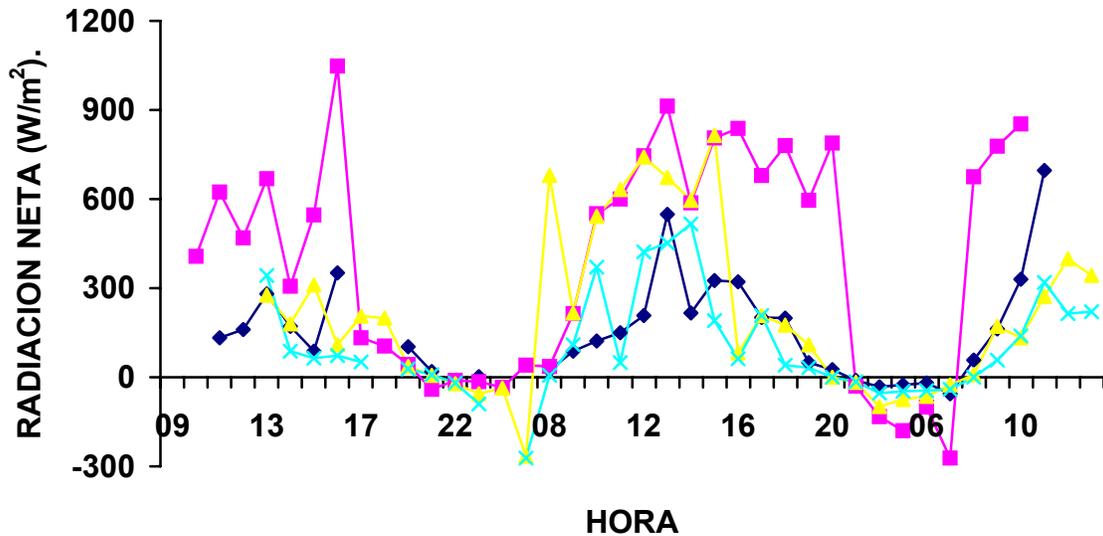


Fig. 5. Radiación Neta en "La Aguada" durante todos los cursos medidos, 24 al 26 de abril (◆), 30 de abril al 02 de mayo (■), 11 al 13 de agosto (▲) y 13 al 15 de agosto (×).

### A.3.- Temperatura del ambiente.

"La Aguada" por ser un ambiente de páramo presenta en su temperatura del ambiente grandes variaciones entre las horas del día y la noche, para un día soleado estas diferencias pueden llegar a valores tan altos como 32 °C a nivel del suelo y de 19 °C a 50 cm del suelo.

En un día nublado la diferencia de temperatura entre distintas horas del día no es tan pronunciada, pero sin embargo alcanzan diferencias de 17 °C en el suelo y de 15 °C en el aire a 50 cm del suelo. A 10 cm por debajo del suelo las variaciones no son tan extremas como en los otros casos (Tabla 7 y Fig. 6 y 7).

En las horas donde se dan las temperaturas más extremas las diferencias entre las temperaturas a 10 cm por debajo del suelo, nivel de suelo y 50 cm del suelo son mayores en

los días soleados a temperaturas máximas por ejemplo 7,2 °C a -10 cm, 30,3 °C a nivel del suelo y 19,4 °C a 50 cm del suelo medidos estos valores a las 12 horas del día 01 de mayo, sin embargo a temperaturas mínimas en un curso de días soleados es menor esta diferencia (Tabla 7 y Fig. 6 y 7).

En los cursos de días nublados a temperaturas máximas, las diferencias son muy pequeñas como se puede ver en la Tabla 7 y Fig. 6, como ejemplo a las 13 horas del día 14 de agosto: 13,2 °C a -10 cm, 19,4 °C a nivel del suelo y 19,1 °C a 50 cm del suelo. A temperaturas mínimas las diferencias fueron similares a las medidas en los cursos de días soleados (Fig. 6 y 7).

**Tabla 7. Temperaturas máximas ( $T_{max}$ ), mínimas ( $T_{min}$ ) y media diurna ( $T_{Media Diurna}$ ) del ambiente en "La Aguada" durante los diferentes cursos.**

CURSOS		$T_{max}$	$T_{min}$	$T_{Media Diurna}$
24 AL 26 DE ABRIL	-10 cm	9,2 ± 0,3	4,8 ± 1,6	7,3 ± 0,3
	0 cm	22,9 ± 1,7	3,5 ± 0,4	10,9 ± 1,1
	50 cm	14,4 ± 0,7	0,4 ± 0,1	8,1 ± 0,7
30 DE ABRIL AL 02 DE MAYO	-10 cm	9,9 ± 0,8	4,7 ± 0,8	7,8 ± 0,3
	0 cm	30,3 ± 4,6	-2,0 ± 0,1	13,7 ± 1,7
	50 cm	19,4 ± 4,2	0,8 ± 0,9	11,9 ± 0,9
11 AL 13 DE AGOSTO	-10 cm	14,1 ± 2,9	5,1 ± 0,5	8,8 ± 0,4
	0 cm	22,6 ± 1,2	1,3 ± 0,2	12,9 ± 1,1
	50 cm	16,5 ± 1,2	0,7 ± 0,2	11,3 ± 0,8
13 AL 15 DE AGOSTO	-10 cm	13,2 ± 0,6	6,1 ± 1,8	10,2 ± 0,4
	0 cm	19,4 ± 2,0	2,3 ± 0,7	12,2 ± 0,9
	50 cm	19,1 ± 2,2	3,6 ± 1,2	10,4 ± 0,7

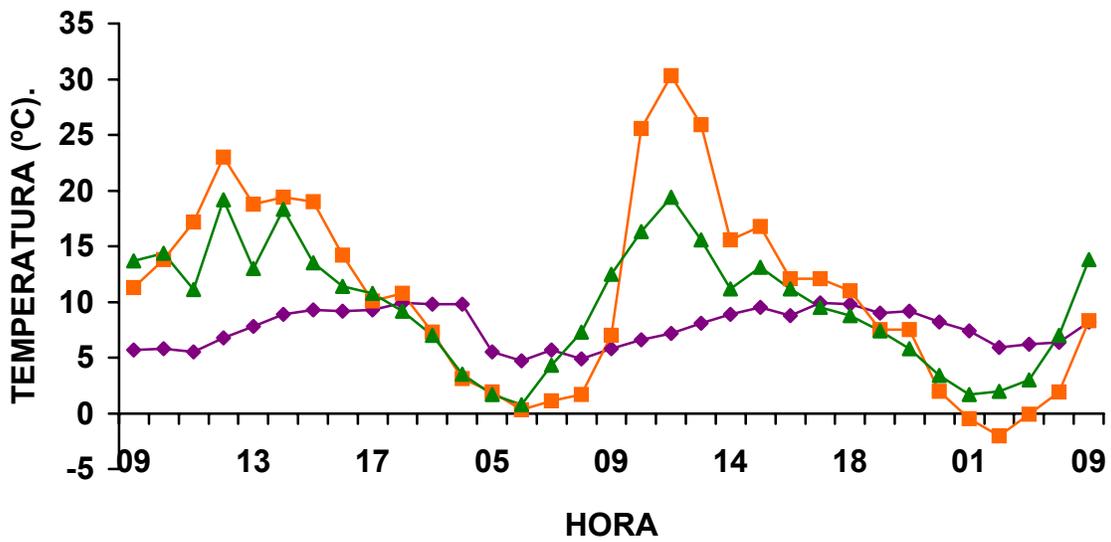


Fig. 6. Temperatura del aire, a -10cm(-◆-), 0 cm (-■-) y 50 cm (-▲-) en "La Aguada" durante el curso de los días 30 de abril al 02 de Mayo.

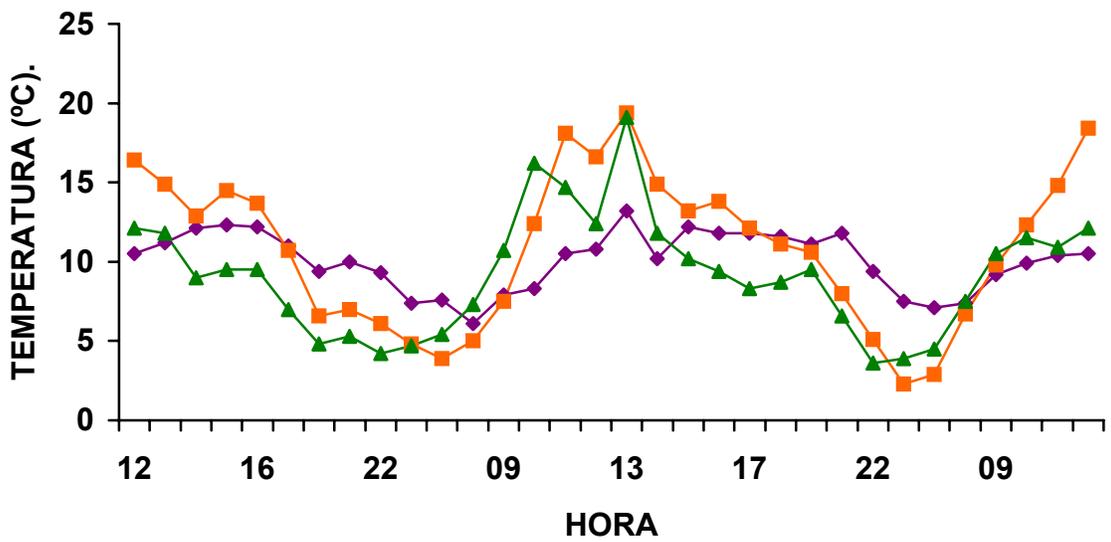


Fig. 7. Temperatura del aire, a -10cm(-◆-), 0 cm (-■-) y 50 cm (-▲-) en "La Aguada" durante el curso de los días 13 al 15 de agosto.

## B.- Características ecofisiológicas de las especies estudiadas.

### B.1.- Temperaturas foliares de ambas especies.

Al igual que la temperatura del aire en "La Aguada", las temperaturas foliares son bastante variables presentando grandes diferencias entre las temperaturas del día y de la noche, independientemente de la época del año. Los factores más importantes que condicionan la temperatura de la hoja son la radiación, temperatura del aire, viento, exposición de la hoja y % humedad relativa (Lambers et al 1998).

Para evitar que diferencias térmicas presentadas entre especies fuera consecuencia de diferencias en el tamaño foliar, se tomaron siempre hojas de área foliar similar. Luego de ser realizadas las mediciones en el campo, se trajeron al laboratorio las hojas utilizadas y se les midió el área foliar, determinándose mediante un ANOVA que no hubo diferencias significativas entre el área foliar de ambas especies (Tabla 8).

**Tabla 8. Área foliar promedio (cm<sup>2</sup>) de las hojas medidas en plantas de las especies estudiadas (\*).**

CURSO	<i>Ruilopezia atropurpurea</i>	<i>Espeletia schultzii</i>
ABRIL Y MAYO	93,1 ± 4,4	93,4 ± 5,1
AGOSTO	85,17 ± 5,6	75,19 ± 4,7

(\*) En los cursos de abril y mayo las hojas utilizadas fueron las mismas en ambos cursos al igual que en los cursos de agosto las hojas utilizadas fueron las mismas en ambos cursos.

Durante los cursos de días soleados y nublados, *Ruilopezia atropurpurea* mantuvo un promedio de temperatura foliar similar a *Espeletia schultzii* (Tabla 9 y Fig. 8 y 9).

Los valores máximos son más altos en *Espeletia schultzii* durante los cursos soleados que en *Ruilopezia atropurpurea*; en los cursos de días nublados los valores máximos fueron

muy cercanos en ambas especies inclusive en el curso del día 13 al 15 de agosto los valores máximos presentaron un mismo valor en ambas especies (Tabla 9).

Los valores mínimos de *Espeletia schultzii* no fueron estadísticamente distintos a los valores medidos en *Ruilopezia atropurpurea* independientemente del tipo de curso (soleado o nublado).

**Tabla 9. Temperatura foliar media diurna ( $TF_{Mdiurna}^{\circ C}$ ) y valores máximos ( $TF_{max}^{\circ C}$ ) y mínimos ( $TF_{min}^{\circ C}$ ) correspondiente a las especies estudiadas durante los diferentes cursos.**

CURSOS	<i>Ruilopezia atropurpurea</i>			<i>Espeletia schultzii</i>		
	$TF_{Mdiurna}$	$TF_{max}$	$TF_{min}$	$TF_{Mdiurna}$	$TF_{max}$	$TF_{min}$
<b>24 AL 26 DE ABRIL</b>	10,2 ± 0,7	16,5 ± 0,4	2,3 ± 0,1	10,1 ± 0,8	16,2 ± 0,2	1,8 ± 0,1
<b>30 DE ABRIL AL 02 DE MAYO</b>	11,8 ± 1,2	20,4 ± 0,4	0,0 ± 0,0	13,9 ± 1,5	28,2 ± 0,1	-0,4 ± 0,2
<b>11 AL 13 DE AGOSTO</b>	12,7 ± 0,8	21,1 ± 0,2	1,8 ± 0,1	13,2 ± 1,1	24,9 ± 0,2	0,6 ± 0,1
<b>13 AL 15 DE AGOSTO</b>	12,1 ± 0,9	19,3 ± 0,7	2,4 ± 0,1	10,7 ± 0,8	19,3 ± 0,2	1,6 ± 0,2

En las Figuras 10,,11, 12 y 13, se puede observar la amplitud térmica en las que se mantienen ambas especies tanto en cursos de días soleados, como en cursos de días nublados.

