

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

YOLANDA KARINA CÁCERES CASTELLANOS

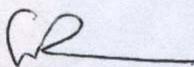
En Mérida a los 24 días del mes de Abril del 2008, a las 9:00 a.m. se reunieron los Profesores: Fermín Rada Rincón, Carlos García, Benito Briceño de la Facultad de Ciencias, miembros del jurado nombrado por el Consejo de la Facultad de Ciencias, para revisar el Trabajo Especial de Grado que sobre el tema: "**Intercambio gaseoso y mecanismos de resistencia a bajas temperaturas en *Vaccinium meridionale***", presentado por la Bachiller YOLANDA KARINA CÁCERES CASTELLANOS, titular de la Cédula de Identidad N° V-16.266.933 para optar al título de:

LICENCIADA EN BIOLOGÍA

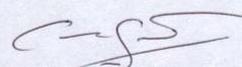
en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes. Acto seguido se procedió a oír la exposición que sobre el tema arriba mencionado realizó la Bachiller YOLANDA KARINA CÁCERES CASTELLANOS.

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

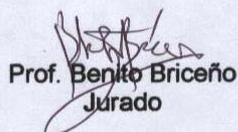
Finalmente el Jurado lo declaró aprobado con la Calificación de Diecinueve (19) puntos. Recomendado para su publicación.



Prof. Fermín Rada R.
Tutor



Prof. Carlos García
Jurado



Prof. Benito Briceño
Jurado



DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

Núcleo "Pedro Rincón Gutiérrez", Edificio "A", Facultad de Ciencias Mérida 5101 - República Bolivariana de Venezuela
Teléfono: (58 - 274) 240 1291 / 240 1292 - Fax: 240 1290 - Web: www.ciens.ula.ve Correo_e: dptobiologia@ula.ve



**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLOGICAS (ICAE)**

Intercambio gaseoso y mecanismos de resistencia a bajas temperaturas de *Vaccinium meridionale*, en el páramo de "La Aguada". Mérida-Venezuela.

Autora:

Yolanda Cáceres Castellanos

Tutor:

Dr. Fermín J. Rada R. (ULA-ICAE)

Mérida-Venezuela, Mayo de 2008

Este Trabajo de investigación fue realizado en el **Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE)**; bajo la tutoría del Dr. Fermín J. Rada R., y Financiado por:

El **CDCHT- ULA** bajo el proyecto N° **C-1507-07-01-F**.
Y el **Proyecto LEAF**.

A YOLANDA Y GILBERTO... LOS AMO.

Agradecimientos:

- Al profe Fermín J. Rada R. por su constante orientación, asesoramiento y sugerencias en todo momento, y además por ser excelente persona. Mis respetos.
- Gracias a Raphucho Dulhoste por toda tu colaboración y ayuda tanto en el trabajo de campo como en el de laboratorio.
- A mi familia. Padre, Madre y hermanas... tesoro invaluable que fortuitamente me fue asignado. Los adoro.
- A todos mis compañeros y en especial a mis Amigas Sami, Aninha, Sol, Hannah quienes a través de su amistad y cada experiencia vivida agregaron nuevos matices a mi vida... Gracias chicas!
- A todooooo el ICAE y a todos los Profesores que con su valiosa dedicación y conocimientos han sido ejemplo y ayuda en toda mi formación, durante este hermoso viaje que ha sido mi carrera.
- Gracias al Sistema Teleférico de Mérida y su personal, por la colaboración prestada con los servicios de transporte para esta investigación.
- A la vida... en todas sus formas y expresiones.

INDICE GENERAL

	Pg
Resumen.....	i
Abstract.....	iii
LISTA DE TABLAS.....	iv
LISTA DE FIGURAS.....	vi
SECCION I: INTRODUCCIÓN Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	1
I.1 Introducción.....	2
I.2 Hipótesis.....	8
I.3 Objetivos.....	9
I.4 Justificación del Proyecto y aplicabilidad de los resultados.....	10
SECCION II: METODOLOGÍA	11
II.1 Zona de estudio.....	12
II.1.1 Detalles geográficos.....	12
II.1.2 Vegetación.....	13
II.1.3 Clima.....	14
II.1.4 Geología y Suelos.....	15
II.2 Especie bajo estudio.....	16
II.2.1 Muestreo.....	17
II.3 Variables microclimáticas.....	17
II.4 Relaciones Hídricas.....	18
II.5 Intercambio de Gases.....	18
II.5.1 Relación Fotosíntesis-Temperatura foliar.....	19
II.6 Análisis térmico.....	20
II.6.1 Temperatura de congelamiento (inicio de la formación de cristales de hielo) en el tejido.....	20
II.6.2 Temperatura de Daño en el tejido.....	21
II.7 Análisis estadístico.....	21
SECCIÓN III: RESULTADOS	22
III.1 Variables microclimáticas.....	23
III.2 Relaciones Hídricas.....	28
III.3 Intercambio de Gases.....	29
III.4 Mecanismos de resistencia a bajas temperaturas.....	31

III.5 Efecto del gradiente microclimático (aire-suelo) en los individuos.....	32
SECCIÓN IV: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	40
IV.1 Microclima.....	41
IV.2 Relaciones Hídricas.....	43
IV.3 Intercambio de Gases.....	45
IV.4 Análisis térmico.....	47
IV.5 Distribución altitudinal y posibles limitaciones.....	49
IV.6 Efecto del gradiente microclimático (aire-suelo) en los individuos.....	51
IV.7 Conclusiones.....	54
SECCIÓN V: BIBLIOGRAFÍA	55
ANEXOS.....	61

Resumen:

Existen, dos maneras importantes en las que la temperatura puede determinar el límite de distribución altitudinal superior de los árboles: afectando la supervivencia frente a temperaturas congelantes o por un balance negativo de carbono a consecuencia de tasas fotosintéticas bajas.

No están descritos con exactitud los mecanismos de evasión y tolerancia a bajas temperaturas que puedan presentar las especies arbóreas del límite superior del bosque tropical montano. Sin embargo, estudios realizados con distintas especies ubicadas en la "línea de bosque continuo" de los Andes venezolanos han encontrado una dominancia de estrategias evasivas frente al congelamiento (lo que les permite alcanzar mayores elevaciones), pero las tasas de asimilación de carbono disminuyen progresivamente con el aumento en altitud, siendo en algunos casos insuficientes para cubrir sus requerimientos fisiológicos y asegurar su crecimiento.

Se estudiaron estacionalmente las relaciones hídricas, el intercambio gaseoso y los mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en individuos de la especie leñosa *V. meridionale*, cerca de su límite de distribución altitudinal superior, dentro de la zona transicional selva nublada-páramo específicamente en la localidad de "La Aguada" a 3452 m. con la finalidad de comparar las respuestas ecofisiológicas estacionalmente, además de explorar la posibilidad de que las diferencias microambientales asociadas a los espacios ocupados por especímenes en condición de rebrote y arbustos, sean lo suficientemente importantes como para generar variaciones en sus patrones de respuesta.

Se encontró que esta especie tiene la capacidad para realizar ajuste osmótico estacional; su respuesta fotosintética frente al factor temperatura muestra una relativa plasticidad con un rango de asimilación de casi 29 °C. Además las tasas de asimilación máxima encontradas son comparables e incluso mayores al de especies arbóreas que habitan en el límite superior de bosque.

La incidencia de temperaturas bajo cero estuvo concentrada en la época seca con una mínima de -2,8 °C. *V. meridionale* se muestra como una especie tolerante, siendo capaz de soportar congelamiento extracelular sin daño hasta los -10,5 °C. Aparentemente las diferencias microclimáticas existentes entre los sitios ocupados por los arbustos y los rebrotes, no genera variaciones significativas en las respuestas

fisiológicas de los individuos. También se plantearon posibles explicaciones relacionadas con su límite altitudinal presente y si éste responde a limitaciones en el proceso de asimilación de carbono, daño por temperatura u otros factores.

Abstract:

There are Two important ways in which temperature may determinate the superior altitudinal distribution of trees: affecting the survival of trees trough the occurrence of freezing temperatures or by giving rise to a negative carbon Balance as a consequence of low photosynthetic rates.

Mechanisms of tolerance and avoiding to low temperatures that the arborescent species may present at the tropical timberline are not exactly described. Nevertheless, studies carried out with different species located at the treeline of the Venezuelan Andes have founded a strong dominance of evasive strategies against freezing temperatures (which allows them to achieve higher elevations) , but the carbon assimilation rates diminished progressively with the increase of altitude, being in some cases insufficient to cover their physiological demands and ensure growth. Water relations, gas exchange and low temperature mechanism were studied seasonally in individuals of the woody specie *Vaccinium meridionale*, in "La Aguada" Páramo, at 3452m of altitude, near of its distribution superior limit with the purpose of comparing ecophysiological responses between seasons. Besides, we intended to assign if the microclimate conditions associated to the spaces occupied by ramets and adults, were intense enough to generate variations on response patterns.

The occurrence of subzero temperatures was concentrated on the dry season with a minimum value of -2,8 °C. *V. meridionale* shows itself as tolerant specie, being able to resist extracellular freezing without injure till -10, 5°C. On the other hand, the microclimatic differences between the sites occupied by adult and ramets individuals apparently do not generate significant variations in their physiological responses.

LISTA DE TABLAS

	Pg.
Tabla III-1 Temperatura promedio, mínima y máxima registradas a nivel de suelo (1m) en las temporadas seca y húmeda.....	23
Tabla III-2 Temperatura promedio, mínima y máxima registradas en el aire (1m) en las temporadas seca y húmeda.....	23
Tabla III-3 Potencial hídrico foliar máximo ($\Psi_{\text{máx.}}$), potencial hídrico foliar mínimo ($\Psi_{\text{mín.}}$) determinados durante las temporadas seca y húmeda.....	28
Tabla III-4 Potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}), punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0) y potencial hídrico foliar mínimo ($\Psi_{\text{mín.}}$), determinados en <i>V. meridionale</i> , durante las temporadas seca y húmeda.....	28
Tabla III-5 Promedios de Conductancia estomática (G_s); asimilación de CO_2 (A); Tasa transpiratoria (E) y relación entre CO_2 intracelular y ambiental, durante las temporadas Seca y Húmeda en <i>V. meridionale</i>	30
Tabla III-6 Asimilación máxima ($A_{\text{máx}}$), Rendimiento cuántico (Φ), respiración (R), Punto de compensación de CO_2 (PC) y eficiencia en el uso del agua, determinados durante las temporadas seca y húmeda en <i>V. meridionale</i>	30
Tabla III-7 Puntos de compensación a temperatura baja (T_b), alta (T_a), temperatura óptima (T_O) y rango térmico en el que ocurre el 80% ($T_{80\%}$) de la asimilación de CO_2 en la especie <i>V. meridionale</i>	31
Tabla III-8 Temperatura de congelamiento (TC) y temperatura daño (TD) para ambos tejidos; Mecanismo de resistencia a bajas temperaturas determinados en las temporadas seca y húmeda para <i>V. meridionale</i>	32
Tabla III-9 Potencial hídrico foliar máximo ($\Psi_{\text{máx.}}$), potencial hídrico foliar mínimo ($\Psi_{\text{mín.}}$) determinados en cada individuo, durante las temporadas seca y húmeda.....	33
Tabla III-10 Parámetros Hídricos (Ψ_{π}^{100} : potencial osmótico de saturación, Ψ_{π}^0 : punto de pérdida de turgor y $\Psi_{\text{mín.}}$: potencial hídrico foliar mínimo) determinados en cada individuo, durante las temporadas seca y húmeda.....	33
Tabla III-11 Promedios de Conductancia estomática (G_s); asimilación de CO_2 (A); Tasa transpiratoria (E), relación entre CO_2 intracelular y ambiental (C_i/C_a)	

y contenido de nitrógeno foliar (Nf), durante las temporadas Seca y Húmeda en cada individuo.....	34
Tabla III-12 Asimilación máxima (Amáx), Rendimiento cuántico (Φ), Respiración (R), Punto de compensación (PC), Eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/G _s), y Eficiencia en el uso del agua (A/E) determinados en los distintos individuos, para las temporadas Seca y Húmeda.....	36
Tabla III-13 Puntos de compensación a temperatura baja (Tb), alta (Ta), temperatura óptima (TO) y rango térmico en el que ocurre el 80% (T80%) de la asimilación de CO ₂ en cada individuo.....	37
Tabla III-14 Temperatura de congelamiento (TC) en muestras de hojas y tallo determinadas para cada individuo durante las temporadas seca y húmeda.....	38
Tabla III-15 Temperatura de congelamiento (TD) en muestras de hojas y tallo determinadas para cada individuo durante las temporadas seca y húmeda.....	38
Tabla III-16 Mecanismo de resistencia a bajas temperaturas; Temperatura de congelamiento (TC) y temperatura daño (TD) en hojas determinados en las temporadas seca y húmeda para cada individuo.....	39

LISTA DE FIGURAS

	Pg.
Figura I-1 Ubicación geográfica del área de estudio (Dirección de cartografía Nacional; 1977 y Smith J. y Guillein F; 2006).....	12
Figura I-2 Representación esquemática general del ecotono entre ecosistemas de bosque y ecosistemas alpinos (tomado de Körner y Paulsen, 2004).....	13
Figura I-3 Área específica de muestreo en la localidad de “La Aguada”.....	14
Figura I-4 Climadiagrama Estación La aguada (Editado de Monasterio y Reyes 1980).....	15
Figura III-1 Temperatura máxima, mínima y promedio diaria a 0 m en las temporadas seca (enero a marzo) y húmeda (abril a agosto).....	24
Figura III-2 Temperatura máxima, mínima y promedio diaria a 1 m en las temporadas seca (enero a marzo) y húmeda (abril a agosto).....	25
Figura III-3 Humedad relativa promedio diaria en las temporadas seca (enero a marzo) y húmeda (abril a agosto).....	26
Figura III-4 Densidad de Flujo fotónico fotosintético máximo y promedio diario registrados en las temporadas seca (finales de marzo) y húmeda (abril a agosto).....	27
Figura III-5 Promedio diario del contenido de agua en el suelo, registrados en las temporadas seca (finales de marzo) y húmeda (abril a agosto).....	27
Figura III-6 Curvas de saturación de luz, construidas en campo durante la temporada seca y temporada húmeda.....	29
Figura III-7 Curva Asimilación relativa de CO ₂ - Temperatura foliar en <i>V. meridionale</i> realizada durante la temporada húmeda.....	31
Figura III-8 Curvas de saturación de luz, construidas en campo durante la temporada seca. En Arbustos y Rebrotos Desc.....	35
Figura III-9 Curvas de saturación de luz, construidas en campo durante la temporada húmeda. En: Arbustos, Rebrotos Desconectados y Rebrotos Conectados.....	35
Figura III-10 Curvas Asimilación relativa de CO ₂ - Temperatura foliar en arbustos y rebrotos conectados de <i>Vaccinium meridionale</i> , realizadas durante la temporada Húmeda.....	37

SECCIÓN I: INTRODUCCIÓN Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

1. Introducción:

Las regiones de las altas montañas tropicales están expuestas a condiciones climáticas muy particulares, cuya característica principal es la pequeña variación de temperatura entre estaciones mientras que existe una gran amplitud en los cambios de temperatura diaria. En estas regiones la fuerte correlación entre la altitud y la temperatura presenta marcados efectos en los patrones de distribución de las especies y formaciones vegetales (Monasterio y Vuilleumier, 1986). También existen, patrones altitudinales de precipitación que varían de forma compleja dependiendo de la orientación y altitud de las diferentes cadenas montañosas (Sarmiento, 1986); en los Andes venezolanos se observa una estacionalidad hídrica definida con dos tipos de patrones: unimodal (presenta un pico mínimo entre diciembre y mayo) y bimodal (presenta dos picos mínimos, uno entre febrero-marzo y otro entre junio-agosto) ambos en todo caso, con una época seca marcada.

Aunada a los gradientes de temperatura y precipitación esta la ocurrencia de heladas que según Sarmiento (1986) determinan un límite ecológico de primera magnitud como lo es la línea divisoria entre los ecosistemas de bosque y páramo en las laderas húmedas de los Andes. Sobre esta "línea" (que en realidad es una zona transicional) se produce un cambio notable en la fisonomía de las comunidades vegetales donde las formas de crecimiento dominantes son las rosetas acaules perennes, cojines, gramíneas en macolla, arbustos pequeños y las rosetas caulescentes gigantes, siendo los dos primeros grupos los que alcanzan mayores elevaciones.

La "línea de bosque" donde quiera que ocurra, en un gradiente de estrés térmico, hídrico, salino o nutricional representa una transición abrupta entre la dominancia de formas de vida, por encima de las cuales tallos únicos y altas coronas no pueden ser desarrollados o resultan desventajosos (Körner, 1999). Este fenómeno es posiblemente el más conocido y estudiado de todos los límites ecológicos de distribución arbórea y aunque se ha abordado desde diferentes perspectivas de investigación como: la demográfica (Cuevas, 2000; Cullen *et al.*, 2001), climática (Morales *et al.*, 2004; Biondi *et al.*, 2005; Bader, 2007), reproductiva (Wardle, 1981; Germino *et al.*, 2002), paisajística (Holtmeier y Broll, 2005; Young y León, 2006) y por supuesto la

ecofisiológica (Tranquillini, 1979; Körner, 1998) no existe hasta ahora una explicación funcional concluyente que soporte generalizaciones a nivel global, ni mucho menos una concreta con respecto a él o los mecanismos fisiológicos que determinan dicho límite. No obstante, es claro que el límite final será el resultado de la interacción entre las presiones ambientales y las tolerancias fisiológicas de los individuos (Cavieres y Piper, 2004).

La investigación sobre límites arbóreos ha sido orientada mayormente hacia las zonas templadas razón por la cual el poder explicativo para límites tropicales suele ser escaso (Körner, 1998). A pesar de que los límites arbóreos tropicales están poco estudiados, sus características son importantes para desarrollar explicaciones generales (Goldstein *et al.*, 1994). Bader (2007), trabajando en diferentes límites de bosque tropical encontró que en la mayoría de los sitios la transición entre ecosistemas de bosque y páramo es abrupta, y que las estructuras verticales de vegetación influyen en el régimen de temperatura que ocurre dentro, fuera y en transición. Además, tales estructuras guardan gran similitud dentro del amplio rango geográfico considerado.

