

**Universidad de Los Andes
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas
Postgrado en Ecología Tropical**



Trabajo de Grado de Maestría:

“Distribución altitudinal de gramíneas de páramo como respuesta a las rutas metabólicas y los mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas”

Lic. Edjuly Márquez

**Tutores: Dr. Fermín Rada
y Dr. Mario Fariñas**


VEREDICTO

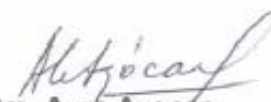
Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios del Postgrado, de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el **TRABAJO DE GRADO** de **Edjuly Josefina Márquez Risquez** para optar el título de **Magister Scientae en Ecología Tropical** y que se titula:

"Distribución altitudinal de gramíneas de páramo como respuesta a las rutas metabólicas y los mecanismos de resistencia a bajas temperaturas."

Hacen constar lo siguiente:


PRIMERO: que hoy 07 de noviembre de 2002, a las 09:00 a.m., nos constituimos como jurado en el salón A-10 en la Facultad de Ciencias, siendo Presidente del Jurado el Dr. Fermín Rada R. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir la pertinencia de su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro de 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 A-10 y se dio curso al acto público de sustentación del Trabajo de Grado presentado a requerimiento del jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó a la aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente, el presidente del jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: **SE APRUEBA EL TRABAJO DE GRADO PRESENTADO A NUESTRA CONSIDERACIÓN.**


Dr. Fermín Rada R
Tutor


Dra. Aura Azocar
Jurado




Dr. Mario Fariñas
Co-tutor


Dr. Zdravko Baruch
Jurado

CONTENIDO

Agradecimientos	iii
RESUMEN	v
Capítulo 1 INTRODUCCIÓN	1
Capítulo 2 DISTRIBUCIÓN DE LAS GRAMÍNEAS EN EL PÁRAMO	15
Capítulo 3. DISTRIBUCIÓN DE RUTAS METABÓLICAS Y EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA EN GRAMÍNEAS DE PÁRAMO	36
Capítulo 4. MECANISMOS DE RESISTENCIA DE LAS GRAMÍNEAS A LAS TEMPERATURAS CONGELANTES DEL PÁRAMO	68
Capítulo 5. INTEGRACIÓN Y PERSPECTIVAS EN EL ESTUDIO DE LAS GRAMÍNEAS DE PÁRAMO	88

AGRADECIMIENTOS

La elaboración de este Trabajo de Grado fue posible gracias al financiamiento otorgado por el proyecto IAI a través de RICAS y CONICIT (proyecto N° 98003404), así como también por Postgrados Integrados, CDCHT (proyecto C-1090-01-01-E) y Fundacite Mérida.

Quiero expresar mi más profundo agradecimiento a mi tutor, Fermín Rada, por su apoyo incondicional, así como también por su confianza y seguridad en el éxito del resultado final de este proceso de formación académica.

A mi cotutor, Mario Fariñas, no sólo por haber aceptado el reto de combinar escalas de trabajo, sino también por el constante aliento y discusión a lo largo del camino.

A mi maestro en el mundo de las gramíneas, Benito Briceño, quien supo despertar en mí la pasión por este grupo de plantas.

A Alex y a Coromoto, quienes soportaron el frío y húmedo trabajo de campo y supieron darle un toque agradable y divertido. Sin ustedes no hubiese sido posible.

A la profesora Aura Azócar por sus sabios consejos durante la elaboración del manuscrito.

Al profesor Zdravko Baruch, no sólo por haber aceptado ser jurado calificador de este trabajo, sino también por haberme encaminado, sin saberlo, por el sendero de la ecología.

Al profesor Leonel Sternberg de la University of Miami por su amable receptividad durante mi estadía en Miami, así como por los conocimientos compartidos. De igual manera, merece especial agradecimiento Annick, su esposa por su incondicionalidad y amistad.

Al profesor William Anderson del laboratorio de análisis de isótopos, Serc Lab de la Florida International University por su tiempo y dedicación.

A mi familia, Pablo y Luna, por el amor, la paciencia, la confianza, las discusiones, el enriquecimiento mutuo...

A mi otra familia, Rapha, Alvaro, Marjorie, por el apoyo, la incondicionalidad y lo más importante, por la amistad.

Al personal del Hotel Paso Real por todo el apoyo logístico prestado durante la duración de la fase de campo, haciendo más cálidos nuestros días fríos.

RESUMEN

El páramo es un ecosistema Neotropical de alta montaña cuyas características principales son las bajas temperaturas y las grandes variaciones térmicas durante los ciclos diarios, así como también la ocurrencia de períodos de heladas nocturnas. Estas últimas son de gran importancia ecológica, ya que determinan el límite para las especies adaptadas a las temperaturas cálidas, representando entonces un filtro para la colonización de la flora. En este sentido, las plantas de la alta montaña tropical tienen adaptaciones que les permiten la resistencia a las temperaturas congelantes, ya sea a través de la evasión o la tolerancia al congelamiento extracelular. Estos mecanismos han sido estudiados en el páramo habiéndose encontrado que varias especies del género *Espeletia*, así como también *Polylepis sericea* son evasoras, mientras que *Draba chionophila* es tolerante. Resalta que aún cuando un componente importante de la vegetación del páramo lo constituyen las gramíneas, no se han estudiado los mecanismos de resistencia que permiten sus adaptaciones a las condiciones ambientales de este ecosistema. Este grupo de plantas también puede ser clasificado en función de la vía de fijación de carbono, ya sea en plantas C_3 ó C_4 , siendo las primeras dominantes en condiciones de bajas temperaturas ambientales. Las segundas, en cambio, presentan limitaciones para invadir áreas con temperaturas mínimas promedio inferiores a los 7 y 9 °C. La presencia de una u otra ruta fotosintética también supone diferencias en el uso del recurso hídrico. Dada la falta de información que hay respecto a las respuestas ecofisiológicas de las Poaceae en la alta montaña tropical, nos propusimos estudiar los mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes, la distribución de las rutas metabólicas y la eficiencia en el uso de agua (EUA), así como también la relación de estos aspectos con la distribución en el páramo. Para llevar a cabo tal estudio seleccionamos un gradiente altitudinal, desde 2500 hasta 4200 msnm, ubicado entre la Sierra de La Culata y de Santo Domingo. El estudio relacionado con la distribución de las especies se llevó a cabo a través de la disposición de 21 líneas de 32 m de largo y 64 unidades de muestreo contiguas, de 50*50 cm. El análisis de los datos se realizó mediante el método de los promedios ponderados e incluyó varias categorías taxonómicas: tribu, género y especie. Encontramos un total de 10 tribus, 22 géneros y 47 especies de gramíneas, los cuales se van sustituyendo a lo largo del gradiente. Los intervalos de distribución son restringidos tanto hacia las partes bajas como hacia las altas en el gradiente, mientras que son mayores hacia la zona intermedia. Los procesos que actúan hacia los extremos son diferentes: a menores

altitudes hay mayor cantidad de interacciones bióticas, como por ejemplo la competencia, mientras que a mayor altitud, las restricciones son predominantemente abióticas. Por otra parte, resalta la predominancia de tribus de origen templado. El estudio de las rutas metabólicas se realizó a través de la determinación de la relación isotópica $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ en el tejido foliar y la EUA se estimó a partir de dicha relación. Hay un predominio de tribus y especies C_3 , siendo más frecuentes hacia las partes altas del gradiente. En cambio, las especies C_4 están restringidas a las partes más bajas con excepción de *Muhlenbergia ligularis* y *Aegopogon cenchroides*, que superan los 3200 msnm. La distribución de las rutas metabólicas se corresponde con lo señalado por varios autores, evidenciándose una limitación por parte de las plantas C_4 de invadir ambientes fríos. Sin embargo, el límite encontrado en este trabajo es el más alto respecto al señalado en la literatura, lo cual pudiera ser el resultado de un proceso evolutivo que les ha permitido a las plantas C_4 la invasión de estos sistemas o una posible respuesta al cambio global. Por otra parte, los resultados de la EUA no mostraron una tendencia clara, aún cuando esperábamos que aumentara con la altitud, dadas las limitaciones que hay del recurso hídrico por efecto del congelamiento. El último aspecto considerado en este trabajo fue el relacionado con los mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes. Para esto se seleccionaron doce especies de gramíneas a las que se les determinó la capacidad de sobreenfriamiento y la temperatura de daño foliar. Todas las especies presentaron una baja capacidad de sobreenfriamiento, pero temperaturas de daño del tejido foliar muy negativas, lo cual indica que pueden tolerar congelamiento extracelular. Sin embargo, las especies del género *Polypogon* parecieran no tener ningún tipo de mecanismo, lo cual les impide subir por encima de los 2500 msnm. Resulta interesante considerar el origen extratropical de las especies, ya que posiblemente las adaptaciones previas al congelamiento fue lo que les facilitó la invasión del ecosistema páramo. Sin embargo, para poder tener respuestas más claras respecto a los mecanismos de adaptación que poseen las gramíneas en la alta montaña tropical hace falta considerar aspectos relacionados con la radiación, pigmentos fotosintéticos, intercambio de gases, relaciones hídricas, así como también características particulares del microclima.

Capítulo I

INTRODUCCIÓN

El páramo es un ecosistema Neotropical de alta montaña, cuyas características predominantes son las bajas temperaturas y la gran variabilidad térmica de los ciclos diarios en contraste con los ciclos estacionales, así como la frecuencia de breves períodos de heladas nocturnas (Cuatrecasas 1968, Vareschi 1970, Monasterio 1980a, Baruch 1982, Beck *et al.* 1982, 1984, Calero y Baruch 1986, Sarmiento 1986a, Sakai y Larcher 1987, Rundel 1994). El páramo también ha sido definido como un tipo de vegetación tropical que ocurre entre el límite superior de la línea de bosque continuo ("timberline") y el límite superior para la vida vegetal ("snowline") (Smith 1994, Luteyn 1999).

Desde el punto de vista ecológico la frecuencia de heladas nocturnas tiene gran significado, ya que determina el límite para las formas de vida adaptadas a temperaturas cálidas (Sarmiento 1986a, b, Rundel 1994), constituyendo un filtro para la colonización de la flora (Monasterio 1980a, Azócar *et al.* 1988, Körner 1999). En este sentido Sarmiento (1986a), Carlquist (1994), Smith (1994) sostienen que las plantas en este tipo de ecosistema presentan mecanismos de adaptación que resultan ventajosos en las condiciones ambientales de la alta montaña tropical, entre las que señalan: adaptaciones a las bajas temperaturas necesarias para la supervivencia, mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes en las especies perennes y la capacidad de mantener tales adaptaciones a lo largo del año, ya que no hay una estación de crecimiento definida y los períodos de congelamiento pueden ocurrir en cualquier momento del año.

Además de las condiciones térmicas, la vegetación en la alta montaña tropical está bajo la influencia de otros aspectos ambientales que también constituyen fuentes de estrés a medida que aumenta la altitud, como son la radiación (Baruch 1982, Rundel 1994), bajas presiones parciales de CO₂ atmosférico (Street-Perrott *et al.* 1997) y la evapotranspiración (Baruch 1982).

La vegetación del páramo se caracteriza por la presencia de plantas en forma de rosetas, gramíneas, arbustos con hojas siempreverdes, coriáceas y esclerófilas y plantas en cojín (Vareschi 1970, Hedberg y Hedberg 1979, Monasterio 1980a, Baruch 1984, Smith 1994, Luteyn 1999). Estas formas de vida también ocurren en otros ecosistemas tropicales de

alta montaña que se encuentran en África, Los Andes centrales y Hawái, lo cual supone un proceso de convergencia evolutiva (Hedberg y Hedberg 1979, Smith y Young 1987)

La mayoría de los estudios ecofisiológicos que se han realizado en los páramos de Venezuela se han orientado principalmente al conocimiento de las respuestas de rosetas gigantes (Baruch 1979, Baruch y Smith 1979, Goldstein y Meinzer 1983, Rada 1983, Goldstein *et al.* 1984, Goldstein *et al.* 1985, Meinzer y Goldstein 1985, Rada *et al.* 1985a, Monasterio 1986, Rada *et al.* 1987, Goldstein *et al.* 1989, Meinzer *et al.* 1994) y enanas (Azócar *et al.* 1988, Pfitsch 1994), árboles que se encuentran por encima del límite arbóreo (Rada 1983, Rada *et al.* 1985b, Squeo *et al.* 1991, Rada *et al.* 1996) y en menor grado algunos arbustos, cojines, hierbas y gramíneas en macolla (Calero y Baruch 1986, Squeo *et al.* 1991).

Un componente importante de la vegetación de páramo lo constituyen las gramíneas (Hedberg y Hedberg 1979, Fariñas y Monasterio 1980, Monasterio 1980a, b, Luteyn 1999, Ramsay y Oxley 2001), las cuales constituyen la segunda familia más numerosa después de las Asteraceae (Luteyn *et al.* 1992, Briceño y De Robert 1996). Crecen principalmente al ras del suelo, donde las condiciones del gradiente térmico dentro del perfil aire-suelo son menos favorables a consecuencia de la pérdida nocturna de calor (Earnshaw *et al.* 1990, Squeo *et al.* 1996).

Tales características convierte a las Poaceae en un grupo de gran interés para el estudio de las respuestas adaptativas que han permitido la colonización del ecosistema páramo. Sin embargo, los estudios que se han realizado dentro de esta familia en zonas de alta montaña, están relacionados principalmente con patrones de distribución tanto espacial (Hartley 1958a, 1958b, 1961, 1973, Hartley y Slater 1960, Teeri y Stowe 1973, Baruch 1984, Luteyn 1999, Sklenář y Jørgensen 1999, Sklenář y Ramsay 2001) como de sus rutas metabólicas (Tieszen *et al.* 1979, Cavagnaro 1988, Cabido *et al.* 1997, Pyankov *et al.* 2000). No se conocen cuáles son las respuestas ecofisiológicas que les permiten atravesar el filtro ecológico impuesto por las bajas temperaturas y el estrés hídrico, razón por la cual surge el interés de estudiar los mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes, la distribución de las rutas metabólicas y la eficiencia en el uso de agua, así como también la relación de estos aspectos con la distribución de las diferentes especies respecto a un gradiente altitudinal, que es el más importante en las montañas tropicales (Sarmiento 1986b).

Por otra parte, el estudio de la respuesta de la vegetación en las condiciones de la alta montaña tropical puede ser de gran utilidad en el ámbito del cambio global (Van der Water *et al*, 2002), ya que se presenta la ventaja que a pequeñas distancias físicas se observan grandes variaciones ambientales (Baruch 1984, Sarmiento 1986b). Esto permite hacer suposiciones de posibles respuestas de la vegetación frente a modificaciones climáticas. En este sentido, las Poaceae pueden representar un buen grupo taxonómico en este tipo de estudios, ya que son muy sensibles a cambios tanto térmicos como hídricos (Berry y Björkman 1980, Ehleringer y Monson 1993), así como también a variaciones en las concentraciones de CO₂ (Körner y Diemer 1994, Street-Perrott *et al.* 1997).

De manera general, resalta que no se ha producido información ecofisiológica respecto a las Poaceae de páramo, lo cual ya había sido señalado por Briceño y De Robert (1996) y más recientemente por Sage y Sage (2002). Nos planteamos entonces, las siguientes interrogantes:

1. ¿Cuáles son los mecanismos de adaptación a las bajas temperaturas presentes en gramíneas de alta montaña?
2. ¿Varían estos mecanismos con la altitud?
3. ¿Cómo determinan los mecanismos adaptativos de las gramíneas su distribución a lo largo de un gradiente altitudinal?
4. ¿Puede predecirse la distribución de las gramíneas en la alta montaña conociendo únicamente sus características metabólicas y/o mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas?

Para responder dichas interrogantes nos planteamos el estudio de la distribución de las rutas metabólicas C₃ y C₄ y la eficiencia en el uso del agua (EUA), así como también de los mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes a lo largo de un gradiente altitudinal de páramo en algunas especies de gramíneas.

ÁREA DE ESTUDIO

El presente trabajo se desarrolló en el Estado Mérida (Venezuela) a lo largo de un gradiente altitudinal localizado entre las siguientes coordenadas: 8° 51' 04 N, 70° 43' 10 O y 8° 51' 09 N, 70° 49' 25 O. Dicho gradiente estuvo ubicado en una vertiente llanera que abarca parte de la Sierra de Santo Domingo y La Culata (Municipio Cardenal Quintero) (Fig. I-1). El punto más bajo se encuentra en áreas cercanas a El Baho, a 2500 msnm y

los puntos más altos corresponden a Pico El Águila y Pico Gavilán (4200 msnm, aprox.). Esta vertiente tiene exposición este y se caracteriza por presentar un régimen pluviométrico unimodal, propio de la región llanera (Monasterio y Reyes 1980) (Fig. I-2). De manera general, se registran cuatro meses de baja precipitación (de diciembre a marzo) (Monasterio y Reyes 1980, Sarmiento 1986a) y un período de altas precipitaciones concentrado entre los meses de mayo y octubre (Monasterio y Reyes 1980). Tanto la precipitación, como las temperaturas varían en función de la altitud, observándose cambios a lo largo del gradiente (Tabla I-1). Considerando también la tendencia en el régimen de heladas nocturnas, Monasterio y Reyes (1980) mencionan que se incrementan con la altitud a partir de los 3200-3300 msnm, variando con la época del año.

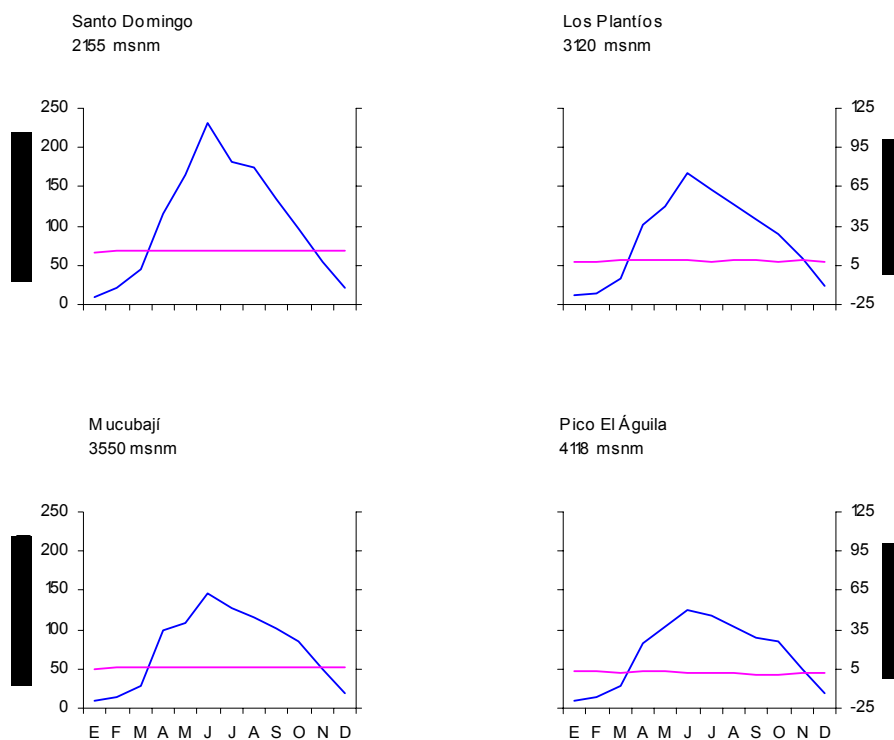


Fig. I-2 Climadiagramas de las estaciones meteorológicas de la vertiente estudiada. La línea azul indica la precipitación anual promedio y la rosada la temperatura anual promedio. Tomado de Monasterio y Reyes (1980).

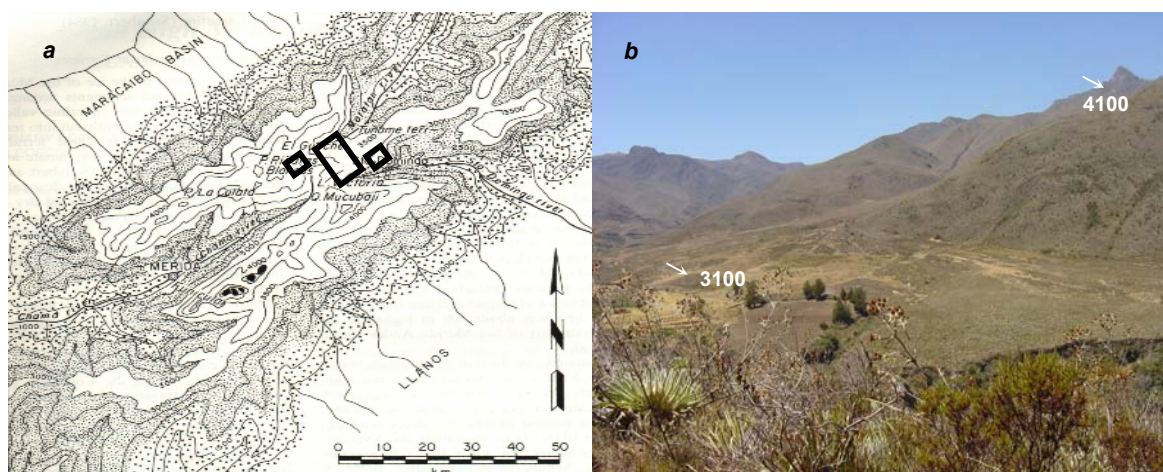


Fig. I-1 **a** Ubicación espacial del área de estudio (Tomado de Salgado-Labouriau 1986). **b** Aspecto general del área comprendida entre Pico Gavilán, a 4100 msnm, aproximadamente y los 3100 msnm (Foto: P. Alvizu).

Tabla I-1 Variación de la temperatura y la precipitación en función de la altitud en algunas localidades de la vertiente llanera de Los Andes venezolanos (Tomado de Monasterio y Reyes 1980). *Altitud corregida en este trabajo (Monasterio y Reyes indican que en Los Plantíos la altitud es de 2878 msnm). Las celdas vacías corresponden a datos no disponibles.

Localidad	Altitud (msnm)	Precipitación promedio (mm)	Evapotranspiración (mm)	Nº días con heladas	Temperatura (°C)		
					Promedio anual	Máxima promedio	Mínima promedio
Santo Domingo	2155	1359	-	-	16,1	-	-
Los Plantíos	3120*	1003	-	-	7,9	12,4	3,2
Mucubají	3550	969	763	81	5,4	11,5	-1,0
Pico El Águila	4118	869	851	156	2,8	7,8	-1,0

Vale la pena mencionar que no disponemos de datos climatológicos recientes. Sin embargo, es posible observar las disminuciones de la temperatura y la precipitación a medida que aumenta el gradiente altitudinal y hacer inferencias del comportamiento de la vegetación en función de tales disminuciones.

Los suelos del páramo, por su parte, son relativamente jóvenes y han estado sometidos al efecto de las glaciaciones (Schubert 1976, 1981, Hooghiemstra 1989), suelen ser ácidos y pobremente desarrollados con un bajo contenido de nutrientes inorgánicos (Baruch 1979, 1982).

El área de la parte alta del gradiente, Pico El Águila, se caracteriza por una vegetación de páramo desértico (Monasterio 1979, 1980a), definida fisonómicamente como un rosetal alto y abierto (Fig. I-3) formado por dos estratos: el primero se ubica al ras del suelo, es discontinuo y tiene entre 2 y 40% de cobertura, mientras que el segundo tiene entre 1 y 3 m de altura y de 5 a 30% de cobertura (Monasterio 1980a). Por otra parte, la vegetación está integrada por especies herbáceas y leñosas perennes, cuyas formas de vida tienden a ser siempreverdes con predominancia de rosetales y cojines achatados (Monasterio 1980a).

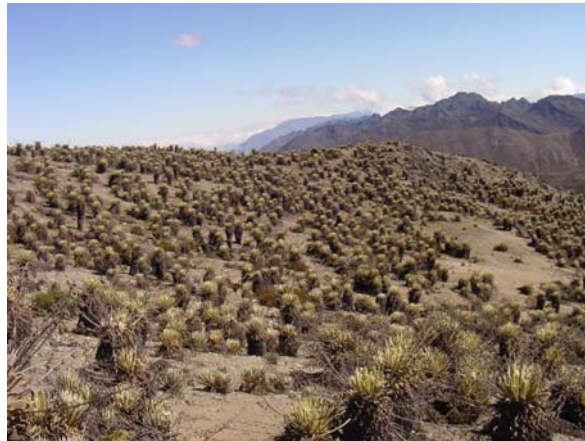


Figura I-3 Vegetación del páramo desértico en Pico El Águila (Foto: P. Alvizu).

En la zona intermedia del gradiente, aproximadamente a la altura de Mucubají, la vegetación presenta una variación entre varios tipos fisonómicos, distinguiéndose asociaciones de especies, la mayoría con tres estratos (Fariñas y Monasterio 1980). En este caso, las gramíneas ocupan el segundo y tercer estrato, donde pueden llegar a tener hasta un 40 y 80% de cobertura, respectivamente (Fig. I-4).

Hacia la parte más baja del gradiente (Fig. I-5), la vegetación es una mezcla de rosetales con pastizales y arbustales bajos de páramo andino (Monasterio y Reyes 1980).

Los principales factores de perturbación observados en el área de estudio se deben principalmente a la herbivoría, así como también a la intervención antrópica (turismo y agricultura), cuya intensidad suele incrementarse hacia las partes más bajas del gradiente.



Figura I-4 Aspecto de la vegetación alrededor de los 3600 msnm, por encima del Hotel Paso Real (Foto: A. Nieto).



Figura I-5 Aspecto de la vegetación en las partes bajas del gradiente. Puede observarse la mezcla de rosetales con el estrato arbustivo y herbáceo a 3200 msnm aproximadamente. Área cercana al Hotel Paso Real (Foto: P. Alvizu).

BIBLIOGRAFÍA

- Azócar, A. y M. Monasterio. 1980. Caracterización ecológica del clima en el páramo de Mucubají. *En: Monasterio, M. (ed.). Estudios ecológicos en los páramos andinos.* Pp. 207-223. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Azócar, A., F. Rada y G. Goldstein. 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**(1): 85-98.
- Baruch, Z. 1982. Patterns of energy content in plants from the Venezuelan paramos. *Oecologia*, **55**: 47-52.
- Baruch, Z. 1984. Ordination and classification of vegetation along an altitudinal gradient in the Venezuelan páramos. *Vegetatio*, **55**: 115-126.
- Baruch, Z. y A. P. Smith. 1979. Morphological and physiological correlates of niche breadth in two species of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Oecologia*, **38**: 71-82.
- Beck, E., E. Schulze, M. Senser y R. Scheibe. 1984. Equilibrium freezing of leaf water and extracellular ice formation in Afroalpine “giant rosette” plants. *Planta*, **162**: 276-282.
- Beck, E., M. Senser, R. Scheibe, H. Steiger y P. Pongratz. 1982. Frost avoidance and freezing tolerance in Afroalpine “giant rosette” plants. *Plant, Cell and Environment*, **5**: 215-222.
- Berry, J. y O. Björkman. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, **31**: 491-543.
- Briceño, B. 1987. El género *Poa* L. en el páramo de Mucubají, Mérida-Venezuela. *Revista de Ecología Latinoamericana*, **1**(3-4): 36-51.
- Briceño, B. y P. De Robert. 1996. Diversidad y utilidad de las plantas vasculares en un páramo triguero de la Sierra Nevada de Mérida. *Pittieria*, **24**: 43-61.
- Cabido, M., N. Ateca, M. Astegiano y A. Anton. 1997. Distribution of C₃ and C₄ grasses along an altitudinal gradient in Central Argentina. *Journal of Biogeography*, **24**: 197-204.

- Calero, A. y Z. Baruch. 1986. Patterns in altitudinal and seasonal biomass allocation in two contrasting plant life forms from a tropical mountain biome. *Biotropica*, **18**(3): 189-194.
- Carlquist, S. 1994. Anatomy of tropical alpine plants. *En*: Rundel, P., A. Smith and F. Meinzer (eds.). *Tropical alpine environments: plant form and function*. Pp. 111-128. Cambridge -University Press, Great Britain.
- Cavagnaro, J. 1988. Distribution of C₃ and C₄ grasses at different altitudes in a temperate arid region of Argentina. *Oecologia*, **76**: 273-277.
- Cuatrecasas, J. 1968. Páramo vegetation and its life forms. *En*: Troll, C. (ed.). *Geology of the mountains regions of the tropical Americas*. Pp. 163-186. Proceedings of the UNESCO Mexico Symposium.
- Earnshaw, M., K. Carver, T. Gunn, K. Kerenga, V. Harvey, H. Griffiths y M. Broomeadow. 1990. Photosynthetic pathway, chilling tolerance and cell sap osmotic potential values of grasses along an altitudinal gradient in Papua New Guinea. *Oecologia*, **84**: 280-288.
- Ehleringer, J. y R. Monson. 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**: 411-439.
- Fariñas, M. y M. Monasterio. 1980. La vegetación del páramo de Mucubají. Análisis de ordenamiento y su interpretación ecológica. *En*: Monasterio, M. (ed.). *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Pp. 263-307. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Goldstein, G. y F. Meinzer. 1983. Influence of insulating dead leaves and low temperatures on water balance in an andean giant rosette plant. *Plant, Cell and Environment*, **6**: 649-656.
- Goldstein, G., F. Meinzer y M. Monasterio. 1984. The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant, Cell and Environment*, **7**: 179-186.
- Goldstein, G., F. Rada y A. Azócar. 1985. Cold hardiness and supercooling along an altitudinal gradient in andean giant rosette species. *Oecologia*, **68**: 147-152.
- Goldstein, G., F. Rada, M. Canales y O. Zabala. 1989. Leaf gas exchange of two giant caulescent rosette species. *Acta Oecologica*, **10**(4): 359-370.

