



UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL

MECANISMOS DE RESISTENCIA
A TEMPERATURAS CONGELANTES EN
Espeletia spicata Y *Polylepis sericea*.

TESIS

presentada por FERMIN J. RADA ante la
UNIVERSIDAD DE LOS ANDES como requisito
parcial para optar al grado de:
MAGISTER SCIENTIARUM EN ECOLOGIA TROPICAL

MERIDA, JULIO DE 1983

ESTA TESIS FUE DIRIGIDA POR LA TUTORA:

Dra. AURA AZOCAR.

La presente Tesis de Maestría fue defendida publicamente por su autor ante un jurado designado por el Consejo de la Facultad de Ciencias, integrado por los Profesores: DR GUILLERMO GOLDSTEIN, DRA AURA AZOCAR Y DRA MAXIMINA MONASTERIO; el día 20 de Octubre de 1983. El veredicto del jurado fue: SE APRUEBA LA TESIS DE MAESTRIA PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACION Y SE RECOMIENDA SU PUBLICACION.

Este trabajo fue realizado mediante subsidio otorgado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas a través de la División de Proyectos Institucionales de la Dirección de Educación al programa titulado: Procesos y adaptaciones de plantas de ecosistemas tropicales con climas contrastantes, responsable es la Dra. Aura Azocar, y el CDCHTULA, proyecto C-179-81.

Agradecimiento:

a la Prof. Dra. Aura Azócar por el consejo permanente, la crítica experimentada y la contribución definitiva en la redacción del presente trabajo.

a los Prof. Dres. Guillermo Goldstein y Frederick Meinzer por las muy valiosas sugerencias, opiniones y estímulo que me brindaron.

a mis compañeros Lic. Adrian Torres e Ing. Américo Catalán, mi gratitud por su colaboración imprescindible en el trabajo de campo.

Reconocimiento que hago extensivo a todas aquellas personas que tuvieron participación directa o indirecta en la realización de esta tesis de maestría.

RESUMEN

El presente trabajo tiene por objeto determinar los mecanismos por los cuales *Espeletia spicata* y *Polylepis sericea*, dos especies típicas del páramo altiandino, resisten las temperaturas por debajo de 0°C, que se presentan en forma casi diaria en este ambiente. Esta resistencia a temperaturas congelantes que determina su supervivencia se logra a través de mecanismos de evasión del congelamiento de los distintos tejidos vegetales.

Para diferenciar estos mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes, en ambas especies, se llevaron a cabo varios análisis: elaboración de perfiles térmicos de las plantas y el ambiente; determinación de la concentración de azúcares y del potencial osmótico foliar en ciclos de 24 horas, en condiciones de campo; complementado con análisis térmico diferencial y estudios de recuperación para determinar la sensibilidad de las especies a las bajas temperaturas en el laboratorio.

Los resultados sugieren que en *E. spicata* los mecanismos de resistencia son de dos tipos: el primero, a través de estructuras aislantes, las cuales permiten mantener la temperatura del tallo y de la yema apical por encima de la temperatura del ambiente. El segundo, por medio del sobreenfriamiento, el cual protege a las hojas que son las úni-

cas estructuras expuestas a las temperaturas del ambiente y que alcanza valores por debajo de esta. En cuanto a *P. sericea*, encontramos un aumento en la concentración de azúcares solubles, junto a una disminución del potencial osmótico cuando la temperatura desciende. Además posee la capacidad de sobreenfriarse a temperaturas entre -8.0°C y -12.0°C dependiendo del tejido.

Se discuten los resultados tomando en cuenta el significado adaptativo que pueden tener en la estrategia de supervivencia de especies expuestas a un ritmo térmico diario en el cual las temperaturas congelantes ocurren con mucha frecuencia a través de todo el año.

CONTENIDO

Lista de figuras	i
Lista de tablas	vi
Lista de apéndices	vii
INTRODUCCION	1
DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO	11
A. Geología	11
B. Clima	12
C. Vegetación	14
DESCRIPCION DE LAS ESPECIES	16
A. <i>Espeletia spicata</i>	16
B. <i>Polylepis sericea</i>	18
TECNICAS Y METODOS DE ANALISIS	19
A. Elaboración de perfiles térmicos	20
B. Determinación del potencial osmótico foliar.	22
C. Determinación de azúcares solubles en hojas y tallos	24
D. Determinación de la sensibilidad de tejidos a las temperaturas congelantes	25
E. Análisis térmico diferencial	27

RESULTADOS	30
A. Microambiente de <i>Espeletia spicata</i> y <i>Polylepis sericea</i>	30
B. Temperatura de los tejidos en las dos especies	33
C. <i>Espeletia spicata</i>	38
1. Perfiles térmicos	38
1.1 Mes de junio (época húmeda)	38
1.2 Mes de noviembre (época de transición).	49
1.3 Mes de febrero (época seca)	60
2. Determinación del potencial osmótico	68
3. Determinación de azúcares solubles en hojas y tallos	72
4. Determinación de la sensibilidad de tejidos a las temperaturas congelantes	78
5. Análisis térmico diferencial	83
6. Síntesis de resultados	87
D. <i>Polylepis sericea</i>	90
1. Perfiles térmicos	90
1.1 Mes de junio (época húmeda)	90
1.2 Mes de noviembre (época de transición)	94
1.3 Mes de febrero (época seca)	97
2. Determinación del potencial osmótico	101
3. Determinación de azúcares solubles en hojas y tallos	105

4.	Determinación de la sensibilidad de tejidos a las temperaturas congelantes112
5.	Análisis térmico diferencial112
6.	Síntesis de resultados118
DISCUSION120
A.	<i>Espeletia spicata</i>120
B.	<i>Polylepis sericea</i>127
C.	Comparación con estrategias de resistencia en zona templada134
D.	Comparación con otras zonas de alta montaña tropical137
E.	Investigaciones futuras138
APENDICE A.	Tablas de conversión140
APENDICE B.	Temperatura de los distintos órganos y del microambiente de ambas especies en diferentes ciclos diarios144
APENDICE C.	Potencial osmótico para el tejido foliar de ambas especies en diferentes ciclos diarios155
APENDICE D.	Contenido de azúcares solubles de ambas especies en diferentes ciclos diarios159
APENDICE E.	Cantidad de TTC reducido por los tejidos a diferentes temperaturas expresado como	

porcentaje de la cantidad de TTC reduci-
do por las muestras de control (5°C)166

BIBLIOGRAFIA168

LISTA DE FIGURAS

	Pag
Figura 1a. Promedios de temperatura diaria a lo largo de un ciclo anual, para el microambiente de <i>E. spicata</i>	31
Figura 1b. Míminas de temperatura diaria, a lo largo de un ciclo anual, para el microambiente de <i>E. spicata</i>	31
Figura 2a. Promedios de temperatura diaria a lo largo de un ciclo anual, para el microambiente de <i>P. sericea</i>	32
Figura 2b. Míminas de temperatura diaria, a lo largo de un ciclo anual, para el microambiente de <i>P. sericea</i>	32
Figura 3a. Temperatura mínima para los dos niveles del tallo de <i>E. spicata</i> , a lo largo de un ciclo anual. .	34
Figura 3b. Temperatura mínima de las hojas y de la yema de <i>E. spicata</i> , a lo largo de un ciclo anual. . .	34
Figura 4. Temperatura mínima del tallo y las hojas de <i>P. sericea</i> , a lo largo de un ciclo anual.	36
Figura 5. Ciclo diario de temperatura para el microambiente de <i>E. spicata</i> (mes de junio).	39
Figura 6. Ciclo diario de temperatura para el tallo cerca del suelo, de <i>E. spicata</i> , en sus cuatro orientaciones (mes de junio).	42
Figura 7. Ciclo diario de temperatura para el tallo cerca de la roseta, de <i>E. spicata</i> , en sus cuatro orientaciones (mes de junio).	43

Figura 8. Ciclo diario de temperatura para las hojas adultas de <i>E. spicata</i> , en sus cuatro orientaciones (mes de junio).	45
Figura 9a. Ciclo diario de temperatura para las hojas jóvenes de <i>E. spicata</i> en sus cuatro orientaciones (mes de junio).	47
Figura 9b. Ciclo diario de temperatura para la yema de <i>E. spicata</i> (mes de junio).	48
Figura 10. Ciclo diario de temperatura para el microambiente de <i>E. spicata</i> (mes de noviembre).	50
Figura 11. Ciclo diario de temperatura para el tallo cerca del suelo, de <i>E. spicata</i> , en sus cuatro orientaciones (mes de noviembre).	53
Figura 12. Ciclo diario de temperatura para el tallo cerca de la roseta, de <i>E. spicata</i> , en sus cuatro orientaciones (mes de noviembre).	54
Figura 13. Ciclo diario de temperatura para las hojas adultas de <i>E. spicata</i> , en sus cuatro orientaciones (mes de noviembre).	56
Figura 14a. Ciclo diario de temperatura para las hojas jóvenes de <i>E. spicata</i> , en sus cuatro orientaciones (mes de noviembre).	58
Figura 14b. Ciclo diario de temperatura para la yema de <i>E. spicata</i> (mes de noviembre).	59
Figura 15. Ciclo diario de temperatura para el microambiente de <i>E. spicata</i> (mes de febrero).	61
Figura 16. Ciclo diario de temperatura para las hojas adultas de <i>E. spicata</i> , en sus cuatro orientaciones (mes de febrero).	64

Figura 17a. Ciclo diario de temperatura para las hojas jóvenes de <i>E. spicata</i> , en sus cuatro orientaciones (mes de febrero).	66
Figura 17b. Ciclo diario de temperatura para la yema de <i>E. spicata</i> (mes de febrero).	67
Figura 18. Potencial osmótico foliar, en un ciclo diario, para <i>E. spicata</i> (mes de septiembre).	69
Figura 19. Potencial osmótico foliar, en un ciclo diario, para <i>E. spicata</i> (mes de noviembre).	70
Figura 20. Potencial osmótico foliar, en un ciclo diario, para <i>E. spicata</i> (mes de febrero).	71
Figura 21. Contenido de azúcares solubles en hojas de <i>E. spicata</i> , a lo largo de un ciclo diario (mes de septiembre).	73
Figura 22. Contenido de azúcares solubles en hojas de <i>E. spicata</i> , a lo largo de un ciclo diario (mes de noviembre).	75
Figura 23. Contenido de azúcares solubles en hojas de <i>E. spicata</i> , a lo largo de un ciclo diario (mes de febrero).	77
Figura 24. Sensibilidad de los tejidos de <i>E. spicata</i> a las temperaturas congelantes (muestras de septiembre).	79
Figura 25. Sensibilidad de los tejidos de <i>E. spicata</i> a las temperaturas congelantes (muestras de noviembre).	81
Figura 26. Sensibilidad de los tejidos de <i>E. spicata</i> a las temperaturas congelantes (muestras de febrero).	82

Figura 27. Ciclo diario de temperatura para el micro ambiente de <i>P. sericea</i> (mes de junio).	91
Figura 28. Ciclo diario de temperatura para el tallo y las hojas de <i>P. sericea</i> (mes de junio).	93
Figura 29. Ciclo diario de temperatura para el micro ambiente de <i>P. sericea</i> (mes de noviembre).	95
Figura 30. Ciclo diario de temperatura para el tallo y las hojas de <i>P. sericea</i> (mes de noviembre).	96
Figura 31. Ciclo diario de temperatura para el micro ambiente de <i>P. sericea</i> (mes de febrero).	98
Figura 32. Ciclo diario de temperatura para el tallo y las hojas de <i>P. sericea</i> (mes de febrero).	100
Figura 33. Potencial osmótico foliar en un ciclo diario para <i>P. sericea</i> (mes de septiembre).	102
Figura 34. Potencial osmótico foliar en un ciclo diario para <i>P. sericea</i> (mes de noviembre).	103
Figura 35. Potencial osmótico foliar en un ciclo diario para <i>P. sericea</i> (mes de febrero).	104
Figura 36. Contenido de azúcares solubles en el tallo y las hojas de <i>P. sericea</i> , a lo largo de un ciclo diario (mes de septiembre).	107
Figura 37. Contenido de azúcares solubles en el tallo y las hojas de <i>P. sericea</i> , a lo largo de un ciclo diario (mes de noviembre).	109
Figura 38. Contenido de azúcares solubles en el tallo y las hojas de <i>P. sericea</i> , a lo largo de un ciclo diario (mes de febrero).	111

- Figura 39. Sensibilidad de los tejidos de *P. sericea* a temperaturas congelantes (Muestras de septiembre). 113
- Figura 40. Sensibilidad de los tejidos de *P. sericea* a temperaturas congelantes (muestras de noviembre). . 114
- Figura 41. Sensibilidad de los tejidos de *P. sericea* a temperaturas congelantes (muestras de febrero). . . 115

LISTA DE TABLAS

	Pag
Tabla 1. Temperatura de congelamiento en distintos tejidos de <i>E. spicata</i>	84
Tabla 2. Temperatura de congelamiento en distintos tejidos de <i>P. sericea</i>	117

LISTA DE APENDICES

	Pag
Apendice A. Tablas de conversión.	
Tabla 1. Conversión de microvoltios a grados centígrados (°C).	141
Tabla 2. Humedad relativa obtenida por medio de los termómetros seco y húmedo.	142
Tabla 3. Potencial osmótico para soluciones de NaCl conocidas (a 25°C).	143
Apendice B. Temperatura de los distintos órganos y del microambiente de ambas especies en diferentes <u>ci</u> <u>clo</u> s diarios.	
Tabla 1. Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (Mes de abril).	145
Tabla 2. Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (Mes de agosto).	146
Tabla 3. Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (Mes de septiembre).	147
Tabla 4. Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (Mes de diciembre).	148
Tabla 5. Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de <i>Espeletia spicata</i> en un ciclo diario (Mes de enero).	149

Tabla 6. Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de <i>Polylepis sericea</i> en un ciclo diario (Mes de abril).	150
Tabla 7. Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de <i>Polylepis sericea</i> en un ciclo diario (Mes de agosto).	151
Tabla 8. Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de <i>Polylepis sericea</i> en un ciclo diario (Mes de septiembre).	152
Tabla 9. Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de <i>Polylepis sericea</i> en un ciclo diario (Mes de diciembre).	153
Tabla 10. Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de <i>Polylepis sericea</i> en un ciclo diario (Mes de enero).	154

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

Tabla 1. Potencial osmótico para el tejido foliar de <i>P. sericea</i> en un ciclo diario (Mes de mayo). . .	156
Tabla 2. Potencial osmótico para el tejido foliar de <i>E. spicata</i> en un ciclo diario (Mes de mayo). . .	156
Tabla 3. Potencial osmótico para el tejido foliar de <i>P. sericea</i> en un ciclo diario (Mes de diciembre)	157
Tabla 4. Potencial osmótico para el tejido foliar de <i>E. spicata</i> en un ciclo diario (Mes de diciembre)	157
Tabla 5. Potencial osmótico para el tejido foliar de <i>P. sericea</i> en un ciclo diario (Mes de enero). .	158

Tabla 6. Potencial osmótico para el tejido foliar de *E. spicata* en un ciclo diario (Mes de enero). . .158

Apendice D. Contenido de azúcares solubles en ambas es pecies en distintos ciclos diarios.

- Tabla 1. Contenido de azúcares solubles para hoja y tallo de *P. sericea* en un ciclo diario (Mes de abril). 160
- Tabla 2. Contenido de azúcares solubles en las hojas de *E. spicata* en un ciclo diario (Mes de abril). . .160
- Tabla 3. Contenido de azúcares solubles para hoja y tallo de *P. sericea* en un ciclo diario (Mes de mayo)161
- Tabla 4. Contenido de azúcares solubles en las hojas de *E. spicata* en un ciclo diario (Mes de mayo). . . 161
- Tabla 5. Contenido de azúcares solubles para hoja y tallo de *P. sericea* en un ciclo diario (Mes de junio).162
- Tabla 6. Contenido de azúcares solubles en las hojas de *E. spicata* en un ciclo diario (Mes de junio). . . 162
- Tabla 7. Contenido de azúcares solubles para hoja y tallo de *P. sericea* en un ciclo diario (Mes de agosto)163
- Tabla 8. Contenido de azúcares solubles en las hojas de *E. spicata* en un ciclo diario (Mes de agosto). . . 163
- Tabla 9. Contenido de azúcares solubles para hoja y tallo de *P. sericea* en un ciclo diario (Mes de diciem bre). 164
- Tabla 10. Contenido de azúcares solubles en las hojas de *E. spicata* en un ciclo diario (Mes de diciembre). .164

Tabla 11. Contenido de azúcares solubles para hoja y tallo de *P. sericea* en un ciclo diario (Mes de enero). 165

Tabla 12. Contenido de azúcares solubles en las hojas de *E. spicata* en un ciclo diario (Mes de enero). . . . 165

Apendice E. Cantidad de TTC reducido por los tejidos a diferentes temperaturas expresado como porcentaje de la cantidad de TTC reducido por las muestras de control (5°C).

Tabla 1. Cantidad de TTC reducido por los tejidos de ambas especies a diferentes temperaturas. 167

INTRODUCCION

Las temperaturas, altas o bajas (fuera del rango considerado tradicionalmente normal), producen un stress que afecta a las plantas sin que esto signifique necesariamente un daño funcional o estructural permanente. Las respuestas de las plantas dependen del grado y duración del stress, y de la resistencia y adaptabilidad que éstas presenten al mismo. Por lo tanto, el stress causado por estas temperaturas representa un factor limitante para la vida de las mismas (Larcher, 1973).

En el caso de plantas de ambientes donde ocurren bajas temperaturas el stress lo produce el congelamiento en cuyo caso este puede ser de dos tipos: extracelular e intracelular. La formación de hielo es, predominantemente, extracelular, debido a que la concentración de solutos es menor fuera de la célula que dentro lo que favorece la formación de los cristales de hielo en los espacios intercelulares. Por otra parte, si las membranas son suficientemente permeables y la tasa de enfriamiento es lenta, el agua intracelular sigue un gradiente de presión de vapor y, después de atravesar la membrana, se cristaliza fuera de la célula. Como consecuencia, las células se deshidratan

durante el congelamiento extracelular (Heber y Santarius, 1973). Por otra parte, el congelamiento intracelular sólo ocurre cuando la tasa de enfriamiento es muy rápida, o cuando la permeabilidad de las membranas al agua es muy baja y no permite que ésta fluya lo suficientemente rápido como para que se cristalice fuera de la célula. Este tipo de congelamiento es siempre letal para las plantas y puede ser inducido bajo condiciones de laboratorio. Aunque algunos fenómenos en la naturaleza pueden explicarse a través de esta forma de congelamiento (ver Levitt, 1980), su existencia todavía no se ha comprobado fuera del laboratorio.

Algunos organismos pueden sobrevivir a la acción directa de las temperaturas bajas, sin sufrir lesiones permanentes. Esta resistencia de las plantas se explica por la habilidad del protoplasma para tolerar el stress, o por la posibilidad de crear mecanismos efectivos para prevenir o al menos retardar el daño celular, o bien por la combinación de ambos mecanismos. Es decir, que la resistencia de las plantas a un factor ambiental desfavorable y por lo tanto su supervivencia, está dada por dos componentes: tolerancia y evasión. La tolerancia se define como la capacidad que tienen las plantas para sobrevivir el congelamiento cuando el tejido extracelular se ha congelado,

pero el intracelular no ha sufrido ningún daño; la evasión se refiere a la condición en la cual los tejidos expuestos no llegan a congelarse, pese a que la temperatura ambiental esté muy por debajo de 0°C (Levitt, 1980).

En cuanto a la evasión, podemos considerar cinco alternativas de las que teóricamente puede disponer la planta para prevenir el daño causado por el congelamiento (Levitt, 1980). Estas son: 1. Mantenimiento de la temperatura por encima de 0°C ; es decir que no existan posibilidades de que la planta se congele. 2. Disminución del punto de congelamiento. 3. Ausencia de agua libre. 4. Sobreenfriamiento (superenfriamiento). 5. Evasión del congelamiento intracelular. Las últimas cuatro alternativas entran dentro de una categoría que podemos designar como: evasión de la formación de hielo, cuando las plantas sí alcanzan temperaturas por debajo de 0°C .

De estas cinco alternativas, la primera, mantenimiento de las temperaturas por encima de los 0°C tiene poca o nada de importancia en la mayoría de las plantas de zonas templadas, pues se considera que éstas son organismos poikiloterms, es decir que no pueden mantener la temperatura de sus tejidos constantes y diferentes a la del ambiente. En el caso de las zonas de altas montañas tropicales creemos que esta alternativa juegue un papel muy importante pa

ra algunas especies. Según Levitt (1972), este mecanismo de evasión no existe en la zona templada, y, además, no es efectivo sino en aquellos casos de stress producido por razón de un congelamiento moderado y de corta duración. Como veremos más adelante, esta es una condición que encontramos en las altas montañas tropicales.

La segunda alternativa, disminución del punto de congelamiento, se lleva a cabo mediante la acumulación de sustancias en tejidos vitales para la planta. Este mecanismo es de poca importancia en las zonas templadas, ya que por si sólo no daría mayor protección. Las concentraciones de solutos hasta ahora registradas en células vegetales no sobrepasan una presión osmótica equivalente a 50 bares. Con este valor se obtendría una depresión en el punto de congelamiento de sólo -4.0°C (Levitt, 1980). En las altas montañas tropicales, donde el congelamiento es moderado y de corta duración, una depresión del punto de congelamiento de esta magnitud podría ser de gran importancia para que una planta se establezca dentro de este ambiente.

La tercera alternativa, ausencia de agua libre, es de importancia solamente en plantas o partes de plantas (semillas, polen) que poseen un máximo de tolerancia al stress hídrico.

La cuarta alternativa, el sobreenfriamiento, es una característica de los tejidos vivos (en general, de cualquier sistema que contenga agua) y consiste en evitar la formación de hielo por medio de diferentes propiedades inherentes a las mismas células; por ejemplo: dimensiones pequeñas, espacios intercelulares reducidos o ausencia de ellos para evitar la nucleación, contenido de humedad relativamente bajo, ausencia de nucleadores internos, barreras contra nucleadores externos, etc. Levitt (1972) sostiene que el sobreenfriamiento sólo puede ser útil a las plantas como factor de supervivencia, en caso de heladas moderadas y de corta duración, por lo que éste, también, podría constituir una modalidad de resistencia de gran importancia en las altas montañas tropicales.

La quinta alternativa, evasión del congelamiento intracelular, la deben utilizar todas las plantas superiores, ya que este tipo de congelamiento es siempre fatal. Todos los tejidos vegetales que en la naturaleza sobreviven al congelamiento, tienen que evadir el congelamiento intracelular a expensa del congelamiento extracelular (Levitt, 1980).

Para el otro componente mencionado, la tolerancia, existen dos alternativas: una es la tolerancia al congelamiento intracelular y la otra es la tolerancia al conge

lamiento extracelular. Como mencionamos anteriormente, la evasión del congelamiento intracelular es fundamental para que la planta pueda resistir las temperaturas congelantes; por lo tanto, no podemos considerar la tolerancia al congelamiento intracelular como mecanismo de resistencia a las temperaturas congelantes en plantas superiores. La única alternativa posible, entonces, es la tolerancia al congelamiento extracelular.

Existe una amplia bibliografía sobre el tema de las heladas en zonas templadas; numerosos trabajos, entre los que se incluyen publicaciones periódicas dedicadas específicamente a tal material como *Cryobiology* y *Low Temperature Science Service*, han tratado extensamente los fenómenos y problemas que se operan en las plantas (y animales), en ambientes no favorables, debido a la existencia del stress producido por el congelamiento.

De acuerdo a estudios realizados en zonas templadas, se llega a la conclusión de que existen diversos mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes, necesarios para que los organismos puedan sobrevivir durante la época de invierno en estas zonas. Por ejemplo, se conoce que las plantas de la zona templada pasan a través de una etapa de preparación, en la que la resistencia a las bajas

temperaturas va aumentando a medida que se va acercando la época de las temperaturas congelantes durante el invierno.

En las zonas templadas, estas estrategias de resistencia a las temperaturas congelantes pueden ser de los dos tipos antes mencionados: tolerancia y evasión. Todas las plantas de la zona templada poseen como mecanismo principal la tolerancia al congelamiento extracelular, la cual puede combinarse con uno o varios de los mecanismos de evasión antes mencionados; así por ejemplo, las plantas superiores sobreviven al invierno por medio de una suspensión del crecimiento y desarrollo, a través de la caída de las hojas, la latencia de las yemas y la disminución de algunos procesos metabólicos. Como menciona Weiser (1978), antes de desarrollar una resistencia a las temperaturas muy bajas, el crecimiento debe cesar.

En la zona templada existe una distribución de las heladas en los meses de invierno; los mecanismos citados permiten, entonces, la adaptación y la supervivencia a tales condiciones desfavorables; en cambio, en las zonas de alta montaña tropical nos encontramos con un clima caracterizado por una variación estacional de la temperatura poco marcada, mientras que las fluctuaciones diarias son acentuadas (Hedberg, 1964). En estas zonas se detectan dos estaciones bien marcadas; una comprendida entre los meses de di

ciembre y marzo la cual es seca y fría, y entre abril y octubre una época húmeda y fresca, siendo el mes de noviembre un mes de transición (Azocar y Monasterio, 1980). Aunque las heladas se concentran hacia los meses de la época seca, en el piso altiandino de los páramos venezolanos las heladas ocurren durante la mayoría de los días del año incluyendo la época húmeda, entonces la vegetación ha desarrollado algunos mecanismos de resistencia para adaptarse a este stress producido por las heladas. En la zona templada, el desarrollo de mecanismos de resistencia están basados en un ciclo anual, es decir, que las plantas aumentan su resistencia hacia los meses de invierno y la disminuyen durante el resto del año. En las altas montañas tropicales este no es el caso, ya que nos encontramos con un ciclo diario donde el día es "verano" y la noche es "invierno" (Hedberg, 1964). La impredecibilidad de las noches con temperaturas congelantes nos hace suponer que en plantas exitosas en este ambiente sus mecanismos de resistencia deben mantenerse activos durante todo el año, para protegerse del congelamiento, a la vez que mantienen su desarrollo y crecimiento activo.

La vasta bibliografía existente sobre los mecanismos de resistencia al congelamiento en la zona templada, contrasta con los pocos estudios realizados en las zonas de al

tas montañas tropicales, entre los cuales sólo podemos mencionar: Hedberg (1964); Larcher (1975); Beck et al (1982).

En este trabajo nos proponemos analizar los mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en dos especies con distintas formas de vida, una roseta (*Espeletia spicata*) y un árbol (*Polylepis sericea*), en un páramo altiandino de las altas montañas tropicales venezolanas.

La selección de las especies antes mencionadas en este primer estudio sobre los mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes en los páramos venezolanos, obedece a las siguientes razones: La primera especie, *Espeletia spicata*, pertenece al género dominante y endémico de la flora paramera, lo que significa que debe haber desarrollado mecanismos de resistencia tan eficientes que le han permitido mantener su primacía en estas regiones. La segunda especie, *Polylepis sericea*, por ser una especie arborea que presenta la peculiaridad de encontrarse muy por encima de la línea superior de los bosques continuos. En el caso específico de los Andes venezolanos, la línea superior de bosques alcanza una altura de más o menos 3400 m en casos excepcionales (Monasterio, 1980), mientras que esta especie se encuentra hasta los 4300 m (Monasterio, 1980).

Dadas las características del clima de la alta montaña tropical al cual estas especies están adaptadas, la re-

sistencia a temperaturas congelantes y por lo tanto su supervivencia, debe lograrse a través de mecanismos de evasión del congelamiento de los distintos tejidos vegetales, y no por tolerancia. Creemos que la tolerancia, esencial en las zonas templadas, debe ser de menor importancia en estas altas montañas tropicales, pues la formación de hielo extracelular, al igual que en el caso de la latencia, perturbaría los procesos fisiológicos cotidianos, dada la cantidad de días con heladas en estas zonas, sin embargo, Beck et al (1982), encuentran que en algunas especies de las altas montañas tropicales del Africa, la tolerancia juega un papel importante para su supervivencia.

Por otra parte, las diferentes formas de vida exitosas en este ambiente, ya sean rosetas o arbustos / árboles, deben mostrar una diferenciación en cuanto a los mecanismos particulares de evasión al congelamiento. Es decir, un mecanismo dado de resistencia puede operar de forma más determinante para una especie que para otra, o las dos formas de vida pueden mostrar una combinación de los distintos mecanismos.

DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

Las observaciones y mediciones de campo, se realizaron en el área del Valle de Mifaff, en el Páramo de Piedras Blancas, Sierra de la Culata, a una altura aproximada de 3950 m. El área escogida presenta la ventaja de que las dos especies seleccionadas se encuentran juntas, además de ser un sitio de fácil acceso.

A. Geología

Los Andes venezolanos tienen una historia geológica compleja, que comprende períodos de formación de montañas alternados con ciclos de sedimentación de cuencas marinas (Schubert, 1980).

Según las últimas evidencias, ya para finales del Plioceno, los Andes venezolanos habían alcanzado la elevación que presentan actualmente y desde entonces han estado sometidos a los procesos geológicos que caracterizan al Cuaternario. Entre los principales depósitos de éste período están: 1. Sedimentos no escogidos y no estratificados formados por una mezcla heterogénea de arcilla, arena y cantos depositado por un glaciar, y que se conocen como "till" mo

rrénico; 2. Terrazas formadas por sedimentos fluvioglaciales; y 3. Grandes terrazas formadas por depósitos fluviales y a niveles inferiores de los mencionados anteriormente (Schubert, 1980).

Según la clasificación climática periglacial de Tricart (citado por Schubert, 1980), los Andes venezolanos pertenecen a las áreas de climas montañosos de baja latitud, las cuales se caracterizan por estar sometidas a la acción extensa de la escarcha debido a las heladas que se producen en una gran cantidad de días del año. En ellas no hay congelamiento permanente (permafrost) y la escarcha no penetra sino a poca profundidad (Schubert, 1980).

El Valle de Mifaff, sitio donde realizamos este estudio, se caracteriza por los sedimentos no escogidos y no estratificados antes mencionados y por los derrubios de cantos, muy comunes actualmente.

B. Clima

Los páramos de los Andes venezolanos se encuentran al SE del Lago de Maracaibo, entre los 7° 30' y 10° 10' latitud N, y 69° 20' y 70° 50' longitud W (Monasterio, 1980).

Las altas montañas tropicales se caracterizan por el ritmo exógeno de las fluctuaciones mensuales de las temperaturas medias, el cual se asocia con las variaciones estata

cionales de la precipitación; lo cual determina que en la época seca, las temperaturas son más bajas y en las que influyen también otros factores climáticos, tales como: insolación, radiación solar y nubosidad (Monasterio y Reyes, 1980).

Como para la zona específica de este estudio no existen registros continuos de temperatura y precipitación, nos basamos en algunos datos correspondientes a las zonas vecinas. Así, por ejemplo, para la temperatura tenemos los datos del Pico del Aguila (4118 m), que además de encontrarse cerca del área de estudio, tiene una altura parecida a la del Valle de Mifaff (3950 m). La temperatura media anual para el Pico del Aguila es de 2.8°C (Monasterio y Reyes, 1980).

En cuanto a la segunda variable climática, la precipitación, en la estación del Pico del Aguila, el promedio anual es de 796.1 mm, alcanzando los valores máximos de 124.4 mm y 127.7 mm, durante los meses de junio y julio, respectivamente. Los meses de precipitación más baja son enero con 8.6 mm y febrero con 7.8 mm. Pero hay que ser cuidadosos al extrapolar estos datos a nuestra área de estudio, ya que el Pico del Aguila se encuentra en la vertiente del Chama y, por lo tanto, es de régimen unimodal; mientras que Mifaff está ubicado en la vertiente del Lago con régimen bi-

modal. Por esto creemos conveniente dar algunos otros datos de precipitación en otra localidad situada en la vertiente del Lago de Maracaibo, aunque su altura es menor a la del Valle de Mifaff. Así, tenemos que para el Páramo de la Culata (3000 m) hay dos picos máximos, de los cuales el primero ocurre entre los meses de abril y mayo con 180.3 mm y 162.2 mm, respectivamente; y el segundo, en el mes de octubre con 173.4 mm. Para julio la precipitación baja a 75.3 mm, y las mínimas se encuentran entre diciembre (34.7 mm) y febrero (22.5 mm). El promedio anual para esta estación del Páramo de la Culata es de 1186.8 mm, valor superior al del Pico del Aguila (Schubert, 1980).

C. Vegetación

El Valle de Mifaff se encuentra en el límite inferior del piso altiandino, definido por Tricart (Monasterio, 1980) como: "una región morfoclimática caracterizada por rasgos actuales de clima periglacial intenso y un modelado con rasgos elaborados por un clima glacial pasado, similar al que todavía impera en las partes más altas"

Debido a los fenómenos periglaciales, son pocas las formaciones que aparecen en el piso altiandino. Estas formaciones: Páramo Desértico, Desierto Periglacial y Bosque de *Polylepis*; han desarrollado estructuras especializadas

por medio de las cuales han logrado sobrevivir al continuo stress al que están sometidos.

El área de estudio comprende dos importantes tipos de vegetación dentro de los Andes venezolanos: Páramo Desértico (Formación: Páramo Desértico Altiandino) y Bosque Altimontano (Formación: Bosque Altiandino de *Polylepis*). El primero, se extiende entre los 3900 y 4600 m, con algunas diferencias, que dependen de algunos factores como, por ejemplo, la precipitación. Así, en el Páramo de Piedras Blancas este tipo de vegetación comienza a los 3900 m, pero en la Sierra Nevada de Mérida este límite inferior está a los 4300 m (Monasterio, 1980).

El Páramo Desértico consiste en un Rosetal alto y abierto, en el que podemos observar dos estratos: uno, entre 1 y 3 m de altura y de 5 a 30% de cobertura; constituido, principalmente, por rosetas arborescentes. El otro se encuentra a ras del suelo y con una cobertura del 2 al 40% (Monasterio, 1980).

Nuestro sitio de estudio específicamente, está formado por una asociación de Rosetal de *Espeletia spicata*, especie que ocupa el primer estrato y alcanza hasta 2 m de altura. El estrato bajo está compuesto por diversas especies: *Azorella julianii*, *Aciachne pulvinata*, *Senecio formosum*, *Hinterubera imbricata*, *Hypericum larisifolium*, etc.

En Mifaff, el Bosque Altimontano coexiste con el tipo de vegetación que acabamos de describir. Su presencia en las distintas regiones de los páramos andinos no ha sido satisfactoriamente explicada, aunque existen diferentes hipótesis al respecto. Esta formación se presenta como pequeñas islas forestales que se mezclan con algunas otras formaciones de los pisos andinos y altiandinos. Este bosque es bajo, y relativamente abierto (cobertura 30 a 70%) (Monasterio, 1980). En Mifaff, específicamente, encontramos como única especie del primer estrato, entre 2 y 5 m, *Polylepis sericea*. El segundo estrato, el cual no sobrepasa los 2 m, está compuesto principalmente por *Hypericum loricifolium* y *Senecio formosum*, y de otras especies menos abundantes, tales como: *Valeriana bractescens*, *Othoa oenanthiodes*, etc.

DESCRIPCION DE LAS ESPECIES

A. *Espeletia spicata* Sch. Bip. Wedd.

Pertenece a la Familia Compositae y de biotipo Caulirrosula (Vareschi, 1970), y su género es dominante en la flora paramera. Esta especie posee un rango altitudinal entre los 3500 y 4300 m. Está constituida por un tronco único sin ramificaciones y termina en una roseta apical. Es-

ta especie es perennifolia, "la biomasa fotosintética está siempre presente y tiende a ser constante todo el año,..." (Monasterio, 1980).

Las hojas de la roseta son, en su mayoría, macrófilas, aunque se pueden encontrar mesófilas; son hojas pubescentes, angostas y largas. Según Estrada y Monasterio (sin publicar), la tasa de crecimiento foliar longitudinal es relativamente alta, cercana a los 3 mm por día durante los primeros dos meses en aquellas hojas cuya longitud inicial está entre los 6 y 7 cm (hojas alrededor de la cúpula meristemática). La cúpula meristemática está constituida por las hojas en desarrollo, las cuales forman un cono bastante denso y compacto. Después de siete meses de haberse separado de la cúpula meristemática, estas detienen su crecimiento durante los cinco meses siguientes y luego comienzan a secarse, proceso que culmina entre los trece y catorce meses después de la separación de la cúpula meristemática (Estrada y Monasterio, sin publicar). Estos autores también encuentran que el número de hojas que anualmente se separan de la cúpula meristemática es 330. Las hojas secas no se despegan del tronco y forman una especie de cubierta protectora de la médula (Monasterio, 1980).

Para el momento de la reproducción, en la base de la roseta se observan numerosas inflorescencias axilares (Monasterio, 1980). Esta especie se caracteriza por su alta

producción de semillas y capacidad reproductiva, como consecuencia de su adaptación a presiones ambientales, tales como soliflucción y heladas (Estrada y Monasterio, sin publicar).

B. *Polylepis sericea* Wedd. (Rosaceae)

Componente dominante del Bosque Altiandino en los Andes venezolanos, extendiéndose en un rango altitudinal entre los 3500 y 4300 m (Monasterio, 1980), y presentándose como pequeñas manchas de bosques en laderas y en cualquier exposición. Su tamaño varía entre 2 y 15 m de altura. Simpson (1979) describe esta especie de la siguiente manera: "el tronco y las ramas están cubiertos por varias capas de láminas finas. Sus ramas son torcidas; debido, al parecer, al stress a que están sometidas dentro de su ambiente. Las hojas son compuestas y alternadas, aunque por su aglomeración en los ápices de las ramas, a veces parece que fueran verticiladas. El tamaño de las hojas varía entre 2.5 a 5.9 cm de ancho y 2.4 a 11.9 cm de largo y está formada por 'hojuelas' apareadas en números de 2 a 6. La gran cantidad de tricomas que presenta el envés de las hojuelas le da un matiz plateado y un aspecto pubescente. La inflorescencia mide de 3 a 18 cm de largo, y contiene entre 8 y 35 flores "(Simpson, 1979).

Para esta especie no existen datos referentes a las tas de crecimiento de la planta, o para sus componentes (hojas, tallo, etc.).

TECNICAS Y METODOS DE ANALISIS

Para diferenciar los mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes en ambas especies, se utilizaron los siguientes métodos de análisis:

- A. Elaboración de perfiles térmicos de plantas, aire y suelo.
- B. Determinación del potencial osmótico foliar.
- C. Determinación de azúcares solubles en diferentes tejidos.
- D. Determinación de la sensibilidad de tejidos a las temperaturas congelantes.
- E. Análisis térmico diferencial.

Todas las mediciones de campo se realizaron entre los meses de abril, 1982 y febrero, 1983; tiempo durante el cual se llevaron a cabo nueve salidas con intervalos de 30 a 40 días aproximadamente. La toma de datos se realizó en un ciclo de 24 horas, dándole más importancia a las horas de la madrugada, por ser el período en que se registran las temperaturas mínimas. A continuación se describe cada uno de estos métodos:

A. Elaboración de perfiles térmicos de plantas, aire y suelo.

Durante ciclos de 24 horas, se midieron los siguientes parámetros: temperatura foliar y del tallo, de ambas especies; temperatura del suelo y del aire a dos niveles diferentes: cerca del nivel del suelo (5 cm sobre este) y a 150 cm sobre el suelo. Además, se determinó la humedad relativa, la radiación y las temperaturas mínimas y máximas ambientales, registradas durante el ciclo de medición. Las mediciones se llevaron a cabo a intervalos de 3 y 4 horas durante las horas diurnas y parte de la noche (hasta las 4:00 am), en el período comprendido entre las 4:00 y las 7:00 am se realizaron medidas cada hora, tomando en consideración que es en este período cuando se alcanzan los valores de temperatura mínimas durante el ciclo diario.

La temperatura foliar, se midió con termopares de cobre-constantan contruidos y probados en el laboratorio. Las temperaturas del tallo y del suelo se obtuvieron por medio de este mismo tipo de termopar ubicados en la luz de agujas de jeringas hipodérmicas, de manera que la unión de los termopares quedara en el extremo distal de la aguja, protegida por el bisel cortante. Para aislar esta unión de las paredes de las agujas, se utilizó una mezcla de Epoxy. Todos los termopares se conectan a un compensador de unión

fría (Omega Engineering Inc.), que, a su vez, se une a un microvoltímetro digital (Data Precision Corporation, Modelo 258), el cual determina el valor en microvoltios. Este valor se convierte en grados centígrados mediante una tabla de conversión (Apéndice A). Para registrar y comparar los valores de temperatura, tanto del ambiente como de los distintos tejidos de las plantas, se colocaron los termopares de la siguiente manera:

En *Polylepis sericea*, se insertaron de tres a cinco termopares (foliares) en hojas expuestas y no-expuestas, y dos en el tallo, a niveles diferentes (uno en la parte superior de la planta y el otro en la parte inferior).

En *Espeletia spicata*, se obtuvieron mapas térmicos completos; para lo cual se utilizaban diecisiete termopares colocados de la forma siguiente: cuatro termopares en el tallo, cerca de la superficie del suelo y uno por cada posición cardinal (Norte, Sur, Este, Oeste). De la misma manera, se colocaron cuatro termopares al nivel superior del tallo (15 cm por debajo de donde se inicia la roseta activa). Otros ocho termopares se distribuyeron en hojas externas (adultas) y en internas (jóvenes), tomando en cuenta las cuatro orientaciones. Finalmente se colocó un termopar en la yema de la planta. Además, se realizaron mediciones de temperatura para los microambientes de las especies.

Para medir la humedad relativa del ambiente se utilizó un psicrometro de termómetros, con un bulbo seco y otro húmedo. Las dos temperaturas obtenidas se llevaron a una tabla (Apéndice A) para convertir los valores en porcentaje de humedad.