La posición actual de los límites de bosque es en gran medida, el resultado de procesos históricos y ecológicos influenciados por las condiciones climáticas y el uso de la tierra en el pasado. Las dinámicas del límite de bosque durante el final del Pleistoceno y comienzos del Holoceno en los Andes resulta particularmente interesante porque fueron tiempos de transición e inestabilidad climática donde ocurrieron de manera alterna varios periodos de calor y frío intensos, que causaron importantes variaciones en la posición del límite de bosque tropical, de modo que la reconstrucción histórica es un aspecto clave que debe ser considerado para entender todos los procesos relacionados a este límite ecológico. Hasta ahora se ha podido caracterizar en términos cronológicos y de vegetación la secuencia de los periodos con ayuda de estudios palinológicos iniciados en los años 60. Sin embargo, no existe un consenso definitivo acerca de lo que realmente ocurrió en los diferentes periodos mencionados, ya que las evidencias recolectadas son bastante contradictorias (Bader, 2007)

Hoy en día, los patrones globales indican la existencia de un mecanismo común que controla la posición altitudinal del límite de bosque en todo el mundo, ciertas

dinámicas adicionales que prevalecen a nivel local o regional hacen difícil abordar los mecanismos responsables de la transición entre ecosistemas boscosos y de vegetación "alpina" debido en primer lugar, a que la vegetación de esta zona transicional puede controlar sus propias dinámicas por medio de modificaciones en las condiciones locales de crecimiento (Armand citado por Bader, 2007; Wilson y Agnew, 1992) y en segundo lugar, a la pluralidad de factores compuestos que se intervienen de región en región (Cabrera, 1996) tales como, otros elementos del clima, el sustrato, las perturbaciones y el uso de la tierra (Holtmeier y Broll, 2005). Lo ha creado cierta discrepancia entre las explicaciones para la posición de dicho límite.

Desde la escala global, el determinante del límite arbóreo ciertamente debe estar ligado a la temperatura ambiental pues es el único cambio ambiental que ocurre en todas las montañas del mundo, ya sea tanto en zonas tropicales como templadas (Körner y Paulsen, 2004) y a este respecto, Körner (1999) enfocado específicamente en la influencia de variables climáticas presenta cinco hipótesis (algunas de ellas relacionadas entre sí):

1. Hipótesis del estrés térmico: repetidos daños por congelamiento, desecación por heladas entre otros fenómenos; impiden el crecimiento.
2. Hipótesis de la perturbación mecánica: daño mecánico por el viento, acumulación de hielo, avalanchas, herbivoría y patógenos fúngicos (asociados con la cobertura de la nieve) pueden remover una cantidad similar o mayor a aquella que puede ser repuesta por crecimiento y desarrollo solo bajo determinadas temperaturas.
3. Hipótesis de la reproducción: la polinización, el crecimiento del tubo polínico, desarrollo y dispersión de la semilla, germinación y establecimiento de las plántulas, podrían estar siendo afectados y consecuentemente afectar el reclutamiento a mayores altitudes.
4. Hipótesis del balance del carbono: tanto la toma de carbono como el balance entre la toma y la pérdida podrían ser insuficiente para permitir el mantenimiento y una mínima tasa de crecimiento.

5. Hipótesis del crecimiento limitado: los procesos de síntesis, que llevan desde los azúcares y los aminoácidos, hasta el complejo cuerpo de la planta puede que no alcancen la mínima tasa requerida para un crecimiento y renovación de tejidos efectiva, independientemente del suministro de la materia prima.

La presente investigación está enfocada en las hipótesis de estrés térmico y balance de carbono ya que corresponden claramente a mecanismos ecofisiológicos explícitos, que podrían a su vez ayudar a comprender de mejor manera el resto de las proposiciones si se considera la importancia de las limitaciones ambientales sobre la fisiología de los individuos (Cavieres y Piper, 2004).

El estrés térmico puede afectar directamente la supervivencia de árboles por la incidencia de temperaturas congelantes que pueden causar severos daños especialmente a escala celular lo que sugiere que el límite altitudinal se extendería hasta altitudes donde los tejidos aún sobreviven la temperatura ambiental (Tranquillini, 1979). Si bien en zonas templadas este factor no se considera crítico por la aclimatación que presentan los árboles al invierno, en la alta montaña tropical se sabe que las diferencias de temperatura entre los doce meses del año no exceden los 3 °C (Sarmiento, 1986). Por el contrario, en cursos diarios de temperatura se han encontrado diferencias de hasta 40 °C, e incluso mayores (Azócar, 2006; Pirela, 2006). De tal manera que los árboles no pueden recurrir a estrategias como la latencia para evitar las bajas temperaturas nocturnas. Consecuentemente, podría pensarse que las temperaturas congelantes están involucradas en el establecimiento del límite superior de bosque continuo. En este sentido, se ha evidenciado tanto en montañas de mayor como de menor latitud, un alto grado de especialización en las plantas, que se manifiesta a través de su capacidad de soportar temperaturas congelantes. Se distinguen dos tipos de estrategias de supervivencia: **mecanismos de evasión**: en los cuales las plantas responden reduciendo el impacto de las bajas temperaturas y **mecanismos de tolerancia**: en donde las plantas resisten este factor hostil (Levitt, 1980).

Por otro lado, la hipótesis del balance de carbono implica que la disminución progresiva de la temperatura con la altitud puede incidir negativamente sobre las tasas fotosintéticas, lo que puede dar lugar a un balance negativo de carbono (Tranquillini,

1979). En la alta montaña tropical los árboles deben mantener un balance positivo en términos diarios, adaptando su maquinaria carbono-asimiladora para tal propósito. Goldstein *et al.* (1994) consideran como condicional para la supervivencia de los árboles en ambientes de alta montaña tropical, presentar **alta capacidad fotosintética y alta tasa de respiración.**

En relación a lo anterior, se han obtenido para los Andes venezolanos una serie de resultados importantes los cuales se desprenden de trabajos que fueron enfocados en aspectos de intercambio de gases y/o mecanismos de resistencia al estrés por temperaturas congelantes. Se han estudiado numerosas especies, desde formas arbóreas cuya distribución alcanza el límite superior de la selva nublada (*Libanothamnus neriifolius* (Sch. Bip. ex Wedd.) Ernst., *Podocarpus oleifolius* Buchh et Gray. También, en el ecosistema páramo se ha trabajado con rosetas gigantes del género *Espeletia* y *Coespeletia*, formas arbustivas como *Hypericum laricifolium* Juss. y el particular árbol de áreas andinas que crece por encima de la línea de bosque continuo *Polylepis seríceae* Wedd. (El único en alcanzar elevaciones de 4.600 m).

Levitt (1980) propone que la supervivencia de las plantas que crecen en ambientes menos extremos de latitudes bajas (tropicales) todas las especies dependen exclusivamente de mecanismos de evasión. Esta tendencia ha sido observada en numerosos trabajos (Cavieres *et al.*, 2000; Goldstein *et al.*, 1994; Rada *et al.*, 1985). Por otra parte; se maneja la idea de que las estrategias frente a bajas temperaturas pueden variar en función de la altura (formas de crecimiento) de las plantas en cada especie (Squeo *et al.*, 1991) debido a la intensa influencia de las condiciones ambientales, encontrándose una estratificación vertical de mecanismos de resistencia donde las plantas del estrato herbáceo son generalmente tolerantes y las del estrato alto con evasoras, mientras que en el estrato medio las especies muestran ambos mecanismos.

Con respecto a las tasas de asimilación de CO₂ de distintas especies, los resultados en efecto muestran una disminución significativa a lo largo del gradiente altitudinal considerado (Baruch, 1979; Rada, 1993; Cavieres, 2000, este último hasta en un 62% para *L. neriifolia*). Adicionalmente, otros trabajos (Rada *et al.*, 1992; Cabrera *et al.*,

1998) sugieren que la adaptación de la respuesta fotosintética frente a la temperatura difiere entre especies morfológicamente contrastantes debido a las diferencias entre los microclimas explotados.

En base a los antecedentes anteriores, en este estudio se pretende caracterizar distintos aspectos ecofisiológicos (mecanismo de resistencia a bajas temperaturas, intercambio gaseoso y relaciones hídricas) de la especie leñosa *Vaccinium meridionale*. Estando cerca de su límite de distribución altitudinal superior (por encima de la línea de bosque continuo a 3452 m) en una área donde la ocurrencia de temperaturas bajo cero es ocasional pero puede registrarse en cualquier noche del año y agudizarse durante la temporada seca. Si bien está descrita en la bibliografía como una especie de hábito arbustivo siempreverde, pueden observarse en la zona de estudio individuos de gran tamaño (de hasta 4 m) que en conjunto con su dominancia fueron las principales razones por las que fue seleccionada como sujeto central de esta investigación.

Se espera entonces, poder explicar su distribución altitudinal actual y además dar respuesta a las siguientes interrogantes: ¿Existen limitaciones en la asimilación de CO₂ cerca del límite de distribución altitudinal superior en individuos de *V. meridionale*?, ¿Es la disminución de la precipitación durante la temporada seca lo suficientemente intensa como para provocar efectos sobre el intercambio de gases y estatus hídrico en los individuos de la especie?

Por último, es importante mencionar que dentro de las peculiaridades del clima de alta montaña tropical no solo se encuentran las amplias variaciones térmicas diurnas (con respecto a las estacionales), sino que adjuntamente existe un importante gradiente térmico entre el suelo y los perfiles del aire el cual determina, que los individuos cercanos al suelo estén sujetos a una mayor amplitud térmica experimentando temperaturas mayores durante el día y temperaturas más bajas durante la noche (Körner y Larcher, 1988). Como aspecto secundario en éste trabajo, se espera encontrar diferencias en ciertos parámetros como: temperatura foliar óptima para la fotosíntesis, puntos de compensación, así como también diferencias en las temperaturas de congelamiento y daño para individuos de la misma especie creciendo en diferentes

estratos. En este caso, los individuos considerados son **arbustos y rebrotes** ya que la reproducción clonal es predominante para esta especie en el sitio de estudio.

2. Hipótesis:

Las plantas que viven en el límite superior de bosque continuo pueden estar limitadas por efectos térmicos dirigidos hacia dos parámetros ecofisiológicos fundamentales: Resistencia a bajas temperaturas y/o disminución en las tasas fotosintéticas que determinarían una reducción en la economía de carbono de dichas especies. De acuerdo con lo anteriormente expuesto, podría esperarse que:

- *V. meridionale* siendo una planta del estrato arborescente que habita sobre el límite superior de bosque tropical (experimentando temperaturas congelantes moderadas durante periodos cortos), presentaría una estrategia de tipo evasor frente al congelamiento.
- La especie *V. meridionale* cerca de su límite superior de distribución altitudinal, aparentemente no presenta limitaciones en la asimilación de CO₂. Esta es una especie dominante en el área de estudio con arbustos bastante desarrollados, lo que por el contrario, sería indicativo de tasas asimilatorias lo suficientemente altas como para justificar su presencia a dicha elevación.
- Se esperaría que los individuos muestren entre estaciones una variación importante en parámetros como la conductancia estomática, asimilación de CO₂ y en los valores de potencial hídrico, como consecuencia de la disminución estacional de la precipitación.
- De acuerdo al gradiente suelo – aire que se establece en estos ambientes, sería posible encontrar en primer lugar: que el óptimo de temperatura para la fotosíntesis sea mayor para los rebrotes (con respecto al de los arbustos) por

crecer cercanos al suelo donde las temperaturas diurnas son significativamente mayores. En segundo lugar; que la eficiencia del mecanismo de resistencia a bajas temperaturas varíe según el micrositio ocupado por los individuos, es decir; mayor capacidad de sobreenfriamiento en rebrotes que en arbustos.

3. Objetivos:

Objetivo general:

- Estudiar los mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas y el intercambio de gases en *Vaccinium meridionale*, en una zona altitudinal de páramo de Los Andes venezolanos.

Objetivos específicos:

- Caracterizar las principales variables microclimáticas en los sitios de muestreo (humedad relativa, temperatura del suelo y temperatura del aire, densidad de flujo fotónico fotosintético, contenido de agua en el suelo).
- Realizar las mediciones concernientes a relaciones hídricas (potencial hídrico, curvas presión-volumen) e intercambio gaseoso (asimilación de CO₂, transpiración, conductancia estomática, entre otras).
- Determinar la temperatura óptima para la fotosíntesis, y sus puntos de compensación mediante la relación asimilación de CO₂-temperatura foliar.
- Determinar la capacidad fotosintética, eficiencia cuántica, punto de compensación y tasa respiratoria, mediante la construcción de curvas de saturación de luz.
- Determinar la temperatura a la cual ocurre congelamiento en hojas y tallos de la especie.
- Determinar la temperatura de daño en hojas y tallos de la especie.

4. Justificación del Proyecto y aplicabilidad de los resultados:

La mayoría de los estudios ecofisiológicos relativos a la línea de bosque continuo se han enfocado en regiones templadas o subpolares donde las plantas están sujetas al estrés del invierno. Son muy pocos los estudios avocados a este problema en ambientes tropicales; en el caso de los Andes venezolanos la dinámica de la línea de transición entre el ecosistema selva nublada-páramo (que son los dos tipos de ecosistemas con mayor distribución en la alta montaña) es bastante compleja, debido a la influencia de una gran variedad de factores meso-climáticos relacionados a la exposición, pendiente, material parental y geografía de la principal cordillera andina (Monasterio y Reyes, 1980; Azócar y Monasterio, 1980). En este sentido, es importante generar información de base requerida para el entendimiento de los futuros patrones de distribución de las especies vegetales, en el cambiante escenario climático de la alta montaña tropical, como un paso hacia la optimización de los manejos y al desarrollo de acertadas estrategias de conservación, pues ambos ecosistemas muestran una diversidad asombrosa de tipos funcionales, de respuestas fisiológicas, de comunidades vegetales y de condiciones de hábitat.

SECCIÓN II: METODOLOGÍA

1. Zona de estudio:

1.1 Detalles geográficos:

La Cordillera de Mérida en Venezuela, cuenta con un área total que se extiende aproximadamente en 400 Km de largo por unos 80 Km de ancho y se encuentra entre los 7°30' y 10°10' N y los 69°10' y 72°20' O (Schubert y Vivas, 1993). El área de estudio está ubicada en la Sierra Nevada de Mérida, (específicamente "Parque Nacional Sierra Nevada") que forma parte de uno de los principales macizos de esta cordillera hacia la zona sureste de la ciudad (Figura 1). En este parque nacional están contenidas importantes unidades ecológicas con características ambientales y vegetales muy diversas; entre las que se pueden citar las formaciones selva nublada y páramo (Yáñez, 1998).

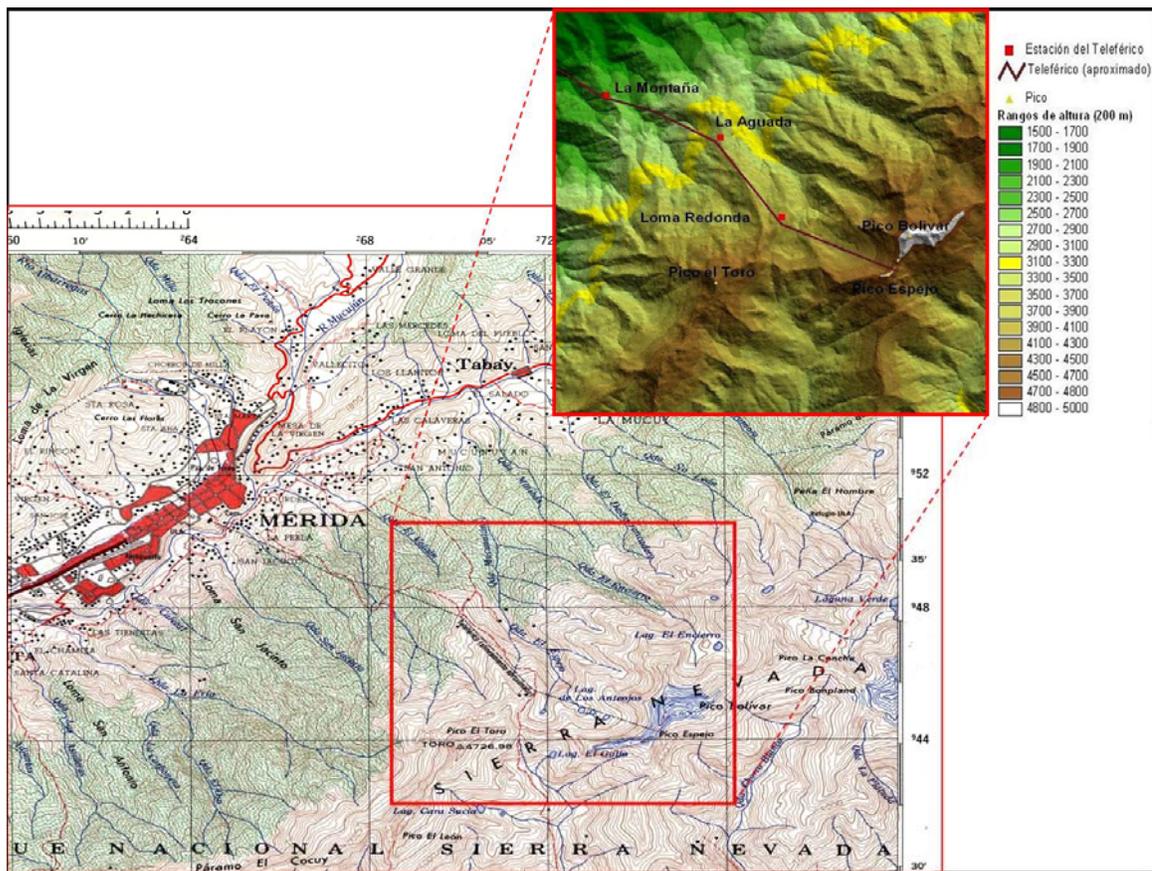


Figura I-1 Ubicación geográfica del área de estudio (Dirección de cartografía Nacional, 1977 y Smith y Guillein, 2006).

1.2 Vegetación:

Para algunos autores la línea de crecimiento arbóreo es muy clara, haciendo que la transición de bosque a páramo usualmente sea abrupta (Monasterio y Vuilleumier, 1986). En esta localidad el límite de bosque continuo se encuentra aproximadamente a los 3.300 m de altitud (Bader, 2007) y la estructura general de la vegetación en el ecotono comienza de forma ascendente con el límite superior de bosque cerrado (timberline), luego una zona donde se observan: matrices de páramos en bosque, islas y/o lenguas de bosque dentro de páramo con individuos de menor tamaño (treeline), y posteriormente una zona donde solo crecen individuos aislados (tree species line), hasta llegar al límite inferior del ecosistema páramo como tal (Alpine zone). (Fig. I-2). *V. meridionale* puede encontrarse en bordes de bosque, parches de bosque y como individuos aislados en el páramo.