- Hartley, W. 1958a. Studies on the origin, evolution, and distribution of the Gramineae. I. The tribe Andropogoneae. *Australian Journal of Botany*, **6**: 115-128.
- Hartley, W. 1958b. Studies on the origin, evolution, and distribution of the Gramineae. II. The tribe Paniceae. *Australian Journal of Botany*, **6**: 343-357.
- Hartley, W. 1961. Studies on the origin, evolution, and distribution of the Gramineae. IV. The genus *Poa* L. *Australian Journal of Botany*, **9**: 152-161.
- Hartley, W. 1973. Studies on the origin, evolution, and distribution of the Gramineae. V. The subfamily Festucoideae. *Australian Journal of Botany*, **21**: 201-234.
- Hartley, W. y C. Slater. 1960. Studies on the origin, evolution, and distribution of the Gramineae. III. The tribes of the subfamily Eragrostoideae. *Australian Journal of Botany*, **8**: 256-276.
- Hedberg, I. y O. Hedberg. 1979. Tropical-alpine life forms of vascular plants. *Oikos*, **33**: 297-307.
- Hooghiemstra, H. 1989. Quaternary and upper-pliocene glaciations and forest development in the tropical Andes: evidence from a long high-resolution pollen record from the sedimentary basin of Bogotá, Colombia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **72**: 11-26.
- Körner, C. 1992. Response of alpine vegetation to global climate change. *Catena*, **22**: 85-96.
- Körner, C. 1999. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer. Germany.
- Körner, C. y M. Diemer. 1994. Evidence that plants from high altitudes retain their greater photosynthetic efficiency under elevated CO₂. *Functional Ecology*, **8**: 58-68.
- Luteyn, J. 1999. *Páramos: A checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*. Memoirs of the New York Botanical Garden. Vol. 84.
- Luteyn, J., A. Cleef y O. Rangel. 1992. Plant diversity in páramo: towards a checklist of páramo plants and generic flora. En: Balslev, H. and J. Luteyn (eds.). *Páramo: An Andean ecosystem under human influence*. Pp. 71-84. Academic Press, London.
- Meinzer, F. y G. Goldstein. 1985. Some consequences of leaf pubescence in the andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Ecology*, **66**(2): 512-520.

- Meinzer, F., G. Goldstein y P. Rundel. 1994. Comparative water relations of tropical alpine plants. *En: Rundel, P., A. Smith and F. Meinzer (eds.). Tropical alpine environments: plant form and function.* Pp. 61-76. Cambridge University Press, Great Britain.
- Monasterio, M. 1979. El páramo desértico en el altiandino de Venezuela. Pp. 117-146. *En: Salgado-Labouriau, M. (ed.). El medio ambiente páramo.* UNESCO-IVIC, Caracas.
- Monasterio, M. 1980a. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. *En: Monasterio, M. (ed.). Estudios ecológicos en los páramos andinos.* Pp. 93-158. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Monasterio, M. 1980b. El páramo de Mucubají dentro del cuadro general de los páramos venezolanos. *En: Monasterio, M. (ed.). Estudios ecológicos en los páramos andinos.* Pp. 201-206. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Monasterio, M. 1986. Adaptive strategies of *Espeletia* in the Andean desert páramo. *En: Vuilleumier, F. y M. Monasterio (eds.). High altitude tropical biogeography.* Pp. 49-80. Oxford University Press, Oxford.
- Monasterio, M. y F. Vuilleumier. 1986. Introduction: high tropical mountain biota of the world. *En: Vuilleumier, F. y M. Monasterio (eds.). High altitude tropical biogeography.* Pp. 3-7. Oxford University Press, Oxford.
- Monasterio, M. y S. Reyes. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes Venezolanos. *En: Monasterio, M. (ed.). Estudios ecológicos en los páramos andinos.* Pp. 47-91. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Pfitsch, W. 1994. Morphological and physiological radiation in páramo *Draba*. *En: Rundel, P., A. Smith y F. Meinzer (eds.). Tropical alpine environments: plant form and function.* Pp. 151-165. Cambridge University Press, Great Britain.
- Pyankov, V., P. Gunin, S. Tsoog y C. Black. 2000. C₄ plants in the vegetation of Mongolia: their natural occurrence and geographical distribution in relation to climate. *Oecologia*, **123**: 15-31.
- Rada, F. 1983. *Mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en Espeletia spicata y Polylepis sericea.* Postgrado de Ecología Tropical. Tesis de Maestría. Universidad de Los Andes. Mérida.
- Rada, F., A. Azócar, B. Briceño, J. González y C. García. 1996. Carbon and water balance in *Polylepis sericea*, a tropical treeline species. *Trees*, **10**: 218-222.

- Rada, F., G. Goldstein, A. Azócar y F. Meinzer. 1985a. Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. *Plant, Cell and Environment*, **8**: 501-507.
- Rada, F., G. Goldstein, A. Azócar y F. Meinzer. 1985b. Daily and seasonal osmotic changes in a tropical treeline species. *Journal of Experimental Botany*, **36**(167): 989-1000.
- Rada, F., G. Goldstein, A. Azócar y F. Torres. 1987. Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzii*, a caulescent giant rosette species. *Journal of Experimental Botany*, **38**(188): 491-497.
- Ramsay, P. y E. Oxley. 2001. An assessment of aboveground net primary productivity in Andean of Central Ecuador. *Mountain Research and Development*, **21**(2): 161-167.
- Rundel, P. 1994. Tropical alpine climates. En: Rundel, P., A. Smith y F. Meinzer (eds.). *Tropical alpine environments: plant form and function*. Pp. 21-44. Cambridge University Press, Great Britain.
- Sage, R. y T. Sage. 2002. Microsite characteristics of *Muhlenbergia richardsonis* (Trin.) Rydb., an alpine C₄ grass from the White Mountains, California. *Oecologia*, **132**: 501-508.
- Sakai, A. y W. Larcher. 1987. *Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress*. Springer-Verlag, New York.
- Salgado-Labouriau, M. 1980. Paleoecología de los Andes venezolanos. En: Monasterio, M. (ed.). *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Pp. 159-169. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Sarmiento, G. 1986a. Ecological features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier, F. y M. Monasterio (eds.). *High altitude tropical biogeography*. Pp. 11-45. Oxford University Press, Oxford.
- Sarmiento, G. 1986b. Los principales gradientes ecoclimáticos en los Andes tropicales. *Simposio de ecología de tierras altas*. Pp. 47-64. Anales del IV congreso Latinoamericano de Botánica. Vol. I. Colombia.
- Schubert, C. 1976. Glaciación y morfología periglacial en Los Andes venezolanos noroccidentales. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, **32**(132-133): 149-178.

- Schubert, C. 1981. Evolución post-glacial de un valle morrénico, Andes merideños. *Acta Científica Venezolana*, **32**(2): 111-191.
- Sklenář, P. y P. Jørgensen. 1999. Distribution patterns of páramo plants in Ecuador. *Journal of Biogeography*, **26**: 681-691.
- Sklenář, P. y P. Ramsay. 2001. Diversity of zonal páramo plant communities in Ecuador. *Diversity and Distributions*, **7**: 113-124.
- Smith, A. P. 1994. Introduction to tropical alpine vegetation. *En*: Rundel, P., A. Smith y F. Meinzer (eds.). *Tropical alpine environments: plant form and function*. Pp. 1-19. Cambridge University Press, Great Britain.
- Smith, A. P. 1994. Introduction to tropical alpine vegetation. *En*: Rundel, P., A. Smith y F. Meinzer (eds.). *Tropical alpine environments: plant form and function*. Pp. 1-19. Cambridge University Press, Great Britain.
- Smith, A. P. y T. Young. 1987. Tropical alpine plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**: 137-158.
- Squeo, F., F. Rada, A. Azócar y G. Goldstein. 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: Is it equally represented in species with different plant height? *Oecologia*, **86**: 378-38.
- Squeo, F., F. Rada, C. García, M. Ponce, A. Rojas y A. Azócar. 1996. Cold resistance mechanisms in high desert Andean plants. *Oecologia*, **105**: 55-555.
- Street-Perrott, F., Y. Huang, R. Perrott, G. Eglinton, P. Barker, L. Khelifa, D. Harkness y D. Olago. 1997. Impact of lower atmospheric carbon dioxide on tropical mountains ecosystems. *Science*, **278**: 1422-1426.
- Teeri, J. y L. Stowe. 1976. Climatic patterns and the distribution of C₄ grasses in North America. *Oecologia*, **23**: 1-12.
- Tieszen, L., M. Senyimba, S. Imbamba y J. Troughton. 1979. The distribution of C₃ and C₄ grasses and carbon isotope discrimination along an altitudinal and moisture gradient in Kenya. *Oecologia*, **37**: 337-350.
- Troll, C. 1968. The cordilleras of the tropical Americas. Aspects of climate, phytogeographical and agrarian ecology. *En*: Troll, C. (ed.). *Geo-ecology of the mountains regions of the tropical Americas*. Pp. 13-56. Proceedings of the UNESCO Mexico Symposium.

Van der Water, P., S. Leavitt y J. Betancourt. 2002. Leaf $\delta^{13}\text{C}$ variability with elevation, slope aspect, and precipitation in the southwest United States. *Oecologia*, **132**: 332-343.

Vareschi, V. 1970. *Flora de los páramos de Venezuela*. Universidad de Los Andes. Ediciones del Rectorado. Mérida, Venezuela.

Capítulo II

DISTRIBUCIÓN DE LAS GRAMÍNEAS EN EL PÁRAMO

INTRODUCCIÓN

La distribución de las especies es el resultado de una serie de adaptaciones fisiológicas a las condiciones bióticas y ambientales, así como también de procesos evolutivos y biogeográficos (Clayton 1981, Sklenář y Jørgensen 1999, Sklenář y Ramsay 2001). En el caso de las gramíneas los factores ambientales tienen un papel fundamental dentro de los patrones de distribución, entre los que Gates (1980) destaca la temperatura y la humedad. Dichos factores constituyen las principales fuerzas moldeadoras de los patrones de distribución, los cuales representan la respuesta a un proceso adaptativo.

En el páramo se han relacionado variables ambientales con la distribución de varias especies, como por ejemplo los trabajos de Baruch (1984), Ricardi *et al.* (1987), Fariñas y Monasterio (1998), Luteyn (1999). De igual manera, se han estudiado aspectos biogeográficos de varias especies (Monasterio y Sarmiento 1991). Sin embargo, son pocos los estudios realizados con las Poaceae, probablemente porque constituyen un grupo difícil de trabajar. Desde el punto de vista de las determinaciones botánicas es complicado y además hay pocos especialistas en el país. Si además consideramos especialistas de gramíneas del páramo, son menores aún.

El estudio de las Poaceae en el páramo resulta particularmente interesante, ya que se evidencia que varias especies de la familia se han adaptado a las condiciones frías, donde incluso sus frecuencias de ocurrencia son elevadas (Teeri y Stowe 1976, Clayton y Renvoize 1986, Schwarz y Redmann 1987, Sage y Sage 2002). En este sentido, Clayton (1981) destaca la propiedad de algunos taxa dentro de la familia de adaptarse a las condiciones frías, ya sea en la alta montaña o en zonas templadas, como son por ejemplo las tribus Aveneae, Poeae y Stipeae. Esto ya había sido estudiado por Hartley a través de una serie de publicaciones en las que hace relaciones entre la distribución de varias subfamilias y tribus de la familia Poaceae y las variables ambientales que las determinan (Hartley 1958a, b, 1961, 1973, Hartley y Slater 1960). Sin embargo, el autor reconoce las limitaciones que presenta su análisis, dados los pocos listados florísticos disponibles. Recientemente se han publicado trabajos que buscan el conocimiento del listado de la

flora de los páramos incluyendo la distribución altitudinal (Luteyn 1999, Sklenář y Jørgensen 1999).

Una ventaja de trabajar con esta familia es la gran sensibilidad que presentan frente a cambios en la temperatura y la humedad (Berry y Björkman 1980, Ehleringer y Monson 1993). De esta manera, estudios de la distribución de las gramíneas a través del tiempo pueden ser un buen diagnóstico en el estudio del cambio global.

OBJETIVOS

1. Estudiar la distribución de las gramíneas en un gradiente altitudinal.
 - 1.1. Determinar el intervalo altitudinal de las gramíneas en el gradiente, precisando el punto de mayor frecuencia (óptimo) y el intervalo de ocurrencia (amplitud) para cada una de las especies.
 - 1.2. Estimar el óptimo de temperatura para las especies de gramíneas presentes en el gradiente altitudinal.
 - 1.3. Elaborar un listado de especies de gramíneas que resuma la información generada en los puntos anteriores.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para estudiar la distribución de las especies de gramíneas en un gradiente altitudinal de páramo se estableció una transecta entre los 2500 y los 4200 msnm, la cual incluyó las siguientes localidades: El Baho (2500 msnm, lugar con intervención antrópica [agrícola] y herbivoría [ganado vacuno], exposición este y suelos mal drenados), Las Tapias (2905 m, intervención antrópica [agrícola] y herbivoría [ganado vacuno y equino], exposición oeste y suelos bien drenados), Hotel Paso Real (3000 m, intervención antrópica [turismo] y herbivoría [ganado vacuno, equino y ovino], exposición este y suelos bien drenados), Los Plantíos (3120 m, herbivoría [ganado vacuno], exposición oeste y suelos bien drenados), Pico El Gavilán (4000 m, poca intervención antrópica, herbivoría por conejos, exposición este y sustrato rocoso) y Pico El Águila (4200 m, intervención antrópica [turismo], exposición este y sustrato con rasgos evidentes de actividad de soliflucción) (Fig. II-1).

A lo largo del gradiente altitudinal se dispusieron líneas de 32 m de largo, lo cual responde a la relación 2^n , que permite el cálculo de la varianza de un número de individuos a diferentes tamaños de las unidades de muestreo (UM) mediante su agrupamiento (Ludwig

y Reynolds 1988, Dale 1999). Estas líneas se ubicaron de manera perpendicular a la pendiente cada 50 m de altitud. Hubo lugares en los que no fue posible ubicar la línea de muestreo, por causa del difícil acceso o por tratarse de lugares de muy alta pendiente. Obtuvimos entonces, un total de 21 líneas, cada una de las cuales fue dividida en unidades de muestreo contiguas de 50*50 cm. En cada unidad de muestreo se realizó el censo de especies de gramíneas, tomando en cuenta la información relacionada con la presencia de la especie, lo que luego permitió obtener su frecuencia en la línea. Para cada especie se estimó el óptimo y la amplitud mediante el método de los promedios ponderados. El empleo de este método es ventajoso, ya que la respuesta ecofisiológica de una especie generalmente se ajustan a lo expresado en la ley de tolerancia, donde se plantea que toda especie presenta un máximo, un mínimo y un óptimo. De esta manera la media corresponde al óptimo de la especie y la desviación estándar refleja su amplitud ([Ellenberg 1979, ter Braak y Barendregt 1986]. Para mayor detalle ver el Apéndice A).

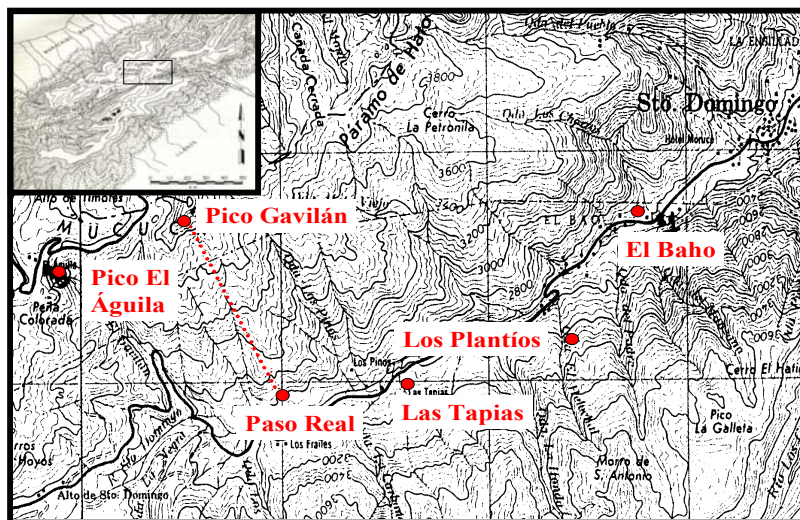


Fig. II-1 Lugares de muestreo en el gradiente seleccionado. La línea punteada indica un gradiente continuo de muestreo entre las localidades del Hotel Paso Real y Pico Gavilán.

Los muestreos se realizaron en Agosto del año 2001, durante la época de lluvias, de manera de garantizar la floración de la mayor cantidad de especies. De cada ejemplar obtenido en el campo se preparó una muestra de herbario para su posterior determinación taxonómica, para lo cual se utilizó la literatura de Hitchcock (1927), Luces (1953), Rosengurtt *et al.* (1970), Pohl (1980), Tovar (1993), Briceño y Morillo (1994) y Davidse *et al.* (1994). Aún cuando el trabajo de Vareschi (1970) es pionero respecto al estudio de la flora del páramo, posee información incompleta para las Poaceae. El análisis de la distribución se hizo considerando tres categorías taxonómicas: tribu, género y especie.

Hemos querido presentarla así, de manera de ver hasta qué punto la distribución de las tribus y los géneros refleja la de las especies. Hartley en sus trabajos (Hartley 1958a, b, 1961, 1973, Hartley y Slater 1960), Clayton (1981) y Clayton y Renvoize (1986) plantean que el análisis de las tribus puede ayudar a establecer relaciones evolutivas. Cabe destacar que éste no constituye un objetivo de nuestro trabajo, sin embargo, se puede obtener información de la adaptación de las especies a las condiciones ambientales a través de la categoría de tribu, cuya clasificación fue realizada según Clayton y Renvoize (1986).

La distribución altitudinal de las especies se relacionó con el gradiente altitérico, para lo cual se emplearon los datos de temperaturas anuales promedio suministrados por Monasterio y Reyes (1980), ya que muchas de las estaciones meteorológicas de la región se encuentran desmanteladas y no hay información reciente. Utilizamos la relación de regresión encontrada entre ambas variables ($p < 0,05$; $R^2 = 0,98$), a través de la siguiente ecuación:

$$\text{Temperatura } (^{\circ}\text{C}) = 30,29 - 0,0069 * \text{Alt (msnm)} \pm 2,41$$

La información de temperatura disponible consta de cuatro localidades, es decir cuatro temperaturas, razón por la cual se calculó una regresión considerando todo el gradiente.

RESULTADOS

Encontramos un total de 10 tribus, las cuales se enumeran a continuación: Stipeae, Poeae, Meliceae, Aveneae, Bromae, Triticeae, Arundineae, Eragrostideae, Cynodonteae y Paniceae (Tabla II-1).

Tabla II-1 Tribus encontradas en el presente estudio. Se incluyen los géneros, así como también el número de especies halladas dentro de cada género.

Tribu	Género	Número de especies
Stipeae	<i>Nassella</i>	3
	<i>Aciachne</i>	1
Poeae	<i>Festuca</i>	5
	<i>Lolium</i>	1
	<i>Vulpia</i>	2
	<i>Poa</i>	3
Meliceae	<i>Trinichloa</i>	1
Aveneae	<i>Trisetum</i>	5
	<i>Agrostis</i>	6
	<i>Calamagrostis</i>	3
	<i>Polypogon</i>	2

Continuación...

Tribu	Género	Número de especies
Bromeae	<i>Bromus</i>	2
Triticeae	<i>Brachypodium</i>	1
Arundineae	<i>Danthonia</i>	1
	<i>Cortaderia</i>	1
Eragrostideae	<i>Sporobolus</i>	1
	<i>Muhlenbergia</i>	2
Cynodonteae	<i>Aegopogon</i>	1
Paniceae	<i>Panicum</i>	1
	<i>Paspalum</i>	3
	<i>Axonopus</i>	1
	<i>Pennisetum</i>	1

En función del número de especies que se encontraron en cada tribu, Poeae y Aveneae resultaron ser las más importantes. Sin embargo, considerando la frecuencia de cada una de las tribus (Fig. II-2), se observa que las más importantes son Aveneae, Stipeae y Paniceae. Las dos primeras son más numerosas hacia las partes más altas, mientras que Paniceae es importante hacia las partes baja y media del gradiente. Las tribus Meliceae y Triticeae no se incluyeron en la figura porque sus frecuencias eran muy bajas. Arundineae, Bromeae y Poeae también presentaron baja frecuencia. Esta última tribu, presenta además, un comportamiento discontinuo en el gradiente, ya que está presente entre 2470 y 3150 msnm, luego la encontramos nuevamente por encima de los 3600 msnm. Cynodonteae y Eragrostaeae aumentan sus frecuencias hacia la zona media baja del gradiente.

El estudio de la distribución de las tribus muestra tres grupos: el primero, se encuentra en la parte baja y está constituido por Triticeae, con una única especie a los 2700 msnm (Fig. II-3), el segundo grupo se ubica hacia la parte media y está constituido por Eragrostaeae, Meliceae, Paniceae, Arundineae y Cynodonteae, las cuales a su vez presentan las menores amplitudes y sus óptimos ocurren entre los 3100 y 3200 msnm. Bromeae presentó muy baja frecuencia de ocurrencia, sin embargo también muestra su óptimo en 3200 msnm. Es la tribu que tiene mayor amplitud en todo el gradiente, por lo que se encuentra entre el segundo y tercer grupo. Este último, se ubica en el extremo superior y está conformado por Stipeae, Poeae y Aveneae, cuyos óptimos de ocurrencia están entre 3500 y 3600 msnm. Estas tres tribus junto con Bromeae poseen las mayores amplitudes,

lo cual quiere decir que tienen la mayor distribución en el gradiente estudiado respecto a las demás. Esto también se observa en la Fig. II-2.

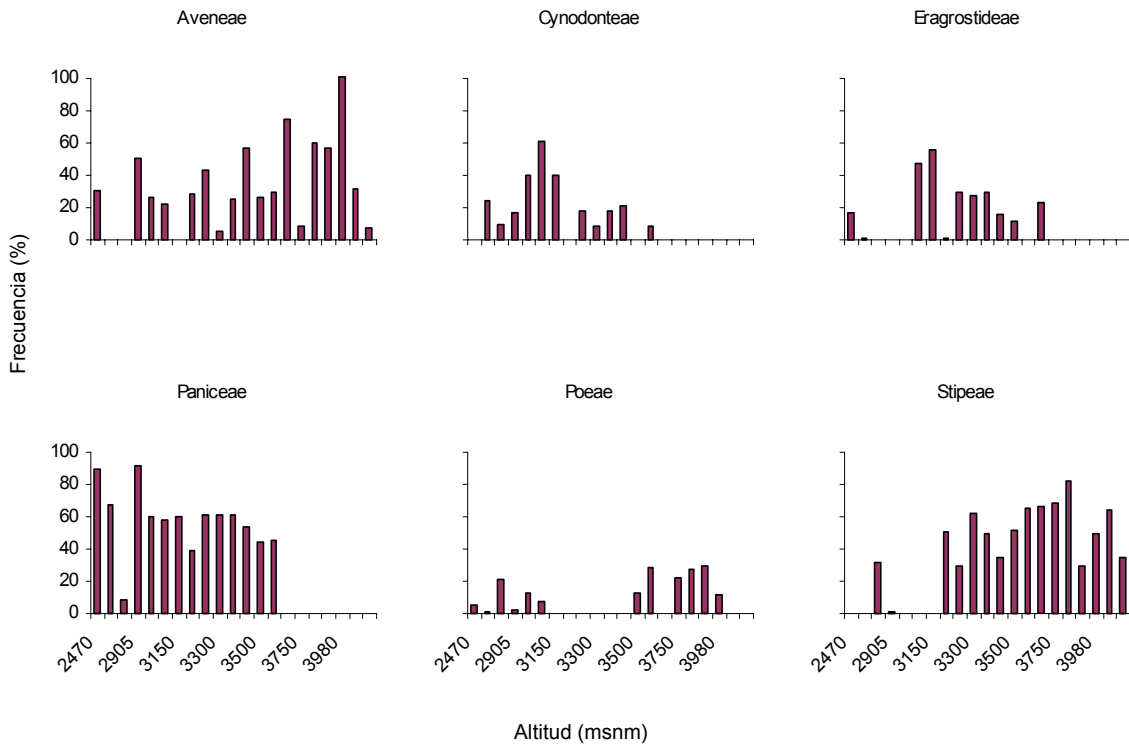


Fig. II-2 Frecuencia de las tribus de gramíneas más numerosas encontradas en este estudio respecto a la altitud.

Por otra parte, encontramos un total de 22 géneros, que representan un 40% del total de los reportados por Luteyn *et al.* (1992) para Los Andes, los cuales se enumeran a continuación: *Aciachne* (endémico de Los Andes), *Axonopus* (origen neotropical), *Agrostis*, *Brachypodium*, *Bromus*, *Calamagrostis*, *Danthonia*, *Festuca*, *Poa* y *Trisetum* (origen templado (“widespread temperate”), *Muhlenbergia* (origen holártico), *Paspalum* y *Sporobolus* (origen tropical “widespread tropical”), *Lolium* y *Pennisetum* (géneros introducidos), *Aegopogon*, *Panicum*, *Polypogon*, *Nassella*, *Triniochloa* y *Vulpia* (nativa de Eurasia y África del Norte) y *Cortaderia* (origen austral-antártico) (la información relativa al origen fitogeográfico de los géneros fue tomada de Van der Hammen y Cleef 1986, Luteyn *et al.* 1992 y Davidse *et al.* 1994).

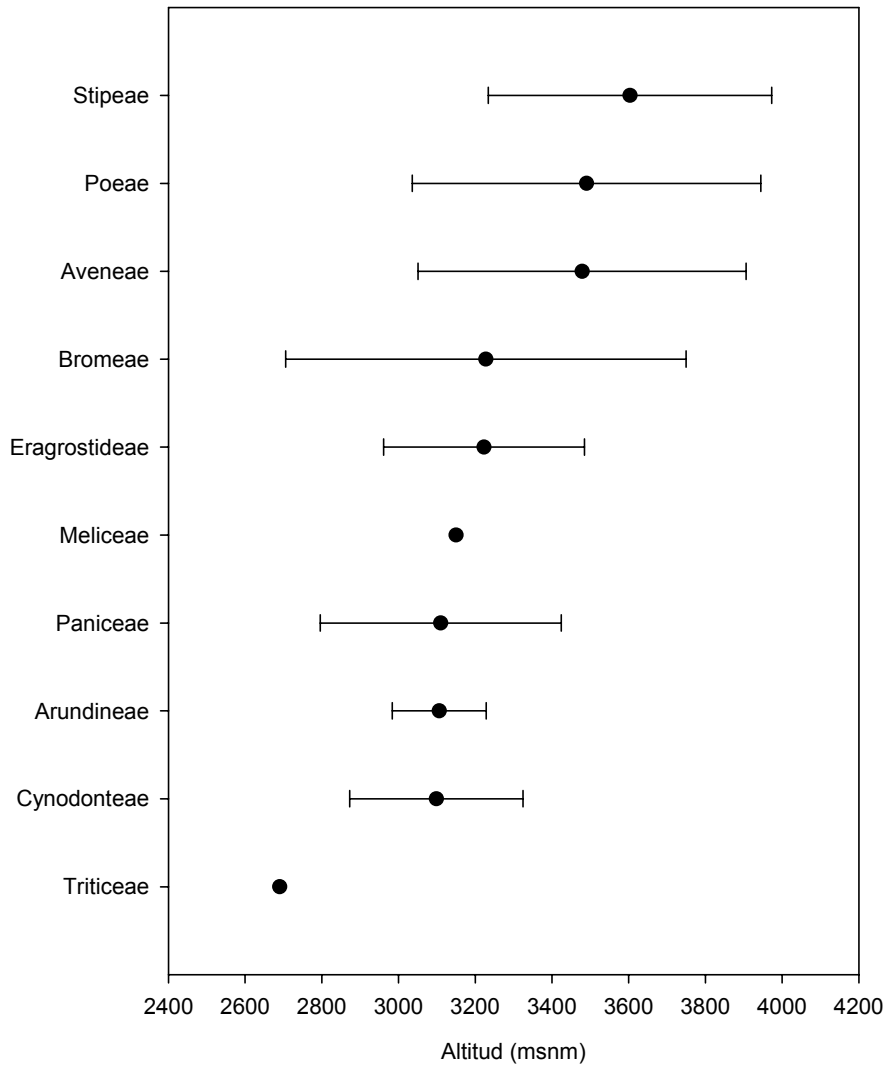


Fig. II-3 Distribución de las tribus a lo largo del gradiente altitudinal estudiado. El punto simboliza el óptimo de ocurrencia de cada tribu, mientras que la línea sólida, la desviación estándar (amplitud).

La distribución altitudinal de los géneros indica que estos van sustituyéndose a medida que aumenta la altitud (Fig. II-4). En el punto más bajo del gradiente, entre 2400 y 2700, se encuentran *Polypogon*, *Sporobolus*, *Axonopus*, *Panicum*, *Vulpia* y *Brachypodium*. De manera general, estos géneros muestran un menor intervalo de distribución (con excepción de *Pennisetum*). Luego, entre 3000 y 3400 msnm se encuentran los siguientes géneros: *Lolium*, *Aegopogon*, *Danthonia*, *Trinichloa*, *Trisetum*, *Paspalum*, *Bromus* (este es el género que posee la mayor amplitud), *Muhlenbergia* y *Nassella*. Por último, los que alcanzan el extremo superior, por encima de los 3600 msnm son *Poa*, *Festuca*,

Calamagrostis, *Agrostis* y *Aciachne*. A su vez, presentan intervalos de tolerancia mayores respecto a los géneros de la parte baja del gradiente. Sólo *Agrostis* y *Aciachne* son los géneros que en promedio, superan los 3800 m.

