

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL

ECONOMIA HIDRICA EN ROSETAS
JUVENILES DE Espeletia EN
EL PARAMO DESERTICO

Angélica Ariyuri Orozco Acosta

Trabajo presentado ante la Universidad de los Andes como
requisito parcial para optar al grado de MAGISTER
SCIENTIARUM en Ecología Tropical.
Mérida, Marzo 1986.

A la Tata

A Nani y Juan

A Oscar

VEREDICTO

Quienes suscriben integrantes del Jurado designado por el Consejo de la Facultad de Ciencias con fecha, 28-02-86, para conocer y emitir veredicto sobre la Tesis presentada por ANGELICA ARIYURI OROZCO ACOSTA para optar al Título de Magister Scientiarum en Ecología Tropical y que se titula:

"ECONOMIA HIDRICA EN ROSETAS JUVENILES DE Espeletia EN EL PARAMO DESERTICO"

hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: Que hoy, 05-03-86, a las 4pm, nos constituimos como Jurado en el salón de Reuniones del Postgrado de Ecología Tropical y designamos como Presidente del Jurado al Prof. Ernesto Medina. SEGUNDO: A continuación procedimos a discutir el trabajo presentado a nuestra consideración con el fin de decidir si se procedía a su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. TERCERO: A las 5pm, de este mismo día, el Jurado se reunió en el salón del Postgrado de Ecología Tropical y se procedió al acto público de sustentación del Trabajo de Tesis presentado, a requerimiento del Jurado. CUARTO: Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó al aspirante sobre diversos aspectos a que el trabajo se refiere: QUINTO: Seguidamente, el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. SEXTO: Una vez concluido el acto de presentación el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: SE APRUEBA LA TESIS DE MAESTRIA PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACION Y SE RECOMIENDA SU PUBLICACION.

En fe de lo cual firman en Mérida, a los cinco días del mes de marzo de mil novecientos ochenta y seis.


Prof. Aurora Azócar


Prof. Ernesto Medina


Prof. Guillermo Goldstein

EL PRESENTE TRABAJO HA SIDO REALIZADO EN EL
LABORATORIO DE ECOLOGIA VEGETAL DEL DEPARTAMENTO DE
BIOLOGIA. FACULTAD DE CIENCIAS. BAJO LA DIRECCION
DEL Dr. GUILLERMO GOLDSTEIN.

ESTE TRABAJO FUE REALIZADO MEDIANTE SUBSIDIO DEL CONICIT REGIONAL A TRAVES DEL PROYECTO: RELACIONES HIDRICAS Y DINAMICA FOLIAR EN TRES ESPECIES DE Espeletia EN EL PARAMO DESERTICO RESPONSABLE LA AUTORA DE ESTA TESIS Y AL SUBSIDIO OTORGADO POR EL CONSEJO NACIONAL DE INVESTIGACIONES CIENTIFICAS Y TECNOLOGICAS A TRAVES DE LA DIVISION DE PROYECTOS INSTITUCIONALES DE LA DIRECCION DE EDUCACION AL PROGRAMA TITULADO: PROCESOS Y ADAPTACIONES DE PLANTAS DE ECOSISTEMAS TROPICALES CON CLIMAS CONTRASTANTES, RESPONSABLE LA Dra. AURA AZOCAR.

AGRADECIMIENTOS

AL Dr. GUILLERMO GOLDSTEIN, POR SU VALIOSA Y CONSTANTE ORIENTACION DURANTE LA REALIZACION DE ESTE TRABAJO. CON QUIEN HE APRENDIDO A DAR MIS PRIMEROS PASOS EN EL ARDUO TRABAJO DE ARRANCARLE SUS SECRETOS A LA NATURALEZA.

A OSCAR ZABALA, POR COMPARTIR CONMIGO LA MARAVILLOSA EXPERIENCIA DE APRENDER Y SU PACIENCIA EN LA REALIZACION DE LOS PROGRAMAS DE COMPUTACION, QUE PERMITIERON LA RAPIDA EVALUACION Y ANALISIS DE LOS DATOS DE CAMPO Y LABORATORIO.

A ELISAUL RANGEL, QUIERO AGRADECERLE SU INCANSABLE AYUDA, SU INAGOTABLE DISPOSICION Y SU GRAN PREOCUPACION POR EL TRABAJO DE CAMPO.

A MIS COMPANEROS JAIME CAVELIER, MIGUEL MONTILLA Y JOSE RAVENTOS POR SU VALIOSA COLABORACION TANTO EN LAS SALIDAS AL PARAMO, COMO EN LAS DISCUSIONES SOBRE LOS ASPECTOS TEORICOS Y PRACTICOS DE MI TRABAJO.