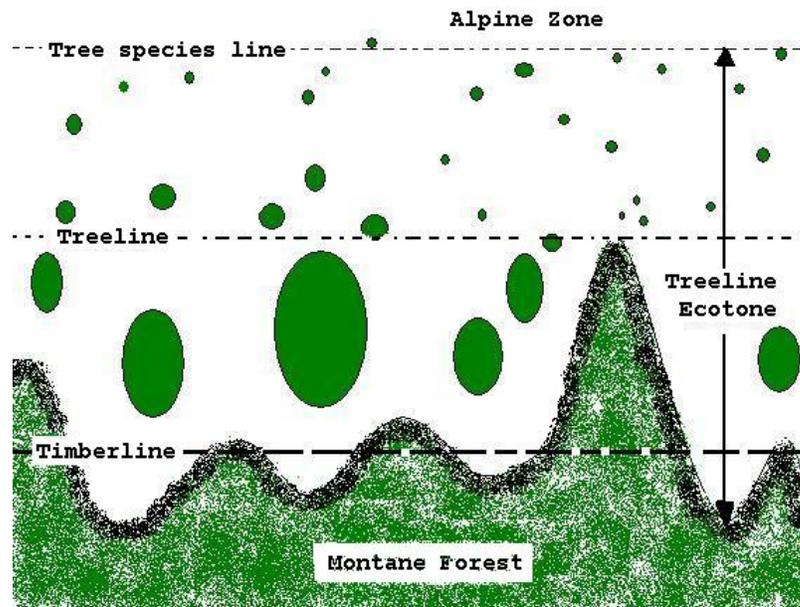


Figura I-2 Representación esquemática general del ecotono entre ecosistemas de bosque y ecosistemas alpinos (Körner y Paulsen, 2004).

Según Monasterio (1980) el Piso Andino Superior, se encuentra entre 2.800 y 4.000 m. y representa una franja altitudinal con una gran heterogeneidad climática, geológica y

geomorfológica. Actualmente los fenómenos periglaciales como las heladas sólo se observan en ocasionalmente durante el año.

Las formas de vida más importantes del Piso Andino son las gramíneas en macolla, las rosetas bajas y los arbustos, las cuales forman rosetales, arbustales, pajonales o tipos mixtos. Específicamente, el área de estudio pertenece a una zona altitudinal de Páramo donde la vegetación está abierta y entre las especies que figuran en el estrato arbustivo se encuentran: *Gaultheria buxifolia* Willd., *Blechnum loxense* (Kunth.) Hook. ex Salomón, *Ruilopezia atropurpurea* (A.C. Smith) Cuatrec. y *Baccharis prunifolia* Kunt entre otras. Arbustos altos o arbolitos de *Vaccinium meridionale* se encuentran dispersos y son numerosos. Son llamativos los valores altos de cobertura en el estrato herbáceo de: *Espeletia schultzii* Wedd., *Rumex acetosella* L., *Lycopodium clavatum* L. y *Orthrosanthus chimboracensis* (Kunth) Baker. (Berg y Suchi, 2001)



Figura I-3 Área específica de muestreo en la localidad de “La Aguada”.

1.3 Clima:

El punto de muestreo está situado hacia el sector noroccidental del Parque Nacional Sierra Nevada adyacente a la localidad La Aguada (3452 m de altitud). Es catalogado como el sector más húmedo de los Andes de Venezuela (Monasterio y Reyes, 1980) y presenta registros de precipitación anuales de aproximadamente 1811 mm. En esta zona las precipitaciones totales anuales tienden a disminuir con la altitud. En la figura 2, se observa para La Aguada un régimen pluviométrico anual bimodal con dos máximos en Abril y Octubre y dos mínimos en Febrero y Agosto.

La tasa adiabática de disminución de la temperatura en los páramos venezolanos es de 0,6 °C por cada 100 m (Sarmiento, 1986). La temperatura media anual registrada en esta estación se sitúa en aproximadamente 7,1 °C. En el área de muestreo hay una alta entrada de radiación diurna (principalmente durante las horas de la mañana hasta medio día) que determina las grandes fluctuaciones diarias de temperatura, la ocurrencia de heladas en este sitio ha sido confirmada a través de observaciones personales en campo y de registros anteriormente realizados en otras investigaciones (Bader, 2007).

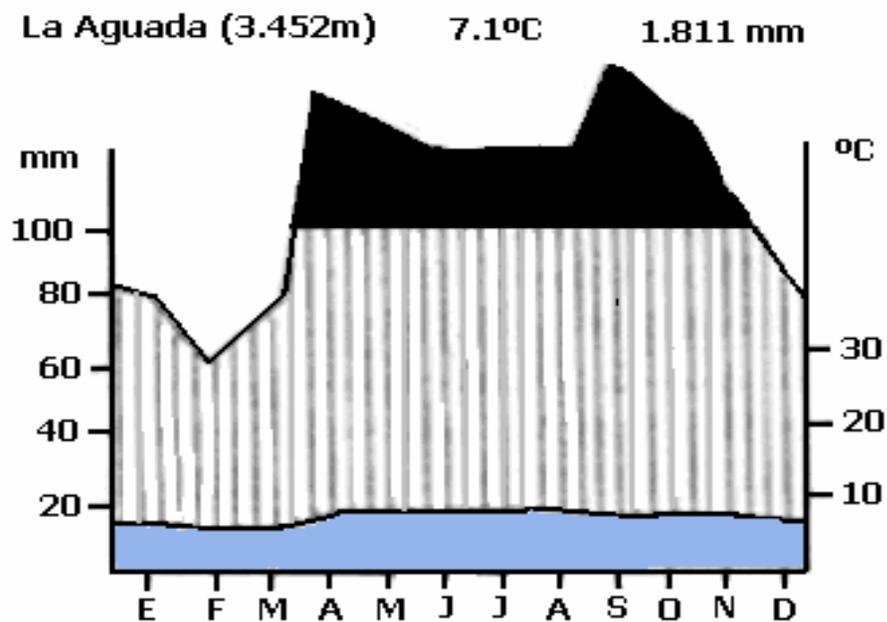


Figura I-4 Climadiagrama Estación La Aguada (Editado de Monasterio y Reyes 1980).

1.4 Geología y Suelos

Rocas del grupo Iglesias del Precámbrico Superior forman el sustrato geológico de la zona. Se trata de ortogneises bióticos, gneises migmáticos, augegneises porfidoblásticos, gneises de grano fino o micaesquistos granatíferos. (La Marca, 1997).

Según Castillo (1970) y Malagón (1982) en general los suelos de la zona son jóvenes, pocos profundos de textura franco-arenosa a franca (suelos de buen drenaje), por lo general ácidos. "La Aguada" presenta un material detrítico poco consolidado húmedo y arcilloso, contenido de materia orgánica bajo, fertilidad baja, humedad mediana, y presenta algunas zonas de erosión de tipo cárcavas, derrumbes y zanjas (Rodríguez, 1958).

2. Especie bajo estudio:

Vaccinium meridionale S.W. (Ericaceae-Angyospermae). Es especialmente abundante en la zona norte de Los Andes desde el norte desde Ecuador hasta los límites de Venezuela, donde su rango de distribución altitudinal va desde 2.000 m hasta 3.500 m de altitud (Briceño y Morillo, 2002).

Esta especie prefiere suelos francoarenosos con pH ácido, sitios con exposición solar total o parcial y humedad moderada. *V. meridionale*, es de arquitectura esbelta con filotaxis alterna, de hojas simples, elípticas a ovales, coriáceas, de ápice agudo ligeramente apiculado, base cuneada, margen crenado, con dientes glandulares, envés glabro, nervio primario hundido por el haz. Su corteza se desprende con facilidad, los tallos jóvenes son de color verdoso. La inflorescencia se presenta en racimos de 10 a 15, con flores hermafroditas de polinización entomófila, tetrámeras (ocasionalmente pentámeras), cáliz con lóbulos apiculados, ciliados en el margen hacia el ápice, corola urceolada-cilíndrica, blanca o manchada de rosado o rojo, estigma truncado. Su fruto es una baya globosa de más o menos 1 cm de diámetro de color verde en estado inmaduro y color negro-azul en su madurez (a veces con una cubierta cerosa como en las uvas) (Vallejo, 2000).

2.1 Muestreo:

Tres tipos de individuos de *V. meridionale* fueron muestreados y definidos en base a parámetros de altura: Arbustos (ARBS > 1,5 m); y Rebrotos conectados y desconectados (RBrc y RBrd ≤ 0,30 m). Originalmente se pretendía realizar el contraste ecofisiológico entre adultos y plántulas independientes, sin embargo se encontró que la principal estrategia reproductiva presentada por esta especie en la zona de muestreo es la reproducción clonal. Los rebrotos desconectados fueron considerados para observar como las respuestas medidas varían con respecto a las de los conectados, en función del apoyo parental. Para los rebrotos desconectados, el aislamiento se efectuó a mediados de la temporada seca (del año 2007) cortando las conexiones radicales existentes con la planta madre. Las mediciones comenzaron luego de 2 semanas de haber efectuado la independización.

Acorde con lo observado en el área de muestreo, los arbustos y los rebrotos se encuentran dispersos y crecen como individuos aislados. Es decir; no se restringen solo a crecer en determinados puntos (en racimos). Durante la colección de muestras se seleccionaron siempre tallos con corteza y hojas completamente desarrolladas (expuestas, de la parte media del dosel, de color verde claro, en el caso de los arbustos).

3. Variables microclimáticas:

La humedad relativa (HR), y las temperaturas a nivel del suelo (0 m) y aire (1 m) se midieron con registradores automáticos de datos (HOBO Onset Computer Corp.; H08-031-08 y H08-032-08) cada 5 minutos, durante las épocas seca y húmeda (desde enero 17 hasta agosto 28 de 2007). En total tres dispositivos fueron utilizados y cada uno fue fijado al tronco de un individuo de la especie, quedando ubicados en distintos puntos y separados entre sí por una distancia aproximada de 6m.

Igualmente fue colocada una microestación marca HOBO Onset Corp. para obtener los registros referentes a densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), humedad relativa (HR) y contenido de agua en el suelo (CAS) a 5 cm de profundidad. Se comenzó

con este registro al final de la temporada seca (desde el 23 de marzo hasta el 28 de agosto de 2007) y debido a la ausencia de equipo, no pudo cubrirse la estación seca.

4. Relaciones Hídricas:

Se determinó el potencial hídrico foliar máximo ($\Psi_{\text{máx.}}$) temprano en la mañana (entre las 8:15 y 8:30) y el mínimo ($\Psi_{\text{mín.}}$) durante el medio día (entre las 11:15 y 11:30) tanto en la estación seca como en la húmeda (para $n=4$). Para ello se usó una bomba de presión (Scholander PMS mod 600, Corwallis, Oregon, USA). Adicionalmente para determinar el punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0) y el potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}), se realizaron en el laboratorio **curvas presión-volumen** con ramas ($n=5$) colectadas de distintos individuos. Para el traslado y mantenimiento de las mismas se aplicaron cortes bajo agua previniendo la cavitación. Las ramas se cubrieron con bolsas oscuras durante 24 h para conseguir un estado de hidratación máxima. Luego se procedió a determinar el estatus hídrico de las mismas empleando la cámara de presión y pesando de forma alterna con una balanza analítica (Mettler mod. PN 163) hasta que los cambios de presión se hicieron constantes para cada rama. Finalmente, las muestras se colocaron en una estufa durante 72 h para luego obtener el peso seco.

5. Intercambio de Gases:

Para realizar las curvas de saturación de luz, se utilizó un analizador de gases infrarrojo portátil en modo abierto (LCA4, ADC Ltd., Hoddesdon Inglaterra), determinando: la capacidad fotosintética, rendimiento cuántico, punto de compensación y tasa respiratoria. Los datos obtenidos se ajustaron a la ecuación de una hipérbola rectangular: $A = a \cdot (PC + DFFF) / (PC + b + DFFF)$ (García-Núñez *et al.*, 2004). Igualmente se registraron valores de fotosíntesis neta, conductancia estomática, densidad de flujo fotónico fotosintético, concentración interna y ambiental de CO_2 entre otros parámetros. Este registro de intercambio gaseoso se realizó a partir de tres individuos entre las 9:00 y 11:00 de la mañana aproximadamente, durante ambas épocas. Rotando la cámara se consiguió variar el grado de exposición de cada hoja a la luz y de este modo, se

obtuvieron distintas intensidades de radiación. Las medidas en cada individuo seleccionado se realizaron en hojas completamente desarrolladas.

Se realizaron también determinaciones del contenido de nitrógeno foliar básicamente para evaluar la cantidad de proteína foliar en cada individuo lo que podría relacionarse luego, con las tasas fotosintéticas alcanzadas y ayudaría a explicar diferencias entre individuos en caso de encontrarlas. Para estas determinaciones se colectaron muestras foliares (n=20) que posteriormente se secaron en estufa a 60°C, hasta alcanzar un peso constante. A continuación se procedió a la determinación a través del Método Kjeldahl (A.O.A.C., 1984)

5.1 Relación fotosíntesis-temperatura foliar:

Para las curvas de fotosíntesis-temperatura foliar, muestras de 3 ejemplares fueron cortadas en campo bajo agua y luego trasladadas inmediatamente al laboratorio. Una vez allí, las curvas se comenzaron a realizar utilizando un sistema de intercambio de gases con un analizador de gases infrarrojo (LCA2, ADC Ltd., Hoddesdon Inglaterra) y una cámara foliar de plexiglás (0,14 m³). La cámara se equipó con tres termocuplas cobre-constantan conectadas a un registrador para obtener la temperatura foliar y del aire. Un sensor de DFFF también se conectó a la cámara para las mediciones de luz. Una fuente de luz (1000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$) se ubicó sobre la cámara. Un baño refrigerante conectado mediante mangueras a un radiador permitió manipular la temperatura del aire y consecuentemente la temperatura foliar. Las tasas asimilatorias se midieron a través de las disminuciones de CO₂ registradas en el interior de la cámara. Siempre se procuró que solo el tejido fotosintético de las muestras se encontrara expuesto al ambiente de la cámara. Estas medidas se hicieron a intervalos de 1 minuto durante 3 minutos a cada temperatura escogida. La asimilación neta se calculó con la siguiente ecuación:

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

Donde: V es el volumen de cámara (m^3), L el área foliar dentro de la cámara (m^2), ΔCO_2 los cambios en la concentración de dióxido de carbono ($\mu mol.m^{-3}$) por tiempo en segundos (Field *et al.*,1989)

Sin embargo, los resultados se expresan en términos de asimilación relativa ya que los valores netos calculados fueron muy bajos (ver anexo: 1) en comparación a las tasas de asimilación medidas en campo. Esta notable depresión en los valores, probablemente se debió a cierres estomáticos inducidos por corte de las ramas en campo y por el posterior transporte hacia el laboratorio.

La Asimilación relativa fue calculada tomando como 100% el mayor delta de CO_2 obtenido en cada replica. Posteriormente, la relación entre temperatura foliar y la tasa de asimilación se obtuvo ajustando los datos a una función polinomial de segundo orden. El óptimo de temperatura se calculó a través de la primera derivada de las curvas polinomiales y los puntos de compensación (temperaturas en las cuales el balance de carbono foliar se hace cero) se consiguieron resolviendo las ecuaciones polinomiales.

6. Análisis térmico:

6.1 Temperatura de congelamiento (inicio de la formación de cristales de hielo) en el tejido:

En el laboratorio las hojas y pequeñas secciones de tallo leñoso ($n=10$), fueron colocadas en pequeños tubos de prueba sellados, evitando así cambios en su contenido hídrico. Se insertaron termocuplas cobre-constantan en las muestras de tejido para monitorear de forma continua los cambios de temperatura a través de un registrador gráfico. Los tubos fueron inmersos en un baño refrigerante de alcohol y la temperatura fue reducida desde 5 hasta aprox. $-20\text{ }^\circ C$ a una tasa de $10\text{ }^\circ C/h$. Los valores puntuales de congelamiento en el tejido se determinaron al registrarse un abrupto incremento en la temperatura como resultado de la reacción exotérmica característica en la formación del hielo.

6.2 Temperatura de Daño en el tejido

Para determinar la temperatura de daño en el tejido vegetal, se utilizó la técnica de liberación de electrolitos (Lindén, 2002), basada en el principio de que el daño en membranas celulares resulta en una notable liberación de electrolitos (principalmente K⁺) provenientes de la célula. De este modo se puede obtener un valor de electrolitos liberados, lo que proporciona un estimado del tejido dañado.

Esta prueba implicó medir la conductividad eléctrica del agua desionizada (control), en la cual fueron inmersas las muestras de tejido luego de haber sido sometidas a un proceso de congelamiento pasando gradualmente por el siguiente gradiente de temperaturas: 5, 0, -5, -10, -15 y -25 °C. Una vez que se alcanzaba cada valor; las muestras (n=3) se retiraron consecutivamente del baño refrigerante de alcohol para posteriormente incubarlas en una nevera durante 48 h.

Es posible que existiera una considerable variación en la cantidad total de electrolitos liberados entre las diferentes muestras; precisamente por ello el resultado se expresa como un **porcentaje del total de electrolitos liberados** por la muestra luego de convertirla en tejido completamente muerto. En este sentido, una vez que se midió la conductividad eléctrica inicial de la solución luego de las primeras 48 h de incubación, las muestras fueron sumergidas en N líquido provocando la liberación de los electrolitos remanentes que simula un estado de daño al 100%. La conductividad eléctrica final se registró nuevamente pasadas 48 h adicionales de incubación. Finalmente el valor relativo de electrolitos liberados es calculado como (Conductividad Inicial/Conductividad Final) x 100%.

7. Análisis estadístico:

Para establecer en todos los casos si existían o no diferencias significativas entre los resultados; se aplicaron pruebas de estadística no paramétrica; específicamente la prueba U de Mann-Whitney de comparación de medias entre dos grupos independientes, porque la comparación siempre se realizó entre dos ejes (entre temporadas y entre individuos), y porque el número de datos obtenidos en las mediciones fue siempre bajo de modo que no se distribuyen de manera normal.

SECCIÓN III: RESULTADOS

1. Variables microclimáticas:

En la Tabla III-1 se presenta un resumen que permite caracterizar el régimen térmico registrado a nivel de suelo. Si bien la temperatura promedio no varía de manera notable entre estaciones, existe una gran diferencia entre las temperaturas máxima y mínima absoluta, más acentuadas en la época seca que generalmente presenta valores más extremos lo que resalta las diferencias en términos estacionales.