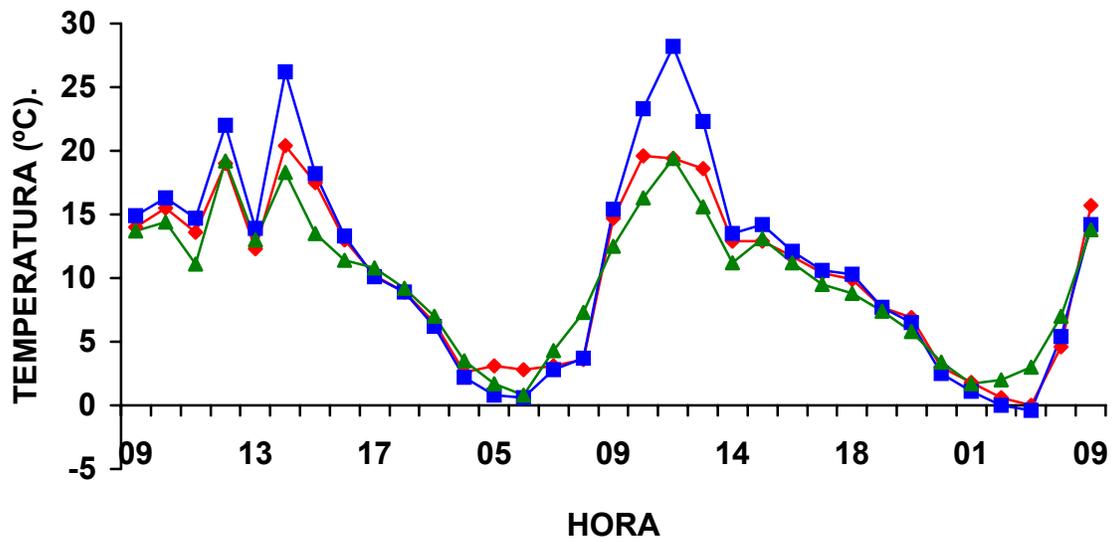


Fig. 8. Temperaturas foliares de *Ruilopezia atropurpurea* (-♦-), *Espeletia schultzii* (-■-) y del aire a 50 cm (-▲-) durante el curso de los días 30 de abril al 02 de mayo.

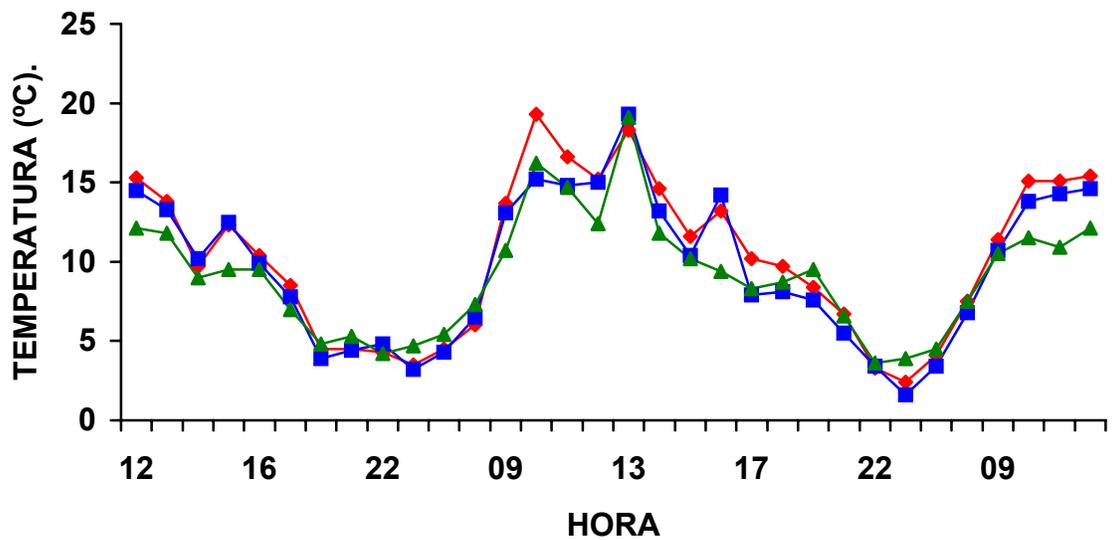


Fig. 9. Temperaturas foliares de *Ruilopezia atropurpurea* (-♦-), *Espeletia schultzii* (-■-) y del aire a 50 cm (-▲-) y del aire a 50 cm del suelo durante el curso de los días 13 al 15 de agosto.

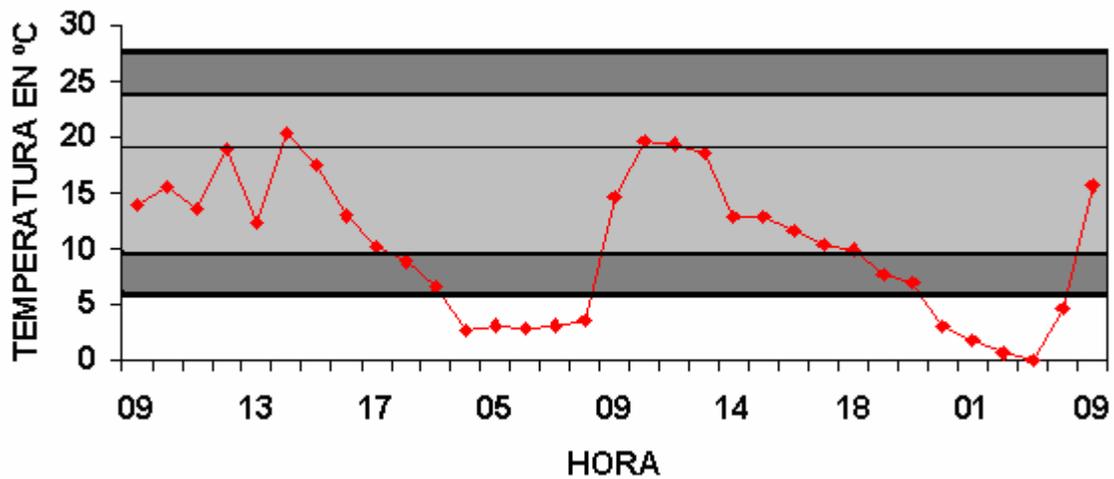


Fig. 10. Cursos diarios de temperatura foliar de *Ruilopezia atropurpurea* en La Aguada durante el curso del 30 de abril al 02 de Mayo. ■ Amplitud térmica en la que esta especie mantiene una tasa fotosintética mayor o igual a 80% de su capacidad óptima. ■ Amplitud térmica en la que esta especie mantiene una tasa fotosintética mayor o igual a 50% de su capacidad óptima. (-) Temperatura óptima para la fotosíntesis.

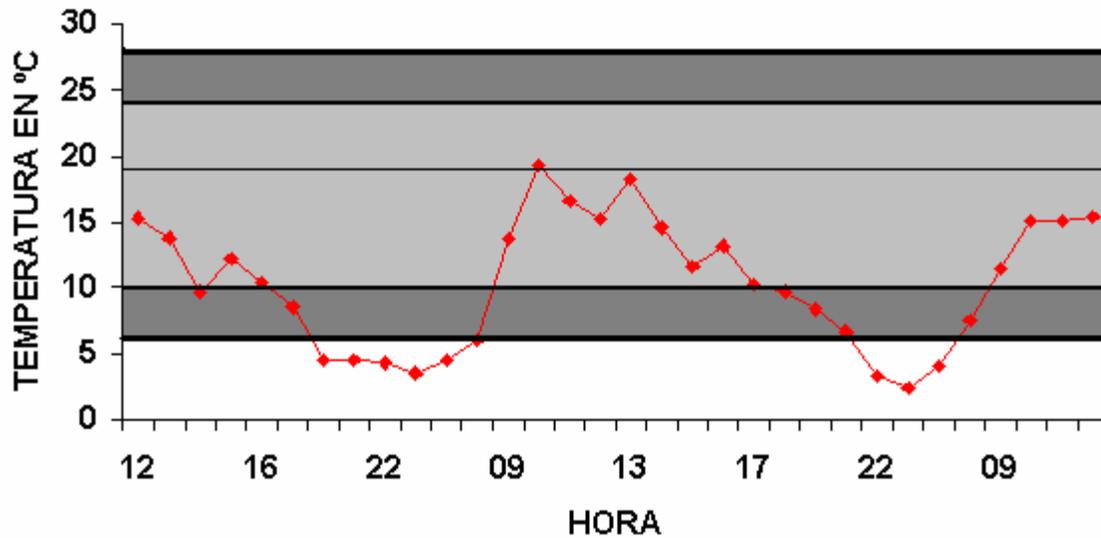


Fig. 11. Cursos diarios de temperatura foliar de *Ruilopezia atropurpurea* en La Aguada durante el curso del 13 al 15 de agosto. ■ Amplitud térmica en la que esta especie mantiene una tasa fotosintética mayor o igual a 80% de su capacidad óptima. ■ Amplitud térmica en la que esta especie mantiene una tasa fotosintética mayor o igual a 50% de su capacidad óptima. (-) Temperatura óptima para la fotosíntesis.

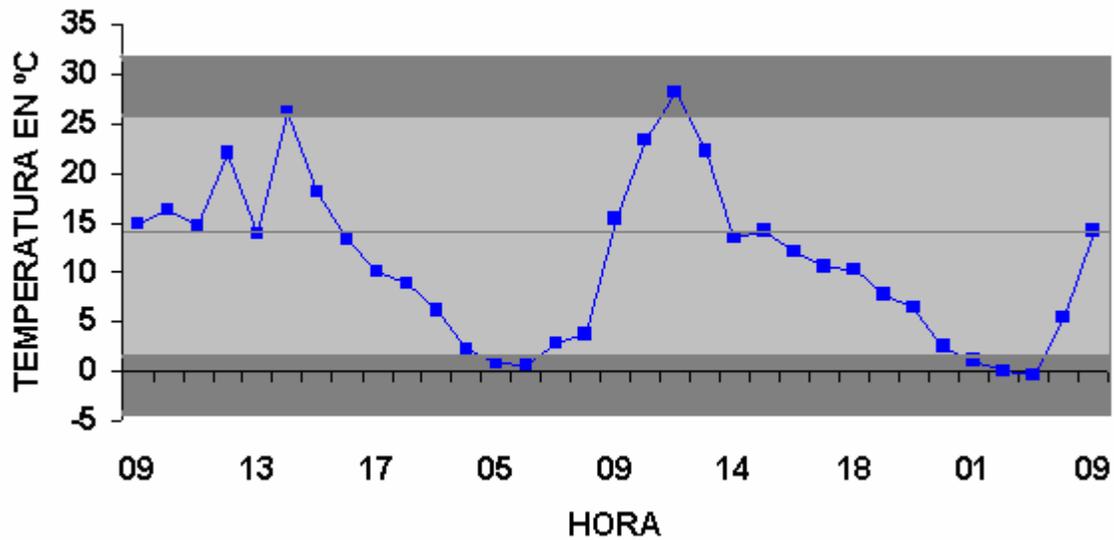


Fig. 12. Cursos diarios de temperatura foliar de *Espeletia schultzei* en La Aguada durante el curso del 30 de abril al 02 de Mayo. ■ Amplitud térmica en la que esta especie mantiene una tasa fotosintética mayor o igual a 80% de su capacidad óptima. ■ Amplitud térmica en la que esta especie mantiene una tasa fotosintética mayor o igual a 50% de su capacidad óptima. (-) Temperatura óptima para la fotosíntesis.