A DIMAS ACEVEDO, POR LA TRANSCRIPCION DE DATOS AL COMPUTADOR Y SU VALIOSA AYUDA EN EL LABORATORIO.

MI RECONOCIMIENTO A LA Sra. ANA AIDA DE MORENO POR SU EFICIENTE TRABAJO EN LA ELABORACION DE LAS TABLAS, Y A JUDITH DE DUGARTE Y JAIME CAVELIER POR LA ELABORACION DE LOS GRAFICOS.

QUIERO AGRADECER A LOS MIEMBROS DEL GRUPO DE ECOLOGIA VEGETAL Y EN ESPECIAL AL Sr. LUIS NIETO Y DAVID DUGARTE POR SU VALIOSA AYUDA Y COMPANERISMO.

QUIERO EXPRESAR MI MAS SINCERO AGRADECIMIENTO AL POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL POR SU CONSTANTE APOYO LOGISTICO DURANTE LA REALIZACION DE ESTA TESIS.

Y A TODAS AQUELLAS PERSONAS QUE DE UNA U OTRA FORMA, COLABORARON EN LA EXITOSA CULMINACION DE ESTE TRABAJO.

C O N T E N I D O

	PAG.
LISTA DE ABREVIATURAS	i
LISTA DE FIGURAS	ii
LISTA DE TABLAS	iii
LISTA DE APENDICES.	iv
RESUMEN	v
<u>INTRODUCCION.</u>	1
<u>MATERIALES Y METODOS.</u>	4
A. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO.	4
B. DESCRIPCION DE LAS ESPECIES	7
C. ESTUDIOS DE CAMPO	8
1. VARIABLES AMBIENTALES Y MICROCLIMATICAS	8
1.1. HUMEDAD RELATIVA	8
1.2. TEMPERATURA DEL AIRE	10
1.3. TEMPERATURA DEL SUELO.	10
1.4. RADIACION SOLAR.	10
1.5. HUMEDAD DEL SUELO.	11
1.6. PRECIPITACION.	11
2. VARIABLES DE RESPUESTA DE LAS PLANTAS	12
2.1 CONDUCTANCIA ESTOMATICA.	12
2.1.1. DESCRIPCION DEL INSTRUMENTO DE MEDICION	12
2.1.2. CALIBRACION DEL POROMETRO	12
2.1.2.1. CALIBRACION DEL SENSOR DE HUMEDAD VAISALA.	12
2.1.2.2. CALIBRACION DEL FLUJIMETRO DE AREA VARIABLE.	14
2.1.3. CALCULOS.	16
2.1.3.1. FLUJO CORREGIDO.	16
2.1.3.2. DIFERENCIA DE PRESION DE VAPOR HOJA-AIRE	17
2.1.3.3. CONDUCTANCIA ESTOMATICA EN CMS^{-1}	17
2.1.3.4. CONDUCTANCIA ESTOMATICA EN $\text{MOLM}^{-2}\text{S}^{-1}$	17
2.1.3.5. DIFERENCIA DE DENSIDAD DE VAPOR HOJA-AIRE.	18
2.1.3.6. TRANSPIRACION EN $\mu\text{gCM}^{-2}\text{S}^{-1}$	18
2.1.3.7. TRANSPIRACION EN $\mu\text{molM}^{-2}\text{S}^{-1}$	18
2.1.4. DISEÑO EXPERIMENTAL.	18
2.2 TEMPERATURA FOLIAR	19

