

Universidad de Los Andes
Facultad de Ciencias
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (I.C.A.E.)
Postgrado en Ecología Tropical

MODELOS ARQUITECTÓNICOS EN HUMEDALES ANDINOS:

Un abanico de respuestas funcionales

(Andes de Venezuela)

Tesista: Zulimar Hernández
Tutora: Maximina Monasterio

Mérida 2005

Este trabajo de investigación ha sido cofinanciado por el Centro de Estudios de Postgrado (C.E.P.) y por el Consejo de desarrollo científico, humanístico y tecnológico de la Universidad de los Andes (C.D.C.H.T.), código c-1173-02-01-EM, bajo el título: MODELOS ARQUITECTÓNICOS EN HUMEDALES DE PÁRAMO: UN ABANICO DE RESPUESTAS FUNCIONALES (ANDES DE VENEZUELA)

Así mismo, forma parte del proyecto titulado: SOSTENIBILIDAD ECOLÓGICA Y SOCIAL DE LA PRODUCCIÓN AGRÍCOLA EN LA COORDILLERA DE MERIDA: El flujo de los servicios ambientales de los páramos altiandinos para la agricultura papera”, código CVI-PIC-C-02-01, financiado por la Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

Queremos, por tanto, agradecer a la Universidad de Los Andes, impulsora del desarrollo científico y tecnológico en Venezuela, y por ende en Latinoamérica.

Agradecimientos

En primer lugar, quiero expresar un afectuoso saludo a las personas con las que conviví durante mi corta estadía en Latinoamérica:

A la familia Gutiérrez, Mérida, Venezuela, *que con el tiempo se convirtió en "mi" familia;*

A la familia Mesa, Engativá, Colombia, *con los que aprendí la diferencia de emigrar por hambre o emigrar por guerra;*

A la familia Soldado, Riobamba, Ecuador, *que compartieron su único pan y su único pescado con la que, para aquel entonces, era sólo una extranjera;*

A la mujer boliviana, La Paz, Bolivia, *por su cálida y entrañable acogida;*

Y a todas mis compañeras de piso en Mérida: *a Ivonne, a Mela, a Eyssel, a Bibi, a Francelia y, muy especialmente, a mi amiga Sonia Wandurraga;*

Quiero además reconocer el mérito de aquellas personas que participaron en el trabajo de campo y laboratorio de esta tesis:

Al personal técnico y administrativo del ICAE, en concreto a Francys y a David Dugarte por su apoyo en el trabajo de campo. *Y es que, por momentos, sus manos se convirtieron en mis manos.*

Al profesorado del ICAE, mis formadores en ecología de alta montaña tropical, en especial a los profesores Rigoberto Andressen y Fermín Rada, *por su entusiasmo y asesoramiento incondicional en el desarrollo de este trabajo;*

Y A mi compañero de postgrado Andrés Puig, *por enseñarme a dominar mis hipótesis rebeldes;*

En tercer lugar, me gustaría expresar mi admiración y reconocimiento a los hombres y mujeres que viven, trabajan, educan a sus hijos o simplemente, inspiran su obra en el páramo andino. Sus estilos de vida, desde el más transeúnte al más sedentario, me ayudaron a ser perseverante en los momentos de dificultad.

Pero, sin lugar a dudas, lo mejor de este viaje fueron los amantes:

A mis amantes, porque nunca abandonaron a su amada. Amantes del agua y del páramo. Amantes del frailejón y las lagunas. Amantes de la papa y del saní. Y que no son otros que los habitantes de las montañas: los gavidieros, los mucuchiceros,...

Y, por último, quisiera expresar mi agradecimiento a las mujeres que, de alguna manera, me acompañaron en este viaje por los páramos andinos, vigilando que levantara después de cada tropiezo. A ellas, todo mi cariño y admiración.

Pero, ¿qué es de un amante sin su amada?

Dichosa tú, mujer, amada por las montañas:

A la profesora Maximina Monasterio, coautora y maestra de este trabajo, por haberme educado en los páramos andinos, aún sin saber que después me quedaría allí;

A María Vicenta Dávila, que propició el encuentro entre el “hombre” y la “ciencia”;

Y a Miriam Yépez, que me ayudó a no perder mi fe;

Sin más preámbulo, les invito a que lean y juzguen por ustedes mismos un trabajo de investigación que esta en el abismo de la creatividad que encierra una montaña, un páramo o un humedal.

La autora:
Zulimar

*A mi padre,
un emigrante de las Islas Canarias,
por devolverme a Sudamérica:
“Pobre de ti, gitana,
si mueres sola, y sin amor,
Pobre de ti”*

INDICE

Resumen

Ante el dilema ¿formas de vida o grupos funcionales?

Capítulo 1: Las formas de vida en la ritmicidad del páramo andino

I. Antecedentes y planteamiento de estudio

1.	El arte de clasificar las especies	9-20
1.1.	Clasificar especies por la forma de vida.....	11
1.2.	Ordenar las plantas por el modelo arquitectónico.....	14
1.3.	Agrupar las especies por el grupo funcional.....	17
1.4.	Caracterizar el ecosistema por tipos funcionales.....	18
2.	Las clasificaciones vegetales en los páramos andinos	20-25
2.1.	¿Por qué no se adapta la clasificación de Raunkiaer?.....	20
2.2.	La vigencia de la clasificación de Hedberg.....	23
2.3.	El modelo de roseta monocaule (<i>Corner's</i>) en el género <i>Espeletia</i>	24
2.4.	Secuencia de diferentes formas de vida en etapas sucesionales.....	26
3.	Planteamiento de estudio	26

II. Marco teórico

4.	Escalas de trabajo: La ritmicidad ambiental del páramo andino	27-31
4.1.	El ritmo diario.....	27
4.2.	La ritmicidad anual.....	30
4.3.	Los ritmos polianuales de las poblaciones vegetales.....	31
5.	Variables de estudio: ¿Cómo responden las especies a la ritmicidad del páramo andino?	32-39
5.1.	Estrategias adaptativas a las bajas temperatura.....	34
5.2.	Respuestas adaptativas al estrés hídrico.....	36
5.3.	Adaptabilidad al medio oligotrófico.....	38
6.	Área de estudio: Los humedales andinos	41-47
6.1.	El escenario de los humedales andinos.....	41
6.2.	La variabilidad de respuestas de las especies del humedal.....	45
6.3.	¿Por qué estudiar los humedales andinos?.....	47

III. Propuesta de estudio: Hacia una “nueva” caracterización vegetal en humedales andinos

7.	Objetivos	49
8.	Hipótesis de estudio	51-52

Capítulo 2: Caracterización estructural y funcional de los modelos arquitectónicos en los humedales andinos

1. Introducción.....	53
2. Área de estudio: La Ciénaga de Mifafí.....	54
3. Metodología de estudio	61-69
3.1. Formas de vida elegidas.....	61
3.2. Selección de las especies de estudio.....	61
3.3. Criterios para seleccionar las variables de estudio.....	62
3.4. Diseño experimental	
a. Mediciones térmicas en las yemas apicales.....	64
b. Distribución de la fitomasa aérea y subterránea.....	67
c. Área foliar específica y cociente de área foliar.....	68
d. Punto de pérdida de turgor y módulo de elasticidad celular.....	69
4. Resultados	71-88
4.1. Estructuras de protección térmica en las formas de vida	
a. Mediciones microclimáticas en la Ciénaga de Mifafí.....	71
b. Protección térmica de las yemas de crecimiento.....	76
4.2. Diferentes patrones arquitectónicos en las especies del humedal	
a. Altura máxima de las especies de estudio.....	80
b. Valores absolutos de biomasa y necromasa foliar.....	80
c. Distribución de la fitomasa en los diferentes compartimientos vegetales	82
4.3. Los cocientes foliares	
a. El área foliar específica (AFE).....	86
b. El cociente de área foliar (LAR).....	87
4.4. Respuestas de las especies al estrés hídrico	
a. Los puntos de pérdida de turgor celular (TLP).....	88
b. La elasticidad de las paredes celulares.....	88
5. Discusión de resultados	90-97
5.1. Las formas de vida responden a las bajas temperaturas nocturnas.....	90
5.2. Los modelos arquitectónicos implicados en la distribución de la fitomasa foliar.....	92
5.3. La variabilidad de respuestas funcionales connotan en grupo funcional.....	95

Capítulo 3: ¿Se relacionan los atributos estructurales con la variabilidad de respuestas funcionales de las especies? Dos casos de estudio en humedales andinos

1. Introducción.....	99
2. El modelo arquitectónico roseta acaule en “microescalones y escalones de ladera”	
2.1. <i>Plantago rígida</i> : una roseta acaule de punas y páramos.....	101
2.2. Zona de muestreo: Humedales sobre <i>Microescalones y escalones de ladera</i>	103
2.3. Metodología	
2.3.1. Mediciones térmicas diarias.....	104
2.3.2. Experimento de saturación hídrica.....	105
2.4. Resultados	
2.4.1. Regulación térmica en el humedal.....	106
2.4.2. Retención hídrica bajo la superficie del humedal.....	108
2.5. Discusión de resultados: Un modelo termohídrico para <i>Plantago rígida</i>	110
3. El modelo arquitectónico roseta caulescente en los ojos de agua y bordes de inundación	
3.1. Las variabilidad arquitectural en <i>Espeletia semiglobulata</i>	113
3.2. Zona de muestreo: Bordes de inundación en la Quebrada de Mifafí.....	115
3.3. Objetivos específicos y algunas hipótesis orientadoras.....	116
3.4. Variables de estudio	
3.4.1. Análisis de la compartimentalización de la fitomasa.....	118
3.4.2. Cálculo de relaciones escalares simples.....	120
3.4.3. Estimación del flujo y transporte de agua en la roseta decumbente.....	120
3.4.4. Capacitancia relativa de los tallos en <i>E. semiglobulata</i> ...	121
3.4.5. Las “huellas” de los eventos reproductivos.....	121
3.5. El modelo funcional en <i>Espeletia semiglobulata</i>	
3.5.1. El patrón arquitectural en la roseta decumbente.....	122
3.5.2. Las relaciones alométricas entre los tallos.....	126
3.5.3. Estimación del transporte de agua en las variantes de la roseta decumbente.....	128
3.5.4. Calculo real de la capacitancia rlativa de los tallos en <i>Espeletia semiglobulata</i>	129
3.5.5. Descendencia de relevo vs. Reproducción asexual.....	131
3.6. Interpretación de resultados	
3.6.1. El balance energético en <i>Espeletia semiglobulata</i>	134
3.6.2. El transporte del agua en la descendencia de relevo en <i>Espeletia semiglobulata</i>	138

4. Retomando la pregunta ¿Se relaciona la estructura con la función? 141

5. Perspectivas de futuro 145

6. Bibliografía 147

Índice de tablas, figuras y fotos

Anexos

Resumen

La diversidad de especies que conviven en un mismo ecosistema, ha permitido desarrollar diferentes herramientas de clasificación, que permiten agrupar las especies por la similitud taxonómica, estructural o funcional. Entre las diferentes propuestas desarrolladas a lo largo de la historia, podemos citar: la clasificación de formas de vida propuesta por Raunkier para regiones templadas y frías, la clasificación de Hedberg (1964) propuesta para la flora afroalpina, los grupos funcionales (Cummins 1974) o los modelos arquitectónicos (Hallé *et al* 1978). Incluso, algunos autores, preocupados por contener la máxima información del ecosistema, han propuesto caracterizar cada ecosistema por tipos funcionales (Lavorel y Garnier 2002).

A lo largo de este trabajo, nos planteamos si: ¿todas las especies que pertenecen a la misma forma de vida presentan similitud estructural y/o funcional? Para lo cual se propone como objetivo de estudio una “*caracterización estructural y funcional de las formas de vida en los humedales andinos*”, en función de un conjunto de atributos o rasgos estructurales (las variables) que responden de manera directa a la ritmicidad diaria y anual del páramo andino. Entre las variables elegidas, podemos citar: la altura y protección térmica de las yemas de crecimiento, la distribución de la fitomasa aérea y subterránea, el área foliar específica, el cociente de área foliar, la regulación hídrica en relación al punto de pérdida de turgor celular y la elasticidad de las paredes celulares.

Para cumplir con este objetivo, se propuso como área de estudio la Ciénaga de Mifafí (4200m), un humedal altoandino localizado en el páramo de Mifafí, Sierra de La Culata, Cordillera de Mérida (Venezuela), donde se estudiaron seis especies de diferente forma de vida: rosetas caulescentes, rosetas acaules y cojines. Las rosetas acaules se analizaron en *Plantago rigida* e *Hypochoeris setosus*, las rosetas caulescentes se estudiaron en dos especies del mismo género: *Espeletia semiglobulata* y *Espeletia batata*, y para la forma de vida en cojín se seleccionaron las especies: *Aciachne pulvinata* y *Azorella julianii*. Todas las especies se distribuían a lo largo del gradiente de humedad y microrelieve del humedal andino.

Los resultados obtenidos señalan: 1) Diferentes mecanismos evasores a las bajas temperaturas nocturnas, como son: la protección térmica de la yema apical dentro de una roseta de hojas verdes, la subterranización de la yema bajo la superficie del humedal o la protección térmica de las yemas bajo una forma almohadillada, 2) Variabilidad de cocientes en la distribución aérea y subterránea de la fitomasa, distinguiéndose dos modelos arquitectónicos, entre especies que destinan grandes proporciones de fitomasa en la parte aérea, como son las rosetas caulescentes y algunos cojines, y especies que acumulan grandes cantidades de fitomasa y necromasa foliar bajo la superficie del humedal, como tiene lugar en las especies de rosetas acaules. 3) Bajos cocientes de biomasa foliar y altas cantidades de necromasa foliar no senescente en todas las especies de estudio, lo que pudiera interpretarse como ecosistemas que almacenan grandes cantidades de carbono, 4) En relación al

área foliar específica y el cociente de área foliar, tenemos que las especies de mayores áreas foliares específicas se localizan en las zonas más anegadas del humedal, por lo que, se esperarían mayores tasas de crecimiento foliar, dato que no se verifica con los cocientes de área foliar. 5) Y, por último, en cuanto a la regulación hídrica de las especies del humedal, se distinguen diferentes respuestas evasoras al estrés hídrico, mas no se analiza la respuesta de las especies a la anoxia celular.

Se connota, por lo tanto, la variabilidad de respuestas de las especies del humedal andino, de manera que podemos agrupar las variables por los rasgos estructurales y atributos funcionales de las especies. Rasgos estructurales como son: los mecanismos de protección térmica y la distribución espacial de la fitomasa aérea y subterránea, agrupan las especies por la forma de vida y el modelo arquitectónico, mientras que atributos funcionales, tales como: el cociente de área foliar o la regulación hídrica de la especie, ordenan las especies por grupos funcionales, no coincidiendo necesariamente con el modelo arquitectónico, por lo que, podríamos decir que la variabilidad de respuestas funcionales de las especies del humedal está contenida en unos pocos modelos arquitectónicos y formas de vida.

Se propone como segundo objetivo de estudio *analizar algunos atributos estructurales que pudieran estar relacionados con la respuesta funcional de la especie al medio*. Para cumplir con este objetivo, se propusieron dos casos de estudio, por un lado, se estudia la relación de la necromasa foliar (rasgo estructural) adosada en los rizomas de la roseta acaule *Plantago rigida* con parámetros ecohidrológicos como son la retención o recarga hídrica bajo la superficie del humedal, encontrándose que bajo los primeros centímetros del humedal donde habita *P.rigida* se forma una capa de hojarasca que pudiera incrementar la retención de agua. Y, por otro lado, se analiza la variabilidad arquitectural en la roseta caulescente *Espeletia semiglobulata*, que adquiere una forma decumbente en los bordes del humedal, cuantificable en parámetros ecológicos, como son: la estabilidad física de la roseta, el transporte y almacenamiento de agua en los tallos y la longevidad de los individuos, donde se connota que el “éxito” de la especie en el medio semiacuático del humedal, está relacionado con la modificación del tallo erecto “en pie” por variabilidad de formas “decumbentes”.

En conclusión, este estudio nos aproxima a la dinámica ecológica de los humedales andinos. A través de un conjunto de hipótesis, algunas aún sin contestar, pone “a prueba” la importancia de las formas de vida y de los modelos arquitectónicos en la variabilidad de respuestas funcionales de la especie al medio. Además, mediante modelos simples de estructura-función relaciona algunos atributos estructurales de las especies con el funcionamiento o “rol” de la especie en el humedal, en íntima relación con la biodiversidad y la resiliencia de las especies del humedal a los cambios globales.

Ante el dilema ¿formas de vida o grupos funcionales?

Ante la acelerada pérdida de biodiversidad global, asociada con la antropización de ecosistemas naturales, se cuestiona: ¿cuánta diversidad de especies se necesita conservar para mantener la funcionalidad de un ecosistema? En este sentido, se plantean dos “herramientas” para evaluar la pérdida de diversidad, estas son: las formas de vida y los grupos funcionales. Los grupos funcionales agrupan las especies, no por similitud estructural (forma de vida), sino en relación a la función que realizan las especies en el ecosistema. Funcionalidad que se mide en parámetros ecosistémicos, como son: la biomasa o la productividad anual, el ciclado de nutrientes y el *stock* de carbono. De manera que, la resiliencia del ecosistema a un fuerte disturbio, estará en función de la diversidad funcional, es decir, se compensa la pérdida de biodiversidad con la conservación de las funciones ecosistémicas. Lo cual ha permitido que, en ocasiones, preocupados por mantener el rol del ecosistema, se produzca una acelerada pérdida de especies (extinción de especies). Sin embargo, el criterio de formas de vida se refiere a un conjunto de estrategias adaptativas seleccionadas a lo largo del proceso evolutivo, bajo la influencia de múltiples filtros ambientales. Los resultados de este trabajo, realizado en especies de diferente forma de vida en los humedales del páramo andino (rosetas acaules, rosetas caulescentes y cojines), ponen de manifiesto que las especies también se agrupan por el modelo arquitectónico (similitud estructural) pero se diferencian en la variabilidad de respuestas funcionales (variabilidad funcional). De manera que el enfoque de forma de vida no contradice el *modus operandus* de los actuales grupos funcionales, sino que los contiene, sin poner en peligro a la biodiversidad. Bajo el criterio de forma de vida, tan importante como el papel que desempeñan las especies en el ecosistema, es la variabilidad de respuestas funcionales. Por lo que, la resiliencia del ecosistema dependerá, en última instancia, de la labilidad o plasticidad de ciertos atributos estructurales para mantener la funcionalidad del ecosistema. El debate sobre qué y cómo agrupar la diversidad funcional de las especies, sigue vigente. Algunos autores apuntan hacia la factibilidad de utilizar atributos estructurales en estrecha relación con atributos funcionales (Walker *et al* 1999), o bien, grupos funcionales *respuesta* coherentes con grupos funcionales *efecto*. La razón de que unos pocos modelos arquitectónicos contengan variabilidad de respuestas funcionales, y operen a diferentes escalas, es quizás uno de los temas más persuasivos para entender la biodiversidad de los ecosistemas.

CAPÍTULO 1: LAS FORMAS DE VIDA EN LA RITMICIDAD DEL PÁRAMO ANDINO

I. Antecedentes y planteamiento de estudio

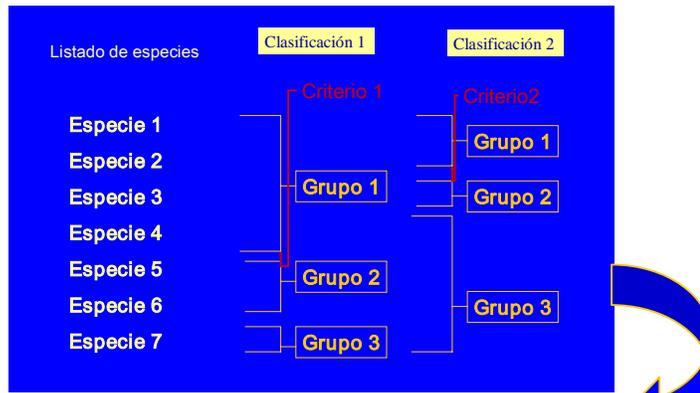
1. El arte de clasificar las especies

Clasificar especies por grupos no es una tarea sencilla, aún menos si consideramos que el resultado del agrupamiento depende más del criterio de selección utilizado que de la similitud o disimilitud entre los componentes (especies) del sistema (ecosistema).

Por ejemplo, dada la siguiente lista de especies del páramo andino (tabla 1.1), el agrupamiento 1 difiere del agrupamiento 2 en el criterio de clasificación empleado. Algunos de los criterios utilizados para ordenar las especies son: el grupo taxonómico, el origen biogeográfico, la distribución actual, el carácter endémico,... Si retomamos el ejemplo anterior, tenemos que en el agrupamiento 1, las especies agrupadas corresponden a la misma familia taxonómica, mientras que en el agrupamiento 2, las especies se agrupan por su localización actual: el páramo de Mucubají (3600 m) y el páramo de Piedras Blancas (4280 m).

A lo largo de la historia, se han desarrollado diferentes sistemas de clasificación para entender cómo se estructura una comunidad vegetal. En este capítulo, analizaremos algunos de los criterios elegidos para clasificar especies, sin entrar en el producto final de la clasificación. En concreto se trata de analizar: cómo cambian los criterios de clasificación de especies vegetales, desde clasificaciones descriptivas hasta clasificaciones cuantitativas, cómo se adaptan estas clasificaciones a los ecosistemas de Alta Montaña Tropical: cinturón afroalpino y páramos andinos, y cuáles son las clasificaciones vigentes en la actualidad en los ambientes parameros.

¿Cómo clasificar especies?



Listado de flora del páramo andino (Briceño y Morillo, 2002)	Clasificación 1 (criterio 1)	Clasificación 2 (criterio 2)
<i>Orytrophium peruvianum</i> <i>Senecio formosus</i> <i>Berberis mucuchiesensis</i> <i>Coespeletia timotensis</i> <i>Draba chionophilla</i> <i>Azorella julianii</i> <i>Arenaria venezuelana</i> <i>Lupinus jahnii</i> <i>Montia meridensis</i> <i>Draba arbuscula</i> <i>Espeletia schultzii</i> <i>Hypericum laricifolium</i> <i>Arenaria semifusa</i> <i>Miconia chionophila</i> <i>Plantago australis</i> <i>Espeletia semiglobulata</i> <i>Werneria pygmaea</i> <i>Plantago rigida</i> <i>Calandrinia acaulis</i>	APIACEAE: <i>Azorella julianii</i> Mathias & Constance ASTERACEAE: <i>Baccharis latifolia</i> Ruiz & Pav. <i>Coespeletia timotensis</i> (Cuatrec.) Cuatrec. (E. timotensis Cuatrec., E. lutescens Cuatrec. & Aristeg.), <i>Espeletia semiglobulata</i> Cuatrec. (E. rufescens Cuatrec.), <i>Espeletia schultzii</i> Wedd., <i>Senecio formosus</i> Kunth <i>Werneria pygmaea</i> Gillies ex Hook y Arn. BERBERIDACEAE: <i>Berberis mucuchiesensis</i> L. Camargo BRASSICACEAE: <i>Draba arbuscula</i> Hook, <i>Draba chionophilla</i> S.F.Blake, CARYOPHYLLACEAE: <i>Arenaria hemifusa</i> Lindl. & Planch., <i>Arenaria venezuelana</i> Briq. (A. jahnii S.F.Blake), CLUSIACEAE <i>Hypericum laricifolium</i> Juss. (H. laricoides Gleason) MELASTOMATACEAE <i>Miconia chionophila</i> Naudin, PLANTAGINACEAE: <i>Plantago rigida</i> Kunth <i>Plantago australis</i> Lam. (<i>Plantago hirtella</i> Kunth) PORTULACACEAE: <i>Calandrinia acaulis</i> Kunth, <i>Montia meridensis</i> Friedr. (<i>Mona meridensis</i> (Friedrich) O.Nilss.)	Páramo de Mucubají: <i>Baccharis latifolia</i> <i>Espeletia schultzii</i> <i>Senecio formosus</i> <i>Werneria pygmaea</i> <i>Berberis mucuchiesensis</i> <i>Draba arbuscula</i> <i>Arenaria semifusa</i> <i>Hypericum laricifolium</i> <i>Miconia chionophila</i> <i>Plantago australis</i> <i>Montia meridensis</i> Páramo de Piedras Blancas: <i>Azorella julianii</i> <i>Coespeletia timotensis</i> <i>Espeletia semiglobulata</i> <i>Werneria pygmaea</i> <i>Draba chionophilla</i> <i>Arenaria venezuelana</i> <i>Plantago rigida</i> <i>Calandrinia acaulis</i>

Tabla 1.1: Diferentes clasificaciones de la flora del páramo andino, en función del tipo de criterio elegido. Criterio 1: Grupos taxonómicos, Criterio 2: Localización geográfica actual.

1.1. Clasificar especies por la forma de vida

El primer intento en clasificar las plantas consiste en agrupar las especies en función de caracteres morfológicos, como son: el tamaño y la forma de las hojas, el aspecto floral o el periodo vegetativo. Pertenecen a este lineamiento los naturalistas de finales del siglo XIX como V. Humboldt (1806) y Kerner (1869) y principios del siglo XX como Du Rietz (1931) o Raunkiaer (1907, 1934). Al analizar algunos de estos trabajos, podemos observar que la mayoría de las agrupaciones vegetales propuestas responden a caracteres cualitativos de la vegetación, como son: la fisonomía del periodo vegetativo, la forma de crecimiento, la replicación vegetativa, la reproducción y el ciclo vital (Warming 1909, Clemnet 1920, Skottsberg 1929, citado en Hedberg 1964). Incluso, en ocasiones, los autores proponen incluir junto a la descripción vegetal algunas variables climáticas o edáficas, como: la temperatura, la humedad, la altitud o la disponibilidad de agua en el suelo (Griseback 1872, Schimper 1898, citado en Ramsay 1992). En realidad, lo que estos botánicos querían hacer al distinguir las especies por el tipo biológico (“Lebensformen”, “life forms” o formas de vida) era contraponer las adaptaciones que conducen a convergencias entre grupos no emparentados, a las homologías debidas al origen común de las especies, detectables en los estudios de anatomía comparada (Margalef 1998).

No es hasta 1934 cuando Raunkiaer propone clasificar la vegetación en función de la altura en la que las yemas o meristemas de crecimiento pasan la estación desfavorable (el invierno en regiones templadas), a partir de las cuales se desarrolla la parte vegetativa en la estación favorable. Constituye así, el primer criterio de clasificación vegetal cuantitativo, en el que las especies se clasifican en diferentes formas de vida o tipos biológicos, estas son: **fanerófitas, caméfitas, hemicriptófitas, criptófitas y terófitas** (figura 1.1).

Las fanerófitas corresponden con plantas cuyas yemas de crecimiento se localizan a más de 25 cm sobre la superficie del suelo, subdividiéndose a su vez en: megafanerófitas (yemas situadas a más de 30 m), mesofanerófitas (entre 8 y 30 m de altura), microfanerófitas (entre 2 y 8 m de altura) y

nanofanerófita (entre 0.25 y 2 m de altura). Las caméfitas son plantas que presentan las yemas de reemplazo a menos de 25 cm, en la mayoría de las veces, protegidas bajo una capa de nieve u hojarasca. Se subdividen a su vez por la morfología de la parte vegetativa en: frutescentes, decumbentes, almohadilladas,... En las hemicriptófitas, la parte vegetativa muere durante la estación desfavorable, de manera que las yemas de reemplazo se mantienen sobre la superficie del suelo (0 cm), subdividiéndose a su vez en: protohemicriptófitas (sin hojas en roseta, con o sin propágulos, con o sin rizoma), subarrossetadas (hojas en roseta caulinares) y arrossetadas (rosetas con o sin propágulos). En las criptófitas las yemas de renuevo están protegidas bajo la superficie del suelo o del agua (menos de 0 cm), de manera que pueden ser: geófitas si las yemas de renuevo se encuentran en forma de rizomas, tubérculos o bulbos, helófitas si son plantas anfibias e hidrófilas si son plantas acuáticas. Por último, las terófitas corresponden con plantas anuales que completan su ciclo vital durante la estación favorable, pasando la estación desfavorable en forma de semilla (figura 1.1).

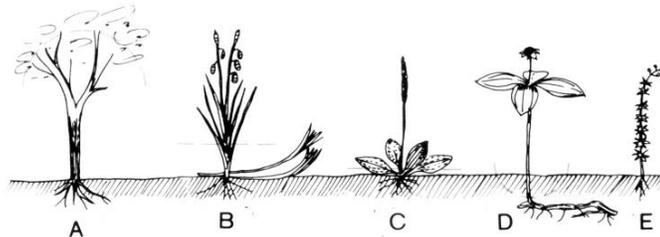


Figura 1.1: Clasificación de la vegetación propuesta por Raunkiaer (1934), en: a, fanerófita; b, caméfita; c, hemicriptófitas; d, neófitas; e, terófitas, según Blaun-Blanquet (1955) en Margalef (1998).

Debido a su carácter cuantitativo, la clasificación de Raunkiaer ha sido la más utilizada para describir las comunidades vegetales de las regiones templadas y frías. Sin embargo, autores como Du Rietz (1931), manifiestan su preocupación por la pérdida de información ecológica cuando se agrupa la diversidad de especies bajo un único criterio de selección (altura de las yemas de crecimiento) y proponen incorporar otras variables a los sistemas de clasificación vegetal, como son: las formas de crecimiento, la periodicidad vegetativa, el tipo de yemas y la morfología foliar.

Mientras que autores como Ellenberg y Mueller-Dombois (1966, en Margalef 1998) proponen ampliar la clasificación de Raunkiaer, subdividiéndola en: tamaño, forma, persistencia y calidad del follaje de las especies (Tabla 1.2).

- Aa. Plantas autótrofas.
- Ba. Cormófitos (plantas vasculares).
 - Ca. Plantas con soporte mecánico autónomo.
 - Da. Plantas leñosas o, de ser herbáceas, perennes y siempre verdes.
 - Ea. Plantas de más de 25-50 cm de altura, o cuyas ramas no mueren periódicamente hasta dicho límite. *Fanerófitos* (P).
 - Eb. Plantas cuyas ramas maduras o yemas quedan siempre entre los 25 y los 50 cm de altura sobre el suelo, o bien que crecen a mayor altura, pero cuyos brotes mueren periódicamente hasta dicho límite. *Caméfitos* (Ch).
 - Db. Plantas perennes (o bienales) herbáceas con una reducción periódica del ramaje.
 - E'a. La reducción periódica de las partes aéreas se extiende hasta un sistema caulinar que está relativamente aplicado y extendido a la superficie del suelo. *Hemicriptófitos* (H).
 - E'b. La reducción periódica de las partes aéreas es total y llega hasta junto a órganos de reserva enterrados. *Geófitos* o *criptófitos* (G).
 - Dc. Plantas anuales, en las que el sistema de tallos y raíces muere después de la producción de semillas y que completan su ciclo vital dentro de un año. *Terófitos* (T).
 - Cb. Plantas que crecen apoyadas en otras.
 - D'a. Plantas que arraigan en el suelo.
 - E''a. Plantas que germinan en el suelo y mantienen su contacto con él. *Lianas* (L).
 - E''b. Plantas que, o bien germinan sobre otras plantas y luego establecen contacto con el suelo, o bien germinan en el suelo, y luego trepan y se aíslan de aquél. *Hemiepífitos* o *seudolianas* (EL).
 - D'b. Plantas que germinan y se desarrollan sobre otras plantas (o sobre postes y alambres telegráficos, etc.). *Epífitos* (E).
 - Cc. Plantas que vagan en el agua. *Hidrófitos errantes* (Hyd nat).
- Bb. Talófitos (criptógamas no vasculares).
 - C'a. Plantas adheridas al sustrato (suelo, roca, madera, muerta, etc.).
 - D'a. Perennes.
 - E'''a. Forma de almohadilla o pulvínulo. *Talocaméfitos* (Th Ch).
 - E'''b. Forma muy plana, foliosa o crustosa, incluyendo especies endolíticas. *Talohemicriptófitos* (Th H).
 - D''b. Anuales. *Taloterófitos* (Th T).
 - C'b. Plantas adheridas a rocas, sobre coque, hojas, o en pequeñas masas de suelos suspendidos acumulado en fisuras, horcaduras, etc. *Taloeplífitos* (Th E).
 - C'c. Talófitos autótrofos errantes.
 - D'''a. Fotosintéticos.
 - E''''a. En el agua. *Talohidrófitos errantes* (*fitoplancton*).
 - E''''b. En la nieve y en el hielo. *Criófitos*.
 - E''''c. En el suelo. *Edafófitos*.
 - D''''b. Quimosintéticos del suelo. *Quimoedafófitos*.
- Ab. Plantas semiautótrofas. Plantas verdes insertas sobre otros vegetales autótrofos.
 - B'a. Cormófitos. *Semiparásitos vasculares*.
 - B'b. Talófitos. *Semiparásitos talosos*.
- Ac. Plantas heterótrofas.
 - B'a. Cormófitos.
 - C'''a. Sobre plantas vivas. *Parásitos vasculares*.
 - C'''b. Sobre materia orgánica muerta. *Saprófitos vasculares*.
 - B'b. Talófitos.
 - C''''a. Sobre plantas vivas. *Parásitos talosos*.
 - C''''b. Sobre materia orgánica muerta. *Saprófitos talosos*.

Tabla 1.2: Formas biológicas, basada en la clasificación de Raunkiaer, según Ellenberg y Mueller-Dombois (1966) en Margalef (1998).

El éxito de la clasificación de Raunkiaer estriba en que un único carácter califica verdaderamente la importancia de la especie en la organización del ecosistema (Margalef 1998). De manera que un espectro vegetal, formado por la representación relativa de los diferentes tipos biológicos de una comunidad, define inmediatamente los caracteres históricos del mismo y el clima al que está adaptado (Stanley 1950). Sin embargo, en lo mismo asienta su debilidad pues resulta poco práctico en ecosistemas donde la vegetación se desarrolla bajo un clima uniforme.

Desventajas de agrupar las especies por forma de vida

La forma de vida o tipo biológico es una clasificación que atiende a caracteres morfológicos, que pueden estar correlacionados anatómica o fisiológicamente, y pueden ser triviales para el funcionamiento de un ecosistema (Margalef 1998). Sin embargo, las formas de vida no siempre admiten una interpretación funcional debido a que la mayoría de las clasificaciones vegetales se basan en caracteres cualitativos que hacen más hincapié en la estructura que en las ventajas ecológicas que esta le provee (Ramsay 1992). Para el caso concreto de la clasificación de Raunkiaer (1934), resulta muy útil para climas de regiones templadas y frías, donde el invierno es uno de los principales limitantes ecológicos al crecimiento vegetal, pero es poco efectivo en climas tropicales donde no existe un invierno como tal y se goza de isoterma anual.

1.2. Ordenar las plantas por el modelo arquitectónico

Un método diferente de agrupar las especies vegetales se basa en el modelo arquitectónico o arquitectural de las plantas. Este concepto fue propuesto por los franceses Hallé, Oldiman y Tomlinson en 1978:

El concepto de “modelo arquitectural” se refiere a la organización genética con la que se controla el crecimiento vegetativo de una planta. Esta organización existe tanto en plantas maderables longevas como en plantas herbáceas donde el patrón de crecimiento es obvio. Sin embargo, este modelo de organización no ha recibido suficiente atención por varias razones. En primer lugar, por el

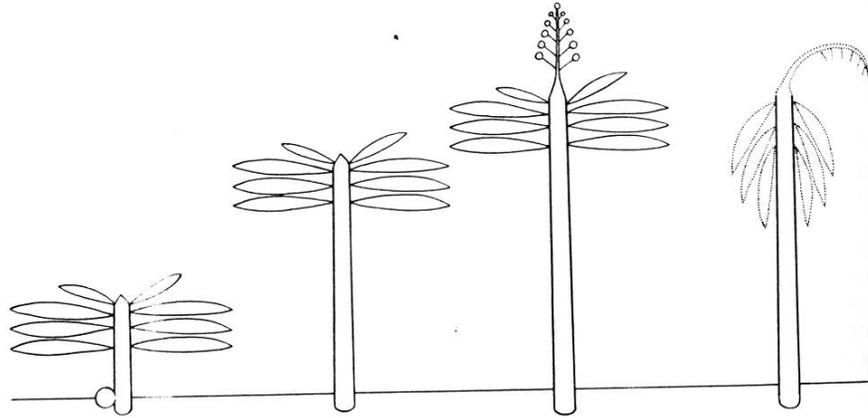
tamaño de los árboles, debido a que el estudio arquitectural requiere reproducir la especie en sus condiciones naturales. En segundo lugar, porque los modelos arquitecturales de las plantas son más notorios en la regiones tropicales, donde adquieren diversidad de formas, como son: palmeras, cocoteros, caobas, cacao, cafés..., en comparación con las regiones templadas, donde se repiten algunos modelos vegetales, y donde se concentran la mayoría de los estudios botánicos. Razón por la cual, algunos sistemas de clasificación propuestos para regiones templadas (como la clasificación de Raunkiaer o Du Rietz) no son válidos en condiciones tropicales (Hedberg 1964). Y en tercer lugar, porque el patrón de crecimiento de un árbol es disturbado por factores ambientales, de manera que el carácter "plástico" de las yemas de reemplazo, permite sustituirlas si estas se pierden.

La expresión morfológica del patrón de crecimiento de un árbol es la arquitectura (Corner 1949). Es un concepto estático, por lo que, cada fase de crecimiento vegetal puede presentar similar o diferente arquitectura. Mientras que, el programa de crecimiento que determina la forma final de una planta es su **modelo arquitectónico**. Es un criterio cuantitativo que se basa no tanto en la altura de los meristemas de crecimiento _como ya propone Raunkiaer en las formas de vida_ sino en la duración de los meristemas, ya que la pérdida de un meristema apical (ya sea por absorción o diferenciación a una inflorescencia) no necesariamente resulta en ramificación y determina que exista o no crecimiento, así como en la diferenciación del meristema vegetativo en diferentes estadios fisiológicos o morfológicos, como puede ser: la diferenciación de una yema sexual (determinada) vs. asexual (indeterminada), la filotaxis plagiotrópica vs. ortotrópica, el crecimiento rítmico vs continuo, o la cronología de las ramas de crecimiento.

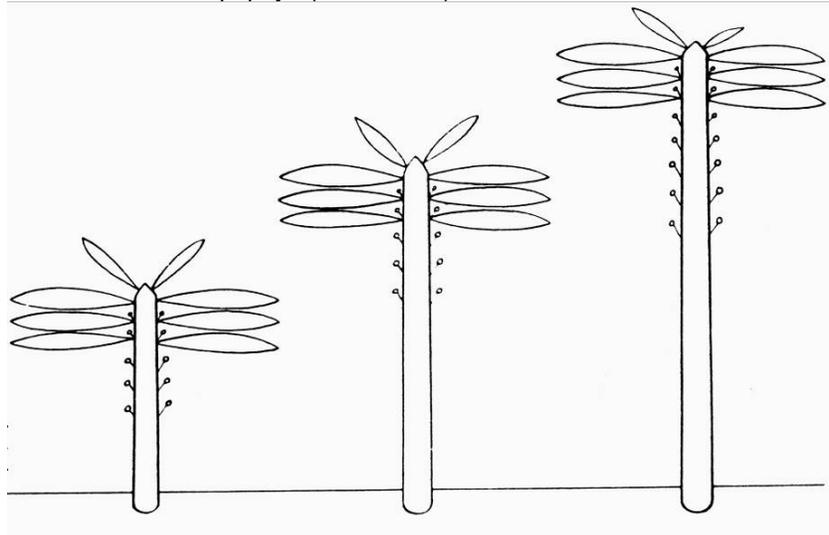
El concepto de arquitectura y modelo arquitectural, pueden ser ilustrado con una serie de figuras (figura 1. 2), donde cada dibujo representa la arquitectura de la planta en una fase concreta de crecimiento, mientras que el modelo arquitectural se refiere a todo el plan de crecimiento:

Llave ilustrada para identificar modelos arquitecturales en plantas tropicales:

- 1a. Tallo estrictamente sin ramificar (árboles monoaxiales).....2
- 1b. Tallos ramificados, a veces, aparentemente sin ramificar en el **modelo de Chamberlain's** (árboles poliaxiales).....3
- 2a. Inflorescencia terminal..... **Modelo de Holtum's**



- 2b. Inflorescencia lateral..... **Modelo de Corner's**
- Crecimiento continuo: *Carica papaya* (Caricaceae)



Crecimiento rítmico: *Trichoscypha ferruginea* (Anacardiaceae)

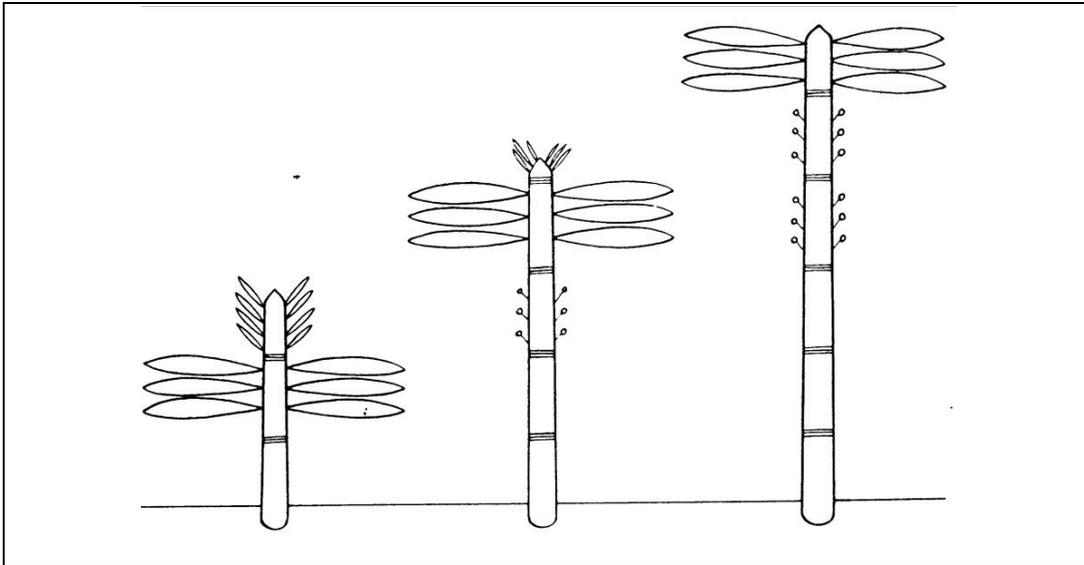


Figura 1. 2: Llave ilustrada de modelos arquitecturales para plantas tropicales (Hallé *et al.* 1978).

Desventajas de agrupar las especies por el modelo arquitectónico

El modelo arquitectónico de una planta, confundido a veces por la arquitectura vegetal en una fase de crecimiento concreta, es un concepto dinámico que agrupa especies de diferente origen o grupo taxonómico. Sin embargo, corre el riesgo de malinterpretarse si no se consideran todas las etapas de crecimiento del individuo, desde la etapa juvenil hasta la etapa adulta en la que se reproduce y dispersa el material floral. En ocasiones, contemplar todas las etapas del ciclo de vida de una especie (por ejemplo, en plantas arbóreas longevas) excede al tiempo de estudio real, por lo que, su utilización se ha concentrado en ecosistemas tropicales, donde las condiciones microclimáticas diarias son relativamente uniformes y el disturbio ecológico mínimo, por lo que, se reconocen con facilidad algunos modelos arquitecturales (Hallé *et al.* 1978).

1.3. Agrupar las especies por el grupo funcional

No es hasta 1974, cuando Cummins enfatiza en *la necesidad de identificar grupos funcionales de organismos, al menos parcialmente independientes de los grupos taxonómicos, en relación a determinar importantes procesos ecosistémicos*. A partir de este momento, varios autores hacen diferentes propuestas para agrupar las especies por grupos funcionales, enfocadas en la

similitud funcional que realizan algunas especies en el ecosistema (Korner 1993, Hobbs *et al* 1995).

En ocasiones el término de grupo funcional se confunde con el nicho ecológico de una especie, sin embargo, en el grupo funcional no se consideran las relaciones competitivas entre las especies, al igual que la función no es el enfoque del nicho ecológico (Blondel 2003). El concepto de nicho se usa para referirse a determinada función que según las circunstancias, puede estar desempeñada por una u otra especie, prestando atención al “oficio” de la especie (Elton 1927).

Las especies dentro de un grupo funcional son por definición, ecológicamente equivalentes y proveen algunos grados de redundancia al ecosistema (Blondel 2003). Su origen se halla en la comparación de ecosistemas en los que se podrían identificar diversas especies, excluidas mutuamente, frecuentemente vicarias en cuanto al origen biogeográfico, pero con indudables analogías en su vida y que tendrían el sentido de elemento equivalente en cualquier concepción estructuralista del ecosistema (Margalef 1998).

Desventajas de agrupar las especies por grupos funcionales

Aún cuando la clasificación por grupos funcionales agrupa las especies en relación de su funcionalidad en el ecosistema (por ejemplo: especies halófitas, especies fijadoras de nitrógenos,...), lo cual no deja de ser relevante para entender el cambio de las comunidades vegetales frente a fenómenos de cambio global (Chapin 1993) , se conoce poco sobre cómo atributos asociados con la respuesta de la especie al medio (tamaño de la hoja, área foliar específica,...) determinan algún efecto en la función ecosistémica, tales como: ciclo biogeoquímico, producción primaria neta o biomasa(Walker *et al.* 1999).

1.4. Caracterizar el ecosistema por tipos funcionales

Un diferente sistema de clasificación consiste en agrupar las especies por los tipos funcionales. El concepto de tipo funcional propone que las especies

pueden ser agrupadas acorde con similares respuestas al ambiente y efectos comunes en los procesos ecosistémicos (Lavorel y Garnier 2002). Sin embargo, se presenta el mismo problema que con los grupos funcionales: ¿cómo relacionar la respuesta de la especie con su efecto en el ecosistema?

Una primera aproximación a esta pregunta consiste en analizar los atributos de las especies. Seguiremos, entonces, la definición dada por Mc Intyre y Lavorel (2001) en la que se define como atributo a todo carácter o rasgo que describe una planta, por ejemplo, el tamaño o la forma de la hoja. Los atributos que determinan de manera directa la forma en que estas plantas influyen en la función ecosistémica son los atributos “duros”, tales como: rango de crecimiento, tasa de transpiración, reutilización o realocución de nutrientes,... Mientras que, los caracteres vegetales que indirectamente determinan los atributos funcionales, como son: el tamaño de la hoja, el área específica foliar, el cociente de nitrógeno,..., constituyen los atributos “blandos” (tabla 1.3).

Soft trait	Mechanism and corresponding hard traits			
	Environmental response		Ecosystem effect	
	Nutrients	Fire	Primary productivity	Flammability
<i>Whole plant</i>				
Growth form	Absorption: rooting depth Decomposition: lignin content	Avoidance: plant/bud height (physical escape), phenology (temporal escape) Regeneration: strategy (resprout vs. seed)	C stock: standing biomass Resource capture: standing biomass Growth: growth rate	Water status: access to deep water
Life span		Tolerance: longevity		
Maturation age		Regeneration		
Period of photosynthetic activity		Avoidance: phenology	Light capture	
Mass of underground reserves		Tolerance: resprouting ability	C stock: carbon sink	
<i>Whole shoot</i>				
Shoot height		Avoidance: physical escape	C stock: standing biomass Light capture	Fire spread Competition: stand structure
Canopy architecture		Avoidance: physical escape	Light capture: leaf area index (LAI) C fixation: whole-plant instantaneous photosynthetic rate Growth: growth rate	Water stress: LAI Fire spread Microclimate in understorey: LAI Allocation: fuel size distribution
Bark thickness		Tolerance: tissue protection		
<i>Leaf</i>				
Specific leaf area (SLA)	Conservation: residence time Decomposition: lignin content Growth: growth rate	Tolerance: resprout RGR Regeneration: seedling RGR	C fixation: leaf instantaneous photosynthetic rate	
Dry matter content	Conservation: residence time Decomposition: lignin content?		Growth: growth rate	Tissue composition: water content Water status: osmotic potential (drought tolerance)
N concentration	Conservation: residence time Decomposition: C : N ratio	Tolerance: resprout RGR Regeneration: seedling RGR	C fixation: leaf instantaneous photosynthetic rate Growth: growth rate Allocation: C : N ratio?	Allocation: fuel size distribution?
Leaf life span	Conservation: residence time	Tolerance: resprout RGR Regeneration: seedling RGR	C fixation: cumulated photosynthesis Growth: growth rate	
Leaf phenology		Avoidance: timing of leaf shedding	C fixation: cumulated photosynthesis	
Photosynthetic pathway			C fixation: leaf instantaneous photosynthetic rate	
Natural ¹⁵ N abundance	Absorption: root distribution			Water status: access to deep water?
<i>Root</i>				
Rooting depth	Absorption: root distribution, root length	Tolerance: resprouting ability	C stock: root mass	Water status: access to deep water?
Specific root length	Absorption: instantaneous absorption rate		C and nutrient uptake: specific absorption rate Growth: growth rate	
Process of N capture	N capture: N _i fixation/N absorption		C and nutrient uptake: specific absorption rate Growth: growth rate	

Tabla 1.3: Atributos de las especies. En la columna de la izquierda aparecen los atributos “blandos” mientras que en las siguientes columnas aparecen los atributos “duros”, directamente relacionados con la función ecosistémica, en Lavorel y Garnier 2002.

Desventajas de agrupar las especies por tipos funcionales

Sin embargo, trabajar con tipos funcionales presenta algunos inconvenientes. Por un lado, estudiar la diversidad funcional de un ecosistema requiere del estudio de todas las especies del ecosistema. Pero, sin duda, el mayor problema aparece en el momento en que se seleccionan los atributos con los que se agrupan las especies (Epstein *et al.* 2001), en vista de que no se cuantifican directamente los atributos relacionados con el funcionamiento del ecosistema (como son :la biomasa, productividad, descomposición), sino que se hace una estimación a partir de atributos que no miden directamente funcionalidad (como son: tamaño foliar, área foliar específica, profundidad de las raíces, color, cociente nitrógeno/lignina,...). Aún así, esta relación entre atributos directa e indirectamente relacionados con la diversidad funcional de un ecosistema no está clara, y se puede caer en errores, como apuntan Walker y Langridge (2002).

2. Las clasificaciones vegetales en los páramos andinos

2.1. ¿Por qué no se adapta la clasificación de Raunkiaer?

De las diferentes clasificaciones vegetales presentadas anteriormente, la más utilizada para describir la vegetación de los páramos andinos (Venezuela, Colombia, Ecuador y Norte de Perú) corresponde con las formas de vida (Cuatrecasas 1968, Vareschi 1970, Monasterio 1980b, Hofstede 1995).

En las regiones templadas, existen fuertes oscilaciones térmicas a lo largo del año, distinguiéndose una estación fría (el invierno) desfavorable para el crecimiento vegetal, en la que la vegetación entra en un estado de latencia, paralizando en muchas ocasiones su metabolismo e invirtiendo parte de su energía en yemas latentes, hasta la estación favorable (la primavera) donde se reinicia el crecimiento vegetativo. Esta estacionalidad anual permitió agrupar las especies por formas de vida, en función de la altura de las yemas de reemplazo (Raunkiaer 1934).