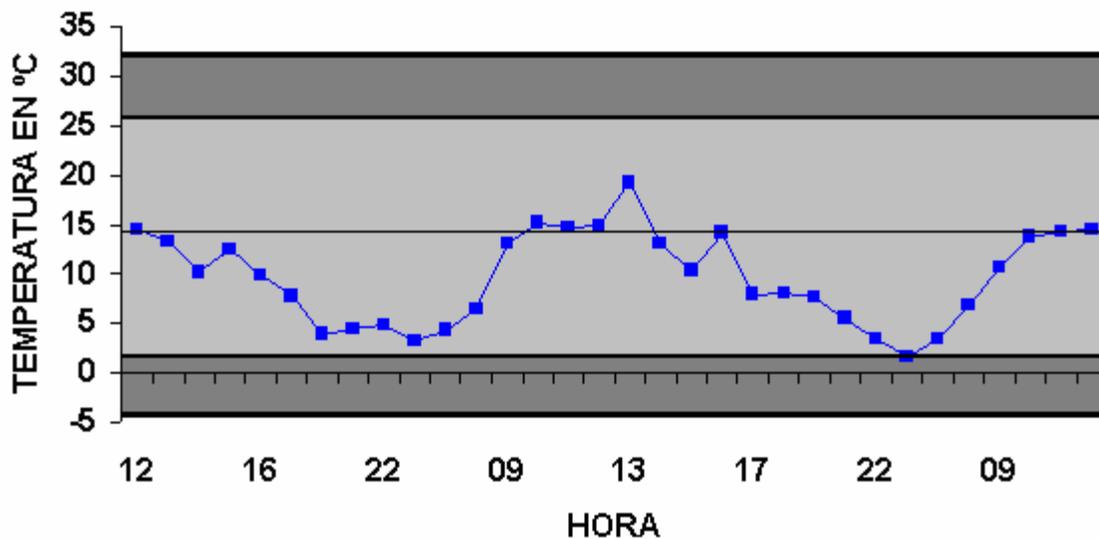


Fig. 13. Cursos diarios de temperatura foliar de *Espeletia schultzei* en La Aguada durante el curso del 13 al 15 de agosto. ■ Amplitud térmica en la que esta especie mantiene una tasa fotosintética mayor o igual a 80% de su capacidad óptima. ■ Amplitud térmica en la que esta especie mantiene una tasa fotosintética mayor o igual a 50% de su capacidad óptima. (-) Temperatura óptima para la fotosíntesis.

### **B.1.1.- Temperaturas foliares estudiadas por orientación para ambas especies.**

En *Ruilopezia atropurpurea*, el porcentaje de horas en las que hubo diferencias significativas entre las temperaturas foliares de las distintas orientaciones (N,S,E,W) fue muy bajo en todos los cursos (<16%) (Tabla 10) por lo que podemos decir que en esta especie la temperatura foliar es independiente de la orientación a que están expuestas las hojas, con ciertas excepciones que aparecen a distintas horas del día sin un patrón definido.

En *Espeletia schultzii*, durante los cursos de días nublados, el porcentaje de horas en las que hubo diferencias significativas entre las temperaturas foliares de las distintas orientaciones fue muy bajo (<19%). Pero en los cursos de días soleados este porcentaje se incrementa a valores tan altos como 48,5% en el curso del 30 de abril al 02 de mayo, estas diferencias de temperaturas foliares entre orientaciones se dan a distintas horas del día sin un patrón definido.

### **B.1.2.- Temperaturas foliares estudiadas entre especies.**

Durante todos los cursos el porcentaje de horas en las que no hubo diferencia entre la temperatura foliar de *Ruilopezia atropurpurea* y la de *Espeletia schultzii* fue muy alto (>80% en casi todos los cursos), por lo que se puede afirmar que las temperaturas foliares de ambas especies no son estadísticamente diferentes, con pocas excepciones que aparecen sin patrón determinado e independientemente de la condición climática presente en el área de estudio.

**Tabla 10. Resultados de los ANOVAS entre orientaciones dentro de las especies y entre especies. (SiD: Porcentaje de horas en las que hubo diferencias significativas entre las temperaturas foliares). (NoD: Porcentaje de horas en las que no hubo diferencia significativa entre la temperaturas foliares).**

CURSOS.	<i>Ruilopezia atropurpurea</i>		<i>Espeletia schultzii</i>		<i>Ruilopezia atropurpurea</i> vs <i>Espeletia schultzii</i>	
	SiD	NoD	SiD	NoD	SiD	NoD
24 AL 26 DE ABRIL	6,9 %	93,1 %	26,9 %	73,1%	27,6 %	72,4 %
30 DE ABRIL AL 02 DE MAYO	15,2 %	84,8 %	48,5 %	51,5 %	15,2 %	84,8 %
11 AL 13 DE AGOSTO	8,8 %	91,2 %	17,7 %	82,3 %	17,7 %	82,3 %
13 AL 15 DE AGOSTO	9,4 %	90,6 %	25 %	75 %	15,6 %	84,4 %

## B.2.- Temperatura óptima de fotosíntesis.

La temperatura óptima de fotosíntesis de *Ruilopezia atropurpurea* (18,8°C) es mayor que la de *Espeletia schultzii* (13,9°C) (Tabla 10 y Figuras 10 y 11). En cuanto al intervalo de temperaturas entre los puntos de compensación *Espeletia schultzii* tiene un rango más amplio (55,5°C) que *Ruilopezia atropurpurea* (40,4°C) (Tabla 11 y Fig. 10 y 11).

**Tabla 11. Temperaturas óptimas de fotosíntesis (T<sub>OP</sub>) y puntos de compensación a bajas (PC<sub>Bajo</sub>) y altas temperaturas (PC<sub>Alto</sub>) para ambas especies.**

ESPECIE ESTUDIADA.	T <sub>OP</sub>	PC <sub>Bajo</sub>	PC <sub>Alto</sub>
<i>Ruilopezia atropurpurea.</i>	18,8 ± 1,2 °C	-1,4 ± 0,5 °C	39,0 ± 2,4 °C
<i>Espeletia schultzii.</i>	14,8 ± 0,6 °C	-13,5 ± 0,6 °C	43,0 ± 1,7 °C

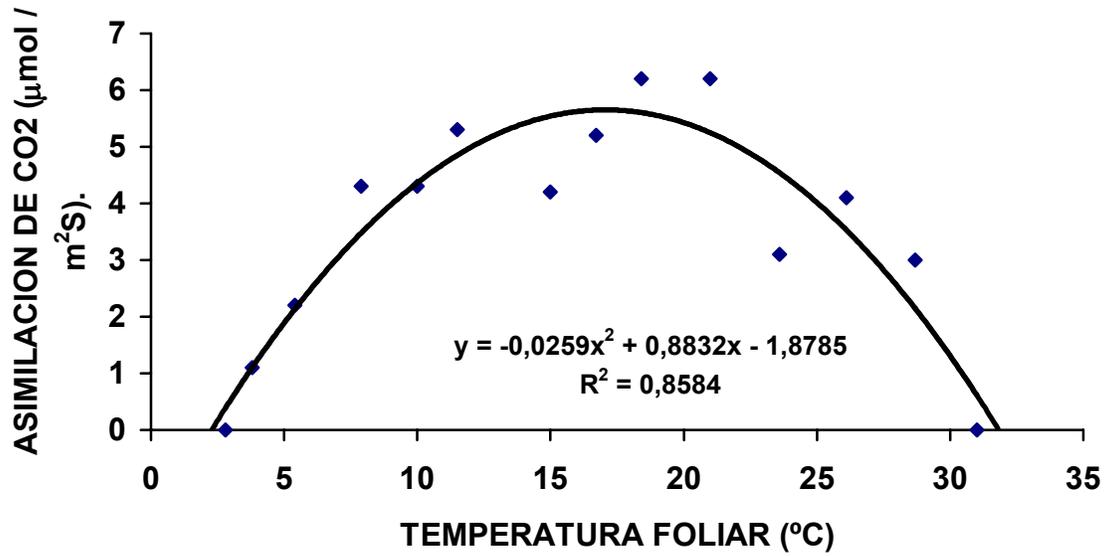


Fig.14. Relación temperatura foliar-asimilación de CO<sub>2</sub> para *Ruilopezia atropurpurea*.

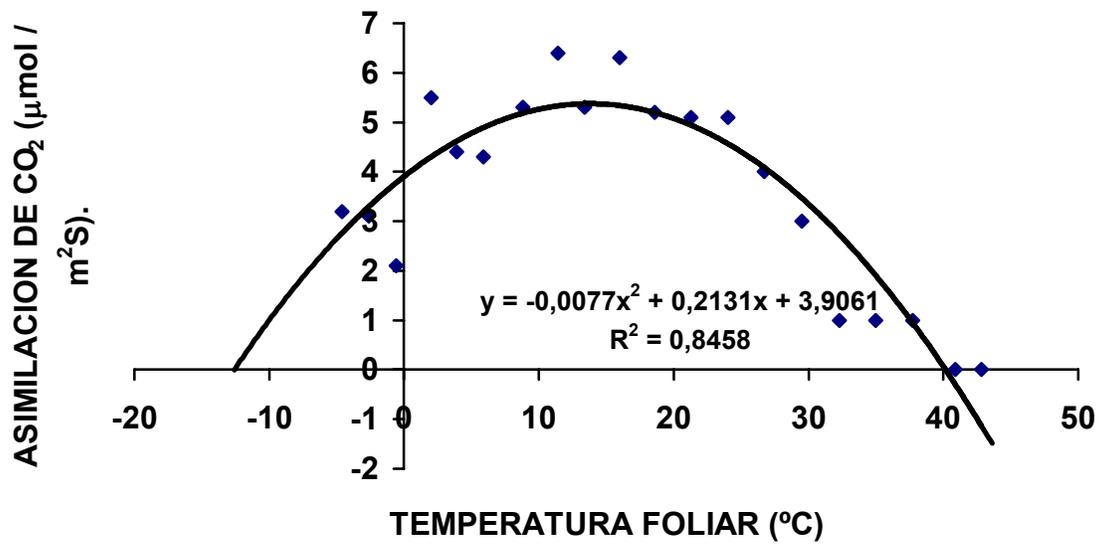


Fig. 15. Relación Temperatura foliar-asimilación de CO<sub>2</sub> para *Espeletia schultzei*.

### B.3.- Características espectrales.

En la Tabla 12 se puede observar que las hojas de *Ruilopezia atropurpurea* reflejan mucho menos radiación que las de *Espeletia schultzii*. Sin embargo, lo contrario ocurre con la transmitancia donde las hojas de *Ruilopezia atropurpurea* transmiten aproximadamente el doble de radiación que las de *Espeletia schultzii*, sin embargo la absorbancia de las hojas de ambas especies presenta valores similares.

**Tabla 12. Características espectrales de las especies estudiadas expresadas en porcentaje (%).**

ESPECIE ESTUDIADA	REFLECTIVIDAD	ABSORBANCIA	TRANSMITANCIA
<i>Ruilopezia atropurpurea</i>	11± 3	77 ± 3	12 ± 2
<i>Espeletia schultzii</i>	21± 5	73 ± 1	6 ± 3

### B.4.- Altitud alcanzada por las especies de los géneros *Ruilopezia* y *Espeletia*.

En la Figura 16 se puede ver la máxima altitud alcanzada por las especies de los géneros *Ruilopezia* y *Espeletia*, allí observa que todas las especies del género *Espeletia* son pubescentes, pudiendo alcanzar altitudes de hasta 4300 m. Sin embargo en el género *Ruilopezia* se observa que en su mayoría, las especies de este género se presentan por debajo de los 3500 m de altitud con muy pocas excepciones, de especies pubescentes que pueden llegar hasta los 4000 m.

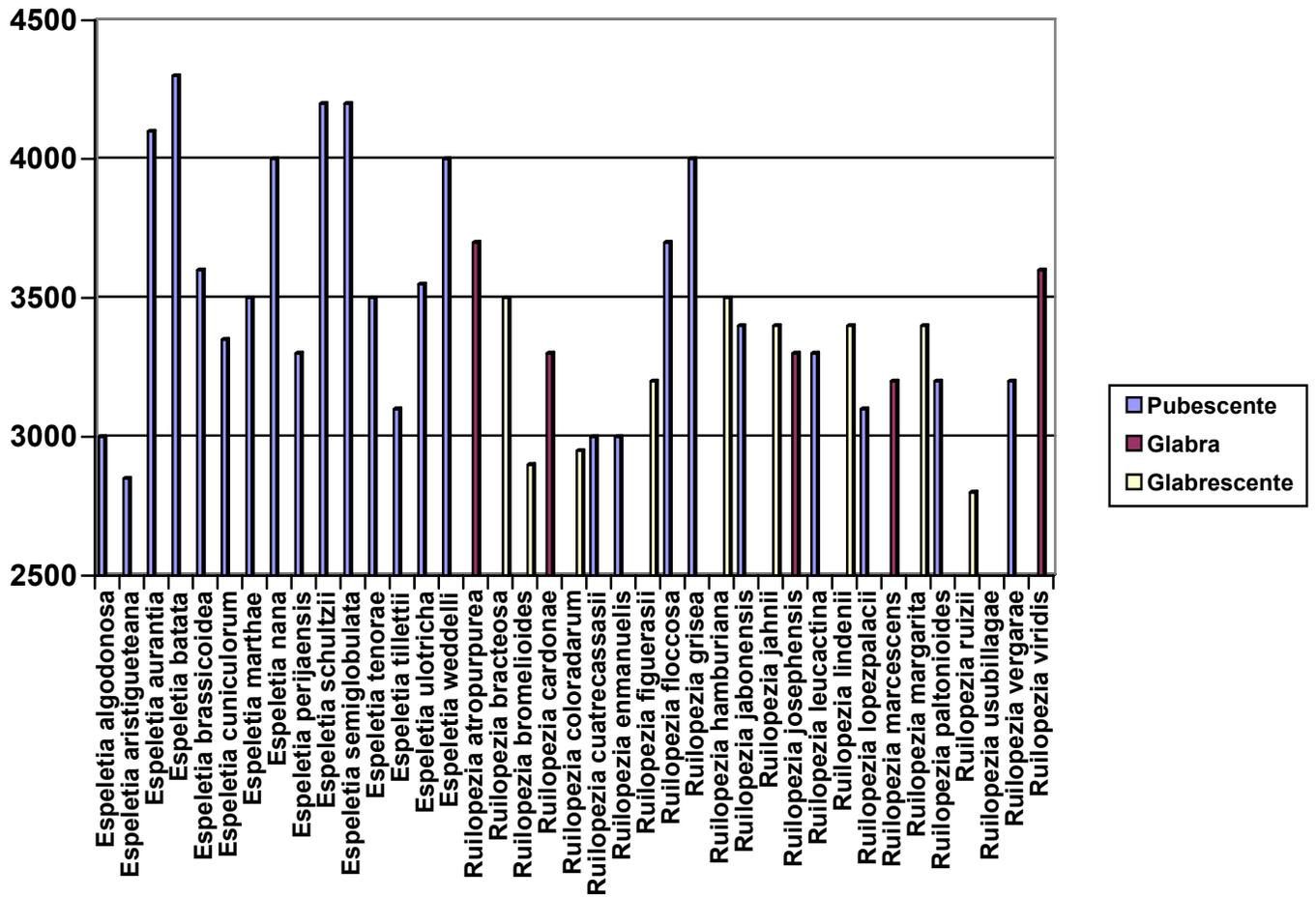


Fig. 16. Máxima altitud alcanzada por las especies pertenecientes a los géneros *Espeletia* y *Ruilopezia*.

