

Respuestas Ecofisiológicas de Plantas de Ecosistemas Tropicales
A. Azócar (Ed). pp. 82-110. Ediciones del CIELAT, Universidad de
Los Andes, Mérida. Venezuela 1993

ECOFISIOLOGIA DE PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA

AURA AZOCAR Y FERMIN RADA

Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales
(CIELAT). Facultad de Ciencias, ULA. Mérida, Venezuela

RESUMEN

Este trabajo tiene como objetivo discutir las respuestas morfológicas y fisiológicas de las plantas adaptadas a los ambientes de la alta montaña tropical andina húmeda. Fundamentalmente analizaremos aspectos y consecuencias del ambiente sobre el comportamiento ecofisiológico en relación a balance de carbono, relaciones hídricas y mecanismos de resistencia al congelamiento en las rosetas gigantes del género *Espeletia* y de la especie arbórea *Polylepis sericea*.

INTRODUCCION

Similar a las regiones alpinas y árticas, la alta montaña tropical húmeda presenta un gran interés desde el punto de vista ecofisiológico,

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

ya que las características de estos ambientes climáticos extremos han constituido un escenario muy especial para la evolución de adaptaciones morfológicas y fisiológicas en los organismos que los habitan. Varios investigadores han señalado las singularidades de los climas tropicales de alta altitud, en los cuales las variaciones diurnas de temperatura son mas importantes que las estacionales y donde pueden haber temperaturas por debajo del punto de congelamiento cualquier noche del año (Troll 1958, Hedberg 1964, Coe 1967, Sarmiento 1986). Otros caracteres comunmente señalados son la alta entrada de energía radiante y las bajas temperaturas del aire, aunque se ha dado mayor importancia a la baja entrada de energía térmica durante la noche que a las bajas temperaturas diurnas.

Las plantas que crecen en estos ambientes fríos tropicales, que carecen de estacionalidad en la temperatura, están sometidas a restricciones no experimentadas por las que crecen en climas fríos templados, ya que deben estar fisiológicamente activas durante todo el año. Los estudios hasta ahora realizados, fundamentalmente por el CIELAT (Centro de investigaciones Ecológicas de Los Andes Tropicales, ULA) en los páramos de Venezuela y por Beck y colaboradores en las montañas de Africa, sobre la naturaleza de las adaptaciones de los organismos a los ambientes tropimontanos sugieren que las bajas temperaturas y heladas, predominancia de ciclos diarios de temperatura y disponibilidad de agua, la estacionalidad hídrica y la interacción de factores hídrico-térmicos son los principales factores que determinan el crecimiento y actividad metabólica de las plantas de estas áreas.

El principal objetivo de este trabajo es el de señalar los resultados, que han sido obtenidos en los últimos años, sobre las adaptaciones morfofisiológicas de dos formas biológicas dominantes en la alta montaña húmeda andina: la roseta gigante y la arborea.

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

Fundamentalmente discutiremos aspectos y consecuencias del ambiente en el comportamiento ecofisiológico en relación a balance de carbono, relaciones hídricas y mecanismos de resistencia al congelamiento de las llamadas rosetas gigantes del género *Espeletia* y de la especie arbórea *Polylepis sericea*.

RELACIONES HIDRICAS EN ESPELETIA

La vegetación de las áreas de alta montaña de la región ecuatorial, exhibe una gran convergencia en fisonomía y formas de crecimiento (Troll 1958, Hedberg 1964, Cøe 1967), siendo la roseta gigante la más conspicua de las formas de crecimiento en estas regiones. Esta forma aparece en especies del género *Espeletia* en los Andes tropicales del norte de Sur América, especies de los géneros *Senecio* y *Lobelia* del África ecuatorial y en *Argyroxipium sandwicense* de los volcanes hawaianos. Esta gran convergencia morfológica, en regiones geográficamente aisladas, sugiere que esta forma debe representar una solución adaptativa a las presiones selectivas especiales que prevalecen en estos ambientes.

El régimen térmico del páramo, determina que el agua no esté siempre disponible para cubrir las demandas evaporativas durante la mayor parte del año y particularmente durante las primeras horas de la mañana, cuando el agua del suelo está congelada o su absorción es limitada, como consecuencia de una baja permeabilidad de las membranas de las raíces (Kaufmann 1977, Running y Reid 1980, Goldstein 1981). Los caracteres morfológicos más conspicuos de las rosetas gigantes del género *Espeletia* y que se piensa influyen en la economía hídrica y de carbono de estas plantas son: i) la gruesa capa de hojas muertas que rodea el tallo de especies caulescentes, ii) la

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

voluminosa médula central que presentan los tallos de todas las especies y iii) la pubescencia foliar.

Diversos autores (Smith 1979, Goldstein y Meinzer 1983, Rada et al. 1985a), han mostrado que la capa de hojas muertas, que rodea el tallo de las rosetas gigantes caulescentes, actúa como un aislante térmico, manteniendo su temperatura siempre por encima de 0°C, aún cuando la temperatura del aire esté varios grados por debajo de este valor. Se ha sugerido, además, que este cilindro de hojas marcescentes podría servir para mantener un sistema cerrado en el reciclaje de nutrientes (Garay 1981, Monasterio 1986). Por otra parte, se han obtenido evidencias de que la remoción de la capa de hojas marcescentes incide directamente sobre la supervivencia de estas plantas (Smith 1979, Goldstein y Meinzer 1983).

Las hipótesis sobre el valor adaptativo del cilindro de hojas marcescentes, sugieren que en su ausencia los tejidos del tallo se congelarían y por lo tanto el agua no estaría disponible para reemplazar las pérdidas transpiracionales de la mañana, lo cual ocasionaría marchitez y muerte de las hojas (Hedberg 1964, Smith 1974). Al comparar la temperatura del tallo en plantas de *E. timotensis*, intactas y desprovistas del cilindro de hojas marcescentes, Goldstein y Meinzer (1983) observaron que, durante el día, las plantas intactas tenían temperaturas del tallo de alrededor 4°C mas bajas que la temperatura del aire. (Fig.1). En contraste, en las plantas desprovistas de este cilindro se obtienen temperaturas mucho mas altas. Estos resultados sugieren que, al menos durante las horas diurnas, las hojas marcescentes reducen la eficiencia de la médula como reservorio de agua, ya que a bajas temperaturas la resistencia al flujo de agua a través del tallo aumenta.

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

Por otra parte, la temperatura de los tallos desnudos incrementa rápidamente en la mañana, al mismo tiempo que los potenciales hídricos son mas bajos en estas plantas. Después de dos semanas (Fig.1) a pesar de que las temperaturas del tallo eran similares, el potencial hídrico en las plantas desnudas era mucho mas bajo, lo cual indica que estas hojas marcescentes presentan un valor de supervivencia, mas por el mantenimiento de un balance hídrico favorable en la planta, que por evasión del congelamiento.

