

**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL**

**RESPUESTA ESTOMATICA Y ASIMILACION DE CO<sub>2</sub>  
EN PLANTAS DE DISTINTAS FORMAS DE VIDA A LO LARGO DE UN  
GRADIENTE ALTITUDINAL EN LA ALTA MONTAÑA TROPICAL  
VENEZOLANA.**

**Trabajo presentado ante la Universidad de Los Andes como  
requisito parcial para optar al grado de  
Doctor en Ecología Tropical**

**FERMIN JOSE RADA RINCON**

**MERIDA – VENEZUELA  
1993**


## VEREDICTO

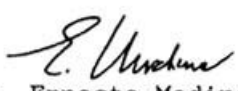
Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de Los Andes para conocer y emitir veredicto sobre la Tesis presentada por RADA RINCON, FERMIN JOSE, para optar al título de Doctor en Ecología Tropical y que se titula:

*RESPUESTA ESTOMATICA Y ASIMILACION DE CO2 EN PLANTAS DE DISTINTAS FORMAS DE VIDA EN AMBIENTES DE BAJA DISPONIBILIDAD DE CO2 EN LAS ALTAS MONTANAS TROPICALES.*

hacen constar lo siguiente:

**PRIMERO:** Que hoy 29-07-93, a las 9:30 a.m., nos constituimos como Jurado en Salón de Reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo Presidente del Jurado la Dra. Aura Azócar **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir si se procedía a su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada miembro del jurado acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 10:00 a.m. de este mismo día, el Jurado se reunió en el Salón de Postgrado en Ecología Tropical y se procedió al acto público de sustentación de la Tesis presentado a requerimiento del Jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente, la Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: **SE APRUEBA LA TESIS DE DOCTORADO PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACION.**

  
Dra. Aura Azócar

  
Dr. Ernesto Medina



Dra. Maximina Monasterio

**EL PRESENTE TRABAJO HA SIDO REALIZADO EN EL  
CENTRO DE INVESTIGACIONES ECOLOGICAS DE  
LOS ANDES TROPICALES (CIELA T),  
BAJO LA DIRECCION DE LA DRA. AURA AZOCAR.**

A ERICDE, MARIANA y MANUELA

## **Agradecimientos**

- A la Dra. Aura Azócar por su constante asesoramiento, sugerencias aportadas y el apoyo brindado en la realización de este trabajo.

- A los señores Helysaul Rangel y Luis Nieto, 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.

- Al CDCHT -ULA (Proyecto C-444-90) por su apoyo logístico durante la realización de esta tesis.

## INDICE GENERAL

Resumen .....	i
Lista de tablas .....	iii
Lista de figuras .....	v
Capítulo I: Introducción .....	1
Capítulo II: Materiales y métodos .....	13
A. Ubicación y descripción del área de estudio .....	13
B. Breve descripción de las especies .....	20
C. Estudios de campo.....	21
Capítulo III: Relación fotosíntesis neta-temperatura foliar en plantas de distintas formas de vida a lo largo del gradiente altitudinal.....	30
Capítulo IV: Intercambio de gases y balance hídrico en plantas de distintas formas de vida a lo largo del gradiente altitudinal.....	40
A. Cursos diarios de intercambio de gases para las especies del estrato superior ( <i>Espeletia schultzii</i> e <i>Hypericum laricifolium</i> .....	41
B. Cursos diarios de intercambio de gases para las especies del estrato inferior ( <i>Hypochoeris setosus</i> y <i>Calandrinia acaulis</i> ) .....	53
Capítulo V: Respuesta estomática a cambios en DPV y potencial hídrico; respuesta fotosintética a cambios de conductancia foliar; y eficiencia de uso de agua en plantas de distintas formas de vida	

a lo largo del gradiente altitudinal.....	62
A. Respuesta estomática a cambios en DPV y potencial hídrico .....	62
B. Relación asimilación de CO <sub>2</sub> -conductancia foliar.....	73
C. Eficiencia en el uso del agua (A/E) y eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/Gs).....	80
Capítulo VI: Respuestas de la conductancia foliar y la asimilación de CO <sub>2</sub> a cambios en la concentración interna de CO <sub>2</sub> .....	85
Capítulo VII: Discusión general y conclusiones.....	106
Referencias .....	119

## RESUMEN

La alta montaña tropical representa un ambiente único donde las plantas deben adaptarse tanto a condiciones de baja temperatura durante cualquier día del año, como también a condiciones de estrés hídrico durante algunos meses del año. Además de vivir en condiciones de bajas presiones parciales de CO<sub>2</sub>, es decir, menor disponibilidad de CO<sub>2</sub> para los procesos fotosintéticos.

El objetivo principal de este trabajo es estudiar el intercambio de gases, en especial la respuesta estomática y la asimilación de CO<sub>2</sub>, en cuatro especies que representan distintas formas de vida y que crecen a lo largo de un gradiente altitudinal.

Las especies seleccionadas fueron: *Hypericum laricifolium* (arbusto, Hypericaceae) y *Espeletia schultzii* (roseta caulescente gigante, Asteraceae), ambas especies del estrato superior (75 a 125 cm de altura); e *Hypochoeris setosus* (Asteraceae) y *Calandrinia acaulis* (Portulacaceae), ambas rosetas acaules que crecen a nivel del suelo. Para las dos primeras especies se escogieron tres sitios de estudio: Los Plantíos (2950 m), Mucubají (3550 m) y Piedras Blancas (4200 m), mientras que para las del estrato inferior se estudiaron en Mucubají y Piedras Blancas. Para cada uno de los sitios de estudio se llevaron a cabo cursos diarios de variables microclimáticas (humedad relativa, temperatura y radiación fotosintéticamente activa) y de respuesta de las plantas (potencial hídrico foliar, conductancia foliar, tasas transpiratoria y de asimilación de CO<sub>2</sub>) durante las épocas húmeda y seca. Además, se realizaron curvas de Asimilación de CO<sub>2</sub> vs. temperatura foliar y curvas de Asimilación de CO<sub>2</sub> vs. Concentración interna de CO<sub>2</sub>.

En *Hypericum laricifolium* la temperatura óptima para fotosíntesis decrece de 13.9°C a 2950 m a 8.3°C a 4200 m. En *Espeletia schultzii* la disminución fué desde 11.5°C a 2950 m a 7.9°C a 4200 m, con tasas máximas de fotosíntesis entre 4-5  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  para ambas especies. *Hypochoeris setosus* mostró un aumento en la temperatura óptima para fotosíntesis de 8.8°C a 3550 m a 11.7°C a 4200 m. *Calandrinia acaulis* mantuvo una temperatura óptima similar en ambas altitudes (aproximadamente 13°C). Estas especies muestran tasas fotosintéticas máximas entre 6-8.5  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Estas diferencias en las tendencias a lo largo del gradiente altitudinal entre las especies del estrato superior y el inferior se deben a que las primeras están sujetas a los cambios en la temperatura del aire mientras que las segundas están influenciadas por la temperatura del suelo.

Por otra parte, todas las especies son afectadas en mayor o menor grado por la escasez de agua durante la época seca. En *Hypericum laricifolium* la conductancia foliar (Gs) mostró valores por encima de 100  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  y máximas alrededor de 200  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  durante la época húmeda y alrededor de 50  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  para la seca, para todas las altitudes. Los potenciales hídricos foliares mínimos ( $\Psi_f$ ) disminuyen de -1.0 MPa a -1.7 MPa entre época húmeda y seca, respectivamente. Las tasas máximas de asimilación de CO<sub>2</sub> también disminuyen desde 4  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  en la época húmeda a 2  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  en la seca. *E. schultzii* muestra Gs por encima de 100  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  para la época húmeda en Los Plantíos y Mucubají y por debajo de 50  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  para la seca. La Gs en Piedras Blancas es aproximadamente 50  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  para la húmeda y cerca de 20  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  para la seca. La Gs en Piedras Blancas es aproximadamente 50  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  para la humedad y cerca de 20  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  para la seca. El  $\Psi_f$  mínimo se mantiene por encima de -0.5 MPa para todas las altitudes en la época húmeda y -1.0 MPa durante la seca. Las tasas de asimilación disminuyen significativamente entre épocas y también con incrementos de altitud.

En relación a las especies del estrato inferior, ambas muestran valores máximos de  $G_s$  por encima de  $500 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  en la época húmeda y se reduce a valores alrededor de  $50 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  durante la seca. El  $\Psi_f$  mínimo están por encima de  $-1.0 \text{ MPa}$  en la época húmeda y alcanzan aproximadamente  $-2.0 \text{ MPa}$  durante la seca. La tasa de asimilación decrece de  $6-8 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  a valores cercanos a  $2 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  de la época húmeda a la seca, respectivamente. Estas dos últimas especies pierden la totalidad de la biomasa aérea durante parte de la época seca. En términos mecanísticos se pueden diferenciar las especies como: totalmente evasora (*Espeletia schultzii*), tolerante leve (*Hypericum laricifolium*) y un mayor grado de tolerancia en las dos especies del estrato inferior (*Hypochoeris setosus* y *Calandrinia acaulis*) durante un corto período de la época seca para luego perder su biomasa aérea (evasión a la sequía extrema).

La limitación estomática no tiene gran importancia durante la época húmeda y aumenta significativamente para todas estas durante la seca. No se encuentran patrones claros en la limitación estomática, ni en la eficiencia de carboxilación a lo largo del gradiente. En cuanto a la disminución de la disponibilidad de  $\text{CO}_2$  con la altitud, los resultados sugieren que *Espeletia schultzii* es afectada en términos de su capacidad fotosintética, mientras que las otras tres especies no muestran diferencias significativas. Esta disminución en la capacidad fotosintética de *E. schultzii* puede explicarse por medio de una disminución de la conductancia foliar y por un aumento del grosor de la pubescencia foliar con la altitud.

## LISTA DE TABLAS

	Pg
Tabla 1. Punto de compensación a baja temperatura (LTCP), punto de compensación a alta temperatura (HTCP), temperatura óptima para fotosíntesis ( $P_n$ (opt temp)) y fotosíntesis neta máxima ( $P_n$ (max)) para las cuatro especies estudiadas a las diferentes altitudes .....	35
Tabla 2. Eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/Gs) y eficiencia en el uso del agua (A/E) para las dos especies del estrato superior, <i>Espeletia schultzii</i> e <i>Hypericllm laricifolium</i> , para las dos épocas y a lo largo del gradiente altitudinal.....	82
Tabla 3. Eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/Gs) y eficiencia en el uso del agua (A/E) para las dos especies del estrato inferior, <i>Hypochoeris setosus</i> y <i>Calandrinia acaulis</i> , para las dos épocas y a lo largo del gradiente altitudinal.....	83
Tabla 4. Asimilación máxima (Amax), concentración interna de CO <sub>2</sub> operacional ( $C_i$ op), relación CO <sub>2</sub> interno/CO <sub>2</sub> ambiental ( $C_i/C_a$ ), eficiencia de carboxilación (dA/dC <sub>i</sub> ), limitación estomática (LE) y temperatura foliar ( $t_f$ ) para <i>Hypericum laricifolium</i> durante las dos épocas y a lo largo del gradiente altitudinal .....	96
Tabla 5. Asimilación máxima (Amax), concentración interna de CO <sub>2</sub> operacional ( $C_i$ op), relación CO <sub>2</sub> interno/CO <sub>2</sub> ambiental ( $C_i/C_a$ ), eficiencia de carboxilación (dA/dC <sub>i</sub> ), limitación estomática (LE) y temperatura foliar ( $t_f$ ) para <i>Espeletia schu/tzij</i> durante las dos épocas y a lo largo del gradiente altitudinal.....	98
Tabla 6. Asimilación máxima (Amax), concentración interna de CO <sub>2</sub> operacional ( $C_i$ op), relación CO <sub>2</sub> interno/CO <sub>2</sub> ambiental ( $C_i/C_a$ ), eficiencia de carboxilación (dA/dC <sub>i</sub> ), limitación estomática (LE) y temperatura foliar ( $t_f$ ) para <i>Hypochoeris setosus</i> durante las dos épocas y a lo largo del gradiente altitudinal.....	101
Tabla 7. Asimilación máxima (Amax), concentración interna de CO <sub>2</sub> operacional ( $C_i$ op), relación CO <sub>2</sub> interno/CO <sub>2</sub> ambiental ( $C_i/C_a$ ), eficiencia de carboxilación (dA/dC <sub>i</sub> ) limitación estomática	

(LE) y temperatura foliar ( <i>te</i> ) para <i>Ca/andrinia acaulis</i> durante las dos épocas y a lo largo del gradiente altitudinal. ....	102
---	-----

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de los tres sitios de estudio. 1) Los Plantíos (2950 m) 2) Mucubají (3550 m) y 3) Piedras Blancas (4200 m) (Tomado de Schubert 1980) .....	Pg 14
Figura 2. Climadiagrama de la Estación Pico El Aguila, estación mas cercana (3 Km) a Piedras Blancas (Tomado de Monasterio y Reyes 1980) .....	15
Figura 3. Climadiagrama de la Estación Mucubají (Tomado de Azócar y Monasterio 1979).....	17
Figura 4. Climadiagrama de la Estación Los Plantíos (Tomado de Monasterio y Reyes 1980).....	19
Figura 5. Diagrama del sistema de intercambio de gases (sistema abierto) utilizado en el campo. 1) Entrada de CO <sub>2</sub> ambiental (torre de 5 m), 2) Unidad de suministro de aire, 3) Cámara de asimilación, 4) Analizador de gases infrarojo, 5) Entrada de aire de análisis, 6) Entrada de aire de referencia .....	23
Figura 6. Diagrama del sistema de intercamibo de gases (sistema semi-abierto) utilizado en el laboratorio. 1) Entrada de aire, 2) Salida de aire al analizador, 3) Conecciones neumáticas, 4) Termopares y sensor cuánti co, 5) Cámara de asimilación, 6) Radiador, 7) Ventilador, 8) Bandeja de agua para evitar calentamiento de la cámara, 9) Fuente de luz, 10) Baño refrigerante, 11) Registrador de carta, 12) Analizador de gases infrarrojos .....	24
Figura 7. Diagrama del sistema de intercambio de gases (sistema abierto) utilizado para obtener las curvas Asimilación de CO <sub>2</sub> - concentración interna de CO <sub>2</sub> (A/C) 1) Cilindro de CO <sub>2</sub> (820 ppm), 2) Flujímetro, 3) y 4) Absorbente de CO <sub>2</sub> (cal sodada) y desecante (perclorato de magnesio), respectivamente, 5) Cámara de asimilación, 6) Entrada de aire de análisis, 7) Entrada de aire de referencia, 8)Analizador de gases infrarrojos .....	27
Figura 8. Respuesta de la tasa de asimilación de CO <sub>2</sub> (A) a la fracción molar interna de CO <sub>2</sub> (C <sub>i</sub> ). Explicación en el texto (Tomado de Long y Hallgren 1987) .....	28
Figura 9. Curvas fotosíntesis neta - temperatura foliar para las dos plantas del estrato superior a dos elevaciones diferentes. <i>Espeletia</i>	

<i>schultzii</i> : a) 2950 m, $y=-0.012x^2+0.257x+2.878$ , $r^2=.89$ ; y b) 4200 m, $y=-0.012x^2+0.180x+2.950$ , $r^2=.91$ . <i>Hypericum laricifolium</i> : c) 2950 m, $y=-0.001x^2+0.243x+2.60$ , $r^2=.81$ , y d) 4200 m, $y=-0.024x^2+0.397x+2.60$ , $r^2=.78$ .....	32
Figura 10. Curvas fotosíntesis neta - temperatura foliar para las dos plantas del estrato inferior a dos elevaciones diferentes. <i>Calandrinia acaulis</i> : a) 3550 m, $y=-0.021x^2+0.590x+4.10$ , $r^2=.78$ , y b) 4200 m, $y=-0.017x^2+0.465x+4.49$ , $r^2=.81$ . <i>Hypochoeris setosus</i> : c) 3550 m, $y=-0.032x^2+0.580x+2.83$ , $r^2=.84$ ; y d) 4200 m, $y=-0.025x^2+0.689x+2.15$ , $r^2=.82$ .....	33
Figura 11. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para <i>Hypericum laricifolium</i> en Los Plantíos (2950 m), panel izquierdo, época húmeda, panel derecho, época seca. RF A: Radiación fotosintéticamente activa, Tf: temperatura foliar, Gs: conductancia foliar, E: tasa transpiratoria, A: tasa de asimilación de CO <sub>2</sub> , Ψ <sub>f</sub> : potencial hídrico foliar, y DPV: diferencia de presión de vapor hoja-aire .....	42
Figura 12. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para <i>Hypericum laricifolium</i> en Mucubají (3550 m) Símbolos corresponden a los descritos en la Figura 11 .....	43
Figura 13. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para <i>Hypericum laricifolium</i> en Piedras Blancas (4200 m). Símbolos corresponden a los descritos en la Figura 11 .....	44
Figura 14. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para <i>Espeletia schultzii</i> en Los Plantíos (2950 m). Símbolos corresponden a los descritos en la Figura 11 .....	46
Figura 15. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para <i>Espeletia schultzii</i> en Mucubají (3550 m). Símbolos corresponden a los descritos en la Figura 11 .....	47
Figura 16. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para <i>Espeletia schultzii</i> en Piedras Blancas (4200 m). Símbolos corresponden a los descritos en la Figura 11 .....	48
Figura 17. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para <i>Hypochoeris setosus</i> en Mucubají (3550 m). Símbolos corresponden a los descritos en la Figura 11 .....	54
Figura 18. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para <i>Hypochoeris setosus</i> en Piedras Blancas (4200 m). Símbolos corresponden a los descritos en la Figura 11 .....	55

Figura 19. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para <i>Calandrinia acaulis</i> en Mucubají (3550 m). Símbolos corresponden a los descritos en la Figura 11 .....	58
Figura 20. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para <i>Calandrinia acaulis</i> en Piedras Blancas (4200 m). Símbolos corresponden a los descritos en la Figura 11 .....	59
Figura 21. Relación conductancia foliar (Gs) - potencial hídrico foliar ( $\Psi_h$ ) en <i>Hypericum laricifolium</i> . A) Piedras Blancas, B) Mucubají, C) Los Plantíos .....	65
Figura 22. Relación conductancia foliar (Gs) - potencial hídrico foliar ( $\Psi_h$ ) en <i>Espeletia schultzii</i> . A) Piedras Blancas, B) Mucubají, C) Los Plantíos .....	66
Figura 23. Relación conductancia foliar (Gs) - potencial hídrico foliar ( $\Psi_h$ ) en <i>Hypochoeris setosus</i> . A) Piedras Blancas, B) Mucubají. ....	69
Figura 24. Relación conductancia foliar (Gs) - potencial hídrico foliar ( $\Psi_h$ ) en <i>Calandrinia acaulis</i> . A) Piedras Blancas, B) Mucubají .....	70
Figura 25. Relación asimilación de CO <sub>2</sub> (A) - conductancia foliar (Gs) en <i>Hypericum laricifolium</i> . A) Piedras Blancas, B) Mucubají, C) Los Plantíos .....	75
Figura 26. Relación asimilación de CO <sub>2</sub> (A) - conductancia foliar (Gs) en <i>Espeletia schultzii</i> . A) Piedras Blancas, B) Mucubají, C) Los Plantíos .....	76
Figura 27. Relación asimilación de CO <sub>2</sub> (A) - conductancia foliar (Gs) en <i>Hypochoeris setosus</i> . A) Piedras Blancas, B) Mucubají .....	77
Figura 28. Relación asimilación de CO <sub>2</sub> (A) - conductancia foliar (Gs) en <i>Calandrinia acaulis</i> a 4200 m (Piedras Blancas) .....	78
Figura 29. Respuesta $A/C_i$ para <i>Hypericum laricifolium</i> durante la época húmeda para las tres altitudes .....	87
Figura 30. Respuesta $A/C_i$ para <i>Hypericum laricifolium</i> durante la época seca para las tres altitudes.....	88
Figura 31. Respuesta $A/C_i$ para <i>Espeletia schultzji</i> durante la época húmeda para las tres altitudes .....	89

Figura 32. Respuesta $A/C_i$ para <i>Espeletia schultzii</i> durante la época seca para las tres altitudes .....	90
Figura 33. Respuesta $A/C_i$ para <i>Hypochoeris setosus</i> durante la época húmeda para las dos altitudes .....	91
Figura 34. Respuesta $A/C_i$ para <i>Hypochoeris setosus</i> durante la época seca para las dos altitudes .....	92
Figura 35. Respuesta $A/C_i$ para <i>Calandrinia acaulis</i> durante la época húmeda para las dos altitudes .....	93
Figura 36. Respuesta $A/C_i$ para <i>Calandrinia acaulis</i> durante la época seca para Piedras Blancas .....	94

## **CAPITULO 1: Introducción**

Las regiones de las altas montañas tropicales están expuestas a condiciones climáticas muy particulares. Estas se caracterizan por una pequeña variación de la temperatura en términos estacionales, mientras que hay una gran amplitud en los cambios de temperatura diaria (Monasterio 1986) y que Hedberg (1964) describe como un clima de "verano" cada día y de "invierno" todas las noches. En estas regiones, el gradiente altitudinal más evidente, gradiente altitérmico, determina en gran parte la distribución de las especies y formaciones vegetales (Sarmiento 1986a). Por otra parte, los gradientes altitudinales de las precipitaciones presentan patrones más complejos con una amplia variabilidad entre diferentes cadenas montañosas en función de su orientación, altitud, etc (Sarmiento 1986a). Sin embargo, encontramos en los páramos de Venezuela una estacionalidad en las precipitaciones, con patrones unimodales (patrón llanero con un pico mínimo entre diciembre y mayo) y bimodales (patrón lacustre que presenta dos picos mínimos, uno entre febrero-marzo y un segundo entre junio y agosto) que dependen de la cuenca, pero en ambos casos muestran una estación seca marcada. Junto a los gradientes de temperatura y precipitaciones, también nos encontramos con la ocurrencia de heladas, las cuales, según Sarmiento (1986

a,b), determinan un límite ecológico de primera magnitud. Por lo tanto, nos encontramos con un ambiente único donde las plantas deben adaptarse tanto a las condiciones de baja temperatura durante cualquier día del año, como también a las condiciones de estrés hídrico durante algunos meses del año. Dadas estas condiciones climáticas, las plantas que habitan estas regiones deben, sin lugar a duda, adaptarse a estos ambientes a través de distintas características fisiológicas y morfológicas que les permitan la sobrevivencia.

En cuanto a características ecológicas generales, las comunidades vegetales de la mayoría de las altas montañas tropicales muestran una fisionomía característica (Coe 1967, Cuatrecasas 1979, Smith y Young 1987). Con algunas excepciones, las plantas vasculares de ambientes de alta montaña pertenecen a uno de los siguientes grupos: rosetas acaules perennes, cojines, gramineas en macolla, arbustos pequeños (Körner y Larcher 1988) y las rosetas caulescentes gigantes, forma de vida característica y dominante de las principales altas montañas tropicales, siendo los dos primeros grupos, rosetas acaules y cojines, los que alcanzan las mayores elevaciones.

El crecimiento de las plantas está determinado, en gran parte, por la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> a través de las hojas. Por otra parte, la presión parcial de CO<sub>2</sub> Y por lo tanto su disponibilidad disminuye a medida que ascendemos en altitud. Esto llevó a que varios autores (Billings *et al.* 1961, Tranquillini 1964,

Mooney *et al.* 1966, Larcher 1977, Halloy 1981) sugirieran como hipótesis que la disminución de la tasa fotosintética observada a mayores altitudes se debía a la disminución en la disponibilidad de CO<sub>2</sub> en el aire.

De acuerdo con la ecuación

$$A = 1/p^*(P_a - p_i)*Gs \quad (1)$$

la fotosíntesis neta (A) no solo depende de la presión parcial de CO<sub>2</sub> del aire (P<sub>a</sub>) y por lo tanto de su presión intercelular (p<sub>i</sub>); sino que también depende de la suma de las resistencias (inverso de la conductancia foliar (Gs)) en el trayecto de difusión de CO<sub>2</sub> desde el aire hasta los cloroplastos. Estas resistencias son: la resistencia de la capa límite, la resistencia estomática y la resistencia del mesófilo. Se puede deducir de la ecuación (1) que si las resistencias no varían con la altitud, la tasa fotosintética estaría determinada únicamente por el cambio de las presiones de CO<sub>2</sub> tanto del aire como intercelular y por lo tanto la hipótesis sugerida anteriormente es válida. Sin embargo, como veremos a continuación, diferentes autores han encontrado que las resistencias también varían con la altitud.

Las distintas resistencias, a excepción de la del mesófilo, son inversamente proporcionales al coeficiente de difusión de CO<sub>2</sub>, que también es presión

dependiente, y por lo tanto aumenta cuando disminuye la presión. Este aumento del coeficiente de difusión de  $\text{CO}_2$  con la altitud hace que las resistencias sean menores. Por lo tanto y de acuerdo a la ecuación (1) la fotosíntesis neta debería aumentar con la altitud. También se ha encontrado que en algunos casos, la densidad estomática aumenta con la altitud, lo cual implica que la incorporación de  $\text{CO}_2$  a mayores altitudes debería ser facilitada (Woodward y Bazzaz 1988). Estos resultados han llevado a algunos autores (Gale 1972, Körner *et al.* 1979, Körner y Diemer 1987) a sugerir que existe una compensación entre la disminución de la presión parcial de  $\text{CO}_2$  y el aumento del coeficiente de difusión de  $\text{CO}_2$  (menores resistencias) con aumento en la elevación.

Al analizar cada una de las resistencias por separado; resistencia de la capa límite ( $r_d$ ), resistencia estomática ( $r_{es}$ ) y resistencia del mesófilo ( $r_m$ ); se encuentra que el aumento del coeficiente de difusión de  $\text{CO}_2$  con la altitud (menor presión) afectaría a las dos primeras ( $r_d$  y  $r_{es}$ ) disminuyéndolas y en consecuencia, como mencionamos anteriormente, aumentaría la fotosíntesis. Qué sucede con la resistencia del mesófilo? Se considera que no es una verdadera resistencia de difusión, sino solamente una expresión aritmética que incluye todos los factores que tienden a retardar la entrada, el transporte y la fijación de carbono en fase líquida dentro del mesófilo (Gale *et al.* 1966). Se expresa en unidades de

resistencia solamente por conveniencia, pero debido a que es una característica de la fase líquida, no es afectada por los cambios de la presión parcial de CO<sub>2</sub> en fase gaseosa.

La fijación fotosintética de CO<sub>2</sub> se realiza mediante la acción de la enzima RUBISCO, luego de pasar por las distintas resistencias antes mencionadas. La presión parcial de CO<sub>2</sub> disminuye a lo largo de toda esta vía de difusión. Por lo tanto, una baja conductancia en cualquiera de estos componentes produciría una limitación en la tasa fotosintética siempre y cuando no haya saturación de CO<sub>2</sub> dentro de los sitios de carboxilación. Woodward (1986) en un estudio de la relación entre distintas respuestas ecofisiológicas a cambios de la presión parcial de CO<sub>2</sub> con la altitud en el arbusto *Vaccinium myrtilloides*, encontró un aumento en la conductancia del mesófilo, lo que sugiere una mayor eficiencia de carboxilación a mayor altitud en condiciones de CO<sub>2</sub> menores. Analizando la respuesta fotosintética a cambios de la presión parcial de CO<sub>2</sub> en distintas especies de los Alpes, Körner y Diemer (1987) encontraron un pronunciado aumento en la eficiencia de la asimilación de CO<sub>2</sub> con respecto a los niveles de CO<sub>2</sub> interno en la mayoría de las plantas estudiadas. Según estos autores, la relación  $p_i/p_a$ . (relación presión parcial interna-ambiente de CO<sub>2</sub>) disminuye con aumento de altitud. Körner *et al.* (1988), en un estudio a nivel global de discriminación de isótopos de carbono en cien especies C<sub>3</sub> que crecen en distintas

cordilleras montañosas, obtuvieron resultados similares, apoyando la hipótesis de que a mayor altitud aumenta la eficiencia de carboxilación. Este aumento está asociado a mayores cantidades de nitrógeno por unidad de área foliar con incrementos en altitud (Körner y Diemer 1987).

La resistencia del mesófilo (o resistencia interna), incluye dos componentes: el transporte en fase líquida a los sitios de carboxilación y un componente enzimático, que depende de la actividad de los procesos bioquímicos y fotoquímicos. Por otra parte, los estomas, y en menor grado la capa límite, forman una barrera a la difusión de  $\text{CO}_2$  desde el ambiente hasta los puntos donde ocurre la carboxilación. Quiere decir, entonces, que existe un componente estomático y un componente no estomático (componentes mesofilares) que determinan la tasa fotosintética en plantas. La importancia de cada uno de estos componentes ha sido estudiada a través de la relación Asimilación / concentración interna de  $\text{CO}_2$  (Farquhar y Sharkey 1982, Jones 1982, Long y Hällgren 1985).

El intercambio de gases y, más específicamente, la fotosíntesis son afectadas por distintos estreses (sequía, inundación, salinidad, bajas y altas temperaturas, etc) (Farquhar *et al.* 1989). En el caso de las plantas que crecen en los páramos venezolanos, las bajas temperaturas, el estrés hídrico y la baja disponibilidad de  $\text{CO}_2$  son determinantes en el comportamiento y adaptación de estas plantas a este

ambiente.

La respuesta estomática a cambios en el estado hídrico de las plantas ha sido ampliamente descrita (Hsiao 1973, Farquhar y Sharkey 1982, Schulze 1986, Farquhar *et al.* 1989). El papel de los estomas es, básicamente, permitirle a la hoja la entrada de CO<sub>2</sub> para la fotosíntesis mientras que a su vez limita la pérdida transpiratoria de vapor de agua (Cowan 1977). Este compromiso no es "problemático" bajo condiciones favorables de agua, pero, en condiciones de baja disponibilidad de este elemento, el comportamiento estomático (limitación estomática) juega un papel esencial en el mantenimiento de una eficiencia de uso de agua favorable. Es decir, incorporar el dióxido de carbono necesario para los procesos fotosintéticos, pero sin tener que pagar un alto costo que significaría el alcanzar potenciales hídricos cercanos o por debajo del punto de pérdida de turgor. Se ha hipotetizado que en vez de ser la conductancia estomática la que influye sobre la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>, es más bien la capacidad de los cloroplastos en el mesófilo de fijar CO<sub>2</sub> la que influye sobre la apertura y cierre estomático (Wong *et al.* 1979). En plantas sometidas a estrés, cuando la concentración interna de CO<sub>2</sub> está positivamente relacionada a la tasa de asimilación, podemos decir que los estomas están controlando la respuesta fotosintética; si, por el contrario, la correlación es negativa, son los componentes no estomáticos los que están afectando la tasa de asimilación (Farquhar y

Sharkey 1982). Según estos autores, otra forma de establecer si el componente estomático es el más importante en los cambios de la tasa de asimilación es a través del cálculo de la limitación estomática relativa, la cual la definen como el porcentaje de reducción en la tasa fotosintética a una conductancia infinita (ver sección de Materiales y Métodos para su explicación).

En relación a las bajas temperaturas ya han sido ampliamente descritos los mecanismos de resistencia encontrados en plantas de distintas formas de vida (Rada *et al.* 1985a,b, Azócar *et al.* 1988, Squeo *et al.* 1991) y a lo largo de un gradiente altitudinal (Goldstein *et al.* 1985, Rada *et al.* 1987). Mientras que el efecto de la temperatura sobre el intercambio de gases en los páramos andinos se ha comenzado a estudiar intensivamente (Rada *et al.* 1992).

En este trabajo nos proponemos como objetivo principal estudiar el intercambio de gases, en especial la respuesta estomática y la asimilación de CO<sub>2</sub>, en cuatro especies que representan tres importantes formas de vida y que crecen a lo largo de un gradiente altitudinal.

Los objetivos específicos los plantearemos dependiendo del estrés al cual hagamos referencia.

1) En relación a la temperatura se estudió la influencia que tienen las diferencias en temperatura foliar sobre la capacidad fotosintética de plantas de distintas formas de vida. Debido a que la temperatura foliar es uno de los principales

determinantes de la capacidad fotosintética en plantas, esperaríamos encontrar diferencias en algunos parámetros tales como temperatura foliar óptima para fotosíntesis y temperaturas de los puntos de compensación de  $\text{CO}_2$  si comparamos las plantas que crecen en los distintos estratos y a diferentes altitudes.