Sin embargo, en ecosistemas de alta montaña tropical, las temperaturas mínimas ocurren en la madrugada, seguidas de un rápido ascenso en las primeras horas de luz (Coe 1967, Sarmiento 1986, Rundel 1994). La estación desfavorable que corresponde al invierno en las regiones templadas, ocurre en el trópico frío cada noche (Monasterio 1983), razón por la que no podemos hablar de yemas latentes (“rest buds”) y aún menos, ordenar la vegetación en función de esta variable.

La clasificación de formas de vida propuesta por Raunkiaer para regiones templadas no se adaptaba a las condiciones de la alta montaña tropical, donde las diferencias térmicas diarias son mayores que las oscilaciones térmicas a lo largo del año, por lo que, Hedberg (1964) propuso clasificar la flora afroalpina en cinco formas de vida: rosetas caulescentes, rosetas acaules, gramíneas en macolla, arbustos esclerófilos y cojines, en función de caracteres morfológicos de las especies (figura 1.3).

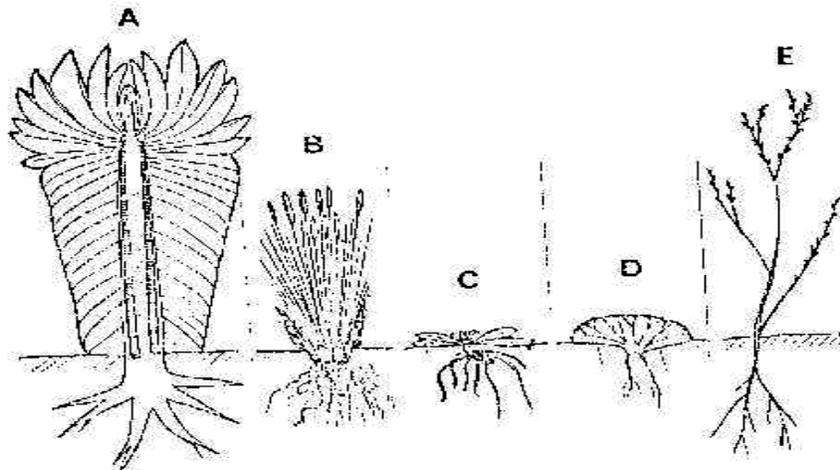


Figura 1. 3. Clasificación de la vegetación en cinco formas de vida para la flora afroalpina (Hedberg 1964): Rosetas caulescentes (a), gramíneas en macolla (b), rosetas acaules (c), cojines y cojines de rosetas (d) y arbustos esclerófilos (e).

Las rosetas caulescentes, también llamadas *plantas en roseta* o *caulirósulas* (Cuatrecasas 1968), presentan una roseta de hojas largas y lanceoladas con un único meristema apical, rodeado por una capa de primordios foliares (hojas no fotosintetizadoras), con o sin movimientos nictinásticos, que protegen la yema de las heladas nocturnas (Smith 1974). La roseta se eleva sobre un tallo aéreo con una médula central parenquimatosa que funciona de reservorio de agua (Goldstein *et al.* 1984; Rada *et al.* 1985), rodeada por una densa capa de

hojas marcescentes (Smith 1979, Goldstein y Meinzer 1983) que, además, mantienen en equilibrio la parte aérea de la caulirósula (Hauman 1935). Algunos ejemplos de rosetas caulescentes en la flora afroalpina, son los géneros *Dendrosenecio* y *Senecio* (Hedberg 1964, Beck 1986, Mabberley 1986), mientras que en los páramos andinos destaca el género *Espeletia* con numerosas especies (figura 1. 4) (Cuatrecasas 1968, 1979, Vareschi 1970, Monasterio 1980b).

Las gramíneas en macolla tienen varios meristemas de crecimiento protegidos bajo una almohadilla de hojas verdes, filiformes y rígidas, a veces, coriáceas, donde se acumula gran cantidad de necromasa foliar. A esta capa de necromasa foliar se le ha atribuido una función crioprotectora, además de actuar como una esponja de agua que minimiza las pérdidas por evaporación y mantiene la humedad durante los meses de la época seca (Hofstede 1995a). En la región afroalpina, Hedberg (1964) incluye en este tipo biológico a los géneros: *Festuca*, *Poa*, *Agrostis* y *Carex*, mientras que en los páramos andinos dominan las gramíneas: *Calamagrostis*, *Cortaderia* y *Festuca*.

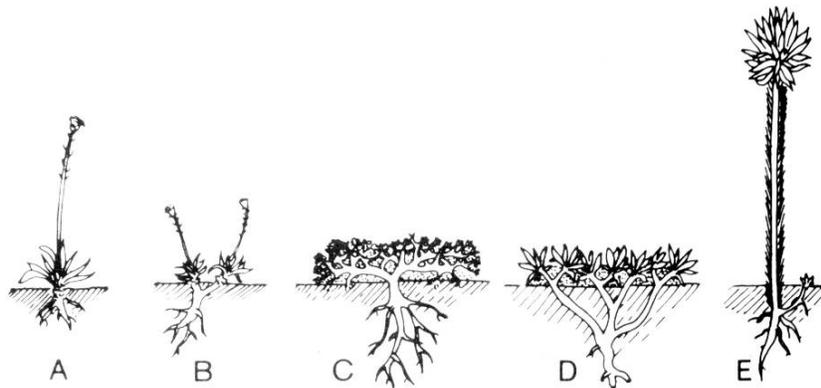


Figura 1. 4: Plantas en roseta en los páramos andinos: a, b, c, rósulas; d, criptofrutex; e, caulirósulas, al que pertenece el género *Espeletia*, según Cuatrecasas (1968).

Las rosetas acaules presentan una roseta de hojas verdes pegada a la superficie del suelo. Las hojas verdes se disponen de manera radial, de manera que la energía se distribuye en órganos subterráneos (tallos subterráneos, rizomas o raíces), al igual que las reservas de agua. En el Este de África hay numerosos géneros, como: *Ranunculus*, *Oreophyton* y *Haplocarpha* (Hedberg 1964) mientras que en los páramos andinos se

encuentran los géneros: *Plantago*, *Wernerya*, *Oritrophium*, *Hypochoeris* y *Caulimalva* (Ramsay 1992).

La forma de vida en cojín forma una almohadilla vegetal con un notorio crecimiento radial sobre la superficie del suelo. Contiene gran cantidad de ramas, con internudos cortos, que terminan en una roseta de hojas verdes. Las yemas de crecimiento se encuentran en el interior de la almohadilla, protegidas bajo una capa de necromasa foliar. Ocupan áreas de suelo desnudo, sujetas a procesos de congelamiento y descongelamiento diario (Armesto *et al.* 1980). En la flora afroalpina aparecen sólo cinco especies, posiblemente relacionado con la insularidad de las montañas del este de África, estas son: *Agrostis sclerophylla*, *Sagina afroalpina*, *Swertia subnivalis*, *Myosotis keniensis* y *Haplocarpha ruppellii* (Hedberg 1964). Mientras que en la región andina, aparecen numerosas especies, algunas de las cuales pertenecen a los géneros: *Azorella*, *Aciachne*, *Arenaria*, *Disticha* y *Oreobolus* (Hedberg y Hedberg 1979; Sarmiento 1987; Ramsay 1992).

Por último, Hedberg describe a los arbustos esclerófilos que, a diferencia de los arbustos de regiones templadas, son siempreverdes, no caducifolios, con hojas rígida, más o menos coriáceas y, a menudo, revolutas. Algunos géneros afroalpinos son: *Protea*, *Hypericum*, *Thesium*, *Alchemilla* y *Adenocarpus*. Y entre los géneros andinos se encuentran: *Hypericum*, *Valeriana*, *Hesperomeles* y *Baccharis* (Hedberg y Hedberg 1979), de diferente origen tropical y extratropical (Willis 1966).

2.2. La vigencia de la clasificación de Hedberg

Es importante señalar que las cinco formas de vida definidas por Hedberg se repiten como un patrón común en la ecoregión del trópico frío, en diferentes especies en cada una de las comunidades vegetales, lo que pone de manifiesto que las formas de vida representan diferentes estrategias adaptativas de la especies al medio (Monasterio 1986). Aunque en la mayoría de los trabajos realizados en los páramos andinos, se utilizan las mismas

formas de vida que Hedberg definió para la flora afroalpina, algunos autores amplían esta clasificación:

En los páramos andinos venezolanos, Vareschi (1970) utiliza el término de biotipo para referirse a las distintas formas de vida. Comparte con la clasificación de Hedberg (1964): las caulirrósulas, las plantas en cojín, las plantas en macolla, los arbustos enanos y las plantas arrosietadas. Incluye como nuevos biotipos, los siguientes: las plantas en espaldera que son arbustos que se ramifican sobre la superficie del suelo, como: *Pernettya*, *Eugenia* o *Hesperomeles*, las plantas en ramilletes de florones que se caracterizan por asignar más energía a la parte reproductiva, como *Draba* y *Genciana*, y dos biotipos de regiones templadas, como son los geófitos y los terófitos de la clasificación de Raunkiaer.

En los páramos colombianos, Troll (1968) incorpora una clasificación de arbustos en función de la morfología foliar y caracteres leñosos, en: esclerófilos siempreverdes, siempreverdes, macrófilos, con hojas pubescentes y semi-leñosos.

Finalmente, Ramsay (1992) amplía la clasificación de formas de vida para los páramos ecuatorianos (bajo fuerte disturbio: pastoreo y quema) al incluir los elementos extratropicales que Hedberg no consideró. Divide la forma de vida rosetas caulescentes en: rosetas monocárpicas, aquellas que no presentan tallo aéreo como las *Puyas*, y rosetas policárpicas como las *Espeletia*. Los arbustos los divide por la forma de crecimiento en: erectos y postrados, como *Valeriana* y *Pernettya*. Y, por último, divide las hierbas en erectas, postradas y trepadoras, al que pertenecen los géneros: *Bartsia*, *Geranium* y *Vicia*, respectivamente.

2.3. El modelo de roseta monocaule (*Corner's*) en el género *Espeletia*

La propuesta de modelos arquitectónicos, aún cuando es más acertada en ambientes tropicales (Hallé *et al.* 1978) sólo ha sido desarrollada por Monasterio (1986) para las rosetas gigantes del género *Espeletia*,

concretamente en las especies *Espeletia timotensis* y *Espeletia spicata*, donde la autora encuentra en estas especies un claro ejemplo del *modelo de Corner's* caracterizado por presentar un único meristema apical (figura 1.2). El eje de crecimiento apical o dominante presenta yemas laterales a partir de las cuales se forman las estructuras reproductivas, estas se activan de manera asincrónica a lo largo del ciclo de vida del individuo, lo que explica que la mayoría de los eventos reproductivos en rosetas policárpicas sea un fenómeno polianual (Smith y Young 1982, Estrada y Monasterio 1991).

El *modelo de Corner's* constituye un modelo de crecimiento infinito, en el que las hojas se disponen de manera helicoidal sobre el eje de crecimiento, insertándose directamente sobre el tallo aéreo (figura 1. 5). Sin embargo, el crecimiento se ve impedido a una determinada altura, a partir de la cual el individuo es susceptible de caer y morir, lo que explica la alta mortalidad en individuos adultos de *Espeletia spicata* en páramos venezolanos (Estrada y Monasterio 1988).

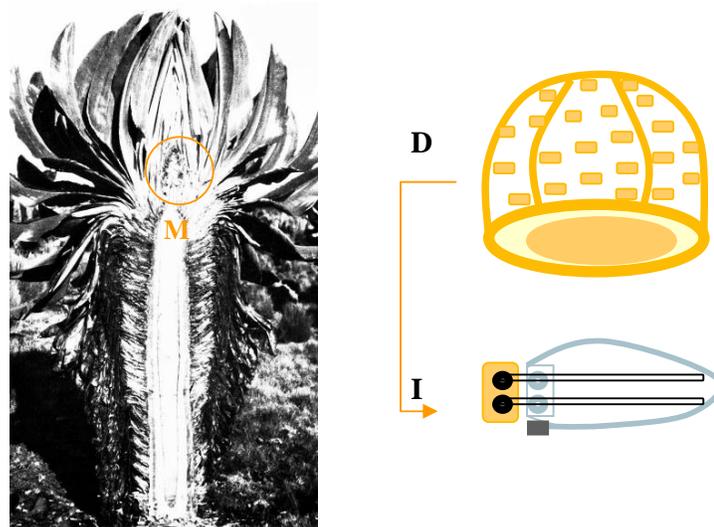


Figura 1. 5: Modelo arquitectónico de Corner's en rosetas caulescentes. M: Meristema apical, D: disposición foliar helicoidal, I: Inserciones florales en el eje principal, interpretado a partir de Monasterio (1986).

El *modelo arquitectónico de Corner's* aparece ya durante el Terciario (helechos arborescentes) y se repite durante el Cuaternario (holoceno) en familias florísticas de reciente evolución como las *Asteraceas*, *Cactaceas* o *Euphorbiaceas* (Corner).

2.4. Secuencia de diferentes formas de vida durante la sucesión

El agrupamiento de la vegetación por grupos funcionales en páramos andinos ha sido poco documentada. La mayoría de los trabajos realizados en los páramos Venezolanos parten de las formas de vida descritas con anterioridad: Goldstein *et al* 1985a, Rada 1993, Monasterio y Sarmiento 1991, Meinzer *et al.* 1994, Rundell *et al.* 1994. Algunos trabajos sobre la estructura espacial de las especies parameras, se refieren al cambio en la composición vegetal en las diferentes etapas serales a lo largo de una sucesión secundaria en el páramo andino (Sarmiento *et al.* 2003, Llambí *et al.* 2004), donde se observa que en las etapas serales tempranas abundan especies ruderales como *Rumex acetocella* y, aunque algunas especies dominantes como *Espeletia schultzii* e *Hypericum laricifolium* logran colonizar en las primeras etapas serales, no son dominantes hasta etapas sucesionales tardías (Sarmiento *et al.* 2003), presentando características de especies estrés tolerantes (Grime 1987).

3. Planteamiento de estudio

Por lo tanto, **es necesario elaborar** una clasificación de las especies del páramo andino, agrupadas en principio por formas de vida (rosetas caulescentes, rosetas acaules, cojines, gramíneas en macolla, arbustos esclerófilos, hierbas y gramíneas) en función de un conjunto de variables que tipifiquen la vegetación, al igual que propone Raunkiaer (1934) para las regiones templadas y frías.

El éxito de la clasificación de Raunkiaer estriba en que un único carácter califica verdaderamente la importancia de la especie en la organización del ecosistema (Margalef 1998). En su forma primitiva, los tipos biológicos de Raunkiaer son una expresión del clima. De manera que, si las especies de una comunidad vegetal se clasifican por tipos biológicos, y el resultado se expresa en porcentajes sobre el número total de especies, se obtiene el espectro de la comunidad, que define inmediatamente el clima al que está adaptado (Stanley 1950).

Por lo tanto, profundizar en la ritmicidad climática (diaria, anual y polianual) de los páramos andinos, nos permitirá identificar cuáles de estas variables ambientales son limitantes para el desarrollo vegetal y cómo responde la vegetación paramera a estos cambios con diferentes estrategias adaptativas (Monasterio 1986).

Estructura de la tesis

A continuación, se presenta el marco teórico de este trabajo, en el que trataremos de indagar en diferentes cuestiones de interés. Por un lado, se analiza cómo funciona el páramo andino (ritmicidad ambiental, limitantes ecológicos y respuestas adaptativas de las especies) lo que nos permitirá identificar algunos rasgos tipológicos de la vegetación paramera, que constituirán las variables de estudio de este trabajo. Y por otro lado, presentamos información sobre los humedales andinos que han sido elegidos como área de estudio. Esta información nos permitirá, entonces, plantear los objetivos e hipótesis de estudio.

II. Marco teórico

4. Escalas de trabajo: La ritmicidad del páramo andino

4.1. El ritmo diario

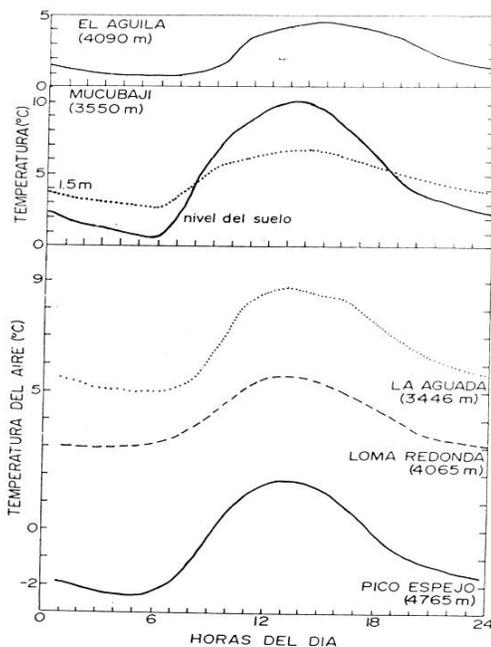
La isoterma anual en la alta montaña tropical se refleja en el crecimiento continuo de la vegetación a lo largo del año (Beck *et al.* 1980, Smith 1981, Beck *et al.* 1984, Estrada 1983), sin embargo, habría que considerar la ritmicidad diaria, anual y polianual de la vegetación y definir cómo se ajustan las formas de vida del páramo andino a las pulsaciones térmicas, micro y mesoclimáticas.

El trópico frío que corresponde con la ecoregión tropical entre 10° LN y 10° LS, por encima de los 3000 m (aunque el límite altitudinal cambia según las particularidades regionales), se caracteriza por presentar una isoterma anual con fuertes oscilaciones térmicas diarias (Monasterio 1983). (Figura 1.6)



Figura 1.6: Localización geográfica del trópico frío, entre los 10 °LN y 10 °LS, al que pertenecen los páramos de los Andes Ecuatoriales y el piso afroalpino de las montañas del este de África.

Los ciclos de congelamiento nocturno y descongelamiento diurno, actúa generando una fuerte presión selectiva sobre las especies que han desarrollado diferentes mecanismos de evasión y tolerancia frente a las bajas temperaturas (Beck *et al.* 1982, Goldstein *et al.* 1985a, Rada *et al.* 1985, Rada *et al.* 1987, Azócar *et al.* 1988, Beck 1994). La respuesta de las especies al medio depende del ambiente en el que viven y se desarrollan, de manera que en hábitat donde las temperaturas no descienden de 0 °C, la vegetación tiende a presentar mecanismos evasores y en zonas donde las temperaturas descienden bajo 0 °C, las estrategias de las especies están más orientadas a mecanismos de tolerancia (Azocar 1988, Squeo *et al.* 1991).



Notables diferencias térmicas ocurren a lo largo de un ciclo diario, acentuándose en unas pocas horas, en la madrugada y en las primeras horas del día (figura 1.7). Las temperaturas empiezan a ascender desde las primeras horas de la mañana, teniendo su máximo a las 14.00 p.m. y manteniéndose positivas hasta las 18.00 p.m., cuando descienden paulatinamente hasta alcanzar temperaturas congelantes entre las 4.00 y 5.00 a.m. (Hedberg y Hedberg 1979, Monasterio 1980b). Estas diferencias térmicas diarias se acentúan cuando existe un periodo seco porque hay mayor radiación durante el día y mayor pérdida de calor por la noche. Y son más notables sobre la superficie del suelo donde se han registrado temperaturas de 40 °C diurnas y -10 °C nocturnas (Goldstein *et al.* 1985 a). Por lo tanto, en páramos con estacionalidad hídrica, las oscilaciones térmicas diarias entre la época húmeda y seca pueden variar entre 2 y 4 °C (Azocar *et al.* 1988).

Figura 1.7: Oscilaciones térmicas diarias en los Andes venezolanos, según Nieto y Arroyo (1968) y González (1971) en Monasterio (1980b).

Un buen indicador del ritmo de crecimiento de una planta son los meristemas o yemas responsables del crecimiento y diferenciación celular, en ocasiones rodeados de hojas especializadas (primordios foliares) que protegen a la yema de las condiciones adversas del ambiente. En las caulirósulas o rosetas gigantes del páramo, el crecimiento vegetativo depende de un meristema apical protegido por gran número de primordios foliares (Smith 1974), definido por Hedberg (1964) como yema “nocturna”, mientras que la formación de los ejes sexuales depende de yemas axilares que se reactivan cada varios años (Smith y Young 1982, Beck 1986, Estrada y Monasterio 1991), recordando el típico modelo de árbol monocaule (figura 1. 2).

Otro indicador de la ritmicidad diaria en el páramo andino, son los potenciales hídricos, íntimamente relacionados con los procesos fotosintéticos de asimilación de carbono, transpiración y conductancia estomática de las plantas. En las horas de mayor insolación, cuando puede existir un pequeño estrés hídrico e incrementa la demanda evaporativa, los potenciales hídricos se hacen más negativos, recuperándose en las horas de menor insolación (Mora-Osejo 2001). La vegetación puede tener diferentes estrategias adaptativas para mantener el turgor celular, como son: los órganos de almacenaje (médula, nerviación foliar, tejidos especializados,...), las estructuras de resistencia a pérdidas de vapor (carácteres estabilizantes de la capa límite, tipo de envoltura en la epidermis, elasticidad de las paredes celulares,...) o el riguroso control estomático (Goldstein *et al* 1984, Meinzer *et al* 1994, Mora-Osejo *et al* 1995). La regulación hídrica varía en cada especie y en los diferentes estados vegetativos (plántula, juvenil, adulto), de forma que las estrategias empleadas por las plántulas pueden variar considerablemente con respecto al adulto en una misma especie (Goldstein *et al* 1985b, Orozco 1986, García y Rada 2002).

4.2. La ritmicidad anual

El crecimiento de las plantas del páramo andino, con excepción de algunas hierbas y gramíneas anuales (ej. *Rumex acetosella* y *Lupinus meridianus*) (Sarmiento *et al.* 2003), es continuo a lo largo del año, presentándose pequeñas diferencias en los páramos con estacionalidad hídrica, mayores en la época húmeda donde incrementan los montos de precipitación y disminuyen los potenciales de evapotranspiración como consecuencia de la alta nubosidad (Mora-Osejo 1995). En las rosetas gigantes *Senecio* y *Espeletia* para la flora afroalpina y los páramos de Venezuela, respectivamente, se han reportado diferencias en los valores de la tasa de crecimiento foliar entre época húmeda y seca, que no llegan a modificar el promedio interanual (Beck *et al* 1980, ob. cit 1984, Estrada 1983). También, se han descrito diferentes valores en las tasas de crecimiento radicular en plantas de los páramos húmedos colombianos (Sánchez 1989), donde existe una estrecha relación entre la disponibilidad de agua y algunos rasgos morfológicos de las raíces, como son el diámetro o largo radicular.

La estacionalidad hídrica está íntimamente relacionada con la térmica, ya que al disminuir la nubosidad en el periodo seco aumenta el número de días con heladas (Rundel 1994), con el consecuente descenso del crecimiento vegetativo. Por lo que, existe una ritmicidad anual mediada en el crecimiento foliar y radicular anual de la vegetación, favorable en la época lluviosa donde el balance hídrico es positivo, y las tasas de asimilación de CO₂ y conductancia estomática incrementan (Rada 1993).

La ritmicidad anual del páramo andino varía en relación con caracteres endógenos de las especies, como son: edad, caracteres arquitectónicos y aspectos morfológicos de los individuos. Por ejemplo, la producción foliar en individuos de dos especies del género *Espeletia* es mucho menor en los estadios de plántula y juvenil, lo cual está relacionado con el deficitario desarrollo de un médula que actúe como reservorio de agua, médula que sí está presente en los estadios adultos de las especies (Goldstein *et al* 1985b,

Orozco 1986, Estrada *et al.* 1991), donde incrementa la tasa de producción foliar (Estrada 1983).

Por lo tanto, la ritmicidad anual (en la tasa de crecimiento) en rosetas caulescentes puede medirse en función de la capacitancia relativa de los tallos, que es una medida del uso eficiente que hacen del agua las plantas frente a un estrés hídrico puntual (Goldstein *et al* 1984, Orozco 1986, Meinzer *et al* 1994b). En las gramíneas en macolla o cojines, el uso eficiente del recurso hídrico combina la tasa fotosintética y el gasto hídrico foliar, para lo cual pueden utilizar caracteres morfológicos de las hojas, tales como: xeromorfa, capa límite, tejidos almacenadores de agua, pubescencia (Meinzer y Goldstein 1985, Meinzer *et al* 1994a), estomas o diferentes tipos de envolturas epidérmicas (mesomórficas, hemixeromórficas y holoxeromórficas) (Mora- Osejo 2001).

Por lo que, la ritmicidad anual se define en función de la estacionalidad hídrica, donde cada especie puede presentar ritmos de crecimiento propios, mientras que son las oscilaciones térmicas diarias las responsables de marcar los ritmicidad diaria.

4.3. Los ritmos polianuales de las poblaciones vegetales

Pero ni el ritmo diario ni el anual explican todo el ciclo vital de las plantas, ya que la reproducción no sigue un ritmo diario y no necesariamente seguirá un ritmo anual. En algunas especies el patrón fenológico puede interpretarse como estacional (Alvim 1964, Monasterio y Sarmiento 1976), es decir, aunque el evento reproductivo de la población es anual, en cada individuo es interanual, es el caso de las especies *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis* donde los individuos que se reproducen en un primer evento no son los mismos que se reproducen en los siguientes años (Smith y Young 1982, Monasterio 1986, Estrada y Monasterio 1991).

Los fenorritmos, definidos como la secuencia en las fases vegetativa y reproductiva de la vegetación, pueden ser indicadores de los recursos de la planta porque si la disponibilidad energética no es óptima, no acontece la

reproducción. Harper (1977) introduce el término de asignación de biomasa para explicar cómo las proporciones de producción destinadas a la reproducción cambian con las condiciones ambientales. La reproducción y crecimiento vegetativo son procesos que compiten por la cantidad de recursos disponibles y que en diferentes hábitat, está favorecido por los distintos patrones de asignación de biomasa y nutrientes (Sarmiento 1987). De hecho, se han encontrado diferencias en la distribución de la fitomasa en los diferentes compartimientos vegetales en especies de diferentes estadios sucesionales en el páramo andino (Berbesi 1990, Sarmiento *et al.* 2003).

Es difícil establecer una relación entre los ritmos de la vegetación observados y los factores externos. Esto resulta más evidente en condiciones tropicales, donde los pulsos ambientales señalan sutiles variaciones estacionales. De los cinco pulsos ambientales establecidos por Alvim (1964), los más importantes en el trópico frío son: la termoperiodicidad diaria que puede oscilar entre los 10-13 °C en la época seca y entre 7-9 °C en la época lluviosa, la insolación que aumenta en altitud y el hidroperiodismo anual, con dos periodos claves en el cambio de humedad en el suelo. Sin embargo, es importante puntualizar que no es la sumatoria de los factores ambientales sino la sincronización de los mismos el agente de control.

Por lo que, podemos considerar los fenorritmos como herramientas que junto con los caracteres arquitectónicos de la planta, los modelos de asignación de biomasa y la regulación hídrica, proveerán una buena información de cuales son las estrategias adaptativas de las especies al páramo andino.

5. Variables de estudio: ¿Cómo responden las especies a la ritmicidad del páramo andino?

El principal limitante ecológico del Trópico Frío es el térmico, íntimamente relacionado con el hídrico, ya que las bajas temperaturas nocturnas pueden llegar a congelar el agua en la superficie del suelo haciéndola no disponible para la vegetación e impidiendo la absorción como consecuencia de la baja

permeabilidad de las raíces (Goldstein *et al* 1985a, Orozco 1986). En los páramos andinos, la presencia de heladas sólo durante la noche, definida con anterioridad como la ritmicidad diaria del trópico frío, permite que la vegetación no detenga su crecimiento vegetal (periodo de latencia) como ocurre en las regiones templadas y frías (Beck *et al.* 1984).

Otro limitante ecológico en el crecimiento de la vegetación paramera es la estacionalidad hídrica que tiene lugar en páramos con estacionalidad hídrica, donde existe una época seca de 3-6 meses con un monto de lluvias casi nulo, con el consecuente incremento de las heladas nocturnas (Sarmiento 1986). La nubosidad en la época húmeda puede constituir un limitante ecológico en las tasas de expansión y crecimiento foliar por la falta de radiación solar, por lo que, las especies han dirigido sus respuestas hacia una maximización de la captación lumínica e incremento de la temperatura foliar (Meinzer *et al* 1994a). Estas especies también presentan mecanismos adaptativos para protegerse del exceso de radiación solar durante la época seca, como son la fotoinhibición y el fotodaño celular (Smith y Young 1987).

Por último, uno de los limitantes ecológicos menos estudiado ha sido la disponibilidad de nutrientes para el crecimiento vegetal de las especies, tales como: nitrógeno, fósforo, calcio y potasio. Debido al origen y a la formación de los suelos andinos en Venezuela, así como a su geomorfología modelada en interfases más frías (periodos glaciales) y más cálidas (periodos interglaciales) (Schubert 1979), los suelos andinos presentan una clara oligotrofia (Malagón 1982), donde se ha observado una baja disponibilidad de nutrientes para las plantas a lo largo de la sucesión (Llambí y Sarmiento 1998), por lo que, las especies deben sintetizar sus propias estrategias para economizar nutrientes (Garay *et al* 1982, Sarmiento 1984, Monasterio y Sarmiento 1991).

En conclusión, las especies parameras deben soportar, durante el día, altas diferencias térmicas y un corto estrés hídrico en las primeras horas de la mañana, cuando el agua no está disponible para las plantas (Goldstein *et al* 1985a). Durante el año, alta radiación solar y estrés hídrico en la época seca y alta nubosidad en la época húmeda; esto en páramos con estacionalidad

hídrica. Además de economizar los pocos nutrientes disponibles (Monasterio y Sarmiento 1991). En muchas ocasiones, el costo ambiental se refleja en lentas pero constantes tasas de crecimiento foliar (Estrada 1995). Las respuestas de las especies parameras se explican en las diferentes estrategias adaptativas de la vegetación, que podemos agrupar en: estrategias adaptativas frente al estrés térmico, estrategias adaptativas frente al estrés hídrico y estrategias adaptativas al medio oligotrófico.

5.1. Las estrategias adaptativas a las bajas temperaturas

Algunas estrategias adaptativas al **estrés térmico** (heladas nocturnas) son:

a. *La protección de las yemas de crecimiento*: Las rosetas gigantes protegen la yema apical con numerosos primordios foliares (Hedberg 1964, Smith 1974). En las gramíneas en macolla, las temperaturas generalmente no bajan por debajo de 0 °C dentro de la almohadilla vegetal, por lo que, la capa de hojas muertas filiformes protege a las yemas apicales de las heladas nocturnas (Beck 1994, Hofstede 1995b). Las rosetas acaules entierran el meristema apical bajo los primeros centímetros del suelo (Ramsay 1992, Körner 1999), como si fueran troncos enterrados (Rawitscher y Rachid 1946). Esta última forma de vida puede aparecer asociada con ambientes hídricos contrastantes como son el desierto periglacial y los humedales andinos, donde el agua actúa como un crioprotector tisular (Mora-Osejo, comunicación personal). En los arbustos esclerófilos se han observado aceites o sustancias mucilaginosas protegiendo las yemas que, además, se esconden a modo de criptas dentro de los tallos lignificados (Estrada, comunicación personal). Por último, en la forma de vida en cojín, la estructura compacta les permite mantener el calor acumulado durante el día en la interfase aire-suelo, gracias a la resistencia que le proporciona la arquitectura foliar (Korner y Morales 1979, Armesto *et al* 1980), donde no se han demostrado pérdidas por calor convectivo (Meinzer y Goldstein 1985).

b. *El sobreenfriamiento de los tejidos foliares*: Constituye una estrategia de evasión a las bajas temperaturas que, a diferencia de los mecanismos

tolerantes, consiste en prevenir la formación de núcleos de hielo, mediante el incremento de los potenciales osmóticos y la reducción del espacio intercelular. Se han registrado estrategias de sobreenfriamiento en las hojas de las rosetas gigantes del género *Espeletia* donde existe una clara reducción de los tamaños celulares e intercelulares (Goldstein *et al* 1985a, Rada *et al* 1987, Azócar *et al* 1988).

c. Aislamiento térmico en órganos que almacenan agua: En rosetas gigantes existe una gruesa capa de hojas marcescentes que protegen al tallo o médula parenquimatosa que sirve de reservorio de agua (Hedberg y Hedberg 1979). Cuando se elimina la cubierta de material vegetal senescente, el individuo muere en menos de tres o cuatro meses debido a que se inhibe la recarga hídrica de la médula (Smith 1979, Ramsay 1992). De igual manera, en rosetas enanas se ha descrito un rizoma o tallo subterráneo que pudiera jugar un doble papel al almacenar y regular los recursos hídricos en la planta (Monasterio 1979).

d. Incremento de la resistencia en la arquitectura foliar: La forma de vida en cojín se extiende sobre la superficie del suelo donde tienen lugar las mayores oscilaciones térmicas y la menor incidencia del efecto del viento, lo que disminuye las pérdidas por evaporación foliar (Korner y Morales 1979), permitiendo un mejor balance térmico foliar y en consecuencia, incrementa la tasa de asimilación de carbono (Meinzer *et al.*1994).

e. Disposición de las hojas: En las rosetas gigantes, las hojas en espiral favorecen el balance energético y la tasa de asimilación foliar (Meinzer *et al* 1994, Monasterio y Sarmiento 1991). Además, la existencia de una roseta de hojas basales puede funcionar como amortiguador térmico como se ha comprobado para las rosetas del género afroalpino *Lobelia* (Beck 1994).

5.2. Las respuestas adaptativas al estrés hídrico

Entre las estrategias adaptativas al **estrés hídrico** (agua no disponible en las primeras horas de la mañana y, en los paramos con estacionalidad hídrica, estrés hídrico en el periodo menos favorable), se pueden mencionar:

a. Almacén y transporte de agua en los tejidos foliares: Estudios realizados en rosetas gigantes, demuestran que el tallo presenta una médula parenquimatosa que almacena agua (Goldstein *et al* 1984, Goldstein *et al.* 1985b). El tallo al estar directamente conectado con las hojas en la parte más gruesa, permite la rápida difusión del agua en las horas de la mañana, cuando el estrés hídrico en el suelo es mayor (Mora-Osejo *et al* 1995). Orozco (1986) midió la capacidad de almacenar agua en reservorios de tres especies de plantas juveniles de rosetas gigantes: *Espeletia timotensis*, *Espeletia spicata* y *Espeletia moritziana*, encontrando que los potenciales se mantenían positivos durante horas tras cortar el sistema radicular, por lo que, debería existir otro tipo de mecanismo en el control hídrico como el almacenaje de agua en las nervaduras foliares a nivel tisular o celular. Carlquist (1994) encuentra similitudes anatómicas en los tallos en las rosetas gigantes de los géneros *Espeletia*, *Lobelia* y *Dendrosenecio*, cuyas características del xilema (haces vasculares individuales, diámetro y número de los vasos xilemáticos por mm²) son típicos de plantas mesomórficas donde es más importante el flujo que el almacén hídrico. Hofstede (1995) para los páramos centrales de Colombia, concluye que el contenido de agua disponible en el suelo en la época seca disminuye a la mitad en los páramos quemados, por lo que, la capa de necromasa de las gramíneas en macolla juega un importante papel en el almacenaje y recarga de agua en el suelo.

b. Morfología y anatomía foliar. Mora-Osejo *et al.* (1995) encontraron que el uso eficiente del agua en especies de diferentes formas de vida en los páramos húmedos Colombianos, tiene lugar en las hojas donde se combinan: caracteres xeromórficos, caracteres estabilizantes de la capa límite, tejidos almacenadores de agua, caracteres estomáticos y diferentes tipos de envolturas epidérmicas (mesomórficas, hemixeromórficas y holixeromórficas), pero estos caracteres

morfológicos no agrupan las especies por forma de vida. Mientras que Carlquist (1994) diferencia especies de cada forma de vida en relación con la anatomía del sistema de transporte: haces independientes en las rosetas gigantes o traqueidas vasimétricas en los arbustos esclerófilos.

c. Potenciales hídricos menos negativos durante la estación desfavorable: El principal mecanismo regulador de los potenciales hídricos de la planta, se encuentra en las cavidades estomáticas (Mora –Osejo 2001). En los páramos con estacionalidad hídrica, existen marcadas diferencias en los potenciales hídricos foliares entre la época húmeda y seca (Rada 1993). Por lo general, los potenciales hídricos son más negativos en la época seca, pero hay notables excepciones, como se ha observado en *Espeletia schultzii* a lo largo de un gradiente altitudinal (Rada *et al.* 1998), o durante una sucesión secundaria (LLambí 2002). Similares diferencias en los potenciales hídricos de una especie se pueden registrar durante el ciclo diario, por lo que, la arquitectura foliar y radicular pueden estar relacionados con mantener los potenciales hídricos, como se ha observado en arbustos de los páramos de Colombia (Sánchez 1989).

d. Crecimiento continuo a lo largo del año: Los diferentes cocientes de asignación de biomasa para el estudio de diferentes formas de vida en sucesión en los páramos de Venezuela (Berbesí 1990), señalan que en la estación seca hay más fitomasa en la biomasa subterránea, la necromasa y la biomasa no asimilatoria, mientras que, en la estación favorable, hay más fitomasa en forma de biomasa asimilatoria foliar y biomasa reproductiva, lo que señala movilidad de asimilados a lo largo del año. Además, estos cocientes de fitomasa varían en cada forma de vida, de manera que las rosetas caulescentes contienen gran parte de fitomasa en necromasa foliar, mientras que arbustos almacenan más fitomasa en biomasa no asimilatoria (tallos y raíces).

5.3. La adaptabilidad al medio oligotrófico

Por último, se presentan algunas adaptaciones frente al medio oligotrófico (poca disponibilidad de nutrientes):

En las rosetas gigantes sólo un 13 % de la biomasa total se destina en biomasa radicular, por lo que, pueden existir otras estrategias para capturar nutrientes, como son: la absorción de nutrientes del agua de lluvia o la realocación de los nutrientes desde las hojas muertas a las hojas vivas (Sarmiento 1984, Monasterio y Sarmiento 1991). Sin embargo, en la forma de vida en cojín, se acumula gran cantidad de biomasa en forma de raicillas que pueden llegar hasta los 2 m de longitud, en busca de nutrientes y agua, aunque también podría existir captura de nutrientes en el agua de lluvia (Garay *et al.* 1982, Contreras 1980 en Sarmiento 1987).

Otras estrategias adaptativas al trópico frío y a la deficitaria disponibilidad de nutrientes en el páramo andino, son:

a. Las tasas de crecimiento foliar: Existe una sincronía entre la baja tasa de liberación de nutrientes y la alta demanda nutricional de las plantas. En el páramo andino, se calculó una tasa de Producción Primaria Neta (PPN) de 100-200g/m²/año en poblaciones de *Espeletia timotensis* (Estrada 1995), comparable con ecosistemas de tundra o pantano, con una PPN de 10-400g/m²/año o desiertos con una PPN de 10-250g/m²/año (Estrada *ob. cit.*). Es interesante cómo algunas estrategias de la vegetación de páramo son similares a las encontradas en ecosistemas fríos y árticos como las tundras (tabla 1.4), como son: la escasez de plantas anuales, los ciclos de vida largos, las plantas policárpicas y la latencia de las semillas (Billings y Mooney 1968).

b. Longevidad de los individuos: Algunas formas de vida del páramo andino como las rosetas gigantes del género *Espeletia* pueden vivir más de 150 años, con lentas pero constantes tasas de crecimiento (Estrada y Monasterio 1991). También, se ha registrado alta longevidad para las rosetas gigantes de las montañas Afroalpinas donde *Dendrosenecio* puede vivir más de 200 años

(Beck 1986). En otros ecosistemas fríos como las tundras alpinas o árticas encontramos la misma respuesta de la vegetación. En *Betula nana* (el “yernik” ruso) cada rama de un individuo puede tener entre 50-70 años y el individuo cientos de años (Sokolov y Chernov 1983).

La longevidad de los tejidos también está relacionada con el área foliar específica de las especies y con la disponibilidad de nutrientes en el medio. De manera que, especies con bajas áreas foliares específicas y bajas tasas de asimilación foliar, son por lo general más longevas que las especies con mayores áreas foliares específicas (Reich *et al.* 1997)

c. Plantas policárpicas: La policarpiya es un fenómeno que permite que la planta produzca material reproductivo sin dejar de invertir en crecimiento foliar. En el páramo andino existen muchas especies policárpicas, como son las especies del género *Espeletia*, lo que se ha relacionado con la longevidad de estas especies (Monasterio y Sarmiento 1991).

Parámetros ecológicos	Páramo andino	Tundra
Productividad anual	100-200g/m ² /año (Estrada 1995)	10-400g/m ² /año (Billings y Money 1968)
Biomasa	Bajos cocientes de biomasa subterránea, en : Rosetas caulescentes (Monasterio 1986), Gramíneas en macolla (Hofstede 1995), Rosetas acaules (Ramsay 1992)	Altos cocientes de biomasa subterránea
Mantillo o necromasa	Acumulación de necromasa en pie	Acumulación de humus
Descomposición del mantillo	Lentas tasas de descomposición, en : <i>Espeletia</i> (Garay et al. 1982)	Lentas tasas de descomposición
Estrés térmico	Diario (Sarmiento 1986, Rundell 1994)	Anual
Estrés Hídrico	Diario y anual (páramos con estacionalidad hídrica)	Anual
Diversidad/área (GMBA 2003)	Alta	Alta (Korner 2002)
Gradiente de diversidad	La diversidad disminuye con la altitud, desde el páramo andino al páramo desértico y el desierto periglacial	La diversidad disminuye con la latitud desde la taiga septentrional, pasando por la tundra ártica hasta llegar al desierto polar
Grupos taxonómicos vegetales	Familias más recientes evolutivamente: Astereceae, Umbelliferaceae, Lamiaceae, Poaceae,... (Cuatrecasas 1968, Mabberley 1986)	Familias más arcaicas: Ranunculaceae, Rosaceae, Cariophyllaceae, Cruciferaeae, Salicaceae,... (Sokovok y Chernov 1983)
Formas de vida	Rosetas caulescentes, rosetas acaules, gramíneas en macolla, cojines, arbustos esclerófilos y algunas hierbas y gramíneas (Hedberg 1964)	Fanerófitas (1%), caméfitas (22%), hemicriptófitas (60%), criptófitas (15%), y terófitas (2%) (Raunkiaer 1934, Stanley 1950)
Grupos animales	Baja	Alta
Susceptibilidad del ecosistema	Alta susceptibilidad a actividades antrópicas, tales como: pisoteo, pastoreo, turismo (Molinillo y Monasterio 1997)	Alta susceptibilidad

Tabla 1.4: Parámetros ecológicos en páramos andinos y tundras árticas y alpinas, según varios autores.

6. Área de estudio: los humedales andinos

Hasta el momento, son pocos los estudios realizados en humedales andinos, por lo que, se presenta una breve descripción sobre el escenario de estudio, en ocasiones tratado como un ecosistema azonal. Los humedales, inmersos dentro del ambiente páramo andino (isotermia anual con fuertes oscilaciones térmicas diarias), presentan particularidades ecológicas que vienen dadas por condiciones microambientales (humedad, topografía, microrelieve,...), donde el agua adquiere un importante papel como agente modelador del paisaje.

6.1. *El escenario de los humedales andinos*

Los humedales altoandinos, localizados a más de 3800 m a lo largo de la Cordillera de los Andes, conforman una diversidad de ambientes acuáticos y semiacuáticos, agrupados por la Convención Internacional Ramsar (1971) en las siguientes categorías: lagunas, lagos, pantanos, bofedales, ciénagas, turberas, ríos y afluentes, donde se incluyen ambientes de puna altiplánica y páramo andino. Estos ecosistemas constituyen ambientes estratégicos como reservorios hídricos, fuentes de agua, y depósitos de carbono (suelo orgánico en suspensión o sedimentado) (Acreman 2000).

En la puna altiplánica, los humedales son manejados por las comunidades indígenas mediante la construcción de un sistema de canales que permite la irrigación o “riego” durante la época seca, denominándose bofedal a este tipo particular de humedal (Molinillo 2003). La superficie del bofedal permanece saturada de agua casi todo el año, generando así una vegetación hidrófila y siempreverde. Sin embargo, durante la época seca, se produce un notable retroceso del nivel de las aguas superficiales, sustituyéndose la vegetación hidrófila por formas gramínoideas y herbáceas de alto valor forrajero (Navarro y Maldonado 2002), permitiendo el asentamiento permanente de los pastores de camélidos alrededor de los bofedales altiplánicos (Molinillo 2003).

Los humedales localizados en los páramos venezolanos se distribuyen desde el piso bioclimático andino (3000-3800 m) hasta el piso altoandino (3800-4500) (Monasterio 1980b). Ocupan áreas con menores superficies, mayores

pendientes y mayor grado de insularidad (Andes de ladera) que los humedales de la puna altiplánica y los páramos colombianos. Además, a diferencia de los bofedales, los humedales de los Andes del Norte no tienen comunidades pastoriles, existiendo una ganadería *itinerante* en la que se produce la concentración de los animales sobre estos ecosistemas húmedos en la época estival (Molinillo 1992).

Por lo que, se propone clasificar los humedales andinos venezolanos en: 1) lagunas de origen glacial, 2) afloramientos de agua permanentes y /o estacionales (nacientes y ojos de agua) 3) sistemas fluviales permanentes y/o estacionales (quebradas, afluentes y cauces de río) 4) pantanos permanentes y/ o estacionales, 5) ciénagas bajo la influencia de congelamiento diario, 5) turberas y 6) céspedes andinos sobre fondos de valle, a partir de la clasificación de humedales continentales propuesta por la Convención Ramsar (1971), adaptada por Rodríguez (1999) y Molinillo Y Monasterio (2002) para los humedales de Venezuela (tabla 1. 5).

Tipo de humedal de páramo andino	Tipo de Modelado	Elementos geomorfológicos asociados	Retención y regulación hídrica
Lagunas glaciales	Glacial	Circos glaciales	Agua fósil y agua por precipitación (Messerley <i>et al.</i> 1997)
Pantanos permanentes o estacionales	Glacial-periglacial	Morrenas terminales, valles colgantes y depósitos morrénicos	Agua procedente de la precipitación, deshielo glacial, precipitaciones y aguas superficiales.
Ríos y afluentes	Periglacial	Laderas, fondos de valle	Transporte fluvial
Humedales de ladera de páramo (*Microterrazas de páramo (Schubert 1979))	Periglacial	Cambios de pendiente en laderas, rocas aborregadas, ...	Agua proveniente de picachos y crestas
	Periglacial	<i>Microescalones</i> y <i>escalones de ladera</i>	Agua proveniente de las heladas nocturnas
Humedales de fondo de valle (*Céspedes andinos *Turberas (<i>Tempeis</i>))	Periglacial	Fondos de valle en "u"	Acumulación de agua y materiales finos
	Periglacial	Cambios de pendiente en fondos de valle en "u"	Acumulación de agua y materia orgánica

Tabla 1.5: Clasificación de humedales andinos venezolanos, en función del origen, formación y regulación hídrica, según Hernández y Yépez (datos sin publicar).

En los humedales andinos, oscilaciones en parámetros ecohidrológicos diarios como la evaporación, y estacionales como: la oscilación del nivel de las aguas superficiales, los cambios en el caudal del río y la recarga de los cuerpos de agua (lagos, lagunas, pantanos y ciénagas) varían enormemente a lo largo del ciclo diario y anual (Mora-Osejo 1995), lo que permite caracterizar los humedales andinos en función del origen y la formación geológica (Shaffer 1999), la geomorfología, la capacidad hídrica del humedal (retención y regulación hídrica) y la intensidad y frecuencia del pastoreo itinerante, cuyas modificaciones en la magnitud y fluctuación del nivel de las aguas puede estar involucrado con el cambio de la composición vegetal de los humedales andinos (Molinillo y Monasterio 2002).

Se conoce poco sobre las comunidades vegetales de los humedales andinos venezolanos. Molinillo y Monasterio (2002) hacen una primera aproximación de la vegetación en humedales de la Sierra de la Culata (Venezuela) donde diferencian las siguientes unidades: *Céspedes de fondo de valle*, donde dominan las gramíneas: *Calamagrostis coarctata*, *Muhlenbergia ligularis*, *Agrostis breviculmis* y *Vulpia australis*, las hierbas: *Lachemilla sp.* y *Geranium sp.* y las rosetas acaules: *Gnaphalium sp.*, *Acaulimalva sp.*, *Calandrinia acaulis* e *Hypochoeris setosa*; *Céspedes de rosetales del andino*, ecotono entre el humedal y la vegetación propia del páramo andino, por lo que, es bordeada por rosetas caulescentes del género *Espeletia* y, por último, *pantanos y ciénagas* donde habitan hierbas, gramíneas, rosetas enanas y pequeños arbustos esclerófilos, como son: *Carex bonplandi*, *Agrostis trichodes*, *Oritrophium sp.*, *Veronica sp.*, *Hypericum brathys* y *Draba sp.* En humedales saturados de agua disminuye la frecuencia de especies dominantes pero incrementan las especies raras, como son *Calamagrostis chasei* y *Festuca toluensis* (Molinillo 2003).

Los humedales de las punas altiplánicas representan diferentes comunidades vegetales adaptadas a las condiciones particulares de estos ambientes fríos y húmedos (Navarro y Maldonado 2002), siendo una de las características más notoria la coexistencia de los mismos grupos taxonómicos, como ocurre con el grupo de las *Plantaginaceas* que se distribuye desde las punas altiplánicas

(*Plantago tubulosa* y *Plantago rigida*), hasta los páramos andinos (tabla 1.6), lo cual pone de manifiesto la importancia del agua en estos ecosistemas, donde la similitud estructural se refleja en elementos convergentes hacia las mismas formas de vida.

Regiones biogeográficas			
Comunidad vegetal	Puna Peruana	Boliviano Tucumana	Altiplánico
Pajonales higrófilos	<i>Deyenxia curvula</i> , <i>Eleocharis acicularis</i> , <i>Hypochoaris taraxacoides</i> , <i>Juncus</i> , <i>Werneria pygmaea</i> y <i>Poa</i>	<i>Deyenxia Eleocharis</i> , <i>Festuca</i> , <i>Gentianella</i> , <i>Hypochoaris</i> , <i>Juncus</i> , <i>Perezia</i> y <i>Poa</i>	
Bofedales planos altoandinos	<i>Plantago tubulosa</i> y <i>Plantago rigida</i> , <i>Distichia muscoides</i> , <i>Deyenxia curvula</i> , <i>Gentiana podocarpus</i> , <i>Gentianella</i> sp., <i>Werneria pygmaea</i>		
Bofedales pulvulares almohadillados altoandinos	<i>Distichia muscoides</i> , <i>Distichia filamentosa</i> y <i>Oxychloe andina</i>		
Bofedales de aguas mineralizadas			<i>Puccinellio frigidae</i> y <i>Oxychloetum andinae</i>
Bofedales de agua no mineralizadas		<i>Calamagrostio jameseni</i> - <i>Distichietum muscoidis</i>	<i>Distichia muscoides</i>
Bofedales de agua siempre anegados por agua mineralizada		<i>Puccinellio frigidae</i> y <i>Oxychloetum andinae</i> (*)	<i>Oxychloe andina</i>
Bofedales estacionales inundadas por aguas mineralizadas		<i>Arenaria rinularis</i> y <i>Scirpetum deserticolae</i>	<i>Scirpus deserticola</i>
Vegetación acuáticas de aguas someras y poco profundas			<i>Lilaeopsis macloviana</i> , <i>Ranunculus uniflorus</i> , bordeando comunidades de <i>Oxychloe andina</i>
Vegetación acuática de aguas poco profundas			<i>Lilaeopsis macloviana</i> , <i>Lachemilla diphophylla</i> bordeando comunidades de <i>Distichia muscoides</i>

Tabla 1.6: Relación de diferentes comunidades vegetales en humedales altiplánicos para tres de las regiones biogeográficas de Bolivia: Puna- Peruana, Boliviana-Tucumana y Altoandina, según Navarro y Maldonado (2002).