2.3 POTENCIAL HIDRICO FOLIAR	19
3. EXPERIMENTOS DE MANIPULACION EN EL CAMPO.	19
3.1. RESISTENCIA HIDRAULICA DE LAS RAICES	19
3.2. RIEGO EN LA ESTACION SECA.	20
D. ESTUDIOS DE LABORATORIO	20
1. COMPONENTES DEL POTENCIAL HIDRICO DEL TEJIDO FOLIAR	20
2. EVALUACION DE LA SENSIBILIDAD AL DESECAMIENTO DE LAS HOJAS DE LA ROSETA	25
3. CAPACIDAD	26
3.1 EFICIENCIA DE LOS RESERVORIOS INTERNOS	27
3.2. VOLUMEN DE MEDULA Y AREA FOLIAR.	27
3.3. CAPACIDAD DEL RESERVORIO MEDULAR	27
3.4 CAPACIDAD FOLIAR POR CURVAS PRESION-VOLUMEN.	28
4. POTENCIAL HIDRICO DEL SUELO	28
RESULTADOS.	30
A. VARIABLES AMBIENTALES	30
1. PRECIPITACION	30
2. POTENCIAL HIDRICO Y HUMEDAD DEL SUELO	32
B. RELACIONES HIDRICAS DE LAS ESPECIES EN EL CAMPO	32
1. CURSOS DIARIOS DE VARIABLES MICROCLIMATICAS Y DE RESPUESTA DE LAS PLANTAS	32
1.1. EPOCA HUMEDA	32
1.2. EPOCA SECA	36
1.3. RELACION ENTRE LAS VARIABLES DE RESPUESTA DE LAS PLANTAS	36
1.4. TENDENCIAS ESTACIONALES.	42
2. CURSOS DIARIOS PARA LOS EXPERIMENTOS DE MANIPULACION EN EL CAMPO.	42
2.1. MODIFICACION DE LA RESISTENCIA HIDRAULICA DE LAS RAICES.	42
2.1.1. EPOCA HUMEDA.	42
2.1.2. EPOCA SECA.	45
2.2 RIEGO DURANTE LA EPOCA SECA.	49
C. COMPONENTES DEL POTENCIAL HIDRICO DEL TEJIDO FOLIAR	55
1. CURVAS PRESION-VOLUMEN Y DIAGRAMAS DE HOFFLER	55
1.1. EPOCA HUMEDA	55
1.2. EPOCA SECA	57
1.3 TENDENCIAS ESTACIONALES.	59
D. EVALUACION DE LA SENSIBILIDAD AL DESECAMIENTO DE LAS HOJAS DE LA ROSETA	62
E. CAPACIDAD	62

1. EFICIENCIA DEL RESERVORIO MEDULAR	62
2. CAPACIDAD MEDULAR	62
3. CAPACIDAD FOLIAR.	68
<u>DISCUSION</u>	72
<u>CONCLUSIONES.</u>	86
<u>REFERENCIAS</u>	90

L I S T A D E A B R E V I A T U R A S

R_s	RADIACION SOLAR.
DPV	DIFERENCIA DE PRESION DE VAPOR HOJA-AIRE
T_a	TEMPERATURA DEL AIRE.
T_f	TEMPERATURA FOLIAR.
T_{so}	TEMPERATURA DEL SUELO.
%CHSo	PORCENTAJE DE CONTENIDO DE HUMEDAD DEL SUELO.
%Resat	PORCENTAJE DE RESATURACION.
DSA	DEFICIT DE SATURACION DE AGUA.
HR	HUMEDAD RELATIVA.
K_s	CONDUCTANCIA ESTOMATICA.
E	TRANSPIRACION.
Ψ_t	POTENCIAL TOTAL.
Ψ_f	POTENCIAL HIDRICO FOLIAR.
Ψ_f^{max}	POTENCIAL HIDRICO FOLIAR MAXIMO.
Ψ_f^{min}	POTENCIAL HIDRICO FOLIAR MINIMO.
Ψ_f^{mad}	POTENCIAL HIDRICO FOLIAR DE MADRUGADA.
Ψ_{π}^{100}	POTENCIAL OSMOTICO DE SATURACION.
Ψ_{π}^*	POTENCIAL OSMOTICO EN EL PUNTO DE PERDIDA DE TURGOR.
Ψ_p	POTENCIAL DE TURGOR O DE PRESION.
Ψ_{50}	POTENCIAL DEL AGUA EN EL SUELO.
CRH	CONTENIDO RELATIVO DE HUMEDAD.
CRH*	CONTENIDO RELATIVO DE HUMEDAD EN EL PUNTO DE PERDIDA DE TURGOR.
CRH ^c	CONTENIDO RELATIVO DE HUMEDAD CRITICO.
ϵ	MODULO DE ELASTICIDAD.
CPV	CURVAS PRESION-VOLUMEN