2) Estudiar el efecto de los cambios en la presión parcial de  $\text{CO}_2$  con la altitud sobre la respuesta fotosintética a través de estudios de la relación fotosíntesis-concentración interna de  $\text{CO}_2$  bajo condiciones de campo.

3) Finalmente, nos proponemos estudiar las variaciones en distintos parámetros del intercambio de gases (conductancia, transpiración y asimilación de  $\text{CO}_2$ ) en condiciones hídricas favorables (época húmeda) y bajo estrés hídrico natural (época seca). En el caso particular de la asimilación de  $\text{CO}_2$ , determinar el grado de importancia que tienen los componentes estomáticos y mesofilares, entre las distintas épocas, sobre el control de la fotosíntesis.

El trabajo se basa en cuatro hipótesis principales:

1) De acuerdo al gradiente de temperatura suelo-aire que se establece en estos ambientes tendríamos que encontrar, en primer lugar, que el óptimo de temperatura para la fotosíntesis debe ser mayor para aquellas plantas que crecen a nivel del suelo donde las temperaturas diurnas son significativamente mayores en comparación a las arbustivas que crecen en un ambiente de menor temperatura. En segundo lugar, el hecho de que la temperatura foliar de plantas

de forma acaule puede alcanzar valores de 20°C a 25°C por encima de la temperatura ambiente sugiere que la temperatura superior de compensación de CO<sub>2</sub> debe ser también mayor para estas especies que las que crecen en el estrato superior. Por último, en términos de puntos de compensación a temperaturas bajas, Körner y Larcher (1988) sugieren que el balance neto de asimilación de CO<sub>2</sub> es positivo hasta el límite de sobrevivencia foliar en plantas que evaden el congelamiento. En el caso de *Espeletia schultzii* e *Hypericum laricifolium*, las dos especies del estrato superior, estas deben tener puntos de compensación menores a los de *Hypochoeris selosus* y *Calandrinia acaulis*, esto suponiendo que estas dos últimas especies sean tolerantes al congelamiento como ha sido sugerido para plantas que crecen a nivel del suelo (Azócar *et al.* 1988, Squeo *et al.* 1991). En cuanto al gradiente, debe haber un desplazamiento del óptimo de temperatura para fotosíntesis y puntos de compensación hacia temperaturas menores.

2) La disminución de la presión parcial de CO<sub>2</sub> con la altitud afecta en distinto grado la capacidad fotosintética de las especies estudiadas. Las especies del estrato inferior deben ser afectadas en menor grado si existe un gradiente de CO<sub>2</sub> suelo-aire como ha sido mostrado por Medina *et al.* (1991) y Jackson *et al.* (1993) y el cual puede estar dado por la respiración de microorganismos del suelo. En cuanto a *Espeletia schultzii*, esta especie muestra características muy

particulares que deben ser tomadas en cuenta al analizar su respuesta a la baja disponibilidad de CO<sub>2</sub> con la altitud. Nos referimos al aumento del grosor de la capa de pubescencia en las hojas con la altitud (Meinzer *et al.* 1985), lo que traería como consecuencia un aumento en la resistencia a la difusión de CO<sub>2</sub>. Esto nos sugiere que dentro de las distintas formas de vida estudiadas, la más afectada, en términos de asimilación de carbono, debe ser *E. schultzii*.

3) En relación a las condiciones hídricas desfavorables durante algunos meses del año, *Espeletia schultzii*, la cual posee el tejido parenquimatoso medular que funciona como reservorio de agua (Goldstein *et al.* 1984, Meinzer *et al.* 1985) debe mostrar potenciales hídricos más positivos que las otras especies. Por el contrario, las dos especies que crecen a nivel del suelo deben ser afectadas en un mayor grado debido a que poseen raíces superficiales creciendo donde los potenciales hídricos del suelo son más negativos. Estas especies deben mostrar una mayor variación en los cursos de potencial hídrico foliar, a menos que posean un control estomático severo. Para todas las especies, el componente estomático debe ser más importante durante la época seca.

4) Debido a que en el gradiente altitudinal encontramos, también, un gradiente en términos de precipitación y de humedad relativa (siendo el Páramo de Piedras Blancas más seco) y por otra parte, la diferencia entre la temperatura ambiental y la foliar debe ser mayor a medida que ascendemos en altitud debido a la alta

radiación incidente, la diferencia de presión de vapor hoja-aire debe aumentar a mayor altitud. Estas características de los páramos altos haría que las plantas a mayor altitud dependan en un mayor grado en sus mecanismos de resistencia al cambios de disponibilidad de agua en el suelo y a los cambios en la demanda evaporativa.

## CAPITULO II: Materiales y métodos

### A. Ubicación y descripción de las áreas de estudio

Los tres sitios de estudio representan un gradiente altitudinal (2950-4200 m snm) en los Andes venezolanos ( $8^{\circ} 52' N$   $70^{\circ} 45' O$ ) en las vertientes orientadas hacia los llanos y dentro de las cuencas de los ríos: Santo Domingo (Los Plantíos y Mucubají) y Motatán (Piedras Blancas) (Figura 1). Todos los sitios de estudio muestran un régimen unimodal de precipitaciones, es decir, con las precipitaciones concentradas en un período único entre mayo y noviembre. También tienen la particularidad de mostrar grandes oscilaciones diarias y pequeñas oscilaciones anuales de temperatura.

#### 1) PARAMO DE PIEDRAS BLANCAS

Está ubicado en la porción Nororiental de la Sierra de la Culata a aproximadamente 5 Km de Pico El Águila a una altitud de 4200 m. Se caracteriza por ser un páramo relativamente seco con una alta frecuencia de heladas nocturnas durante todo el año (Monasterio 1979, Meinzer *et al.* 1985). Pico El Águila, lugar donde se encuentra la estación climática mas cercana, muestra un régimen de precipitación con estacionalidad hídrica anual, con un promedio de 798.2 mm. La estación seca se extiende desde diciembre hasta marzo (Figura 2). La temperatura media anual es de  $2.8^{\circ}C$ .

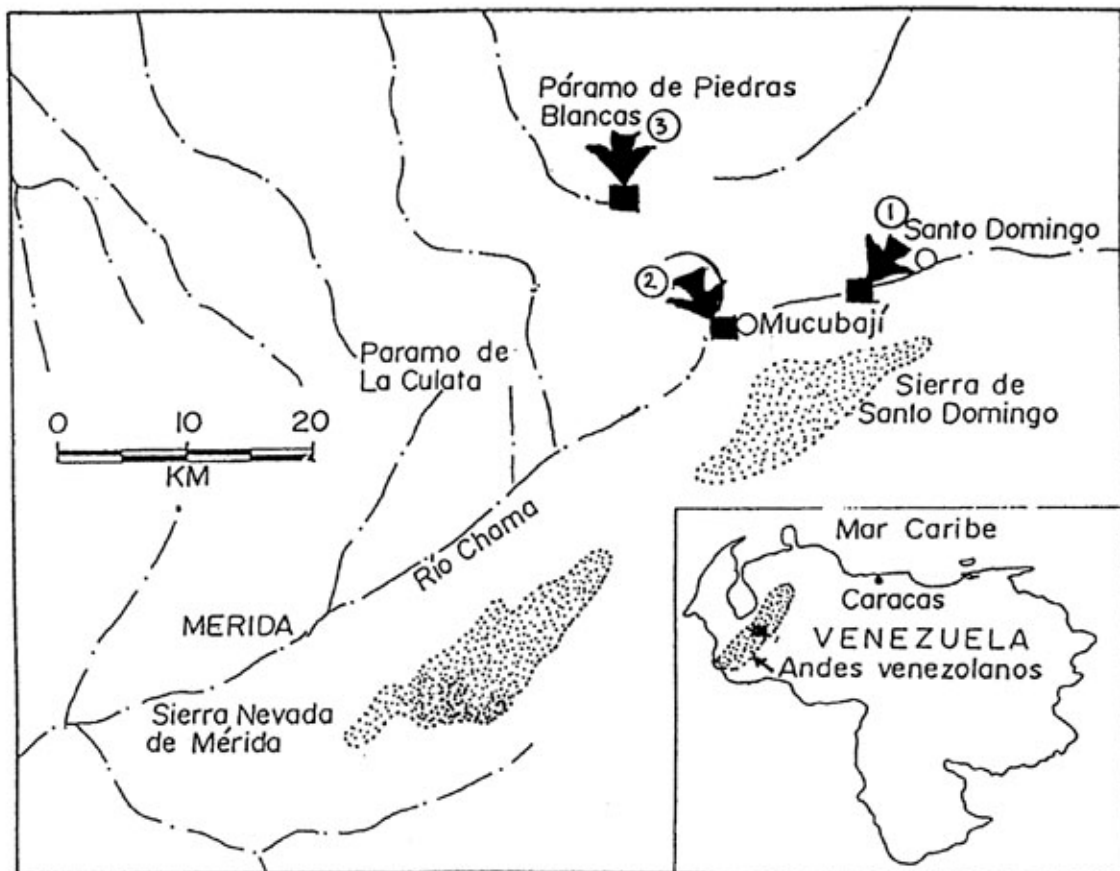


Figura 1. Ubicación de los tres sitios de estudio. 1) Los Plantíos (2950 m), 2) Mucubají (3550 m) y 3) Piedras Blancas (4200 m) (Tomado de Schubert 1980).

# PICO DEL AGUILA

08° 52' N

70° 48' W

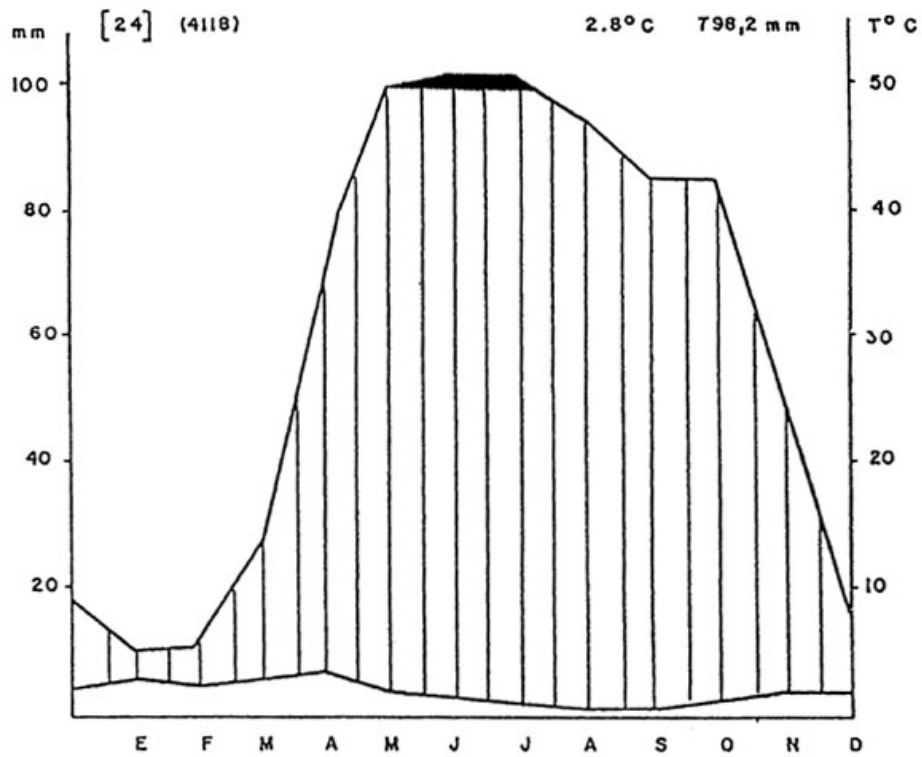


Figura 2. Climadiagrama de la Estación Pico El Aguila, estación mas cercana (3 Km) a Piedras Blancas (Tomado de Monasterio y Reyes 1980).

La vegetación de Piedras Blancas es característica del denominado Páramo Desértico definido por Monasterio (1980) Y consta de dos estratos bien definidos: el primero formado principalmente por individuos adultos de los géneros *Hypericum*, arbusto, y *Espeletia* (*E. timotensis*, *E. spicata*, *E. schultzii*) con un tronco único y que pueden alcanzar varios metros de altura. El segundo estrato se encuentra cerca del suelo y está formado por plantas en cojín (*Arenaria jahnii*, *Azorella jullianii*, *Aciachne pulvinata*), hierbas perennes (*Hinterhubera lanuginosa*, *Senecio formosus*, *Castilleja fissifolia*, *Acaena cylindrostachya*, *Calandrinia acaulis*, *Hypochoeris setosus*) y algunas gramíneas.

## 2) PARAMO DE MUCUBAJI

Está localizado en la Sierra Nevada de Mérida a una elevación de 3550 m. Este es un páramo que por ser mas bajo presenta una menor frecuencia de heladas nocturnas, aunque durante la época seca aumenta significativamente el número de días con congelamiento nocturno (Azócar y Monasterio 1980). Mucubají presenta un patrón de precipitaciones unimodal con un promedio anual de 968.8 mm y con una época seca, también, entre los meses de diciembre y marzo (Figura 3). La temperatura media anual es de 5.4°C.

La vegetación de este páramo está dominada por una asociación Rosetal-Arbustal de *Espeletia schultzii*-*Hypericum laricifolium* en un primer estrato, y un segundo estrato a nivel del suelo formado por especies como *Aciachne pulvinata* (cojín), algunas especies de gramíneas dentro de los géneros *Agrostis* y *Poa*, hierbas perennes (*Acaena cylindrostachya*, *Hypochoeris setosus*, *Calandrinia acaule*, *Geranium multiceps*, *Senecio formosus*, *Castilleja fissifolia*) entre otras (Fariñas y Monasterio 1980).

MUCUBAJI (3550)

[9]

5.4°C 968,8 mm

mm

°C

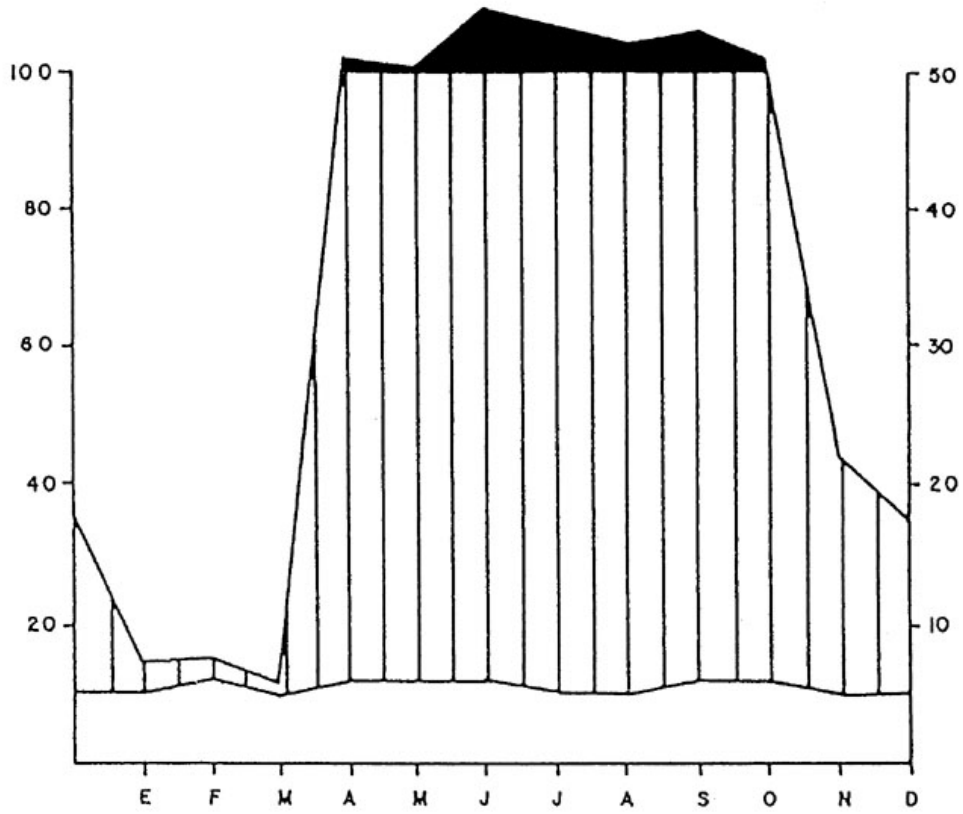


Figura 3. Climadiagrama de la Estación Mucubají (Tomado de Azócar y Monasterio 1979).

### 3) LOS PLANTIOS

También se encuentra en la Sierra Nevada de Mérida, a una altitud de 2950 m. Es un páramo que por estar por debajo de los 3200 m sus plantas no están expuestas a temperaturas congelantes nocturnas frecuentes. Al igual que los otros sitios de estudio, presenta un patrón de precipitaciones unimodal con un promedio anual de 1005 mm y con una época seca bien marcada entre diciembre y marzo (Figura 4). La temperatura media anual del sitio es de 8.1 °C.

La vegetación está dominada, al igual que en Mucubají, por un estrato alto de *Espeletia schultzii-Hypericum laricifolium*, pero para esta localidad han desaparecido los cojines y dominan el estrato a nivel del suelo especies como *Acaena cylindrostachya* y diferentes especies de gramíneas postradas.

Además, como resultado de la estacionalidad, en las tres localidades de estudio, la radiación solar diaria es mayor durante la época seca, mientras que durante la época húmeda hay una gran cobertura de nubes, neblina frecuente y lluvia. Es decir que para este gradiente de 1250 m se observa una disminución de 42 C/100 m y una disminución de la precipitación media anual de 1005 mm para el extremo inferior hasta 798 mm en el superior (Goldstein *et al.* 1985). Para una mayor descripción del área de estudio referirse a los siguientes trabajos: en relación a clima, Monasterio (1979), Azócar y Monasterio (1980), Monasterio y Reyes (1980); geología y geomorfología, Schubert (1979, 1980a, 1980b); suelos, Malagón (1982); y vegetación, Monasterio (1980), Fariñas y Monasterio (1980).

LOS PLANTIOS  
09° 49' N  
70° 44' W  
[8] (2878)

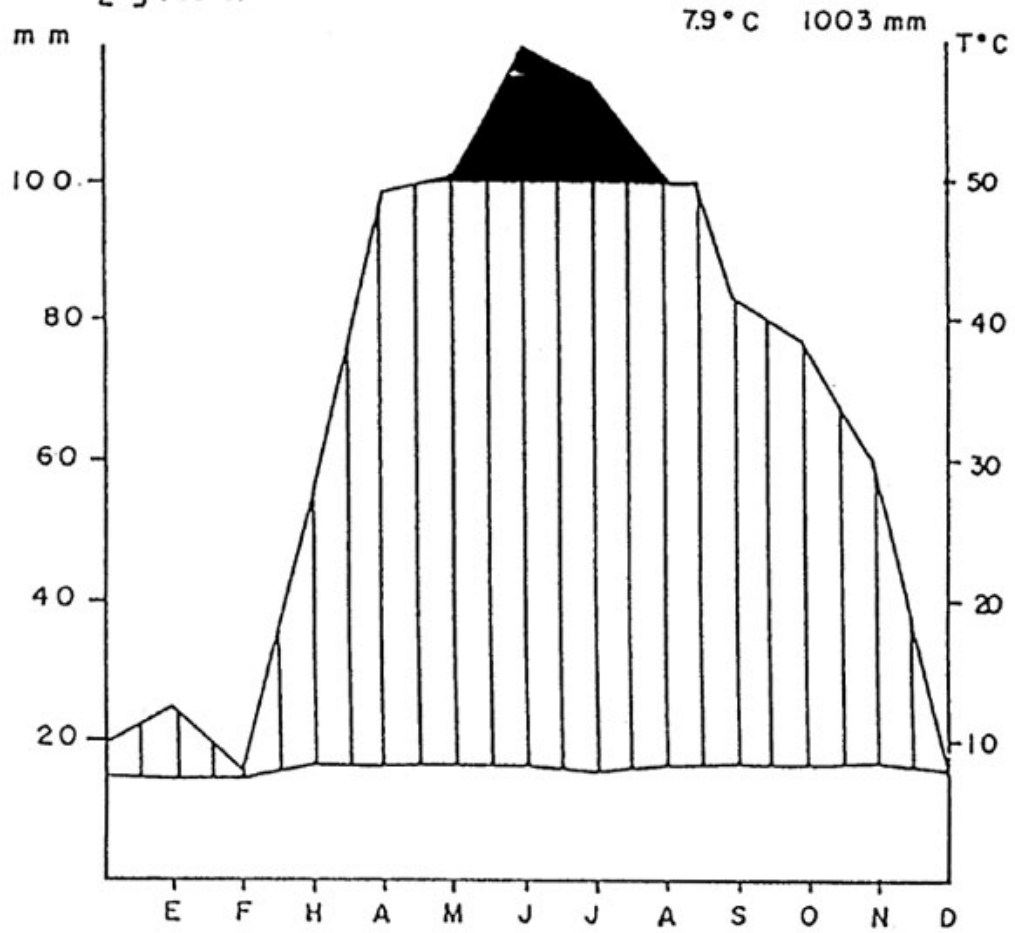


Figura 4. Climadiagrama de la Estación Los Plantíos (Tomado de Monasterio y Reyes 1980).

## B. Breve descripción de las especies

Para este estudio se seleccionaron plantas que representan distintas formas de vida: *Espeletia schultzii* (**Asteraceae**) una roseta caulescente gigante y el arbusto *Hypericum laricifolium* (**Hypericaceae**); ambas especies crecen en un primer estrato con una altura de planta entre 75 y 125 cm. *E. schultzii* consiste de una roseta terminal con una capa de pubescencia que cubre ambas superficies de la hoja (Meinzer y Goldstein 1985), un tallo protegido de las temperaturas congelantes nocturnas por una capa de hojas marcescentes (Smith 1979, Rada *et al.* 1985) y una médula formada por tejido parequimatoso que actúa como reservorio de agua (Goldstein y Meinzer 1983, Goldstein *et al.* 1984). La altura de la planta y el volumen de médula por unidad de área foliar aumentan con la altitud dando como resultado una mayor capacidad de almacenar agua a mayores altitudes (Goldstein *et al.* 1984, Meinzer y Goldstein 1984). También disminuye el tamaño foliar y aumenta el grosor de la pubescencia con incrementos en altitud (Meinzer *et al.* 1985). *H. laricifolium* es un arbusto pequeño de hojas escamiformes de mas o menos 3 mm de largo (Vareschi 1970). También se escogieron: *Hypochoeris selosus* (**Asteraceae**) y *Calandrinia acaulis* (**portulacaceae**), ambas rosetas acaules perennes. Las dos especies del estrato superior, *E. schultzii* e *H. laricifolium*, tienen un amplio rango altitudinal, encontrándose desde los 2600 hasta los 4200 m de altitud, y son estudiadas en los tres sitios. Las especies del estrato inferior, *H. selosus* y *C. acaulis*, tienen un menor rango altitudinal, y, por lo tanto, solo se estudiaron en Mucubají y en Piedras Blancas.

## B. Estudios de campo y laboratorio

Para cada uno de los sitios de estudio se realizaron cursos diarios de variables microclimáticas (humedad relativa, temperatura y radiación fotosintéticamente activa) y de respuestas de las plantas (potenciales hídricos foliares, conductancia estomática, transpiración, asimilación de CO<sub>2</sub>). Del total de los cursos diarios, dos para cada lugar pertenecen a la época seca (febrero 1990 y febrero 1993) y cuatro a la época húmeda (julio 1990, septiembre 1991, septiembre-octubre 1992).

Para cada curso diario, las variables microclimáticas y de respuesta de las plantas fueron medidas a intervalos de 1 a 2 horas entre las 08:00 y 17:00, a excepción de algunos casos donde no se pudo medir hasta las 17:00 debido a condiciones ambientales desfavorables (alta nubosidad y neblina y/o lluvias).

### **Variables microclimáticas**

En cada uno de los sitios de estudio se colocó un psicrómetro ventilado tipo Assmann. Con las lecturas de bulbo seco y húmedo se obtiene la humedad relativa a través de tablas psicrométricas (Boletín de US Weather Bureau). La temperatura del aire, al igual que la temperatura foliar, fue medida por medio de termopares de cobre-constantan unidos a un compensador electrónico (OMEGA MCJ) y este a un microvoltímetro digital (DATA PRECISION Corp.). También para cada sitio se midió durante los cursos diarios la radiación fotosintéticamente activa (RFA) a través de una fotocélula de selenio incorporada a la cámara

foliar Parkinson del equipo de intercambio de gases (ADC Ltd.).

### **Variables de respuesta de las plantas**

Las mediciones de intercambio de gases se llevaron a cabo utilizando un sistema portátil el cual consiste de una cámara foliar (Cámara Parkinson, ADC Ltd.), una unidad de suministro de aire y un analizador infrarrojo de gases (Figura 5), el cual se utilizó de manera abierta (LCA-2, ADC Ltd.). Las tasas de intercambio de gases (transpiración y asimilación de CO<sub>2</sub>) y la conductancia foliar fueron calculadas a partir de las tasas de flujo de aire, superficie de área foliar dentro de la cámara, y diferencias de concentración de CO<sub>2</sub> y de vapor de agua entre el aire de análisis y de referencia (von Caemmerer y Farquhar 1981). Para cada especie se tomaron entre dos y tres plantas, dependiendo del sitio, a las cuales se les midió en cinco a seis hojas.

Para cada una de las especies provenientes de cada sitio se realizaron curvas temperatura foliar-fotosíntesis neta. Varias plantas (n=4 a 5) de cada especie fueron excavadas con sus raíces y suelo del sitio de estudio, transportadas al laboratorio y colocadas en cámaras de crecimiento equipadas con luz (fotoperíodo de 12 h, 600  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y control de temperatura simulando las condiciones de campo (15°C período de luz, 5°C período nocturno a 2950 m; 12°C período de luz, 3°C período nocturno a 3550 m; 7°C período de luz, 0°C período nocturno a 4200 m). Las curvas fotosíntesis neta-temperatura foliar se llevaron a cabo utilizando un sistema de intercambio de gases (Figura 6) con un analizador de gases infrarrojo (LCA-2, ADC Ltd.) y una cámara foliar (.014 m<sup>3</sup>). Las curvas se comenzaron inmediatamente después de traídas las plantas al laboratorio, terminando todas las mediciones para cada especie

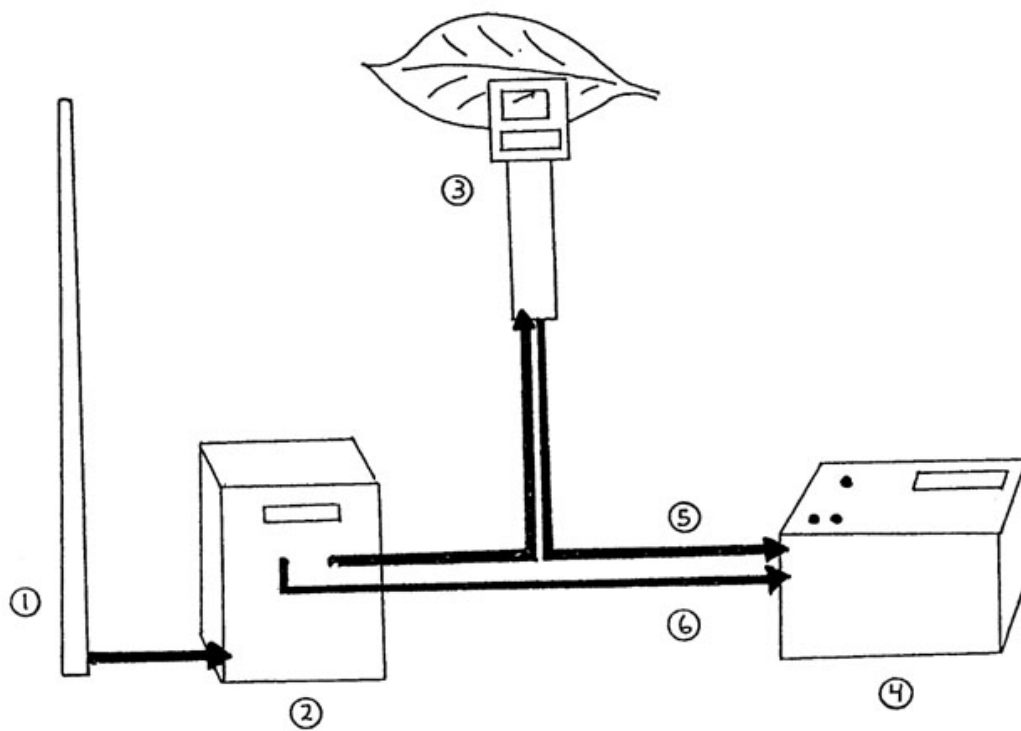


Figura 5. Diagrama del sistema de intercambio de gases (sistema abierto) utilizado en el campo. 1) Entrada de CO<sub>2</sub> ambiental (torre de 5 m), 2) Unidad de suministro de aire, 3) Cámara de asimilación, 4) Analizador infrarrojo de gases , 5) Entrada de aire de análisis, 6) Entrada de aire de referencia.

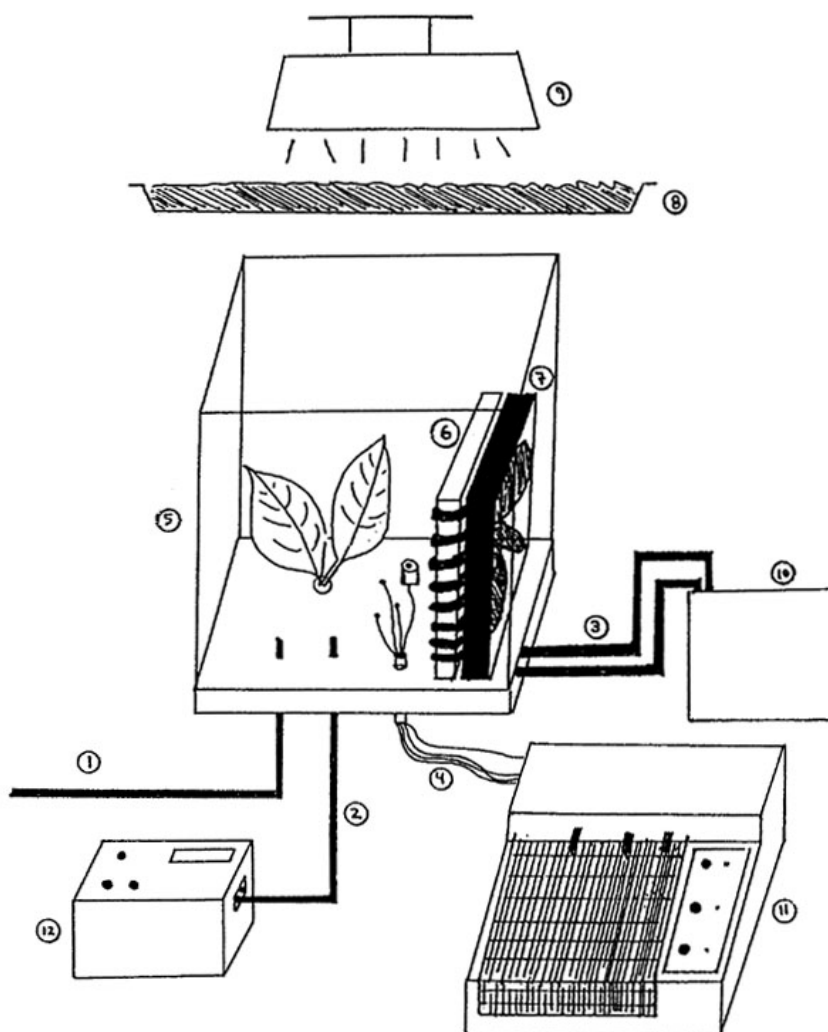


Figura 6. Diagrama del sistema de intercambio de gases utilizado en el laboratorio. 1) Entrada de aire, 2) salida de aire al analizador, 3) conexiones neumáticas, 4) termopares y sensor cuántico, 5) cámara de asimilación, 6) radiador, 7) ventilador, 8) bandeja de agua para evitar calentamiento de la cámara, 9) fuente de luz, 10) baño refrigerante, 11) registrador de carta, 12) analizador infrarrojo de gases.

en un período no mayor a 30 horas. La cámara contenía tres termopares cobre constatan conectados a un compensador electrónico y este, a su vez, a un registrador de carta. Estos termo pares fueron utilizados para obtener una temperatura de aire y dos foliares. Un sensor cuántico fue colocado dentro de la cámara y una fuente de luz de  $1000 \mu\text{mol}^{-2}\text{s}^{-1}$  se colocó por encima de la cámara. Para variar la temperatura del aire y por lo tanto de las hojas dentro de la cámara se utilizó un baño refrigerante con conexiones a un radiador. Las tasas de asimilación se midieron a través de la disminución de la concentración  $\text{CO}_2$  dentro de la cámara, asegurándose de que solo tejido fotosintético estuviera incluido dentro de la misma. Estas mediciones fueron realizadas a intervalos de 5 min a cada temperatura escogida (aproximadamente intervalos de  $3^\circ\text{C}$  en los extremos altos y bajos y de  $0.5$  a  $1^\circ\text{C}$  a temperaturas cerca del óptimo). Las plantas fueron dejadas de 10 a 15 min a cada temperatura.