Además, los tallos cubiertos de hojas marcescentes, de las rosetas gigantes, presentan una médula parenquimatososa central rodeada por un cilindro de xilema bien desarrollado. Hedberg (1964) sugirió que esta estructura debía representar una fuente hídrica importante, disponible en los periodos fríos y por lo tanto de suministro restringido de agua. En un individuo de *E. timotensis*, sometido a estres hídrico, se observó que el potencial hídrico de la médula bajaba rápidamente (Fig.2), pero también se recupera rápidamente al suministrársele agua. Estos resultados sugieren que la médula debe tener buenas conexiones hidráulicas con el resto de la planta (Goldstein et al. 1984, Meinzer y Goldstein 1985b) y por lo tanto es capaz de compensar, parcialmente, las pérdidas transpiracionales diarias.

Utilizando la relación volumen de médula/área foliar, como una medida de la capacitancia relativa, para comparar especies que crecen en un gradiente altitudinal (Tabla 1), Goldstein et al. (1984) encontraron que las especies provenientes de elevaciones mas bajas tienen un índice menor y presentan grandes fluctuaciones en el potencial hídrico para un cambio dado en transpiración. En contraste, las especies de los páramos mas altos, y por lo tanto más fríos y secos, se caracterizan por un alto índice vol.medular/área foliar, alto punto de pérdida de turgor y muy pequeñas fluctuaciones en el potencial hídrico para un cambio dado en transpiración. Por otra parte, el tiempo en que

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

el agua de la médula puede reemplazar las pérdidas transpiracionales, sin incorporación de agua por las raíces, es mayor en las especies de mayor altitud, que tienen mayor capacitancia relativa.

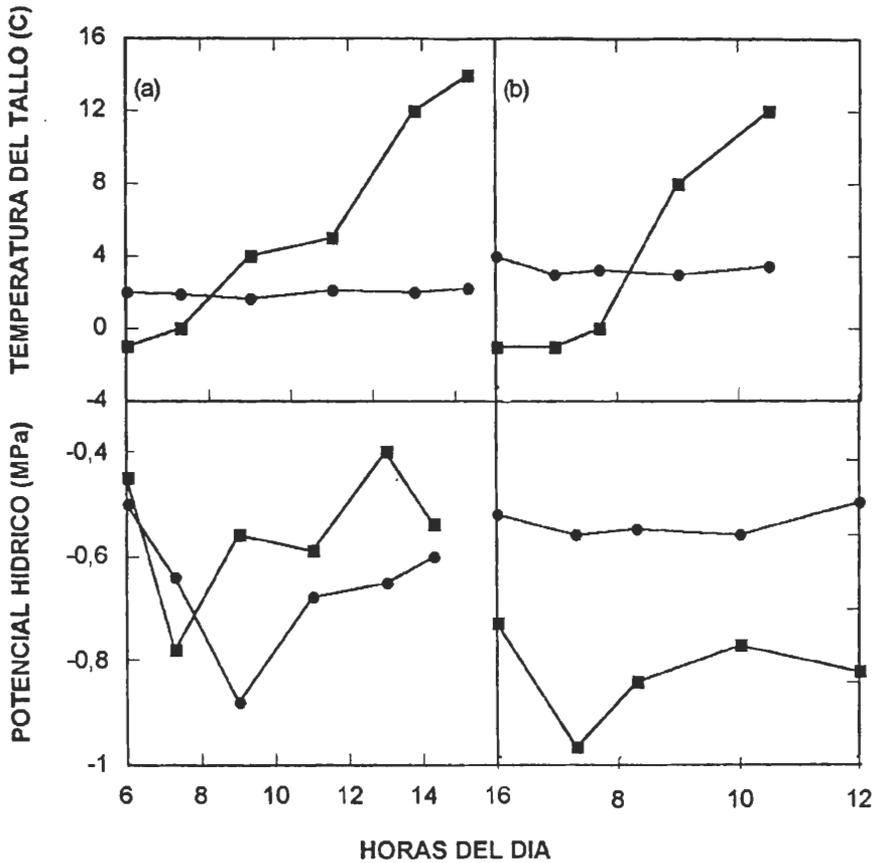


Figura 1. Cursos diarios de la temperatura del tallo y potenciales hídricos para plantas de *E. timotensis* intactas (■) y desprovistas de las hojas marcescentes (●). a) un día y b) quince días después de la remoción (Tomado de Goldstein y Meinzer 1983)

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

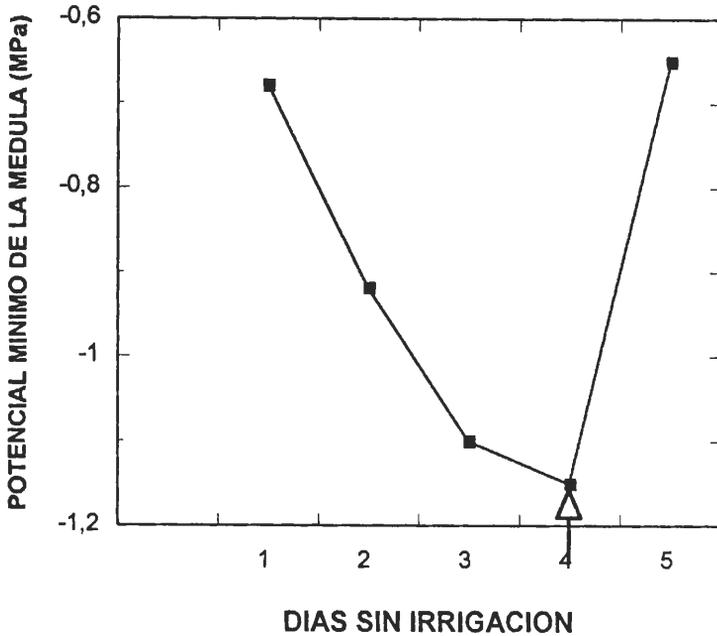


Figura 2. Fluctuaciones del potencial hídrico de una planta de *E. timotensis* la cual se dejó de regar por cuatro días. La flecha indica el momento de la reirrigación (modificado de Goldstein y Meinzer 1983)

Las diferencias en capacitancia relativa se reflejan en los patrones de regulación del balance hídrico en el campo (Fig.3). Las plantas adultas de *E. timotensis* prácticamente no presentan variaciones diurnas del potencial hídrico aún en condiciones de alta demanda evaporativa. En cambio, los individuos juveniles de esta especie y las especies de páramos mas bajos, en las cuales el desarrollo de la médula es mucho menor, exhiben cambios hasta de 2.5 MPa en el curso diurno.

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

Aparentemente, el mayor volumen medular/cantidad de área foliar que presentan las especies que crecen a mayor altitud está correlacionado con el incremento de la eficiencia del almacenamiento de agua. En estas plantas la presencia de un reservorio de agua, protegido del congelamiento por la capa de hojas marcescentes, asegura que la distancia y resistencia entre la fuente de agua y la atmósfera sean minimizados durante los períodos de baja disponibilidad debido a bajas temperaturas.