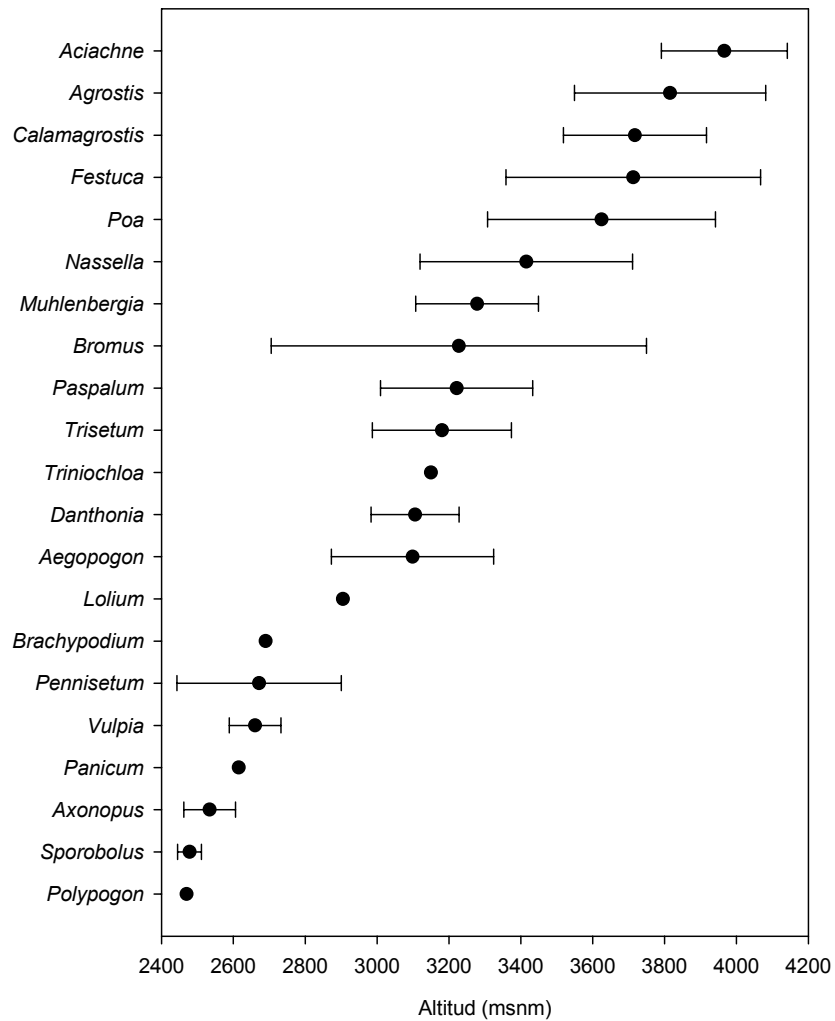


Fig. II-4 Distribución de los géneros respecto a la altitud. El punto indica el óptimo de ocurrencia y la línea sólida la desviación estándar (amplitud).

Se encontraron 47 especies de gramíneas (Tabla II-2), de las cuales cuatro (4) no estuvieron dentro de las unidades de muestreo. Las especies, al igual que las tribus y los géneros, van sustituyéndose (Fig. II-5), formando un continuo a lo largo del gradiente. Sin embargo, se nota una discontinuidad a 2800 msnm, lo cual es un reflejo de la falta de muestreos a tal altitud. De manera general, las especies de ambos extremos muestran menores amplitudes que las que se encuentran en la zona media del gradiente. Las

únicas especies que superan los 4000 msnm son *Aciachne acicularis*, *Agrostis basalis*, *Agrostis breviculmis*, *Bromus catharticus* y *Calamagrostis mulleri*.

Tabla II-2 Especies encontradas en el gradiente altitudinal estudiado. *Especies presentes en el gradiente que no estuvieron dentro de las unidades de muestreo.

<i>Aciachne acicularis</i> Lægaard	<i>Muhlenbergia ligularis</i> (Hackel) Hitchcock
<i>Aegopogon cenchroides</i> Humb. & Bompl. ex Willd	<i>Muhlenbergia venezuelae</i> Luces
<i>Agrostis basalis</i> Luces	<i>Nassella linearifolia</i> (Fourn.) R. Pohl
<i>Agrostis breviculmis</i> Hitchc	<i>Nassella mexicana</i> (A. Hitchc.) R. Pohl
<i>Agrostis jahni</i> Luces	<i>Nassella mucronata</i> (Kunth) R. Pohl
<i>Agrostis meridensis</i> Luces	<i>Panicum trichoides</i> Swartz
<i>Agrostis tolucensis</i> Kunth	<i>Paspalum</i> cfr. <i>pilgerianum</i> Chase
<i>Agrostis trichoides</i> (Kunth) Roem. & Schult.	<i>Paspalum inconstans</i> Chase
<i>Axonopus fissifolius</i> (Raddi) Kuhlms	<i>Paspalum pygmaeum</i> Hackel*
<i>Brachypodium mexicanum</i> (Roem. & Schult.) Link	<i>Pennisetum clandestinum</i> Hochst. ex Chiov
<i>Bromus catharticus</i> Vahl	<i>Poa annua</i> L.
<i>Bromus pitensis</i> Kunth	<i>Poa</i> cfr. <i>aequatorensis</i> Hackel*
<i>Calamagrostis mulleri</i> Luces	<i>Poa petrosa</i> Swallen
<i>Calamagrostis pisinna</i> Swallen*	<i>Polypogon elongatus</i> Kunth
<i>Calamagrostis pittieri</i> Hackel	<i>Polypogon monspeliensis</i> (L.) Desf
<i>Cortaderia hapalotricha</i> Pilg.*	<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.
<i>Danthonia secundiflora</i> J. Presl.	<i>Trinichloa</i> cfr. <i>stipoides</i> (Kunth) A. Hitchc.
<i>Festuca elviae</i> Briceño	<i>Trisetum deyeuxioides</i> (Kunth) Kunth
<i>Festuca fragilis</i> (Luces) Briceño	<i>Trisetum irazuense</i> (Kuntze) A. Hitchc.
<i>Festuca pinetorum</i> Swallen*	<i>Trisetum kochianum</i> Hern.
<i>Festuca tolucensis</i> Kunth	<i>Trisetum pringlei</i> (Scribner ex Beal) A. Hitchc.
<i>Festuca ulochaeta</i> Steudel	<i>Trisetum spicatum</i> (L.) K. Richter
<i>Lolium perenne</i> L.	<i>Vulpia bromoides</i> (L.) Gray
	<i>Vulpia myuros</i> (L.) Gmelin

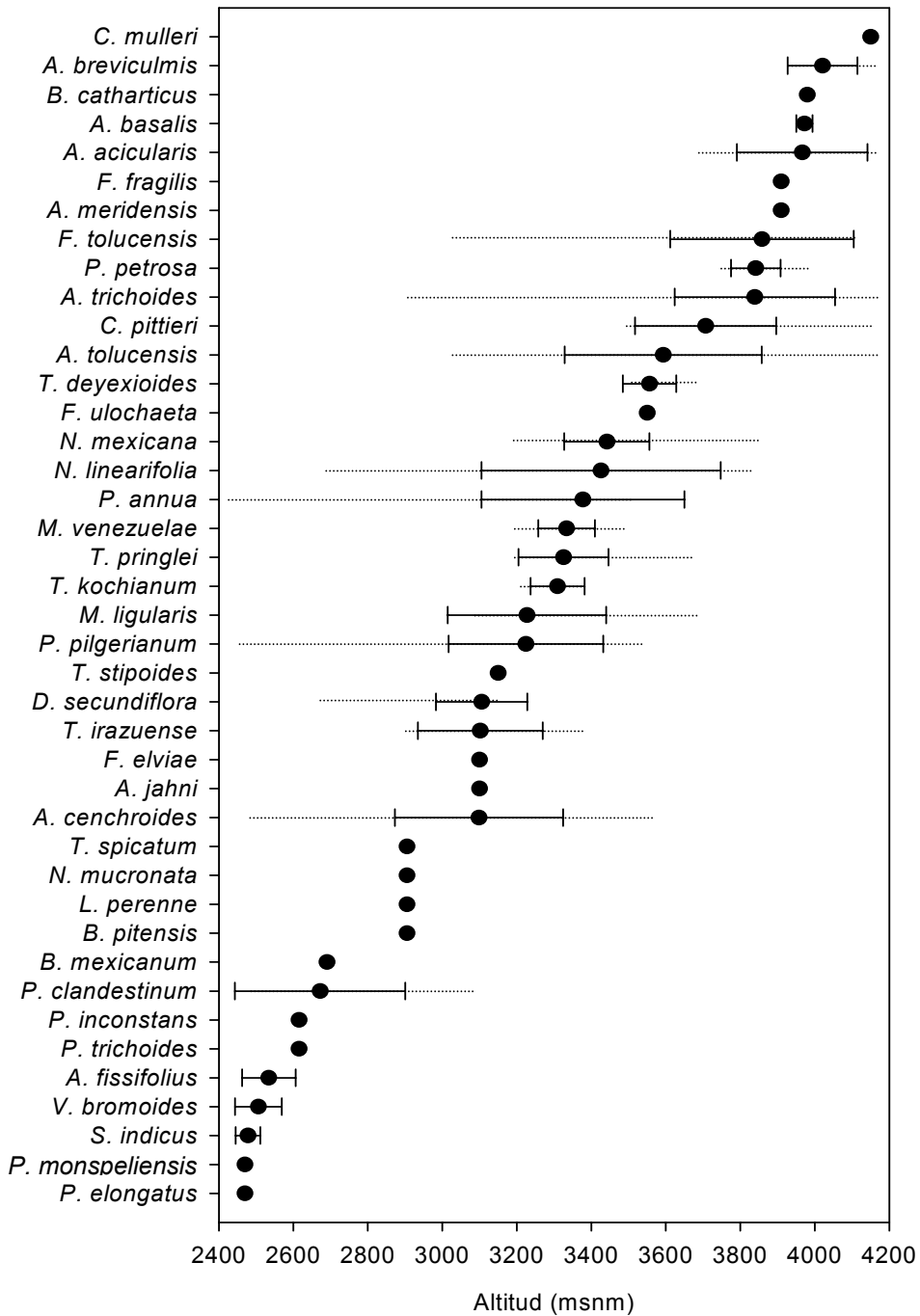


Fig. II-5 Distribución de las especies respecto a la altitud. El punto indica el óptimo de ocurrencia, la línea sólida la desviación estándar y la punteada indica los límites altitudinales observados en campo.

En el *Apéndice B* se muestra un listado de las especies encontradas con la información relativa a los intervalos altitudinales, así como los óptimos de altitud y temperatura.

DISCUSIÓN

Las Poaceae estuvieron presentes en todos los puntos estudiados, lo cual confirma las observaciones hechas por Monasterio (1980), Fariñas y Monasterio (1980, 1998), Baruch (1984), Luteyn *et al.* (1992) quienes consideran que las gramíneas son un componente importante de la vegetación de páramo. Sin embargo, a medida que aumenta la altitud, la cantidad de suelo desnudo incrementa y la ocurrencia de las gramíneas, así como también de otras especies, comienzan a ser eventos discretos, lo cual está asociado a limitaciones impuestas por las condiciones climáticas (Sklenář y Ramsay 2001). Simpson y Todzia (1990) sugieren que el éxito de las Poaceae, así como también de las Asteraceae, puede deberse al tipo de dispersión que presentan, que frecuentemente es debida a la acción del viento y al transporte por animales.

Con base en la información palinológica existente realizada en Colombia se puede decir que las Poaceae eran un componente importante del páramo desde el Holoceno (Salgado-Labouriau 1986, van der Hammen y Cleef 1986, Behling *et al.* 1998, Marchant *et al.* 2001), pero no hay información precisa respecto a los géneros que integraban la vegetación de gramíneas.

La mayor amplitud que mostró la tribu Bromeae se explica por la presencia de sólo dos especies ubicadas en extremos opuestos del gradiente: *Bromus catharticus* se encontró en el extremo superior, mientras que *Bromus pitensis* hacia el extremo inferior. En este caso, el método de los promedios ponderados asume como óptimo de ocurrencia un punto altitudinal intermedio entre las ubicaciones de las dos especies.

Las tribus Aveneae y Stipeae ocurren con mayor frecuencia en altas altitudes, de igual manera Aveneae es la que presenta el mayor número de especies, junto con Poaeae. Esta última tribu presenta un comportamiento que nos llama la atención, ya que muestra una discontinuidad en sus frecuencias hacia la parte intermedia del gradiente. Las especies de esta tribu suelen ser muy sensibles a la perturbación y además son muy palatables, por lo que la discontinuidad observada podría ser una mezcla de dos factores: intervención antrópica y pastoreo.

Hartley (1973) considera que las tribus Aveneae, Stipeae y Poaeae, además de Triticeae son frecuentes en altas altitudes de la región andina, así como también hacia lugares templados (principalmente del hemisferio norte). Por otra parte, la subfamilia Pooideae (antiguamente Festucoideae) representan una adaptación de las gramíneas a los climas

fríos y templados (Clayton 1981, Clayton y Renvoize 1986). Esta podría ser la razón que explique el éxito de las especies pertenecientes a este taxón en las partes más altas del gradiente. De igual manera, el origen templado de las tribus encontradas probablemente facilitó la colonización de la alta montaña tropical.

Uno de los aspectos interesantes del estudio de las tribus, son las generalizaciones que se pueden hacer en función de sus respuestas a factores ambientales. En este sentido, Hartley (1973) estudia la distribución de la subfamilia Pooideae y observa que parece responder a un patrón térmico, en el que las temperaturas del mes más cálido de la estación de crecimiento son determinantes. Sin embargo, la distribución de Stipeae y Triticeae parece estar regida por la precipitación, más que por la temperatura (Hartley 1973).

En el caso de los géneros, las menores amplitudes obtenidas en las partes bajas del gradiente pueden ser la consecuencia de haber incluido únicamente el extremo superior de sus distribuciones, ya que sólo se considera el gradiente a partir de los 2400 msnm. Probablemente varias de estas especies se encuentren a menores altitudes no consideradas en este estudio. Lo mismo se podría decir de las especies, ya que muestran el mismo comportamiento. En el extremo superior también se obtuvieron intervalos restringidos, que podrían tener la misma explicación que para las especies de la parte baja del gradiente o también podría ser una respuesta a las limitaciones ambientales.

Clayton (1981) considera que la distribución de las especies constituye una herramienta muy valiosa en estudios evolutivos, ya que representa una evidencia adaptativa. De manera general, la distribución de las especies refleja adaptaciones al lugar en el que se encuentran y son el resultado de la interacción entre factores tanto bióticos como abióticos.

Los géneros *Aciachne*, *Agrostis*, *Bromus*, *Calamagrostis*, *Danthonia*, *Festuca*, *Poa*, *Stipa* y *Trisetum* fueron comunes en este estudio, lo cual coincide con lo reportado por Burkart (1975). Este autor destaca la influencia boreal que presentan las gramíneas que ocupan el páramo, dado el puente de migración que representa toda la cordillera andina. Esto también es apoyado recientemente por Sklenář y Ramsay (2001), quienes además mencionan que el bajo endemismo encontrado al menos en Ecuador, en comparación con la alta montaña africana, puede ser una consecuencia del dinamismo que existe en dicho puente montañoso. De todos estos géneros el único, que según Burkart (1975) es endémico de Los Andes es *Aciachne*, lo cual es apoyado por Luteyn *et al.* (1992), quienes

mencionan que en general, el nivel de endemismos en los páramos a nivel de género es bajo.

Los géneros *Bromus* y *Brachypodium* son relativamente raros en altas altitudes y latitudes (Hartley 1973), sin embargo el primero, presenta frecuencias relativamente altas en el páramo. *Festuca*, por su parte, es un género que se considera posee una larga historia evolutiva y se cree que está perfectamente adaptado a las condiciones climáticas actuales (Hartley 1973). El caso de *Poa* es tal vez el más interesante para Hartley. Este autor menciona que constituye un género cosmopolita, con caracteres templados, aún cuando también se encuentra en la alta montaña tropical (Hartley 1961). La presencia de este género en la alta montaña tropical probablemente se ve favorecida por su origen templado.

Al nivel específico hay dos casos que resultan interesantes: *Sporobolus indicus* y *Axonopus fissifolius*. La primera, se trata de una especie que también se encuentra en sabanas no inundables (Medina y Mota 1990) y la segunda se ha encontrado en las partes bajas de un gradiente argentino (Cabido *et al.* 1997). En este caso, hay que considerar las diferencias latitudinales, que pueden hacer que altitudes distintas sean equivalentes, es decir, desde el punto de vista térmico 2100 msnm en Argentina pueden ser equivalentes a 3200 msnm en el trópico. *S. indicus* y *A. fissifolius* también están presentes en el pantanal húmedo estacional y en lugares xéricos (“granite outcrops”) de Bolivia (Killeen y Hinz 1992). Estas especies pertenecen al extremo bajo de nuestro gradiente, probablemente porque están mejor adaptadas a las condiciones cálidas de las tierras bajas tropicales, por lo que entonces surge la interrogante de por qué se encuentran en el páramo bajo.

El resto de las especies han sido señaladas con anterioridad por otros autores que han realizado estudios en el páramo: Ricardi *et al.* (1987) encuentran en Piedras Blancas las especies *Agrostis breviculmis*, *A. meridensis*, *A. toluensis*, *Bromus pitensis*, *Calamagrostis mulleri*, *Festuca toluensis*, *Muhlenbergia ligularis*, *Poa annua*, *P. petrosa*, *Nassella mexicana*, *Trisetum irazuense* y *T. spicatum*, lo cual sugiere, que estas especies pueden soportar condiciones más extremas de las que hay en nuestro gradiente de estudio. En este caso, las especies pertenecen a la subfamilia Pooideae, que se considera el grupo más reciente de la familia (Clayton 1981, Ricardi *et al.* 1987). Sklenář y Jørgensen (1999) encuentran en los páramos de Ecuador las especies *Agrostis breviculmis*, *Bromus catharticus* y *Trisetum spicatum*. Calculan también la altitud promedio

y el intervalo altitudinal, pero no consideran la frecuencia de aparición de las especies, sino los extremos altitudinales en los que aparece.

Baruch (1984) por su parte, encuentra a *Calamagrostis mulleri* y *Calamagrostis pittieri* como especies de altas elevaciones y *Agrostis trichoides*, *Paspalum* sp. y *Aegopogon cenchroides*, como especies del páramo bajo. De igual manera, Cabido *et al.* (1997) encuentra a *Agrostis breviculmis*, *A. tolucensis* y *Muhlenbergia ligularis* en la parte más alta de su gradiente, a 2100 msnm, en Córdoba, Argentina, lo cual puede ser equivalente a nuestras mayores altitudes debido al efecto latitudinal. Sin embargo, hay que considerar estas comparaciones con cautela, ya que cabe la posibilidad de tener diferentes identificaciones taxonómicas de las especies de gramíneas por los diferentes autores mencionados.

El caso de las especies de *Poa* recibió particular atención a nivel de la distribución mundial por Hartley (1961) y en los páramos de Venezuela a nivel botánico por Briceño (1984). Hartley (1961) explica que la ocurrencia de una alta frecuencia de especies de *Poa* en lugares de alta latitud y altitud, sugiere que la temperatura (específicamente la de verano) está estrechamente vinculada con la distribución y puntualiza que el crecimiento vegetativo y la floración se ven favorecidos por las bajas temperaturas nocturnas. Este autor observa también, que la mayor frecuencia de especies de este género, se encuentran en regiones montañosas de Pakistán, India, Burma y hacia el sureste de USSR y Mongolia, por lo que sugiere la factibilidad de la región como posible centro de origen.

El estudio de la distribución de las especies constituye una herramienta de mucho poder, que puede ayudar a descifrar aspectos relacionados con la biogeografía de las especies, las condiciones climáticas en las que ocurren, posibles adaptaciones a condiciones ambientales, respuestas a cambios en tales condiciones ambientales, entre otros. En este caso, nuestro objetivo fundamental estuvo relacionado con el conocimiento de los intervalos altitudinales que ocupaba cada una de las especies, lo cual nos lleva a preguntarnos cuáles son las adaptaciones que presentan estas especies que les permiten soportar las condiciones climáticas del páramo. Por otra parte, se sugiere la repetición en el tiempo de estudios de este tipo, de manera de detectar posibles cambios en los patrones de distribución en respuesta a los procesos de calentamiento global. En este sentido, se propone la tribu Poeae como taxón diagnóstico, dada su distribución en función de la temperatura. De igual manera, podría estudiarse la tribu Paniceae, propia de

tierras bajas, de manera de detectar posibles ascensos en su distribución a lo largo del páramo.

BIBLIOGRAFÍA

- Baruch, Z. 1984. Ordination and classification of vegetation along an altitudinal gradient in the Venezuelan páramos. *Vegetatio*, **55**: 115-126.
- Behling, H., A. Negret y H. Hooghiemstra. 1998. Late Quaternary vegetational and climatic change in the Popayán region, southern Colombian Andes. *Journal of Quaternary Science*, **13**(1): 43-53.
- Berry, J. y O. Björkman. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, **31**: 491-543.
- Briceño, B. 1987. El género *Poa* L. en el Páramo de Mucubají, Mérida-Venezuela. *Revista de Ecología Latinoamericana*, **1**(3-4): 36-51.
- Briceño, B. y G. Morillo. 1994. El género *Festuca* L. (Poaceae) en los páramos de Mérida. *Ernstia*, **4**(3 y 4): 73-88.
- Burkart, A. 1975. Evolution of grasses and grasslands in South America. *Taxon*, **24**(1): 53-66.
- Cabido, M., N. Ateca, M. Astegiano y A. Anton. 1997. Distribution of C₃ and C₄ grasses along an altitudinal gradient in central Argentina. *Journal of Biogeography*, **24**: 197-204.
- Clayton, W. 1981. Evolution and distribution of grasses. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **68**: 5-14.
- Clayton, W. y S. Renvoize. 1986. *Genera Graminum: grasses of the world*. Royal Botanical Gardens. Kew Bulletin Additional Series XIII. Her Majesty's Stationery Office. London.
- Dale, M. 1999. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press.
- Davidse, G., M. Sousa y A. Chater (eds.). 1994. *Flora Mesoamericana*. Vol. 6. Universidad Autónoma de México. México.
- Ehleringer, J. y R. Monson. 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**: 411-439.

- Ellenberg, H. 1979. *Zeigerwerte der gefässpflanzen mitteleuropas*. 2ª edition. Scripta Geobotanica 9. Göttingen (con resumen en inglés).
- Fariñas, M. 1996. *Análisis de la vegetación y de sus relaciones con el ambiente mediante métodos multivariantes de ordenamiento*. Trabajo de ascenso. Postgrado en Ecología Tropical. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Fariñas, M. y M. Monasterio. 1980. La vegetación del páramo de Mucubají. Análisis de ordenamiento y su interpretación ecológica. En: Monasterio, M. (ed.). *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Pp. 263-307. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Fariñas, M. y M. Monasterio. 1998. Ecología de *Espeletia schultzii* Wedd (Asteraceae) en el valle fluvio-glacial del Páramo de Mucubají, Mérida, Venezuela. *Actual. Biol.*, **20**(68): 5-11.
- Gates, D. 1980. *Biophysical ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Hartley, W. 1958a. Studies on the origin, evolution, and distribution of the Gramineae. I. The tribe Andropogoneae. *Australian Journal of Botany*, **6**: 115-128.
- Hartley, W. 1958b. Studies on the origin, evolution, and distribution of the Gramineae. II. The tribe Paniceae. *Australian Journal of Botany*, **6**: 343-357.
- Hartley, W. 1961. Studies on the origin, evolution, and distribution of the Gramineae. IV. The genus *Poa* L. *Australian Journal of Botany*, **9**: 152-161.
- Hartley, W. 1973. Studies on the origin, evolution, and distribution of the Gramineae. V. The subfamily Festucoideae. *Australian Journal of Botany*, **21**: 201-234.
- Hartley, W. y C. Slater. 1960. Studies on the origin, evolution, and distribution of the Gramineae. III. The tribes of the subfamily Eragrostoideae. *Australian Journal of Botany*, **8**: 256-276.
- Hitchcock, A. 1927. *The grasses of Ecuador, Perú and Bolivia*. Contributions from the National Herbarium.
- Killeen, T. y P. Hinz. 1992. Grasses of the precambrian shield region in eastern lowland Bolivia. I. Habitat preferences. *Journal of Tropical Ecology*, **8**: 389-407.
- Lucas, Z. 1953. Especies de gramíneas nuevas para la ciencia. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, **80**: 3-29.

- Ludwig, J. y J. Reynolds. 1988. *Statistical ecology. A primer on methods and computing*. New York, Willey.
- Luteyn, J. L. 1999. *Páramos: A checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*. Memoirs of the New York Botanical Garden. Vol. 84.
- Luteyn, J., A. Cleef y O. Rangel. 1992. Plant diversity in páramo: towards a checklist of páramo plants and generic flora. *En*: Balslev, H. y J. Luteyn (eds.). *Páramo: An Andean ecosystem under human influence*. Pp. 71-84. Academic Press, London.
- Marchant, R., H. Behling, J. Berrio, A. Cleef, J. Duivervoorden, H. Hooghiemstra, P. Kuhry, B. Melief, B. van Geel, T. van der Hammen, G. van Reenen y M. Wille. 2001. Mid- to late-Holocene pollen based biome reconstructions for Colombia. *Quaternary Science Reviews*, **20**: 1289-1308.
- Medina, E. y N. Motta. 1990. Metabolism and distribution of grasses in tropical flooded savanas in Venezuela. *Journal of Tropical Ecology*, **6**: 77-89.
- Monasterio, M. 1980. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. *En*: Monasterio, M. (ed.). *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Pp. 93-158. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Monasterio, M. y L. Sarmiento. 1991. Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold Andean tropics. *Trends in Ecology and Evolution*, **6**(12): 387-391.
- Pohl, R. 1980. Family N° 15, Gramineae. *En*: Burger, W. (ed.). *Flora costaricensis*. Feldiana Botany, N° 4. Field Museum of Natural History. USA.
- Ricardi, M., B. Briceño y G. Adamo. 1987. Sinopsis de la flora vascular del páramo de Piedras Blancas, Venezuela. *Ernstia*, **44**: 4-14.
- Rosengurtt, B., B. Arrillaga y P. Izaguirre. 1970. *Gramíneas uruguayas*. Museo Nacional de Historia Natural, N° 18. Montevideo, Uruguay.
- Sage, R. y T. Sage. 2002. Microsite characteristics of *Muhlenbergia richardsonis* (Trin.) Rydb., an alpine C₄ grass from the White Mountains, California. *Oecologia*, **132**: 501-508.
- Salgado-Labouriau, M. 1986. Late Quaternary paleoecology of Venezuelan high mountains. *En*: Vuilleumier, F. y M. Monasterio (eds.). *High altitude tropical biogeography*. Pp. 202-217. Oxford University Press, Oxford.

- Schwarz, A. y R. Redmann. 1987. C₄ grasses from the boreal forest region of northwestern Canada. *Canadian Journal of Botany*, **66**: 2424-2430.
- Simpson, B. y C. Todzia. 1990. Patterns and processes in the development of the high andean flora. *American Journal of Botany*, **77**(11): 1419-1432.
- Sklenář, P. y P. Jørgensen. 1999. Distribution patterns of páramo plants in Ecuador. *Journal of Biogeography*, **26**: 681-691.
- Sklenář, P. y P. Ramsay. 2001. Diversity of zonal páramo plant communities in Ecuador. *Diversity and Distributions*, **7**: 113-124.
- Teeri, J. y L. Stowe. 1976. Climatic patterns and the distribution of C₄ grasses in North America. *Oecologia*, **23**: 1-12.
- ter Braak, C. y L. Barendregt. 1986. Weighted averaging of species indicator values: its efficiency in environmental calibration. *Mathematical Biosciences*, **78**: 57-72.
- Tovar, O. 1993. *Las gramíneas (Poaceae) del Perú*. Monografías del Real Jardín Botánico. Tomo 13. Madrid, España.
- Van der Hammen, T. y A. Cleef. 1986. Development of the high andean páramo flora and vegetation. En: Vuilleumier, F. y M. Monasterio (eds.). *High altitude tropical biogeography*. Pp. 153-201. Oxford University Press, Oxford.
- Vareschi, V. 1970. *Flora de los páramos de Venezuela*. Universidad de Los Andes. Ediciones del Rectorado. Mérida, Venezuela.

APÉNDICE A

El método de los promedios ponderados se puede utilizar de dos maneras: como método para calibrar una variable o como método para calcular el valor indicador (VI) de una especie con respecto a una variable ambiental (ter Braak y Barendregt 1986).

Las operaciones implicadas en la estimación de los promedios ponderados suelen ser sencillas: se calcula el promedio del factor considerando los sitios donde la especie está presente y se pondera por la abundancia de la especie, que puede estar fundamentada en datos de presencia-ausencia (Fariñas 1996). La expresión que permite el cálculo es la siguiente:

$$\hat{VI}_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^m Ae_{ij} VA_{kj}}{\sum_{j=1}^m Ae_{ij}}, \quad (1)$$

donde \hat{VI}_{ik} es el valor indicador (promedio ponderado) de la especie i para el factor k . Ae_{ij} es la abundancia de la especie i en el sitio j . VA_{kj} es el valor de la variable ambiental k en el sitio j . m es el número de unidades de muestreo observadas.