La fotosíntesis neta ( $A$ ;  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) se calculó con la siguiente ecuación:

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

donde:  $V$  es el volumen de la cámara,  $L$ , área foliar dentro de la cámara ( $\text{m}^2$ ),  $\Delta\text{CO}_2$  son los cambios en la concentración de dióxido de carbono ( $\mu\text{molm}^{-3}$ ) por tiempo (segundos) (Field *et al.* 1989).

Las curvas asimilación de  $\text{CO}_2$ -concentración interna de  $\text{CO}_2$  ( $A/C_i$ ) se realizaron en el campo con el fin de mantener las condiciones naturales al máximo, es decir, evitar que otros factores como por ejemplo, presión atmosférica, presión parcial de oxígeno, etc, afectaran la respuesta de las plantas a los cambios en la presión

parcial de CO<sub>2</sub>. Las mediciones se llevaron a cabo introduciendo dos modificaciones al esquema mostrado en la figura 5 y que presentamos en la figura 7. En primer lugar, la entrada de aire al sistema consistía en un cilindro de CO<sub>2</sub> con una concentración de 820 ppm. Esta concentración era modificada a través de una columna de absorbente de CO<sub>2</sub> (cal sodada) la cual se colocó a la entrada del sistema. Variando la cantidad de cal sodada dentro de esta columna obteníamos las distintas concentraciones de CO<sub>2</sub> necesarias para construir las curvas A/C<sub>i</sub>. En segundo lugar, se utilizó una fuente constante de luz a todas las plantas, de tal manera que las condiciones de radiación eran las mismas a lo largo de la realización de las curvas y por otra parte, mantenía las condiciones de temperatura mas o menos constantes para todas las experiencias. Para cada época se realizaron 4 curvas por especie.

La respuesta A/C<sub>i</sub> (Figura 8) tiene varias aplicaciones de importancia: en primer lugar, como un método alternativo para separar las limitaciones estomáticas de las mesofilares; y en segundo lugar, para separar las limitaciones de la carboxilación *in vivo* de las de transporte de electrones dentro del mesófilo (Long y Hallgren 1987). Para separar los componentes estomáticos y mesofilares, Farquhar y Sharkey (1982) desarrollaron un método simple en el cual la tasa de asimilación (A), medida a la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico normal, se resta de A<sub>0</sub> (tasa en la cual no hay limitación estomática) (valor de A tomado de la curva de respuesta cuando C<sub>i</sub> = concentración de CO<sub>2</sub> ambiental). La limitación relativa (L) impuesta por los estomas, se calcula por medio de:

$$L = (A_0 - A)/A_0$$

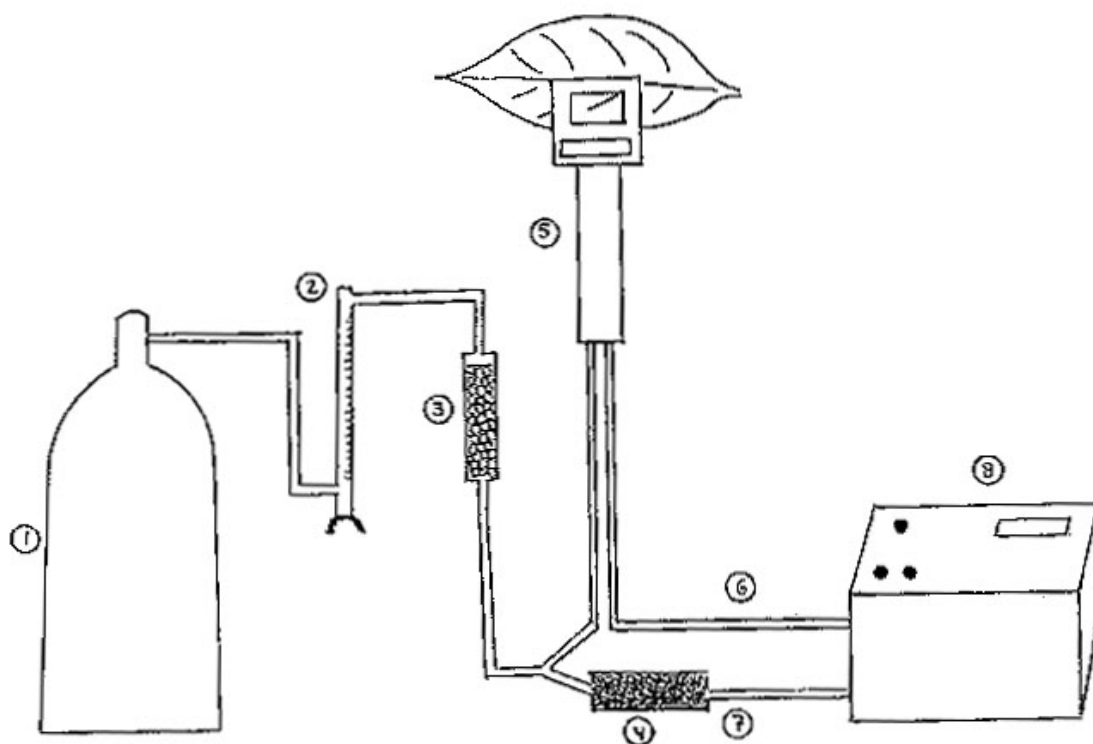


Figura 7. Diagrama del sistema de intercambio de gases utilizado para obtener las curvas asimilación de  $\text{CO}_2$ -concentración interna de  $\text{CO}_2$  (A/Ci). 1) Cilindro de  $\text{CO}_2$  (820 ppm), 2) flujímetro, 3) y 4) absorbente de  $\text{CO}_2$  (cal sodada) y desecante (perclorato de magnesio), respectivamente, 5) cámara de asimilación, 6) entrada de aire de análisis, 7) entrada de aire de referencia, 8) analizador infrarrojo de gases.

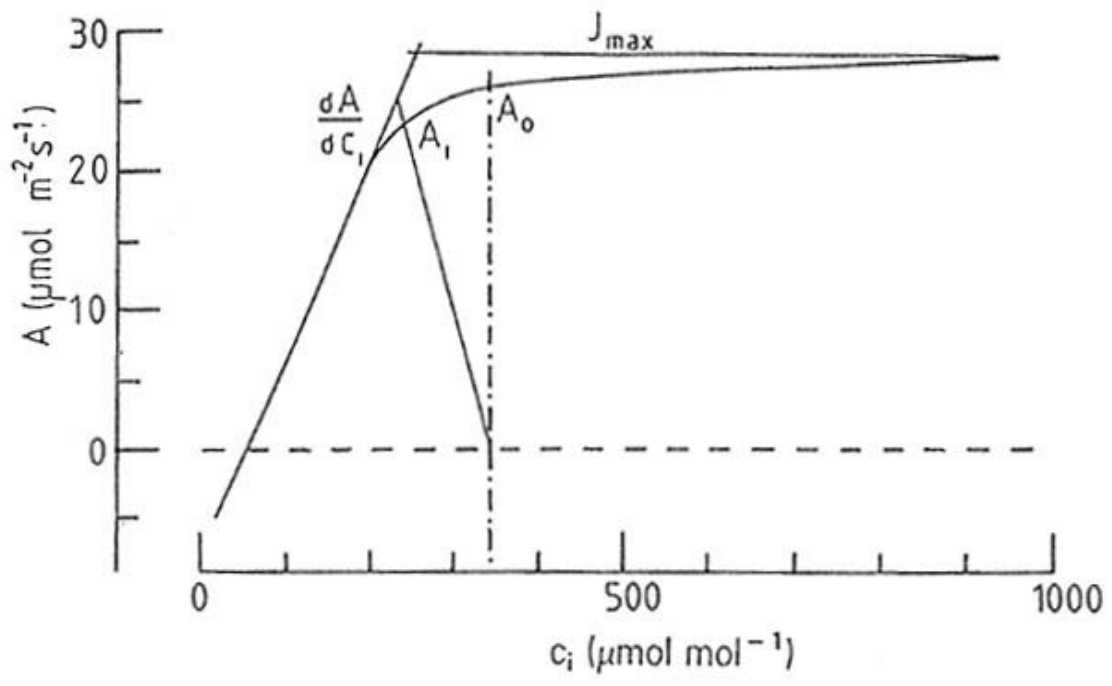


Figura 8. Respuesta de la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> (A) a la fracción molar interna de CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>). Explicación en el texto (Tomado de Long y Hallgren 1987).

La concentración interna de  $\text{CO}_2$  también nos da una idea de la importancia relativa de los procesos estomáticos y mesofilares que limitan  $A$  cuando ocurren cambios en el ambiente, por ejemplo bajo estrés hídrico. Si un aumento en la limitación estomática es la causa dominante en la reducción de  $A$ , entonces  $C_i$  debe disminuir; si por otro lado, un aumento en la limitación mesofilar domina la reducción de  $A$ , se podría esperar un aumento en  $C_i$  (Long y Hällgren 1987).

En relación a la separación de las limitaciones en la carboxilación y el transporte de electrones, se ha sugerido que la respuesta de esta curva consiste de dos fases, una respuesta lineal inicial donde la eficiencia de carboxilación (cantidad de RUBISCO activa) determina la pendiente  $dA/dC_i$  seguido de una inflexión hacia un plateau donde  $dA/dC_i$  tiende a cero debido a que  $A$  está limitado por el sustrato (RuBP) para la carboxilación. Entonces tenemos que cuando  $C_i$  se acerca a cero:

$$dA/dC_i = V_{\text{RUBISCO}}$$

donde  $V_{\text{RUBISCO}}$  = velocidad de carboxilación de RuBP ( $\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), y cuando  $A$  se acerca a  $A_{\text{max}}$ :

$$A = J_{\text{max}}$$

donde  $J_{\text{max}}$  = tasa máxima de regeneración de RuBP (se asume igual a la tasa máxima de transporte de electrones ( $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ )).

### **CAPITULO III:**

#### **Relación Fotosíntesis neta-temperatura foliar en plantas de distintas formas de vida a lo largo del gradiente altitudinal.**

Existe un gradiente de temperatura en el perfil suelo-aire, con temperaturas diurnas mucho mayores a nivel del suelo que por encima de este (Monasterio 1979, 1986; Azócar y Monasterio 1980). Esto significa que las plantas que crecen mas cerca del suelo deben estar sujetas a mayores temperaturas foliares diurnas y menores nocturnas. En relación a las noches mas frías cerca del suelo, para los trópicos venezolanos, Azócar *et al.* (1988) y Squeo *et al.* (1991) encontraron que las plantas que crecen a nivel del suelo utilizan, principalmente, mecanismos de tolerancia para sobrevivir bajo estas condiciones mas extremas de temperatura, mientras que las plantas que crecen a cierta distancia del suelo utilizan mecanismos de evasión, principalmente a través del sobreenfriamiento, para resistir las condiciones de temperaturas nocturnas menos rigurosas (Rada *et al.* 1985 a, Goldstein *et al.* 1985). Las mayores temperaturas diurnas deben tener un efecto diferente sobre la vegetación que crece a nivel del suelo con respecto a las que tienen una mayor altura; en especial con relación a la capacidad fotosintética de estas plantas.

La morfología de la planta influye enormemente sobre su régimen de temperatura (Nobel 1988). Para las regiones alpinas, las plantas que crecen cerca del suelo muestran temperaturas diurnas mayores con respecto a la temperatura del aire (Körner y Larcher 1988). Algunos autores han descrito una diferencia de temperatura entre las hojas y el aire de 10°C a 15°C (Gates y Janke 1966, Salisbury y Spomer 1964) Y por encima de 20°C en algunos cojines (Körner y Cochrane 1983). Estos autores sugieren que estas diferencias compensan la disminución de la temperatura del aire con la altitud.

Los resultados correspondientes a la relación fotosíntesis neta-temperatura foliar en las plantas de distintas formas de vida han sido descritos por Rada *et al.* (1992). Esta relación para las dos plantas del estrato superior, *Espeletia schultzii* e *Hypericum laricifolium*, se muestran en la figura 9. En *E. schultzii* la temperatura óptima para fotosíntesis disminuyó desde 11.5°C a 2950 m hasta 7.9°C a 4200 m, mientras que en *Hypericum laricifolium* disminuyó de 13.9°C a 2950 a 8.3°C a 4200 m. Las tasas máximas fotosintéticas para ambas especies se encontraron entre 4.0 y 5.0  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  en ambas altitudes. La figura 10 muestra la relación fotosíntesis neta-temperatura foliar para las dos especies del estrato inferior, *Hypochoeris selosus* y *Calandrinia acaulis*. A diferencia de las especies del estrato superior, *H. selosus* muestra un aumento en la temperatura óptima

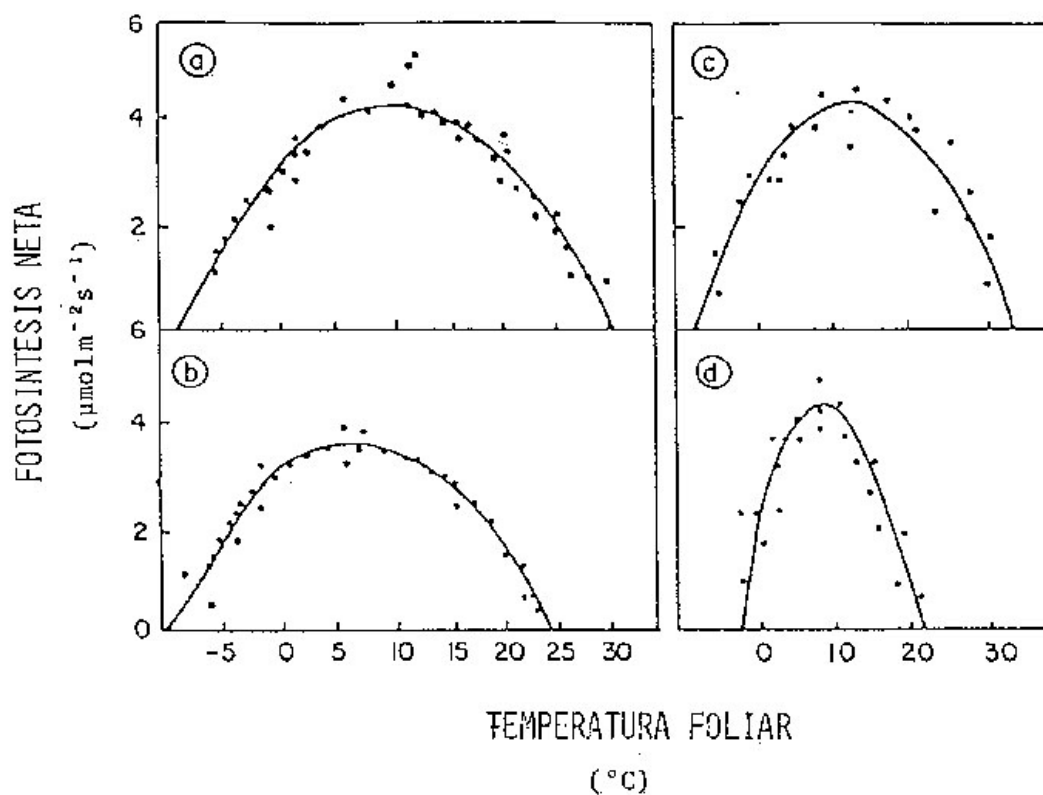


Figura 9. Curvas fotosíntesis neta-temperatura foliar para las dos plantas del estrato superior a dos altitudes diferentes. *Espeletia schultzei*: a) 2950 m,  $y = -0.0012x^2 + 0.257x + 2.878$ ,  $r^2 = .89$ ; y b) 4200 m,  $y = -0.012x^2 + 0.180x + 2.950$ ,  $r^2 = .91$ . *Hypericum laricifolium*: c) 2950 m,  $y = -0.001x^2 + 0.243x + 2.60$ ,  $r^2 = .81$ ; y d) 4200 m,  $y = -0.024x^2 + 0.397x + 2.60$ ;  $r^2 = .78$ .

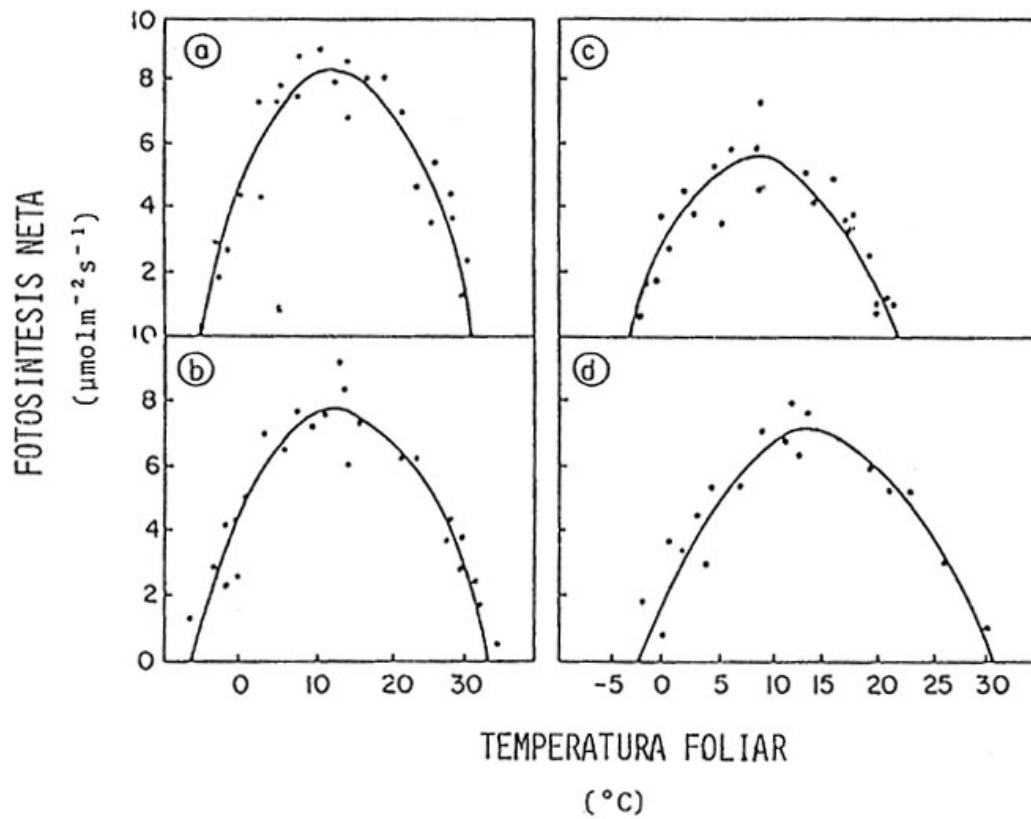


Figura 10. Curvas fotosíntesis neta-temperatura foliar para las dos plantas del estrato inferior a dos altitudes diferentes. *Calandrinia acaulis*: a) 3550 m,  $y = -0.021x^2 + 0.590x + 4.10$ ,  $r^2 = .78$ , y b) 4200 m,  $y = -0.017x^2 + 0.465x + 4.49$ ,  $r^2 = .81$ . *Hy-pochoeris setosus*: c) 3550 m,  $y = -0.032x^2 + 0.580x + 2.83$ ,  $r^2 = .84$ , d) 4200 m,  $y = -0.025x^2 + 0.689x + 2.15$ ,  $r^2 = .82$ .

para fotosíntesis con incremento de altitud de 3550 m a 4200 m (8.8°C y 11.7°C, respectivamente). En *C. acaulis*, las plantas provenientes de las dos altitudes exhiben una temperatura óptima similar (aproximadamente 13°C). En estas plantas del estrato inferior, la tasa fotosintética máxima (entre 6 y 8.5  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) en condiciones controladas fue significativamente mayor que las del estrato superior para ambas altitudes. La tabla 1 incluye los valores promedios y sus errores estandar de los distintos parámetros analizados para cada una de las especies a las distintas altitudes. No hay diferencias en términos de fotosíntesis neta entre diferentes altitudes para una misma especie. Con respecto a los otros parámetros, *C. acaulis* no muestra diferencias significativas en ninguno de estos, mientras que las otras tres especies muestran diferencias en temperatura óptima para fotosíntesis y en los puntos de compensación a altas temperaturas. En relación a los puntos de compensación a bajas temperaturas, solo *H. laricifolium* muestra diferencias significativas.

En relación a los puntos de compensación a altas temperaturas, las plantas del estrato superior muestran valores de 22°C para *H. laricifolium* y 25°C para *E. schultzii* a 4200 m. Mientras que las especies del estrato inferior muestran valores superiores (31°C y 33°C para *H. setosus* y *C. acaulis*, respectivamente (Figuras 9 y 10, tabla 1). Los puntos de compensación a bajas temperaturas no muestran tendencias claras entre estratos. En *E. schultzii*, la temperatura de

Tabla 1. Punto de compensación a baja temperatura (LTCP, °C), punto de compensación a alta temperatura (HTCP, °C), temperatura óptima para fotosíntesis ( $P_n$  (opt), °C) y fotosíntesis neta máxima ( $P_n$  (max),  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) para las cuatro especies estudiadas a las diferentes altitudes.

Species	Altitude	LTCP	HTCP	$P_n$ (opt temp)	$P_n$ (max)
<i>E. schultzi</i>	2950 m	-8±1.1	30.5±2.2	11.5±0.6	4.2±0.8
	4200 m	-9.5±0.8	24.7±1.1	7.9±1.0	3.9±0.4
<i>H. laricifolium</i>	2950 m	-8.0±1.6	33.0±1.6	13.9±2.4	4.3±0.6
	4200 m	-2.5±0.8	22.0±2.4	8.3±1.8	4.4±0.8
<i>C. acaulis</i>	3550 m	-5.4±0.3	31.6±0.3	13.1±1.3	8.2±1.4
	4200 m	-6.4±1.0	33.3±1.6	12.8±1.8	7.9±0.8
<i>H. setosus</i>	3550 m	-2.9±1.4	24.4±1.6	8.8±1.7	6.0±1.6
	4200 m	-2.5±1.8	30.8±1.0	11.7±0.5	7.4±1.2

compensación es de aproximadamente  $-10^{\circ}\text{C}$  para ambas altitudes, mientras que las demás especies tienen valores a temperaturas más positivas. *H. setosus* mostró el punto más alto con aproximadamente  $-3^{\circ}\text{C}$  para ambas altitudes.

Muchos autores han establecido que las hojas de plantas de alta montaña alcanzan temperaturas sorprendentemente altas en relación a la temperatura del aire. Gates y Janke (1966) describieron temperaturas de  $8$  a  $10^{\circ}\text{C}$  por encima de la del aire para *Polygonum bistortoides* en las Montañas Rocosas. Salisbury y Spomer (1964) encuentran temperaturas de  $10$  a  $15^{\circ}\text{C}$  por encima de la temperatura del aire en diferentes plantas de las Montañas Rocosas a  $3800$  m y Körner y Cochrane (1983) trabajando con diferentes formas de vida a  $2040$  m en las Montañas Nevadas de Australia encontraron que las menores diferencias entre temperatura foliar diurna y temperatura del aire ocurren en árboles y arbustos (entre  $0$  y  $10^{\circ}\text{C}$ ); las rosetas acaules tienen diferencias promedio de  $14.5^{\circ}\text{C}$  y máximas de hasta  $24^{\circ}\text{C}$  y las plantas en cojín mostraron las mayores diferencias con un promedio de  $27.4^{\circ}\text{C}$  y hasta  $30^{\circ}\text{C}$  de diferencia entre hoja y aire. Estos autores sugieren que estas diferencias compensan la disminución de la temperatura con la elevación. Nuestros resultados para las distintas formas de vida creciendo en Piedras Blancas ( $4200$  m), agregando algunas especies no incluidas en este trabajo apoyan los resultados de Körner y Cochrane. *H. setosus* y *C. acaulis* muestran diferencias entre temperatura foliar y del aire de  $15^{\circ}\text{C}$

aproximadamente, con diferencias máximas de hasta 21°C. Mientras que para las especies del estrato superior, *H. laricifolium* y *E. schultzii* las diferencias son de mas o menos 8°C. *Polylepis sericea* y *Hspeletia spicata*, arbol y roseta caulescente gigante, respectivamente, muestran diferencias entre 0° y 10°C (Rada 1983). Para otras especies que crecen a nivel del suelo, *Hinterhubera lanuginosa* (arbusto enano) y *Arenaria jahnii* (cojín), las diferencias están entre 15°C y 25°C (datos no publicados).

Nos podemos preguntar entonces: cómo influyen estas diferencias entre temperatura hoja-aire sobre los procesos fotosintéticos para cada una de las formas de vida? Los resultados muestran que cada una de las especies tiende a adaptarse al micro ambiente donde crece. Teniendo en cuenta que *E. schultzii* e *H. laricifolium* crecen entre 50 y 120 cm por encima del suelo, la disminución de la temperatura óptima para fotosíntesis está acoplada a la disminución de la temperatura del aire a lo largo del gradiente, aunque no corresponde a 0.6°C/100 m como ha sido descrito por Schubert y Medina (1982). Por otra parte, *H. setosus* y *C. acaulis*, las cuales crecen a nivel del suelo son influenciadas mayormente por la temperatura del suelo y como consecuencia la temperatura óptima para fotosíntesis es similar o aumenta con la altitud debido a que el suelo desnudo a mayores altitudes (caso de Piedras Blancas) se calienta mucho mas. Resultados similares a los de *C. acaulis* se han descrito para otras especies en

otras regiones. Körner y Diemer (1987) encuentran que la temperatura óptima para fotosíntesis en diferentes plantas herbáceas de los Alpes se mantiene constante a lo largo de un gradiente altitudinal. Mientras que un aumento en la temperatura óptima para fotosíntesis con incremento de la altitud, como es el caso de *H. setosus*, no ha sido descrito en la literatura existente sobre la alta montaña.

Con respecto a los límites inferiores de fotosíntesis neta, es interesante hacer notar que todas las especies mostraron un balance positivo por debajo de 0°C en ambas altitudes. Además de estas cuatro especies, *Lucilia venezuelensis*, un cojín, el cual crece a 4200 m mostró tasas fotosintéticas positivas a temperaturas de -5°C a -7°C (datos no publicados). Otros autores (Pisek *et al.* 1967, Tieszen *et al.* 1981; tomado de Körner y Larcher 1988) obtuvieron ganancias de CO<sub>2</sub> en hierbas de los altos Alpes hasta los -5°C. *Espeletia schultzii*, especie intolerante al congelamiento (Rada *et al.* 1987) puede obtener un balance positivo hasta cerca de -10°C. Körner y Larcher (1988) sugieren que la tasa fotosintética se mantiene positiva hasta alcanzar temperaturas cercanas al límite de sobre vivencia foliar en especies que evaden el congelamiento. *Hypericum laricifolium*, también especie evasora del congelamiento (Squeo *et al.* 1991), muestra puntos de compensación de aproximadamente -8°C y -3°C para Los Plantíos y Piedras Blancas, respectivamente. Estos resultados de *H. laricifolium* son inconsistentes

con el incremento de altitud, y puede ser explicado por otros factores diferentes a la temperatura. Los mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas deben ser estudiados para las dos especies del estrato inferior. En el caso del límite superior de temperatura para la fotosíntesis (resultados que están por debajo de los señalados en la literatura) obtuvimos un balance positivo hasta temperaturas de 30°C a 34°C para todas las especies. Larcher y Wagner (1976) obtuvieron valores entre 38°C y 47°C para diferentes especies; incluyendo 42°C para *Espeletia semiglobulata* comparandolo con 31°C a 2950 m y 25°C a 4000 m para *H. schultzii* en este estudio. Estos puntos de compensación mas altos para *H. semiglobulata* pueden explicarse a través del tamaño foliar. Las hojas de esta especie son de 3 a 4 veces mayores que las de *E. schultzii* lo que implicaría un mayor calentamiento en períodos de alta radiación y a los cuales esta especie debe adaptarse aumentando su punto alto de compensación.

Con respecto a las tasas fotosintéticas máximas, las dos rosetas acaules muestran tasas de asimilación mayores ( $6-8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) comparadas a las dos especies del estrato superior ( $3-5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Los resultados de intercambio de gases en el campo muestran la misma relación entre los estratos como veremos en el capítulo a continuación.

## CAPITULO IV:

### Intercambio de gases y balance hídrico en las plantas de distintas formas de vida a lo largo del gradiente altitudinal.

Aunque los estudios de intercambio de gases en plantas de distintas formas de vida de la alta montaña tropical son escasos, para las montañas afroalpinas existe un trabajo aislado de Schulze *et al.* (1985) en rosetas gigantes. Estos autores encuentran tasas máximas de asimilación de CO<sub>2</sub> de 8-11  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  en especies de los géneros *Dendrosenecio* y *Lobelia* (rosetas caulescentes gigantes), con una reducción marcada por encima de 15°C. También encuentran que la respuesta estomática está relacionada a cambios en la humedad del aire y no a cambios del potencial hídrico foliar. Para la alta montaña tropical andina encontramos los trabajos de Baruch (1979), Baruch y Smith (1979) quienes describen bajas tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> (máximas de 2  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) en distintas especies de *Espeletia*, mientras que no encontraron diferencias en la respuesta fotosintética entre época húmeda y seca. Goldstein *et al.* (1989) describen tasas máximas de asimilación de CO<sub>2</sub> de 6-8  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  para

*Espeletia spicata* y de  $4-5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para *E. timotensis* en Piedras Blancas (4200 m).

Los resultados de los distintos cursos diarios del intercambio de gases representativos de las épocas húmeda y seca se presentan en las figuras 11-20 para las cuatro especies y las distintas altitudes.

A. Cursos diarios de intercambio de gases para las especies del estrato superior (*Espeletia schultzei* e *Hypericum laricifolium*).