Tabla III-1 Temperatura promedio, mínima y máxima registradas a nivel de suelo (0m) en las temporadas seca y húmeda. Promedio \pm error estándar, los valores entre paréntesis representan los valores absolutos respectivos.

Temporada	T prom.(°C)	Tmín. Prom. (°C)	Tmáx. Prom. (°C)
Seca	8,63 \pm 0,12	1,24 \pm 0,09 (-2,88)	23,48 \pm 0,43 (44,67)
Húmeda	8,82 \pm 0,03	4,70 \pm 0,02 (0,84)	16,40 \pm 0,28 (41,78)

En la Tabla III-2 se muestra el resumen de las temperaturas registradas a 1 m donde también es posible establecer las diferencias entre la temporada seca y húmeda; en esta última las mínimas son mayores y el promedio es ligeramente mayor. Además, al comparar ambas tablas, se aprecia que las variaciones térmicas a ras de suelo son mucho más acentuadas.

Tabla III-2 Temperatura promedio, mínima y máxima del aire (1m) en las temporadas seca y húmeda. Promedio \pm error estándar, los valores entre paréntesis representan los absolutos respectivos.

Temporada	T Prom. (°C)	Tmin. Prom. (°C)	Tmax. Prom. (°C)
Seca	8,96 \pm 0,03	3,72 \pm 0,03 (-0,35)	18,08 \pm 0,12 (26,34)
Húmeda	9,22 \pm 0,02	5,52 \pm 0,02 (2,52)	16,59 \pm 0,15 (26,22)

El número de eventos en los que se registraron valores de temperatura por debajo de cero fueron positivos solo para la época seca con: 16 días entre enero y febrero a 0 m; y apenas 1 día de enero a 1 m, en base a un total de 136 días de medición. En la Figura III-1 se identifican las diferencias entre el régimen térmico de la temporada seca (enero - marzo) y de la temporada húmeda (abril - agosto), así como también los valores de temperatura máxima, mínima y promedio diaria a nivel de suelo. En la temporada seca los valores máximos y mínimos tienen un rango de amplitud mucho mayor que en la húmeda. Merece la pena destacar, que las amplias barras de error presentes solo en los valores máximos reflejan simplemente la localización de los sensores cuyo grado de exposición diferencial a la radiación naturalmente influyó en los registros.

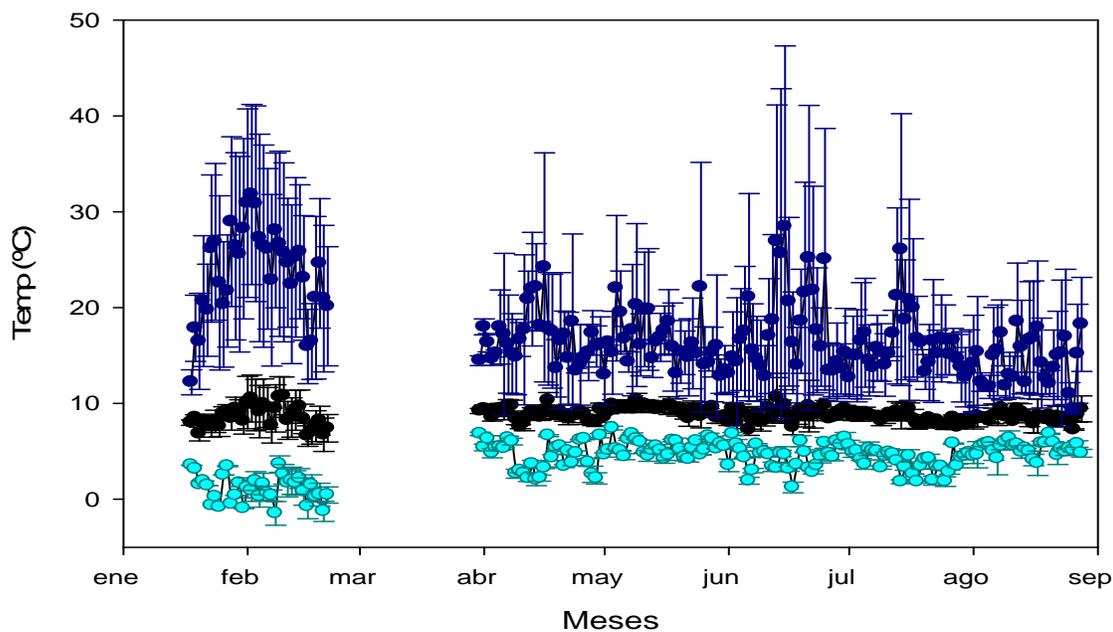


Figura III-1 Temperatura máxima (●), mínima (●) y promedio (●) diaria a 0 m en las temporadas seca (enero a marzo) y húmeda (abril a agosto).

La Figura III-2 presenta la misma información que la anterior; esta vez con valores pertenecientes a 1 m; nuevamente la delimitación entre las temporadas se puede establecer en base a la amplitud de las variaciones de la temperatura que en este caso,

son menores en comparación con los rangos de amplitud registrados a 0 m. La ausencia de datos entre Marzo y Abril se debió a fallas imprevistas en el equipo durante estos meses.

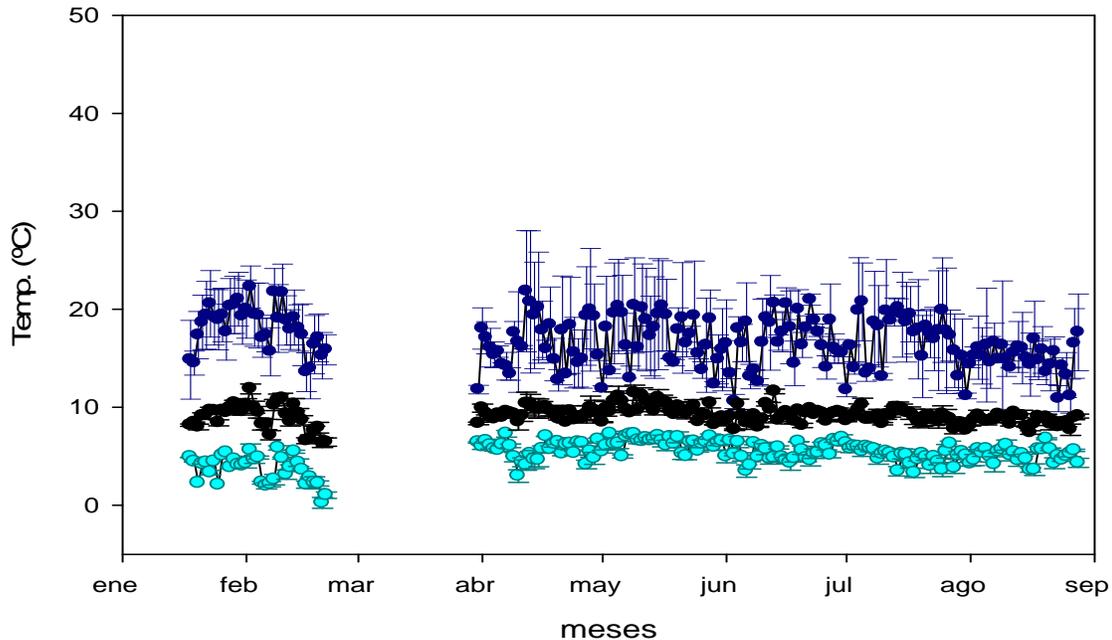


Figura III-2 Temperatura máxima (●), mínima (●) y promedio (●) diaria a 1m en las temporadas seca (enero a marzo) y húmeda (abril a agosto).

La humedad relativa (Figura III-3) refleja la variabilidad de la cantidad de vapor de agua en el aire durante el periodo de medición. En los primeros meses (entre enero y marzo) los porcentajes son generalmente más bajos lo que evidencia un mayor déficit de presión de vapor en la atmósfera para la época seca, lo que tiene sin duda implicaciones importantes para las plantas. Así pues, los porcentajes mínimos más extremos se alcanzan en este período con respecto a los que se observan posteriormente una vez entrada la temporada húmeda la cual presenta valores promedio por encima del 80%. Como se mencionó anteriormente, esta zona está influenciada por corrientes de aire húmedo provenientes del fondo de valle, que aunado a la cobertura vegetal ayuda a aumentar la retención de humedad en el ambiente.

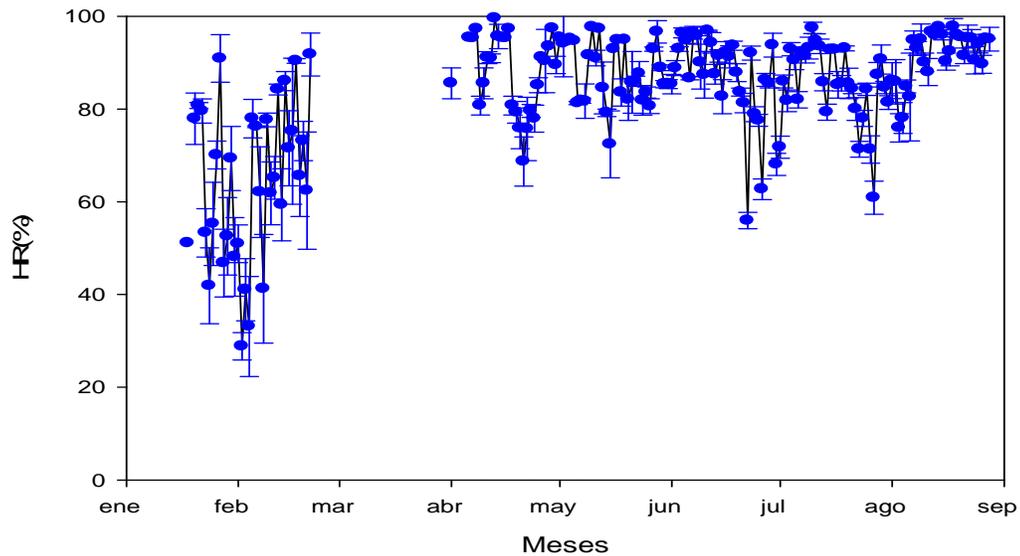


Figura III-3 Humedad relativa promedio diaria en las temporadas seca (enero a marzo) y húmeda (abril a agosto).

Los promedios y máximos diarios de densidad de flujo fotónico fotosintético alcanzados durante la temporada húmeda se muestran en la Figura III-4, donde el conjunto de datos describen patrón variante con algunos máximos bastantes bajos, seguramente en días con alta nubosidad. El promedio muestra variaciones entre 100 y 500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$, valores similares a los que han sido ya reportados para otras zonas de Páramo (Pirela, 2006).

Por otro lado, los registros de contenido de agua en el suelo (CAS), obtenidos durante toda la época húmeda muestran valores promedios diarios que se mantienen estables (Figura III-5). Solo dos puntos medidos al final de marzo, remiten a valores más negativos, esto estaría reflejando en cierto grado la disminución en la disponibilidad de agua en el suelo que ocurre en este sitio a causa de la marcada estacionalidad hídrica.

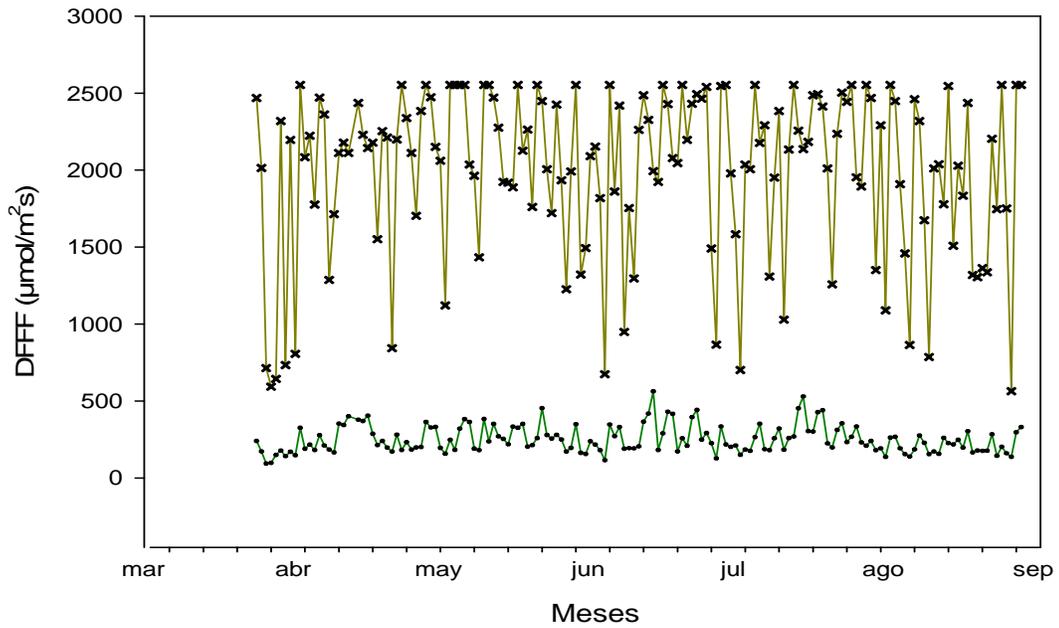


Figura III-4 Densidad de Flujo fotónico fotosintético máximo (●) y promedio diario (●) registrados en las temporadas seca (finales de marzo) y húmeda (abril a agosto).

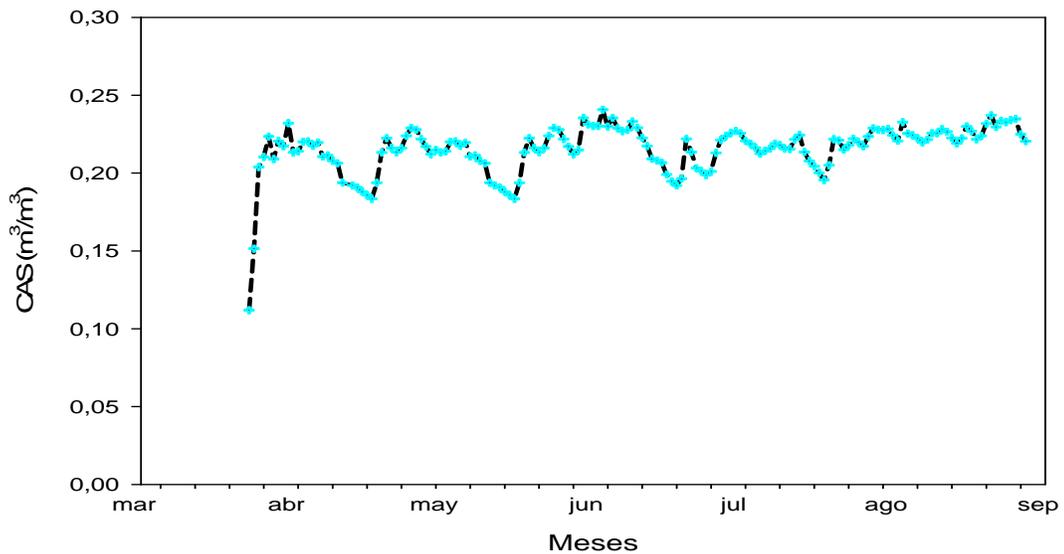


Figura III-5 Promedio diario del contenido de agua en el suelo, registrados en las temporadas seca (finales de marzo) y húmeda (abril a agosto).

2. Relaciones Hídricas:

Los potenciales hídricos máximos y mínimos de los individuos (que corresponden a horas de la mañana y cerca de medio día respectivamente) se presentan en la Tabla III-3. El resumen estacional de tales mediciones muestra que los potenciales hídricos se hacen significativamente más negativos hacia las horas de medio día. El valor mínimo absoluto alcanzado en ambas temporadas fue de -1,3 MPa. Entre parámetros existe una diferencia notable, mas entre temporadas no se encontraron diferencias significativas.

Tabla III-3 Potencial hídrico foliar máximo ($\Psi_{\text{máx.}}$), potencial hídrico foliar mínimo ($\Psi_{\text{mín.}}$) determinados durante las temporadas seca y húmeda. Promedio \pm error estándar, los valores entre paréntesis representan valores mínimos respectivos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre parámetros y temporadas en $p < 0,05$

Temporada	($\Psi_{\text{máx.}}$)	($\Psi_{\text{mín.}}$)
Seca	$-0,65 \pm 0,08^a$ (-0,20)	$-1,11 \pm 0,05^b$ (-1,30)
Húmeda	$-0,81 \pm 0,12^a$ (-0,50)	$-1,18 \pm 0,04^b$ (-1,30)

Los parámetros hídricos determinados a partir de las curvas Presión-Volumen, se encuentran en la Tabla III-4. Éstos proveen importante información acerca de las relaciones hídricas en individuos de la especie y su contraste estacional. En la época seca, los componentes del potencial hídrico: punto de pérdida de turgor y potencial osmótico de saturación se hacen significativamente más negativos; tal variación en el Ψ_{π}^0 (1,57 MPa) representa la posibilidad de un potencial ajuste osmótico.

Tabla III-4 Potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}), punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0) y potencial hídrico foliar mínimo ($\Psi_{\text{mín.}}$), determinados en cada individuo durante las temporadas seca y húmeda. Valores promedio \pm error estándar, a excepción del potencial hídrico mínimo.*diferencias significativas entre temporadas en $p < 0.05$

Temporada	Ψ_{π}^{100}	Ψ_{π}^0	$\Psi_{\text{mín.}}$
Seca	$-2,38 \pm 0,03^*$	$-2,97 \pm 0,13^*$	-1,30
Húmeda	$-0,98 \pm 0,08$	$-1,40 \pm 0,12$	-1,30

3. Intercambio de Gases:

Al comparar las curvas de saturación de luz (Figura III-6) se observa el contraste estacional sobre las tasas de asimilación de CO₂. No hay diferencias significativas entre los valores de eficiencia cuántica, tasas de respiración y Amáx., mientras que la eficiencia en el uso de agua es considerablemente mayor en época seca (Tabla III-6).