Tabla 1. Características de las localidades, capacidad relativa de almacenamiento de agua (PV/LA), masa de agua disponible en la médula (ΔM), tasa de transpiración de la roseta (T) y periodo de tiempo durante el cual el agua removida de la médula puede reemplazar al agua transpirada. (Horas de $T = \Delta M / T$) (Tomado de Goldstein et al. 1984)

Altitud (msnm)	Precip anual (mm)	Temp. media (°C)	Especie	PV/LA (cm^3c^{-2})	ΔM (g)	Horas de T
4200	798	2.8	<i>E. lutescens</i>	0.105	176	2.5
			<i>E. moritziana</i>	0.057	57	1.4
			<i>E. spicata</i>	0.056	160	2.0
3600	969	5.4	<i>E. schultzii</i>	0.047	99	1.0
			<i>E. floccosa</i>	0.013	27	0.6
3100	1213	9.3	<i>E. marcana</i>	0.038	86	1.6
			<i>E. atropurpurea</i>	0.018	9	0.6

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

Además de su efecto sobre la fotosíntesis y otros procesos, a través del aumento de la temperatura de la hoja (que veremos mas adelante), la capa pubescente parece jugar un papel regulador de las pérdidas de agua por transpiración ya que, por una parte, en *E. schultzii* la cantidad de pubescencia por unidad de área foliar incrementa en los lugares mas secos (Baruch 1979) y, por otra parte, cuando se comparan los potenciales hídricos de esta especie con los de *E. atropurpurea*

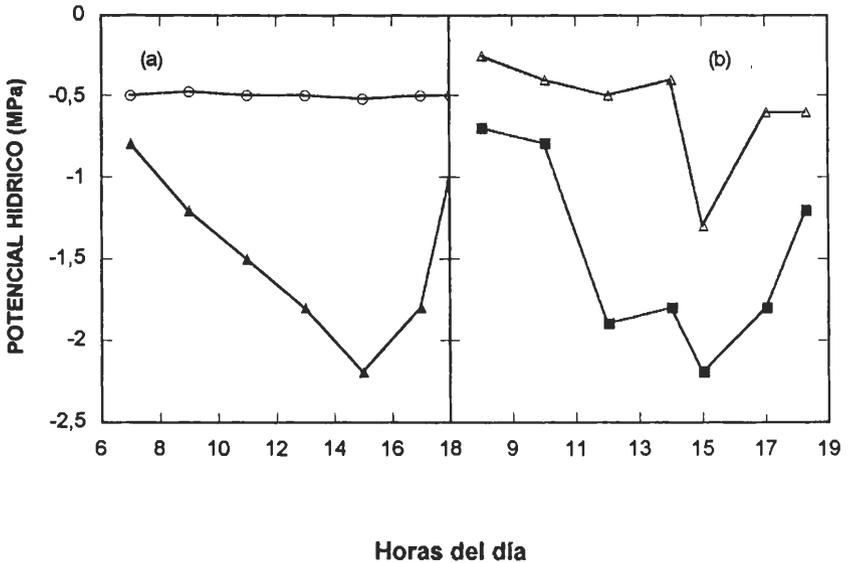


Figura 3. Curso diario del potencial hídrico, durante la estación seca. (a) Individuos adultos (o) y juveniles (◆) de *E. timotensis* creciendo a 4200 m; (b) individuos adultos de *E. schultzii* (∇) y *E. floccosa* (■) creciendo a 3550 m. (datos tomados de Goldstein et al. 1984 y Orozco 1986)

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

(especie de hojas glabras) creciendo en el mismo habitat, se encuentra que durante la época seca la especie de hojas glabras desarrolla potenciales hídricos mas negativos (Baruch y Smith 1979).

La distribución de las especies del género *Espeletia* parece responder a las características de humedad del suelo. En el páramo desértico, *E. timotensis* se encuentra, fundamentalmente, sobre pendientes con potenciales hídricos del suelo moderados, *E. moritziana* coloniza sitios secos tales como afloramientos rocosos y *E. spicata* crece en depresiones y valles húmedos. En un análisis de las características hídricas de estas tres especies, Orozco (1986) mostró que los mecanismos de mantenimiento del balance hídrico reflejaban las diferencias locales de disponibilidad de agua en el suelo (Tabla 2). Los resultados de Orozco (1986) fueron obtenidos en individuos juveniles de las tres especies, en los cuales el volumen de médula era muy pequeño, por lo que se ha sugerido que los mecanismos fisiológicos exhibidos por estas plantas juveniles pueden resultar insuficientes cuando los períodos de sequía son muy prolongados, lo cual explicaría la alta mortalidad que se observa en las primeras etapas del crecimiento (Guariguata y Azócar 1988)

RELACIONES HIDRICAS EN *POLYLEPIS SERICEA*

Polylepis es un género arborescente de amplia distribución altitudinal y latitudinal en la Cordillera de los Andes, donde crece formando pequeñas islas boscosas (hasta cerca de los 5000 msnm) bien por encima del límite de bosque continuo (Simpson 1979). Aunque en su distribución en las altas montañas, la mayoría de las especies del género están expuestas a condiciones climáticas rigurosas; sin embargo, no presentan adaptaciones morfológicas tan conspicuas como las que

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

presentan las rosetas gigantes. Así, por ejemplo, no posee una capa aislante de hojas muertas alrededor del tallo ni una médula capaz de reservar agua.

Para explicar el éxito de este género, en altas altitudes, se han propuesto varias hipótesis, la mayoría de las cuales lo atribuyen a que estos árboles crecen en habitats rocosos con condiciones microclimáticas especiales (Troll 1959, Walter y Medina 1969, Azócar y Monasterio 1981). Sin embargo, en altas elevaciones, aunque con menos frecuencia que en el ambiente que los rodea, también ocurren temperaturas de congelamiento en estos refugios térmicos (Rada et al. 1985).

En términos de regulación del balance hídrico *P. sericea* presenta ajuste osmótico (a través de un aumento en la cantidad de solutos osmóticamente activos), tanto en períodos cortos (ver implicación en la sección de mecanismos de resistencia a bajas temperaturas) como en períodos estacionales (época húmeda a seca). Los componentes del potencial hídrico (determinados con curvas presión-volumen) ajustan osmóticamente desde finales de la época húmeda a mediados de la seca en aproximadamente 0.5 MPa (Tabla 3, Rada et al 1985b). Sin embargo, este ajuste osmótico no parece suficiente para mantener un turgor positivo en condiciones de sequía, principalmente porque esta especie crece sobre afloramientos rocosos donde hay poca formación de suelo y en consecuencia baja disponibilidad de agua.