En las figuras 11, 12 Y 13 se presentan. los resultados para el arbusto *Hypericum laricifolium*. En las tres altitudes se observa la misma respuesta en relación a las épocas. En la época húmeda las conductancias foliares alcanzan máximos mayores de  $200 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  sol y por encima de  $100 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  sol durante el curso completo en plantas de Los Plantíos (2950 m) (Figura 11). En la época seca, los valores se mantienen por debajo de  $50 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  sol y no es sino hasta las 16:00 h que se alcanza los  $100 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ., cuando el déficit de presión de vapor (DPV) es bajo y el potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) se ha recuperado. Este cierre estomático se debe a la disminución del  $\Psi_f$  ya que el DPV para los distintos cursos diarios no mostraron diferencias importantes. El  $\Psi_f$  mínimo disminuyó desde -0.6 MPa para la época húmeda a -1.4 MPa para la seca. El

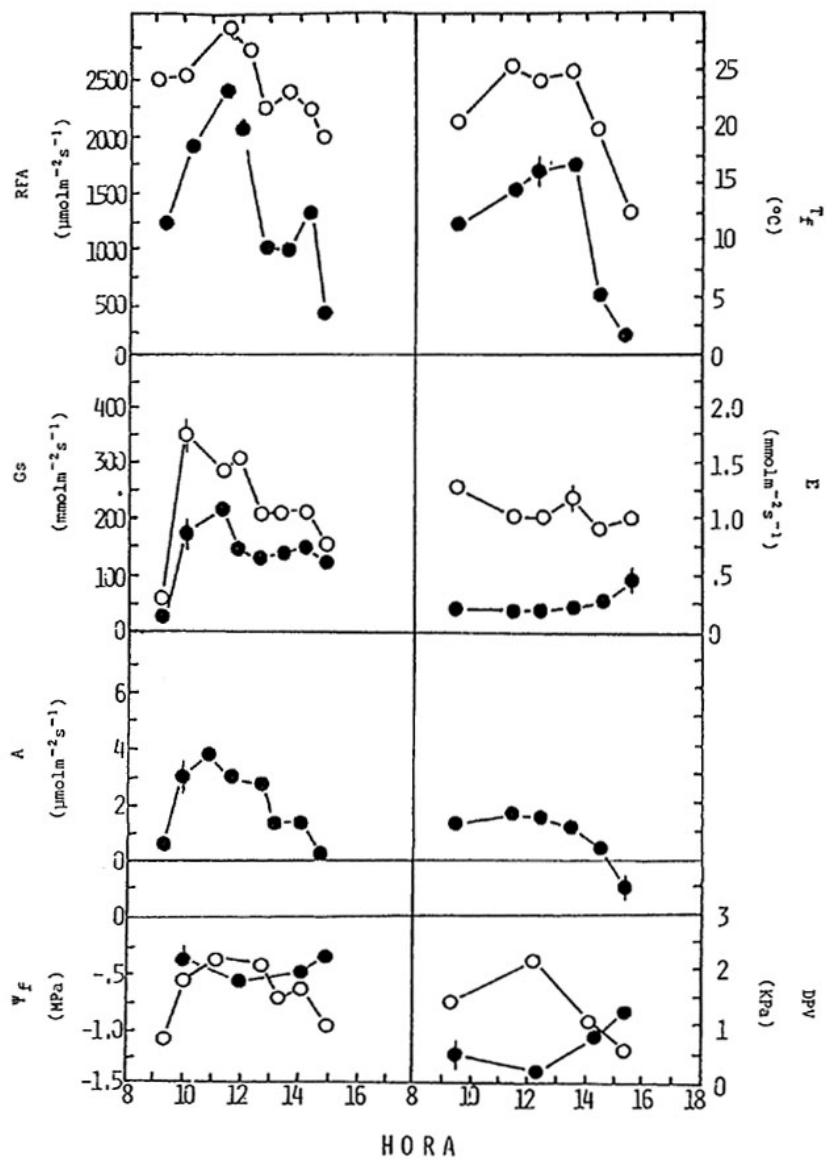


Figura 11. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para *Hypericum laricifolium* en Los Plantíos (2950 m), panel izquierdo: época húmeda, panel derecho: época seca. RFA: Radiación fotosintéticamente activa (●), T<sub>f</sub>: temperatura foliar (○), G<sub>s</sub>: conductancia foliar (●), E: transpiración (○), A: tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>, Ψ<sub>f</sub>: potencial hídrico foliar (●) y DPV: diferencia de presión de vapor hoja-aire (○).

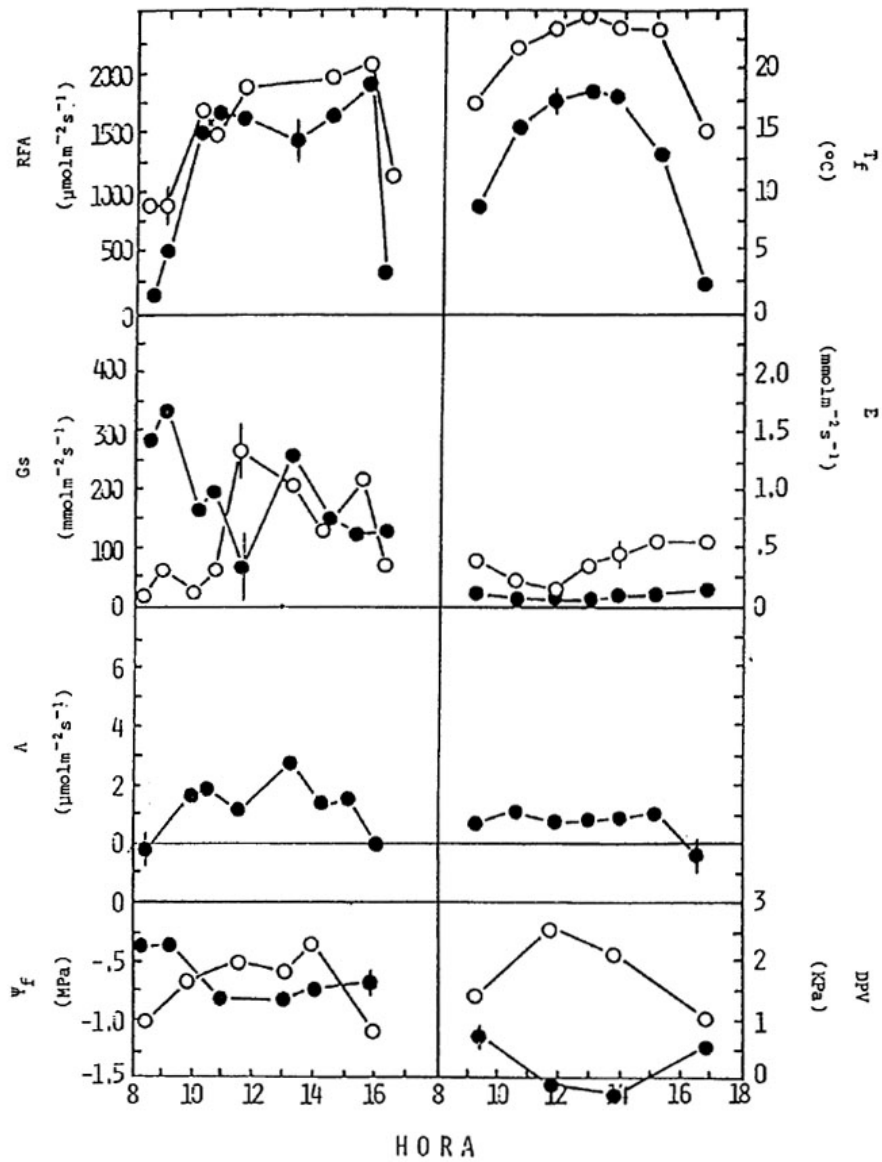


Figura 12. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para *Hypericum laricifolium* en Mucubají (3550 m). Símbolos corresponden a los descritos en la figura 11.

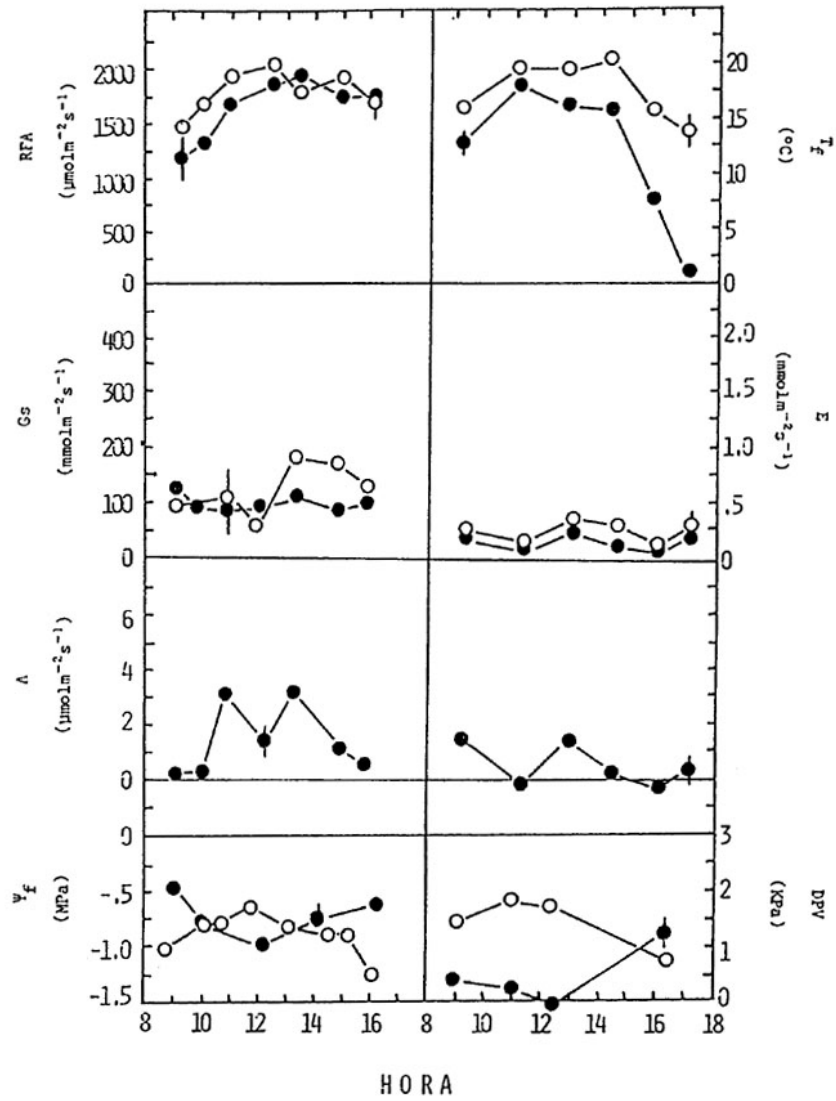


Figura 13. Cursos diarios de intercambio degases y relaciones hídricas para *Hypericum laricifolium* en Piedras Blancas (4200 m). Símbolos corresponden a los descritos en la Figura 11.

cierre estomático que se detecta en esta especie puede explicar la disminución que también se observa en la tasa de asimilación (tasa máxima de aproximadamente 4 a 2  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para la época húmeda y seca, respectivamente). En Mucubají (3550 m) se observa, en términos generales, el mismo comportamiento que para Los Plantíos (Figura 12), es decir, una disminución importante, entre épocas, de la conductancia foliar (valores por encima de 250  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  sol en la época húmeda y siempre por debajo de 50  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  sol para la seca), de la tasa fotosintética (por encima de 3  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  sol para la húmeda y por debajo de 2  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para la seca) y de los  $\Psi_f$  mínimos (-0.8 MPa a -1.7 de húmeda a seca. Aunque en Piedras Blancas (4200 m) se obtuvo el mismo patrón que para las dos altitud es anteriores (Figura 13), las diferencias en conductancia entre épocas son menos marcadas, en la época húmeda se mantiene alrededor de 100  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  por debajo de la conductancia foliar para la misma época en las otras dos elevaciones. Las condiciones de páramo mas seco para Piedras Blancas, determinan que los  $\Psi_f$  de la época húmeda alcancen un valor mínimo a mediodía de -1.0 MPa. A pesar de esto, las tasas máximas asimilatorias se mantienen alrededor de 3  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , similares a las de Mucubají. Para la época seca, las tasas asimilatorias no alcanzan los 2  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

En *Espeletia schultzii* (Figuras 14, 15 y 16) también se detectan claras

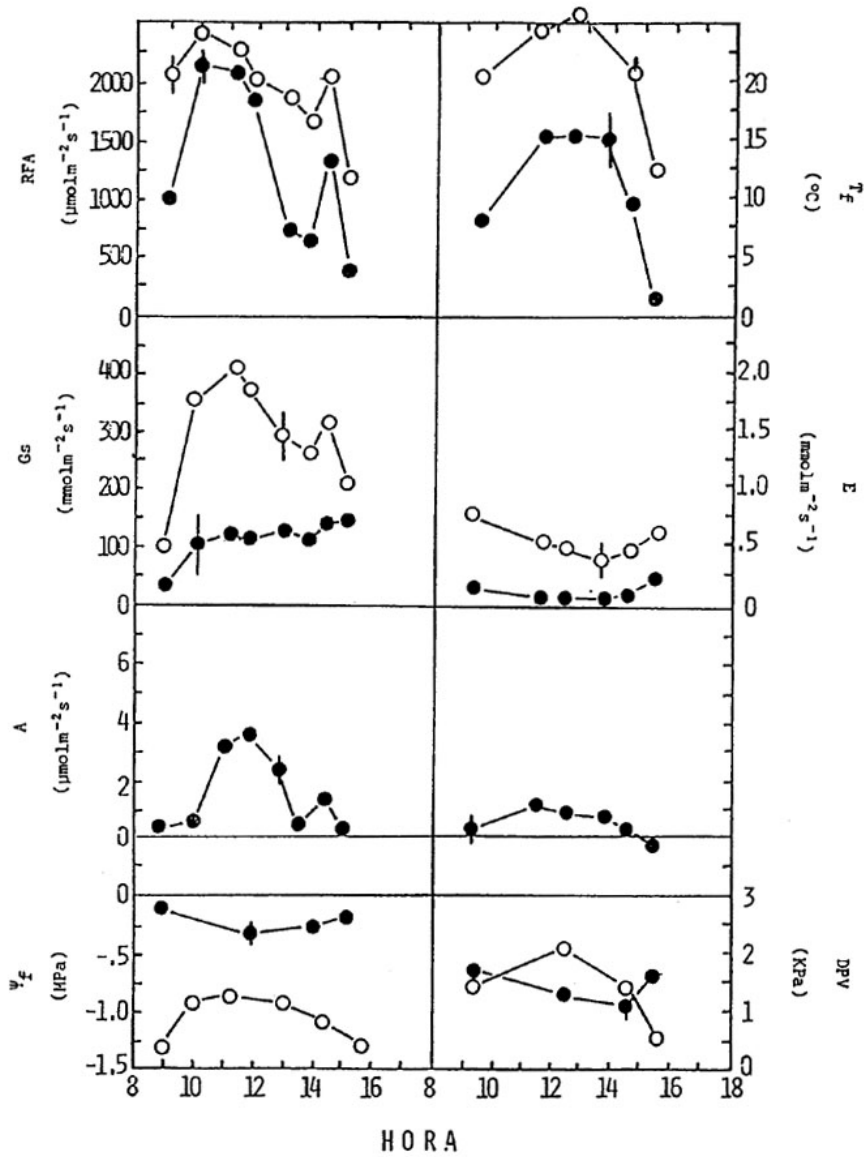


Figura 14. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para *Espeletia schultzei* en Los Plantíos (2950 m). Símbolos corresponden a los descritos en la Figura 11.

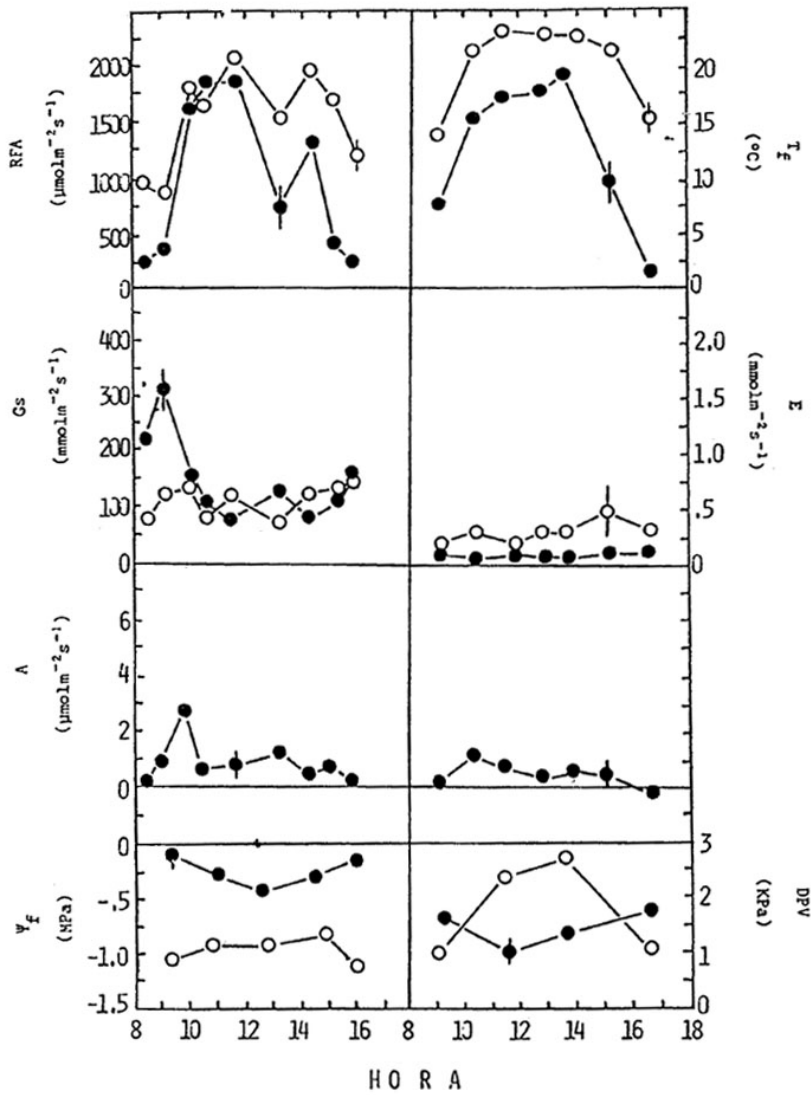


Figura 15. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para *Espeletia schultzei* en Mu cubají (3550 m). Símbolos corresponden a los descritos en la Figura 11.

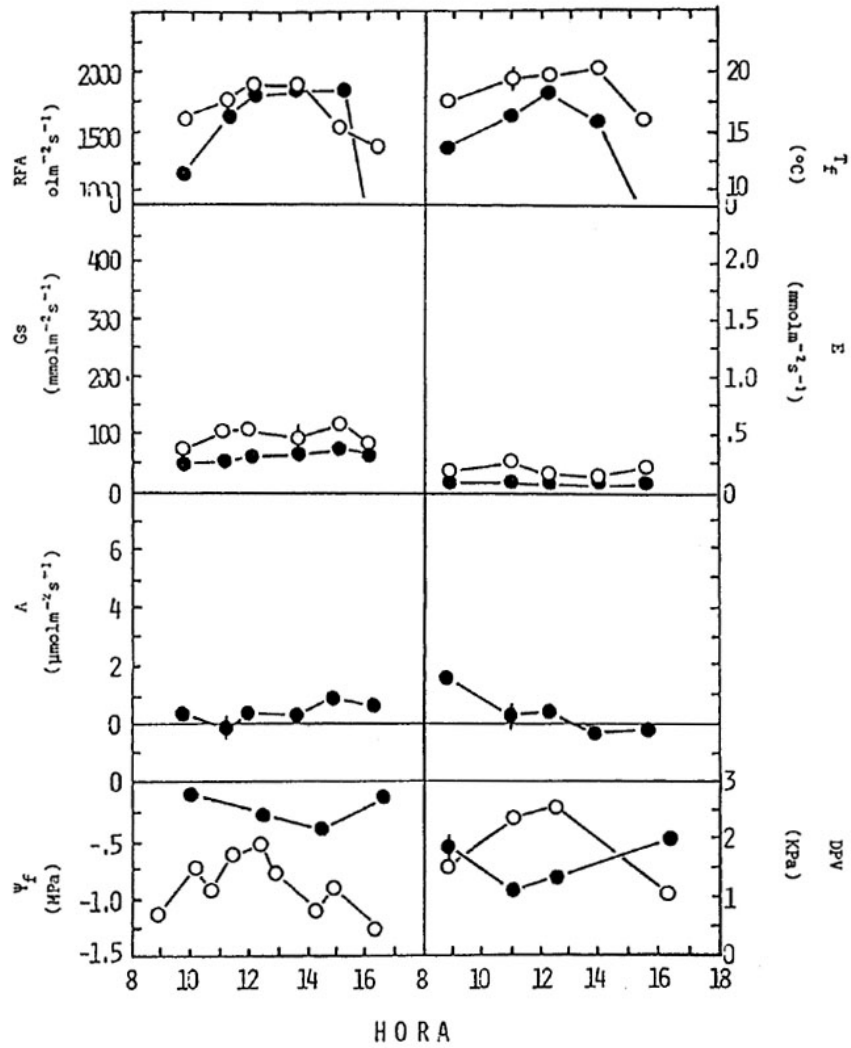


Figura 16. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para *Espeletia schultzei* en Piedras Blancas (4200 m). Símbolos corresponden a los descritos en la Figura 11.

diferencias en relación al intercambio de gases entre diferentes épocas. Para las tres altitudes hay una importante disminución de la conductancia foliar y de la asimilación de CO<sub>2</sub> entre épocas. En Los Plantíos, la conductancia foliar se mantiene alrededor de 100 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> a lo largo del día para la época húmeda, mientras que para la seca los valores máximos se encuentran en las primeras horas de la mañana y luego a las 16:00 h (40 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), durante el mediodía es cerca de 0. También se observan diferencias en el potencial hídrico foliar (mínimos de -0.35 MPa y -0.9 MPa para la época húmeda y seca, respectivamente). De la misma manera, la asimilación de CO<sub>2</sub> para la época húmeda es superior a la de la seca (Figura 14). En Mucubají (Figura 15) los resultados son similares a los de Los Plantíos. La conductancia foliar oscila alrededor de 100 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> durante la época húmeda, a pesar de que se encuentran valores por encima de 200 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> durante las primeras horas de la mañana. Para la época seca los valores no superan los 40 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Los 'Ph son similares a los de Los Plantíos y la asimilación muestra diferencias entre los valores máximos para la época húmeda (3 μmmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) y la seca (1.5 μmmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Para Piedras Blancas (4200 m), las conductancias foliares son bajas en la época húmeda (alrededor de 50 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) durante el curso completo), mientras que para la seca los valores son prácticamente la mitad. La asimilación de CO<sub>2</sub> es baja durante todos los cursos realizados (por debajo de 2 μmmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) y los

potenciales hídricos son similares a los de las altitudes inferiores.

Si comparamos estas dos especies del estrato superior, podemos indicar: en primer lugar, que *E. schultzii*, debido a que tiene una médula que le sirve de reservorio de agua (Goldstein y Meinzer 1983, Goldstein *et al.* 1984) mantiene  $\Psi_f$  superiores a los de *H. laricifolium*. A pesar de esto, sus conductancias foliares son bajas en las horas del mediodía, lo que sugiere que la roseta es menos tolerante al estrés hídrico que el arbusto. En segundo lugar, a diferencia de *H. laricifolium*, donde las tasas fotosintéticas máximas son similares en las tres altitudes estudiadas, *E. schultzii* muestra una disminución progresiva de la asimilación máxima de CO<sub>2</sub> entre las diferentes altitudes estudiadas, alcanzando valores muy cerca de 0  $\mu\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durante todo el día a los 4200 m. Los efectos negativos sobre la asimilación de CO<sub>2</sub> pueden ser producidos por factores tales como estrés hídrico o altas temperaturas foliares como será descrito posteriormente, por lo tanto compararemos sólo los resultados de la época húmeda (Figuras 14, 15 y 16). Las tasas máximas de asimilación de CO<sub>2</sub> disminuyen de 5.5  $\mu\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en Los Plantíos a 1.2  $\mu\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en Piedras Blancas. Estas diferencias se mantienen en todos los ciclos diarios realizados, con potenciales hídricos siempre por encima de -0.5 MPa, y temperaturas foliares dentro del rango del 85% de la temperatura óptima para la fotosíntesis para esta especie (Rada *et al.* 1992).

Esta clara diferenciación en términos de asimilación a lo largo del gradiente altitudinal puede deberse a dos importantes factores: 1) la reducción en la disponibilidad de CO<sub>2</sub> para la fotosíntesis debido a los cambios en la presión parcial de este gas con la elevación y 2) los cambios en las características de las hojas, en especial el grosor de la pubescencia. El aumento en el grosor de la pubescencia agrega una resistencia a la difusión de CO<sub>2</sub> desde el ambiente a los espacios intercelulares foliares. Junto a este aumento en la resistencia de la capa límite, también hay una importante disminución en la absorción de luz para la fotosíntesis. La pubescencia foliar reduce la entrada de radiación solar en un 13% para *Espeletia timotensis*, la cual puede ser de importancia cuando la RF A está por debajo de los niveles de saturación (Goldstein *et al.* 1989). Estos autores también calcularon el efecto de la pubescencia sobre la difusión de CO<sub>2</sub> a través de un enfoque teórico y en el cual el resultado fue de una disminución en la asimilación de aproximadamente 15%.

Si consideramos las diferencias en asimilación de CO<sub>2</sub> entre la época húmeda y la seca para todas las altitudes, nuestros resultados muestran que la tasa asimilatoria disminuye significativamente durante la época seca para ambas especies. Estas bajas tasas asimilatorias pueden darse como consecuencia de: por una parte, las bajas conductancias foliares observadas durante la época seca probablemente en respuesta a los bajos potenciales hídricos foliares y/o a las

altas diferencias de presión de vapor entre la hoja y el aire. Por otra parte, las altas temperaturas foliares medidas durante la época seca también pueden explicar en parte la reducción de la asimilación de CO<sub>2</sub> observada. En el capítulo III discutimos la relación entre la tasa de asimilación y la temperatura foliar entre los sitios extremos, Los Plantíos y Piedras Blancas. En el caso de *E. schultzii*, los resultados de intercambio de gases en Piedras Blancas muestran un promedio de temperatura foliar de aproximadamente 18°C para la época seca y 13°C para la húmeda. De acuerdo a las curvas temperatura foliar-asimilación de CO<sub>2</sub> para esta altitud, hay una reducción del 35% y 5% en la tasa de asimilación para las temperaturas obtenidas durante las épocas seca y húmeda, respectivamente. En el caso de Los Plantíos, se obtuvieron temperaturas promedios de 23°C y 14°C, respectivamente. Estas temperaturas representan una disminución de la asimilación de 42% para la época seca y de 8% para la húmeda.

En *Hypericum laricifolium*, las diferencias en temperatura foliar, entre épocas, no son tan marcadas como en *E. schultzii*. En Piedras Blancas, la diferencia promedio entre época seca y húmeda para *H. laricifolium* fue de 16°C y 15°C, respectivamente, Ambas temperaturas representan alrededor del 80% en relación a la temperatura óptima para fotosíntesis. En Los Plantíos, la temperatura foliar promedio fue de 22°C para la seca, mientras que para la húmeda fue de 19°C.

Estas temperaturas representan una reducción de 82% y 88% en relación a la temperatura óptima para fotosíntesis, respectivamente.

B. Cursos diarios de intercambio de gases para las dos especies del estrato inferior (*Hypochoeris setosus* y *Calandrinia acaulis*).

En las figuras 17 y 18 se presentan los resultados para *H. setosus*. El comportamiento es similar al de las especies del estrato superior en relación a épocas, aunque los valores absolutos son distintos. En Mucubají (Figura 17), las conductancias foliares durante la época húmeda son relativamente altas (valores que oscilan entre 450 y 600  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  sol durante el ciclo completo), tanto que en la época seca, los valores son diez veces menores (por debajo de 50  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). De aquí que las tasas transpiratorias muestran una disminución de grado similar. Los  $\Psi_f$  mínimos, los cuales se mantienen alrededor de -0.3 MPa durante la época húmeda, alcanzan valores de -2.0 MPa para la seca.

La máxima asimilación para la época húmeda fue de 6  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  manteniéndose por encima de 3  $\mu\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durante la mayor parte del día. En esta época, la radiación fotosintéticamente activa (RFA) muestra valores por encima de 1000  $\mu\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  después de las 09:00 h y se mantienen hasta después de las 15:00. El máximo de RFA de 1750  $\mu\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  se obtiene a las 11:00 h. En la época seca la tasa de asimilación fue inferior a los 2  $\mu\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

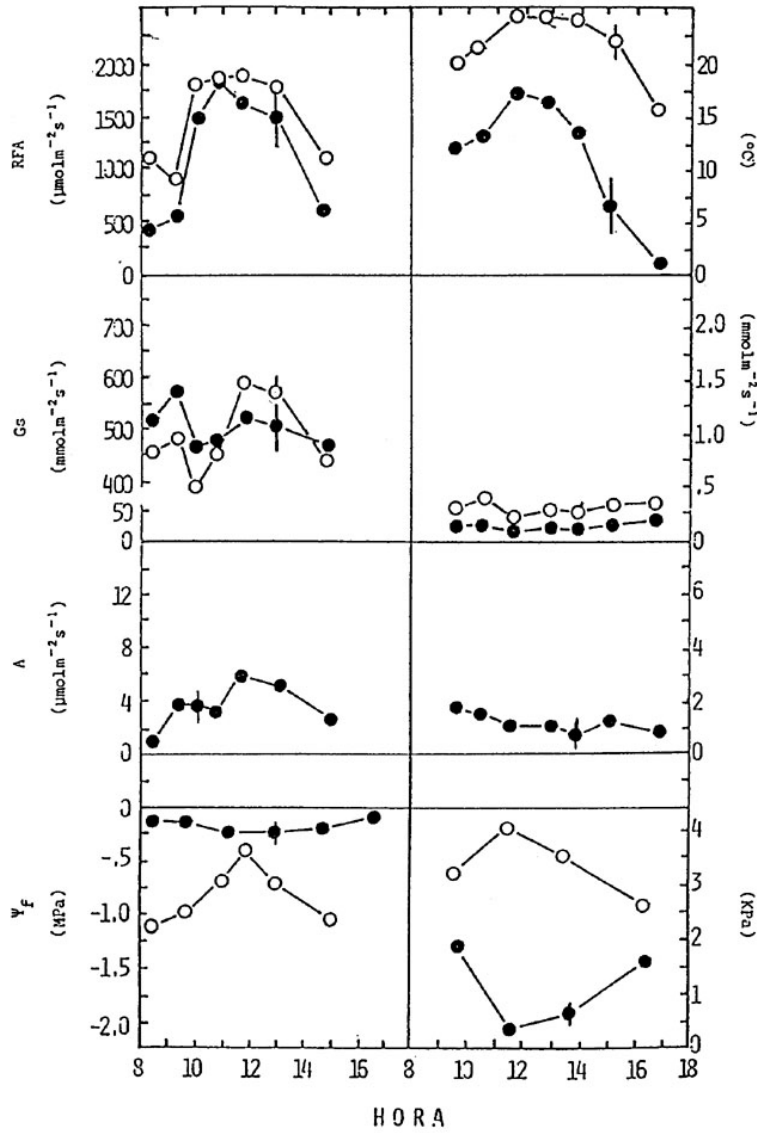


Figura 17. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para *Hypochoeris setosus* en Mucubají (3550 m). Símbolos corresponden a los descritos en la Figura 11.

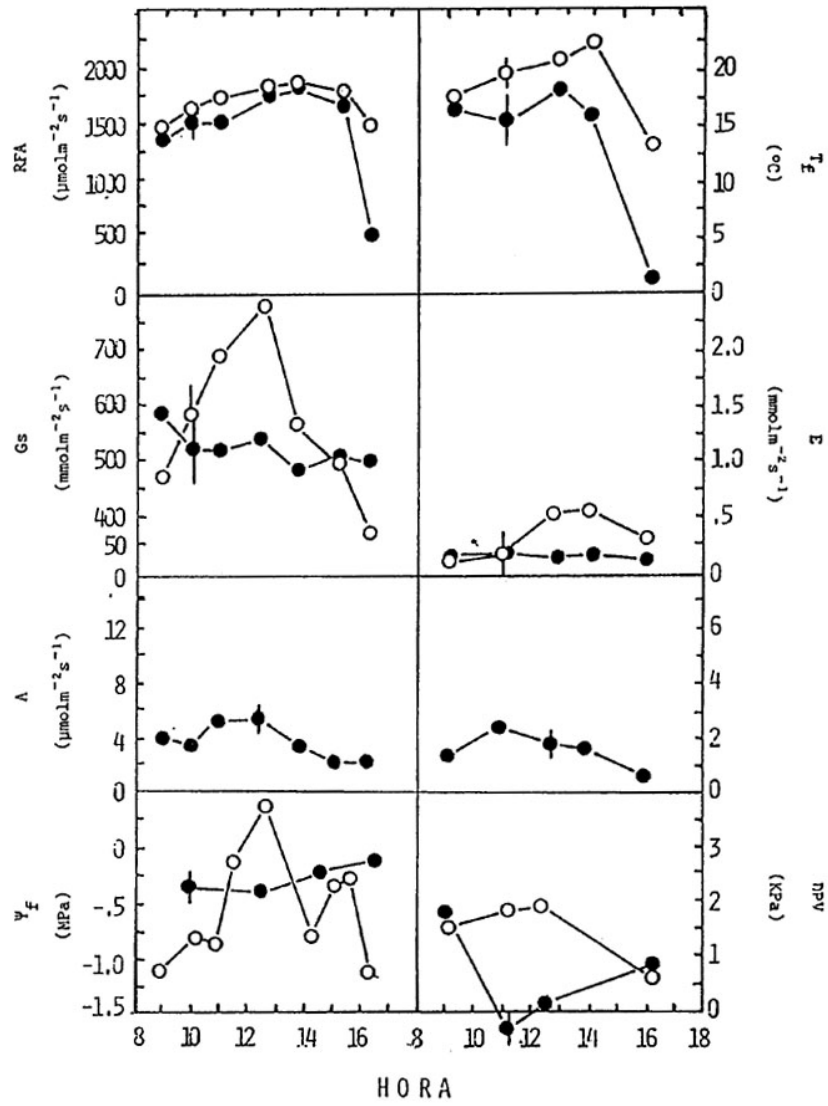


Figura 18. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para *Hypochoeris setosus* en Piedras Blancas (4200 m). Símbolos corresponden a los descritos en la Figura 11.

durante todo el día, aunque el comportamiento de la RFA fué similar al de la húmeda. Se mantiene por encima de  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durante, aproximadamente, el mismo período. Por otra parte, la diferencia de temperatura foliar entre épocas es notable; durante la húmeda la máxima no supera los  $20^{\circ}\text{C}$ , mientras que para la seca se mantiene por encima de  $25^{\circ}\text{C}$  durante gran parte del ciclo.

