

ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS PARA LA CONSERVACIÓN DE ECOSISTEMAS TROPICALES CONTRASTANTES

AURA AZÓCAR, FERMÍN RADA Y CARLOS GARCÍA-NUÑEZ

¹Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales, Facultad de Ciencias,
Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela

Resumen. La identificación de grupos funcionales permite la evaluación de propiedades tales como: capacidad de recuperación, regeneración y resistencia a cambios ambientales. Tomando en consideración las respuestas ecofisiológicas al estrés hídrico, en la sabana estacional, y al ritmo diario temperatura-agua, en el páramo, se definen grupos funcionales en estos sistemas y sus consecuencias para la conservación ecológica. En la sabana, aunque el componente leñoso está constituido por especies siempreverdes y caducifolias, desde el punto de vista de su respuesta al estrés hídrico, constituye un grupo funcional, lo mismo sucede para el componente herbáceo. Estos resultados sugieren, que un cambio en las condiciones ambientales puede generar un cierto grado de reemplazamiento florístico sin mayores cambios en el funcionamiento del sistema. En el páramo, las distintas formas de vida también constituyen grupos diferentes en cuanto a sus respuestas al determinante temperatura-agua, lo cual sugeriría que, desde el punto de vista del funcionamiento, sería más peligrosa para la preservación del ecosistema, la sustitución de cualquiera de estos grupos.

Palabras clave: Andes, especies evasoras, estrés hídrico, estrés térmico, grupos funcionales, potencial hídrico, Venezuela.

Abstract. The identification of plant functional groups allows to evaluate plant properties as: recovering capacity, regeneration and resistance to environmental changes. It is possible to define plant functional groups in the seasonal savana and the high barren plateau taking into account the ecophysiological plant responses to water stress and daily temperature-water rhythm, respectively. In the savana, although the wooden component is constituted by evergreen and deciduous tree species, they make only a functional group taking into account their responses to water stress, this is similar in the herbaceous component. Results suggest that a change in environmental factors may generate a floristic replace without major changes in the system function. However, in the high barren plateau, the different life forms also constitute different functional groups according to plant responses to temperature-water factor, suggesting that the substitution of any group will put in danger the preservation of this ecosystem.

Key words: Andes, evading species, functional groups, thermal stress, water potential, water stress, Venezuela.

El análisis de ecosistemas a través de grupos funcionales permite visualizar, en forma integrada, la secuencia de procesos que ocurren en los mismos y medir los promedios de las tasas de cambios. Los grupos funcionales están constituidos por especies no relacionadas pero que presentan características funcionales similares (Schulze, 1982; Körner, 1993). Por lo tanto, la identificación de grupos funcionales en un determinado sistema, a cualquier nivel, permitiría hacer una evaluación precisa de sus propiedades

tales como capacidad de recuperación y regeneración, producción de materia orgánica y resistencia a cambios ambientales (Medina, 1996).

En este trabajo nos proponemos identificar grupos funcionales, con base en características ecofisiológicas, en dos ecosistemas tropicales contrastantes: páramos y sabanas; y predecir la capacidad de resistencia y respuesta de los grupos a cambios ambientales tales como clima, uso, etc. Aunque hay una gran cantidad de definiciones de grupo funcional, en términos

de nuestro enfoque consideraremos como tal, a un número variable de especies, caracterizadas por la utilización de los recursos de manera similar.

Respuestas ecofisiológicas en plantas de sabanas

Las sabanas tropicales, definidas como ecosistemas herbáceos con elementos leñosos, más o menos dispersos, presentan en común la dominancia ecológica de un estrato más o menos continuo de gramíneas perennes en macolla, bajo condiciones ambientales que inducen un cierto grado de estacionalidad en la oferta de agua disponible en el suelo, frente a la cual el ecosistema evidencia una ritmicidad funcional bien marcada (Goldstein y Sarmiento, 1987). Los diferentes tipos ecológicos de las sabanas en los trópicos, en cuanto a su estructura y funcionamiento, se consideran determinados por diferentes estreses producidos por la combinación de factores ambientales, entre los que se destacan: la humedad del suelo, disponibilidad de nutrientes, quema y herbivoría (Frost *et al.*, 1986). En este escenario coexisten productores primarios de hábito contrastante: plantas herbáceas, anuales o perennes, y plantas con tejidos leñosos con comportamiento fenológico caducifolio o siempreverde. Esta diferenciación resulta en una utilización estratificada del espacio disponible: los árboles son mejores competidores por luz, mientras que las gramíneas compiten mejor por agua y nutrimentos. Además, las relaciones de competencia en este ambiente también están dadas por la tolerancia al impacto del fuego y la herbivoría (Medina, 1996).