La radiación solar se determinaba cada 3 horas durante el día, por medio de un sensor Piranómetro (Modelo LI-200s) conectado a un integrador (Li-cor, Modelo LI-500) de la Lambda Co.

Los termómetros de mínima y máxima se colocaban a dos niveles; en la superficie del suelo, y a 150 cm de altura, y se leían al finalizar el ciclo de mediciones.

B. Determinación del potencial osmótico foliar.

Para las determinaciones del potencial osmótico se tomaban muestras de hojas de ambas especies, en las mismas horas en que se registraban las temperaturas, durante las horas diurnas. En el caso de las horas con temperaturas mínimas (4:00 a 7:00 am), estos intervalos se reducían a dos horas. Las muestras eran inmediatamente envueltas en papel de aluminio y sumergidas en nitrógeno líquido*, contenido

*Al colocar las muestras en el nitrógeno líquido, eliminamos el potencial de presión ($\psi_h = \psi_p + \psi_\pi$) y logramos aislar el componente restante del potencial hídrico: el potencial osmótico.

en un termo, hasta que las hojas tomaran la temperatura del nitrógeno líquido (-196°C); lo que se detectaba por el cese de desprendimiento de vapor dentro del recipiente (más o menos 40 segundos). Luego, se sacaban del papel de aluminio, se colocaban en tubos de ensayo pequeños herméticamente sellados, y se transportaban al laboratorio en una caja con hielo. Para determinar el potencial osmótico, de cada muestra se tomaban discos de tejido (0.6 mm diámetro), los cuales se colocaban en una cámara de muestras (Modelo C-52), conectada a un microvoltmetro de punto de rocío (HR 33 Dew Point Microvoltmeter de la Wescor Inc.). Al cabo de 45 minutos, tiempo aproximado en que se logra un equilibrio entre la muestra y la cámara, se tomaban las medidas en microvoltios (μV). Los valores en μV obtenidos se transformaban en valores de potencial osmótico (bares) mediante una curva de calibración, elaborada a partir de los valores obtenidos a través de discos de papel de filtro inmersos en soluciones diferentes de molalidad conocida, y, colocadas en la cámara de muestras. La molalidad se convertía en valores de potencial osmótico por medio de una tabla (Apendice A). Lograda esta curva de calibración, los valores de μV para cada una de las muestras eran fácilmente transferidos a valores de potencial osmótico. Los valores del potencial osmótico de cada una de las muestras tomadas a di-

ferentes horas se graficaban a lo largo del ciclo de 24 horas para cada una de las especies.

C. Determinación de azúcares solubles en hojas y tallos.

Para hacer estas determinaciones, se tomaban muestras todos los meses a lo largo de un ciclo diario, en las mismas horas en las cuales se tomaban los datos de temperatura. Estas muestras tomadas en el campo se encerraban en bolsas de polieteno bien selladas y de inmediato eran colocadas en un termo con hielo hasta llegar al laboratorio, donde se secaban en una estufa a 40°C durante tres a cuatro días. Cuando las muestras estaban lo suficientemente secas se pulverizaban, y se determinaba la presencia de azúcares solubles mediante el método de Antrona (Allen, 1974). Este método comprende las siguientes etapas:

1. Preparación de los reactivos.

1.1 Solución de glucosa. 0.250 g de D-glucosa en agua y se diluyen hasta 1 litro (1 ml \approx 0.25 mg de glucosa). De esta solución se preparan los estándares para la elaboración de la curva de calibración.

1.2 Reactivo Antrona. Se disuelven 760 ml de ácido sulfúrico concentrado en 330 ml de agua destilada. Este se coloca dentro de un baño con hielo, mientras se hace

la mezcla. Luego se le agrega 1 g de antrona y 1 g de tiourea y se mezclan por medio de un agitador magnético. La solución se transfiere después a una botella 'oscura' y se pone en el refrigerador manteniéndola a una temperatura de 1.0°C.

2. Procedimiento.

Las especificaciones del procedimiento pueden ser consultadas en Allen, 1974. Este procedimiento consiste en extraer con agua destilada las distintas muestras previamente pulverizadas. Luego de filtradas, las soluciones extraídas se colocan en tubos de ensayo grandes. A cada uno de estos se les agrega la antrona y puestos en ebullición durante diez minutos (tiempo en que la glucosa alcanza su máxima densidad óptica). Después la densidad óptica se mide (625 nm, Spectronic 20, Bausch and Lomb Corp.) utilizando como referencia agua destilada. Con las densidades obtenidas para los estándares de la solución de glucosa, se construye una curva de calibración en la cual el valor de mg de glucosa se obtiene por extrapolación. Estos valores de mg de glucosa por muestra se llevaron a porcentaje de azúcares solubles/muestra.

D. Determinación de la sensibilidad de tejidos a las temperaturas congelantes.

El método utilizado para determinar las temperaturas en las cuales se observaba daño en los tejidos, fué el descrito por Steponkus y Lanphear (1967), método refinado del TTC para determinar daño a tejidos. Se tomaron muestras de ambas especies; en el caso de *P. sericea* se cortaban ramas y se colocaban dentro de vasos de precipitado con agua; mientras que de *E. spicata* se tomaban plantas enteras y se metían en bolsas plásticas. Ambas especies se llevaban al laboratorio, donde se mantenían en una cámara ambiental la cual simula al máximo las condiciones existentes en el páramo. Este método consiste en colocar muestras de la planta en pequeños tubos de ensayo, sellados herméticamente, en un baño refrigerante con temperatura graduable (utilizamos como mezcla del baño etanol 95%). Se parte de una temperatura inicial de 5°C (muestra de control) y se disminuye, sucesivamente, 5°C cada dos horas, hasta llegar a la temperatura final de -25°C. Después de dos horas en cada temperatura se retira una muestra de cada tipo para su análisis. Luego, las muestras se dejaban descongelar durante doce horas, para determinar la supervivencia mediante la aplicación del TTC (para detalles ver Steponkus y Lanphear, 1967). Esta consiste en agregar, a cada una de las muestras, la solución de TTC (Cloruro trifenilo de tetrazolio) preparada en un bufer de Na_2HPO_4 - KH_2PO_4 y dejadas incubando por un pe

ríodo de 15 horas (temperatura ambiental). Luego del tiempo de incubación, estas se extraen en etanol 95% y por último a cada una de ellas se les determina la densidad óptica a 530 nm. Para determinar la temperatura a la cual se produce daño se utilizó el siguiente procedimiento: la cantidad de formazán producido por las distintas muestras expuestas a las temperaturas congelantes, es decir, sus absorancias, se expresa como porcentaje de la cantidad de formazán producido por las muestras de control, en nuestro caso las de 5°C (100.0%). Luego de obtener los porcentajes para cada una de las distintas temperaturas, se grafica el porcentaje de supervivencia de los tejidos en el eje de las y y la temperatura en el eje de las x. Como temperatura de daño por congelamiento se considera un porcentaje de supervivencia de tejido equivalente al 50%.

E. Análisis Térmico Diferencial (ATD).

Se trajeron del campo muestras de cada especie y se mantuvieron en una cámara de crecimiento hasta el momento de ser usadas para este análisis. Se utilizaron hojas jóvenes y adultas, médula y yema de *Espeletia spicata*; y tallos, hojas y yemas de *Polylepis sericea*. Para las pruebas con las hojas de *E. spicata*, se tomaron trozos de más o menos 5 cm x 1 cm, ya que las hojas completas no cabían

dentro de los tubos de ensayo; y la muestra de la médula del tallo era un cilindro de 2 cm de largo. Para las pruebas con *P. sericea*, las hojas se tomaban completas, con unas cinco hojuelas, y las del tallo medían 2 cm de largo. Las pruebas consistieron en lo siguiente:

Se insertaron termopares de cobre-constantan en los tejidos de las muestras. En cada una de las pruebas se emplearon dos réplicas de la misma muestra. Otro termopar se coloca en una muestra de tejido similar al utilizado en el experimento previamente desecada en una estufa (80°C durante 24 horas). Esta muestra seca se utiliza como referencia para detectar los cambios de temperatura que ocurrían en las otras dos muestras durante el congelamiento. Estas tres muestras, dos de prueba y la de referencia, se colocan en tubos de ensayo pequeños dentro de un portatubos de aluminio compacto, el cual actúa como reservorio de calor y estabilizador de la temperatura durante el congelamiento. El cilindro con las muestras se coloca en un baño refrigerante (Grant Instruments LTD), que permitía trabajar dentro del rango de +10°C y -30°C. Las temperaturas se inscriben continuamente en un registrador de carta (Cole Palmer Instruments). Dos tipos de experimentos se llevaron a cabo: 1. Con una tasa de enfriamiento constante ($\pm 15^\circ\text{C}$ /hora), y 2. Disminuyendo la temperatura gradualmente en

intervalos de 5°C y manteniendola durante un período de dos horas. En este tipo de experimento, una disminución gradual de 35°C (desde $+5^{\circ}\text{C}$ hasta -30°C) lleva un tiempo de catorce horas, lo cual daría en promedio $2.5^{\circ}\text{C}/\text{hora}$.

RESULTADOS

A. Microambiente de *Espeletia spicata* y *Polylepis sericea*

Para el análisis de los resultados se tomaron en cuenta las distintas tendencias a lo largo del ciclo anual. Es decir, se observaron las diferentes características de cada uno de los meses, tomando en consideración la época seca y la húmeda, para luego utilizar algunos meses representativos de cada época y analizar más a fondo las características observadas para cada una de las especies. Los promedios de temperatura diaria, a lo largo del ciclo anual se observan en las figuras 1a y 2a. Como las mediciones de la temperatura, durante un ciclo diario son puntuales, y en algunos casos tomadas en horas diferentes, para obtener la temperatura promedio se sumaron la máxima y la mínima, y se dividieron entre dos. En la figura se observan las temperaturas promedios de los tres niveles estudiados: 10 cm de profundidad del suelo, 5 cm sobre el suelo y 150 cm sobre éste. En ambos microambientes, durante los primeros meses, abril a junio, las temperaturas promedios diarias son más o menos altas (entre 5°C y 8°C). Luego van disminuyendo a medida que se alcanzan los meses de septiembre y diciembre (entre 3°C y 5°C). Y por último, durante los meses de ene

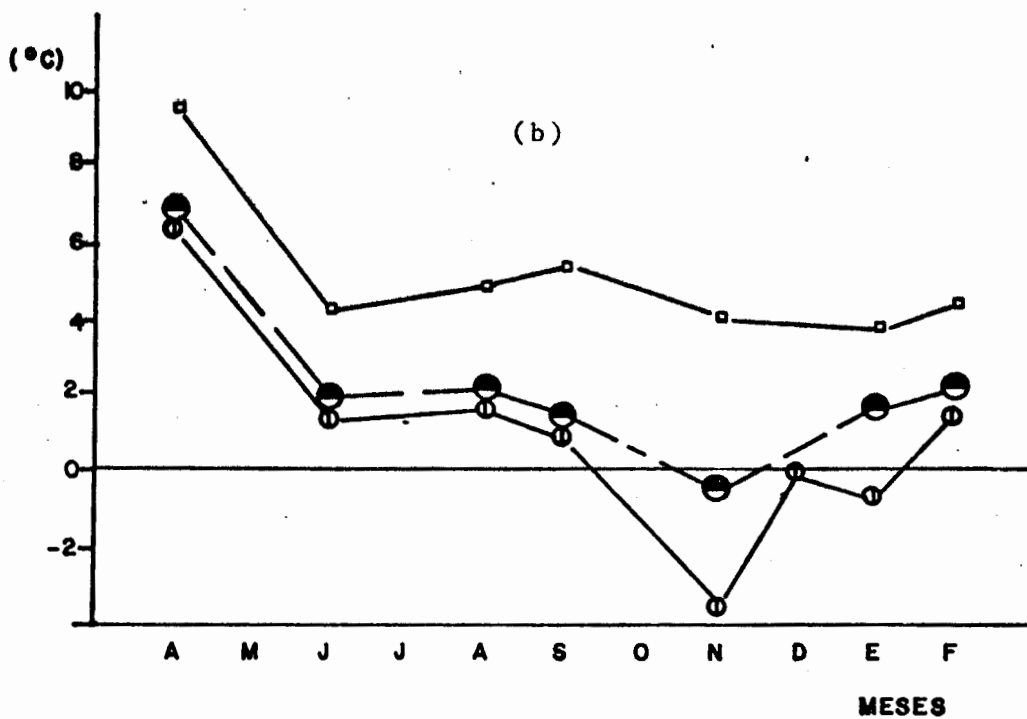
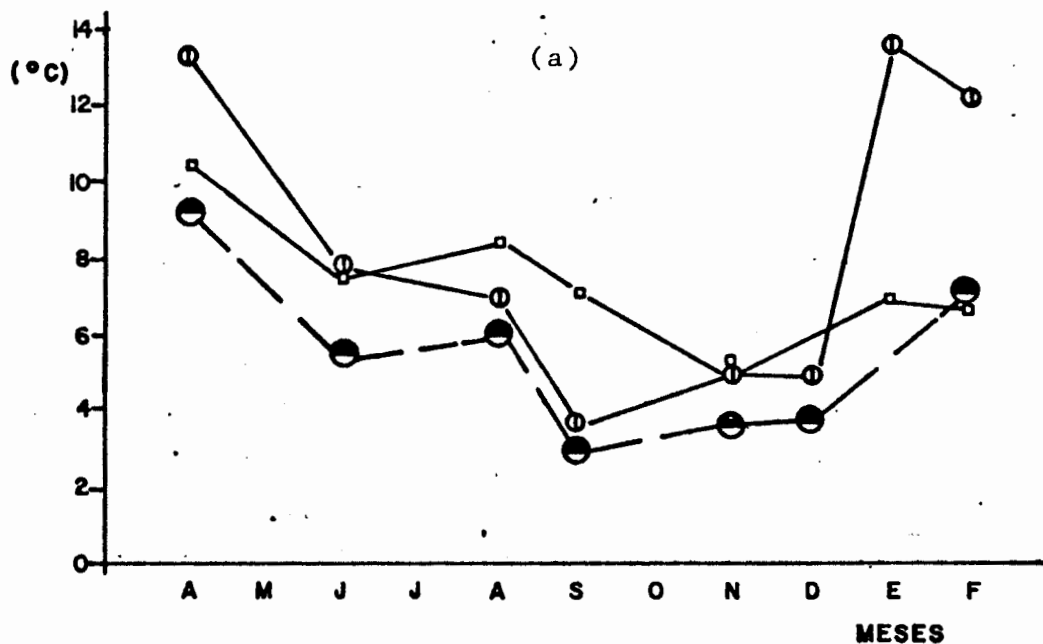


Figura 1a y 1b. Promedios (arriba) y mínimas (abajo) de temperatura diaria, a lo largo de un ciclo anual, para el micro ambiente de *E. spicata*: 10 cm > suelo (□-□), 5 cm > suelo (●-●), 150 cm > suelo (○-○).

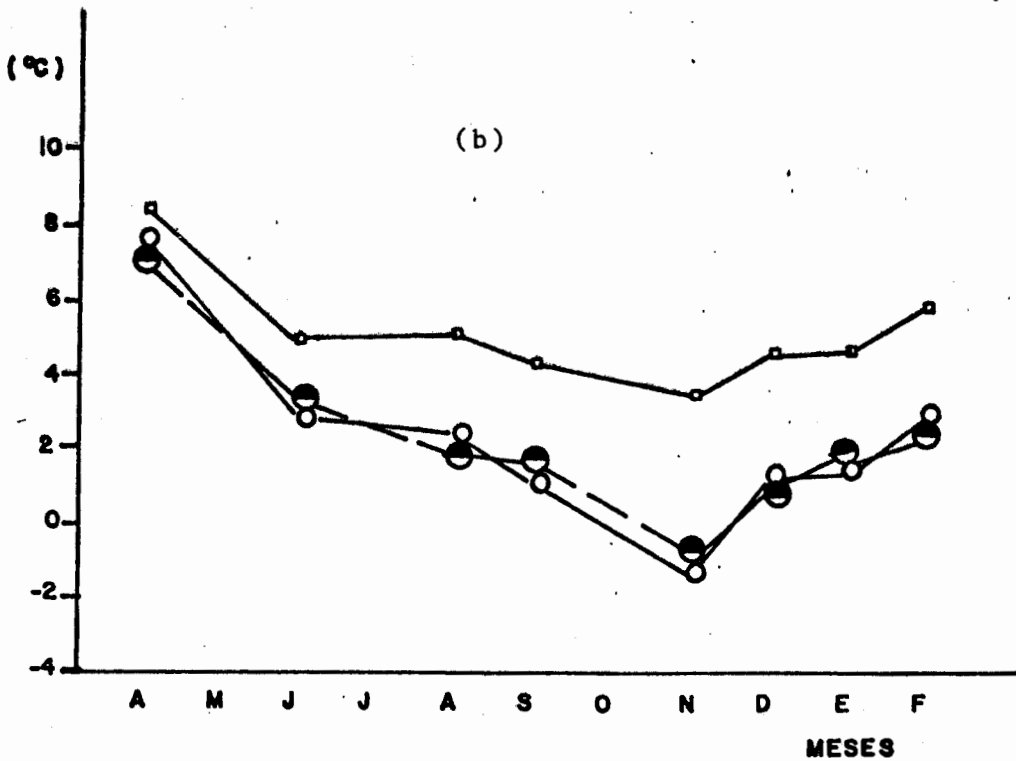
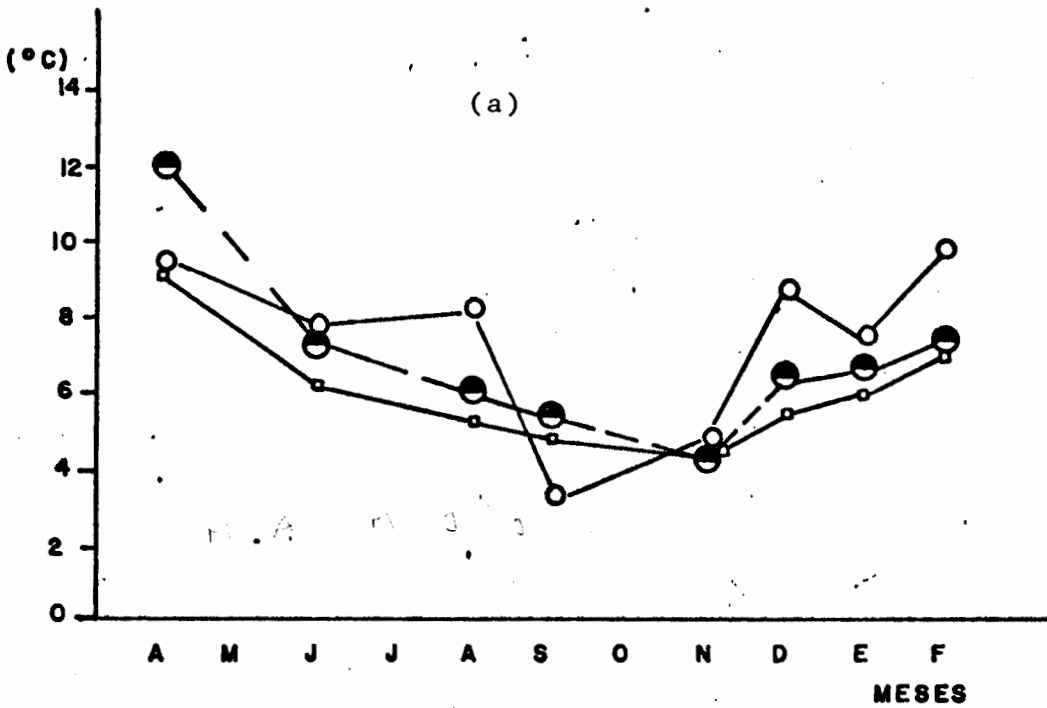


Figura 2a y 2b. Promedios (arriba) y mínimas (abajo) de temperatura diaria, a lo largo de un ciclo anual, para el microambiente de *P. sericea*: 10 cm > suelo (○—○), 5 cm > suelo (●—●), 150 cm > suelo (□—□).

ro y febrero, la temperatura promedio vuelve a aumentar (alrededor de 7°C).

En vista de que para este trabajo es más importante el estudio de las temperaturas congelantes, consideremos las temperaturas mínimas observadas para cada uno de los meses (figuras 1b y 2b). En cuanto a los dos niveles por encima del suelo, en el mes de abril, la temperatura mínima es bastante alta (alrededor de 7°C) en comparación con los demás meses. Luego, para los meses entre junio y septiembre, las temperaturas mínimas se encuentran alrededor de los 2°C. El mes de noviembre es el mes donde obtuvimos las temperaturas más bajas de todo el estudio (por debajo de los 0°C), y luego las mínimas para los meses de diciembre a febrero se encuentran entre 1°C y 2°C.

B. Temperatura de los tejidos en las dos especies.

En cuanto a las temperaturas de las plantas podemos observar en las figuras 3a y 3b las mínimas de cada mes para el tallo, las hojas y la yema de *E. spicata*. Para el tallo a los dos niveles vemos que la temperatura es un poco mayor al nivel superior que al inferior. Las temperaturas mínimas más altas de todo el estudio se encuentran durante el mes de abril (alrededor de 10°C). Luego durante los meses de junio, agosto y septiembre esta temperatura se

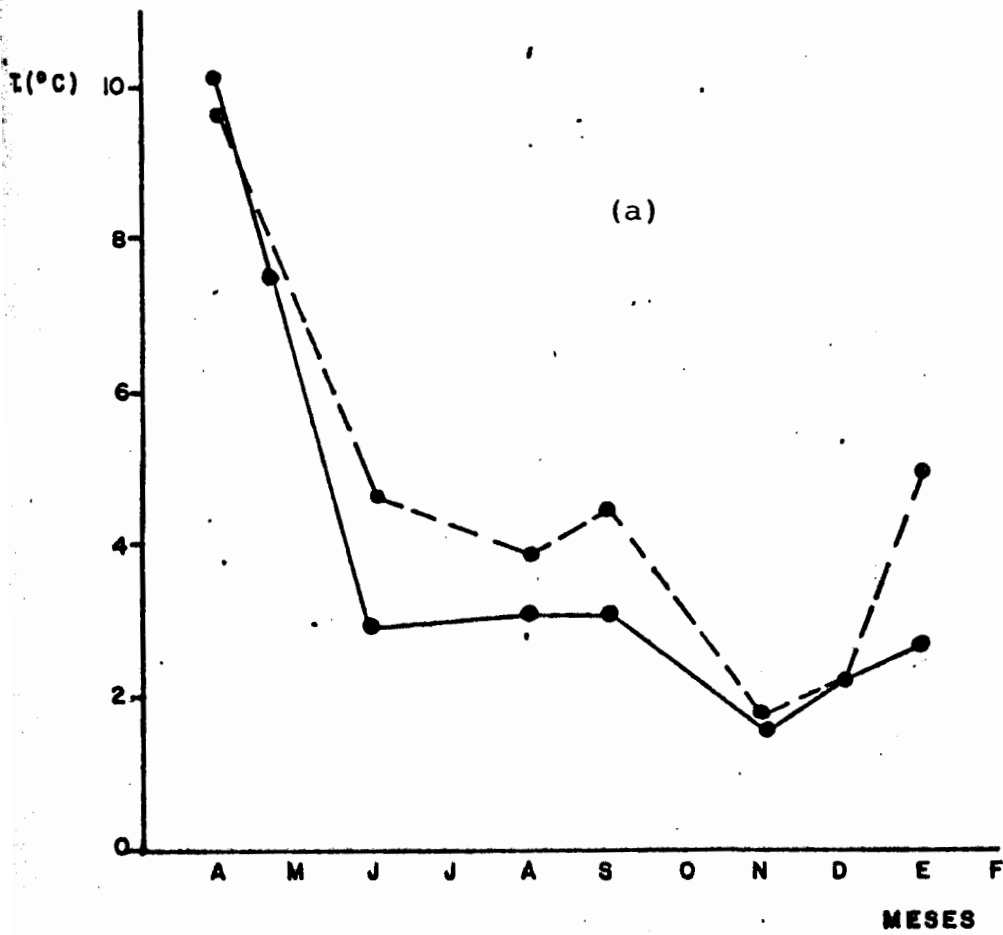


Figura 3a y 3b. Temperatura mínima para los dos niveles del tallo (arriba) y de la yema y las hojas (abajo) de *E. spicata*, a lo largo de un ciclo anual: 3a. tallo inferior (●-●-●), tallo superior (●-●). 3b. hoja joven (●-●-●), hoja adulta (○-○-○), yema (●-●).

encuentra alrededor de los 3°C; y para noviembre, el mes donde se registraron las temperaturas más bajas, el tallo a ambos niveles alcanzó una temperatura de 1.7°C. Y para diciembre y enero, las temperaturas se encuentran por encima de los 2°C. Las hojas de *E. spicata*, ambas jóvenes y adultas, mantienen la temperatura muy similar en cuanto a las mínimas de cada mes. El mes más caliente es abril donde las mínimas de las hojas están alrededor de 4°C. Luego los meses de junio, agosto y septiembre muestran temperaturas mínimas entre 1°C y 1.5°C. Durante los meses de noviembre, diciembre y enero, las temperaturas mínimas se encuentran por debajo de 0°C y en febrero esta es de 0.5°C. La yema también muestra la misma tendencia de las hojas, pero sus temperaturas siempre son mayores y en ningún momento alcanza temperaturas congelantes. Las mínimas siempre están por encima de 2°C a excepción de noviembre donde es de 0.8°C.

En la figura 4 observamos los resultados de las temperaturas mínimas, a lo largo del ciclo anual para *P. sericea*. El tallo y las hojas de esta especie siguen más o menos la misma tendencia que encontramos para su microambiente. El mes de temperaturas mínimas más altas es abril con 6°C para el tallo y 4.5°C para las hojas. Entre los meses de junio y septiembre, la temperatura está entre 1°C y 3°C, y

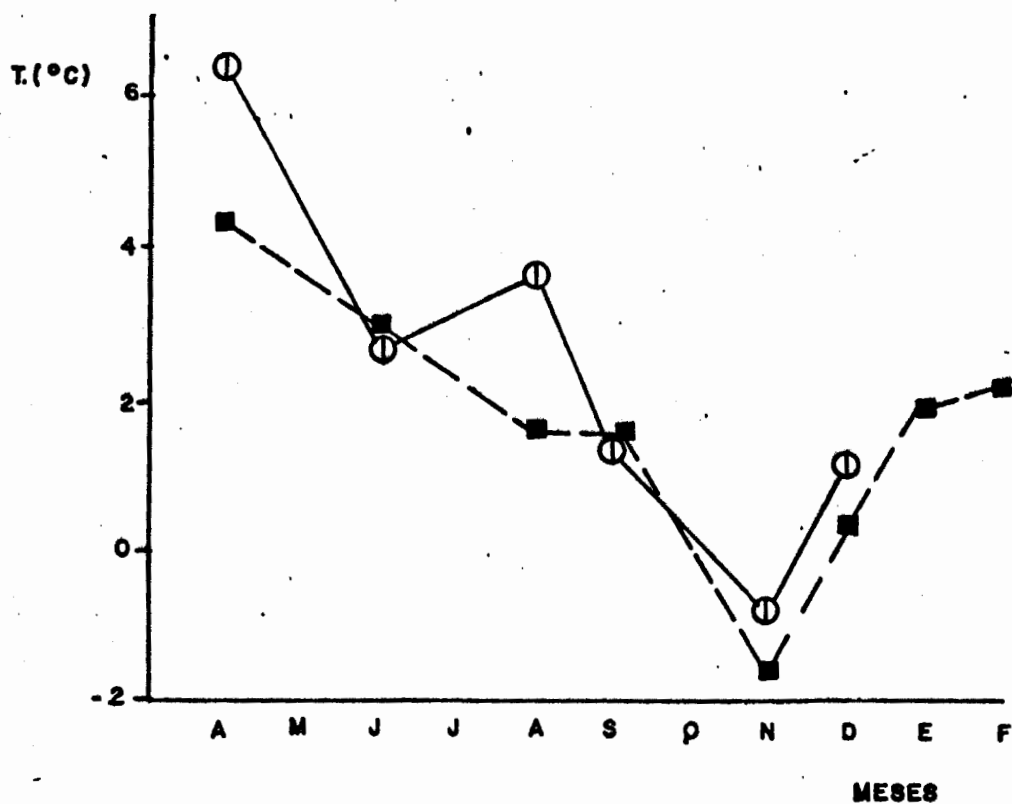


Figura 4. Temperatura mínima del tallo y las hojas de *P. sericea*, a lo largo de un ciclo anual: tallo (●—●), hoja (■--■).

las mínimas por debajo de los 0°C solo se observan durante el mes de noviembre, cuando el tallo alcanza una temperatura de -0.8°C y las hojas de -1.6°C . Ya para los meses de diciembre, enero y febrero la temperatura se encuentra por encima de los 0°C .

Tomando en consideración nuestros resultados, podíamos escoger como mes representativo de la época húmeda al mes de abril porque muestra las temperaturas mínimas más altas. Pero para este mes no se construyeron los mapas térmicos de las especies, ni se pudieron llevar a cabo las pruebas del potencial osmótico, lo que no nos permitiría hacer comparaciones entre los distintos parámetros analizados. Por lo tanto, decidimos seleccionar al mes de junio, en el cual las temperaturas todavía son bastante altas y disponíamos de los perfiles térmicos de las especies. En cuanto a la época seca, consideramos a febrero como el mes más representativo. Y por último, tomamos en cuenta al mes de noviembre por dos razones: primero, por ser un mes donde hay una transición entre las dos épocas; y segundo, porque durante este mes se observaron las temperaturas más bajas de todo el estudio.

A continuación, analizaremos detalladamente, para cada una de las especies; los resultados obtenidos de los per

files térmicos, potencial osmótico, concentración de azúcares solubles y análisis térmicos de estos tres meses seleccionados. Los resultados de los otros meses aparecen en tablas dentro de los apéndices B, C y D. En cuanto al potencial osmótico y la concentración de azúcares, tomamos al mes de septiembre como representativo de la época húmeda. Esto se debe a que durante el mes de junio no se realizaron estas pruebas. Para los otros dos meses, noviembre y febrero, sí se llevaron a cabo todos los estudios.

C. *Espeletia spicata*

1. Perfiles térmicos

1.1 Mes de junio

En la figura 5 se muestran los resultados correspondientes al mes de junio. Se puede apreciar que durante el ciclo diario, la temperatura ambiental en los dos niveles, cerca del suelo y a 150 cm sobre este, nunca alcanza valores de temperaturas congelantes; es decir, nunca descienden por debajo de 0°C , siendo las mínimas observadas 1.4°C cerca del suelo y 1.8°C a 150 cm sobre el suelo. La temperatura mínima en ambos niveles se registró a las 6:00 am. Las temperaturas máximas obtenidas, para ambos niveles, durante el ciclo completo ocurrieron a las 16:00: 14.2°C y 8.8°C cerca del suelo y a 150 cm sobre este, respectivamen

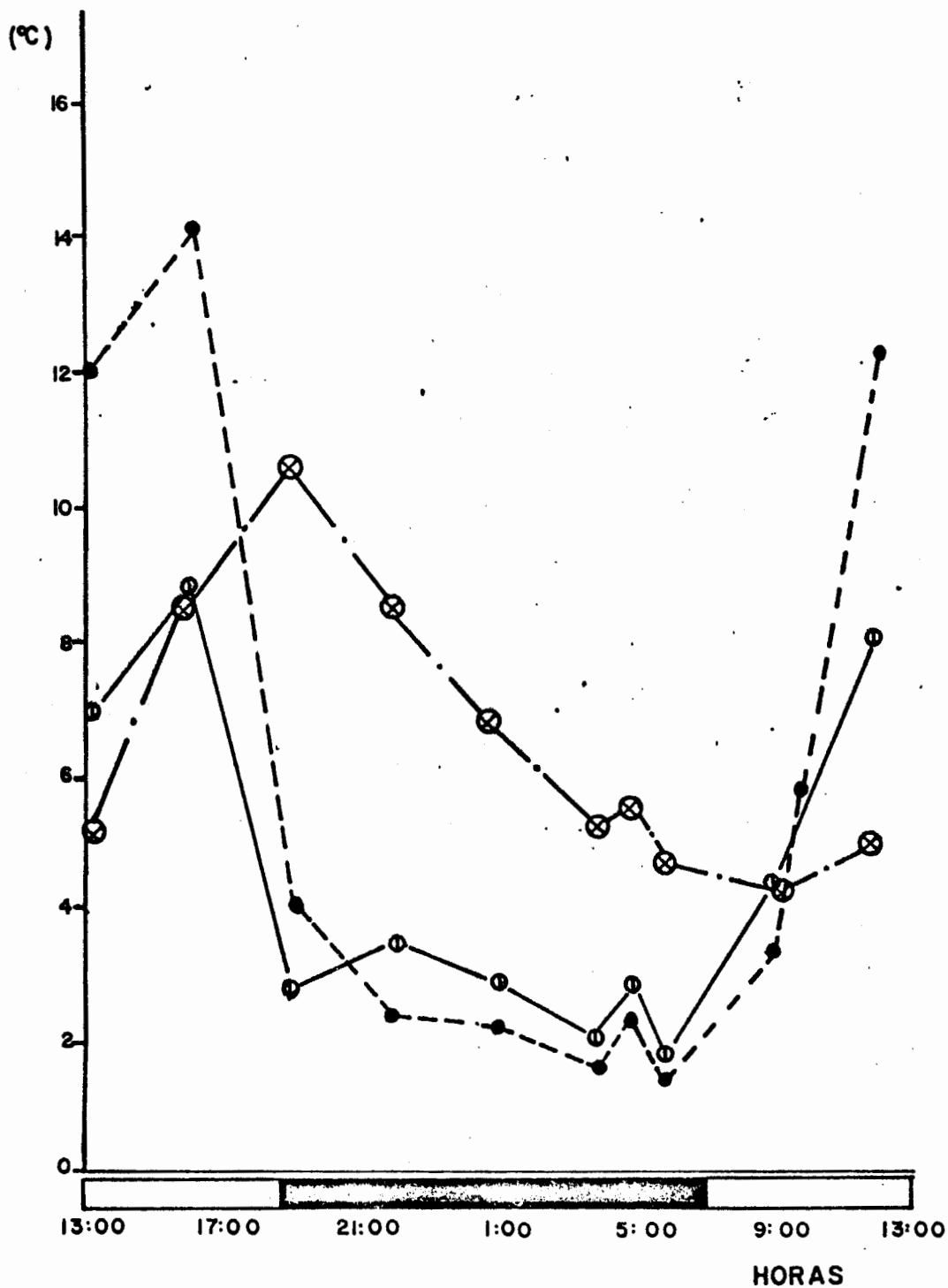


Figura 5. Ciclo diario de temperatura para el microambiente de *E. spicata* (mes de junio): 10 cm < suelo (●---●), 5 cm > suelo (○-.-○), 150 cm > suelo (○—○).

te. Durante las horas en que el sol comienza a ocultarse (entre las 16:00 y 19:00) se produce un rápido descenso de la temperatura, el cual se acentúa más cerca del suelo con una tasa de $3.5^{\circ}\text{C}/\text{hora}$, mientras que a 150 cm sobre el suelo es de $2.0^{\circ}\text{C}/\text{hora}$. Durante toda la noche se observa una tasa de enfriamiento bastante lenta ($0.25^{\circ}\text{C}/\text{hora}$) para ambos niveles. Luego de alcanzar las mínimas temperaturas a las 6:00, comienza a aumentar rápidamente, también en este caso a una tasa mayor cerca del suelo ($3.0^{\circ}\text{C}/\text{hora}$) que a 150 cm sobre el suelo ($1.3^{\circ}\text{C}/\text{hora}$).

En el suelo, a 10 cm de profundidad, observamos el desplazamiento de las horas en que ocurren las temperaturas máximas y mínimas. Así, tenemos que para las 19:00, cuando ambos niveles sobre el suelo han disminuido rápidamente, a 10 cm de profundidad se observa el máximo de 10.6°C . La mínima a este nivel se alcanza a las 9:00 (4.3°C) cuando sobre el suelo la temperatura está aumentando.

Estos resultados muestran que la máxima variación en temperatura entre los niveles medidos la encontramos a 5 cm por encima del suelo, donde se registraron la mayor (14.2°C) y la menor (1.4°C) temperatura durante el ciclo diario. Además, la menor variación de temperatura se presenta a 10 cm de profundidad con una diferencia de 6.3°C entre máxima y mínima.

En cuanto a la humedad relativa, el aire se mantiene bastante húmedo (sobre 90%) durante las horas del día. Luego, durante las horas de la noche y las primeras horas del siguiente día, esta disminuye un poco, pero aún permanece por encima de 80%.

Con respecto a la radiación, esta se mantiene más o menos constante con valores de 622.8 y 632.9 watt/m² en las horas de la tarde. En las horas de la mañana, la radiación es bastante baja (63.3 watt/m²), y al mediodía alcanza un valor de 759.5 watt/m².

Como ya mencionamos en la metodología, la temperatura del tallo se midió a dos niveles: inferior (15 cm sobre el suelo) y superior (15 cm por debajo de la roseta). En las figuras 6 y 7 se presentan los resultados para ambos niveles del tallo, en los cuales son notables tres aspectos: en primer lugar, la gran constancia que se nota en la temperatura en ambos niveles. El nivel inferior presenta a lo largo del ciclo, una oscilación de más o menos 2°C (entre 4.0°C y 6.0°C). Aunque a nivel del tallo superior existe una mayor variación de temperatura en comparación con el inferior (a pesar de que la variación en la temperatura del aire es menor) observamos una gran amortiguación de la temperatura durante el ciclo diario. Esta variación es de más o menos 3.5°C (entre 2.5°C y 6.0°C). Segundo, durante las

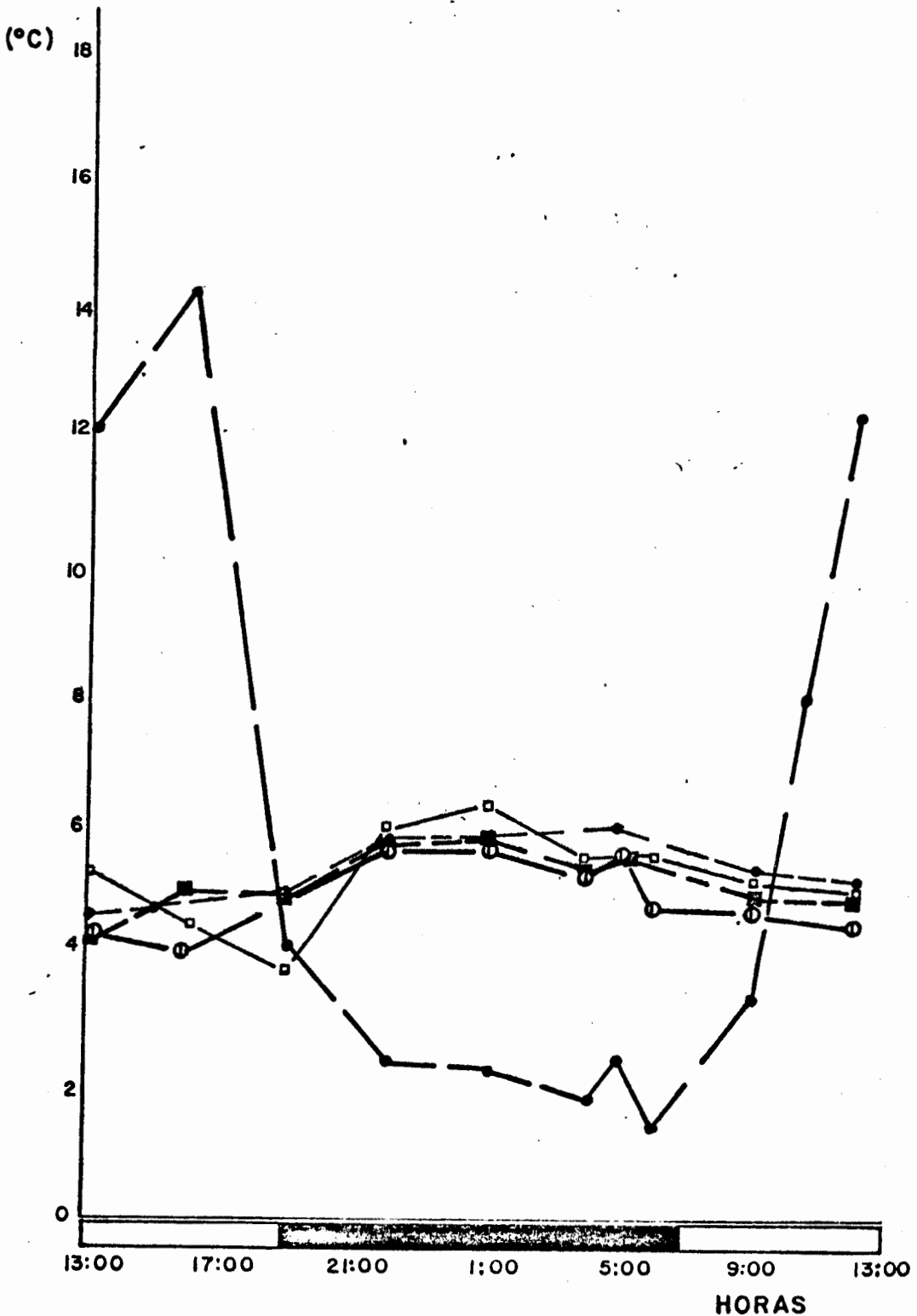


Figura 6. Ciclo diario de temperatura para el tallo cerca del suelo, de *E. spicata* (mes de junio): Aire a 5 cm > suelo (●—●), tallo inferior N (○—○), tallo inferior S (●--●), tallo inferior E (◻-◻), tallo inferior W (◻-◻).