*H. setosus* en Piedras Blancas muestra una respuesta similar en las dos altitudes (Figura 18), Nuevamente, la conductancia foliar permanece entre  $450$  y  $600 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durante todo el curso de la época húmeda y decrece a valores por debajo de  $50 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durante la seca. Los valores mínimos de  $\Psi_f$  para la época húmeda y seca son de  $-0.4 \text{ MPa}$  y  $-1.7 \text{ MPa}$ , respectivamente. La tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$ , en la época húmeda osciló entre  $2$  y  $6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mientras que no sobrepasa los  $3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en la seca, Para ambas épocas la RFA se mantiene alrededor de  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durante gran parte de los cursos diarios. A pesar de que se observan diferencias en la temperatura foliar de ambas épocas, estas no son tan marcadas como en Mucubají. Para Piedras Blancas observamos una temperatura foliar de  $18^{\circ}\text{C}$  y  $24^{\circ}\text{C}$  para la época húmeda y seca, respectivamente.

*Calandrinia acaulis* es un caso muy particular debido a que crece siempre cerca de fuentes de agua. En sitios o períodos donde el estado hídrico del suelo

se hace menos favorable, es decir, su potencial hídrico disminuye, esta especie simplemente no crece. Por esta razón para Mucubají (Figura 19), solo disponemos de los cursos diarios correspondientes a la época húmeda. Esta especie presenta las mayores conductancias foliares (valores máximos por encima de  $700 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a horas del mediodía). Estas conductancias foliares tan altas pueden explicar sus  $\Psi_f$  tan negativos ( $-0.8 \text{ MPa}$ ) en comparación a las otras especies, a pesar de crecer en sitios húmedos. La tasa de asimilación fue alrededor de  $5 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y con la RFA alrededor de  $1500 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  durante el período 10:00 ha 16:00 h, mientras que la temperatura foliar se comporta de la misma manera que en *H. setosus* con temperaturas entre  $17^\circ\text{C}$  y  $20^\circ\text{C}$  durante este mismo período. Aunque para *C. acaulis* en Piedras Blancas (Figura 20) tenemos cursos diarios para ambas épocas, el de la seca corresponde a una sola planta que estaba protegida por una roseta gigante y en un sitio más húmedo que sus alrededores. Las conductancias foliares muestran un patrón irregular para la época húmeda con máximos de  $800 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . En contraste, los valores para la época seca no alcanzan valores de  $100 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Los  $\Psi_f$  fueron de  $-0.8 \text{ MPa}$  para la húmeda y  $-1.8 \text{ MPa}$  para la seca. La máxima asimilación de  $\text{CO}_2$  es significativamente mayor para la época húmeda ( $6.5 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en relación a la seca (alrededor de  $2 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Es notable que esta especie a pesar de crecer en sitios más húmedos, muestra un comportamiento similar a *H. setosus* Por otra

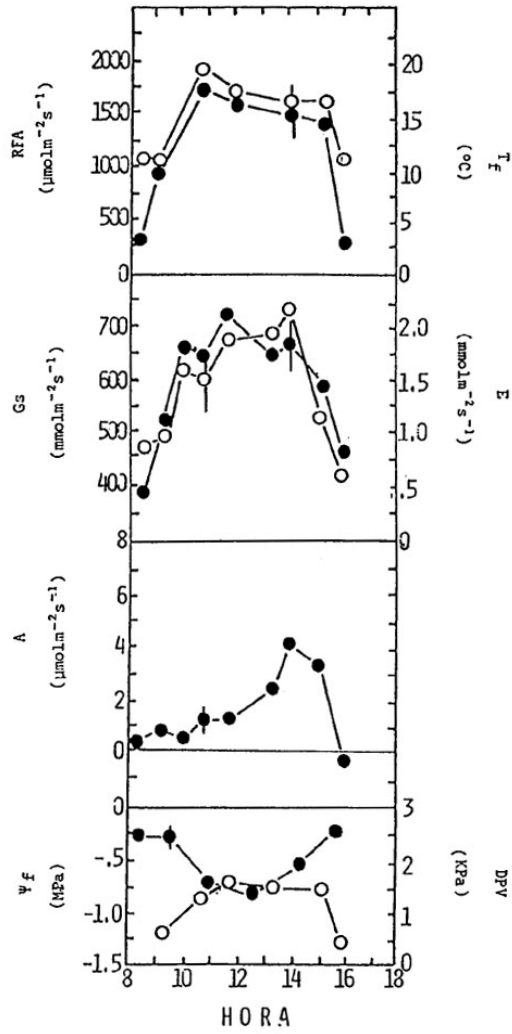


Figura 19. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para *Calandrinia acaulis* en Mu cubají (3550 m). Símbolos corresponden a los descritos en la Figura 11.

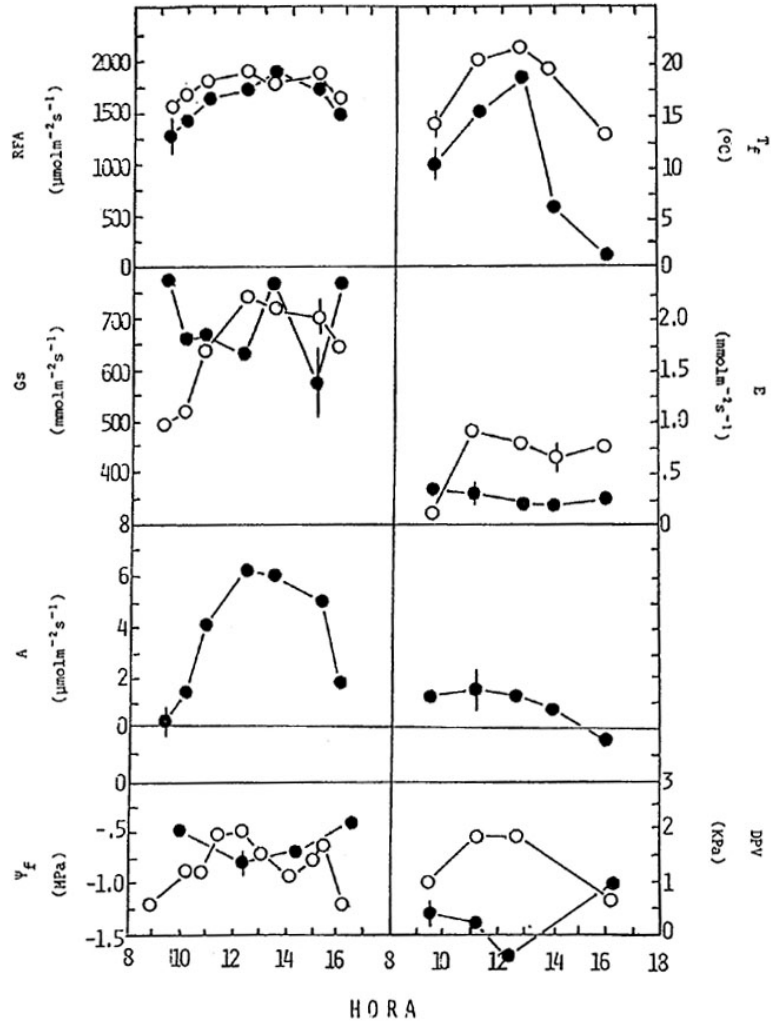


Figura 20. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para *Calandrinia acaulis* en Piedras Blancas (4200 m). Símbolos corresponden a los descritos en la Figura 11.

parte, ambas especies del estrato inferior son más afectadas por el estrés hídrico que las del estrato superior. Esto puede explicarse por las condiciones donde crecen estas dos especies, con raíces superficiales que exploran un sector del suelo donde las condiciones hídricas son menos favorables. Por otra parte, en el campo observamos que tanto en Mucubají como en Piedras Blancas, en la época seca la supervivencia de la parte aérea de *C. acaulis* es muy baja. Las tasas asimilatorias máximas obtenidas en el campo no decrecen con la altitud. Al igual que para las especies del estrato superior, solo se tomaron en cuenta los cursos de la época húmeda para evitar el efecto que tiene el estrés hídrico sobre la conductancia foliar y por consiguiente sobre la tasa de asimilación. Para *Hypochoeris setosus* en Mucubají y Piedras Blancas, la asimilación máxima obtenida en el campo fue de  $5.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y  $5.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente. Para *Calandrinia acaulis* en Mucubají, la asimilación máxima fue de  $5.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mientras que para Piedras blancas esta fue de  $7.4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Todos estos valores coinciden con la asimilación máxima obtenida en el laboratorio (ver capítulo anterior) a excepción de *C. acaulis* en Mucubají donde obtenemos una tasa de asimilación de  $8.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en el laboratorio.

Finalmente, si comparamos estas dos especies con las del estrato superior, podemos observar que hay diferencias importantes en los principales parámetros

medidos: tasas asimilatorias, conductancias foliares y potenciales hídricos. Las especies del estrato inferior muestran tasas de asimilación superiores a las del estrato superior, lo cual coincide con el hecho bien conocido de que las plantas herbáceas, en general, tienen tasa asimilatorias mayores que los arbustos y árboles (Schulze 1982). A pesar de esto, nuestros resultados de asimilación de CO<sub>2</sub> son inferiores a los descritos para especies herbáceas de otras montañas, tropicales y templadas (Körner y Larcher 1988).

En relación a las especies del estrato superior, nuestros resultados para *Hspeletia schultzii* son similares a los presentados por otros autores para rosetas caulescentes gigantes del género *Espeletia* de los Andes venezolanos (Baruch 1979, Goldstein *et al.* 1989) pero inferiores a los valores (8-11  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) señalados para especies de los géneros *Dendrosenecio* y *Lobelia* en las altas montañas tropicales de África (Schulze *et al.* 1985). Si consideramos a *E. schultzii* y *H. laricifolium* como formas arbóreas siempreverdes, sus tasas de asimilación son similares a las descritas por Körner y Larcher (1988) que muestran tasas entre 3-5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para plantas de estas formas de vida en regiones alpinas (Körner 1982, Körner y Diemer 1987). Por otra parte, las tasas de asimilación obtenidas para las dos rosetas acaules (6-8  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) se encuentran muy por debajo a las descritas para hierbas perennes alpinas las cuales son de aproximadamente 18  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Körner y Larcher 1988).

## **Capítulo V:**

### **Respuesta estomática a cambios en DPV y potencial hídrico; respuesta fotosintética a cambios de conductancia foliar; y eficiencia de uso de agua en plantas de distintas formas de vida a lo largo del gradiente altitudinal.**

#### **A. RESPUESTA ESTOMÁTICA A CAMBIOS EN DPV y POTENCIAL HIDRICO.**

Los movimientos estomáticos son la manera más rápida que tienen las plantas para ajustarse a cambios en el ambiente alrededor de sus tejidos fotosintéticos. Estos movimientos son reversibles y prácticamente sin costo alguno, en términos de energía (Cowan 1982). El intercambio de gases entre las plantas y la atmósfera es regulada a largo plazo (días a semanas) por cambios en el área foliar y por el desarrollo del aparato fotosintético en el mesófilo foliar, y a corto plazo (horas a días) a través de un ajuste de la capacidad fotosintética y cambios en la apertura estomática (Schulze 1986). Según este autor las respuestas estomáticas y fotosintéticas a estímulos como luz, CO<sub>2</sub> y temperatura han sido ampliamente estudiadas y, por lo tanto, las predicciones acerca de su

influencia sobre los procesos fotosintéticos son bien conocidas. En relación al estrés hídrico, los estomas responden a estímulos que están, directamente o indirectamente, acoplados a las condiciones evaporativas de la atmósfera o al estado hídrico del suelo (Schulze 1986). Raschke (1979) sugiere que existen dos mecanismos principales de control de la respuesta estomática a cambios en el estado hídrico de las plantas: un control vía estado hídrico de la hoja que lleva a un cierre estomático cuando los potenciales hídricos se acercan al punto de pérdida de turgor, y por otra parte, una respuesta directa a las diferencias de presión de vapor de agua entre la hoja y la atmósfera.

De las variaciones diarias descritas en el capítulo anterior se puede concluir que existe un efecto importante del estrés hídrico estacional sobre la respuesta estomática de todas las especies estudiadas. En la primera parte de esta sección se hace la siguiente pregunta: como influyen distintos factores ambientales sobre la respuesta de los estomas a la difusión de gases? Específicamente nos concentramos en los dos parámetros que, como mencionamos anteriormente, influyen sobre el grado de apertura y cierre estomático; por una parte, los cambios estacionales del déficit de presión de vapor entre la hoja y el aire; y por la otra, los cambios estacionales en el potencial hídrico foliar.

Para las distintas especies analizadas a lo largo del gradiente, en este trabajo, no se encontró ningún tipo de relación entre la conductancia foliar y los cambios

en el DPV (todos los  $r^2 < 10$ , datos no mostrados). Por otro lado, en mayor o menor grado, se encontraron correlaciones importantes entre control estomático y potencial hídrico foliar (Figuras 21 a la 30) para algunas de las especies estudiadas.

Si nos concentramos en las dos especies del estrato superior, se encuentra que *Hypericum laricifolium* muestra una clara diferenciación entre la época húmeda y la seca para las tres altitudes (Figura 21), con conductancias foliares mayores durante la época húmeda cuando los potenciales hídricos foliares se hacen mas positivos. Los  $r^2$  mayores de 40 indican que el potencial hídrico, efectivamente, juega un papel importante sobre los mecanismos de apertura y cierre estomático. Por otra parte, *Espeletia schultzii* muestra una clara diferenciación entre las conductancias foliares de las dos épocas pero no así entre las conductancias foliares y los potenciales hídricos foliares para las distintas altitudes (Figura 22). Los  $r^2$  obtenidos inferiores a .30 para todas las altitudes indican que los mecanismos de apertura y cierre estomático para esta especie no son explicados por los cambios en el DPV ni por los cambios en el potencial hídrico foliar. Esta falta de correlación puede deberse a la médula reservoríá de agua que posee esta especie (Meinzer *et al.* 1985). Esta capacidad de retener y utilizar agua de reserva hace que sus potenciales hídricos nunca desciendan por debajo de -1.0 MPa, aún durante la época seca de febrero 1993, para la cual el

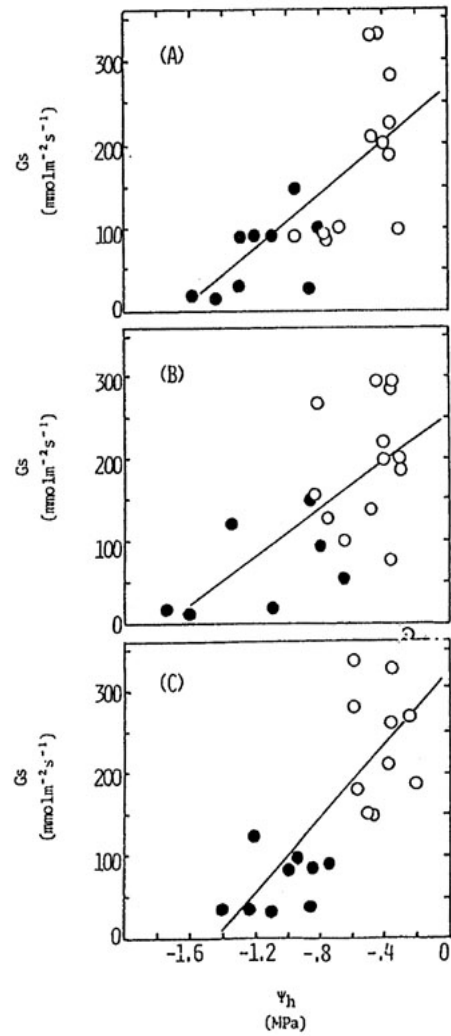


Figura 21. Relación potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ )-conductancia foliar ( $G_s$ ) en *Hypericum laricifolium*. A) Piedras Blancas ( $G_s=271.1+163.5\Psi_f$ ,  $r^2=.50$ ), B) Mucubají ( $G_s=251.6+138.5\Psi_f$ ,  $r^2=.43$ ), C) Los Plantíos ( $G_s=328.3+224.5\Psi_f$ ,  $r^2=.61$ ). (○) época húmeda, (●) época seca.

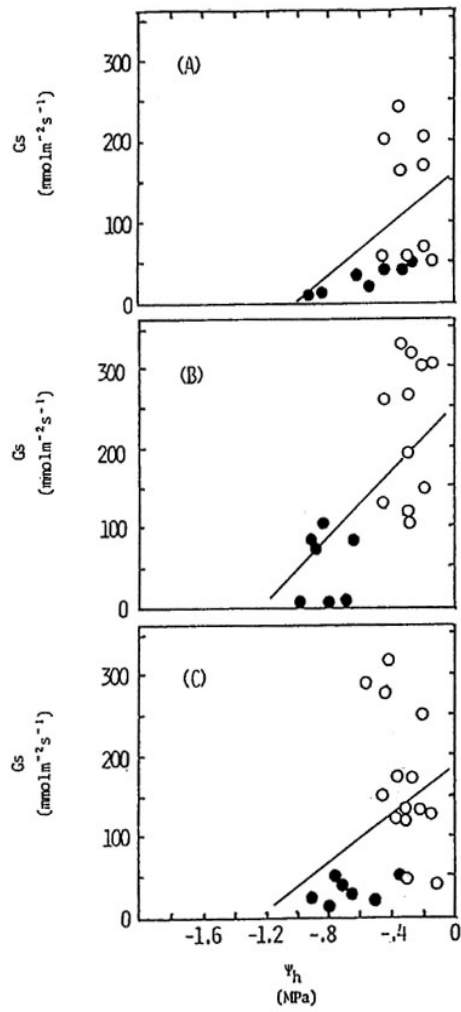


Figura 22. Relación potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ )-conductancia foliar ( $G_s$ ) en *Espeletia schultzei*. A) Piedras Blancas ( $G_s=158.7+157.8\Psi_f$ ,  $r^2=.23$ ), B) Mucubají ( $G_s=253.5+206.8\Psi_f$ ,  $r^2=.30$ ), C) Los Plantíos ( $G_s=183.0+142.2\Psi_f$ ,  $r^2=.11$ ). (O) época húmeda, (●) época seca.

estrés hídrico se acentuó mas que para los otros cursos diarios realizados.

Los potenciales hídricos mínimos obtenidos para *Hypericum laricifolium* en las tres altitudes (entre -1.4 y -1.8 MPa) son significativamente inferiores a los de *Espeletia schultzii* (siempre por encima de -1.0 MPa), lo cual indica que esta última especie es, sin duda, una planta evasora del estrés hídrico que cierra significativamente los estomas (Figuras 14, 15 Y 16) para mantener turgor a pesar de tener valores altos de potenciales hídricos foliares. *H. laricifolium* tiende a ser más tolerante a este estrés a pesar de que el control estomático se hace mas severo durante la época seca. Como mencionamos anteriormente, estas dos especies no muestran ninguna relación entre sus conductancias foliares y el DPV. Estos resultados son contrarios a los obtenidos por Goldstein *et al.* (1989), quienes señalan una alta correlación entre la conductancia foliar y el DPV en dos especies del género *Espeletia*, *E. timotensis* y *E. spicala*. En plantas de los Alpes (Körner 1980) y en los trópicos húmedos de baja altitud (Körner *et al.* 1983, Mooney *et al.* 1983) también se ha encontrado esta correlación. Por otra parte, una respuesta estomática directa a disminuciones del potencial hídrico foliar, el cual ocurre cuando la disponibilidad del agua en el suelo es baja, ha sido descrita por distintos autores (Schulze *et al.* 1972, 1975; Tumer 1974, Tenhunen *et al.* 1982, entre otros).

A diferencia de las dos plantas del estrato superior, las cuales mantienen una

tasa de crecimiento continuo (aunque no debe ser constante como puede inferirse de los resultados de intercambio de gases) las especies del estrato inferior, *Hypochoeris setosus* y *Calandrinia acaulis*, durante un periodo corto de la época seca todos sus tejidos fotosintéticos y parte aérea total son eliminados. Este fenómeno se hace mas notable en *C. acaulis*, en la cual es muy difícil encontrar individuos activos durante la época seca en ninguna de las dos áreas estudiadas. La cantidad de rosetas de *H. setosus* que se encontraron durante la época seca fue reducida, sin embargo, permanecían algunos individuos que todavía poseían hojas en buen estado en ambas altitudes.

Al igual que para las especies del estrato superior, *H. setosus* no mostró relación entre conductancia foliar y DPV, mientras que si se obtuvieron correlaciones significativas entre conductancia foliar y potencial hídrico foliar (para Mucubají  $r^2=.60$  y para Piedras Blancas  $r^2=.52$ ) (Figura 23). En la Figura 24 se presenta la relación entre conductancia foliar y potencial hídrico foliar para *Calandrinia acaulis*. Para Mucubají, sólo se presentan datos de la época húmeda y por lo tanto un rango menor de potenciales hídricos (no descienden por debajo de  $-0.9$  MPa). El  $r^2=.02$  indica que en la época húmeda no existe correlación entre estos parámetros. En Piedras Blancas, se obtuvo un rango mas amplio de valores de potenciales hídricos debido a que se llevaron a cabo algunas mediciones durante la época seca. Por esta razón obtenemos una mejor

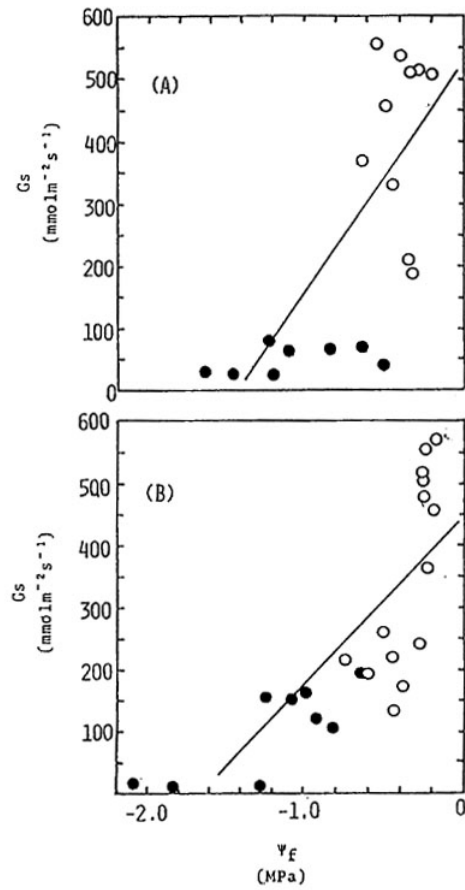


Figura 23. Relación potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ )-conductancia foliar ( $G_s$ ) en *Hypochaeris setosus*. A) Piedras Blancas ( $G_s=528.9+370.4\Psi_f$ ,  $r^2=.52$ ), B) Mucubají ( $G_s=449.6+272.1\Psi_f$ ,  $r^2=.60$ ). (O) época húmeda, (●) época seca.

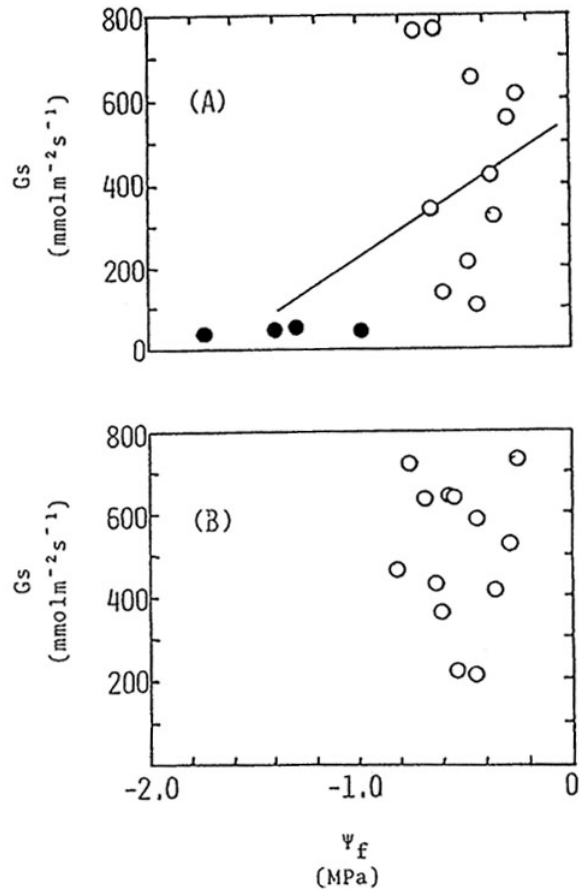


Figura 24. Relación potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ )-conductancia foliar ( $G_s$ ) en *Calandrinia acaulis*. A) Piedras Blancas ( $G_s=554.9+330.6\Psi_f$ ,  $r^2=.34$ ), B) Mucubají ( $r^2=.02$ ). (○) época húmeda, (●) época seca.

correlación entre conductancia foliar y potencial hídrico foliar aunque todavía no explica gran parte del comportamiento estomático ( $r^2=.34$ ).

Si comparamos los resultados entre especies de los distintos estratos, algunas diferencias resaltan: en primer lugar, las máximas conductancias foliares medidas en las especies del estrato inferior (aproximadamente  $600 \text{ mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  para *H. setosus* y  $800 \text{ mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  para *C. acaulis*) superan ampliamente las obtenidas para las plantas del estrato superior (aproximadamente  $370 \text{ mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  para *H. laricifolium* y  $340 \text{ mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  para *E. schultzii*). En segundo lugar, existe un gradiente, en general para todas las altitudes, de potenciales hídricos foliares mínimos entre las especies, en un extremo, *E. schultzii* con su reservorio de agua y potenciales hídricos mínimos bastante positivos (-1.0 MPa), *H. laricifolium* con potenciales hídricos mínimos entre -1.4 a -1.8 MPa, luego *H. selosus* (aproximadamente -2.0 MPa) y por último *C. acaulis* con potenciales hídricos mínimos de -1.8 MPa. Desde el punto de vista mecanístico, podemos diferenciar estas especies en: evasora (*E. schultzii*), tolerante leve (*H. laricifolium*) y un mayor grado de tolerancia en las dos especies del estrato inferior (*H. selosus* y *C. acaulis*) durante un corto período de la época seca y luego pierden toda su parte aérea durante el resto de la época seca convirtiéndose en evasoras de este estrés. Esta diferenciación, en términos hídricos, de las plantas de los dos estratos se justifica ya que las del estrato superior poseen raíces mas profundas que

exploran un suelo donde la disponibilidad de agua debe ser mayor que en los primeros centímetros del suelo donde se encuentran las raíces de las dos especies del estrato inferior.

Por otra parte, también se puede observar que en todos los cursos diarios medidos (Capítulo IV), a pesar de que las conductancias estomáticas disminuyen significativamente de la época húmeda a la seca, el balance de carbono para todas las especies se mantiene positivo durante gran parte del día. En el caso de las especies del estrato inferior, podemos sugerir que, cuando las condiciones de sequía se hacen más severas, los potenciales hídricos foliares deben alcanzar valores que llevan a un cierre estomático más severo. Como consecuencia, el balance de carbono diario se haría negativo y por lo tanto pierden su área foliar y entran en una etapa de latencia durante el resto de la época seca.

En resumen, se pueden diferenciar las especies de los dos estratos en términos de su estado hídrico y del efecto que éste puede tener sobre el balance de carbono. Las del estrato superior, las cuales mantienen potenciales hídricos más positivos, bien por tener raíces más profundas que le permiten alcanzar niveles del suelo donde la disponibilidad del agua es mayor, y en el caso particular de *E. schultzii* por su médula reservoria de agua; determinan que, a pesar de disminuir significativamente su conductancia foliar durante la época seca, se mantenga un balance de carbono positivo. Esto, por supuesto, sugiere

que la tasa de crecimiento disminuye durante estos períodos de estrés hídrico. Por otra parte, las especies del estrato inferior, con una disponibilidad de agua del suelo menor por tener sus raíces cerca de la superficie del suelo, son afectadas en mayor grado que las del estrato superior. Estas dos especies mantienen un balance de carbono positivo durante la época húmeda y parte de la seca. Cuando los potenciales hídricos alcanzan un valor umbral, en el cual las conductancias foliares se hacen tan bajas que la entrada de  $\text{CO}_2$  a la hoja disminuye, de tal manera que las tasas de asimilación se hacen negativas; en este momento, el costo se hace mayor al beneficio y estas especies pierden sus hojas hasta comienzos de la próxima época húmeda cuando hay una nueva producción de las mismas.

## **B. RELACION ASIMILACION DE $\text{CO}_2$ -CONDUCTANCIA FOLIAR.**

En la mayoría de las plantas  $\text{C}_3$  existen mecanismos que permiten que los cambios en la conductancia estomática sean proporcionales a la capacidad fotosintética (Hall y Schulze 1980, Woodward 1986, Yoshie 1986 entre muchos otros). La asimilación de  $\text{CO}_2$  está linealmente relacionada con la conductancia foliar cuando esta tiene valores bajos, mientras que a conductancias mayores, la

asimilación de CO<sub>2</sub> aumenta en menor grado con aumentos de la conductancia (Osmond *et al.* 1980). En esta sección se hace un análisis comparativo entre la conductancia foliar y la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> para 1as distintas especies a lo largo del gradiente altitudinal (Figuras 25 a 28).

Es importante señalar que para la realización de estas curvas se eliminaron todos aquellos puntos donde la RFA < 500  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  para reducir el efecto que este factor ambiental puede tener sobre la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>. Para *Hypericum laricifolium* se obtuvieron buenas correlaciones entre estos dos parámetros (Figura 25) ajustándose a una regresión polinomial para las tres alturas con  $r^2$  de .43, .69 Y .67 para Los Plantíos, Mucubají y Piedras Blancas, respectivamente. *Hspeletia schultzii* también muestra buenas correlaciones (regresiones polinomiales) entre estos parámetros para Los Plantíos ( $r^2=.65$ ) y Mucubají ( $r^2=.69$ ), mientras que es menor para Piedras Blancas ( $r^2=.34$ ) (Figura 26). *Hypochoeris setosus* muestra buenas correlaciones para Mucubají ( $r^2=.55$ ) y Piedras Blancas ( $r^2=.60$ ) (Figura 27). *Calandrinia acaulis* en Mucubají muestra una alta correlación entre estos dos parámetros durante la época húmeda ( $r^2=.77$ ) (datos no mostrados). También para Piedras Blancas (Figura 28) se observa una alta correlación entre la conductancia foliar y la asimilación de CO<sub>2</sub> ( $r^2=.80$ ) y para la cual se incluyen los datos de una salida durante la época seca.