Desde el punto de vista de las formas biológicas, los árboles siempreverdes y caducifolios así como las

herbáceas (gramínoides) forman grupos funcionales distintos (*sensu* Vareschi, 1992), tanto por su morfología como por su funcionamiento fisiológico. En relación a la incorporación de carbono, los primeros mantienen actividad fotosintética y por ello crecimiento durante todo el año y los caducifolios y herbáceas sólo en una parte del año, ya que debido a la sequía estacional, y posiblemente al fuego, dejan caer sus hojas.

En respuesta al estrés hídrico, los árboles deciduos pierden las hojas en tanto que los siempreverdes aparentemente disponen de suficiente agua, durante todo el año, para satisfacer sus demandas, y por lo tanto su comportamiento transpiratorio parece responder más al déficit de presión de vapor de agua (figura 1) y a la conductividad hidráulica (Goldstein *et al.*, 1990), que a la alternancia de sequía y humedad estacional del suelo (Sarmiento, 1995). Es de señalar que en el mismo grupo, se encuentra un gradiente de respuestas desde las que presentan cierre estomático más severo al mediodía, punto de pérdida de turgencia más alto y la resistencia hidráulica más baja, consideradas como altamente evasoras, en contraste a aquellas cuyas respuestas permiten considerarlas como menos evasoras (figura 2).

En el grupo de las gramíneas, la tendencia también es a evadir el estrés hídrico durante la estación seca, sin embargo, algunas especies muestran características que tienden hacia la tolerancia, por ejemplo, menores tasas de transpiración en *Sporobolus cubensis* que en *Andropogon semiberbis* (figura 1), la cual se explica con base en su fenología, ya que perteneciendo al grupo de las tardías (Sarmiento, 1992), presentan actividad vegetativa hasta bien entrada la estación seca.

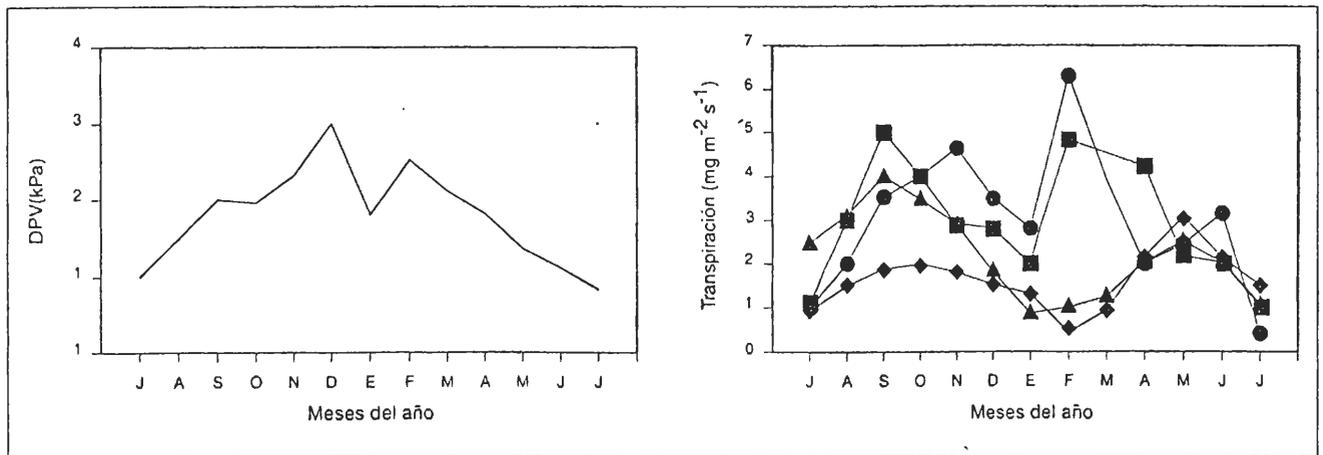


Figura 1. Marcha anual del déficit de presión de vapor hoja-aire (DPV) y de la tasa de transpiración (E) en a) árboles siempreverdes (■ *Curatella americana* y ● *Bysonima crassifolia*) y b) gramíneas perennes C4 (◆ *Sporobolus cubensis* y ▲ *Andropogon semiberbis*) modificado de Sarmiento (1995).