6.2. La variabilidad de respuestas de las especies del humedal

Los humedales contienen una alta diversidad de especies (650 especies fueron registradas en las ciénagas y pantanos de Gran Bretaña) con unas pocas formas de vida dominantes, como son: las hierbas perennes, las gramíneas y los briófitos que conforman las turberas de los humedales. Las especies de los humedales no están necesariamente restringidas a estos ambientes húmedos. En la mayoría de los casos presentan un mayor rango de distribución, pero incrementan la frecuencia en el medio semiacuático del humedal (Wheeler 1999).

El principal problema del crecimiento de especies vegetales en humedales es la falta de oxígeno en el sustrato y la ocurrencia de bajos potenciales de oxidación-reducción (*redox*), sin embargo, ninguno de estos parámetros se aborda en este trabajo. La difusión del oxígeno es 10.000 veces menor en el agua que en el aire, por lo que, la vegetación de los humedales presenta una serie de respuestas adaptativas que van orientadas al transporte de oxígeno hacia los órganos subterráneos y al incremento de los potenciales óxido-reductores en la superficie radicular (Wheeler 1999). Además, existe un constante depósito y lavado de nutrientes, por lo que, algunas plantas acuáticas pudieran tomar carbono de los sedimentos y realizar metabolismo CAM, como se ha descrito para especies del género *Isoetes* en la puna peruana (Keeley *et al* 1994).

Algunas de las estrategias adaptativas de las especies de humedales, descritas por Wheeler (1999), pudieran estar presentes en los humedales andinos en páramos secos (largos periodos de inundaciones y cortos de sequía), de la siguiente manera:

1. Asignación de biomasa en órganos subterráneos como raíces, rizomas o tallos enterrados.
2. Posición topográfica de las poblaciones en microsítios elevados, lo cual puede tener implicaciones ecológicas en la germinación y establecimiento de plántulas de algunas especies.

3. Arquitectura del sistema radicular: raíces superficiales y aéreas, raíces “planas” o raíces profundas (Armstrong y Boatman 1967)
4. Estructuras anatómicas de las raíces donde existe un grueso aerénquima y mayor porosidad radicular (porosidad eficiente)
5. Rápido crecimiento de la parte aérea, lo cual permite ventilar u oxigenar la parte subterránea antes de las inundaciones
6. Producción de *ramets* a partir de tallos subterráneos que incrementan la densidad de propágulos de la especie (Nieva *et al* 2001)
7. Acumulación de estructuras muertas adheridas a las partes vivas de la planta que son críticas para la aireación de la parte subterránea (Armstrong *et al* 1992)
8. Porosidad de los tejidos vegetales donde incrementa la transferencia de oxígeno desde los tallos hasta las raíces.
9. Y caracteres xeromorficos relacionado con lentas tasas de crecimiento, deficiencia de nutrientes y ambientes fríos, más que con estrés hídrico (Small 1973).

En los humedales que se localizan en páramos con estacionalidad hídrica, las fluctuaciones del nivel del agua presentan una larga estación de lluvias en la que tienen lugar inundaciones en los bordes de ríos, y un marcado y corto periodo seco que produce sequía estacional en los bordes del humedal. Observaciones de campo, realizadas durante el periodo 2002-2003, en humedales andinos venezolanos, permitieron diferenciar comunidades vegetales en función de la posición topográfica del humedal, donde se observó que las diferentes fases fenológicas (floración, germinación, establecimiento de plántulas,...) en algunas especies pudieran estar sincronizadas con fluctuaciones del nivel hídrico: magnitud, duración, frecuencia y estacionalidad de los eventos hídricos, fenómeno que se ha reportado para humedales de regiones templadas (Wheeler 1999).

6.3. ¿Por qué estudiar los humedales andinos?

Decidimos estudiar los humedales andinos venezolanos porque se conoce muy poco sobre su estructura, funcionalidad y dinámica ecológica, aún cuando representan una pequeña superficie del total de páramos andinos (estimamos que menos del 5% del total). Además, constituyen ecosistemas estratégicos para su estudio y conservación, por varias razones. En primer lugar, porque algunas observaciones de campo realizadas durante 2002 nos permitieron identificar la repetición notable de unas pocas las formas de vida (rosetas acaules, hierbas y gramíneas). En segundo lugar, porque la mayoría de los humedales se localizan dentro de espacios protegidos (parques nacionales), cuyo límite altitudinal puede superar los 4000 m (Rodríguez 1999). Y, en tercer lugar, porque los humedales están siendo intervenidos antrópicamente, mediante acciones que incluyen: el ascenso de la frontera agrícola, la extracción de agua para los sistemas de riego de la región agrícola, la intensificación de las actividades agrícolas (Sarmiento *et al.* 2002) y la concentración de las actividades pastoriles sobre los humedales andinos (Molinillo 1992).



Foto 1.1: Humedal altoandino tipo bofedal en el Parque Nacional Sahama, Bolivia, Agosto 2003: sistemas de irrigación, camélidos y economía pastoril.



Foto 1.2: Cultivo de secano en la región andina venezolana. Enero 2003.



Foto 1.3: Cultivo intensivo de tubérculos criotérmicos (papas) y hortalizas con regadío en los páramos venezolanos. Julio 2003.

III. Propuesta de estudio: Hacia una nueva caracterización vegetal en los humedales andinos

7. Objetivos

Se planteaba con anterioridad la necesidad de establecer un nuevo sistema de clasificación para las especies de los páramos andinos (página 26). A partir de esta idea, se desarrolló el marco conceptual del trabajo, para entender cómo responden las especies a la ritmicidad ambiental del trópico frío. Nos acercamos entonces a los objetivos de estudio.

En primer lugar, proponemos como objetivo de estudio la elaboración de una caracterización estructural y funcional de las formas de vida en los humedales andinos, en función de un conjunto de atributos o rasgos tipológicos que responden de manera directa a la ritmicidad del páramo andino, como son:

- a. Los modelos arquitectónicos en relación con el número y altura de las yemas apicales
- b. La distribución de fitomasa aérea y subterránea
- c. El área foliar específica y el cociente de área foliar
- d. Y la regulación hídrica en el punto de pérdida de turgor y en la elasticidad de las paredes celulares

Estos rasgos tipológicos de las especies se pueden agrupar en función de dos criterios: naturaleza y ritmicidad de la variable. El criterio *naturaleza* se refiere a si el atributo es estructural o funcional. Atributos estructurales son aquellos que miden caracteres morfológicos de las especies, como son: la altura y nº yemas apicales, el área foliar específica, el biovolumen o la distribución espacial de la fitomasa, mientras que los atributos funcionales responden a parámetros funcionales, como son: el punto de pérdida de turgor celular o la tasa de asimilación de carbono. Algunos atributos estructurales pudieran correlacionarse con caracteres funcionales del ecosistema, como es el caso del

área foliar específica con la que Walker *et al.* (1999) estiman la tasa fotosintética foliar en una comunidad vegetal dominada por una forma de vida.

Por el contrario, el criterio *ritmicidad* se refiere a si el rasgo tipológico responde a la ritmicidad diaria, anual o polianual del páramo andino. Los atributos que responden a la ritmicidad diaria son aquellos que son susceptibles a las oscilaciones térmicas diarias, como son: las yemas de crecimiento, los potenciales hídricos o los puntos de pérdida de turgor celular. Sin embargo, algunos atributos se contemplan a lo largo de un año, como son: la distribución de la fitomasa aérea y subterránea, el crecimiento foliar o radicular,...

En este trabajo, se agrupan los atributos estructurales relacionados con la ritmicidad diaria del páramo andino, que vienen dados por: el nº y altura de los meristemas de crecimiento, el punto de pérdida de turgor celular y el módulo de elasticidad. Y los atributos que se relacionan con la ritmicidad anual, como son: la distribución de fitomasa aérea y subterránea y el cociente de área foliar. No se estudian variables directamente relacionadas con la ritmicidad polianual de la vegetación paramera, para lo cual se requieren registros fenológicos de varios años de estudio.

Caracterizar estructural y funcionalmente las formas de vida (modelos arquitectónicos) en los humedales andinos, nos permitirá profundizar en las diferentes estrategias adaptativas de las especies en el medio semiacuático del humedal. De la misma manera, esta categorización de las especies pudiera emplearse para otros ecosistemas como el páramo desértico, considerando las particularidades ambientales del trópico frío.

Y, en segundo lugar, se plantea como objetivo de estudio analizar la relación entre algunos atributos estructurales con las respuestas funcionales de la especie al medio. Se trata de estudiar si la variabilidad de respuestas funcionales de las especies estudiadas en el humedal, medidas en algunos rasgos tipológicos, tienen algún efecto sobre el ecosistema, en relación al “buen” funcionamiento de los humedales andinos.

8. Hipótesis de estudio

1. Las formas de vida en el páramo (rosetas caulescentes, rosetas acaules, cojines, gramíneas en macolla y arbustos esclerófilos) representan diferentes patrones arquitectónicos en la distribución de carbono, agua y nutrientes adaptados a los ritmos diarios, anuales y polianuales del páramo andino. Por lo que, esperamos encontrar **similitud estructural**¹ en las especies que pertenecen a la misma forma de vida. Mientras que, rechazar la hipótesis nula implicaría la no similitud en parámetros cuantitativos, aún cuando son especies que pertenecen a la misma forma de vida (carácter cualitativo).

2. Las formas de vida son la síntesis de un conjunto de estrategias adaptativas seleccionadas a lo largo del proceso evolutivo. Por ejemplo, en las rosetas caulescentes gigantes existen diferentes atributos estructurales que responden a las bajas temperaturas nocturnas, como son: las yemas protegidas por primordios foliares (Hedberg 1964), los movimientos nictinásticos (Smith 1974), la geometría de la roseta (Smith 1979), la posición de la yema apical con respecto a la superficie del suelo (Squeo *et al* 1991) o el tamaño de las células y espacios intercelulares de las hojas (Beck *et al* 1982). Consideramos en la hipótesis nula que forma de vida equivale a grupo funcional, mientras que en la hipótesis alternativa la forma de vida no quedaría explicada por un único atributo funcional sino por el conjunto de respuestas funcionales de la especie al medio (grupo funcional).

3. Las especies de una misma forma de vida (o modelo arquitectónico) presentan similares respuestas funcionales (**similitud funcional**²) a los limitantes ecológicos en el páramo. Por lo que, si se cumple la hipótesis nula, esperaríamos iguales respuestas funcionales en parámetros ecológicos como son: la tasa fotosintética, la regulación hídrica o el ciclado de nutrientes para especies de una misma forma de vida. Mientras que aceptar la hipótesis alternativa implicaría que las especies que realizan una misma función (grupo funcional) no se agrupan en la misma forma de vida. Por lo tanto, la forma de

¹ Similitud estructural: Caracteres morfológicos cuantitativos de las especies (área foliar específica, cociente de área foliar,...)

² Similitud funcional: Especies que realizan una similar función ecosistémica (Walker *et al* 1999).

vida contendría variabilidad de respuestas funcionales (**variabilidad funcional**³).

4. Y, por último, los humedales andinos constituyen los *escenarios* donde atributos estructurales adquieren mayor labilidad ⁴o plasticidad, lo que incrementa la variabilidad de formas arquitecturales en estos particulares ambientes húmedos.

A continuación, se presentan los capítulos 2 y 3. En el **capítulo 2** se trata de abordar el primer objetivo de estudio, que consistía en hacer *una caracterización estructural y funcional de las formas de vida en los humedales andinos*, para lo cual se proponen una serie de metodologías para cada uno de los rasgos tipológicos elegidos, independientemente de la naturaleza o ritmicidad del criterio de selección. Los resultados se analizan comparativamente para cada una de las especies y formas de vida estudiadas, afianzándose o refutándose las hipótesis 1 y 2 planteadas con anterioridad.

En el **capítulo 3**, se aborda el segundo objetivo de estudio que consiste en estudiar *la relación entre los atributos estructurales y la variabilidad de respuestas funcionales de las especies en humedales andinos*, donde se trata de responder a la siguiente pregunta: ¿se relaciona la estructura con la función?. Para lo cual, se presentan dos modelos simples de estructura–función en dos casos de estudio: en la roseta acaule *Plantago rigida* y en la roseta caulescente *Espeletia semiglobulata*. En ambos casos de estudio se trata de correlacionar algunos atributos estructurales con el “rol” de la especie en el humedal, para lo cual se propusieron las hipótesis 3 y 4.

³ Variabilidad funcional. Variabilidad de respuestas de las especies al medio (Lavorel y Garnier, 2002)

⁴ La labilidad se refiere a la variabilidad o grados de libertad que presenta un atributo estructural sin perder su forma original.

CAPÍTULO 2: CARACTERIZACIÓN ESTRUCTURAL Y FUNCIONAL DE MODELOS ARQUITECTÓNICOS EN HUMEDALES ANDINOS

1. Introducción

En este capítulo trataremos de responder al primer objetivo de estudio que consiste en caracterizar las especies de los humedales andinos, agrupadas por formas de vida, a partir de un conjunto de variables o rasgos tipológicos de las especies. Para lo cual, se plantean los siguientes objetivos específicos:

1. En primer lugar, se estudian algunos atributos estructurales o rasgos tipológicos de las especies del humedal, como son: la altura, número y posición de las yemas de crecimiento en la arquitectura vegetal, y la distribución de la fitomasa aérea y subterránea en los diferentes compartimientos vegetales.
2. En segundo lugar, se analiza si el agrupamiento por forma de vida contiene una o más respuestas funcionales de la especie al medio (grupo funcional) o bien, si el conjunto de especies de un grupo funcional corresponde con la misma forma de vida. Para lo cual, se estudian algunos rasgos tipológicos relacionados con atributos funcionales, como son: el área foliar específica y el cociente de área foliar, el punto de pérdida de turgor celular y el módulo de elasticidad de las paredes celulares.
3. Y por último, se profundiza en la variabilidad de respuestas adaptativas de las especies de un mismo modelo arquitectónico, para lo cual se estudian simultáneamente atributos estructurales y funcionales en cada forma de vida.

2. Área de estudio: La Ciénaga de Mifafí

En el páramo de Mifafí (Venezuela) se pueden distinguir variedad de humedales, clasificados en (tabla 1.5): 1) Lagunas de origen glacial, 2) Afloramientos de agua permanentes y /o estacionales (nacientes y ojos de agua) 3) Sistemas fluviales permanentes y/o estacionales (quebradas, afluentes y cauces de río) 4) Pantanos permanentes y/ o estacionales, 5) Ciénagas bajo la influencia del congelamiento diario, 5) Turberas, 6) Céspedes andinos y 7) “microescalones o escalones de ladera”. Estos últimos se refieren a un particular tipo de humedal de ladera que se forma en las *microterrazas de páramo* (Schubert 1979), como consecuencia de los ciclos de congelamiento y descongelamiento diarios sobre suelos cubiertos por derrubios finos y turba (foto 2.1).

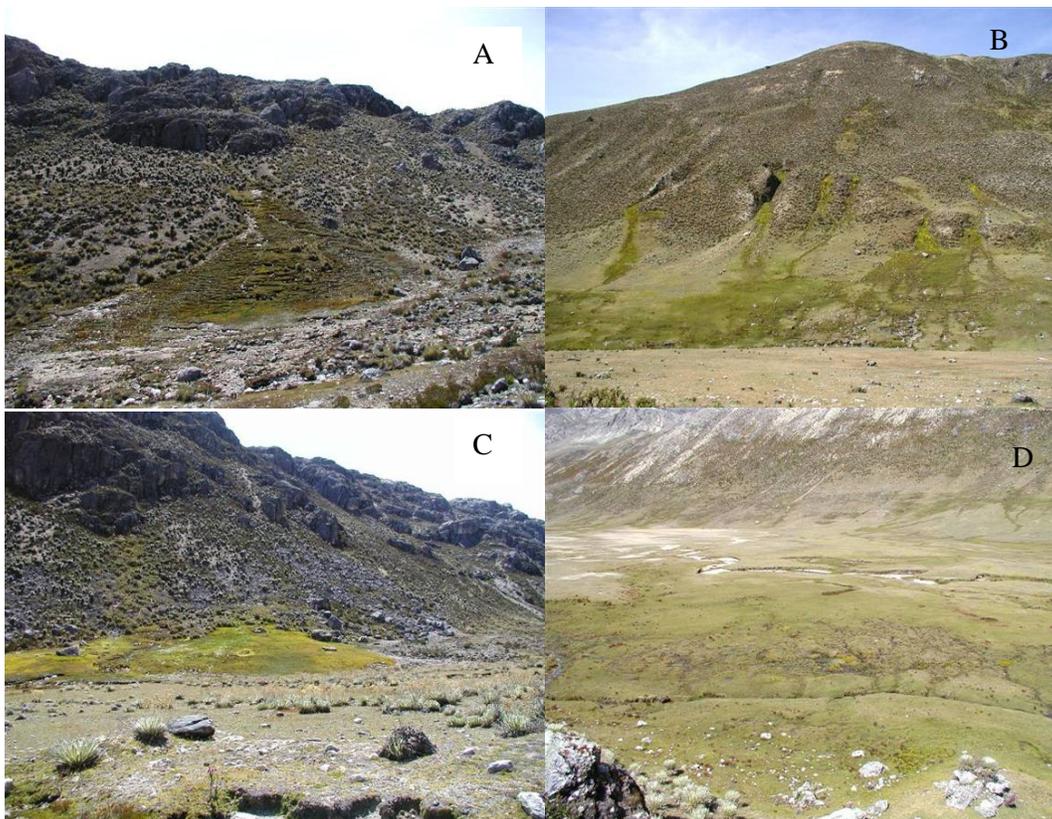
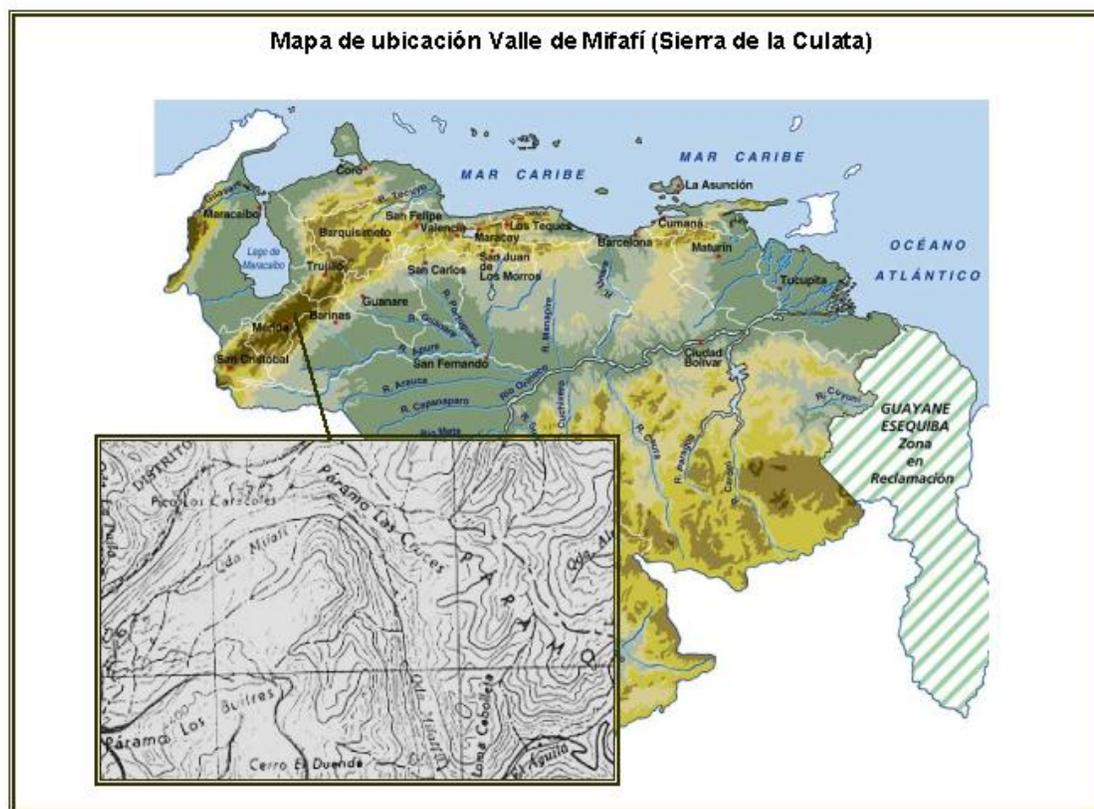


Foto 2.1: Diferentes tipos de humedales andinos en el páramo de Mifafí: a) “Microescalones de ladera”, b) Afloramientos estacionales de agua, c) Turberas y d) Céspedes andinos.

El páramo de Mifafí se encuentra en la parte alta de la cuenca del río Chama, bajo la jurisdicción del Parque Nacional Sierra La Culata, entre las coordenadas $8^{\circ}52'N$ $70^{\circ}48'W$ y $8^{\circ}48' N$ $70^{\circ}60'W$, respectivamente (figura 2.1). Se trata de un páramo seco que, según Monasterio (1980b), se caracteriza por presentar un régimen hídrico unimodal con las precipitaciones concentradas en un único período de seis a nueve meses y un período seco con un mínimo de cuatro meses casi enteramente desprovisto de lluvias. Páramos tan secos sólo se encuentran en los Andes Septentrionales (Sarmiento 1986), constituyendo el centro de radiación y dispersión del género *Espeletia* (Cuatrecasas 1968).



Fuente: Cartografía Nacional. Escala 1:100.000

Figura 2.1.: Localización geográfica del páramo de Mifafí, Sierra de la Culata, Mérida, Venezuela.



Foto 2.2: Páramo de Mifafí, Sierra de la Culata, Venezuela. A: Época húmeda (octubre 2003) B: Época seca (febrero 2003)

Si tomamos como referencia los datos climáticos de la estación Pico El Águila (4118 m) para 20 años de estudio, localizada a 15 Km del área de estudio, observamos una temperatura media anual de 2.8 °C, con fuertes oscilaciones térmicas diarias. Y un promedio de precipitación anual de 869.3 mm, con un período seco de tres meses (desde enero a marzo) y un período lluvioso de nueve meses (desde mayo hasta noviembre), siendo diciembre y abril los meses de transición (figura 2.2.).

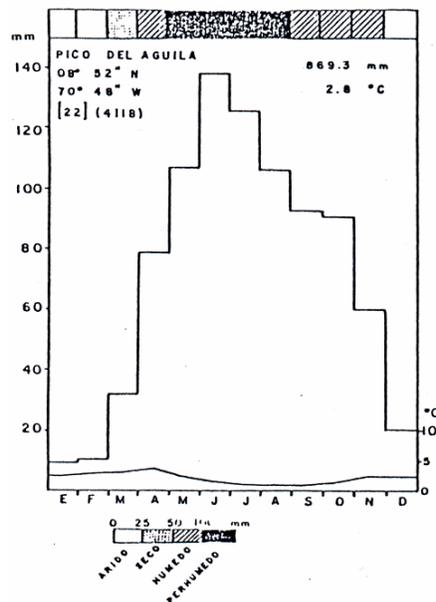


Figura 2.2: Climadiagrama para la estación meteorológica Pico El Águila (4118 m), Cordillera de Mérida, Venezuela. (Monasterio 1980).

Se dispone además de información térmica diaria registrada entre septiembre de 1983 y marzo de 1984 para el páramo de Mifafí (figuras 20, 21 y 22 en Bradley *et al* 1991). A 150 cm en el aire, las diferencias térmicas son de 20 °C, con temperaturas máximas absolutas de 14 °C y mínimas de -6 °C. A -5 cm de profundidad, las oscilaciones térmicas descienden a 13 °C, manteniéndose las temperaturas mínimas sobre los 0 °C. Mientras que a -20 cm de profundidad, las diferencias entre las temperaturas más altas y las más bajas son de apenas unos 2-4 °C, lo que connota una isoterminia a pocos centímetros en suelos desnudos (figura 2.3). Estas marcadas oscilaciones térmicas diarias incrementan durante los meses de sequía cuando la escasez de nubes provoca la rápida pérdida del calor acumulado sobre la superficie terrestre e incrementa el número de heladas de 100 a 200 días/año (Bradley *et al* 1991).

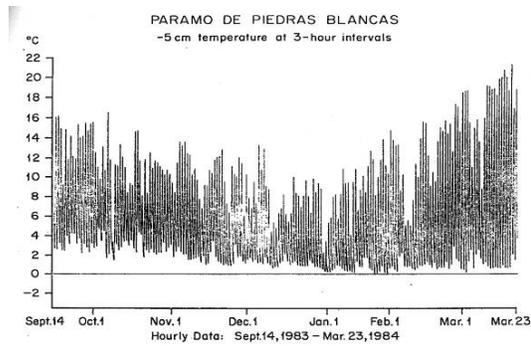


Figure 21. Soil temperature (5 cm below the ground surface) recorded by the automatic weather station at Páramo de Piedras Blancas.

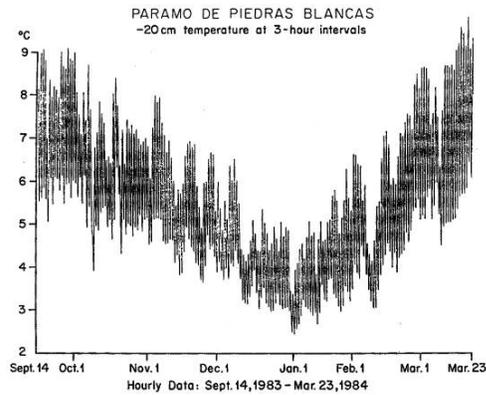


Figure 22. Soil temperature (20 cm below the ground surface) recorded by the automatic weather station at Páramo de Piedras Blancas.

Figura 2.3: Temperatura a diferentes profundidades del suelo: a -5 cm y a -20 cm, registradas en el páramo de Piedras Blancas, según Bradley *et al.* 1991.

El área de estudio corresponde con **la Ciénaga de Mifafí**, un humedal andino localizado por encima de los 4200 m de altitud, entre los 8° 52'07'' N y 70° 54'19'' W.

Siguiendo la clasificación de céspedes andinos propuesta por Molinillo y Monasterio (2002) para los páramos secos venezolanos, cuya dinámica responde en gran parte al gradiente de humedad y densidad del pastoreo, podemos zonificar el área de estudio en: zonas anegadas donde dominan ciperáceas, zonas continuas donde domina la asociación vegetal *Calamagrostis-Muehlenbergia* y zonas degradados donde aparecen *Aciachne pulvinata*, *Acaulimalva ssp.* o *Geranium ssp.* Sin embargo, observaciones de campo durante el año 2002, nos permitieron ampliar esta clasificación, atendiendo a características del microrelieve que, en este caso, no es continuo sino que se dispone como un mosaico de agua y suelo, de la siguiente manera (figura 2.4):

1) En las zonas más bajas que bordean los afluentes permanentes y/o estacionales de la Quebrada Mifafí, anegadas de agua en el periodo húmedo, dominan alfombras monoespecíficas de la roseta acaule *Plantago rigida*, junto con algunas ciperáceas como: *Carex amicta* Boot. y *Carex bonplandii* Kunth. y poaceas como: *Agrostis trichodes* Roem. et Schult. y *Agrostis breviculmis* Hitchc.

2) En las zonas intermedias domina la asociación vegetal *Calamagrostis-Carex-Muhlenbergia* descrita por Molinillo (2003), donde conviven formas gramínoideas como: *Calamagrostis coarctata* Steud., *Muehlenbergia erectifolia* Swall., *Agrostis breviculmis* y *Carex bonplandii*, formas herbáceas entre las que podemos citar a *Lachemilla* sp. y *Geranium* sp. Y formas arrosetadas como son: *Gnaphalium meridanum* Arist., *Oritrophium paramense* Arist., *Calandrinia acaulis* H.B.K. e *Hypochoeris setosus* Rusb.

3) En las zonas topográficas más altas, se forman parches de páramo desértico donde dominan rosetas caulescentes como *Espeletia timotensis*, *Espeletia moritziana* o *Espeletia schultzei* junto con el cojín *Aciachne pulvinata* Benth.

4) En la zona de borde de inundación habitan rosetas caulescentes como *Espeletia semiglobulata* y *Espeletia batata*, cojines como *Azorella julianii* Math. y *Aciachne pulvinata* y pequeños arbustos que se dispersan de manera irregular como *Hypericum brathys* SM.

5) Y en las pendientes donde se forman los “microescalones o escalones de ladera” dominan nuevamente alfombras monoespecíficas de *Plantago rigida*, en asociación con especies de rosetas acaules como son: *Wernerya pygmaea* Gill., *Calandrinia acaulis*, *Hypochoeris setosus*, *Oritrophium paramense* y algunas hierbas y gramíneas como son: *Carex albolutescens*, *Muehlenbergia erectifolia*, *Calamagrostis effusa* y *Festuca tolucensis* H.B.K.

La Ciénaga de Mifafí se encuentra dentro del Parque Nacional Sierra La Culata, sin embargo, no existe ninguna gestión de las actividades pastoriles en los humedales andinos. En el año 2002, este humedal fue cercado por la población local para evitar la entrada de vacunos y equinos y, por tanto, minimizar el pastoreo intensivo que comúnmente se realiza en estas particulares tierras húmedas (Molinillo 2003), por lo que, fue denominado como la “ciénaga cercada”. Con esta acción, las comunidades andinas pretendían además incrementar el cauce del río Mifafí que tiene su origen en este humedal andino. En ocasiones, la falta de un enfoque integral ha conducido a conflictos

entre los organismos del Estado y las comunidades locales, donde aún no se ha resuelto la problemática del pastoreo extensivo en los Andes Venezolanos (Molinillo y Monasterio 1997, Monasterio y Molinillo 2003).

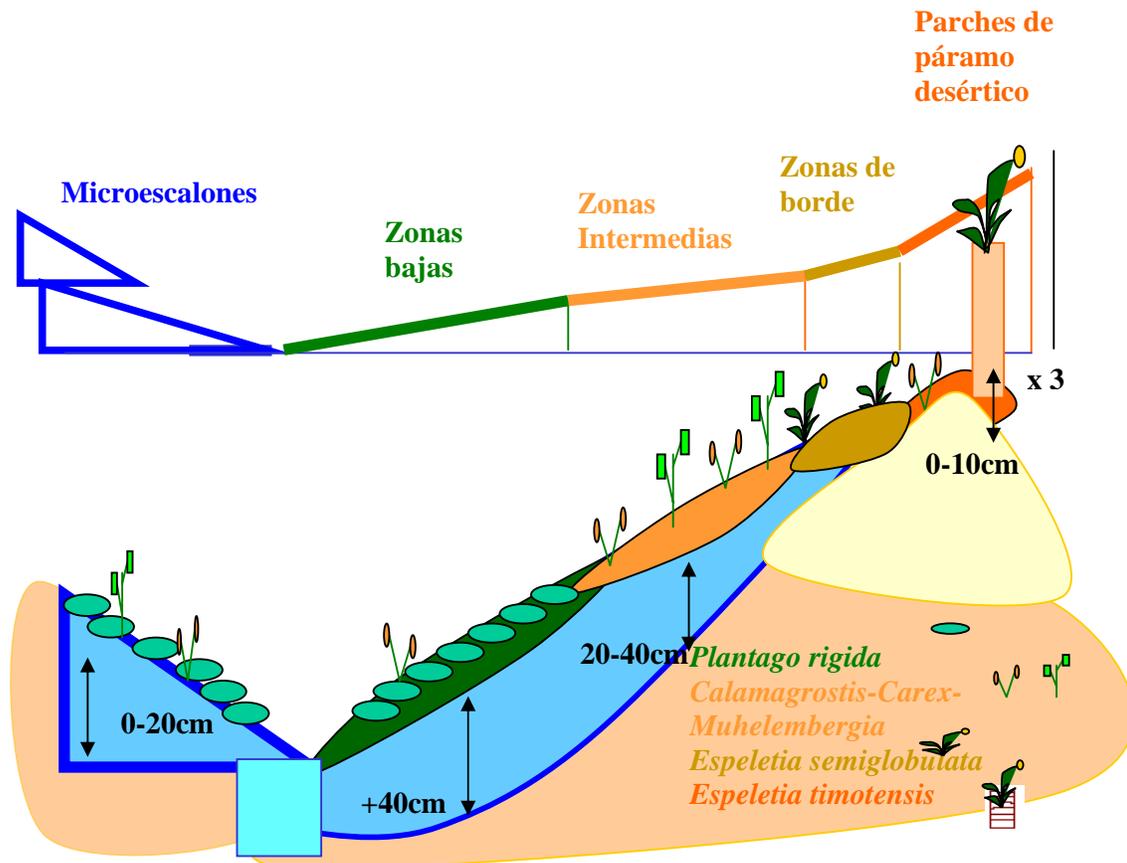


Figura 2.4: Clasificación de la vegetación de los humedales andinos, propuesta por Molinillo y Monasterio (2002) y adaptada para la Ciénaga de Mifafí, según la siguiente zonificación: 1) zona baja o anegada de agua, 2) zona intermedia, 3) zona borde, 4) parche de páramo desértico y 5) *microescalones* o *escalones de ladera* (los números indican la profundidad promedio del perfil batimétrico).

3. Metodología de estudio

A continuación, planteamos la metodología de estudio en la que trataremos de responder a las siguientes preguntas: ¿Cuál es el criterio de selección de las formas de vida? ¿Qué especies se estudian en cada forma de vida? Y, por último, ¿qué variables o rasgos tipológicos se analizan en cada especie?

3.1. Formas de vida elegidas

De las cinco formas de vida propuestas para los páramos andinos y comentadas con anterioridad (ver capítulo 1) seleccionamos tres para estudiar la vegetación de los humedales andinos, estas son: las rosetas acaules, las rosetas caulescentes y los cojines. No se seleccionaron hierbas o gramíneas, aún cuando se trata de especies con alto valor forrajero dominantes en los humedales andinos (Molinillo y Monasterio 1997) porque el área de estudio había sido pastoreada de manera intensiva en los últimos años (estimamos una carga animal de 0.2-0.4 UA/ha), por lo que, difícilmente se distinguía en campo una especie herbácea de una graminoide. Esto permitió concentrar el estudio en formas de vida con las siguientes características: perennes, siempre verdes, poco o nada palatables para el ganado vacuno o equino, pero no por ello poco susceptibles al pisoteo animal.

3.2. Selección de las especies de estudio

Las rosetas acaules se estudian en las especies *Plantago rigida* e *Hypochoeris setosa*. Las rosetas caulescentes en *Espeletia batata* y *Espeletia semiglobulata*. Y, por último, los cojines se estudian en *Aciachne pulvinata* y *Azorella julianii*.

Un estudio realizado en los céspedes andinos de la Cordillera de Mérida (Molinillo y Monasterio 2002), muestra como las seis especies de estudio no son consumidas preferentemente por el ganado. Las rosetas acaules son especies favorecidas por el pastoreo por su baja palatabilidad. Algo similar ocurre con *Aciachne pulvinata* que incrementa su densidad en regiones sobrepastoreadas y con baja humedad, probablemente favorecida por la dispersión de las semillas en las pezuñas de los animales (Molinillo 1992). Las

rosetas caulescentes del género *Espeletia* son poco palatables debido al alto contenido de sustancias tóxicas en las hojas jóvenes, sin embargo, pueden ser consumidas ocasionalmente como complemento de la dieta animal (condimento). Por último, se conoce muy poco sobre la palatabilidad de *Azorella julianii*.

Las seis especies de estudio se distribuyen a lo largo del gradiente hídrico de humedal, desde las zonas más anegadas, fácilmente inundables y húmedas, donde dominan especies de rosetas acaules, hierbas y gramíneas, hasta las zonas más secas donde habitan los cojines y rosetas caulescentes (Figura 2.4).

3.3. Criterios para seleccionar las variables de estudio

Las variables o rasgos tipológicos se pueden agrupar en dos grupos, por un lado, en **atributos estructurales** que se relacionan con el modelo arquitectónico de la especie, donde se mide: la cobertura foliar, la altura y protección térmica de las yemas de crecimiento frente a las heladas nocturnas, y la distribución de la fitomasa aérea y subterránea.

Y, por otro lado, en caracteres que pudieran relacionarse con **atributos funcionales** de las especies, entre los que se incluyen: el área foliar específica, el cociente de área foliar, el punto de pérdida de turgor y el módulo de elasticidad de las paredes celulares.

El área foliar específica (A.F.E.) es una medida de superficie respecto peso, en la que se mide cuánto pesa un centímetro cuadrado de superficie foliar. El valor de AFE es una medida del grosor de la superficie foliar, de manera que las hojas finas y delgadas presentan menores cocientes de AFE que las hojas gruesas o coriáceas. El AFE también se puede relacionar con la tasa de asimilación foliar, de manera que en las plantas con menores cocientes de AFE (hojas finas y delgadas) esperaríamos mayores tasas de asimilación foliar, mientras que, en especies con mayores cocientes de AFE (hojas gruesas), esperaríamos menores tasas de asimilación foliar. La razón estriba en la relación del grosor de la superficie foliar y la resistencia a la difusión de gases

que intervienen en el proceso metabólico de la fotosíntesis, ya que cuanto más gruesa es la superficie foliar menor es la difusión de gases y menor la tasa de asimilación foliar (Rada 1993). Sin embargo, existen otros factores involucrados en el proceso fotosintético, como es la inversión energética en masa o aparato fotosintético, lo cual podría cambiar estos resultados. Las hojas gruesas asignan biomasa y carbono a atributos estructurales, relacionados con mecanismos de tolerancia al estrés hídrico, como es la escleromorfía, lo que resulta en una menor asignación proporcional a superficie fotosintética y aparato fotosintético (Reich 1998).

El radio de área foliar (LAR) es un cociente que relaciona el AFE con la masa foliar total (LMR= peso foliar/peso total), de manera que cuantifica cuánta superficie foliar corresponde por un gramo de peso seco total. La tasa de crecimiento relativa (RGR) se descompone en la tasa de asimilación foliar y el radio de área foliar, de manera que altas tasas de asimilación foliar y altos LAR suelen estar relacionados con altas tasas de crecimiento, lo cual le confiere propiedades ecosistémicas a esta variable ecofisiológica (Lambers *et al* 1998). El LAR se ha relacionado con la longevidad de los individuos en plantas alpinas, de manera que las plantas con menores superficies foliares frente al peso foliar suelen ser más longevas que aquellas con mayores superficies foliares (Körner 1999).

En relación a la regulación hídrica foliar, se utiliza el punto de pérdida de turgor celular (TLP) y no los potenciales hídricos diarios porque este estudio se realiza tan sólo para la época húmeda, y el TLP mide el potencial hídrico más negativo que soporta la planta sin que se produzca marchites permanente, independientemente de la época húmeda o seca. La pendiente del TLP permite obtener el módulo de elasticidad celular, mediante el cual se explican posibles mecanismos de tolerancia frente al estrés hídrico, mediado por paredes elásticas en las que se recuperan los potenciales hídricos o paredes rígidas en las que no se recuperan los potenciales hídricos, pero no por esto se produce muerte celular (Orozco 1986).

A continuación, se presentan cada uno de los rasgos tipológicos o variables de estudio elegidas, en relación con el carácter vegetal al que pertenecen y el limitante ecológico al que responden. De igual manera, se esquematiza la metodología empleada para medir cada uno de los rasgos (tabla 2.1).

Carácter vegetal	Limitante ecológico	Rasgo tipológico	Metodología
Yemas de crecimiento	Heladas nocturnas	Número de horas bajo temperaturas congelantes	Termocuplas localizadas dentro y fuera de las yemas de crecimiento. Ciclos de 24 horas.
Compartimentación del material vegetal	Época húmeda seguida de una época seca	Distribución de fitomasa aérea y subterránea	Método de cosecha (método destructivo) en época húmeda. Cálculo de los cocientes de distribución de la fitomasa aérea y subterránea
Morfología foliar	Temperaturas constantes con pequeñas diferencias entre época húmeda y época seca	Área foliar específica (AFE) y radio de área foliar (LAR)	AFE= área foliar/peso foliar LAR= AFE x LMR= área foliar/peso total
Regulación hídrica foliar	Cambios en los potenciales hídricos diarios y anuales	Punto de pérdida de turgor celular (TLP) y módulo de elasticidad celular	Curva de potenciales hídricos/CRH para obtener el TLP y la pendiente del TLP o módulo de elasticidad

Tabla 2.1: Cuadro explicativo de los rasgos tipológicos seleccionados para el estudio de las especies de los humedales andinos.

3.4. Diseño experimental

a. Mediciones térmicas en las yemas de crecimiento

Para cada de las seis especies de estudio se seleccionaron individuos adultos bajo el criterio de tamaño-edad. En rosetas policárpicas se consideraron individuos adultos a aquellos con más de un evento reproductivo en la población, al igual que para las rosetas acaules (Estrada 1983). Para la forma de vida en cojín, se tomó el criterio de Sarmiento (1987), donde se relaciona el tamaño del cojín con la tasa de crecimiento, lo que pareciera ser un buen estimador de la edad del individuo.

Se realizó un muestreo estratificado aleatorio, en vistas de que las especies de estudio se distribuían claramente a lo largo del gradiente microambiental en la Ciénaga de Mifafí (figura 2.5). Dentro de cada población se seleccionaron un mínimo de 3 individuos donde se identificaron las yemas apicales, se midió la altura en centímetros sobre la superficie del suelo y el número de horas bajo temperaturas congelantes en ciclos de 24 horas. De igual manera, se hicieron mediciones mesoclimáticas de la temperatura en el aire y sobre el suelo, para compararlas con medidas microtérmicas dentro y fuera de la yema apical. Y se midió la temperatura bajo superficie (-10 cm) dentro y fuera del humedal.

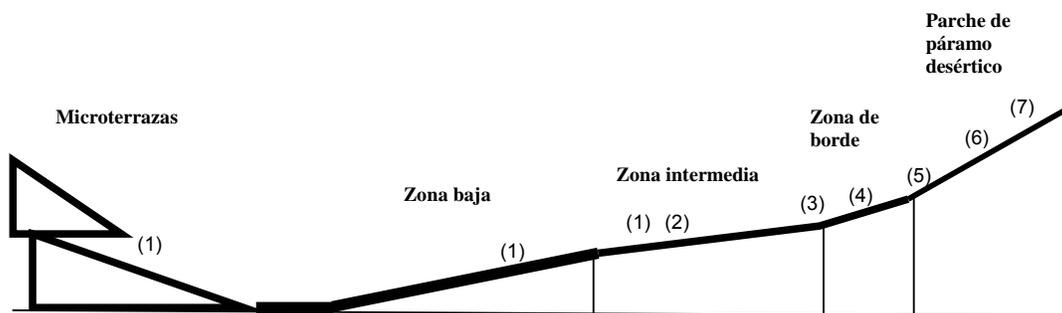


Figura 2.5: Distribución espacial de las especies de estudio en la Ciénaga de Mifafí: (1) *Plantago rigida*, (2) *Hypochoeris setosa*, (3) *Espeletia batata*, (4) *Espeletia semiglobulata*, (5) *Azorella julianii*, (6) *Aciachne pulvinata*, (7) *Espeletia timotensis* o *Espeletia spicata*.

Para medir temperatura dentro y fuera de la yema apical se usaron termopares de cobre-constantan (calibre 36) que se colocan en el ápice de la yema y en las hojas más extremas con la misma exposición solar (foto 2.3). Las lecturas se hicieron con un microvoltímetro digital DATA PRECISION CORP (modelo 258). Asumiendo la relación lineal entre temperatura y milivoltios, estos se convierten a grados centígrados, mediante la ecuación: $C = 24.88 \times Mv + 0.2240$ (Orozco 1988).

Se realizaron tres ciclos diarios con tres réplicas para cada una de las especies durante el periodo de estudio, en intervalos de dos horas: 12.00 p.m., 14.00 p.m., 16.00 p.m., 18.00 p.m., 20.00 p.m., 22.00 p.m., 24.00 a.m., 2.00 a.m., 4.00 a.m., 6.00 a.m., 8.00 a.m. y 10.00 a.m. Simultáneamente, se midió la radiación solar global (Rs) con un piranómetro LI-COR (modelo LI-200S) conectado a un integrador LI-COR (modelo LI-500) y humedad relativa en el aire y sobre la superficie del humedal con un termohigrógrafo (Lambrecht).

Para medir la temperatura en el aire y sobre el suelo se emplearon dos registradores termohidrógrafos (Lambrecht) localizados uno a la altura de la yema apical y otro sobre la superficie del suelo. Mientras que para medir la temperatura bajo la superficie del suelo se utilizaron termocuplas de cobre-constantan (calibre 36) de baja resistencia, localizados a diferentes profundidades para minimizar el problema de variabilidad horizontal del sustrato.



Foto 2.3: Localización de las termocuplas de cobre-constantan en la yema apical y en la superficie foliar de la roseta acaule *Plantago rigida*, en la zona anegada de la Ciénaga de Mifafí. A: a las 8.00 a.m cuando la superficie del humedal está congelada y B: a las 10.00 a.m. tras el deshielo nocturno.

Las temperaturas en el aire y sobre la superficie del suelo llevan asociadas el mismo problema de variabilidad en la columna de aire, por lo que, se trata de minimizar el ruido generado por la velocidad, conducción y radiación sobre la superficie del sensor. La velocidad del viento no es tan importante en el páramo donde las máximas velocidades son de 10 m/s lo cual varía la temperatura en 0.02 °C (Bradley *et al.* 1991). Sin embargo, la radiación solar puede incrementar rápidamente en varios grados la temperatura del sustrato, por lo que, se fabricó una pantalla para reflejar la radiación solar.

Con la información recabada, se construyeron ciclos térmicos puntuales para los meses de octubre a diciembre de 2002.

b. Distribución de la fitomasa aérea y subterránea

La distribución de la fitomasa se mide en relación a la compartimentalización vegetal en: biomasa aérea/biomasa subterránea (BA/BS), biomasa asimilatoria/biomasa total (BAH/BT), biomasa de tallos y rizomas /biomasa total (BTA/BT), biomasa radicular/biomasa total (BRA/BT), biomasa reproductiva/biomasa total (BRE/BT) y necromasa/ fitomasa total (N/FT). Algunas terminologías aclaratorias se presentan a continuación. Consideraremos biomasa a la masa de planta viva, necromasa a la masa de hojas muertas adheridas a la planta, fitomasa⁵ a la sumatoria de biomasa y necromasa, y mantillo u hojarasca a las partes muertas no adheridas a la planta (Programa Biológico Internacional 1960 en Sarmiento 1984).

Mediante un muestreo estratificado aleatorio, se eligen entre 10-20 individuos adultos (eventos reproductivos recientes o senescentes). Se utilizó el método de cosecha (Chapman 1976) para cuantificar la biomasa aérea y la subterránea hasta 20-25 cm de profundidad, cuidando de no romper la estructura radicular. El mantillo se recolectó aparte. En los cojines, se recolectó el material vegetal aéreo delimitando un cuadrante alrededor del último anillo de crecimiento foliar, más los primeros 20 cm de suelo donde se encontraban las raíces. Ya en el laboratorio se procedió a separar la biomasa en: hojas vivas, hojas muertas, tallos, estructuras reproductivas y raíces. Se pesaron para obtener el peso fresco (g) y se llevaron a la estufa a 60 °C durante 72 horas para obtener el peso seco (g) y el contenido relativo de humedad (%).

Se emplean diferentes técnicas de lavado y procesado de muestras, dependiendo de las características propias de cada especie. Las muestras de *Plantago rigida* se lavan a presión usando tamices de tamaño 1 y 2 mm para evitar pérdidas de material vegetal (pequeñas raíces y necromasa adherida al rizoma). En *Hypochoeris setosa*, *Azorella julianii* y *Calandrinia acaulis* (especie

⁵ La variable fitomasa, además de cumplir con los criterios establecidos sobre selección de variables de estudio³ permite: diferenciar estadios poblacionales de las especies, comparaciones ecosistémicas y, aunque se trata de un método destructivo, puede adaptarse a un método semidestructivo usando relaciones alométricas entre el biovolumen y la biomasa de las especies.

de referencia para lavar material vegetal) se emplea lavado sin presión porque las hojas marcescentes se descomponen con facilidad, además en *H.setosa* existen serias dificultades para diferenciar las raíces de los briófitos. En las especies de rosetas caulescentes como *Espeletia semiglobulata* y *Espeletia batata* la separación del material vegetal se hace de manera manual sin necesidad de lavado. Por último, en el cojín *Aciachne pulvinata* se emplea una técnica mixta de decantación y lavado a presión, es decir, la fitomasa subterránea se sumerge en agua donde se separan las raíces por densidad y a continuación, se procede a lavado con presión de la fitomasa aérea. El tamaño minúsculo de las hojas de *A. pulvinata*, no permite la separación manual de hojas, flores y tallos, por lo que, para esta especie sólo se calculan los cocientes: BA/BS y N/FT, mientras que el cociente BAH/BT se refiere a la sumatoria de hojas, flores y tallos frente a la biomasa radicular.

Los resultados de la fitomasa se expresan en valores absolutos (biomasa de cada compartimiento vegetal por individuo) y valores relativos (biomasa de cada compartimiento vegetal en relación a la biomasa total) que se comparan mediante test estadísticos.

Antes de recolectar el material vegetal para estudiar la distribución de la fitomasa aérea y subterránea, se mide la altura máxima en cada especie (n=50), lo cual serviría para definir un modelo arquitectónico en las distintas formas de vida como el propuesto por Monasterio (1986) para las rosetas gigantes.

c. Área Foliar Específica (AFE) y cociente de Área Foliar (LAR)

El área foliar se determina para 15 hojas vivas seleccionadas de manera aleatoria en diferentes individuos por especie, usando un LICOR LI 3100. Después de medirlas se pesan para obtener el peso fresco (g) y se secan a 60°C durante 72 horas para obtener el peso seco (g). El área foliar específica se determina en función del promedio área foliar/peso foliar para n=15.

Para calcular el cociente de Área Foliar (LAR) se multiplica el AFE por la masa foliar de cada especie. La masa foliar corresponde a la biomasa de hojas vivas en relación a la biomasa total, este valor se obtiene del cociente de distribución de biomasa BAH/BT para cada una de las especies del apartado anterior.

d. Punto de pérdida de turgor y módulo de elasticidad celular

En el último día en el que se realizan los cursos térmicos diarios, se cortan 4 hojas en cada una de las especies estudiadas para hacer las CPV propuestas por Tyree y Hammel (1972).