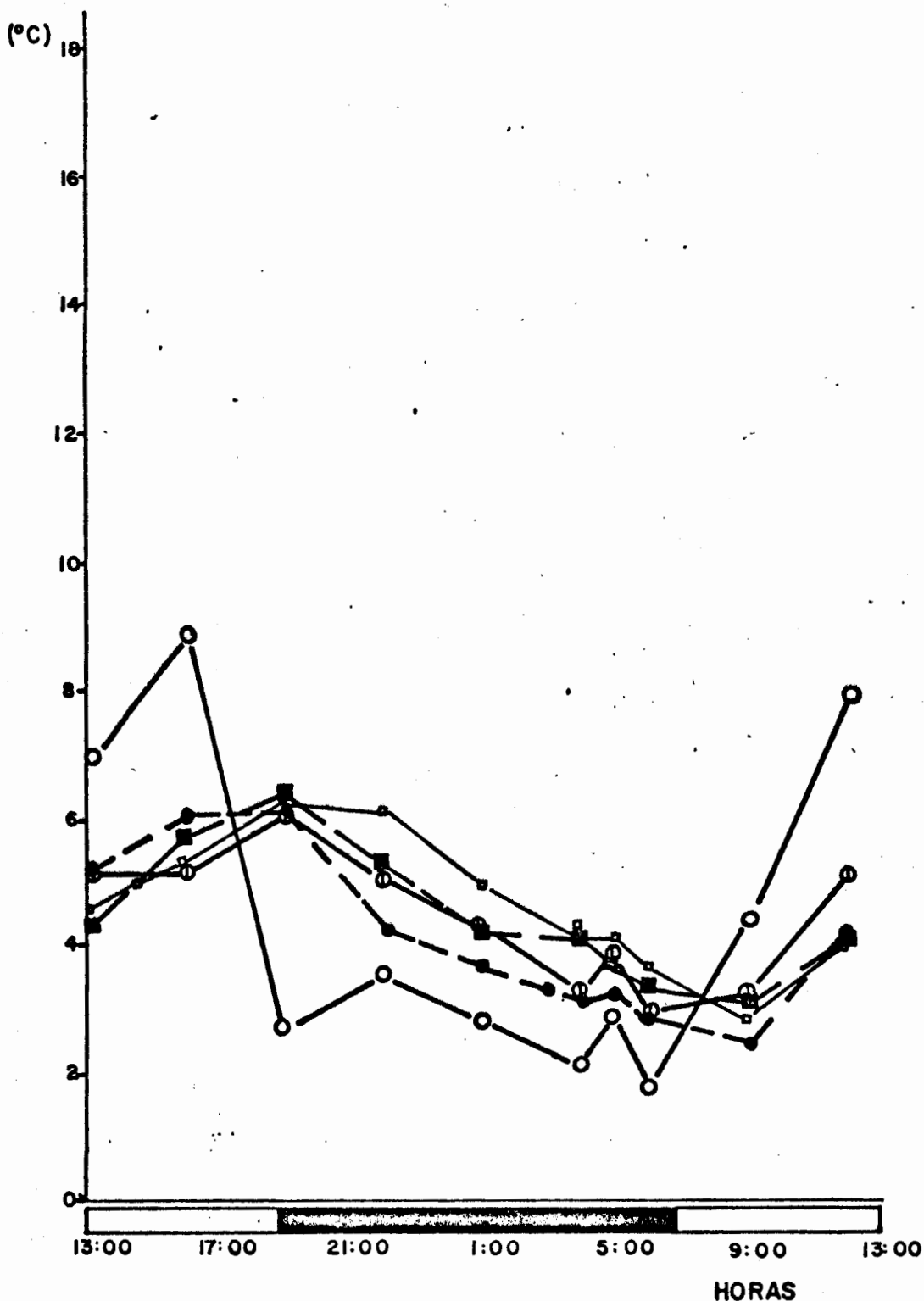


Figura 7. Ciclo diario de temperatura para el tallo cerca de la roseta, de *E. spicata* (mes de junio): Aire a 150 cm > suelo (○—○), tallo superior N (●—●), tallo superior S (●---●), tallo superior E (□—□), tallo superior W (■---■).

horas nocturnas, la temperatura del tallo a ambos niveles se mantiene por encima de la ambiental, aunque para el nivel superior del tallo la temperatura se acerca más a la ambiental. Finalmente, se encuentra que, para ambos niveles, las distintas exposiciones no ejercen ninguna influencia sobre la temperatura ya que la diferencia entre ellas (Norte, Sur; Este y Oeste) es mínima.

En las hojas adultas (figura 8); durante las horas diurnas la temperatura en las distintas orientaciones es superior a la temperatura ambiental (150 cm sobre el suelo). Al comienzo de la noche (19:00), la temperatura en las diferentes orientaciones es bastante cercana a la ambiental. En las horas nocturnas, el patrón de comportamiento se invierte; en relación a la temperatura ambiental a 150 cm sobre el suelo, que es la que más nos interesa ya que es más o menos a esta altura que se encuentran las hojas analizadas, encontramos que en todas las orientaciones la temperatura foliar es siempre menor. En cuanto a las distintas orientaciones, durante el día existe una gran diferencia de temperatura. La orientación Este es la de mayor calentamiento durante la mañana y alcanza su máximo durante las horas del mediodía (20.8°C). El calentamiento en las otras tres orientaciones es menos rápido que la orientación E y alcanzan sus máximas (a las 16:00) con temperaturas de 16.6

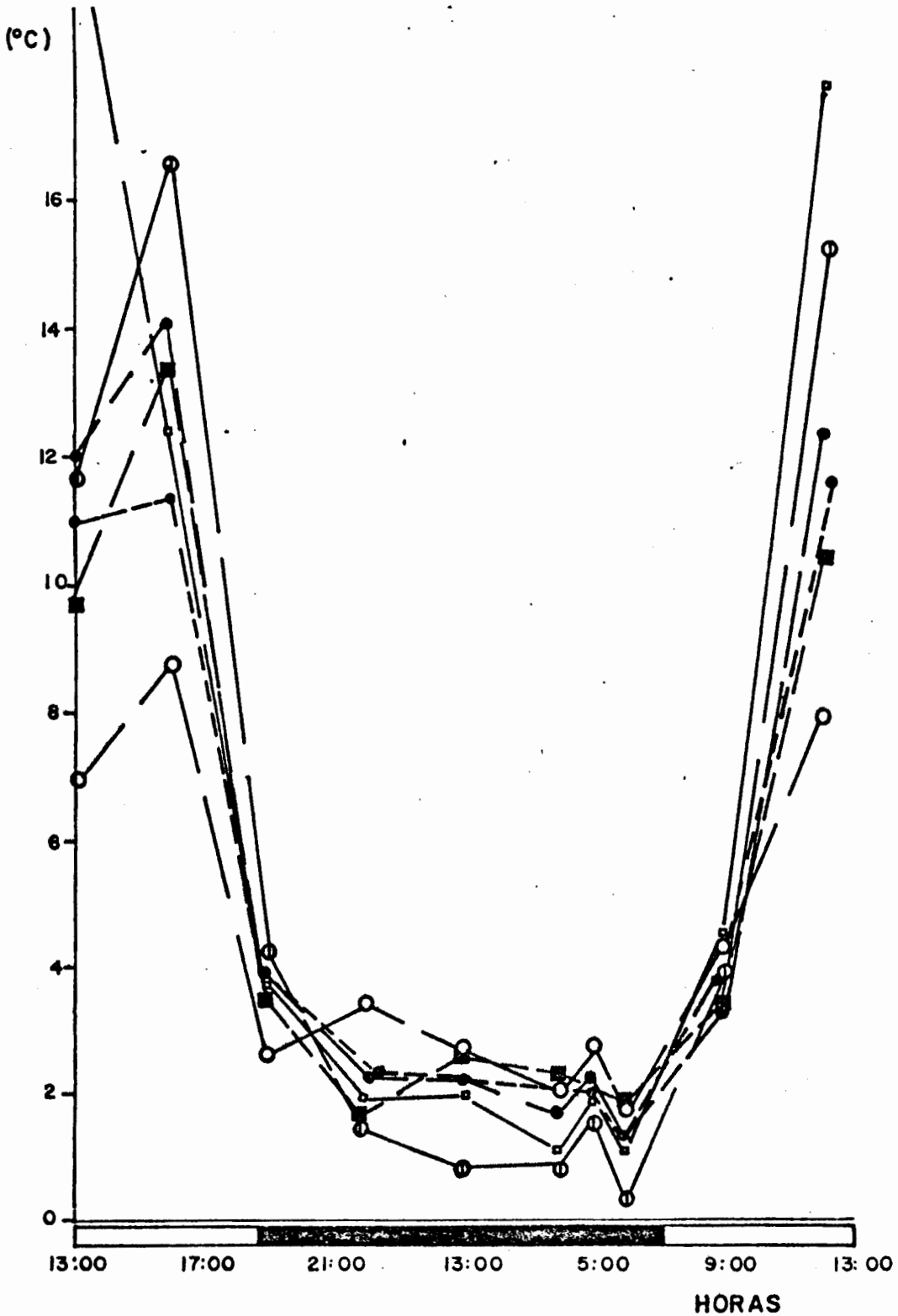


Figura 8. Ciclo diario de temperatura para las hojas adultas de *E. spicata* (mes de junio): Aire 150 cm > suelo (○—○), hoja adulta N (○—●), hoja adulta S (●—●), hoja adulta E (■—■), hoja adulta W (■—■).

°C para la orientación Norte, 13.4°C para la Oeste y 11.4°C para la Sur. Durante la noche, las exposiciones E y N son las que alcanzan las menores temperaturas.

En la figura 9a se muestran los resultados correspondientes a las temperaturas registradas para las hojas jóvenes. Se observa que las tendencias son las mismas que para las hojas adultas; durante las horas del día, la temperatura foliar, en sus cuatro orientaciones, es mayor a la ambiental a 150 cm sobre el suelo, mientras que durante la noche ocurre lo contrario. Cuando la máxima temperatura ambiental es de 8.8°C, a las 16:00, encontramos que las foliares se encuentran todas por encima de los 14.0°C. A comienzos de la noche ambas temperaturas ambiental y foliar convergen, y para el resto de la noche la temperatura foliar está por debajo de la ambiental. Luego de las 9:00, la temperatura foliar, una vez más, alcanza valores muy por encima de la ambiental.

Por otro lado, la yema (figura 9b) siempre mantiene su temperatura por encima de la ambiental, con excepción de las primeras horas de la mañana (7:00 a 9:00). Durante el día, la temperatura de la yema es similar a la de las hojas jóvenes y adultas, pero durante las horas nocturnas el enfriamiento es menor que para las hojas, lo que hace que se mantenga un tanto mayor que la temperatura ambiental. A

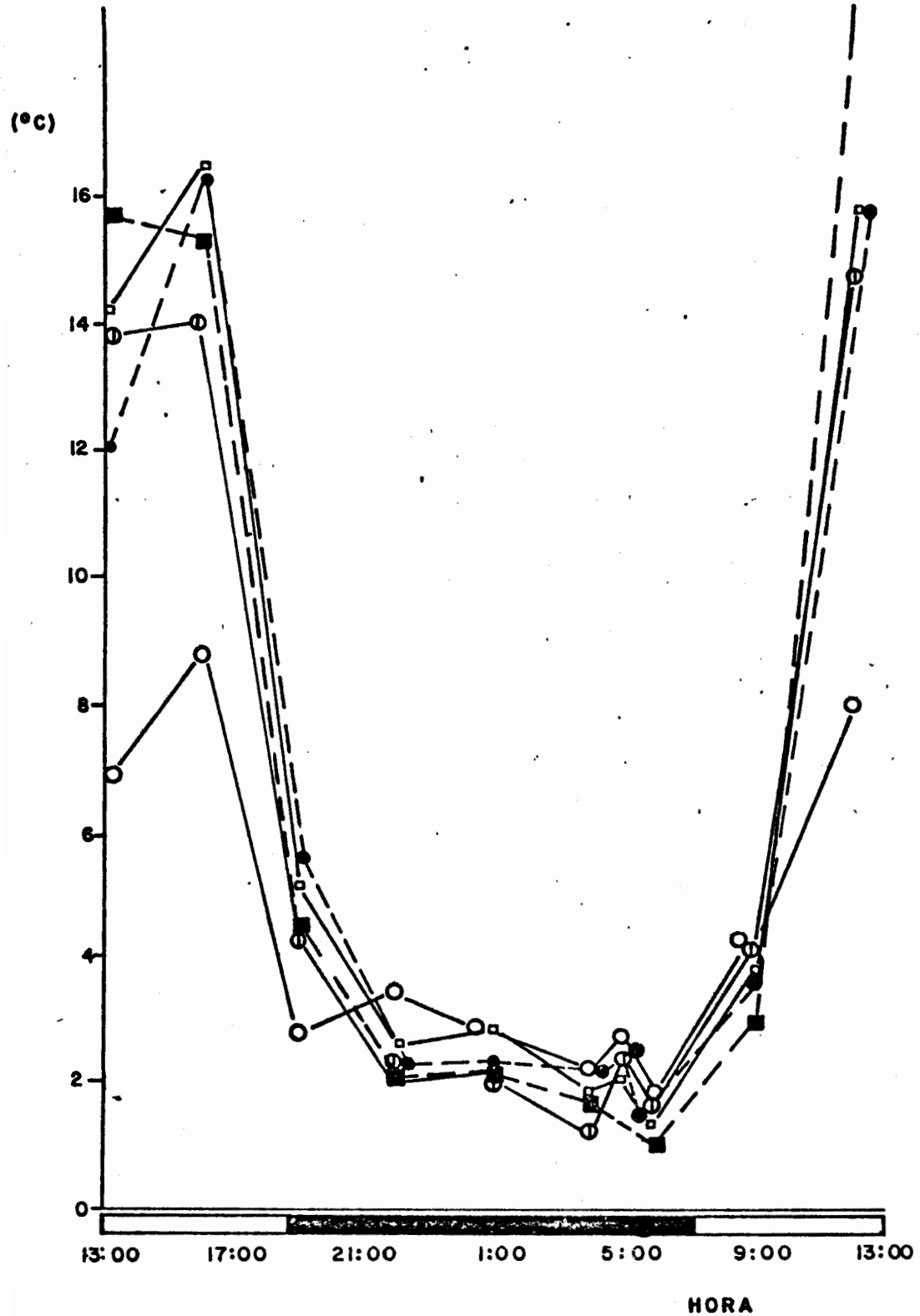


Figura 9a. Ciclo diario de temperatura para las hojas jóvenes de *E. spicata* (mes de junio): Aire a 150 cm > suelo (○—○), hoja joven N (○—|—○), hoja joven S (○—|—○), hoja joven E (□—|—□), hoja joven W (■—|—■).

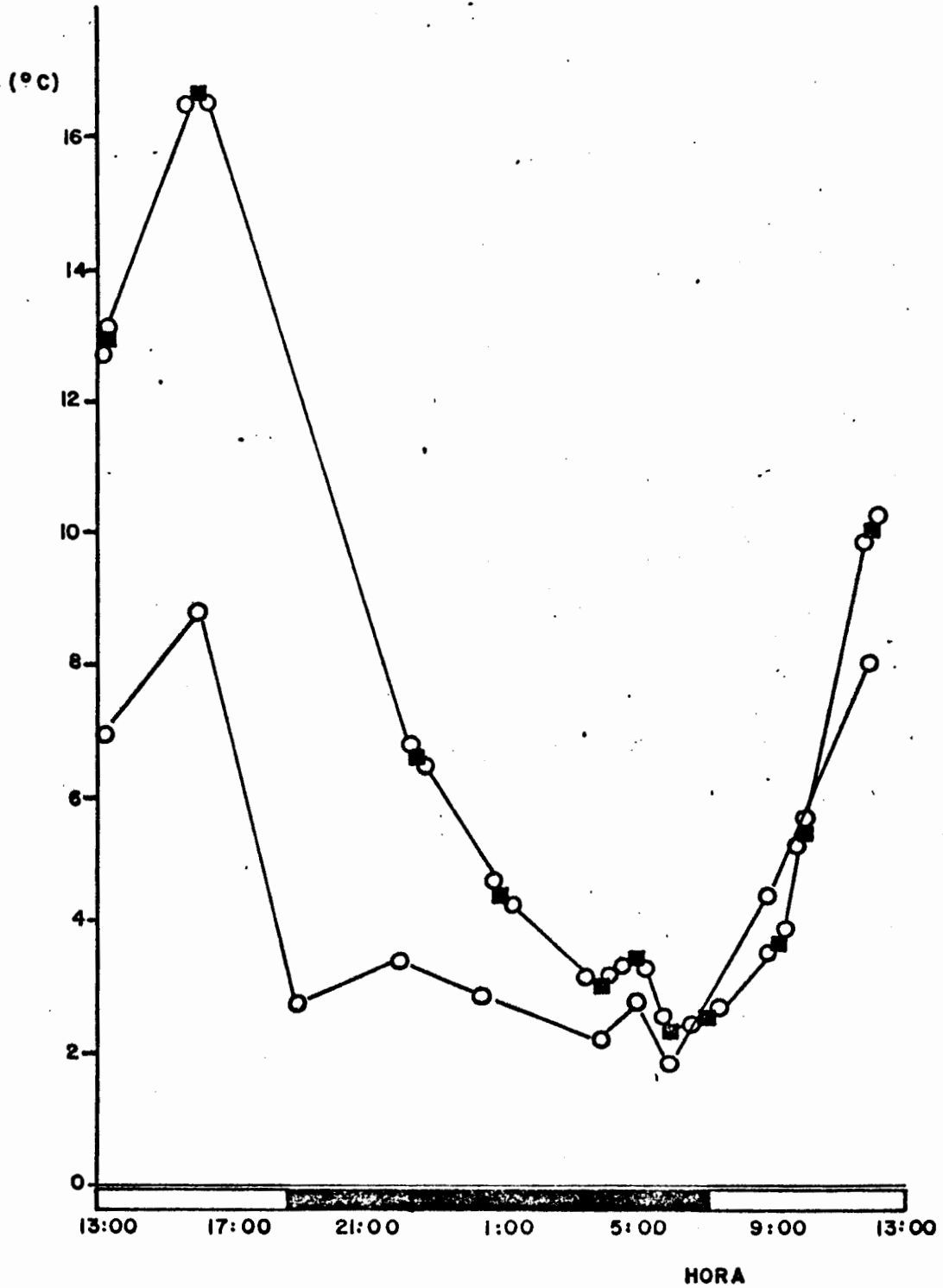


Figura 9b. Ciclo diario de temperatura para la yema de *E. spicata* (mes de junio): Aire a 150 cm > suelo (○—○), yema (■—■).

diferencia del tallo donde observamos una amortiguación importante de la temperatura, la protección que le dan las hojas de la roseta a la yema no funciona tanto como amortiguador de la temperatura, sino más bien como una forma de retardo en el ajuste a la temperatura ambiental. Esto trae como consecuencia, en primer lugar, una disminución del lapso de tiempo en que la yema está expuesta a las bajas temperaturas y, segundo, las temperaturas mínimas de la yema, como veremos más adelante, se mantienen por encima de la temperatura ambiental; durante todo el estudio no se observó que la yema alcanzara temperaturas por debajo de los 0°C . Es posible que en *Espeletia spicata*, los movimientos nictinásticos observados, además de la formación de una densa capa de hojas en crecimiento que constituyen la cúpula meristemática, operen a favor de que la yema no alcance en este caso temperaturas congelantes.

1.2 Mes de noviembre

En este mes, el cual lo consideramos como un mes de transición entre la época húmeda y la seca, se obtuvieron las temperaturas más bajas de todo el estudio, registrándose -3.6°C cerca del suelo y -2.4°C a 150 cm sobre este, en los termómetros de mínima.

La figura 10 muestra el ciclo diario de temperatura pa

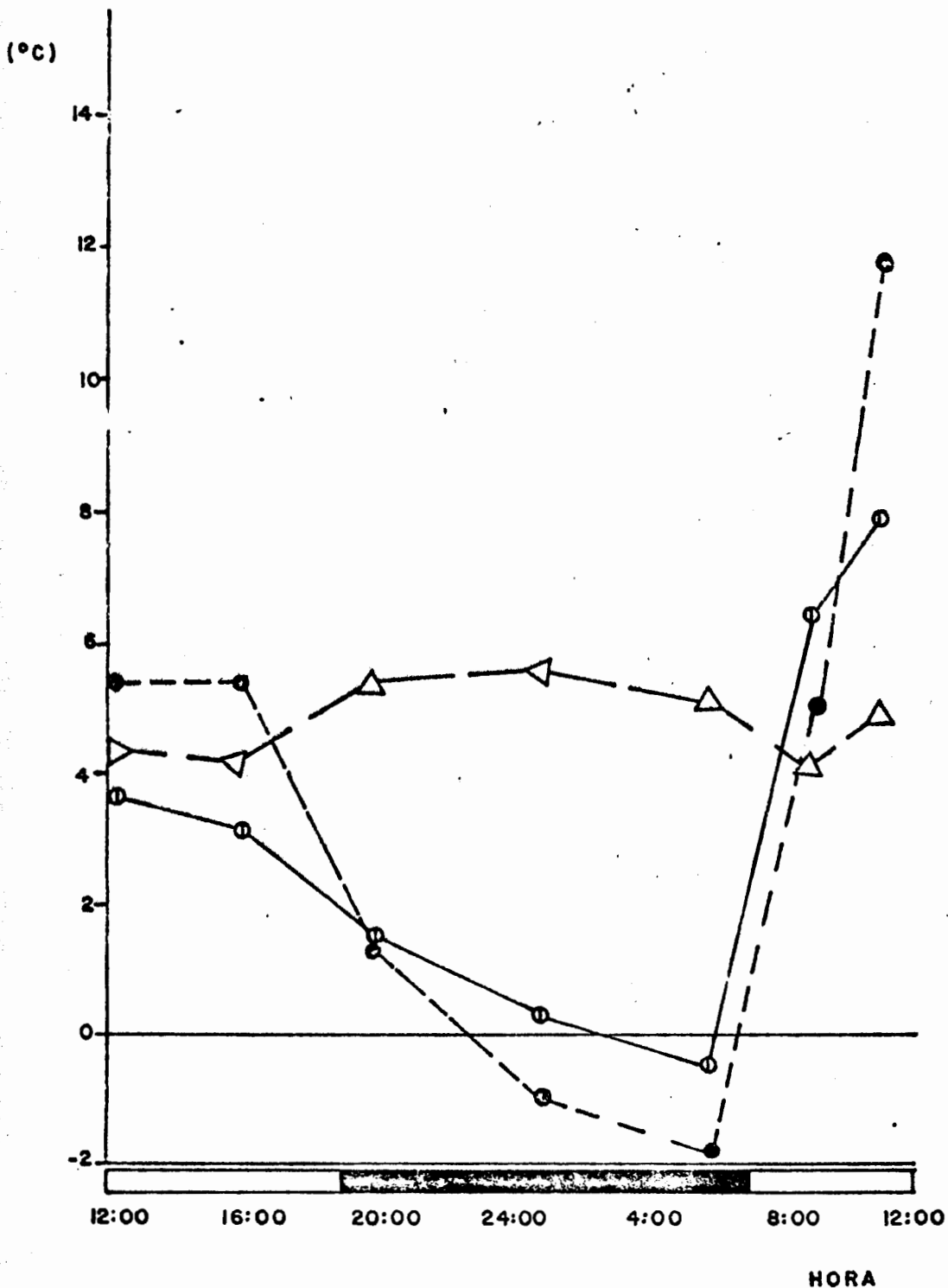


Figura 10. Ciclo diario de temperatura para el microambiente de *E. spicata* (mes de noviembre): 10 cm < suelo (Δ - Δ), 5 cm > suelo (\bullet - \bullet), 150 cm > suelo (\circ - \circ).

ra los tres niveles estudiados. Podemos observar que para los dos niveles del aire, la temperatura mínima se alcanzó a las 6:00, siendo -0.5°C a 150 cm sobre el suelo y -1.8°C a 5 cm sobre el mismo. Durante las horas del día (12:00 a 20:00) la temperatura a los dos niveles no sobrepasa los 6.0°C , lo que ocurre debido a la poca radiación solar recibida durante este período. La máxima se registró durante el segundo día (11:00), con 7.9°C a 150 cm sobre el suelo y de 11.8°C cerca del suelo. Es importante mencionar que cerca del suelo, la duración de las temperaturas por debajo del punto de congelamiento es de ocho horas (entre 23:00 y 7:00), mientras que a 150 cm sobre el suelo la duración es menor (entre 3:00 y 6:00). Creemos que estas temperaturas tan bajas se alcanzaron debido a lo despejado que estuvo esa noche además de que durante el día las temperaturas no alcanzaron valores muy altos debido a la nubosidad durante ese primer día de mediciones.

En este ciclo, la temperatura a 10 cm de profundidad del suelo muestra una gran estabilidad con una variación de solo 1.5°C entre 4.1°C (9:00) y 5.6°C (1:00). Vemos, una vez más, un desplazamiento de la máxima y mínima en comparación a los otros dos niveles. La mayor variación ocurre, de nuevo, cerca del suelo con una diferencia de 13.6°C entre máxima y mínima; a 150 cm sobre el suelo la variación

es de 8.4°C y, como ya mencionamos, para 10 cm de profundidad del suelo es de 1.5°C . La humedad relativa siempre se mantiene por encima de 85%.

En cuanto a la temperatura del tallo a los dos niveles durante el ciclo diario (figuras 11 y 12), en la parte inferior de este se encuentran los mismos tres aspectos observados durante el mes de junio: primero, la estabilidad de la temperatura del tallo, en comparación con la temperatura ambiental, a lo largo del ciclo diario; segundo, la temperatura del tallo se encuentra muy por encima de la ambiental durante las horas nocturnas; y tercero, tampoco se observa gran diferencia entre las temperaturas registradas en sus distintas exposiciones. En cuanto a la estabilidad de la temperatura del tallo, se encuentra que la máxima variación es de 3.5°C , dada por la mínima de 1.5°C a las 9:00, y la máxima de 5.0°C a las 12:00.

Respecto al segundo aspecto, durante las horas nocturnas cuando la temperatura ambiental está por debajo de los 0°C , la orientación N, la cual muestra la menor temperatura, todavía se encuentra por encima de los 3.0°C y no es sino hasta las 9:00 cuando el tallo alcanza su mínima temperatura de 2.0°C lo cual ocurre cuando la ambiental está por encima de los 6.0°C .

En lo que se refiere al tercer aspecto, no observamos

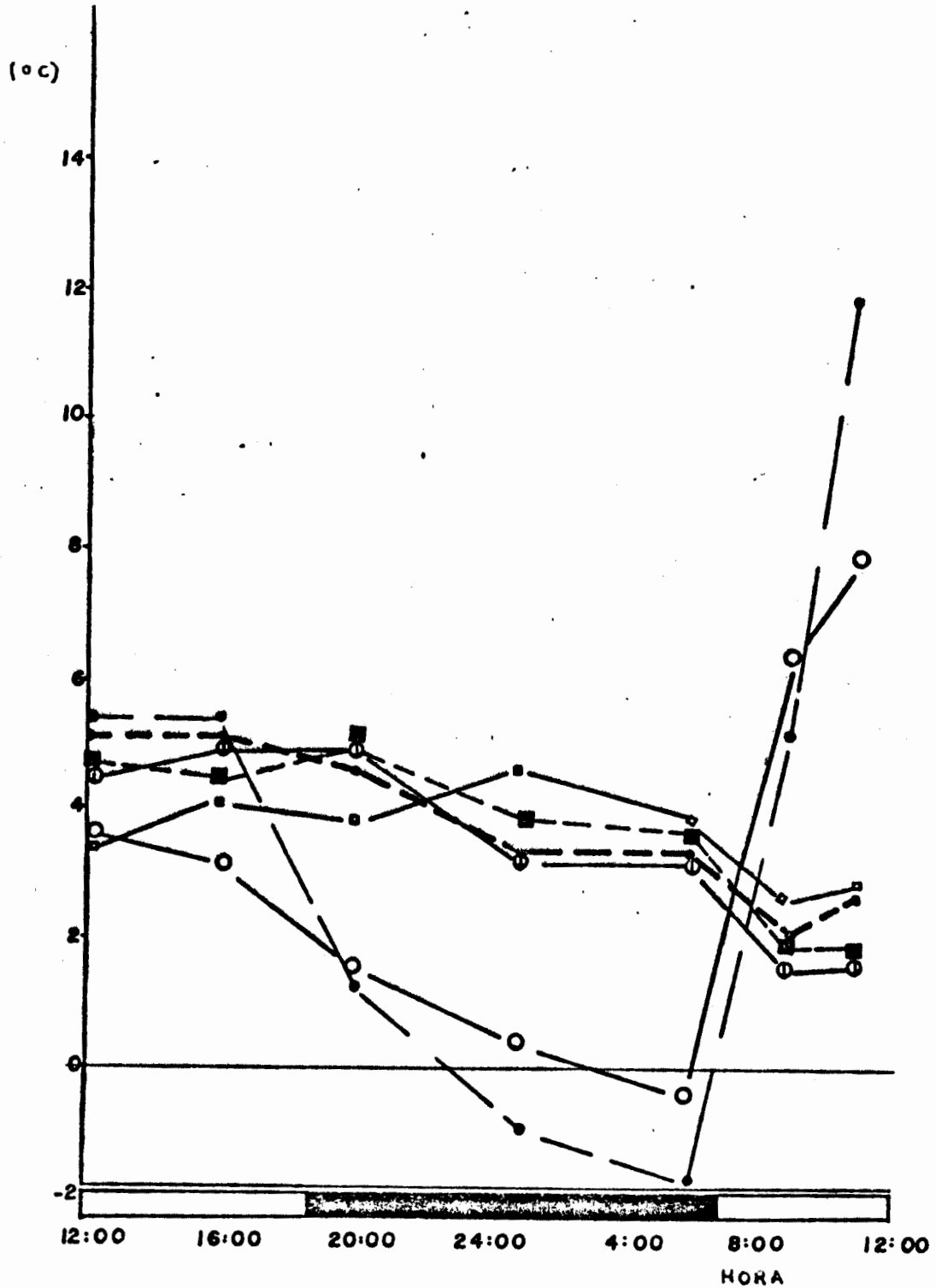


Figura 11. Ciclo diario de temperatura para el tallo cerca del suelo, de *E. spicata* (mes de noviembre): Aire 5 cm > suelo (●—●), aire 150 cm > suelo (○—○), tallo inferior N (○—○), tallo inferior S (●—●), tallo inferior E (■—■), tallo inferior W (■—■),

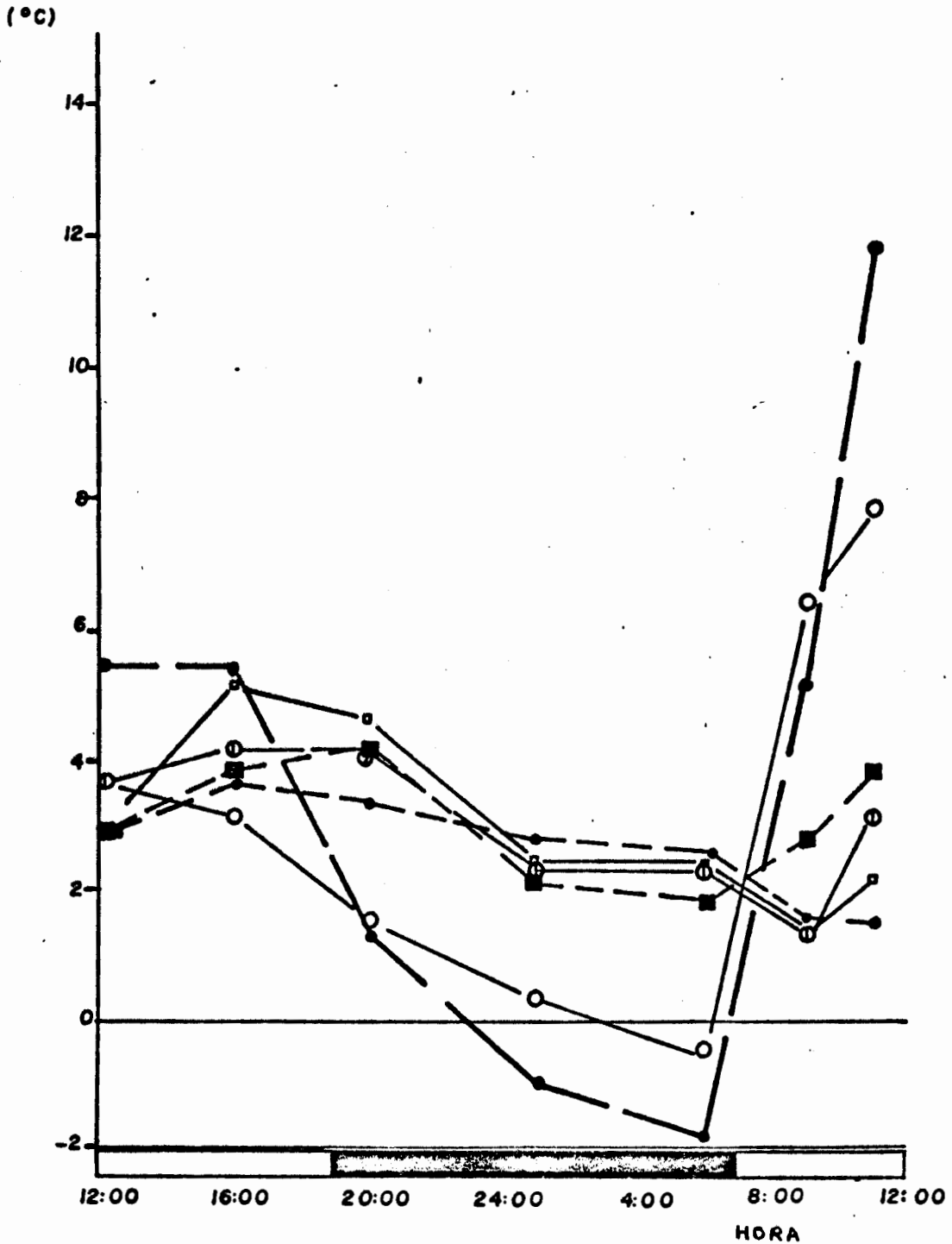


Figura 12. Ciclo diario de temperatura para el tallo cerca de la roseta, de *E. spicata* (mes de noviembre): Aire 5 cm > suelo (●—●), aire 150 cm > suelo (○—○), tallo superior N (●---●), tallo superior S (●---●), tallo superior E (□—□), tallo superior V (■---■).

en ningún momento, a lo largo del ciclo, una diferencia mayor de 1.8°C , tomando en cuenta las cuatro orientaciones.

La figura 12 muestra que para el tallo superior, el comportamiento de la temperatura es muy parecido al del tallo inferior. La poca variación en comparación al ambiente se manifiesta en los registros máximo y mínimo de 5.0°C y 1.5°C respectivamente, lo que de nuevo nos da una variación de 3.5°C . Una vez más, durante las horas nocturnas, la temperatura del tallo se encuentra por encima de la ambiental. Por ejemplo, a las 6:00, cuando la temperatura ambiental alcanza su valor mínimo (-0.5°C a 150 cm sobre el suelo), la temperatura del tallo se encuentra alrededor de 2.0°C . La temperatura mínima del tallo la registramos a las 9:00 (alrededor de 1.5°C) cuando la ambiental está por encima de los 5.0°C . En cuanto a las orientaciones, observamos que la máxima variación no es mayor de 1.5°C .

La figura 13 presenta los resultados para las hojas adultas, a lo largo de un ciclo diario, durante el mes de noviembre. En primer lugar, podemos ver que, al igual que en las mediciones de los meses anteriores, durante el día las temperaturas foliares se encuentran por encima de la ambiental, mientras que durante la noche esta situación se invierte. Alrededor de las 23:00, las temperaturas foliares y la ambiental se intersectan y para la 1:00 cuando la tempera-

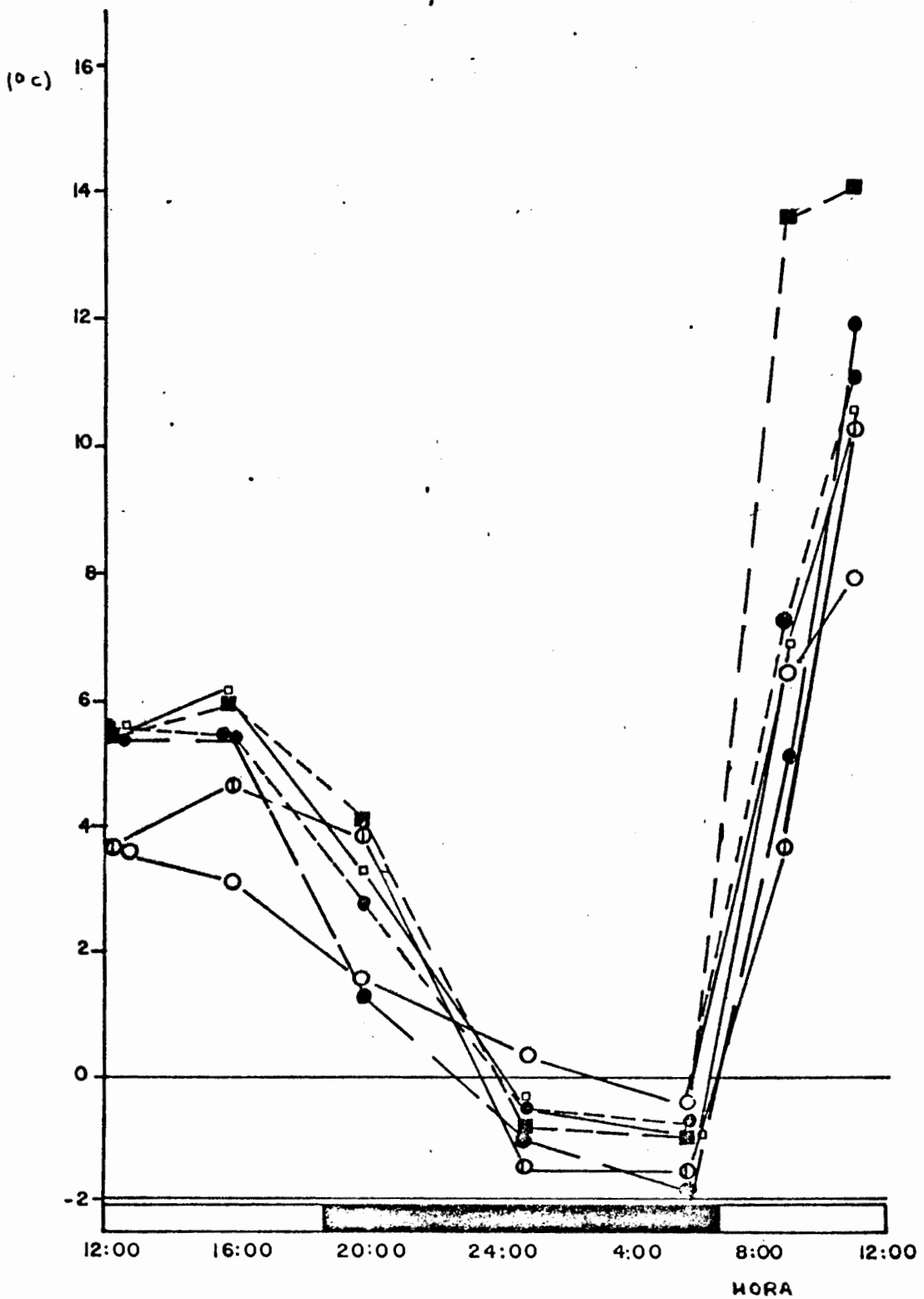


Figura 13. Ciclo diario de temperatura para las hojas adultas de *E. spicata* (mes de noviembre): Aire 5 cm > suelo (●—●), aire a 150 cm > suelo (○—○), hoja adulta N (○—○), hoja adulta S (●--●), hoja adulta E (■--■), hoja adulta W (■--■).

tura ambiental es de 0.3°C , la foliar ya se encuentra por debajo de los 0°C . Esta se mantiene por debajo de la ambiental hasta las horas de la mañana cuando, de nuevo, la sobrepasa. En cuanto a la orientación de las hojas, durante las primeras horas del ciclo, no se observa casi diferencia debido a que el día estaba nublado, con excepción de la orientación N, la cual tiene valores un poco más bajos que las otras tres orientaciones. Lo mismo sucede durante la noche, todas las exposiciones se mantienen más o menos iguales menos la orientación N con valores más negativos. No es sino hasta el segundo día (día de sol) cuando observamos un mayor calentamiento de las hojas adultas con exposición E (14.0°C), comparado con las temperaturas menores a los 11.0°C para las otras tres orientaciones.