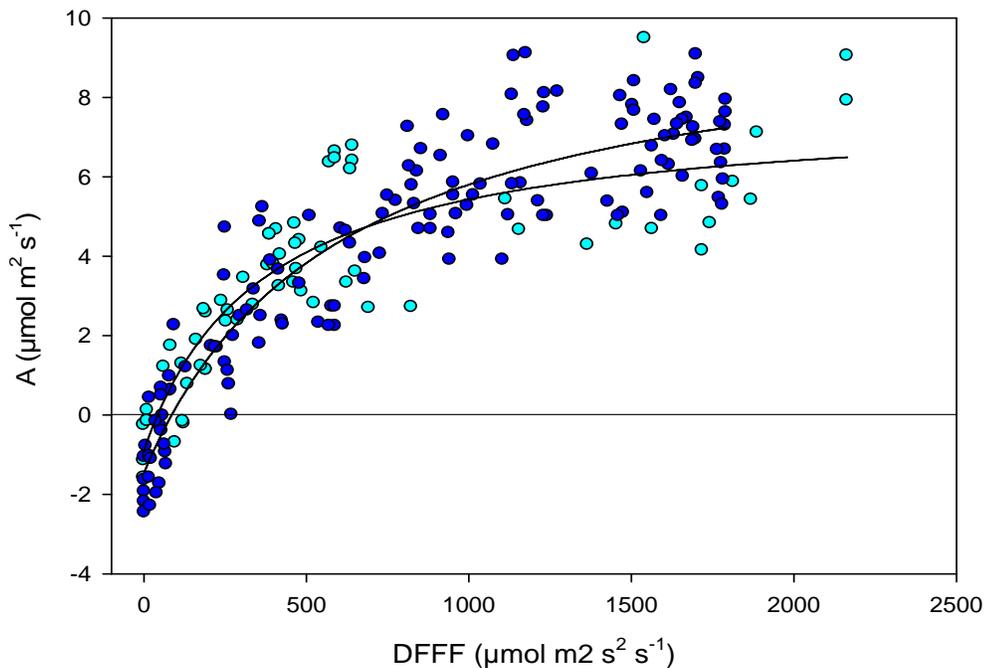


Figura III-6 Curvas de saturación de luz, construidas en campo durante la temporada seca (●) [$Y=7,74*(-41,83+x)/(-41,83+406,84+x)$; $R^2=0,87$; $p<0.0001$] y temporada húmeda (●) [$Y=10,13*(-85,51+x)/(-85,51+681,16+x)$; $R^2=0,93$; $p<0.0001$]

Como parte de la caracterización de intercambio de gases se encuentra también el resumen de promedios en la Tabla III-5; como se esperaba en temporada seca hay un mayor control estomático que conlleva a una menor tasa transpiratoria, así mismo se encontró que la difusión de CO₂ de la atmosfera hacia la hoja disminuye significativamente en temporada seca. La tasa de asimilación de CO₂ no se ve afectada de manera importante.

Tabla III-5 Promedios de Conductancia estomática (G_s); asimilación de CO_2 (A); Tasa transpiratoria (E) y relación entre CO_2 intracelular y ambiental, durante las temporadas Seca y Húmeda en *V. meridionale*. Todos los valores se obtuvieron con DFFF > 700 μmol de fotones $\cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-2}$) promedio \pm error estándar. *diferencias significativas entre temporadas en $p < 0.05$

Temporada	G_s ($\text{mmol}/\text{m}^2\text{s}$)	A ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)	E ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)	C_i/C_a
Seca	110 \pm 15,1*	6,00 \pm 0,49	1,88 \pm 0,36*	0,59 \pm 0,06
Húmeda	169,50 \pm 12,57	6,04 \pm 0,14	4,52 \pm 0,16	0,70 \pm 0,02

Tabla III-6 Asimilación máxima (Amáx), Rendimiento cuántico (Φ), respiración (R), Punto de compensación de CO_2 (PC) y eficiencia en el uso del agua, determinados durante las temporadas seca y húmeda en *V. meridionale*. Promedio \pm error estándar. *diferencias significativas entre temporadas en $p < 0.05$

Temporada	Amáx ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)	Φ 10^{-2}	R ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)	PC ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)	A/ G_s 10^{-2}	A/E 10^{-2}
Seca	6,76 \pm 1,19	2 \pm 1	0,85 \pm 0,38	48,57 \pm 13,61*	10,8 \pm 4,6*	324,9 \pm 77,5*
Húmeda	6,93 \pm 0,83	3 \pm 1	1,59 \pm 0,32	89,72 \pm 10,13	4,8 \pm 0,4	156,4 \pm 11,8

La Figura III-7 presenta las curvas de asimilación de CO_2 relativa - temperatura foliar realizadas en el laboratorio a partir de muestras colectadas durante la temporada húmeda. El punto correspondiente a la temperatura óptima de asimilación es de 15,8 \pm 1,7 °C, la especie presenta un amplio rango térmico de asimilación entre 30,3 \pm 2,2 y 1,3 \pm 1,3°C que explica en gran medida su amplia distribución latitudinal y altitudinal. También es importante notar que el 80% de la asimilación ocurre alrededor de los 9 y 22 °C (Tabla III-7).

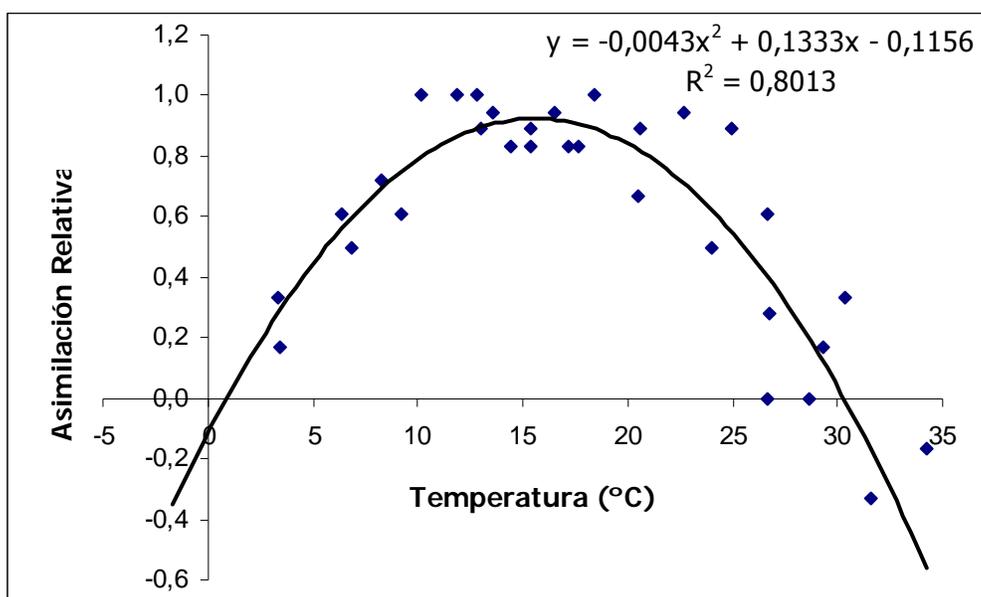


Figura III-7 Curva Asimilación relativa de CO₂ - Temperatura foliar en *V. meridionale* realizada durante la temporada húmeda.

Tabla III-7 Puntos de compensación a temperatura baja (T_b), alta (T_a), temperatura óptima (T_O) y rango térmico en el que ocurre el 80% (T_{80%}) de la asimilación de CO₂ en la especie *V. meridionale*. Promedio ± error estándar.

T _b (°C)	T _a (°C)	T _O (°C)	T _{80%} (°C)	
1,3±1,3	30,2±2,3	15,7±1,8	9,3±1,6	22,2±1,9

4. Mecanismos de resistencia a bajas temperaturas:

Como se puede ver en la Tabla III-8, los valores de temperatura de congelamiento determinados se encuentran alrededor de los -5 °C, siendo muy similares indiferentemente del tejido y de la temporada, sin presentar diferencias significativas. Además, están los valores de temperatura de daño en cada tejido, que resultaron muy por encima de los valores correspondientes a congelamiento; para el tejido foliar no hay variación implicada con el cambio estacional, mientras que para el tejido del tallo aparentemente sí; a este respecto se debe acotar que el valor para tallo de $-13,8 \pm 0,3$ es algo desconcertante, ya que las lecturas más negativas se esperarían hacia la época seca. Por último, contrastando las temperaturas foliares de congelamiento y daño se

pudo establecer que el mecanismo utilizado por la especie arbustiva *V. meridionale* para resistir bajas temperaturas es la tolerancia.

Tabla III-8 Temperatura de congelamiento (TC) y temperatura daño (TD) para ambos tejidos; Mecanismo de resistencia a bajas temperaturas determinados en las temporadas seca y húmeda para *V. meridionale*. Promedio±error estándar. *diferencias significativas entre parámetros en $p<0.05$

Temporada	Tallo		Hoja		Mecanismo
	TC (°C)	TD (°C)	TC (°C)	TD (°C)	
Seca	-5,6±0,6	-8,3±0,9*	-5,6±0,4*	-10,5±0,7	Tolerante
Húmeda	-5,6±0,6	-13,8±0,3	-5,7±0,5*	-9,7±0,1	Tolerante

5. Efecto del gradiente microclimático (aire-suelo) en los individuos:

Como un aspecto secundario de esta investigación, se presentan a continuación los resultados que permiten contrastar el desempeño ecofisiológico entre individuos del estrato alto y del estrato bajo, los últimos en este caso, son individuos producto de propagación clonal.

En cuanto a **Relaciones hídricas**, nuevamente se hace notable que también para los rebrotes la rigurosidad de las condiciones aumenta hacia las horas de medio día. En concordancia con lo esperado, los rebrotes desconectados alcanzaron los potenciales hídricos más desfavorables; con un Ψ_{\min} mínimo de -2,5 MPa en temporada seca y húmeda. Entre temporadas hubo cambios significativos para los potenciales de rebrotes conectados; es evidente una mayor hidratación en la temporada húmeda (Tabla III-9). Los resultados arrojados por las curvas presión-volumen, se expresan en la Tabla III-10; se encontró que en rebrotes desconectados, la variación del potencial osmótico de saturación, y el punto de pérdida de turgor entre temporadas no es significativa, esto probablemente debido a los trastornos ocasionados por el efecto corte.

Tabla III-9 Potencial hídrico foliar máximo ($\Psi_{\text{máx.}}$), potencial hídrico foliar mínimo ($\Psi_{\text{mín.}}$) determinados en arbustos (ARBS), brotes conectados (RBrC) y desconectados (RBrD) durante las temporadas seca y húmeda. Promedio \pm error estándar, los valores entre paréntesis representan valores mínimos absolutos respectivos. *diferencias significativas entre temporadas en $p < 0.05$, letras diferentes indican diferencias significativas entre individuos en $p < 0.05$

Individuos	$(\Psi_{\text{máx.}})$		$(\Psi_{\text{mín.}})$	
	TS	TH	TS	TH
ARBS	-0,65 \pm 0,08 (-0,20)	-0,81 \pm 0,12 (-0,50)	-1,11 \pm 0,05 ^a (-1,30)	-1,18 \pm 0,04 ^a (-1,30)
RBrC	-0,83 \pm 0,09* (-0,65)	-0,53 \pm 0,06 (-0,40)	-1,58 \pm 0,13* ^b (-1,90)	-0,83 \pm 0,07 ^b (-1,00)
RBrD	-0,81 \pm 0,23 (-0,45)	-1,19 \pm 0,38 (-0,20)	-2,23 \pm 0,25 ^c (-2,50)	-1,97 \pm 0,20 ^c (-2,50)

Tabla III-10 Potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}), punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0) y potencial hídrico foliar mínimo ($\Psi_{\text{mín.}}$), determinados en arbustos (ARBS), brotes conectados (RBrC) y desconectados (RBrD) durante las temporadas seca y húmeda. Valores promedio \pm error estándar, a excepción del potencial hídrico mínimo.*diferencias significativas entre individuos en $p < 0.05$

Individuos	Temporadas	Ψ_{π}^{100}	Ψ_{π}^0	$\Psi_{\text{mín.}}$
ARBS	Seca	-2,4 \pm 0,03*	-2,8 \pm 0,05*	-1,30
	Húmeda	-1,0 \pm 0,08	-1,4 \pm 0,12*	-1,30
RBrD	Seca	-2,2 \pm 0,06	-2,5 \pm 0,07	-2,5
	Húmeda	-1,1 \pm 0,14	-2,1 \pm 0,19	-2,5

Al comparar los promedios de las variables relacionadas con el **Intercambio de gases** (Tabla III-11), se puede apreciar que en efecto las tasas de asimilación de CO_2 y conductancias estomáticas difieren considerablemente entre arbustos y rebrotes desconectados en ambas temporadas. Los rebrotes conectados presentan tasas asimilatorias, transpiratorias y conductancias estomáticas similares a las de los arbustos. Las primeras, no están tan deprimidas como en los rebrotes desconectados que por su severo estado de deshidratación presentan un fuerte ajuste estomático. Entrada la temporada húmeda su condición mejora significativamente.

Tabla III-11 Promedios de Conductancia estomática (G_s); asimilación de CO_2 (A); Tasa transpiratoria (E), relación entre CO_2 intracelular y ambiental (C_i/C_a) y contenido de nitrógeno foliar (Nf), durante las temporadas Seca y Húmeda en arbustos (ARBS), brotes conectados (RBrC) y desconectados (RBrD). Todos los valores se obtuvieron con $\text{DFFF} > 700 \mu\text{mol de fotones} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-2}$) promedio \pm error estándar. *diferencias significativas entre temporadas en $p < 0.05$, + diferencias significativas entre individuos (seca) en $p < 0.05$, letras diferentes indican diferencias significativas entre individuos (húmeda) en $p < 0.05$

		G_s	A	E	C_i/C_a	Nf
	Temporada	($\text{mmol/m}^2\text{s}$)	($\mu\text{mol/m}^2\text{s}$)	($\mu\text{mol/m}^2\text{s}$)		(%)
ARBS	Seca	110 \pm 15,1 ⁺	6,00 \pm 0,49 ⁺	1,88 \pm 0,36	0,59 \pm 0,06	-
	Húmeda	169,50 \pm 12,57 ^a	6,04 \pm 0,14 ^a	4,52 \pm 0,16 ^a	0,70 \pm 0,02	1,4 \pm 0,02 ^a
RBrC	Seca	-	-	-	-	-
	Húmeda	168,13 \pm 26,03 ^a	5,74 \pm 0,24 ^a	3,14 \pm 0,37 ^b	0,72 \pm 0,03	1,2 \pm 0,01 ^b
RBrD	Seca	28,35 \pm 5,89 [*]	1,45 \pm 0,24 [*]	1,22 \pm 0,14 [*]	0,57 \pm 0,06	-
	Húmeda	66,76 \pm 3,21 ^b	2,19 \pm 0,16 ^b	2,41 \pm 0,15 ^c	0,74 \pm 0,02	1,0 \pm 0,02 ^c

El contenido de Nitrógeno foliar varió de forma significativa entre los individuos, con un patrón de valores que reafirma el hecho de que las tasas de asimilación fueron mayores para arbustos y rebrotes conectados, estos últimos a diferencia de los desconectados, todavía reciben un flujo de recursos por parte de la planta madre. En líneas generales los valores tienden a ser bajos, teniendo en cuenta que la tendencia global encontrada corresponde con un aumento en la concentración de nitrógeno foliar con la elevación hasta incluso llegar al 4-5% (Körner, 1999).

Confirmando los resultados de la tabla anterior, están las Figuras III-8 y 9; donde las tendencias en las curvas de saturación de luz son bastante claras y muestran las diferencias en las asimilaciones alcanzadas por los distintos individuos en ambas temporadas. Naturalmente los rebrotes desconectados muestran valores de asimilación y capacidades fotosintéticas muy por debajo de las encontradas en arbustos y rebrotes conectados.

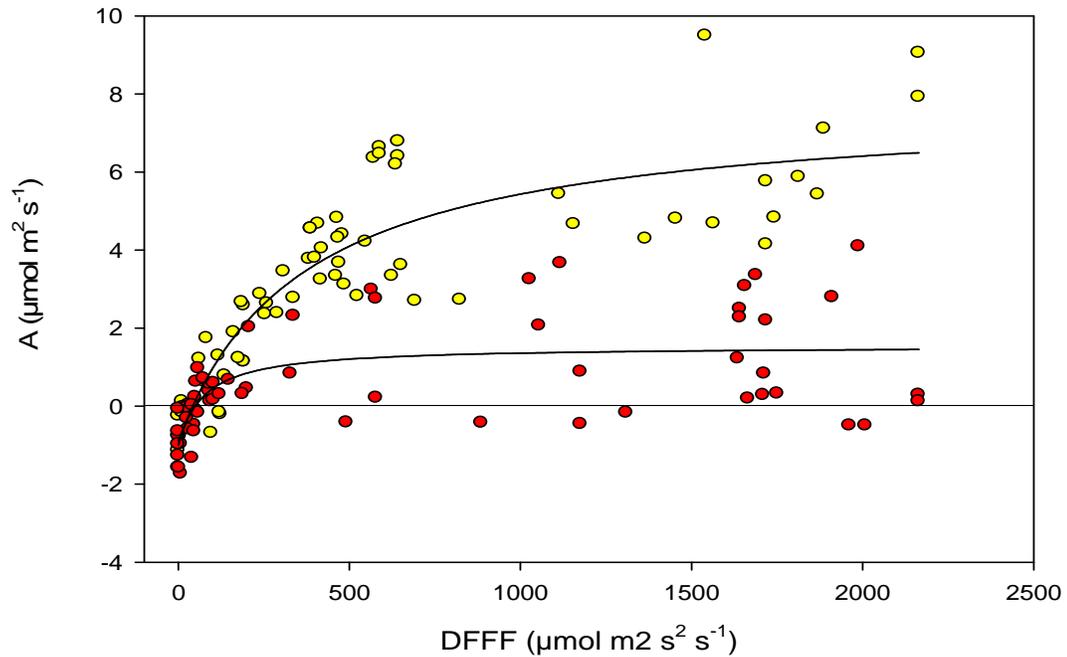


Figura III-8 Curvas de saturación de luz, construidas en campo durante la temporada seca. En: Arbustos (●) [$Y=7,74*(-41,83+x)/(-41,83+406,84+x)$; $R^2=0,87$; $p<0.0001$], y Rebotes Desc. (●) [$Y=1,54*(-48,82+x)/(-48,82+123,45+x)$; $R^2=0,63$; $p<0.0001$].