Para estimar la amplitud (desviación estándar) de la especie se utiliza la siguiente expresión:

$$t_{ik} = \sqrt{\frac{\sum_{j=1}^m Ae_{ij} (VA_{kj} - \hat{VI}_{ik})^2}{\sum_{j=1}^m Ae_{ij}}}, \quad (2)$$

t_{ik} es la amplitud de la especie i frente al factor k , Ae_{ij} es la abundancia de la especie i en la parcela j , VA_{kj} es el valor de la variable ambiental k en la parcela j , \hat{VI}_{ik} es el VI o promedio ponderado de la especie i para el factor k y m es el número de líneas observadas.

APÉNDICE B

Tabla II-3 Listado de especies encontradas en el gradiente, en el que se muestra el intervalo de distribución observado y los óptimos altitudinales y térmicos calculados a través de los promedios ponderados. *Especies fuera de las unidades de muestreo. Para calcular los óptimos de temperatura se utilizó la relación $Temp. (°C) = 30,29 - 0,0069 * Alt. (msnm) \pm 2,41$

Especie	Intervalo altitudinal (msnm)	Óptimo altitudinal (msnm)	Óptimo térmico (°C)
<i>Aciachne acicularis</i> Lægaard	3675-4180	3966	2,9
<i>Aegopogon cenchroides</i> Humb. & Bompl. ex Willd	2515-3550	3099	8,9
<i>Agrostis basalis</i> Luces	3910-3980	3973	2,8
<i>Agrostis breviculmis</i> Hitchc	3910-4180	4021	2,5
<i>Agrostis jahnii</i> Luces	3100	3100	8,9
<i>Agrostis meridensis</i> Luces	3910	3910	3,3
<i>Agrostis toluensis</i> Kunth	3050-4180	3593	5,5
<i>Agrostis trichoides</i> (Kunth) Roem. & Schult.	2905-4150	3839	3,8
<i>Axonopus fissifolius</i> (Raddi) Kuhl	2470-2515	2534	12,8
<i>Brachypodium mexicanum</i> (Roem. & Schult.) Link	2690	2690	11,7
<i>Bromus catharticus</i> Vahl	3980	3980	2,8
<i>Bromus pitensis</i> Kunth	2905	2905	10,2
<i>Calamagrostis mulleri</i> Luces	4150	4150	1,7
<i>Calamagrostis pisinna</i> Swallen*	-	-	-
<i>Calamagrostis pittieri</i> Hackel	3500-4150	3707	4,7
<i>Cortaderia hapalotricha</i> Pilg.*	-	-	-
<i>Danthonia secundiflora</i> J. Presl.	2690-3150	3106	8,9
<i>Festuca elviae</i> Briceño	3100	3100	8,9
<i>Festuca fragilis</i> (Luces) Briceño	3910	3910	3,3
<i>Festuca pinetorum</i> Swallen*	-	-	-
<i>Festuca toluensis</i> Kunth	3100-3980	3858	3,7
<i>Festuca ulochaeta</i> Steudel	3550	3550	5,8
<i>Lolium perenne</i> L.	2905	2905	10,2
<i>Muhlenbergia ligularis</i> (Hackel) Hitchcock	3100-3675	3227	8,0
<i>Muhlenbergia venezuelae</i> Luces	3200-3500	3334	7,3

Continuación...

Espece	Intervalo altitudinal (msnm)	Óptimo altitudinal (msnm)	Óptimo térmico (°C)
<i>Nassella linearifolia</i> (Fourn.) R. Pohl	2690-3850	3426	6,6
<i>Nassella mexicana</i> (A. Hitchc.) R. Pohl	3200-3850	3442	6,5
<i>Nassella mucronata</i> (Kunth) R. Pohl	2905	2905	10,2
<i>Panicum trichoides</i> Swartz	2615	2615	12,2
<i>Paspalum</i> cfr. <i>pilgerianum</i> Chase	2470-3550	3225	8,0
<i>Paspalum inconstans</i> Chase	2615	2615	12,2
<i>Paspalum pygmaeum</i> Hackel*	-	-	-
<i>Pennisetum clandestinum</i> Hochst. ex Chiov	2470-3100	2672	11,9
<i>Poa annua</i> L.	2470-3550	2690	11,7
<i>Poa</i> cfr. <i>aequatorensis</i> Hackel*	-	-	-
<i>Poa petrosa</i> Swallen	3750-3910	3842	3,8
<i>Polypogon elongatus</i> Kunth	2470	2470	13,2
<i>Polypogon monspeliensis</i> (L.) Desf	2470	2470	13,2
<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.	2445-2511	2478	13,2
<i>Triniochloa</i> cfr. <i>stipoides</i> (Kunth) A. Hitchc.	3150	3150	8,6
<i>Trisetum deyeuxoides</i> (Kunth) Kunth	3500-3675	3556	5,8
<i>Trisetum irazuense</i> (Kuntze) A. Hitchc.	2905-3980	3102	8,9
<i>Trisetum kochianum</i> Hern.	3200-3400	3309	7,5
<i>Trisetum pringlei</i> (Scribner ex Beal) A. Hitchc.	3200-3675	3325	7,3
<i>Trisetum spicatum</i> (L.) K. Richter	2905	2905	10,2
<i>Vulpia bromoides</i> (L.) Gray	2470-2515	2506	13,0
<i>Vulpia myuros</i> (L.) Gmelin	-	-	-

Capítulo III

DISTRIBUCIÓN DE RUTAS METABÓLICAS Y EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA EN GRAMÍNEAS DE PÁRAMO

INTRODUCCIÓN

Las Poaceae pueden clasificarse en plantas C_3 ó C_4 según la ruta fotosintética que presentan (Black 1971, Smith y Brown 1973, Ehleringer y Björkman 1977, Ehleringer 1978, Hattersley 1986). El estudio de las diferencias fotosintéticas comienza hacia finales de los años 60 y comienzos de los 70, después del descubrimiento de la vía de fijación de carbono alternativa C_4 (Hatch y Slack 1966). Un buen número de investigadores se esforzó en saber qué tipo de ruta presentaban las diferentes especies, así como también cuáles eran las diferencias desde el punto de vista anatómico (Welkie y Caldwell 1970, Smith y Brown 1973, Brown 1975, Hattersley y Watson 1975). Se descubrió entonces, que la ruta C_4 estaba restringida a sólo unas pocas familias entre las que se incluyen: Poaceae, Cyperaceae (ambas monocotiledóneas), Amaranthaceae, Chenopodiaceae (Smith y Brown 1973, Pyankov *et al.* 2000), Saxifragaceae (Smith y Brown 1973), Acanthaceae, Aizoaceae, Asteraceae, Boraginaceae, Caryophyllaceae, Euphorbiaceae, Nyctaginaceae, Molluginaceae, Polygonaceae, Portulacaceae, Scrophullariaceae y Zygophyllaceae (todas dicotiledóneas) (Pyankov *et al.* 2000).

También se comenzaron a realizar investigaciones que incorporaban las diferencias desde el punto de vista bioquímico y fisiológico (Black 1971, Ehleringer y Björkman 1977, Ehleringer 1978, Ehleringer y Monson 1993), que luego permitirían ayudar a explicar los patrones de distribución ambiental de ambas rutas (Brown y Smith 1972, Teeri y Stowe 1976, Tieszen *et al.* 1979, Cavagnaro 1988, Klink y Joly 1989, Earnshaw *et al.* 1990, Cabido *et al.* 1997, Pyankov *et al.* 2000), determinados principalmente por diferencias en la sensibilidad a la temperatura ambiental y al estrés hídrico (Ehleringer *et al.* 1993). Actualmente, también se están realizando estudios basados en las diferentes proporciones de las dos rutas fotosintéticas para obtener información de respuestas de la vegetación a cambios climáticos en ecosistemas de altitud (Boom *et al.* 2001, 2002, Mora *et al.* 2002).

De manera general, la ruta metabólica C_3 se encuentra en el 85% de las especies de plantas terrestres, mientras que la C_4 constituye menos del 5% de las especies (Clark y

Fritz 1998). Estas últimas resultan más competitivas respecto a la C₃ en condiciones de baja disponibilidad de agua y de elevadas temperaturas (Smith y Brown 1973, Larcher 1995). Sin embargo, en las gramíneas, la ruta C₄ puede estar representada en el 40% de las especies (Teeri y Stowe 1976, Tieszen *et al.* 1979).

Las plantas C₄ tienden a disminuir en abundancia a medida que aumentan la latitud y la altitud, por lo que muchas veces se ha relacionado esta disminución a una probable "sensibilidad" a las bajas temperaturas (Ehleringer 1978, Tieszen *et al.* 1979, Long 1983, Cavagnaro 1988, Earnshaw *et al.* 1990, Larcher 1995, Cabido *et al.* 1997). Varios autores confirman para la alta montaña, la restricción de estas especies a altitudes inferiores a los 3000 m (Tieszen *et al.* 1979, Earnshaw *et al.* 1990, Cabido *et al.* 1997). Sin embargo, este límite altitudinal varía dependiendo de la región (Tieszen *et al.* 1979). Lo que sí parece ser un buen indicador del lugar en el que ocurre la transición de especies C₄ a C₃ es donde se registran temperaturas mínimas anuales promedio entre 7 y 9 °C (Tieszen *et al.* 1979, Earnshaw *et al.* 1990, Cabido *et al.* 1997).

La identificación de las rutas metabólicas se ha venido realizando por varios investigadores a través de diversos métodos como han sido el estudio de la anatomía foliar (Welkie y Caldwell 1970, Smith y Brown 1973, Brown 1975, Hattersley y Watson 1975, Dengler *et al.* 1985, Cabido *et al.* 1997), el punto de compensación de CO₂ (Ehleringer y Björkman 1977), el análisis de enzimas, el estudio de microscopía electrónica de los cloroplastos y de las paredes celulares (Gutiérrez *et al.* 1974), así como también a través del estudio de la relación isotópica ¹³C/¹²C (Brown 1975, Tieszen *et al.* 1979, Schwarz y Redmann 1987), técnica que constituye una forma objetiva de estudiar las rutas metabólicas en las plantas (Smith y Brown 1973, Brown 1975, Griffiths 1991, Körner 1999).

La composición de isótopos de carbono (¹³C/¹²C) también se utiliza para estimar la eficiencia en el uso de agua (EUA), la cual refleja la relación entre lo que asimila la planta y la cantidad de agua que pierde en el proceso (cantidad de carbono fijado por unidad de agua evapotranspirada [Lambers *et al.* 1998]). Esta pérdida de agua es inevitable, ya que la difusión de agua desde la hoja hacia la atmósfera es mayor que la difusión de CO₂ desde la atmósfera hacia la hoja (Ehleringer *et al.* 1993, Larcher 1995).

Existe una hipótesis fundamental propuesta inicialmente por Black (1971), sometida a prueba posteriormente por varios autores (Ehleringer y Björkman 1977, Ehleringer 1978, entre otros), la cual postula que, en función de las respuestas de las rutas fotosintéticas a

la temperatura, la intensidad de luz y los mayores requerimientos energéticos, las plantas C_4 están restringidas, de manera general, a bajas altitudes, en lugares abiertos, mientras que las C_3 , son capaces de invadir lugares más altos, por ende más fríos, así como también lugares de menor intensidad lumínica, como por ejemplo sotobosques. En este sentido, las ventajas de una ruta sobre otra están determinadas por las características del ambiente que ocupan (Bowman y Turner 1993).

HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

En el presente capítulo se plantean las siguientes hipótesis:

1. La ruta C_4 tiene limitaciones frente a las bajas temperaturas, por lo que la proporción de especies de gramíneas que presentan dicha ruta disminuye a medida que aumenta la altitud.
2. En el gradiente estudiado la precipitación disminuye y las heladas se hacen más frecuentes con la altitud, por lo que suponemos que el agua es un recurso limitante en la medida que se asciende. En función de esto las diferentes especies son más eficientes en el uso del agua hacia las partes más altas.

Con la intención de someter a prueba estas hipótesis se formularon los siguientes objetivos:

1. Estudiar las relaciones isotópicas de carbono en especies de gramíneas presentes en el gradiente altitudinal seleccionado.
 - 1.1. Determinar cuáles son las rutas metabólicas (C_3 ó C_4) de las gramíneas en el gradiente altitudinal.
 - 1.2. Determinar cómo es la distribución de las especies de las rutas fotosintéticas C_3 y C_4 en el gradiente.
 - 1.3. Determinar cómo es la eficiencia en el uso de agua de las gramíneas a lo largo del gradiente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Colección de muestras

Para realizar las determinaciones de isótopos se colectaron muestras de gramíneas durante el mes de Agosto del 2001. Este período correspondió a la época de lluvias, lo

cual resultó conveniente, ya que la mayoría de las especies se encontraban en época de floración. Las especies colectadas correspondieron a los mismos ejemplares utilizados para conocer la distribución altitudinal, por lo que es importante mencionar que los puntos de muestreo son los señalados en el Capítulo II. El número de individuos con el cual se preparó la muestra para el análisis de los isótopos, así como el número y edad de las hojas fue variable, ya que dependió de la disponibilidad del material en el campo. También es importante mencionar que no fue posible realizar el análisis a todas las especies por dos razones: la primera, porque en algunos casos el material foliar para una planta era inferior al requerido para realizar el análisis (2 mg) y la otra, por problemas de identificación del material (principalmente cuando se encontraba en estado vegetativo).

Discriminación isotópica

Para la determinación de la relación isotópica de carbono en tejido vegetal se requiere del secado previo de las muestras. Posteriormente se colocan 2 mg finamente molidos en tubos de vidrio Vycor, resistentes a altas temperaturas, con una mezcla de cobre y óxido de cobre de manera de proveer oxígeno en exceso. Estos tubos son sellados al vacío para luego ser sometidos a una combustión a 800 °C. Este paso permite la liberación del CO₂ en forma gaseosa, el cual es aislado criogénicamente y posteriormente medido en un espectrómetro de masa (Van de Water *et al.* 2002). Este análisis fue realizado en Serc Lab, Florida International University. Para revisar detalles de los modelos de fraccionamiento en cada una de las rutas fotosintéticas ver el *Apéndice*.

También estimamos la *eficiencia intrínseca en el uso de agua* a través de la relación A/g a partir de los isótopos de carbono, donde A es la fotosíntesis neta y g es la conductancia estomática (Griffiths 1991, Ehleringer *et al.* 1993, Lambers *et al.* 1998). Esta relación tiene la desventaja que sólo puede ser aplicada en plantas C₃, ya que la discriminación isotópica (Δ) es dependiente de los cambios en la relación p_i/p_a como resultado de variaciones en g (Meinzer y Saliendra 1997). En cambio, en las plantas C₄ la discriminación responde poco a variaciones en p_i/p_a (Farquhar *et al.* 1989, Saliendra *et al.* 1996). La relación A/g permite evaluar sólo el papel de los componentes biológicos en el intercambio agua-carbono en las plantas, dejando de lado factores que muchas veces pueden confundir, como son por ejemplo el efecto de gradientes de humedad y temperatura entre diferentes plantas (Ehleringer *et al.* 1993). Para mayor detalle ver el *Apéndice*.

RESULTADOS

El uso de los isótopos de carbono permitió la clara diferenciación entre la ruta metabólica de cada una de las especies de gramíneas presentes en el gradiente. Comenzamos nuestro análisis considerando la distribución de las rutas metabólicas de las tribus en lugar de las especies. Este enfoque ha sido empleado por varios autores (Tieszen *et al.* 1979, Cabido *et al.* 1997) y presenta la ventaja que conociendo la ruta metabólica que presenta una especie de una tribu determinada, es posible inferir que todas las especies que la conforman presentan la misma ruta. Sin embargo, esto no se puede aplicar para la tribu Paniceae, ya que contiene representantes tanto de la ruta C_3 como C_4 . La clasificación de las tribus se basa fundamentalmente en diferencias en la estructura de la espiga (Clayton y Renvoize 1986) y en la anatomía foliar (Welkie y Caldwell 1970, Brown 1975), las cuales pueden ser utilizadas para establecer relaciones filogenéticas y con tipos particulares de hábitat (Welkie y Caldwell 1970).

Encontramos diez (10) tribus, de las cuales siete (7) presentan la ruta C_3 (Arundineae, Aveneae, Bromeae, Meliceae, Poeae, Stipeae y Triticeae), dos (2) la ruta C_4 (Cynodonteae y Eragrosteeae) y una que presentó ambas rutas (Paniceae). Las tribus C_3 estuvieron mejor representadas en todo el gradiente que las C_4 (Fig. III-1, Tabla III-1. No se incluyen las tribus Arundineae, Bromeae, Meliceae y Triticeae dadas sus bajas frecuencias).

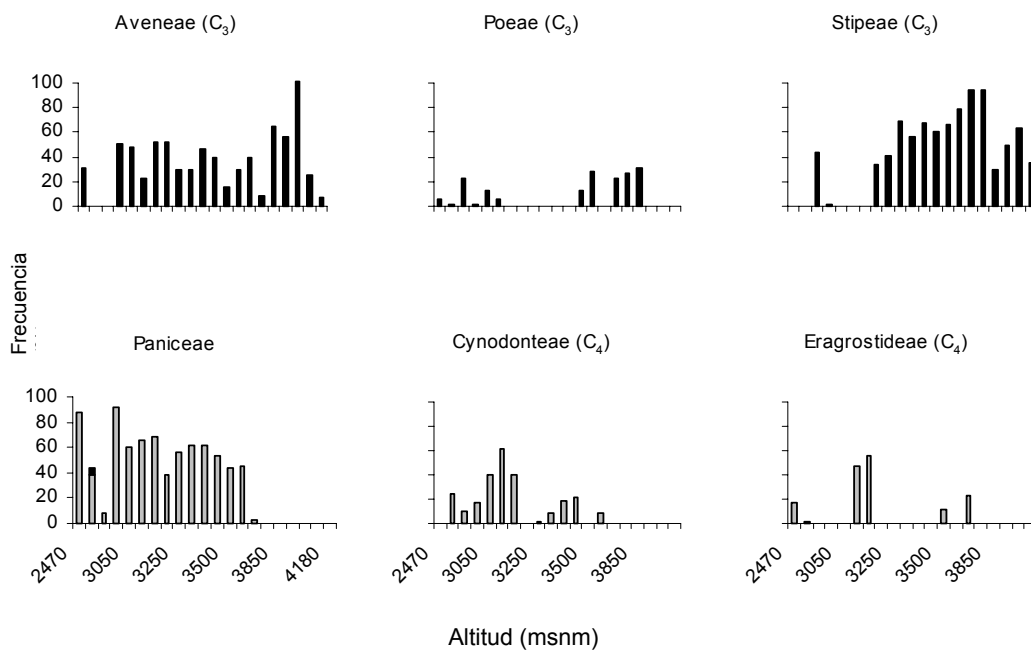


Fig. III-1 Distribución de las tribus en el gradiente altitudinal. Las barras negras corresponden a las C_3 y las grises a las C_4 . La clasificación se realizó según Clayton y Renvoize (1986).

Tabla III-1 Géneros y número de especies pertenecientes a cada ruta metabólica y tribu según Clayton y Renvoize (1986).

C ₃			C ₄		
Tribu	Géneros	Número de especies	Tribus	Géneros	Número de especies
Arundineae	<i>Danthonia</i> <i>Cortaderia</i>	2	Cynodonteae	<i>Aegopogon</i>	1
Aveneae	<i>Trisetum</i> <i>Agrostis</i> <i>Calamagrostis</i> <i>Polypogon</i>	16	Eragrostideae	<i>Sporobolus</i> <i>Muhlenbergia</i>	3
Bromeae	<i>Bromus</i>	2	Paniceae	<i>Panicum</i> <i>Paspalum</i> <i>Axonopus</i> <i>Pennisetum</i>	6
Meliceae	<i>Trinichloa</i>	1	-	-	-
Poeae	<i>Festuca</i> <i>Lolium</i> <i>Vulpia</i> <i>Poa</i>	11	-	-	-
Stipeae	<i>Stipa</i> <i>Nasella</i> <i>Aciachne</i>	4	-	-	-
Triticeae	<i>Brachypodium</i>	1	-	-	-

Las tribus C₃ Arundineae y Bromeae fueron poco importantes, ya que sus frecuencias fueron muy bajas (<20%). De igual manera, Poeae es poco importante en el extremo inferior del gradiente, pero alcanza cerca de 40% hacia el extremo superior, a partir de los 3400 msnm, aproximadamente. Las tribus C₃ mejor representadas fueron Aveneae y Stipeae. La primera, se mantiene relativamente constante a lo largo del gradiente y alcanza su máximo de 100% casi a 4000 msnm. La segunda, en cambio, va aumentando de manera progresiva desde los 3200 msnm, donde tiene una frecuencia de 34%, hasta alcanzar un máximo de 94% en 3800 msnm. A partir de allí disminuye nuevamente hasta los 4200 m. Por otra parte, las tres tribus C₄ fueron menos importantes (excepto Paniceae) y tienen mayor frecuencia de ocurrencia hacia las partes bajas del gradiente. Cynodonteae y Eragrostideae son más frecuentes hacia los 3200 msnm. Paniceae, en cambio, presenta muy poca frecuencia de especies C₃ en la parte baja del gradiente (6%), mientras que las especies C₄ alcanzan un 92%, sin embargo, el resto de las especies muestran una frecuencia relativamente constante de más o menos 60-70% hacia la región intermedia, entre 3200 y 3600 msnm.

En la Tabla III-2 se muestra la ruta metabólica que presentan las especies encontradas en el gradiente seleccionado. Tomando en cuenta los valores de los isótopos obtenidos (Fig. III-2) se pudo precisar el intervalo de $\delta^{13}\text{C}$ para gramíneas de alta montaña, los cuales oscilaron entre $-29,7$ y $-21,9\text{‰}$ ($-26,8\text{‰}$ en promedio) para las especies C_3 y entre $-14,2$ y $-11,1\text{‰}$ ($-12,5\text{‰}$ en promedio) para las C_4 .

Tabla III-2 Especies de gramíneas de páramo pertenecientes a las rutas metabólicas C_3 y C_4 . *Especies a las que no se les pudo realizar la determinación isotópica por presentar muy poco material foliar. Sin embargo se les ubicó dentro de la ruta metabólica señalada en función de la tribu a la que pertenecen.

Especies C_3	
<i>Aciachne acicularis</i> Lægaard	<i>Festuca ulochaeta</i> Steudel*
<i>Agrostis basalis</i> Luces	<i>Lolium perenne</i> L.
<i>Agrostis breviculmis</i> Hitchc*	<i>Nassella linearifolia</i> (Fourn.) R. Pohl
<i>Agrostis jahni</i> Luces*	<i>Nassella mexicana</i> (A. Hitchc.) R. Pohl
<i>Agrostis meridensis</i> Luces	<i>Nassella mucronata</i> (Kunth) R. Pohl*
<i>Agrostis toluensis</i> Kunth	<i>Panicum trichoides</i> Swartz
<i>Agrostis trichoides</i> (Kunth) Roem. & Schult.	<i>Poa</i> cfr. <i>aequatorensis</i> Hackel
<i>Brachypodium mexicanum</i> (Roem. & Schult.) Link*	<i>Poa annua</i> L.*
<i>Bromus catharticus</i> Vahl*	<i>Poa petrosa</i> Swallen
<i>Bromus pitensis</i> Kunth	<i>Polypogon elongatus</i> Kunth
<i>Calamagrostis mulleri</i> Luces*	<i>Polypogon monspeliensis</i> (L.) Desf.
<i>Calamagrostis pisinna</i> Swallen	<i>Trinichloa</i> cfr. <i>stipoides</i> (Kunth) A. Hitchc.
<i>Calamagrostis pittieri</i> Hackel	<i>Trisetum deyeuxoides</i> (Kunth) Kunth
<i>Danthonia secundiflora</i> J. Presl.	<i>Trisetum irazuense</i> (Kuntze) A. Hitchc.
<i>Festuca elviae</i> Briceño*	<i>Trisetum kochianum</i> Hern.
<i>Festuca fragilis</i> (Luces) Briceño	<i>Trisetum pringlei</i> (Scribner ex Beal) A. Hitchc.
<i>Festuca</i> aff. <i>pinetorum</i> Swallen	<i>Trisetum spicatum</i> (L.) K. Richter*
<i>Festuca toluensis</i> Kunth	<i>Vulpia bromoides</i> (L.) Gray*
	<i>Vulpia myuros</i> (L.) Gmelin
Especies C_4	
<i>Aegopogon cenchroides</i> Humb. & Bonpl. ex Willd	<i>Muhlenbergia venezuelae</i> Luces
<i>Axonopus fissifolius</i> (Raddi) Kuhlms*	<i>Paspalum</i> cfr. <i>pilgerianum</i> Chase
<i>Muhlenbergia ligularis</i> (Hackel) Hitchcock	<i>Paspalum inconstans</i> Chase*
	<i>Paspalum pygmaeum</i> Hackel

Por otra parte, las rutas metabólicas de las diferentes especies coinciden con las señaladas en la literatura, con la excepción de *Paspalum pygmaeum*, que es mencionada

como especie C₃ por Hattersley (1986), pero el valor de δ¹³C obtenido en este trabajo indica que es una especie C₄.

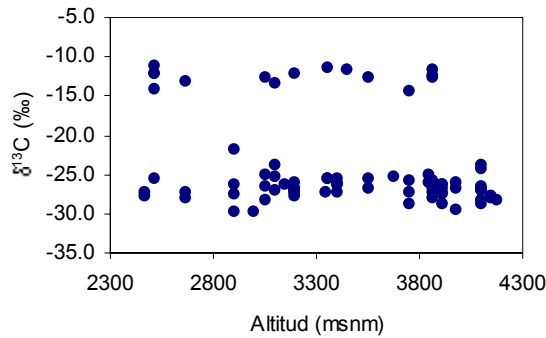


Fig. III-2 Valores de δ¹³C para gramíneas de páramo y su relación con la altitud. Nótese la separación de dos grupos, correspondientes a las especies C₄ (nube de puntos superior) y C₃ (nube de puntos inferior).

Las especies C₃ son más numerosas y se distribuyen a lo largo de todo el gradiente, desde 2400 hasta 4200 msnm, mientras que las C₄ no superan los 3800 msnm (Fig. III-3). Las C₄ son menores en cantidad, aún cuando a 2500 y 3100 msnm superan a las C₃. Por encima de los 3200 msnm solamente se mantienen las especies C₄ *Aegopogon cenchroides* y *Muhlenbergia ligularis* (esta es la especie C₄ que alcanza las mayores altitudes en el gradiente).

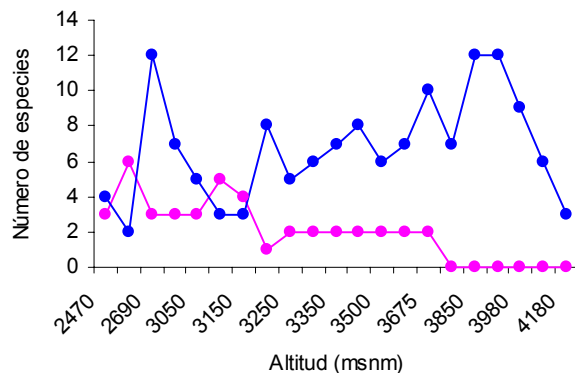


Fig. III-3 Número total de especies C₃ (línea azul) y C₄ (línea rosada) en el gradiente estudiado.

En los 2900 msnm se nota un aumento abrupto de las especies C₃. En este lugar fue necesario cambiar de vertiente (de una con exposición este a otra con exposición oeste),

dado que era el único punto disponible para realizar el muestreo correspondiente a esa altitud.

Entre 2400 y 3200 msnm hay una zona de transición, en la cual se mezclan especies C₃ y C₄ observándose 4 puntos de cruce (Fig. III-4): el primero se observa a los 2500 msnm (correspondiente a 13,04 °C de temperatura promedio anual según la relación de regresión empleada en el Capítulo II), el segundo a 2690 msnm (11,7 °C), el tercero a 3100 msnm (8,9 °C) y el último, a 3200 msnm (8,2 °C), a partir del cual hay un aumento progresivo de las especies C₃ con una consecuente disminución de las C₄.

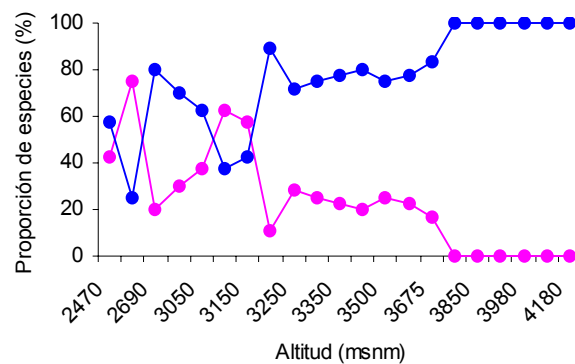


Fig. III-4 Proporción de especies C₃ (línea azul) y C₄ (línea rosada) a lo largo del gradiente.

En 2500 y 3100 m, aproximadamente, se observa una mayor proporción de especies C₄, que en ambos casos corresponden a especies cespitosas: *Pennisetum clandestinum* a 2500 msnm, *Aegopogon cenchroides* y *Muhlenbergia ligularis* a 3100 m. Si se considera además la frecuencia de aparición (Fig. III-5), se puede notar que las especies C₄ son mayores al 80% en las altitudes indicadas y desaparecen totalmente a los 3800 msnm.