LISTA DE FIGURAS

FIGURA	PAG.
1 MAPA DE UBICACION DEL AREA DE ESTUDIO.	5
2 CLIMADIAGRAMA DE LA ESTACION PICO EL AGUILA.	6
3 ESQUEMA DEL DISPOSITIVO PARA EL TRANSPORTE DE HOJAS ENTRE SITIOS DE TRABAJO.	9
4 ESQUEMA DEL DISPOSITIVO PARA LA CALIBRACION DEL SENSOR DE HUMEDAD.	13
5 ESQUEMA DEL DISPOSITIVO PARA LA CALIBRACION DEL FLUJIMETRO	15
6 SISTEMA DE RIEGO POR GOTEO.	21
7 DIAGRAMA DE UNA CURVA PRESION-VOLUMEN TIPICA	22
8 VARIACION ESTACIONAL DE LA PRECIPITACION EN EL PARAMO LAS CRUCES	31
9 VARIACIONES ESTACIONALES EN EL ψ_{50} EN LOS TRES SITIOS DE ESTUDIO	33
10 CURSOS DIARIOS DE RELACIONES HIDRICAS. OCTUBRE 23, 1984	34
11 CURSOS DIARIOS DE RELACIONES HIDRICAS. FEBRERO 8, 1985	35
12 DIAGRAMA DE DISPERSION ENTRE K_s Y ψ_f	38
13 DIAGRAMA DE DISPERSION ENTRE K_s Y EL DPV	39
14 DIAGRAMA DE DISPERSION ENTRE E Y EL DPV	40
15 DIAGRAMA DE DISPERSION ENTRE EL ψ_f Y E	41
16 CAMBIOS ESTACIONALES EN EL DPV, ψ_f^{\max} Y ψ_f^{\min}	44
17 CURSO DIARIO DEL EXPERIMENTO DE VARIACION DE LA RESISTENCIA HIDRAULICA DE LAS RAICES. OCTUBRE 23, 1984 . . .	46
18 CURSO DIARIO DEL EXPERIMENTO DE VARIACION DE LA RESISTENCIA HIDRAULICA DE LAS RAICES. FEBRERO 8, 1985. . . .	47
19 TEMPERATURA DEL SUELO A 5 CM EN PROFUNDIDAD PARA SUELOS CON MANTAS DE ALUMINIO Y SUELOS CONTROL.	48
20 CURSO DIARIO DE RELACIONES HIDRICAS. MARZO 7, 1985	50
21 CURSO DIARIO DEL EXPERIMENTO DE RIEGO. MARZO 7, 1985	51
22 CURVAS PRESION-VOLUMEN Y DIAGRAMAS DE HOFFLER REPRESENTATIVAS DE LA ESTACION HUMEDA.	56

23	CURVAS PRESION-VOLUMEN Y DIAGRAMAS DE HOFFLER REPRESENTATIVAS DE LA ESTACION SECA.	58
24	VARIACIONES ESTACIONALES DE LOS COMPONENTES DEL ψ_f	60
25	RELACION ENTRE EL ϵ Y ψ_p	61
26	RELACION ENTRE EL DSA Y EL %RESAT. EN <u>E.timotensis</u>	63
27	RELACION ENTRE EL DSA Y EL %RESAT. EN <u>E.spicata</u>	64
28	RELACION ENTRE EL DSA Y EL %RESAT. EN <u>E.moritziana</u>	65
29	VARIACIONES DEL ψ_f EN FUNCION DEL TIEMPO TRANSCURRIDO DESPUES DE CORTAR EL SISTEMA RADICULAR	68
30	CAPACITANCIA POR UNIDAD DE VOLUMEN DE AGUA PRESENTE EN LA HOJA	69
31	CAPACITANCIA POR UNIDAD DE AREA FOLIAR	70
32	VARIACIONES ESTACIONALES DEL ψ_f^{mad} Y EL ψ_p	75
33	VARIACIONES ESTACIONALES DE LA BIOMASA EN PESO SECO DE LAS HOJAS PRODUCIDAS.	77
34	PLANTAS DE <u>E.moritziana</u> MARCHITAS DURANTE EL VERANO.	82
35	MODELO ESQUEMATICO DE LAS RELACIONES HIDRICAS DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS	88
36	MODELO ESQUEMATICO DE LAS CARACTERISTICAS DE LA ECONOMIA HIDRICA Y SU RELACION CON EL HABITAT.	89

LISTA DE TABLAS

TABLA

1	VARIACIONES ESTACIONALES DEL ψ_{50}	37
2	VARIACIONES ESTACIONALES DE K_s Y E	43
3	VARIACIONES ESTACIONALES DE LOS COMPONENTES DEL ψ_f	52-54
4	CAPACIDAD MMEULAR	67
5	CAPACIDAD FOLIAR	71