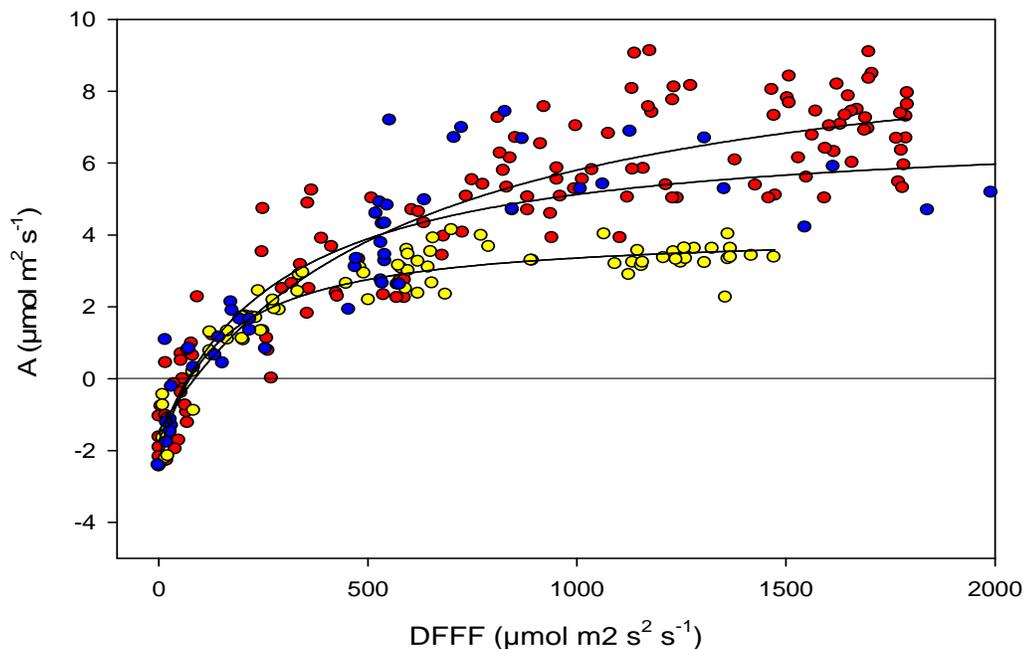


Figura III-9 Curvas de saturación de luz, construidas en campo durante la temporada húmeda. Arbustos (●) [$Y=10,13*(-85,51+x)/(-85,51+681,16+x)$; $R^2=0,93$; $p<0.0001$], Rebotes Desc. (●) [$Y=7,05*(-69,28+x)/(-69,28+349,41+x)$; $R^2=0,90$; $p<0.0001$] y Rebotes Con. (●) [$Y=4,13*(-73,91+x)/(-73,91+211,86+x)$; $R^2=0,95$; $p<0.0001$].

Los valores de asimilación máxima, eficiencia cuántica, tasa respiratoria, punto de compensación y eficiencia en el uso del agua (tanto A/G_s como A/E); se presentan en la Tabla III-12; la primera, es notablemente mayor en arbustos, y en general el valor más alto se corresponde con la época húmeda; para los rebrotes desconectados la eficiencia cuántica, A_{max}, tasa respiratoria y eficiencia en el uso del agua muestran un cambio significativo entre temporadas. En función de la A/G_s para la temporada húmeda no se encontró ningún patrón entre individuos, naturalmente porque durante esta época hay mayor disponibilidad de agua.

Tabla III-12 Asimilación máxima (A_{máx}), Rendimiento cuántico (Φ), Respiración (R), Punto de compensación (PC), Eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/G_s), y Eficiencia en el uso del agua (A/E) determinados en arbustos (ARBS), brotes conectados (RBrC) y desconectados (RBrD), para las temporadas Seca y Húmeda. Promedio± error estándar. *diferencias significativas entre temporadas en p<0.05, + diferencias significativas entre individuos (seca) en p<0.05, letras diferentes indican diferencias significativas entre individuos (húmeda) en p<0.05

Indv.	Temp.	A _{máx} (μmol/m ² s)	Φ 10 ⁻²	R (μmol/m ² s)	PC (μmol/m ² s)	A/G _s 10 ⁻²	A/E 10 ⁻²
ARBS	Seca	6,8±1,2 ⁺	2±1	0,9±0,4	48,6±13,6	10,8±4,6	324,9±77,5 ⁺
	Húmeda	6,9±0,8 ^a	3±1	1,6±0,3	89,72±10,1	4,8±0,4	238,5±24,8 ^a
RBrC	Seca	-	-	-	-	-	-
	Húmeda	6,1±1,1 ^a	2±0,1	1,5±0,2	71,95±6,9	4,5±0,6	226,9±29,3 ^b
RBrD	Seca	1,7±1,0*	1±0,1*	0,8±0,1*	155,4±127,5	13,4±4,5*	268,4±101,2
	Húmeda	3,6±0,1 ^b	2±0,1	2,3±0,3	75,9±3,6	4,0±0,4	143,2±18,1 ^c

En los datos obtenidos de las curvas de Asimilación de relativa de CO₂ - Temperatura foliar (Figura III-10 y Tabla III-13), no se observaron diferencias importantes entre rebrotes conectados y arbustos. La temperatura óptima, los puntos de compensación y el rango dentro del cual ocurre el 80% de la asimilación son muy similares entre individuos; aparentemente los rebrotes no están respondiendo de manera distinta a los adultos en relación al gradiente suelo-aire.

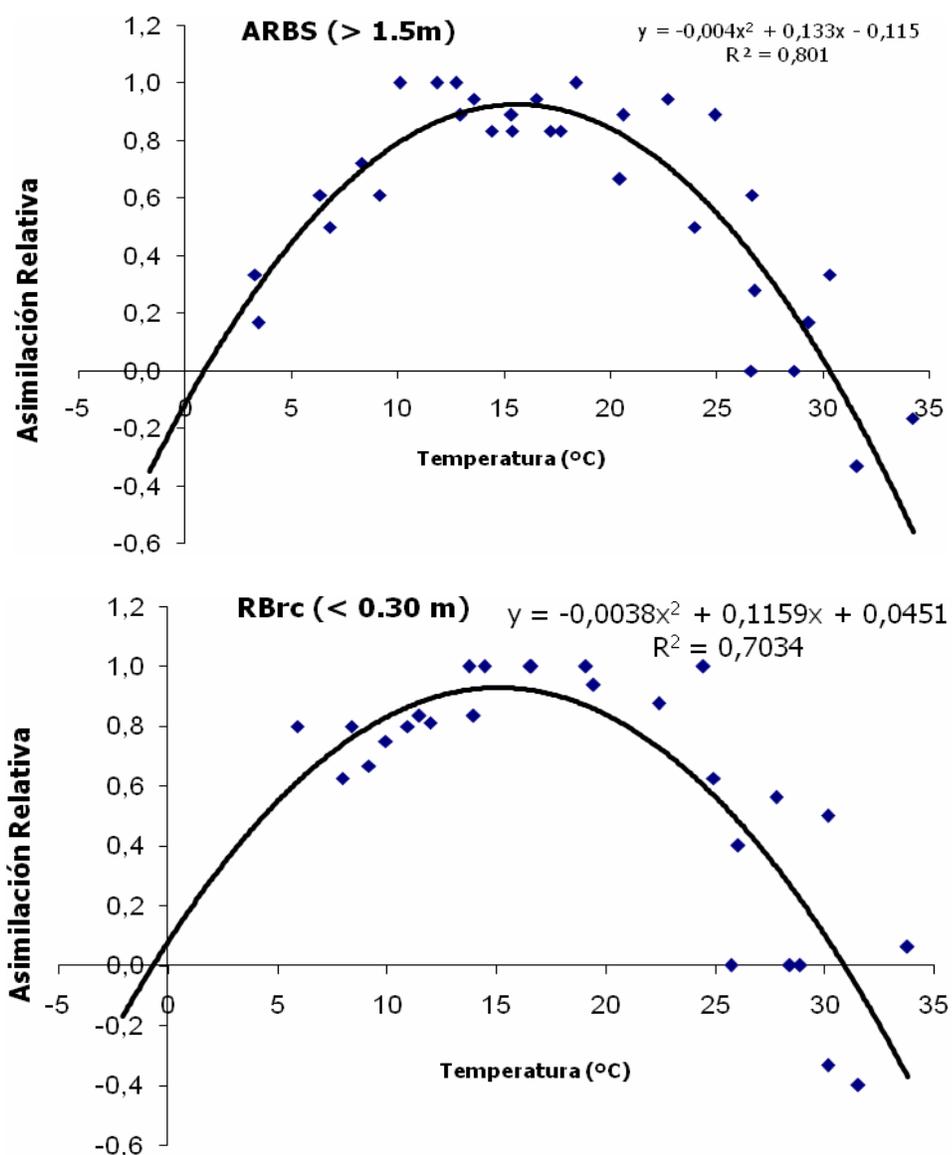


Figura III-10 Curvas Asimilación relativa de CO₂ - Temperatura foliar en arbustos (ARBS) y rebrotes conectados (RBrC) de *Vaccinium meridionale*, realizadas durante la temporada Húmeda.

Tabla III-13 Puntos de compensación a temperatura baja (T_b), alta (T_a), temperatura óptima (T_O) y rango térmico en el que ocurre el 80% (T_{80%}) de la asimilación de CO₂ en arbustos (ARBS) y rebrotes conectados (RBrC). Promedio ± error estándar.

Individuos	T _b (°C)	T _a (°C)	T _O (°C)	T _{80%} (°C)
ARBS	1,3±1,3	30,2±2,3	15,7±1,8	22,2±1,9
RBrC	-1,5±2,1	30,7±2,8	14,6±2,2	21,9±2,4

Las temperaturas de congelamiento determinadas a partir del análisis térmico se observan en la tabla III-14, donde para los arbustos los valores están alrededor de los 5°C indiferentemente del tejido y la temporada, mientras que para los rebrotes solo los valores foliares tienden a ser más negativos entre 7 (húmeda) y 8°C (seca) aproximadamente.

Tabla III-14 Temperatura de congelamiento (TC) en muestras de hojas y tallo determinadas para arbustos (ARBS) y rebrotes desconectados (RBrD), durante las temporadas seca y húmeda. Promedio± error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre temporadas en $p < 0.05$, * diferencias significativas entre individuos en $p < 0,05$

individuos	(TC) Hoja(°C)		(TC) tallo(°C)	
	TS	TH	TS	TH
ARBS	-5,6±0,4*	-5,7±0,5*	-5,6±0,6	-5,6±0,6
RBrD	-8,8±0,4 ^a	-7,1±0,3 ^b	-5,6±0,5	-5,8±0,6

Las temperaturas de daño (Tabla III-15) también muestran una tendencia diferente entre individuos, en hojas de rebrotes desconectados los valores encontrados son muy cercanos a cero que posteriormente en la temporada húmeda se hacen más negativos.

Tabla III-15 Temperatura de daño (TD) en muestras de hojas y tallo determinadas para arbustos (ARBS) y rebrotes desconectados (RBrD), durante las temporadas seca y húmeda. Promedio± error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre temporadas en $p < 0.05$, *diferencias significativas entre individuos en $p < 0.05$

individuos	(TD) Hoja(°C)		(TD) tallo(°C)	
	TS	TH	TS	TH
ARBS	-10,5±0,7*	-9,7±0,1*	-8,3±0,9	-13,8±0,3*
RBrD	-5,8±2,0 ^a	-7,5±0 ^b	-8,9±0,9	-8,5±1,3

Como anteriormente se mencionó, el mecanismo de resistencia a bajas temperaturas en arbustos, resultó ser la **tolerancia**, la misma respuesta se observó en rebrotes conectados durante la temporada seca, pero para los rebrotes desconectados, no resulta sencillo establecer conclusiones ya que la distorsión de tales valores por el mencionado efecto corte imposibilita vincular debidamente las temperaturas de daño y congelamiento foliar (Tabla III-16). Se esperaría naturalmente que sean también tolerantes al igual que rebrotes conectados.

Tabla III-16 Mecanismo de resistencia a bajas temperaturas; Temperatura de congelamiento (TC) y temperatura daño (TD) en hojas determinados en las temporadas seca y húmeda para arbustos (ARBS), brotes conectados (RBrC) y desconectados (RBrD). Promedio±error estándar.
*diferencias significativas parámetros en $p < 0.05$

individuos	Temporadas	TC(°C)	TD(°C)	Mecanismo
ARBS	Seca	-5.6±0,4*	-10.5±0,7	Tolerante
	Húmeda	-5,7±0,5*	-9,7±0,1	Tolerante
RBrC	Seca	-5,7±0,4*	-13,4±1,1	Tolerante
	Húmeda	-	-	-
RBrD	Seca	-8,8±0,4	-5,8±0,9	?
	Húmeda	-7,1±0,3	-7,5±0	?

SECCIÓN IV: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

1. Microclima

Las condiciones climáticas existentes en zonas de alta montaña tropical son bastante heterogéneas, siendo preciso tener en cuenta que tal variabilidad viene determinada esencialmente por factores tales como: altitud, topografía y orientación (Azócar y Rada, 2006). Efectivamente; las amplias variaciones diurnas (con respecto a las estacionales) medidas, en conjunción con el gradiente entre el suelo y los perfiles del aire son singularidades que ejercen una fuerte influencia en el componente biótico vegetal mostrando hoy en día los rasgos fisiológicos y morfológicos únicos observados en estos ambientes. El caso particular de "La Aguada" y sus rasgos climáticos generales coinciden con los descritos para la alta montaña tropical húmeda por otros autores (Cuatrecasas, 1958; Hedberg, 1964; Azócar y Monasterio, 1979; Monasterio y Reyes, 1980).

Se evidencia una marcada estacionalidad hídrica. Los meses de febrero y marzo, son claramente parte de una temporada seca-fría, mientras que desde abril a agosto son meses enmarcados dentro de una temporada lluviosa-cálida; con estas tendencias, se puede establecer que las oscilaciones térmicas diarias presentan un comportamiento acoplado a la disponibilidad hídrica, lo que igualmente sucede para los días con temperaturas por debajo de 0 °C, de modo que las condiciones ambientales más extremas se concentran en la temporada seca.

Las altas intensidades de radiación en montañas tropicales se deben a las grandes altitudes en combinación con bajas latitudes y precisamente las pronunciadas diferencias de temperatura encontradas entre día y noche, y entre el aire cercano al suelo (0 m) y aire más alejado (1 m) están estrechamente relacionadas a este factor y a su variación diurna y estacional. Según Azócar y Monasterio (1979) esto estaría determinando que en la época seca el cielo despejado se comporte como sumidero de calor en la noche favoreciendo el enfriamiento del aire, mientras que en el día la falta de nubes promueve el rápido incremento de la temperatura. En la época lluviosa posiblemente una mayor cantidad de nubes tiende a disminuir los rangos diarios de temperatura.

Por otro lado, los valores máximos y mínimos absolutos registrados en esta zona reflejan la dinámica entre baja energía térmica y la alta cantidad de energía solar. Con tal variabilidad en las condiciones locales de crecimiento podría asumirse como necesario que las especies presenten adaptaciones fisiológicas y morfológicas dirigidas no solo a la protección contra las bajas temperaturas nocturnas; sino también contra las altas temperaturas diurnas, ya que el daño por causa de las mismas en ambientes de alta montaña es posible sobre todo en plantas a nivel del estrato bajo que resultan más vulnerables al sobrecalentamiento.

Al contrastar sitios en suelo desnudo y protegidos por vegetación, Azócar (2006) reconoce que la densidad y estructura de la vegetación tiene que ver con las condiciones microclimáticas que se pueden encontrar en sitios específicos. Partiendo de este hecho, es interesante mencionar que en campo se observa a *V. meridionale* como una planta que no se restringe a crecer en puntos determinados que podrían ser microclimáticamente más favorables (p.e. bajo individuos de otras especies o cerca de rocas), sino más bien se encuentra en sitios expuestos: bordes de bosque (pero nunca como soto-bosque), zona transicional y como individuos aislados. Podría pensarse entonces, que *V. meridionale* es una especie de pionera que va colonizando espacios abiertos y "prepara" el sitio para la entrada de otras especies siendo potencialmente una especie que se adapta bien a las condiciones abiertas. En efecto, para poder evaluar estas características de manera más precisa es necesario profundizar los estudios en cuanto a sus formas de dispersión y establecimiento a lo largo de su gradiente de distribución, ya que existe un vacío de información ecológica sobre esta especie.

Ubicándonos en el contexto del límite superior de bosque, Körner (1998) en una completa revisión encuentra que a nivel mundial la correlación mejor sustentada es la que relaciona la altitud del límite arbóreo con la temperatura media de la estación de crecimiento (entre 5,5 y 7,5 °C) tanto para zonas tropicales como para latitudes mayores. Acorde con lo registrado, la temperatura media en el área de muestreo está entre 8 y 9 °C. De hecho, estos valores deberían ser menores por corresponder a un punto por encima del límite de bosque en esta localidad (aproximadamente 3.300 m). El encontrar temperaturas mayores en este sitio sugiere que límite de bosque continuo se

encuentra por debajo de su altitud climática potencial, lo que apoya la idea de un origen antrópico del límite en la alta montaña tropical andina, la cual se destaca por presentar un amplio historial de intervención humana (Young y León, 2006; Young y Keating, 2001).

A este respecto, Bader (2007) establece que a pesar de la correlación global encontrada con el factor temperatura es muy poco probable que la media de este factor controle directamente la posición de dicho límite y concluye que los mecanismos que restringen el establecimiento arbóreo en líneas de bosque tropical están más bien relacionados con las temperaturas extremas (especialmente las bajas) seguidas por una alta radiación solar durante el día lo que causa fotoinhibición u otros problemas más serios en plantas desprotegidas.

2. Relaciones Hídricas

A pesar de ser catalogado como unos de los sitios más húmedos en los Andes venezolanos, la localidad de "La Aguada" presenta una estación seca definida donde hay una disminución de las precipitaciones y un aumento en la demanda evaporativa de la atmósfera; en nuestros resultados se evidencia una disminución en la cantidad de agua en el suelo y un aumento en el DPV que coinciden con un importante control estomático ejercido por la planta, permitiendo de este modo que los valores de potencial hídrico foliar no variaran significativamente entre temporadas. Por otra parte, el potencial hídrico mínimo se corresponde con una importante disminución de la conductancia estomática, lo que puede considerarse como una estrategia que ayuda a reducir las pérdidas de agua en horas cercanas a medio día. Precisamente las mediciones de intercambio gaseoso se realizaron entre 9 y 11 am en ambas temporadas debido a que luego de esa hora, los valores de conductancia foliar en los individuos muestreados decaen abruptamente.

Por las tendencias observadas en los potenciales hídricos y el componente estomático en términos diarios y estacionales, puede pensarse que en el arbusto *V. meridionale* las pérdidas de agua a corto plazo (durante el día) son reguladas por los estomas respondiendo a variaciones en el potencial hídrico foliar mientras que a largo

plazo (entre temporadas) los estomas responden al aumento del DPV. Diversos trabajos en los que se han analizado distintas formas de vida (Schultz, 1985; Orozco, 1986; Rada, 1993) confirman que efectivamente, la respuesta estomática puede ser controlada principalmente por: el DPV y el potencial hídrico foliar.