Se procede de la siguiente manera: las hojas cortadas se introducen en un recipiente con agua, se recortan para prevenir la formación de burbujas de aire dentro del xilema y se cubren con bolsas de etileno para evitar pérdidas de agua por transpiración. Inmediatamente se llevan al laboratorio, donde se mantienen en oscuridad y en la nevera durante 12 horas para permitir la completa saturación del material vegetal. Pasado este tiempo, procedemos a realizar las CPV. En primer lugar, pesamos la hoja para obtener su peso saturado e introducimos la hoja en la bomba de presión donde obtenemos el potencial hídrico foliar. A continuación, se saca la hoja de la cámara disminuyendo lentamente la presión para no ocasionar daño tisular y se deja transpirar, acelerando el proceso con una lámpara de 100 W. Se repite el procedimiento anterior hasta obtener aproximadamente 10 mediciones por hoja. Finalmente, las hojas se secan a 72 °C durante 48 horas en una estufa Blue M para obtener el peso seco.

Con los datos de potencial hídrico obtenidos se grafica la relación entre el inverso del potencial de turgor y el Contenido Relativo de Humedad (CRH) usando el programa de CPV (Zabala y Orozco 1985). Se grafican todos los valores de las tres réplicas de cada especie. Los puntos de la relación Ψ_{μ} vs. CRH_s se ajustan a una regresión, calculándose las pendientes ($d\Psi_{\mu} / dCRH_s$) a

intervalos de 0.2% CRH_s hasta una $d\Psi_{\mu}$ del 0.001 MPa. El punto en el que la gráfica cambia de una fase curvilínea a una fase lineal corresponde con el punto de pérdida de turgor celular (TLP). La pendiente o sus variaciones en la relación lineal entre Ψ_{μ} vs. CRH_s permite obtener el módulo de elasticidad celular (ϵ), de manera que cuanto mayor es la pendiente de la curva menor es la elasticidad de la pared celular.

¿Qué información nos da el TLP y el módulo de elasticidad?

De los diferentes componentes del potencial hídrico de una planta, el potencial de turgor es el más importante en el mantenimiento de ciertas funciones fisiológicas, tales como: el movimiento estomático, el transporte a través de la membrana y la expansión y división celular (Zimmerman 1978 y Hsiao 1973 en Orozco 1986). De manera que cualquier mecanismo que contribuya a mantener el turgor durante el periodo de déficit hídrico, será beneficioso para la planta porque no sólo le permitirá “sobrevivir” al estrés sino crecer, aumentando así su capacidad competitiva durante este periodo. De igual manera, la elasticidad de las paredes celulares, permite que la planta recupere el volumen intracelular después de un periodo de fuerte estrés hídrico.

¿Qué importancia pueden tener estas variables en plantas de humedales andinos?

La relación del punto de pérdida de turgor celular y el módulo de elasticidad nos permite orientar la discusión sobre las diferentes estrategias adaptativas de las especies del humedal, más o menos evasoras al déficit y exceso de agua a lo largo del año.

4. Resultados

4.1. Estructuras de protección térmica en las formas de vida

a. Mediciones microclimáticas en la Ciénaga de Mifafí (4327 m)

Los resultados de mediciones térmicas realizadas en la Ciénaga de Mifafí (4327 m) durante el periodo de estudio, en los días: 10-11, 24-25 de octubre; 6-7, 11-12, 21-22, 26-27-28 de noviembre y 4-5 de diciembre de 2002, señalan una temperatura media de $4.7\pm 2.1^{\circ}\text{C}$ con una marcada oscilación térmica diaria, común denominador en ambientes tropicales alpinos (Rundel 1994) donde las temperaturas máximas diarias alcanzan $12.8\pm 2.4^{\circ}\text{C}$ y las temperaturas mínimas los $-0.7\pm 1.3^{\circ}\text{C}$ dentro de la columna de aire (Tabla 2.2.).

Mes de estudio	Octubre		Noviembre		Diciembre	
	aire	suelo	aire	suelo	aire	suelo
Temperatura diaria máxima	11.9±1.4	14.7±/0.7	12.7±1.7	15.2±/1	18.1±2.2	22.2±/3.6
Temperatura diaria mínima	1.5±0.3	1.4±/0.2	-0.9±1.2	-1.1±/1.1	-1.5±0.8	-1.4±/0.6
Oscilación térmica diaria	10.4±/	13.3±/	11.8±/	16.2±/	19.6±/	23.6±/
Temperatura diaria promedio	5.6 ±/ 3.4 (n=160)	6.1 ±/ 4.3	4.9 ±/ 4.7 (n=665)	5.8 ±/ 5.8	6.6 ±/7.3 (n=312)	7.5 ±/ 8.2

Tabla 2.2.: Mediciones microclimáticas realizadas en la Ciénaga de Mifafí (4327m). Las temperaturas se midieron en ciclos de 24 horas a 150 cm en el aire y sobre el suelo, en los meses de octubre, noviembre y diciembre de 2002.

En octubre las temperaturas mínimas nunca alcanzan temperaturas congelantes, en noviembre aparecen temperaturas bajo 0°C y en diciembre, mes de transición hacia la época seca, las temperaturas mínimas son más bajas y el número de horas con temperaturas congelantes incrementa (Figura 2.6). No se realizaron ciclos térmicos diarios en plena época seca (entre febrero y marzo) ni en el apogeo de la época húmeda (entre julio y agosto) por problemas logísticos.

En un ciclo térmico diario las temperaturas mayores se obtienen a las 14.00 p.m. y las mínimas entre las 4.00 a.m. y 6.00 a.m. El suelo puede permanecer

congelado durante horas pero una vez amanece a las 6.00 a.m. se produce el rápido deshielo, entre las 6.00 a.m. y 8.00 a.m. en la vertiente este y entre las 8.00 a.m. y 10.00 a.m. en la vertiente oeste en humedales de fondo de valle. El fuerte descenso térmico nocturno puede verse ligeramente cambiado en función de la nubosidad, de manera que los días con nubosidad abundante, en una proporción 8/8, la temperatura del aire y del suelo aumentan, lo que parece suceder en el mes de octubre, mientras que en los días despejados (0/8 nubosidad) se registra mayor número de heladas que correspondería con la época seca.

En relación a las temperaturas bajo la superficie del suelo (-10cm) se observan menores diferencias térmicas en los suelos del humedal que en páramo desértico, de manera que la isoterma descrita para suelos andinos (Schubert 1972) se registra a menor profundidad bajo el humedal (temperaturas superiores a 2-4° C) (figura 2.7 y 2.8).

En cuanto a la humedad relativa del aire, las bajas temperaturas nocturnas llevan asociado un cambio de humedad, propiedad física que disminuye con la altitud, originándose agujas de hielo en los suelos periglaciales o delgadas películas de hielo en el humedal. Los resultados de este trabajo muestran un contenido relativo de humedad (CRH) cercano al 100% para los meses de octubre y noviembre, seguidos de un descenso al 60% para el mes de diciembre, lo que connota la transición hacia la época seca (figura 2.9).

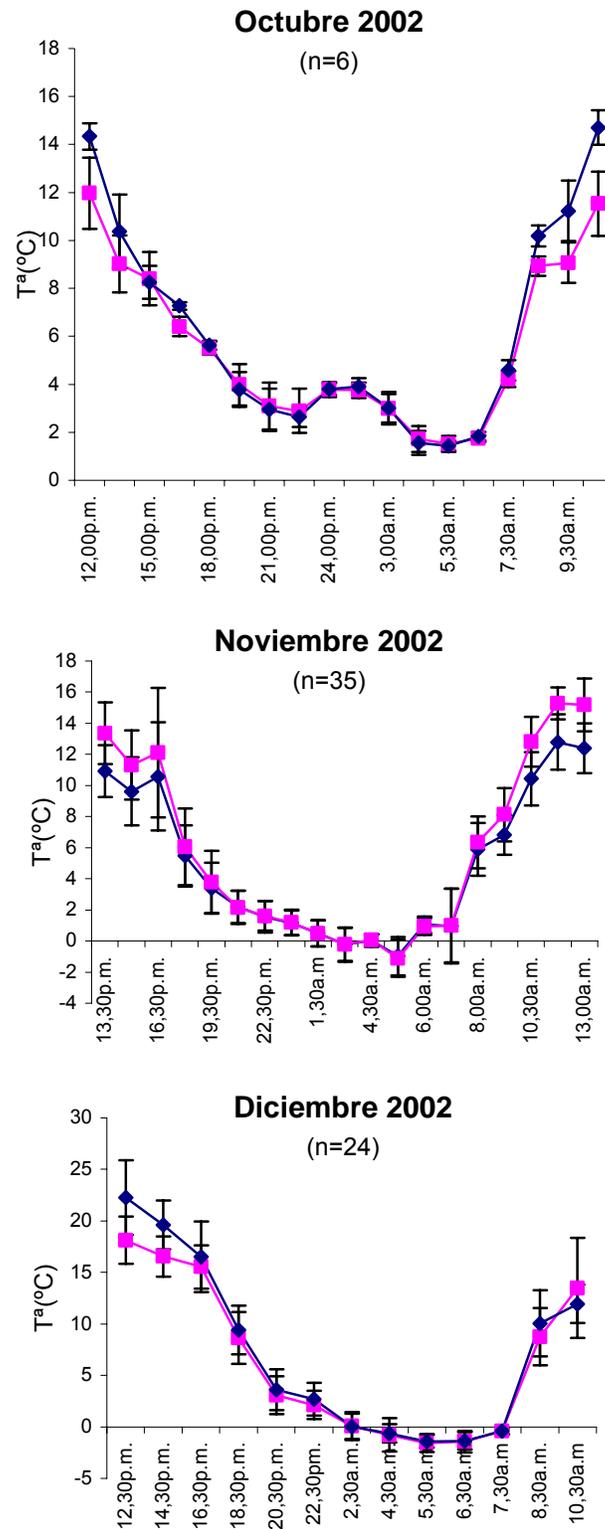


Figura 2.6: Cursos térmicos diarios en los meses de octubre, noviembre y diciembre de 2002 para la Ciénaga de Mifafi (promedio +/- desviaciones estándares). Azul: Temperatura sobre la superficie del suelo (0cm) y Rosa: Temperatura en la columna de aire (150cm).

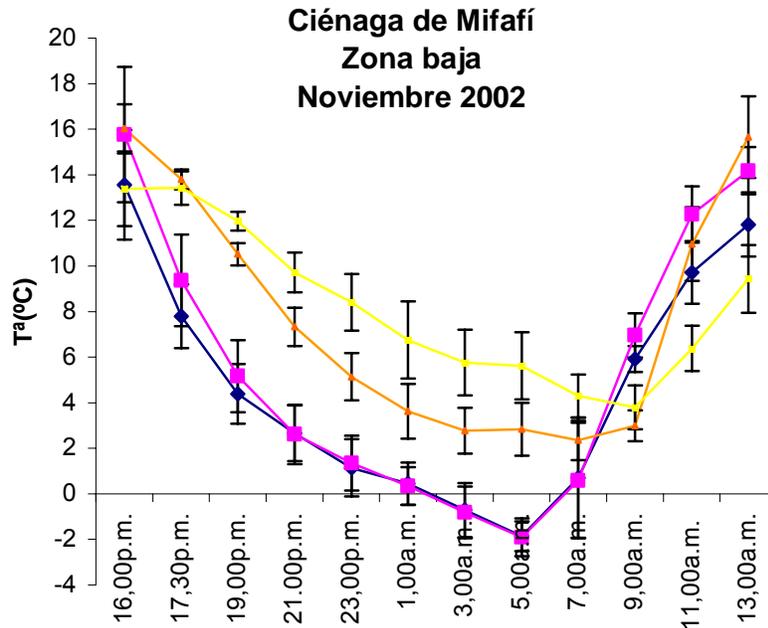


Figura 2.7: Curso térmico diario (promedio +/- desviaciones estándares, n=9) durante el mes de noviembre en la zona baja o anegada del humedal. Azul: Temperatura sobre la superficie del suelo (0 cm), Rosado: Temperatura en la columna de aire (150 cm), naranja: temperatura bajo la superficie del humedal (-3 cm) y amarillo: Temperatura bajo la superficie del humedal (-10cm).

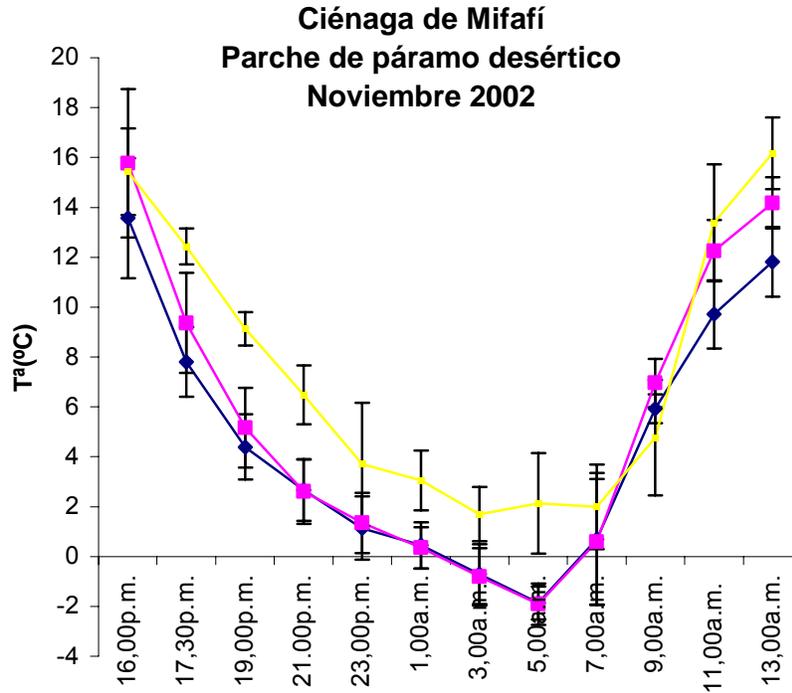


Figura 2.8: Curso térmico diario (promedio +/- desviaciones estándares, n=9) durante el mes de noviembre en el parche de páramo desértico del humedal. Azul: Temperatura sobre la superficie del suelo (0 cm), Rosado: Temperatura en la columna de aire (150 cm) y amarillo: Temperatura bajo la superficie del humedal (-10cm).

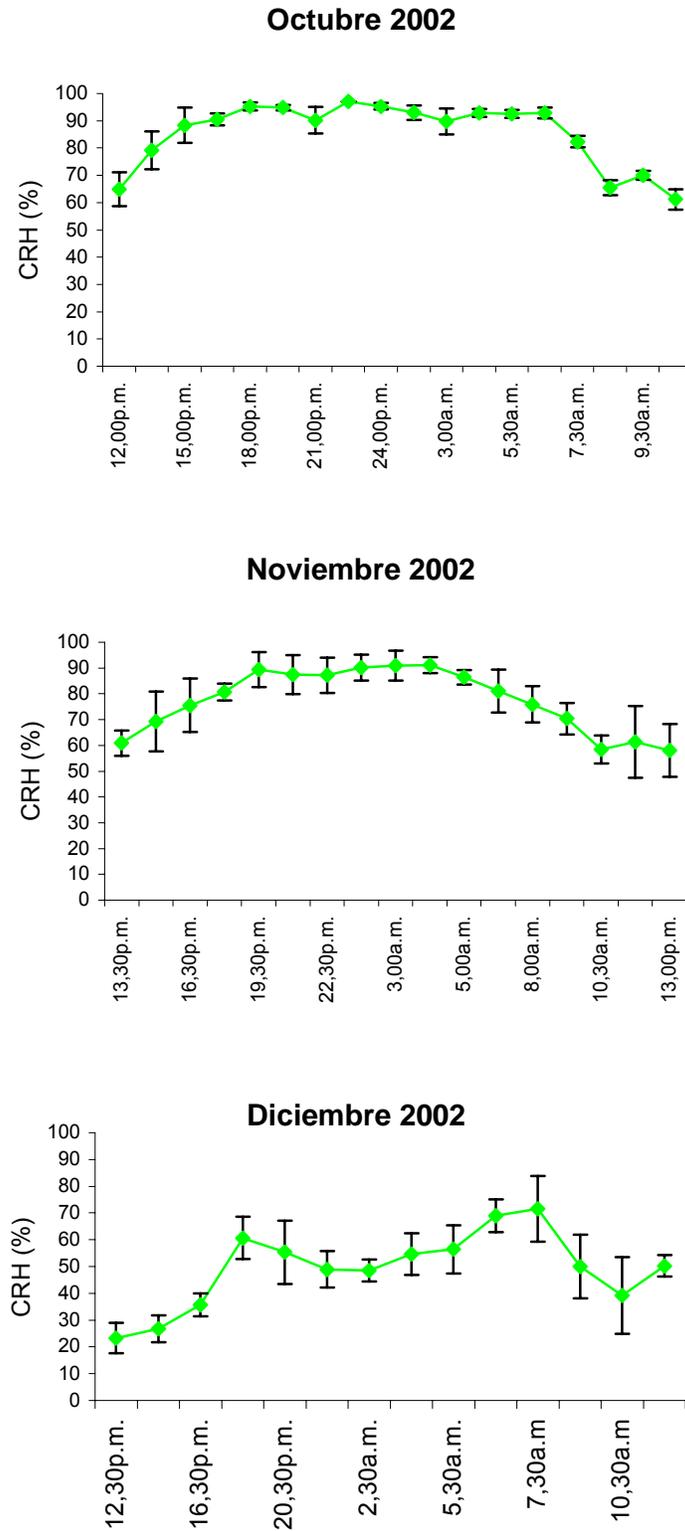


Figura 2.9: Contenido Relativo de Humedad (CRH %) en algunos días de octubre, noviembre y diciembre de 2002 para la Ciénaga de Mifafi (+/- desviaciones estándares).

b. Protección térmica de las yemas de crecimiento

Las heladas nocturnas pueden congelar el agua intercelular y producir daño tisular (Goldstein et al 1985a), por lo que, los modelos arquitectónicos tendrán diferentes mecanismos de protección térmica de las yemas de crecimiento. Por ejemplo, las rosetas caulescentes del género *Espeletia* presentan un único meristema apical protegido por una gruesa capa de hojas (Smith 1974, Monasterio 1986), las rosetas acaules protegen las yemas de crecimiento bajo la superficie del suelo (Ramsay 1992) y los cojines mantienen las yemas de crecimiento sobre la superficie del suelo donde el recalentamiento es también mayor.

Los resultados de las mediciones térmicas puntuales para las seis especies de estudio, señalan un comportamiento térmico similar en el que la temperatura de la yema (temperatura interna) supera a la temperatura foliar (temperatura externa) en las horas de congelamiento nocturno. Además, la superficie foliar evita el recalentamiento de las yemas de crecimiento durante las horas de alta insolación (figura 2.10). Sin embargo, existen diferencias en cuanto a la temperatura diaria máxima, la temperatura diaria mínima y el número de horas bajo 0 °C en cada una de las especies de estudio (tabla 2.3.)

Respuesta térmica en la vegetación de humedales andinos						
Especie	T ^a diaria máxima (°C)		T ^a diaria mínima (°C)		n° horas bajo 0°C	
<i>Plantago rigida</i> (ra)	E	21+/-6.6	E	0.2+/-0.01	E	0
	I	18.7+/-4.3	I	1.4+/-0.4	I	0
<i>Hypochoeris setosa</i> (ra)	E	19.3+/-6.7	E	-1.7+/-1.07	E	10
	I	15+/-4.5	I	0.4+/-1.4	I	0
<i>Espeletia semiglobulata</i> (rc)	E	17.9+/-5.7	E	-3+/-2.05	E	10
	I	12.8+/-3.1	I	-0.3+/-2.08	I	3
<i>Espeletia batata</i> (rc)	E	30.8+/-5.1	E	-4+/-1.9	E	11
	I	27.5+/-6.3	I	-2.9+/-1.2	I	7
<i>Azorella julianii</i> (co)	E	26.1+/-9.4	E	-3.7+/-2.5	E	12
	I	18.7+/-7	I	-1.3+/-0.7	I	6
<i>Aciachne pulvinata</i> (co)	E	34.5+/-3.8	E	-5.1+/-1.9	E	11
	I	23.8+/-4.5	I	-0.4+/-0.7	I	3

Tabla 2.3.: Media de las temperaturas diarias máximas, temperaturas diarias mínimas y número de horas registradas bajo 0° C en las seis especies de estudio. E: Temperatura sobre la superficie foliar (t^a externa), I: Temperatura dentro de la yema apical (t^a interna). ra: roseta acaule, rc: roseta caulescente y co: cojín.

En *Plantago rigida*, la temperatura de la yema siempre es mayor que la temperatura foliar y, aunque ambas temperaturas descienden rápidamente, nunca bajan de 0 °C y sufren un rápido ascenso a primeras horas de la mañana. *Hypochoeris setosa* presenta un comportamiento similar con la salvedad de que se produce recalentamiento de la superficie foliar en horas de alta insolación. En *Espeletia semiglobulata*, la oscilación térmica de la yema aparece ligeramente desplazada en relación a las superficies foliares, de manera que la temperatura de la yema percibe 3 horas de temperaturas congelantes de las 10 horas registradas en la parte externa de la hoja. En la roseta caulescente *Espeletia batata* se registraron temperaturas de -4°C, y de las 11 horas de temperaturas bajo 0 °C sobre la superficie foliar, 7 horas se registran en el interior de la yema, lo que sugiere un error en la localización de la termocupla interna (quizás los tejidos meristemáticos se encuentren enterrados bajo la roseta de hojas). En *Azorella julianii*, las yemas de crecimiento pasan 6 de 12 horas bajo temperaturas congelantes y, al igual que ocurría con *H. setosa*, la temperatura foliar asciende rápidamente a primeras horas de la mañana. Por último, en *Aciachne pulvinata* el pequeño tamaño de las ramas impidió distinguir las yemas apicales de las hojas, así que se midió temperatura sobre la cobertura foliar y temperatura bajo la cobertura foliar, resultando la temperatura bajo la cubierta de hojas mucho menos limitante que la temperatura sobre la cubierta que puede llegar a -5 °C durante la noche (figura 2.10 y 2.11).

Llama la atención cómo las temperaturas foliares de las especies son más extremas que las temperaturas del aire o del suelo registradas durante los meses de octubre a diciembre en el humedal de estudio (tabla 2.2.). Esto podría tener dos explicaciones, por un lado, puede deberse a errores en la instrumentación utilizada, ya que las temperaturas microclimáticas se registraron con un termohidrógrafo y las temperaturas foliares con termocuplas de cobre constantan permanentes. Y por otro lado, puede relacionarse con que las superficies foliares se calientan y enfrían más rápidamente que la superficie del suelo.

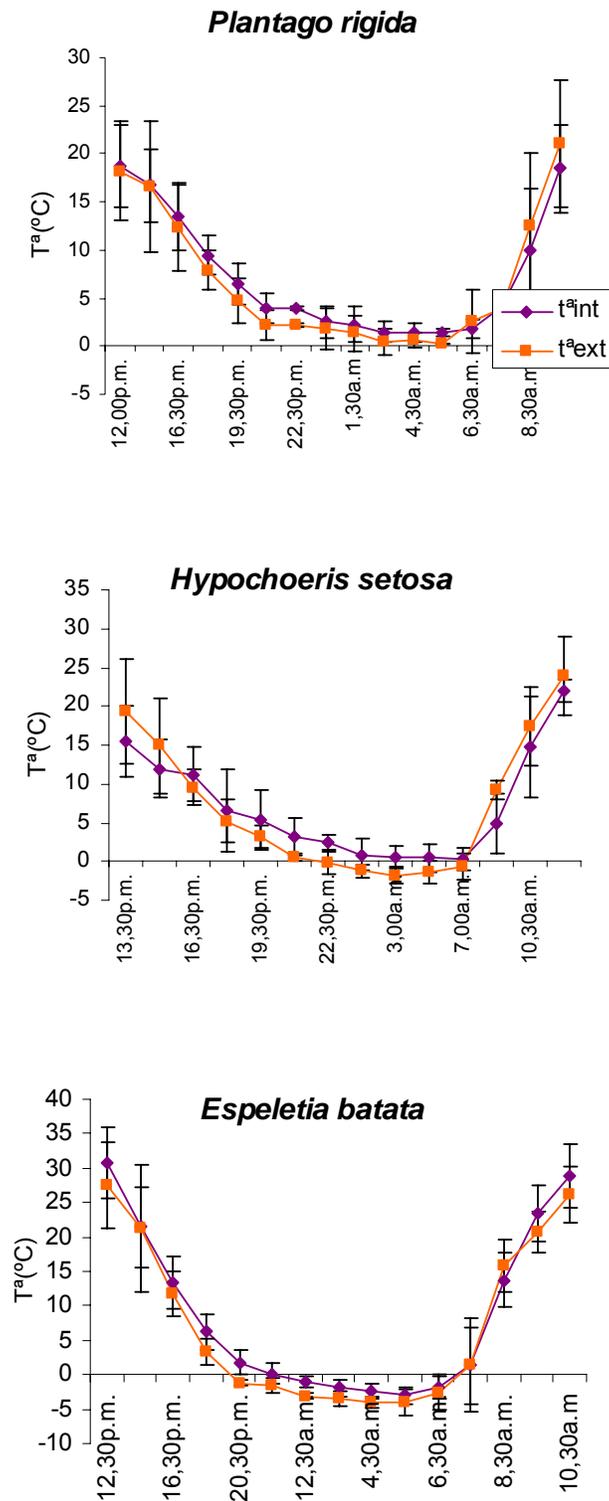


Figura 2.10: Curso térmico diario en el periodo de estudio para las especies (+/-desviación estándar): *Plantago rigida*, *Hypochaeris setosa* y *Espeletia batata*. Temperatura en la yema (línea naranja) y temperatura sobre la superficie foliar (línea violeta).

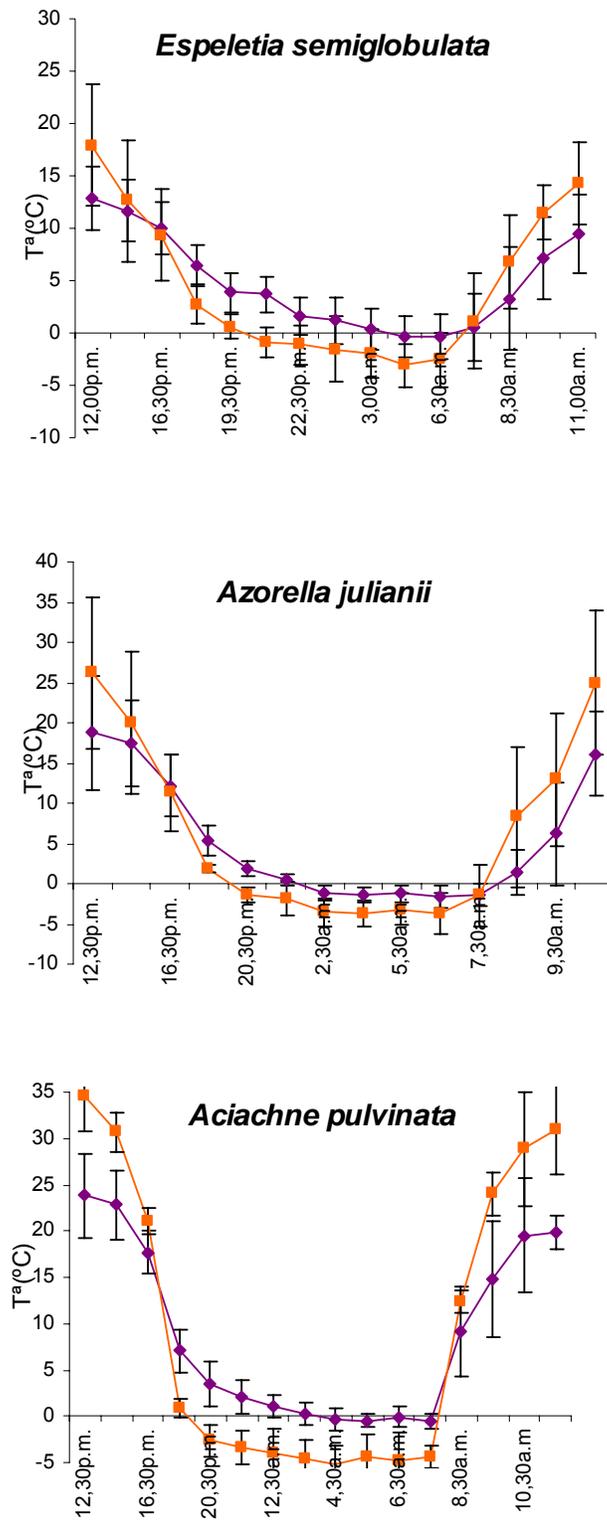


Figura 2.11: Curso térmico diario en el periodo de estudio para las especies (+/-desviación estándar): *Espeletia semiglobulata*, *Azorella julianii* y *Aciachne pulvinata*. Temperatura en la yema (línea naranja) y temperatura sobre la superficie foliar (línea violeta).

4.2. Diferentes patrones arquitectónicos en las especies del humedal

El balance energético en las especies de estudio se analiza en función de la distribución de fitomasa aérea y subterránea en los diferentes modelos arquitectónicos de las especies de estudio.

a. Altura máxima de las especies de estudio

En primer lugar, se muestran los resultados de la altura máxima de cada especie. Un 81.6 % de la cobertura vegetal de las especies de estudio aparece en los primeros centímetros del suelo (0-20cm), ocupado por las formas de vida: rosetas acaules y cojines, mientras que solo un 18.3 % de las especies alcanzan alturas mayores, donde se localizan las rosetas caulescentes, lo que manifiesta la estratificación horizontal en la vegetación del humedal (figura 2.12).

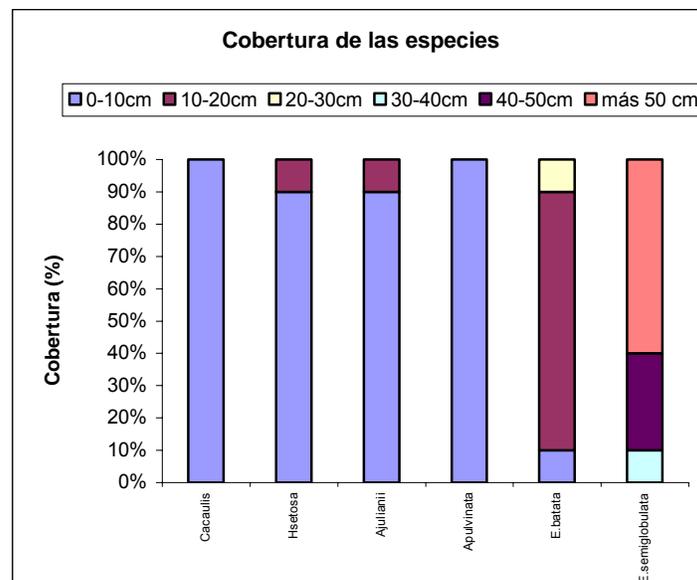


Figura 2.12: Altura máxima promedio de las seis especies de estudio en la Ciénaga de Mifafi (n=50).

b. Valores absolutos de biomasa y necromasa foliar

En relación a los valores absolutos de la biomasa aérea y subterránea para las especies de estudio, presentamos los resultados del promedio de fitomasa (+/- desviación estándar) (anexo 2), para lo cual se analiza separadamente biomasa y necromasa (tabla 2.4.). La especie con mayor promedio de biomasa total corresponde a la roseta “decumbente” *Espeletia semiglobulata* con

2,09+/-1,09 Kg/i, mientras que los valores menores pertenecen a las especies de rosetas acaules.

En cuanto al promedio de necromasa, se encuentran valores relativamente altos para las rosetas “gigantes” y rosetas “enanas”. *E. semiglobulata* presenta 8,2 +/-3,5 Kg/i, tres veces más que biomasa y *Plantago rigida*, contiene un porcentaje de necromasa 2,3 veces superior al de biomasa. Mientras que en el cojín *A. pulvinata* y *E.batata*, no se encuentran diferencias significativas entre biomasa y necromasa. Y en las especies *H. setosa*, *C.acaulis* y *A. julianii*, dos rosetas acaules y un cojín de rosetas, contienen mas biomasa que necromasa.

Si tenemos en cuenta que la roseta acaule *Plantago rigida* forma alfombras monoespecíficas en la parte más anegada del humedal de estudio, podríamos estimar la cantidad de fitomasa (biomasa más necromasa) que hay en la superficie del humedal. Considerando que la roseta acaule ocupa un área de 16 cm² (4x4cm), tendríamos un valor de 0,92 Kg /m² de biomasa y 2,14 Kg/m² de necromasa foliar, lo cual parece estar sobreestimado ya que se calcula para una base cuadrada de 4x4 cm, mientras que la roseta es circular.

Distribución de fitomasa aérea y subterránea									
Especie	F.V.	n	BTA	BRA	BAF	BRE	Biomasa	Necromasa	Fitomasa
<i>P.rigida</i>	ra	12	0,632 +0.33	0,638 +/-0.37	0,176 +/-0.09	0,037 +/-0.1	1,48+/- 0.86	3,44+/-1.19	4,93+/- 2.06
<i>H.setosa</i>	ra	10	0,742 +0.41	0,22 +/-0.15	0,244 +/-0.14	0,147 +/-0.1	1,35+/- 0.79	0,81+/-0.99	2,17+/- 1.78
<i>C.acaulis</i>	ra	20	2,2015 +/-1.6	0,2135 +/-0.14	0,475 +/-0.31	0,16 +/-0.1	3,04+/- 2.18	0,31+/-0.24	3,35+/- 2.43
<i>A.julianii</i>	co	11	60,302 +48.7	33,657 +/-29.7	21,835 +/-34.6	0 +/-0	115,7+/- 113.1	40,8+/-30.8	156,5+/- 143.9
<i>E.batata</i>	rc	18	18,461 +18.3	1,1822 +/-1.1	20,641 +/-14.6	6,402 +/-6.7	46,6+/- 40.3	40,26+/- 34.8	86,9+/- 75.1
<i>E.semiglobulata</i>	rc	10	1516 +/-877	41,364 +/-34.6	538,44 +182.9	0 +/-0	2095,8+/- 1094.8	6181,3+/- 2475.2	8277,1+/- 3570.1
<i>A.pulvinata</i>	co	14	0 +/-0	7,9229 +/-4.06	26,114 +/-11.3	0 +/-0	34,0+/- 15.3	42,1+/-28.2	76,21+/- 43.6

Tabla 2.4.: Promedios de fitomasa, biomasa y necromasa total por especie (+/- desviaciones estándares), expresado en gramos por individuo. F.V.: Formas de vida, n: número muestral, BTA: Biomasa de tallos aéreos o subterráneos, BRA: Biomasa de raíces, BAF: biomasa asimilatoria foliar, BRE: biomasa de flores, Fitomasa: Biomasa+necromasa.

c. Distribución de la fitomasa en los diferentes compartimientos vegetales

Los modelos arquitectónicos se pueden estudiar en función de alguno de los siguientes cocientes de distribución de fitomasa: biomasa aérea/biomasa subterránea (BA/BS), biomasa asimilatoria foliar/biomasa total (BAF/BT), biomasa radicular/biomasa total (BRA/BT), biomasa de tallos aéreos o rizomas/biomasa total (BTA/BT), biomasa reproductiva/biomasa total (BRE/BT) Y, por último, la cantidad de biomasa acumulada en hojas marcescentes en la necromasa/fitomasa total (N/FT) (tabla 2.5.).

Cocientes de distribución de fitomasa aérea y subterránea						
Especie	BA/BS	BAF/BT	BTA/BT	BRA/BT	BRE/BT	N/FT
<i>P.rigida</i>	0,185+/- 0.074	0,130+/- 0.058	0,422+/- 0.084	0,424+/- 0.104	0,022+/- 0.028	0,704+/- 0.038
<i>H.setosa</i>	0,457+/- 375	0,174+/- 0.108	0,546+/- 0.144	0,171+/- 0.108	0,108+/- 0.041	0,293+/- 0.164
<i>C.acaulis</i>	0,387+/- 0.255	0,182+/- 0.073	0,646+/- 0.193	0,094+/- 0.100	0,076+/- 0.063	0,091+/- 0.056
<i>A.julianii</i>	0,200+/- 0.157	0,155+/- 0.101	0,537+/- 0.095	0,306+/- 0.141	0	0,281+/- 0.099
<i>E.batata</i>	2,219+/- 1.906	0,458+/- 0.200	0,391+/- 0.203	0,032+/- 0.036	0,116+/- 0.065	0,425+/- 0.177
<i>E.semiglobulata</i>	1484,03+ /-4405.49	0,293+/- 0.116	0,685+/- 0.125	0,021+/- 0.017	0	0,742+/- 0.092
<i>A.pulvinata</i>	3,773+/- 1.704	0,759+/- 0.104	0	0,240+/- 0.104	0	0,528+/- 0.0857

Tabla 2.5.: Promedios de cocientes energéticos de biomasa (+/- desviaciones estándares) en las siete especies de estudio. BA/BS: Biomasa aérea /Biomasa subterránea, BAF/BT: Biomasa foliar/ Biomasa total, BNA/BT: Biomasa de tallos aéreos o subterráneos/ Biomasa total, BRA/BT: Biomasa radicular/ Biomasa total, BRE/BT: Biomasa reproductiva/ Biomasa total, N/FT: Necromasa/ Fitomasa total.

El cociente Biomasa aérea/ Biomasa subterránea (BA/BS) es el que presenta mayores diferencias, entre especies con cocientes energéticos muy bajos para *P.rigida*, *C.acaulis*, *H.setosa* y *A. julianii*. Y cocientes muy altos para *E. semiglobulata*, *E. batata* y *A. pulvinata*. Por lo que, podríamos distinguir dos patrones de distribución de fitomasa entre especies con la mayor parte de la biomasa en la parte aérea y especies con grandes cantidades de biomasa en la parte subterránea (Figura 2.13).

Una medida de la importancia del almacenaje de carbono en órganos senescentes en la flora del páramo lo constituye el cociente Necromasa/

Fitomasa total. Las especies con mayores cocientes son *Plantago rigida* (0.70 ± 0.038) y *Espeletia semiglobulata* (0.67 ± 0.1) precisamente las especies con cocientes Biomasa aérea/ Biomasa subterránea más contrastantes. Por lo que, los altos porcentajes de biomasa aérea en las rosetas “gigantes” se deben al gran acumulo de necromasa foliar alrededor del tallo aéreo (Monasterio 1983) mientras que las grandes proporciones de biomasa subterránea en las rosetas enanas de los humedales dominados por *Plantago rigida* corresponden a las altas proporciones de necromasa foliar. Bajos cocientes de biomasa foliar en plantas con altos cocientes de fitomasa total, puede relacionarse con las tasas de crecimiento, las tasas de descomposición foliar y los cocientes de C/N foliar.

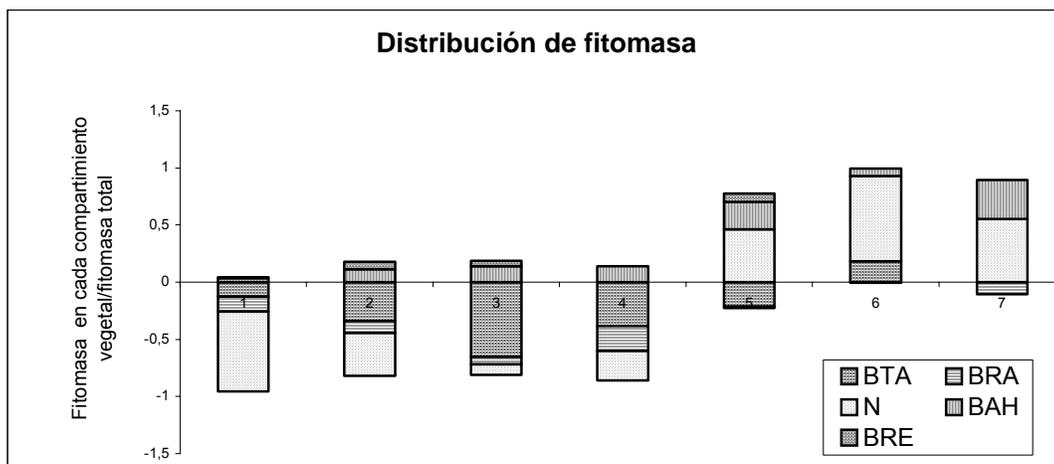


Figura 2.13: Distribución vertical de la biomasa y necromasa en las especies de estudio: (1) *P.rigida*, (2) *H.setosa*, (3) *C.acaulis*, (4) *A.julianii*, (5) *E.batata* (6) *E.semiglobulata* y (7) *A.pulvinata**. BAF: biomasa de hojas, BTA: biomasa de tallos aéreos y rizomas, BRA: biomasa de raíces, BRE: Biomasa de flores, N: necromasa foliar.* En (7) la BAH se refiere a la biomasa de hojas, flores y tallos, mientras que la BRA incluye la biomasa de raíces sólo bajo los primeros 20 cm de la biomasa aérea.

En relación al cociente de biomasa asimilatoria foliar/ biomasa total, todas las especies de estudio presentan valores bajos, alrededor del 10% de la biomasa total, excepto el cojín *A. pulvinata* que contiene más biomasa de hojas verdes (0.75 ± 0.04), por lo que, habría que considerar el ciclo de vida de las hojas.

El cociente de biomasa de tallos aéreos o subterráneos/biomasa total presenta su mayor valor en la roseta caulescente *E. semiglobulata*. Esta roseta

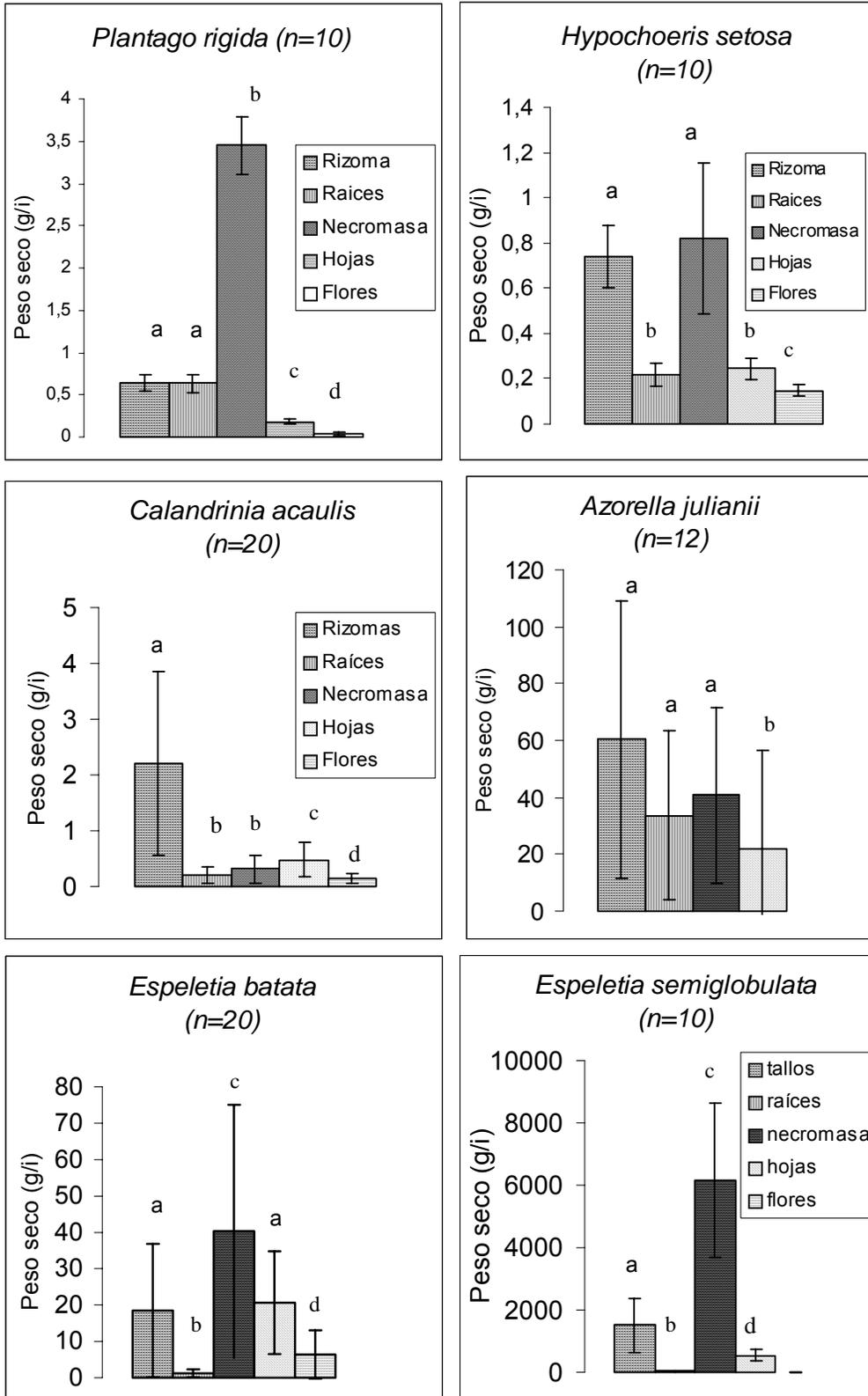
caulescente presenta un grueso tallo aéreo postrado sobre la superficie del suelo. Otra especie con alto porcentaje de biomasa no asimilatoria es la roseta acaule *C. acaulis*, seguida de *H. setosa* y del cojín *A. julianii*. Y la especie con menor cociente es el cojín *A. pulvinata* que no presenta rizomas y donde no se logran distinguir los tallos aéreos de las minúsculas hojas y flores.

El cociente de biomasa radicular/ biomasa total es, en general, bajo en todas las especies de estudio, donde destaca la proporción casi nula de raíces en las rosetas caulescentes *E. batata* y *E. semiglobulata*, lo cual se ha identificado para otras especies del mismo género *Espeletia* (Monasterio 1986). Las especies con mayor cociente de biomasa radicular son *P. rigida*, *A. julianii* y *Aciachne pulvinata*. En la roseta acaule *P. rigida* las raíces pivotantes se disponen a modo de un “trípode” dentro de la matriz del humedal. *A. julianii* forma un cojín de rosetas conectadas por un tallo subterráneo del que salen raíces laterales y pivotantes. Y en el cojín *A. pulvinata* se encuentra la mayor cantidad de raíces (aún cuando el valor está subestimado por la metodología empleada).

En cuanto a la biomasa reproductiva, hay que señalar que los cocientes cero ($BRE/BT=0$) no significan que no existan estructuras reproductivas sino que la especie no estaba en reproducción en el momento del estudio. La información disponible para las especies *H. setosa* y *E. batata* señalan que los cocientes reproductivos son bajos.

En general, las especies de estudio tienen en común altos porcentajes de necromasa foliar y bajos porcentajes de biomasa asimilatoria *in situ*, por lo que, podría tratarse de especies longevas, excepto para la forma de vida en cojín donde se incrementa la biomasa verde y radicular. Las especies que presentan la mayor cantidad de tallos aéreos o subterráneos corresponden con plantas de regiones inundadas como *P. rigida* o *H. setosa*. La biomasa de tallos puede estar en tallos aéreos en rosetas caulescentes o en tallos subterráneos en las rosetas acaules, siendo prácticamente nula en los cojines donde se incluyó dentro del compartimiento Biomasa aérea (hojas, flores y tallos). Y en base a las pocas especies en estudio que estaban en floración, podemos decir que

los cocientes reproductivos son altos, por lo que, el costo energético en reproducción puede ser muy alto (Figura 2.14).



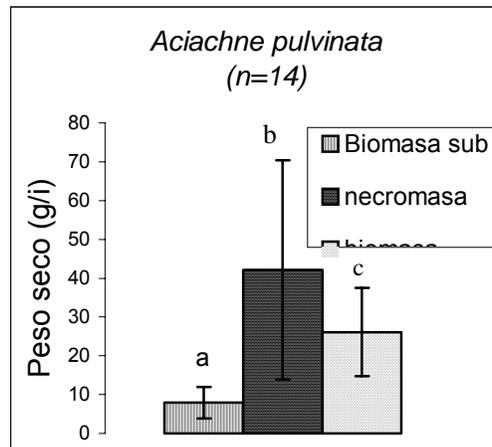


Figura 2.14: Promedio de los diferentes compartimentos vegetales en las siete especies de estudio (+/- desviaciones estándares) (T-test para muestras dependientes, $p < 0.05$).

4.3. Los cocientes del área foliar

a. El Área Foliar Específica

La siguiente variable de estudio corresponde con el Área Foliar Específica (A.F.E.). Las especies con mayor área foliar específica son *P. rigida*, *H.setosa*, *E.batata* y *A.julianii* (Tabla 2.6), lo que indica menor grosor de las superficies foliares. El grosor del mesófilo foliar está relacionado con la resistencia de difusión de dióxido de carbono desde la superficie foliar hasta los cloroplastos donde se produce la fotosíntesis, y con el gasto energético en el paquete fotosintético. Cuanto menores sean las resistencias foliares (resistencia estomática, mesófilo y capa límite), mayor será el coeficiente de difusión de CO_2 y, esperaríamos mayores tasas de asimilación de carbono (Rada 1993).

Área foliar específica			
Especie	Af (cm ²)	Pf (g)	AFE(dm ² /g)
<i>Plantago rigida</i> (ra)	0,49+/-0.064	0,006+/- 0	0,76+/-0.99
<i>Hypochoeris setosa</i> (ra)	1,9+/-0.9	0,02+/- 0.01	0,85+/-0.3
<i>Espeletia batata</i> (rc)	6,11+/-2.5	0,08+/-0.04	0,7+/-0.12
<i>Espeletia semiglobulata</i> (rc)	63,3+/-17.6	2,4+/-0.95	0,25+/-0.06
<i>Azorella julianii</i> (co)	1,14+/-0.46	0,013+/-0	0,82+/-0.26
<i>Aciachne pulvinata</i> (co)	0,32+/-0.10	0,011+/-0.01	0,28+/-0.11

Tabla 2.6.: Área foliar específica promedio para las seis especies de estudio (+/- desviación estándar). Af: área foliar (cm²), Pf: peso foliar (g) y AFE: área foliar específica (dm²/g) para un tamaño muestral de 15 hojas.

b. El cociente de área foliar

Si multiplicamos el Área Foliar Específica (AFE) por la masa total de hojas verdes (LMR), obtenida a partir del cociente de biomasa asimilatoria foliar/biomasa total (tabla 2.6), tenemos que el radio o cociente de Área Foliar (L.A.R.) nos indica la superficie de fitomasa total destinada a biomasa foliar (tabla 2.7).

Cociente o radio de área foliar			
Especie	AFE(dm ² /g)	LMR (%)	LAR
<i>Plantago rigida</i>	0,76+/-0.99	3,5	2,6+/-0.3
<i>Hypocho eris setosa</i>	0,85+/-0.3	11	9,4+/-3.4
<i>Espeletia batata</i>	0,7+/-0.12	10	7,0+/-1.2
<i>Espeletia semiglobulata</i>	0,25+/-0.06	5,7	1,4+/-0.3
<i>Azorella julianii</i>	0,82+/-0.26	13	10,7+/-3.4
<i>Aciachne pulvinata</i>	0,28+/-0.11	37	10,5+/-4.2

Tabla 2.7.: Cociente de área foliar promedio para las seis especies de estudio (+/- desviación estándar). AFE: área foliar específica (dm²/g), LMR: masa foliar: biomasa foliar/biomasa total y LAR: Cociente de área foliar: AFE/LMR, para un tamaño muestral de 15 hojas.