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

Tabla 2. Estrategias de regulación del balance hídrico en diferentes especies de Espeletia en las etapas juvenil y adulta

Especie	Etapas	Mecanismo
<i>E.schultzii</i>	adulta	Médula, alta capacitancia, cierre estomático en respuesta al DPV
<i>E.timotensis</i>	adulta	médula, alta capacitancia, cierre estomático en respuesta al DPV
	juvenil	altos ψ_{hoja} de saturación y pérdida de turgor. mayor elasticidad de la pared, disminución de la conductancia foliar en respuesta al potencial hídrico
<i>E.spicata</i>	adulta	médula, alta capacitancia, cierre estomático en respuesta al DPV
	juvenil	altos ψ_{hoja} de saturación y pérdida de turgor. baja elasticidad de la pared, cierre estomático en respuesta al potencial hídrico
<i>E.moritziana</i>	adulta	?
	juvenil	ajuste osmótico estacional bajos ψ_{π} de saturación y pérdida de turgor. Cierre estomático en respuesta al potencial hídrico.

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

Tabla 3. *Párametros del balance hídrico en Polylepis sericea (obtenidos a partir de curvas presión-volumen, desde principios hasta finales de la época seca (Tomado de Rada et al. 1985b)*

Mes	Ppt	Ψ^{100}_{π}	Ψ^0_{π}	RWC ⁰	Ns/Dw	ϵ_1	ϵ_2
Noviembre	59.1	-1.16	-1.40	0.91	0.058	9.10	3.43
Diciembre	19.0	-1.13	-1.38	0.91	0.047	8.89	2.70
Enero	6.4	-1.55	-1.85	0.85	0.116	11.25	3.60
Febrero	9.3	-1.63	-2.13	0.82	0.113	4.47	2.95

Ppt=precipitación media mensual (mm); Ψ^{100}_{π} = potencial osmótico de saturación (MPa); Ψ^0_{π} = potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (MPa).RWC⁰ = Contenido relativo de humedad en Ψ^0_{π}

Ns/Dw = número de osmomoles/Kg de peso seco.

Una segunda estrategia para mantener el turgor, es a través del fuerte control estomático que presenta la especie (resultados no publicados). La Fig. 4 muestra que la conductancia foliar es alta en las primeras horas de la mañana y en las horas de la tarde. No está claro si este cierre estomático, durante las horas del mediodía se debe al aumento del DPV o a una disminución del potencial hídrico. Sin embargo, por lo que se observa en la figura 4 y por resultados de cursos diarios del potencial hídrico obtenidos por Goldstein et al. (1991) pareciera DPV dependiente. Un aspecto interesante es que la reactividad estomática no parece estar afectada por las bajas temperaturas de la noche precedente (Fig. 4) ya que la conductancia es mas bien alta en las primeras horas de la mañana.

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

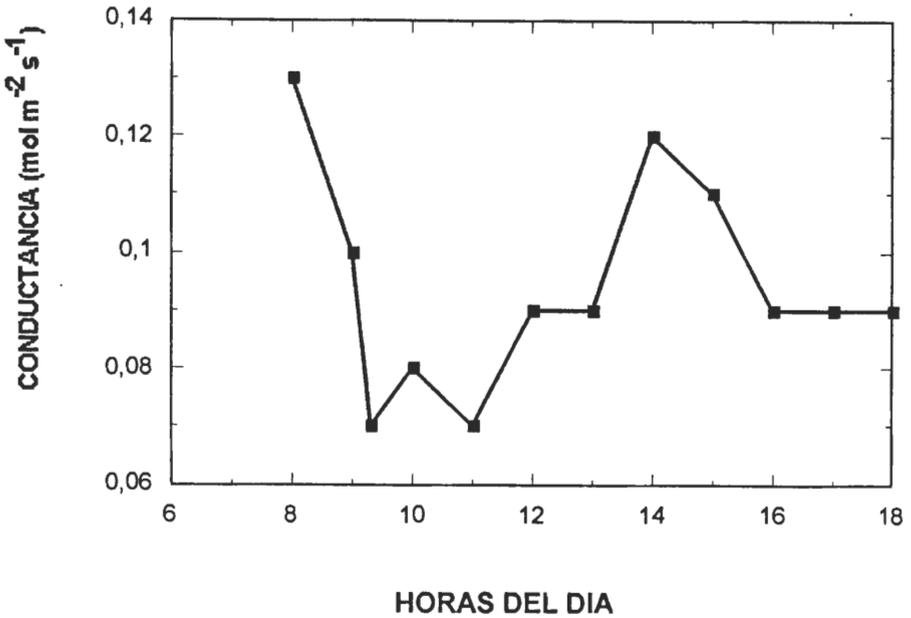


Figura 4. Curso diario de la conductancia estomática (gs) en *P. sericea* durante la época seca (Rada y Azócar resultados no publicados).

INTERCAMBIO DE CO₂

El efecto de la pubescencia sobre el intercambio de CO₂ en las rosetas gigantes del género *Espeletia*, parece ser a través de su influencia en el balance térmico de las hojas. Aplicando la ecuación del balance energético en hojas con distinto espesor de pubescencia,

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

Meinzer y Goldstein (1985a) encontraron que la temperatura de una hoja pubescente sería mayor durante el día y menor durante la noche que la de una no pubescente (Fig. 5). Aparentemente, la presencia de pelos, en estas hojas, incrementa la resistencia de la capa colindante a la transferencia de calor. Es decir, la pubescencia impide la pérdida de calor convectivo y evaporativo cuando la radiación es intensa y de la misma forma restringe la ganancia de calor convectivo cuando la radiación es baja.

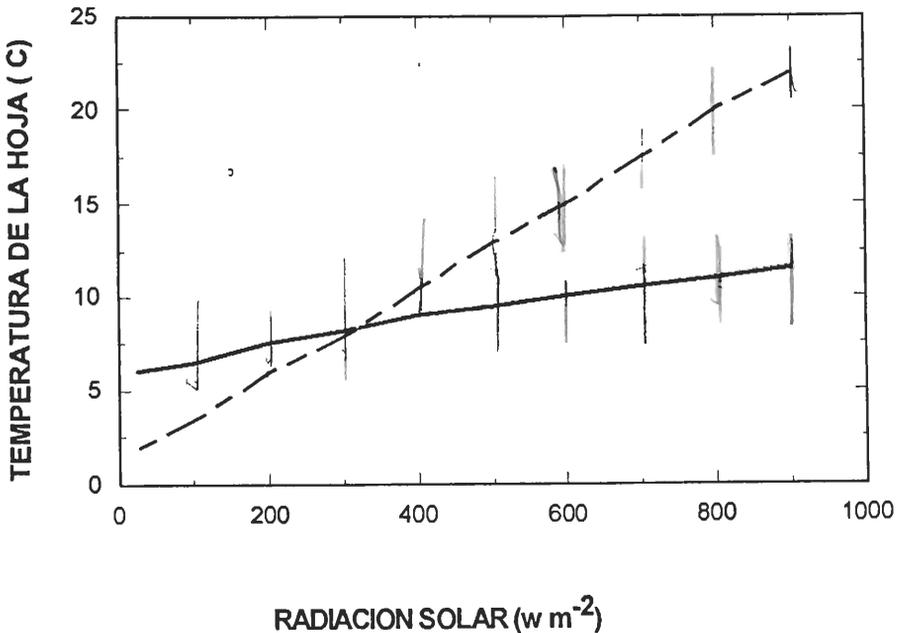


Figura 5. Temperatura foliar versus radiación incidente, obtenidas por simulación, en hojas de *E. timotensis* con 0 (línea punteada) y 2 mm (líneas sólidas) de pubescencia con alta resistencia estomática (tomado de Meinzer y Goldstein 1985a)