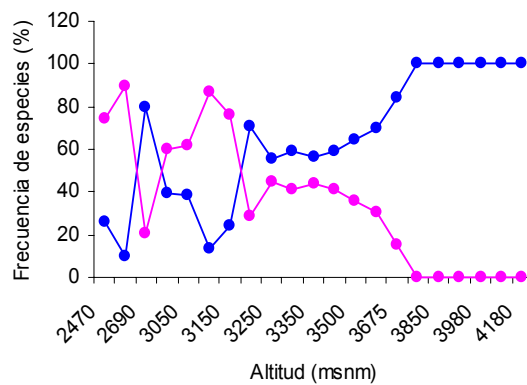


Fig. III-5 Frecuencia de especies C₃ (línea azul) y C₄ (línea rosada) a lo largo del gradiente.

Por otra parte, en este estudio se intentó evaluar la variación de la eficiencia en el uso de agua (EUA) por parte de diferentes especies C_3 a lo largo del gradiente. Vale la pena mencionar, que no fue posible tener réplicas de esta medida en cada altitud y especie seleccionadas, por lo que hay que considerar los resultados con cuidado, dado que no fue posible aplicar estadística. La EUA pareciera que disminuye con la altitud en las especies *Agrostis meridensis*, *Calamagrostis pittieri*, *Festuca tolucensis* y *Poa petrosa* (Fig. III-6).

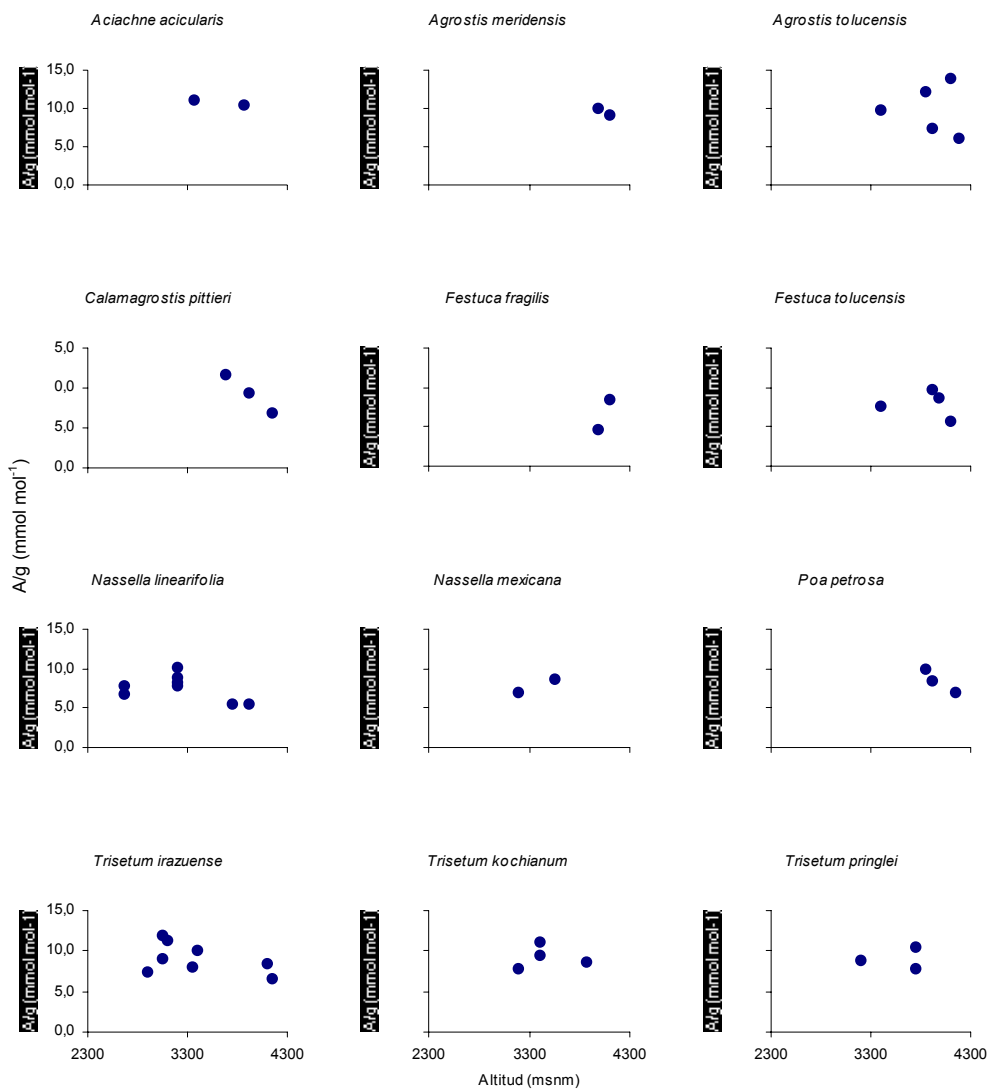


Fig. III-6 Comportamiento de los valores de eficiencia en el uso de agua (mmol mol^{-1}) de varias especies C_3 respecto a la altitud. Cada punto del gráfico corresponde a un valor.

En *Festuca fragilis* y *Nassella mexicana* pareciera aumentar y en *Aciachne acicularis* y *Trisetum irazuense* no varía mucho. Por otra parte, las especies *Agrostis tolucensis*, *Nassella linearifolia*, *Trisetum kochianum* y *Trisetum pringlei* no muestran una tendencia clara. Los valores de las diferentes especies son bastantes similares entre sí con un valor promedio de 8,7 mmol mol⁻¹ (Tabla III-3).

Tabla III-3 Valores de A/g estimados a partir de $\delta^{13}\text{C}$ a diferentes altitudes, para varias especies de gramíneas C₃.

Especie	Altitud (msnm)	A/g (mmol mol⁻¹)
<i>Aciachne acicularis</i>	3360	11,02
	3870	10,48
<i>Agrostis meridensis</i>	3980	10,00
	4100	9,10
	3400	9,70
	3850	12,28
<i>Agrostis tolucensis</i>	3910	7,42
	4000	13,81
	4180	6,18
<i>Calamagrostis pittieri</i>	3675	11,68
	3910	9,39
	4150	6,89
<i>Festuca fragilis</i>	3980	4,55
	4100	8,38
	3400	7,62
<i>Festuca tolucensis</i>	3910	9,80
	3980	8,64
	4100	5,61
	2670	7,29
<i>Nassella linearifolia</i>	3200	8,76
	3750	5,58
	3910	5,40
<i>Nassella mexicana</i>	3200	7,02
	3550	8,62
<i>Poa petrosa</i>	3850	9,83
	3910	8,44
	4150	7,07
	2905	7,39
	3050	10,46
<i>Trisetum irazuense</i>	3100	11,35
	3350	7,98
	3400	10,11
	4100	8,45
	4150	6,52
<i>Trisetum kochianum</i>	3200	7,76
	3400	10,31
	3870	8,55
<i>Trisetum pringlei</i>	3200	8,76
	3750	9,11

Por otra parte, aún cuando el $\delta^{13}\text{C}$ no permite el cálculo de la EUA en las plantas C_4 , se puede tener una ligera idea de las variaciones en el uso del agua por las diferencias en la relación isotópica: de manera general, las plantas que tienen menor EUA presentan valores de $\delta^{13}\text{C}$ más negativos (Farquhar *et al.* 1982). De igual manera, valores más negativos de $\delta^{13}\text{C}$ suponen una mayor discriminación en contra del ^{13}C , lo cual a su vez es la consecuencia de una mayor actividad fotosintética. En función de tal afirmación se puede decir que en la especie *A. cenchroides* pareciera aumentar con la altitud, *Muhlenbergia ligularis* y *M. venezuelae* no muestran un comportamiento claro, mientras que en *Paspalum pygmaeum* los valores de $\delta^{13}\text{C}$ parecen disminuir con la altitud (Fig. III-7). Según esto, se podría especular que la especie disminuye su EUA con la altitud.

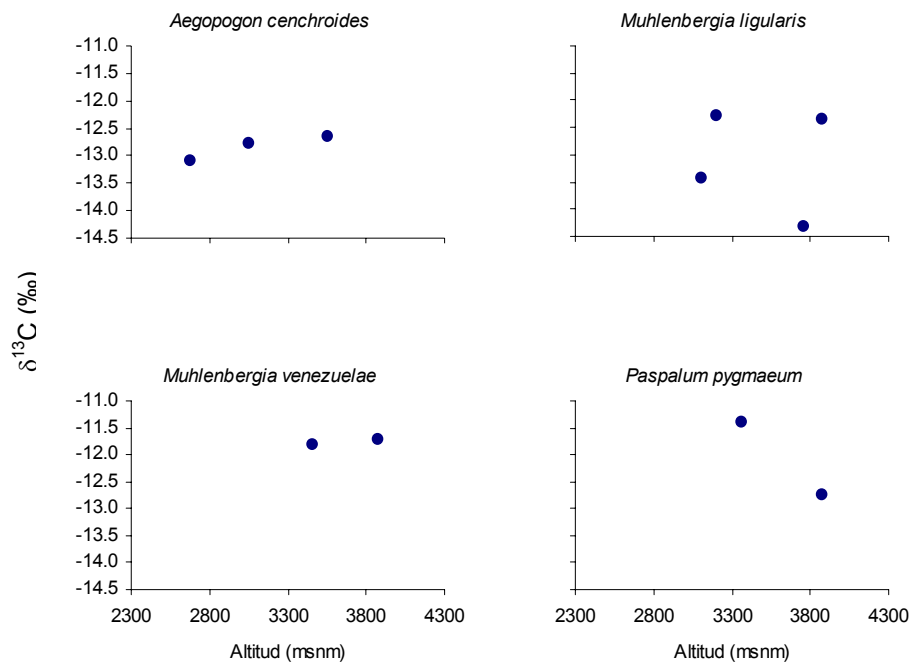


Fig. III-7 Relación entre valores de $\delta^{13}\text{C}$ para algunas especies C_4 de gramíneas respecto a la altitud. Cada punto del gráfico corresponde a un valor.

Se debe tener en cuenta la variabilidad de los datos en varias de las especies, lo cual puede ser producto de la falta de replicación. Por otra parte, la EUA es dependiente del estado reproductivo de la planta, edad, época del año, características de edad dentro de una población (Donovan y Ehleringer, 1992), variables que no pudieron ser controladas en este estudio.

DISCUSIÓN

El intervalo de valores de $\delta^{13}\text{C}$ para cada una de las rutas metabólicas en gramíneas de páramo fue de $-29,7$ y $-21,9\text{‰}$ en las especies C_3 y entre $-14,2$ y $-11,1\text{‰}$ en las C_4 . Estos intervalos son menores que los señalados por Smith y Brown (1973) y Vogel (1993), quienes han mencionado que las gramíneas C_3 muestran valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre -22 y -34‰ y las C_4 entre -9 y -16‰ . Sin embargo, el intervalo de las plantas C_4 es similar al indicado por Schwarz y Redmann (1988) para gramíneas C_4 del noroeste de Canadá. Es probable que la amplitud de estos intervalos sea un reflejo de la cantidad de sistemas que generalmente se incluyen en el gradiente estudiado. Nuestro trabajo sólo contiene el sistema de páramo, mientras que en otras investigaciones se consideran por un lado mayor número de especies, alrededor de 500 especies (Smith y Brown 1973) o varios ecosistemas a lo largo de los gradientes considerados, los cuales incluyen desde sistemas de sabana, hasta sistemas de alta montaña (Tieszen *et al.* 1979, Earnshaw *et al.* 1990). Sin embargo, los valores promedio encontrados coinciden con los señalados por O'Leary (1993) y Körner (1999).

La distribución de las diferentes especies a lo largo del gradiente muestra relación con la ruta metabólica que presentan, es decir, a menor altitud se observa una mezcla entre las dos rutas, mientras que a medida que aumenta la altitud disminuyen las C_4 y aumentan las C_3 . En tal sentido, las gramíneas en el páramo muestran la misma tendencia que observan Tieszen *et al.* (1979) y Earnshaw *et al.* (1990), en África y Cavagnaro (1988) y Cabido *et al.* (1977), en Argentina. Ehleringer y Björkman (1977) y Ehleringer (1978) mencionan que tal distribución responde a las bajas temperaturas. Sin embargo, la variabilidad que se observa en la zona baja del gradiente pudiera ser el reflejo del nivel de resolución considerado en este estudio. En los trabajos de Tieszen *et al.* (1979), Cavagnaro (1988), Earnshaw *et al.* (1990) y Cabido *et al.* (1997) los gradientes altitudinales que se analizan comprenden más de 1700 m de desnivel (Tabla III-4) e incluyen pocos puntos de muestreo. En este trabajo se estudia un gradiente de 1800 m, en el que se han considerado veintiún (21) puntos de estudio, lo cual permite un aumento en el nivel de resolución de la información obtenida respecto a los trabajos citados.

Tabla III-4 Relación entre el tamaño del gradiente altitudinal estudiado y el número de lugares de muestreo.

Autor	Lugar	Intervalo altitudinal (msnm)	Desnivel (m)	Número de lugares muestreados
Tieszen <i>et al.</i> (1979)	Kenya	610-3960	3350	12
Cavagnaro (1988)	Argentina	570-2400	1830	6
Cabido <i>et al.</i> (1997)	Argentina	350-2100	1750	8
Presente estudio	Venezuela	2400-4200	1800	21

Por otra parte, hay que tomar en cuenta las características de exposición y drenaje que se presentan en los diferentes puntos de muestreo. En el punto más bajo, a 2400 msnm los suelos son muy mal drenados, por lo que el sustrato se encuentra en condición de anegamiento. En este caso, tales condiciones pueden ser favorables para el establecimiento de especies C_3 , lo cual podría explicar su mayor frecuencia a tal altitud. Por otra parte, el punto de muestreo correspondiente a los 2690 msnm presentaba exposición oeste y nuevamente se obtuvieron mayores frecuencias de especies C_3 , situación que se repite a los 3100 msnm. Es probable que en este caso, sea la baja radiación lo que favorezca la mayor ocurrencia de especies C_3 , ya que estos lugares reciben luz solar directa apenas durante horas de la tarde, cuando generalmente hay un componente de nubes y neblina importante que podría limitar la cantidad de radiación incidente. En este sentido no disponemos de datos de radiación para el gradiente estudiado, lo cual ya había sido señalado por Burgos *et al.* (1965). Sin embargo, se sabe que hay una tendencia al aumento de esta variable ambiental en relación con la altitud durante la época seca y una disminución en la época lluviosa (Andressen y Ponte 1973).

Las bajas radiaciones, además de la temperatura, puede favorecer la ocurrencia de la ruta C_3 a mayor altitud, dado que esta ruta tiene la propiedad de alcanzar máximos de fotosíntesis bajo condiciones de baja radiación (Black 1971, Klink y Joly 1989). Sin embargo, la mayoría de las especies estudiadas son perennes (Davidse *et al.* 1994), lo cual nos hace pensar en una variación de la frecuencia de ambas rutas fotosintéticas en función de la estación. Es decir, durante la época seca, cuando las radiaciones son mayores hacia las partes altas del gradiente, la presencia de la ruta C_3 debe ser desventajosa y probablemente se refleje en un aumento de la frecuencia de las especies C_4 , mientras que durante la época lluviosa este patrón tal vez se invierta aumentando la frecuencia de las especies C_3 y disminuyendo la de las C_4 .

Las especies C_3 que ocurren en las partes bajas del gradiente se encuentran bajo condiciones ambientales particulares, como es el caso de *Polypogon* que crece en lugares totalmente anegados. Sin embargo, hay que destacar que la parte baja del gradiente corresponde a una zona de transición entre especies de tierras bajas y el páramo. Cavagnaro (1988) reporta a *Polypogon monspeliensis* hacia las partes más altas del gradiente estudiado, el cual presenta como diferencia principal respecto al de este trabajo, además de la latitud, un aumento de la precipitación de manera proporcional a la altitud.

Las especies C_4 en el gradiente desaparecen por completo sólo por encima de los 3800 msnm, donde se estima una temperatura promedio de $4,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($\pm 2,4$), es decir, ocurren por encima del límite térmico propuesto por Tieszen *et al.* (1979), quienes encuentran también una especie C_4 , *Andropogon amethystinus*, que crece por encima de tal límite, hasta los 4000 msnm. Cabido *et al.* (1997) también encuentran varias especies C_4 con el mismo comportamiento pertenecientes a los siguientes géneros: *Muhlenbergia*, *Aristida*, *Eragrostis*, *Tripogon*, *Bouteloua*, *Bothrichloa*, *Schizachyrium* y *Sorghastrum*. Schwartz y Redmann (1988) señalan varias especies de los géneros *Muhlenbergia*, *Distichlis* y *Spartina*. Esto podría sugerir que la invasión de ambientes fríos por parte de estas especies es el resultado de un proceso evolutivo, lo cual fue sugerido inicialmente por Ehleringer (1978) y más recientemente por Sage y Sage (2002). Estos autores plantean que la ausencia de plantas C_4 en ambientes fríos y sombreados podría ser un problema de tiempo evolutivo, ya que esta ruta se originó en ambientes cálidos. Sin embargo, Ehleringer y Björkman (1977) demostraron que hay cierta desventaja por parte de estas plantas, dado su mayor requerimiento energético, lo cual pareciera ser una de las mejores explicaciones a la limitación de las plantas C_4 a lugares con temperaturas por encima de $10\text{-}15\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Teeri y Stowe (1976) relacionan la ocurrencia de gramíneas C_4 de Norte América con diferentes variables ambientales, encontrando que hay una estrecha relación con las temperaturas mínimas del mes de julio, el mes de crecimiento. Sostienen que pueden ser importantes no sólo las altas temperaturas diurnas, sino también temperaturas cálidas durante horas nocturnas.

El estudio de la distribución de las rutas metabólicas C_3 y C_4 en la alta montaña conducen a una revisión ineludible de las posibles ventajas y desventajas de cada una frente a diferentes condiciones de temperatura. En este sentido, Ehleringer y Björkman (1977) y posteriormente Ehleringer (1978), muestran que bajo altas concentraciones de CO_2 (por

encima de las concentraciones ambientales) la eficiencia cuántica de las plantas C_3 es mucho mayor que en las C_4 y se mantiene constante respecto a las variaciones de temperatura (Fig. III-8). El mismo comportamiento también se observa en especies C_4 que se encuentran en concentraciones ambientales de CO_2 . Sin embargo, en tales condiciones ambientales de CO_2 la respuesta de las plantas C_3 es termodependiente, presentando mayor eficiencia cuántica que las C_4 en el intervalo de temperaturas entre 10 – 30 °C. Por encima de este intervalo, la eficiencia cuántica de las plantas C_4 es mayor que en las plantas C_3 . Ehleringer (1978) posteriormente, relaciona más directamente la medida de eficiencia cuántica con la productividad de gramíneas. De igual manera, hay que considerar el mayor requerimiento energético de las plantas C_4 (5 ATP) respecto a las C_3 (3 ATP) (Ehleringer y Björkman 1977). En el caso particular de las plantas C_3 , la activación de la actividad oxigenasa de la Rubisco a altas temperaturas (Ehleringer y Björkman 1977) le impide una mayor invasión hacia los lugares más cálidos, mientras que en las C_4 un mayor costo energético y una menor productividad primaria a bajas temperaturas, son los factores limitantes para la invasión de los lugares más fríos (Ehleringer 1978) y por ende, más altos en el gradiente, de modo que las ventajas de las plantas C_4 sobre las C_3 están restringidas a condiciones ambientales particulares: altas intensidades de luz, altas temperaturas foliares y conductancias estomáticas reducidas (Ehleringer 1978).

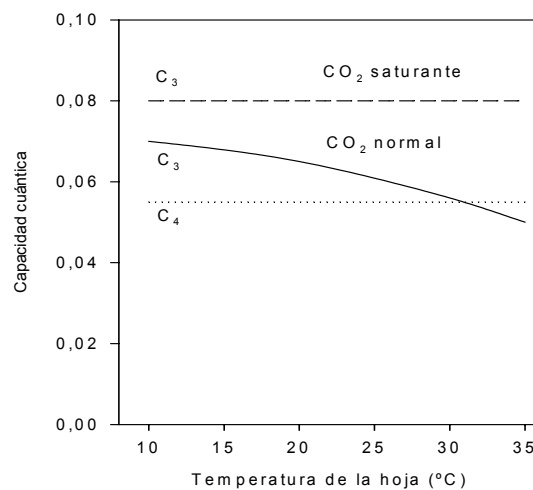


Fig. III-8 Variación de la eficiencia cuántica en plantas C_3 y C_4 en función de la temperatura. Tomado de Ehleringer y Björkman (1977).

En climas fríos no es frecuente la ocurrencia de plantas C_4 y cuando lo hacen son consideradas como relativamente raras (Teeri y Stowe 1976). Ehleringer (1978) plantea la interrogante de si la restricción de las plantas C_4 a bajas altitudes es el resultado de poco tiempo evolutivo o si realmente es la respuesta a desventajas por parte de estas plantas. Una de las razones que podría estar limitando esta ruta a bajas altitudes es la posible disminución de la actividad enzimática (ya sea la fosfoenolpiruvato carboxilasa o la Rubisco carboxilasa/oxigenasa), lo cual a su vez reduce la regeneración de productos intermediarios. Se ha observado que en poblaciones de *Bouteloua*, una gramínea C_4 creciendo bajo condiciones frías controladas, la actividad de la enzima piruvato P_i dikinasa disminuye, influyendo de manera directa la actividad fotosintética de estas plantas (Bowman y Turner 1993), lo cual también había sido observado por Long (1983). En este sentido, Sage y Sage (2002) hipotetizan que de esto ser cierto, lo cual se supone ocurre por debajo de 10 °C, las plantas C_4 serían sensibles a intervalos de temperaturas inferiores al ya mencionado, lo cual implicaría que serían “chilling sensitive” y a su vez, tal sensibilidad las excluiría de lugares en los que dichas temperaturas podrían ocurrir. Tal y como se ha observado en los resultados de este trabajo hay varias especies C_4 creciendo por encima del límite térmico (revisar también Schwarz y Redmann 1987, Cavagnaro 1988). Por otro lado, al igual que Ehleringer y Björkman (1977), Azócar *et al.* (1988), Ehleringer (1978) y Ehleringer y Monson (1993), Sage y Sage (2002) plantean la posibilidad de una evolución de la tolerancia al frío, sólo que con capacidades fotosintéticas limitadas respecto a las plantas C_3 dadas las diferentes respuestas de la eficiencia cuántica en función de la temperatura por parte de ambas rutas.

El punto altitudinal a partir del cual se define un patrón en las frecuencias y número de especies C_3 y C_4 coincide con los 3200 msnm. Los resultados de Cabido *et al.* (1997), en cambio muestran diferente altitud en el punto de cruce dependiendo de la cobertura o la proporción de especies. En función de la proporción de especies el punto de corte se encuentra en 1500 msnm y si se considera la cobertura, el cruce ocurre en 1000 msnm, aproximadamente. En nuestro estudio dicho punto ocurre donde se registran temperaturas promedio de 8,2 °C ($\pm 2,4$), donde según Monasterio y Reyes (1980), comienza el límite de heladas. Hay que considerar las posibles variaciones de temperaturas ambientales que puedan existir entre el año 1980 (época correspondiente a nuestra fuente de datos climáticos) y la actualidad. Sin embargo, estos valores sugieren que las plantas C_4 que crecen por encima de los 3200 msnm soportan menores temperaturas que las indicadas por Tieszen *et al.* (1979), Earnshaw *et al.* (1990) y Cabido *et al.* (1997) entre 7 y 9 °C.

Este último autor sugiere que el punto de cruce también se halla donde las temperaturas máximas promedio son de 21-22 °C, lo cual no pudo ser comprobado con nuestros datos.

El punto de cruce en 3200 msnm es el más alto que se ha reportado (Tabla III-5), lo cual puede responder a varios aspectos:

1. Características ambientales particulares del gradiente, ya que se trata de una vertiente húmeda, pero también con exposición este, por lo que suponemos altas radiaciones.
2. Condiciones microclimáticas favorables para el establecimiento de especies C₄, lo cual les permitiría la invasión de mayores altitudes. En este sentido, se observó que la mayoría de las especies C₄ que invaden mayores altitudes crecen en lugares mal drenados.
3. Características de las formas de vida: *Aegopogon cenchroides* y *Muhlenbergia ligularis* son especies cespitosas, lo cual, aunado a su tamaño (<10 cm) puede constituir una estrategia que minimiza las pérdidas de calor nocturnas.
4. Posibles respuestas frente al cambio climático global, dadas las mudanzas que se han registrado desde la última glaciación hasta el presente en temperatura y precipitación.
5. Algunos de los gradientes con los que se ha comparado (los de Argentina) son extratropicales por lo que hay que considerar el efecto latitudinal en la determinación de los límites altitudinales.

Tabla III-5 Resumen del número de especie de cada ruta metabólica (valores de porcentaje entre paréntesis) encontrada por diferentes autores para las gramíneas, así como también las variables climáticas relacionadas en cada caso, el intervalo altitudinal estudiado, el intervalo altitudinal en el que se encuentra el punto de cruce y el número de tribus (proporciones entre paréntesis) pertenecientes a cada ruta metabólica. ^aTieszen *et al.* (1979), ^bCavagnaro (1988), ^dEarnshaw *et al.* (1990), ^eCabido *et al.* (1997), ^fPresente estudio. Las celdas vacías corresponden a datos no disponibles.

Lugar	Intervalo altitudinal estudiado (msnm)	Nº especies C ₃	Nº especies C ₄	Variables climáticas relacionadas	Punto de cruce (msnm)	Nº tribus C ₃	Nº tribus C ₄
Kenya ^a	610-3960	102 (19,2)	428 (80,8)	Índice de humedad relativa del suelo, temperaturas mínimas	2000 3000	18 (62,1)	11 (37,9)
Argentina ^b	570-2400	26 (45,6)	31 (54,4)	Temperatura y evapotranspiración	1100 1600	7 (53,8)	6 (46,2)
New Guinea ^d	1500-4350	12 (54,5)	11 (45,5)	-	2600 3280	-	-
Argentina ^e	350-2100	59 (42,4)	80 (57,6)	Temperaturas de invierno y verano	1500	7 (58,3)	5 (41,7)
Venezuela ^f	2400-4200			Temperatura	3200	5 (62,5)	3 (37,5)

La distribución de las rutas fotosintéticas responde principalmente, según Tieszen *et al.* (1979) al recurso hídrico, sin embargo, también se ha intentado relacionar con otras variables, entre las que se han considerado, además de la temperatura (incluyendo máximas y mínimas anuales), precipitación, índices de humedad en el suelo (Tieszen *et al.*, 1979), evapotranspiración (Cavagnaro, 1988), pareciendo ser la temperatura la variable determinante. En la alta montaña tropical la distribución de estas rutas probablemente esté respondiendo también a otras variables, entre las que habría que considerar la radiación y el número de días con heladas, ya que el punto de cruce coincide con el punto en el que éstas comienzan, pudiendo representar una fuerte presión selectiva en contra de la ruta C₄.

Cuando se realizan estudios que consideran la distribución de las rutas metabólicas es importante considerar la exposición de la pendiente estudiada. En nuestro caso, se trata de una pendiente con exposición este, con excepción de los puntos de muestreo a 2900 y 3120 msnm, que pertenecen a una ladera con exposición oeste. En estos casos, se percibe fácilmente la disminución del número de especies C₄, así como también su frecuencia, lo cual apoya la hipótesis de Sage y Sage (2002), de la determinación de la aparición de especies C₄ en función de características microclimáticas. Ellos describen de manera detallada la distribución de la especie *Muhlenbergia richardsonis* en Canadá, respecto a la posición de la ladera que ocupa y hallaron que nunca invade laderas orientadas hacia el norte. La especie ocurre predominantemente en laderas orientadas hacia el sur, en cambio especies de gramíneas C₃ (*Koeleria macrantha* y *Poa rupicola*) que crecen por encima de los 4000 msnm, no muestran una respuesta obvia respecto a la orientación de la pendiente.

Muhlenbergia ligularis es la especie C₄ que domina por encima del límite altitérmico sugerido anteriormente, habiéndose observado incluso, creciendo a 4100 msnm (Alvizu, *comunicación personal*). Esta especie contradice la hipótesis planteada al inicio, que limita a las plantas C₄ a sistemas áridos o muy calientes. En función de esto, varios autores se han interesado en varias especies del género *Muhlenbergia*, ya que es un grupo C₄ que con frecuencia ocurre en lugares fríos, tal es el caso de *M. glomerata*, *M. mexicana* (Schwarz y Redmann 1987), *M. torreyi* (Cavagnaro, 1988) y *M. richardsonis* (Schwarz y Redmann 1987, Sage y Sage 2002). En el caso de esta última especie parece haber una estrecha relación entre su forma de crecimiento (postrada, alcanzando unos 3 a 5 cm de altura) y su capacidad de resistir las bajas temperaturas. Sage y Sage (2002) mencionan que esta estrategia le permite a la planta crecer dentro de la capa limitante del suelo,

evitando así grandes pérdidas de calor. También reportan que la especie está asociada a microsítios ubicados en las vertientes con mayor exposición al sol, donde las altas radiaciones le permiten alcanzar altas tasas fotosintéticas instantáneas, haciéndolas competitivas respecto a gramíneas C_3 que crecen a la misma altitud.

Otro aspecto que podría estar determinando la capacidad de invadir ambientes fríos por parte de especies C_4 es el correspondiente al subtipo fotosintético. Long (1983) encuentra que dos de las especies de gramíneas que mejor se adaptan a condiciones frías (considerando sus patrones de distribución), *Spartina anglica* y *S. pectinata*, presentan el subtipo fotosintético PEP-ck. El autor discute que la posibilidad de estas especies estar utilizando la PEP-carboxikinasa como enzima descarboxilasa y fuente directa de PEP para el mesófilo, provee una explicación atractiva para su aparente capacidad de tolerar las bajas temperaturas.