En las hojas jóvenes (figura 14a), una vez más, las tendencias son las mismas registradas para las hojas adultas. Durante las horas del día, la temperatura foliar se encuentra por encima de la ambiental, mientras que en las horas nocturnas (comenzando alrededor de las 23:00) ocurre lo contrario. No es sino hasta las 9:00 cuando la temperatura foliar supera, de nuevo, a la ambiental. Como en las hojas adultas, no observamos en las jóvenes ninguna diferencia respecto a las temperaturas de las distintas orientaciones, a excepción de las últimas horas del ciclo (11:00), cuando

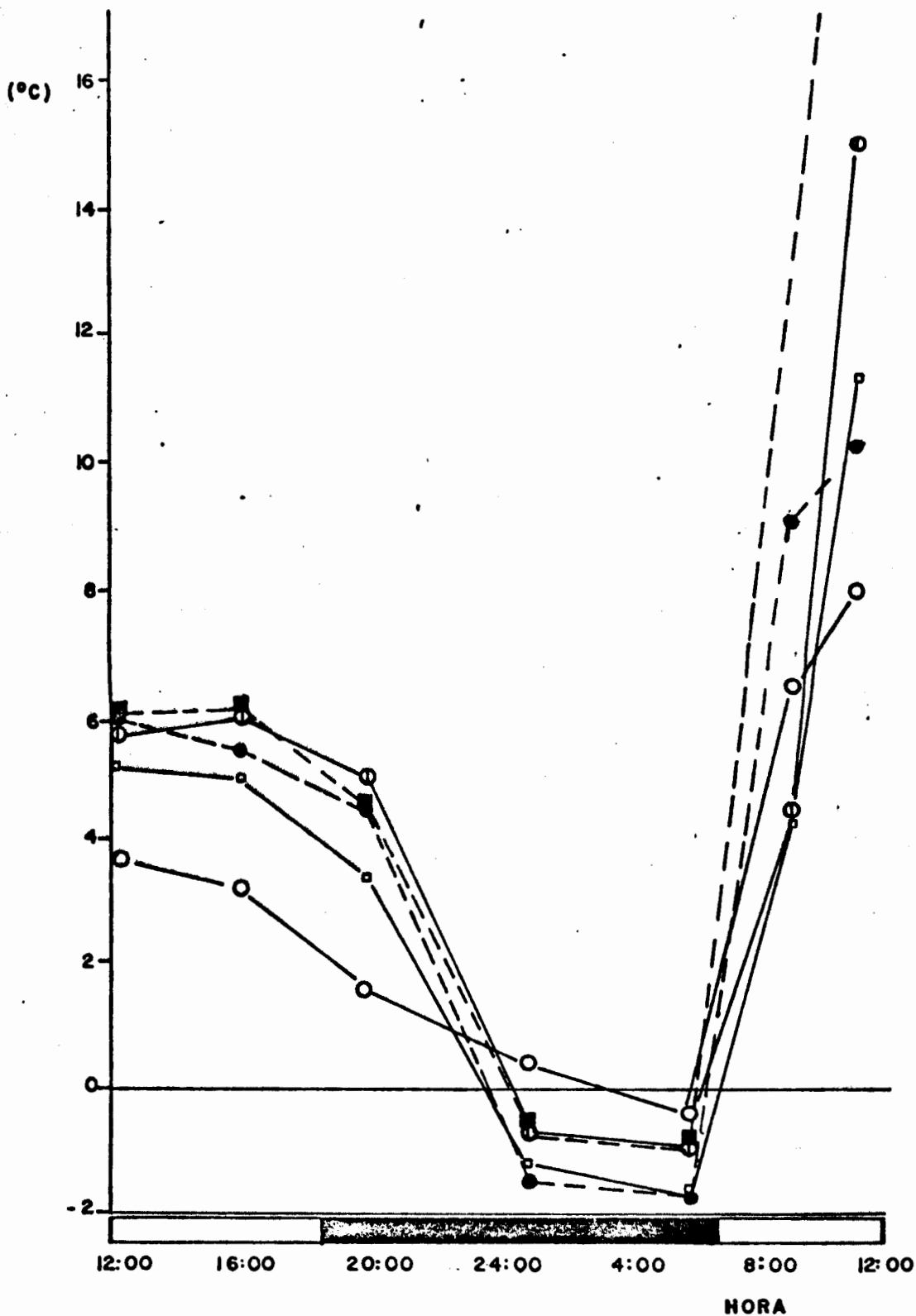


Figura 14a. Ciclo diario de temperatura para las hojas jóvenes de *E. spicata* (mes de noviembre): Aire a 150 cm > suelo (○—○), hoja joven N (○—○), hoja joven S (●---●), hoja joven E (□—□), hoja joven W (■---■).

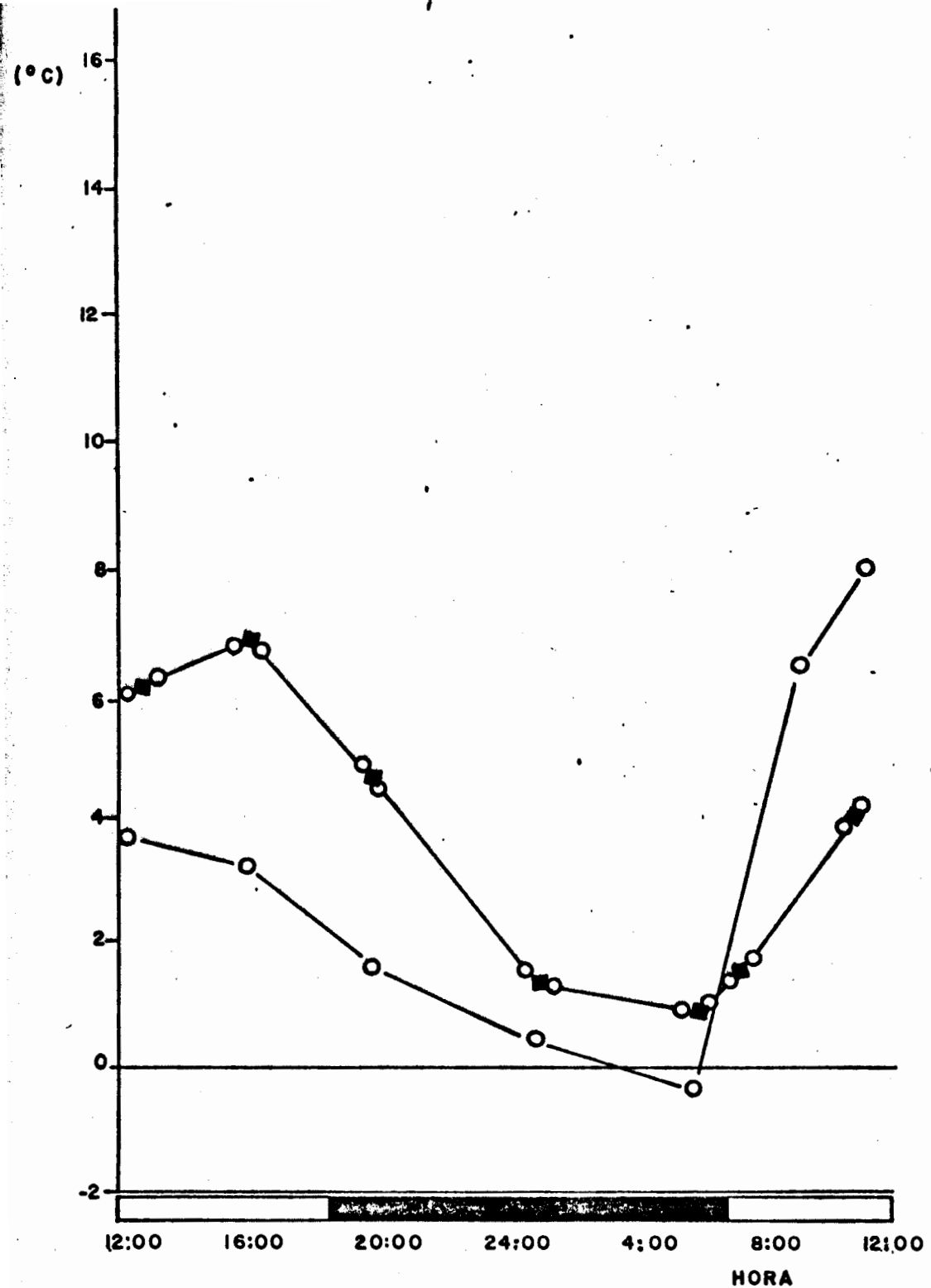


Figura 14b. Ciclo diario de temperatura para la yema de *E. spicata* (mes de noviembre): Aire a 150 cm > suelo (○—○), yema (■—■).

la orientación E tiene una temperatura de 20.0°C , mientras que las demás orientaciones están por debajo de 15.0°C .

En relación a la temperatura de la yema (figura 14b), la variación (6.0°C) es mucho menor a la encontrada en las hojas, y lo que es también importante es que en este caso, aunque la temperatura del ambiente alcance valores negativos, la yema nunca alcanza valores por debajo de 0.8°C . De nuevo, no podemos comparar esta amortiguación de la temperatura de la yema, con la observada para el tallo. Pero esta amortiguación de la temperatura de la yema puede ser suficiente para que el retardo en el enfriamiento sea rápidamente superado por el calentamiento producido por el sol en las primeras horas de la mañana.

1.3 Mes de febrero

En la figura 15, podemos ver los resultados de las temperaturas ambientales, a los distintos niveles, para el mes de febrero. Se observa que la temperatura no alcanza valores por debajo de 0°C , siendo la mínima obtenida cerca del suelo de 1.5°C y a 150 cm de altura 2.3°C . También es importante mencionar la gran variación, que durante este mes, encontramos en las temperaturas por encima del suelo. Para la temperatura cerca del suelo vemos que de su máxima (23.0°C) a las 16:00, disminuye bruscamente hasta 5.6°C , a las

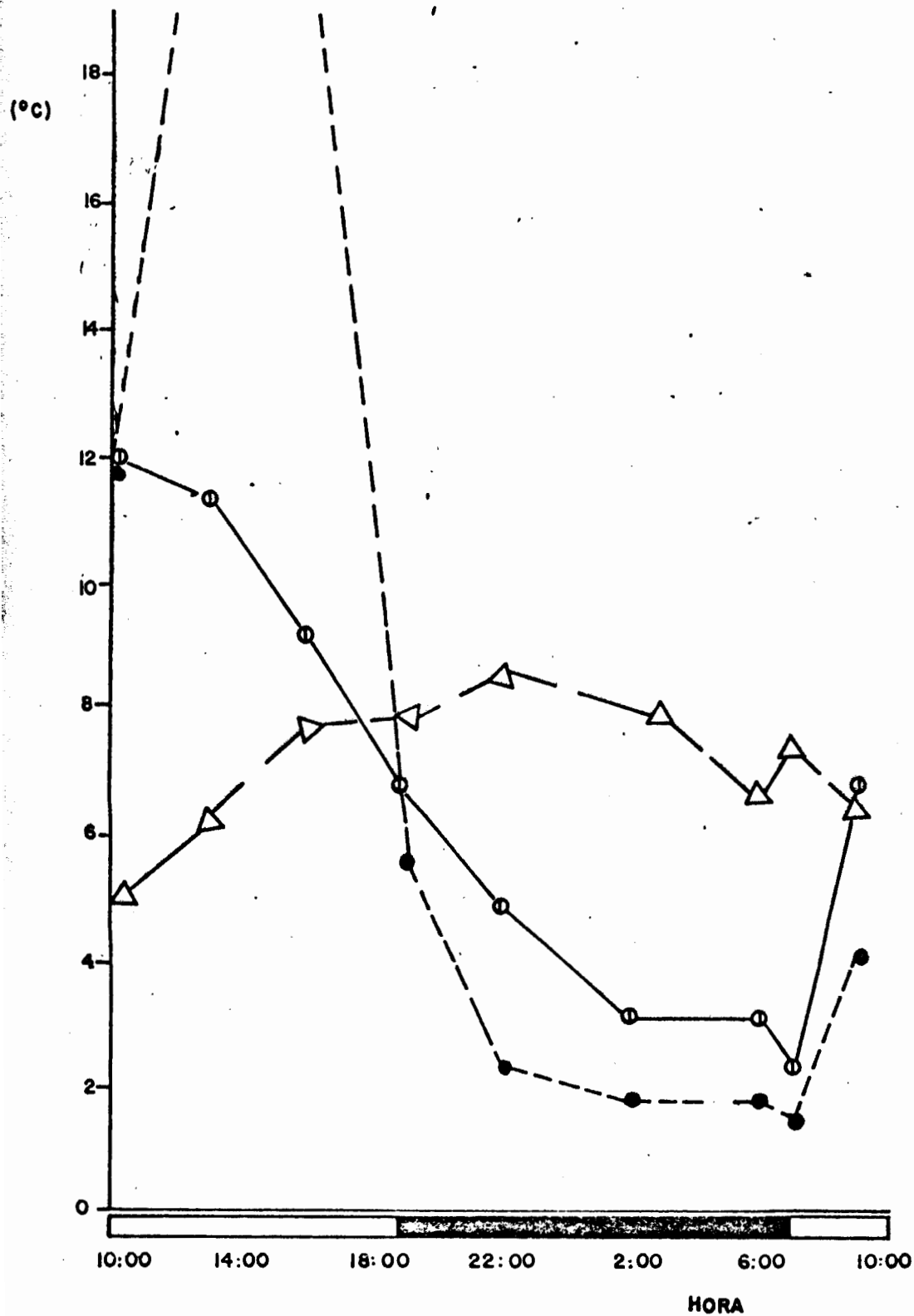


Figura 15. Ciclo diario de temperatura para el microambiente de *E. spicata* (mes de febrero): Aire a 10 cm < suelo (Δ-Δ), 5 cm > suelo (●-●), 150 cm > suelo (○-○).

19:00 (5.6°C/hora). Este descenso se hace más lento durante las horas de la noche hasta alcanzar la mínima de 1.5°C a las 7:00. En cambio para el nivel de 150 cm, desde el comienzo del ciclo (10:00) hasta las horas de la madrugada (2:00), se observa un descenso constante y mucho más lento (0.6°C/hora) que cerca del suelo. Luego alcanza su mínima de 2.3°C a las 7:00. En cuanto a la temperatura a 10 cm de profundidad, encontramos una oscilación de 3.6°C a lo largo del ciclo, la cual es bastante pequeña en comparación con los otros dos niveles. Comenzando con la mínima del ciclo (4.9°C) a las 10:00, va aumentando a lo largo del día y parte de la noche, alcanzando su máxima de 8.5°C a las 22:00. Este aumento se debe principalmente a la gran cantidad de radiación solar ocurrida durante ese día.

En lo que respecta a los parámetros: humedad relativa y radiación, encontramos que para el primero obtuvimos los valores más bajos de todo el estudio. Durante el día se mantiene alrededor de 70%, durante las primeras horas de la noche aumenta a valores por encima de 90%, pero en la madrugada regresan, de nuevo, a 70%. En cuanto a la radiación, a las 13:00 se registra el máximo de todo el estudio (886.1 watt/m²).

En el mes de febrero no se tomaron mediciones de la temperatura del tallo de esta especie debido a dificulta-

des con el equipo. Por lo tanto, solo analizaremos los resultados de la temperatura foliar y de la yema.

La figura 16 muestra los resultados de las temperaturas para las hojas adultas. Podemos observar que para la primera medida, realizada a las 10:00, todas las temperaturas foliares han sobrepasado la temperatura ambiental (12.0°C) con excepción de la hoja con orientación Oeste. También es importante hacer notar que a esta hora, la hoja con exposición E posee una temperatura (19.5°C) muy por encima de la temperatura de las demás orientaciones (menor que 14.0°C). Para comienzos de la noche (19:00), la temperatura ambiental (6.7°C) está por encima de la foliar (alrededor de 5.5°C). Desde esta hora hasta el final del ciclo, la temperatura foliar se mantiene por debajo de la ambiental. A las 7:00, cuando observamos la mínima ambiental de 2.3°C , la foliar se encuentra entre 0.5°C y 1.5°C . Al igual que en los casos anteriores, no existen diferencias en cuanto a la orientación de las hojas, con excepción de las primeras horas del ciclo (entre 10:00 y 13:00) donde vemos que la orientación E es la que más rápido calienta, y la orientación Oeste es más lenta. Luego, cuando la temperatura de la hoja con exposición E está descendiendo, las otras orientaciones están alcanzando sus máximas.

En la figura 17a, donde aparecen las temperaturas de

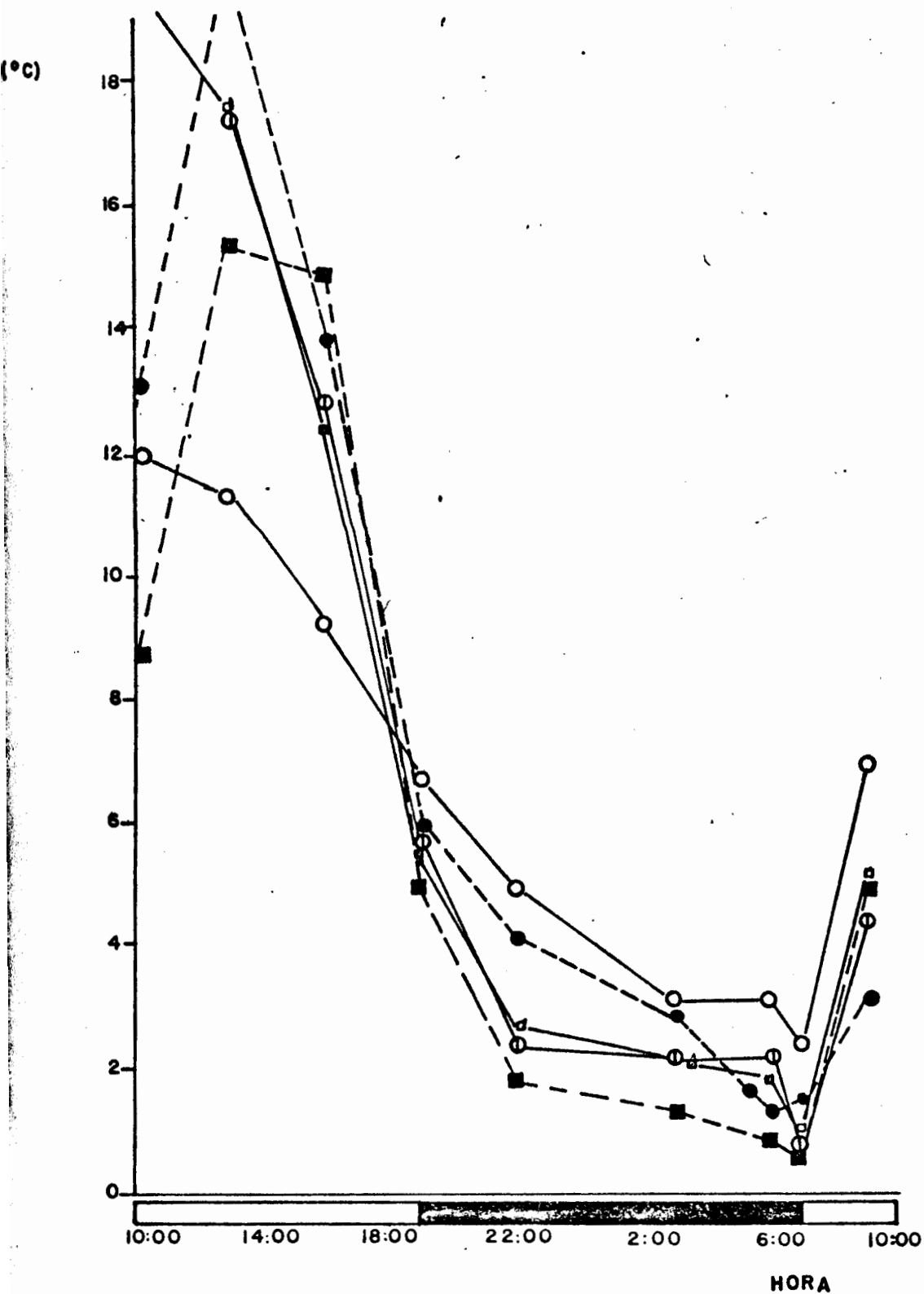


Figura 16. Ciclo diario de temperatura para las hojas adultas de *E. spicata* (mes de febrero): Aire a 150 cm > suelo (○—○), hoja adulta N (●—●), hoja adulta S (●---●), hoja adulta E (□—□), hoja adulta W (■---■).

las hojas jóvenes, podemos observar patrones muy similares a los encontrados en las hojas adultas a excepción de las primeras horas del ciclo. Podemos ver que a comienzos de las mediciones, las temperaturas de las hojas jóvenes todavía no han sobrepasado la ambiental. No es sino hasta después del mediodía (13:00) que todas las orientaciones tienen una mayor temperatura que la ambiental. Las orientaciones Norte y Este tienen un comportamiento parecido, mostrando temperaturas más altas que las otras orientaciones (S y W). Para las 19:00, las temperaturas de las distintas orientaciones ya alcanzan valores menores a los del ambiente y se mantienen así por el resto del ciclo.

En cuanto a la yema (figura 17b), observamos un calentamiento mayor durante las horas del mediodía, es decir, una mayor oscilación a lo largo del ciclo, en comparación con los otros meses analizados. Durante la noche, la temperatura de la yema se mantiene por encima de la foliar y la ambiental. Podemos notar un desfase en la temperatura de la yema en comparación con las otras. Cuando esta alcanza su máximo, 18.5°C , a las 16:00, ya la temperatura foliar ha llegado a su máxima y para esta hora se encuentra en rápido descenso. Lo mismo sucede en la mañana, cuando la temperatura de la yema registra su valor mínimo de 2.6°C , a las 9:00, la temperatura foliar y la ambiental se en



Figura 17a. Ciclo diario de temperatura para las hojas jóvenes de *E. spicata* (mes de febrero): Aire a 150 cm > suelo (—○—), hoja joven N (—○—), hoja joven S (—●—), hoja joven E (—■—), hoja joven W (—■—).

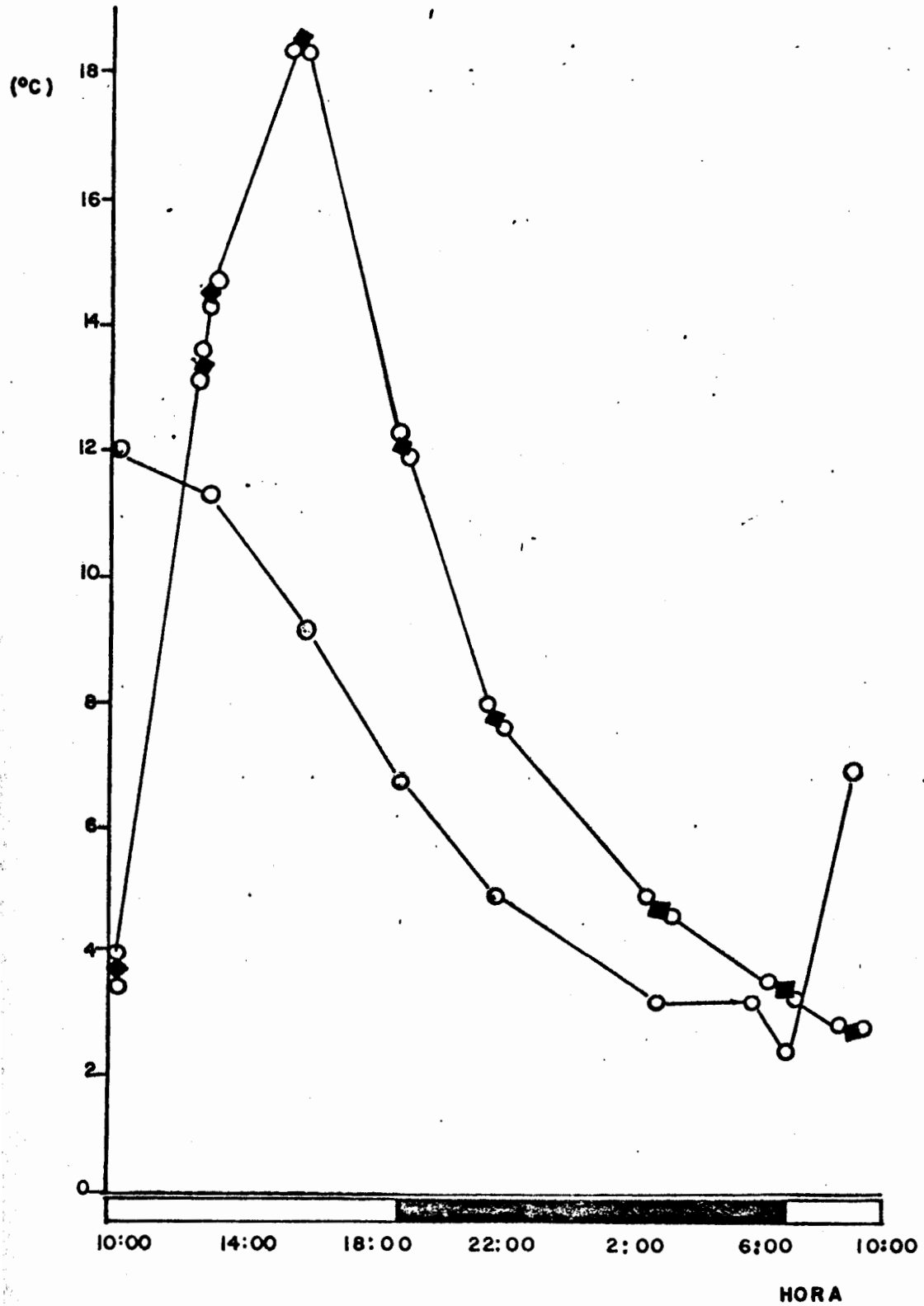


Figura 17b. Ciclo diario de temperatura para la yema de *E. spicata* (mes de febrero): Aire a 150 cm > suelo (o—o), yema (●—●).

cuentran en pleno ascenso. De nuevo notamos que este desfase es muy importante para que la yema no alcance, durante la noche, temperaturas similares a las del ambiente.

2. Determinación del potencial osmótico

Para *Espeletia spicata*, durante el mes de septiembre, los valores del potencial osmótico son muy constantes (figura 18), a lo largo de las 24 horas; mostrando una variación máxima de más o menos 2 bares. El potencial osmótico mínimo (más negativo) registrado es de -12.2 bares, a las 19:00 (una temperatura de 2.8°C); y se mantiene constante hasta las 7:00, cuando alcanza el valor más positivo de -9.8 bares (una temperatura de 7.2°C). Después, comienza a disminuir, una vez más, hasta alcanzar un valor de -11.0 bares, a las 13:00 (4.9°C). Los valores del potencial osmótico se determinaron solamente en hojas adultas de esta especie.

En la figura 19 observamos los resultados para el mes de noviembre. Para esta especie encontramos que, a diferencia del mes de septiembre, donde su potencial osmótico se mantuvo constante, en este mes observamos una mayor variación entre el potencial osmótico máximo (-8.8 bares) y el mínimo (-17.3 bares), lo que da como resultado una va-

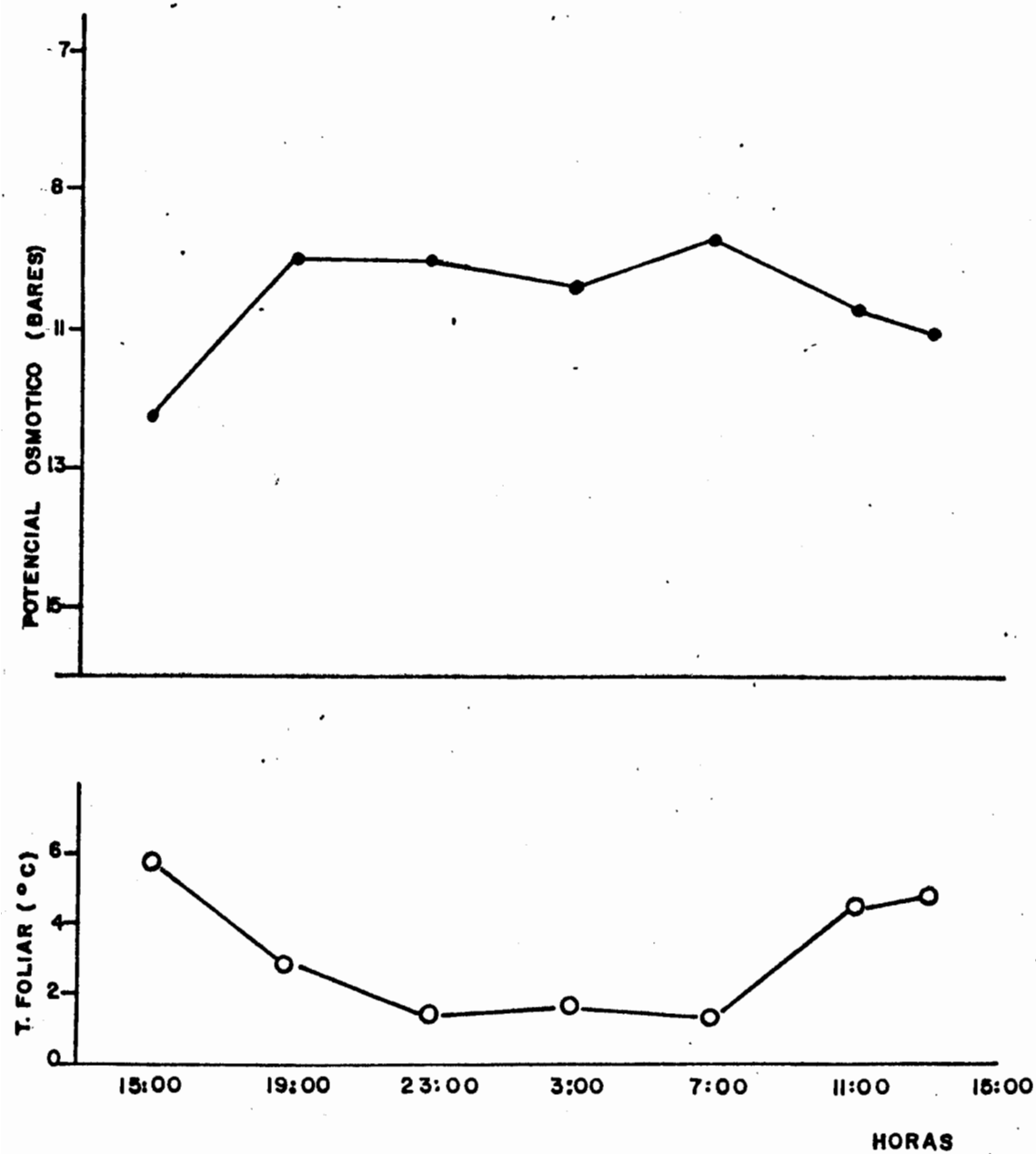


Figura 18. Potencial osmótico foliar, en un ciclo díario, para *E. spicata* (mes de septiembre).

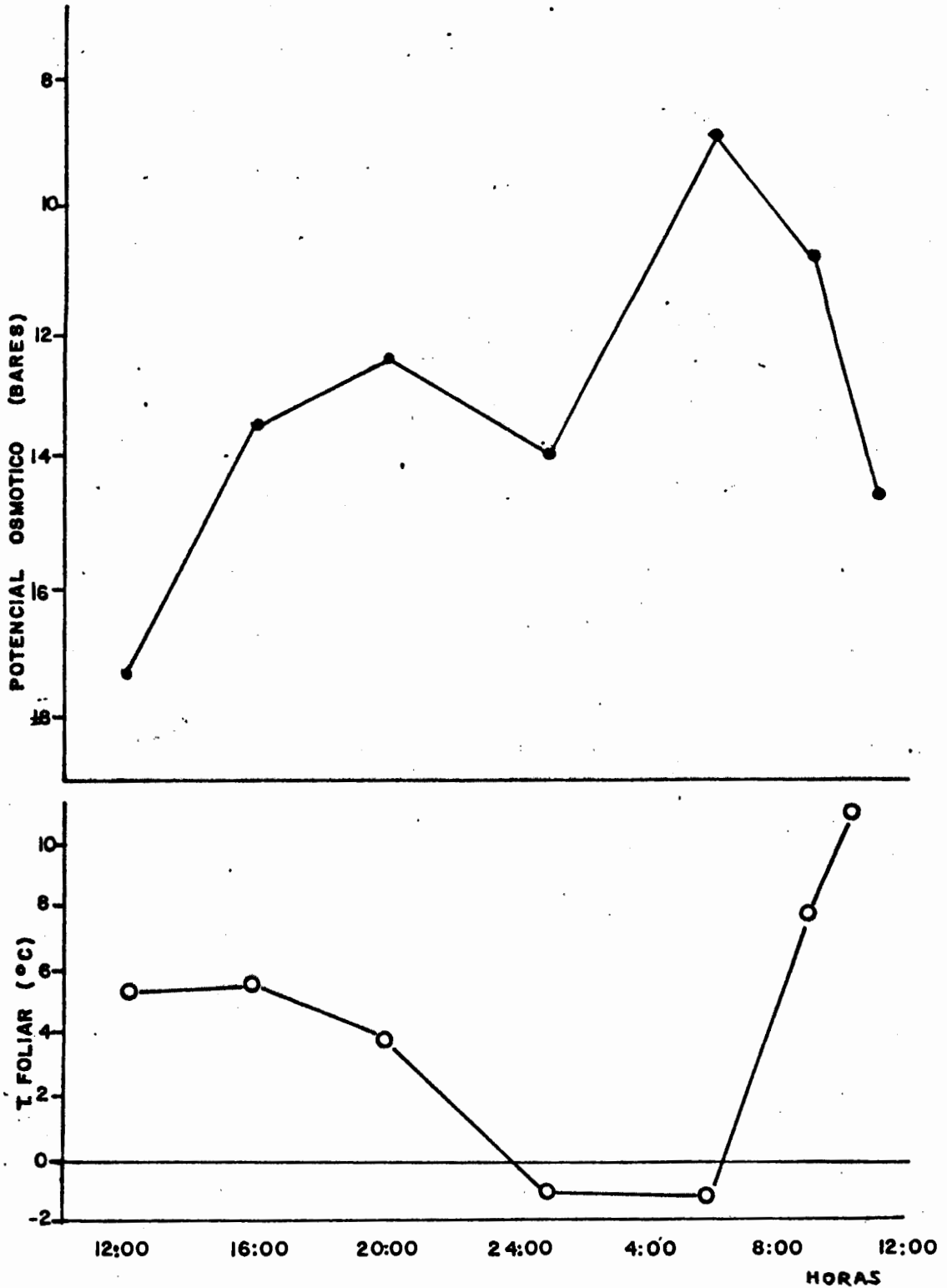


Figura 19. Potencial osmótico foliar, en un ciclo diario, para *E. spicata* (mes de noviembre).

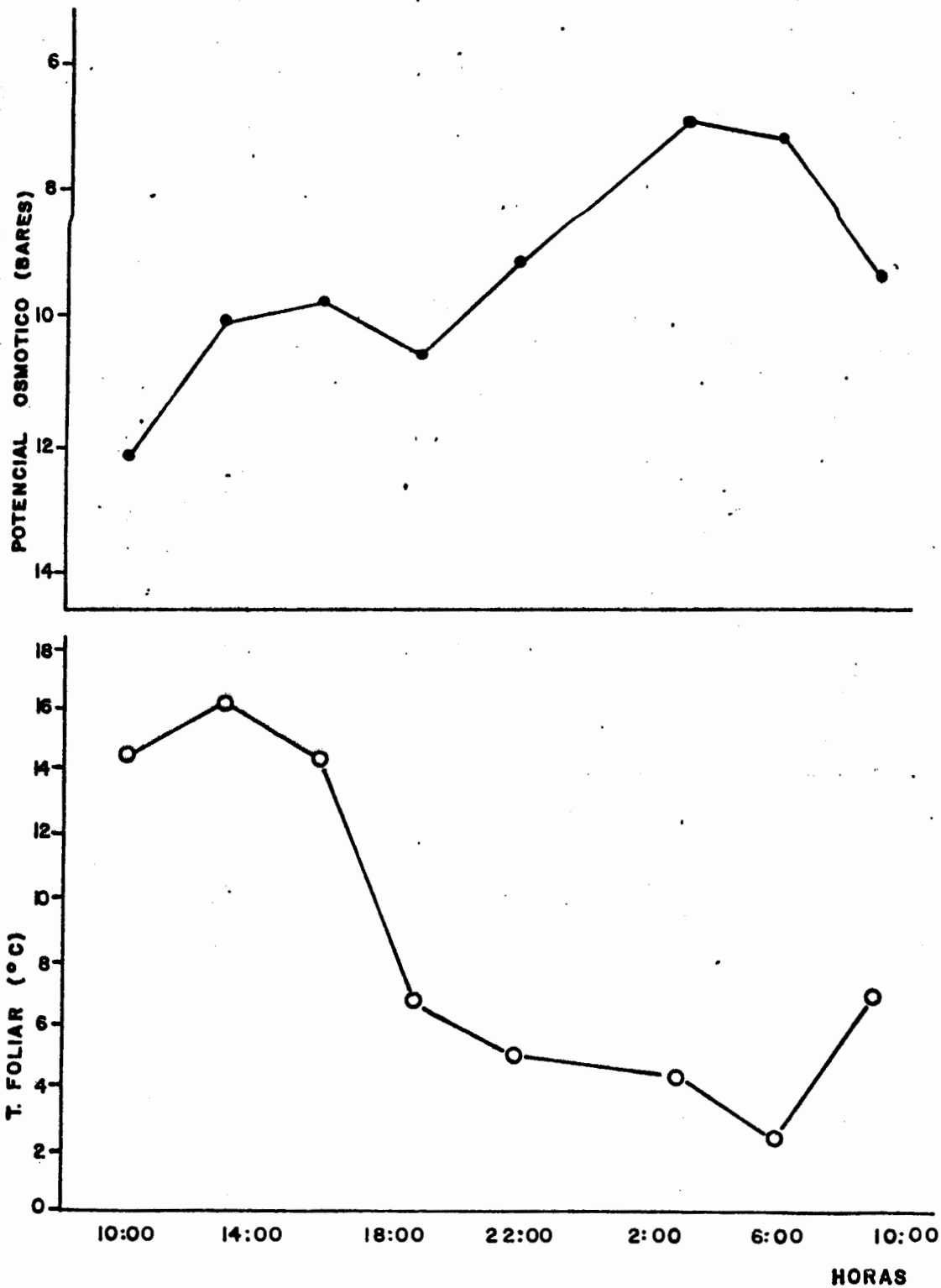


Figura 20. Potencial osmótico foliar, en un ciclo día río, para *E. spicata* (mes de febrero).

riación de 8.5 bares durante el ciclo diario. El potencial osmótico, comienza con su mínimo valor de -17.3 bares, a las 12:00, y luego se va haciendo más positivo, hasta alcanzar a las 6:00, un valor de -8.8 bares. Después, con la salida del sol, comienza a hacerse más negativo.

Para el mes de febrero (figura 20), ocurre una pequeña variación en cuanto al potencial osmótico de *E. spicata*, pero no es tan grande como la observada en el mes de noviembre. El potencial osmótico más negativo ocurre en la primera medición (10:00) y es de -12.1 bares; mientras que durante las horas nocturnas, este se va haciendo más positivo hasta alcanzar su valor máximo de -6.9 bares, a las 3:00. En este caso, el potencial osmótico más negativo no coincide con la temperatura mínima que ocurre a las 6:00 (2.4°C). Tampoco la temperatura máxima a las 13:00 coincide con el potencial osmótico más positivo (10:00).

3. Determinación de azúcares solubles en hojas y tallos

En la figura 21 podemos observar los resultados de la concentración de azúcares solubles, a lo largo del ciclo de 24 horas, para *Espeletia spicata*, durante el mes de septiembre. Vemos que para ambas hojas jóvenes y adultas se pro-

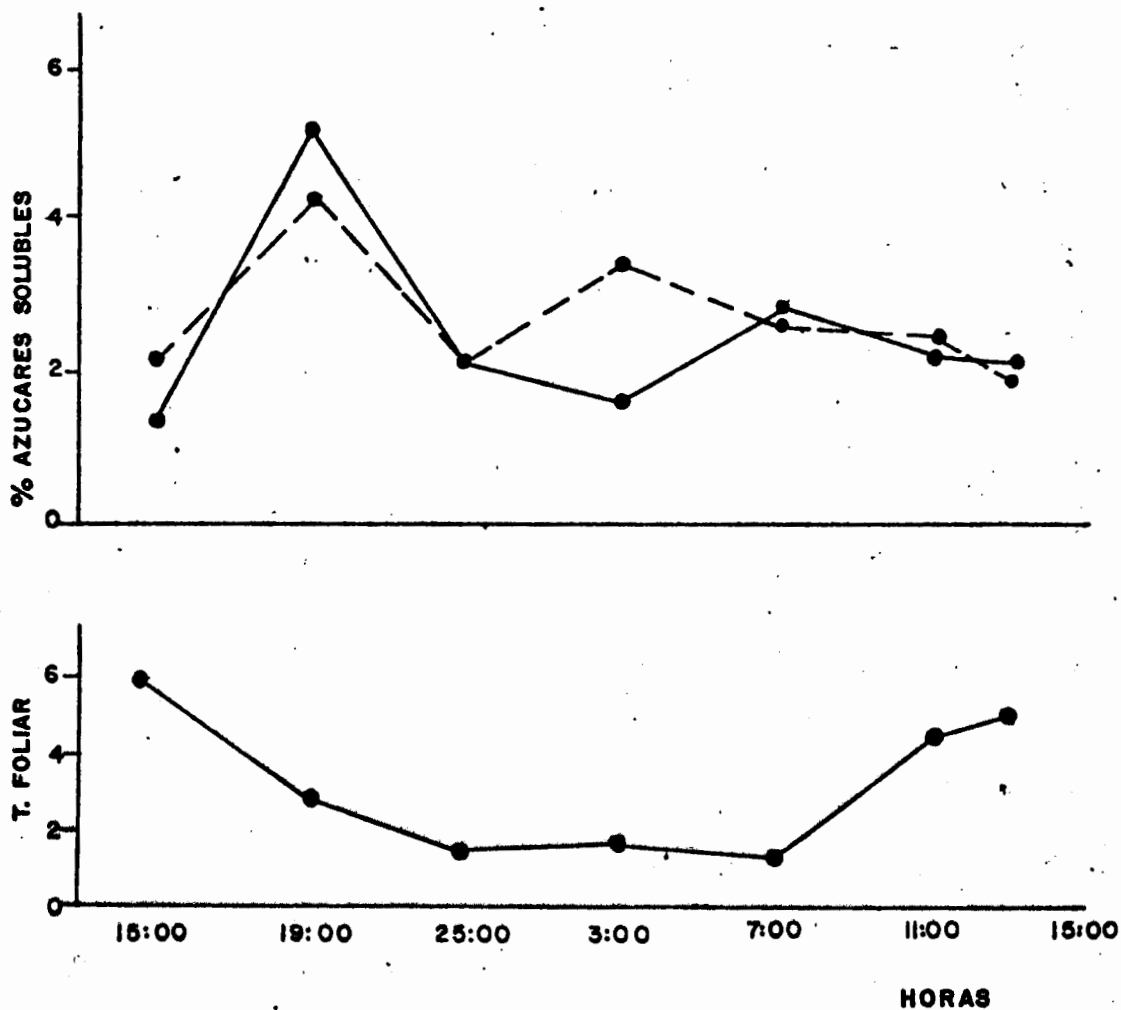


Figura 21. Contenido de azúcares solubles en hojas de *E. spicata*, a lo largo de un ciclo diario (mes de septiembre). hoja joven (●—●), hoja adulta (●--●).

duce un aumento entre las 15:00, hora en que la concentración está alrededor de 2.0%, y las 19:00, cuando ambas alcanzan su máxima concentración por encima de 4.0%. Luego desciende en las primeras horas de la noche y se estabiliza a lo largo de la madrugada y el día siguiente. Comparando esta curva de la concentración de azúcares solubles con la curva del potencial osmótico correspondiente a este mes (figura 18), observamos que la concentración máxima de azúcares, a las 19:00, no es reflejada en una disminución del potencial osmótico. Como mencionamos anteriormente, el potencial osmótico para *E. spicata*, durante el mes de septiembre, se mantiene muy estable a lo largo del ciclo. Comenzando a las 23:00, ambas curvas del potencial osmótico y de la concentración de azúcares se mantienen constante por el resto del ciclo diario. Durante este mes no encontramos correspondencia entre las máximas concentraciones y las temperaturas mínimas, es decir, no observamos un aumento en la concentración de azúcares con la disminución de la temperatura.