Un efecto adicional que explica el mantenimiento de potenciales hídricos favorables entre temporadas; se relaciona con las características xeromórficas de esta especie: hojas pequeñas, de color verde claro, y dispuestas de forma paralela a los rayos solares, características que según Azcón y Talón (2001) ayudan a disminuir (aún con estomas abiertos) la tasa de transpiración mediante la reducción del gradiente de presión de vapor de agua entre el aire y la hoja.

Otro aspecto importante encontrado en la caracterización hídrica de esta especie es la capacidad que mostró esta planta para realizar ajuste osmótico estacional, lo cual se evidenció por la disminución significativa del potencial osmótico de saturación y del punto de pérdida de turgor (1,57 MPa) para la temporada seca. Esta potencialidad le permitiría incluso habitar ambientes más secos donde el estrés hídrico sea una condición desfavorable común, y donde el cierre estomático probablemente no sea suficiente para evitar que los potenciales hídricos caigan por debajo del punto de pérdida de turgor. Probablemente esta sea una adaptación atávica que se ha mantenido por mucho tiempo, y que además podría constituir una explicación para el amplio rango latitudinal y altitudinal en el que se encuentra distribuida esta especie.

Así que, al incrementar la concentración de solutos osmóticamente activos el potencial osmótico de la célula disminuye atrayendo el agua y manteniendo la presión de turgor a valores de potencial hídrico más negativos. En la especie arbórea *Polylepis sericea* se ha reportado también una combinación de respuestas entre ajuste osmótico y estomático como mecanismos para sobrellevar la sequía (Azócar y Rada, 2006). Cuando las plantas son sometidas a un estrés hídrico lento (como es el caso de una temporada a otra) es común que el ajuste osmótico sea el mecanismo empleado (Azcón y Talón, 2001). Adicionalmente, se ha expuesto que para ecosistemas tropicales en condiciones mesoclimáticas (entre los que se encuentran páramo y selva nublada), las plantas

tienden a presentar diferentes mecanismos de regulación del balance hídrico a través de cambios en osmolaridad y elasticidad (Goldstein *et al.*, 1989).

En altas montañas tropicales húmedas, se tiene que el estrés hídrico puede ser producido por efectos estacionales durante los meses de la temporada seca o también por el impacto de las bajas temperaturas (definido como estrés fisiológico), a tales efectos; la condición de especie tolerante al congelamiento presentada por *V. meridionale* se relaciona de manera muy estrecha con su capacidad de realizar ajustes osmóticos, ya que tolerar la formación de hielo en los tejidos implica soportar altos niveles de deshidratación celular sin sufrir daños importantes.

3. Intercambio de Gases:

El intercambio de gases y más específicamente, la fotosíntesis son afectados por distintos estreses. En el caso de plantas de alta montaña tropical, las bajas temperaturas, el estrés hídrico y la baja disponibilidad de CO₂ son determinantes (Rada, 1993). Como se mencionó anteriormente, durante la época seca no se produjo una disminución de los potenciales hídricos foliares y en concordancia la tasa de asimilación promedio obtenida para esta especie (6 μmol/m²s) tampoco sufrió cambios significativos estacionalmente. Sin embargo, se encontró que la razón C_i/C_a muestra diferencias significativas entre temporadas indicando que la difusión del dióxido de carbono desde la atmósfera hacia la hoja disminuye en temporada seca.

Aparentemente, el componente estomático no se traduce automáticamente en una disminución en la toma de CO₂ evidente entre temporadas, es decir, que el cierre estomático para reducir las pérdidas de agua durante en época seca afecta levemente la relación C_i/C_a pero no la tasa de asimilación. Resultados obtenidos por Farquhar y Sharkey (1982) indican que el papel de los estomas es minimizar la pérdida de agua mientras que, al mismo tiempo, solo se limita marginalmente la ganancia de carbono. De tal manera que es posible reducir las pérdidas de agua con una apertura estomática sin afectar de forma significativa la tasa de asimilación.

Por otro lado, los valores de asimilación máxima obtenidos en ambas estaciones son comparables e incluso mayores a los de especies arbóreas del límite superior de bosque en Venezuela como *Libanothamnus nerifolia* (6,6 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$); *Podocarpus oleifolius* (2,9 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) (Cavieres, 2000), *Aspidosperma fendleri* Woodson (3,8 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$); *Heliocarpus americanus* L. (7,1 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$); *Tetarchidium rubrivenum* Poepp. y Endl. (5,9 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) (Añez, 1987), y en Jamaica *Clethra occidentales* (L.) Kuntze (6,6 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$); *Hedyosmum arborescens* SW. (5 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$); *Lyrilla racemiflora* (5,6 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) (Aylett, 1985).

En general, la eficiencia en el uso del agua tiende a hacerse mayor hacia la temporada seca básicamente debido a la reducción de la conductancia, que implica una reducción en la pérdida de agua. No obstante, tal reducción en la conductancia no fue tan acentuada lo que permitió mantener constantes las tasas de asimilación.

Las tasas respiratorias en oscuridad, consumen el carbono fijado mediante la fotosíntesis para la construcción de nuevo tejido y mantenimiento del ya existente (Ryan *et al.*, 1995), lo que explica la tendencia de mayores tasas respiratorias hacia época húmeda e indica un mayor metabolismo de carbohidratos para ser invertido en crecimiento, dado lo favorable de las condiciones (mas no se encontraron diferencias significativas entre temporadas). Ahora bien, dichas tasas son comparables a las de *Podocarpus rospigliosii* Pilger y *Podocarpus oleifolius*, especies de límite superior de selva nublada pero, en líneas generales los valores de 0,9 y 1,6 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) resultan bajos si se comparan con las tasas respiratorias medidas en *Polylepis sericea*, (Goldstein *et al.*, 1994). Se ha argumentado que las altas tasas de respiración foliar son necesarias para aumentar los solutos osmóticamente activos en la noche o para reparar daño celular a causa de las bajas temperaturas (Tranquilini, 1979; Levitt, 1980; Rada *et al.*, 1985). En todo caso, las mínimas temperaturas obtenidas en nuestro registro nunca llegan a ser tan bajas como para ocasionar daño celular en *V. meridionale*.

La dependencia térmica de la fotosíntesis determinada para *V. meridionale*, mostró una temperatura óptima de 15,7 °C con una diferencia de 15 °C entre el punto de compensación máximo y el óptimo, muy aproximado al que presentan las especies: *Polylepis sericea*, *Podocarpus rospigliosii* y *Podocarpus oleifolius* (Goldstein, 1994; Rada

et al., 1996). Este rango de tolerancia térmica es lo suficientemente amplio como para explicar su extensa distribución altitudinal. Por otro lado, se le considera un parámetro distintivo entre árboles de alta montaña tropical y árboles de alta montaña templada, en los que Pisek *et al.* (1973) describieron diferencias entre óptimo y máximo de compensación de hasta 25 °C, con máximos de compensación muy altos (35-45 °C).

El punto mínimo de compensación fue de 1,3 °C; y en función de nuestros registros temperaturas tan bajas como ésta no llegan a producirse durante el día ni siquiera en la temporada húmeda, por lo tanto; la fotosíntesis no estaría impedida por un balance de carbono negativo (a nivel foliar) cuando los niveles de flujo fotónico fotosintético estén por encima del punto de compensación de luz.

Cada forma de vida tiende a adaptarse al microambiente donde crece de modo que la temperatura óptima para la fotosíntesis en especies del estrato medio-alto está muy acoplada a la temperatura del aire; en las especies mencionadas anteriormente y estudiadas por Goldstein (1994) la temperatura óptima para la fotosíntesis coincidió con las temperaturas máxima promedio del lugar donde fueron colectadas las muestras. Esto mismo sucede con *V. meridionale*; si se observa el óptimo en 15 °C y se compara con la temperatura máxima promedio a nivel de aire de 18 °C (en época seca) y de 16,5 °C (en época húmeda). La similitud es notable y siempre se encuentra dentro del rango del 80% de asimilación, una razón adicional que justifica las tasas de asimilación medidas y el buen desarrollo de los individuos observados en campo.

4. Análisis térmico:

La considerable diferencia entre la temperatura de daño y temperatura de congelamiento encontradas al realizar el análisis térmico indican que *V. meridionale* se comporta como tolerante al congelamiento. Particularmente a la altura de páramo en la localidad de "La Aguada", no se dispone de registros amplios de temperatura que den una idea de la intensidad, frecuencia y variabilidad de las heladas (ciertamente necesarios para respaldar de manera más sólida la no limitancia por temperaturas que se argumenta en este trabajo). Sin embargo, se sabe que ocurren temperaturas congelantes, y en base a los registros obtenidos puede afirmarse que las temperaturas

bajo cero son más usuales en la temporada seca, con mínima absoluta de -2,8 °C a 0 m y -0,35 °C a 1 m. Tales valores son bastante moderados en comparación a los obtenidos para punto de congelamiento (-5,6 °C) y daño (-10,5 °C) indicando que en este sitio, al menos el daño en los tejidos de esta especie no tiene lugar y el congelamiento del tejido sería posible solo por la eventual ocurrencia de eventos térmicos extremos.

En contraste con otras formas de crecimiento existentes en el páramo (cojines, gramíneas en macolla, rosetas caulescentes y acaules) los arbustos carecen de cualquier tipo de adaptación morfológica que le permita eludir el efecto de las bajas temperaturas, encontrándose totalmente expuesto a las oscilaciones térmicas del ambiente (Azócar y Rada, 2006). Adicionalmente, a mayores altitudes la posibilidad de ocurrencia de temperaturas bajo cero existe en cualquier noche del año de modo que la necesidad principal se resume en lograr un crecimiento continuo o al menos una alta actividad metabólica continúa aún cuando se experimentan temperaturas bajo cero “moderadas”. Ciertamente puede decirse que la tolerancia al congelamiento constituye una adaptación exitosa para especies leñosas en alta montaña tropical. Esto contradice, y resta peso a la idea de que la evasión prevalece en estos ambientes porque los eventos de congelamiento son bastante moderados y cortos en cuanto a duración (Levitt, 1980).

Por otro lado, la relación entre forma de vida y el patrón estratificado de la tolerancia al congelamiento (especies del estrato herbáceo-tolerantes y especies del estrato arborescente-evasoras) observado en las especies estudiadas por Squeo *et al.* (1991) guardaría relación con las condiciones microambientales. Dicha explicación tiene sentido, sobre todo si se observan las grandes diferencias de temperatura entre el suelo y los perfiles del aire. No obstante, las excepciones encontradas con respecto a este patrón indican que al intentar realizar generalizaciones a cerca de los mecanismos de resistencia que presentan las plantas de la alta montaña tropical, es necesario tomar en cuenta otros factores además del microclima al cual se encuentran expuestas (Azócar y Rada, 2006). El hecho de que *V. meridionale*, una especie arbustiva del estrato medio-alto, sea tolerante conlleva a pensar, que la forma de vida no necesariamente es determinante del tipo de mecanismo empleado por la planta. Adicionalmente, Azócar

(2006) encontró predominancia de la tolerancia sobre la evasión, incluyendo a dos especies leñosas: *Monticalia salerosa* (cuatr.) C. Jeffrey y *Valeriana parviflora* Treviranus (Miegev); Lipp *et al.* (1994) en alta montaña hawaiana encuentra tolerantes a *Vaccinium reticulatum* Sm, *Styphelia tameiameia* (Cham. & Schlecht.) F.Muell., *Argyroxiphium sandwicense* D.C. y *Sophora chrysophylla* (Salisb.) Seem.

Luego de analizar todas las características descritas anteriormente, y tomar en cuenta que *V. meridionale* extiende su hábitat hasta zonas de páramo propiamente dicho mostrando dominancia y crecimiento importantes, puede considerarse que su respuesta fisiológica se encuentra adaptada a las condiciones hídricas, térmicas, de radiación y de disponibilidad de CO₂.

5. *V. meridionale*: distribución altitudinal y posibles limitaciones

La **limitación hídrica**, es raramente considerada como un factor importante que limita el crecimiento a grandes elevaciones en regiones frías y templadas, percepción extendida también a la alta montaña tropical. Contrariamente, en líneas de bosque continuo tropical y subtropical se ha notado que además de la temperatura, la precipitación presenta gran relevancia por reflejar una asociación positiva con el crecimiento arbóreo en gradientes altitudinales (Morales *et al.*, 2004; Biondi *et al.*, 2005; Lara *et al.*, 2005).

En cuanto las implicaciones que este factor pudiera tener sobre el rango altitudinal de *V. meridionale*, se hace preciso recordar que en montañas tropicales como regla general, la precipitación aumenta con la altitud desde baja a medias elevaciones correspondiéndose con bosques montanos o nublados y luego disminuye casi progresivamente hasta mayores elevaciones (Sarmiento; 1986). Entonces; aún cuando se muestra con capacidad para realizar cambios osmóticos estacionales, existe la posibilidad de que la conquista de sitios más altos podría estar siendo limitada por problemas asociados a altas tasas de transpiración, altas tensiones xilemáticas, aumento en la viscosidad del agua, congelamiento y descongelamiento de raíces que en conjunto terminan perturbando la conductividad hidráulica, haciendo la incorporación de agua limitada (Leuschner, 2000; Azcón y Talón, 2001; Azócar y Rada, 2006). Este tipo de

fenómenos han sido escasamente estudiados, por lo que su evaluación en futuras investigaciones es de gran interés.

La **respuesta fotosintética** depende de varios factores (luz, disponibilidad de CO₂, humedad ambiental), pero definitivamente la temperatura ejerce una influencia clave que debe ser estudiada más a fondo sobre todo en condiciones de alta montaña, si lo que se pretende es identificar y entender las limitantes de la distribución altitudinal de las especies en los trópicos.

Los resultados muestran claramente que la fotosíntesis no sería una limitante en el avance altitudinal de la especie, ya que presenta una aclimatación al factor temperatura coincidiendo el óptimo de asimilación con las máximas promedios registradas en el área de estudio. Además el rango en el que ocurre el 80% de asimilación es de 9°C, en base a esto uno podría predecir que fotosintéticamente hablando esta especie pudiera escalar a una altitud considerablemente mayor a 3400m. Las tasas de respiración nocturna si podrían constituir una limitante en este sentido.

Si la situación se considerara el gradiente altitudinal, podría esperarse que la temperatura óptima para la fotosíntesis en *V. meridionale* disminuyera correspondiéndose de forma muy similar con la tasa adiabática de disminución en la temperatura del aire (0.6 °C/100 m) como se ha observado en otras plantas del estrato medio-alto (Rada *et al.*,1992) pero, por supuesto, eso depende de su capacidad de aclimatación fotosintética a la temperatura. De modo que, es imprescindible estudiar todos los aspectos relacionados al intercambio de gases en el gradiente altitudinal y consecuentemente, saber en qué medida esta especie muestra aclimatación térmica tanto para los procesos fotosintéticos como para los procesos respiratorios. De no presentar dicha capacidad, fácilmente las tasas de asimilación estarían comprometidas por encima de los 3.500 m donde probablemente sean frecuentes en horas del día, temperaturas muy cercanas o iguales al punto de compensación mínimos reportados aquí.

Por último; desde el punto de vista **térmico**, es evidente que la distribución altitudinal superior de *V. meridionale* no se encuentra limitada por la incidencia de temperaturas congelantes ya que sus bajas temperaturas de congelamiento y daño en

tejido, son suficientes como mecanismo de resistencia para explicar su límite altitudinal actual. En teoría, esta capacidad de tolerar congelamiento le permitirían sobrevivir a elevaciones considerables por encima de los 3400 m, lo que puede estimarse al calcular la disminución del valor de mínimo absoluto (-2,88) en el gradiente, considerando la tasa adiabática de disminución en la temperatura ambiental (0,6 °C/100 m).

Sin embargo, es importante considerar que aún cuando los puntos de congelamiento y daño estén por debajo de los mínimos térmicos observados, la especie, para poder mantener poblaciones viables debe poder enfrentar eventos térmicos extremos (heladas ocasionales de mayor intensidad).

6. Efecto del gradiente microclimático (aire-suelo) en los individuos:

Los individuos en condición de rebrote, por estar cercanos al suelo experimentan condiciones microclimáticas más extremas. En consecuencia, sus respuestas podrían ser diferentes a las de los arbustos, que en todo caso son independientes en términos funcionales.

En todas las mediciones donde los rebrotes conectados se incluyen dentro de las comparaciones, naturalmente muestran una condición igualmente favorable y respuestas similares a las que presentan los arbustos en términos hídricos y de intercambio gaseoso. Se esperaba una aclimatación térmica a la temperatura en rebrotes conectados por estar situados cerca del suelo. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en el valor óptimo, los puntos de compensación, temperaturas de congelamiento y daño, siendo tolerante en los dos estadios evaluados. Al parecer las condiciones microclimáticas asociadas a los sitios que ocupa el rebrote y el arbusto, no producen diferencias importantes en la variedad de respuestas aquí estudiadas. Sobre las tasas de asimilación promedio y máxima se encontró que no varían significativamente entre arbustos y rebrotes conectados; pero existen diferencias en el contenido de nitrógeno foliar el cual es mayor en hojas de arbustos. Esto último puede deberse a diferencias en el área foliar específica de los individuos, por lo que sería necesario considerar las tasas de asimilación de los individuos en base a este parámetro y determinar si realmente las tasas de asimilación promedio y máxima no varían entre

dichos individuos. Por otra parte, también debe tenerse en cuenta que los arbustos como planta madre, deben cubrir los requerimientos básicos de los rebrotes, que por lo general no son completamente autosuficientes en cuanto a la toma de nutrientes ni mucho menos en la cantidad fotoasimilados necesarios para su posterior utilización en mantenimiento y formación de biomasa, lo que también podría relacionarse con un mayor contenido de nitrógeno en sus hojas.

En cuanto a los rebrotes desconectados, el análisis térmico reveló una situación bastante interesante. El efecto corte inherentemente conllevó a una deshidratación y al consecuente aumento en la concentración de solutos en los tejidos (especialmente en el tejido foliar como ocurre en este caso). Es básicamente por esta razón que las temperaturas foliares de congelamiento (Tabla III-17) son considerablemente más negativas con respecto a las encontradas en arbustos, luego en la temporada húmeda un aumento en la hidratación de los tejidos hace más positivo el punto de congelamiento. Es decir que luego del traumatismo causado meses antes con la independización, durante la temporada húmeda se da una etapa de relativa recuperación hecho que también se manifestó en términos de relaciones hídricas e intercambio de gases. En relación al fenómeno anterior; los valores de temperatura de daño encontrados estarían reflejando un daño previo a causa del corte y no por el efecto real del gradiente térmico al cual fue sometido el tejido según la metodología, luego en la temporada húmeda un valor más negativo se asume como signo de recuperación.