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

La respuesta fotosintética a la temperatura de hojas de *E. schultzii* en un gradiente altitudinal (Fig. 6) muestra que en las plantas provenientes de mayor altitud (con una mayor capa de pubescencia), la temperatura óptima para la fotosíntesis está por encima de la temperatura media del ambiente (Rada et al. 1992). Esta respuesta sugiere que el aumento de la temperatura de las hojas, a través de la pubescencia, puede ser de valor adaptativo en estos ambientes, en los cuales la radiación puede ser intensa pero la temperatura del aire tiende a estar por debajo del óptimo para algunos procesos tales como fotosíntesis, translocación de asimilados y crecimiento foliar. Por ejemplo, las tasas de crecimiento foliar de las rosetas gigantes de los altos páramos, son relativamente rápidas considerando las bajas temperaturas medias del aire (Estrada y Monasterio 1988).

En un análisis de la influencia del espesor de la pubescencia y del ángulo foliar sobre la tasa fotosintética, Goldstein et al (1989) encontraron menores tasas de asimilación de CO₂, asociadas con los bajos niveles de RFA, que llegan a las hojas con mayor pubescencia. La tabla 4 muestra las características espectrales de cinco diferentes clases de edad de hojas que representan un gradiente de disminución del ángulo foliar en la roseta, desde hojas verticales en expansión (clase 1) hasta hojas casi horizontales senescentes (clase 5). Las diferencias en ángulo foliar se corresponden con un gradiente de disminución de la pubescencia en *E. timotensis* pero no en *E. spicata* y con un gradiente de radiación incidente.

Las diferencias en el espesor de la capa pubescente así como en el contenido de nitrógeno (Tabla 4) se reflejan en el intercambio de gases de las dos especies. Aunque en ambas las tasas de incorporación de CO₂ son relativamente bajas, en *E. timotensis* estos valores son menores ($4 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ que en *E. spicata* ($7 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) y muy frecuentemente se obtienen tasas negativas en las horas del día en *E.*

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

timotensis (Goldstein et al 1989). Sin embargo, estos valores son superiores a los obtenidos por Baruch (1979) y Baruch y Smith (1979) en *E. schultzi* y *E. atropurpurea* a menor altitud. *Espeletia timotensis* recibe niveles de luz menores debido a que la capa pubescente es el doble mas gruesa e intercepta alrededor del 10% de la RFA.

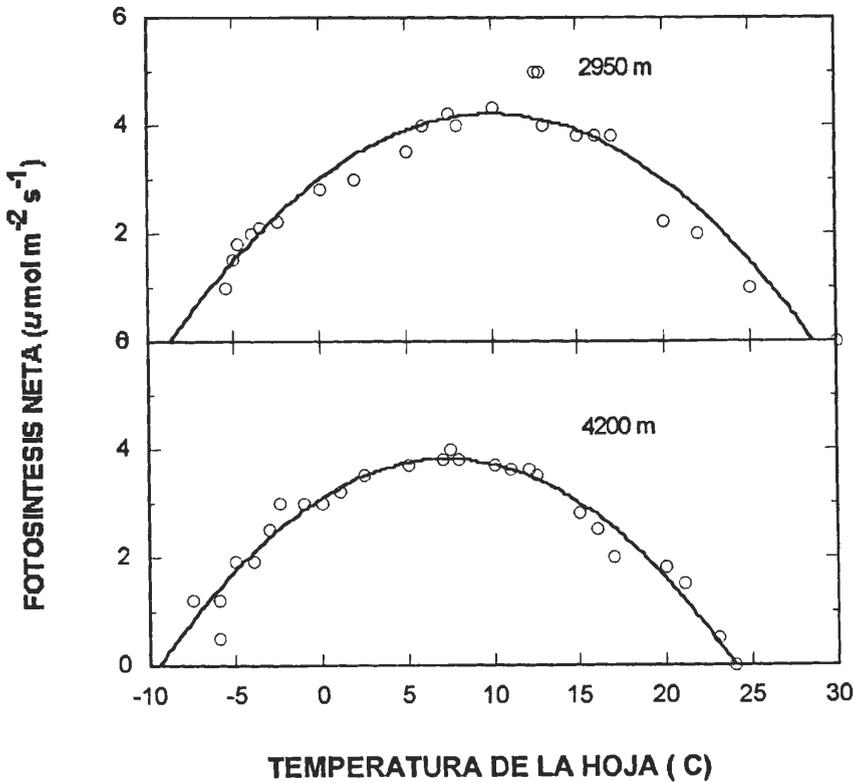


Figura 6. Relación de la fotosíntesis neta en función de la temperatura en plantas de *E. Schultzi* provenientes de dos altitudes diferentes. (Tomado de Rada et al. 1992)

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

El efecto de la pubescencia sobre la tasa de asimilación neta fué de una reducción del 15% en *E. timotensis* y de 8% en *E. spicata*. Los resultados mostrados sugieren que si bien, por una parte, desarrollar una gruesa capa de pubescencia origina ciertas ventajas en estos ambientes, por otra parte, el costo es alto en términos de adquisición de CO₂, ya que puede disminuir drásticamente las tasas de asimilación particularmente en períodos de baja radiación.

Tabla 4. *Características físicas y espectrales de hojas de diferentes clases de edad de E. spicata y E. timotensis . Los valores son medias ± error estandard (Tomado de Goldstein et al. 1989)*

Clase de edad	Absorbancia de la hoja (%)	Absorbancia de la pubescencia (%)	Grosor de la pubescencia (mm)	la mg N/gps de la hoja
<i>E. spicata</i>				
1	40.7±1.9	-	-	10.33±0.93
2	52.2±0.8	-	0.66±.04	10.55±1.14
3	54.7±0.7	6.5±2.6	0.63±.02	10.54±0.46
4	61.3±2.9	5.5±2.3	0.60±.02	7.97±0.65
5	69.0±0.9	8.6±3.2	0.62±.02	5.99±0.45
<i>E. timotensis</i>				
1	43.7±0.9	4.4±1.8	1.45±.06	6.48±0.87
2	51.3±1.4	13.2±6.4	1.36±.05	6.83±0.64
3	53.2±0.8	13.1±3.9	1.30±.08	6.83±0.64
4	57.5±1.5	15.3±1.7	1.34±.05	5.69±0.31
5	68.2±1.3	17.0±3.6	0.69±.02	4.69±0.21

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

1) la capacidad fotosintética alta ($9 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) casi dobla la de árboles del límite arboreo (latitudinal) de la zona templada; 2) la tasa fotosintética máxima se obtiene alrededor de 13°C , disminuyendo rápidamente por encima y por debajo de este óptimo de temperatura; 3) límite superior de temperatura para la fotosíntesis neta a 30°C y el rango entre la temperatura óptima y el límite superior es solamente 17°C , lo cual sugiere poca flexibilidad para aclimatación fotosintética a la temperatura; 4) altas tasas de respiración nocturna.