Durante el mes de noviembre (figura 22), vemos que los valores de la concentración de azúcares se mantiene más o menos constante, en especial en las hojas jóvenes. Con respecto a las hojas adultas, observamos una mayor variación con una máxima concentración de 2.4%, a la 1:00, y una mf-

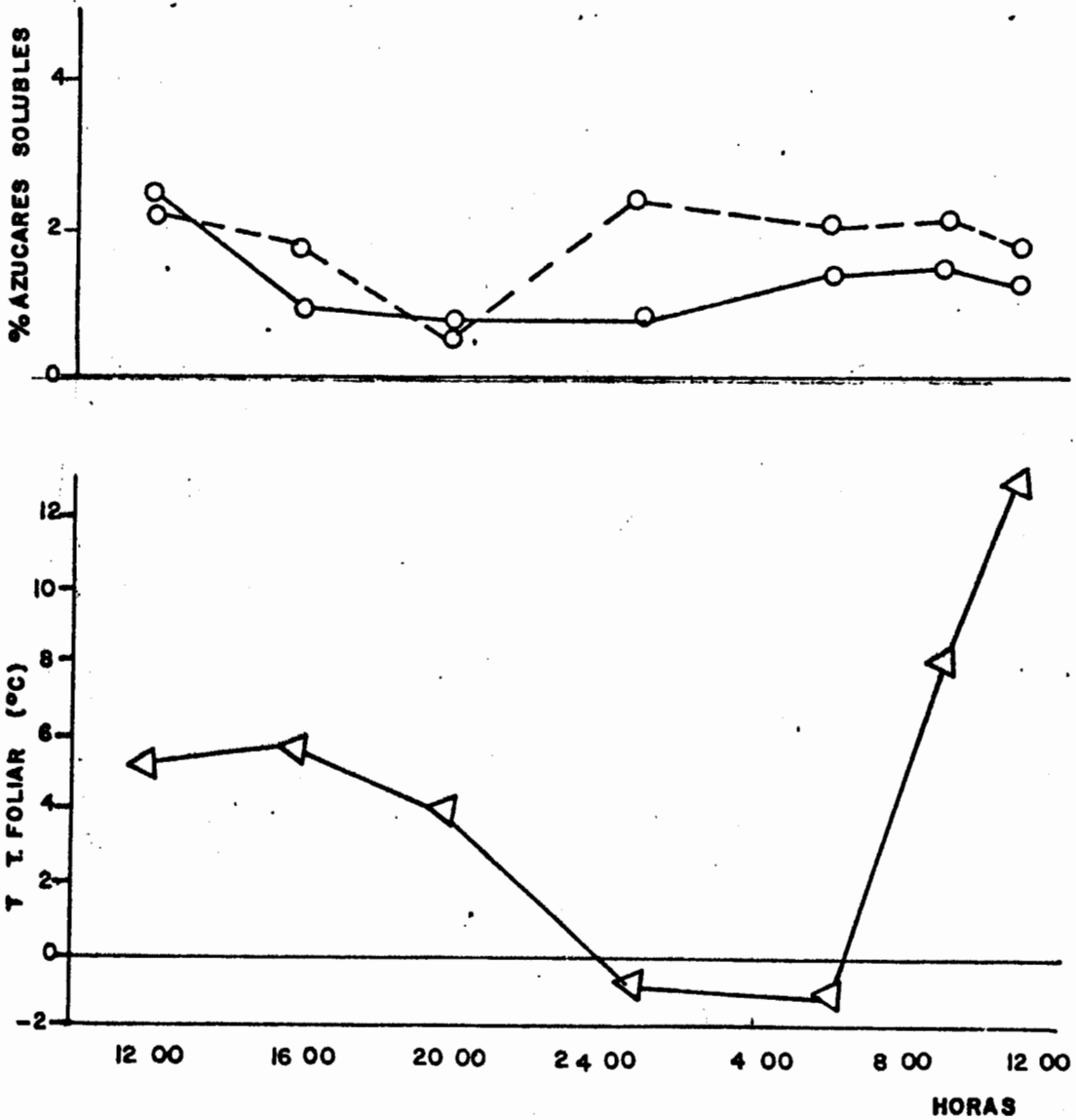


Figura 22. Contenido de azúcares solubles en hojas de *E. spicata*, a lo largo de un ciclo diario (mes de noviembre). hoja joven (○—○), hoja adulta (○--○).

nima de 0.5%, a las 20:00. En cuanto a las hojas jóvenes, en la primera medición se observa el máximo de 2.5%, y luego desciende hasta mantenerse alrededor de 1.0% durante el resto del ciclo y con una variación máxima de 0.7%. Comparando los resultados de la concentración de azúcares en las hojas adultas con los resultados del potencial osmótico para las mismas, notamos que las curvas no coinciden. Aunque durante la primera mitad del ciclo (entre las 12:00 y las 24:00) las curvas siguen la misma tendencia, las mínimas y máximas para ambas no ocurren a la misma hora. Por ejemplo, el potencial osmótico más negativo de -17.3 bares ocurre a comienzos del ciclo (12:00), mientras que la máxima concentración de azúcares ocurre a la 1:00 (2.4%). Así mismo, el potencial osmótico más positivo (-8.8 bares) ocurre a las 6:00, mientras que la concentración de azúcares más baja se observa a las 20:00, de 0.5%. Tampoco en este mes observamos alguna relación entre % de azúcares y la temperatura.

En la figura 23 podemos observar los resultados de la concentración de azúcares correspondientes al mes de febrero. La concentración de azúcares en esta especie, durante este mes, se mantiene constante a lo largo del ciclo, con pequeñas fluctuaciones tanto en las hojas jóvenes como en las adultas, principalmente en las horas nocturnas. En las

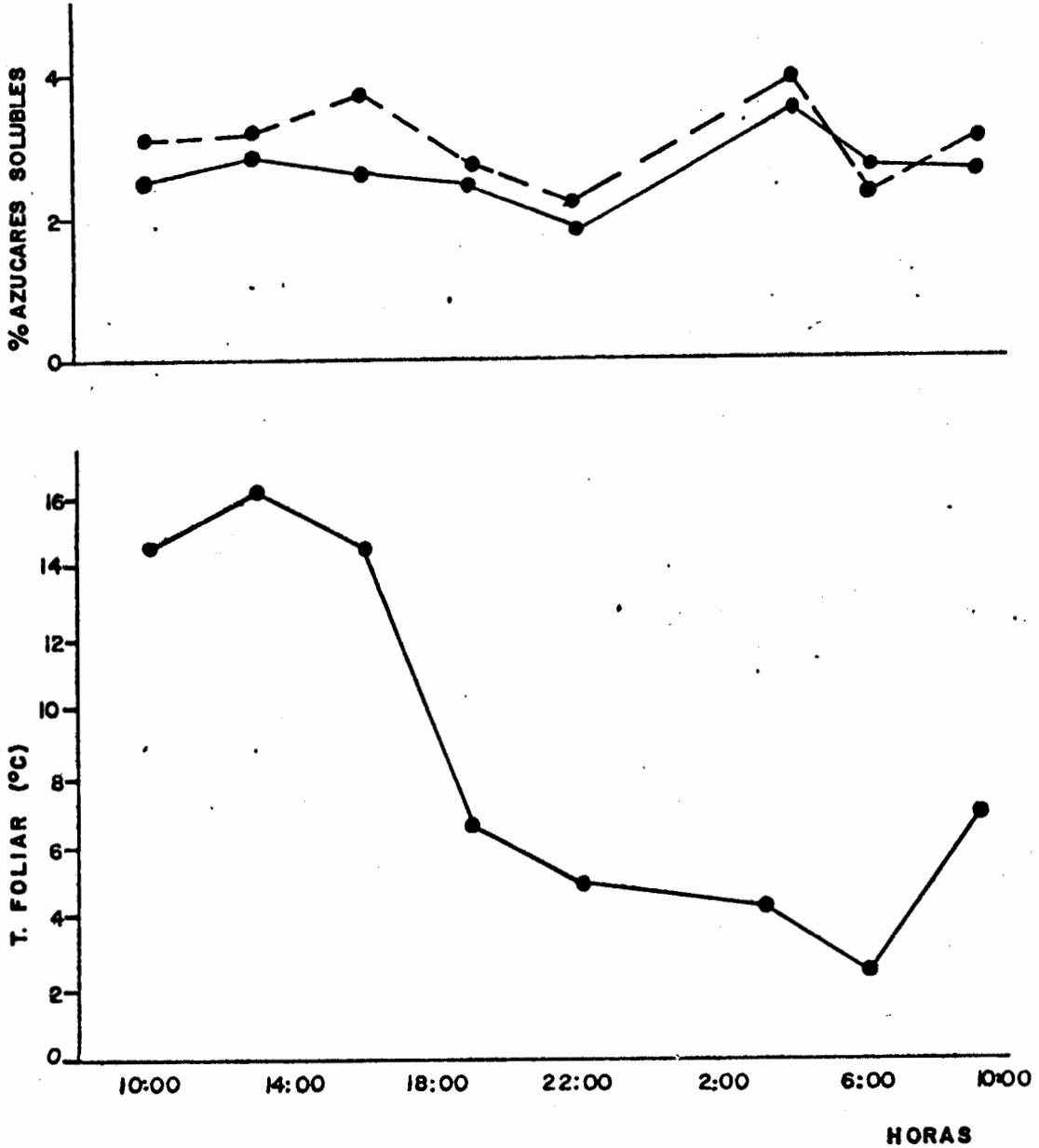


Figura 23. Contenido de azúcares solubles en hojas de *E. spicata*, a lo largo de un ciclo diario (mes de febrero). hoja joven (●—●), hoja adulta (●---●).

hojas jóvenes, la concentración se mantiene alrededor de 2.5%, con fluctuaciones que van desde un valor mínimo de 1.8% (22:00), hasta un máximo de 3.5% (3:00); lo que nos da una máxima variación de 1.7%. Lo mismo sucede para las hojas adultas. En estas, la mínima concentración ocurre también a las 22:00, de 2.2%, mientras que su máxima concentración es de 3.9%, a las 3:00. La variación es de 1.7%. Tampoco observamos mucha relación entre las curvas de la concentración de azúcares solubles y la del potencial osmótico, a excepción de que ambas muestran variaciones bastante pequeñas a lo largo del ciclo diario.

Por último, podemos comparar las concentraciones obtenidas para esta especie con algunas otras de diferentes especies. Deriaz (1961), encuentra grandes variaciones en la concentración de azúcares solubles entre una especie y otra. Entre las gramíneas, el autor obtiene para el centeno concentraciones alrededor de 19.0%, mientras que para alfalfa, una leguminosa, las concentraciones no sobrepasan el 4.0%. Considerando estas concentraciones, podemos observar que las obtenidas para *E. spicata* son bastante bajas.

4. Determinación de la sensibilidad de tejidos a las temperaturas congelantes

La figura 24 muestra los resultados de las pruebas de

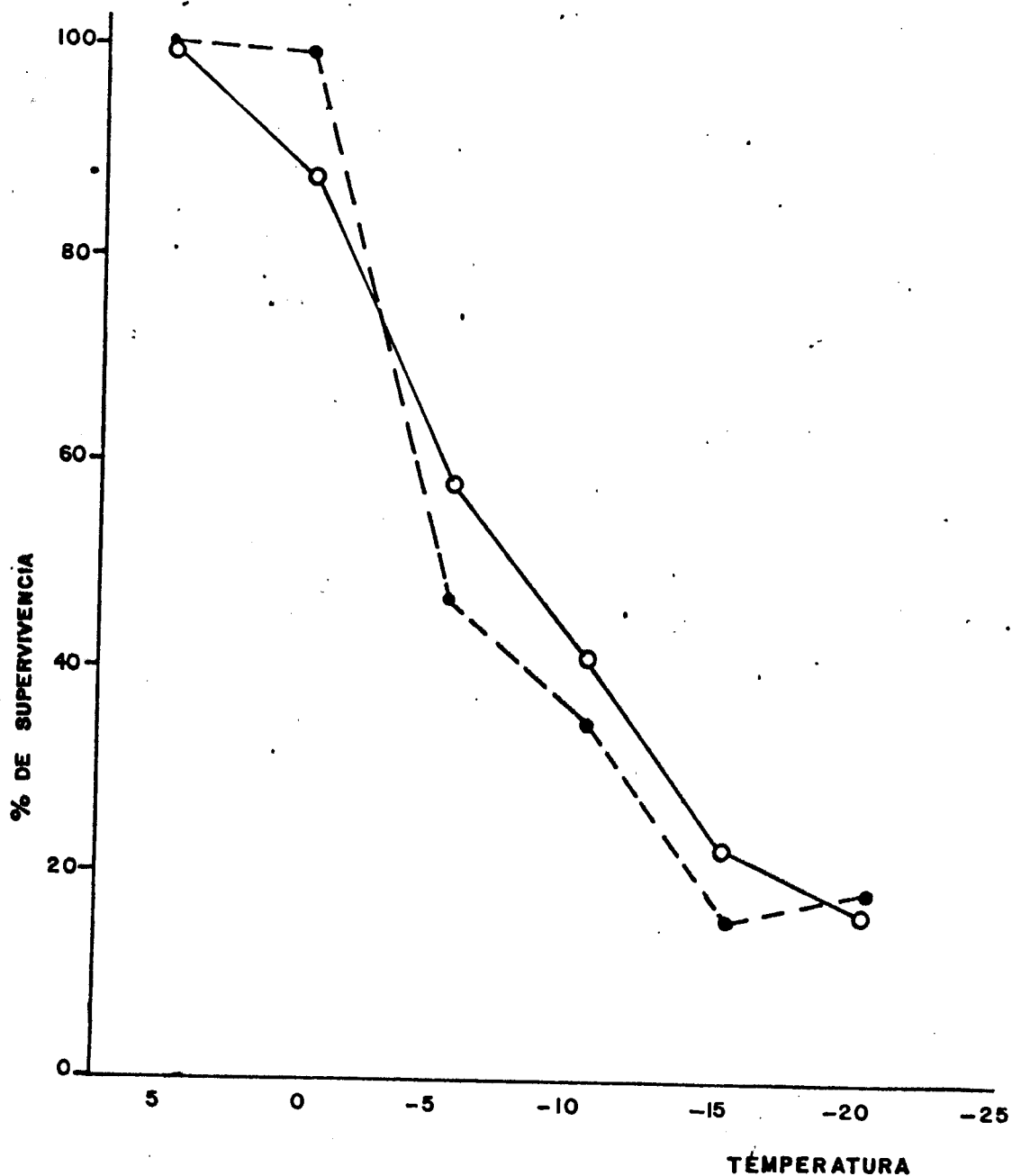


Figura 24. Sensibilidad de los tejidos de *E. spicata* a las temperaturas congelantes (muestras de septiembre). hoja joven (●--●), hoja adulta (○—○).

sensibilidad de los tejidos a las temperaturas congelantes, obtenidos del material traído al laboratorio durante el mes de septiembre. Para *Espeletia spicata*, estos resultados son para hojas jóvenes y adultas. La temperatura a la cual se observa 50% de daño es de -4.9°C para las hojas jóvenes y de -7.4°C para las hojas adultas.

Con respecto a los resultados correspondientes al material transportado al laboratorio durante el mes de noviembre (figura 25), la temperatura que causa 50% de daño a los tejidos de las hojas adultas es de -8.9°C , mientras que los experimentos con hojas jóvenes no produjeron resultados aceptables para el análisis, debido a que en las muestras sometidas a las distintas temperaturas de prueba (desde 5°C hasta -25°C), la cantidad de formazán producido era mayor, lo que significaría que a medida que la temperatura disminuía, el % de supervivencia de las células de los tejidos aumentaba; lo cual indica errores en el procedimiento.

En cuanto a los resultados para el mes de febrero, el 50% de daño para las hojas jóvenes ocurre cuando la temperatura es de -9.2°C , mientras que para las hojas adultas no se pudo obtener ningún resultado (ver figura 26). En el caso de estas hojas observamos lo mismo sucedido con las hojas jóvenes durante el mes de noviembre.

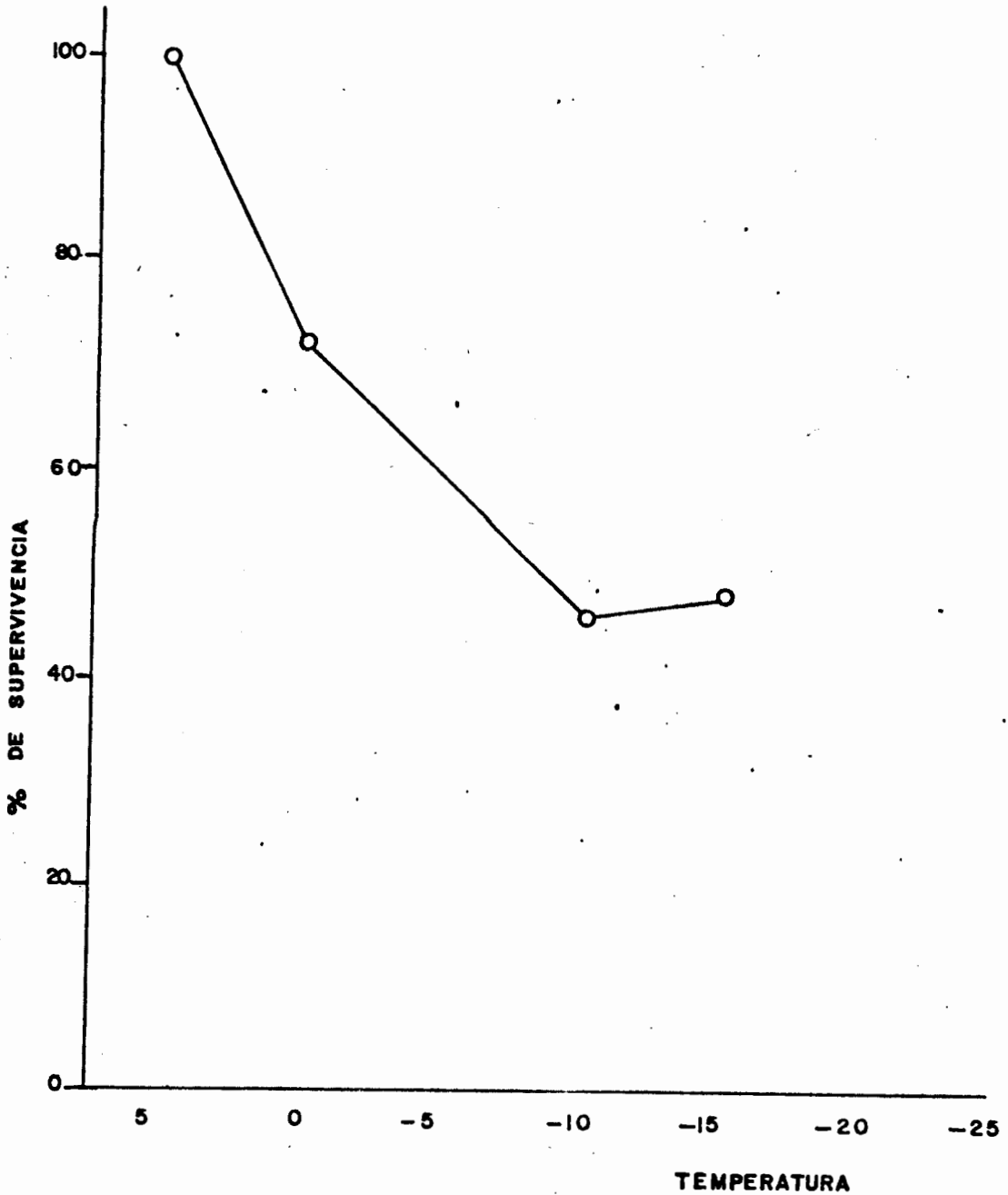


Figura 25. Sensibilidad de los tejidos de *E. spicata* a las temperaturas congelantes (muestras de noviembre). hoja adulta (○—○).

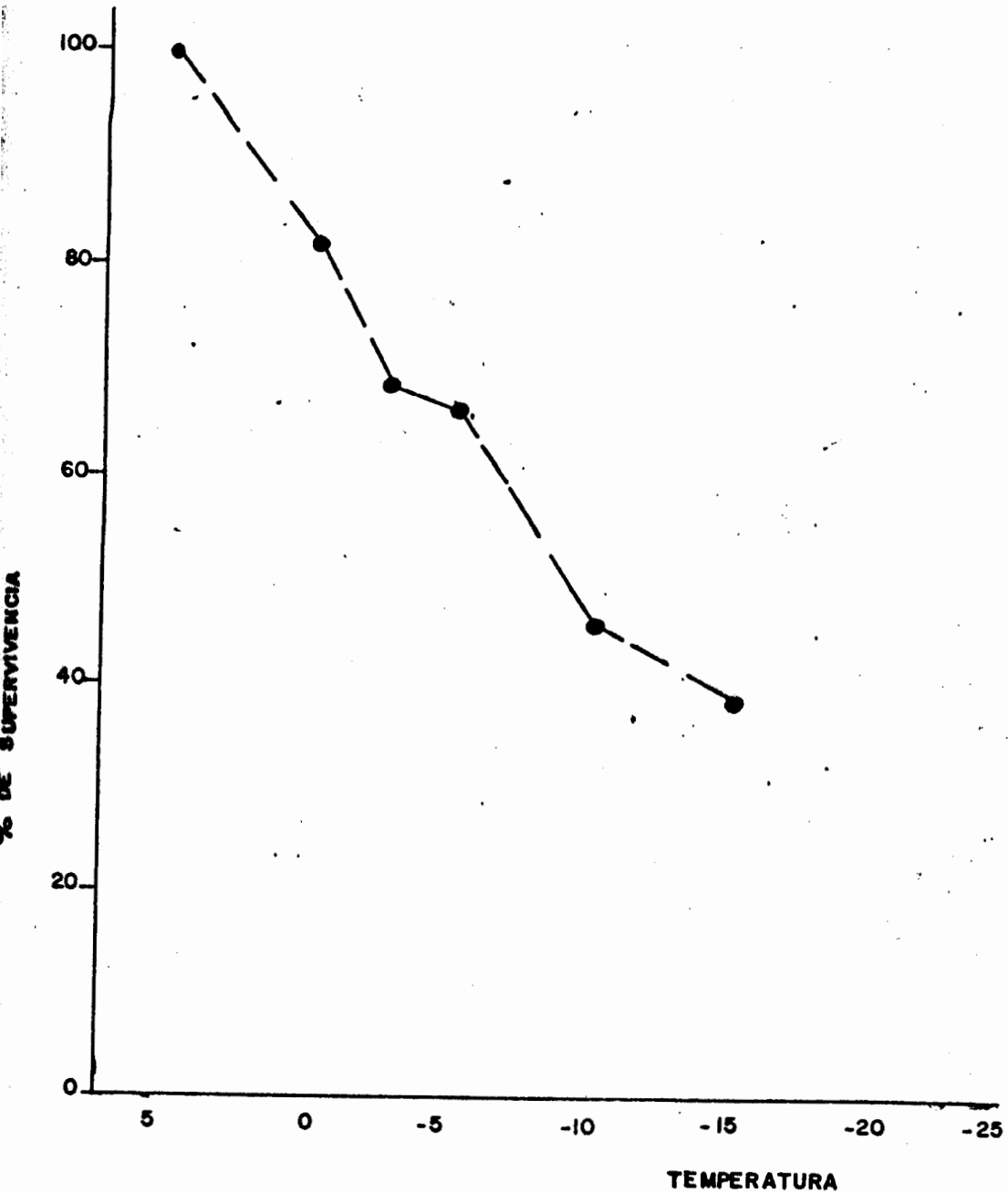


Figura 26. Sensibilidad de los tejidos de *E. spicata* a las temperaturas congelantes (muestras de febrero). hoja joven (●—●).

5. Análisis Térmico Diferencial (ATD)

Las pruebas de ATD para *Espeletia spicata* se llevaron a cabo en distintos tejidos de la planta: hojas adultas, hojas jóvenes, médula y yema. En el caso de esta especie, sólo se observó una exoterma para todos los tejidos estudiados (tabla 1). En diferentes estudios realizados (McLeester et al, 1969; Quamme et al, 1972; Quamme, 1976) se observa la presencia de, por lo menos, dos exotermas durante el congelamiento. Las distintas teorías que intentan explicar estas dos exotermas indican que la primera se debe al congelamiento del agua extracelular, mientras que la segunda se debe al congelamiento del agua intracelular. Es importante señalar que en este análisis se tomó en consideración el tiempo de almacenamiento de las muestras en la cámara de crecimiento. Esto se hizo debido a que encontramos algunas diferencias en los valores de temperatura a la cual ocurría la exoterma. A medida que las muestras permanecían más tiempo en la cámara de crecimiento, la exoterma aparecía a temperaturas más negativas. En las hojas jóvenes, la exoterma aparece en -11.0°C y -15.5°C cuando la muestra ha permanecido menos de dos días en la cámara, mientras que el congelamiento ocurre alrededor de -18.0°C cuando la muestra lleva más de dos días. Igual sucede con las

Tabla 1. Temperatura de congelamiento en distintos tejidos de *Espeletia spicata* para diferentes tratamientos.

Hoja joven	-17.8	-18.2	-11.0 ¹	-15.5 ¹	
Hoja madura	-13.5 ^{1,2}	-14.8 ¹	-18.6 ²	-20.0	-12.0 ¹
Médula	-5.0 ¹	-5.0 ¹			
Yema	-4.3 ¹	-5.0 ¹			

¹ Menos de dos días dentro de la cámara de crecimiento.

² Tasa de enfriamiento = 2-3°C/hora. Los demás resultados con una tasa ~15°C/hora.

hojas adultas; la muestra reciente (sólo un día en la cámara) muestra una exoterma en -12.0°C y las que permanecían mayor tiempo en la cámara mostraron la exoterma en -13.5°C y -14.8°C ; por último, las muestras que permanecieron más de dos días tuvieron una exoterma a temperaturas de -18.6°C y -20.0°C .

Los resultados muestran que el punto en el cual el tejido foliar se congela es más o menos similar en hojas jóvenes y adultas, es decir que el mecanismo opera de igual forma independientemente del grado de desarrollo del tejido, a pesar de que en hojas más jóvenes el tamaño de las células sería menor y por lo tanto se favoreciera el sobreenfriamiento.

En relación a que ocurra el congelamiento de los tejidos a temperaturas mucho más bajas cuando las plantas permanecen más tiempo en condiciones de cámara de crecimiento, es decir fuera de su ambiente natural, lo podríamos explicar por medio de un stress hídrico causado al remover a la planta del suelo. Al extraer la planta del suelo, además de cambiar las condiciones del suelo en las cuales las raíces se encontraban, muchas de estas eran desprendidas de la planta. Larcher (1981) sugiere que los stresses hídrico y de bajas temperaturas están inversamente relacionados. Esto se puede explicar por medio de un aumento de la con-

centración de solutos dentro de la célula y por lo tanto una mayor capacidad de sobreenfriarse.

Como mencionamos en la metodología, también se tomaron en cuenta dos tasas de enfriamiento: de $\pm 15^{\circ}\text{C}/\text{hora}$ y de $2-3^{\circ}\text{C}/\text{hora}$. En cuanto a estas dos tasas de enfriamiento, no se encontraron diferencias en el punto donde aparece la exoterma. En las hojas adultas, donde llevamos a cabo esta disminución de la tasa de enfriamiento, no se observan grandes diferencias en la temperatura de congelamiento; ya que con la tasa de $2-3^{\circ}\text{C}/\text{hora}$, la exoterma ocurre a una temperatura de -13.5°C , mientras que a una tasa de $\pm 15^{\circ}\text{C}/\text{hora}$ las exotermas ocurren a temperaturas de -12.0°C y de -14.8°C . Azocar (sin publicar) utilizando una tasa de enfriamiento continua muy rápida ($30^{\circ}\text{C}/\text{hora}$) encuentra que el congelamiento ocurre a -20.0°C en hojas adultas con más de dos días en la cámara, lo que indica que en esta especie las tasas de enfriamiento no parecen influir en el punto en que el agua sobreenfriada se congela, a pesar de que algunos autores han señalado que tasas de enfriamiento muy rápidas influyen sobre la temperatura donde ocurren las exotermas (Levitt, 1980).

Los valores de la tabla 1, según los distintos tejidos, sugieren capacidades diferentes de sobreenfriamiento; es así, como para las hojas adultas y las jóvenes, el pun-

to donde ocurre el primer congelamiento (aparición de la única exoterma) se encuentra alrededor de -15.0°C ; mientras que para la yema y la médula, tejidos que se encuentran mejor protegidos no observamos sobreenfriamiento ya que sólo alcanza los -5.0°C (ver tabla 1).

6. Síntesis de resultados

Para concluir el análisis de resultados para *Espeletia spicata*, podemos señalar las características más importantes observadas durante los distintos meses en que se realizaron las mediciones.

6.1 En cuanto a los perfiles térmicos, podemos mencionar que para el tallo se observan los tres aspectos anteriormente citados: primero, la gran estabilidad de su temperatura a lo largo del ciclo diario; segundo, el tallo mantiene su temperatura siempre por encima de 0°C ; y tercero, no existen diferencias en relación a las distintas exposiciones. Las hojas alcanzan temperaturas por debajo de la ambiental durante la noche, mientras que durante el día, sus temperaturas se encuentran muy por encima de la del ambiente. También observamos que la exposición Este, en los días de alta radiación, registra temperaturas por encima de las otras tres exposiciones, mientras que durante la noche

no existen diferencias en cuanto a las orientaciones. Con respecto a la yema, esta muestra una menor estabilidad de temperatura que en el tallo, pero la amortiguación dada por los movimientos nictinásticos y la protección brindada por las hojas de la cúpula meristemática es suficiente para que esta no alcance temperaturas por debajo de 0°C.

6.2 El potencial osmótico aumenta durante las horas nocturnas, lo que indica que esta especie no utiliza la de presión del punto de congelamiento por medio de una dismi nución del potencial osmótico como mecanismo de resisten cia a las temperaturas congelantes. La concentración de a zúcares solubles nos muestra que se mantiene bastante cons tante a lo largo del ciclo diario, lo que también apoya que esta especie no utiliza la depresión del punto de congela miento para evadir las temperaturas congelantes.

6.3 Los resultados obtenidos para la sensibilidad de los tejidos a las distintas temperaturas fueron bastante di ferentes en las pruebas llevadas a cabo, y en la mayoría de los casos tuvieron que ser rechazados por lo que entonces surge la interrogante acerca de la adaptabilidad del mé todo del TTC para las hojas de *E. spicata*.

6.4 Los estudios del análisis térmico diferencial mues

tran que la médula del tallo y la yema no tienen la capacidad de sobreenfriarse, mientras que en las hojas se observa una gran capacidad de sobreenfriamiento, alcanzando valores por debajo de los -10.0°C sin congelarse; valores mayores a aquellos en los cuales se encuentra más de 50% de daño.

D. *Polylepis sericea*

1. Perfiles térmicos

1.1 Mes de junio

En el microambiente de *P. sericea* las temperaturas no alcanzan valores por debajo de 0°C, durante este mes. En la figura 27 se presentan los resultados para el microambiente de esta especie. Se puede observar que, aunque hay una pequeña diferencia de temperatura en dos de los niveles estudiados, cerca del suelo y a 150 cm, esta no es tan pronunciada como lo fue en el caso del ambiente de *Espeletia spicata*, a pesar de que las dos estaciones estaban a una distancia aproximada de 10 metros una de la otra. A excepción de las primeras horas del ciclo, donde encontramos una pequeña diferencia en la temperatura a los dos niveles, el resto del ciclo (desde las 19:00 en adelante), ambas temperaturas son muy similares; descienden gradualmente hasta alcanzar la mínima de 3.1°C a 150 cm sobre el suelo y de 2.7°C cerca del suelo (a las 5:00 y las 6:00, respectivamente). Finalmente, se observa un brusco aumento de la temperatura en las primeras horas de la mañana, hasta alcanzar las máximas temperaturas del ciclo: 11.7°C a 150 cm y 13.0°C cerca del suelo. En cuanto a la temperatura del suelo a 10 cm de profundidad, se nota una menor variación pa-

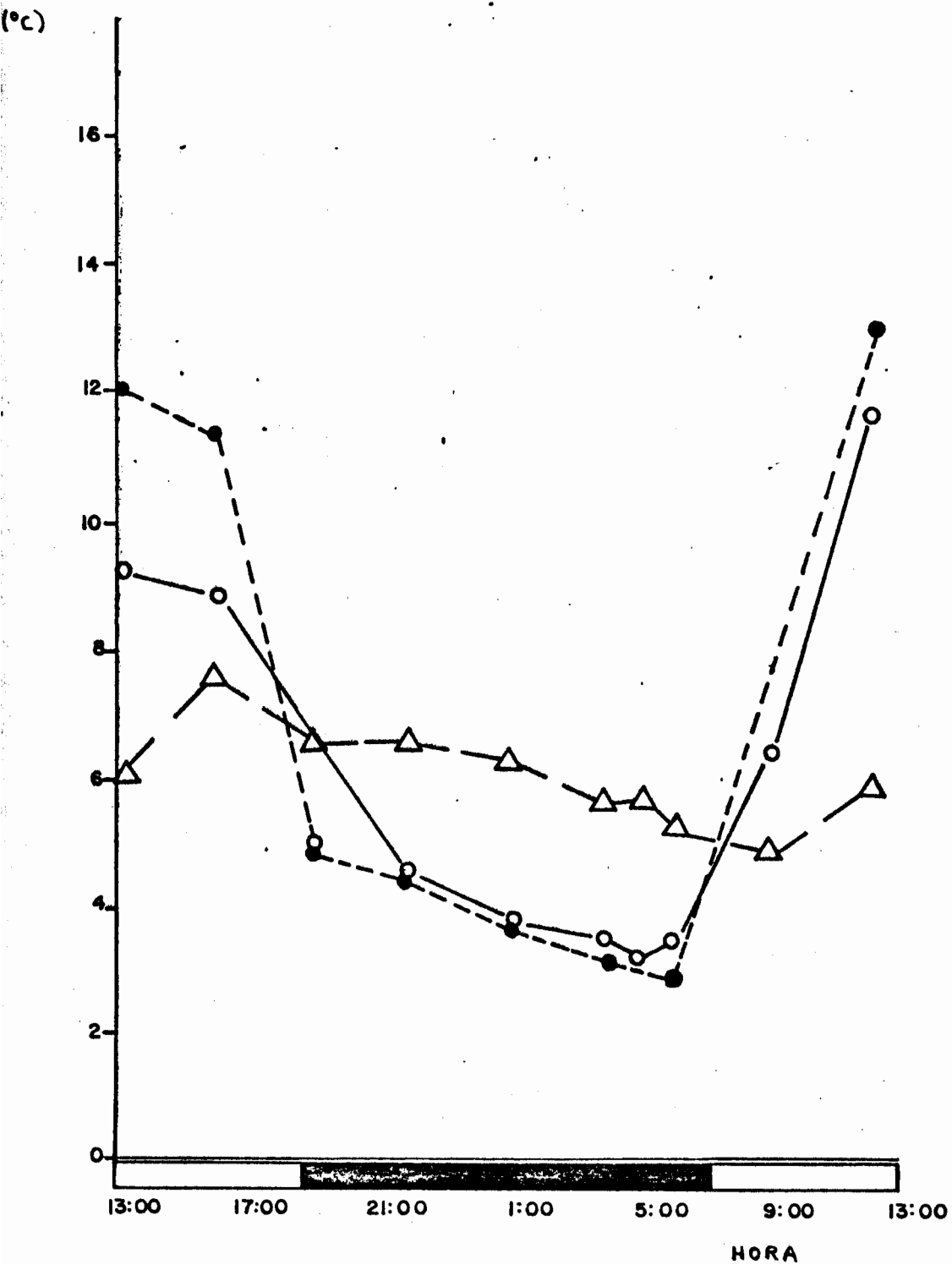


Figura 27. Ciclo diario de temperatura para el microambiente de *P. sericea* (mes de junio): 10 cm < suelo (Δ — Δ), 5 cm > suelo (\bullet — \bullet), 150 cm > suelo (\circ — \circ).

ra el microambiente de *P. sericea* en comparación con el de *E. spicata*. Como podemos observar, la variación entre la temperatura máxima y la mínima a lo largo de este ciclo es de sólo 2.7°C. El suelo alcanza su máxima temperatura de 7.5°C, a las 16:00; para luego descender durante toda la noche, hasta alcanzar su mínima de 4.8°C, a las 9:00.

La variación máxima también la encontramos cerca del suelo, aunque, como ya lo mencionamos, no es tan pronunciada como en el caso de *E. spicata*. La menor variación se encuentra, por supuesto, a 10 cm de profundidad.

Con respecto a la radiación y la humedad relativa, utilizamos los mismos valores para ambos microambientes y estos ya fueron analizados en la sección correspondiente a *E. spicata*.

La figura 28 muestra los resultados de la temperatura foliar y del tallo de *P. sericea* para el mes de junio. Durante las horas diurnas, la temperatura foliar es similar a la ambiental, mientras que por la noche sus valores son inferiores. Cuando el ambiente alcanza la temperatura mínima (3.1°C), la temperatura foliar está alrededor de 2.7°C. La máxima temperatura foliar (10.6°C), se observa al finalizar el ciclo (12:00) cuando la ambiental está alrededor de 11.7°C.

La temperatura del tallo también sigue la misma ten-

(°c)

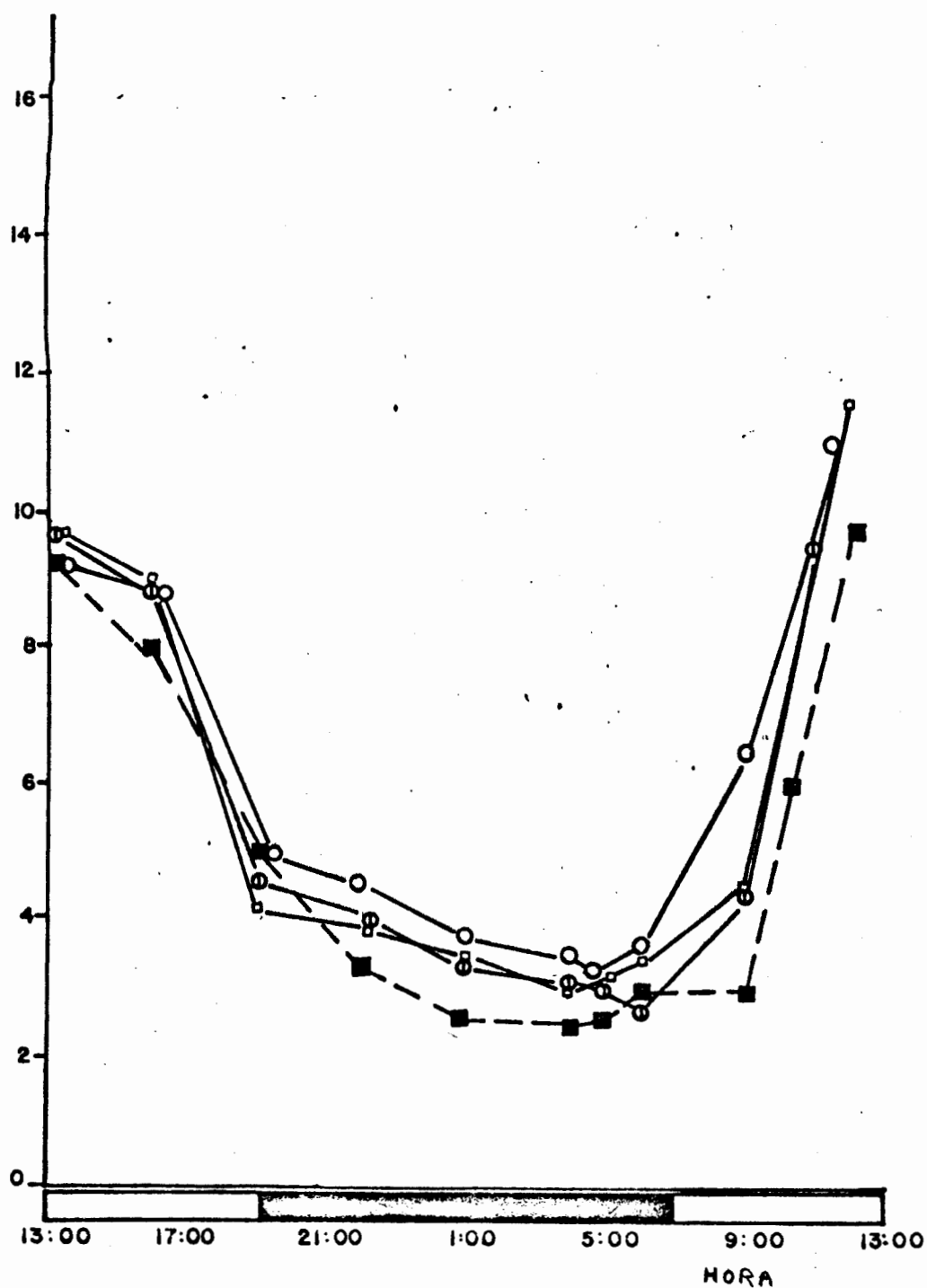


Figura 28. Ciclo diario de temperatura para el tallo y las hojas de *P. sericea* (mes de junio): Aire a 150 cm > suelo (○-○), tallo (●-●), hoja expuesta (■-■), hoja no-expuesta (□-□).

dencia de la temperatura ambiental. También observamos que la temperatura del tallo es menor que la ambiental durante las horas de la noche y similar a la temperatura de las hojas.