Cuadro 1: Respuesta al estrés hídrico en diferentes grupos de la sabana.

Forma de vida	Respuesta fisiológica al estrés hídrico	Estrategia
Árboles caducifolios	<ul style="list-style-type: none"> • Fotosíntesis durante la época húmeda • Pérdida de las hojas • Metabolismo C_3. 	Evasoras
Árboles siempreverdes	<ul style="list-style-type: none"> • Fotosíntesis todo el año • Punto de pérdida de turgor alto • Resistencia hidráulica baja • Control estomático • Metabolismo C_3. 	Evasoras
Gramíneas perennes	<ul style="list-style-type: none"> • Fotosíntesis durante la época húmeda • Respuesta de la transpiración a la humedad del suelo • Control estomático • Metabolismo C_4. 	Evasoras

El análisis de los parámetros ecofisiológicos de respuesta al estrés (cuadro 1), indica que los tres grupos son fundamentalmente evasores del estrés hídrico, sin embargo, dentro de cada uno de ellos hay un amplio gradiente de respuestas, sugiriendo que un cambio en las condiciones ambientales, puede generar un cierto grado de reemplazamiento florístico sin mayores cambios en el funcionamiento del sistema, lo que indica que las sabanas son más estables desde el punto de vista funcional que florístico como ha sido sugerido por Sarmiento (1995).

Respuestas ecofisiológicas en plantas del páramo

El páramo es un ecosistema que se encuentra por encima del límite de crecimiento arbóreo continuo en los Andes Tropicales, donde las rosetas caulescentes gigantes del grupo de las Asteraceae son dominantes. En este ecosistema, las bajas temperaturas nocturnas, durante todo el año, representan un factor determinante para la adaptación de organismos en un ambiente tropical. En contraste al ecosistema de sabanas, el estrés ecológico que surge de las características ambientales del clima andino se manifiestan en los siguientes factores: hídrico, térmico, nutrientes y mecánico. De estos cuatro, el térmico parece ser el filtro determinante en la respuesta adaptativa de las plantas que habitan estos ambientes.

Con algunas excepciones, todas las especies de plantas vasculares, dominantes en el páramo constituyen 5 grupos funcionales principales: rosetas acaules, cojines, gramíneas en macolla, arbustos esclerófilos y las rosetas caulescentes gigantes, forma de vida característica y dominante de la alta montaña tropical húmeda. *Polylepis sericea*, con forma de vida arborea,

es una excepción, ya que crece por encima del límite del bosque continuo, representando, probablemente, el género de angiosperma arborecente que crece a las más altas elevaciones del mundo. En los Andes de Venezuela *P. sericea* tiende a formar pequeñas islas boscosas, generalmente enclavadas en áreas de formaciones rocosas (Walter y Medina, 1969) que pueden llegar hasta altitudes de 4600 msnm (Arnal, 1983). La respuesta de los distintos grupos funcionales al estrés térmico se muestra en el cuadro 2. Se puede observar que los grupos constituidos por las rosetas gigantes, arbustos y en la especie arborea *Polylepis*

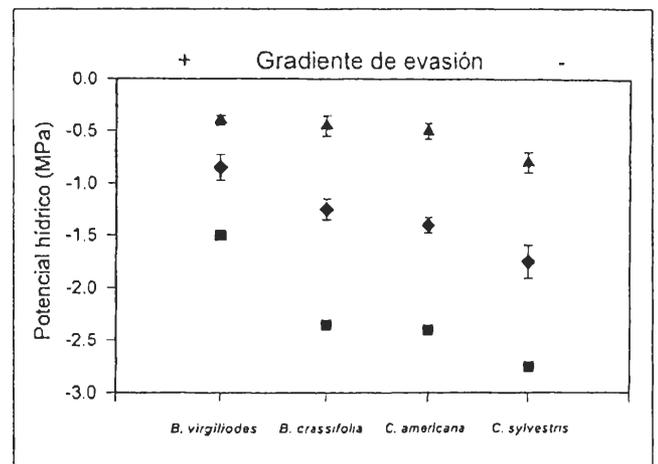


Figura 2. Gradiente de evasión al déficit hídrico en relación a los potenciales hídricos en diferentes especies de árboles de la sabana. ▲ potencial hídrico al amanecer, ◆ potencial hídrico al mediodía, ■ potencial hídrico mínimo. Las barras verticales indican las desviaciones estándar.

sericea, el mecanismo de resistencia a temperaturas por debajo de 0 °C es la evasión mediante sobreenfriamiento (Smith, 1974; Goldstein *et al.*, 1985; Rada *et al.*, 1985; Rada *et al.*, 1987; Azócar y Rada, 1994).