La respiración nocturna en esta especie es particularmente alta sobre todo en temperaturas entre 0 y -2°C (Fig. 8) y probablemente refleja una respuesta a las presiones selectivas que operan en los ambientes fríos tropicales con frecuentes temperaturas de congelamiento. La alta capacidad fotosintética y alta tasa de respiración nocturna pueden ser adaptaciones fisiológicas que permiten una fuente adecuada de energía química para distintos trabajos metabólicos; probablemente la alta conductancia estomática en las primeras horas de la mañana y el incremento de solutos osmóticamente activos que ocurre en las hojas durante la noche implican una inversión extra de energía. Goldstein et al. (1993) sugieren que estas dos características, alta capacidad fotosintética y alta respiración en la oscuridad, deben ser prerequisites para la supervivencia de árboles en las altas montañas tropicales.

RESISTENCIA A BAJAS TEMPERATURAS

El impacto de las bajas temperaturas se manifiesta a través de los suelos fríos o congelados, diariamente, y por las temperaturas por debajo del punto de congelamiento características de estas áreas. Las especies responden a las temperaturas de congelamiento por medio de

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

de congelamiento características de estas áreas. Las especies responden a las temperaturas de congelamiento por medio de mecanismos de evasión y/o tolerancia a la formación de hielo en sus tejidos.

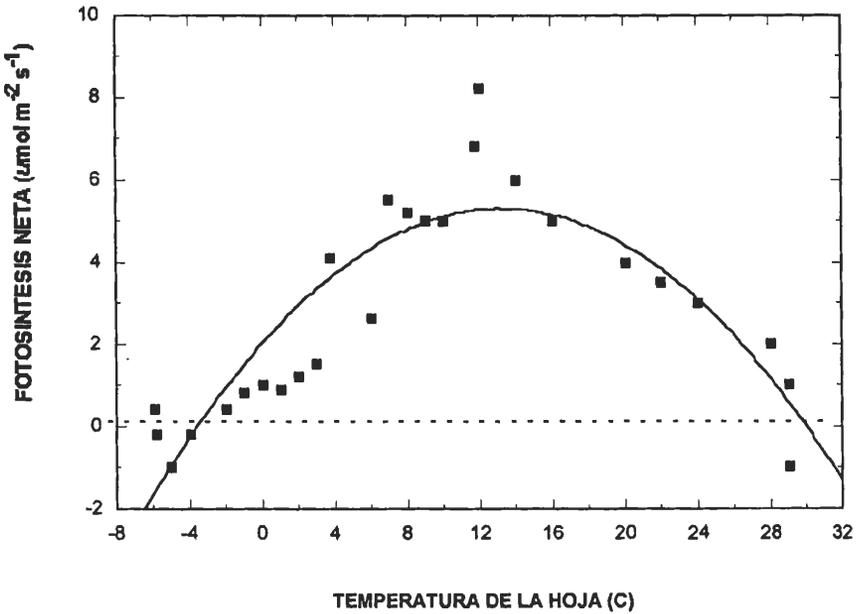


Figura 7. Respuesta de la fotosíntesis neta a la temperatura en *P. sericea* (Rada y Azócar, resultados no publicados)

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

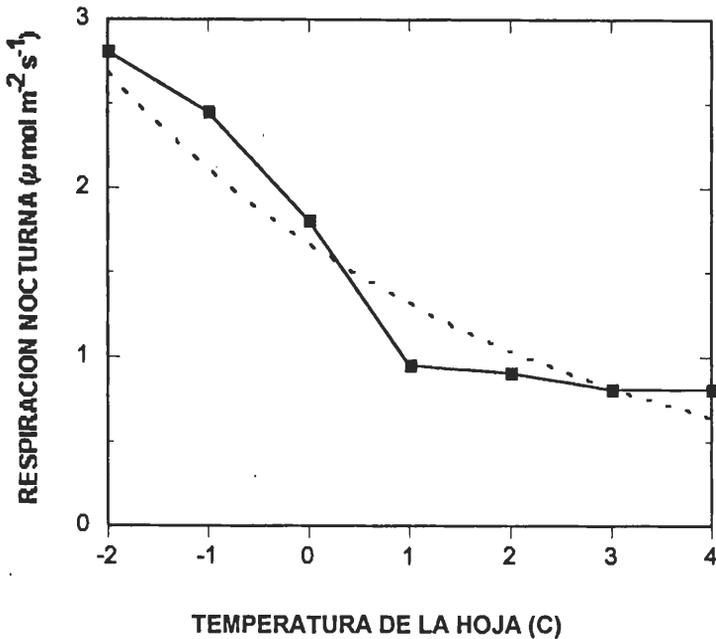


Figura 8. Valores de respiración nocturna en *P. sericea* obtenidos en el campo en un día de la época seca. (Azócar y Rada, resultados no publicados)

Las rosetas gigantes caulescentes del género *Espeletia* exhiben un conjunto de mecanismos de evasión que les permiten resistir las bajas temperaturas:

1.-Las hojas jóvenes y las yemas son protegidas a través de movimientos nictinásticos foliares y la concomitante formación de la llamada "yema nocturna" (Smith 1974, Rada 1983, Goldstein y Meinzer 1983). La roseta está constituida por alrededor de 50-200 hojas adultas que rodean una "yema foliar" central o "cúpula meristemática" (Monasterio 1979), la cual consiste de hojas en desarrollo más o menos

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

dobladas y densamente empaquetadas. Durante las noches muy frías, las hojas adultas exteriores se doblan hacia la yema constituyendo la yema nocturna, la cual se considera un medio de protección del congelamiento de la estructura meristemática. El mecanismo de evasión del congelamiento, se reduce a la conducción y convección de calor desde una hoja a la próxima (Smith 1974) y parece estar dirigido a retardar el acoplamiento con la temperatura ambiental, de manera que la yema foliar no llega a alcanzar temperaturas de 0°C.

2.-El cambium y las células derivadas asociadas evaden el congelamiento mediante la presencia de hojas muertas marcescentes que cubren el tallo (Goldstein y Meinzer 1983). Se ha calculado que para una capa de hojas marcescentes de alrededor de 10 cm. de espesor, el tallo obtendría una temperatura de 0°C a 4500 msnm, el cual sería mas o menos el límite de crecimiento del género (Goldstein y Meinzer 1983)

3.-Las hojas adultas de la roseta están expuestas a las bajas temperaturas nocturnas, debido al desacoplamiento entre la temperatura de la hoja y del aire, que ya hemos discutido. En este caso, la evasión del congelamiento se realiza a través del mecanismo de sobreenfriamiento (Rada et al. 1985b, Goldstein et al. 1985, Rada et al 1987) y por lo tanto son intolerantes al congelamiento.