Desde el inicio de la investigación estuvo claro que un corte abrupto de las conexiones radicales entre la planta madre y el rebrote antes de alcanzar la independencia funcional iría en detrimento de la condición fisiológica de los individuos, mas lo interesante de la comparación realizada yace básicamente en la variabilidad de respuestas encontradas y la capacidad de recuperación observada en algunos individuos.

En plantas de altas elevaciones, la floración y la producción de semillas puede resultar en algún momento una manera riesgosa de propagación por lo que han surgido estrategias alternas que permiten amortiguar las fallas a nivel de reclutamiento. Tales

alternativas (distintas formas de multiplicación vegetativa) tienden a ganar importancia conforme se incrementa la altitud y su predominancia no impide que exista una variabilidad genética sustancial entre poblaciones (Bauert, 1993). No obstante, puede llegar a ser la única forma de propagación para plantas en su límite altitudinal superior (Hermanutz *et al.*, 1989). La propagación clonal no es sustituta de la reproducción sexual sino más bien una adición que asegura una ocupación persistente del espacio (Körner, 1999).

Por lo tanto, el haber estudiado las respuestas fisiológicas de los clones con el enfoque microclimático entre suelo y perfiles del aire (tan conocido e importante para ambientes de alta montaña) proporcionó datos interesantes no solo por ser un tema bastante desconocido, sino también porque permite descubrir las probabilidades de permanencia de las especies en estos sitios, además de entender la ecofisiología de este tipo de individuos y los procesos de independencia funcional en los mismos.

Finalmente vale la pena comentar el estudio de Bader (2007) que evalúa la regeneración natural de especies leñosas en un límite de bosque tropical ecuatoriano. Allí, se describe una fuerte reproducción clonal en la especie *Gaiadendron punctatum* cuyos rebrotes fueron los más abundantes en las parcelas de páramo. La importancia de la reproducción clonal en esta especie (y posiblemente en muchas otras con la misma estrategia) se relacionaría con el hecho de que a diferencia de las plántulas, los rebrotes no dependen de la dispersión de semillas y son en efecto tolerantes a la alta radiación, en condiciones donde la regeneración arbórea está limitada naturalmente por exceso de radiación en combinación con bajas temperaturas nocturnas y dispersión limitada. Debido a la similaridad que comparten los límites de bosque dentro de un amplio rango geográfico en la franja tropical de América (tanto en términos climáticos como de estructura de vegetación alpina y de bosque), sería razonable suponer que las limitaciones reproductivas y la influencia del factor radiación podrían ser determinantes de los límites de bosque tropical en general, de allí, la importancia de evaluar su efecto en próximas investigaciones.

Conclusiones:

- La localidad de “La Aguada” presenta características climáticas de alta montaña tropical húmeda, con importantes oscilaciones térmicas diarias, y ocurrencia de heladas acopladas a la estacionalidad hídrica. Así como también, es evidente una mayor rigurosidad térmica a nivel de suelo con respecto al nivel del aire.
- Se rechaza la hipótesis que propone una condición evasora como mecanismo de resistencia a bajas temperaturas para la especie *V. meridionale*, por ser una forma de crecimiento arbustiva, del estrato alto, en una ambiente de alta montaña tropical.
- Efectivamente la fotosíntesis no es una limitante para la distribución altitudinal de la especie *V. meridionale*, ya que cerca de su límite superior de distribución presenta una aclimatación térmica al factor temperatura, y un rango de 80% de asimilación de 9°C de amplitud, de modo que fotosintéticamente hablando, pudiera avanzar a una altura considerablemente mayor. Tal vez los procesos respiratorios nocturnos si constituyen una limitante de primer orden.
- El contraste térmico entre los estratos donde se desarrollan los arbustos y los rebrotes, no genera diferencias importantes en los patrones de respuesta de los individuos.
- Los procesos fotosintéticos y la condición de especie tolerante al congelamiento, son suficientes para justificar la distribución altitudinal actual de la especie en cuestión, y en teoría podrían permitirle conquistar mayores elevaciones. A este respecto; las limitaciones en *V. meridionale* podrían estar relacionadas con problemas reproductivos o de conductividad hidráulica.
- Resulta necesario generar información sobre ésta especie donde se considere la variación en el gradiente altitudinal de procesos como: asimilación de CO₂, estrategias reproductivas y conductividad hidráulica que permitirían tener una visión más completa de su ecología.

SECCIÓN V: BIBLIOGRAFÍA

- Añez M. 1987. Relaciones Hídricas y Nutricionales en especies arbóreas de un bosque nublado a lo largo de un gradiente sucesional. Tesis de Maestría. IVIC. Caracas – Venezuela.
- A.O.A.C. 1984. Official Methods of Analysis. 13 th Edition.
- Azcón B. y Talón M. 2001. Fisiología y Bioquímica Vegetal. Mc Graw Hill. Interamericana. España.
- Azócar A. y Monasterio M. 1979. Variabilidad ambiental del páramo de Mucubají. En: M.L. Salgado-Labouriau (ed): El medio ambiente Páramo. pp. 149-159. Ediciones CIET-IVIC/MAB-UNESCO. Caracas - Venezuela.
- Azócar A. y Monasterio M. 1980. Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el páramo de mucubají. En: Monasterio M. (ed) Estudios ecológicos de los páramos andinos. pp 225-262. ULA. Venezuela.
- Azócar A. y Rada F. 2006. Ecofisiología de plantas de Páramo. Instituto de Ciencias ambientales y Ecológicas (ICAE) Universidad de Los Andes. Mérida - Venezuela.
- Azócar C. 2006. Relación entre anatomía foliar, formas de vida y mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en diferentes especies en el páramo de Mucubají. Trabajo especial de Grado. Universidad de los Andes. Mérida – Venezuela.
- Aylett G. 1985. Irradiance interception, leaf conductance and photosynthesis in Jamaican upper montane rain forest trees. *Photosynthetica* 19: 323-337.
- Bader M. 2007. Tropical alpine treelines; how ecological processes control vegetation patterning and dynamics. PhD Thesis, Wageningen University, Wageningen - The Netherlands.
- Bauert M. 1993. Vivipary in *Polygonium viviparum*: an adaptation to cold climate? *Nord J. Bot* 13: 473-480.
- Berg A. y Suchi S. 2001. La Vegetación de los Páramos La Aguada, La Fría y Espejo en los Andes Venezolanos. *Plantula* 3(1): 47-64.
- Biondi F., Hartsough P., Estrada I. 2005. Daily weather and tree growth at the tropical treeline of North America. *Artic, Antarctic and Alpine Research*, 37(1): 16-24.
- Cabrera M. 1996. Temperaturas bajas y límites altitudinales en ecosistemas de plantas superiores: Respuestas de las especies al frío en montañas tropicales y subtropicales. *Revista chilena de historia natural*. 69: 309-320.
- Cabrera M. y Rada F. 1998. Effects of temperature on photosynthesis of two morfologically contrasting plants species along an altitudinal gradient in the tropical high Andes. *Oecología*. 114: 145-152.

- Castillo J. 1970. Clasificación de algunos suelos de los Andes venezolanos según el Método Numérico y la Séptima Aproximación. Inst. Interamer. Cienc. Agríc. O.E.A. Turrialba.
- Cavieres L y Piper F. 2004. Determinantes ecofisiológicos del límite altitudinal de los árboles. En: Cabrera HM. (Ed) Fisiología Ecológica en Plantas: Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas. EUV, Valparaíso (Chile) pp. 221 – 234.
- Cavieres A., Rada F., Azócar A. 2000. Gas exchange and low temperature resistance in two tropical high mountain tree species from the Venezuelan Andes. *Oecologia* 21(3) 203-211.
- Cuatrecasas J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 10: 221-269.
- Cuevas J. 2000. Tree recruitment at the *Nothofagus pumilio* alpine timberline in Tierra del Fuego. *Journal of Ecology* 88: 840-855.
- Cullen L., Stewart G., Duncan R. & Palmer J. 2001. Disturbance and climate warming influences on New Zealand *Nothofagus* tree-line population dynamics. *Journal of Ecology* 89: 1061-1071.
- Dirección de Cartografía Nacional. 1977. Hoja 5941, Dato Horizontal La Canoa, Escala 1:100.000. Edición preliminar-DCN.
- Farquhar G. and Sharkey T. 1992. Stomatal conductance and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33: 317-345.
- Field C., Ball J., y Berry J. 1989. Photosynthesis: principles and field techniques. En: Piercy R, Ehleringer J., Money H y Rundel P, (eds) *Plant Physiological Ecology: Field methods and instrumentation*. Chapman and Hall, pp 209-253.
- García-Núñez C., Rada F., Boero C., Gonzalez J., Gallardo M., Azócar A., Liberman-Cruz M., Hilal M., Prado F. 2004. Leaf gas Exchange and water relations in *Polylepis tarapacana* at extreme altitudes in the Bolivian Andes. *Photosintética* 42(1): 133-138.
- Germino M., Smith W. & Resor A. 2002. Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone. *Plant Ecology* 162: 157-168.
- Goldstein G., Rada F., Orozco A., Montilla M., Zabala O., Cavelier J., Azócar A. 1989. Mantenimiento del turgor en especies leñosas tropicales: un modelo basado en cambios estacionales de osmolaridad y elasticidad. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 27: 37-49.

- Goldstein G., Meinzer F., Rada F. 1994. Environmental biology of a tropical treeline species, *Polylepis sericea*, En: Rundel P.W., Smith A.P., Meinzer F.C. (Eds.), Tropical alpine environments: Plant, form and function, Cambridge University Press, Cambridge, pp 129-149.
- Hedberg O. 1964. Features of afroalpine plant ecology. Acta Phytogeographica Suecica, 49: 1-44.
- Hermanutz L., Innes D., Weis I. 1989. Clonal Structure of Arctic Dwarf Birch (*Betula glandulosa*) at its Northern Limit. American Journal of Botany, 76 (5): 755-761.
- Holtmeier F. and Broll G. 2005. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and Polar treelines to environmental at landscape and local scales. Global Ecol. Biogeogr. 14: 395-410.
- Körner C. 1998. A Re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. Oecologia 115: 445-459.
- Körner C. 1999. Alpine Plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer-Verlag . Berlin Heidelberg. p 338.
- Körner C. and Larcher W. 1988. Plant life in cold climates. En: Long S and Woodward F. (eds) Plants and Temperatures. Symp. Soc. Exp. Biol., 42 Cambridge, 1988. pp 25-57.
- Körner C. and Paulsen J. 2004. A World-wide study of high altitude treeline temperatures. J. Biogeogr. 31: 713-732.
- La Marca E. (1997). Origen y Evolución Geológica de la Cordillera de Mérida (Andes de Venezuela). Cuadernos de la Escuela de Geografía, Mérida 1; 110 pp.
- Lara A., Villalba R., Wolodarsky-Franke A., Aravena J., Luckman B., & Cuk. 2005. Spatial and temporal variation in *Nothofagus pumilio* at treeline along its altitudinal range in the Chilean Andes. J. Biogeogr. 32: 879-893.
- Leuschner C. 2000. Are high elevations in tropical mountains arid environments for plants?. Ecology, 81 (5) pp 1425-1436.
- Levitt J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Vol. 1, Chilling, freezing and high temperature stresses. New York: Academic Press.
- Lindén L. 2002. Measuring cold hardiness in woody plants. University of Helsinki, Department of Applied Biology, Publication no. 10. Helsinki 57 p. + appendices.
- Lipp C., Goldstein G., Meinzer F. and Niemczura W. 1994. Freezing tolerance and avoidance in high-elevation Hawaiian plants. Plant, Cell & Environment, 17: 1035-1044.

- Malagón D. 1982. Evolución de Suelos en el Páramo Andino (Edo. Mérida-Venezuela). Serie: Suelos y Clima, SC-56. CIDIAT. Mérida - Venezuela.
- Monasterio M. y Reyes S. 1980. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. En: Monasterio M. (ed) Estudios ecológicos de los páramos andinos. pp 93-158. Ediciones de la ULA. Venezuela.
- Monasterio M. y F. Vuilleumier. 1986. Introduction: High Tropical Mountain biota of the World. En: Vuilleumier, F. and M. Monasterio (Eds.). High Tropical Biogeography. Oxford. University. New York - U.S.A
- Morales M., Villalba R., Grau R. & Paolini L. 2004. Rainfall – controlled tree growth in high – elevation subtropical treelines. Ecology 85 (11): 3080-3089.
- Orozco A. 1986. Economía Hídrica en rosetas juveniles de *Espaletia* en el páramo desértico. Tesis de Maestría. Universidad de Los Andes: Mérida - Venezuela.
- Pirela M. 2006. Análisis funcional de la comunidad de plantas en tres unidades geomorfológicas del páramo de Mucubají. Trabajo especial de Grado. Universidad de los Andes. Facultad de Ciencias.
- Pisek A., Larcher W., Vegis A., Napp-Zin K. 1973. The normal temperature range. En: H. Precht, J Christopherson, H. Hensel, W Larcher (Eds): Temperature and life. Pp. 102-194. Springer-Verlag, Berlin.
- Rada F., Goldstein G., Azócar A., Meinzer F. 1985. Daily and seasonal osmotic changes in a tropical treeline species. Journal Experimental Botany, 36: 989-1000.
- Rada F., González J., Azócar A., Briceño B., Jaimez R. 1992. Net photosynthesis-leaf temperature relations in plant species with different height along an altitudinal gradient, Acta Oecología 13: 535-542.
- Rada F. 1993. Respuesta estomática y asimilación de CO₂ en plantas de distintas formas de vida en un gradiente altitudinal de la alta montaña tropical venezolana. Tesis Doctoral. Universidad de los Andes. 125 pp.
- Rada F., Azócar A., Briceño B., Gonzalez J., Garcia-Nuñez C. 1996. Carbon and water balance in *Polylepis sericea* a tropical treeline species. Trees 10: 218-222.
- Rodríguez L. 1958. Conservación del suelo y ornamentación de la zona del teleferico de Mérida. Tesis de grado. Universidad de los Andes. Facultad de ciencias forestales. Escuela de Ingeniería Forestal. Mérida - Venezuela.

- Ryan M., Coger S., Hubbard R., Waring R., Gholz H., Cropper W., Running S. 1995. Woody tissue maintenance respiration of four conifers in contrasting climates. *Oecologia* 101: 133-140.
- Sarmiento G. 1986. Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier F. and M. Monasterio (eds). *High altitude tropical biogeography*. 11-45. Oxford University Press.
- Schubert C. y Vivas L. 1993. *El Cuaternario de la Cordillera de Mérida*. Universidad de Los Andes / Fundación Polar. Mérida - Venezuela.
- Schultz E., Beck E., Scheibe R., Ziegler P. 1985. Carbon dioxide assimilation and stomatal response of afroalpine giant rosette plants. *Oecologia*. 65:207-213.
- Smith J. y Guillein F. 2006. Modelo de elevación de terreno del mapa: Dirección de Cartografía Nacional. 1977. Hoja 5941, Dato Horizontal La Canoa, Escala 1:100.000. Edición preliminar-DCN.
- Squeo F., Rada F., Azócar A., Goldstein G. 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical andean plants: Is it equally represented in species with a different plant height? *Oecología* 86: 378-382.
- Tranquillini W. 1979. *Physiological Ecology of the Alpine Timberline*. New York, Springer-Verlag.
- Vallejo D. 2000. Fomento al mortiño (*Vaccinium meridionale*) como especie promisoría del Parque Regional Arví. Corantioquia.
- Wardle P. 1981. Is the alpine timberline set by physiological tolerance, reproductive capacity, or biological interactions? *Proceedings of the Ecological Society of Australia* 11: 53-66.
- Wilson J. and Agnew A. 1992. Positive-feedback switches in plant communities. *Advances in Ecological Research* 23: 263-336.
- Yáñez P. 1998. Caracterización Florística de un sector de cambio Páramo-Selva nublada, en el parque Nacional Sierra Nevada, Venezuela. *Rev. Forest. Venez.* 42(1): 51-62.
- Young K. and León B. 2006. Tree-line changes along the Andes: implications of spatial patterns and dynamics. *Phil. Trans. R. Soc. B* (doi:10.1098/rstb.2006.1986) published online.
- Young K. and Keating P. 2001. Remnant forest of Volcan Cotacachi, northern Ecuador. *Arctic and Alpine Research* 33: 165-172.

ANEXOS

Anexo 1: Valores reales de asimilación obtenidos a partir de cada replica en las curvas Asimilación de CO₂ - Temperatura foliar para arbustos y rebrotes conectados de *Vaccinium meridionale*, realizadas durante la temporada Húmeda.

	ARBS		RBrC	
	T (°C)	A(μmol/m ² s)	T (°C)	A(μmol/m ² s)
	6,15	2,010	3,48	0,2670
	7,98	2,218	6,39	0,9687
	9,98	2,643	8,31	1,1370
	12,01	2,843	11,88	1,5546
	14,49	3,469	14,45	1,2839
1	19,46	3,197	17,2	1,2718
	22,46	2,954	20,47	1,0061
	24,94	2,092	26,69	0,9031
	27,8	1,865	26,78	0,4104
	30,18	1,645	29,34	0,2441
	33,81	0,203	31,62	-0,4846
	36,21	-0,202		
	5,94	0,5157	3,33	0,15
	8,41	0,5111	10,13	0,431
	10,98	0,5065	12,78	0,427
	13,78	0,6270	15,4	0,35
	16,58	0,6209	17,67	0,35
2	19,12	0,6155	20,55	0,14
	24,47	0,6044	23,98	0,21
	26,08	0,2405	26,64	0,00
	28,9	0,0000	28,66	0,00
	31,57	-0,2361	31,59	-0,27
	9,19	0,698	9,18	0,985
	11,51	0,865	6,82	0,813
	13,99	0,857	12,98	1,414
	16,59	1,020	13,59	1,499
	19,99	0,336	15,36	1,402
	22,41	0,333	16,53	1,484
3	25,75	0,000	18,41	1,561
	28,44	0,000	20,62	1,377
	30,16	-0,325	22,72	1,453
			24,93	1,357
			27,74	1,092
			30,33	0,500
			34,24	-0,247