Se observan cuatro tipos de respuestas que son:

- a) Especies con valores altos de área foliar específica (hojas finas y largas) y cocientes de área foliar, como son: *H.setosa* y *A. julianii*, por lo que pudiera tratarse de especies con altas tasas de crecimiento relativo (RGR).
- b) Especies con áreas foliares específicas altas (hojas finas y largas) y bajos radios de área foliar, corresponde con la roseta acaule *Plantago rigida*. Los bajos cocientes de área foliar en *Plantago rigida* se deben a que esta especie presenta poca superficie foliar en relación a la biomasa total, lo cual podría relacionarse con la longevidad del individuo. El mismo fenómeno ocurre en *Espeletia*.
- c) Especies con pequeñas áreas foliares específicas (hojas gruesas) y bajos cocientes de área foliar, corresponde a las diferentes especies de *Espeletia*, lo cual podría relacionarse con menores tasas de crecimiento relativo.
- d) Y, por último, especies donde se combina una baja área foliar específica con un alto cociente de área foliar, como en el cojín

A.pulvinata (0.2 ± 0.1 frente a 10.5 ± 4.2), lo que pone de manifiesto que tan importante como el tamaño de las hojas lo puede ser el número de hojas (expresado en biomasa asimiladora foliar) para un favorable balance fotosintético.

Por lo tanto, las especies de la misma forma de vida (rosetas acaules, rosetas caulescentes y cojines) no presentan una única respuesta funcional, sino que pueden tener diversidad de respuestas funcionales, en este caso relacionadas con la tasa de crecimiento relativo.

4.4. Respuestas al estrés hídrico

a. Puntos de pérdida de turgor celular

Por último, se estudia la regulación hídrica en las especies de estudio a partir del Punto de Pérdida de Turgor (TLP) y módulo de elasticidad obtenido a partir de las Curvas Presión Volumen o CPV ($1/\Psi_h$ frente CRH) (tabla 2.8).

Las especies que pierden rápidamente turgor con altos porcentajes de humedad foliar y, por lo tanto, presentan Ψ^0 menos negativos (cerca de -1) son las especies más sensibles a la sequía. Corresponde a las especies: *E.batata* y *P.rigida*. Mientras que especies en las que el punto de pérdida de turgor tiene lugar con bajos porcentajes de humedad, presentarán los Ψ^0 más negativos. La especie más resistente a la sequía es *H.setosa* con un Ψ^0 de -2.1 , seguida de *E.semiglobulata*, *A.pulvinata* y *A.julianii*. Estas tres especies se asemejan en el tipo de hábitad que ocupan, en las zonas menos húmedas del humedal. Las especies que pierden turgor con facilidad presentan diferentes estrategias frente al estrés hídrico, como son: la posición topográfica en las zonas más anegadas del humedal (*P.rigida*) o la síntesis de órganos de almacenaje de agua como son los rizomas de *E.batata*.

b. Elasticidad de las paredes celulares

Como ya se comentó en la metodología del estudio, el módulo de elasticidad (ξ) se calcula como la tangente para cada una de las CPV individuo-especie.

De manera que cuanto mayor es el valor del módulo de elasticidad, más rápida es la caída del potencial de turgor y, por lo tanto, menor es la elasticidad de la pared celular. Los resultados de la elasticidad de la pared celular (tabla 2.8.) señalan que *E. batata*, *A. julianii* y *E.semiglobulata* son las especies con menor módulo de elasticidad, seguidas por *A. pulvinata* e *H.setosa* con valores intermedios de elasticidad y *P.rigida* es la especie con el mayor módulo de elasticidad. Por lo tanto, *E.batata* es la especie con paredes celulares más elásticas y *P.rigida* es la especie con paredes celulares más rígidas (10 veces más rígida que *E.batata*).

ESPECIE	n	Ψ^{100} o potencial osmótico de saturación	$1/\Psi^0$ o punto de pérdida de turgor (TLP)	Módulo de elasticidad
<i>Plantago rigida(ra)</i>	6	-0.78	-1.2	0.31+/-0.25
<i>Hypochaeris setosa(ra)</i>	4	-1.3	-2.1	0.11+/-0.07
<i>Espeletia semiglobulata(rc)</i>	3	-1.02	-1.6	0.07+/-0.028
<i>Espeletia batata(rc)</i>	3	-0.37	-1.19	0.03+/-0.001
<i>Azorella julianii(co)</i>	3	-0.85	-1.4	0.06+/-0.02
<i>Aciachne pulvinata(co)</i>	3	-0.51	-1.5	0.12+/-0.02

Tabla 2.8.: Punto de pérdida de turgor celular (TLP) e Inverso del potencial osmótico de saturación ($1/\Psi^{100}$) para seis especies del páramo andino (n corresponde al número de muestras analizadas en las CPV).

Por lo tanto, ¿qué relación existe entre la elasticidad celular y el potencial de pérdida de turgor celular? Podemos distinguir dos tipos de respuestas:

a. Por un lado, especies que presentan el punto de pérdida de turgor celular con bajos porcentajes de humedad y paredes celulares elásticas que contribuyen con la pérdida del volumen celular. Se trata de especies que recuperan rápidamente el turgor celular, como son: *E. batata*, *E.semiglobulata* y *A.julianii*.

b. Y por otro lado, especies que llegan al punto de pérdida de turgor celular con altos contenidos de humedad y presentan paredes rígidas. Corresponde con las especies de las zonas más anegadas del humedal, donde la rigidez celular puede contribuir a mantener los potenciales hídricos foliares, como son: *P.rigida* e *H.setosa*.

5. Discusión de los resultados

La discusión está orientada a si las variables de estudio elegidas agrupan o desagrupan a las especies por formas de vida, modelo arquitectónico o grupo funcional. Se analiza de esta manera cuáles son los rasgos tipológicos que mejor agrupan a las especies, qué respuestas son comunes en todas las especies y cuáles son disimilares y, por lo tanto, qué tienen en común las especies agrupadas por un determinado rasgo tipológico. Este trabajo aunque se interpreta en el escenario de un humedal andino, está abierto a estudios comparativos en otros ambientes parameros más secos como es el páramo desértico. En base a los resultados obtenidos, se propone entonces una caracterización estructural y “en lo posible” funcional de las especies en los humedales andinos.

5.1. Las formas de vida responden a las bajas temperaturas nocturnas

En relación a la variable protección térmica de las yemas de crecimiento, tenemos que los datos climáticos puntuales para la ciénaga de Mifafí registrados durante los meses de estudio, manifiestan un patrón térmico ya conocido para los paramos andinos venezolanos (Sarmiento 1986, Monasterio 1980a, Rundell 1994) donde las menores temperaturas se registran en unas pocas horas durante la madrugada, por lo que, las especies del humedal presentarán diferentes mecanismos para proteger las yemas de crecimiento de las heladas nocturnas.

Los resultados obtenidos (tabla 2.3) demuestran que todas las especies de estudio resisten las bajas temperaturas. Sin embargo, existen marcadas diferencias en cuanto al mecanismo de protección térmica, que puede ser evasor o tolerante a las bajas temperaturas (Beck 1994). Los diferentes mecanismos de evasión o tolerancia constituyen una sumatoria de estrategias adaptativas de la especie al medio (Monasterio y Sarmiento 1991) a diferentes escalas: anatómico (tamaño de los espacios intercelulares, mesófilo esponjoso,...), tisular (médulas de almacenamiento de agua) y poblacional

(plántulas, juveniles o adultos). Entre los mecanismos evasores⁶ podemos nombrar: el aislamiento térmico (Smith 1979, Hedberg y Hedberg 1979, Rada *et al* 1985, García y Rada 2003) la amortiguación térmica (Beck *et al* 1982) y el sobreenfriamiento (Goldstein *et al* 1985 a, Rada *et al* 1987), mientras que los mecanismos tolerantes incluyen: la formación de hielo extracelular, la síntesis de agentes crioprotectores y lípidos foliares (Beck *et al* 1982, Azócar *et al* 1988).

En base a lo anterior, podemos caracterizar las especies del humedal en función del tipo de mecanismo evasor que actúa como aislante térmico. Tendríamos, en primer lugar, especies que envuelven al único meristema apical dentro de una roseta de hojas verdes, como ocurre con las rosetas caulescentes del género *Espeletia* (Smith 1974, Monasterio 1986). En segundo lugar, especies que “sumergen” las yemas bajo la superficie del humedal, evitando así las altas oscilaciones térmicas que tienen lugar en la superficie del suelo desnudo en el páramo desértico (Monasterio 1983). Se trata de las roseta acaules que habitan en las zonas más anegadas del humedal, de manera que el agua pudiera contribuir con la amortiguación térmica, en relación a su considerable capacidad de calor ($4.22 \text{ J g}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$ a $0 \text{ }^{\circ}\text{C}$), al igual que ocurre en las cavidades cilíndricas de rosetas monocárpicas (Beck *et al* 1982, Krog *et al* 1979 en Beck 1994). Y, en tercer lugar, tenemos especies que protegen las yemas de crecimiento dentro de una forma almohadillada, como ocurre en la forma de vida en cojín, donde se combinan aislantes térmicos como la necromasa foliar con el modelo arquitectónico de la especie, como se ha descrito para la especie *Arenaria jahnii* en el páramo desértico (Sarmiento 1987).

Estas diferentes estrategias adaptativas agrupan a las especies por forma de vida, por lo que, la variable protección térmica de las yemas de crecimiento, medida en el número de horas bajo $0 \text{ }^{\circ}\text{C}$ que soportan las yemas de crecimiento, permite agrupar las especies por formas de vida, de la misma

⁶ Mecanismos evasores previenen el congelamiento celular durante el proceso de rápida cristalización, cuando las células no son capaces de extraer suficiente agua. Mientras que mecanismos tolerantes dependen de la capacidad que tenga la planta para alcanzar un balance térmico positivo, transmitiendo el agua desde las células al líquido intercelular, evitando así la muerte tisular (Beck 1994)

manera que Raunkiaer (1934) agrupa la flora de regiones alpinas y frías en función de la altura en la que las yemas de renuevo pasan la estación desfavorable (capítulo 1, pp 11).

5.2. Los modelos arquitectónicos implicados en la distribución de la fitomasa foliar

Al analizar los resultados de la distribución de la fitomasa aérea y subterránea en las especies de estudio se encuentra que, a *grandes rasgos*, algunos cocientes de distribución de fitomasa **son comunes** para la mayoría de las especies, de manera que no diferencia formas de vida sino que connota los diferentes modelos arquitectónicos en el ecosistema humedal andino. Mientras que, los cocientes de biomasa no asimilatoria, como son el contenido de biomasa en tallos y biomasa en raíces señalan **diferencias** en el modelo arquitectónico, lo que permite incrementar la variabilidad de respuestas de la especie al medio.

Los atributos estructurales comunes en las plantas del humedal corresponden con las variables biomasa asimilatoria foliar y necromasa foliar. *Espeletia semiglobulata* presenta los mayores valores de fitomasa aérea, con un porcentaje de más del 70% de la energía almacenada en la necromasa foliar. Similares porcentajes se han encontrado en diferentes especies de la Alta Montaña Tropical, como son: las rosetas gigantes *Espeletia timotensis* y *Espeletia spicata* (Monasterio 1986, Estrada 1995), los *Senecios* y *Dendrosenecios* en las Montañas del Este de África (Beck 1986), *Argyrophium* en Hawai y *Blechnum* en Papua Guinea (Mabberley 1986), y las gramíneas en macolla: *Stipa sp.*, *Festuca sp.* y *Calamagrostis sp.* en los páramos colombianos (Hofstede 1995).

En relación a los altos porcentajes de necromasa foliar, la proporción de biomasa fotosintéticamente activa en las “plantas del humedal” es baja, tan solo un 10% de la biomasa total (tabla 2.5.). En comparación con ecosistemas tropicales de baja altitud, los páramos andinos son ecosistemas menos productivos (Aber y Melillo 1991). Pero, a diferencia de los ecosistemas alpinos o tundras, donde la producción foliar se concentra en una corta estación de

crecimiento, en los páramos andinos la producción foliar es constante durante todo el año (Estrada 1995). Cerca del 20-60 % del carbono terrestre se encuentra en ecosistemas boreales y tundras, debido a las lentas tasas de descomposición, por lo que, se le ha atribuido a la tundra una importante función como ecosistema almacenador de carbono (Hobbie *et al* 2002). De la misma manera, los humedales andinos pudieran considerarse ecosistemas sumideros de carbono, donde el carbono queda almacenado en la materia orgánica bajo la superficie del humedal.

El rasgo tipológico que mejor diferencia las especies del humedal es la distribución de la fitomasa aérea y subterránea, medido en el cociente BA/BS, lo que nos permite distinguir dos patrones arquitectónicos en la vegetación, entre especies que destinan grandes cantidades de fitomasa en la parte aérea y especies que almacenan gran parte de la fitomasa en la parte subterránea (figura 2.13).

Las especies que destinan notables porcentajes de carbono en la parte aérea, presentan cocientes fitomasa aérea/subterránea mayores de uno. Rasgo estructural común en regiones de Alta Montaña Tropical, donde se han encontrado especies con cocientes de 2.5:1 y 1:1 para los páramos de los Andes Venezolanos (Smith y Klinger 1985) y radios de 10:1 para gramíneas de los pastizales “alpinos” de Papúa Nueva Guinea (Hnatiuk 1978). Pertenecen a este modelo de distribución de fitomasa las rosetas caulescentes y los cojines.

Mientras que las especies que destinan grandes cantidades de fitomasa en la parte subterránea, presentan radios de distribución de fitomasa de 0.1-0.01 (Smith y Klinger 1985). Este modelo de compartimentación subterránea es propio en las especies alpinas, árticas y boreales, donde las bajas temperaturas anuales son el principal limitante ecológico (Aber y Melillo 1991). Algunos ejemplos son: *Betula nana* en las regiones boreales (Billings y Money 1968) o *Isoetes andicola* en las punas peruanas (Keeley *et al* 1994). Nuestros resultados señalan similares cocientes de fitomasa aérea/subterránea en las especies de rosetas acaules estudiadas en el humedal andino, por lo que, la

distribución de fitomasa se asemeja a los cocientes establecidos para regiones alpinas frías o tundras.

En el humedal estudiado, identificamos claramente los dos modelos de distribución de fitomasa aérea/subterránea, en las especies *Espeletia semiglobulata* y *Plantago rigida*. *E. semiglobulata* es una roseta caulescente que contiene un 90% de la fitomasa en hojas marcescentes. Mientras que *P. rigida* es una roseta acaule que destina un 80% de la fitomasa en las hojas secas enterradas bajo la superficie del humedal. Los cocientes energéticos de ambas especies son muy similares, con la salvedad de que en las rosetas caulescentes el modelo de distribución de fitomasa es aéreo y en las rosetas acaules es subterráneo, como si se tratara de imágenes especulares (figura 2.15).

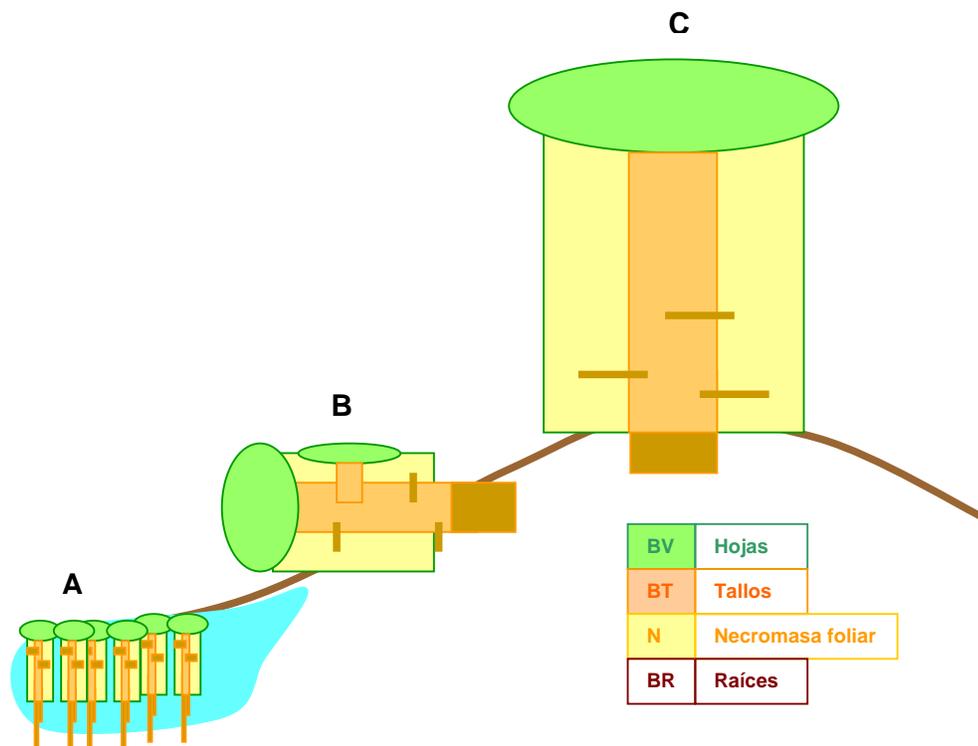


Figura 2.15: Similitud de los modelos arquitectónicos en humedales andinos: (A) *P. rigida*, una roseta acaule, (B) *Espeletia semiglobulata*, una roseta caulescente y (C) *Espeletia timotensis*, una roseta gigante "en pie". BV: hojas, BT: tallos aéreos o subterráneos, BR: raíces, N: necromasa foliar.

Ambos modelos difieren en la asociación y distribución espacial. Los individuos de *P. rigida* se agrupan, formando alfombras monoespecíficas en las zonas anegadas del humedal, mientras que la roseta caulescente *E. semiglobulata*

adquiere forma decumbente en el borde de inundación del humedal. Y las rosetas gigantes “en pie” dominan en los parches de páramo desértico en el humedal andino (figura 2.4.). Se connota, por tanto, la efectividad de un modelo arquitectónico con simples relaciones alométricas (biomasa asimilatoria foliar/ fitomasa baja y necromasa/ fitomasa total alta), distribuido a lo largo del humedal

Por lo tanto, el rasgo tipológico que mejor agrupa las especies por el modelo arquitectónico se refiere a la distribución de la fitomasa aérea y subterránea, mientras que variables como la biomasa foliar o la necromasa foliar son comunes en la mayoría de las especies de estudio, connotando la similitud funcional con el ecosistema páramo, un ecosistema que pudiera funcionar como un sumidero de carbono.

5.3. La variabilidad de respuestas funcionales connotan el grupo funcional

En relación a las variables: área foliar específica y cociente de área foliar, tenemos que estos dos rasgos tipológicos no agrupan las especies ni por la forma de vida (rosetas acaules, rosetas caulescentes o cojines) ni por el modelo arquitectónico, sino que parecen responder al grupo funcional.

La variable cociente de área foliar resulta interesante si recordamos que puede usarse de manera indirecta para calcular el rango de crecimiento de una especie (RGR), como proponen Walker y Langridge (2002) para especies de diferentes formas de vida en las praderas australianas. Sin embargo, los resultados de este estudio manifiestan que plantas con altos cocientes de área foliar incluyen especies con altas áreas foliares específicas, es decir, hojas finas y delgadas, como son las hojas de *Azorella julianii* o *Hypochoeris setosa*, y especies con bajas áreas foliares específicas, como tiene lugar en las hojas de *Aciachne pulvinata*. Y de igual manera, plantas con bajos cocientes de área foliar agrupan especies con altas y bajas áreas foliares específicas.

Si observamos de cerca los resultados del área foliar específica, tenemos que las especies con mayores AFE se localizan en las posiciones topográficas más

bajas del humedal (figura 2.16), donde se concentran los mayores niveles de humedad durante gran parte del año (época húmeda), lo que podría relacionarse con mayores superficies foliares y en consecuencia, con mayores tasas de crecimiento foliar.

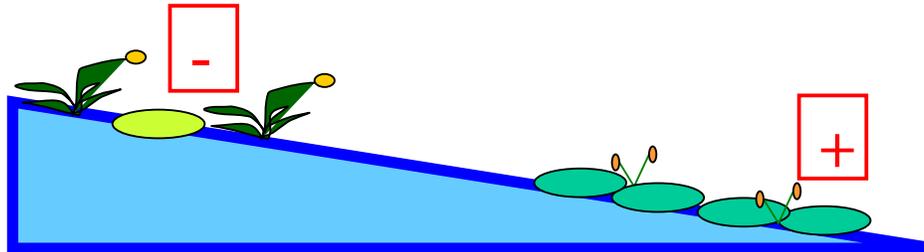


Figura 2.16: Gradiente de humedad donde se distribuyen las plantas desde mayores áreas foliares específicas (+) hasta menores áreas foliares específicas (-).

El área foliar específica y el cociente de área foliar constituyen atributos o rasgos tipológicos que no agrupan las especies por formas de vida o modelo arquitectónico, por lo que, habría que considerar el conjunto de variables estructurales, en ocasiones relacionadas con respuestas funcionales de la especie al medio, que pudieran elucidar grupos funcionales respuesta, por ejemplo, plantas con rápido crecimiento foliar (mayores áreas foliares específicas, altas tasas de crecimiento foliar, rápida tasa de descomposición foliar, banco de semillas,...) en comparación con plantas de lento crecimiento (caracteres longevos, menores tasas de crecimiento foliar, lentas tasas de descomposición foliar, ...).

Por último, se midieron dos rasgos tipológicos en las plantas del humedal, en íntima relación con la regulación hídrica de las especies. Se trata de las variables de estudio: punto de pérdida de turgor (TLP) y módulo de elasticidad celular. Los resultados de ambas variables se asemejan a los encontrados en el área foliar específica y el cociente de área foliar, donde no se producen agrupamientos por la forma de vida o el modelo arquitectónico, por lo que, nos hacemos la misma pregunta: ¿es el conjunto de varias variables la que determina la regulación hídrica de una especie? Posiblemente la respuesta sea que sí.

Con los datos obtenidos, lo único en lo que podemos indagar es en la posición topográfica de las especies que son más o menos tolerantes al estrés hídrico. Tenemos que las especies más sensibles habitan en las zonas más anegadas del humedal, pero no así las especies menos sensibles que pueden encontrarse indistintamente en la zona topográfica baja o alta del humedal. Esto pone de manifiesto que algunas respuestas funcionales dependen de múltiples variables estructurales y/o funcionales de las especies. Quizás la sumatoria de algunas variables, como pudieran ser: los potenciales hídricos, el tipo de pared celular, la elasticidad celular o la conductancia estomática, pudieran explicar estos comportamientos. Está claro que la variable TLP no es la más acertada para estudiar especies de los humedales andinos donde el limitante ecológico más determinante no es la escasez de agua sino el exceso de humedad y la ocurrencia de anoxia celular en las raíces durante el periodo húmedo. En futuros trabajos de investigación se podría responder a alguna de estas preguntas.

En conclusión, las diferentes variables o rasgos tipológicos de las especies pueden agrupar las especies por la forma de vida, el modelo arquitectónico o, en función de un conjunto de respuestas de la especie al medio, entendido como grupo funcional. La efectividad del rasgo tipológico dependerá en última instancia de la variabilidad ambiental (o microambiental) que pueda englobar un mismo atributo estructural. En este sentido, se explica la efectividad de la variable protección térmica de las yemas de crecimiento que logra agrupar las especies por las formas de vida, definidas por Hedberg (1964) para los ecosistemas de alta montaña tropical, en los que se encuentran la variabilidad de humedales altoandinos. Sin embargo, otros agrupamientos manifiestan mayor desorden o variabilidad, como es el caso del cociente de área foliar o el punto de pérdida de turgor celular, en este caso, los atributos seleccionados no tiene una única respuesta, o quizás se trate de un tipo de agrupamiento mayor, en el que las especies se agrupan por el grupo funcional.

La biodiversidad en los humedales andinos estudiados se puede agrupar en unas pocas formas de vida o modelos arquitectónicos con variabilidad de respuestas funcionales, por lo que, es importante considerar la relación de los

rasgos tipológicos con la diversidad. La variabilidad de los atributos estructurales y/ o funcionales está en íntima relación con la biodiversidad, es decir, con el número de especies diferentes que “cabem” en cada forma de vida o modelo arquitectural.

El debate sobre cómo caracterizar la vegetación de los humedales andinos sigue abierto. Son pocas las especies, las formas de vida y los humedales andinos estudiados en este trabajo. Se necesita más información que nos permita completar el esquema de las diferentes estrategias adaptativas empleadas por la diversidad de especies que habitan en el humedal.

Siguiendo esta idea, presentamos, a continuación, la tercera parte de esta tesis que tiene por objetivo analizar si algunos de los atributos estructurales de las especies pueden explicar respuestas funcionales de las mismas, es decir, si podemos identificar algún modelo simple de estructura-función en las especies del humedal.

CAPÍTULO 3: ¿SE RELACIONAN LOS ATRIBUTOS ESTRUCTURALES CON LA VARIABILIDAD DE RESPUESTAS FUNCIONALES DE LAS ESPECIES? DOS CASOS DE ESTUDIO EN HUMEDALES ANDINOS

1. Introducción

En la primera parte del trabajo (capítulos 1 y 2) se abordó una *caracterización de la vegetación de los humedales andinos agrupados por formas de vida*, en función de un conjunto de atributos estructurales de las especies, como son: la protección térmica de las yemas de crecimiento, la distribución de fitomasa aérea y subterránea, el área foliar específica, el cociente de área foliar, o la regulación hídrica, donde se obtiene que las especies que pertenecen a un mismo tipo de agrupamiento (forma de vida o modelo arquitectónico) no presentan necesariamente la misma respuesta funcional, aunque necesitaríamos de un análisis más completo, donde se utilizaran todos los atributos estructurales para agrupar especies por grupo funcional.

En esta segunda parte del estudio, nos preguntamos si alguno de los atributos estructurales estudiados con anterioridad se relaciona con la respuesta de la especie al medio, es decir, si existe alguna relación estructura-función.

La diversidad funcional se define como el rango de variación de los atributos que influyen en procesos ecosistémicos, como son: la producción primaria neta, la biomasa total o la dinámica de los nutrientes, es decir, la diversidad funcional se mide en la amplitud de determinados atributos funcionales en el ecosistema. Tilman *et al* (2001) proponen que en un ecosistema incrementa la diversidad funcional si al aumentar la riqueza específica, incrementan también parámetros ecosistémicos como la biomasa total. La diversidad funcional se puede cuantificar empleando atributos ecosistémicos. Sin embargo, Walker *et al* (1999) proponen que algunos atributos ecosistémicos se pueden medir de manera indirecta, por ejemplo, la tasa de asimilación de carbono se puede estimar a partir del área foliar específica; el almacenaje de carbono a partir de

las cantidades de mantillo, el flujo de carbono a través del ciclo de vida de las especies y el ciclado de nutrientes a partir a la calidad del material vegetal (relación C:N).

Para cumplir con este objetivo se analizaron dos casos de estudio (tabla 3.1):

- a. Por un lado, se estudia la función adaptativa que desempeña la fitomasa subterránea en las rosetas acaules del humedal, para lo cual, se elige la especie *Plantago rigida*.
- b. Y, por otro lado, se analizan las estrategias adaptativas del modelo arquitectónico roseta caulescente que en el humedal adquiere forma *decumbente*, para lo cual se estudia la variabilidad arquitectural en *Espeletia semiglobulata*, una particular especie de los ojos de agua y los bordes de inundación (Monasterio 1980b).

DOS CASOS DE ESTUDIO		
Modelo arquitectónico (Hallé <i>et al</i> 1978)	Roseta acaule	Roseta caulescente
Especie	<i>Plantago rigida</i> H.B.K.	<i>Espeletia semiglobulata</i> Cuatrec.
Distribución biogeográfica	Humedales altoandinos de punas y páramos (Navarro y Maldonado 2002, Vareschi 1970)	Piso altoandino (Venezuela) (Monasterio 1980 ^a)
Tipo de humedal en el que habitan	<i>Microescalones y escalones de ladera</i> (tabla 1.5)	Ojos de agua y zonas de drenaje (Monasterio 1980b)
Atributo de estudio	Ciclos térmicos diarios, Distribución de la fitomasa aérea y subterránea	Distribución de la fitomasa aérea y subterránea, Capacitancia relativa de los tallos, "Huellas" de eventos reproductivos
Atributo relacionado con	La regulación termohídrica de humedal	La estabilidad física, longevidad y ciclo de vida de los individuos
¿Qué explica el atributo de estudio?	Posible efecto de feedback entre la especie y el humedal (especies claves)	La supervivencia de la especie en el humedal

Tabla 3.1.: Cuadro descriptivo de dos modelos arquitectónicos estudiados en los humedales del páramo andino Venezolano.

2. El modelo arquitectónico roseta acaule en humedales de “microescalones y escalones de ladera”

2.1. *Plantago rigida*: una roseta acaule de punas y páramos

Plantago rigida H.B.K. (Fam. *Plantaginaceae*) se encuentra en humedales altoandinos de punas (Navarro y Maldonado 2002) y páramos. En el altiplano Boliviano, en la región biogeográfica Puna Peruana, dominan las especies de *Plantaginaceae*: *P.rigida* y *P.tubulosa*, sobre suelos constantemente saturados de agua. Junto con las especies: *Distichia muscoides*, *Gentiana sp.*, *Gentianella sp.*, *Oritrophium sp.* y *Werneria pygmaea*, conforman la comunidad vegetal denominada *Bofedal Plano Altoandino* que es utilizada como zona de pastoreo para los camélidos en la región altiplánica (Molinillo 2003).

En los páramos andinos venezolanos se han identificado comunidades vegetales donde domina la especie *Plantago rigida*, junto con hierbas y gramíneas de alta palatabilidad y valor forrajero (Molinillo y Monasterio 2002), lo que ha permitido la reciente introducción de actividades pastoriles en los humedales de la región andina Venezolana (Molinillo y Monasterio 1997).

El hecho de que grupos florísticos de la puna altiplánica se encuentren en los humedales andinos, por ejemplo, especies como: *Azorella corymbosa*, *Aciachne pulvinata*, *Baccharis caespitosa*, *Plantago rigida* y *Vaccinium floribundum* son comunes de las regiones biogeográficas puna-peruana y paramuna (tabla 1.6), nos hace suponer la existencia de corredores ecológicos entre regiones separadas biogeográficamente, desde las punas secas del Sur hasta los páramos húmedos del Norte (Monasterio 1980a)

Plantago rigida corresponde al modelo arquitectónico de Corner's (Hallé *et al* 1978), donde sólo existe un meristema responsable del crecimiento apical. El patrón arquitectural consiste en un tallo subterráneo o rizoma de unos pocos centímetros (3 ó 4 cm) donde se forman raíces pivotantes, largas (más de 10 cm) y carnosas, que como un “trípode” mantienen la estabilidad física de los individuos en el medio semiacuático del humedal. Las hojas son lanceoladas,

alargadas y rígidas, dispuestas de manera helicoidal, lo que le confiere la forma arrosetada, típica de la forma de vida a la cual da nombre. Se conoce bastante poco sobre la reproducción de la especie⁷. La floración es efímera y la inflorescencia es pequeña, en cuyo interior se encuentran unas pocas semillas.

El estudio sobre la compartimentalización de la fitomasa aérea y subterránea (figura 2.13) revela grandes proporciones de necromasa foliar frente a la fitomasa total, donde las hojas muertas en *P.rigida* quedan adosadas al rizoma o tallo subterráneo (figura 3.1.). La distribución de la fitomasa en las alfombras monoespecíficas de *P.rigida* permite la estratificación del sustrato del humedal en dos capas, en la parte superior o aérea, una gruesa capa de materia orgánica en la que se encuentran los rizomas y necromasa foliar (0-6cm) y en la parte inferior o subterránea, una matriz compacta donde se localizan las raíces pivotantes (≥ 10 cm). La profundidad o grosor de ambos estratos dependerá del tipo de humedal. Mediciones en campo permitieron establecer una profundidad máxima de 10 cm en las *microterrazas de páramo*, frente al metro de profundidad en los bordes de río y zonas anegadas del humedal.

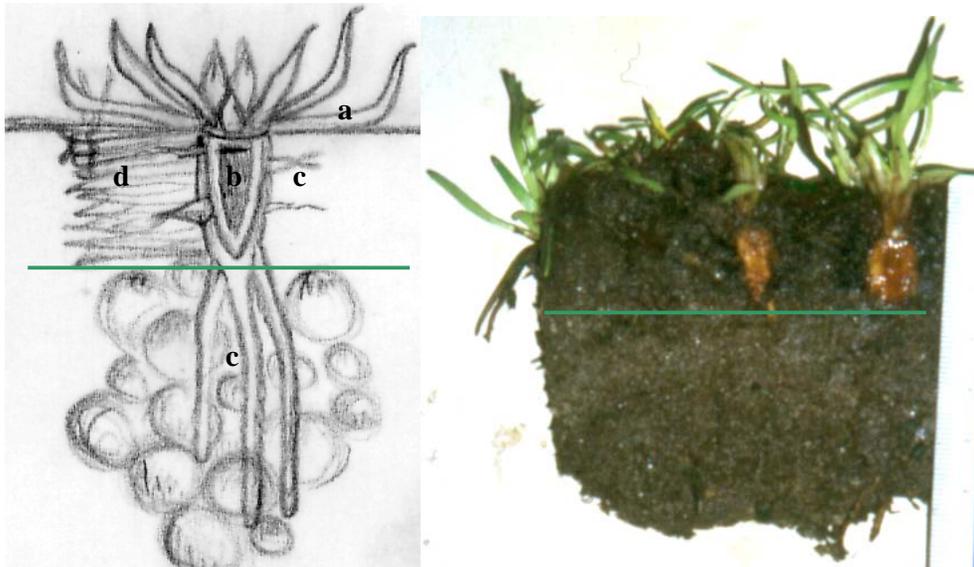


Figura 3.1.: Esquema ilustrativo de la distribución espacial de la fitomasa en la roseta acaule *Plantago rigida* (a: hojas, b: rizoma o tallo subterráneo, c: raíces, d: necromasa foliar)

⁷ Observaciones de campo no sistemáticas detectaron pocos individuos en flor en la época húmeda, por lo que, podríamos plantear dos posibles hipótesis: el fenómeno reproductivo es poco frecuente o bien, la floración es rápida y efímera (el procesamiento de muestras vegetales en laboratorio permitió identificar gran cantidad de plántulas germinadas, por lo que, parece más acertada la segunda hipótesis).

2.2. Zona de muestreo: microescalones y escalones de ladera

El diseño experimental se realiza en la misma Ciénaga de Mifafí (4327 m), donde se localiza un tipo particular de humedal sobre las *microterracetas de páramo* descritas por Schubert (1979) y que hemos denominado “microescalones y escalones de ladera” (tabla 1.5).

Uno de los rasgos periglaciales más comunes en el páramo son las *microterrazas de páramo*, originadas por el continuo proceso de congelamiento y descongelamiento en las laderas empinadas y frecuentemente recubiertas por derrubios finos (Schubert 1980). La vegetación juega una importante función en la colonización de estos suelos inestables, al fijar y acuñar el terreno a modo de “escalones” (Monasterio 1980b). Cada *microterrazza de páramo* se caracteriza por la deposición de materiales más finos sobre una matriz arenosa con cantos irregulares (till glacial). *Las microterrazas de páramo* pueden formar auténticas planicies cuando disminuye la pendiente e incrementa la sedimentación de materiales finos, lo cual tiene lugar cerca de afluentes permanentes de agua.

Los “microescalones y escalones de ladera” son dominados por poblaciones de *Plantago rigida*, a veces, asociadas con otras especies de rosetas acaules, como son: *Werneria pygmaea Gill.*, *Calandrinia acaulis*, *Hypochoeris setosus*, *Oritrophium paramense*; algunas ciperáceas, como son: *Carex amicta Boot.* y *Carex bonplandii Kunth.*, y gramíneas como: *Agrostis trichodes Roem. et Schult.* y *Agrostis breviculmis Hichc.*

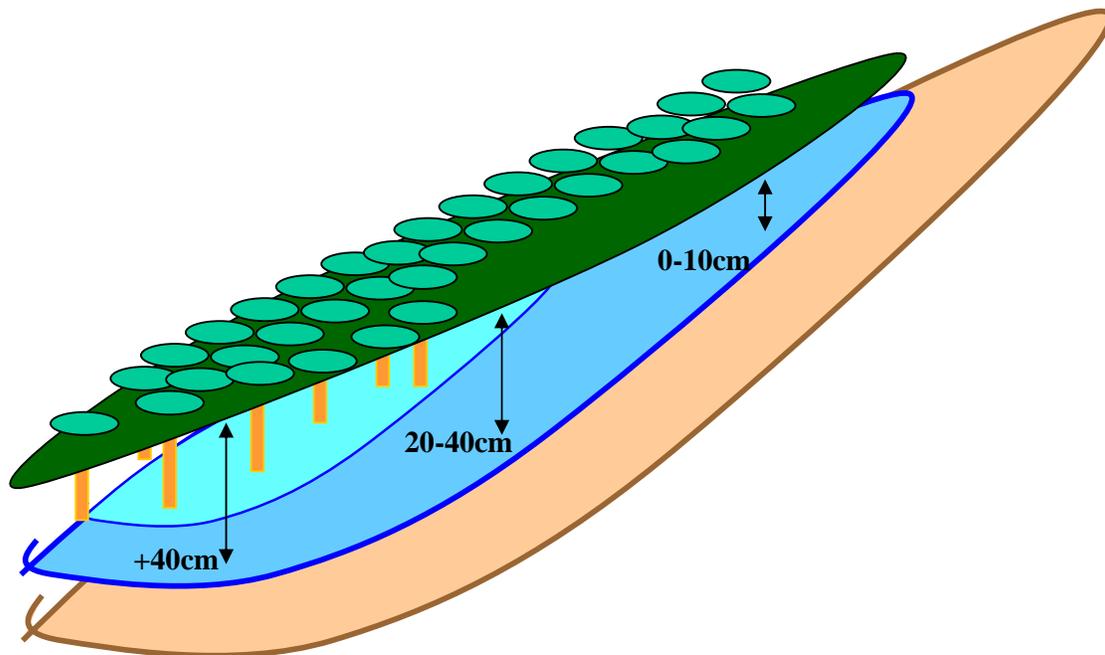


Figura 3.2.: Diferentes profundidades bajo el humedal de la Ciénaga de Mifafí, en los *microescalones* y *escalones de ladera*: alta (0-10 cm), media (20-40 cm) y baja (+40cm), donde domina la roseta acaule *Plantago rigida* (3 veces la pendiente real).

2.3. Metodología de estudio

Se analiza la importancia funcional que pudiera tener la necromasa foliar en la regulación térmica e hídrica en humedales, enfocándolo como un modelo simple de estructura-función. La regulación térmica se cuantifica en las mediciones térmicas diarias en los diferentes estratos del humedal (dentro y fuera de la capa de hojas muertas). Mientras que, la retención hídrica, se mide en la saturación hídrica bajo la superficie del humedal, en bloques de alfombras mono-específicas de *P.rigida*.

2.3.1. Mediciones térmicas diarias

Se mide la regulación térmica bajo la superficie del humedal a través de cursos diarios de temperatura. La temperatura del aire y la temperatura sobre la superficie del suelo se obtiene con un termohigrómetro Lambrecht (°K). Y las mediciones de la temperatura bajo la superficie del humedal se miden con termocuplas de cobre-constantan (calibre 36) donde un microvoltímetro digital DATA PRECISION CORP (modelo 258) da la lectura térmica (°C), asumiendo

una relación lineal entre temperatura y microvoltios (Orozco 1986). Las mediciones se realizan en intervalos de dos horas durante un promedio de tres días en época húmeda.

La profundidad a la cual se colocan las termocuplas para medir temperatura bajo el suelo del humedal, se establece en función del grosor de la necromasa foliar (4-6 cm), de manera que se eligen dos posiciones: a -4 cm donde se encuentra la capa de necromasa foliar que rodea los rizomas y a -10 cm, en contacto con la matriz donde están las raíces pivotantes de los individuos. Se toma como tratamiento control el ciclo térmico diario registrado en el parche de páramo desértico, donde se obtienen temperaturas a 150 cm, 0 cm y -10 cm de profundidad.

Con los datos obtenidos se calcularon las máximas oscilaciones térmicas diarias en cada estrato aire-suelo, lo cual nos permite elucidar si la capa de necromasa foliar actúa como un aislante térmico y, en tal caso, las repercusiones de la protección térmica en el ciclo hidrológico del humedal.

2.3.2. Experimento de saturación hídrica

Se emplea un experimento de saturación hídrica para cuantificar la retención hídrica de la capa de necromasa foliar. Para cumplir con este propósito, se colectaron bloques monoespecíficos de *Plantago rigida* (20x20 cm²), mediante un muestreo aleatorio estratificado en diferentes posiciones topográficas (alta, media y baja) dentro de los *miccroescalones* y *escalones de ladera*. En cada bloque, se extraen muestras de 4x4 cm² que, aproximadamente, corresponden con el perímetro de la roseta acaule. Las muestras se subdividen de la siguiente manera:

- 0-6* cm donde se localizan los rizomas rodeados de necromasa foliar (96 cm³),
- 6-10* cm donde se encuentran las raíces pivotantes (64 cm³),
- Y 0-10 cm o bloque completo (160 cm³),

* Debido a la falta de consistencia del bloque de suelo, las muestras se pueden fragmentar a los 0-5 cm, en vez de a los 0-6 cm

No se pudo establecer un tratamiento control con bloques de suelo del humedal sin *Plantago rigida* por la inconsistencia física del material, en realidad, allí donde no existía la especie de estudio, el sustrato era poco profundo y estaba formado por gruesos materiales del till glacial y arena.

En el laboratorio, cada submuestra se coloca sobre un recipiente con 2 cm de agua para que la saturación del material vegetal se produzca de manera ascendente. Las submuestras permanecen en oscuridad durante 48 horas para disminuir las pérdidas por transpiración. Pasado este tiempo, se pesa (peso fresco saturado) y se seca en la estufa (peso seco), con lo que se obtiene la cantidad de agua que queda retenida en cada estrato del humedal (g / cm^3).

2.4. Resultados

2.4.1. Regulación térmica bajo la superficie del humedal

Los resultados de la regulación térmica señalan que las oscilaciones térmicas diarias son mayores sobre la superficie del humedal que bajo la superficie del mismo (figura 3.3.).

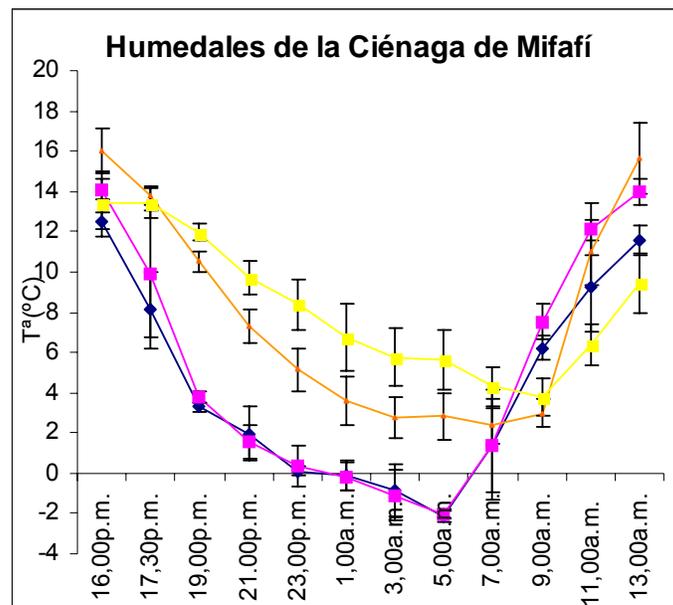


Figura 3.3.: Curso térmico diario bajo la superficie del humedal dominado por *P.rigida*. Época húmeda. Azul: temperatura a 150 cm, Rosa: temperatura a 0 cm, Naranja: temperatura a 3 cm de profundidad y Amarillo: temperatura a 10 cm de profundidad.

Sobre la superficie del humedal se registraron diferencias térmicas de 14-16°C. A 4 cm de profundidad, dentro de la capa de necromasa foliar, las mayores oscilaciones térmicas tienen lugar entre los 11-13 °C y, por último, bajo los primeros 10 cm del humedal, las máximas variaciones térmicas diarias no superan los 7-9 °C. Si comparamos estos resultados con los obtenidos en el parche de páramo desértico (figura 2.8), tenemos que las temperaturas diarias se amortiguan en comparación con las fuertes oscilaciones diarias que tienen lugar en los suelos desnudos del páramo desértico.

El estudio de los ciclos térmicos diarios durante época húmeda, junto con algunas observaciones de campo, permite hacer algunas interpretaciones sobre el ciclo hídrico bajo la superficie del humedal. Durante el día, la superficie se calienta más que los estratos subterráneos, facilitándose la infiltración del agua que ha quedado retenida en la necromasa de la roseta y el drenaje sobre la pendiente de los *microescalones* y *escalones de ladera*. Durante la noche, la superficie del humedal se enfría lentamente, llegando a congelarse en altas horas de la madrugada cuando se forma una lámina de hielo superficial.

Bajo la superficie del humedal (-4 cm) se mantiene la temperatura sobre los 2.5 °C, evitando el daño por congelamiento en los tallos subterráneos y raicillas, mientras que a -10 cm las temperaturas siempre están por encima de 4 °C, máxima densidad del agua, lo cual permite que el agua esté en estado líquido (principio físico mediante el cual se explica por qué las masas de hielo flotan sobre el agua). Pero a 4 °C, el agua es demasiado fría para ser absorbida por las plantas (Meinzer *et al.* 1994), por lo que, la capa de necromasa que en otras especies parameras funciona como un abrigo térmico (Goldstein y Meinzer 1983, Monasterio 1986) en humedales actúa como un termorregulador, minimizando el sobrecalentamiento diario y el congelamiento nocturno.

2.4.2. Retención hídrica desde la superficie a la profundidad del humedal

Los resultados del experimento de saturación hídrica señalan diferencias significativas en las distintas posiciones topográficas de los *microescalones* y *escalones de ladera*, con un promedio de casi 1200 l/m³ (tabla 3.2.), donde es la posición intermedia la que retiene mayor cantidad de agua (figura 3.4) (anexo 3).

Saturación hídrica en humedales								
Posición topográfica	N° submuestras totales	Volumen de las submuestras			Saturación hídrica			
		96 cm ³	64 cm ³	160 cm ³	Promedio (g/cm ³)	ds	Promedio (l/m ³)	ds
Alta	49	12	17	20	0.94	0.12	904	123
Media	41	12*	18*	11	1.3	0.23	1316	374
baja	67	25	19	23	1.27	0.27	1236	348
PROMEDIO					1.19		1198	

Tabla 3.2.: Saturación hídrica en *microescalones* y *escalones de ladera*, en diferentes posiciones topográficas: alta, media y baja (* volumen de 80 cm³), expresada en peso (g/cm³) y en volumen (l/m³).

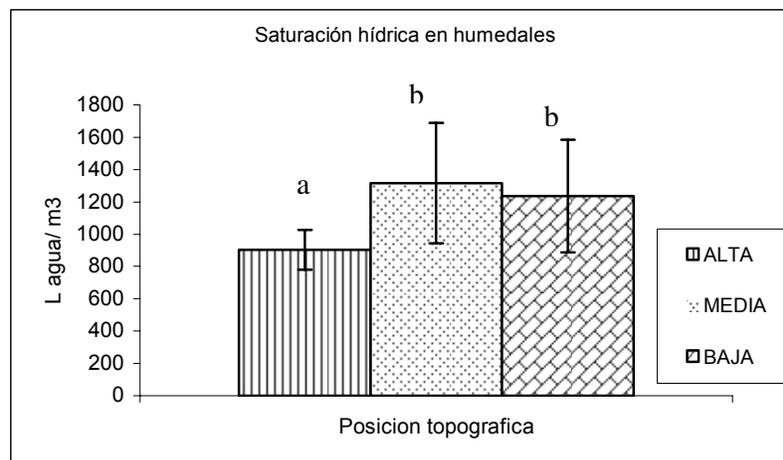


Figura 3.4: Retención hídrica en diferentes posiciones topográficas: alta, media y baja, en *microescalones* y *escalones de ladera*. Tstudent paired $p_v < 0.05$.

En relación a la retención hídrica en los diferentes estratos (0-6*, 6-10 y 0-10 cm) los resultados señalan valores máximos en el estrato 6-10* que corresponde con la matriz donde se encuentran las raíces pivotantes de *Plantago rigida*, aunque no se encontraron diferencias significativas entre 6-10 cm y 0-10 (figura 3.5.).

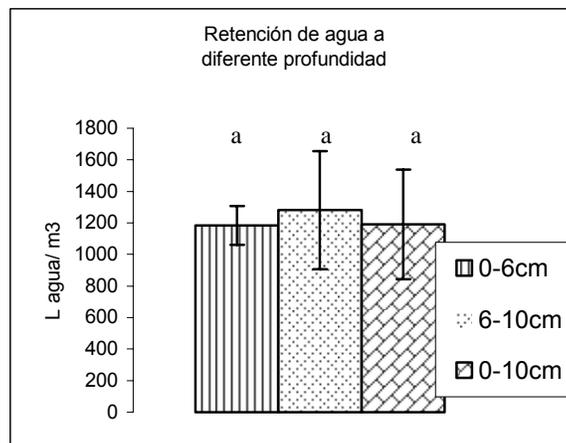


Figura 3.5: Retención hídrica en diferentes profundidades (0-6, 6-10 y 0-10 cm), en *microescalones* y *escalones de ladera* de la Ciénaga de Mifafí. Tstudent paired $p_v < 0.01$ y 0.05 .

Sin embargo, al analizar la capacidad de almacenar agua por estrato en las diferentes posiciones topográficas, tenemos que (tabla 3.3.): 1) no hay diferencias en la posición topográfica alta, 2) en la posición topográfica intermedia se almacena más agua en los primeros 0-6* cm y 3) en la posición topográfica baja que bordea el río, se acumula más agua en el estrato 6-10 cm (posición topográfica baja). Por lo que, la capa de necromasa foliar está facilitando acumular agua entre 6-10 cm en los humedales con los suelos más profundos y cantidades de necromasa empaquetadas a más de 10 cm de profundidad. Sin embargo, no hay que olvidar que se tiene mayor número de submuestras en la posición topográfica baja, por lo que, puede existir una sobreestimación del volumen de agua. Otro problema que hay que considerar es que no se tiene un tratamiento control, por lo que, no se sabe si el almacenamiento de agua es consecuencia de la acumulación de fitomasa de *Plantago rigida* o de la aglutinación de otros sustratos.

Saturación hídrica en los diferentes tratamientos				
Tratamiento	Posición topográfica			Promedio(l agua/m ³)
	alta	media	baja	
0-6	942.7	1518.5	1087.2	1182.8
6-10	909.8	1372.7	1562	1281
0-10	969.8	1219.9	1383	1191
Promedio	904	1316	1236	1198

Tabla 3.3: Saturación hídrica (l agua/m³) en los distintos estratos: 0-6 cm, 6-10 cm y 0-10 cm y posiciones topográficas (baja, media y alta) en la Ciénaga de Mifafí.