Se han realizado investigaciones que sostienen que las gramíneas son una familia muy sensible a los cambios de la temperatura ambiental (Berry y Björkman 1980, Ehleringer y Monson 1993). De igual manera, se ha determinado que en general, la distribución altitudinal de la vegetación de Los Andes del norte ha cambiado desde la última glaciación como una respuesta a cambios en la temperatura y en la precipitación (Boom *et al.* 2001). Por tal razón, aún cuando los datos de temperaturas de los que disponemos no son recientes, sostenemos que la altitud a la que ocurren los cambios en el patrón de distribución de las rutas metabólicas puede ser una posible respuesta al cambio climático global. En este sentido, Boom *et al.* (2001) señalan que tales cambios han sido imperceptibles ante los estudios realizados con registros de polen, pero utilizando el $\delta^{13}C$ han podido percibir que las relaciones entre las rutas C_3 y C_4 han ido cambiando en el tiempo. Empleando este análisis han podido saber entonces que especies C_4 de los géneros *Muhlenbergia*, *Paspalum* y *Sporobolus* probablemente han venido reemplazando especies C_3 pertenecientes a los géneros *Aciachne*, *Agrostis*, *Calamagrostis* y *Chusquea* en respuesta a los cambios de temperatura y precipitación.

Además de considerar las respuestas de las especies a las variables ambientales es útil tomar en cuenta la información que aportan las tribus, que ayuda a entender aspectos relacionados con posibles mecanismos adaptativos en función de su origen geográfico. La distribución de las tribus, y por ende de las especies, responde entonces a tales adaptaciones. Welkie y Caldwell (1970) mencionan que muchas veces el simple conocimiento de la tribu a la que pertenece una especie, puede dar información acerca de

características del hábitat que ocupa. Valdría la pena profundizar en esto y relacionar los caracteres morfoanatómicos de cada una de las tribus con aspectos ecológicos.

Las tribus C₃ más frecuentes fueron Aveneae y Stipeae. La primera tiene su origen en regiones templadas (Clayton y Renvoize 1986) y suele encontrarse a grandes altitudes (Tieszen *et al.* 1979). Según Hartley (1961, 1973) está determinada principalmente por la temperatura. Stipeae, por su parte, corresponde a una tribu propia de la región andina (Clayton y Renvoize 1986), lo cual explica su alta frecuencia hacia las partes más altas del gradiente. Poeae, fue otra de las tribus que mostró importancia en las partes altas del gradiente, tiene su origen en regiones templadas y se ha ido extendiendo hasta las regiones montañosas tropicales (Clayton y Renvoize 1986). Las tribus C₃ que ocupan el páramo probablemente se vieron favorecidas por la similitud ambiental que existía entre el lugar de origen y la alta montaña tropical, lo cual les ha permitido atravesar el filtro ecológico impuesto por las bajas temperaturas.

De manera contraria, las tribus C₄ fueron más comunes a baja altitud. Paniceae contiene tanto especies C₃ como C₄, lo cual también ha sido encontrado por Smith y Brown (1975), Tieszen *et al.* (1979), Cavagnaro (1988), Earnshaw *et al.* (1990), Cabido *et al.* (1997), pero está representada principalmente por especies C₄. Entre las tribus que habitan la alta montaña ésta es probablemente la que presenta la mayor distribución, pudiéndose encontrar desde regiones templadas hasta sabanas (Clayton y Renvoize 1986), en climas calientes húmedos (Hartley 1958a, b), lo cual sugiere que los lugares del gradiente en los que se encuentra, presentan tales características. Sin embargo dentro de la tribu, hay géneros restringidos a regiones tropicales, tal es el caso de *Pennisetum*, lo cual explica su distribución hacia las zonas bajas del gradiente (recordemos también que se trata de una especie introducida). Otra tribu C₄ presente en el gradiente fue Cynodonteae, la cual estuvo representada únicamente por la especie *Aegopogon cenchroides*, lo cual refleja la importancia de esta especie en el gradiente. Clayton y Renvoize (1986) menciona que esta tribu se distribuye desde Estados Unidos hasta Perú y habita lugares secos y abiertos. Por otra parte Eragrostideae se relaciona con un bajo índice de humedad en el suelo (Tieszen *et al.* 1979). A través del conocimiento del origen y hábitos de estas tribus es posible entender mejor los patrones de distribución de las rutas fotosintéticas en el páramo.

El análisis de la variación de la relación isotópica respecto a la altitud, ya sea a través de la EUA o simplemente a través de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ no mostraron una tendencia

general. En algunos casos hay disminución de los procesos discriminatorios con la altitud, lo cual quiere decir que hay limitación de la actividad fotosintética en función de la conductividad estomática a medida que aumenta la altitud. Sparks y Ehleringer (1997) encuentran para tres especies de árboles de un bosque de galería el mismo comportamiento respecto a la altitud. Tal similitud de comportamientos resulta interesante, ya que obviamente, dentro de un bosque de galería, los autores parten del supuesto que las plantas no están bajo condiciones de estrés hídrico. Bajo tales condiciones la disponibilidad de agua puede tener un rol secundario respecto a otros factores bióticos y abióticos (Van der Water *et al.* 2002). En este sentido, se han realizado estudios (Sparks y Ehleringer 1997) en los que se nota un aumento en $\delta^{13}\text{C}$ con incrementos en la altitud (aumentos en esta relación implica que los valores se hacen menos negativos, lo cual a su vez, es un reflejo de menor actividad asimilatoria). En otros casos, pareciera aumentar la EUA con la altitud, lo cual ha sido observado en ambientes semiáridos (Van der Water *et al.* 2002), lo cual refleja mayor actividad asimilatoria hacia las partes más altas.

Por otra parte, las variaciones que se obtienen en el valor de $\delta^{13}\text{C}$ podrían ser el resultado de cambios en la concentración atmosférica de CO_2 a lo largo del gradiente. Sparks y Ehleringer (1997) trabajan en un gradiente similar, de 1200 m de desnivel, sobre el que mencionan que la variación de la relación isotópica en dicha distancia es realmente pequeña. Sin embargo, atribuir una variable responsable de tal comportamiento no es tan simple. Se han realizado trabajos recientes utilizando plantas de caña de azúcar, una gramínea C_4 , de manera de entender las fuentes de variación de $\delta^{13}\text{C}$, lo cual responde en función del estrés al cual esté sujeto la planta: bajo condiciones de estrés salino e hídrico, la relación isotópica indica variaciones de ϕ , lo cual es un reflejo de la relación de actividad Rubisco/PEP (Saliendra *et al.* 1996). En cambio, bajo condiciones de gradientes lumínicos, $\delta^{13}\text{C}$ responde más a variaciones de p_i/p_a (Meinzer y Saliendra 1997), lo cual podría ser nuestro caso. Lo que es importante tener claro, es que la relación de discriminación isotópica integra información relativa a respuestas de intercambio de gases con el ambiente, así como también de propiedades fisiológicas de las plantas (Meinzer *et al.* 1993). En este estudio, la relación de EUA seleccionada, A/g , permite, precisamente, el estudio de los componentes biológicos de la planta (Ehleringer *et al.* 1993), dejando un poco de lado las influencias ambientales.

La interpretación de la EUA en este estudio no es sencilla, dada la falta de replicación y la ausencia de variables fisiológicas tales como asimilación, conductancia estomática,

diferencia de presión de vapor hoja-aire, etc., que no forman parte de los objetivos de este trabajo. Además, son pocos los autores que han trabajado con relaciones de discriminación en las gramíneas, entre los que se cuentan Saliendra *et al.* (1996), Meinzer y Saliendra (1997), Meinzer y Zhu (1998), quienes han trabajado con caña de azúcar obteniendo información de diferentes variables que afectan las relaciones isotópicas, así como también las variaciones de este parámetro a nivel foliar y en función de diferentes fuentes de estrés.

Meinzer *et al.* (1993) menciona que cambios en la relación A/g pueden tener diferentes causas: en el primer caso, aumentos en A/g pueden ser la consecuencia de reducciones en la conductividad estomática (g), lo cual podría producir limitaciones en la fotosíntesis, con una consecuente baja relación p_i/p_a . En el segundo caso, podría ser el resultado de variaciones en la capacidad fotosintética y por lo tanto de p_i/p_a a niveles de g similares.

Otra probable fuente de variación son los índices de humedad del suelo, ya que plantas creciendo sobre sustratos con bajos índices de humedad producen valores de $\delta^{13}\text{C}$ menos negativos (Meinzer *et al.* 1993), lo cual implicaría que bajo tales condiciones probablemente hay menores tasas fotosintéticas.

El probable aumento que muestra la especie C_4 *A. cenchroides* en la EUA, asumiendo como ya se dijo, que en ausencia de estrés hídrico los valores de $\delta^{13}\text{C}$ están respondiendo a variaciones de la relación p_i/p_a y por lo tanto de la EUA, sugiere que la especie aumenta la asimilación (A) en la medida que aumenta la altitud. Esta suposición también podría verse de otra manera: la altitud causa aumentos en la relación p_i/p_a sin incrementar la conductancia (g) estomática, lo cual a su vez, facilitaría la invasión de lugares secos por parte de esta especie. Se asume además, que no se incrementa g , dada la capacidad de las plantas C_4 de concentrar CO_2 sin incrementar el consumo de agua (Ehleringer y Björkman, 1977).

La especie *P. pygmaeum*, en cambio, parece disminuir su EUA con la altitud. Esto podría explicarse por la mayor ocurrencia de la especie en micrositios que aparentemente conservan mejor la humedad del suelo. En este caso, es probable que la disminución en la EUA esté asociada a incrementos en g . Adicionalmente, la especie crece al nivel del suelo y se observó que la planta disminuye con la altitud. La disminución en la EUA podría estar indicando una menor asimilación y por lo tanto una menor inversión en carbono estructural, lo cual se refleja en menor crecimiento.

Muhlenbergia ligularis y *M. venezuelae* muestran valores de $\delta^{13}\text{C}$ sin ninguna tendencia clara a lo largo del gradiente. Schwarz y Redmann (1988) observan poca variación de estos valores en la especie *M. richardsonis* en Yukon, Canadá.

Al igual de lo que hemos sugerido para *P. pygmaeum*, Schwarz y Redmann (1988) sugieren que la ocurrencia de especies C_4 en Canadá está asociada a micrositios o microambientes. De manera general, las plantas de alta montaña están sometidas a condiciones de altas temperaturas foliares (en algunos casos se pueden registrar temperaturas máximas entre 38 y 47 °C), así como también de altos niveles de radiación fotosintéticamente activa (Körner, 1999), lo cual podría favorecer el éxito de algunas especies C_4 . Sin embargo, se observa un predominio del comportamiento C_3 , lo cual puede ser una consecuencia de las condiciones ambientales existentes durante la época de estudio.

Tomando como base el comportamiento de las gramíneas, se ha podido percibir que la hipótesis planteada por Black (1971), Ehleringer y Björkman (1977) y Ehleringer (1978), que limita las especies C_4 a climas cálidos y secos, no se aplica totalmente en el páramo, donde condiciones microclimáticas, así como de altas temperaturas diurnas y altas radiaciones han permitido la invasión por parte de estas especies, al punto de hacerlas competitivas con especies C_3 de la misma altitud. Sin embargo, es notoria la disminución del número de especies C_4 que pueden habitar las condiciones del páramo. *M. ligularis* representa un caso excepcional y en menos grado *A. cenchroides*, lo cual probablemente esté favorecido por una mezcla de estrategias, desde la selección de lugares favorables, hasta respuestas morfológicas y fisiológicas frente a las bajas temperaturas que merecen ser estudiadas.

Por otra parte, la EUA no presenta un patrón definido, aún cuando se hubiese esperado que aumentara con la altitud, como una respuesta adaptativa a las condiciones más secas de los lugares más altos. Con la idea de entender mejor aspectos relacionados con el manejo del agua, hace falta incluir información complementaria relacionada con la asimilación de las especies, así como conductancia estomática, relaciones de diferencia de presión de vapor, edad y tamaño de las plantas, condición hídrica de las mismas, etc. Por otra parte, es importante tener en cuenta aspectos microclimáticos que permiten el éxito de ciertas especies en condiciones particulares, como es el caso de las plantas C_4 que superan el límite altitético reportado antes por diferentes autores.

BIBLIOGRAFÍA

- Andressen, R. y R. Ponte. 1973. Climatología e Hidrología. *Estudio integral de las cuencas de los ríos Chama y Capazón*. Subproyecto N° II. Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales, ULA, Mérida.
- Azócar, A., F. Rada y G. Goldstein. 1988. Freezing tolerance in *Draba chionophila*, a “miniature” caulescent rosette species. *Oecologia*, **75**: 156-160.
- Berry, J. y O. Björkman. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, **31**: 491-543.
- Black, C. 1971. Ecological implications of dividing plants into groups with distinct photosynthetic capacities. En: Black, C. (ed.). *Advances in ecological research*. Vol 7. Pp. 87-109. Academic Press.
- Boom, A., G. Mora, A. Cleef y H. Hooghiemstra. 2001. High altitude C₄ grasslands in the northern Andes: relicts from glacial conditions? *Review of Palaeobotany and Palynology*, **115**(3-4): 147-160.
- Boom, A., R. Marchant, H. Hooghiemstra y J. Damste. 2002. CO₂ and temperature-controlled altitudinal shifts of C₄ and C₃ dominated grasslands allow reconstruction of palaeoatmospheric pCO₂. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **177**(1-2): 151-168.
- Bowman, W. y L. Turner. 1993. Photosynthetic sensitivity to temperature in populations of two C₄ *Bouteloua* (Poaceae) species native to different altitudes. *American Journal of Botany*, **80**(4): 369-374.
- Brown, W. 1975. Variations in anatomy, associations, and origins of Kranz tissue. *American Journal of Botany*, **62**(4): 395-402.
- Brown, W. y B. Smith. 1972. Grass evolution, the Kranz síndrome, ¹³C/¹²C ratios, and continental drift. *Nature*, **239**: 345-346.
- Burgos, J., E. González y J. Sánchez. 1965. Estimación de la radiación global en Venezuela. *Agronomía Tropical*, **XV**(1-4): 75-99.
- Cabido, M., N. Ateca, M. Astegiano y A. Anton. 1997. Distribution of C₃ and C₄ grasses along an altitudinal gradient in central Argentina. *Journal of Biogeography*, **24**: 197-204.

- Cavagnaro, J. 1988. Distribution of C₃ and C₄ grasses at different altitudes in a temperate arid region of Argentina. *Oecologia*, **76**: 273-277.
- Clark, I. y P. Fritz. 1998. Environmental isotopes in hydrogeology. <http://www.science.uottawa.ca/~eih/>
- Clayton, W. y S. Renvoize. 1986. *Genera Graminum. Grasses of the world*. Royal Botanical Gardens. Kew Bulletin Additional Series XIII. Her Majesty's Stationery Office. London.
- Davidse, G., M. Sousa y A. Chater (eds.). 1994. *Flora Mesoamericana*. Vol. 6. Universidad Autónoma de México. México.
- Dengler, N., R. Dengler y P. Hattersley. 1985. Differing ontogenetic origins of PCR ("Kranz") sheaths in leaf blades of C₄ grasses (Poaceae). *American Journal of Botany*, **72**(2): 284-302.
- Donovan, L. y Ehleringer, J. 1992. Contrasting water-use patterns among size and life-history classes of a semi-arid shrub. *Functional Ecology*, **6**: 482-488.
- Earnshaw, M., K. Carver, T. Gunn, K. Kerenga, V. Harvey, H. Griffiths y M. Broadmeadow. 1990. Photosynthetic pathway, chilling tolerance and cell sap osmotic potential values of grasses along an altitudinal gradient in Papua New Guinea. *Oecologia*, **84**: 280-288.
- Ehleringer, J. 1978. Implications of quantum yield differences on the distributions of C₃ and C₄ grasses. *Oecologia*, **31**: 255-267.
- Ehleringer, J. y O. Björkman. 1977. Quantum yields for CO₂ uptake in C₃ and C₄ plants. *Plant Physiology*, **59**: 86-90.
- Ehleringer, J. y R. Monson. 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**: 411-439.
- Ehleringer, J., A. Hall y G. Farquhar. 1993. Introduction: water use in relation to productivity. *En: Ehleringer, J., A. Hall y G. Farquhar (eds.). Stable isotopes and plant carbon. Water relations*. Pp. 3-8. Academic Press, Inc.
- Farquhar, G., J. Ehleringer y K. Hubick. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **40**: 503-537.

- Farquhar, G., M. O'Leary y J. Berry. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, **9**: 121-137.
- Griffiths, H. 1991. Applications of stable isotope technology in physiological ecology. *Functional Ecology*, **5**: 254-269.
- Gutiérrez, M., V. Gracén y G. Edwards. 1974. Biochemical and cytological relationships in C₄ plants. *Planta*, **119**: 279-300.
- Hartley, W. 1958a. Studies on the origin, evolution, and distribution of the Gramineae. I. The tribe Andropogoneae. *Australian Journal of Botany*, **6**: 115-128.
- Hartley, W. 1958b. Studies on the origin, evolution, and distribution of the Gramineae. III. The tribe Paniceae. *Australian Journal of Botany*, **6**: 343-357.
- Hartley, W. 1961. Studies on the origin, evolution, and distribution of the Gramineae. IV. The genus *Poa* L. *Australian Journal of Botany*, **9**: 152-161.
- Hartley, W. 1973. Studies on the origin, evolution, and distribution of the Gramineae. V. The subfamily Festucoideae. *Australian Journal of Botany*, **21**: 201-234.
- Hatch, M. y C. Slack. 1966. Photosynthesis by sugarcane leaves – a new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. *Biochemistry Journal*, **101**: 103-111.
- Hattersley, P. 1986. Variations in photosynthetic pathway. In: Soderstrom, T., K. Hilu, C. Campbell y M. Barkworth (eds.). *Grass: systematics and evolution*. Pp. 49-64. Smithsonian Institution Press. Washington, DC. London.
- Hattersley, P. y L. Watson. 1975. Anatomical parameters for predicting photosynthetic pathways of grass leaves: the "maximum lateral cell count" and the "maximum cells distant count". *Phytomorphology* (Silver Jubilee Volume): 325-333.
- Klink, C. y C. Joly. 1989. Identification and distribution of C₃ and C₄ grasses in open and shaded habitats in São Paulo State, Brazil. *Biotropica*, **21**(1): 30-34.
- Körner, C. 1992. Response of alpine vegetation to global climate change. *Catena*, **22**: 85-96.
- Körner, C. 1999. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer. Germany.

- Lambers, H., F. Chapin III. y T. Pons (eds.). 1998. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Larcher, W. 1995. *Physiological plant ecology*. Third edition. Springer. Germany. 504 pp.
- Long, S. 1983. C₄ photosynthesis at low temperatures. *Plant, Cell and Environment*, **6**: 345-363.
- Meinzer, F. y J. Zhu. 1998. Nitrogen stress reduces the efficiency of the C₄ CO₂ concentrating system, and therefore quantum yield, in *Saccharum* (sugarcane) species. *Journal of Experimental Botany*, **49**(324): 1227-1234.
- Meinzer, F. y N. Saliendra. 1997. Spatial patterns of carbon isotope discrimination and allocation of photosynthetic activity in sugarcane leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, **24**: 769-775.
- Meinzer, F., G. Goldstein y D. Grantz. 1993. Carbon isotope discrimination and gas exchange in coffee during adjustment to different soil moisture regimes. *En: Ehleringer, J., A. Hall y G. Farquhar (eds.). Stable isotopes and plant carbon-water relations*. Pp. 327-345. Academic Press, Inc. USA.
- Monasterio, M. y S. Reyes. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes Venezolanos. *En: Monasterio, M. (ed.). Estudios ecológicos en los páramos Andinos*. Pp. 47-91. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Mora, G., L. Pratt, A. Boom y H. Hooghiemstra. 2002. Biogeochemical characteristics of lacustrine sediments reflecting a changing alpine neotropical ecosystem during the Pleistocene. *Quaternary Research*, **58**(2): 189-196.
- O'Leary, M. 1993. Biochemical basis of carbon isotope fraction. *En: Ehleringer, J., A. Hall y G. Farquhar (eds.). Stable isotopes and plant carbon-water relations*. Pp. 19-28. Academic Press, Inc. USA.
- Peterson, B. y B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**: 293-320.
- Pyankov, V., P. Gunin, S. Tsoog y C. Black. 2000. C₄ plants in the vegetation of Mongolia: their natural occurrence and geographical distribution in relation to climate. *Oecologia*, **123**: 15-31.

- Sage, R. y T. Sage. 2002. Microsite characteristics of *Muhlenbergia richardsonis* (Trin.) Rydb., an alpine C₄ grass from the White Mountains, California. *Oecologia*, **132**: 501-508.
- Saliendra, N., F. Meinzer, M. Perry y M. Thom. 1996. Associations between partitioning of carboxylase activity and bundle sheath leakiness to CO₂, carbon isotope discrimination, photosynthesis, and growth in sugarcane. *Journal of Experimental Botany*, **47**(300): 907-914.
- Schwarz, A. y R. Redmann. 1988. C₄ grasses from the boreal forest region of northwestern Canada. *Canadian Journal of Botany*, **66**: 2424-2430.
- Smith, B. y W. Brown. 1973. The Kranz syndrome in the Gramineae as indicated by carbon isotopic ratios. *American Journal of Botany*, **60**(6): 505-513.
- Sparks, J. y J. Ehleringer. 1997. Leaf carbon isotope discrimination and nitrogen content for riparian trees along elevational transects. *Oecologia*, **109**: 362-367.
- Teeri, J. y L. Stowe. 1976. Climatic patterns and the distribution of C₄ grasses in North America. *Oecologia*, **23**: 1-12.
- Tieszen, L., M. Senyimba, S. Imbamba y J. Troughton. 1979. The distribution of C₃ and C₄ grasses and carbon isotope discrimination along an altitudinal and moisture gradient in Kenya. *Oecologia*, **37**: 337-350.
- Van der Water, P., S. Leavitt y J. Betancourt. 2002. Leaf $\delta^{13}\text{C}$ variability with elevation, slope aspect, and precipitation in the southwest United States. *Oecologia*, **132**: 332-343.
- Vogel, J. 1993. Variability of carbon isotope fractionation during photosynthesis. *En: Ehleringer, J., A. Hall y G. Farquhar (eds.). Stable isotopes and plant carbon. Water relations*. Pp. 29-46. Academic Press, Inc.
- Welkie, G. y M. Caldwell. 1970. Leaf anatomy of species in some dicotyledon families as related to the C₃ and C₄ pathways of carbon fixation. *Canadian Journal of Botany*, **48**: 2135-2146.

APÉNDICE

Discriminación isotópica

La relación que existe entre ^{13}C y ^{12}C en la materia seca es un indicador del papel que juegan los procesos C_3 y C_4 en la asimilación de carbono y una manera de medirlo es a través del $\delta^{13}\text{C}$ (expresión convencional de la cantidad de ^{13}C en el tejido vegetal) (O'Leary 1993, Larcher 1995), que se expresa de la siguiente manera:

$$\delta^{13}\text{C} = \left[\frac{R(\text{muestra})}{R(\text{estándar})} - 1 \right] * 1000 \quad (1)$$

donde R se define como la relación entre ^{13}C y ^{12}C :

$$R = \frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \quad (2)$$

El estándar proviene de la estructura interna de un fósil de *Belemnitella americana* obtenido de la formación Pee Dee (PDB) del Cretáceo en Carolina del Sur (Peterson y Fry 1987, Clark y Fritz 1998).

La principal ruta metabólica que se ha descrito para la fijación del CO_2 es la C_3 y se lleva a cabo a través del ciclo de Calvin. El primer producto estable que se forma, el *fosfoglicerato*, es un compuesto de 3 carbonos (Lambers *et al.* 1998). La enzima que cataliza tal reacción es la *ribulosa,1-5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa* (Rubisco) (Ehleringer y Monson 1993, Larcher 1995). El modelo de fraccionamiento isotópico propuesto para esta ruta metabólica (Farquhar *et al.* 1989) se expone a continuación:

$$\Delta = a + (b - a) \frac{p_i}{p_a} \quad (3)$$

donde Δ (discriminación) es la relación entre las proporciones isotópicas de carbono en la planta respecto a la del aire (es equivalente al $\delta^{13}\text{C}$), a es el fraccionamiento debido a la difusión en el aire y se ha estimado que vale 4,4‰, b es el fraccionamiento neto causado por la carboxilación y vale 27‰.

Por otra parte, la expresión de discriminación es la siguiente:

$$\Delta = \frac{\delta_a - \delta_p}{\delta_p + 1} \quad (4)$$

donde δ_a es la relación isotópica en el aire y vale -8‰ y δ_p es la relación isotópica en la planta.

En el caso del metabolismo C_4 la enzima que cataliza la reacción de fijación del CO_2 es la *fosfoenolpiruvato carboxilasa* (PEP), que presenta mucha más afinidad por este compuesto que la Rubisco (Larcher 1995, Lambers *et al.* 1998). En esta reacción el primer producto estable que se forma es el *oxalacetato*, cuya característica de interés es que se trata de un compuesto de 4 carbonos (Larcher 1995, Lambers *et al.* 1998). Cada una de estas vías metabólicas ocurre dentro de la hoja en lugares diferentes: la ruta C_3 tiene lugar en las células del mesófilo, mientras que en las plantas C_4 el mecanismo de fijación ocurre en el mesófilo y el ciclo de Calvin tiene lugar en células especializadas, denominadas vainas vasculares (“bundle sheat”) o células Kranz (Larcher 1995, Lambers *et al.* 1998). El modelo de fraccionamiento propuesto (Farquhar *et al.*, 1989) es el siguiente:

$$\Delta = a + (b_4 + b_3\phi - a) \frac{p_i}{p_a} \quad (5)$$

En este caso, b_4 es el fraccionamiento desde el CO_2 gaseoso hasta la PEP carboxilasa y vale $-5,7\text{‰}$, b_3 es el fraccionamiento por la Rubisco, estimado en 30‰ y ϕ corresponde a la pérdida de CO_2 ó HCO_3^- intercelular, p_i y p_a corresponden a las presiones intercelular y ambiental de CO_2 , respectivamente.

Esta aclaratoria permite explicar la diferencia en el fraccionamiento de isótopos de carbono para cada una de las rutas. Desde este punto de vista la utilidad del $\delta^{13}\text{C}$ reside en que las carboxilasas presentan más afinidad al ^{12}C por encima de ^{13}C (Larcher, 1995). La enzima Rubisco (presente tanto en la ruta C_3 como en la C_4) discrimina mucho más en contra del ^{13}C que la PEP (-28‰ y -9‰ , respectivamente) (O’Leary 1993, Larcher 1995, Körner 1999), que es el aceptor del ácido dicarboxílico (compuesto de cuatro carbonos) en la ruta C_4 . De igual manera, el proceso de difusión de CO_2 discrimina menos que la carboxilación, razón por la cual el valor de $\delta^{13}\text{C}$ es un reflejo del balance entre dichos procesos (Körner 1999). Por este motivo, las plantas terrestres C_3 tienen valores más bajos de $\delta^{13}\text{C}$ (-27‰ en promedio) que las C_4 (-13‰ en promedio), dado que estas últimas poseen prácticamente, la discriminación a través de la difusión (O’Leary 1993, Körner 1999). En las gramíneas estos valores pueden estar entre -22 y -34‰ , para las especies C_3 y entre -9 y -16‰ para las C_4 (Smith y Brown 1973).

Eficiencia en el Uso del Agua (EUA)

La relación isotópica también permite cálculos para la eficiencia en el uso de agua. En este caso, se ha utilizado la *eficiencia en el uso de agua intrínseca* (A/g) que mide sólo el papel de los componentes biológicos en el proceso de intercambio de gases en las plantas (Ehleringer *et al.* 1993). La expresión que permite el cálculo es la siguiente:

$$\frac{A}{g} = \frac{p_a \left(1 - \frac{p_i}{p_a} \right)}{1,6} \quad (6)$$

El factor 1,6 surge de la relación de difusión binaria entre el vapor de agua y el aire, que es 1,6 veces mayor que la de CO₂ y el aire (Farquhar *et al.* 1989, Ehleringer *et al.* 1993).

Para conocer el valor de la relación p_i/p_a , es necesario tener en cuenta el modelo que explica los procesos de fraccionamiento en la ruta C₃ (Ecuación 3). Una vez conocido el valor de $\delta^{13}\text{C}$ en el tejido vegetal, se sustituye en la relación de discriminación (Ecuación 4), cuyo valor puede sustituirse en el modelo de discriminación de las plantas C₃. Esto permite conocer el valor de la relación p_i/p_a , para lo cual deberá despejarse p_a de la Ecuación 3, obteniéndose la siguiente expresión:

$$p_a = p_i \left(\frac{b - a}{\Delta - a} \right) \quad (7)$$

Conociendo esta última relación, se puede saber cuál es el valor de la relación p_i/p_a que puede ser sustituido en la Ecuación 6 para obtener el valor de EUA. El principio metodológico es el mismo que para las rutas metabólicas, ya que ambos procesos dependen de la conductancia estomática (Lambers *et al.*, 1998).