## SECCIÓN IV: Discusión.

Los resultados obtenidos en este trabajo nos dan la posibilidad de acercarnos a conocer el papel de la pubescencia en plantas del complejo *Espeletia* a través de la comparación de dos especies, la pubescente y ampliamente distribuida *Espeletia schultzii* y la glabra *Ruilopezia atropurpurea* limitada a lugares de altitudes intermedias.

Las estrategias adaptativas con que ambas especies enfrentan el exceso de radiación son contrastantes y se muestran igualmente eficientes en el ambiente de "La Aguada" donde ambas especies se presentan exitosamente, *Ruilopezia atropurpurea* refleja aproximadamente la mitad de la radiación que *Espeletia schultzii* lo que sería una desventaja en este ambiente de no ser porque *Ruilopezia atropurpurea* trasmite el doble de radiación que *Espeletia schultzii*, en resumen maneras distintas de resolver el mismo problema.

En cuanto al papel de la pubescencia con respecto a la transpiración a pesar de no ser objeto de estudio en este trabajo, se piensa que lo postulado por Hedberg (1964) y Baruch y Smith (1979) proponiendo que el valor adaptativo de la pubescencia en las hojas de rosetas gigantes tropicales africanas y andinas debía estar en una reducida absorción de radiación, y en consecuencia, una reducción en la temperatura de la hoja y una menor transpiración, es correcto basado en investigaciones anteriores. Rada et al (1998) indican que plantas pubescentes del complejo *Espeletia*, entre ellas *Espeletia schultzii*, poseen tasas transpiratorias muy bajas durante todo el día independientemente de la condición ambiental presente, manteniendo un fuerte cierre estomático a diferencia de *Ruilopezia atropurpurea* que por los potenciales hídricos encontrados en hojas según Baruch y Smith

(1979). Se presume que en períodos hídricos favorables mantiene tasas elevadas, reduciéndolas en períodos desfavorables.

Meinzer y Goldstein (1985) encontraron que para *Coespeletia timotensis* (Cuatrec.) Cuatrec. en la localidad de "Piedras Blancas" (4200 m), la pubescencia de la hoja modifica el equilibrio térmico, incrementando el espesor de la capa límite y la resistencia a la transferencia de calor convectivo y latente. Por otra parte, los efectos de la capa límite superan los de absorción de radiación solar, resultando en mayores temperaturas en la hoja de lo que ocurriría en hojas glabras con altas cargas de radiación. El acoplamiento entre las temperaturas de la hoja y del aire entonces disminuye y el acoplamiento entre la temperatura de la hoja y de la radiación incidente aumenta. El desacoplamiento entre la temperatura de la hoja y el aire significa, entonces, que la temperatura foliar permanezca muy por encima de la del aire durante las horas diurnas y de esta manera las hojas alcanzan temperaturas más favorables para la fotosíntesis. Con respecto a los postulados anteriores los resultados obtenidos en esta investigación nos permiten decir lo siguiente:

- La pubescencia en el caso de *Espeletia schultzii* en "La Aguada", no desacopla la temperatura de la hoja de la del aire ya que las temperaturas foliares de esta especie permanecen muy cercanas a las del aire, inclusive a temperaturas máximas en horas con una entrada de radiación bastante alta, es posible que por ser "La Aguada" un ambiente no tan extremo en cuanto a altitud y temperatura del aire como "Piedras Blancas" no se pueda observar lo propuesto por estos autores, además *Espeletia schultzii* es una especie de menor altura que *Coespeletia timotensis* lo que implica que *Espeletia schultzii* esté en contacto con las capas de aire más cálidas cerca de la superficie del suelo.

- Por otro lado *Espeletia schultzii* es una especie que se aclimata acercando su temperatura foliar óptima de fotosíntesis a la temperatura del aire donde vive (Rada 1993), en las Fig.(10,11,12 y 13) se puede observar que tanto *Ruilopezia atropurpurea* como *Espeletia schultzii* mantienen temperaturas foliares durante el día que le permiten fotosintetizar hasta en un 80% de su capacidad máxima, por lo que es poco probable que la principal función de la pubescencia consista en elevar la temperatura foliar mediante el efecto capa límite, para que la planta pueda realizar sus procesos fisiológicos a una temperatura adecuada, cuando una especie glabra con las mismas características (arrosetada, mismo tamaño foliar), presenta temperaturas foliares similares y que además esas temperaturas le permitan mantener una maquinaria fotosintética trabajando a tan alta capacidad.

Rada (1993) cuestiona el valor adaptativo de la pubescencia propuesto por Meinzer y Goldstein (1985). Este autor encontró que la temperatura foliar promedio de *Espeletia schultzii* Wedd. en la localidad de "Piedras Blancas" (4200 m) estaba casi 6 °C por encima de la temperatura óptima de fotosíntesis para esta especie a esa altitud resultando en un efecto negativo para el balance de carbono, ya que aleja la temperatura del óptimo fotosintético, además, el aumento en el grosor de la capa límite incrementa la resistencia a la difusión del dióxido de carbono al interior de la hoja. También encontró que en una especie de hojas glabras, *Senecio formosus* H.B.K.(Asteraceae) con tamaño foliar similar a *Espeletia schultzii* Wedd, presenta temperaturas foliares muy cercanas a la temperatura óptima para fotosíntesis para esa especie, sugiriendo la necesidad de un estudio más profundo del efecto de la pubescencia en plantas del complejo *Espeletia*.

Lo que no tomo en cuenta la anterior investigación es que la planta aun estando 6 °C o más por arriba del óptimo fotosintético, pudiera estar en una temperatura que le permita

fotosintetizar a una alta capacidad, como lo demuestran las Figuras (12 y 13) para *Espeletia schultzii* en "La Aguada"

También se ha sugerido que la pubescencia puede elevar la temperatura de la hoja en la noche debido a la pérdida de calor radiado (Hedberg 1964). Meinzer y Goldstein (1985) realizaron simulaciones de balance térmico, encontrando que las hojas pubescentes expuestas son más frías de noche debido a la reducción de la transferencia de calor convectivo del aire a la hoja y que la pubescencia no puede ser vista como un mecanismo de resistencia a la helada. Los resultados encontrados en este trabajo confirman, que efectivamente la temperatura de las hojas pubescentes es inferior a la de las hojas glabras en la noche, corroborando lo propuesto teóricamente por Meinzer y Goldstein (1985).

Karabourniotis et al (1992,1994,1998) postulan que la pubescencia absorbe fuertemente luz UV en plantas mediterráneas, posiblemente por la presencia de polifenoles en la pared celular de los tricomas. Según Grammatikopoulos et al (1994) y Karabourniotis y Bornman (1999) razones teóricas y empíricas sugieren que el papel de la pubescencia en la conservación de agua es menos importante que la función protectora contra la excesiva radiación UV-B.

Las plantas de páramo están sometidas a un alto ingreso de radiación solar y una disponibilidad baja de agua, por lo que para dichas plantas es más importante conservar sano su aparato fotosintético, protegiéndose del exceso de radiación UV, bien sea mediante la presencia de pubescencia o mediante compuestos como antocianinas, más aun cuando las temperaturas del aire no son tan desfavorables para los procesos fotosintéticos como lo demuestran las Figuras (10, 11, 12, 13).

Meinzer et al (1985) encuentran que para *Espeletia schultzii* ocurre un aumento del grosor de la pubescencia a medida que se incrementa la altitud, este resultado puede tener

diversas interpretaciones desde el punto de vista de estrategia adaptativa de esta especie, una de ellas es que la planta aumenta su protección ante la radiación UV, cuya cantidad se incrementa con la altitud esto es corroborado por los resultados presentados por Cross (2001) que indican un incremento en el espesor de la hoja y la pubescencia con la altitud en *Espeletia pynophylla* subsp. *angelensis*, además la concentración de compuestos que absorben la radiación UV-B aumento con la altitud.

Otra forma de interpretar este resultado es que al aumentar la altitud disminuye la temperatura del aire en esos ambientes y que la planta utiliza la pubescencia para conseguir temperaturas foliares favorables para los procesos fotosintéticos como proponen Meinzer y Goldstein (1985). En el caso de "La Aguada" y de *Espeletia schultzii* esto no se cumple, como se explicó anteriormente, además *Espeletia schultzii* tiene otras características morfológicas como la forma parabólica de la roseta que le permite captar una mayor cantidad de energía y mejorar su tasa fotosintética y su balance térmico (Meinzer et al. 1985, Goldstein et al. 1989), también la distribución de las hojas en la roseta protege la yema apical y las hojas más jóvenes de las bajas temperaturas (Rada et al 1985).

En la Figura 16 se observa la máxima altitud alcanzada por las especies pertenecientes a los géneros *Ruilopezia* y *Espeletia*, así como las características de las hojas de estas especies, allí se observa que las especies que viven en altitudes superiores a los 3500 m son casi en su totalidad de hojas pubescentes, lo que nos muestra que para estas altitudes, donde el ingreso de radiación es alto, estas plantas utilizan la pubescencia como mecanismo de protección ante el estrés producido por la elevada cantidad de radiación solar presente en este ambiente.

Por otro lado las especies de género *Espeletia* pueden superar los 4000 m de altitud, considerada la barrera del clima periglacial (Monasterio 1980b). Monasterio (1986b)

postula que las *Ruilopezias* no pueden establecerse por encima de la barrera del clima periglacial, debido a que detienen su crecimiento en el momento de la reproducción, destinando casi todos sus recursos a este proceso, por ser monocárpicas y este hecho en un ambiente tan extremo, tendría consecuencias poco favorables para estas plantas, a diferencia de las plantas policárpicas como las del género *Espeletia*, donde el crecimiento de la planta no es interrumpido por el proceso reproductivo. Esta suposición no toma en cuenta que muchas especies del género *Ruilopezia* entre ellas *Ruilopezia atropurpurea*, se reproducen vegetativamente a través de la formación de clones, donde la planta no sufriría las consecuencias de ser monocárpica ya que solo moriría el tallo floral luego de la reproducción, permitiendo que el resto de la planta siga con vida y tampoco toma en cuenta que todas las especies que superan los 4000 m de altitud son pubescentes, siendo la pubescencia un factor determinante, por la protección que ofrece a la planta de la radiación UV-B.

*Ruilopezia atropurpurea* mantiene temperaturas foliares cercanas a las del aire transmitiendo una cantidad importante de radiación, estas temperaturas le permiten a esta especie realizar sus procesos fotosintéticos exitosamente en el ambiente de "La Aguada" como se puede ver en las Figuras (10 y 11). Es muy probable que esta especie utilice a las antocianinas y otros polifenoles como mecanismo de protección ante la radiación UV, esto es bastante posible debido al color que presenta la hoja en su contorno que hace presumir la presencia de estos compuestos químicos, de hecho esta especie fue nombrada *Ruilopezia atropurpurea* por su leve coloración púrpura del contorno de sus hojas.

Los resultados obtenidos en este trabajo nos permiten afirmar que a la altitud de "La Aguada" (3452 m), la pubescencia en *Espeletia schultzii* tiene como función principal disminuir la absorción de radiación solar mediante la reflexión de parte de la misma, en un

ambiente con altos ingresos de radiación diurna. Además, el papel de la pubescencia en *Espeletia schultzii* debería ser el de protección de la hoja ante el exceso de radiación UV y el efecto capa limite sería un efecto secundario de menor importancia que el efecto protección, consecuencia de la presencia de pubescencia en la hoja, aunque es importante ver que la pubescencia es adaptación muy valiosa para sobrevivir el ambiente del páramo y que los distintos efectos que produce en la planta no deben ser descartados, es decir que la pubescencia debe ser vista como un mecanismo adaptativo integral y no puntual ante un ambiente extremo.