2.5. Discusión de los resultados

Bajo los primeros centímetros del la roseta acaule *Plantago rigida*, se observa una clara amortiguación en las oscilaciones térmicas diarias en comparación con la temperatura de la superficie. En la superficie del humedal, no se registraron temperaturas menores de 2.5 °C ni mayores de 15 °C. Sin embargo, sobre el suelo desnudo del páramo desértico, similares oscilaciones térmicas aparecen a -5 cm de profundidad (Monasterio 1983). A 10 cm de profundidad en el humedal, las oscilaciones térmicas son aún menores, de manera que no se registran temperaturas por debajo de 4 °C y las temperaturas máximas no superan los 13 °C, lo que connota un ambiente térmico más estable bajo la superficie del humedal, comparado con los suelos de páramo desértico donde similares diferencias térmicas se encuentran a mayores profundidades (Schubert 1972).

¿A que se debe el desfase térmico desde la superficie a las profundidades del humedal? Bajo los primeros centímetros del humedal se localiza una gruesa capa de hojas muertas adheridas a los rizomas de *Plantago rigida*. Mientras que centímetros abajo aparecen las raíces pivotantes.

La máxima densidad del agua ocurre a una temperatura de 4 °C, por lo que, aunque el agua está en estado líquido, fluye muy lentamente y difícilmente puede ser tomada por las plantas. En relación a los humedales tendríamos menores temperaturas debajo de la superficie donde se encuentra la capa de necromasa foliar, en relación a la temperatura de la matriz que contiene las raíces pivotantes. Por lo tanto, bajo los primeros centímetros del humedal, el agua está presente en un estado menos “móvil” que en profundidad, lo que podría mejorar la captación de agua que depende, en primera instancia, de la textura y estructura del suelo del humedal (Malagón 1982). La necromasa foliar tendría, por tanto, un doble papel como aislante térmico e hídrico, lo que permite mantener una “bolsa” de agua bajo los primeros centímetros del humedal. “Bolsa” de agua que actuaría en las primeras horas de la mañana realimentando la circulación hídrica, por lo que, podemos establecer un **modelo termohídrico** en la roseta acaule *Plantago rigida* (figura 3.6.).

En este sentido, los *microescalones* y *escalones de ladera* funcionarían como reservorios de agua que, influidos por la pendiente, drenarían poco a poco hasta los humedales que colindan con los ríos. Además, en *P.rigida* se ha observado que el agua se infiltra rápidamente por las raíces, de manera que las especies del humedal son de vital importancia para mantener las funciones eco hidrológicas del humedal de páramo.

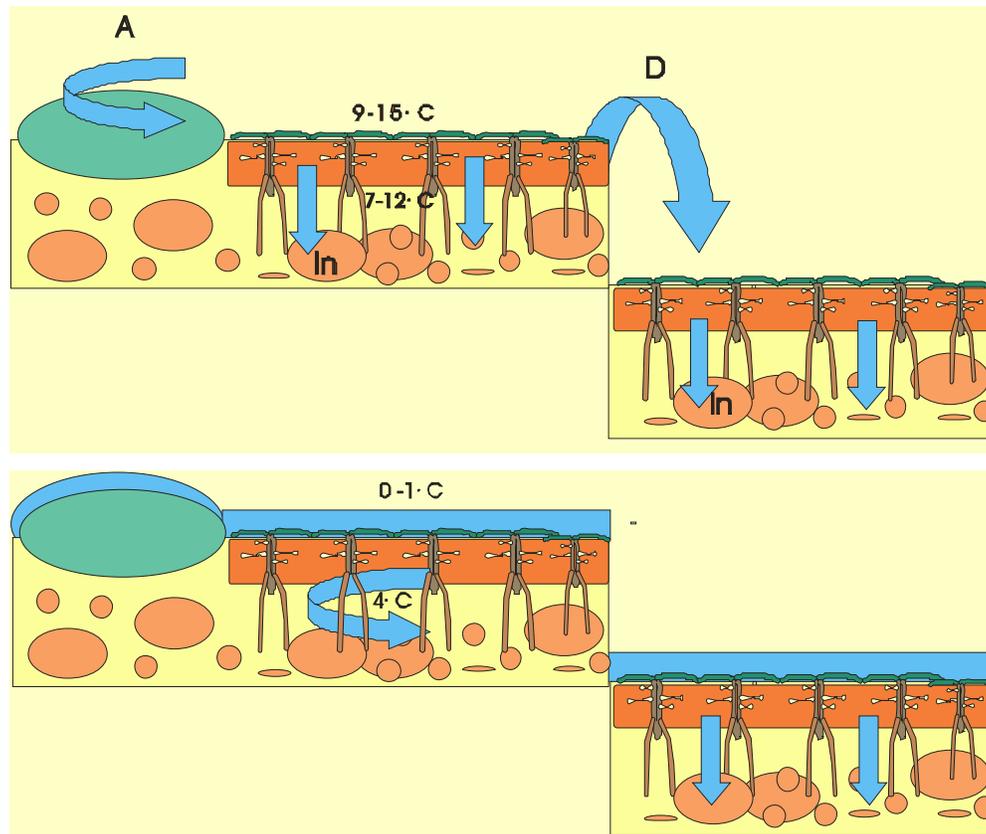


Figura 3.6.: Modelo termohídrico para humedales monoespecíficos de *Plantago rigida* en los *microescalones* y *escalones de ladera*. Durante el día (arriba) las temperaturas sobre la superficie oscilan entre 9-15 °C y bajo la misma entre 7-12 °C. Durante la noche (abajo) la superficie del humedal se congela formando una fina lámina de hielo, paralizándose el drenaje, pero bajo la capa de necromasa foliar las temperaturas no descienden de 4 °C, lo que permite mantener una "bolsa" de agua bajo la superficie del humedal. A: Absorción, D: Drenaje, In: infiltración.

Otras estrategias adaptativas en especies que viven en la interfase aire-suelo podrían asociarse con la utilización del calor que pierde la superficie terrestre durante la noche (Hedberg y Hedberg 1979). Algunos ejemplos son: la utilización de estructuras foliares para aprovechar el calor perdido por la condensación de las moléculas de agua de la atmósfera, como parece suceder

en las especies *Valeriana bracteata* y *Oritrophium peruvianum* en los páramos del Ecuador (Ramsay 1992) y la presencia de internudos en los tallos de la roseta acaule *Hypochoeris setosa* que reduce la viscosidad del agua, como se ha observado en los páramos andinos venezolanos (Hedberg y Hedberg 1979). O bien, la selección de un hábitat húmedo donde las oscilaciones térmicas son menos extremas (Carlquist 1994).

Por lo tanto, el atributo estructural necromasa foliar tendría una doble función. En primer lugar, una función fisiológica que permite proteger a la yema del congelamiento nocturno, como se ha descrito para especies de rosetas caulescentes de páramo andino (Monasterio y Sarmiento 1991, Monasterio 1986, Smith 1979, Goldstein y Meinzer 1983). Y en segundo lugar, una respuesta funcional, producto de la señalada función fisiológica, que consiste en evitar el congelamiento nocturno bajo la superficie del humedal, de manera que el agua podría estar disponible para la vegetación en las primeras horas de la mañana, contribuyendo en la dinámica hídrica del humedal, en procesos como: la captación de agua procedente de las heladas nocturnas, la infiltración o el drenaje, implicados en la formación de pequeños cauces de agua y la realimentación de otros humedales, tales como: lagunas, pantanos, ciénagas y turberas, que contribuyen en la dinámica hídrica del ecosistema páramo.

3. El modelo arquitectónico roseta “decumbente” en los ojos de agua y bordes de inundación

El segundo caso de estudio se refiere a la variabilidad arquitectural⁸ de los tallos en la roseta caulescente *Espeletia semiglobulata*, cuya distribución está restringida a los ojos de agua y zonas de drenaje (Monasterio 1980b), donde trataremos de responder a la pregunta: ¿qué ventajas ecológicas provee la variabilidad arquitectural de los tallos (rasgo estructural) a la especie *Espeletia semiglobulata*? Ventajas ecológicas que incluyen: la tasa de asimilación foliar, la capacitancia relativa de los tallos, el ciclado de nutrientes o la supervivencia de la especie en el medio semiacuático del humedal. Quizás la variabilidad arquitectural en *Espeletia semiglobulata* manifiesta la labilidad del atributo en los humedales andinos que se estudian en este trabajo.

3.1. La variabilidad arquitectural en *Espeletia semiglobulata*

La roseta caulescente⁹ *Espeletia semiglobulata* tiene como habitat preferencial el piso altoandino de la Cordillera de Mérida (Venezuela), donde se distinguen dos variantes arquitecturales o formas de crecimiento (figura 3.7). Por un lado, una forma “semierecta” que aparece en los ojos o afloramientos de agua, y por otro lado, una forma “decumbente”¹⁰ en la que los troncos crecen postrados sobre la superficie del suelo, cuyo conjunto asemeja cojines gigantes, en los bordes de inundación entre los 3900 y 4300 m (Monasterio 1980a).

⁸ Variabilidad arquitectural: Variantes del modelo arquitectónico, por ejemplo, tallos semierectos vs. tallos postrados.

⁹ Roseta caulescente: Forma de vida presente en los páramos andinos. Perteneció al modelo arquitectónico de Corner que consiste en un “árbol” monoaxial con crecimiento indeterminado e inflorescencias laterales (Hallé *et al.* 1978). También se ha denominado caulirósula (Cuatrecasas 1979) o “árbol en roseta” (Du Rietz 1931). El crecimiento foliar es constante, con una filotaxis típicamente en espiral. La abscisión foliar no ocurre, por lo que, las hojas muertas quedan adosadas al tallo en el que se descomponen (Monasterio 1986).

¹⁰ Roseta “decumbente”: Roseta caulescente cuyo tallo se postra sobre la superficie del suelo, de manera que la altura se convierte en el largo del tronco.

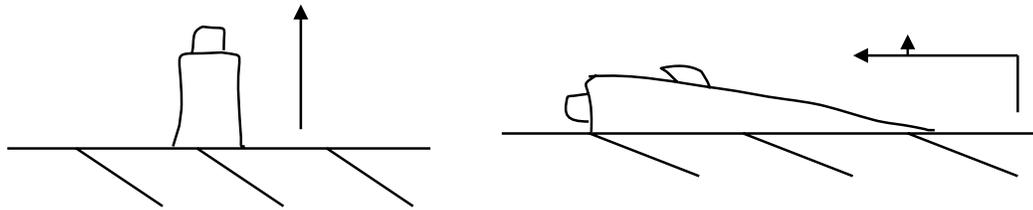


Figura 3.7: Variantes arquitecturales o formas de crecimiento descritas para el modelo arquitectónico roseta “decumbente” *Espeletia semiglobulata*.

Esta especie es conocida por la población local como frailejón “amarillo” por la presencia de pubescencia de este color en el haz y envés de las hojas. La peculiaridad de esta especie de frailejón, a diferencia de las rosetas gigantes “en pie” del mismo género, como *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis*, es la transformación del tronco erecto en un tronco postrado. El primer tallo que se origina de una semilla por reproducción sexual, es responsable del crecimiento monocaule, hasta que pierde la dominancia para dar lugar a tallos secundarios, cada uno con su propia roseta. Por lo tanto, un individuo de *Espeletia semiglobulata* puede presentar varios ejes de crecimiento, incumplándose el principio de crecimiento monopódico definido para *Espeletia* (Cuatrecasas 1979). Hasta el momento no se había estudiado este fenómeno en el que una planta monocaule¹¹ pierde la dominancia apical y se convierte en una planta policaule¹² o bien, se *tallifica*¹³, de manera que un mismo individuo puede estar formado por varias rosetas, a partir del cual se puede originar un individuo “fragmentado”¹⁴.

¹¹ Roseta monocaule: Roseta caulescente con un único eje de crecimiento apical. Puede ser monocárpica si el eje de crecimiento es el eje reproductivo, de manera que tras la reproducción, se atrofia y muere tras el primer evento floral (roseta monocárpica), o puede ser policárpica si los meristemas reproductivos no son apicales sino laterales, de manera que tras la reproducción continua el crecimiento foliar (roseta policárpica).

¹² Roseta policaule: Roseta caulescente con más de un eje de crecimiento apical, de manera que cada eje puede reproducirse de manera independiente.

¹³ Proceso de tallificación: Fenómeno mediante el cual el primer tallo pierde la dominancia, dando lugar a tallos secundarios que releven el crecimiento.

¹⁴ Individuo “fragmentado”: En *Espeletia semiglobulata* el primer tallo se ramifica para dar lugar a tallos secundarios que, con el tiempo, adquieren la dominancia del eje de crecimiento de la roseta, dando muerte o tras la muerte del primer tallo. En el campo estas unidades se distinguen como conjunto de rosetas de diferentes edades donde pueden existir evidencias de un tronco madre o tallo común, por lo que, la forma de vida en roseta decumbente también se denomina cojín de rosetas (Monasterio 1980_a).

3.2. Zona de muestreo: Bordes de inundación en la Quebrada de Mifafí

La zona de estudio corresponde con el páramo de Mifafí (Venezuela), donde se muestrean dos poblaciones de *Espeletia semiglobulata* localizadas en diferentes posiciones topográficas. Una población se encuentra en la misma zona de muestreo que *Plantago rigida*, bordeando la Ciénaga de Mifafí (4327 m), y la otra población se localiza en la zona de inundación de la Quebrada de Mifafí a 4120 m (Foto 3.1).

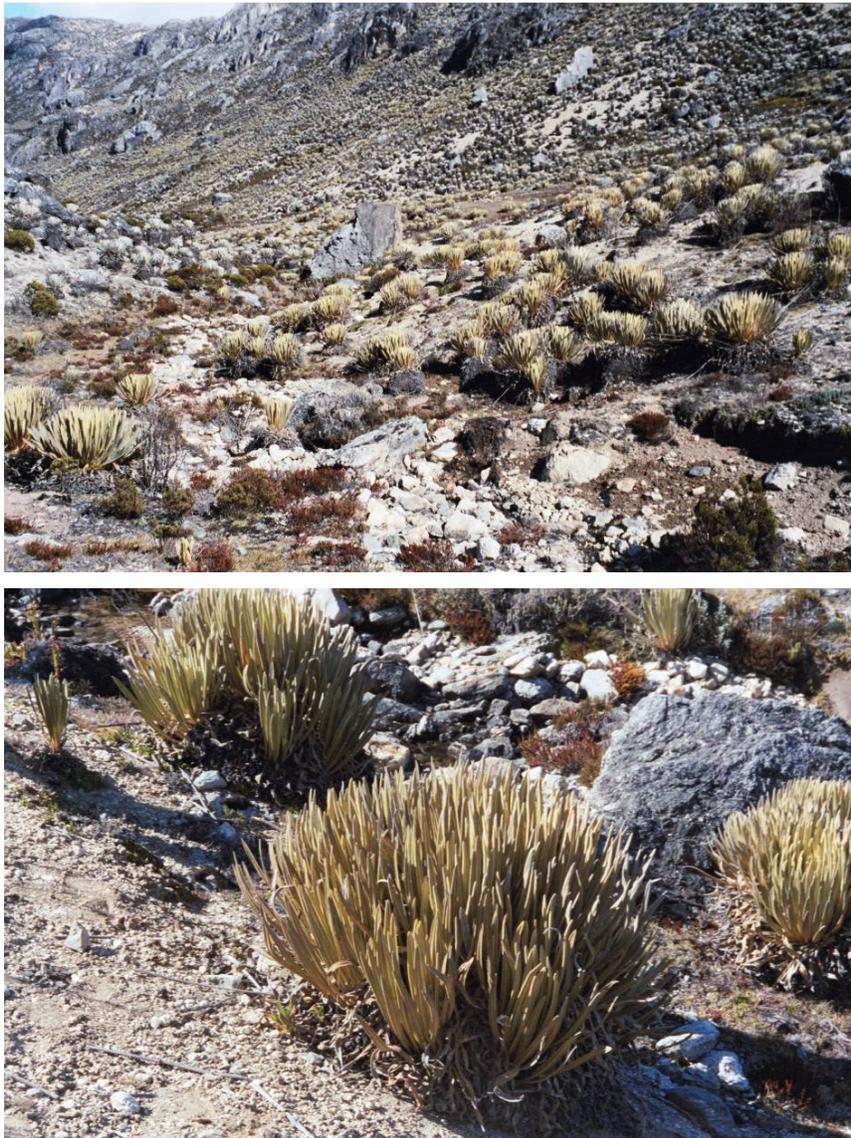


Foto 3.1: Zonas de estudio de las poblaciones de *Espeletia semiglobulata*: a) zona de inundación en la quebrada de Mifafí (4120 m) y b) bordes de la Ciénaga de Mifafí (4327 m)

3.3. Objetivos específicos y algunas hipótesis orientadoras

Analizar la variabilidad arquitectural de la roseta “decumbente” *Espeletia semiglobulata* en humedales andinos, lleva asociado el estudio de los siguientes atributos estructurales (variables de estudio):

1. La distribución de la fitomasa aérea y subterránea en los diferentes compartimientos vegetales de la roseta decumbente, donde agua, carbono y nutrientes actúan como elementos determinantes en la arquitectura de los tallos.
2. El flujo y volumen de agua en el sistema de transporte (los tallos) de las variantes arquitecturales y la capacidad de almacenar agua en la roseta decumbente, en comparación con las rosetas gigantes erectas del páramo desértico (*Espeletia timotensis* o *Espeletia spicata*).
3. Las relaciones alométricas simples en la morfología de los tallos, que nos permite conocer las limitaciones físicas de la *decumbencia*¹⁵ en rosetas caulescentes.
4. La intensidad, frecuencia y secuencia de los eventos reproductivos, para lo cual se estudian las cicatrices florales que se localizan en los troncos, lo cual permite comparar los eventos reproductivos con otras especies del género *Espeletia* en el páramo desértico.

¹⁵ Decumbencia: Proceso de crecimiento vegetal en el que los tallos erectos se vuelven postrados.

Para interpretar el “éxito” de la roseta decumbente *Espeletia semiglobulata* sobre la superficie del humedal, se proponen las siguientes **hipótesis** orientadoras:

1. La distribución de la fitomasa en los diferentes compartimientos vegetales en *Espeletia semiglobulata* está relacionado con el modelo arquitectónico “decumbente”.
2. La morfología de los tallos en *Espeletia semiglobulata* se relaciona con atributos ecológicos, como son:
 - a. El flujo y volumen de agua en el sistema de transporte de la roseta “decumbente”. De manera que se espera que tallos largos y erectos en plantas policárpicas “gigantes” tengan mayores flujos y volúmenes medulares, asociados con la capacidad de almacenar agua, que tallos cortos y ramificados donde la ramificación puede ralentizar el flujo del sistema de transporte, y por la tanto, la capacidad de almacenar agua.
 - b. La estabilidad física de la roseta de hojas verdes. El crecimiento apical del tallo es continuo pero no infinito, está limitado por la arquitectura del tallo, por lo que, la ramificación del tallo contribuye con la estabilidad física de cada roseta y la supervivencia del individuo.
 - c. La longevidad de la especie. El fenómeno mediante el cual se pierde la dominancia apical del primer tallo¹⁶ y se activan tallos secundarios¹⁷ en *Espeletia semiglobulata* dando lugar a tallos ramificados, incrementa la longevidad del individuo y por ende de la especie, disminuye el gasto energético por reproducción sexual, pero resta diversidad intrapoblacional.

¹⁶ Primer tallo: Tallo aéreo que contiene la dominancia del eje de crecimiento de la roseta decumbente.

¹⁷ Tallos secundarios: Tallos aéreos que rompen la dominancia apical del primer tallo

3.4. Variables de estudio

En este trabajo se estudian las variantes arquitecturales de la roseta decumbente *Espeletia semiglobulata* en los humedales andinos, considerando la labilidad de los tallos (rasgo estructural) y la importancia de la variabilidad de formas en la supervivencia de la especie en el humedal. Para lo cual seguiremos la siguiente metodología de estudio:

3.4.1. Análisis de la compartimentalización de la fitomasa

Se seleccionaron 14 individuos¹⁸ de *Espeletia semiglobulata* en campo, bajo dos criterios: altura máxima de la roseta superior a 70 cm y “secuelas” de viejos eventos reproductivos. De los 14 individuos, 10 pertenecían a individuos vivos (rosetas verdes) mientras que las 4 restantes correspondían a individuos muertos (no hay evidencias de rosetas vivas).

En campo se midió la altura máxima de los 14 individuos. En el laboratorio, se cuantificaron: el promedio del diámetro y largo de cada tallo (a partir de tres medidas sobre el tallo principal), el número de rosetas por individuo, la distancia y el ángulo de cada tallo secundario con el primer tallo y el número de hojas en cada roseta de hojas vivas, con lo que, se identificaron las diferentes variantes arquitecturales en la roseta decumbente (figura 3.7.).

Para los 10 individuos vivos, se cuantificó la fitomasa aérea y subterránea en los diferentes compartimientos vegetales: hojas, tallos, raíces, raicillas y A.R.E., mediante el método de la cosecha (Chaman 1978), cerciorándose de que se trataba de individuos adultos por la presencia de eventos florales senescentes (Estrada 1995). La necromasa foliar se procesó en función de la calidad del material vegetal muerto, en: hojarasca entera (mantillo), hojarasca semidescompuesta (con nervaduras foliares), hojarasca descompuesta (sin nervaduras foliares) y hojarasca muy descompuesta.

¹⁸ Nota: Se recolectan pocos individuos vivos por la dificultad de trasladar el material “intacto” hasta el laboratorio. Además, se seleccionan individuos muertos en pie para minimizar el efecto destructivo del método.

Con los datos absolutos de fitomasa se calcularon los cocientes energéticos, siguiendo el mismo criterio que en el capítulo 2, en: biomasa de hojas /biomasa total, biomasa de tallos /biomasa total, biomasa de raíces /biomasa total, biomasa de flores/biomasa total y necromasa/ fitomasa total (Chapman 1976).



Foto 3.2: Recolecta del material vegetal de *Espeletia semiglobulata* en campo (a, b), separación del material por compartimientos vegetales (hojas, flores, tallos, raíces y necromasa) (c), disposición de la arquitectura de los tallos (d), diferenciación de la necromasa foliar en: hojarasca entera, hojarasca semi-descompuesta, hojarasca descompuesta y hojarasca muy descompuesta (e) y análisis de la capacitancia relativa de los tallos (f).

3.4.2. Cálculo de relaciones alométricas simples

Las relaciones alométricas entre dos variables biológicas son ampliamente utilizadas en la biología y nos permiten explicar la variabilidad de los modelos arquitectónicos (Halloy y Mark 1996). En este trabajo, se proponen dos relaciones alométricas simples: diámetro roseta/ diámetro tallo y diámetro tallo/ largo tallo, con la finalidad de encontrar alguna diferencia entre individuos erectos (sin ramificación) e individuos decumbentes (con más de una ramificación del tallo principal), de manera que esperamos relaciones más pequeñas o similares en individuos decumbentes.

3.4.3. Estimación del flujo y transporte de agua en la roseta decumbente

Utilizamos las relaciones escalares alométricas propuestas por West *et al* (1997), para relacionar variables biológicas (*morfología de los tallos*) con la estructura de los organismos (*variabilidad arquitectural*), de la siguiente manera:

$$Y = Y_0 M^a,$$

donde Y es la variable biológica que se correlaciona con el tamaño o forma de los organismos, Y_0 es una constante de la especie o tipo de organismo, M es la masa o tamaño del organismo y a es un exponente que vale $\frac{3}{4}$ por definición, es decir, la variable seleccionada debe explicar en un 75% la masa, tamaño o forma de los organismos para que se den el resto de los supuestos.

El modelo propone que hay un mecanismo común bajo estas leyes alométricas: los organismos vivos se sostienen por el transporte de materiales a través de redes (sistema de transporte) que se ramifican hasta llegar a todas las partes del organismo. El modelo explica el origen y ubicación de la escala exponencial (b), lo cual predice los caracteres esenciales del sistema de transporte. El patrón de ramificación no es azaroso sino que responde a la forma o estructura del organismo. Por lo tanto, el modelo propuesto puede verse como la repartición física o geométrica ideal de un sistema vascular, más no real porque no considera complicaciones como la turbidez del fluido o la resistencia hidráulica movida por una fuerza de presión (potencial hídrico), que pudieran considerarse en trabajos posteriores.

Si desarrollamos el modelo propuesto (anexo 3), podemos hacer una estimación del flujo y volumen de agua del sistema de transporte en los dos modelos arquitectónicos: roseta erecta y roseta decumbente, a partir de una relación alométrica que tiene como particularidad que relaciona el flujo (velocidad) y volumen de agua de cada tallo con el número de ramificaciones (variante arquitectural).

3.4.4. Capacitancia relativa de los tallos en *Espeletia semiglobulata*

La *capacidad de almacenar agua* en los tallos aéreos de la roseta decumbente se midió en la variable PV/LA, donde PV es el volumen medular de cada tallo y LA es el área foliar. Además, se calculó la *capacitancia relativa* al relacionar la capacidad de almacenar agua con el largo de los tallos. Como no se disponía del valor de área foliar para cada individuo, se estimó a partir del área foliar específica que es un valor constante en la especie de $25.9 \pm 18.7 \text{ cm}^2/\text{g}$ (n=15), sustituyendo en la ecuación: $AFE = LA/BA$, donde AFE es el área foliar específica, LA es el área foliar y BA es la biomasa foliar (capítulo 2).

3.4.5. Las “huellas” de los eventos reproductivos

Por último, se tuvo en cuenta la variabilidad de formas de la roseta decumbente cuando ocurren eventos reproductivos, para lo cual se calculó intensidad, frecuencia y secuencia reproductiva en las cicatrices florales que se localizan sobre la corteza de los tallos. La intensidad se midió como el número de ejes florales por banda floral. La frecuencia como el número de anillos florales y la secuencia como la distancia comprendida entre los anillos florales. Tenemos que considerar que toda la información no se percibe en los troncos por el avanzado estado de descomposición de los individuos muertos, por lo que, la inexistencia de “huellas” florales sobre la corteza no implica que no existiera reproducción (falso negativo).

3.5. El modelo funcional en *Espeletia semiglobulata*

3.5.1. El patrón arquitectural en la roseta decumbente

Los resultados del patrón arquitectónico para *Espeletia semiglobulata*, señalan que se trata de una roseta caulescente pero, a diferencia de otras especies del género *Espeletia*, el tallo se ramifica y se convierte en policaule. La ventaja de usar modelos arquitectónicos en las formas de vida es que sintetizan la dinámica de crecimiento en un patrón arquitectónico a través de la actividad meristemática que es consecuencia de las condiciones del ritmo diario que prevalece en el trópico frío (Monasterio 1986).

En *Espeletia semiglobulata* el primer tallo constituye el principal eje de crecimiento de la planta, de forma que unos pocos centímetros mantienen toda la estructura aérea del individuo, lo cual se refleja en la distribución de fitomasa, donde se obtiene:

- 1) Un promedio de 8279.8+/-3102.1 g de peso seco de fitomasa por muestra, de los cuales 99.5 % es fitomasa aérea frente a la fitomasa subterránea, o bien, la cantidad de fitomasa aérea es 199 veces mayor a la fitomasa subterránea.
- 2) La mayoría de la fitomasa se encuentra almacenada en forma de necromasa foliar (74.6%) y un pequeño porcentaje en biomasa (25.4 %), dividida en: hojas, tallos y raíces (figura 3.8.).
- 3) Los cocientes de biomasa (sin necromasa) se pueden dividir en las siguientes proporciones: un 25.35% en hojas, un 72.6% en tallos y un 2% en raíces, lo que pone de manifiesto la importancia de los tallos aéreos en el equilibrio y sostén de la planta, frente al valor tan insignificante de la biomasa radicular (valor que debe estar subestimado porque la raíz leñosa se incluye dentro de la biomasa de tallos)

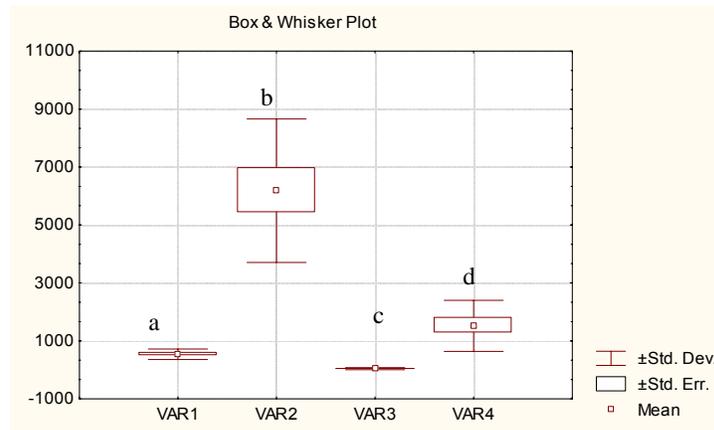


Figura 3.8.: Distribución de la biomasa y necromasa en los diferentes compartimentos vegetales de *Espeletia semiglobulata*. VAR1: Hojas, VAR2: Necromasa foliar, VAR3: Raíces y VAR4: Tallos.

4) Gran parte de la fitomasa de *E. semiglobulata* se localiza en las hojas que al descomponerse quedan adosadas al tronco de la planta. La capa de hojas muertas se distribuye como un suelo orgánico a lo largo del tronco decumbente, de manera que podemos diferenciar los siguientes estratos: una primera capa de hojarasca donde se acumulan 3553.6 ± 1252.1 g, una segunda capa con 1966 ± 967.9 g, una tercera capa donde aún se distinguen láminas foliares con 145.9 ± 247.2 g y, luego, un último estrato en el cual se forma un suelo negro o humus con 516.7 ± 558.7 g. Los valores relativos de necromasa foliar señalan un incremento de hojarasca muy descompuesta frente a la tercera capa de hojarasca descompuesta, donde se pudieron observar micorrizas dispuestas en “red” (figura 3.9). Por lo tanto, la energía producida a lo largo del ciclo de vida de *Espeletia semiglobulata* se acumula en la cobertura de hojas muertas y se descompone sobre los tallos aéreos, de manera que la única energía dispersada fuera del individuo corresponde al banco de semillas que, para el caso particular de esta especie, resulta en una baja inversión energética como discutiremos más adelante.

5) La variabilidad intraespecífica encontrada en los valores de fitomasa para *E. semiglobulata* no se atribuye al porcentaje de necromasa que es alto para todas las muestras, sino a diferencias en la biomasa de hojas y tallos. Las muestras con altos cocientes de biomasa de tallos corresponden a individuos

con evidencias de tallos que se han ramificado a partir de un tronco madre¹⁹, por lo que, la edad del individuo pudiera estar relacionado con la biomasa de tallos, de manera que al ramificarse incrementa la longevidad del individuo (figura 3.10).

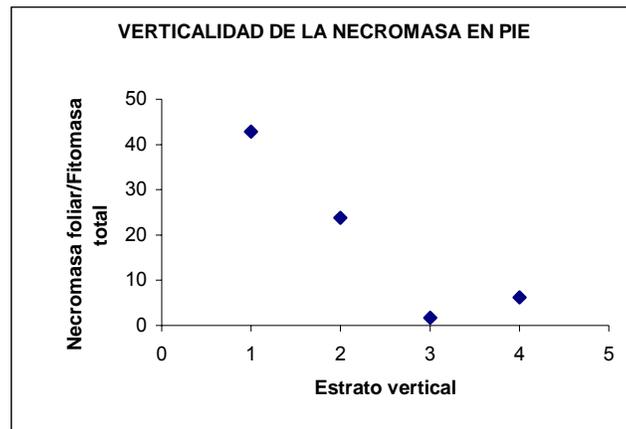


Figura 3.9.: Distribución vertical de la necromasa en pie de *Espeletia semiglobulata*, 1=hojarasca entera (mantillo), 2 =hojarasca semidescompuesta (0-10cm), 3= hojarasca muy descompuesta (10-20 cm) y 4=humus (20-30 cm).

Entender por qué la mayoría de las muestras presentan tallos ramificados, es complejo, aún más si consideramos que el estudio de la fitomasa de una planta es el resultado final del ciclo de vida del individuo. Los datos anteriores nos permiten inferir dos variantes arquitecturales o formas de crecimiento en la roseta decumbente. Por un lado, tenemos individuos con un primer tallo (el dominante), a partir del cual pueden originarse los tallos secundarios, que hemos denominado roseta dominante. Y, por otro lado, individuos en los que el primer tallo no se ramifica o bien, se ramifica desde la base, por lo que, hablamos de rosetas sin dominancia (figura 3.11).

¹⁹ Tronco madre: Tallo aéreo que ha muerto, donde existen claras evidencias de conexión con el tallo principal, contribuyendo a la fragmentación del individuo

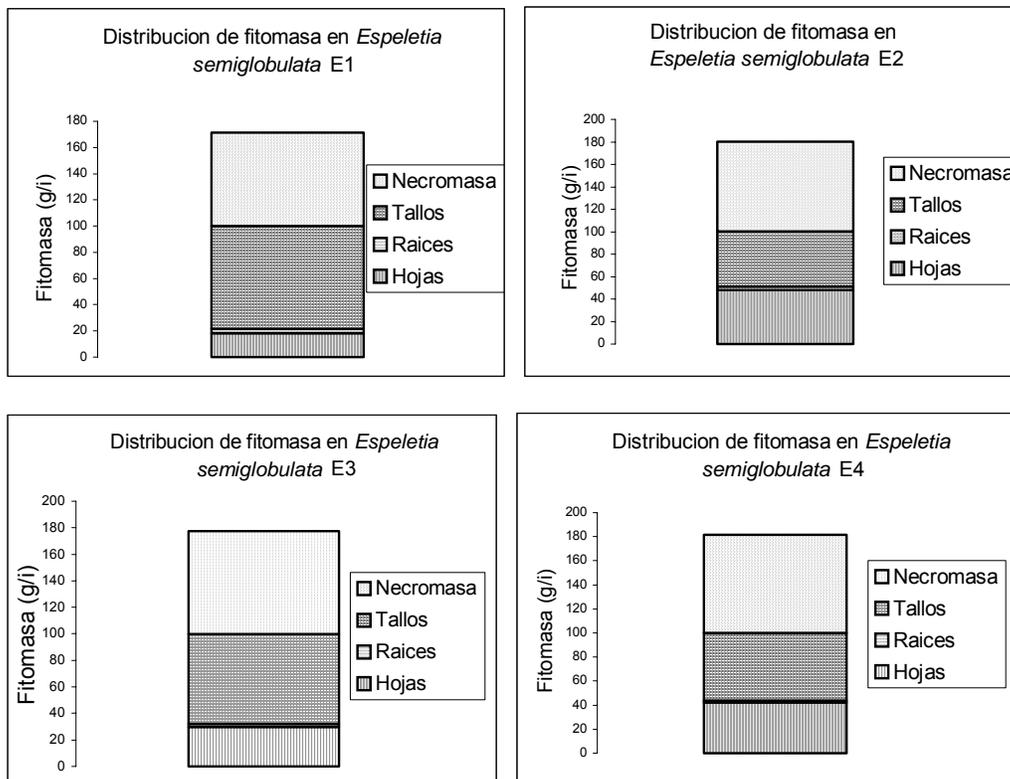


Figura 3.10.: Distribución de fitomasa aérea y subterránea en muestras de *Espeletia semiglobulata* con altas (E1, E3) y bajas (E2, E4) proporciones de biomasa de tallos.

Por lo que, el proceso de “arrossetización” se podría interpretar de la siguiente manera: En el primer tallo se pueden formar pequeños tallos laterales cerca del eje principal (los tallos secundarios), de los cuales se originan pequeñas rosetas. Las ramas se van engrosando conforme se alejan del eje de crecimiento, algunas pueden presentar raíces, lo que permite independizar la toma de nutrientes de la planta madre e incrementar la captación de recursos como luz o agua, mientras que otras ramas mueren durante su crecimiento. En algunos individuos “fragmentados” de *E. semiglobulata*, todavía se conserva el tronco “madre”. Se trata de una roseta muerta que aparece contigua al individuo vivo, de manera que, aunque no hay una conexión directa, existen claras evidencias de que en el pasado estuvieron conectadas (tallo común muerto), bien porque la planta viva constituye una de las ramas laterales superviviente o bien, porque la planta viva formaba parte de un tallo múltiple que se independizó y sobrevivió. Sea cual sea el origen del tronco “madre”, lo que parece claro es que existió alguna conexión en el pasado. Los individuos que no presentan un tronco “madre” tienen un tallo principal más pequeño

(figura 3.10: E2 y E4), con o sin rosetas laterales, y gruesas raíces que, cual zancos, dan equilibrio a la parte aérea, lo que nos habla de su origen a partir de una semilla.

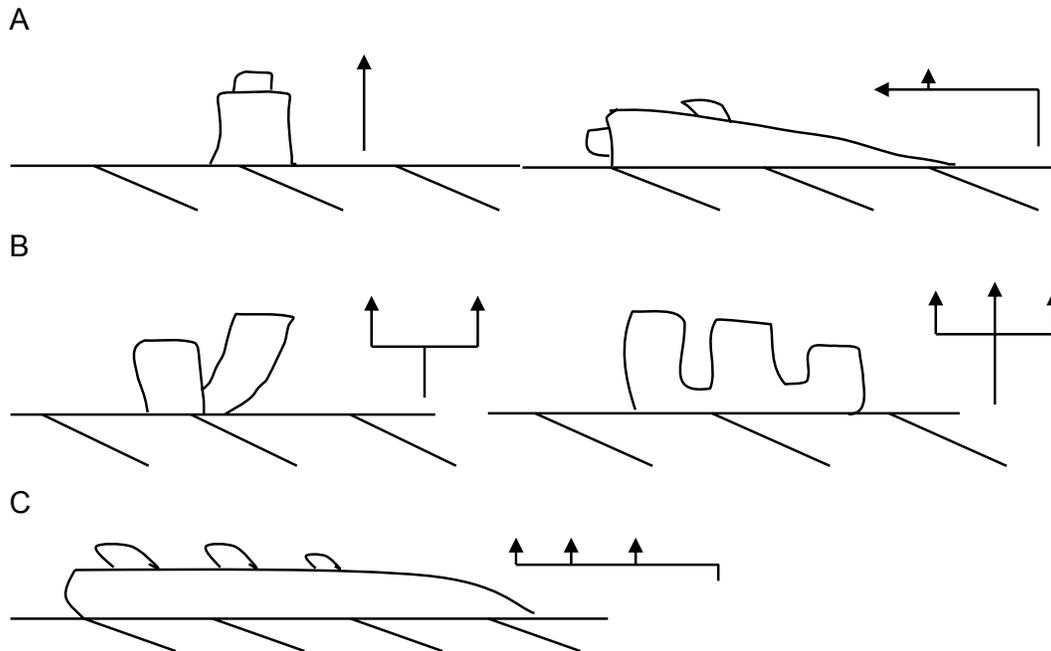


Figura 3.11: Variantes del modelo arquitectónico de roseta "decumbente" en *Espeletia semiglobulata*. A: Roseta dominante, B: Roseta sin dominancia, C: Rosetas con tallos de relevo.

3.5.2. Las relaciones alométricas entre los tallos

Los resultados de la relación: diámetro de la roseta/ diámetro del tallo (principal y secundarios) señalan una correlación positiva significativa, de manera que, cuanto mayor es el diámetro de la roseta, mayor es el diámetro del tallo, lo cual pudiera estar relacionado con el modelo de roseta caulescente, en el cual las hojas se insertan directamente sobre el tallo, por lo que, el diámetro del tallo incrementaría con el número de hojas que mantiene (figura 3.12).

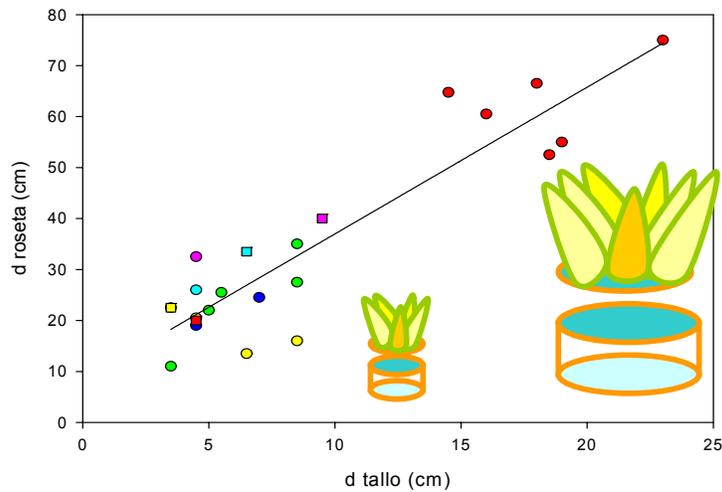


Figura 3.12: Relación entre el diámetro de la roseta vs. diámetro del tallo en el modelo arquitectónico de *Espeletia semiglobulata* : $y = a + bx$ ($r^2=0.83$, $n=23$, $p \leq 0.05$)

Consideramos, a continuación, la relación alométrica: diámetro tallo/ largo tallo, en la cual, observamos una correlación significativa que se ajusta a una ecuación sigmoidea. De manera que los tallos menores a 20 cm se asocian con pequeños diámetros. Si lo relacionamos con las variantes del modelo arquitectónico de la roseta “decumbente”, tenemos que los tallos más pequeños se corresponden con los tallos secundarios mientras que los tallos más largos se relacionan con los tallos dominantes responsables del crecimiento apical (figura 3.13).

Largo tallo vs. Diámetro tallo

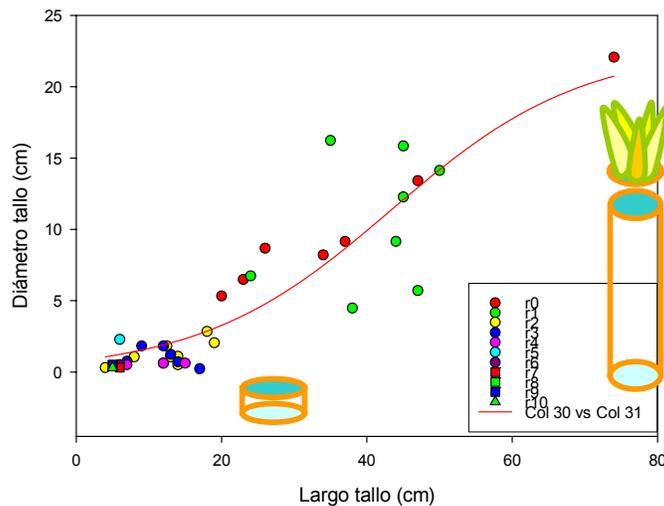


Figura 3.13: Largo del tallo vs. diámetro del tallo en el modelo arquitectónico de *Espeletia semiglobulata* : $y = a/(1+\exp(-(x-x_0)/b))$ ($r^2=0.81$, $n = 39$, $p:0.05$)

3.5.3. Estimación del transporte de agua en las variantes de la roseta decumbente

Aplicaremos el modelo de relaciones escalares alométricas propuesto por West *et al* (1997) para verificar si las variantes en la roseta decumbente se relacionan con la morfología de los tallo. Tomaremos como variable biológica (Y) la morfología del tallo (con o sin ramificaciones) y como forma del organismo (M) las variantes del modelo arquitectónico (roseta erecta o decumbente), manteniendo un $a=3/4$.

Sustituyendo en las ecuaciones 1 y 2: $Q_0=N_k\pi r_k^2 u_k$ y $V_b=\sum^n \pi r_k^2 l_k n_k$ (anexo 1) tendríamos que, en la variante de roseta dominante, la varianza de los radios (r_k) y largos (l_k) de los tallos es amplia (largos y pequeños) y el número de ramificaciones (n_k) oscila entre 0-10. Mientras que, en la variante roseta sin dominancia, la variabilidad de los radios (r_k) y largos (l_k) de los tallos es menor, así como el número de ramificaciones (n_k).

Si asumimos el sistema más simple, es decir, una roseta dominante con un único tallo sin ramificar ($N= 1$ y $K= 0$) y una roseta sin dominancia formado por un tallo con dos ramas ($N= 2$ y $K=1$), tendríamos que cuando el radio (r_1) en la roseta dominante es igual al promedio de los radios de la roseta sin dominancia $(r_1' + r_2')/2$ y, u_c (velocidad promedio del flujo) es constante, los potenciales hídricos son constantes en cada rama, aunque pudiera cambiar en función de las demandas hídricas de la planta lo largo del año (Rada com. per.).

Por lo tanto, el flujo y el volumen en el sistema de transporte es el doble en el tallo ramificado que en el tallo sin ramificar, es decir, la velocidad del flujo de transporte es más rápida en el tallo ramificado que corresponde a una forma decumbente (tabla 3.4.).

Dado que el número de ramificaciones y el volumen de flujo se relacionan con la forma de los organismos, tendríamos que con la misma asignación de biomasa, en la variante de roseta “decumbente” sin dominancia donde los tallos se ramifican, el flujo y volumen del agua estimado es mayor.

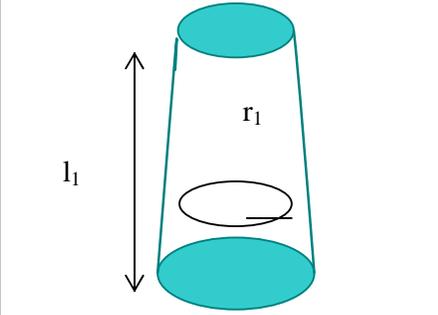
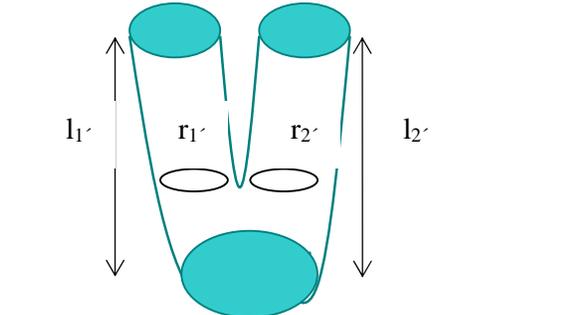
Roseta dominante	Roseta sin dominancia
$N=1, k=0, r_c=r_1, l_c=l_1, u_c=cte$	$N=2, k=1, r_c=(r_1'+r_2')/2, l_c=(l_1'+l_2')/2, u_c=cte$
$Q_0=N_C\pi r_c^2 u_c=1\pi r_1^2 u_c=\pi r_1^2 u_c=\pi r_1^2$	$Q_0'=N_C\pi r_c^2 u_c=2\pi(r_1'+r_2')^2/2^2 u_c=2\pi(r_1'+r_2')^2/2^2$
Si $r_1=(r_1'+r_2')/2, Q_0=\pi r_1^2$	Si $r_1=(r_1'+r_2')/2, Q_0'=2\pi r_1^2$
$V_b=\sum^n \pi r_c^2 l_c n_c=\pi r_1^2 l_1 1^0=\pi r_1^2 l_1$	$V_b'=\sum^n \pi r_c^2 l_c n_c=2\pi((r_1'+r_2')^2/2^2)((l_1'+l_2')/2)$
Si $l_1=(l_1'+l_2')/2, V_b=\pi r_1^2 l_1$	Si $r_1=(r_1'+r_2')/2$ y $l_1=(l_1'+l_2')/2, V_b'=2\pi r_1^2 l_1$
	

Tabla 3.4.: Estimación del flujo y volumen de agua en las variantes arquitecturales en una roseta decumbente: roseta dominante y roseta sin dominancia.

3.5.4. Cálculo real de la capacitancia relativa de los tallos de *Espeletia semiglobulata*

La capacidad de almacenar agua por unidad de área foliar, se mide con la variable PV/LA (cm^3/cm^2), donde PV es el volumen de la médula (cm^3) y LA es el área foliar (cm^2), lo que permite calcular el volumen de agua que es posible almacenar por área foliar. Si, además, se relaciona el PV/LA de cada individuo con el largo de los tallos (cm), denominado "índice de capacitancia relativa", tendríamos una aproximación de cómo el tamaño de los tallos influye en el porcentaje de médula almacenadora de agua (Estrada 1983, Goldstein *et al* 1984).

En *Espeletia semiglobulata*, el tallo principal responsable del crecimiento apical, se ramifica en tallos secundarios, por lo que, el PV/LA promedio de la roseta "decumbente" se calcula en función de todos los tallos de la roseta, obteniéndose un promedio de $0.13\pm 0.17 cm^3/cm^2$. La alta variabilidad de los datos es consecuencia de la amplitud de tamaños de los tallos. Es interesante

connotar que los mayores valores de PV/LA se encuentran en individuos con menores áreas foliares que corresponden con la forma de crecimiento roseta sin dominancia, mientras que los menores valores de PV/LA se localizan en la variante roseta dominante que tiene las mayores áreas foliares. Esto podría relacionarse con la cantidad de biomasa que destina cada variante arquitectural en biomasa foliar en relación con la biomasa no asimilatoria.

Los resultados de PV/LA (cm^3/cm^2) vs largo tallo (cm) de los tallos para *Espeletia semiglobulata* se muestran a continuación (figura 3.14.).

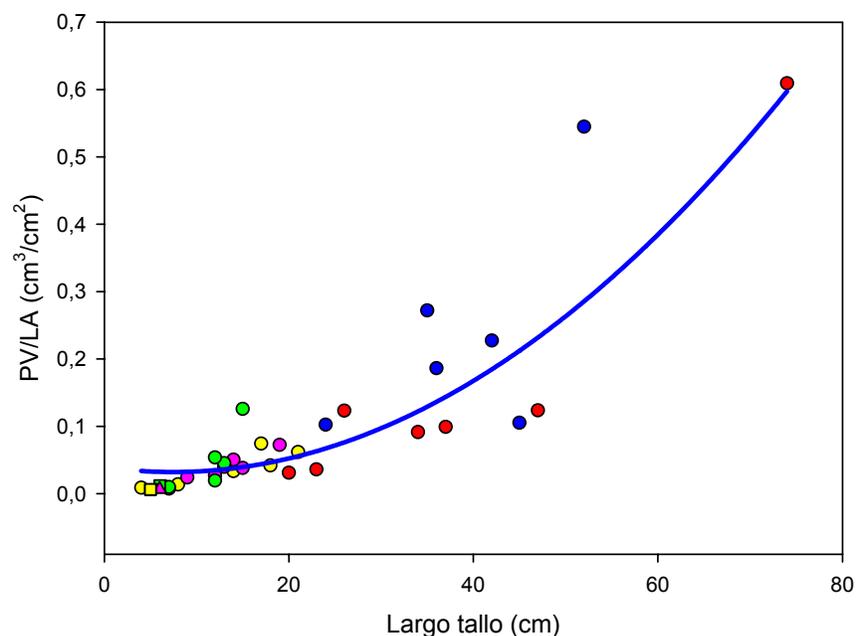


Figura 3.14.: Relación del PV/LA (cm^3/cm^2) vs. largo tallo (cm) : $PV/LA = 0.2917T$ ($r^2=0.64$, $n=42$, 99% confianza).