Capítulo IV

MECANISMOS DE RESISTENCIA DE LAS GRAMÍNEAS A LAS TEMPERATURAS CONGELANTES DEL PÁRAMO

INTRODUCCIÓN

La alta montaña tropical presenta una serie de aspectos climáticos característicos, entre los que destacan las oscilaciones térmicas diarias y la frecuencia de heladas nocturnas (Monasterio y Reyes 1980, Sarmiento 1986, Azócar *et al.* 1988). Los organismos que habitan este ambiente permanecen a bajas temperaturas la mayor parte del tiempo, lo cual supone que han estado bajo fuertes presiones selectivas, que han permitido la evolución de mecanismos de resistencia al congelamiento (Azócar *et al.* 1988). En función de esto, las plantas pueden responder de formas diferentes a las bajas temperaturas, sin embargo, la selección de algún tipo de mecanismo de resistencia depende parcialmente de las condiciones microclimáticas del lugar en el que se encuentran (Azócar *et al.* 1988) y pueden manifestarse ya sea a través de la evasión o de la tolerancia al congelamiento extracelular (Levitt 1972).

Según Larcher (1995) los mecanismos evasores han sido favorecidos en la alta montaña tropical, en hábitats en los que las temperaturas nocturnas no descienden mucho por debajo de 0 °C y donde tal situación es de corta duración (Sakai y Larcher 1987). Estos, pueden ser de dos tipos: mitigantes del congelamiento (Sakai y Larcher 1987) y preventivos de la formación de hielo en los tejidos (Beck 1994). En el páramo la evasión se presenta en especies del género *Espeletia* (Goldstein y Meinzer 1983, Rada 1983, Goldstein *et al.* 1984, Goldstein *et al.* 1985, Meinzer y Goldstein 1985, Rada *et al.* 1987, Goldstein *et al.* 1989) y en *Polylepis sericea* (Rada 1983, Rada *et al.* 1985a, Rada *et al.* 1996), así como también en las especies *Hinterhubera lanuginosa* e *Hypericum laricifolium* (Squeo *et al.* 1991).

Para la mayoría de las especies mencionadas anteriormente se ha descrito el sobreenfriamiento (“supercooling”) como un mecanismo evasor exitoso, lo que permite una disminución de la temperatura de los tejidos por debajo del punto de congelamiento sin que se produzca congelamiento extracelular (Rada 1983, Goldstein *et al.* 1985, Rada *et al.* 1987, Beck 1994, Körner 1999). A través de este mecanismo se evita la formación

de hielo a nivel intracelular, aún bajo condiciones de temperaturas congelantes (Beck 1994). De igual manera, la disminución del punto de congelamiento es otra estrategia, en la cual el contenido de agua celular disminuye acoplado a un aumento en la cantidad de sustancias que forman enlaces con el agua y a un aumento en la concentración de solutos (Levitt 1972), la cual ha sido observada y bien estudiada en *Polylepis sericea* (Rada *et al.* 1985a).

Otro de los mecanismos de resistencia, la tolerancia, consiste en la supervivencia de la planta bajo condiciones de congelamiento extracelular (Levitt 1972, Körner 1999). Este mecanismo se ha seleccionado en ambientes tropicales en los que las temperaturas nocturnas disminuyen bastante por debajo de 0 °C y donde permanecen en esta condición durante varias horas (Rada *et al.* 1985b, Sakai y Larcher 1987).

La tolerancia al congelamiento se encontró por primera vez en los Andes tropicales en la especie *Draba chionophila*, una roseta muy pequeña que crece en condiciones microclimáticas más extremas que *Espeletia*, la cual mostró inicio del congelamiento, tanto en raíces como en hojas, a temperaturas aproximadas de -5 °C, mientras que la temperatura de daño al congelamiento ocurrió aproximadamente a -14 °C. Esto quiere decir que la planta es capaz de resistir el congelamiento en el intervalo de temperaturas que va desde -5 hasta -14 °C (Azócar *et al.* 1988). Estos resultados posteriormente fueron apoyados por los valores encontrados por Squeo *et al.* (1991, 1996), quienes observaron una relación entre la altura de la planta y las formas de vida con el mecanismo de resistencia presente. Específicamente obtuvieron que las plantas de mayor talla tienden a ser evasoras, mientras que las más cercanas al suelo tienden a ser tolerantes. De igual manera, este mecanismo también se ha observado en rosetas Afroalpinas (Beck *et al.* 1982, Beck *et al.* 1984) y hawaianas (Melcher *et al.* 1994).

A nivel del suelo, donde crece la mayoría de las Poaceae, es justamente donde ocurren las mayores variaciones de temperatura (Earnshaw *et al.* 1990, Squeo *et al.* 1996), lo cual hace pensar que las especies presentes en tal estrato presentan adaptaciones que les permiten resistir tales condiciones. En este sentido, Squeo *et al.* (1991, 1996) consideraron en sus estudios varias formas de vida dominantes en el páramo, pero no incluyeron el correspondiente a las gramíneas. Sin embargo, Rada (*comunicación personal*) determina la respuesta a las temperaturas congelantes de la especie *Aciachne acicularis*, encontrando que es tolerante al congelamiento. De igual manera, Schwarz y Redmann (1988) estudian la distribución del género *Muhlenbergia* y proponen estudios

que permitan un mejor entendimiento de los mecanismos de resistencia de algunas especies de gramíneas que se distribuyen en ambientes de bajas temperaturas.

La falta de información que hay respecto al comportamiento de las gramíneas en la alta montaña tropical nos lleva a considerarlas como objeto de estudio y a preguntarnos cuáles son los mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes que se presentan en el páramo, así como también si estos cambian en función de la altitud.

HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Con base en lo expuesto anteriormente, se plantean las siguientes hipótesis:

1. Cuando se asciende en el gradiente altitudinal, las temperaturas ambientales se hacen menores y cada vez más extremas para las plantas. Desde este punto de vista hay una tendencia a nivel interespecífico al predominio de mecanismos tolerantes hacia las partes altas del gradiente y evasores hacia las partes más bajas.
2. Si se consideran los mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes desde el punto de vista específico, una especie presenta siempre el mismo mecanismo, de manera independiente a la altitud.

Para poner a prueba estas hipótesis nos hemos planteado como objetivos, los siguientes:

1. Determinar los mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes que presentan algunas especies de gramíneas a lo largo de un gradiente altitudinal.
 - 1.1. Determinar el tipo de mecanismo de resistencia al congelamiento.
 - 1.2. Comparar el mecanismo de resistencia entre y dentro de las diferentes especies a lo largo del gradiente a través de la capacidad de sobreenfriamiento y la temperatura de daño a lo largo del gradiente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para realizar el estudio de los mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes se seleccionaron doce especies de gramíneas en función de su distribución altitudinal (Tabla IV-1). Se escogieron algunas localizadas a lo largo de casi todo el gradiente, así como también otras que estuvieron restringidas, ya fuera a las partes más altas o a las más bajas. De esta manera, *Aegopogon cenchroides*, *Agrostis trichoides* y *Nassella linearifolia* fueron especies ampliamente distribuidas. Por otra parte, *Agrostis breviculmis*

fue una especie restringida al extremo más alto. *Danthonia secundiflora*, *Muhlenbergia ligularis*, *M. venezuelae*, *Paspalum pilgerianum* y *P. pygmaeum*, pertenecen a especies localizadas hacia la zona intermedia y finalmente *Panicum trichoides*, *Polypogon elongatus* y *P. monspeliensis*, se localizan en el extremo inferior del gradiente.

Tabla IV-1 Lista de especies seleccionadas para el estudio de los mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes, con el intervalo altitudinal y la ruta metabólica correspondiente. En negritas se muestra la información generada en este trabajo y entre paréntesis la proporcionada por Luteyn (1999). Los ciclos de vida son tomados de Davidse *et al.* (1994). Las celdas vacías corresponden a información no disponible.

Especie	Intervalo altitudinal	Ciclo de vida	Ruta metabólica
<i>Agrostis breviculmis</i> Hitchc	3910-4180 (3300-4650)	-	C ₃
<i>Agrostis trichoides</i> (Kunth) Roem. & Schult.	2905-4150 (3100-4000)	-	
<i>Danthonia secundiflora</i> J. Presl.	2690-3150	Perenne	
<i>Nassella linearifolia</i> (Fourn.) R. Pohl	2690-3850	Perenne	
<i>Panicum trichoides</i> Swartz	2615	Anual	
<i>Polypogon elongatus</i> Kunth	2470	Perenne	
<i>Polypogon monspeliensis</i> (L.) Desf	2470	Anual	
<i>Aegopogon cenchroides</i> Humb. & Bopl. ex Willd	2515-3550 (2500-4200)	Perenne	C ₄
<i>Muhlenbergia ligularis</i> (Hackel) Hitchcock	3100-3675 (3350-4200)	-	
<i>Muhlenbergia venezuelae</i> Luces	3200-3500 (3000-3600)	-	
<i>Paspalum pilgerianum</i> Chase	2470-3550	-	
<i>Paspalum pygmaeum</i> Hackel	3400	-	

Capacidad de sobreenfriamiento

Las especies se colectaron en Agosto del 2001, durante la época de lluvias. Luego se llevaron al laboratorio y se comenzaron a realizar las determinaciones del punto de congelamiento el mismo día. Sin embargo, en algunos casos fue necesario mantener las plantas en el laboratorio por dos o tres días, para lo cual se colocaron en bolsas de vivero pequeñas (½ Kg) donde se les suministró agua y se mantenían durante toda la noche en una nevera a 12 °C y durante el día se exponían al sol.

Se utilizaron varios trozos de hojas frescas que se colocaban en tubos de ensayo de manera de evitar pérdidas de agua del tejido durante el experimento. Se insertaron termopares tipo T (cobre-constantan) entre las muestras de tejido vegetal, de manera de tener mediciones continuas de los cambios de temperatura. Los tubos de ensayo con las muestras se introdujeron en un baño refrigerante (NESLAB RTE-IV), cuya temperatura se fue disminuyendo desde 5 °C hasta -18 °C, a una tasa aproximada de 1 °C/6 min. Para esto se consideraron cinco (5) réplicas, provenientes de plantas diferentes. Como en algunas especies no es sencillo distinguir un individuo de un clon, tomamos plantas espacialmente separadas, las cuales consideramos réplicas para una misma altitud. Mientras se hacía la variación térmica, se registraba la temperatura de las hojas seleccionadas, utilizando un registrador de cinta (Cole Parmer Instrument Company, modelo 8373-30). Inicialmente esta cae de manera paralela a la temperatura del aire que las rodea, lo cual es seguido por un rápido aumento de la temperatura (exoterma), que indica la liberación de calor que produjo el comienzo de la cristalización extracelular. Esta exoterma marca el comienzo de los procesos de congelamiento y por lo tanto la capacidad de sobreenfriamiento (Larcher 1995).

Daño del tejido foliar por efecto de las temperaturas congelantes

Para la determinación de la temperatura a la cual ocurre el daño en el tejido foliar como consecuencia de las temperaturas congelantes se trasladaron las plantas desde el campo hasta el laboratorio. Una vez allí, se procesaban las muestras lo más rápido posible, pero en ocasiones fue necesario que las plantas permanecieran en el laboratorio por un lapso de tres o cuatro días. En este lapso de tiempo las plantas se mantuvieron bajo las mismas condiciones indicadas en la determinación de la capacidad de sobreenfriamiento.

Para conocer la temperatura de daño foliar se colocaron varias hojas de la planta dentro de un tubo de ensayo, que posteriormente fue introducido en el baño refrigerante, donde se variaba la temperatura desde 5 °C hasta -18 °C. Las muestras permanecieron por un período de 5 minutos en cada uno de los tratamientos de temperatura (5, 0, -5, -10, -15 y -18 °C), después de lo cual se extraían tres réplicas para cada una. Luego, se esperaba a que el daño foliar se manifestara, manteniendo las muestras a 12 °C por 12 horas, aproximadamente.

Posteriormente, se siguió la metodología del TTC refinada sugerida por Steponkus y Lanphear (1967), la cual consistió añadir una solución de Cloruro de Trifenil Tetrazolio

(TTC) en un buffer de $\text{Na}_2\text{HPO}_4 - \text{KH}_2\text{PO}_4$ a 40 mg de las hojas ya tratadas térmicamente. Para asegurar una mejor infiltración de la solución en el tejido, las muestras se colocaron en una cámara de vacío por unos 30 min. Luego se hizo una extracción del TTC con etanol, solución a la cual se le realizaron lecturas de absorbancia a 530 nm (Spectronic 20, Bausch and Lomb). El daño por congelamiento se define entonces como la temperatura a la cual ocurre una reducción del 50% de la absorbancia tomando como referencia la muestra no congelada mantenida a 5 °C.

Después de determinar las temperaturas de sobreenfriamiento y de daño en el tejido foliar se establecieron relaciones que permitieron conocer cuál es la estrategia que usa la planta para resistir al congelamiento (Squeo *et al.* 1991, 1996): si ambas temperaturas están cercanas, la planta es evasora del congelamiento a través de la capacidad de sobreenfriamiento. En cambio, si hay grandes diferencias entre ambas temperaturas, siendo la de daño mucho más negativa que la de sobreenfriamiento, la planta es tolerante al congelamiento extracelular. Tal diferencia de temperaturas le permite a la planta un intervalo de resistencia al congelamiento, aún cuando las temperaturas ambientales sean bastante negativas.

Para el análisis estadístico de los datos se utilizaron pruebas *t* y ANOVA, según fuera el caso.

RESULTADOS

La mayoría de las especies estudiadas posee una baja capacidad de sobreenfriamiento (Tabla IV-2). La especie *Aegopogon cenchroides* (Fig. IV-1) presenta su punto de congelamiento en $-5,2$ °C a 2500 msnm, $-5,8$ °C a 3100 m y $-4,1$ °C a 3600 m, valores que no presentaron diferencias estadísticamente significativas (ver resultados estadísticos en el *Apéndice*), por lo que se sugiere que la especie responde igual, independientemente de la altitud. Por otra parte, la temperatura a la cual ocurre el daño foliar es de $-16,7$ °C a 3100 m y de $-11,3$ °C a 3600 m. No fue posible probar la existencia de diferencias significativas por carencia de datos, pero pareciera que un valor difiere del otro, lo cual, más que una estrategia, puede ser producto de variabilidad en la metodología, ya que en el primer caso sólo fue posible analizar una curva de datos, mientras que en el segundo caso se analizaron tres curvas, sin embargo, es claro que el mecanismo en las dos altitudes es la tolerancia al congelamiento extracelular.

Tabla IV-2 Lista de especies estudiadas con la temperatura a la que ocurrió la exoterma, que refleja el punto de congelamiento y la temperatura a la que se registró el daño del tejido foliar, expresados en función de la altitud. Se muestran la desviación estándar (DE) para las exotermas y el n para cada caso, así como también el tipo de mecanismo de resistencia observado. Las celdas vacías corresponden a datos no disponibles.

Especie	Altitud (msnm)	Exoterma (°C)	DE	n	Temp, Daño (°C)	n	Mecanismo
<i>Aegopogon cenchroides</i>	2500	-5,2	0,8	5	-	-	Tolerancia
	3100	-5,8	1,6	7	-16,7	1	
	3600	-4,1	0,5	5	-11,3	3	
<i>Agrostis breviculmis</i>	4000	-6,2	2,8	14	-	-	Tolerancia
<i>Agrostis trichoides</i>	3100	-2,9	0,2	5	-	-	Tolerancia
	3700	-4,3	2,3	6	-14,6	1	
	4000	-3,3	0,5	6	-	-	
<i>Danthonia secundiflora</i>	3200	-4,5	0,4	6	-10,9	2	Tolerancia
<i>Mühlenbergia ligularis</i>	3100	-4,9	0,7	5	-15,0	3	Tolerancia
	3800	-5,5	2,3	11	-16,7	3	
<i>Muhlenbergia venezuelana</i>	3600	-	-	-	-12,8	2	Tolerancia
<i>Nassella linearifolia</i>	3250	-4,8	0,3	5	-	-	Tolerancia
	3600	-5,0	0,7	2	-	-	
<i>Panicum trichoides</i>	2500	-4,5	1,0	3	-13,2	2	Tolerancia
<i>Paspalum pilgerianum</i>	3250	-4,8	1,2	8	-9,6	2	Tolerancia
	3700	-5,9	2,6	5	-18,0	1	
<i>Paspalum pygmaeum</i>	3400	-3,0	1,3	7	Entre -5 y -10	-	Tolerancia
	2^{da} exoterma	-8,5	1,3	7	-	-	
<i>Polypogon elongatus</i>	2500	-4,7	0,8	6	-7,1	1	?
<i>Polypogon monspeliensis</i>	2500	-4,8	1,8	6	Entre -5 y -10	-	?



Fig. IV-1 *Aegopogon cenchroides* Humb. & Bompl. Ex Willd (Foto: E. Márquez).

Agrostis breviculmis (Fig. IV-2) sólo pudo ser analizada a los 4000 msnm, ya que es una especie restringida a esta altitud. Presenta el punto de congelamiento a $-6,2\text{ }^{\circ}\text{C}$. No fue posible determinar la temperatura de daño, sin embargo, probablemente también sea tolerante, ya que se encuentra en el extremo superior del gradiente, donde en promedio, las temperaturas mínimas anuales son inferiores a los $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ (específicamente $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$ a 4118 msnm, en Pico El Águila [Monasterio y Reyes 1980]). Se trata de una especie pequeña, de unos 5 cm de altura, que crece sobre rocas y áreas de soliflucción (Vareschi 1970), en lugares abiertos, expuestos. Se sitúa muy cerca del suelo, donde las condiciones de estrés térmico a las cuales está sometida son muy críticas.



Fig. IV-2 *Agrostis breviculmis* Hitchc a 4000 msnm (Foto: P. Alvizu).

Agrostis trichoides fue analizada a 3100, 3700 y 4000 msnm, mostrando puntos de congelamiento a temperaturas de $-2,9\text{ }^{\circ}\text{C}$, $-4,3\text{ }^{\circ}\text{C}$ y $-3,3\text{ }^{\circ}\text{C}$, respectivamente (estos valores no presentan diferencias significativas). Por otra parte, la temperatura de daño ocurre a $-14,6\text{ }^{\circ}\text{C}$ a los 3700 msnm, resultando ser una especie tolerante. Según Vareschi (1970) la especie crece sobre rocas y tierra desnuda. Sin embargo, fue posible encontrarla sobre una gran cantidad de sustratos.

En el caso de *Danthonia secundiflora*, el sobreenfriamiento se expresa a $-4,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ y el daño a $-10,9\text{ }^{\circ}\text{C}$, lo cual fue analizado en 3200 msnm. Desde el punto de vista morfológico, esta especie difiere de las ya mencionadas, ya que es una planta de mayor altura (30 cm aproximadamente) y capaz de formar macollas. Sin embargo, a pesar de tales diferencias morfológicas, también es una especie tolerante.

Muhlenbergia ligularis (Fig. IV-3) corresponde a una planta formadora de césped, de escasos centímetros de altura (aproximadamente 5 cm), que presenta puntos de congelamiento a $-4,9$ y $-5,5$ °C en 3100 y 3800 msnm, respectivamente, valores entre los que no hay diferencias estadísticamente significativas. Por otra parte, la temperatura de daño ocurre en $-15,0$ y $-16,7$ °C a 3100 y 3800 msnm, respectivamente. En este caso, sí hay diferencias significativas, obteniéndose el menor valor a mayor altitud, lo cual podría interpretarse como una respuesta adaptativa de las plantas a la altitud y en consecuencia, a las condiciones térmicas del páramo. Se observa que las plantas que se encuentran a mayor altitud tienen un margen de 11 °C por debajo de la temperatura de sobreenfriamiento, que le ofrece la propiedad de resistir el congelamiento extracelular dentro de un intervalo térmico un grado mayor que las plantas que se encuentran a 3100 m, cuyo margen de resistencia es de 10 °C. Tales intervalos marcan aspectos ecológicos importantes en la resistencia de la especie a las diferentes altitudes, lo cual se manifiesta a través de la tolerancia al congelamiento.



Fig. IV-3 *Muhlenbergia ligularis* (Hackel) Hitchcock (Foto: P. Alvizu).

Muhlenbergia venezuelana, por su parte, es una especie en macolla que llega a medir entre 30 y 40 cm de altura y crece en los lugares de mayor pendiente a lo largo del gradiente, que además son aparentemente los mejor drenados. Se trata de la única especie en la que no fue posible registrar la exoterma que indica el comienzo del congelamiento, lo cual pudo haber sido causado por diferentes motivos: el primero, por una baja sensibilidad de los termopares utilizados y el otro, probablemente esté relacionado con la cantidad de agua extracelular en el tejido foliar de esta especie, ya que fue la que presentó las hojas más coriáceas. La temperatura de daño foliar se presenta a $-12,8$ °C y aún cuando no se obtuvo el punto de congelamiento, se sugiere que también es tolerante, dada la baja temperatura de daño registrada.

La especie *Nassella linearifolia* alcanza 30 cm de altura aproximadamente y es una planta formadora de macollas, que se encontró ocupando lugares secos. Cuando crece a 3250 msnm exhibe el punto de congelamiento a $-4,8$ °C, mientras que cuando lo hace a 3600 msnm, ocurre a $-5,0$ °C. En función de estos valores, la capacidad de sobreenfriamiento parece presentarse de manera independiente a la altitud, ya que no hay diferencias significativas entre estos valores. En este caso no fue posible hacer la determinación de la temperatura a la cual ocurre el daño foliar, por una escasa respuesta de los tejidos. Sin embargo, es posible que se trate de una especie tolerante. Aún cuando forma macollas, condición que le permite características microclimáticas favorables (Tieszen *et al.* 1979, Beck 1994, Ramsay y Oxley 2001), crece en lugares secos, donde es más probable que ocurra el congelamiento a nivel del suelo.

Otra de las especies consideradas fue *Panicum trichoides*, la cual se encontró únicamente a 2500 msnm. Es una planta pequeña que se aleja del suelo por unos escasos 3 ó 5 cm, con hojas anchas y pubescentes, formadora de macollas. Crece en lugares secos y pendientes. En este caso, el sobreenfriamiento y la temperatura de daño foliar se presentaron en $-4,5$ °C y $-13,2$ °C, respectivamente, tratándose también de una especie tolerante.

Paspalum pilgerianum corresponde a una especie pequeña, que alcanza 15 cm de altura, no es formadora de macollas, pero es rizomatosa, por lo que se puede decir que es perenne. Presenta el punto de congelamiento a $-4,8$ y $-5,9$ °C, en 3250 y 3700 msnm, respectivamente, no habiendo diferencias significativas. Sin embargo, pareciera que, al igual que *A. trichoides*, a mayor altitud, el sobreenfriamiento es menor. Con respecto a las temperaturas de daño foliar no se pudieron realizar pruebas estadísticas por la falta de réplicas a 3700 msnm, sin embargo, obtuvimos que a 3250 m el daño ocurre en $-9,6$ °C y a 3700 m en $-18,0$ °C. Esta última temperatura corresponde a la más negativa de todas las especies estudiadas. La especie es capaz de soportar el congelamiento extracelular casi 5 °C por debajo de la temperatura de sobreenfriamiento en 3250 msnm, mientras que en 3700 m, puede soportar hasta 12 °C. Esta respuesta representa una clara adaptación a las condiciones térmicas del gradiente, las cuales, como ya se ha mencionado con anterioridad, son mucho más extremas hacia las partes más altas.

Por otro lado, la especie *Paspalum pygmaeum*, es una planta que alcanza 2 ó 3 cm de altura, crece solitaria y es anual. El punto de congelamiento ocurre en $-3,0$ °C y tiene la

particularidad de ser la única especie que mostró una segunda exoterma, la cual se registró en $-8,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (existen diferencias significativas entre ambos valores).

Las últimas especies consideradas en este estudio fueron las pertenecientes al género *Polypogon*: *P. elongatus*, que al igual que *P. monspeliensis* crece en lugares anegados. La primera, presenta la exoterma en $-4,7\text{ }^{\circ}\text{C}$, mientras que el daño ocurre a $-7,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ (no se pudieron probar diferencias significativas entre estos valores por la falta de réplicas para la temperatura de daño). Probablemente se trate de dos especies que no presentan mecanismo de resistencia a las temperaturas congelantes. Sin embargo, la manera de verificar este aspecto, es determinando la temperatura de daño foliar.

Tomando en cuenta todas las especies, se intentó relacionar tanto los puntos de congelamiento, como las temperaturas de daño en función de la altitud. En el primer caso (Fig. IV-4) no se observa una tendencia clara, además que la regresión no es significativa, lo cual puede ser una consecuencia de la variabilidad de la temperatura de sobreenfriamiento que puede generar la condición hídrica de la planta. A pesar de esto, se puede decir que los puntos de congelamiento ocupan un intervalo de temperaturas entre -3 y $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$. Resalta también, que a 2500 msnm, la variabilidad entre los valores de punto de congelamiento es notoriamente menor que en el resto de las altitudes.

En el segundo caso en cambio, se obtiene una regresión significativa que sugiere que a medida que aumenta la altitud, la temperatura de daño en el tejido foliar se hace menor (Fig. IV-5). En este sentido, el valor más negativo de $-18,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ se obtiene a 3700 msnm, mientras que el menos negativo de $-7,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ se obtiene a los 2500 msnm.

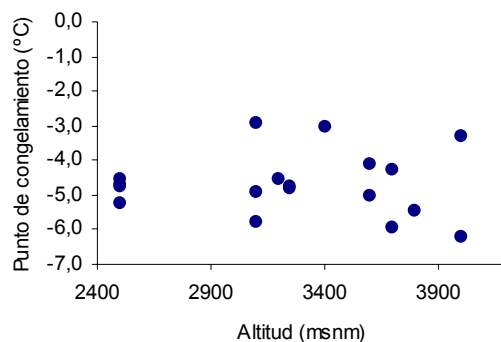


Fig. IV-4 Relación entre los puntos de congelamiento promedio de las diferentes especies con respecto a la altitud. Sólo se han considerado los valores de las primeras exotermas de todas las especies.

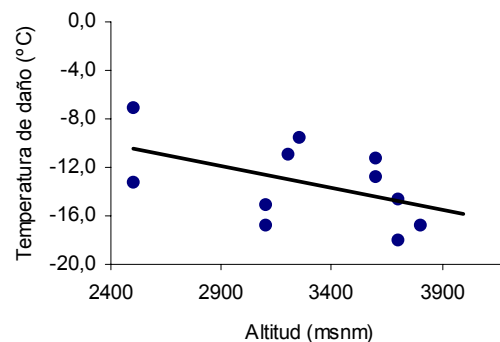


Fig. IV-5 Relación entre las temperaturas de daño foliar promedio de las diferentes especies con respecto a la altitud. $R^2=0,26$ ($p<0,05$).

DISCUSIÓN

Las gramíneas en el páramo generalmente son plantas pequeñas, que crecen donde las condiciones del gradiente térmico dentro del perfil aire-suelo son menos favorables a consecuencia de la pérdida nocturna de calor (Monasterio 1979, Azócar y Monasterio 1980, Azócar *et al.* 1988, Earnshaw *et al.* 1990, Squeo *et al.* 1991). La baja capacidad de sobreenfriamiento que se manifiesta en todas las especies analizadas no es lo suficientemente efectivo como para permitir la resistencia a las bajas temperaturas. Esto también fue señalado anteriormente para *Draba chionophila* (Azócar *et al.* 1988) y algunas especies de los Andes chilenos (Squeo *et al.* 1996). La estrategia que se presenta en la mayoría de las gramíneas estudiadas es la tolerancia al congelamiento extracelular, lo cual asegura la sobrevivencia de los tejidos foliares aún en condiciones de temperaturas ambientales congelantes.

La fenología de las especies también puede jugar un papel importante en la evasión del congelamiento a través de algún tipo de sincronización entre el ciclo reproductivo y la época favorable del año. De esta manera, la planta podría morir en la época desfavorable (si se trata de una especie anual, como por ejemplo *Panicum trichoides* y *Polypogon monspeliensis*), que coincide con la época seca, o podría morir el tejido foliar manteniendo los rizomas vivos (en caso de una perenne, como pudiera ser el caso de *Aegopogon cenchroides*, *Danthonia secundiflora*, *Nassella linearifolia* y *Polypogon elongatus*). Pareciera entonces, que la resistencia a las condiciones ambientales del páramo es el resultado de una combinación de estrategias del tipo estructural (arquitectura y morfología de la planta, estructura poblacional y comunitaria, anatomía foliar, posición de las hojas) y funcional (capacidad de sobreenfriamiento, bajas temperaturas de daño foliar, fenología, entre otras).

En las rosetas gigantes andinas, afroalpinas y hawaianas existen mecanismos que permiten la protección térmica de las estructuras de crecimiento (Beck *et al.* 1982, Beck *et al.* 1984, Goldstein *et al.* 1985, Rada *et al.* 1987). En el caso particular de las rosetas andinas la resistencia al congelamiento se expresa a través de la evasión (Goldstein *et al.* 1985, Rada *et al.* 1987), pero en las gramíneas, que no hay estructuras morfológicas externas que les permitan dicho aislamiento la tolerancia al congelamiento extracelular, con la excepción de *P. monspeliensis* y *P. elongatus*, se presenta como la forma más común de superar el filtro térmico impuesto por la alta montaña tropical. La probable

ausencia de mecanismos de resistencia en estas dos especies no les permite la invasión de mayores altitudes.

La expresión de la tolerancia como mecanismo sugiere que las temperaturas ambientales que rodean a muchas de las especies no sólo descienden bajo 0 °C eventualmente durante el año, sino que además permanecen bajo tal condición durante varias horas (Rada *et al.* 1985b, Sakai y Larcher 1987). Por otra parte, las temperaturas de daño foliar registradas se encuentran, en su mayoría, por debajo de los -10 °C, muy similar a lo obtenido por Squeo *et al.* (1996). Sin embargo, es importante considerar las temperaturas mínimas absolutas. En este particular Azócar y Monasterio (1980) registraron en Mucubají, temperaturas inferiores a los -10 °C, lo cual quiere decir que a mayor altitud dichas temperaturas deben ser aún menores.