Los páramos presentan características geográficas y biológicas que los hacen ser un ecosistema muy especial, presentando una gran importancia el estudio de las especies vegetales y animales que viven en este ambiente. Tomando como punto de partida los estudios que se han hecho en los páramos venezolanos, se pueden plantear estrategias de protección y manejo de estos ambientes que permitan conservarlos para las generaciones futuras, afortunadamente, en nuestro país la mayoría de los páramos se encuentran dentro de áreas legalmente protegidas como son los Parques Nacionales, lo cual es muy ventajoso para la conservación de los mismos.

## SECCION V: Bibliografía utilizada.

ABREU, S; ZERPA, J. 1985. Mapa de vegetación de la vertiente norte del Parque Nacional "Sierra Nevada". Tesis de grado. Universidad de los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Escuela de Geografía. Mérida, Venezuela.

ARISTIGUETA, L. 1964. Flora de Venezuela. Volumen x. Parte Segunda Edición del Instituto Botánico Especial. Caracas Venezuela.

BARUCH, Z.; SMITH, A. P. 1979. Morphological and physiological correlates of niche bread in two especies of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica*, 19: 73-79.

BRICEÑO B.; MORILLO G. 2002. Catalogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I Dicotiledóneas (Magnoliopsida). *Acta Botánica Venezolana*. 25(1) 1-46.

CUATRECASAS, J. 1976. A new subtribe en the Heliantheae (Compositae): Espeletiinae. *Phytologia* 35: 43-61.

CUATRECASAS, J. 1987. Clave diagnostica de las especies de *Ruilopezia* (Espeletiinae, Heliantheae, Compositae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*. 44 (2). 401-419.

CROSS, S.K. 2001. Adaptation of the giant rosette plant, *Espeletia pynophylla* subps. *angelensis*, to ultraviolet radiation over an elevation gradient on Volcán Chiles. En P.M. Ramsay (ed), 2001, the ecology of Volcán Chiles: high-altitude ecosystems on the Ecuador-Colombia border. Plymouth: Pebble and Shell. Pp 81-90

- EHLINGER, J.; BJORKMAN, O. 1978. Leaf pubescence effect on absorptance and photosynthesis in a desert shrub. *Science*, 192: 376-377.
- FIELD, C.B.; BALL, J.T.; BERRY, J.A. 1989. Photosynthesis: Principles and field techniques. En: Piercy RW, Ehleringer J, Mooney HA y Rundel PW, eds, *Plant physiological Ecology: Field methods and instrumentation*. Chapman and Hall, pp 209-253.
- GAUSMAN, H. W.; CARDENAS, R. 1969. Effect of leaf pubescence of *Gynura aurantiaca* on light reflectance. *Botanical Gazette*, 130: 158-162.
- GOLDSTEIN, G.; RADA, F.; CANALES, O.; ZABALA, O. 1989. Leaf gas exchange of two giant caulescent rosette species. *Acta Oecologica*, 10.(4): 359-370.
- GRAMMATIKOPOULOS G, KYPARISSIS A, PETROPOULOU Y, MANETAS Y. 1994. Leaf hairs of olive (*Olea europaea*) prevent stomatal closure by ultraviolet-B radiation. *Australian Journal Plant Physiology*. 21:293-301.
- HEDBERG, O. 1964. Features of afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeografica Suecica*, 49: 1-144.
- KARABOURNIOTIS G, PAPADOPOULOS K, PAPAMARKOU M, MANETAS Y. 1992. Ultraviolet-B radiation absorbing capacity of leaf hairs. *Physiologia Plantarum*. 86: 414-418.
- KARABOURNIOTIS G, KOTSABASSIDIS D, MANETAS Y. 1994. Trichome leaf density and its protective potential against ultraviolet-B radiation damage during leaf development. *Canadian Journal of Botany*. 73: 376-383.

KARABOURNIOTIS G, KOFIDIS G, FASSEAS C, LIAKOURA V, DROSSOPOULOS I. 1998. Poliphenol deposition in leaf hairs of *Olea europaea* (oleacea) and *Quercus ilex* (fagaceae). *American Journal of Botany*. 85: 1007-1012.

KARABOURNIOTIS G, BORNMAN JF. 1999. Penetration of UV-A, UV-B and light through the leaf trichome layers of two xeromorphic plants, olive and oak, measured by optical fibre microprobes. *Physiologia Plantarum*. 105: 655- 661.

KROG, J. 1955. Notes on temperature measurement indicative of special organization in arctic and subarctic plants for utilization of radiated heat from the sun. *Physiologia Plantarum*, 8: 836-839.

LAMBERS H, CHAPIN S, PONS T. Plant physiological ecology. 1998. Springer-Verlag. New York. USA.

MEINZER F. C.; GOLDSTEIN, G.; RUNDEL, P. H. 1985. Morphological changes along an altitude gradient and their consequences for Andean giant rosette plant. *Oecologia*, 87: 369-372.

MEINZER F. C.; GOLDSTEIN, G. 1985. Some consequences of leaf pubescence in the Andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Ecology*, 66: 512- 520.

MONASTERIO, M. 1980a. Los paramos andinos como región natural características biogeográficas generales y afinidades con otras regiones andinas. En: Monasterio, M. Ed. Estudios ecológicos en los páramos andinos. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. pp 15-27.

MONASTERIO, M. 1980b. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. *En*: Monasterio, M. Ed. Estudios ecológicos en los páramos andinos. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. pp 93-158.

MONASTERIO, M. 1986a. Recherches ecologiques sur les *Espeletia* du páramo désertique des hautes Andes tropicales du Venezuela. Tesis de doctorado de Estado. Universidad Pierre et Marie Curie. Paris, Francia.

MONASTERIO, M. 1986b. Adaptive strategies of *Espeletia* in the Andean desert páramo. *En* Villeumier, F & Monasterio, eds. High Altitude Biogeography. Oxford University Press, pp 49-80.

MONASTERIO, M; REYES, S. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes Venezolanos. *En*: Monasterio, M. Ed. Estudios ecológicos en los páramos andinos. Universidad de los Andes. Mérida Venezuela. pp 47-91.

RADA, F. 1993. Respuesta estomática y asimilación 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. Tesis de doctorado. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.

RADA, F; GOLDSTEIN, G; AZÓCAR, A; MEINZER, F. 1985. Freezing avoidance in andean giant rosette plants. *Plant Cell Environment*. 8:501-507.

RADA, F.; GONZALEZ, J.; AZOCAR, A.; BRICEÑO, B.; JAIMEZ, R. 1992. Net photosynthesis-leaf temperature relations in plants species with different height along an altitudinal gradient. *Acta Oecologica*, 13, n°5: 535-542.

- RADA, F.; AZOCAR, A.; GONZÁLEZ, J.; BRICEÑO, B. 1998. Leaf gas exchange in *Espeletia shultzii* Weed, a giant caulescent rosette species, along altitudinal gradient in the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica*, 19: 73-79.
- RAMSAY, P.M. Y OXLEY, E.R.B. (1986). Fire temperature and postfire plant community dynamics in Ecuadorian grass páramo. *Vegetatio*. 124: 129-144
- RODRÍGUEZ, L. 1958. Conservación del suelo y ornamentación de la zona del Teleférico de Mérida. Tesis de Grado. Universidad de los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Escuela de Ingeniería Forestal. Mérida, Venezuela.
- SARMIENTO, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. En Villeumier, F & Monasterio, eds. High Altitude Biogeography. Oxford University Press, pp11-48.
- SMITH, A. 1974. Bud temperature in relation to nyctinastic leaf movement in a andean rosette plant. *Biotropica* 6:263-266.
- WUESCHER, J. E. 1970. The effect of leaf hairs of *Verbascum thapsus* on leaf energy exchange. *New Phytologist*, 68: 65-73.

## **SECCION VI. ANEXOS.**

**ANEXO A**  
**DATOS DE LAS**  
**CARACTERÍSTICAS**  
**AMBIENTALES MEDIDAS**  
**(Temperatura del aire, %HR y RN).**

**La Aguada 3452 m.**  
**Curso del 24 al 26 de abril de 2003.**

HORA	TEMPERATURA EN °C A			% HR	RN (W/m <sup>2</sup> )
	-10 cm	0 cm	50 cm		
10:00	7,5	8,7	7,2	80	132,0
11:00	7,9	12,8	11,9	82	160,9
12:00	8,1	17,1	11,2	74	280,3
13:00	8,1	12,4	12,2	82	171,8
14:00	7,7	12,4	8,8	85	88,6
15:00	8,9	22,9	14,4	80	350,8
18:00	6,3	3,8	4,5	100	103,1
19:00	8,2	12,5	8,1	98	19,9
22:00	4,8	6,4	2,7	100	-1,8
07:00	4,9	3,5	4,2	82	23,5
08:00	6,8	7,5	4,2	98	86,8
09:00	6,1	8,1	5,3	96	123,0
10:00	6,2	9,5	6,6	94	150,1
11:00	7,4	15,2	10,7	91	208,0
12:00	7,9	19,9	12,1	82	547,9
13:00	7,7	13,3	7,3	85	217,0
14:00	8,4	13,7	11,1	82	325,5
15:00	8,8	11,1	9	82	321,9
16:00	9,2	10,1	7,5	81	200,7
17:00	8,8	10,8	6,7	82	198,9
18:00	7,9	6,5	6,5	89	48,8
19:00	7,7	5	2,9	100	25,3
22:00	5,9	6,3	0,4	98	32,5
05:00	5,2	3,3		98	-19,9
06:00	5,6	5,5	0,8	98	-56,1
07:00	5,2	4,9	0,7	95	57,9
08:00	5	5,7	4,7	91	162,7
09:00	5,7	6,3	8,2	86	329,1
10:00	6,2	13,7	11,8	68	696,2

**La Aguada 3452 m.**  
**Curso del 30 de abril al 02 de mayo de 2003.**

HORA	TEMPERATURA EN °C A			% HR	RN (W/m <sup>2</sup> )
	-10 cm	0 cm	50 cm		
09:00	5,7	11,3	13,7	46	406,9
10:00	5,8	13,8	14,4	54	623,9
11:00	5,5	17,2	11,1	54	470,2
12:00	6,8	23	19,2	56	669,1
13:00	7,8	18,8	13	72	307,4
14:00	8,9	19,4	18,3	65	546,1
15:00	9,3	19	13,5	55	1047,0
16:00	9,2	14,2	11,4	66	132,0
17:00	9,3	10,1	10,8	65	104,9
18:00	9,9	10,8	9,2	77	43,4
19:00	9,8	7,3	7	79	-39,8
22:00	9,8	3,1	3,5	83	-14,5
05:00	5,5	1,9	1,7	84	-34,4
06:00	4,7	0,3	0,8	97	41,6
07:00	5,7	1,1	4,3	97	36,2
08:00	4,9	1,7	7,3	58	213,4
09:00	5,8	7	12,5	47	551,5
11:00	6,6	25,6	16,3	48	745,0
12:00	7,2	30,3	19,4	46	913,2
13:00	8,1	25,9	15,6	55	587,7
14:00	8,9	15,6	11,2	61	804,7
15:00	9,5	16,8	13,1	61	837,3
16:00	8,8	12,1	11,2	71	679,9
17:00	9,9	12,1	9,5	81	779,4
18:00	9,8	11	8,8	70	596,7
19:00	9	7,5	7,4	78	578,7
20:00	9,2	7,5	5,8	81	0,0
22:00	8,2	2	3,4	79	-133,8
01:00	7,4	-0,5	1,7	78	-180,8
06:00	5,9	-2	2	68	-271,2
07:00	6,2	-0,1	3	66	674,5
08:00	6,4	1,9	7	45	777,6
09:00	8,2	8,3	13,8	38	853,5