En la regresión PV/LA vs. largo tallo se observa un doble comportamiento de los datos, por un lado, existe una nube de puntos al principio de la gráfica donde los datos se comportan de manera lineal, mientras que en el resto de la gráfica la distribución de los valores sigue una distribución parábólica. El primer grupo de puntos corresponde con tallos pequeños (menores de 20 cm) donde los PV/LA son bastante bajos, mientras que la nube de puntos parábólica corresponde con tallos largos (mayores de 20 cm) donde se incrementan los valores de PV/LA.

Datos de la literatura para *Espeletia spicata* demuestran que la altura de los tallos se relaciona con la edad de los individuos, de manera que, en los estados de plántula y juvenil (estadio I y II), los tallos no presentan una médula desarrollada, por lo que, invierten en un mayor desarrollo radicular, hasta que los tallos tienen el suficiente tamaño para configurar su propia médula (Estrada *et al* 1991). Aún así, la mortalidad en estadios juveniles es tan alta que constituye uno de los cuellos de botella en las poblaciones de *Espeletia* (Goldstein *et al* 1985b). La explicación de por qué los cocientes PV/LA son tan bajos en rosetas con tallos menores de 20 cm en *Espeletia semiglobulata*, podría relacionarse con la inexistencia de una médula que almacene agua, donde la contribución del agua en tallos pequeños o secundarios es casi nula, por lo que, la supervivencia de los tallos hijos dependerá del suministro de agua del tallo principal donde la médula almacena agua.

3.5.5. Descendencia de relevo vs. Reproducción asexual

Se han descrito ciclos largos de reproducción para el género *Espeletia* (Estrada y Monasterio 1991), por lo que, necesitaríamos varios años de estudio en parcelas permanentes para analizar el patrón fenológico de *Espeletia semiglobulata*. Sin embargo, podemos hacer una primera aproximación utilizando la información registrada en los tallos aéreos donde quedan las cicatrices de los eventos florales a lo largo del ciclo de vida del individuo.

Se calculó la intensidad, frecuencia y secuencia reproductiva en 14 individuos de *E. semiglobulata* en los tallos monocaules y en el conjunto que forma un individuo "fragmentado", donde se obtuvieron los siguientes resultados:

- 1) Observaciones en campo desde agosto 2002-2003, en individuos marcados de *Espeletia semiglobulata*, indican asincronía reproductiva, es decir, los individuos de una población que se reproducen durante un año no son los mismos que se reprodujeron el año anterior. No todos los individuos de la misma población entran en floración el mismo año y encontramos diferentes fenofases en la misma población.

- 2) Los individuos “fragmentados” pueden tener uno o varios eventos florales a lo largo del ciclo de vida, donde encontramos una secuencia reproductiva de 4.5 ± 2.7 eventos florales para cada rama o tallo monocaule para un total de 7 ± 5 eventos florales en el conjunto del individuo que se ha “fragmentado”, con una intensidad constante de 5.8 ± 2.3 inflorescencias o ejes florales por cada evento reproductivo (tabla 3.5). La frecuencia en qué ocurren los eventos reproductivos es irregular. A veces, tienen lugar consecutivos eventos florales seguidos de largos periodos de inactividad. Se obtiene una distancia promedio de 1.6 ± 1.34 cm entre cada evento reproductor. En ocasiones, tras cada evento reproductor acontece la estrangulación del tallo.

EVENTOS REPRODUCTIVOS EN <i>Espeletia semiglobulata</i>		
	En cada tallo monocaule	En cada individuo “fragmentado”
Nº eventos florales	4.5 ± 2.7	7 ± 5
Nº inflorescencias totales	23.3 ± 13.3	36 ± 23.9
Distancia entre eventos florales (0-n)	7.4 ± 8.02	11.4 ± 10.6
Nº inflorescencias /nº eventos florales	5.7 ± 2.4	5.8 ± 2.3
Distancia /eventos florales	1.5 ± 1.6	1.6 ± 1.3
Número de eventos florales esporádicos		

Tabla 3.5.: Registro de los eventos reproductivos a lo largo del ciclo de vida de *E.semiglobulata* en cada rama monocaule y en el individuo “fragmentado”.

- 3) El primer evento floral aparece a más de 10 cm de la base del tronco, por lo que, la reproducción no ocurre a temprana edad.
- 4) Aparecen eventos florales esporádicos que no pertenecen a ningún anillo floral, por lo que, pudiera tratarse de fortuitos intentos reproductivos. Las diferentes fenofases son controladas genéticamente pudiendo existir eventos abortivos cuando la planta no presenta los recursos suficientes (agua y nutrientes) (Berry y Calvo 1994).

- 5) Y por último, aunque las inflorescencias en *Espeletia semiglobulata* son largas y finas, los capítulos que portan las semillas son inconspicuos, comparándolos con otras especies de *Espeletia* del páramo desértico (Berry y Calvo 1994). Si, además, se considera la baja inversión energética en reproducción (cociente biomasa reproductiva/biomasa total) tendríamos una menor inversión energética en el “pool” genético de la especie (semillas), en comparación con otras especies de *Espeletia*. Además, en el campo se observan pocas plántulas, en la mayoría de los casos asociadas con cojines o plantas muertas de *E.semiglobulata*, lo que podría indicar un cuello de botella entre las etapas plántula y juvenil en las poblaciones de *E.semiglobulata*, similar fenómeno se ha descrito para en género *Espeletia* en el páramo desértico (Estrada y Monasterio 1988).

3.6. Interpretación de los resultados

Espeletia semiglobulata se diferencia de las rosetas policárpicas gigantes del páramo desértico, *Espeletia timotensis* y *Espeletia spicata* (Monasterio 1986), en que presenta tallos que pueden ramificarse y sostener varias rosetas, de manera que el eje de crecimiento dominante es sustituido por varios ejes de crecimiento secundarios que toman el relevo en un individuo que se ha fragmentado. Un modelo arquitectónico similar ha sido descrito para la especie *Espeletia atropurpurea* presente en los páramos venezolanos (2800 m) (Berry y Calvo 1994) y para rosetas monocárpicas del género *Puya* en los páramos colombianos (Cuatrecasas 1968) y en el páramo del Zumbador en Venezuela (Monasterio 1980^a). Se ha descrito un fenómeno similar de *arrosetización* en especies de las turberas de la tundra ártica y alpina, donde se activan muchas yemas axilares a partir de un único tallo apical, como es el caso de *Betula nana* (“yernik” ruso), por lo que, el fenómeno de *arrosetización* podría estar asociado con un medio frío y saturado de agua como ocurre en los humedales altoandinos.

Las preguntas que nos planteamos a lo largo de esta discusión son: ¿qué ventajas adaptativas presenta el modelo arquitectónico roseta “decumbente” en humedales frente las rosetas gigantes “en pie” del páramo desértico? ¿Qué

relación existe entre la variabilidad arquitectural de la roseta (atributo estructural) y la sobrevivencia de los individuos en humedales andinos? ¿Qué importancia tiene el carácter lábil de los tallos en plantas del humedal?

3.6.1. El balance de la fitomasa en *E.semiglobulata*

Si analizamos el balance de la fitomasa en las distintas variantes del modelo arquitectónico roseta “decumbente”, tenemos que un 80% de la producción primaria neta se acumulan en la necromasa foliar y el 20% restante en la biomasa. La biomasa que no es fotosintetizadora se subdivide en: un 72.6% en tallos aéreos, y apenas un 2% en raíces, por lo que, son los troncos los responsables de mantener el peso y equilibrio de la roseta aérea, lo que explica que los tallos no sean erectos sino postrados, con lo que se incrementa la superficie de contacto planta-suelo, mantenida en relaciones alométricas simples como son: diámetro de la roseta/ diámetro del tallo y diámetro tallo/ largo tallo.

Mientras que datos de Monasterio (1986) en *Espeletia timotensis*, señalan un porcentaje de biomasa foliar del 27% frente al 15% para tallos y el 17% en raíces, donde el peso de la roseta se compensa entre la base de las raíces y el tronco, y la capa de hojarasca muerta en pie incrementa el área basal y reduce el centro de gravedad (Smith 1979), por lo que, se trata de un modelo aéreo “erecto” más estable que *E.semiglobulata*.

Todos los factores relacionados con equilibrio mecánico parecen ser vitales para la supervivencia del género *Espeletia*, debido a que la caída por altura y peso es una de las causas de mayor mortalidad en individuos adultos (Estrada y Monasterio 1988). De la misma manera, el flujo, volumen y número de ramificaciones en el sistema de transporte de la roseta “decumbente” contribuye a la estabilidad física en los individuos que se fragmentan. El crecimiento del primer tallo aéreo es continuo pero se estabiliza antes de pasar el relevo del crecimiento a las rosetas secundarias, lo que explicaría que en los individuos “fragmentados” de *E. semiglobulata* se encuentren troncos madres que antaño mantuvieron el eje de crecimiento apical.

La presencia de troncos postrados en las plantas decumbentes de los humedales de páramo difiere del modelo arbóreo tradicional (raíz-tallo-hoja) y se asemeja más a un modelo semi acuático en el que se atrofia la funcionalidad de las raíces. ¿Los troncos postrados pueden llevar a cabo el papel funcional de las raíces en humedales altoandinos?.

La biomasa radicular presenta dos funciones claves en las plantas, por un lado, sostiene la biomasa aérea y, por otro lado, absorbe el agua y los nutrientes necesarios para el desarrollo vegetal (Odum 1960). La función de sostén podría ser abordada con un cambio del modelo arquitectónico de tallos “erectos” a tallos “postrados”. En los humedales, además de la falta de oxígeno e incremento de reacciones reductoras, se acelera el lavado de nutrientes en el medio hídrico (Wheeler 1999), por lo que, en la vegetación de los humedales pueden existir otras estrategias adaptativas para mantener un balance de carbono positivo, como ocurre en la roseta acaule *Isoetes andicola* (Keeley *et al* 1994).

En los suelos oligotróficos del páramo andino, las especies de *Espeletia* han desarrollado diferentes mecanismos para maximizar la economía de los nutrientes, a través de la mínima pérdida por exportación (Sarmiento G. 1984), de manera que, la reutilización de los iones N, P y K y la acumulación de Ca y Mg se produce en las hojas viejas y el reciclaje de los nutrientes solubles en las hojas muertas (Garay *et al* 1982).

Se trata de reciclar nutrientes directamente de la necromasa foliar, antes de que los nutrientes lleguen al compartimiento humus y se pierdan en el medio semiacuático del humedal. Esto es posible por la existencia de raíces superficiales y micorrizas que crezcan con geotropismo positivo y penetran en la hojarasca (Monasterio 1979). En *E. semiglobulata* se observó que las raíces superficiales aparecen en las capas de hojas más descompuestas del mantillo, mientras que no se registran en el humus. Por último, puede existir un reciclado interno en el ecosistema, en el que se considera la acumulación y transferencia de nutrientes desde la biomasa de las *plantas del humedal*, pasando por la

necromasa y humus, hasta los sedimentos del humedal. Un mecanismo similar para conservar nutrientes y evitar pérdidas por lixiviación se ha descrito para las turberas de Siberia (Titlyanova y Bazilevich 1979 en Sarmiento 1984). Nos cuestionamos, por tanto, que ocurrirá con las tasas de descomposición foliar en la roseta *Espeletia semiglobulata*.

Otra variable que juega un importante papel en la asimilación foliar, es el patrón arquitectónico, de manera que, una planta ramificada dispone de mayores ángulos de intersección solar que una planta sin ramificar. La inserción foliar helicoidal y la geometría parabólica de la roseta en el género *Espeletia* incrementa la superficie foliar, debido a que la roseta presenta hojas con diferentes ángulos y orientaciones, con hojas perpendiculares que captan la máxima radiación al mediodía y hojas oblicuas que asimilan los últimos rayos solares (Monasterio y Sarmiento 1991).

En “plantas del humedal” se ha encontrado un *feedback* positivo entre las especies y las condiciones abióticas del humedal, de manera que la vegetación altera las condiciones físico-químicas del hábitat para sobrevivir en el humedal (Wheeler 1999). Uno de los casos más estudiados es el de los *Sphagnus* en las turberas templadas donde se ha calculado que el almacenaje de agua en el acrotelmo del briofito altera los porcentajes de saturación hídrica del humedal (Iturraspe y Roig, 2000). También, la necromasa foliar en rosetas “decumbentes” podría estar relacionada con mantener la humedad para evitar que los tallos se sequen, sobretodo durante la época seca, pudiendo existir un *feedback* positivo entre el agua en las rosetas decumbente y la regulación térmica en los humedales andinos.

En *Espeletia semiglobulata*, la inversión energética en reproducción es pequeña si consideramos sólo la intensidad de cada evento reproductivo, pero incrementa al tomar en cuenta el número de eventos florales a lo largo del ciclo de vida de cada individuo que se fragmenta. Aunque esta cifra podría aumentar si consideramos la subestimación de los resultados en función del método de trabajo elegido, en el cual, se emplean las “huellas” florales

marcadas sobre la superficie de los troncos decumbentes donde hay indicios de descomposición.

Berry y Calvo (1994) encontraron menor inversión reproductiva en *E.semiglobulata* que, a diferencia de otras *Espeletias* del páramo desértico, se concentra durante la época seca, pero mantiene peculiaridades comunes del género *Espeletia*, como son: el agente dispersor, la autocompatibilidad, los procesos de hibridación y la duración del evento (Smith 1981, Guariguata 1985). Además, cada evento reproductivo en *E. semiglobulata* lleva asociada la estrangulación del tallo aéreo, por lo que, la reproducción pudiera atrofiar el eje de crecimiento.

En base a lo anterior, se propone el siguiente modelo para la roseta “decumbente” *Espeletia semiglobulata* de humedales andinos:

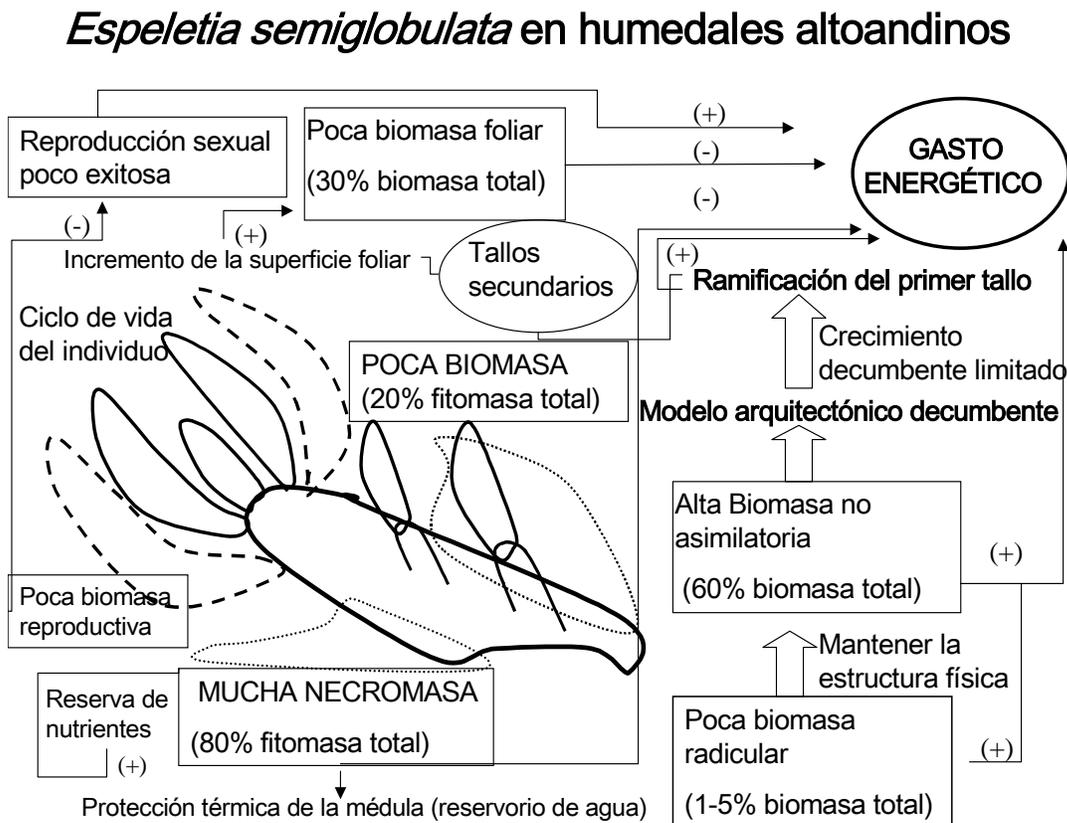


Figura 3.15: Balance energético de la roseta decumbente *Espeletia semiglobulata* en humedales andinos, señalando la relación morfofuncional de los tallos.

3.6.2. El traspase del agua a la descendencia de relevo de *Espeletia semiglobulata*

Los reservorios de agua que serán empleados en los procesos fotosintéticos de la especie *E.semiglobulata* se midieron en función de la relación de la arquitectura con la distribución de biomasa (cociente PV/LA). Los resultados de este trabajo señalan:

- 1) Mayor transporte de agua medular (valores estimados del flujo y volumen medular) en los tallos ramificados que en el modelo hipotético sin ramificar (asumiendo los radios y largos de los tallos iguales).
- 2) En comparación con los PV/LA de las rosetas policárpicas gigantes *E.timotensis* y *E.spicata*, encontramos mayores valores de capacitancia relativa en el modelo arquitectónico decumbente (tabla 16) pero mayores volúmenes de agua en el modelo policárpico gigante, medido en el cociente PV/LA vs largo del tallo. Los tallos largos suministran más agua a la roseta, lo que explica el incremento gradual del porte aéreo en rosetas del piso andino al piso altoandino (Baruch 1979, Monasterio y Sarmiento 1991), así como la mayor mortalidad en juveniles que no disponen de una médula formada (Goldstein *et al* 1985b).
- 3) Las médulas de los tallos secundarios de la roseta “decumbente”, responsables de relevar el eje de crecimiento dominante, no almacenan agua (PV/LA cercano a 0), por lo que, dependen de las reservas de agua del tronco madre hasta que puedan conformar una médula propia, lo que explicaría por qué esta especie almacena grandes cantidades de agua en un medio hídrico favorable. Además, en vista de que los eventos reproductivos son pocos y costosos, la *arrosetización* pueden incrementar la longevidad de la especie.

PV/LA (x 10 ⁻² cm ³ cm ⁻²)	
<i>Espeletia timotensis</i>	10.5
<i>Espeletia spicata</i>	5.6
<i>Espeletia moritziana</i>	5.7
<i>Espeletia schultzii</i>	4.7
<i>Espeletia floccosa</i>	1.3
<i>Espeletia semiglobulata</i>	13.1

Tabla 3.6.: Resultados de capacidad hídrica en las médulas de diferentes especies del género *Espeletia* (Goldstein *et al* 1984), en comparación con los datos de este trabajo para *E.semiglobulata*.

Si comparamos la capacitancia relativa en diferentes especies de *Espeletia* tenemos un comportamiento similar, en el que los tallos menores de 20 cm presentan valores pequeños o nulos de PV/LA, mientras que este patrón se invierte en tallos mayores de 20 cm (Estrada *et al* 1991). De manera que, la especie con mayores volúmenes de agua para un mismo tamaño de tallo es *Espeletia spicata*, seguida de *Espeletia timotensis* y, finalmente, *Espeletia semiglobulata*, por lo que, esperamos médulas más eficientes en especies de rosetas caulescentes gigantes, lo que pudiera mejorar el volumen y flujo de transporte.

En general, la significancia fisiológica de la capacitancia relativa en rosetas caulescentes del género *Espeletia* se relaciona con una menor resistencia al flujo hídrico, en el que las especies pueden abrir estomas e intercambiar gases, manteniendo altas las tasas de asimilación de CO₂, con pocas fluctuaciones en el estatus hídrico foliar (Meinzer *et al* 1994b).

En este trabajo no se realizaron estas mediciones ecofisiológicas y no hay valores en la bibliografía para la especie de estudio, pero pudiéramos utilizar el punto de pérdida de turgor celular (tabla 3.7.) para estimar el agua disponible o almacenada en médula y otros tejidos vegetales (Meinzer *et al* 1994b). Información que pudiera ser de utilidad para entender la eficiencia en el uso del agua en las variantes del modelo arquitectónico roseta “decumbente” en humedales.

ESPECIE	$1/\Psi^{100}$ o potencial osmótico de saturación	$1/\Psi^0$ o punto de pérdida de turgor
<i>Espeletia semiglobulata</i>	-0.37	-1.6
<i>Espeletia moritziana</i>	-1.5	-1.8
<i>Espeletia spicata</i>	-1.08	-1.28
<i>Espeletia timotensis</i>	-1.14	-1.64

Tabla 3.7.: Valores del punto de pérdida de turgor (TLP) durante la época húmeda en diferentes modelos arquitectónicos de rosetas caulescentes (Orozco 1988) en comparación con los datos de este trabajo para *E.semiglobulata* .

Goldstein *et al* (1984) encuentran que las especies con mayor capacitancia relativa tienen los puntos de pérdida de turgor más positivos, por lo que, son especies claramente evasoras al estrés hídrico. Los resultados de este trabajo muestran que *E.semiglobulata* tiene un punto de pérdida de turgor foliar similar *Espeletia timotensis* del páramo desértico, donde las reservas de agua medulares adquieren importancia en la regulación hídrica (Orozco 1986,1988)

En conclusión, la variabilidad del modelo arquitectónico roseta “decumbente” en *Espeletia semiglobulata* se mide en la frecuencia de los individuos que se fragmentan en los bordes de inundación de los humedales, pero se explica en la relación entre la morfología de los tallos (atributo estructural) con la diversidad de variantes ecológicas, como son: la estabilidad física de la roseta de hojas, el transporte y almacén de agua, la longevidad de los individuos, el esfuerzo reproductivo o la economía de nutrientes, de manera que, la variabilidad del sistema de transporte (los tallos) en las rosetas decumbentes, incrementa la plasticidad del modelo arquitectónico en ambientes húmedos y pone en discusión la importancia de la estructura en la funcionalidad de las especies dentro de un ecosistema.

4. Retomando la pregunta: ¿Se relaciona la estructura con la función?

A continuación, se analiza si los atributos estructurales de las especies estudiadas en el humedal tienen alguna relación con la funcionalidad del ecosistema. En los dos casos de estudio analizados en el capítulo 3, se connota la importancia del patrón arquitectural y de la distribución espacial de la fitomasa en el ecosistema. En el caso de la roseta acaule *Plantago rigida*, la acumulación de necromasa foliar mejora la captación y recarga hídrica bajo los primeros centímetros del humedal, y en el caso de la roseta caulescente *Espeletia semiglobulata*, la variabilidad arquitectural se relaciona con el equilibrio físico de la roseta, el flujo y transporte hídrico en los tallos, la longevidad de los individuos y la inversión energética en reproducción sexual.

Precisamente, atributos estructurales que (como analizamos en el capítulo 2) agrupan las especies por la forma de vida o el modelo arquitectónico. Atributos que, además, realizan determinadas funciones y no otras (Walker *et al.* 1999). Por lo que, la estructura entra en estrecha relación con la función. Esta idea no parece desacertada y permite interpretar la diversidad funcional de un ecosistema en la variabilidad de atributos funcionales (Petchey *et al.* 2004).

En los dos casos de estudio se muestra esta particularidad en la que determinados atributos estructurales, relacionados con la respuesta de la especie al medio, contribuyen con el “buen” funcionamiento del humedal. Por ejemplo, la variable estructural necromasa foliar en la roseta acaule tiene una doble función, por un lado, mejora el aislamiento térmico de los tejidos de crecimiento sumergidos bajo la superficie humedal, al igual que ocurre en las médulas de las rosetas caulescentes del género *Espeletia* (Goldstein *et al.* 1984). Y, por otro lado, actúa como un termorregulador bajo la superficie del humedal, lo cual incrementa la captación de agua en el ecosistema paramuno. De igual manera, atributos arquitecturales de la roseta caulescente *Espeletia semiglobulata* se relacionan con la sobrevivencia de la especie en el humedal.

Lo cual nos permite orientar la discusión hacia: ¿cuál es la relación entre los rasgos estructurales de las especies y la función que estos pudieran tener en el ecosistema?

En su obra “la vida es maravillosa”, Stephen Jay Gould presenta la novedosa fauna fósil de seres de cuerpo blando que poblaron los mares precámbricos. Se conocen pocas especies pero sus modelos arquitectónicos eran muy distintos entre sí. De hecho, la mayoría se extinguió, de manera que la biodiversidad actual depende de los pocos modelos arquitectónicos sobrevivientes.

Gould propone el concepto de *disparidad* para expresar la divergencia que puede existir entre los diferentes patrones arquitectónicos. Según el, en la historia de la vida, ha existido una reducción en la disparidad, seguida de un marcado incremento de la diversidad en unos pocos modelos arquitectónicos. Lo cual también ocurre en los humedales andinos, donde la biodiversidad se reúne en unas pocas formas de vida, como son: las rosetas acaules, las rosetas caulescentes, los cojines, las hierbas o gramíneas. Esto es posible porque cada forma de vida, aún manifestando similitud estructural, contiene una alta variabilidad de respuestas funcionales.

Si tomamos como ejemplo el modelo arquitectónico roseta caulescente en el género *Espeletia*, tenemos que la variabilidad morfológica de los tallos en: tallos largos y delgados, tallos cortos y gruesos, tallos subterráneos y tallos postrados (Berry y Calvo 1994), se manifiesta en la diversidad de formas de crecimiento (figura 4.1) que contribuyen con 63 especies diferentes para los páramos andinos de Venezuela (Aristiguieta 1964, Briceño y Morillo2002). De manera que al incrementar los grados de libertad en atributos estructurales (como el tallo en rosetas caulescentes) incrementa la biodiversidad (63 especies para un único modelo arquitectónico).

Por lo tanto, ¿cuál es el aporte de la variabilidad de atributos estructurales a la biodiversidad?

Las formas de vida agrupan un conjunto de respuestas adaptativas de la especie al medio (como vimos en el capítulo 1) y además, realizan un efecto sobre el ecosistema (productividad, biomasa, regulación térmica,...). Frente a un disturbio como el cambio global (como aumento de la temperatura o precipitación media anual), la resiliencia del ecosistema dependerá de la capacidad de las especies de adaptarse a las nuevas condiciones ambientales.

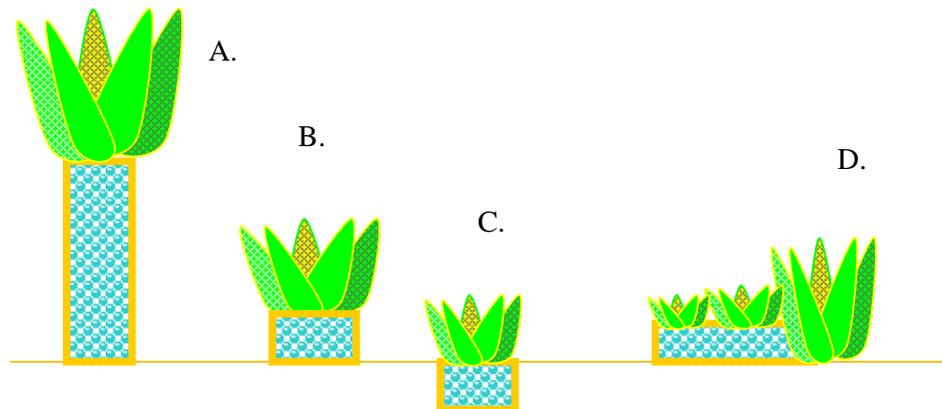


Figura 4.1: Variantes del modelo arquitectónico roseta caulescente, en función de la morfología de los tallos. A. Roseta policárpica gigante (*Espeletia timotensis* o *E.spicata*), B. rosetas basales (*E.schultzii*, *E. pannosa*, *E. floccosa*), C. rosetas rizomatosas (*E.batata* y *E. wedellii*) y D. rosetas decumbentes (*E. semiglobulata*).

Cambios en las respuestas de las especies (grupos funcionales) ponen de manifiesto la variabilidad ambiental, por ejemplo, en los páramos más secos se han seleccionado especies con eficientes mecanismos de regulación hídrica (control estomático, medula almacenadora de agua,...) en las rosetas gigantes *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis* (Goldstein et al. 1984, Orozco 1986) mientras que, en ambientes donde el agua no es el principal limitante ecológico, habitan especies con deficientes controles de regulación hídrica. Cambios en la frecuencia de las formas de vida son comúnmente utilizados para clasificar los páramos andinos (Sklenar y Jorgensen 1999), poniendo de manifiesto la diversidad de comunidades vegetales (Sklenar y Ramsay 2001).

Los atributos estructurales que agrupan las especies por la forma de vida, también realizan diversidad de funciones en el medio. Por lo que, las formas de vida adquieren importancia en la función ecosistémica mientras que son las especies las que influyen en la resiliencia del ecosistema. La pérdida de

biodiversidad disminuye la variabilidad de respuestas de la especie al medio. Por lo que, ante un cambio global, las probabilidades de recuperar rápidamente las funciones ecosistémicas son mayores en la medida en que hay más candidatos (biodiversidad) para adaptarse a las nuevas condiciones ambientales.

5. Perspectivas de futuro

Algunas de las hipótesis planteadas a lo largo de este trabajo, no se pueden “aceptar” o “rechazar” por falta de información: pocas especies de estudio, carencia de datos para las formas de vida más abundantes en humedales andinos, como son las hierbas y gramíneas de los céspedes andinos,...o por errores acumulados durante el trabajo de campo: tamaños muestrales pequeños, falta de experimento control,... Quizás algunas de estas cuestiones puedan resolverse en futuros trabajos de investigación donde los humedales andinos vuelvan a ser los protagonistas del estudio.

Sin embargo, no siempre la investigación *va acorde* con la conservación de estos singulares ambientes semiacuáticos, localizados a más de 4000 m de altitud a lo largo de la cordillera de los Andes. En ocasiones, antes de que los trabajos de investigación produzcan suficiente información para que estos ecosistemas puedan ser conservados (por ejemplo, mediante la legislación de planes de manejo dentro de los espacios naturales protegidos), se produce la destrucción de los mismos.

Por este motivo, proponemos orientar los trabajos de investigación hacia las demandas y necesidades de las poblaciones andinas que usan y manejan los recursos del páramo, así como diseñar trabajos conjuntos de investigación participativa. Nos parezca o no un *buen* ejemplo de uso y manejo de recursos naturales, la realidad es que son los habitantes de las montañas quienes pueden mejorar la protección y conservación de su entorno.

Siguiendo esta idea, se propuso un programa con talleres de educación ambiental destinado a los habitantes de los páramos, en concreto a los representantes de los comités de riego del municipio Rangel (Edo Mérida, Venezuela), en el cual se desarrolló este trabajo de investigación. Nuestro objetivo era dar a conocer algunos resultados de este trabajo de investigación que pudieran ser útiles para la conservación de los humedales andinos, en estrecha relación con algunas actividades antrópicas.

Con este programa, se pretendía mejorar el conocimiento de la población sobre el ecosistema páramo, resolviendo algunos tópicos como eran: ¿por qué no hay árboles en el páramo o por qué los humedales son importantes en la captación de agua?

Finalmente, los talleres fueron organizados por dos organizaciones de sociedad civil: El centro de educación popular para el desarrollo integral de la familia (C.E.P.D.I.F.) y la Asociación de Comités de Ambiente del Municipio Rangel (A.C.A.R.), y financiados por el Fondo de Inversión Social de Venezuela (F.O.N.V.I.S) y el Banco Interamericano de desarrollo (B.I.D.), código: 07-02-0015-0004, bajo el título: “**Humedales andinos: la vida bajo tus pies**”.

Una de las principales conclusiones de los talleres se presenta a continuación: *“... la comunidad del municipio Rangel estima que, al no ser el árbol el elemento dominante y natural de las ciénagas del páramo, eliminar la siembra de árboles en las nacientes de agua (actividad que se realizaba desde el año 2002), manteniendo el cercado como una estrategia temporal para evitar la entrada de los animales...”* En este texto, es la propia comunidad quien manifiesta su propia responsabilidad en la protección de las nacientes de agua, evitando la forestación o siembra de árboles pero manteniendo como actividad el cercado de las nacientes o humedales andinos.

Aún no sabemos si el cercado de los humedales andinos evitará su retroceso y degradación en los próximos años, pero se mantendrá hasta que las comunidades andinas contemplen en las actividades de protección y conservación de las nacientes de agua, un páramo **libre** de cercas.

6. BIBLIOGRAFIA

Aber, J.D. y Melillo, J.M. 1991. *Terrestrial Ecosystems*. Sounders Collage Publishing. Pp 430.

Acreman, M. 2000. Hidrología de los humedales. En: J. Skinner y A.J. Crivelli (eds.). *Conservación de los humedales mediterráneos 10*. Tour du Valat, Arlés, Francia. Pp 112.

Alvim, P. 1964. Tree growth periodicity in tropical climates. En: M.H. Zimmerman (ed.). *The formation of wood in forest trees*. Academic Press, New York and London. Pp 479-495.

Armesto, J., Kalin, M. y Villagrán, C. 1980. Altitudinal distribution , cover and size structure of umbelliferous cushion plants in the high Andes of Central Chile. *Acta Oecologica* 4, 327-332.

Armstrong, W. y Boatman, D.J. 1967. Some field observations relating the growth of bog plants to conditions of soil aeration. *Journal of Ecology* 55,101-110.

Armstrong, J., Armstrong, W. y Beckett, P.M. 1992. *Phragmites australis*: venture and humidity-induced pressure flows enhance rhizome aeration and rhizosphere oxidation. *New phytologist* 120,197-202.

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

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

Beck, E., Scheibe, R., Senser, M. y Müller, W.1980. Estimation of leaf and stem growth of unbranched *Senecio Keniodendrom* trees. *Flora* 170, 68-76.

Beck, E., Senser, M., Scheibe, R., Steiger, H.M. y Pongratz, P. 1982. Frost avoidance and freezing tolerance in Afroalpine "giant rosette" plants. *Plant, Cell y Environment* 5, 215-222.

Beck, E., Schütter, I., Scheibe, R. y Schulze, E.D. 1984. Growth rates and population rejuvenation of East African giant groundsels (*Dendrosenecio keniodendron*). *Flora* 175, 243-248.

Beck, E. 1986. Biology of afroalpine *Dendrosenecio* (Asteraceae). *Plant Systematic and evolution* 152, 123-131.

Beck, E. 1994. Cold tolerance in tropical alpine plants. En: P.W. Rundel, A.P. Smith and F.C. Meinzer (eds.): *Tropical alpine environment. Plant form and function*. Cambridge University Press. Pp 77-110.

Berbesí, N. 1990. Estrategias de asignación de biomasa y nutrientes en plantas del páramo andino, en un gradiente sucesional y sus variaciones estacionales. Tesis de Maestría, Postgrado de Ecología Tropical, Universidad de los Andes, Mérida.

Berry, P.E. y Calvo, R.N. 1994. An overview of the reproductive biology of Espeletia in the Venezuela Andes. En: P.W. Rundel, A.P. Smith y F.C. Meinzer (eds.): *Tropical alpine environment. Plant form and function*. Cambridge University Press. Pp 229-249.

Blondell, J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter?. *Oikos* 100, 223-231.

Billings, W. D. y Mooney, H. A. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. *Biol. Rev.* 43, 481-529

Bradley, R.S., Yuretich, R.F. y Weingarten, B. 1991. Studies of modern climate. En: R. Yuretich (ed): *Late Quaternary climatic fluctuations of the Venezuelan Andes*. Universidad de Massachussets, Amherst. Pp 45-62.

Briceño, B. y Morillo, G. 2002. Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledóneas (Magnoliopsida). *Acta Botánica Venezuelica* 25(1), 1-46.

Carlquist, S. 1994. Anatomy of tropical alpine plants. En: P.W. Rundel, A.P. Smith y F.C. Meinzer (eds.): *Tropical alpine environment. Plant form and function*. Cambridge University Press. Pp 77-110.

Chapin, F. S. 1993. Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. En: J. R. Ehleringer y C. B. Field (eds.). *Scaling physiological processes: Leaf to globe*. Academic Press, San Diego. Pp 287-312.

Chapin, F.S. III, Zabaleta, E.S., Evier, V.T. *et al.* 2000. Consequences of changing biotic diversity. *Nature* 405, 234-242.

Chapman, S.B. 1976. *Methods in plant ecology*. Blackwell Sci. Publ. Oxford. Pp 536.

Coe, M.J. 1967. The ecology of the alpine zone of Mount Kenya. *Monographiae Biologicae* 17. Hague: Junk.

Corner, E.J.H. 1949. The durian theory or the origin of the modern tree. *Ann. Botany* 13(52), 367-414.

Cuatrecasas, J. 1968. Páramo vegetation and its life forms. En: C. Troll (ed.). *Geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas*. Coll. Geogr. 9, 163-186.

Cuatrecasas, J. 1979. Growth forms of the *Espeletiinae* and their correlation to vegetation types of the High Tropical Andes. En: K. Larsen y L.B. Holm-Nielsen (eds.). *Tropical Botany*. Academic Press. London. Pp 397-410.

Cuatrecasas, J. 1986. Speciation and radiation of the *Espeletiinae* in the Andes. En: F. Vuilleumier y M. Monasterio (eds) *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press. Pp 267-303.

Cummins, K. W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. *BioScience* 24, 631-641.

Du Rietz, G.E. 1931. Life forms of terrestrial flowering plants. *Acta Phytogeographica Suecica* 3 (1), 1-95.

Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. Methuen & Co. London.

Estrada, C. 1983. Dinámica del crecimiento y reproducción de *Espeletia* en el Páramo Desértico. Tesis de Maestría, Postgrado en Ecología Tropical. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

Estrada, C. y Monasterio, M. 1988. Ecología Poblacional de una roseta gigante, *Espeletia spicata* sch. Bip. (compositae) del páramo desértico. *Ecotrópicos* 1 (1), 25-39.

Estrada, C., Goldstein, G. y Monasterio, M. 1991. Leaf dynamics and water relations of *Espeletia spicata* and *Espeletia timotensis*, two rosettes of the desert Páramo in the tropical Andes. *Acta Oecologica* 12 (5), 603-616.

Estrada, C. y Monasterio, M. 1991. Comportamiento reproductivo de una roseta gigante, *Espeletia spicata* (compositae) del páramo desértico. *Ecotrópicos* 4 (1), 1-17.

Estrada, C. 1995. Procesos productivos en poblaciones de *Espeletia timotensis* en el páramo desértico. Tesis doctoral. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. Pp 204.

Epstein, E.H., Chapin III, S., Walker, M.D. y Starfield A.M. 2001. Analyzing the functional type concept in arctic plant using a dynamic vegetation model. *Oikos* 95, 239-252.

Garay, I., Sarmiento, L. y Monasterio, M. 1982. Le Parame Désertique: éléments biogènes, peuplements des microarthropodes et stratégies de survie de la végétation. En : Ph. Lebrun, H. M. André, A. De Medts, C. Grégoire-Wibo y G. Wauthy (eds.). *Tendances nouvelles en biologie du sol*. Comptes rendus du VIII Colloque International de Zoologie du Sol. Louvain la Nueve, Belgium. Pp 127-134.

García, S. y Rada, F. 2003. Freezing avoidance mechanisms in juveniles of giant rosette plants of the genus *Espeletia*. *Acta Oecologica* 24, 165-167.

Goldstein, G. y Meinzer, F. 1983. Influence of insulating dead leaves and low temperatures on water balance in an Andean giant rosette plant. *Plant Cell and Environment* 6, 649-656.

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

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

Goldstein, G., Meinzer, F. y Monasterio, M. 1985b. Physiological and mechanical factors in relation to size-dependent mortality in an Andean giant rosette species. *Oecologia* 6 (20), 263-275.

Grime, J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250, 26-31.

Grime, J.P. 1987. Dominant and subordinate components of plant communities: implications for sucesión. En: A.J. Gray, M.B. Crawley y P.J. Edwards (eds.): Colonization, succession and stability. Blackwell Scientific Publications, Oxford. Pp 413-429.

Guariguata, M. 1985. Dispersión, dinámica del banco de semillas y germinación en *Espeletia timotensis* Cuatr. (Compositae). Trabajo de grado, Universidad Simón Bolívar, Caracas, Venezuela.

Hallé, F., Oldeman, R.A.A. y Tomlinson P.B. 1978. *Tropical trees and forest. An architectural analysis*. Springer Verlag, Germany. Pp441.

Harper, J. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press. London.

Hauman, L. 1935. La région afroalpine en phytogeographie centro-africaine. *Webbia* 11, 467-469.

Hnatiuk, R. 1978. The growth of tussock grasses on an equatorial high mountain and on two sub-Antarctic island. En: C. Troll y W. Laver (eds.). *Geological relations between the southern temperate zone and the tropical mountain*. Erdwissenschaftliche Forschung 11. Franz Steiner Verlag, Wiesbaden. Pp 159-190.

Hedberg, O. 1964. Feature of Afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeographic Suecica* 49,1-144.

- Hedberg, I. y Hedberg, O. 1979. Tropical alpine life forms of vascular plants. *Oikos* 33, 297-307.
- Hedberg, O. 1986. Origins of the afroalpine flora. En: F. Vuilleumier y M. Monasterio (eds) *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press. Pp 443.
- Hobbie, S.E., Miley, T.A. y Weiss, M.S. 2002. Carbon and nitrogen cycling in soils from acidic and non-acidic tundra with different glacial histories in Northern Alaska. *Ecosystems* 5, 761-774.
- Hobbs, R.J., Richardson, D.M. y Davis, G.W. 1995. Mediterranean type ecosystems: opportunities and constraints for studying the function of biodiversity. En: Davis G.W y D.M. Richardson (eds.): *Mediterranean type ecosystems. The function of biodiversity*. Springer-Verlag, Pp 1-32.
- Hofstede, R.1995. Effects of burning and grazing on a Colombian páramo ecosystem. PhD. thesis, University of Amsterdam, Amsterdam. Pp 199.
- Hofstede, R.G.M., y Sevink J.1995a. Water and nutrient storage and input:output budgets in burned, grazed and undisturbed páramo grassland. En: R. Hofstede (ed.) *Effects of burning and grazing on a Colombian Páramo Ecosystem*. Amsterdam. Pp121-147.
- Hofstede, R.G.M, Chilito, P. E.J. y Evert, M.S.1995b.Vegetative structure, microclimate and leaf growth of a paramo tussock grass species in undisturbed, burned and grazed conditions. En: R. Hofstede (ed.) *Effects of burning and grazing on a Colombian Páramo Ecosystem*. Amsterdam. Pp22-38.
- Holt, R.D. 1993. The microevolutionary consequences of climate change. <http://www.zoo.ufe.edu/rdholt/publications.html>
- Iturraspe, R. y Roig, C. E. 2000. Aspectos hidrológicos de turberas de Sphagnum de Tierra de Fuego (Argentina). En: A. Coronato y C. Roig (eds.). *Conservación de ecosistemas a nivel mundial con énfasis en las turberas de tierra de fuego: Disertaciones y Conclusiones*. Ushuaia, Argentina. Pp 85-93.
- Keeley, J.E., Demason, D.A.,Gonzalez, R. y Markham, K.R. 1994. Sediment-based carbon nutrition in tropical alpine *Isoetes*. En: P.W. Rundel, A.P. Smith y F.C. Meinzer (eds.): *Tropical alpine environment. Plant form and function*. Cambridge University Press. Pp 167-194.
- Korner, CH. y de Morales, J. A. P. V. 1979. Water potencial and difusion resistance in alpine cushion plants on clear summerdays. *Oecol. Plant*, 14 (2): 109-120.
- Körner, C. 1993. Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. En: Schulze E.D. y H.A. Mooney (eds.): *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Pp 117-140.

- Körner, CH. 1999. *Alpine Plant Life*. Functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer. Germany.
- Lambers, H., Pooter, H. y Van Vuure, MM.. 1998. *Inherent variation in plant growth: physiological mechanisms and ecological consequences*. Lieden the Netherlands. Backhuys.
- Lavorel, S., Mc Intyre, S., Landsberg, J. y Forbes, T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Tree* 12, 474-478.
- Lavorel, S. y Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16, 545-556.
- Llambí, L.D. y Sarmiento, L. 1998. Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria en páramo. *Ecotrópicos* 11, 1-14.
- LLambí, L.D.2002. *Old-field succession in the high Tropical Andes: ecophysiology, local spatial interactions and plant community development*. PhD thesis, University of York, York.
- Llambí, L.D., Law, R., y Hodge, A. 2004. Temporal changes in local spatial structure of late-successional species: establishment of an Andean caulescent rosette plant. *Journal of Ecology* 92, 122-131.
- Luteyn, J.L., Cleef, A.M. y Rangel, D. 1992. Plant diversity in paramo: Toward a checklist of paramo plants and generic flora. En: H. Balslev y J. L. Luteyn (eds.): *An Andean ecosystem under human influence*. Academic Press. London. Pp 71-84.
- Luteyn, J.L. 1999. Páramos. A checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literatura. *Memoirs of The New York Botanical Garden*. Pp 278.
- Mabberley, D.J. 1973. Evolution in the giant groundsels. *Kew Bulletin* 28, 61-96.
- Mabberley, D.J. 1986. Adaptative syndromes of Afroalpine species of Dendrosenecio. En: F. Vuilleumier y M. Monasterio (eds.) *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press. Pp 81-102.
- Malagón, D. 1982. Evolución de los suelos del parado andino. Mérida: CIDIAT.
- Margalef, R. 1998. *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona, España. Pp 951.
- Margalef, R.1997. Our Biosphere. En: O. Kinner (ed.). *Excellence in Ecology*, 10. Ecology Institute, Olden Dorf.

Meinzer, F. y Goldstein, G. 1985. Some consequences of leaf pubescence in the Andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Ecology* 66,512-520.

Meinzer, F.C., Goldstein, G., y Rada, F. 1994. Páramo microclimate and leaf thermal balance of Andean giant rosette plants. En: P.W. Rundel, A.P. Smith y F.C. Meinzer (eds.). *Tropical alpine environment. Plant form and function*. Cambridge University Press. Pp 45-59.

Meinzer, F.C., Goldstein, G., y Rundel, P.W. 1994. Comparative water relations of tropical alpine plants. En: P.W. Rundel, A.P. Smith y F.C. Meinzer (Eds.). *Tropical alpine environment. Plant form and function*. Cambridge University press. Pp 61-76.

Messerli, B., Grosjean, M. y Vuille, M. 1997. Water availability, protected areas and natural resources in the Andean Desert Altiplano. *Mountain Research and Development* 17 (3), 229-238.

Miller, G.A. 1986. Pubescence, floral temperature and fecundity in species of *Puya* (Bromeliaceae) in the Equatorial Andes. *Oecologia* 70, 155-160.

Mc Intyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J. y Forbes, T.D.A. 1999. Disturbance response in vegetation- towards a global perspective on functional traits. *J. Veg. Sci.* 10, 621-630.

Mc Intyre, S., Lavorel, S. 2001. Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *J. Ecol.* 89, 209-226.

Molinillo, M. 1992. Pastoreo en ecosistemas de páramo: estrategias culturales e impacto sobre la vegetación en la cordillera de Mérida, Venezuela. Tesis de maestría. Universidad de Los Andes, Mérida.

Molinillo, M y Monasterio, M. 1997. Pastoralism in paramo environments: practices, forage and impact on vegetation in the cordillera of Merida, Venezuela. *Mt. Res. Dev.* 17 83), 197-211.

Molinillo, M. y Monasterio, M. 2002. Patrones de vegetación y pastoreo en ambientes de páramo. *Ecotrópicos* 15 (1), 19-34.

Molinillo, M. 2003. Patrones de Vegetación y Pastoreo en Ecosistemas Altiandinos: una comparación de casos de estudio en páramos y punas. Tesis Doctoral, Postgrado en Ecología Tropical. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

Monasterio, M. y Sarmiento G. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography* 3, 325-356

Monasterio, M. 1979. El páramo desértico en el altiandino de Venezuela. En: Salgado-Laboriau (ed.) *El Medio Ambiente Páramo*. UNESCO-IVIC, Caracas. Pp 117-146.

Monasterio, M. 1980a. Los páramos andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidades con otras regiones andinas. En: M. Monasterio (ed.) *Estudios ecológicos de los páramos andinos*. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. Pp 15-27.

Monasterio, M. 1980b. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. En: M. Monasterio (ed.) *Estudios ecológicos de los páramos andinos*. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. Pp 94-158.

Monasterio, M. 1983. Adaptación de especies al trópico frío: el caso *Espeletia* en el páramo desértico. Trabajo de ascenso. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. Pp 109.

Monasterio, M. 1986. Adaptive strategies of *Espeletia* in the Andean Desert Paramo. En: F. Vuilleumier y M. Monasterio (eds.) *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press. Pp 49-80.

Monasterio, M. y Sarmiento, L. 1991. Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold Andean tropics. *Trends in Ecology & Evolution* 6(12), 387-391.

Mora- Osejo, L.E., Arenas, H., Becerra, N. y Coba, B. 1995. La regulación de la transpiración momentánea en plantas de páramo por factores endógenos y ambientales. En: L.E. Mora Osejo y H. Sturn (eds.). *Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino. Cordillera Oriental de Colombia*. Academia Colombiana de Cien. Ext. Fis. Y Nat. Colección Jorge Álvarez Lleras 6, Editorial Guadalupe, Bogota. Pp 89-256.

Mora- Osejo, L.E. 2001. Contribuciones al estudio comparativo de la conductancia y la transpiración foliar de especies de plantas de páramo. Academia Colombiana de Cien. Ext. Fis. Y Nat. Colección Jorge Álvarez Lleras 17, Editorial Guadalupe, Bogota.

Navarro, G. y Maldonado, N. 2002. *Geografía ecológica de Bolivia: Vegetación y ambientes acuáticos*. Centro de Ecología Simón I. Patiño, Cochabamba, Bolivia. Pp 719.

Nieva, F. J., Díaz J., Castellanos, A. y Figueroa, E. M. 2001. Field variability of invading population of *Spartina densiflora* in different habitats of the older marshes. Cadiz. *Estuarine coastal and shelf science* 52 (4), 515-527.

Odum, E. P. 1960. *Fundamentals of ecology*. W.B.S. company. Philadelphia y Laidon. Pp 92

Orozco, A. 1986. Economía hídrica en rosetas juveniles de *Espeletia* en el páramo desértico. Tesis de Maestría, Postgrado en Ecología Tropical. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

Orozco, A.A. 1988. Balance Hídrico y producción foliar en especies de *Espeletia* que ocupan habitats contrastantes en el páramo desértico. Trabajo de ascenso. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. Pp 80.

Petchey, O.L., Hector, A., y Gaston, K.J. 2004. How do different measures of functional diversity perform?. *Ecology* 85(3), 847-857.

Pittier, H., Lasser, T., Schnee, L., Luces de Febres, Z. y Badillo, B. 1945. *Catálogo de la Flora Venezolana*, vol 1. Pp 423.

Pittier, H., Lasser, T., Schnee, L., Luces de Febres, Z. y Badillo, B. 1947. *Catálogo de la Flora Venezolana*, vol 2. Pp 376.

Rada, F., Goldstein, G., Azócar, A. y Meinzer, F.1985. Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. *Plant, Cell y Environment* 8, 501-507.

Rada, F., Goldstein, G., Azócar, A. y Torres F.1987. Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzii*, a caulescent giant rosette species. *Journal of Experimental Botany* 38(188), 491-497.