Se ha sugerido que el mecanismo de sobreenfriamiento, podría ser seleccionado en regiones donde el congelamiento es de poca intensidad y corta duración (Larcher 1982, Levitt 1980) ya que es un mecanismo muy lábil y por lo tanto puede constituir un factor de mortalidad en si mismo. Dos características, mostradas por las especies de *Espeletia*, evidencian que en estas plantas el sobreenfriamiento constituye un efectivo factor de supervivencia. En primer lugar, se encuentra que para una altitud dada, las especies exhiben puntos de sobreenfriamiento a temperaturas mas bajas que la temperatura mínima del aire (Fig. 9), lo cual parece representar un mecanismo de seguridad,

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

ya que si la temperatura del ambiente alcanzara valores por debajo del punto de sobreenfriamiento se produciría congelamiento que resultaría mortal para estas especies (Goldstein et al. 1985). En segundo lugar, los puntos de sobreenfriamiento y los potenciales hídricos foliares disminuyen correlativamente, encontrándose que las especies provenientes de las mayores altitudes (con menor contenido de agua apoplástica) son las mas sensibles ya que exhiben muy fuertes cambios en los puntos de sobreenfriamiento, con cambios relativamente moderados del potencial hídrico foliar (Goldstein et al 1985). Esta sensibilidad debe tener un valor adaptativo muy importante ya que las temperaturas mínimas del ambiente y de las hojas ocurren en los altos páramos, en la época seca, cuando los potenciales hídricos tienden a ser mas negativos. Por otra parte, se ha encontrado una fuerte correlación positiva entre el contenido relativo de agua apoplástica y la cantidad de espacios intercelulares observados en secciones foliares de *E.schultzii* (Rada et al 1987) provenientes de diferentes altitudes, que indican que la habilidad de un tejido para permanecer en un estado superenfriado depende, por una parte, del tamaño celular y, además, de que el tejido tenga pocos espacios disponibles para la nucleación del hielo.

En los refugios térmicos en los cuales crece *P. sericea*, la temperatura nocturna puede ser 10°C mas caliente y la diurna 4°C mas fría que en el páramo abierto donde crece *Espeletia* (Azócar y Monasterio 1981). El ajuste osmótico diario en respuesta a bajas temperaturas, al cual nos hemos referido anteriormente, determina una disminución del punto de congelamiento que resulta de la acumulación de carbohidratos en los tejidos foliares, además estos tejidos muestran un cierto grado de sobreenfriamiento en el rango de -6.0 a -8.0°C. Rada et al. (1985b) han sugerido que la disminución del punto de congelamiento puede servir de válvula de seguridad que evita el congelamiento y daño del tejido cuando el sobreenfriamiento no resulta efectivo.

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

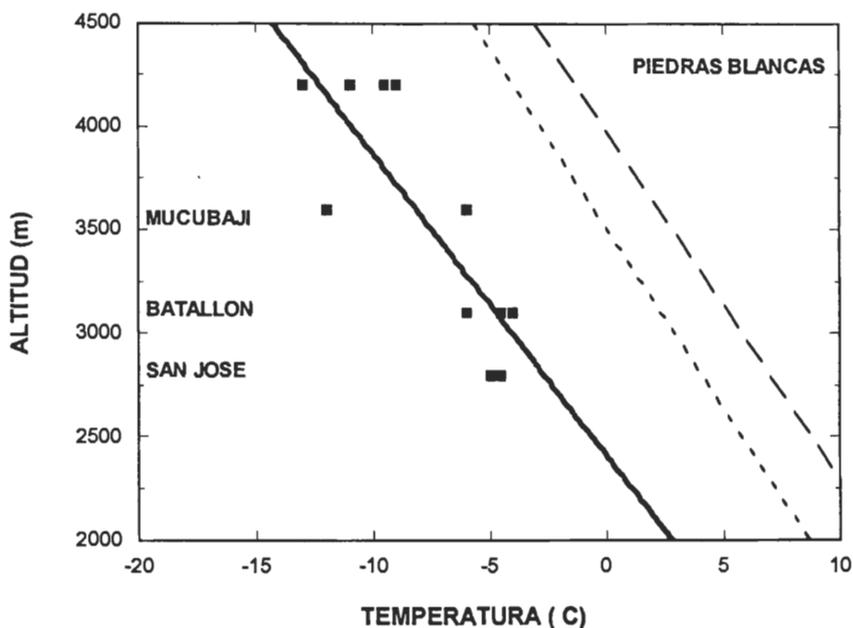


Figura 9. Temperatura anual mínima promedio (— —), temperatura anual mínima absoluta (----) y temperatura de sobreenfriamiento (— · —) para especies de *Espeletia* en diferentes localidades de un gradiente altitudinal de los Andes venezolanos. Los puntos son temperatura de sobreenfriamiento especie-específicas a un potencial hídrico de -0.6 MPa. (tomado de Goldstein et al. 1985)

En relación a resistencia a bajas temperaturas, los mecanismos encontrados en *Espeletia* y *P.sericea*. contrastan con los obtenidos por Beck et al. (1982, 1984) para las rosetas caulescentes gigantes de las

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

altas montañas africanas las cuales presentan congelamiento sin daño funcional de los tejidos foliares. En los altos páramos se ha documentado la existencia de tolerancia al congelamiento en cojines y rosetas enanas (Azócar et al 1988, Squeo et al. 1990). Por otra parte, los resultados sugieren que, en las altas montañas tropicales, parece haber habido una fuerte presión selectiva hacia la evolución de mecanismos de evasión y/o tolerancia que parece depender, parcialmente, de la naturaleza específica del microclima en el cual las plantas crecen. La tolerancia parece ser seleccionada cuando las temperaturas mínimas están mas alejadas de 0°C y permanecen por un tiempo mas largo durante la noche (8-10 horas). El sobreenfriamiento puede ser de gran riesgo en esas condiciones ya que en las plantas que sobreenfrian el congelamiento está asociado con la deshidratación rápida de las células y aún la formación de hielo intracelular (Azócar et al 1988).