En base a un estudio en 246 especies C<sub>3</sub> Körner *et al.* (1979) propusieron que

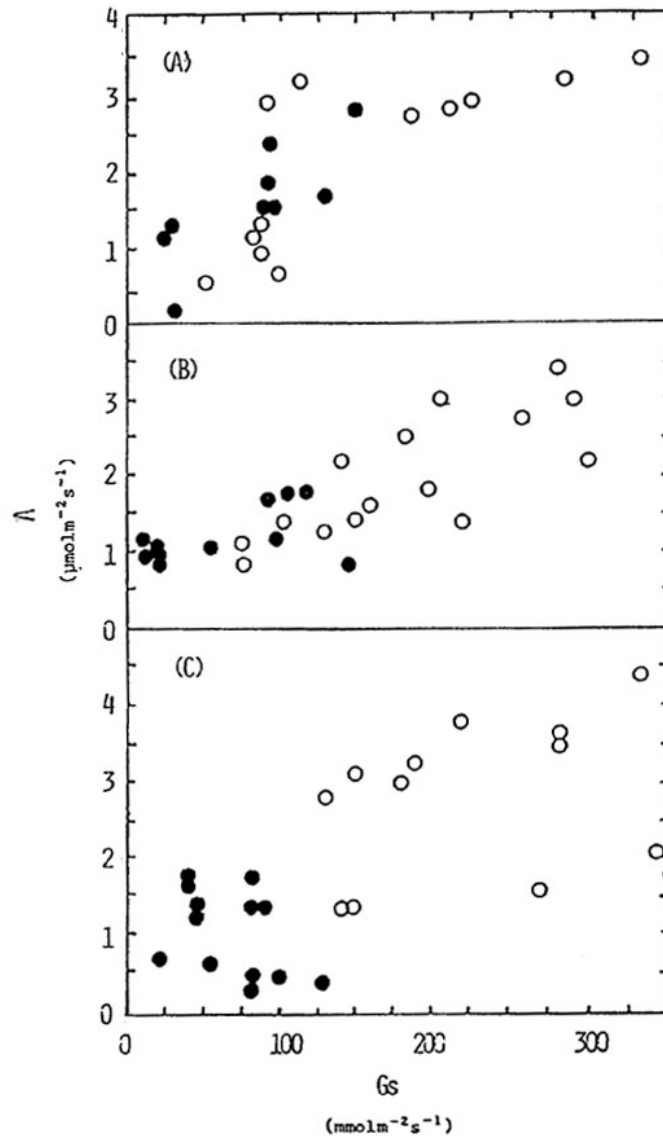


Figura 25. Relación conductancia foliar ( $G_s$ )-asimilación de  $CO_2$  (A) en *Hypericum laricifolium*. A) Piedras Blancas ( $A = -2.62 \times 10^{-5} G_s^2 + 0.018 G_s + 0.199$ ,  $r^2 = .67$ ), B) Mucubají ( $A = 1.08 \times 10^{-5} G_s^2 + 3.9 \times 10^{-3} G_s + 0.841$ ,  $r^2 = .69$ ), C) Los Plantíos ( $A = -3.28 \times 10^{-5} G_s^2 + 0.019 G_s + 0.04$ ,  $r^2 = .43$ ). (○) época húmeda, (●) época seca.

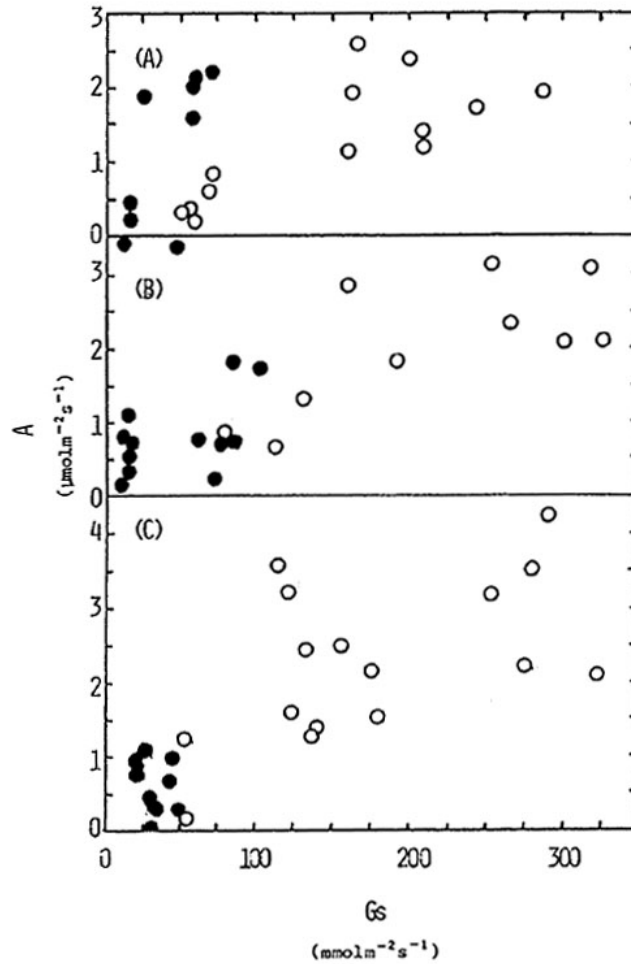


Figura 26. Relación conductancia foliar ( $G_s$ )-asimilación de  $CO_2$  (A) en *Espeletia schultzei*. A) Piedras Blancas ( $A = -3.599 \times 10^{-5} G_s^2 + 0.016 G_s + 0.159$ ,  $r^2 = .34$ ), B) Mucubají ( $A = -8.46 \times 10^{-6} G_s + 9.82 \times 10^{-3} G_s + 0.363$ ,  $r^2 = .69$ ), C) Los Plantíos ( $A = -3.51 \times 10^{-5} G_s + 0.02 G_s + 0.02$ ,  $r^2 = .65$ ). (○) época húmeda, (●) época seca.

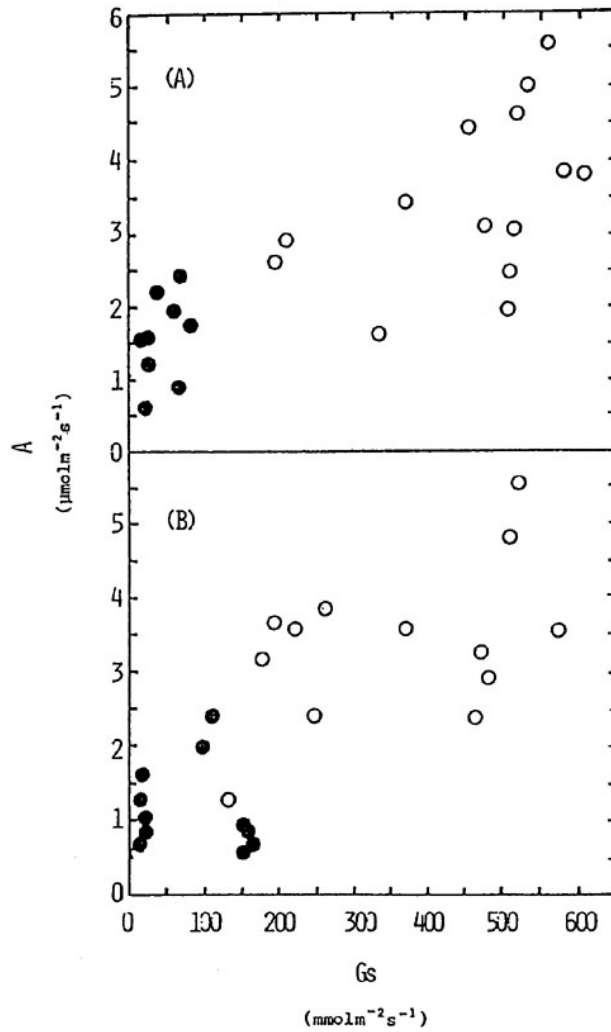


Figura 27. Relación conductancia foliar ( $G_s$ )-asimilación de  $CO_2$  (A) en *Hypochaeris setosus*. A) Piedras Blancas ( $A=6.47 \times 10^{-7} G_s^2 + 4.23 \times 10^{-3} G_s + 1.40$ ,  $r^2=.60$ ), B) Mucubají ( $A=-6.41 \times 10^{-6} G_s^2 + 9.71 \times 10^{-3} G_s + .857$ ,  $r^2=.55$ ). (○) época húmeda, (●) época seca.

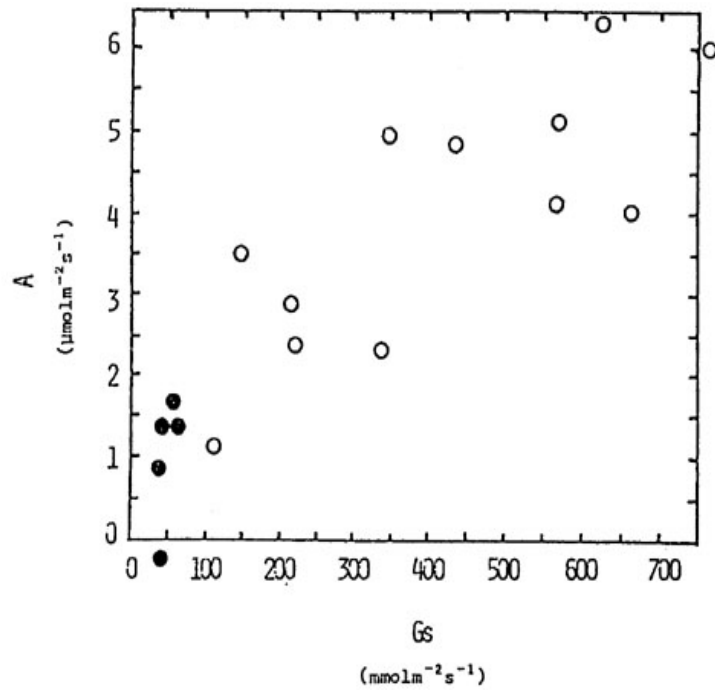


Figura 28. Relación conductancia foliar (Gs)-asimilación de CO<sub>2</sub> (A) en *Calandrinia acaulis*, Piedras Blancas. ( $A = -7.2 \times 10^{-6} Gs^2 + .012 Gs + .502$ ,  $r^2 = .80$ ). (○) época húmeda, (●) época seca.

la capacidad fotosintética de estas plantas está linealmente correlacionada con su máxima conductancia foliar. Por otra parte, Schulze y Hall (1982) indican que la manera en que la asimilación de  $\text{CO}_2$  y la conductancia foliar están correlacionadas parecen tener un significado ecológico muy importante. Estos autores señalan que si, durante las variaciones ambientales o de las condiciones internas de las plantas, la asimilación de  $\text{CO}_2$  y la conductancia foliar cambian proporcionalmente de tal manera que se obtenga una relación lineal que pase por el origen, la concentración interna de  $\text{CO}_2$  permanece constante, y si la temperatura foliar y el DPV no varían, la eficiencia en el uso de agua también permanece constante. Por otra parte, relaciones curvilíneas o rectas que no pasan por el origen indican que uno de los dos factores responde más fuertemente que el otro a cambios del ambiente o de las condiciones internas de la planta. En este caso, ni la concentración interna de  $\text{CO}_2$ , ni la eficiencia en el uso de agua permanecerían constantes (Schulze y Hall 1982). Es importante señalar que nuestros resultados (Figuras 25 a 28) indican que ninguna de las especies está manteniendo la concentración interna de  $\text{CO}_2$  constante.

### **C. EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA (A/E) Y EFICIENCIA INTRINSECA EN EL USO DEL AGUA (A/Gs).**

La eficiencia en el uso del agua (A/E) la definimos como la cantidad de CO<sub>2</sub> fijado por cantidad de agua perdida (tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> dividida entre tasa transpiratoria). Por otra parte, para comparar las eficiencias en el uso del agua entre diferentes especies es conveniente utilizar una expresión donde se pueda eliminar el efecto de factores externos sobre la transpiración. Para esto se utiliza la eficiencia intrínseca en el uso del agua, la cual se define como la cantidad de CO<sub>2</sub> asimilado para una dada conductancia estomática (A/Gs). Altos valores de A/Gs son de gran importancia para la productividad primaria de ambientes donde la disponibilidad de agua es limitada (Osmond *et al.* 1980). Por otra parte, como se mencionó anteriormente, la tasa fotosintética está linealmente relacionada a la conductancia foliar sólo a bajos valores de conductancia foliar y la A/E se hace máxima y relativamente constante, pero cuando la conductancia foliar aumenta, la tasa asimilatoria aumenta en menor grado y por lo tanto altas tasas fotosintéticas solo pueden ser obtenidas a expensas de una menor eficiencia en el uso del agua (A/E) (Osmond *et al.* 1980). Los resultados obtenidos por Farquhar y Sharkey (1982) indican que el papel de los estomas es minimizar la pérdida de agua mientras que, al mismo tiempo, sólo se limita marginalmente la

ganancia de carbono. Estos autores sugieren que la respuesta estomática óptima ( $dE/dA = \lambda$ , es una constante (Cowan 1977, Cowan y Troughton 1971, Farquhar *et al.* 1980) que lleva a un pequeño beneficio en términos de agua ahorrada si se compara con estomas que estuvieran abiertos uniformemente todo el día. Sin embargo, este ahorro puede significar un aumento en la tasa de crecimiento o en la misma probabilidad de sobrevivencia (Cowan 1982).

Nuestros resultados para las especies de ambos estratos (tablas 2 y 3) muestran ciertas tendencias, tanto en relación al gradiente altitudinal como también en términos de épocas húmeda y seca. Al igual que para los resultados descritos anteriormente, solo se tomaron en cuenta aquellos datos donde la RFA >500 para eliminar, dentro de lo posible, las variaciones producidas por este factor. Todos los datos correspondientes a cada época (tres cursos diarios para la época húmeda y los dos de la seca) fueron tomados en cuenta.

En términos del gradiente altitudinal, para la época húmeda, no se encontró ningún patrón en A/Gs y A/E, resultado que era de esperarse ya que durante esta época hay total disponibilidad de agua y por lo tanto la respuesta estomática como la fotosintética pueden ser más afectadas por factores distintos al estrés hídrico. Por otra parte, las dos especies del estrato superior en la época seca tienden a aumentar tanto A/Gs como A/E con el aumento de la altitud (tabla 2). Esto se explica, especialmente para *E. schultzei*, por la reducción de la tasa

Tabla 2. Eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/Gs) y eficiencia en el uso del agua (A/E) para las dos especies del estrato superior, *Espeletia schultzii* e *Hypericum laricifolium*, para las dos épocas y a lo largo del gradiente altitudinal.

	A/Gs		A/E	
	ES	EH	ES	EH
<i>Espeletia schultzii</i>				
Los Plantíos (2950 m)	.0201 $\pm$ .006	.0166 $\pm$ .003	.91 $\pm$ .24	1.31 $\pm$ .20
Mucubajf (3550 m)	.0323 $\pm$ .009	.0082 $\pm$ .002	1.94 $\pm$ .48	1.66 $\pm$ .33
Piedras Blancas (4200 m)	.0348 $\pm$ .008	.0082 $\pm$ .002	3.21 $\pm$ 1.06	1.11 $\pm$ .12
<i>Hypericum laricifolium</i>				
Los Plantíos (2950 m)	.0178 $\pm$ .004	.0121 $\pm$ .002	1.02 $\pm$ .19	1.63 $\pm$ .24
Mucubajf (3550 m)	.0366 $\pm$ .009	.0107 $\pm$ .002	2.38 $\pm$ .46	2.02 $\pm$ .98
Piedras Blancas (4200 m)	.0309 $\pm$ .004	.0118 $\pm$ .002	3.14 $\pm$ .49	1.48 $\pm$ .34

Tabla 3. Eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/Gs) y eficiencia en el uso del agua (A/E) para las dos especies del estrato inferior, *Hypochoeris setosus* y *Calandrinia acaulis*, para las dos épocas y a lo largo del gradiente altitudinal.

	A/Gs		A/E	
	ES	EH	ES	EH
<i>Hypochoeris setosus</i>				
Mucubají (3550 m)	.0377 $\pm$ .008	.0115 $\pm$ .007	2.47 $\pm$ .63	2.43 $\pm$ .98
P. Blancas (4200 m)	.0376 $\pm$ .011	.0084 $\pm$ .015	5.35 $\pm$ .95	1.97 $\pm$ .87
<i>Calandrinia acaulis</i>				
Mucubají (3550 m)	--	.0089 $\pm$ .009	--	1.53 $\pm$ .47
P. Blancas (4200 m)	.0279 $\pm$ .007	.0095 $\pm$ .007	3.83 $\pm$ .87	1.82 $\pm$ .96

fotosintética que se observa a lo largo del gradiente para esta época y el severo cierre estomático que se produce en ambas especies durante la época de sequía, mientras que la tasa fotosintética se reduce en un menor grado. Esta reducción de la conductancia foliar fue de un orden de magnitud para ambas especies a lo largo del gradiente, lo que trae como consecuencia una pérdida de agua transpiracional extremadamente baja; mientras que la tasa fotosintética solo se redujo en aproximadamente un 50%. En *Hypochoeris setosus* los A/Gs son similares en ambas altitudes, mientras que muestra una mayor A/E en Piedras Blancas que en Mucubají (tabla 3). Si comparamos los resultados entre épocas, tenemos que, a excepción de *E. schultzei* en Los Plantíos, se encuentran diferencias significativas en A/Gs entre épocas, siendo los de la seca superiores.

Esta reducción de la conductancia foliar fue de por lo menos un orden de magnitud para todas las especies, siendo mas acentuada en las especies del estrato inferior. Mientras que la tasa fotosintética se redujo en solo un 50% para las especies del estrato superior y en un porcentaje algo mayor par las especies del estrato inferior. La relación A/E mantiene la misma tendencia que A/Gs, pero sin diferencias significativas entre épocas para ambas especies del estrato superior en Los Plantíos y Mucubají, y para *H. setosus* en Mucubají.

## Capítulo VI:

### Respuestas de la conductancia foliar y la asimilación de CO<sub>2</sub> a cambios en la concentración interna de CO<sub>2</sub> .

Se ha mencionado a lo largo de este trabajo que la función de los estomas es la de permitir la entrada de CO<sub>2</sub> para la fotosíntesis, mientras que por otra parte limitan la pérdida de vapor de agua a través de la transpiración. Este compromiso es efectivo solo si las condiciones que favorecen una rápida asimilación de CO<sub>2</sub> tienden a aumentar la conductancia foliar y las que favorecen una alta transpiración tienden a disminuir esta conductancia foliar, de tal manera que la relación  $dE/dA$  permanezca constante (Cowan 1977). Por otra parte, hasta hace pocos años, se aceptaba ampliamente en la bibliografía que el control estomático era el único factor que influía sobre la tasa fotosintética en condiciones de estrés hídrico. Mas recientemente se ha sugerido que otros factores influyen en mayor grado sobre los cambios en la tasa fotosintética (Ehleringer 1983, Forseth y Ehleringer 1983). Wong *et al.* (1979) propusieron que es más bien la capacidad del mesófilo en fijar el CO<sub>2</sub> la que influye sobre la conductancia foliar. Por lo tanto, surge la necesidad de estudiar, como se

mencionó en la introducción, la influencia que tienen los componentes estomáticos y los no estomáticos (mesofilares) sobre la capacidad fotosintética de las plantas. Estos estudios se llevaron a cabo a través de las curvas  $A/C_i$

Los resultados de las curvas  $A/C_i$  nos muestran diferencias importantes en algunos de los parámetros estudiados con respecto a la influencia de los componentes estomáticos o mesofilares en los cambios de la tasa fotosintética. Estas curvas se ajustaron a hipérbolas, a las cuales, luego se les ajustó su fase inicial a una regresión lineal. Las curvas  $A/C_i$  para *Hypericum laricifolium* se presentan en la figura 29 para la época húmeda y en la figura 30 para la seca. Especialmente para esta especie, los ajustes de las curvas para todas las altitud es muestran altos encontrándose valores  $> .90$ . Las figuras 31 (para la época húmeda) y 32 (época seca) muestran que en *Espeletia schultzii* las correlaciones son más bajas ( $r > .60$ ). Los resultados, para ambas épocas, de las dos especies del estrato inferior, *Hypochoeris setosus* y *Calandrinia acaulis* muestran también altos  $r^2$  ( $r^2 > .80$ ) (Figuras 33-36).

No se observan diferencias significativas en la asimilación máxima para *H. laricifolium* en los tres sitios de estudio durante la época seca, mientras que durante la húmeda solo Mucubají es diferente a las otras dos altitudes (tabla 4). Si comparamos entre estaciones, se observan diferencias significativas para todas las altitudes. En términos de la concentración interna de  $CO_2$  operacional, existen

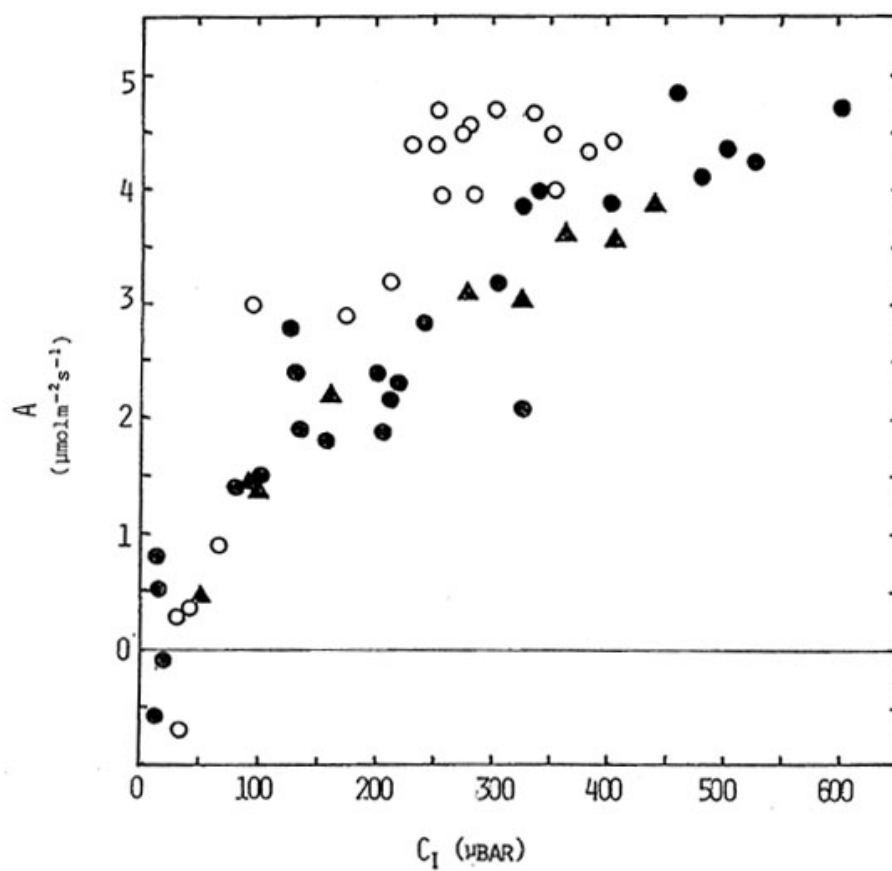


Figura 29. Respuesta  $A/C_i$  para *Hypericum laricifolium* durante la época húmeda para las tres altitudes. ( $\blacktriangle$ ) Piedras Blancas ( $A = -5.43 \times 10^{-5} C_i^2 + 0.034 C_i - 0.939$ ,  $r^2 = .93$ ), ( $\circ$ ) Mucubají ( $A = -1.65 \times 10^{-5} C_i^2 + 0.016 C_i - 0.072$ ,  $r^2 = .98$ ), ( $\bullet$ ) Los Plantíos ( $A = -6.7 \times 10^{-6} C_i^2 + 0.011 C_i + 0.436$ ,  $r^2 = .80$ ).

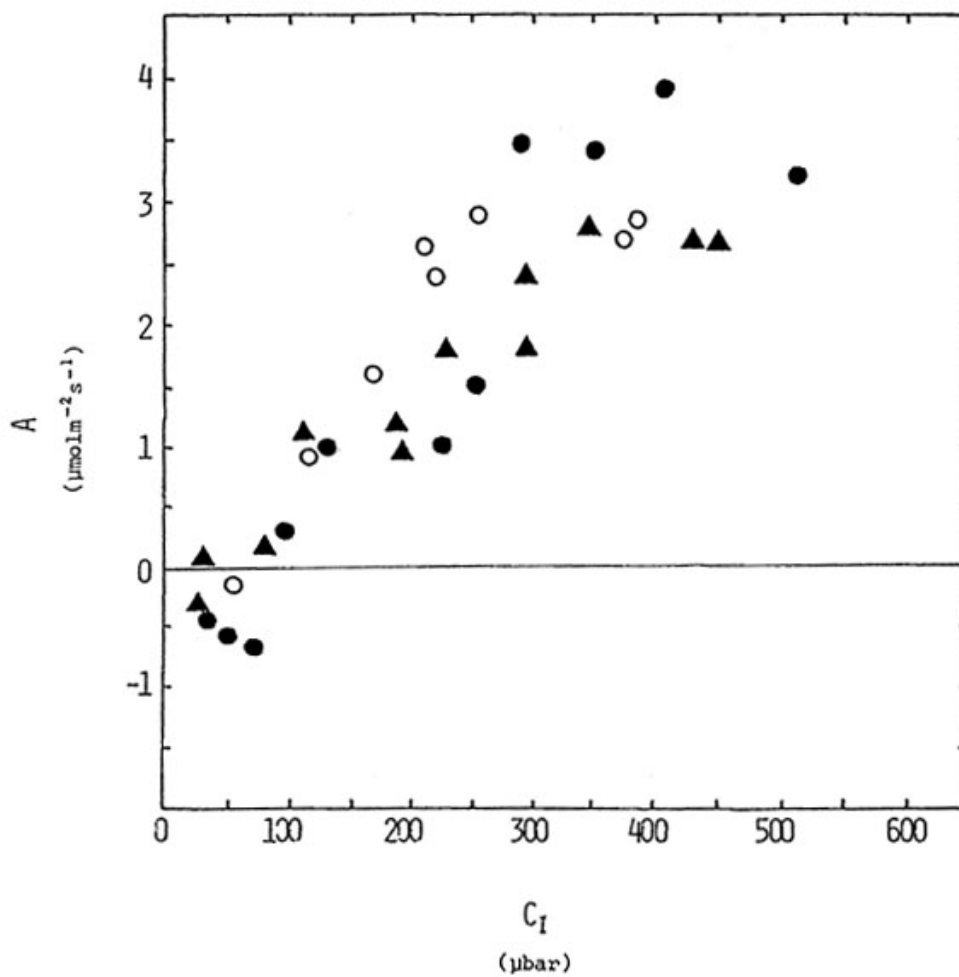


Figura 30. Respuesta  $A/C_i$  para *Hypericum laricifolium* durante la época seca para las tres altitudes. (▲) Piedras Blancas ( $A = -4.54 \times 10^{-5} C_i^2 + .029 C_i - 1.845$ ,  $r^2 = .95$ ), (○) Mucubajfi ( $A = -1.06 \times 10^{-5} C_i^2 + .0124 C_i - .776$ ,  $r^2 = .93$ ), (●) Los Plantíos ( $A = -2.166 \times 10^{-5} C_i^2 + .0214 C_i - 1.76$ ,  $r^2 = .90$ ).

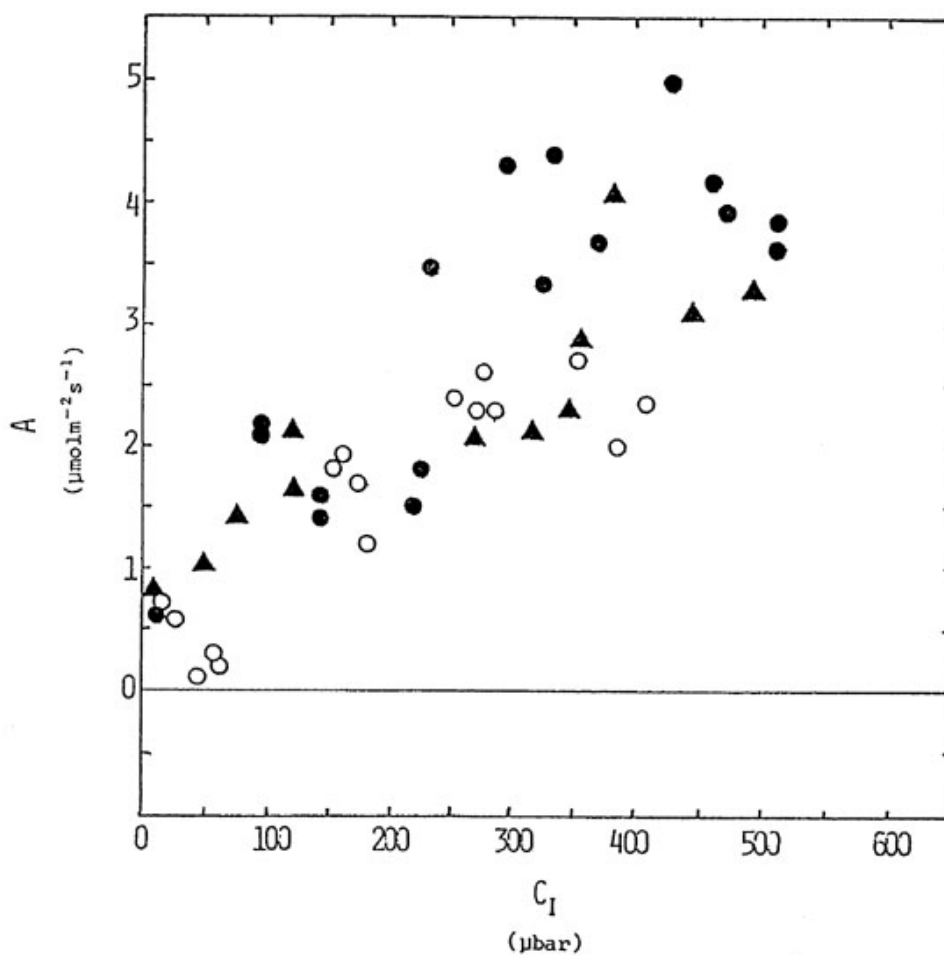


Figura 31. Respuesta  $A/C_i$  para *Espeletia schultzei* durante la época húmeda para las tres altitudes. ( $\circ$ ) Piedras Blancas ( $A = -2.58 \times 10^{-5} C_i^2 + 0.017 C_i - 0.342$ ,  $r^2 = 0.86$ ), ( $\triangle$ ) Mucubají ( $A = -2.59 \times 10^{-6} C_i^2 + 6.44 \times 10^{-3} C_i + 0.845$ ,  $r^2 = 0.78$ ), ( $\bullet$ ) Los Plantíos ( $A = -1.12 \times 10^{-5} C_i^2 + 0.0133 C_i + 0.320$ ,  $r^2 = 0.73$ ).