1.2 Mes de noviembre

En la figura 29 se presentan los resultados de temperatura, para los tres niveles estudiados en la estación microclimática correspondiente al ambiente de *P. sericea*, para este mes. Para los dos niveles sobre el suelo, a 5 cm y a 150 cm sobre este, las temperaturas máximas de este día no alcanzan los 6.0°C. Luego de este máximo, ambas comienzan a disminuir hasta alcanzar, a la 1:00, la mínima cerca del suelo (-0.8°C) y a las 6:00, la mínima a 150 cm sobre el suelo (-1.0°C). Las máximas temperaturas para ambos niveles se observan al culminar el ciclo de mediciones, a las 11:00. Estas máximas fueron de 10.2°C cerca del suelo y de 9.7°C a 150 cm sobre este. A 10 cm de profundidad del suelo, observamos una variación de sólo 2.1°C entre la máxima y la mínima del ciclo diario completo. La máxima temperatura es de 5.4°C y la mínima 3.3°C.

La humedad relativa, como se analizó anteriormente, muestra valores bastante altos (por encima de 92%) durante todo el ciclo, a excepción de la última hora registrada que

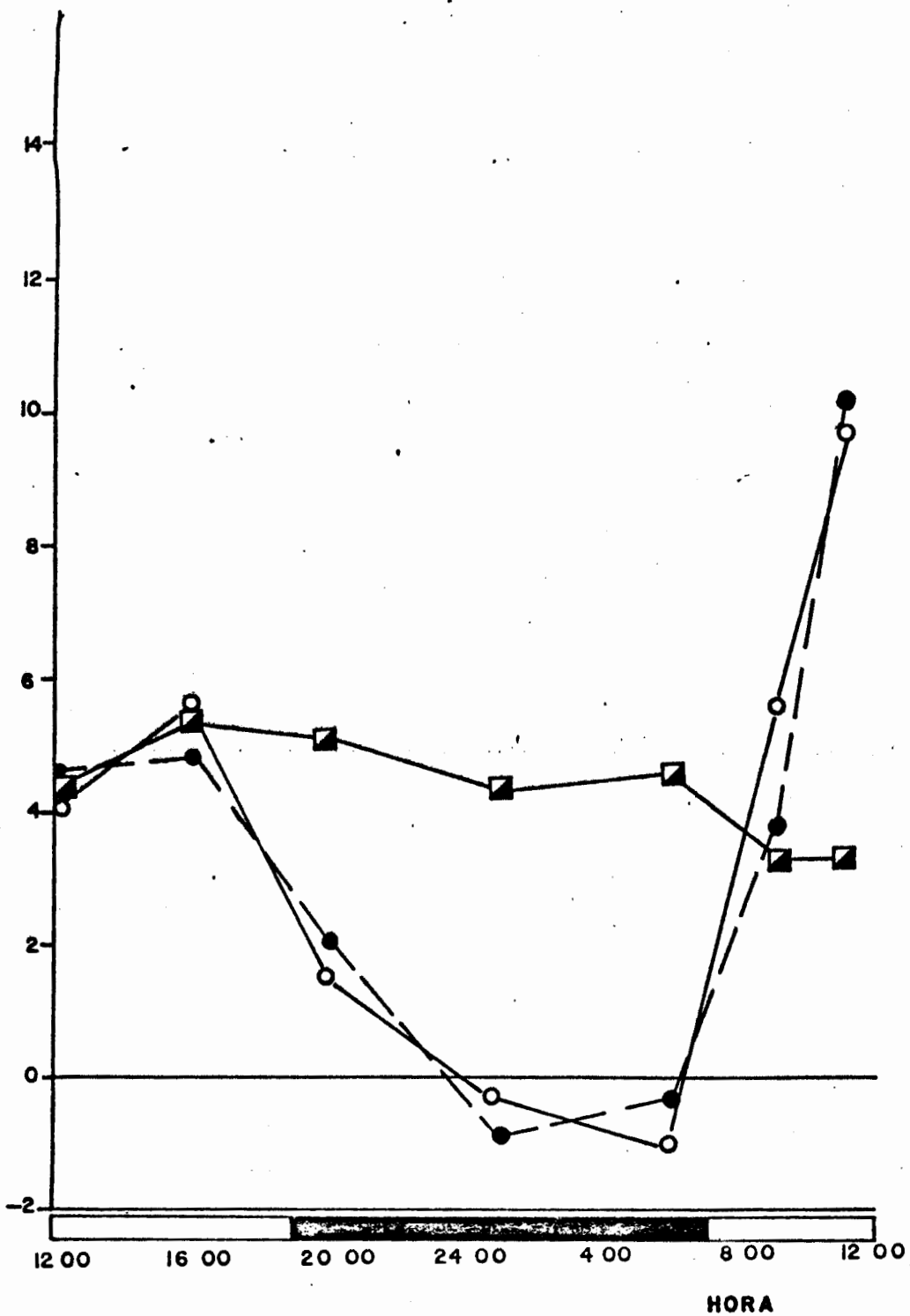


Figura 29. Ciclo diario de temperatura para el microambiente de *P. sericea* (mes de noviembre): 10 cm > suelo (■—■), 5 cm > suelo (●---●), 150 cm > suelo (○---○).

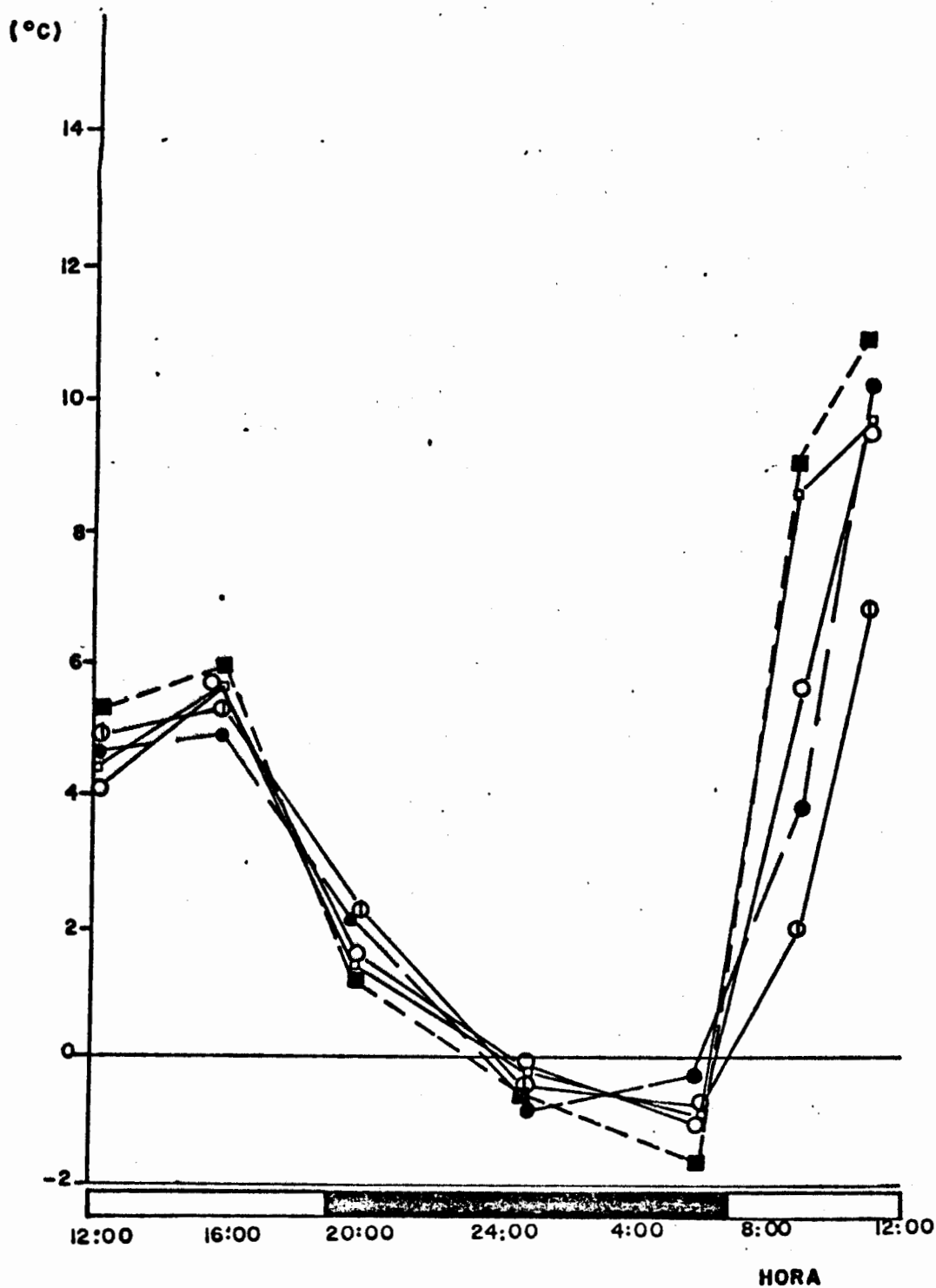


Figura 30. Ciclo diario de temperatura para el tallo y las hojas de *P. sericea* (mes de noviembre): Aire a 5 cm > suelo (●—●), aire a 150 cm > suelo (○—○), tallo (○—○), hoja expuesta (■---■), hoja no-expuesta (□—□).

baja a 85%.

Como podemos observar en la figura 30, la temperatura del tallo y de las hojas se mantiene igual a la ambiental, especialmente durante las horas del día. Sólo en uno de los casos se registró una temperatura menor a la ambiental. Esto ocurre a las 6:00, cuando la temperatura de una de las hojas es de -1.7°C , mientras que la ambiental se encuentra en -1.0°C .

1.3 Mes de febrero

En este mes (figura 31), a diferencia de los dos meses anteriormente analizados, observamos una diferencia entre las temperaturas cerca del suelo y a 150 cm, aunque la amplitud de esta diferencia es mucho menor que la observada en el caso del microambiente de *E. spicata*. Cerca del suelo hay un aumento que va desde inicios de las mediciones (10:00) hasta alcanzar la máxima a las 16:00, de 16.8°C . Luego hay un descenso continuo hasta registrar la mínima, de 2.8°C , a las 7:00. En cuanto a 150 cm sobre el suelo, la máxima de 12.3°C se mantiene entre las 13:00 y las 16:00. Después de este máximo, la temperatura desciende hasta que, a las 7:00, registra la mínima de 2.3°C . Se observa, también, un calentamiento del suelo (10 cm de profundidad) durante las primeras horas del ciclo y que alcan

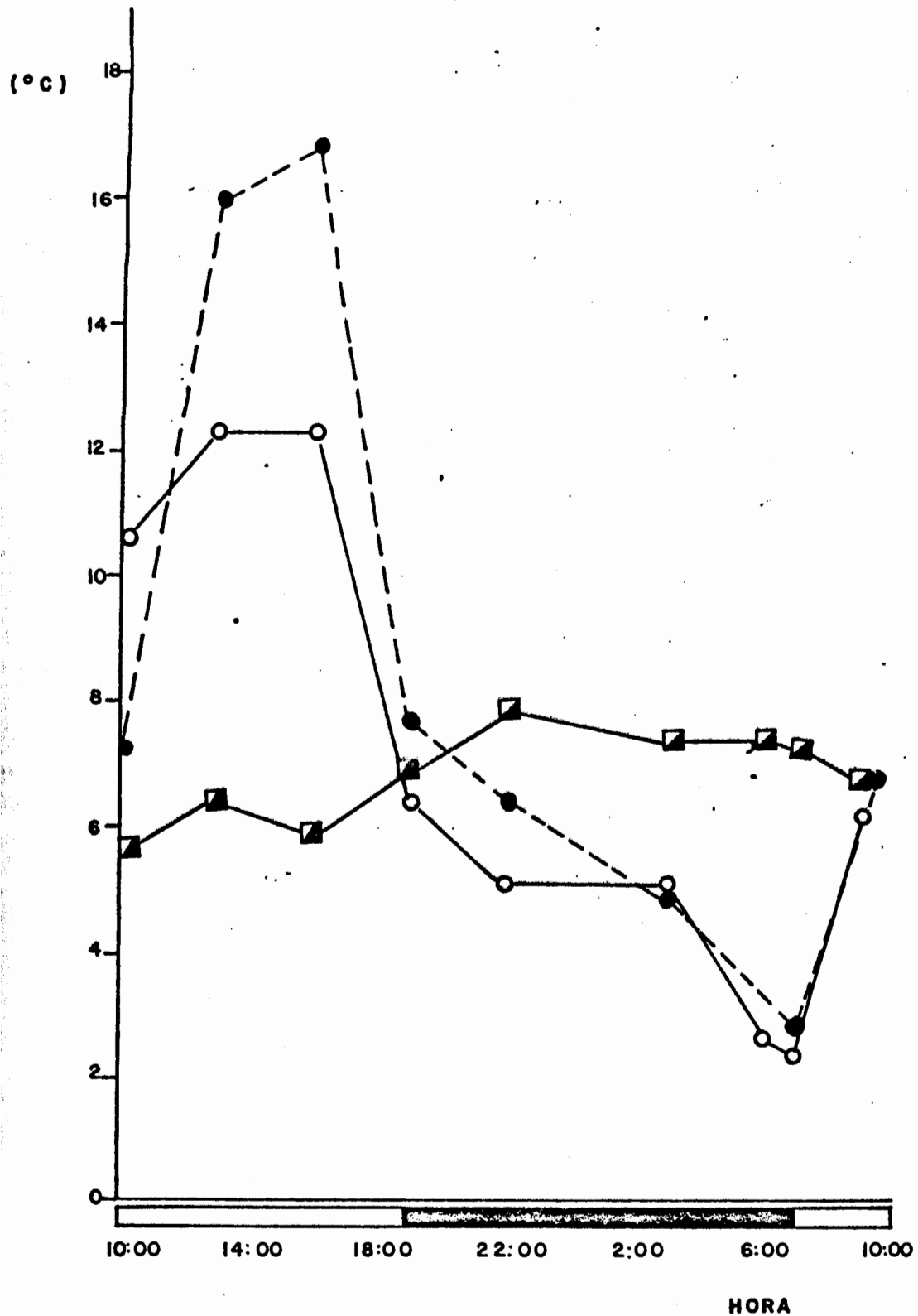


Figura 31. Ciclo diario de temperatura para el microambiente de *P. sericea* (mes de febrero): 10 cm < suelo (■—■), 5 cm > suelo (●-●), 150 cm > suelo (○—○).

za su máximo de 7.9°C , a las 22:00. De aquí en adelante, el descenso es lento, llegando a su mínima de 6.7°C , a las 9:00. Vemos, una vez más, que la variación entre máxima y mínima es de sólo 2.3°C , a lo largo del ciclo diario.

Como ya mencionamos en el microambiente de *E. spicata*, en el mes de febrero, los resultados de la humedad relativa son bastante bajos (por debajo de 80% durante el día) y con un mínimo de 67% a las 13:00, mientras que en las primeras horas de la noche registra valores por encima de 90%.

Con respecto a la radiación, se obtuvieron los valores más altos del estudio, tal como mencionamos anteriormente. Este valor se registró a las 13:00 y fue de 886.1 watt/m^2 .

En el mes de febrero no se pudieron llevar a cabo las mediciones de la temperatura del tallo de *P. vericea*, debido a problemas con el equipo. Por lo tanto, sólo podemos analizar los resultados de la temperatura foliar (figura 32). Es de notar que, a diferencia de los otros meses analizados, donde la temperatura foliar y la ambiental son muy similares, la foliar en este caso alcanzó valores por encima de la ambiental, durante las horas del día. Tenemos, por ejemplo, que a las 13:00, cuando la ambiental es de 12.3°C , la foliar alcanza su máximo valor de 18.4°C . A las 19:00, ambas temperaturas coinciden en 6.5°C . Durante gran parte

pc)

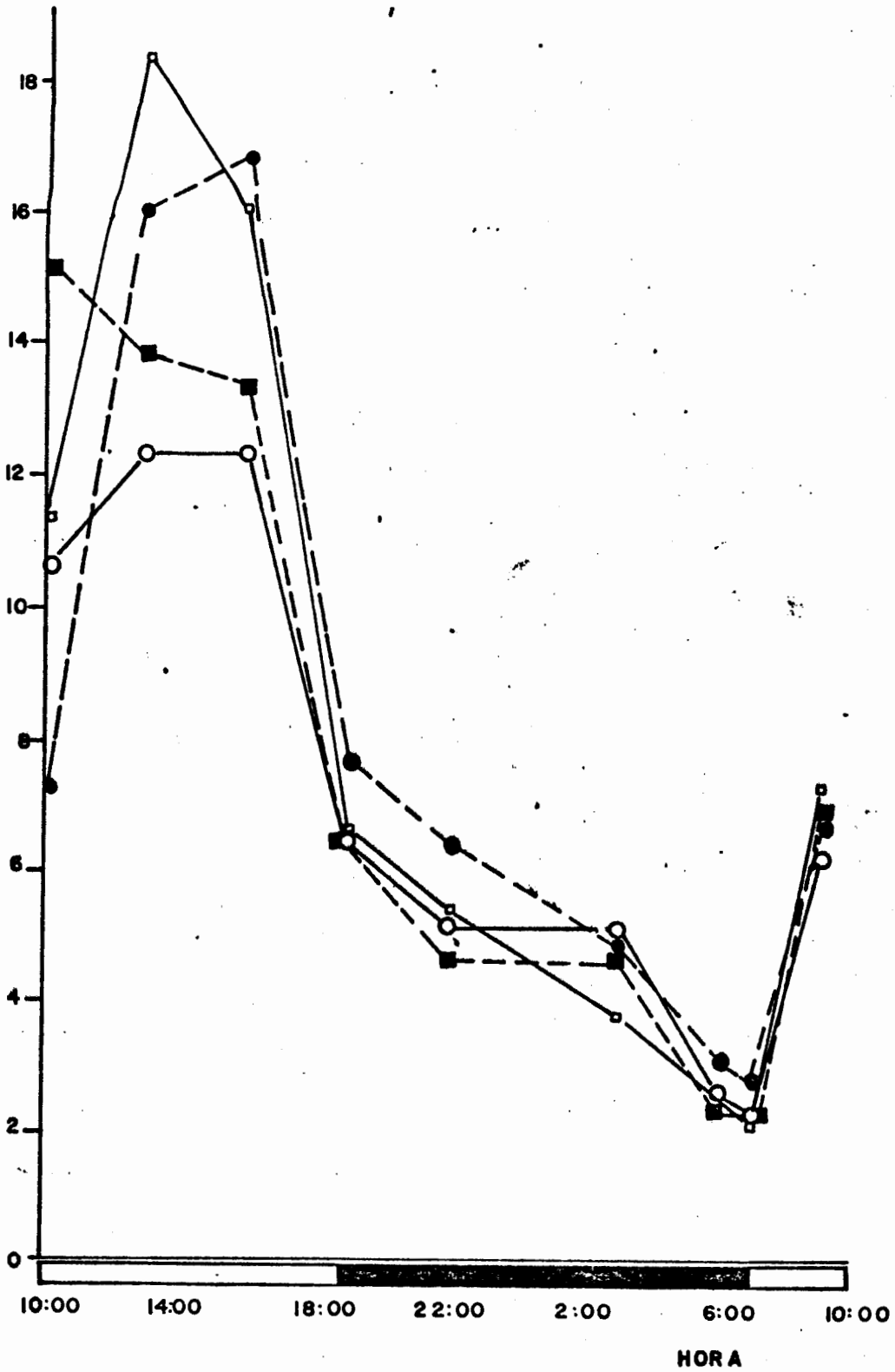


Figura 32. Ciclo diario de temperatura para el tallo y las hojas de *P. sericea* (mes de febrero): Aire a 5 cm suelo (●-●), aire a 150 cm suelo (○-○), hoja expuesta (■-■), hoja no-expuesta (□-□).

de la noche vemos que la foliar es un poco más baja que la ambiental, pero cuando la ambiental alcanza su mínima, 2.3 °C, la foliar también se encuentra alrededor de ese valor.

2. Determinación del potencial osmótico

Como puede observarse para septiembre (figura 33), la tendencia de la curva en esta especie es muy diferente a la observada en *Espeletia spicata*. De un potencial osmótico, a las 15:00, de -20.6 bares, comienza a aumentar hasta alcanzar un valor de -17.6 bares, a las 23:00 (potencial osmótico más positivo registrado). A partir de esta hora se va haciendo cada vez más negativo, hasta alcanzar su mínimo de -23.2 bares, a las 7:00. Es importante hacer notar que el potencial osmótico más negativo para esta especie coincide con la temperatura foliar mínima registrada en el ciclo de 24 horas, para este mes.

Para el mes de noviembre (figura 34), observamos la misma tendencia que en septiembre, aunque los valores del potencial osmótico registrados son mucho más negativos. En las horas del mediodía, el potencial osmótico es de -27.0 bares. Luego, este se va haciendo más positivo a medida que se avanza hacia la noche, hasta alcanzar su valor más positivo del ciclo, de -20.3 bares, a la 1:00. Después de

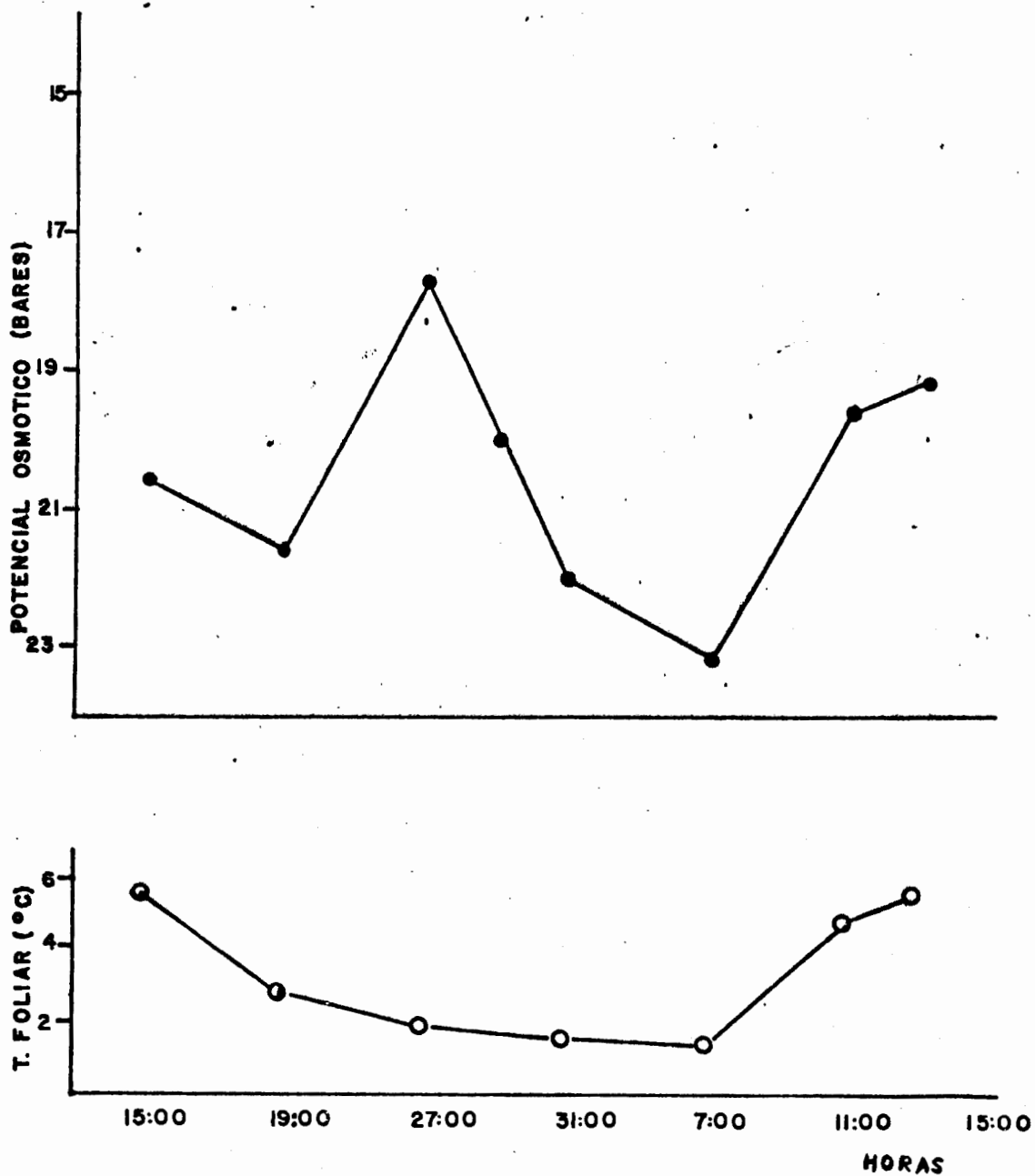


Figura 33. Potencial osmótico foliar, en un ciclo diario, para *P. sericea* (mes de septiembre).

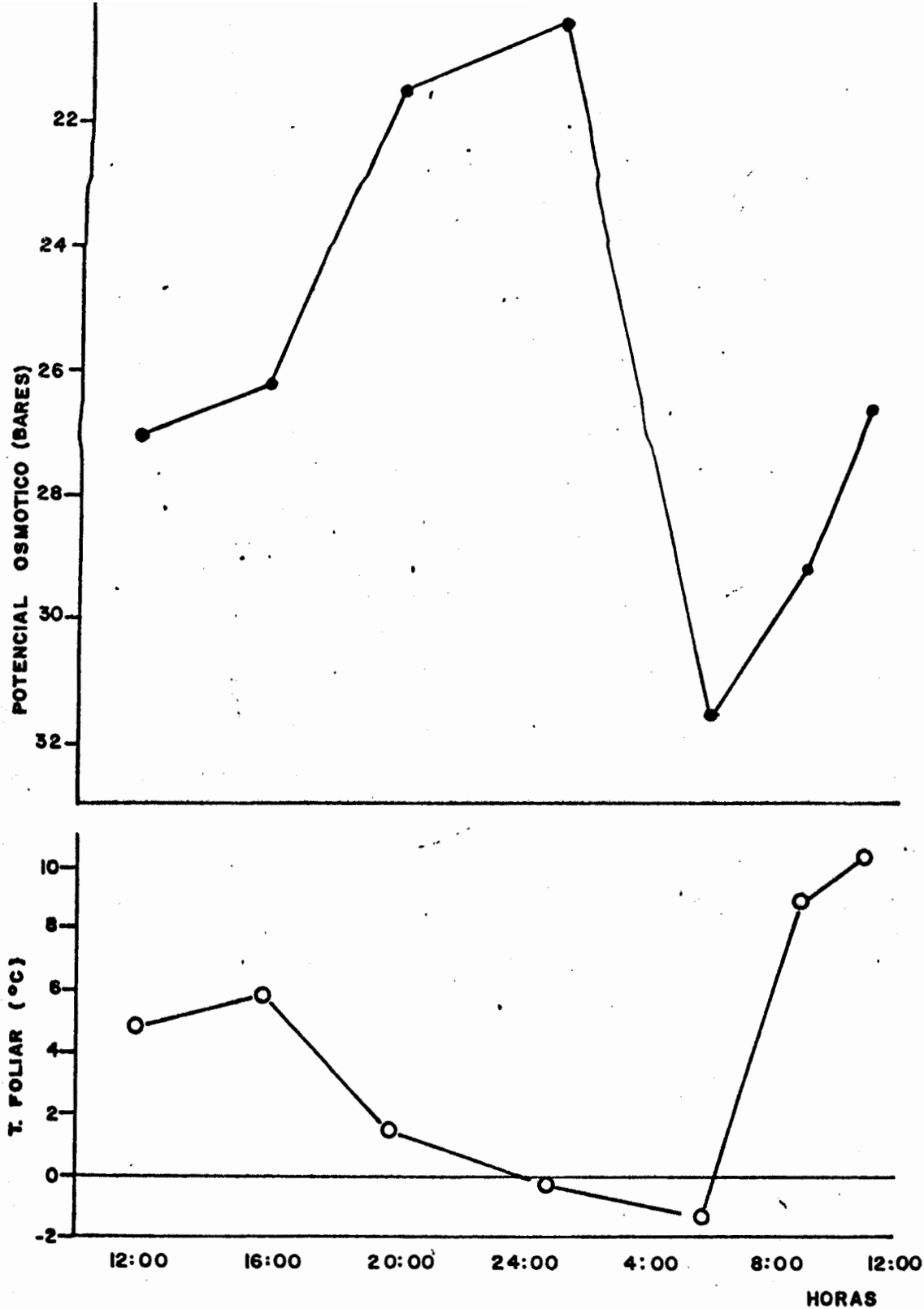


Figura 34. Potencial osmótico foliar, en un ciclo diario, para *P. sericea* (mes de noviembre).

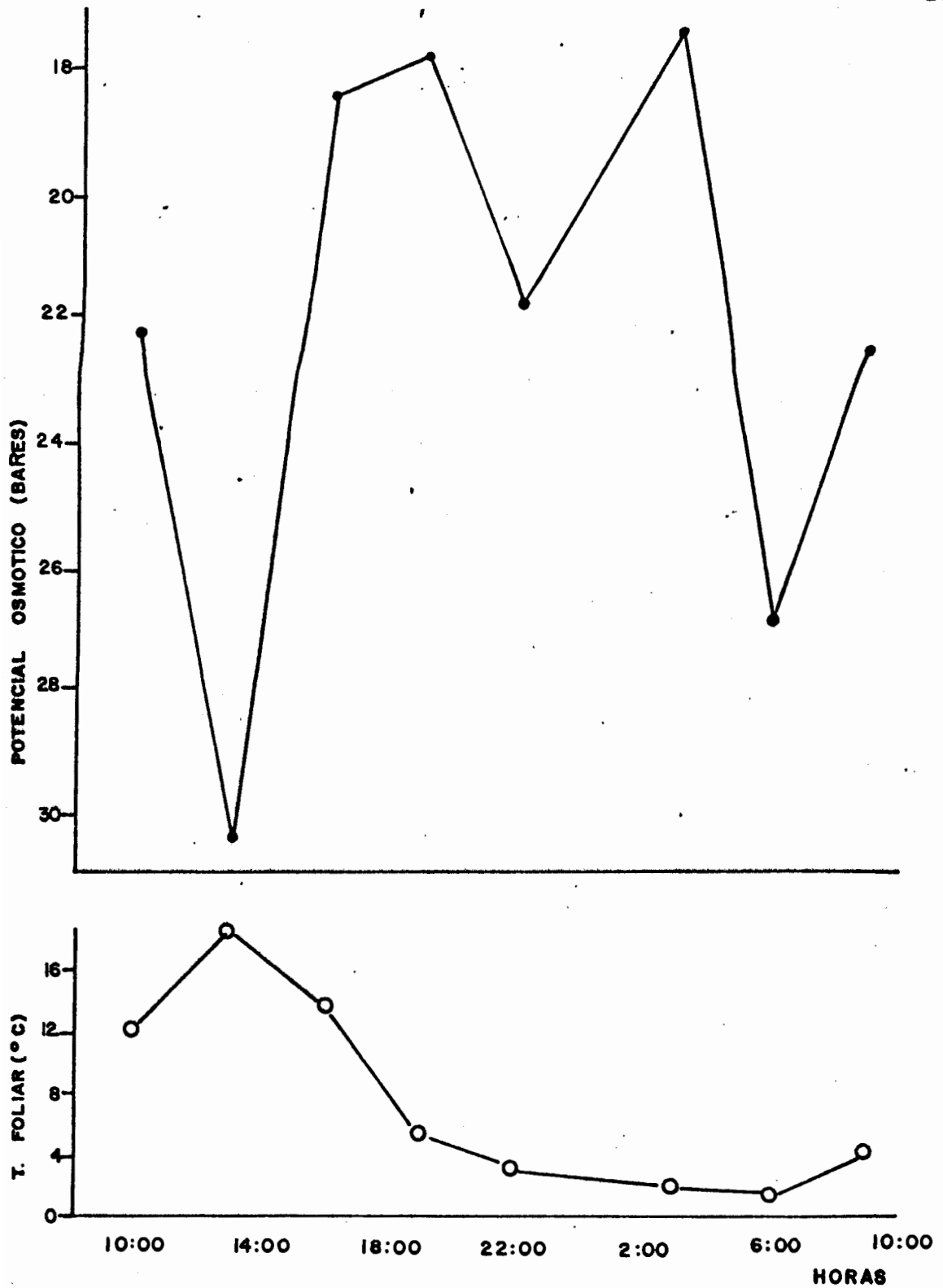


Figura 35. Potencial osmótico foliar, en un ciclo diario, para *P. sericea* (mes de febrero).

alcanzar este valor máximo, se nota una disminución brusca hasta llegar, a las 6:00, a su valor más negativo de -31.6 bares. Este valor no sólo es el más negativo registrado durante el ciclo de 24 horas, sino durante todo el estudio; y más importante aún, coincide con la temperatura foliar más negativa obtenida durante todo el trabajo.

Para el mes de febrero (figura 35), se encuentra en esta especie una disminución del potencial osmótico durante el día, algo que no había sido tan marcado en los meses anteriores. Así, vemos como de un potencial osmótico alrededor de -20.0 bares, a las 10:00, disminuye a -30.4 bares, a las 13:00; esto podría explicarse por la alta temperatura foliar durante ese momento del día (18.2°C), la alta radiación y un valor de humedad relativa más o menos bajo (67%). De aquí en adelante se observan algunas fluctuaciones hasta alcanzar el potencial osmótico más positivo durante el ciclo diario, a las 3:00 (-17.5 bares). Después de las 3:00, observamos una rápida disminución del potencial osmótico, el cual alcanza, a las 6:00, un valor de -26.8 bares. Este segundo pico, aunque no es el más negativo, coincide con el mínimo de temperatura foliar registrado durante el ciclo de 24 horas.

3. Determinación de azúcares solubles en hojas y tallos

En la figura 36 podemos observar los resultados de la concentración de azúcares solubles, a lo largo del ciclo de 24 horas para *Polylepis sericea*, durante el mes de septiembre. La tendencia de las curvas para esta especie, al igual que la del potencial osmótico, es muy distinta a la de *Espeletia spicata*. Se observa un aumento en el tallo y hojas, durante las horas de la noche, lo que coincide con la disminución del potencial osmótico observado también para esta especie. En cuanto a las hojas, observamos que su concentración es bastante constante durante el día y las primeras horas de la noche. Después de las 23:00, observamos un aumento hasta alcanzar su máxima concentración de 11.4%, a las 7:00, coincidiendo con el mínimo potencial osmótico y con las temperaturas foliares y ambiental mínimas observadas durante el ciclo diario. Luego de este máximo, la concentración de azúcares comienza a disminuir. La curva que representa al tallo de *P. sericea* también nos muestra esta misma tendencia. En las primeras horas de la noche (19:00), la concentración de azúcares aumenta gradualmente hasta alcanzar su máxima concentración, a las 7:00.

A diferencia de *E. spicata*, en *P. sericea* encontramos que las curvas del potencial osmótico y de la concentración de azúcares muestran grandes semejanzas. En especial, como ya mencionamos, el aumento de la concentración de azúca

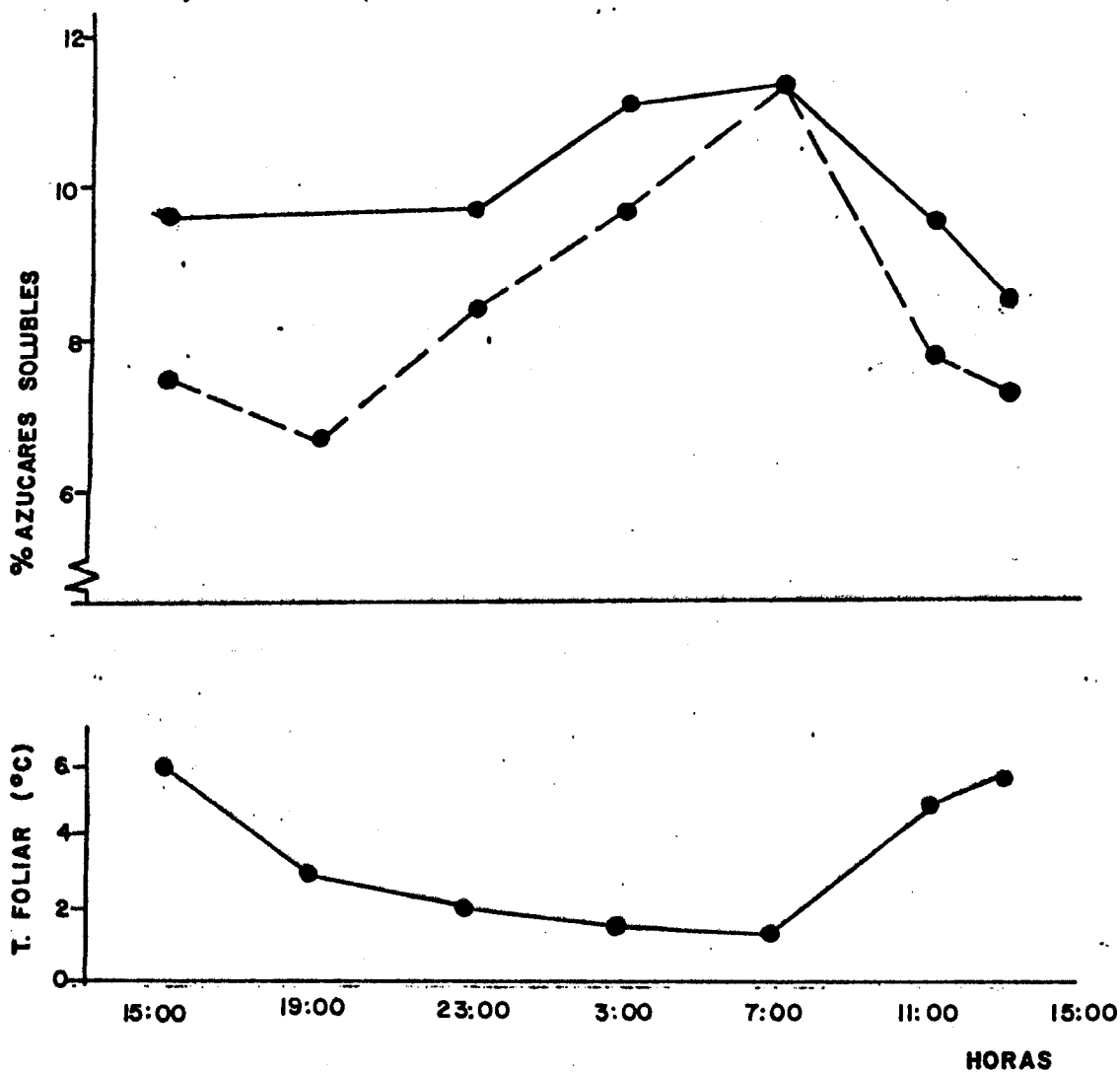


Figura 36. Contenido de azúcares solubles en el tallo y las hojas de *P. sericea*, a lo largo de un ciclo diario (mes de septiembre). tallo (•---•), hojas (•—•).

res solubles durante la noche hasta alcanzar su máximo en las horas de la mañana (7:00) está acompañado de una disminución del potencial osmótico durante la noche y que también alcanza su valor mínimo a las 7:00. Ambos valores coinciden con la temperatura más baja del ciclo diario.

Para el mes de noviembre (figura 37), las hojas de *P. sericea* muestran la misma tendencia observada en las mediciones correspondientes al mes de septiembre. Los valores durante el día son similares en ambos meses, pero para la noche, las concentraciones son más altas en el mes de noviembre, en comparación al mes de septiembre. Durante las horas del día y gran parte de la noche (entre las 12:00 y la 1:00) la concentración de azúcares en las hojas de *P. sericea* se mantiene entre 8 y 10%, pero al avanzar la noche hacia la madrugada observamos un aumento abrupto, alcanzando la máxima concentración de 14.9%, a las 6:00. Esta concentración máxima coincide, una vez más, con el potencial osmótico más negativo y también con la temperatura mínima del ciclo. En cuanto al tallo, muestra a diferencia con el mes anterior, que la concentración fluctúa registrando la mínima concentración en las horas de la noche (1:00) y la máxima, en la mañana del segundo día (11:00), valor que no coincide con las mínimas temperaturas.