En contraste, se encuentra que las hierbas, rosetas acaules, rosetas miniatura y cojines rastreros presentan como estrategia el mecanismo de tolerancia al congelamiento (Azócar *et al.*, 1988; Squeo *et al.*, 1991; Rada, 1993). Adicional al estrés térmico se presenta en estos ambientes un estrés hídrico, tanto diario como estacional, que determina un efecto sinérgico entre la temperatura y la humedad durante la estación seca. La respuesta, de los diferentes grupos, a esta combinación de factores se sintetiza en el cuadro 3. Se observa que el grupo de las rosetas caulescentes gigantes presenta como estrategia de resistencia al déficit hídrico la evasión a través de una alta capacitancia, dada por la presencia de una voluminosa médula en el tallo, y un cierre estomático severo durante la época seca, lo cual permite mantener potenciales hídricos altos durante todo el año (Meinzer y Goldstein, 1986; Goldstein *et al.*, 1984). El otro

extremo estaría representado por las rosetas acaules donde sólo se observa un cierre estomático severo cuando los potenciales hídricos están por debajo de -1.5 MPa, lo cual indica tolerancia al déficit hídrico (Rada, 1993).

La comparación de las estrategias mostradas por las diferentes especies y géneros, que constituyen un mismo grupo funcional, en respuesta a los factores determinantes en sus respectivos ambientes, muestra que a diferencia de la sabana, en el páramo los grupos responden de manera idéntica a los estreses hídrico y térmico, lo cual sugiere que un cambio de condiciones en el ambiente afectaría igual a todos los constituyentes del grupo y por lo tanto no habría potencialidad de sustitución en el mismo. En consecuencia, estos ecosistemas no presentarían, a este nivel, una estabilidad funcional.

Los ejemplos señalados indican que las características ecofisiológicas pueden ser una poderosa herramienta para predecir las repuestas de las especies frente a perturbaciones, si éstas se consideran como constituyentes de un grupo y si se tiene el cuidado

Cuadro 2. Estrategias de resistencia a las temperaturas por debajo de 0 °C en hojas de diferentes especies que crecen a 4200 msnm en los Andes Venezolanos.

Especie	Temperatura de congelamiento °C	Temperatura de daño °C	Estrategia de resistencia	Grupo funcional
<i>Espeletia schultzei</i>	-11.6	-12.0	ES	roseta gigante
<i>E. moritziana</i>	-10.6	-11.3		
<i>E. spicata</i>	-12.8	-11.3		
<i>E. timotensis</i>	-11.7	-11.9		
<i>Polylepis sericea</i>	-7.5	-8.0	ES	árbol
<i>Hinterhubera lanuginosa</i>	-12.7	-12.3	ES	arbusto
<i>Hypericum laricifolium</i>	-9.4	-10.9		
<i>Lupinus eronomus</i>				
<i>Senecio formosus</i>	-3.5	-9.3	TC	hierba
<i>Castilleja fissifolia</i>	-4.1	-14.8		
<i>Arenaria jahnii</i>	-3.2	-18.8	TC	cojín rastrero
<i>Azorella julianii</i>	-3.7	-10.6		
<i>Lucilia venezuelensis</i>	-4.4	-14.3		
<i>Draba chionophila</i>	-5.0	-14.8	TC	roseta
<i>Geranium multiceps</i>	-3.5	—	TC?	miniatura
<i>Malvastrum acaule</i>	-6.5	—	TC	roseta acaule

ES=Evasión mediante sobreenfriamiento, TC= tolerante al congelamiento.

de que el análisis se haga con aproximaciones sucesivas a los diferentes estresos presentes en el ambiente analizado. En nuestro caso, hemos considerado factores aislados, por lo tanto, las respuestas aquí señaladas pueden variar si se integran los otros estreses en los dos ecosistemas considerados.

Literatura citada

Arnal H. 1983. Estudio ecológico del bosque altiandino de *Polylepis sericea* WEBB en la cordillera de Mérida. Tesis de Licenciatura. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 400 pp.