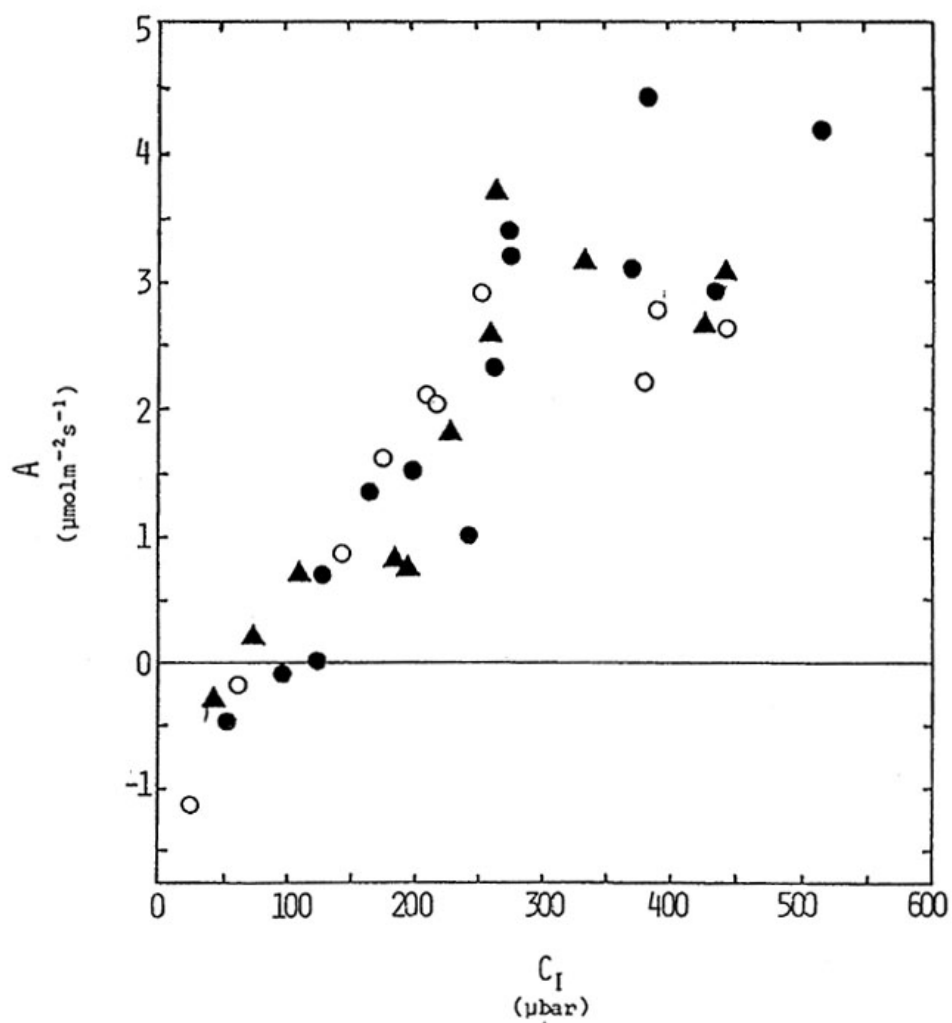


Figura 32. Respuesta  $A/C_i$  para *Espeletia schultzei* durante la época seca para las tres altitudes. (○) Piedras Blancas ( $A = -3.82 \times 10^{-5} C_i^2 + 0.0265 C_i - 1.824$ ,  $r^2 = .91$ ). (▲) Mucubají ( $A = -2.16 \times 10^{-5} C_i^2 + 0.019 C_i - 1.228$ ,  $r^2 = .82$ ), (●) Los Plantíos ( $A = -1.73 \times 10^{-5} C_i^2 + 0.0201 C_i - 1.68$ ,  $r^2 = .87$ ).

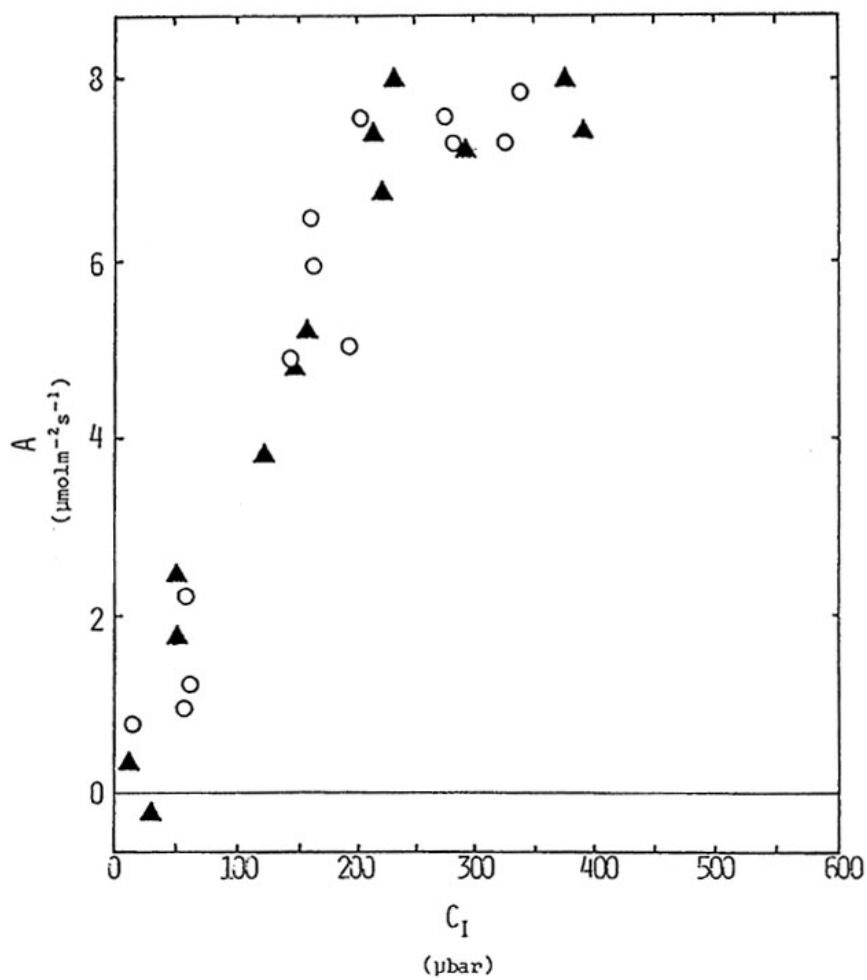


Figura 33. Respuesta  $A/C_i$  para *Hypochoeris setosus* durante la época húmeda para las dos altitudes. (▲) Piedras Blancas ( $A = -8.35 \times 10^{-5} C_i^2 + .053 C_i - .681$ ,  $r^2 = .92$ ), (○) Mucubajf ( $A = -7.45 \times 10^{-5} C_i^2 + .05 C_i - .618$ ,  $r^2 = .95$ ).

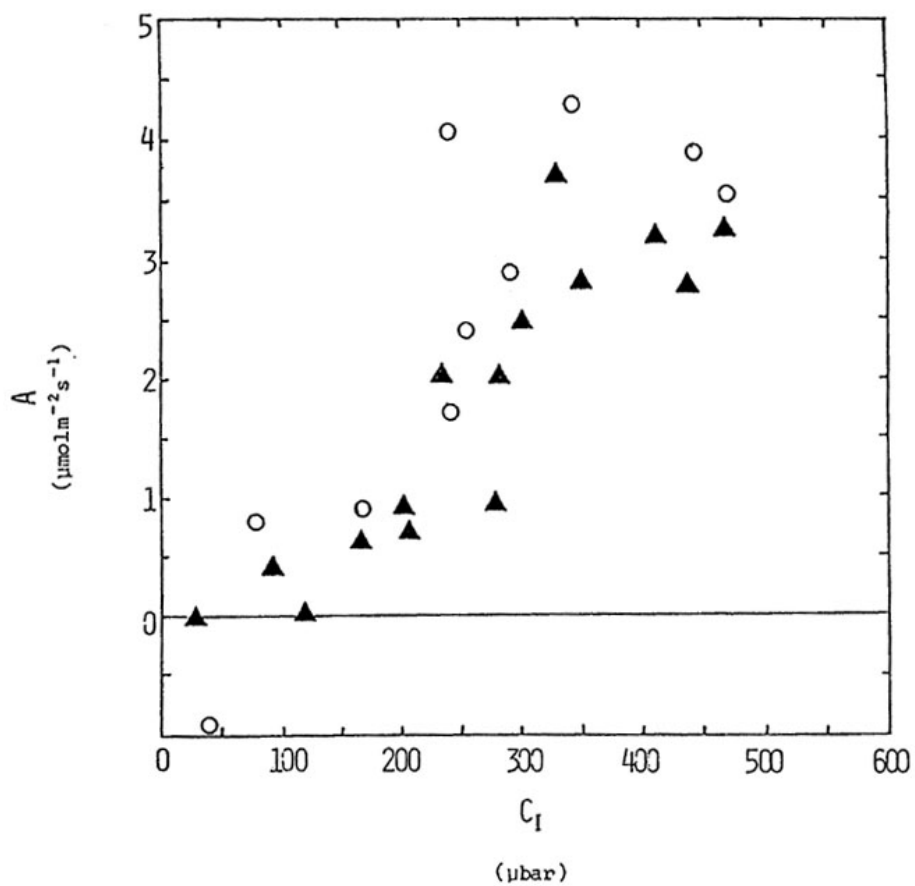


Figura 34. Respuesta  $A/C_i$  para *Hypochoeris setosus* durante la época seca para las dos altitudes. (▲) Piedras Blancas ( $A = -2.87 \times 10^{-5} C_i^2 + 0.025 C_i - 1.70$ ,  $r^2 = .79$ ), (○) Mucubají ( $A = -7.96 \times 10^{-6} C_i^2 + 0.0127 C_i - .9913$ ,  $r^2 = .81$ ).

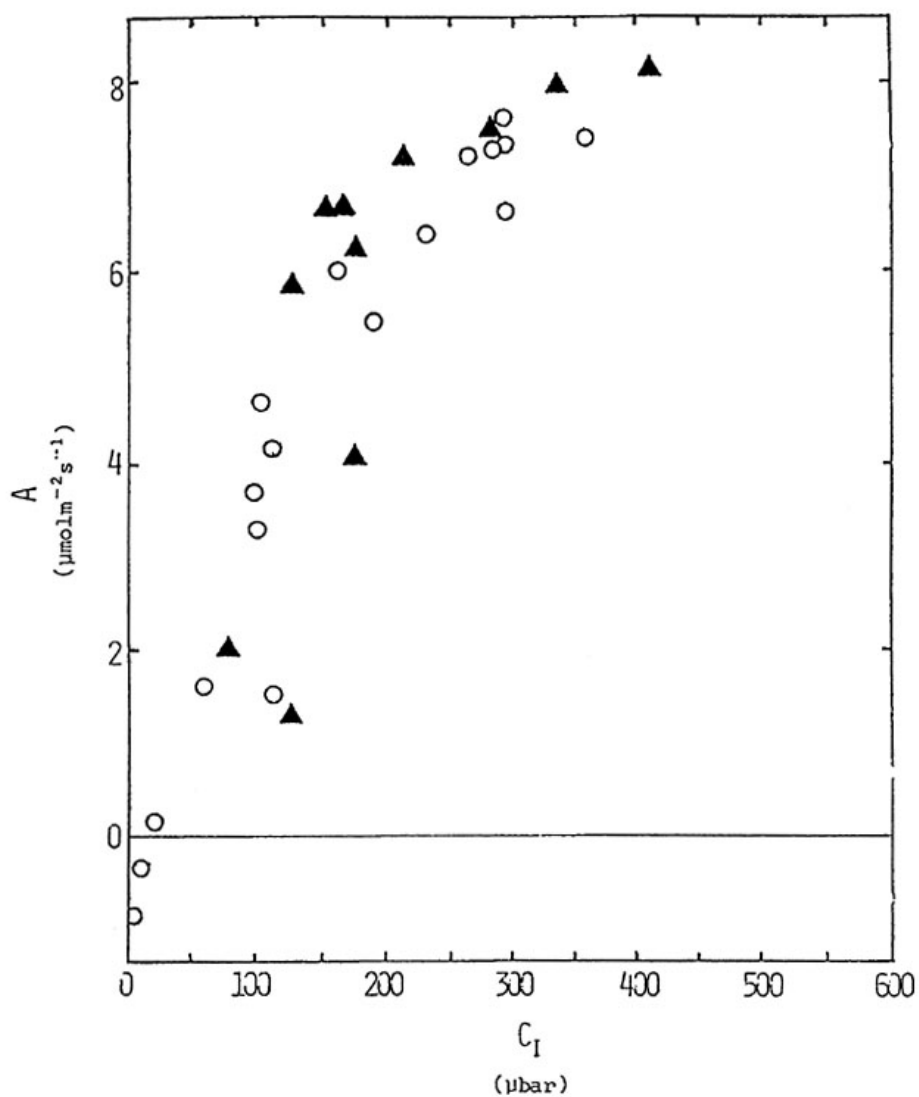


Figura 35 . Relación  $A/C_i$  para *Calandrinia acaulis* durante la época húmeda para las dos altitudes. (▲) Piedras Blancas ( $A = -6.71 \times 10^{-5} C_i^2 + .0466 C_i - .7061$ ,  $r^2 = .88$ ), (○) Mucubajf ( $A = -7.28 \times 10^{-5} C_i^2 + .050 C_i - .620$ ,  $r^2 = .92$ ).

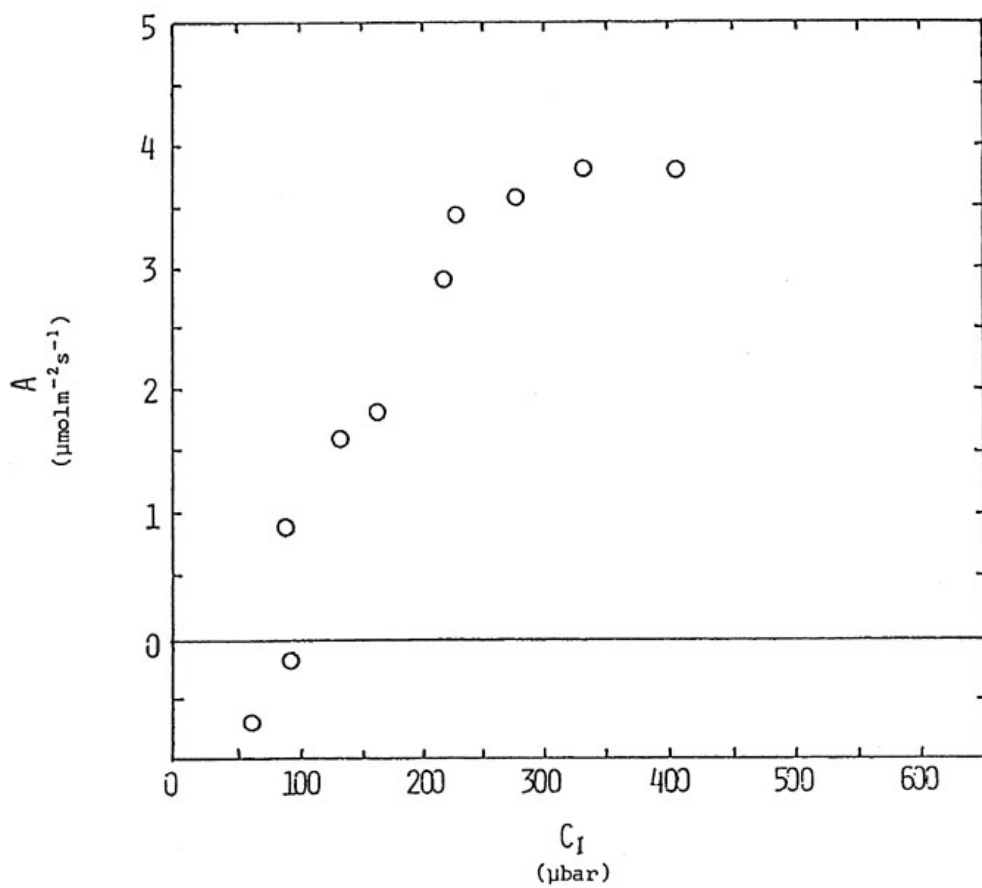


Figura 36. Relación  $A/C_i$  para *Calandrinia acaulis* durante la época húmeda en Piedras Blancas ( $A = -5.58 \times 10^{-5} C_i^2 + .038 C_i - 2.677$ ,  $r^2 = .96$ ).

diferencias significativas entre las dos altitudes inferiores y la de Piedras Blancas para la época húmeda, mientras que para la seca hay diferencias entre Los Plantíos y las dos superiores, las cuales muestran valores similares. Para la época húmeda se observa un aumento en la pendiente en la fase inicial de la curva  $A/C_i$  ( $dA/dC_i$ ) para la época húmeda, lo que nos sugiere que la eficiencia de carboxilación para esta especie aumenta con la altitud. Durante la época seca se diferencian claramente las dos altitudes inferiores con la de Piedras Blancas, mostrando esta última una pendiente superior la cual indica que también durante esta época la eficiencia de carboxilación es mayor a mayor altitud. Por último y como era de esperarse, en relación a la limitación estomática hay diferencias importantes entre épocas. Para la época húmeda, la limitación estomática no sobrepasa un 11 %, mientras que para la época seca esta limitación varía entre un 28 Y 51% dependiendo de la altitud.

Estos resultados nos indican, que en *Hypericum laricifolium* el componente estomático influye de manera importante sobre la tasa fotosintética durante la época seca, es decir, que el cierre estomático para reducir las pérdidas de agua durante esta época afectan la tasa fotosintética a través de una disminución en la concentración de CO<sub>2</sub> interno. En cambio para la época húmeda, la limitación estomática observada (entre un 5 y 11 %) sugiere que las bajas tasas fotosintéticas son generadas por la limitación en la capacidad de regenerar el sustrato, RuBP

Tabla 4. Asimilación máxima ( $A_{max}$ ), concentración interna de  $CO_2$  operacional ( $Ci_{op}$ ), relación  $CO_2$  interno/ $CO_2$  ambiental ( $Ci/Ca$ ), eficiencia de carboxilación ( $dA/dCi$ ), limitación estomática (LE) y temperatura foliar ( $t_f$ ) para *Hypericum laricifolium* durante las dos épocas y a lo largo del gradiente altitudinal.

EPOCA HUMEDA	$A_{max}$ ( $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ )	$Ci_{op}$ ( $\mu bar$ )	$Ci/Ca$	$dA/dCi$	LE (%)	$t_f$ ( $^{\circ}C$ )
Los Plantíos (2950 m)	4.65 $\pm$ .28	206 $\pm$ 6	.884	.0083	11.2	14.3 $\pm$ .4
Mucubají (3550 m)	3.80 $\pm$ .26	205 $\pm$ 2	.884	.0111	5.7	12.8 $\pm$ .2
P. Blancas (4200 m)	4.57 $\pm$ .26	178 $\pm$ 13	.942	.0184	7.5	13.8 $\pm$ .6
EPOCA SECA						
Los Plantíos (2950 m)	3.50 $\pm$ .03	199 $\pm$ 11	.759	.0097	28.8	17.7 $\pm$ .4
Mucubají (3550 m)	2.80 $\pm$ .41	152 $\pm$ 6	.624	.0088	50.9	17.5 $\pm$ .1
P. Blancas (4200 m)	2.90 $\pm$ .37	140 $\pm$ 6	.636	.0158	43.8	15.4 $\pm$ .2

(componentes mesofílicas) . Las diferencias en la temperatura foliar entre las dos épocas podrían ser las responsables de la disminución en la tasa fotosintética en esta especie. Al analizar el efecto que puede tener este aumento de temperatura entre épocas (tabla 4) mediante las curvas de asimilación de CO<sub>2</sub>-temperatura foliar (capítulo III, Rada *et al.* 1992), se encuentra que el aumento de temperatura resultaría en una disminución de un 13%, aproximadamente, en la tasa fotosintética para ambas altitudes (Los Plantíos y Piedras Blancas). La disminución de la tasa fotosintética observada para estas dos altitudes equivale a un 25% para Los Plantíos y de un 37% para Piedras Blancas, porcentajes superiores a los que las variaciones de la temperatura foliar podrían explicar y por lo tanto esta disminución debe ser el resultado del importante cambio que se observa en la limitación estomática. Por otra parte, la eficiencia de carboxilación permanece igual o disminuye de la época húmeda a la seca.

*Espeletia schultzii* presenta resultados en términos de asimilación máxima contrarios a los descritos para *H. laricifolium* (tabla 5). Por una parte, existe una disminución significativa en la tasa máxima de asimilación a lo largo del gradiente para ambas épocas. Por otra parte, no se observan diferencias significativas entre las tasas máximas si comparamos entre épocas para las altitudes extremas. En Mucubají, las diferencias podrían explicarse a través de los cambios de temperatura que se observan para la especie. Para las altitudes

Tabla 5. Asimilación máxima ( $A_{max}$ ), concentración interna de  $CO_2$  operacional ( $Ci_{op}$ ), relación  $CO_2$  interno/ $CO_2$  ambiental ( $Ci/Ca$ ), eficiencia de carboxilación ( $dA/dCi$ ), limitación estomática (LE) y temperatura foliar ( $t_f$ ) para *Espeletia schultzii* durante las dos épocas y a lo largo del gradiente altitudinal.

EPOCA HUMEDA	$A_{max}$ ( $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ )	$Ci_{op}$ ( $\mu bar$ )	$Ci/Ca$	$dA/dCi$	LE (%)	$t_f$ ( $^{\circ}C$ )
Los Plantíos (2950 m)	4.25 $\pm$ .36	195 $\pm$ 8	.823	.0071	12.6	16.4 $\pm$ .6
Mucubají (3550 m)	3.63 $\pm$ .11	194 $\pm$ 3	.894	.0107	4.6	15.1 $\pm$ .4
P. Blancas (4200 m)	2.45 $\pm$ .53	183 $\pm$ 3	.917	.0098	5.6	15.8 $\pm$ .5
EPOCA SECA						
Los Plantíos (2950 m)	4.12 $\pm$ .27	198 $\pm$ 11	.757	.0104	34.8	18.7 $\pm$ .3
Mucubají (3550 m)	3.00 $\pm$ .46	166 $\pm$ 10	.667	.0112	38.6	18.5 $\pm$ .2
P. Blancas (4200 m)	2.75 $\pm$ .14	160 $\pm$ 17	.729	.0154	33.3	16.4 $\pm$ .2

extremas, los cambios de temperatura entre una época y la otra explicarían cerca de un 10% de la disminución de la tasa fotosintética. Si un factor similar se tomara en cuenta para Mucubají, las diferencias en las tasas máximas de asimilación no serían significativas. Por otra parte, los valores de  $C_i$  operacional son similares para todas las altitudes durante la época húmeda, mientras que para la seca se observan diferencias entre Los Plantíos y las dos altitudes superiores.

En cuanto a la eficiencia de carboxilación, para la época húmeda se puede diferenciar Los Plantíos de las otras dos altitudes, observando se pendientes mayores para las altitudes superiores. Durante la época seca se observa un patrón mas claro, aumentando la eficiencia de carboxilación a medida que ascendemos. Por otra parte, es importante notar que la eficiencia de carboxilación es mayor para la época seca que para la húmeda. En relación a la limitación estomática, observamos que también aumenta durante la época seca. A pesar de este aumento en la limitación estomática, como mencionamos anteriormente, la tasa fotosintética no fue afectada lo que significa que no hubo una inhibición en la regeneración de RuBP. Nuestros resultados de aumento en la eficiencia de carboxilación con la altitud para estas dos especies del estrato superior son apoyados por los de Körner y Diemer (1987), Körner *et al.* (1988) y Woodward (1986). Estos autores sugieren que este aumento en la eficiencia de carboxilación en plantas de montaña es una respuesta a la disminución de la presión parcial de

CO<sub>2</sub> ya que este factor puede estar limitando la distribución de las plantas en estos ambientes.

Las especies del estrato inferior, *H. setosus* y *C. acaulis*, muestran una reducción importante en la tasa máxima de fotosíntesis, entre épocas, la primera de ellas (tabla 6) con una disminución de más del 50% para ambas altitudes. Esta reducción es difícil de explicar ya que para *H. setosus*, en Mucubají, las temperaturas a las cuales se llevaron a cabo las curvas A/C<sub>i</sub> se encuentran cerca de su punto de compensación para esta altitud (figura 10), y las tasas fotosintéticas obtenidas son similares a las máximas obtenidas en las curvas A/temperatura foliar. En Piedras Blancas, el aumento de temperatura solo explica un 14% de la reducción obtenida en la tasa de asimilación, mientras que la disminución fue de un 51 %. Sin embargo, la limitación estomática aumenta de un 14.5% para la época húmeda a un 50.2% para la seca. Para la época húmeda no se observaron diferencias en la eficiencia de carboxilación, mientras que para la seca esta eficiencia muestra un aumento importante. Las tasas asimilatorias entre altitudes, para ambas épocas, son similares.

Finalmente, *Calandrinia acaulis* no mostró diferencias significativas en ninguno de los parámetros si comparamos las altitudes durante la época húmeda (tabla 7). En Piedras Blancas, al igual que la otra especie del estrato inferior, se encuentra una importante disminución de la tasa fotosintética entre épocas

Tabla 6. Asimilación máxima ( $A_{max}$ ), concentración interna de  $CO_2$  operacional ( $Ci_{op}$ ), relación  $CO_2$  interno/ $CO_2$  ambiental ( $Ci/Ca$ ), eficiencia de carboxilación ( $dA/dCi$ ), limitación estomática (LE) y temperatura foliar ( $t_f$ ) para *Hypochoeris setosus* durante las dos épocas y a lo largo del gradiente altitudinal.

EPOCA HUMEDA	$A_{max}$ ( $mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ )	$Ci_{op}$ (bar)	$Ci/Ca$	$dA/dCi$	LE (%)	$t_f$ ( $^{\circ}C$ )
Mucubají (3550 m)	7.90 $\pm$ .78	188 $\pm$ 9	.869	.0338	7.1	19.3 $\pm$ .5
P. Blancas (4200 m)	7.73 $\pm$ .63	160 $\pm$ 5	.793	.0336	14.5	17.5 $\pm$ .9
EPOCA SECA						
Mucubají (3550 m)	3.30 $\pm$ .47	133 $\pm$ 11	.548	.0088	65.6	21.7 $\pm$ .3
P. Blancas (4200 m)	3.77 $\pm$ .39	138 $\pm$ 14	.602	.0148	50.2	21.0 $\pm$ .4

Tabla 7. Asimilación máxima ( $A_{max}$ ), concentración interna de  $CO_2$  operacional ( $Ci_{op}$ ), relación  $CO_2$  interno/ $CO_2$  ambiental ( $Ci/Ca$ ), eficiencia de carboxilación ( $dA/dCi$ ), limitación estomática (LE) y temperatura foliar ( $t_f$ ) para *Calandrinia acualis*, durante las dos épocas y a lo largo del gradiente altitudinal.

EPOCA HUMEDA	$A_{max}$ ( $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ )	$Ci_{op}$ ( $\mu bar$ )	$Ci/Ca$	$dA/dCi$	LE (%)	$t_f$ ( $^{\circ}C$ )
Mucubají (3550 m)	8.00 $\pm$ .99	190 $\pm$ 8	.874	.0366	8.3	18.5 $\pm$ .5
P. Blancas (4200 m)	7.28 $\pm$ 1.23	177 $\pm$ 9	.870	.0323	10.0	16.1 $\pm$ 1.1
EPOCA SECA						
Mucubají (3550 m)	--	--	--	--	--	--
P. Blancas (4200 m)	3.90 $\pm$ .24	170 $\pm$ 4	.763	.0261	25.7	18.2 $\pm$ .3

(reducción de un 47% de húmeda a seca). En relación a la eficiencia de carboxilación, observamos que hay una disminución en la pendiente y el cambio en la limitación estomática es significativamente menor al observado para las otras tres especies.

El conjunto de resultados indica que el estrés hídrico ejerce su efecto más severo sobre las especies del estrato inferior. Las tasas máximas de asimilación (equivalentes a la máxima capacidad de regenerar RuBP) disminuye significativamente en las dos rosetas acaules, entre la época húmeda y la seca. Esta variación no es tan marcada en *H. laricifolium* y no existe en *H. schultzii*.

La revisión de varias respuestas  $A/C_i$  muestra que el  $C_i$  operacional se mantiene cerca del punto de inflexión de la curva. de tal manera que un aumento de  $C_i$  producido por una disminución en las limitaciones de la fase gaseosa, sólo tendría un efecto menor sobre  $A$  (Long y Hallgren 1985). Además, la concentración interna de  $CO_2$  nos da una idea de la dinámica de los cambios en la importancia relativa de los procesos estomáticos o del mesófilo que limitan a  $A$ , al imponerse un estrés, por ejemplo, de temperatura o hídrico. Una disminución en  $C_i$  implica un aumento en la limitación estomática, mientras que un aumento indica que las limitaciones del mesófilo juegan un papel más importante en la reducción de  $A$ . En general, observamos un descenso importante en el  $C_i$  operacional para las especies del estrato superior. La relación  $C_i/C_a$  no

mostró tendencias claras, aunque se ha descrito una disminución en  $C_i/C_a$  y un aumento en la eficiencia de carboxilación con incrementos en la altitud (Körner y Diemer 1987, Körner *et al.* 1988). Estos autores indican que el aumento de la capacidad fotosintética por unidad de área foliar se debe a un aumento en el grosor foliar y del contenido de nitrógeno, y, esto explicaría el descenso en la relación  $C_i/C_a$ . Por otra parte, en *Metrosideros polymorpha* no disminuye la relación  $C_i/C_a$  a lo largo de una transecta altitudinal, pero si se reduce el contenido de nitrógeno (Vitousek *et al.* 1990).

Si la conductancia foliar disminuye en mayor grado que la capacidad fotosintética como respuesta a cualquier factor, la relación  $C_i/C_a$  también disminuye (Farquhar *et al.* 1982). Schulze (1986) sugiere que la conductancia foliar es más sensible que la fotosíntesis al estado hídrico del suelo. En nuestro caso, el estrés hídrico produce una disminución en la relación entre  $C_i/C_a$  entre épocas. Y, los resultados tanto de intercambio de gases como los de las curvas  $A/C_i$  muestran que el estrés hídrico afecta más a la conductancia foliar que a la capacidad fotosintética. En las dos especies del estrato superior, la relación  $C_i/C_a$  tiende a permanecer igual o a aumentar con la altitud durante la época húmeda. Vitousek *et al.* (1990) indican que incrementos en la altitud deben producir un aumento en esta relación debido a que, generalmente, la tasa fotosintética disminuye mientras que la conductancia foliar aumenta con una disminución de

la presión parcial de  $\text{CO}_2$ . En resumen, los resultados de esta sección muestran: en relación a  $C_i/C_a$ , no existe una tendencia clara en términos del gradiente, aunque es clara su disminución de una época a la otra. A pesar de no obtenerse una disminución clara de  $C_i/C_a$ , se observa una disminución del  $C_i$  operacional a lo largo del gradiente y de época húmeda a la seca. La limitación estomática aumenta para todas las especies, en un mayor o menor grado, de la época húmeda a la seca. y por último, la tasa fotosintética se ve afectada por el estrés hídrico natural en un mayor grado en las dos especies del estrato inferior, y en un menor grado en *Hypericum laricifolium*. *Espeletia schultzii* no muestra diferencias importantes. A lo largo del gradiente, esta última especie se ve afectada en términos de su capacidad fotosintética, mientras que las otras tres especies no muestran diferencias significativas.

## Capítulo VII:

### Discusión general y conclusiones

Los resultados obtenidos de este trabajo nos permiten, por una parte, conocer y por otra parte, comparar las distintas especies en relación a sus respuestas adaptativas para sobrevivir a los distintos estreses (temperatura, humedad y baja disponibilidad de CO<sub>2</sub>), presentes en su ambiente. Estas adaptaciones se manifiestan a través de las distintas características ecofisiológicas que cada una de ellas presenta.

*Hypericum laricifolium* no parece ser afectada, en términos de asimilación de CO<sub>2</sub> y eficiencia en el uso del agua, por los cambios producidos por la disponibilidad de CO<sub>2</sub> con la altitud. Las asimilaciones máximas para esta especie, cuando no está sometida a estrés hídrico son las mismas en diferentes altitudes. Por otra parte, la temperatura óptima para fotosíntesis se desplazó desde 13.9°C en Los Plantios a 8.3°C en Piedras Blancas, equivalente a una disminución de .43°C/100 m y similar al cambio de temperatura media anual entre los dos sitios (.40°C/100m) (Sarmiento 1986). De esta manera, se puede

inferir que esta planta adapta su maquinaria fotosintética, de tal forma que los cambios de temperatura no afectan significativamente los procesos metabólicos y enzimáticos de la fotosíntesis. A lo largo del gradiente la limitación estomática es baja, indicando que la apertura y cierre estomático no está influyendo de manera importante sobre los procesos de asimilación de CO<sub>2</sub>. Aunque se encuentra que la concentración interna de CO<sub>2</sub> disminuye entre las altitudes extremas, la asimilación máxima de CO<sub>2</sub> para estas dos altitudes es similar (4.6 μmolm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>). Este "plateau", donde A<sub>max</sub>=J<sub>max</sub>, el cual refleja la capacidad máxima de regeneración de RuBP, nos indica que no existe ningún tipo de inhibición en esta capacidad de regenerar RuBP a lo largo del gradiente, observándose un aumento significativo en la eficiencia de carboxilación, la cual puede compensar la disminución en la concentración interna de CO<sub>2</sub> y como resultado se obtienen tasas de asimilación similares para ambas altitudes. El efecto del estrés hídrico sobre la respuesta estomática y fotosintética de *Hypericum laricifolium*, es notable cuando comparamos épocas. La tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> máxima se reduce entre un 25 y 35% entre la húmeda y la seca lo cual probablemente se deba al aumento significativo que se observa en la limitación estomática (entre 6 y 11 % para la época húmeda y entre 29 y 51 % para la seca) a lo largo del gradiente, que produce una disminución en la concentración interna de CO<sub>2</sub> durante este periodo de baja disponibilidad de agua

y en consecuencia una disminución de la tasa de asimilación. Aunque las eficiencias en el uso de agua ( $A/G_s$  y  $A/E$ ) permanecen constantes a lo largo del gradiente, ellas muestran un aumento de la época húmeda a la seca que junto a la menor concentración interna de  $CO_2$  indica que el cierre estomático es más fuerte que la disminución en la tasa de asimilación. Entre épocas no se observa un aumento en la eficiencia de carboxilación que pueda compensar la disminución en  $C_i$  y  $G_s$ .