Los resultados de la época seca (febrero) se muestran

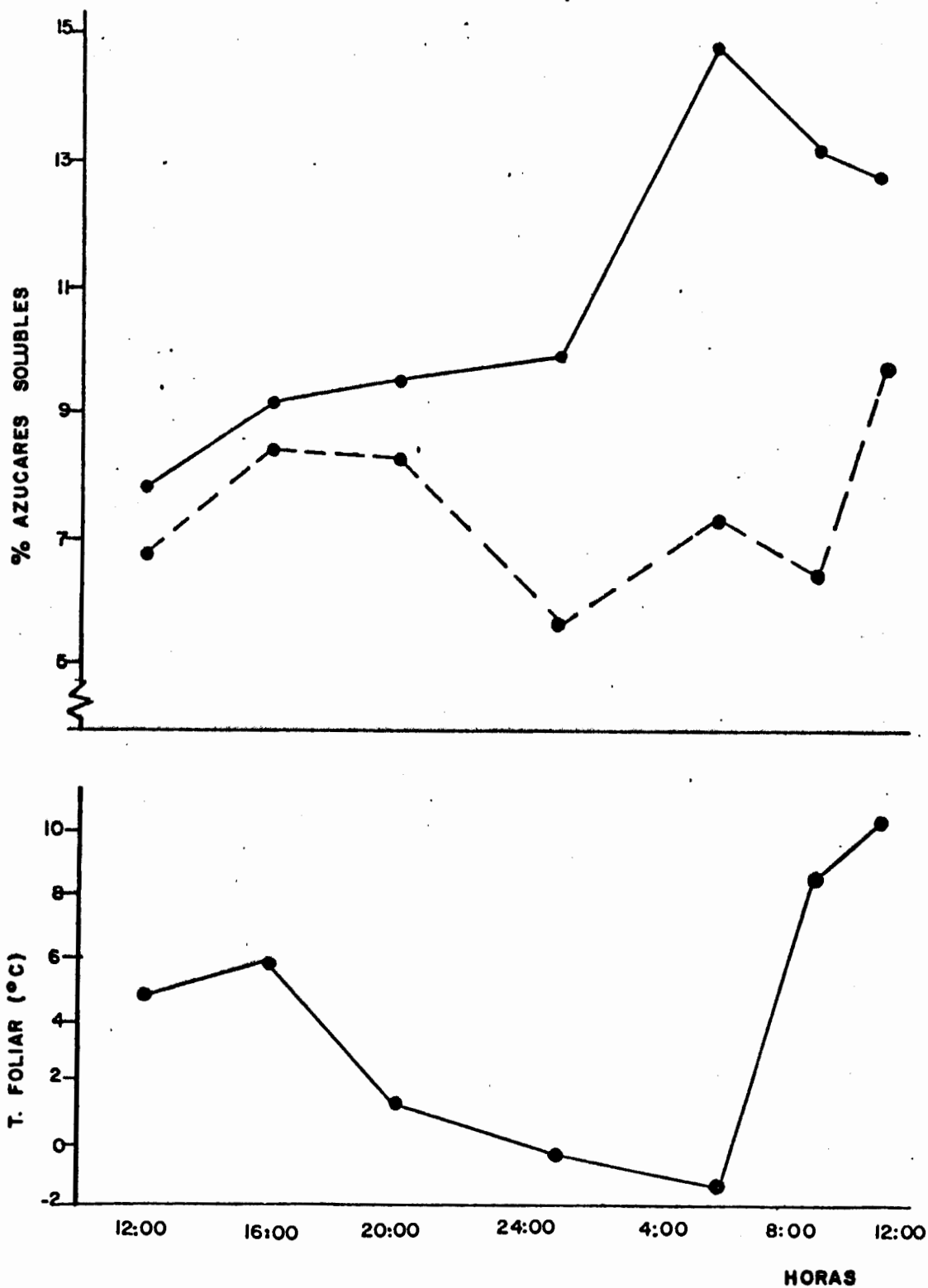


Figura 37. Contenido de azúcares solubles en el tallo y las hojas de *P. sericea*, a lo largo de un ciclo diario (mes de noviembre). tallo (—•—), hojas (---•---).

en la figura 38. A diferencia de los otros meses analizados, las concentraciones son más altas para ambos tallo y hojas; además que para las hojas, la variación entre máxima y mínima concentración es menor; posiblemente debido a que la actividad fotosintética producida por las condiciones de temperatura y radiación anteriormente señaladas aumentarían la producción de azúcares. En las hojas, observamos un pequeño aumento en la concentración de azúcares solubles durante las horas nocturnas; así, en las horas del día, la concentración se encuentra alrededor de 16.0% y luego comienza a aumentar progresivamente hasta alcanzar un máximo de 18.6%, a las 6:00 (una vez más coincide con el mínimo potencial osmótico, así como también con la mínima temperatura del ciclo). En lo que respecta al tallo, se observa la misma tendencia de septiembre; es decir, durante el día presenta una menor concentración de azúcares que durante la noche. Así, los valores obtenidos durante el día, están alrededor del 11.0%, mientras que durante las horas de mínima temperatura (6:00), estos valores ascienden a un 16.0%. Comparando las curvas de la concentración de azúcares y la del potencial osmótico, vemos que el aumento de azúcares durante la noche coincide con el potencial osmótico más negativo, pero también observamos el pico de mínimo potencial osmótico durante las horas del mediodía (13:00)

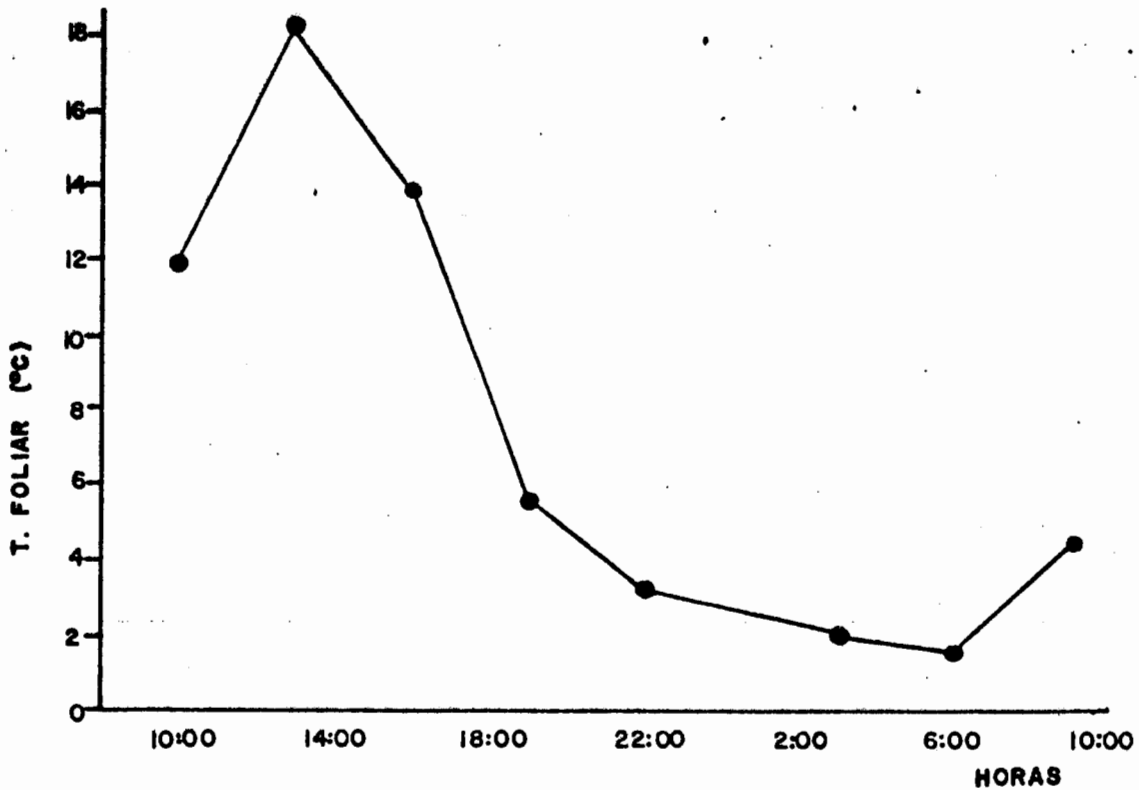
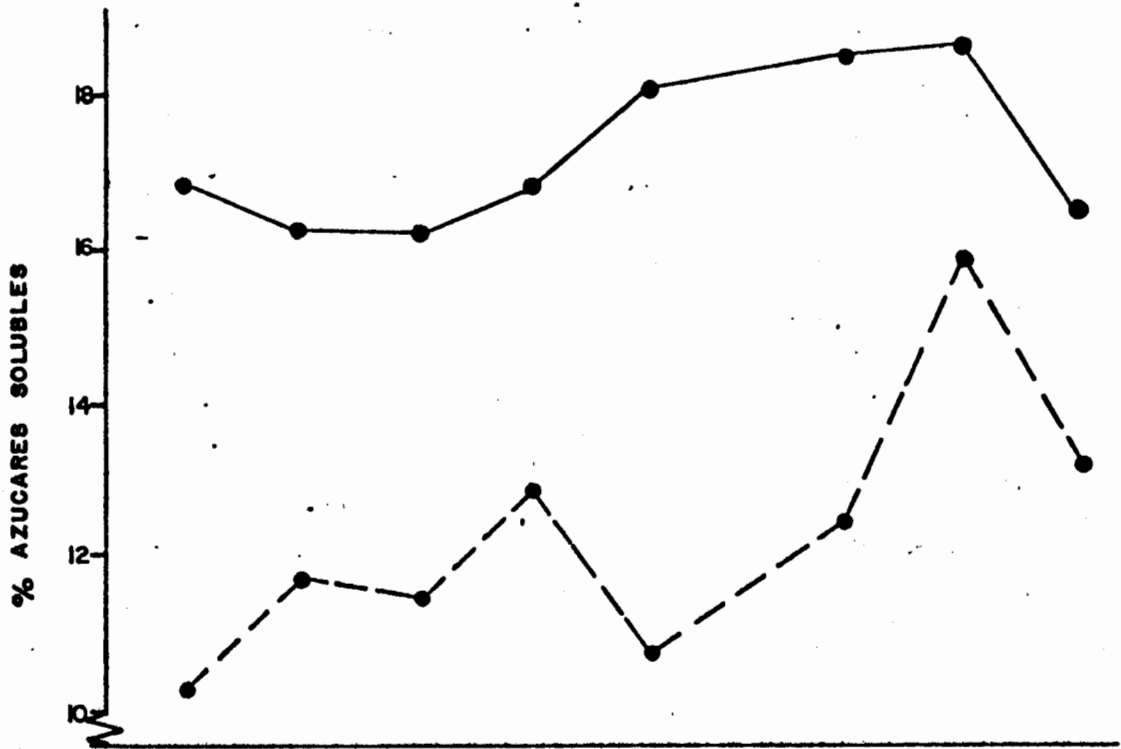


Figura 38. Contenido de azúcares solubles en el tallo y las hojas de *P. sericea*, a lo largo de un ciclo diario (mes de febrero). tallo (---●), hojas (●—●).

y el cual no se observa en la curva de la concentración de azúcares para este mes.

4. Determinación de la sensibilidad de tejidos a las temperaturas congelantes

En las figuras 39 y 40 se observa que, en los meses de septiembre y noviembre, los tejidos foliares muestran 50% de daño a una temperatura alrededor de -8.0°C . En pruebas realizadas con el tallo de esta especie, observamos que el 50% de daño producido en los tejidos ocurre a una temperatura de -9.4°C . Los valores obtenidos en hojas colectadas en el mes de febrero (figura 41) muestran que la temperatura causante del 50% de daño a sus tejidos es de -6.3°C para las hojas y de -8.8°C para el tallo; es decir que disminuye la temperatura en un mes en el cual las condiciones de temperatura mínima pueden ser más extremas, lo que nos parece un tanto contradictorio.

5. Análisis Térmico Diferencial (ATD)

En esta especie se estudió el comportamiento de las hojas, tallos y yemas al sobreenfriamiento. Al igual que para *Espeletia spicata*, se llevaron a cabo experimentos tomando en cuenta la duración de las muestras dentro de la cá

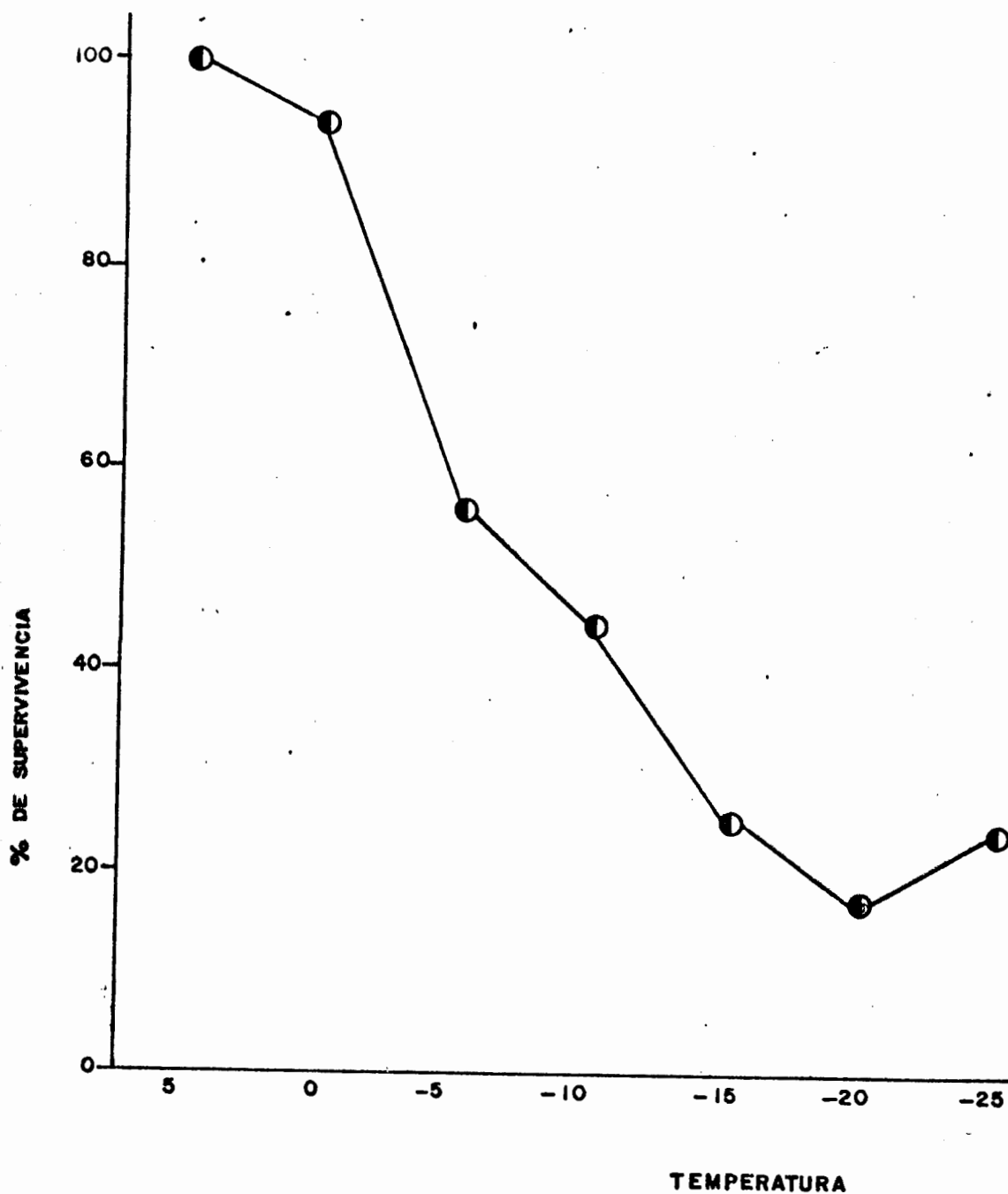


Figura 39. Sensibilidad de los tejidos de *P. sericea* a temperaturas congelantes (muestras de septiembre).
hoja (●—●).

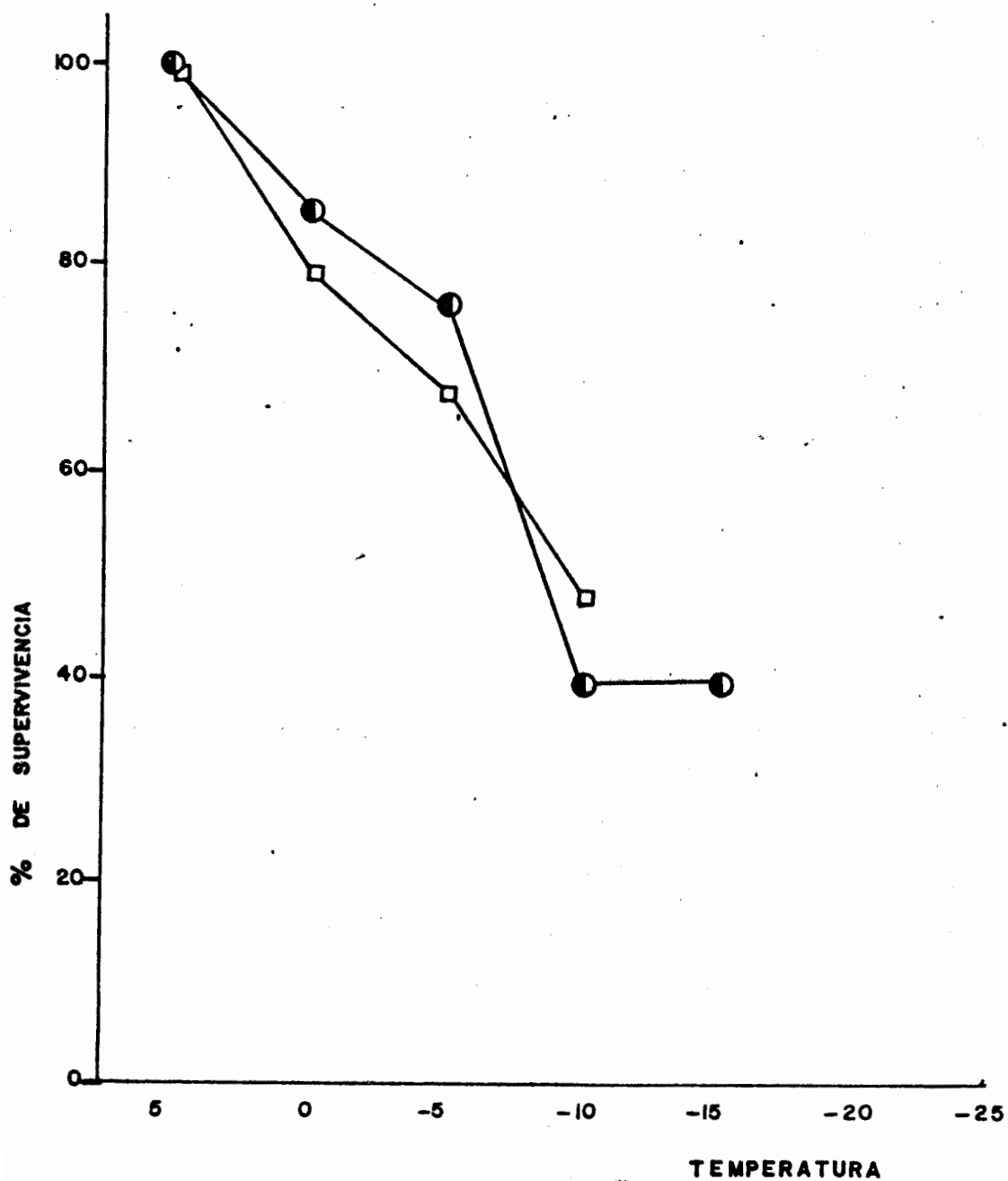


Figura 40. Sensibilidad de los tejidos de *P. sericea* a temperaturas congelantes (muestras de noviembre). tallo (□—□), hoja (●—●).

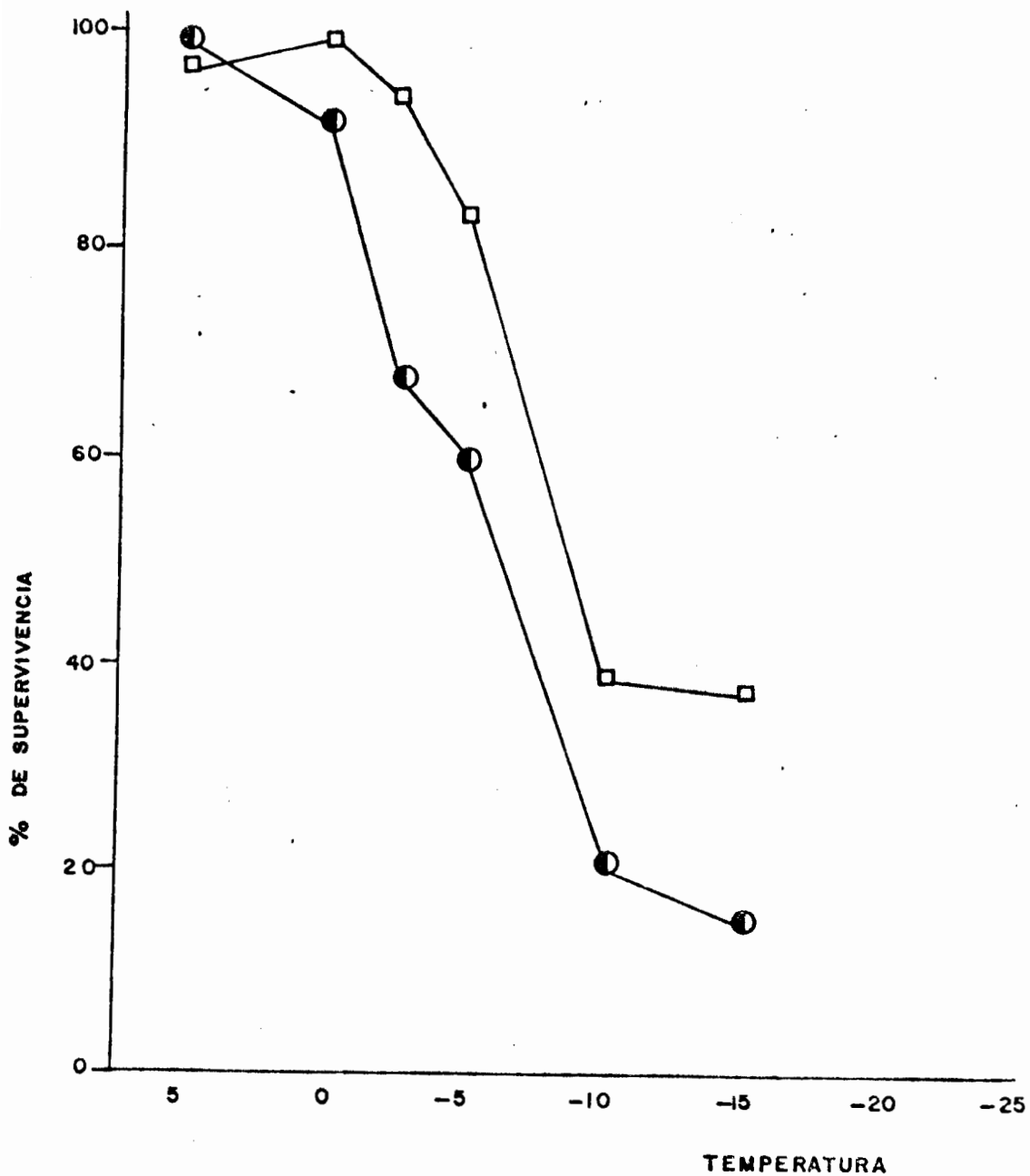


Figura 41. Sensibilidad de los tejidos de *P. sericea* a temperaturas congelantes (muestras de febrero). tallo (□-□), hoja (●-●).

para de crecimiento y también utilizando tasas de enfriamiento distintas. En cuanto al tiempo de mantenimiento de las muestras dentro de la cámara antes de ser utilizadas para las pruebas, observamos (tabla 2) que también hay una diferencia en el punto donde ocurre la exoterma; así, tenemos que, para las muestras de hoja que permanecieron dentro de la cámara por un máximo de dos días, sus exotermas ocurren a una temperatura de -6.0°C (dos pruebas realizadas). Mientras que en las hojas que permanecieron más de dos días, las exotermas se encuentran entre -6.6°C y -8.8°C (5 pruebas realizadas). En cuanto a la tasa de enfriamiento, no se observa diferencia alguna en los puntos donde ocurren las exotermas. En las pruebas donde la tasa fue de $2-3^{\circ}\text{C}/\text{hora}$, las exotermas ocurrieron a -7.0°C y a -8.8°C , mientras que en las pruebas con una tasa mayor ($\pm 15^{\circ}\text{C}/\text{hr}$), los valores de temperatura donde ocurre la exoterma también se ubicaron entre -7.0°C y -9.0°C .

Tomando promedios de todas las pruebas realizadas en hojas, observamos que estas pueden sobreenfriarse hasta una temperatura alrededor de los -7.5°C . En cuanto a los resultados de los otros dos tejidos, tallo y yema, vemos que para el primero, la exoterma ocurre alrededor de -7.6°C , y para la yema, la exoterma ocurre alrededor de los -11.5°C .

Al comparar estos resultados con los de sensibilidad

Tabla 2. Temperatura de congelamiento en distintos tejidos de *Polylepis sericea* para diferentes tratamientos.

Hoja	-9.0 ²	-8.0	-6.6 ¹	-7.0	-7.0 ²
Hoja	-6.0 ¹	-8.8	-6.0 ¹		
Tallo	-6.0	-7.5	-9.8	-7.1	
Yema	-11.7	-11.0	-11.5		

1 Menos de dos días dentro de la cámara de crecimiento.

2 Tasa de enfriamiento = 2-3°C/hora. Los demás resultados con una tasa ~15°C/hora.

de los tejidos a temperaturas congelantes, se encuentra que la temperatura en la cual ocurre más del 50% de daño es muy similar a la temperatura de congelamiento detectada mediante el ATD, lo cual sugiere que el sobreenfriamiento no sería un mecanismo suficiente si las temperaturas descienden por debajo de los -8.0°C y quizás entonces la disminución del potencial osmótico por un aumento de la concentración de azúcares pasaría a jugar un papel de suma importancia como mecanismo de resistencia.

6. Síntesis de resultados

Para finalizar el análisis de los resultados para esta especie, podemos señalar las características más importantes observadas.

6.1 En comparación con el ambiente de *Espeletia spicata*, el de *Polylepis sericea* muestra una menor variación de temperatura en los ciclos diarios, es decir, se obtuvieron mínimas y máximas de temperatura menos extremas, aún cuando los microambientes se encuentran uno cerca del otro. Esto podría traer como consecuencia un menor stress a causa del congelamiento.

6.2 La temperatura de las hojas y del tallo se mantieu

ne muy similar a la del ambiente durante los ciclos de 24 horas; y en algunos casos la temperatura foliar desciende a valores por debajo de la ambiental durante la noche.

6.3 El potencial osmótico muestra un aumento bastante importante durante las horas de temperatura mínima para cada uno de los ciclos estudiados. Esta disminución del potencial osmótico durante la noche está ligada a un aumento de la concentración de azúcares solubles, también, durante las horas de temperatura mínima. Estas dos características que encontramos en esta especie pueden ser una respuesta para evadir el stress producido por el congelamiento.

6.4 En hojas y tallos de esta especie, el 50% de daño ocurre alrededor de -8.0°C . Estos resultados coinciden con las temperaturas de congelamiento obtenidas a través del análisis térmico diferencial.

DISCUSION

Los resultados obtenidos durante un año de mediciones permiten comparar estas dos especies en relación a sus respuestas adaptativas para sobrevivir a las bajas temperaturas presentes en su ambiente. Hedberg (1964), menciona que la adaptación a los ambientes extremos se manifiesta no sólo en las características fisiológicas de las plantas que lo habitan, sino también en algunas otras características morfológicas y anatómicas.

A. *Espeletia spicata*

Los resultados analizados, muestran que en *Espeletia spicata* la resistencia a las temperaturas congelantes y por consiguiente su supervivencia, opera a través de dos tipos de mecanismos claramente diferenciables, dependiendo de la estructura considerada. Estos mecanismos podríamos considerarlos como morfológicos, es decir la evasión de temperaturas congelantes mediante estructuras aislantes; y fisiológicos, o sea la evasión del congelamiento a través de mecanismos de sobreenfriamiento, el cual funciona cuando no existen estructuras aislantes ni tampoco otros mecanismos de resistencia conocidos.

En cuanto a los mecanismos de resistencia brindados a

esta especie por medio de las estructuras aislantes (morfológicos) los observamos en el tallo y en la yema. Durante el mes de noviembre, cuando se registró la temperatura mínima del estudio (-3.6°C), el tallo y la yema mantuvieron su temperatura por encima de los 0°C , el primero con temperaturas alrededor de los 2.0°C y la yema con una temperatura de 1.0°C más o menos. También observamos que en estos tejidos (médula del tallo y la yema) sus puntos de congelamiento se encuentran alrededor de -5.0°C , lo que indica que la capacidad para el sobreenfriamiento de estos tejidos es insignificante. Es decir, la disminución del punto de congelamiento hasta -5.0°C la encontramos en cualquier planta de las zonas de baja altitud tropical y por lo tanto no la podemos considerar como mecanismo de resistencia sino como una consecuencia de las características de cualquier célula vegetal.

Por lo tanto, podemos considerar que para el tallo, la protección brindada por la cubierta de las hojas marcescentes es un mecanismo muy eficiente para soportar el stress producido por las temperaturas congelantes dentro de su ambiente. Es importante hacer notar que durante todo el estudio, el tallo nunca alcanzó temperaturas por debajo de 1.0°C y que estas mínimas ocurren durante la mañana, poco antes de que el sol comienza a producir un calentamiento

bastante rápido. Smith (1979) en un trabajo realizado en el Páramo de Mucubajf, en la Sierra de Santo Domingo, encuentra que para *Espeletia schultzii* las hojas marcescentes funcionan como aislante, protegiendo a la médula del tallo de las temperaturas congelantes nocturnas. Nuestros resultados también coinciden con los descritos por Goldstein y Meinzer (1983) y Meinzer y Goldstein (sin publicar) en estudios sobre la influencia de las hojas marcescentes en *Espeletia timotensis*. Ellos señalan que la cubierta de hojas marcescentes y la presencia de un reservorio de agua (la médula) más cercano a la roseta que el agua del suelo son adaptaciones importantes para el mantenimiento de un balance hídrico favorable en estos habitats donde las temperaturas congelantes ocurren regularmente. Estas adaptaciones también se encuentran en otras especies de plantas en las altas montañas tropicales del Africa; Hedberg (1964), sugiere la importancia que puede tener la cubierta de hojas marcescentes sobre el tallo como estructura aislante de la temperatura en el género *Senecio*, permitiendo el transporte de agua a través del tallo sin ningún tipo de interrupción.

Para el tallo, entonces, la cubierta de las hojas marcescentes podría ser el principal mecanismo de resistencia al congelamiento; además, aunque el sobreenfriamiento no es de importancia para este tejido, el permanecer sin conge-

larse hasta los -5.0°C debe ser una protección adicional en casos extremos, cuando la temperatura del ambiente sea bastante negativa y pueda hacer que la temperatura del tallo disminuya por debajo de 0°C .

En cuanto a la yema, esta presenta las mismas características mencionadas para el tallo. La estructura formada por las hojas jóvenes en desarrollo (cúpula meristemática) junto a los acentuados movimientos nictinásticos observados para esta especie, proporcionan, a la yema, la adecuada protección. Así mismo, durante todas las mediciones efectuadas durante el ciclo anual, la temperatura de la yema nunca alcanzó valores negativos, y como en la médula del tallo, el punto de congelamiento del tejido no ocurre sino hasta -5.0°C . Beck et al (1982), indican que en especies de *Senecio* y *Lobelia* el mecanismo de evasión al congelamiento de la yema se explica por una amortiguación de la temperatura producto de los movimientos nictinásticos y de la cúpula meristemática. Ellos también observan que en ningún momento durante la realización de su estudio se observó el congelamiento de la yema. En la especie *Espeletia schultzii*, en los páramos venezolanos, la protección dada por la cúpula meristemática y por los movimientos nictinásticos amortiguan las fluctuaciones diarias de temperatura (Smith, 1974); evadiendo de esta manera el stress produci-

do por el congelamiento durante la noche y también evita que durante las horas de la mañana exista un sobrecalentamiento de las hojas de la roseta. En sus experimentos, Smith (1974) encuentra que al impedir los movimientos nictinásticos, las hojas de las rosetas comenzaban a marchitarse hasta secarse totalmente; lo que significa que estos movimientos son una adaptación de mucha importancia para esta planta dentro de su ambiente. Además, Smith (1979), indica la probabilidad de que la protección brindada por las hojas marcescentes al tallo también brindan protección a la yema. Hedberg (1964), explica que en los *Senecios* y *Lobelias* de la flora Afroalpina, las yemas no detienen su actividad debido a que las hojas de la roseta forman un gran "nightbud" (yema nocturna), la cual las protege de las temperaturas congelantes. Considerando que en *E. spicata*, de acuerdo con su arquitectura, presenta una única yema apical, se podría pensar en que la parte meristemática poseyera una alta capacidad de sobreenfriarse, pero el hecho de que este mecanismo no exista a este nivel podría indicar que las estructuras aislantes sean suficientes para garantizar que grandes descensos de la temperatura del aire no la afectaran.

En relación a las hojas jóvenes y adultas, los resultados muestran que alcanzan temperaturas muy por debajo de

la temperatura ambiental, lo cual significa que la pubescencia de las hojas no estaría actuando como estructura aislante de la temperatura, evitando la re-radiación de onda larga hacia el ambiente durante las horas nocturnas, con lo cual se reduciría el enfriamiento de las hojas, como ha sido sugerido por algunos autores (Hedberg, 1964), [Goebel (1891) y Hauman (1933), citados por Hedberg, 1964]. Nuestros resultados coinciden con aquellos de Beck et al (1982) que encuentran que la temperatura en superficie de la hoja y encima de la pubescencia es la misma; esto significa que no hay una disminución en la emisión de onda larga de la hoja hacia el ambiente. Meinzer y Goldstein (sin publicar) también indican que la temperatura de las hojas pubescentes expuestas alcanzan temperaturas por debajo de la ambiental debido a la reducida transferencia de calor convectivo del aire a la hoja. Por lo tanto, la pubescencia no puede ser considerada como un mecanismo de evasión a las temperaturas congelantes.

En lo que se refiere a la concentración de azúcares y el potencial osmótico de las hojas adultas, a lo largo de los distintos ciclos diarios, la variación observada en estas dos variables es tan pequeña que podemos concluir que ninguna de ellas (aumento de azúcares solubles y/o disminución del potencial osmótico) podría intervenir como mecanismo de resistencia a las temperaturas congelantes.

Pareciera, entonces, que el sobreenfriamiento es la única alternativa para que las hojas puedan resistir las bajas temperaturas. Como se señaló en la sección de los resultados, ambos tipos de hojas, jóvenes y adultas, pueden sobreenfriarse hasta temperaturas entre -12.0°C y -18.0°C . Pudimos comprobar en el campo, en los momentos en que la temperatura foliar se encontraba por debajo de 0°C , que estas no se congelaban, permaneciendo blandas. Esto nos lleva a pensar que el sobreenfriamiento de las hojas por debajo de los -12.0°C es el mecanismo de evasión de mayor importancia para su supervivencia dentro de este ambiente.

La capacidad de las hojas para sobreenfriarse a temperaturas por debajo de -10.0°C está dada, quizás, por algunas sustancias almacenadas dentro de ellas y las cuales, no tendrían ningún efecto sobre el potencial osmótico. Las hojas de *Espeletia spicata* presentan una sustancia mucilagínosa con las cuales se han llevado a cabo algunas pruebas donde se encuentra que el potencial osmótico está alrededor de los -80.0 bares (Datos sin publicar). Seguramente, esta sustancia sea algún polímero de bajo peso molecular que actúa como crioprotector, permitiendo que las hojas de esta planta puedan alcanzar temperaturas muy negativas sin congelarse, y sin cambiar el potencial osmótico de la planta (Olien, 1978).

B. *Polylepis sericea*

De los resultados obtenidos para *Polylepis sericea*, podemos extraer algunas conclusiones importantes. Primero, la temperatura de los distintos tejidos de esta planta (tallo y hojas) sigue muy de cerca los ritmos de la temperatura ambiental. Según Simpson (1979), algunas especies de este género que se encuentran a lo largo de la Cordillera de los Andes en páramo y puna, presentan una cubierta escamosa sobre el tronco que puede alcanzar hasta 2 cm de espesor y la cual, posiblemente, actúe como un aislante protector de las variaciones de la temperatura ambiental. En el caso específico de *Polylepis sericea*, en el Páramo de Piedras Blancas, esta cubierta es bastante reducida (no alcanza los 5 mm de espesor), lo que podría explicar, tal vez, el hecho de que la temperatura del tallo y la ambiental se mantengan similares. Por otra parte, Hedberg (1964) sugiere que la pubescencia puede determinar mayores temperaturas foliares en las horas nocturnas debido a que reduce la pérdida de calor re-radiado hacia el ambiente. Sin embargo, en *P. sericea*, aunque sus hojas muestran pubescencia en el envés, la temperatura es similar a la del aire durante la noche, y en algunos casos disminuye por debajo de la ambiental.

Segundo, es importante hacer notar que, aunque los mi

microambientes de cada especie están muy cerca uno del otro (aproximadamente 10 m de distancia entre ellos), dentro del microambiente de *P. sericea* observamos una mayor amortiguación de la temperatura que en el microambiente de *E. spicata*. Así, por ejemplo, en la especie *Polylepis sericea*, solamente durante el mes de noviembre se observaron temperaturas por debajo de 0°C en cualquier parte de la planta, mientras que en *Espeletia spicata*, durante los meses: noviembre, diciembre y enero; se registraron temperaturas foliares por debajo de 0°C. También se encuentra que para los dos niveles del aire (5 cm y 150 cm sobre el suelo), en el microambiente de *P. sericea* la diferencia es mínima al comparar las dos alturas, mientras que en el de *E. spicata* la variación es mucho mayor.

En estudios realizados por Azocar y Monasterio (1980), en el Páramo de Mucubají, se compara el microambiente del bosque de *Polylepis* con el microambiente del páramo abierto, habitat del género *Espeletia*. Los resultados obtenidos en este estudio muestran que en los sitios donde se encuentra *Polylepis*, el stress a las temperaturas por debajo del punto de congelamiento es mucho menor, de manera que el número de días con heladas - un parámetro muy importante en nuestro estudio - en el bosque es bajo (39/año) comparado al habitat donde crece *Espeletia*, que pueden sobrepasar los

230 días/año. Azocar y Monasterio determinaron, además, que en Mucubají, en los ambientes de páramo abierto, se presentan condiciones más extremas que en el bosque de *Polylepis* y que las máximas son mayores y las mínimas menores fuera del bosque. Estas autoras sugieren que las diferencias notables entre el microclima del páramo y del bosque pueden ser sólo consecuencia de la cubierta vegetal del bosque, y de la amortiguación microclimática que ella provoca en el caso específico de nuestro estudio, en el área donde realizamos el trabajo, los árboles de *Polylepis* se encuentran en forma aislada y separados entre sí (no existe dosel continuo), por lo tanto no puede haber un amortiguamiento por el dosel, que aunque abierto, pueda influir de alguna manera en este aspecto. Una manera de explicar la variación microclimática encontrada sería la de que en los sitios donde crece *Polylepis*, debido a que estos están constituidos por grandes bloques rocosos formando refugios térmicos en donde las condiciones serían menos extremas (Walter y Medina, 1969). Según Carl Troll (citado por Simpson, 1979), la habilidad de *Polylepis* para crecer por encima de los límites de los bosques continuos se podría explicar por medio de la presencia de algunos fenómenos microclimáticos los cuales producen condiciones de más baja altitud. Por lo tanto, podemos considerar, hasta cierto punto, la exis-

tencia de esta especie en estos lugares de un menor stress como una gran ventaja para poder sobrevivir en estos ambientes de temperaturas inferiores extremas.

Pero, aunque el microambiente donde crece *Polylepis*, por sus características especiales pueda tener temperaturas un poco más altas que las que ocurren en otros habitats parameros, el hecho de que la temperatura de los órganos sea similar a la del ambiente, parece ser una desventaja bastante importante para la supervivencia de esta especie en estos ambientes, ya que un descenso muy grande de la temperatura por debajo del punto de congelamiento, ocasionaría también un gran descenso en la temperatura de los tejidos y como consecuencia podría ocasionar daños irreversibles.

Aunque no existen mediciones climáticas regulares para esta área, Azocar y Monasterio (1980) señalan temperaturas mínimas absolutas de -12.5°C en posición de fondo de valle y de -9.0°C en la estación meteorológica en el Páramo de Mucubají, a 3500 msnm. Estos resultados nos hacen suponer, que, aunque en nuestro sitio de estudio la especie *Polylepis sericea* (3900 msnm) se encuentre en lugares "refugios", pueden ocurrir temperaturas mínimas muy por debajo de 0°C , por lo tanto la supervivencia de la planta debe depender, además, de mecanismos internos que le permitan e

vadir el congelamiento de los tejidos. Nuestros resultados señalan que en *Polylepis* parecen operar dos de estos mecanismos, íntimamente relacionados entre sí.