**La Aguada 3452 m.**  
**Curso del 11 al 13 de agosto de 2003.**

HORA	TEMPERATURA EN °C A			% HR	RN (W/m <sup>2</sup> )
	-10 cm	0 cm	50 cm		
12:00	8,3	17,3	11,5	70	276,7
13:00	8,2	12,5	12,3	81	180,8
14:00	7,5	15,1	12,8	73	311,0
15:00	10,5	14,1	11,3	79	108,5
16:00	14,1	14,5	9,5	85	206,1
17:00	8,7	11	8,8	83	198,9
18:00	11,9	11,3	8,8	72	36,2
19:00	10	7,8	4,9	83	7,2
20:00	10,3	7,3	5,6	88	-21,7
22:00	9,5	5,2	3,5	87	-56,1
05:00	5,4	1,8	1,6	85	-36,2
06:00	7,5	4,8	4,8	83	-265,1
07:00	6,1	1,9	6,6	68	679,9
08:00	8,1	8,2	13,6	57	217,0
09:00	8,2	10,9	12,6	46	542,5
10:00	9,2	13,5	14,1	55	631,1
11:00	6,8	22,5	16,5	49	741,4
12:00	6,7	22,6	19	57	672,7
13:00	7,9	22,5	15,5	54	596,7
14:00	8,7	15,4	11	60	813,7
15:00	12,2	13,5	10,2	70	81,4
16:00	9	9,9	7,3	82	208,0
18:00	7	9,6	9,3	100	110,3
19:00	8,6	10,7	9,6	81	0,0
20:00	8,7	7,7	6,3	79	-16,3
22:00	6	4,5	3,5	95	-99,5
05:00	5,4	1,3	0,7	98	-25,3
06:00	5,7	4	1,1	94	-63,3
07:00	7,5	4,9	5,3	84	9,0
08:00	5,1	5,6	5,2	90	171,8
09:00	9,1	9,7	10,4	70	133,8
10:00	10,1	12,5	11,7	66	273,1
11:00	10,5	18,2	14,8	54	379,7
12:00	10,5	16,4	12,1	62	343,6

**La Aguada 3452 m.**  
**Curso del 13 al 15 de agosto de 2003.**

HORA	TEMPERATURA EN °C A			% HR	RN (W/m <sup>2</sup> )
	-10 cm	0 cm	50 cm		
12:00	10,5	16,4	12,1	62	343,6
13:00	11,2	14,9	11,8	70	88,6
14:00	12,1	12,9	9	100	63,3
15:00	12,3	14,5	9,5	72	72,3
16:00	12,2	13,7	9,5	100	50,6
18:00	11	10,7	7	77	27,1
19:00	9,4	6,6	4,8	85	9,0
20:00	10	7	5,3	87	-19,9
22:00	9,3	6,1	4,2	94	-90,4
06:00	7,4	4,8	4,7	84	-271,2
07:00	7,6	3,9	5,4	83	5,4
08:00	6,1	5	7,3	76	110,3
09:00	7,9	7,5	10,7	53	370,7
10:00	8,3	12,4	16,2	45	48,8
11:00	10,5	18,1	14,7	54	423,1
12:00	10,8	16,6	12,4	55	452,1
13:00	13,2	19,4	19,1	58	515,4
14:00	10,2	14,9	11,8	64	189,9
15:00	12,2	13,2	10,2	80	61,5
16:00	11,8	13,8	9,4	70	208,0
17:00	11,8	12,1	8,3	75	39,8
18:00	11,6	11,1	8,7	72	32,5
19:00	11,1	10,6	9,5	81	0,0
20:00	11,8	8	6,6	78	-14,5
22:00	9,4	5,1	3,6	87	-54,2
06:00	7,5	2,3	3,9	91	-41,6
07:00	7,1	2,9	4,5	95	0,0
08:00	7,4	6,7	7,5	93	57,9
09:00	9,2	9,8	10,5	69	139,2
10:00	9,9	12,3	11,5	67	318,3
11:00	10,4	14,8	10,9	72	213,4
12:00	10,5	18,4	12,1	70	220,6

**ANEXO B**  
**DATOS DE TEMPERATURA**  
**FOLIAR EN °C.**

La Aguada 3452 m.

Curso del 24 al 26 de abril de 2003. *Ruilopezia atropurpurea.*

HORA	PLANTA 1				PLANTA 2				PLANTA 3			
-----	<i>NI</i>	<i>SI</i>	<i>EI</i>	<i>WI</i>	<i>N2</i>	<i>S2</i>	<i>E2</i>	<i>W2</i>	<i>N3</i>	<i>S3</i>	<i>E3</i>	<i>W3</i>
10:00	9,1	9,7	9,8	9,9	9,2	9,4	9,8	8,3	9,1	9,5	9,8	9,9
11:00	10,6	10,9	10,8	14,1	10,2	13,4	9,9	12,4	12,5	11,2	13,3	14,1
12:00	10,5	10,9	10,9	13,6	8,4	12,1	8,9	11,9	11,0	13,2	13,1	13,6
13:00	11,4	11,6	11,7	12,4	12,0	11,5	12,3	15,2	12,6	11,5	12,0	12,4
14:00	11,2	11,1	11,5	11,5	6,1	10,8	7,6	11,4	10,3	11,0	9,9	11,5
15:00	14,6	13,9	14,3	13,6	14,0	11,7	14,9	14,7	13,3	13,9	12,6	13,6
18:00	5,9	6,3	6,1	6,7	4,2	6,2	5,6	7,4	4,5	4,7	5,1	6,7
19:00	5,2	5,6	5,3	5,3	1,6	4,8	1,7	5,1	5,2	5,2	5,3	5,3
22:00	5,1	5,4	5,5	4,0	4,6	3,9	4,8	1,9	4,0	3,9	4,1	4,0
07:00	5,5	5,6	5,6	5,5	3,7	4,1	3,7	5,0	4,3	4,7	4,4	5,5
08:00	7	7,0	7,1	8,5	6,8	7,3	6,3	7,5	6,7	7,5	8,0	8,5
09:00	8,1	8,4	8,6	8,2	8,8	9,0	5,5	8,8	8,3	8,5	8,8	8,2
10:00	9,2	10,1	9,8	9,4	8,9	8,2	7,9	9,0	8,7	8,9	9,4	9,4
11:00	13,2	13,8	12,8	13,9	12,9	13,6	12,0	14,9	12,6	13,5	14,7	13,9
12:00	16,7	17,9	17,7	17,5	17,0	17,5	15,9	19,2	17,3	17,0	18,1	17,5
13:00	12,4	11,4	12,6	12,4	12,0	13,6	10,8	13,7	11,7	12,0	12,0	12,4
14:00	12,7	11,7	12,6	13,6	12,6	14,1	12,2	14,1	12,6	11,4	13,6	13,6
15:00	10,7	11,5	11,4	13,4	11,0	11,1	10,5	13,2	11,3	10,8	12,3	13,4
16:00	10,1	10,0	9,8	10,6	10,0	11,4	7,9	10,5	9,9	9,8	10,0	10,6
17:00	9,3	9,5	9,5	9,7	9,2	9,1	5,9	9,0	9,2	9,2	8,9	9,7
18:00	7,6	7,6	7,6	8,5	7,6	7,5	5,1	7,4	7,6	8,3	7,0	8,5
19:00	7,2	7,3	7,1	7,4	7,2	6,3	4,4	6,4	7,1	7,3	6,6	7,4
22:00	4	4,7	4,8	4,3	4,7	4,1	4,3	4,1	4,1	4,1	4,0	4,3
05:00	3,1	3,7	3,4	3,2	2,2	2,9	2,5	3,1	2,7	2,4	2,3	3,2
06:00	2,6	2,8	2,7	2,0	1,9	2,9	1,2	1,9	2,1	2,8	1,8	2,0
07:00	3	3,2	3,5	3,1	2,8	2,2	3,1	3,5	2,5	3,0	2,7	3,1
08:00	7,3	7,4	7,0	7,2	7,3	7,2	7,0	7,4	7,3	7,0	7,4	7,2
09:00	10,7	11,4	10,3	10,4	10,9	11,0	10,8	12,7	11,1	10,7	11,4	10,4
10:00	17,3	20,2	18,8	13,8	11,2	19,0	17,7	14,8	14,5	17,7	16,6	13,8

La Aguada 3452 m.

Curso del 30 de abril  
al 02 de mayo de 2003.

*Ruilopezia atropurpurea.*

HORA	PLANTA 1				PLANTA 2				PLANTA 3			
	<i>NI</i>	<i>SI</i>	<i>EI</i>	<i>WI</i>	<i>N2</i>	<i>S2</i>	<i>E2</i>	<i>W2</i>	<i>N3</i>	<i>S3</i>	<i>E3</i>	<i>W3</i>
09:00	14	13,9	15,0	16,4	9,5	14,1	13,1	15,1	11,8	14,3	16,6	13,9
10:00	14,7	17,0	15,1	17,2	12,4	16,2	15,8	17,2	13,5	15,3	15,7	15,5
11:00	12,1	15,5	12,4	13,3	9,7	21,6	13,1	13,7	14,5	11,8	11,8	13,0
12:00	16,2	19,3	16,8	17,8	18,4	19,9	25,0	17,3	21,5	20,5	18,3	16,8
13:00	11	12,3	12,0	11,8	13,0	12,1	14,1	14,2	11,7	12,0	11,8	11,5
14:00	17	17,4	17,2	20,1	17,6	20,6	25,6	22,2	17,3	23,8	21,8	23,7
15:00	16,1	17,0	18,7	18,3	16,0	16,6	19,5	18,4	16,1	17,3	17,9	17,8
16:00	9,1	12,4	12,0	12,7	11,8	15,2	12,9	14,2	13,1	12,4	14,6	15,8
17:00	9,1	10,6	10,0	10,5	9,0	10,8	10,1	10,5	10,3	10,4	10,1	10,6
18:00	8,6	8,9	8,8	8,9	8,9	8,8	8,9	8,7	9,2	9,0	8,9	9,6
19:00	6,6	7,0	6,8	7,0	4,9	6,7	5,3	5,4	7,0	7,3	6,6	7,2
22:00	2,1	2,9	2,6	2,5	2,1	1,6	2,9	2,9	2,0	2,4	3,6	4,0
05:00	1,8	2,0	1,2	0,9	2,3	2,3	15,8	1,0	2,7	2,6	2,0	2,5
06:00	0,8	1,4	1,0	0,6	0,8	19,6	1,2	1,4	0,8	2,5	1,5	2,2
07:00	2,9	3,4	2,6	2,4	2,0	2,0	3,6	2,9	3,7	3,8	4,0	3,8
08:00	4,4	3,8	3,7	3,1	2,5	2,4	3,5	4,1	3,9	3,6	3,2	4,8
09:00	12,9	16,5	16,0	15,6	11,4	16,7	9,6	17,1	12,1	14,9	19,6	14,0
11:00	19,9	22,3	18,3	23,6	14,7	19,7	21,0	21,4	17,3	17,0	21,3	19,2
12:00	17,1	23,8	18,0	18,7	15,8	21,9	24,4	18,3	16,5	20,0	19,9	17,9
13:00	16,7	22,8	18,0	18,0	17,6	20,1	22,5	17,9	18,4	17,3	15,8	17,9
14:00	11,7	13,1	12,1	12,8	12,0	14,7	11,9	13,4	12,9	13,4	13,2	13,9
15:00	9,5	14,1	13,2	13,3	11,4	14,6	10,9	14,0	13,5	13,7	13,4	13,6
16:00	11,6	12,3	11,5	11,5	12,4	12,3	9,3	12,0	11,7	12,0	11,7	12,5
17:00	10,1	11,5	10,8	10,8	8,1	11,7	8,1	10,6	11,0	10,4	10,6	11,0
18:00	9,5	11,0	10,3	10,5	8,0	11,5	8,2	10,5	10,0	9,9	9,8	9,9
19:00	8	8,2	7,9	8,1	6,8	7,9	5,8	7,3	8,0	8,0	7,7	8,2
20:00	6,8	7,0	6,8	6,9	5,8	6,9	6,9	6,5	7,2	7,4	6,9	7,5
22:00	3,5	3,3	3,1	3,2	2,3	2,5	3,1	3,6	2,4	2,3	3,2	2,9
01:00	2	1,9	2,2	1,6	2,2	1,7	1,9	2,4	1,1	1,2	1,6	1,7
06:00	1,2	1,6	0,4	0,3	-2,0	1,4	0,8	1,6	0,0	0,2	1,2	0,6
07:00	0,7	0,2	-0,1	-0,2	-1,0	0,1	-1,1	0,1	0,0	0,0	1,2	0,6
08:00	6,6	4,4	4,5	4,4	3,5	2,9	1,8	5,3	4,0	3,5	9,2	4,5
09:00	14	15,8	17,9	13,6	12,3	13,9	20,5	13,6	13,1	17,2	23,1	13,6

La Aguada 3452 m.

Curso del 11 al 13 de agosto de 2003. *Ruilopezia atropurpurea*.