Rada, F.1993. Respuesta estomática y Asimilación de CO₂ en plantas de distintas formas de vida a lo largo de un gradiente altitudinal en la alta montaña tropical venezolana. Tesis Doctoral, Postgrado en Ecología Tropical, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

Rada, F., Azócar, A., González, J. y Briceño, B. 1998. Leaf gas exchange in *Espeletia schultzii* Wedd., a giant caulescent rosette species, along an altitudinal gradient in the Venezuelan Andes. *Acta Oecológica* 19, 73-79.

Manuales Ramsar para el uso racional de los humedales.2000. Oficina de la Convención Internacional Ramsar, Gland, Suiza.

Ramsay, M. P.1992. The páramo vegetation of Ecuador: the community ecology, dynamics and productivity of tropical grassland in the Andes. PhD. Thesis. School of Biological Sciences, University of Wales, Bangor.

Raunkiaer, 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press, Oxford.

Rawitscher F. y Rachid M.1946. Troncos subterráneos de plantas brasileiras. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, 18 (4).

Reich, P.B. 1998. Variation among plant species in leaf turnover rates and associated traits: implications for growth at all life stages. En: H. Lambers, H. Pooter y MMI Van Vuure (eds.). *Inherent variation in plant growth: physiological mechanisms and ecological consequences*. Lieden the Netherlands. Backhuys. Pp 467-487.

Rodriguez, A. R. 1999. *Conservación de humedales en Venezuela: Inventario, diagnóstico ambiental y estrategia*. Comité Venezolano de la UICN, Caracas, Venezuela. Pp 110.

Rundel, P. W., Smith, A. P. y Meinzer, F.C. 1994. *Tropical alpine environment. Plant form and function*. Cambridge University Press.

Rundel, P. W. 1994. Tropical alpine climates. En: P.W. Rundel, A.P. Smith y F.C. Meinzer (eds.). *Tropical alpine environment. Plant form and function*. Cambridge University Press.

Sánchez Guayacán, A.U. 1989. Conocimiento de sistemas radiculares de distintos biotipos (caulirósulas, rosetas y arbustos) localizados en el páramo del Granizo, N E del cerro de Montserrate. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

Sarmiento, G. 1984. *Los ecosistemas y la ecosfera*. Blume. Barcelona. España.

Sarmiento, G. 1986. Ecological features of climate in High Tropical mountains. En: F. Vuilleumier y M. Monasterio (eds.) *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press. Pp 11-45.

Sarmiento, L. 1987. El páramo altiandino: producción primaria, asignación de biomasa, descomposición y demografía de *Arenaria jahnii* Brake, una planta en cojín. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

Sarmiento, L., Llambi, L.D., Escalona, A. y Marquez, N. 2003. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession in the high tropical Andes. *Plant Ecology* 166, 63-74.

Sarmiento, L., Smith, J.K. y Monasterio, M. 2002. Balancing conservation of biodiversity and economical profit in the agriculture of the high Venezuelan Andes: are fallow systems an alternative? En: Korner (ed.): *Mountain biodiversity. A global Assessment*. Partenón Publishing. Pp 285-295.

Schubert, C. 1972. Suelos Estriados, un tipo de Suelo Pautado en la Zona Periglacial de los Andes Venezolanos. *Acta Científica Venezolana* 23,108-114.

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

Schubert, C. 1980. Aspectos Geológicos de los Andes Venezolanos. En: M. Monasterio (ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela. Pp 29-46.

Shaffer, P. W. 1999. Characterization of wetlands hydrology using hidrogeomorphic classification. *Wetlands* 19(3), 490-504.

Silva, J., Trevisan, M.C., Estrada, C.A. y Monasterio M. 2000. Comparative demography of two giant caulescent rosettes (*Espeletia timotensis* y *Espeletia spicata*) from the high tropical Andes. *Global ecology and biogeography* 9: 403-413.

Sklenar P. y Jorgensen, P.M. 1999. Distribution patterns of paramo plants in Ecuador. *Journal of biogeography*, 26: 681-691.

Sklenar, P. y Ramsay P.M. 2001. Diversity of zonal paramo plant communities in Ecuador. *Diversity and distributions* 7, 113-124.

Small, E. 1973. Water relation of plants in raised *Sphagnum* peat bog. *Ecology* 53, 726-728.

Smith, A.P. 1974. Bud temperature in relation to nyctinastic leaf movement in a Andean giant rosette plant. *Biotropica* 6,263-266.

Smith, A.P. 1979. The function of dead leaves in *Espeletia schultzii* (Compositae), an Andean caulescent rosette plant. *Biotropica* 11, 43-47.

Smith, A.P. 1981. growth and population dynamics of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Smithsonian Contributions to Botany* 48, 1-45.

Smith, A.P y Young, T.P. 1982. The cost of reproduction in *Senecio Keniodendron*, a giant rosette species of Mt. Kenya. *Oecologia* 55, 243-247.

Smith, A.P y Young, T.P.1987. Tropical Alpine Plant Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematic* 18,137-58.

Smith J.M.B. y Klinger, L.F. 1985. Aboveground:belowground phytomass ratios in Venezuelan paramo vegetation and their significance. *Artic and Alpine research* 17 (2), 189-198.

Sokolov, V.E. y Chernov, Y.I. 1983. Los ecosistemas árticos: su conservación y ordenamiento en condiciones ambientales extremas. *La naturaleza y sus recursos*, 19 (3):2-9.

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

Stanley, A. C. 1950. Life forms and phytoclimate. *The Botanical review* 16 (1), 1-32.

Suarez, I. 1993. Fenología comparada de comunidades de páramo. Trabajo Especial de grado, Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.

Torres, F. 1979. Anatomía del xilema de Espeletiinae Cuatrecasas. En: Salgado-Laboriau (ed.): *El Medio Ambiente Páramo*, UNESCO-IVIC, Caracas. Pp117-146.

Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T. y Lehman, C. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294, 843-845.

Troll, C.1968. The cordilleras of the tropical Americas: aspects of climatic, phytogeographical and agrarian ecology. En: C. Troll (ed.). *Geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas*. Coll. Geogr. 9, 15-56.

Tyree, M. T. y Hammel, H.T. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plant by the pressure bomb technique. *Journal of experimental botany* 23, 264-282.

Van der Hammen, T. y Cleff, A.M.1986. Development of the High Andean Paramo Flora and Vegetation. En: Vuilleumier, F y M. Monasterio (eds):*High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press. Pp 153-200.

Vareschi, W.1970. Flora de los Páramos de Venezuela. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

Walker, B., Kinzig, A. y Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience and ecosystems function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2, 95-113.

Walker, B. y Langridge, J. 2002. Measuring functional diversity in plant communities with mixed life forms: a problem of hard and soft attributes. *Ecosystems* 5,529-538.

Wheeler, B. D. 1999. Water and plants in freshwater wetlands. En: A.J. Baird y R.L. Wilby (eds.). *Eco-hydrology. Plants and water in terrestrial and aquatic environment*, Routledge physical environment series, Taylor and Francis Group, London. Pp 127-180.

West, G.B., Brown, J.H. y Enquist, B.J. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in Biology. *Science* 276, 122-126.

Willis, W. 1966. A dictionary of the flowering plants and forms. Cambridge.UK.

Zabala, O. y Orozco A. 1985. Programas en basic para la evaluación de datos ecofisiológicos. XXXV Conversión Anual de Asovac, Mérida.

Listado de tablas

Tabla 1.1: Diferentes clasificaciones de la flora del páramo andino, en función del tipo de criterio elegido. Criterio 1: Grupos taxonómicos, Criterio 2: Localización geográfica actual.

Tabla 1.2: Formas biológicas, basada en la clasificación de Raunkiaer, según Ellenberg y Mueller-Dombois (1966) en Margalef (1998).

Tabla 1.3: Atributos de las especies. En la columna de la izquierda aparecen los atributos “blandos” mientras que en las siguientes columnas aparecen los atributos “duros”, directamente relacionados con la función ecosistémica, según Lavorel y Garnier 2002.

Tabla 1.4: Parámetros ecológicos en páramos andinos y tundras árticas y alpinas, según varios autores.

Tabla 1.5: Clasificación de humedales andinos venezolanos, en función del origen, formación y regulación hídrica, según Hernández y Yépez (datos sin publicar).

Tabla 1.6: Relación de diferentes comunidades vegetales en humedales altiplánicos para tres de las regiones biogeográficas de Bolivia: Puna- Peruana, Boliviana-Tucumana y Altoandina, según Navarro y Maldonado (2002).

Tabla 2.1: Cuadro explicativo de los rasgos tipológicos seleccionados para el estudio de las especies de los humedales andinos.

Tabla 2.2.: Mediciones microclimáticas realizadas en la Ciénaga de Mifafí (4327m). Las temperaturas se midieron en ciclos de 24 horas a 150 cm en el aire y sobre el suelo, en los meses de octubre, noviembre y diciembre de 2002.

Tabla 2.3.: Media de las temperaturas diarias máximas, temperaturas diarias mínimas y número de horas registradas bajo 0° C en las seis especies de estudio. E: Temperatura sobre la superficie foliar (t^{a} externa), I: Temperatura dentro de la yema apical (t^{a} interna). ra: roseta acaule, rc: roseta caulescente y co: cojín.

Tabla 2.4.: Promedios de fitomasa, biomasa y necromasa total por especie (+/- desviaciones estándares), expresado en gramos por individuo. F.V.: Formas de vida, n: número muestral, BTA: Biomasa de tallos aéreos o subterráneos, BRA: Biomasa de raíces, BAF: biomasa asimilatoria foliar, BRE: biomasa de flores, Fitomasa: Biomasa+necromasa.

Tabla 2.5.: Promedios de cocientes energéticos de biomasa (+/- desviaciones estándares) en las siete especies de estudio. BA/BS: Biomasa aérea /Biomasa subterránea, BAF/BT: Biomasa foliar/ Biomasa total, BNA/BT: Biomasa de tallos aéreos o subterráneos/ Biomasa total, BRA/BT: Biomasa radicular/ Biomasa total, BRE/BT: Biomasa reproductiva/ Biomasa total, N/BT: Necromasa/ Fitomasa total.

Tabla 2.6.: Área foliar específica promedio para las seis especies de estudio (+/- desviación estándar). Af: área foliar (cm^2), Pf: peso foliar (g) y AFE: área foliar específica (dm^2/g) para un tamaño muestral de 15 hojas.

Tabla 2.7.: Cociente de área foliar promedio para las seis especies de estudio (+/- desviación estándar). AFE: área

foliar específica (dm^2/g), LMR: masa foliar: biomasa foliar/biomasa total y LAR: Cociente de área foliar: AFE/LMR, para un tamaño muestral de 15 hojas.

Tabla 2.8.: Punto de pérdida de turgor celular (TLP) e Inverso del potencial osmótico de saturación ($1/\Psi^{100}$) para seis especies del páramo andino (n corresponde al número de muestras analizadas en las CPV).

Tabla 3.1.: Cuadro descriptivo de dos modelos arquitectónicos estudiados en los humedales del páramo andino Venezolano.

Tabla 3.2.: Saturación hídrica en *microescalones* y *escalones de ladera*, en diferentes posiciones topográficas: alta, media y baja (* volumen de 80 cm^3), expresada en peso (g/cm^3) y en volumen (l/m^3).

Tabla 3.3: Saturación hídrica (l agua/ m^3) en los distintos estratos: 0-6 cm, 6-10 cm y 0-10 cm y posiciones topográficas (baja, media y alta) en la Ciénaga de Mifafí.

Tabla 3.4.: Estimación del flujo y volumen de agua en las variantes arquitecturales en una roseta decumbente: roseta dominante y roseta sin dominancia.

Tabla 3.5.: Registro de los eventos reproductivos a lo largo del ciclo de vida de *E.semiglobulata* en cada rama monocaule y en el individuo "fragmentado".

Tabla 3.6.: Resultados de capacidad hídrica en las médulas de diferentes especies del género *Espeletia* (Goldstein *et al* 1984), en comparación con los datos de este trabajo para *E.semiglobulata*.

Tabla 3.7.: Valores del punto de pérdida de turgor (TLP) durante la época húmeda en diferentes modelos arquitectónicos de rosetas caulescentes (Orozco 1988) en comparación con los datos de este trabajo para *E.semiglobulata*.

Listado de figuras

Figura 1.1: Clasificación de formas de vida de Raunkiaer (1934): a, fanerófito; b, caméfito; c, hemicriptófito; d, neófito; e, terófito, según Blaun-Blanquet (1955) en Margalef (1998).

Figura 1. 2: Llave ilustrada de modelos arquitecturales para plantas tropicales (Hallé *et al.* 1978).

Figura 1. 3. Clasificación de la vegetación en cinco formas de vida para la flora afroalpina (Hedberg 1964): Rosetas caulescentes (a), gramíneas en macolla (b), rosetas acaules (c), cojines y cojines de rosetas (d) y arbustos esclerófilos(e).

Figura 1. 4: Plantas en roseta en los páramos andinos: a, b, c, rósulas; d, criptofrutex; e, caulirósulas, al que pertenece el género *Espeletia*, según Cuatrecasas (1968).

Figura 1.6: Localización geográfica del trópico frío, entre los 10 °LN y 10 °LS, al que pertenecen los páramos de los Andes Ecuatoriales y el piso afroalpino de las montañas del este de África.

Figura 1.7: Oscilaciones térmicas diarias en los Andes venezolanos, según Nieto y Arroyo (1968) y González (1971) en Monasterio (1980b).

Figura 2.1.: Localización geográfica del páramo de Mifafí, Sierra de la Culata, Mérida, Venezuela.

Figura 2.2: Climadiagrama para la estación meteorológica Pico El Aguila (4118 m), Cordillera de Mérida, Venezuela. (Monasterio 1980).

Figura 2.3: Temperatura a diferentes profundidades del suelo: a -5 cm y a - 20 cm, registradas en el páramo de Piedras Blancas, según Bradley *et al.* 1991.

Figura 2.4: Clasificación de la vegetación de los humedales andinos, propuesta por Molinillo y Monasterio (2002) y adaptada para la Ciénaga de Mifafí, según la siguiente zonificación: 1) zona baja o anegada de agua, 2) zona intermedia, 3) zona borde, 4) parche de páramo desértico y 5) *microescalones* o *escalones de ladera* (los números indican la profundidad promedio del perfil batimétrico).

Figura 2.5: Distribución espacial de las especies de estudio en la Ciénaga de Mifafí: (1) *Plantago rigida*, (2) *Hypochoeris setosa*, (3) *Espeletia batata*, (4) *Espeletia semiglobulata*, (5) *Azorella julianii*, (6) *Aciachne pulvinata*, (7) *Espeletia timotensis* o *Espeletia spicata*.

Figura 2.6: Cursos térmicos diarios en los meses de octubre, noviembre y diciembre de 2002 para la Ciénaga de Mifafí (promedio +/- desviaciones estándares). Azul: Temperatura sobre la superficie del suelo (0cm) y Rosa: Temperatura en la columna de aire (150cm).

Figura 2.7: Curso térmico diario (promedio +/- desviaciones estándares, n=9) durante el mes de noviembre en la zona baja o anegada del humedal. Azul: Temperatura sobre la superficie del suelo (0 cm), Rosado: Temperatura en la columna de aire (150 cm), naranja: temperatura bajo la superficie del humedal (-3 cm) y amarillo: Temperatura bajo la superficie del humedal (-10cm).

Figura 2.8: Curso térmico diario (promedio +/- desviaciones estándares, n=9) durante el mes de noviembre en el parche de páramo desértico del humedal. Azul: Temperatura sobre la superficie del suelo (0 cm), Rosado: Temperatura en la columna de aire (150 cm) y amarillo: Temperatura bajo la superficie del humedal (-10cm).

Figura 2.9: Contenido Relativo de Humedad (CRH %) en algunos días de octubre, noviembre y diciembre de 2002 para la Ciénaga de Mifafí (+/- desviaciones estándares).

Figura 2.10: Curso térmico diario en el periodo de estudio para las especies (+/- desviación estándar): *Plantago rigida*, *Hypochoeris setosa* y *Espeletia batata*. Temperatura en la yema (línea naranja) y temperatura sobre la superficie foliar (línea violeta).

Figura 2.11: Curso térmico diario en el periodo de estudio para las especies (+/- desviación estándar): *Espeletia semiglobulata*, *Azorella julianii* y *Aciachne pulvinata*. Temperatura en la yema (línea naranja) y temperatura sobre la superficie foliar (línea violeta).

Figura 2.12: Altura máxima promedio de las seis especies de estudio en la Ciénaga de Mifafí (n=50).

Figura 2.13: Distribución vertical de la biomasa y necromasa en las especies de estudio: (1) *P.rigida*, (2) *H.setosa*, (3) *C.acaulis*, (4) *A.julianii*, (5) *E.batata* (6) *E.semiglobulata* y (7) *A.pulvianta**. BAF: biomasa de hojas, BTA: biomasa de tallos aéreos y rizomas, BRA: biomasa de raíces, BRE: Biomasa de flores, N: necromasa foliar.* En (7) la BAH se refiere a la biomasa de hojas, flores y tallos, mientras que la BRA incluye la biomasa de raíces sólo bajo los primeros 20 cm de la biomasa aérea.

Figura 2.14: Promedio de los diferentes compartimentos vegetales en las siete especies de estudio (+/- desviaciones estándares) (ANOVAS: T-test para muestras dependientes, $p < 0.05$).

Figura 2.15: Similitud de los modelos arquitectónicos en humedales andinos: (A) *P.rigida*, una roseta acaule, (B) *Espeletia semiglobulata*, una roseta caulescente y (C) *Espeletia timotensis*, una roseta gigante "en pie". BV: hojas, BT: tallos aéreos o subterráneos, BR: raíces, N: necromasa foliar.

Figura 2.16: Gradiente de humedad donde se distribuyen las plantas desde mayores áreas foliares específicas (+) hasta menores áreas foliares específicas (-).

Figura 3.1.: Esquema ilustrativo de la distribución espacial de la fitomasa en la roseta acaule *Plantago rigida* (a: hojas, b: rizoma o tallo subterráneo, c: raíces, d: necromasa foliar)

Figura 3.2.: Diferentes profundidades bajo el humedal de la Ciénaga de Mifafí, en los *microescalones* y *escalones de ladera*: alta (0-10 cm), media (20-40 cm) y baja (+40cm), donde domina la roseta acaule *Plantago rigida* (3 veces la pendiente real).

Figura 3.3.: Curso térmico diario bajo la superficie del humedal dominado por *Plantago rigida*. Época húmeda. Azul: temperatura a 150 cm, Rosa: temperatura a 0 cm, Naranja: temperatura a 3 cm de profundidad y Amarillo: temperatura a 10 cm de profundidad.

Figura 3.4: Retención hídrica en diferentes posiciones topográficas: alta, media y baja, en *microescalones* y *escalones de ladera*. Tstudent paired $p_v < 0.05$.

Figura 3.5: Retención hídrica en diferentes profundidades (0-6, 6-10 y 0-10 cm), en *microescalones* y *escalones de ladera* de la Ciénaga de Mifafí. Tstudent paired $p_v < 0.01$ y 0.05.

Figura 3.6.: Modelo termohídrico para humedales monoespecíficos de *Plantago rigida* en los *microescalones* y *escalones de ladera*. Durante el día (arriba) las temperaturas sobre la superficie oscilan entre 9-15 °C y bajo la misma entre 7-12 °C. A: Absorción, D: Drenaje, In: infiltración.

Figura 3.7: Variantes arquitecturales o formas de crecimiento descritas para el modelo arquitectónico roseta "decumbente" *Espeletia semiglobulata*.

Figura 3.8.: Distribución de la biomasa y necromasa en los diferentes compartimentos vegetales de *Espeletia semiglobulata*. VAR1: Hojas, VAR2: Necromasa foliar, VAR3: Raíces y VAR4: Tallos.

Figura 3.9.: Distribución vertical de la necromasa en pie de *Espeletia semiglobulata*, 1=hojarasca entera (mantillo), 2 =hojarasca semidescompuesta (0-10cm), 3=hojarasca muy descompuesta (10-20 cm) y 4=humus (20-30 cm).

Figura 3.10.: Distribución de fitomasa aérea y subterránea en muestras de *Espeletia semiglobulata* con altas (E1, E3) y bajas (E2, E4) proporciones de biomasa de tallos.

Figura 3.11: Variantes del modelo arquitectónico de roseta “decumbente” en *Espeletia semiglobulata*. A: Roseta dominante, B: Roseta sin dominancia, C: Rosetas con tallos de relevo.

Figura 3.12: Relación entre el diámetro de la roseta vs. diámetro del tallo en el modelo arquitectónico de *Espeletia semiglobulata* : $y = a + bx$ ($r^2=0.83$, $n=23$, $p \leq 0.05$)

Figura 3.13: Largo del tallo vs. diámetro del tallo en el modelo arquitectónico de *Espeletia semiglobulata* : $y = a/(1+\exp(-(x-x_0)/b))$ ($r^2=0.81$, $n = 39$, $p:0.05$)

Figura 3.14.: Relación del PV/LA (cm^3/cm^2) vs. largo tallo (cm) : $PV/LA = 0.2917T$ ($r^2=0.64$, $n=42$, 99% confianza).

Figura 3.15: Balance energético de la roseta decumbente *Espeletia semiglobulata* en humedales andinos, señalando la relación morfofuncional de los tallos.

Figura 4.1: Variantes del modelo arquitectónico roseta caulescente, en función de la morfología de los tallos. A. Roseta policárpica gigante (*Espeletia timotensis* o *E.spicata*), B. rosetas basales (*E.schultzii*, *E. pannosa*, *E. floccosa*), C. rosetas rizomatosas (*E.batata* y *E. wedellii*) y D. rosetas decumbentes (*E. semiglobulata*).

Listado de fotos

Foto 1.1: Humedal altoandino tipo bofedal en el Parque Nacional Sahama, Bolivia, Agosto 2003: sistemas de irrigación, camélidos y economía pastoril.

Foto 1.2: Cultivo de secano en la región andina venezolana. Enero 2003.

Foto 1.3: Cultivo intensivo de tubérculos criotérmicos (papas) y hortalizas con regadío en los páramos venezolanos. Julio 2003.

Foto 2.1: Diferentes tipos de humedales andinos en el páramo de Mifafí: a) “Microescalones de ladera”, b) Afloramientos estacionales de agua, c) Turberas y d) Céspedes andinos.

Foto 2.2: Páramo de Mifafí, Sierra de la Culata, Venezuela. A: Época húmeda (octubre 2003) B: Época seca (febrero 2004)

Foto 2.3: Localización de las termocuplas de cobre-constatan en la yema apical y en la superficie foliar de la roseta acaule *Plantago rigida*, en la zona anegada de la Ciénaga de Mifafí. A: a las 8.00 a.m cuando la superficie del humedal está congelada y B: a las 10.00 a.m. tras el deshielo nocturno.

Foto 3.1: Zonas de estudio de las poblaciones de *Espeletia semiglobulata*: a) zona de inundación en la quebrada de Mifafí (4120 m) y b) Ciénaga de Mifafí (4327 m)

Foto 3.2: Recolecta del material vegetal de *Espeletia semiglobulata* en campo (a, b), separación del material por compartimientos vegetales (hojas, flores, tallos, raíces y necromasa) (c), disposición de la arquitectura de los tallos (d), diferenciación de la necromasa foliar en: hojarasca entera, hojarasca semi-descompuesta, hojarasca descompuesta y hojarasca muy descompuesta (e) y análisis de la capacitancia relativa de los tallos (f).

Anexo 1

Modelo de relaciones alométricas (West *et al* 1997)

Si desarrollamos el modelo propuesto en plantas vasculares, tenemos que el sistema vascular está formado por una red de tubos que disminuye progresivamente (**1 supuesto**). La red depende de: las propiedades físicas del tubo (elásticas o rígidas), el fluido de transporte (líquido o gas) y la naturaleza de la bomba de presión (fuerza contráctil, pulsátil, difusión o potencial hídrica), a pesar de estas diferencia el sistema de transporte conserva la ley escalar.

La red esta formada por N tubos con un radio (r_k), largo (l_k) y presión (Δ_p), de manera que el volumen del tubo puede expresarse como: $Q_c = \pi r_k^2 u_k$ (**ec1**), donde u_k es la velocidad promedio del tubo. Cada tubo está formada por N ramas ($N_k = n_0, n_1, \dots, n_n$), por lo que, el flujo dentro del sistema de transporte vendría dado por: $Q_0 = N_k Q_k = N_k \pi r_k^2 u_k = N_c \pi r_c^2 u_c$ (**ec 2**), donde r_c es el radio promedio, u_c es la velocidad promedio de los tubos (Figura 1)

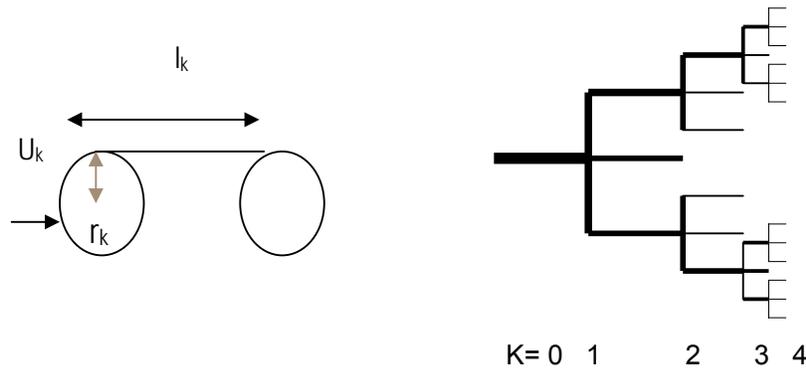


Figura 1: Ramificación en el sistema de transporte en plantas vasculares.

Si asumimos el tamaño limitado de las últimas ramas (**2 supuesto**), entonces podemos asumir: r_c , l_c , u_c y Δ_p como variables constantes e independientes del tamaño del organismo. Como el oxígeno y nutrientes que circulan por el sistema de transporte provienen de la tasa metabólica, Q_0 se aproxima a la tasa metabólica (B) y B se aproxima a M^a ($a = 3/4$)⁴, por lo que, el flujo del sistema de transporte se correlaciona con el tamaño del organismo: $Q_0 \propto M^a$, y sustituyendo en la ec.2 donde hemos asumido

constantes: r_c , l_c , u_c y Δp , tendríamos que el número de ramas se relaciona con el tamaño del organismo: $N_c \propto M^a$.

²⁰

Para caracterizar el tipo de ramificación, introducimos: $\beta_k = r_{k+1}/r_k$, $\gamma_k = l_{k+1}/l_k$ y $n_k = n$. Si aplicamos el **3 supuesto** sobre mínima energía disipada en el sistema, la red debe ser una convención de fractales similares donde $\beta_k = \beta$, $\gamma_k = \gamma$ y $n_k = n$, son independientes de K . El número de ramas incrementa en proporción geométrica $N_k = n^k$, al igual que el tamaño disminuye geométricamente desde el nivel cero hasta el nivel N . Dado que $N_c = n^N$, el número de ramas incrementa sólo logarítmicamente con el tamaño, $N = a \ln(M/M_0)/\ln n$, donde M_0 es el m normalizado (¿cómo comparar una ballena de 10^7 veces mayor que un ratón cuando sólo tiene un 70% de ramificaciones de más desde la aorta hasta el capilar?). Por lo tanto, el volumen de fluido (V_b) en la red de transporte es, $V_b = \sum^n N_k V_k = \sum^n \pi r_k^2 l_k n_k$. Y en relación al principio de mínima energía, tenemos que: $V_b \propto M$, de manera que el tamaño de las ramas $n\gamma\beta^2$ es menor que 1 y el número de ramas N es mayor que 1, es decir, cuanto más se ramifica menor es el tamaño del tubo o de la rama, por lo que, se asume que el exponencial es: $a = -\ln n / \ln(n\gamma\beta^2)$ (**ec3**).

Cuando La relación de ramificación constante se combina con tamaño o volumen constante (**supuestos 1 y 2**), entonces sustituyendo en la Ec3, tendríamos que $a = 3/4$ y $B \propto M^{3/4}$. Esta derivación del exponencial es una regla geométrica estrictamente aplicable en un sistema de transporte de ramificación área-constante. Y es consecuencia natural de un sistema de transporte como el de las plantas vasculares, en el que el tamaño incrementa en relaciones alométricas de ramificación área constante.

²⁰ El modelo propuesto para un exponencial $a=3/4$ coincide con el modelo clásico de “pipa-rígida” donde la ramificación de se asume como área-constante, esto es, la suma de las áreas de las ramas individuales es igual a una rama potencial donde $B_k \propto B$ e independiente de K .

Anexo 2

Datos de biomasa absoluta expresada en gramos por individuo:

Especie	Tallo aéreo o rizoma	Raíz	Necromasa foliar	Hoja	Flor	BA/BS	BAH/BT	BNA/BT	BRA/BT	BR/BT	N/BT	
Prigida1	0,29	0,4	1,91	0,19	0	0,275362	0,2159091	0,3295455	0,45454545	0	0,68459	
Prigida2	0,36	0,34	2,39	0,16	0	0,228571	0,1860465	0,4186047	0,39534884	0	0,73538	
Prigida3	0,24	0,41	1,97	0,13	0	0,2	0,1666667	0,3076923	0,52564103	0	0,71636	
Prigida3	0,65	1,27	4,6	0,25	0	0,130208	0,1152074	0,2995392	0,58525346	0	0,67947	
Prigida4	0,61	0,6	3,78	0,21	0	0,173554	0,1478873	0,4295775	0,42253521	0	0,72692	
Prigida5	0,49	0,58	3,45	0,3	0	0,280374	0,2189781	0,3576642	0,42335766	0	0,71577	
Prigida6	1,49	0,61	4,22	0,42	0,2	0,295238	0,1544118	0,5477941	0,22426471	0,07352	9	0,60807
Prigida7	1	1,57	5,95	0,1	0	0,038911	0,0374532	0,3745318	0,58801498	0	0,69026	
Prigida8	0,63	0,68	3,5	0,09	0,1	0,145038	0,06	0,42	0,45333333	0,06666	7	0,7
Prigida9	0,83	0,65	4,62	0,1	0,09	0,128378	0,0598802	0,497006	0,38922156	0,05389	2	0,7345
Prigida10	0,4	0,21	2,38	0,1	0,04	0,229508	0,1333333	0,5333333	0,28	0,05333	3	0,76038
Prigida11	0,57	0,51	2,58	0,12	0,03	0,138889	0,097561	0,4634146	0,41463415	0,02439	0,67717	
Prigida12	0,66	0,47	3,46	0,13	0,03	0,141593	0,1007752	0,5116279	0,36434109	0,02325	6	0,72842
Promedio	0,6323077	0,638462	3,44692308	0,17692	0,03769	0,185048	0,1303161	0,4223332	0,42465319	0,022698	0,70441	
desvest	0,3335205	0,376471	1,19836962	0,0975	0,05988	0,074614	0,0586058	0,0849843	0,10461536	0,028923	0,03831	
Hsetosa1	0,47	0,12	0,18	0,07	0,04	0,186441	0,1	0,6714286	0,17142857	0,05714	3	0,20455
Hsetosa2	0,31	0,07	0,36	0,39	0,15	1,421053	0,423913	0,3369565	0,07608696	0,16304	3	0,28125
Hsetosa3	0,41	0,55	0,24	0,3	0,15	0,46875	0,212766	0,2907801	0,39007092	0,10638	3	0,14545
Hsetosa4	0,43	0,1	0,1	0,04	0,1	0,264151	0,0597015	0,641791	0,14925373	0,14925	4	0,12987
Hsetosa5	0,83	0,19	0,1	0,35	0,27	0,607843	0,2134146	0,5060976	0,11585366	0,16463	4	0,05747
Hsetosa6	0,64	0,45	0,96	0,15	0,1	0,229358	0,1119403	0,4776119	0,3358209	0,07462	7	0,41739
Hsetosa7	1,63	0,19	3,2	0,39	0,22	0,335165	0,1604938	0,6707819	0,0781893	0,09053	5	0,56838
Hsetosa8	0,83	0,16	0,87	0,38	0,2	0,585859	0,2420382	0,5286624	0,10191083	0,12738	9	0,35656
Hsetosa9	1,24	0,2	1,81	0,32	0,19	0,354167	0,1641026	0,6358974	0,1025641	0,09743	6	0,48138
Hsetosa10	0,63	0,17	0,37	0,05	0,05	0,125	0,0555556	0,7	0,18888889	0,05555	6	0,29134
promedio	0,742	0,22	0,819	0,24	0,14	0,457779	0,1743926	0,5460008	0,17100679	0,1086	0,29336	
desvest	0,41408	0,155278	0,99238713	0,14894	0,07484	0,375166	0,1089554	0,1444078	0,10856197	0,04107	1	0,1642
Cacaulis1	0,47	0,03	0,26	0,18	0,16	0,68	0,2142857	0,5595238	0,03571429	0,19047	6	0,23636
Cacaulis2	0,01	0,31	0,14	0,17	0,15	1	0,265625	0,015625	0,484375	0,23437	5	0,17949
Cacaulis3	0,97	0,12	0,1	0,45	0,14	0,541284	0,2678571	0,577381	0,07142857	0,08333	3	0,05618
Cacaulis4	1,96	0,03	0,34	0,39	0,13	0,261307	0,1553785	0,7808765	0,01195219	0,05179	3	0,1193
Cacaulis5	6,13	0,1	0,78	1,31	0,15	0,23435	0,1703511	0,7971391	0,0130039	0,01950	6	0,09209
Cacaulis6	1,25	0,05	0,08	0,3	0,23	0,407692	0,1639344	0,6830601	0,0273224	0,12568	3	0,04188
Cacaulis7	2,22	0,25	0,35	0,31	0,09	0,161943	0,1080139	0,7735192	0,08710801	0,03135	9	0,1087

Cacaulis8	3,81	0,43	0,73	0,95	0,32	0,299528	0,1724138	0,6914701	0,07803993	0,05807	6	0,11699
Cacaulis9	4,08	0,23	0,32	1,01	0,07	0,25058	0,187384	0,7569573	0,04267161	0,01298	7	0,05604
Cacaulis10	0,29	0,09	0,05	0,26	0,08	0,894737	0,3611111	0,4027778	0,125	0,11111	1	0,06494
Cacaulis11	2,71	0,33	0,36	0,47	0,2	0,220395	0,1266846	0,7304582	0,08894879	0,05390	8	0,08845
Cacaulis12	4,01	0,28	0,8	0,81	0,21	0,237762	0,1525424	0,7551789	0,0527307	0,03954	8	0,13093
Cacaulis13	0,18	0,04	0	0,11	0,02	0,590909	0,3142857	0,5142857	0,11428571	0,05714	3	0
Cacaulis14	1,55	0,1	0,2	0,23	0,07	0,181818	0,1179487	0,7948718	0,05128205	0,03589	7	0,09302
Cacaulis15	3,61	0,58	0,22	0,51	0,16	0,159905	0,1049383	0,7427984	0,11934156	0,03292	2	0,04331
Cacaulis16	2,87	0,19	0,26	0,36	0,08	0,143791	0,1028571	0,82	0,05428571	0,02285	7	0,06915
Cacaulis17	0,77	0,21	0	0,37	0,21	0,591837	0,2371795	0,4935897	0,13461538	0,13461	5	0
Cacaulis18	3,56	0,31	0,36	0,43	0,22	0,167959	0,0951327	0,7876106	0,06858407	0,04867	3	0,07377
Cacaulis19	1,02	0,33	0,26	0,34	0,34	0,503704	0,1674877	0,5024631	0,16256158	0,16748	8	0,11354
Cacaulis20	2,56	0,26	0,59	0,54	0,08	0,219858	0,1569767	0,744186	0,0755814	0,02325	6	0,1464
Promedio	2,2015	0,2135	0,31	0,47	0,15	0,387468	0,1821194	0,6461886	0,09494164	0,07675	0,09153	
Desvest	1,64435	0,14683	0,2446049	0,31	0,08	0,255011	0,073775	0,1937851	0,10037757	0,06315	7	0,05669
Ajulianii1	36,15	18,7	35,86	12,6	0	0,229717	0,186805	0,5359526	0,2772424	0	0	0,34711
Ajulianii2	38,13	19,79	25,25	6,28	0	0,108425	0,0978193	0,5939252	0,30825545	0	0	0,28228
Ajulianii3	10,43	5,22	13,09	3,88	0	0,247923	0,1986687	0,5340502	0,26728111	0	0	0,40129
Ajulianii4	67,57	27,58	13,42	7,18	0	0,07546	0,0701652	0,6603147	0,26952018	0	0	0,11594
Ajulianii5	58,23	89,26	71,06	8,82	0	0,059801	0,0564263	0,3725289	0,57104472	0	0	0,31253
Ajulianii6	151,3	41,39	86,13	92,2	5	0,478748	0,3237524	0,530989	0,14525865	0	0	0,23211
Ajulianii7	1,11	1,57	0,85	0,93	0,22	0,429104	0,2428198	0,2898172	0,40992167	0,05744	1	0,18162
Ajulianii8	2,79	1,28	1	1,14	0,03	0,287469	0,2175573	0,5324427	0,24427481	0,00572	5	0,16026
Ajulianii9	3,36	1,2	1,82	9,9	0,01	2,173246	0,6841742	0,2322046	0,0829302	0,00069	1	0,11172
Ajulianii10	14,13	5,03	5,07	3	0,06	0,159708	0,1350135	0,6359136	0,22637264	0,0027	0,01095	0,18578
Ajulianii11	9,73	8,07	7,76	2,07	0,22	0,128652	0,1030363	0,4843206	0,40169238	0,01095	1	0,27864
Promedio	60,3016	33,6566	40,801666	21,8	0	0,200012	0,1556062	0,5379601	0,30643375	0	0,28188	
Desvest	48,7850	29,7088	30,835664	34,6	0	0,157754	0,1015648	0,0954339	0,14124261	0	0	0,09946
E.batata1	3,9	0	5,17	9,87	1,4	2,889744	0,6506262	0,2570864	0	0,09228	7	0,25418
E.batata2	4,93	0	14,07	22,7	1,84	4,993915	0,7708968	0,1668359	0	0,06226	7	0,32256
E.batata3	2,43	0	7,01	10,9	1,26	5,032922	0,7482947	0,1657572	0	0,08594	8	0,32349
E.batata4	8,7	1,44	42,21	6,01	1,21	0,712032	0,3461982	0,5011521	0,08294931	0,0697	0,0697	0,70858
E.batata5	20,88	3,04	49,4	10,4	1,41	0,494983	0,2916667	0,5838926	0,08501119	0,03943	0,03943	0,58008
E.batata6	7,41	1,24	21,4	11,6	2,49	0,631214	0,210489	0,5251595	0,08788094	0,17647	1	0,60265
E.batata7	8,55	0	39,59	36,5	1	5,636257	0,6446951	0,1506873	0	0,20461	8	0,41098
E.batata8	21,95	1,24	121,46	48,4	13,1	2,654592	0,5715634	0,2589971	0,01463127	0,15480	8	0,58901
E.batata9	25,96	3,36	76,22	41,3	25,3	2,274898	0,430327	0,2703603	0,03499271	0,26432	0,26432	0,44252
E.batata10	8,03	2,15	47,52	42,6	13,6	5,526523	0,6413305	0,1208609	0,03236002	0,20544	9	0,41699

E.batata11	37,09	1,26	79,96	21,6 3	12,4 4	0,888396	0,2986744	0,5121513	0,01739851	0,17177 6	0,52474
E.batata12	19,8	3,07	107,13	2,55	0,7	0,142108	0,0976263	0,7580398	0,11753446	0,02679 9	0,80398
E.batata13	10,56	1,52	28,5	29,9 9	6,64	3,032285	0,6156847	0,2167933	0,03120509	0,13631 7	0,36912
E.batata14	80,93	1,16	30,9	23,8 1	10,1 2	0,413327	0,2052232	0,6975521	0,00999828	0,08722 6	0,21032
E.batata15	29,63	0,33	11,72	12,1 7	2,2	0,47964	0,2745319	0,6683961	0,00744417	0,04962 8	0,2091
E.batata16	12,9	0,47	7,54	14,9 9	2,73	1,325355	0,4821486	0,4149244	0,0151174	0,08781 0,08420	0,19519
E.batata17	8,05	1	14,55	11,0 7	1,85	1,427624	0,5038689	0,3664087	0,04551661	6	0,39841
E.batata18	20,59	0	20,41	23,3 5	5,2	1,386595	0,475173	0,4190069	0	0,10582	0,29346
Promedio	18,4605 56	1,18222 2	40,264444 4	20,6 411	6,40 278	2,219023	0,4588344	0,3918923	0,03233555	0,11693 8	0,4253
Desvest	18,3640 09	1,11521 9	34,826711 2	14,1 632	6,68 872	1,906517	0,2005112	0,2031479	0,03681607	0,06596 9	0,17718
Esemi1	1750,41	11,02	2393,72	339, 46	0	189,6434	0,1615791	0,8331755	0,0052454	0	0,53258
Esemi2	945,82	0,1	5028,54	456, 12	0	14019,4	0,325326	0,6746027	7,1325E-05	0	0,78197
Esemi3	3296,8	11,91	6861,42	465, 56	0	315,8992	0,123351	0,8734934	0,00315558	0	0,64513
Esemi4	2069,9	27,81	7119,8	634, 67	0	97,25171	0,2322774	0,7575447	0,01017794	0	0,72266
Esemi5	551,34	39,17	4666,1	540 431,	0	27,86163	0,4776605	0,4876914	0,03464808	0	0,80497
Esemi6	1853,75	73,37	5887,32	11 316,	0	31,14161	0,1828108	0,7860768	0,03111232	0	0,714
Esemi7	423,64	9,72	3359,64	94 941,	0	76,19136	0,4224177	0,5646275	0,01295482	0	0,81744
Esemi8	2155,6	78,56	10910,88	78 639,	0	39,42693	0,2965358	0,6787282	0,02473598	0	0,77455
Esemi9	1042,62	98,06	7463,51	93 618,	0	17,15837	0,3593881	0,5855409	0,05507101	0	0,80738
Esemi10	1070,16	63,92	8122,11	81 538,	0	26,42319	0,3530227	0,6105118	0,03646549	0	0,82249
promedio	1516,00 4	41,364 34,6602	6181,304 2475,2489	438 182,	0	1484,04	0,2934369	0,6851993	0,02136379	0	0,74232
desvest	877,366 74	34,6602 8	2475,2489 6	182, 869	0	4405,491	0,1163306	0,1255976	0,01791232	0	0,09278
Apulvinata1	0	12,39	59,58	38,9 9	0	3,146893	0,7588556	0	0,24114441	0	0,53695
Apulvinata2	0	8,02	29,18	21,8 9	0	2,729426	0,7318623	0	0,26813775	0	0,49382
Apulvinata3	0	7,05	36,11	29,0 1	0	4,114894	0,8044925	0	0,19550749	0	0,50035
Apulvinata4	0	7,27	29,14	36,8 5	0	5,068776	0,8352221	0	0,16477788	0	0,39776
Apulvinata5	0	5,2	50,26	22,2 8	0	4,284615	0,8107715	0	0,18922853	0	0,64651
Apulvinata6	0	2,86	13,33	10,4 1	0	3,63986	0,7844763	0	0,21552374	0	0,50113
Apulvinata7	0	3,85	39,72	28,7 5	0	7,467532	0,8819018	0	0,11809816	0	0,54923
Apulvinata8	0	5,4	33,88	23,7 6	0	4,4	0,8148148	0	0,18518519	0	0,53744
Apulvinata9	0	16,87	125,49	43,4 1	0	2,573207	0,7201393	0	0,27986065	0	0,67551
Apulvinata10	0	8,1	59,62	42,3 7	0	5,230864	0,8395086	0	0,16049138	0	0,54156
Apulvinata11	0	11,96	48,52	12,9 3	0	1,081104	0,5194857	0	0,48051426	0	0,66095
Apulvinata12	0	4	10,3	10,6 9	0	2,6725	0,7277059	0	0,27229408	0	0,41216
Apulvinata13	0	12,42	28,44	15,7 9	0	1,271337	0,5597306	0	0,44026941	0	0,50203
Apulvinata14	0	5,53	26,88	28,4 7	0	5,148282	0,8373529	0	0,16264706	0	0,44152

	7,92285	26,1								
promedio	0	7	42,175	143	0	3,773521	0,7590229	0	0,24097714	0 0,52835
desvest		5	4,06554	28,250682	11,3			0	0,10464262	0 N/BT
		7		285	0	1,704545	0,1046426	0	0,10464262	0 N/BT

Anexo 3

Datos de saturación hídrica en muestras de humedales andinos dominados por *Plantago rigida*

ZONA DE MUESTREO	MUESTRA	SUB	PESO HUMEDO(g)			PESO SECO(g)			Saturación hídrica gr agua/cm3
			0 -6	6 * 10	0 - 10	0-6	6*10	0-10	
ALTA	M1-1	1	124,88			12,85			1,16697917
		2	129,88			16,48			1,18125
		3	130,62			14,52			1,209375
		4	131,07			17,57			1,18229167
		5	143,86			13,9			1,35375
		6	130,78			14,37			1,21260417
		7	138,8			14,52			1,29458333
		8	127,95			11,68			1,21114583
		9			250,61			40,09	1,31575
		10			302,2			83,5	1,366875
		11			272,73			68,53	1,27625
		12			270,5			51,49	1,3688125
	M1-2	1	118,22			55,62			0,65208333
		2	131,41			49,21			0,85625
		3	103,28			37,02			0,69020833
		4	124,06			59,72			0,67020833
		5	121,79			55,81			0,68729167
		6	110,53			38,8			0,7471875
		7	135,01			70			0,6771875
		8	125,58			60,2			0,68104167
		9		140,43			91,43		0,765625
		10		113,32			75,62		0,5890625
		11		121,71			73,08		0,75984375
		12		118,59			70,33		0,7540625
		13		111,92			66,34		0,7121875
		14		125,08			77,59		0,74203125
		15			161,09			153,58	0,0469375
		16			247,08			130,63	0,7278125
		17			236,07			119,23	0,73025
	M1-3	1	132,98			42,47			0,9428125
		2	121,63			32,16			0,93197917
		3	114,73			26,78			0,91614583
		4	118,54			25,07			0,97364583
		5	115,59			25,72			0,93614583
		6	125,36			36,61			0,92447917
		7	115,79			36,24			0,82864583
		8	109,3			26,83			0,8590625
		9	108,31			22,04			0,89864583
		10	106,57			21,03			0,89104167
		11	111,8			27,55			0,87760417

		12		125,75			60,25		1,0234375
		13		115,95			30,28		1,33859375
		14		114,78			42,89		1,12328125
		15		126,98			49,46		1,21125
		16		116,56			53,27		0,98890625
		17			240			86,75	0,9578125
		18			203,9			68,25	0,8478125
		19			260,97			94,2	1,0423125
		20			224,12			66,04	0,988
promedio									0,94143984
Ds									0,12296982
BAJA	M2-1	1			342,89			103,5	1,4961875
		2			276,14			79,14	1,23125
		3			346,73			101,51	1,532625
		4			360,2			117,72	1,5155
		5	166,58			70,44			1,00145833
		6	165,89			41,37			1,29708333
		7	187,1			54,33			1,38302083
		8	175,4			55,26			1,25145833
		9	168,14			66,89			1,0546875
		10	161,21			46,52			1,1946875
		11	138,9			43,08			0,998125
		12	172			65,99			1,10427083
		13	142,87			37,56			1,09697917
		14	160,38			48,91			1,16114583
		15	156			44,24			1,16416667
		16	159			46,86			1,168125
		17	176,98			55,36			1,266875
		18		186,4			65,62		1,8871875
		19		123,36			38,12		1,331875
		20		166,24			62,44		1,621875
		21		148,56			53,09		1,49171875
		22		138,41			38,35		1,5634375
		23		155,38			49,01		1,66203125
		24		143,71			51,6		1,43921875
		25		131,14			47,13		1,31265625
	M2-2	1	153,41			62,22			0,94989583
		2	153,99			70,45			0,87020833
		3	141,38			56,01			0,88927083
		4	198,75			84,39			1,19125
		5	162,64			78,54			0,87604167
		6	154,8			56,99			1,01885417
		7	167,4			74,13			0,9715625
		8	156			66,6			0,93125
		9	185,33			73,35			1,16645833
		10	189,97			78,43			1,161875
		11		172,29			61,44		1,73203125
		12		148,51			61,13		1,3653125
		13		148,87			71,32		1,21171875
		14		155			60,6		1,475
		15		144,27			69,1		1,17453125

		16			309,11		128,54	1,1285625
		17			323,82		123,78	1,25025
		18			307,86		126,32	1,134625
		19			319,88		125,26	1,216375
	M2-3	1	163,76			65,34		1,02520833
		2	177,16			69,77		1,11864583
		3	173,29			70,6		1,0696875
		4	173,23			72,17		1,05270833
		5	179,3			77,79		1,05739583
		6	193,32			78,07		1,20052083
		7	180,5			73,93		1,11010417
		8	198,17			78,74		1,2440625
		9	157,6			62,83		0,9871875
		10	156,56			63,5		0,969375
		11	159,24			59,91		1,0346875
		12	160,41			63,02		1,01447917
		13		160,7			67,69	1,45328125
		14		160,48			63,59	1,51390625
		15		192,96			72,34	1,8846875
		16		159			67,67	1,42703125
		17		143,42			49,46	1,468125
		18		230,05			82,65	2,303125
		19		193,4			70,39	1,92203125
		20			371,31		148,81	1,390625
		21			359,63		154,59	1,2815
		22			374,08		150,72	1,396
		23			378,16		143,36	1,4675
	Promedio							1,27365065
	Ds							0,27859884
MEDIA	M3-1	1	140,34			23,28		1,46325
		2	145,48			22,67		1,535125
		3	130,71			21,46		1,365625
		4	143,43			25,7		1,471625
		5	122,24			20,94		1,26625
		6	100,8			14,83		1,074625
		7	111,59			18,69		1,16125
		8	143,16			23,3		1,49825
		9		149,56			26,76	1,535
		10		113,8			17,08	1,209
		11		112,8			17,15	1,195625
		12		174,92			26,43	1,856125
	M3-2	1			231,43		32,55	1,243
		2			236,86		32,02	1,28025
		3			236,81		32	1,2800625
		4	170,88			22,31		1,857125
		5	170,36			22,79		1,844625
		6	152,11			19,66		1,655625
		7	126,11			15,9		1,377625
		8	152			21,3		1,63375
		9	127			18,65		1,354375
		10	143,51			16,25		1,59075

		11	167,73			22,9			1,810375
		12	172,58			24,16			1,85525
		13		112,79			17,65		1,18925
		14		124,7			19,8		1,31125
		15		130,47			17,5		1,412125
		16		126,95			17,31		1,3705
		17		120,88			18,45		1,280375
		18		130,54			21,08		1,36825
	M3-3	1			217,95			24,79	1,20725
		2			249,46			28,65	1,3800625
		3			241,99			31,75	1,314
		4			265,65			31,18	1,4654375
		5			216,95			24,23	1,2045
		6			162,02			14,93	0,9193125
		7			173,55			16,91	0,979
		8			235,79			28,45	1,295875
		9			193,07			22,76	1,0644375
		10			210,39			25,84	1,1534375
		11			227,02			20,13	1,2930625
Promedio									1,38104116
Ds									0,23787929