REFERENCIAS

- Azócar A, Monasterio M. 1981. Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el páramo de Mucubají. En Monasterio (ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. pp. 225-262. Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Azócar A, Rada F, Goldstein G. 1988. Freezing tolerance in *Draba chionophilla*, a "miniature" caulescent rosette species. *Oecologia* (Berlin)75: 156-160
- Baruch Z. 1979. Elevational differential in *Espeletia schultzii* (Compositae) a giant rosette plant of the venezuelan paramos. *Ecology* 60: 85-98
- Baruch Z, Smith AP. 1979. Morphological and physiological correlates of niche breadth in two species of *Espeletia* (Compositae) in the venezuelan Andes. *Oecologia* (Berlin) 38: 71-82

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

- Beck E, Senser M, Scheibe R, Steiger H, Pontgratz P. 1982. Frost avoidance and freezing tolerance in afroalpine giant rosette plants. *Plant, Cell and Environment* 5: 215-222
- Beck E, Schulze D-E, Senser M, Scheibe R. 1984. Equilibrium freezing of leaf water and extracellular ice formation in afroalpine giant rosette plants. *Planta* 162: 276-282
- Coe JM. 1967. *The Ecology of Alpine Zone of Mount Kenya*. Dr. W. Junk, The Hague
- Estrada C, Monasterio M. 1988. Ecología poblacional de una roseta gigante *Espeletia spicata* Sch Bip (Compositae) del páramo desértico. *Ecotrópicos* 1:23-39
- Garay I. 1981. Le peuplement de microarthropodes dans la litière sur pied de *Espeletia timotensis* et *E. lutescens*. *Revue Ecologie et Biologie du Sol*. 18(3): 209-219
- Goldstein G. 1981. Ecophysiological and demographic studies of white spruce *Picea glauca* (Moench)Voss at treeline in the central Brooks Range of Alaska. PhD Dissertation. University of Washington, Seattle. 193 pp.
- Goldstein G, Meinzer F. 1983. Influence of insulating dead leaves and low temperatures on water balance in an andean giant rosette plant. *Plant Cell Environment* 6: 649-656
- Goldstein G, Meinzer F, Monasterio M. 1984. The role of capacitance in the water balance of an andean giant rosette species. *Plant Cell Environment* 7: 263-275
- Goldstein G, Meinzer F, Monasterio M. 1985. Physiological and mechanical factors in relation to size-dependent mortality in an andean giant rosette species. *Oecologia Plantarum* 6(20): 263-275
- Goldstein G, Rada F, Azócar A. 1985. Cold hardiness and supercooling along an altitudinal gradient in andean giant rosette species. *Oecologia* (Berlin) 68: 147-152

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

- Goldstein G, Rada F, Canales MJ, Zabala O. 1989. Leaf gas exchange of two giant caulescent rosette species. *Oecologia Plantarum* 10: 359-370
- Goldstein G, Meinzer F, Rada F. 1993. Ecophysiology of *Polylepis sericea*: a tropical treeline species. En *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function*. Eds PW Rundel, FC Meinzer, AP Smith. (en prensa)
- Guariguata M, Azócar A. 1988. Seed population dynamics and germination in *Coespeletia timotensis* Cuat. (Compositae) an andean giant rosette. *Biotropica* 20(1):54-59
- Hedberg O. 1964. Features of afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeografica Suecica* 49: 1-44
- Kauffmann MR. 1977. Soil temperature and drying cycle effects on water relations of *Pinus radiata*. *Canadian Journal of Botany* 55:2413-2418
- Larcher W. 1969. The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. *Photosynthetica* 2: 167-178
- Larcher W. 1982. Typology of freezing phenomena among vascular plants and evolutionary trends in frost acclimation. En Sakai A, Li PH (eds) *Plant Cold Hardiness and Freezing Stress*. pp. 417-426. Academic Press, NY
- Levitt J. 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses*. vol 1. *Chilling, Freezing and High Temperature Stresses*. Second Edition. Academic Press, NY. 422 pp
- Meinzer F, Goldstein G. 1985a. Some consequences of leaf pubescence in the andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Ecology* 66: 512-520
- Meinzer F, Goldstein G. 1985b. Water and energy economy adaptations in andean giant rosette plants. En Givnish T, Robichaux R (eds): *Evolutionary Constraints on Primary Productivity: Adaptive*

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

- Strategies of Energy Capture in Plants*. pp. Cabot Symposium Proceedings, Cambridge University Press
- Monasterio M. 1979. El páramo desértico en el altiandino de Venezuela. En Salgado-Labouriau (ed): *El Medio Ambiente Páramo*. pp. 117-146. UNESCO-IVIC, Caracas
- Monasterio M. 1986. Recherches écologiques sur les *Espeletia* du páramo desértique des hautes Andes tropicales du Venezuela. Tesis Doctorat d'État. Universidad Pierre et Marie Curie. Paris. 114 pp.
- Orozco A. 1986. Economía hídrica en rosetas juveniles de *Espeletia* en el páramo desértico. Tesis de Maestría. Universidad de los Andes, Mérida. Venezuela. 94 pp.
- Sarmiento, G. 1986. Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. En: M. Monasterio, F, Vuilleumier (eds). *Adaptations and Evolution in Biota of High Tropical Montane Ecosystems*. Oxford University Press
- Simpson B. 1979. A review of the genus *Polylepis* (Rosacea: Sangusorbeae) *Smithsonian Contributions to Botany*. No 43.
- Squeo FA, Rada F, Azócar A, Goldstein G. 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical andean plants: Is it equally represented in different life forms? *Oecologia* :378-372
- Rada F. Mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en *Espeletia spicata* y *Polylepis sericea*. 1983. Tesis de Maestría. Universidad de Los Andes, Mérida. Venezuela. 181 pp.
- Rada F, Goldstein G, Azócar A, Meinzer F. 1985a. Freezing avoidance in andean giant rosette plants. *Plant Cell and Environment* 8:501-507
- Rada F, Goldstein G, Azócar A, Meinzer F. 1985b. Daily and seasonal osmotic changes in a tropical treeline species. *Journal Experimental Botany* 36: 989-1000

PLANTAS DE LA ALTA MONTAÑA ANDINA.

- Rada F, Goldstein G, Azócar A, Torres F. 1987. Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzii* a caulescent giant rosette species. *Journal Experimental Botany* 38: 491-497
- Rada F, González J, Briceño B, Azócar A, Jaimez R. 1992. Net photosynthesis-leaf temperature relations in plant species with different height along an altitudinal gradient *Oecologia Plantarum* 13(5): 535-542
- Running SW, Reid PC. 1980. Soil temperatures influences of *Pinus contorta* seedlings. *Plant Physiology* 65: 635-640
- Sarmiento G. 1986. Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. En Monasterio M, Vuilleumier F. (eds.): *Adaptations and Evolution in Biota of High Tropical Montane Ecosystems*. pp. Oxford University Press.
- Simpson B. 1979. A review of the genus *Polylepis* (Rosaceae). *Smithsonian Contribution to Botany*: 43:1-79
- Smith AP. 1974. Bud temperature in relation to nyctinastic leaf movement in an andean giant rosette plant. *Biotropica* 6: 263-266
- Smith AP. 1979. The function of dead leaves in *Espeletia schultzii* (Compositae) an andean giant rosette plant. *Biotropica* 11: 43-47
- Tranquilini W. 1979. *Physiological Ecology of Alpine timberline*. Springer Verlag, NY 131pp.
- Troll J. 1958. Zur physionomik der tropengewachse. *Iber Ges Fr Ford rheim*. Friedrich Wilhelms. Univ. Bonn EV 1-75
- Vareschi V. 1970. *Flora de los Páramos de Venezuela*. Ediciones del Rectorado. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela
- Walter H, Medina E. 1969. La temperatura del suelo como factor determinante para la caracterización de los pisos subalpino y alpino de los Andes de Venezuela. *Boletín Venezolano de Ciencias Naturales* 115/116: 201-210