HORA	PLANTA 1				PLANTA 2				PLANTA 3			
-----	<i>NI</i>	<i>SI</i>	<i>EI</i>	<i>WI</i>	<i>N2</i>	<i>S2</i>	<i>E2</i>	<i>W2</i>	<i>N3</i>	<i>S3</i>	<i>E3</i>	<i>W3</i>
12:00	10,7	11,1	11,1	9,3	8,8	12,3	9,1	12,1	9,8	13,4	13,3	13,8
13:00	11,5	11,7	11,8	16,2	12,1	11,6	12,4	15,3	12,6	11,6	12,1	12,5
14:00	10,7	12,0	11,7	11,4	12,7	11,9	13,8	13,9	11,4	11,7	11,6	11,2
15:00	12,1	12,3	11,9	12,6	11,7	12,3	12,8	14,1	13,0	12,3	14,5	15,7
16:00	14	12,5	12,7	13,6	11,4	12,5	12,2	12,9	11,9	10,8	12,6	11,7
17:00	10,5	11,3	11,2	11,5	10,8	11,6	10,3	13,0	11,1	10,6	12,1	13,2
18:00	10,8	10,3	10,4	10,6	9,0	9,7	9,3	10,2	9,1	9,8	9,8	10,2
19:00	8	8,7	9,5	8,9	7,1	8,1	8,4	8,8	6,7	10,1	7,4	7,0
20:00	5,8	5,7	6,4	6,4	3,6	5,3	4,8	5,9	3,9	3,8	4,7	4,0
22:00	4,9	4,0	5,5	3,1	2,3	3,4	2,0	3,8	2,2	3,7	2,2	2,6
05:00	1,7	1,9	1,1	0,8	2,2	2,0	1,5	0,9	2,6	2,5	1,9	2,4
06:00	4,7	4,8	5,6	5,0	3,6	0,5	2,7	3,2	2,5	2,4	2,5	3,4
07:00	6,3	4,1	4,2	4,1	3,1	2,6	1,5	5,1	3,8	3,2	4,0	5,2
08:00	13,9	15,7	17,8	13,5	12,2	13,8	13,0	13,5	13,1	14,0	23,0	13,5
09:00	13	16,6	16,0	17,2	11,5	16,8	17,9	17,2	12,2	15,0	19,7	14,1
10:00	14,4	16,7	14,8	16,9	12,1	17,1	15,5	16,9	13,2	14,7	15,4	15,2
11:00	20,1	22,5	18,5	23,8	22,1	21,3	21,2	21,6	24,1	17,2	21,5	19,4
12:00	16,1	19,2	16,7	17,7	18,3	16,4	24,9	17,2	21,4	20,4	18,1	16,6
13:00	17	17,1	18,3	18,3	17,8	16,6	17,1	18,2	18,7	17,6	16,1	18,2
14:00	11,5	12,9	11,9	12,6	11,8	14,5	11,6	13,2	12,7	13,2	13,0	13,7
15:00	12	11,6	11,4	11,7	10,5	10,9	10,9	11,6	9,9	12,0	12,5	14,2
16:00	9,9	9,8	9,6	9,6	9,8	11,2	7,7	10,3	9,7	9,6	9,8	10,4
18:00	10,8	11,1	11,0	10,9	10,4	13,6	10,1	12,6	12,6	11,4	13,5	14,3
19:00	9,3	8,9	9,4	9,3	7,7	8,6	8,3	9,1	7,7	7,9	7,6	8,8
20:00	7,2	7,1	7,5	7,6	6,6	5,6	5,2	5,6	5,4	6,7	6,6	6,3
22:00	2,61	4,5	4,6	4,1	1,3	3,8	2,0	3,9	3,9	3,9	3,8	4,1
05:00	3,2	3,8	3,5	3,3	2,3	3,0	1,6	3,2	2,8	2,5	2,4	3,3
06:00	2,7	2,9	2,8	2,9	2,0	2,9	1,3	2,0	2,2	1,8	1,9	2,1
07:00	5,3	4,6	4,7	5,2	5,2	3,6	2,7	4,5	5,0	3,7	4,3	4,5
08:00	7,4	7,5	7,1	7,6	4,7	7,3	5,6	7,5	7,4	7,1	7,5	7,3
09:00	13	12,9	12,2	13,2	8,9	10,4	9,5	8,8	9,3	12,9	11,6	12,8
10:00	14,2	14,1	15,8	13,4	14,8	14,1	13,9	15,7	13,6	14,0	13,7	15,0
11:00	16,9	14,7	14,1	15,5	15,1	15,3	17,5	20,1	15,7	17,2	18,4	18,7
12:00	16	14,4	15,0	14,8	15,4	14,8	13,9	16,8	15,1	16,5	14,4	16,3

La Aguada 3452 m.

Curso del 13 al 15 de agosto de 2003. *Ruilopezia atropurpurea*.

HORA	PLANTA 1				PLANTA 2				PLANTA 3			
-----	<i>NI</i>	<i>SI</i>	<i>EI</i>	<i>WI</i>	<i>N2</i>	<i>S2</i>	<i>E2</i>	<i>W2</i>	<i>N3</i>	<i>S3</i>	<i>E3</i>	<i>W3</i>
12:00	16	14,4	15,0	14,8	15,4	14,8	13,9	16,8	15,1	16,5	14,4	16,3
13:00	14,2	13,5	13,3	14,0	14,1	12,2	13,7	15,2	13,0	14,7	13,0	14,2
14:00	10,2	10,1	10,4	10,5	8,6	9,9	9,3	10,6	8,4	9,3	9,1	9,7
15:00	13,9	12,4	12,6	13,5	11,3	12,4	12,1	12,8	11,8	10,7	12,5	11,6
16:00	10,3	10,4	10,7	10,3	10,3	10,3	9,5	10,8	10,8	10,0	10,5	10,4
18:00	8,1	8,8	9,6	9,0	8,0	11,2	8,5	9,0	5,8	10,0	7,5	7,1
19:00	5,3	5,4	6,0	5,7	4,9	4,7	2,8	4,9	4,5	2,5	3,5	4,0
20:00	3,44	5,4	6,1	6,1	3,2	5,0	4,5	5,6	3,6	3,5	4,4	2,7
22:00	2,84	5,3	6,1	6,0	2,9	5,2	3,9	4,4	2,7	4,2	4,3	3,8
06:00	4,5	4,6	5,4	4,8	3,6	0,7	2,9	3,4	2,7	2,7	2,7	3,6
07:00	5,4	4,7	4,8	5,3	5,3	3,7	2,8	4,6	5,1	3,8	4,4	4,6
08:00	7	6,5	6,8	7,4	4,3	4,6	4,1	4,1	5,6	6,3	6,6	8,4
09:00	8,6	15,7	11,0	19,3	5,8	12,9	12,1	19,5	11,4	15,1	13,2	19,8
10:00	20,3	18,1	15,4	21,8	21,6	19,1	12,7	22,3	22,9	21,0	14,0	22,9
11:00	16,8	14,6	14,0	15,4	15,0	15,4	17,6	20,2	15,8	17,3	18,5	18,8
12:00	16,6	14,8	14,5	14,6	15,7	15,1	15,9	16,9	14,0	15,2	14,5	15,0
13:00	19	18,4	17,2	17,8	19,2	15,2	13,9	19,9	19,5	20,0	19,3	20,2
14:00	14	14,6	15,3	14,4	12,3	14,5	14,7	16,1	15,2	14,9	14,3	14,9
15:00	12,1	11,7	11,5	11,8	10,6	11,0	11,0	11,7	10,0	11,3	12,6	14,3
16:00	12,7	12,7	15,3	15,6	12,4	13,6	12,6	14,3	13,0	11,7	12,3	12,0
17:00	11,2	10,1	10,3	10,5	9,7	10,3	10,1	10,7	9,4	9,7	10,5	10,0
18:00	10,6	10,1	10,2	10,4	8,8	9,5	9,1	10,0	8,9	9,6	9,6	10,0
19:00	9,2	8,8	9,3	9,2	7,6	8,5	8,2	9,0	7,6	7,8	7,5	8,7
20:00	7,5	7,4	7,8	7,9	5,6	6,5	5,5	5,9	5,7	7,0	6,9	6,1
22:00	4,8	3,9	5,4	5,0	2,2	3,2	1,9	3,7	3,5	1,6	2,1	2,5
06:00	3,2	3,3	3,6	3,3	1,7	2,6	1,0	2,9	2,5	3,0	0,8	0,7
07:00	4,7	5,0	5,4	5,4	2,8	4,0	3,6	4,6	3,3	2,7	2,5	4,7
08:00	8,1	8,2	8,8	8,7	6,7	6,4	6,2	8,4	5,3	7,1	7,4	8,3
09:00	9,19	13,0	12,3	13,3	9,0	10,5	9,6	13,1	9,4	13,0	11,7	12,9
10:00	14,0	16,9	15,6	18,4	14,6	14,0	13,7	18,6	13,4	13,2	13,5	14,8
11:00	15,9	16,6	15,1	16,3	15,1	14,2	12,2	16,7	15,5	14,8	14,3	15,2
12:00	16,8	15,9	15,5	16,0	15,3	14,6	14,2	16,2	16,0	14,5	14,3	16,1

La Aguada 3452 m.

Curso del 24 al 26 de abril de 2003.

*Espeletia schultzii.*

HORA	PLANTA 1				PLANTA 2				PLANTA 3			
-----	<i>NI</i>	<i>SI</i>	<i>EI</i>	<i>WI</i>	<i>N2</i>	<i>S2</i>	<i>E2</i>	<i>W2</i>	<i>N3</i>	<i>S3</i>	<i>E3</i>	<i>W3</i>
10:00	10,0	9,8	9,3	9,9	8,6	10,2	9,0	9,6	12,8	11,8	9,1	9,9
11:00	9,1	13,1	12,2	10,5	11,5	13,2	13,2	11,9	12,8	13,1	11,8	11,9
12:00	10,9	11,3	10,5	11,6	9,3	12,5	12,8	11,1	10,1	11,9	11,7	11,3
13:00	11,1	13,8	10,0	11,8	12,2	12,2	12,8	11,6	12,0	12,5	13,7	11,5
14:00	11,9	13,1	10,6	12,1	10,5	12,5	8,6	11,5	11,8	12,4	12,6	11,3
15:00	14,2	14,4	17,9	15,5	15,4	17,6	16,8	15,2	17,2	16,9	17,5	15,8
18:00	6,2	6,3	4,1	5,4	3,0	3,9	3,3	4,6	5,0	5,5	5,3	4,6
19:00	4,7	5,1	5,6	3,9	5,6	5,3	9,8	5,8	5,2	5,4	6,3	5,5
22:00	4,9	5,8	5,6	4,2	4,5	3,6	2,7	2,6	4,2	4,2	3,9	3,3
07:00	4,7	3,8	5,8	4,9	2,4	3,2	4,9	2,3	3,9	4,7	4,5	3,7
08:00	7,0	6,8	7,8	6,9	4,2	5,6	6,6	4,8	6,7	7,0	7,1	6,2
09:00	6,9	6,7	9,8	8,8	6,9	7,9	9,3	7,8	7,7	9,0	9,1	7,0
10:00	9,3	9,1	10,5	10,0	6,7	9,0	7,6	7,8	8,7	8,9	9,2	8,2
11:00	14,3	13,6	14,3	14,4	12,7	14,8	14,3	14,3	14,3	13,1	14,2	13,6
12:00	15,5	17,8	19,3	15,0	15,5	17,3	14,6	15,7	15,4	16,7	16,9	14,3
13:00	13,0	12,4	13,9	12,6	10,4	11,9	11,0	11,3	11,9	11,6	11,7	10,2
14:00	13,4	13,3	14,3	13,4	9,5	8,7	12,1	11	11,4	11,5	11,9	11,1
15:00	10,8	11,1	12,0	10,6	6,6	9,4	12,0	10,8	10,9	12,3	12,1	10,6
16:00	9,8	9,4	10,6	9,6	7,8	9,1	7,8	9,7	10,5	9,9	9,6	9,2
17:00	8,7	8,8	9,4	8,3	7,0	7,9	9,4	9,6	9,3	9,2	9,4	8,6
18:00	6,3	7,8	8,3	6,8	5,6	7,5	7,8	7,4	7,5	8,0	8,4	7,3
19:00	6,8	7,2	7,3	6,6	5,2	6,3	7,1	7,2	7,0	7,5	7,2	6,9
22:00	4,7	3,7	4,5	3,5	3,6	3,6	3,5	3,1	3,9	3,5	3,0	3,2
05:00	1,5	3,4	3,9	1,3	1,3	2,4	3,0	1,6	1,1	1,9	1,4	1,5
06:00	2,0	3,3	3,3	1,5	1,3	1,9	2,3	1,1	1,4	1,3	1,3	1,2
07:00	2,5	3,7	3,2	2,8	2,1	2,7	2,9	2,3	1,8	2,6	2,4	2,0
08:00	7,4	8,4	8,4	7,9	7,4	6,8	7,6	6,8	7,4	7,8	7,6	6,7
09:00	9,8	10,6	10,9	10,9	10,0	10,7	10,4	10	10,5	10,7	10,2	10,4
10:00	15,3	15,4	20,7	13,3	13,4	16,3	20,8	16,2	16,6	16,1	14,0	10,4

La Aguada 3452 m.