Con base en esta información, se puede decir que a través de las bajas temperaturas de daño registradas, diferentes especies de gramíneas logran superar el filtro térmico característico del ecosistema páramo. Estos resultados son comparables a los del trabajo de Squeo *et al.* (1991), quienes encuentran que las plantas que crecen cerca del suelo, específicamente menores a 20 cm de altura (Squeo *et al.* 1996) suelen presentar mecanismos tolerantes al congelamiento extracelular, a través del cual evitan el daño de tejidos expuestos a muy bajas temperaturas ambientales, aún cuando puntualizan que la forma de vida es más importante que el tamaño de la planta.

Por otra parte, no es común que en la alta montaña tropical muchas especies exhiban una segunda exoterma, sin embargo, Squeo *et al.* (1991) encuentran algunas que lo hacen (Tabla IV-3). Se esperaría que la segunda exoterma coincidiera con el punto en el que ocurre el congelamiento intracelular y por lo tanto, en el que ocurre el daño del tejido. Sin embargo, no fue posible determinar la temperatura de daño foliar, aún cuando se pudo apreciar que la misma se encuentra entre -5 y -10 °C, por lo que probablemente entonces, también se trate de una especie tolerante al congelamiento extracelular.

Por otra parte, al analizar las dos especies del género *Polypogon*, ambas con baja capacidad de sobreenfriamiento y sin la propiedad de tolerar el congelamiento extracelular, se entiende que el hábitat que ocupan es menos restrictivo desde el punto de vista térmico e hídrico. Se infiere que no poseen ningún tipo de mecanismo de resistencia, lo cual también fue observado por Squeo *et al.* (1996) en la especie *Cristaria andicola*. Esta hierba anual presentaba el punto de congelamiento en -4,7 °C y la temperatura de

daño a $-5,5$ °C, lo cual indica que la especie no es capaz de resistir temperaturas congelantes inferiores a los -5 °C.

Tabla IV-3 Especies de los páramos andinos que presentan dos exotermas a nivel foliar. (^aSqueo *et al.* 1991; ^bInformación generada en este trabajo).

Especie	Punto de congelamiento (°C)	
	Primera exoterma	Segunda exoterma
<i>Arenaria jahnii</i> ^a	-3,2	-7,3
<i>Azorella julianii</i> ^a	-3,7	-8,5
<i>Castilleja fissifolia</i> ^a	-4,1	-9,3
<i>Geranium multiceps</i> ^a	-3,5	-6,1
<i>Lucilia venezualensis</i> ^a	-4,4	-11,4
<i>Paspalum pygmaeum</i> ^b	-3,0	-8,5
<i>Senecio formosus</i> ^a	-3,5	-9,9

Para que una especie sea tolerante al congelamiento, debe ser capaz también de resistir cierto grado de estrés hídrico (Levitt 1972, Beck *et al.* 1984, Goldstein *et al.* 1985, Rada *et al.* 1987), lo cual no parece ser el caso de *Polypogon* (en el laboratorio se observó que un día sin riego causaba la muerte de las plantas). En cambio, *P. trichoides* que crece a la misma altitud, pero en lugares bien drenados, muestra resistencia a través de la tolerancia, lo cual supone una alta capacidad de resistir el estrés hídrico. Estos resultados sugieren que la respuesta de las especies depende, en parte, de las condiciones microclimáticas del lugar en el que crecen, lo cual también fue observado por Azócar *et al.* (1988). En el páramo se encuentran diferentes elementos moduladores de tales condiciones, como lo son la presencia de agua, piedras, plantas de gran porte como algunas especies de *Espeletia*, entre otros.

Goldstein *et al.* (1985) y Rada *et al.* (1987) muestran una estrecha relación entre la condición hídrica de la planta y la capacidad de sobreenfriamiento, obteniéndose para diferentes especies de *Espeletia* mayor capacidad de sobreenfriamiento a menores potenciales hídricos. De igual manera, la forma en que Rada *et al.* (1987) relacionan la capacidad de sobreenfriamiento con la altitud es manteniendo el potencial hídrico de la especie constante, de manera de asegurar la misma condición hídrica en todas las plantas seleccionadas. En el presente estudio no se consideró de manera estricta este aspecto, lo cual originó una alta variabilidad en los puntos de congelamiento, lo cual no permite la determinación ni de una tendencia clara en el comportamiento del sobreenfriamiento a lo largo del gradiente, así como tampoco de una tasa fija de incremento de tal propiedad en función de la altitud. En *Espeletia schultzii*, por ejemplo, la

tasa de incremento en la temperatura de sobreenfriamiento es de 0,5 °C, por cada 100 m de elevación (Rada *et al.*, 1987). Sin embargo, hay que considerar que si todas las plantas son tolerantes, no se deben observar variaciones de la temperatura de congelamiento en función de la altitud, ya que el sobreenfriamiento por sí solo, no está constituyendo un mecanismo de resistencia.

Un aspecto que no se puede dejar de lado para entender mejor los mecanismos de resistencia que se manifiestan en las gramíneas de páramo es el origen fitogeográfico de las diferentes especies. Sin embargo, el interés de los investigadores ha estado centrado, principalmente, en las Compositae, dejando de lado grupos como las Poaceae. Dentro de esta familia los géneros de mayor interés son *Agrostis*, *Calamagrostis* y *Festuca* (Van der Hammen y Cleef 1986). El género *Aciachne* es considerado el único endémico de los Andes (Burkart 1975, Van der Hammen y Cleef 1986). Hay, en cambio, géneros que son elementos neotropicales, entre los que se considera *Axonopus* y elementos tropicales, como lo son *Paspalum* y *Sporobolus*. Estos tres géneros tienen la particularidad de encontrarse en la alta montaña tropical y en áreas de sabana (Van der Hammen y Cleef, 1986). Esto hace suponer que se trata de especies con una amplia plasticidad genética, que les permite la adaptación a ambientes contrastantes.

Por otra parte, los géneros *Agrostis*, *Brachypodium*, *Bromus*, *Calamagrostis*, *Danthonia*, *Festuca*, *Poa* y *Trisetum* son considerados como elementos templados (“wide temperate elements”) (Hedberg 1986, Van der Hammen y Cleef 1986, Hooghiemstra y Cleef 1995). En este caso, se podría pensar que las adaptaciones a las condiciones del páramo fueron una consecuencia de las adaptaciones a las condiciones templadas que presentaban estas especies. Lo mismo pudo haber ocurrido con géneros como *Cortaderia* y *Muhlenbergia* que son de origen austral-antártico y holártico, respectivamente (Hooghiemstra y Cleef 1995).

Las especies *Aciachne pulvinata* y *Agrostis breviculmis* representan dos casos particulares, ya que están estrechamente relacionadas con elementos australes-antárticos (Van der Hammen y Cleef 1986), lo cual puede explicar la invasión de los extremos altitudinales superiores.

En función de las hipótesis planteadas inicialmente, se esperaba a nivel interespecífico, predominio de mecanismos tolerantes en las partes altas del gradiente y evasión en las bajas. Sin embargo, se obtuvo que a lo largo de todo el gradiente, el mecanismo predominante es la tolerancia. Por otra parte, para una misma especie el mecanismo de

resistencia empleado es siempre el mismo, lo cual es invariante frente a la altitud en la que se encuentre. Esto demuestra una probable determinación genética en la forma de resistir las bajas temperaturas, lo cual también fue sugerido por Squeo *et al.* (1996).

Con la intención de mejorar los resultados en estudios de este tipo, se sugiere explorar técnicas alternativas para la determinación de la temperatura de daño que permitan mayor objetividad y precisión en los resultados. De igual manera, es necesario afinar la técnica que permite la determinación del punto de congelamiento, para lo cual se vienen adelantando algunas pruebas.

BIBLIOGRAFÍA

- Azócar, A. y M. Monasterio. 1980. Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el Páramo de Mucubají. *En: Monasterio, M. (ed.). Estudios ecológicos de los páramos andinos*. Pp. 255-262. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Azócar, A., F. Rada y G. Goldstein. 1988. Freezing tolerance in *Draba chionophila*, a “miniature” caulescent rosette species. *Oecologia*, **75**: 156-160.
- Beck, E. 1994. Cold tolerance in tropical alpine plants. *En: Rundel, P., A. Smith y F. Meinzer (eds.). Tropical alpine environments: plant form and function*. Pp. 77-110. Cambridge University Press, Great Britain.
- Beck, E., E. Schulze, M. Senser y R. Scheibe. 1984. Equilibrium freezing of leaf water and extracellular ice formation in Afroalpine “giant rosette” plants. *Planta*, **162**: 276-282.
- Beck, E., M. Senser, R. Scheibe, H. Steiger y P. Pongratz. 1982. Frost avoidance and freezing tolerance in Afroalpine “giant rosette” plants. *Plant, Cell and Environment*, **5**: 215-222.
- Burkart, A. 1975. Evolution of grasses and grasslands in South America. *Taxon*, **24**(1): 53-66.
- Davidse, G., M. Sousa y A. Chater (Eds.). 1994. *Flora Mesoamericana*. Vol. 6. Universidad Autónoma de México. México.
- Earnshaw, M., K. Carver, T. Gunn, K. Kerenga, V. Harvey, H. Griffiths y M. Broomeadow. 1990. Photosynthetic pathway, chilling tolerance and cell sap osmotic potential values of grasses along an altitudinal gradient in Papua New Guinea. *Oecologia*, **84**: 280-288.

- Goldstein, G y F. Meinzer. 1983. Influence of insulating dead leaves and low temperatures on water balance in an andean giant rosette plant. *Plant, Cell and Environment*, **6**: 649-656.
- Goldstein, G., F. Meinzer y M. Monasterio. 1984. The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant, Cell and Environment*, **7**: 179-186.
- Goldstein, G., F. Rada y A. Azócar. 1985. Cold hardiness and supercooling along an latitudinal gradient in andean giant rosette species. *Oecologia*, **68**: 147-152.
- Goldstein, G., F. Rada, M. Canales y O. Zabala. 1989. Leaf gas exchange of two giant caulescent rosette species. *Acta Oecologica*, **10**(4): 359-370.
- Hedberg, O. 1986. Origins of the Afroalpine flora. *En*: Vuilleumier, F. y M. Monasterio (eds.). *High altitude tropical biogeography*. Pp. 443-468. Oxford University Press, Oxford.
- Hooghiemstra, H. y A. Cleef. 1995. Pleistocene climatic change and environmental and generic dynamics in the North Andean montane forest and páramo. *En*: Churchill, S., H. Balslev, E. Forero y J. Luteyn (eds.). *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forest*. Pp. 35-49. The New York Botanical Garden.
- Körner, C. 1999. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer. Germany.
- Larcher, W. 1995. *Physiological plant ecology*. Third edition. Springer. Germany. 504 pp.
- Levitt, J. 1972. *Responses of plants to environmental stresses*. Pp. 75-109. Academic Press. London.
- Luteyn, J. L. 1999. *Páramos: A checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*. Memoirs of the New York Botanical Garden. Vol. 84.
- Meinzer, F. y G. Goldstein. 1985. Some consequences of leaf pubescence in the andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Ecology*, **66**(2): 512-520.
- Meinzer, F., G. Goldstein y F. Rada. 1994. Páramo microclimate and leaf thermal balance of Andean giant rosette plants. *En*: Rundel, P., A. Smith y F. Meinzer (eds.). *Tropical alpine environments: plant form and function*. Pp. 45-59. Cambridge University Press, Great Britain.

- Melcher, P., G. Goldstein, F. Meinzer, B. Minyard, T. Giambelluca y L. Lope. 1994. Determinants of thermal balance in the Hawaiian giant rosette plant, *Argyroxiphium sandwicense*. *Oecologia*, **98**: 412-418.
- Monasterio, M. 1979. El páramo desértico en el altiandino de Venezuela. *En*: Salgado-Labouriau, M. (ed.). *El medio ambiente páramo*. Pp. 117-146. UNESCO-IVIC, Caracas.
- Monasterio, M. y S. Reyes. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación de los páramos de los Andes venezolanos. *En*: Monasterio, M. (ed.). *Estudios ecológicos de los páramos andinos*. Pp. 47-91. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Rada, F. 1983. *Mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en Espeletia spicata y Polylepis sericea*. Postgrado de Ecología Tropical. Tesis de Maestría. Universidad de Los Andes. Mérida.
- Rada, F., A. Azócar, B. Briceño, J. González y C. García. 1996. Carbon and water balance in *Polylepis sericea*, a tropical treeline species. *Trees*, **10**: 218-222.
- Rada, F., G. Goldstein, A. Azócar y F. Meinzer. 1985a. Daily and seasonal osmotic changes in a tropical treeline species. *Journal of Experimental Botany*, **36**(167): 989-1000.
- Rada, F., G. Goldstein, A. Azócar y F. Meinzer. 1985b. Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. *Plant, Cell and Environment*, **8**: 501-507.
- Rada, F., G. Goldstein, A. Azócar y F. Torres. 1987. Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzii*, a caulescent giant rosette species. *Journal of Experimental Botany*, **38**(188): 491-497.
- Ramsay, P. y E. Oxley. 2001. An assessment of aboveground net primary productivity in Andean of Central Ecuador. *Mountain Research and Development*, **21**(2): 161-167.
- Sage, R. y T. Sage. 2002. Microsite characteristics of *Muhlenbergia richardsonis* (Trin.) Rydb., an alpine C₄ grass from the White Mountains, California. *Oecologia*, **132**: 501-508.
- Sakai, A. y W. Larcher. 1987. *Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress*. Springer-Verlag, New York.

- Sarmiento, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. *En: Vuilleumier, F. y M. Monasterio (eds.). High altitude tropical biogeography*. Pp. 11-45. Oxford University Press, Oxford.
- Schwarz, A. y R. Redmann. 1988. C₄ grasses from the boreal forest region of northwestern Canada. *Canadian Journal of Botany*, **66**: 2424-2430.
- Squeo, F., F. Rada, A. Azócar y G. Goldstein. 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical andean plants: is it equally represented in species with different plant height? *Oecologia*, **86**: 378-382.
- Squeo, F., F. Rada, C. García, M. Ponce, A. Rojas y A. Azócar. 1996. Cold resistance mechanisms in high desert Andean plants. *Oecologia*, **105**: 552-555.
- Steponkus, P. y F. Lanphear. 1967. Refinement of the triphenyl tetrazolium chloride method of determining cold injury. *Plant Physiology*, **42**: 1423-1426.
- Tieszen, L., M. Senyimba, S. Imbamba y J. Troughton. 1979. The distribution of C₃ and C₄ grasses and carbon isotope discrimination along an altitudinal and moisture gradient in Kenya. *Oecologia*, **37**: 337-350.
- Van der Hammen, T. y A. Cleef. 1986. Development of the high andean páramo flora and vegetation. *En: Vuilleumier, F. y M. Monasterio (eds.). High altitude tropical biogeography*. Pp. 153-201. Oxford University Press, Oxford.
- Vareschi, V. 1970. *Flora de los páramos de Venezuela*. Universidad de Los Andes. Ediciones del Rectorado. Mérida, Venezuela.

APÉNDICE

A continuación se muestran los resultados de las salidas estadísticas para los casos en los que fue posible aplicarla:

Punto de congelamiento

Resultados de pruebas *t* para determinar diferencias entre los puntos de congelamiento a diferentes altitudes y entre exotermas, tal es el caso de *P. Pygmaeum*. Se señala con un asterisco (*) y en negritas los valores que muestran diferencias estadísticas significativas para un valor de $p < 0,05$.

Especie	Altitud (msnm)	Valor de <i>t</i>	df	p
<i>Muhlenbergia ligularis</i>	3100	-0,12129967	14	0,905177491
	3800			
<i>Paspalum pilgerianum</i>	3250	1,09693535	11	0,296102527
	3700			
<i>Nassella linearifolia</i>	3250	0,66666667	4	0,541469738
	3600			
<i>Paspalum pygmaeum</i>	1 ^{era} exot.	8,07179324	12	3,43085E-06*
	2 ^{da} exot.			

Resultados de las ANOVA aplicada en los casos en los que fue posible. Se muestran los niveles de significancia para $p < 0,05$.

Especie	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
<i>Aegopogon cenchroides</i>	2	4,16806746	14	1,316326499	3,16643858	0,07336761
<i>Agrostis trichoides</i>	2	2,66348028	14	2,064880848	1,28989542	0,30608565

Temperatura de daño

Resultados de pruebas *t* para determinar diferencias entre las temperaturas de daño foliar a diferentes altitudes. Se señala con un asterisco (*) y en negritas los valores que muestran diferencias estadísticas significativas para un valor de $p < 0,05$.

Especie	Altitud (msnm)	Valor de <i>t</i>	df	p
<i>Muhlenbergia ligularis</i>	3100	3,12723976	4	0,035279096*
	3800			
<i>Paspalum pilgerianum</i>	3250	-3,43064677	1	0,180565425
	3700			
<i>Aegopogon cenchroides</i>	3100	-1,61284022	2	0,24811182
	3600			

Capítulo V

INTEGRACIÓN Y PERSPECTIVAS EN EL ESTUDIO DE LAS GRAMÍNEAS DE PÁRAMO

El presente capítulo se hace con la intención de integrar toda la información generada en los anteriores, de manera de comenzar a entender los mecanismos adaptativos que permiten el éxito de las gramíneas en el páramo. Cabe mencionar que después de este trabajo surge una gran cantidad de interrogantes que valdría la pena dar respuestas en el futuro. Para el desarrollo de este trabajo comenzamos preguntándonos ¿Cómo determinan los mecanismos adaptativos la distribución de las gramíneas a lo largo de un gradiente altitudinal? ¿Puede explicarse la distribución de las gramíneas en la alta montaña conociendo únicamente sus características metabólicas y/o mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas?

Una de las primeras cosas que debemos decir es que definitivamente las gramíneas son un componente importante en la vegetación de páramo, consideradas como la segunda familia más importante después de las Asteraceae (Briceño 1987, Luteyn *et al.* 1992). Además son muy sensibles a los cambios de temperatura y humedad (Berry y Björkman 1980, Ehleringer y Monson 1993), por lo cual se les debería dar cierta prioridad en los estudios relacionados con el cambio global. De igual manera, las Poaceae constituyen una de las principales fuentes de energía para herbívoros y el hombre, por lo que su importancia va más allá del aspecto ecológico (Briceño 1987).

La distribución de las plantas en la alta montaña está determinada principalmente por las respuestas fisiológicas a las condiciones térmicas del páramo, lo cual les confiere diferencias en sus capacidades competitivas (Fig. V-1). De igual manera, tales aspectos competitivos toman mayor importancia hacia las partes bajas del gradiente. Hacia las partes altas, las respuestas de las plantas son prácticamente a nivel individual, dada la mayor cantidad de suelo desnudo, lo cual se traduce en menor competencia por espacio, luz o nutrientes. En este sentido, Ehleringer y Monson (1993) plantean que las diferencias en las rutas fotosintéticas frecuentemente les permite un desplazamiento de sus actividades en función de un patrón estacional o espacial, lo cual reduce las interacciones competitivas.

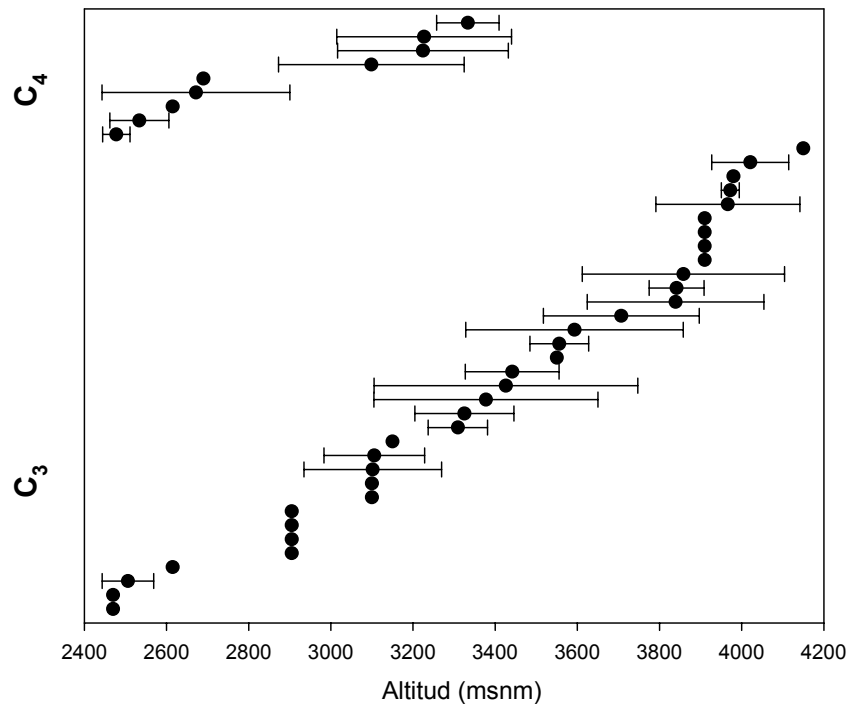


Fig. V-1 Amplitud de plantas C_3 y C_4 en el gradiente estudiado. El punto simboliza el óptimo de ocurrencia de la especie y la línea sólida la desviación estándar calculada a través del método de los promedios ponderados.

Por otra parte, la distribución de las plantas responde menos a las características de los mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes ya que la mayoría de los géneros son de origen templado, donde la tolerancia como mecanismo de resistencia es un evento común. Sin embargo, las rutas metabólicas permiten una mayor aproximación a la distribución de las especies. Se deben considerar además las adaptaciones propias de cada tribu, lo cual implica diferencias en patrones de distribución, historia evolutiva, entre otros.

El comportamiento del género *Muhlenbergia* resulta interesante, dadas sus aparentes adaptaciones a condiciones frías (en la Tabla V-1 se muestran diferentes especies del género encontradas en lugares fríos). Dicho comportamiento va en contra de la hipótesis de Black (1971), Smith y Brown (1973), Ehleringer y Björkman (1977) y Ehleringer (1978), entre otros, que restringe las especies C_4 a climas cálidos. Aparentemente el género ocurre en lugares fríos porque aprovecha condiciones microambientales favorables, en las que se supone las temperaturas mínimas están alrededor de los 7 °C. Sin embargo, sería conveniente explorar aspectos asociados a

los subtipos fotosintéticos de la ruta C₄ que pudieran ayudar a explicar la respuesta de *Muhlenbergia* frente a las bajas temperaturas.

Tabla V-1 Diferentes especies del género *Muhlenbergia* que ocurren en lugares fríos.

Especie	Lugar	Fuente
<i>M. ligularis</i> (Hackel) Hitchcock	Venezuela, páramo (entre 3100 y 3675 msnm)	Este trabajo
<i>M. venezuelae</i> Luces	Venezuela, páramo (entre 3200 y 3500 msnm)	Este trabajo
<i>M. richardsonis</i> (Trin.) Rydb.	Canadá	Schwarz y Redmann, 1987 Sage y Sage, 2002
<i>M. glomerata</i> (Willd.) Trin. var. <i>Cinnoides</i> (Link) Hermann	Canadá	Schwarz y Redmann, 1987
<i>M. mexicana</i> (L.) Trin.	Canadá	Schwarz y Redmann, 1987
<i>M. torreyi</i>	Argentina	Cavagnaro, 1988

En la especie *M. ligularis*, así como también en *Aegopogon cenchroides*, ambas con hojas ligeramente azuladas, la coloración foliar podría jugar un papel fundamental. Friend y Woodward (1990) citan a Fitter y Hay (1987), quienes mencionan que generalmente las plantas alpinas presentan altos contenidos de antocianinas, que pueden incrementar la absorción de radiación solar, con una disminución del riesgo de daño del aparato fotosintético por la radiación UV. Los resultados de Sage y Sage (2002) apoyan estas sugerencias, ya que encuentran que durante el día, la temperatura foliar en *M. richardsonis* puede ser hasta 20 °C superior a la ambiental. Estos autores mencionan la importancia de altas radiaciones para el éxito de especies C₄ en lugares fríos, ya que son capaces de alcanzar altas tasas fotosintéticas instantáneas, optimizando así la asimilación de carbono, independientemente de las bajas temperaturas nocturnas a las que pueda estar sometida la planta. Comportamientos similares ya habían sido observados por Krog (1955) en arbustos enanos (“pussy willow”) de *Salix* creciendo en Alaska. Nosotros suponemos que si tal comportamiento ocurre en las gramíneas del páramo, podría constituir una posible explicación a las bajas temperaturas de daño registradas.

La razón que restringe a las plantas C_4 a los lugares cálidos no ha sido totalmente explicada. Algunos autores como Ehleringer y Björkman (1977) creen que es un problema energético, otros sugieren que podría tratarse de un problema metabólico (Ehleringer 1978, Long 1983, Bowman y Turner 1993). De igual manera, se plantea que las plantas C_4 han comenzado a invadir ambientes fríos y se atribuye entonces, la limitación que hasta ahora habían presentado, a un problema de tiempo evolutivo (Ehleringer 1978, Sage y Sage 2002). Sin embargo, todavía hay varios aspectos por explorar. En este particular Sage y Sage (2002) mencionan que una interrogante no resuelta en plantas C_4 de ambientes fríos es si ellas se adaptan o si responden de igual forma que sus vecinas C_3 ó si simplemente toleran el frío, aún cuando requieren períodos prolongados de altas temperaturas foliares de manera de ser fotosintéticamente competitivas con las plantas C_3 .

En este particular, hemos podido determinar que las especies tienen la capacidad de tolerar el congelamiento, pero se deben considerar otras variables que permitan dar respuesta al problema de las adaptaciones de las Poaceae a las condiciones del páramo. Considerando entonces los resultados obtenidos en nuestro trabajo podemos concluir lo siguiente: Las especies C_4 *Muhlenbergia ligularis* y *Aegopogon cenchrroides* representan casos interesantes para el estudio de respuestas ecofisiológicas en el páramo. Las ventajas de una determinada ruta metabólica está determinada por las características ambientales, lo cual a su vez se refleja en la distribución de las gramíneas en el gradiente.

3. El origen de las diferentes tribus encontradas es en su mayoría templado, lo que permitiría explicar la predominancia de mecanismos de resistencia tolerantes.
4. Los mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes no parecen tener influencia directa sobre los patrones de distribución altitudinal. Las rutas metabólicas ayudan a explicar los patrones de distribución de las gramíneas en el páramo. Las gramíneas de páramo muestran la tolerancia como mecanismo de resistencia a las temperaturas congelantes y lo mantienen a lo largo del gradiente altitudinal. Por último, tomando como base nuestras conclusiones, ¿qué podemos decir de las interrogantes planteadas al comienzo del capítulo?. No es posible hacer inferencias acerca de la distribución altitudinal de las especies de gramíneas conociendo únicamente sus características metabólicas y mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas. En ese caso, hay que tomar en cuenta aspectos relacionados con los

micrositios de las especies, las condiciones de radiación, así como la respuesta de los fotosistemas a tales condiciones, características del proceso de intercambio de gases, presencia de pigmentos, entre otros.

BIBLIOGRAFÍA

- Berry, J. y O. Björkman. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, **31**: 491-543.
- Black, C. 1971. Ecological implications of dividing plants into groups with distinct photosynthetic capacities. En: Black, C. (ed.). *Advances in ecological research*. Vol 7. Pp. 87-109. Academic Press.
- Bowman, W. y L. Turner. 1993. Photosynthetic sensitivity to temperature in populations of two *C₄ Bouteloua* (Poaceae) species native to different altitudes. *American Journal of Botany*, **80**(4): 369-374.
- Briceño, B. 1987. El género *Poa* L. en el Páramo de Mucubají, Mérida-Venezuela. *Revista de Ecología Latinoamericana*, **1**(3-4): 36-51.
- Cavagnaro, J. 1988. Distribution of *C₃* and *C₄* grasses at different altitudes in a temperate arid region of Argentina. *Oecologia*, **76**: 273-277.
- Ehleringer, J. 1978. Implications of quantum yield differences on the distributions of *C₃* and *C₄* grasses. *Oecologia*, **31**: 255-267.
- Ehleringer, J. y O. Björkman. 1977. Quantum yields for CO₂ uptake in *C₃* and *C₄* plants. *Plant Physiology*, **59**: 86-90.
- Ehleringer, J. y R. Monson. 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**: 411-439.
- Friend, A. y F. Woodward. 1990. Evolutionary and ecophysiological responses of mountain plants to the growing season environment. *Advances in Ecological Research*, **20**: 59-124.
- Krog, J. 1955. Notes on temperature measurements indicative of special organization in Arctic and Subarctic plants for utilization of radiated heat from the sun. *Physiologia Plantarum*, **8**: 836-839.

- Long, S. 1983. C₄ photosynthesis at low temperatures. *Plant, Cell and Environment*, **6**: 345-363.
- Luteyn, J., A. Cleef y O. Rangel. 1992. Plant diversity in páramo: towards a checklist of páramo plants and generic flora. *En*: Baslev, H. y J. Luteyn (eds.). *Páramo: an andean ecosystem under human influence*. Pp. 71-84. Academic Press, London.
- Sage, R. y T. Sage. 2002. Microsite characteristics of *Muhlenbergia richardsonis* (Trin.) Rydb., an alpine C₄ grass from the White Mountains, California. *Oecologia*, **132**: 501-508.
- Schwarz, A. y R. Redmann. 1987. C₄ grasses from the boreal forest region of northwestern Canada. *Canadian Journal of Botany*, **66**: 2424-2430.
- Smith, B. y W. Brown. 1973. The Kranz syndrome in the Gramineae as indicated by carbon isotopic ratios. *American Journal of Botany*, **60**(6): 505-513.