El primero sería, la disminución del potencial osmótico durante las horas nocturnas. Esta disminución está apoyada, también, por un aumento de la concentración de los azúcares solubles durante el mismo período de la noche. Ambas, como lo señalamos en la sección de los resultados analizados anteriormente, coinciden con las temperaturas mínimas registradas durante los distintos ciclos. La variación máxima del potencial osmótico durante un ciclo diario fue de 12 bares, lo que le daría a la planta una protección adicional de más o menos 2°C. En zonas templadas, como vimos anteriormente, la disminución del potencial osmótico es de muy poca importancia. Las mayores concentraciones de solutos que hayan sido registradas son de 50 bares, lo que significa una protección adicional hasta disminuir el punto de congelamiento a -4.0°C (Levitt, 1980). Pero, a diferencia de la zona templada, una disminución de hasta 4°C en el punto de congelamiento sería de gran importancia para un ambiente como el que tenemos en las altas montañas tropicales y más aún, en el caso de *P. sericea* donde vimos existe una amortiguación adicional de la temperatura dada por los "refugios" donde se encuentra esta especie.

El sobreenfriamiento operaría como mecanismo adicional hasta cierto rango de temperatura, ya que esta especie tiene la capacidad de sobreenfriarse hasta temperaturas de -9.0°C para las hojas y el tallo; y a una temperatura cerca de -12.0°C para la yema. La capacidad de sobreenfriamiento, mayor en la yema que en los otros dos tejidos estudiados, creemos importante señalar que si bien es posible que sea una estrategia para proteger este tejido de suma importancia, también puede ser más bien una consecuencia de las características de la yema misma. Es decir, que estas características - células de pequeño tamaño, espacios intercelulares reducidos y gran concentración de solutos - coinciden en que son rasgos que se encuentran en yemas de las plantas superiores, y que también son características necesarias para lograr una mayor capacidad de sobreenfriamiento de los tejidos. Por lo tanto, indirectamente se beneficia la yema, disminuyendo el punto de congelamiento de este tejido, el cual es de tanta importancia para la planta.

Además de las dos especies de páramo escogidas para este estudio, *Polylepis sericea* y *Espeletia spicata*, se tomó una planta de selva nublada para utilizarla como punto de referencia para hacer una comparación entre esta especie y las dos anteriormente mencionadas. La especie escogida, *Podocarpus oleifolius*, se encuentra en el límite entre la sel

va nublada y el páramo (Páramo de La Culata) a una altura aproximada de 2600 m. *P. oleifolius* fue sometida a las mismas pruebas de las otras dos especies: determinación del potencial osmótico y de la concentración de azúcares solubles, estudios de la sensibilidad de los tejidos, análisis térmico diferencial, y se tomaron medidas de temperatura y otros parámetros microambientales. Se escogió esta especie porque se encuentra a una altura donde no se registran temperaturas por debajo de 0°C. El objetivo fue el comparar patrones encontrados en las distintas especies, y comprobar, en caso de que existiesen tendencias diferentes en las especies de páramo en relación a la de la selva nublada, si existen algunas adaptaciones de estas plantas de páramo como mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes. En caso que los patrones fuesen similares para ambos casos, entonces no podemos destacarlo como mecanismo de resistencia al stress producido por las heladas y simplemente lo tendríamos que tomar en cuenta como patrones encontrados en plantas de la zona tropical.

Entre los resultados obtenidos (datos sin publicar) tenemos que el potencial osmótico alcanza sus valores más negativos durante las horas del mediodía, mientras que durante la noche encontramos los valores más positivos. Los azúcares solubles muestran un ritmo que apoya los resulta-

dos del potencial osmótico, mostrando las máximas concentraciones durante el día y las mínimas durante la noche. La sensibilidad de los tejidos, utilizando el método de Steponkus y Lanphear (1967), nos da como resultado una temperatura de -1.7°C la que provoca un 50% de daño de los tejidos foliares. Y por último, las pruebas de ATD nos muestran que para las hojas, el tallo y la yema la iniciación de la formación de hielo ocurre entre -1.0°C y -4.0°C para todos los tejidos.

Estos resultados son completamente distintos a los obtenidos para las dos especies del páramo, lo que significa que *Podocarpus oleifolius* no parece poseer ningún tipo de mecanismo de resistencia a las temperaturas congelantes y por lo tanto, los ritmos y las características observadas en *Espeletia spicata* y *Polylepis sericea* pueden ser consideradas como adaptaciones para sobrevivir a las condiciones existentes en el ambiente de páramo.

C. Comparación con estrategias de resistencia en Zona Templada.

Otro aspecto importante al cual nos podemos referir es el problema de si existe, o no, estacionalidad en el grado de resistencia a las heladas, o si existen cambios en los mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes en las plantas de la alta montaña tropical.

Sabemos que en las zonas templadas, el grado de resistencia a las bajas temperaturas depende de la época del año. Las plantas se van haciendo más resistentes hacia los meses de otoño hasta alcanzar su máxima resistencia durante el invierno, y luego, su resistencia se hace menor durante la primavera hasta alcanzar el mínimo durante el verano. Los resultados obtenidos para las dos especies de páramo, en este estudio, no muestran cambios a lo largo del ciclo anual, con respecto a las distintas pruebas llevadas a cabo.

Suponemos, entonces, que no existe estacionalidad en cuanto al grado de resistencia ni tampoco existen cambios en cuanto a los mecanismos de resistencia utilizados por cada una de las especies. Algo que llama la atención son los resultados del potencial osmótico; ya que encontramos diferencias en ambas especies a lo largo del ciclo anual. Estas diferencias no muestran estacionalidad en el sentido de que estas plantas tengan un potencial osmótico más negativo durante los meses de la época seca en comparación con el potencial osmótico de la época húmeda; sino que coinciden perfectamente, a lo largo del año, el potencial osmótico más negativo con las temperaturas más bajas y los más positivos con las temperaturas más altas, para ambas especies. Por lo tanto, creemos que los cambios del potencial osmóti

co esten ligados a los cambios diarios de la temperatura y no a cambios estacionales.

Debido a las grandes diferencias en las características de los climas de zona templada y de zona tropical, las plantas que habitan estos dos distintos ambientes deben mostrar estrategias de adaptación diferentes. En la introducción mencionamos que las plantas de la zona templada utilizan como principal mecanismo de resistencia, la tolerancia al congelamiento extracelular; este se une con otros, como: la suspensión del crecimiento y desarrollo, a través de la caída de las hojas, la latencia de la yema y la disminución de algunos procesos metabólicos. En las zonas de alta montaña tropical el caso no es el mismo, ya que el stress producido por las temperaturas congelantes está presente todo el año. Por lo tanto, las plantas de estos ambientes no pueden depender de la suspensión del crecimiento y del desarrollo para sobrevivir a las temperaturas congelantes. En las dos especies estudiadas en la alta montaña tropical de los Andes, el sobreenfriamiento, o la disminución del potencial osmótico y/o la formación de estructuras aislantes son los mecanismos de resistencia desarrollados para enfrentar el stress que puede producir el congelamiento el cual puede ocurrir durante todo el año. También encontramos que todos estos mecanismos de resistencia son de evasión, por

lo tanto, pareciera que *Espeletia spicata* y *Polylepis sericea* no son capaces de tolerar el mínimo congelamiento de sus tejidos.

D. Comparación con otras Zonas de Alta Montaña Tropical.

Si nos referimos a las zonas tropicales, observamos que también existen algunas diferencias, al igual que algunas semejanzas entre las distintas montañas tropicales del mundo. De similar manera a lo observado en los páramos del Norte de Sur América, la roseta monocaule es típica de otras regiones de los trópicos y las cuales han evolucionado independientemente (Smith, 1979): el género *Espeletia* en los Andes, en Hawaii el género *Argyrociphium* (Compositae); en Nueva Guinea el género *Cyathea*; y en Africa Oriental los géneros *Lobelia* y *Senecio* (Compositae) (Smith, 1979; Hedberg, 1964). La repetida evolución de esta forma de vida sugiere que es una respuesta adaptativa a los ambientes de las altas montañas tropicales (Smith, 1979).

Pero a diferencia de las dos especies de los páramos venezolanos, las cuales dependen totalmente de mecanismos de resistencia a través de la evasión, Beck et al (1982), encontraron que en los géneros *Senecio* y *Lobelia* de las altas montañas del Africa existe la tolerancia al congelamien

to. Es decir, ellos encuentran que las hojas expuestas de estos dos géneros, soportan el congelamiento durante las horas nocturnas; y a diferencia de *Espeletia spicata* y *Poly-lepis sericea*, donde el sobreenfriamiento es un mecanismo de resistencia importante, estos autores señalan que en los dos géneros estudiados hay una evasión del sobreenfriamiento.

E. Investigaciones futuras.

Finalmente quisieramos recalcar la escasez de información sobre los mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes en las altas montañas tropicales. Todavía dentro de este campo de la ecofisiología tropical, permanecen muchas incognitas por despejar. Es necesario estudiar los efectos de las temperaturas congelantes y los mecanismos de resistencia en otras especies del páramo, de manera de tener un cuerpo de evidencias más amplio que permitan hacer generalizaciones; al igual que tendríamos que hacer un análisis más detallado sobre los mecanismos y grado de resistencia a las temperaturas congelantes en distintas etapas de desarrollo y en los distintos tejidos de las plantas. Quedan muchas interrogantes sobre los procesos fisiológicos que ocurren en las dos especies estudiadas en relación a la evasión del congelamiento: ¿Como y cuales son los azúcares, u otras sustancias que hacen aumentar el poten-

cial osmótico durante las horas nocturnas en *Polylepis sericea*? ¿Que sustancia en las hojas de *Espeletia spicata* hace que la capacidad de sobreenfriamiento sea tan grande? También sería necesario hacer estudios relacionando el efecto producido por las heladas con otro stress que está sumamente ligado a estas, como es el de la sequía; los resultados obtenidos mediante el análisis térmico diferencial en los cuales los tejidos mantenidos en condiciones de cámara de crecimiento presentan temperaturas de congelamiento más bajas, sugieren que en condiciones de stress hídrico la resistencia al congelamiento se hace mayor.

APENDICE A
TABLAS DE CONVERSION

Tabla 1 . Conversión de microvoltios a Grados centígrados (°C). (Tomado de New Reference Tables. Supersede N.B.S. Circular #561).

Grados (°C)	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
-40	-1.48	-1.51	-1.54	-1.58	-1.61	-1.65	-1.68	-1.72	-1.75	-1.82
-30	-1.12	-1.16	-1.19	-1.23	-1.26	-1.30	-1.33	-1.37	-1.41	-1.44
-20	-0.76	-0.79	-0.83	-0.87	-0.90	-0.94	-0.98	-1.01	-1.05	-1.09
-10	-0.38	-0.42	-0.46	-0.50	-0.53	-0.57	-0.61	-0.65	-0.68	-0.72
0	0.00	-0.04	-0.08	-0.12	-0.15	-0.19	-0.23	-0.27	-0.31	-0.35
Grados (°C)	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0	0.00	0.04	0.08	0.12	0.16	0.20	0.23	0.27	0.31	0.35
10	0.39	0.43	0.47	0.51	0.55	0.59	0.63	0.67	0.71	0.75
20	0.79	0.83	0.87	0.91	0.95	0.99	1.03	1.07	1.11	1.16
30	1.20	1.24	1.28	1.32	1.36	1.40	1.44	1.49	1.53	1.57
40	1.61	1.65	1.70	1.74	1.78	1.82	1.87	1.91	1.95	1.99

Tabla 2 . Humedad relativa obtenida por medio de los termómetros seco y húmedo.

t-t'	0.2	0.4	0.6	0.8	1.0	1.2	1.4	1.6	1.8	2.0	2.2	2.4	2.6	2.8	3.0	3.2	3.4	3.6	3.8	4.0	4.5
t	95	90	86	81	76	71	66	62	57	52	48	43	39	34	29	25	21	17	11	7	
-4	95	91	86	82	77	73	68	64	59	55	51	46	42	38	33	29	25	21	17	12	
-3	96	91	87	82	78	74	70	66	62	57	53	49	45	41	37	33	29	25	22	12	
-2	96	92	88	84	79	75	71	68	64	60	56	52	48	44	40	37	33	29	25	22	12
-1	96	92	88	84	81	77	73	69	66	62	58	54	51	47	43	40	36	33	29	26	17
0	96	93	89	85	81	78	74	71	67	64	60	57	53	50	46	43	40	36	33	29	21
1	97	93	90	86	83	80	76	73	70	66	63	59	56	53	49	46	43	40	36	33	25
2	97	93	90	87	84	81	78	74	71	68	65	62	59	55	52	49	46	43	40	37	29
3	97	94	91	88	84	82	78	76	72	70	67	64	61	58	55	52	49	46	43	40	33
4	97	94	91	88	85	82	79	77	74	71	68	65	62	60	57	54	51	48	46	43	36
5	97	94	91	88	86	83	80	77	75	72	69	67	64	61	58	56	53	51	48	45	39
6	97	94	92	89	86	84	81	78	76	73	70	68	65	63	60	58	55	53	50	48	41
7	97	95	92	89	87	84	82	79	77	74	72	69	67	64	62	59	57	54	52	50	44
8	97	95	92	90	87	85	82	80	77	75	73	70	68	65	63	61	58	56	54	51	46
9	98	95	93	90	83	81	78	76	74	71	69	67	64	62	60	58	55	53	48	42	37
10	98	95	93	90	88	86	83	81	79	77	74	72	70	68	66	63	61	59	57	55	50
11	98	95	93	91	89	86	84	82	80	78	75	73	71	69	67	65	62	60	58	56	51
12	98	96	93	91	89	87	85	82	80	78	76	74	72	70	68	66	64	62	60	58	53
13	98	96	93	91	89	87	85	83	81	79	77	75	73	71	69	67	65	63	61	59	54
14	98	96	94	92	90	88	86	84	82	79	78	76	74	72	70	68	66	64	62	60	56
15	98	96	94	92	90	88	86	84	82	80	78	76	74	73	71	69	67	65	63	61	57

* Los valores de humedad relativa están dados directamente del aire (bulbo) seco (t°C) y el bulbo húmedo (t'°C). (Tomado del Boletín of the U.S. Weather Bureau No. 1071).

Tabla 3. Potencial osmótico para soluciones de NaCl conocidas (a 25°C).

Molal (m)	ψ_{π}
0.1	-4.62
0.3	-13.70
0.5	-22.82
0.7	-32.13
1.0	-46.37
1.2	-56.03
1.4	-65.95
1.6	-76.24

*Tomada de Ross, C. (1974).

APENDICE B

TEMPERATURA DE LOS DISTINTOS ORGANOS Y
DEL MICROAMBIENTE DE AMBAS ESPECIES EN
DIFERENTES CICLOS DIARIOS

Tabla 1 . Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de *Espeletia spicata* en un ciclo diario (Mes de abril).

HORA	4:30	7:30	10:30	1:30	4:30	5:30	6:30	7:30	10:30	1:30	4:00
150 cm > suelo	9.8	8.5	6.5	7.0	6.2	7.9	7.0	8.2	7.2	11.5	10.5
5 cm > suelo	11.8	8.2	7.0	7.5	6.5	7.5	7.0	8.2	12.5	20.5	17.2
10 cm < suelo	10.0	11.0	11.5	11.0	10.5	10.8	10.5	10.5	9.5	9.8	11.0
Tallo superior	10.0	11.5	16.5	17.0	17.0	17.5	17.0	17.2	17.0	18.5	19.0
Tallo inferior	12.0	11.5	11.0	10.0	9.8	9.8	9.8	9.8	10.0	11.5	11.9
Yema	8.9	6.9	5.6	5.4	5.2	4.9	4.9	4.9	6.7	9.0	8.8
Hoja joven	6.4	5.1	4.1	4.3	3.9	4.2	3.9	5.0	6.3	7.6	8.1
Hoja adulta	6.6	5.2	3.7	4.5	3.9	4.3	3.9	4.7	6.1	7.7	8.3
Humedad relativa	97%	97%	97%	97%	91%	-	-	96%	86%	100%	94%

Tabla 2 . Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de *Espeletia spicata* en un ciclo diario (Mes de agosto).

HORA	13:00	17:00	21:00	1:00	5:00	7:00	11:00
Tallo inferior Norte	15.3	13.8	5.6	5.8	5.0	4.4	4.1
Tallo inferior Sur	11.9	12.9	4.2	4.2	3.1	-	4.4
Tallo inferior Este	13.7	14.0	5.0	4.8	3.6	3.2	3.4
Tallo inferior Oeste	14.4	12.1	4.8	4.8	4.2	-	-
Tallo superior Norte	14.4	12.3	5.1	4.4	3.2	2.9	3.4
Tallo superior Sur	12.0	13.2	4.3	3.9	2.8	4.4	3.8
Tallo superior Este	13.2	13.9	4.8	4.2	3.6	2.7	3.0
Tallo superior Oeste	17.9	10.4	3.4	2.9	3.3	3.5	5.9
Yema	9.6	11.2	6.8	5.0	3.1	3.0	3.1
Hoja joven Norte	16.1	10.4	3.7	2.4	1.0	2.6	6.2
Hoja joven Sur	17.0	11.0	4.2	2.6	1.3	2.7	5.8
Hoja joven Este	14.9	10.7	3.9	2.1	1.3	2.5	6.1
Hoja joven Oeste	14.4	9.0	4.3	2.4	1.5	3.0	6.1
Hoja adulta Norte	15.5	12.2	3.4	1.9	0.6	2.8	8.6
Hoja adulta Sur	14.2	11.3	4.1	2.3	1.6	3.0	6.4
Hoja adulta Este	13.0	9.6	4.0	2.6	1.7	2.1	6.5
Hoja adulta Oeste	11.6	10.1	4.4	2.4	1.7	3.0	5.9
150 cm > suelo	8.8	8.8	4.4	3.6	2.1	4.0	9.9
5 cm > suelo	11.7	12.4	4.0	2.2	1.6	2.9	6.7
10 cm < suelo	11.9	10.9	8.5	7.0	5.4	4.9	4.8
Humedad relativa	83%	96%	75%	86%	90%	84%	90%

Tabla 3 . Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de *Espereletia spicata* en un ciclo diario (Mes de septiembre).

HORA	15:00	19:00	23:00	3:00	6:00	7:00	11:00	1:00
Tallo superior	10.0	5.9	4.4	3.2	3.2	4.1	3.6	3.8
Tallo inferior	5.6	4.9	5.1	4.6	-	4.6	4.9	4.9
Yema	7.7	6.4 ₃	4.6	4.1	4.4	2.6	4.1	4.9
Hoja joven	6.2	8.2	1.3	0.8	1.3	1.0	5.1	5.4
Hoja joven	5.9	2.3	1.0	1.5	1.0	1.3	4.6	5.4
Hoja adulta	4.9	2.3	1.0	1.5	1.5	1.0	4.4	4.9
Hoja adulta	6.4	3.3	1.5	1.8	1.5	1.3	4.4	4.9
150 cm > suelo	4.4	2.6	1.8	2.1	2.1	1.5	4.4	4.4
5 cm > suelo	5.9	3.2	1.5	1.3	2.1	1.0	6.2	6.4
10 cm < suelo	8.7	8.5	7.4	6.7	5.9	5.4	5.6	5.9
Humedad relativa	100%	98%	91%	93%	87%	87%	90%	100%

Tabla 4 . Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de *Ea pelletia spicata* en un ciclo diario (Mes de diciembre).

HORA	13:00	17:00	21:00	1:00	5:00	6:00	7:00	11:00
Tallo inferior Norte	5.4	5.1	4.6	3.3	2.8	2.3	2.3	2.1
Tallo inferior Sur	5.9	4.6	4.4	3.1	2.3	2.1	2.3	2.8
Tallo inferior Este	8.5	6.9	4.6	2.8	2.8	2.6	2.3	7.4
Tallo inferior Oeste	4.4	3.1	4.1	4.1	3.3	2.1	2.3	2.8
Tallo superior Norte	4.6	4.4	4.4	2.6	2.3	2.1	2.3	2.6
Tallo superior Sur	6.4	5.1	4.6	3.6	3.1	2.3	2.6	2.6
Tallo superior Este	7.7	5.9	4.6	3.3	2.3	2.3	2.1	4.1
Tallo superior Oeste	3.8	4.4	4.1	2.8	2.6	2.3	2.1	2.3
Yema	12.0	9.5	7.2	3.6	2.3	2.1	2.3	3.6
Hoja joven Norte	22.0	6.2	1.8	0.0	-0.3	0.5	1.0	7.9
Hoja joven Sur	20.0	5.9	2.1	0.0	-0.3	0.3	0.8	7.2
Hoja joven Este	26.0	5.6	1.5	-0.3	-0.3	0.3	1.3	9.0
Hoja joven Oeste	16.0	5.1	1.5	-0.5	-0.3	0.3	0.8	6.2
Hoja adulta Norte	11.0	5.1	1.5	0.0	-0.3	0.0	0.8	5.9
Hoja adulta Sur	19.8	5.4	1.5	-0.5	-0.5	0.3	1.3	7.9
Hoja adulta Este	25.5	8.2	1.5	-0.5	-0.5	-0.3	0.3	11.3
Hoja adulta Oeste	11.0	4.9	1.3	-0.8	-0.8	-0.3	0.0	6.2
150 cm > suelo	7.2	3.6	2.1	1.3	0.5	1.3	2.6	5.4
5 cm > suelo	10.0	3.8	1.8	0.0	0.0	0.3	1.5	5.1
5 cm < suelo	14.8	8.5	5.9	3.3	2.3	2.3	2.3	5.9
Humedad relativa	93%	100%	94%	86%	96%	-	97%	96%

Tabla 5 . Temperatura ($^{\circ}\text{C}$) de los distintos órganos y del microambiente de *Espelle*
tia apicata en un ciclo diario (Mes de enero).

HORA	12:00	15:00	18:00	21:00	1:00	5:00	6:00	7:00	10:00
Tallo inferior Oeste	5.3	5.9	8.2	7.7	6.7	5.4	-	-	12.5
Tallo superior Norte	5.4	9.5	9.2	6.4	4.6	3.6	2.1	2.8	3.1
Tallo superior Sur	3.9	8.5	12.0	9.5	7.2	4.9	4.6	2.6	2.6
Tallo superior Este	4.9	9.2	7.2	6.4	5.6	3.3	2.3	2.3	2.3
Tallo superior Oeste	6.4	12.5	11.5	6.4	4.9	2.3	2.1	3.1	2.1
Yema	6.4	18.3	13.8	8.2	4.9	3.3	2.3	2.6	3.1
Hoja joven Norte	12.3	18.0	2.8	-0.5	1.3	0.0	-1.8	-0.3	6.4
Hoja joven Sur	13.0	18.3	4.1	0.0	1.0	-0.8	-1.3	0.0	7.4
Hoja joven Este	27.7	25.0	4.1	0.3	1.5	1.0	-0.5	1.3	10.5
Hoja joven Oeste	16.0	19.8	5.4	1.5	0.8	0.0	-1.8	0.0	6.2
Hoja adulta Norte	12.0	15.3	3.9	0.0	1.0	-0.3	-1.0	0.3	6.4
Hoja adulta Sur	10.5	17.8	5.4	1.8	1.0	0.0	-1.8	0.0	6.2
Hoja adulta Este	14.0	16.5	3.9	1.3	1.3	1.0	-1.3	0.0	6.2
Hoja adulta Oeste	15.8	17.8	3.9	-0.3	0.3	-1.8	-2.1	0.8	4.6
150 cm > suelo	9.8	9.5	5.6	1.8	2.3	2.8	1.8	4.4	4.4
5 cm > suelo	20.8	27.4	10.2	1.3	1.5	1.3	-0.3	0.3	8.7
10 cm < suelo	4.9	9.5	10.2	7.7	6.4	5.4	4.6	4.9	3.9
Humedad relativa	74%	91%	97%	90%	72%	49%	75%	60%	62%

Tabla 6 . Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de *Polylepis seticea* en un ciclo diario (Mes de abril).

HORA	4:30	7:30	10:30	1:30	4:30	5:30	6:30	7:30	10:30	1:30	4:00
150 cm > suelo	9.0	9.0	7.5	7.5	7.0	7.2	8.0	8.2	14.0	17.0	11.8
5 cm > suelo	10.5	11.5	8.2	8.0	7.8	7.8	8.0	7.5	9.2	11.0	11.5
10 cm < suelo	9.8	9.5	10.0	9.2	9.0	9.0	9.2	8.8	8.5	8.2	9.0
Tallo	8.5	8.4	7.2	7.2	6.3	6.8	6.3	6.8	8.0	11.5	10.5
Tallo (superficie)	8.8	8.0	6.9	7.8	6.8	7.3	7.0	7.5	8.0	11.8	11.0
Hoja expuesta	7.5	5.3	4.4	4.8	4.4	4.4	4.5	4.8	6.8	9.6	8.9
Hoja expuesta	6.4	5.1	4.1	4.4	4.3	4.5	4.5	5.1	5.9	9.4	8.0
Hoja no-expuesta	6.2	5.4	4.5	4.7	4.4	4.4	4.5	4.9	5.7	9.2	8.8
Humedad relativa	97%	97%	97%	97%	91%	-	-	96%	86%	100%	94%

Tabla 7 . Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de *Polylepis sericea* en un ciclo diario (Mes de agosto).

HORA	13:00	17:00	21:00	1:00	5:00	7:00	11:00
Tallo	9.7	9.2	6.3	5.0	3.6	-	4.2
Hoja	9.8	9.8	4.7	2.3	1.6	2.9	5.6
Hoja	11.2	10.0	4.4	2.6	1.5	3.1	5.5
Hoja	12.1	-	-	-	-	-	-
150 cm > suelo	10.0	10.3	4.6	2.6	1.9	2.9	6.4
5 cm > suelo	10.8	13.9	4.9	2.7	2.4	3.5	6.2
10 cm < suelo	4.9	5.1	5.2	5.7	5.6	5.3	4.9
Humedad relativa	83%	96%	75%	86%	90%	84%	90%

Tabla 8 . Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de *Polylepis sericea* en un ciclo diario (Mes de septiembre):

HORA	15:00	19:00	23:00	3:00	6:00	7:00	11:00	1:00
Tallo superior	6.4	3.3	2.1	1.5	1.8	1.0	5.1	4.9
Tallo inferior	6.2	4.4	2.1	1.5	-	1.5	4.6	4.4
Hoja	5.4	3.3	2.1	1.5	2.3	1.5	4.9	5.9
Hoja	6.7	2.3	1.8	1.5	1.8	1.3	5.4	6.2
Hoja	5.4	3.3	2.3	2.1	1.8	1.8	4.6	5.1
150 cm > suelo	4.4	5.4	3.3	3.6	3.8	1.5	9.2	7.9
5 cm > suelo	5.6	3.6	2.3	2.6	-	1.0	5.4	4.9
10 cm < suelo	4.6	5.4	-	5.1	5.1	4.9	4.1	4.1
Humedad relativa	100%	98%	91%	93%	87%	87%	90%	100%

Tabla 9 . Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de *Po*
lylepis sericea en un ciclo diario (Mes de diciembre).

HORA	13:00	17:00	21:00	1:00	5:00	6:00	7:00	11:00
Tallo	12.5	6.2	3.3	1.8	0.8	1.0	1.5	5.4
Tallo	12.0	6.2	3.6	2.1	1.3	1.5	1.8	6.4
Hoja	17.5	5.1	2.8	1.3	0.8	1.0	2.3	6.4
Hoja	14.5	5.4	1.0	-0.5	-0.3	0.0	-	-
Hoja	19.0	5.6	2.1	0.5	0.5	0.8	1.8	5.9
150 cm > suelo	12.0	4.4	2.8	1.8	1.0	1.3	2.6	6.4
5 cm > suelo	16.3	5.6	3.1	1.5	1.3	1.5	2.3	6.7
10 cm < suelo	4.4	6.2	6.4	5.9	5.1	5.4	4.9	3.3
Humedad relativa	93%	100%	94%	86%	96%	-	97%	96%

Tabla 10 . Temperatura (°C) de los distintos órganos y del microambiente de *Polylepis velutina* en un ciclo diario (Mes de enero).

HORA	12:00	15:00	18:00	21:00	1:00	5:00	6:00	7:00	10:00
Hoja	18.8	21.5	3.6	1.3	1.8	1.3	1.8	1.8	16.5
Hoja	26.0	16.0	3.3	2.1	2.1	2.1	1.5	1.8	19.0
Hoja	17.0	14.5	3.9	3.3	2.1	3.1	2.3	2.3	15.5
Hoja	18.0	16.8	3.6	2.1	1.8	1.8	1.8	2.1	8.2
150 cm > suelo	12.0	12.0	4.6	3.3	2.3	1.8	1.5	2.3	9.7
5 cm > suelo	5.9	13.5	5.1	3.6	3.9	1.3	1.5	1.5	6.9
10 cm < suelo	4.4	7.4	7.2	7.2	5.4	4.9	4.4	4.9	4.9
Humedad relativa	74%	91%	97%	90%	72%	49%	75%	60%	62%

APENDICE C

POTENCIAL OSMOTICO PARA EL TEJIDO FOLIAR
DE AMBAS ESPECIES EN DIFERENTES CICLOS DIARIOS

Tabla 1 . Potencial osmótico para el tejido foliar de *P. sericea* en un ciclo diario (Mes de mayo).

HORA	ψ_{π}	T (°C) *
22:00	-11.8	5.0
1:00	-15.0	3.4
4:00	-18.3	3:0
7:00	-16.1	3.4
10:00	-10.7	5.9

*Temperatura ambiental

Tabla 2 . Potencial osmótico para el tejido foliar de *E. spicata* en un ciclo diario (Mes de mayo).

HORA	ψ_{π}	T (°C) *
22:00	-7.3	5.0
1:00	-6.2	3.4
4:00	-7.0	3.0
7:00	-4.0	3.4
10:00	-5.0	5.9

*Temperatura ambiental

Tabla 3 . Potencial osmótico para el tejido foliar de *P. sericea* en un ciclo diario (Mes de diciembre).

HORA	ψ_{π}	T_f (°C)
13:00	-20.8	17.0
17:00	-15.5	5.4
21:00	-21.2	2.0
1:00	-21.8	0.4
5:00	-28.6	0.3
7:00	-25.3	2.1
11:00	-23.8	6.2

Tabla 4 . Potencial osmótico para el tejido foliar de *E. spicata* en un ciclo diario (Mes de diciembre).

HORA	ψ_{π}	T_f (°C)
13:00	-12.6	18.9
17:00	-10.4	5.8
21:00	-10.8	1.6
1:00	-9.7	-0.3
5:00	-9.9	-0.4
7:00	-10.3	0.8
11:00	-10.8	7.7

Tabla 5 . Potencial hídrico para el tejido foliar de *P. sericea* en un ciclo diario (Mes de enero).

HORA	ψ_h	T_f (°C)
12:00	-21.6	19.9
15:00	-21.9	17.2
18:00	-18.2	3.6
21:00	-20.9	4.4
1:00	-20.9	1.9
5:00	-22.3	2.0
7:00	-25.7	1.9
10:00	-21.1	14.8

Tabla 6 . Potencial hídrico para el tejido foliar de *E. spicata* en un ciclo diario (Mes de enero).

HORA	ψ_h	T_f (°C)
12:00	-13.6	15.1
15:00	-13.3	18.5
18:00	-14.1	4.2
21:00	-10.2	0.5
1:00	-9.7	1.0
5:00	-10.1	-0.1
7:00	-10.5	0.3
10:00	-14.0	6.5

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

Tabla 1 . Contenido de azúcares solubles para hoja y tallo de *P. sericea* en un ciclo diario (Mes de abril).

HORA	hoja (%)	tallo (%)
16:30	9.3	11.6
22:30	9.6	13.6
4:30	17.8	16.1
10:30	16.8	6.0
16:30	11.3	7.8

Tabla 2 . Contenido de azúcares solubles para hoja y tallo de *E. spicata* en un ciclo diario (Mes de abril).

HORA	hoja joven (%)	hoja adulta (%)
16:30	4.5	5.5
22:30	6.3	8.4
4:30	2.6	1.4
10:30	1.7	2.0
16:30	2.2	2.5

Tabla 3 . Contenido de azúcares solubles para hoja y tallo de *P. sericea* en un ciclo diario (Mes de mayo).

HORA	hoja (%)	tallo (%)
22:00	15.8	13.0
1:00	19.0	10.5
4:00	20.6	12.3
7:00	19.5	20.4
10:00	19.8	17.3
12:00	17.0	8.0

Tabla 4 . Contenido de azúcares solubles para hoja y tallo de *E. spicata* en un ciclo diario (Mes de mayo).

HORA	hoja joven (%)	hoja adulta (%)
22:00	8.3	10.9
1:00	5.4	4.6
4:00	12.7	14.0
7:00	6.0	9.5
10:00	12.7	6.4
12:00	6.0	7.4

Tabla 5 . Contenido de azúcares solubles para hoja y tallo de *P. sericea* en un ciclo diario (Mes de Junio).

HORA	hoja (%)	tallo(%)
13:00	12.9	12.9
16:00	11.9	10.8
19:00	11.2	10.7
22:00	11.4	8.2
1:00	11.5	10.7
4:00	13.4	9.7
6:00	14.2	7.6
9:00	10.1	8.5
12:00	12.3	14.2

Tabla 6 . Contenido de azúcares solubles para hoja y tallo de *E. spicata* en un ciclo diario (Mes de Junio).

HORA	hoja joven (%)	hoja adulta (%)
13:00	1.9	3.6
16:00	2.1	4.1
19:00	2.1	4.7
22:00	1.7	1.9
1:00	2.5	3.2
4:00	2.3	1.4
6:00	0.9	2.2
9:00	0.4	2.7
12:00	2.6	4.0

Tabla 7 . Contenido de azúcares solubles para hoja y tallo de *P. sericea* en un ciclo diario (Mes de agosto).

HORA	hoja (%)	tallo (%)
13:00	5.7	4.3
17:00	6.8	4.2
21:00	5.8	4.2
1:00	6.3	4.0
5:00	6.9	3.5
7:00	8.1	3.9
11:00	5.2	3.7

Tabla 8 . Contenido de azúcares solubles para hoja y tallo de *E. spicata* en un ciclo diario (Mes de agosto).

HORA	hoja joven (%)	hoja adulta (%)
13:00	0.1	0.3
17:00	0.1	0.9
21:00	0.4	2.2
1:00	0.1	1.7
5:00	0.0	1.4
7:00	0.1	1.6
11:00	0.2	1.1

Tabla 9 . Contenido de azúcares solubles para hoja y tallo de *P. sericea* en un ciclo diario (Mes de diciembre).

HORA	hoja (%)	tallo (%)
13:00	11.3	12.3
17:00	11.9	11.6
21:00	10.9	7.9
1:00	12.1	7.8
5:00	13.2	8.0
7:00	11.8	9.0
11:00	10.3	9.1

Tabla 10 . Contenido de azúcares solubles para hoja y tallo de *E. spicata* en un ciclo diario (Mes de diciembre).

HORA	hoja joven (%)	hoja adulta (%)
13:00	6.7	3.8
17:00	3.0	3.1
21:00	3.5	3.7
1:00	2.1	2.7
5:00	2.1	2.6
7:00	1.4	2.3
11:00	1.6	1.9

Tabla 11 . Contenido de azúcares solubles para hoja y tallo de *P. sericea* en un ciclo diario (Mes de enero).

HORA	hoja (%)	tallo (%)
12:00	6.4	4.5
18:00	6.5	4.9
1:00	11.8	6.0
5:00	13.0	6.2
7:00	10.3	7.0
10:00	8.0	4.7

Tabla 12 . Contenido de azúcares solubles para hoja y tallo de *E. spicata* en un ciclo diario (Mes de enero).

HORA	hoja joven (%)	hoja adulta (%)
12:00	1.6	2.2
18:00	1.3	2.1
1:00	1.1	1.7
5:00	1.5	1.4
7:00	2.4	1.9
10:00	1.7	1.8

APENDICE E

CANTIDAD DE TTC REDUCIDO POR LOS TEJIDOS A DIFERENTES
TEMPERATURAS EXPRESADO COMO PORCENTAJE DE LA CANTIDAD DE
TTC REDUCIDO POR LAS MUESTRAS DE CONTROL (5°C)

Tabla 1 . Cantidad de TTC reducido por los tejidos a diferentes temperaturas expresado como porcentaje de la cantidad de TTC reducido por las muestras de control (5°C).

Polylepsis sericea (muestras del mes de enero).

T (°C)	hoja (% supervivencia)	tallo (% supervivencia)
5.0	100.0	100.0
0.0	79.4	98.4
-2.5	69.1	79.0
-5.0	65.1	61.2
-10.0	45.6	45.4
-15.0	38.2	33.9

Espeletia spicata (muestras del mes de enero).

T (°C)	hoja joven (% supervivencia)	hoja adulta (% supervivencia)
5.0	100.0	85.6
0.0	75.0	94.9
-2.5	69.6	100.0
-5.0	41.1	81.4
-10.0	45.7	38.6
-15.0	43.9	41.0

BIBLIOGRAFIA

- ALLEN, S. (1974). *Chemical analysis of ecological materials*. Oxford, Blackwell.
- AZOCAR, A. y MONASTERIO, M. (1981). Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el Páramo de Mucubají. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- BECK, E.; SENSER, M.; SCHEIBE, R.; STEIGER, H. y PONTGRANTZ, P. (1982). Frost avoidance and freezing tolerance in Afroalpine 'Giant rosette' plants. *Plant, Cell and Environment*, 5: 215-222.
- DERIAZ, R. (1961). Routine analysis of carbohydrates and lignin in herbage. *J. Sci. Food Agric.*, 12: 152-160.
- ESTRADA, C. y MONASTERIO, M. (sin publicar). Estrategia del ciclo vital de *Espeletia spicata*. III. Comportamiento vegetativo y reproductivo.
- GOLDSTEIN, G. y MEINZER, F. (1983). Influence of insulating dead leaves and low temperatures on water balance in an andean giant rosette plant. *Plant, Cell and Environment*, 6:000-000.

HEBER, U. y SANTARIUS, K. (1973). Cell death by cold and heat, and resistance to extreme temperatures. Mechanisms of hardening and dehardening. En H. Precht; J. Christophersen; H. Hansel y W. Larcher (Eds.): *Temperature and Life*. Springer-Verlag. Berlin-Heidelberg-New York.

HEDBERG, O. (1964). Features of Afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeographic Suecica*, 49: 1-144.

LARCHER, W. (1973). Gradual process of damage due to temperature stress. En H. Precht; J. Christophersen; H. Hansel y W. Larcher (Eds.): *Temperature and Life*. Springer-Verlag. Berlin-Heidelberg-New York.

LARCHER, W. (1975). Pflanzenökologische Beobachtungen in der Paramostufe der Venezolanischen Anden. Anzeiger der math.-naturw. Klasse der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, 11: 194-213.

LARCHER, W. (1981). Low temperature effects on mediterranean sclerophylls: An unconventional viewpoint. En N. Margaritis y H. Mooney (Eds.): *Components of productivity of Mediterranean-climate regions-basic and applied aspects*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague/Boston/London.

- LEVITT, J. (1972). *Responses of plants to environmental stresses*. Academic Press, New York.
- LEVITT, J. (1980). *Responses of plants to environmental stresses*. Vol. 1, Chilling, Freezing and High Temperature stresses. 2nd. Ed. Academic Press, New York.
- MCLEESTER, R.; WEISER, C. y HALL, T. (1969). Multiple freezing points as a test for viability of plant stems in the determination of frost hardiness. *Plant Physiology*, 44: 37-44.
- MEINZER, F. y GOLDSTEIN, G. (sin publicar). Water and Energy economy adaptations in Andean giant rosette plants.
- MEINZER, F. y GOLDSTEIN, G. (sin publicar). Leaf pubescence and some of its consequences in *Espeletia timotensis*, an Andean giant rosette plant.
- MONASTERIO, M. (1980). Las formaciones vegetales de los Páramos de Venezuela. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- MONASTERIO, M. y REYES, S. (1980). Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes.

des venezolanos. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.

OLIEN, C. (1978). Analyses of freezing stresses and plant response. En P. H. Li y A. Sakai (Eds.): *Plant Cold Hardiness and Freezing Stress*. Academic Press, New York.

QUAMME, H. (1976). Relationship of the low temperature exotherm to apple and pear production in North America. *Can. J. Plant Sci.*, 56: 493-500.

QUAMME, H.; STUSHNOFF, C. y WEISER, C. (1972). The relationship of exotherms to cold injury in apple stem tissues. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 97(5): 608-613.

ROSS, C. (1974). *Physiology Laboratory Manual*. Wordsworth Publishing Co., Inc. Belmont, California.

SCHUBERT, C. (1980). Aspectos geológicos de los Andes venezolanos: Historia, breve síntesis, el Cuaternario y bibliografía. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.

SIMPSON, B. (1979). A revision of the genus *Polylepis* (Rosaceae: Sanguisorbeae). *Smithsonian Contributions to Botany*, N° 43.

SMITH, A. (1974). Bud temperature in relation to nyctinastic leaf movement in an Andean giant rosette plant. *Biotropica*, 6(4): 263-266.

SMITH, A. (1979). Function of dead leaves in *Espeletia schultzii* (Compositae), an Andean caulescent rosette plant. *Biotropica*, 11(1): 43-47.

STEPONKUS, P. y LANPHEAR, F. (1967). Refinement of the triphenyl tetrazolium chloride method of determining cold injury. *Plant Physiology*, 42: 1423-1426.

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

WALTER, H. y MEDINA, E. (1969). La temperatura del suelo como factor determinante para la caracterización de los pisos subalpino y alpino de los Andes de Venezuela. *Boletín Venezolano de Ciencias Naturales*, 115/116: 201-210.

WEISER, C. (1970). Cold resistance and injury in woody plants. *Science*, 169: 1269-1278.