Curso del 30 de abril  
al 02 de mayo de 2003

*Espeletia schultzei.*

HORA	PLANTA 1				PLANTA 2				PLANTA 3			
	<i>NI</i>	<i>SI</i>	<i>EI</i>	<i>WI</i>	<i>N2</i>	<i>S2</i>	<i>E2</i>	<i>W2</i>	<i>N3</i>	<i>S3</i>	<i>E3</i>	<i>W3</i>
09:00	15,7	13,5	13,6	17,8	15,7	15,0	12,0	15	15,4	14,2	14,7	16,2
10:00	17,1	14,5	16,8	18,9	17,4	13,0	18,4	16,5	16,9	13,8	16,1	16,4
11:00	15,0	16,5	13,5	14,3	12,5	16,7	10,8	14,6	15,8	16,8	14,8	14,6
12:00	21,8	17,1	26,6	18,9	22,6	24,3	20,7	20,1	22,6	26,1	25,6	17,8
13:00	13,1	12,5	15,8	13,3	13,2	14,4	15,4	12,8	13,2	15,8	15,5	11,9
14:00	28,0	23,6	27,1	26,2	28,0	22,5	30,2	24,2	28,0	21,5	30,3	25,1
15:00	12,5	20,9	14,2	13,4	16,1	20,4	21,8	18	18,9	21,3	25,6	15,7
16:00	12,4	14,1	14,4	12,8	11,5	13,6	11,3	12,5	13,4	14,6	14,8	14,1
17:00	9,0	11,2	11,2	9,5	9,5	11,1	10,4	10,1	8,5	11,3	10,0	9,0
18:00	8,1	8,9	9,4	8,6	6,9	9,8	9,6	9	8,7	9,9	9,6	8,9
19:00	5,3	6,6	6,5	6,7	4,7	7,0	5,6	6,6	5,6	7,2	6,8	5,2
22:00	1,0	3,3	2,3	1,8	0,9	3,6	2,4	2,4	0,8	3,4	2,4	2,0
05:00	-0,3	1,4	0,4	1,0	0,3	1,4	0,6	0,5	1,0	1,5	0,9	0,5
06:00	0,8	0,6	0,4	0,5	1,2	0,2	0,6	0,6	0,8	1,0	0,8	0,1
07:00	1,3	3,6	2,2	2,2	1,4	3,9	2,5	3,7	2,9	3,5	3,3	2,5
08:00	3,6	3,0	2,8	2,9	3,6	4,2	3,8	4	3,7	5,8	3,8	3,0
09:00	16,0	19,0	12,7	16,0	16,0	17,4	12,8	19,2	16,0	20,6	12,9	6,9
11:00	22,3	21,5	25,4	21,8	24,7	27,3	20,6	24,3	23,5	25,7	23,0	19,4
12:00	27,7	23,9	30,8	28,5	23,8	33,2	26,4	27,4	29,6	28,5	28,6	29,5
13:00	20,1	23,2	24,5	21,2	19,6	23,5	22,0	21	20,6	23,3	26,9	21,3
14:00	12,4	12,3	14,7	12,5	12,1	13,9	14,7	13,1	12,7	15,0	14,7	13,4
15:00	11,8	15,0	14,9	13,0	13,3	16,1	14,6	13,9	14,5	15,6	14,9	13,0
16:00	9,9	13,8	12,1	11,1	10,4	14,0	12,1	11,8	11,7	13,3	13,3	11,8
17:00	9,7	10,9	11,1	10,5	8,6	12,3	11,3	10,1	9,9	11,3	11,3	9,9
18:00	10,0	10,5	11,1	10,5	8,3	11,4	10,9	9,7	9,5	11,2	11,1	9,2
19:00	7,0	8,0	8,1	7,8	6,2	8,9	7,0	7,8	6,8	8,5	8,3	7,5
20:00	5,9	6,9	6,8	6,6	4,3	7,2	6,6	7,1	6,2	7,4	7,4	5,1
22:00	2,1	3,2	2,9	3,0	1,5	3,7	2,1	3,1	1,7	2,1	1,9	3,0
01:00	1,9	2,0	2,2	0,5	1,0	1,9	0,9	0,9	0,5	0,8	0,8	0,5
06:00	-0,3	1,2	-0,1	0,9	-2,5	1,2	-0,8	0,5	-0,7	1,3	-0,1	-0,4
07:00	-2,1	0,1	0,0	0,3	-3,0	0,2	0,1	0	0,0	-0,1	0,2	-0,5
08:00	4,2	4,9	3,7	5,0	5,7	10,2	4,3	5,1	6,3	7,0	4,9	2,9
09:00	9,6	15,2	14,9	10,8	14,0	20,6	15,6	10,9	14,2	17,9	16,2	10,6

La Aguada 3452 m.

Curso del 11 al 13 de agosto de 2003.

*Espeletia schultzii*.

HORA	PLANTA 1				PLANTA 2				PLANTA 3			
-----	NI	SI	EI	WI	N2	S2	E2	W2	N3	S3	E3	W3
12:00	11,1	11,5	10,7	11,8	10,1	12,7	13,0	11,3	10,9	13,0	12,0	12,4
13:00	11,2	13,9	13,0	11,9	12,8	12,3	12,9	11,7	12,1	12,6	13,8	11,6
14:00	12,8	12,3	15,5	13,1	11,9	15,2	11,5	12,5	12,9	15,5	15,3	11,6
15:00	12,6	14,0	14,3	12,7	11,9	13,5	11,2	12,4	13,3	14,5	14,7	14,0
16:00	12,1	13,3	14,1	11,5	10,9	13,0	10,4	11,5	12,3	12,6	12,5	11,3
17:00	10,6	10,9	11,8	10,4	10,4	9,2	11,7	10,4	11,3	12,1	11,9	10,4
18:00	10,4	8,4	10,8	9,3	8,1	9,0	10,0	9	7,2	10,6	9,9	7,3
19:00	5,5	4,6	4,9	4,8	2,3	2,6	3,2	5	1,2	5,3	5,3	4,9
20:00	5,2	5,0	4,9	4,6	4	2,7	3,0	4,7	4,1	6,6	4,1	4,7
22:00	3,7	3,3	4,5	3,9	3,1	2,5	2,7	2,1	3,2	5,6	4,8	2,4
05:00	-0,2	1,3	0,3	0,9	-0,8	1,4	0,5	0,4	0,9	1,4	0,8	0,5
06:00	2,0	4,9	4,9	2,1	0,5	5,1	4,8	1,7	2,3	5,2	4,9	2,3
07:00	3,9	9,7	3,4	4,7	6,3	9,9	4,0	4,8	6,0	9,6	4,6	4,7
08:00	15,0	15,1	14,8	10,7	18,7	20,5	15,5	10,8	21,2	23,1	16,1	10,5
09:00	16,0	19,1	12,8	16,1	16,3	17,5	12,9	19,3	16,1	20,7	13,0	16,9
10:00	16,5	14,2	16,5	18,6	17,2	12,7	18,1	16,2	16,6	17,1	15,8	17,4
11:00	24,5	26,0	24,6	23,5	24,6	27,5	24,2	24,5	25,6	25,9	25,4	23,0
12:00	21,7	24,1	24,6	24,5	22	24,2	24,1	20	22,5	26,0	25,5	21,2
13:00	24,8	23,4	26,8	20,0	19,9	23,8	22,4	20,7	20,3	23,0	24,9	21,0
14:00	13,2	13,1	14,5	12,3	12,4	13,7	14,5	12,9	12,5	14,8	14,5	13,2
15:00	14,3	13,1	13,9	13,8	10,9	12,3	10,4	11,5	12,3	12,6	12,5	11,3
16:00	9,6	9,2	10,4	9,4	8,2	8,9	7,6	9,4	10,3	9,7	9,4	9,0
18:00	8,4	8,5	8,2	5,6	6,2	8,4	8,1	6,8	8,1	8,5	8,0	8,3
19:00	6,9	6,7	8,4	7,2	9,9	10,6	9,5	6,3	6,9	9,5	9,2	6,0
20:00	4,0	4,3	6,0	3,8	4,2	4,9	6,5	3,5	4,9	4,7	7,0	3,9
22:00	3,0	3,6	4,3	3,3	0,8	3,5	3,1	2,9	2,1	3,3	2,8	1,6
05:00	1,6	3,5	4,0	1,4	1,3	2,5	2,0	1,7	1,2	2,0	1,5	0,6
06:00	2,1	3,4	3,4	1,6	2	0,8	0,5	1,2	1,0	1,4	1,4	0,5
07:00	5,8	5,3	5,1	4,8	2,2	5,0	5,0	2,5	1,5	5,4	5,9	1,8
08:00	7,5	8,5	8,5	8,0	6	6,9	5,7	6,9	7,5	7,9	7,7	6,8
09:00	13,1	10,8	13,0	11,5	8,9	9,2	12,7	11,4	11,2	11,0	11,3	11,4
10:00	12,7	13,0	17,0	14,8	11,5	13,2	14,8	14,2	13,9	13,1	15,5	11,0
11:00	16,9	14,4	16,7	15,9	16,39	15,7	11,9	14	15,9	17,0	16,1	13,1
12:00	14,1	13,9	16,8	14,5	13,3	12,0	12,6	13,1	14,9	17,5	15,5	16,0

La Aguada 3452 m.

Curso del 13 al 15 de agosto de 2003.

*Espeletia schultzii*.

HORA	PLANTA 1				PLANTA 2				PLANTA 3			
-----	NI	SI	EI	WI	N2	S2	E2	W2	N3	S3	E3	W3
12:00	14,1	13,9	16,8	14,5	13,3	12,0	12,6	13,1	14,9	17,5	15,5	16,0
13:00	12,0	12,8	15,8	14,9	11,3	11,5	11,9	13,2	12,6	15,8	13,8	13,7
14:00	11,2	10,6	10,8	10,3	8,7	10,6	10,7	9,4	9,6	10,7	10,6	8,9
15:00	14,4	13,2	14,0	13,9	11	13,0	10,5	11,6	12,4	12,7	12,6	11,0
16:00	10,0	8,6	10,4	10,0	10,3	9,1	10,3	10,1	10,7	9,2	10,3	10,0
18:00	9,2	7,4	7,5	9,0	6,7	7,5	7,6	8,1	7,8	7,5	7,7	7,7
19:00	1,8	4,7	5,0	4,9	2,4	2,7	3,3	5,1	1,2	5,4	5,4	5,0
20:00	4,9	4,7	4,6	4,3	3,7	2,4	2,7	4,4	3,8	6,3	6,6	4,4
22:00	5,7	5,6	5,1	5,6	5,2	5,2	4,8	2,2	3,3	5,8	6,0	3,2
06:00	4,5	4,7	4,7	4,5	3,3	0,7	0,6	1,5	2,1	5,0	4,7	2,1
07:00	5,9	5,4	5,2	4,9	1,6	5,4	5,1	2,6	1,6	5,5	6,0	2,4
08:00	7,6	6,5	7,2	6,6	6,5	4,0	7,2	5	5,5	8,7	8,6	5,1
09:00	17,2	11,2	18,6	15,6	14,2	5,5	4,5	15,46	11,3	8,4	19,4	15,3
10:00	11,0	14,2	21,0	18,2	9,8	9,8	21,1	14,3	12,0	12,0	21,2	18,4
11:00	17,0	14,3	16,6	15,8	11,9	10,2	16,3	14,1	15,8	16,9	16,0	13,0
12:00	17,4	14,5	18,3	14,4	12,5	11,5	17,4	14,2	14,1	17,2	16,6	11,3
13:00	19,3	15,4	19,9	17,4	19	18,8	21,2	18,53	19,6	21,6	20,6	19,7
14:00	14,9	11,5	13,9	12,7	11,2	11,0	12,5	13,6	13,0	15,9	15,1	12,6
15:00	11,2	9,9	11,7	10,4	8,6	7,5	11,1	10	10,1	12,9	12,2	9,9
16:00	12,4	16,4	13,9	17,3	11,7	16,1	12,3	15,6	13,1	16,1	14,8	10,8
17:00	9,3	6,2	6,5	7,0	9,1	5,3	6,5	9	9,2	11,4	6,6	9,0
18:00	7,6	8,2	10,6	6,1	7,9	6,1	10,0	6,1	7,0	10,4	9,7	7,1
19:00	6,8	6,6	8,3	5,0	6,8	10,5	9,4	6,2	6,8	9,4	9,1	5,9
20:00	4,3	4,6	6,3	6,2	4,5	5,2	6,8	3,8	5,2	7,9	7,3	4,2
22:00	3,0	3,2	4,4	3,8	1,6	2,4	4,2	1,5	3,1	5,5	5,2	2,3
06:00	0,1	0,3	2,4	1,8	0,2	1,4	3,1	1,6	0,4	2,5	3,7	1,4
07:00	1,5	4,7	5,0	4,5	1,2	4,2	1,6	3,5	1,4	4,1	5,2	3,7
08:00	4,9	7,4	8,5	7,6	4,9	5,5	6,3	6,4	4,8	9,0	9,1	6,9
09:00	13,2	10,9	13,1	8,6	9	9,3	12,8	8,6	11,3	11,1	11,4	8,6
10:00	15,8	12,8	16,8	14,6	11,3	13,0	14,6	14	13,7	12,9	15,3	10,8
11:00	15,5	13,7	16,7	13,9	13,5	13,6	13,5	15,2	15,0	13,6	16,9	10,9
12:00	16,4	14,9	16,2	15,3	13,1	13,1	14,4	14,4	14,9	14,0	16,4	12,6