El comportamiento de *Espeletia schultzii*, la otra especie del estrato superior, muestra algunas diferencias con respecto a *Hypericum laricifolium*. La tasa de asimilación de  $CO_2$  disminuye significativamente (reducción de un 70% aproximadamente entre Los Plantíos y Piedras Blancas), aún en condiciones de alta disponibilidad de agua y temperaturas foliares dentro del rango del 85% de la temperatura óptima para la fotosíntesis de esta especie (Rada *et al.* 1992). Por otra parte, las tasas de asimilación máximas son similares para ambas altitudes, si se consideran las curvas  $A$ /temperatura foliar y  $A/C_j$ . Ambos resultados nos sugieren que a lo largo del gradiente altitudinal la disminución de la presión parcial de  $CO_2$  juega un papel determinante sobre la tasa de asimilación de  $CO_2$ . Si bien la reducción de la presión parcial de  $CO_2$  puede limitar la distribución de las plantas de alta montaña (Körner *et al.* 1991), estas pueden responder a esta reducción aumentando la eficiencia de carboxilación (Woodward 1986, Körner

y Diemer 1987) como sería el caso en *H. laricifolium*. Sin embargo, *E. schultzii* no muestra un aumento en la eficiencia de carboxilación cuando incrementa la altitud, lo cual podría explicar la disminución en la tasa de asimilación a lo largo del gradiente.

En relación a los cambios de temperatura con la altitud se observa también, un desplazamiento de la temperatura óptima para fotosíntesis desde 11.5°C en Los Plantíos a 8.0°C en Piedras Blancas, lo que implica que esta planta se ha adaptado a los cambios de temperatura que ocurren a lo largo del gradiente. Las eficiencias en el uso del agua no muestran diferencias a lo largo del gradiente, lo cual era de esperarse bajo condiciones de alta disponibilidad de agua en el suelo.

La limitación estomática es baja para las tres altitudes. Por otra parte,  $C_i$  muestra una leve reducción entre Los Plantíos y Piedras Blancas, y parece haber una inhibición en términos de la capacidad máxima de regeneración de RuBP a lo largo del gradiente.

Entre épocas, *E. schultzii* muestra un aumento importante en la eficiencia de carboxilación para Los Plantíos y Piedras Blancas. A pesar de este aumento en eficiencia, este no compensa el efecto de la limitación estomática y la disminución de  $C_i$  que resultan en una disminución de la tasa de asimilación. Aunque distintos autores (Smith y Nobel 1977, Ehleringer y Björkman 1978,

Ehleringer *et al.* 198 1) encontraron que la pubescencia foliar en ambientes áridos y cálidos disminuye la absorción de la radiación solar, reduce la temperatura foliar y por lo tanto la tasa transpiratoria, Meinzer y Goldstein (1984) sugieren que en el género *Espeletia* la pubescencia influye sobre la temperatura foliar a través de un aumento de la resistencia de la capa límite a la transferencia de calor. Estos autores indican que una característica de esta naturaleza tiene un valor adaptativo en ambientes de alta montaña tropical donde la temperatura del aire es subóptima para distintos procesos metabólicos y fotosintéticos. Hasta que punto esta pubescencia es de valor adaptativo en relación a los procesos fotosintéticos queda en duda por las siguientes razones:

1) La temperatura foliar promedio para *Espeletia schultzii* en Piedras Blancas durante la época húmeda fue de aproximadamente 13.5°C, mientras que la temperatura óptima para la fotosíntesis a esta altitud es de 7.9°C. Esto significa que si la pubescencia produce un calentamiento foliar durante el día, este resultaría negativo para el balance de carbono debido a que aleja a la temperatura foliar del óptimo para fotosíntesis. En el caso particular de *E. schultzii* donde el grosor de la pubescencia aumenta con la altitud implica que la resistencia a la difusión de CO<sub>2</sub> también aumenta en Piedras Blancas. La suma de estos dos efectos necesariamente tiene que producir un efecto negativo sobre el balance de carbono de esta planta. 2) Las hojas de *Hypericum laricifolium*, a pesar de no

tener pubescencia, se comportan de una manera muy similar a *E. schultzii*; muestra temperaturas foliares promedio de aproximadamente 13°C y una temperatura óptima para fotosíntesis de 8.3°C. 3) Se podría sugerir que la forma en que están adheridas las hojas de *H. laricifolium* al tallo podrían producir un efecto similar al que produce la pubescencia en *E. schultzii* y por lo tanto sus características similares en relación a la temperatura foliar y temperatura óptima para fotosíntesis. Sin embargo, *Senecio jormosus* (Asteraceae), especie con hojas glabras de similar tamaño a las de *E. schultzii* muestra un promedio de temperatura foliar de 12.5°C y una temperatura óptima para fotosíntesis de 10.8°C (Rada, Azócar y González, datos no publicados). Es decir que tres especies dentro de un mismo ambiente que tienen hojas con características diferentes, muestran temperaturas foliares similares siendo *E. schultzii* la que muestra la menor temperatura óptima para la fotosíntesis lo que sugiere que debe estudiarse con mayor detalle la influencia de la pubescencia en esta especie y si es el de aumentar la temperatura foliar, estudiar sobre que procesos se produce esta influencia.

Los resultados indican que las especies del estrato inferior, *Hypochoeris setosus* y *Calandrinia acaulis*, no parecen afectadas en términos de asimilación de CO<sub>2</sub> a lo largo del gradiente altitudinal. En *H. setosus* los valores de asimilación máxima oscilan entre 5.5 y 8  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  para Mucubají y entre 6 y

$8 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  para Piedras Blancas; la eficiencia de carboxilación se mantiene constante en las dos altitudes y la limitación estomática es constante y baja. Las respuestas de *C. acaulis* a lo largo del gradiente son similares a las de *H. setosus*, indicando que ambas especies del estrato inferior se comportan de la misma manera tanto en Mucubají como en Piedras Blancas, en relación a temperatura y disponibilidad de  $\text{CO}_2$ . Sin embargo, ambas especies son afectadas drásticamente a consecuencia del estrés hídrico. La tasa de asimilación máxima se reduce en un 75% aproximadamente entre épocas. En *H. setosus*, la limitación estomática aumenta significativamente (7 y 15% para la época húmeda y 50 y 60% para la seca para Mucubají y Piedras Blancas, respectivamente). Esto trae como consecuencia una importante disminución en  $C_j$ . Sumado a esto, la eficiencia de carboxilación disminuye de la época húmeda a la seca. En *C. acaulis*, la limitación estomática aumenta en menor grado (10 a 26% entre época húmeda y seca para Piedras Blancas, respectivamente). También disminuyen  $C_j$  y la eficiencia de carboxilación, pero en menor grado que la otra especie.

Se puede resumir el comportamiento de las distintas especies de acuerdo a la manera en que se adaptan a los tres estreses que se estudian en este trabajo. En relación a la temperatura tenemos que las especies del estrato superior se diferencian de las del inferior claramente, es decir, estas especies se adaptan al microambiente donde se encuentran. *Hypericum laricifolium* y *Espeletia schultzei*

están acopladas a las disminuciones de la temperatura del aire a lo largo del gradiente y por lo tanto, sus temperaturas óptimas para fotosíntesis siguen muy de cerca estos cambios de la temperatura del aire. Por otra parte, *Hypochoeris setosus* y *Calandrinia acaulis* son influenciadas totalmente por la temperatura de la superficie del suelo y como consecuencia encontramos que la temperatura óptima para fotosíntesis permanece igual o aumenta a lo largo del gradiente para estas últimas especies. Estos aumentos de temperatura se deben a que las temperaturas del sustrato desnudo en Piedras Blancas pueden alcanzar valores muy superiores a los encontrados en Mucubají. Resultados similares han sido descritos para otras plantas que crecen a nivel del suelo en los Alpes (Körner y Diemer 1987). Podemos concluir esta parte citando a Körner y Larcher (1988): "un análisis de la dependencia de los procesos en plantas de la temperatura arrojarán resultados diferentes dependiendo del tipo de proceso (actividad diurna o nocturna) considerado", y quizás más importante, "áreas típicamente clasificadas como climas mos no son necesariamente "mos" para todas las plantas y sus funciones respectivas". Nuestros resultados apoyan la conclusión de estos autores quienes sugieren que la tasa fotosintética en plantas de la alta montaña no es significativamente afectada por la temperatura.

En relación al estrés hídrico, son afectadas en mayor grado las especies del estrato inferior en comparación a las del superior. Los resultados de *H. setosus*

y *C. acaulis* muestran como acentúan su control estomático y disminuyen sus tasas fotosintéticas hasta el punto en el cual eliminan la biomasa aérea debido a un balance negativo de CO<sub>2</sub> durante la época seca. Si comparamos las dos especies del estrato superior, tenemos que *E. schultzii* es menos tolerante que *H. laricifolium*. La primera de estas especies mantiene potenciales hídricos bastante positivos a través de un severo control estomático y utilizando el agua medular durante la época seca.

La disminución de la presión parcial de CO<sub>2</sub> con la altitud no parece afectar a tres de las especies estudiadas, *Hypericum laricifolium*, *Hypochoeris setosus* y *Calandrinia acaulis*. *H. laricifolium* resuelve el problema de la baja disponibilidad de CO<sub>2</sub> ambiental aumentando la eficiencia de carboxilación, mientras que las dos especies del estrato inferior no muestran un aumento en la eficiencia de carboxilación y aún así su capacidad fotosintética no parece estar afectada por cambios de la presión parcial de CO<sub>2</sub> con la altitud. Estos resultados apoyan la hipótesis planteada de que la disponibilidad de CO<sub>2</sub> cerca del suelo es mayor que en el estrato superior debido a la respiración de microorganismos que participan en los procesos de descomposición que ocurren en este y de aquí que las dos especies que crecen a nivel del suelo muestran comportamientos similares a lo largo del gradiente. En *Espeletia schultzii* si se encuentra una disminución en la tasa de asimilación, que, por los resultados discutidos anteriormente

pareciera ser producto de esta disminución. Además, el grosor de la pubescencia foliar aumenta significativamente con la altitud (Meinzer *et al.* 1985), lo cual agrega una resistencia a la difusión de CO<sub>2</sub> desde el ambiente a los espacios intercelulares que puede ser la responsable de la disminución de la tasa fotosintética.

Los efectos de los diferentes estreses, baja disponibilidad de CO<sub>2</sub> en particular, sobre la vegetación natural generalmente son sobreestimados cuando se modelan por separado y en base a respuestas en el laboratorio (Körner 1988). Para finalizar este trabajo, trataremos de reunir las distintas respuestas a los estreses estudiados para presentar las características generales de las diferentes formas de vida que les han permitido conquistar estos ambientes extremos. *Espeletia schullzii* puede considerarse como un ejemplo clásico de una forma de vida que ha logrado establecerse en la alta montaña tropical a través de la evolución e integración de una serie de características adaptativas a lo largo de gradientes altitudinales (Monasterio y Sarmiento 1991). Por una parte, esta especie ha desarrollado mecanismos de evasión a las temperaturas congelantes; estructuras aislantes que protegen el tallo (hojas marcescentes) y la yema (movimientos nictinásticos) (Smith y Young 1987, Rada 1983, Rada *et al.* 1985), y sobreenfriamiento de las hojas, únicos tejidos que están expuestos a las bajas temperaturas nocturnas (Rada *et al.* 1985, Goldstein *et al.* 1985, Rada *et al.*

1987). Las hojas marcescentes cumplen una función adicional como reservorio de nutrientes, evidenciado por la existencia de una abundante comunidad de descomponedores, lo que sugiere una continua liberación de la fracción soluble de los nutrientes foliares y que son lavados hasta la base del tallo (Monasterio y Sarmiento 1991). Estas autoras encuentran un desarrollo de finas raicillas sobre la capa de hojas marcescentes de tal manera que los nutrientes son reutilizados. Esto lleva a un gasto menor en producción de un extenso sistema radicular necesario en ambientes pobres en nutrientes y a su vez una mejora en el presupuesto de carbono (Monasterio y Sarmiento 1991). La capacidad de retener agua en su médula le permite a la planta comenzar el intercambio de gases a primeras horas de la mañana cuando el agua del suelo está congelada (Goldstein *et al.* 1984) Y durante el periodo de sequía. Nuestros resultados muestran que esta especie mantiene potenciales hídricos foliares más positivos que cualquiera de las otras especies estudiadas. El mantenimiento de un balance hídrico positivo trae como consecuencia una mayor apertura estomática y, por lo tanto, también una mejora en el presupuesto de carbono. Según el modelo de Monasterio y Sarmiento (1991) para el género *Espeletia* y los resultados de Goldstein y Meinzer (1984) y Meinzer y Goldstein (1986), la pubescencia foliar aumenta la resistencia de la capa límite, lo que lleva a un aumento de la temperatura foliar diurna y como consecuencia un acercamiento a la temperatura óptima para

fotosíntesis. Como fue mencionado anteriormente, nuestros resultados no coinciden con los de estos modelos.

Cada característica morfológica y fisiológica, en *E. schultzii* parece estar involucrada en una diversidad de funciones relacionadas con el fin de superar los distintos estreses ambientales tales como bajas temperaturas, estrés hídrico o baja disponibilidad de nutrientes, de esta manera sobreviviendo a través de la optimización en el uso de los recursos críticos (Monasterio y Sarmiento 1991). Sin embargo, *Hypericum laricifolium* es un ejemplo contrastante ya que prácticamente no presenta ningún tipo de característica morfológica especial y a pesar de esto muestra una distribución altitudinal mas amplia que *E. schultzii*. *H. laricifolium* muestra mecanismos de evasión a través del sobreenfriamiento ( 8°C a -9°C en tallo y hojas) (Squeo *et al.* 1992), lo que le permite sobrevivir a las bajas temperaturas nocturnas. Por otra parte, esta especie es mas tolerante al estrés hídrico, lo que le permite mantener los estomas abiertos durante períodos de menor disponibilidad de agua en el suelo y de esta manera obtener un balance de carbono positivo. Es posible que esta especie ajuste osmoticamente durante la época seca para poder mantener este balance de carbono positivo sin correr el peligro de perder turgor. Es interesante observar como dos especies que crecen en un mismo estrato, pero de diferentes formas de vida, enfrentan la rigurosidad del ambiente de manera totalmente distinta.

Ambas especies del estrato inferior, y pertenecientes a una misma forma de vida muestran comportamientos similares: adaptación del aparato fotosintético a temperaturas foliares altas por estar cerca del suelo, altas tasas de asimilación durante el período de crecimiento, latencia durante un par de meses de la época seca y tolerancia al estrés hídrico leve durante el principio de la época seca y luego evasión al perder la biomasa aérea durante el resto de esta época. A pesar de que los mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes no han sido estudiados detalladamente para estas dos especies, ambas se comportan como especies tolerantes según lo descrito por Azócar *et al.* (1988) Y Squeo *et al.* (1992).

En general, las tasas fotosintéticas descritas en este trabajo son bajas para todas las especies si se comparan con formas de vida similares (ver capítulo IV, Schulze *et al.* 1985, Kömer y Diemer 1987, Kömer y Larcher 1988). Estas bajas tasas fotosintéticas pueden estar relacionadas a un estado nutricional pobre (Schulze y Hall 1982) especialmente en nitrógeno. La disponibilidad de algunos nutrientes dentro del ecosistema páramo lo coloca dentro del rango típico de ecosistemas más pobres en nutrientes (Monasterio y Sarmiento 1991). Por lo tanto, estudios mas detallados del contenido de nitrógeno y de la anatomía foliar en estas especies son necesarios para apoyar los resultados obtenidos en este estudio.

## Referencias

Azócar A y Monasterio M (1980) Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el Páramo de Mucubají. En: Monasterio M, ed, *Estudios Ecológicos de los Páramos Andinos*, Universidad de los Andes, Mérida, pp 255-262.

Azócar A, Rada F y Goldstein G (1988) Freezing tolerance in *Draba chionophila*, a 'miniature' caulescent rosette species. *Oecologia*, 75: 156-160.

Baruch Z (1979) Elevational differentiation in *Espeletia schultzii* (Compositae), a giant rosette plant of the venezuelan paramos. *Ecology*, 60: 85-98.

Baruch Z y Smith AP (1979) Morphological and physiological correlates of niche breadth in two species of *Espeletia* (Compositae) in the venezuelan Andes. *Oecologia*, 38: 71-82.

Billings WD, Clebsch EEC y Mooney HA (1961) Effect of low concentration of CO<sub>2</sub> on photosynthesis rates of two races of *Oxyria*. *Science*, 133: 1834.

Caemmerer S von y Farquhar CD (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153, 376-387.

Coe MJ (1967) The ecology of the alpine zone of Mt. Kenya. *Monographs in Biology* 17. The Hague: W Junk.

Cowan IR (1977) Stomatal behavior and environment. *Advances in Botanical Research*, 4: 117-122.

Cowan IR (1982) Water use and optimization of carbon assimilation. En: OL Lange, PS Nobel, CB Osmond y H Ziegler (eds) *Encyclopedia of Plant Physiology, Physiological Plant Ecology*, Vol 12B. Springer, Berlin. pp 589-613.

Cowan IR y Troughton JH (1971) The relative role of stomata in transpiration and assimilation. *Planta* 97, 325-336.

Cuatrecasas J (1979) Growth forms of the Espeletiinae and the correlation to vegetation types of the high tropical Andes. En: Larson K y Nielson LB, eds, *Tropical Botany*. New York: Academic Press, 397-410.

Ehleringer J (1983) Ecophysiology of *Amarantus palmeri*, a Sonoran Desert summer annual. *Oecologia* 57, 107-112.

Ehleringer J y Björkman O (1978) Pubescence and leaf spectral characteristics in a desert shrub, *Enceliafarinosa*. *Oecologia*, 36: 151-162.

Ehleringer J, Mooney HA, Gulmon SL y Rundel PW (1981) Parallel evolution of leaf pubescence in *Encelia* in coastal deserts of North and South America. *Oecologia*, 49: 38-41.

Fariñas M y Monasterio M (1980) La vegetación del Páramo de Mucubají. Análisis de ordenamiento y su interpretación ecológica. En: M Monasterio (ed) Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. pp 263-307.

Farquhar GD, Schulze ED y Küppers M (1980) Responses to humidity by stomata of *Nicotiana glauca* L. and *Corylus avellana* L. are consistent with the optimization of carbon dioxide uptake with respect to water loss. *Australian Journal of Plant Physiology* 7, 315-327.

Farquhar GD y Sharkey TD (1982) Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33: 317-345.

Farquhar GD, Wong Sc, Evans JR y Hubick KT (1989) Photosynthesis and gas exchange. En:

Field CB, Ball JT Y Berry JA (1989) Photosynthesis: principles and field techniques. En: Piercy RW, Ehleringer J, Mooney HA y Rundel PW, eds, *Plant Physiological Ecology: Field methods and instrumentation*. Chapman and Hall, pp 209-253.

Forseth IN y Ehleringer J (1983) Ecophysiology of two solar tracking desert winter annuals. III Gas exchange responses to light, CO<sub>2</sub> and VPD in relation to long-term drought. *Oecologia* 57, 344-351.

Gale J, (1972) Availability of COI for photosynthesis at high altitudes: theoretical considerations. *Ecology*, 53: 494-497.

Gale J, Kohl HC y Hagan RM (1966) Mesophyll and stomatal resistances affecting photosynthesis under varying conditions of soil water and evaporation demando *Israel Journal of Botany*, 15: 64-71.

Gates DM Y Janke R (1966) The energy environment of the alpine tundra. *Oecologia Plantarum*, 1 :39-62.

Goldstein G, Meinzer FC y Monasterio M (1984) The role of capacitance in the water balance of andean giant rosette species. *Plant, Cell & Environment*, 7: 179-186.

121

Goldstein G, Rada F y Azócar A (1985) Cold hardiness and supercooling along an altitudinal gradient in andean giant rosette species. *Oecologia*, 68: 147-152.

Goldstein G, Rada F, Canales MO y Zabala O (1989) Leaf gas exchange of two giant caulescent rosette species. *Oecologia Plantarum*, 10: 359-370.

Hall AE Y Schulze ED (1980) Stomatal responses to environment and a possible interrelation between stomatal effects on transpiration and CO<sub>2</sub> assimilation. *Plant, Cell & Environment* 3, 467-474. .

Halloy S (1981) La presión de CO<sub>2</sub> como limitante altitudinal de las plantas. *Lilloa*, 36: 159-167.

Hedberg O (1964) Features of Afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeographica Suecica*, 49: 1-44.

Hsiao TC (1973) Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*, 24: 519-570.

Jackson P, Meinzer FC, Goldstein G, Holbrook NM, Cavelier J y Rada F (1993) Environmental and physiological influences on carbon isotope composition of gap and understory plants in a lowland tropical forest. En: Ehleringer J, Farquhar GD, Hall A y Ting I, eds, *Perspectives on carbon and water relations from stable isotopes*. Academic Press, en prensa.

Jones HG (1982) Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge University Press, Londres. 189 p.

Körner CH (1982) CO<sub>2</sub> exchange in the alpine sedge *Carex curvula* as influenced by canopy structure, light and temperature. *Oecologia* 53, 98-104.

Körner Ch (1988) Does global increase of CO<sub>2</sub> alter stomatal density? *Flora*, 181: 253-257.

Körner Ch, Scheel JA y Bauer H (1979) Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica*, 13: 45-62.

Körner CH, Allison A y Hilscher H (1983) Altitudinal variation in leaf diffusive conductance and leaf anatomy in heliophytes of montane New Guinea and their interrelation with microclimate. *Flora* 174, 91-135.

Körner Ch y Cochrane PM (1983) Stomatal responses and water relations of *Eucalyptus pauciflora* in summer along an elevational gradient. *Oecologia*, 66: 443-455.

122

Körner Ch y Diemer M (1987) In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Functional Ecology*, 1: 179-194.

Körner Ch y Larcher W (1988) Plant life in cold climates. En: Long SP y Woodward FI, eds,

*Plants and Temperature*. Symp. Soco Exp. Biol., 42, Cambridge: The Company of Biologists Limited, 25-57.

Körner Ch, Farquhar GD y Roksandic Z (1988) A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude. *Oecologia*, 74: 623-632.

Larcher W (1977) *Ecofisiología Vegetal* Ediciones Omega, Barcelona, 305 pp.

Larcher W y Wagner J (1976) Temperaturgrenzen der CO<sub>2</sub> - Aufnahme und Temperaturresistenz der Blätter von Gebirgspflanzen in vegetationsaktiven Zustand. *Oecologia Plantarum*, 11:361-374.

Long SP y Hallgren J (1985) Measurement of CO<sub>2</sub> assimilation by plants in the field and laboratory. En: Coombs J, Hall DO, Long SP y Scurlock JM, eds, *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*. Pergamon Press, pp 85-90.

Malagón D (1982) Evolución de suelos en el páramo andino (NE del Estado Mérida-Venezuela). Serie: Suelos y Clima Sc-56, CIDIAT, Mérida.

Medina E, Sternberg L y Cuevas E (1991) Vertical stratification of  $\delta^{13}\text{C}$  values in closed natural and plantation forest in the Luquillo mountains, Puerto Rico. *Oecologia*, 87: 369-372.

Meinzer F y Goldstein G (1986) Adaptations for water and thermal balance in Andean giant rosette plants. En: Givnish TJ (ed) *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, pp 381-411.

Meinzer FC, Goldstein G y Rundel PH (1985) Morphological changes along an altitude gradient and their consequences for an andean giant rosette plant. *Oecologia*, 65: 278-283.

Monasterio M (1979) El Páramo Desértico en el altandino de Venezuela. En: Salgado-Labouriau M, ed, *El Medio Ambiente Páramo*, UNESCO-IVIC, Caracas.

Monasterio M (1980) Las formaciones vegetales de los Páramos de Venezuela. En: Monasterio M, ed, *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Universidad de los Andes, Mérida, pp 93-158.

123

Monasterio M (1986) Recherches ecologiques sur les *Espeletia* du páramo désertique des hautes Andes tropicales du Venezuela. Tesis de Doctorado de Estado. Universidad Perre et Marie Curie. Paris, Francia.

Monasterio M y Reyes S (1980) Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes venezolanos. En: Monasterio M, ed, *Estudios Ecológicos de los Páramos Andinos*, Universidad de los Andes, Mérida, pp 47-91.

Monasterio M y Sarmiento L (1991) Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold Andean tropics. *Trends in Ecology and Evolution*, 6: 387-391.

Mooney HA, Strain Br y West M (1966) Photosynthetic efficiency at reduced carbon dioxide tensions. *Ecology*, 47:490-491.

Mooney HA, Field C, Williams WE, Berry JA y Bjorkman O (1983) Photosynthetic characteristics of plants of a Californian cool coastal environment. *Oecologia* 57, 38-42.

Nobel P (1988) Principles underlying the prediction of temperature in plants with special references to desert succulents. En: Long SP y Woodward FI, eds, *Plants and Temperature*, Symp. Soco Exp. Biol., 42, Cambridge: The Company of Biologists Limited, 1-23.

Osmond CB, Winter K y Ziegler H (1982) Functional significance of different pathways of CO<sub>2</sub> fixation in photosynthesis. En: OL Lange, PS Nobel, CB Osmond y H Ziegler (eds) *Encyclopedia of Plant Physiology, Physiological Plant Ecology II*, Vol 12B. Springer, Berlin. pp 497-547.

Pisek A, Larcher W y Unterholzner R (1967) Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. I Temperaturminimum der Nettoassimilation, Gefrier und Frostschadensbereiche der Blätter. *Flora Abt B*, 157: 239-264.

Rada F (1983) Mecanismos de resistencia a bajas temperaturas en *Espeletia spicata* y *Polylepis sericea*. Tesis de Maestría, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

Rada F, Goldstein G, Azócar A y Meinzer F (1985a) Freezing avoidance in andean giant rosette plants. *Plant, Cell & Environment*, 8: 501-507.

Rada F, Goldstein G, Azócar A y Meinzer F (1985b) Daily and seasonal osmotic changes in a tropical treeline species. *Journal of Experimental Botany*, 39: 989-1000.

124

Rada F, Goldstein G, Azócar A y Torres F (1987) Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzii*, a caulescent giant rosette species. *Journal of Experimental Botany*, 38: 491-497.

Rada F, González J, Azócar A, Briceño B y Jaimez R (1992) Net photosynthesis-leaf temperature relations in plant species with different height along an altitudinal gradient. *Acta Oecologica*, 13: 535-542.

Raschke K (1979) Movements of stomata. En: W Haupt y ME Feinleib (eds) *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol 7. Springer, Berlin. pp 383-441.

Salisbury FB y Spomer GG (1964) Leaf temperatures of alpine plants in the field. *Planta*, 60: 497-505.

Sarmiento G (1986a) Los principales gradientes ecoclimáticos en los Andes tropicales. aAnales del IV Congreso Latinoamericano de Botánica, Vol: Ecología de Tierras Altas, pp 47-64.

Sarmiento G (1986b) Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. En: F Vuilleumier y M Monasterio, eds, *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Oxford.

Schubert C (1979) La zona de páramo: morfología glacial y periglacial de los Andes venezolanos. En: Salgado-Labouriou M, ed, *El Medio Ambiente Páramo*, UNESCO-IVIC, Caracas, pp 11-27.

Schubert C (1980a) Aspectos geológicos de los Andes venezolanos: Historia, breve síntesis, el cuaternario y bibliografía. En: Monasterio M, ed, *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Universidad de los Andes, Mérida, pp 29-46.

Schubert C (1980b) Contribución de Venezuela al inventario mundial de glaciares. *Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 34: 267-279.

Schubert C y Medina E (1982) Evidence of quaternary glaciation in the Dominican Republic: Some implications for Caribbean paleoclimatology. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 39: 281-294.

Schulze ED (1982) Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations. En: OL Lange, PS Nobel, CB Osmond y H Ziegler (eds) *Encyclopedia of Plant Physiology, Physiological Plant Ecology II*, Vol 12B. Springer, Berlin. pp 616-676.

Schulze ED, Lange OL, Buschbom U, Kappen L y Evenari M (1972) Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. *Planta* 146, 319-326.

125

Schulze ED, Lange OL, Kappen L, Evenari M y Buschbom U (1975) The role of air humidity and leaf temperature in controlling stomatal resistance of *Prunus armeniaca* L. under desert conditions. II. The significance of leaf water status and internal carbon dioxide concentration. *Oecologia* 18, 219-233.

Schulze ED y Hall AE (1982) Stomatal responses, water loss and CO<sub>2</sub> assimilation rates of plants in contrasting environments. En: OL Lange, PS Nobel, CB Osmond y H Ziegler (eds) *Encyclopedia of Plant Physiology, Physiological Plant Ecology II*, Vol 12B. Springer, Berlin. pp 181-230.

Schulze ED, Beck E, Scheibe R y Ziegler P (1985) Carbon dioxide assimilation and stomatal response of afroalpine giant rosette plants. *Oecologia*, 65: 207-213.

Schulze ED (1986) Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Annual Review of Plant Physiology*, 37: 247-274.

Smith AP y Young TP (1987) Tropical Alpine Plant Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 137-158.

Smith AP Y Nobel P (1977) Influences of seasonal changes in leaf morphology on water use efficiency for three desert broadleaf shrubs. *Ecology*, 58: 1033-1043.

Squeo F, Rada F, Azócar A y Goldstein G (1991) Freezing tolerance and avoidance in high tropical andean plants: is it equally represented in species with different plant height? *Oecologia*, 86: 378-382.

Tenhunen JD, Lange OL y Jahner D (1982) The control by atmospheric factors and water stress of midday stomatal closure in *Arbutus unedo* growing in a natural macchia. *Oecologia* 55, 165-169.

Tieszen LL, Lewis MC, Miller PC, Mayo J, Chapin III FS y Oechel W (1981) An analysis of processes of primary production in tundra growth forms. En: Bliss LC, Crogg JB, Heal DW y Moore JJ, eds, *A Comparative Analysis of Tundra Ecosystems*. International Biological Programme, 25, Cambridge University Press, pp 285-356.

Tranquillini W (1964) The physiology of plants at high altitudes. *Annual Review of Plant Physiology*, 15: 345-362. von Caemmerer S y Farquhar GD (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 153: 376-387.

Tumer NC (1974) Stomatal response to light and water under field conditions. En: RLB Bieleski, AR Ferguson y MM Crasswell (eds) Mechanisms of Regulation of Plant Growth. *Royal Society of New Zeland Bulletin* 12, 423-432.

Wong SC, Cowan IR y Farquhar GD (1979) Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature*, 282: 424-426.

Wong SC, Cowan IR y Farquhar GD (1985) Leaf conductance in relation to rate of CO<sub>2</sub> assimilation. Influence of water stress and photoinhibition. *Plant Physiology*, 78: 830-834.

Woodward FI (1986) Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* L. taken from a wide altitudinal range. *Oecologia*, 70: 580-586.

Woodward FI y Bazzaz FA (1988) The responses of stomatal density to CO<sub>2</sub> partial pressure. *Journal of Experimental Botany*, 39: 1771-1781.

Yoshie F (1986) Intercellular CO<sub>2</sub> concentration and water use-efficiency of temperate plants with different life-forms and from different microhabitats. *Oecologia* 68, 370-374.