Azócar A. y Rada F. 1994. Ecofisiología de plantas de la alta montaña andina. En: Azócar A. (ed.), *Respuestas ecofisiológicas en plantas de ecosistemas tropicales*. Ediciones CIELAT. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, 82-110

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

Frost P.G.H., Medina E., Menaut J.C., Solbrig O.T., Swift M., y Walker B.H. 1986. Responses of savanna to stress

and disturbance. *Biol. Int Spec Issue* 10, IUBS, París, 1-82.

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

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. y Sarmiento G. 1987. Water relations of trees and grasses and their consequences for the structure of savanna vegetation. En: Walker B.H. (ed.) *Determinants of tropical savannas* IUBS Monogr Ser 3, IRL Press, Oxford, 13-38.

Goldstein G., Rada F., Canales J. y Azócar A. 1990. Relaciones hídricas e intercambio de gases en especies de sabanas americanas. En: Sarmiento G. (ed.) *Las sabanas americanas. Aspectos de su biogeografía, ecología y utilización*. Fondo Editorial Acta Cient Venez, Caracas, Venezuela, 219-242

Körner Ch. 1993. Scaling from species to vegetation: The usefulness of functional groups. En: Schulze ED y Mooney H.A. eds. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer Verlag, Berlin, Heideberg, New York, 97-116.

Cuadro 3. Respuesta de diferentes grupos funcionales presentes a una altitud de 2000msnm, en los Andes Venezolanos, al stress hídrico-térmico

Grupo funcional	Especie	Respuesta fisiológica	Estrategia
Roseta gigante	<i>E. schultzii</i>	Médula: alta capacitancia	Evasora
	<i>E. moritziana</i>	Cierre estomático en respuesta a altos potenciales hídricos	
	<i>E. timotensis</i>	Médula: alta capacitancia	
	<i>E. spicata</i>	Cierre estomático en respuesta al déficit de presión de vapor	
Árbol	<i>P. sericea</i>	Ajuste omótico estacional Cierre estomático en respuesta al déficit de presión de vapor	Evasora
Roseta miniatura	<i>D. chionophylla</i>	Alta capacitancia	Evasora
Hierba	<i>L. meridanus</i>	Pérdida de hojas	Evasora
Arbusto	<i>L. eronomus</i>	Ajuste osmótico estacional	Tolerante
	<i>H. lariciolum</i>	Pérdida de turgor a potenciales hídricos altos Cierre estomáticos a bajos potenciales hídricos	
Roseta acaule	<i>C. acaulis</i> <i>H. setosus</i>	Cierre estomático en respuesta a Potenciales hídricos bajos Cierre estomático en respuesta a Potenciales hídricos bajos	Tolerante

- Medina E. 1996. Diversidad morfológica y funcional del grupo de productores primarios en sabanas. *Interciencia* 21:193-202.
- Meinzer F.C. y Goldstein G. 1986. Adaptations for water and thermal balance in andean giant rosette plants. En: Givnish T.H. ed. *On the economy of plant form and function*, Cambridge University Press, Cambridge, 381-411.
- Rada F. 1993. Respuesta estomática y asimilación de CO₂ en plantas de distintas formas de vida en un gradiente altitudinal de la alta montaña tropical venezolana. Tesis Doctoral, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, 125 pp.
- Rada F., Goldstein G., Azócar A. y Meinzer F. 1985. Freezing avoidance in andean giant rosette plants. *Plant Cell & Environment* 8:501-507.
- 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.
- Sarmiento G. 1992. Adaptive strategies of perennial grasses in South American savannas. *Journal of Vegetation Science* 3:325-336.
- Sarmiento G. 1995. Biodiversity and water relations in tropical savannas. En: Solbrig O.T., Medina E. y Silva J.F. eds. *Biodiversity and savanna ecosystem processes*. Springer Berlin, Heidelberg, New York, 61-75.
- Schulze E-D. 1982. Plant life forms and their carbon, water, and nutrient relations. En: Lange O.L., Noble P.S., Osmond C.O. y Ziegler H. eds. *Encyclopedia of Plant Physiology* 12B. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 120-148.
- Smith A.P. 1974h. Bud temperature in relation to nyctinastic leaf movement in an andean giant rosette plant. *Biotropica* 6:263-266.
- Squeo F., Rada F. y Azócar A., 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.
- Vareschi V. 1992. *Ecología de la vegetación tropical*. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas, Venezuela.
- Walter H. y Medina E. 1969. La temperatura del suelo como factor determinante para la caracterización de los pisos subalpino y alpino de los Andes de Venezuela. *Boletín Venezolano de Ciencias Naturales* 115/116:201-210.