LISTA DE APENDICES

APENDICE A.	<u>POTENCIALES DEL AGUA EN EL SUELO.</u>	96
TABLA 1.	POTENCIALES Y HUMEDAD DEL SUELO.	97
TABLA 2.	VARIACIONES ESTACIONALES EN EL % DE HUMEDAD DEL SUELO.	98
FIG. 1	CURVAS DE AJUSTE DEL ψ_{50}	99
APENDICE B.	<u>RELACIONES HIDRICAS DE LAS ESPECIES EN EL CAMPO.</u>	100
TABLA 1.	CURSO DIARIO 21/10/84. <u>E.timotensis.</u>	101
TABLA 2.	CURSO DIARIO 21/10/84. <u>E.spicata</u>	102
TABLA 3.	CURSO DIARIO 21/10/84. <u>E.moritziana.</u>	103
TABLA 4.	CURSO DIARIO 09/02/85. <u>E.timotensis.</u>	104
TABLA 5.	CURSO DIARIO 09/02/85. <u>E.spicata</u>	105
TABLA 6.	CURSO DIARIO 09/02/85. <u>E.moritziana.</u>	106
TABLA 7.	CURSO DIARIO 07/03/85. <u>E.timotensis.</u>	107
TABLA 8.	CURSO DIARIO 07/03/85. <u>E.spicata</u>	108
TABLA 9.	CURSO DIARIO 07/03/85. <u>E. moritziana</u>	109
APENDICE C.	<u>EVALUACION DE LA SENSIBILIDAD AL DESECAMIENTO</u>	110
TABLA 1.	CAMBIOS ESTACIONALES EN EL CONTENIDO RELATIVO DE HUMEDAD CRITICO	111
APENDICE D.	<u>EFICIENCIA DE LOS RESERVORIOS INTERNOS.</u>	112
TABLA 1.	RESULTADOS DEL EXPERIMENTO DE LA EFICIENCIA DE LOS RESERVORIOS DESPUES DE CORTAR LAS RAICES.	113
APENDICE E.	<u>ECUACIONES DE AJUSTE ENTRE EL ψ_p Y EL ψ_f.</u>	114
TABLA 1.	ECUACIONES DE AJUSTE PARA <u>E.timotensis</u>	115
TABLA 2.	ECUACIONES DE AJUSTE PARA <u>E.spicata.</u>	116
TABLA 3.	ECUACIONES DE AJUSTE PARA <u>E.moritziana</u>	117
FIG. 1.	CURVAS DE AJUSTE PARA LAS TRES ESPECIES.	118-120
APENDICE F.	<u>ECUACIONES DE AJUSTE ENTRE EL ψ_p Y EL CRH</u>	121
TABLA 1.	ECUACIONES DE AJUSTE PARA <u>E.timotensis</u>	122
TABLA 2.	ECUACIONES DE AJUSTE PARA <u>E.spicata.</u>	123
TABLA 3.	ECUACIONES DE AJUSTE PARA <u>E.moritziana</u>	124
FIG. 1.	CURVAS DE AJUSTE PARA LAS TRES ESPECIES.	125-127

APENDICE G. <u>RELACION ENTRE ϵ Y Ψ_p</u>	128
TABLA 1a. EPOCA HUMEDA	129
TABLA 1b. EPOCA SECA	130

RESUMEN

El objetivo del presente trabajo es el de estudiar los mecanismos de regulación del balance hídrico en individuos juveniles de tres especies de Espeletia, las cuales ocupan habitats contrastantes en el Páramo Desértico. E.timotensis se encuentra sobre laderas y presenta una economía hídrica mas favorable durante el año, E.moritziana que coloniza los afloramientos rocosos está sometida a un mayor déficit hídrico y E.spicata la cual ocupa los fondos de valle presenta una economía hídrica intermedia. En E.moritziana la combinación de ajuste osmótico estacional, paredes celulares rígidas como tambien una mayor tolerancia de las hojas de la roseta al daño por déficit hídrico, le permiten a esta especie ocupar habitats hídricamente inestables como son los afloramientos rocosos. La falta de mecanismos que promuevan el mantenimiento del turgor celular a bajos potenciales hídricos, como tambien una baja tolerancia de las hojas al desecamiento, puede explicar la presencia de E.spicata en lugares hídricamente más favorables como son los fondos de valle. En E.timotensis el mantenimiento del turgor mediante una mayor elasticidad de la pared celular y de potenciales hídricos favorables debido posiblemente a un mecanismo de cierre estomático causado por un potencial foliar crítico, pueden explicar su lento crecimiento, pero no son evidencia para explicar la presencia de ésta especie en las laderas, de hecho E.timotensis tambien puede encontrarse sobre afloramientos rocosos. En los individuos juveniles estudiados, tanto la capacitancia medular como la capacitancia foliar no parecen desempeñar un papel importante en el mantenimiento de una economía hídrica favorable, lo que representa el caso contrario a lo reportado para individuos adultos de las mismas especies.

INTRODUCCION

La sequía es uno de los factores ambientales, que no sólo afecta el crecimiento de las plantas, sino también su sobrevivencia. La sequía causa déficits hídricos que reducen el turgor celular, causando un cierre estomático y una disminución de la expansión y división celular, debido a una reducción del área foliar y de la tasa fotosintética por unidad de área foliar (Kramer, 1980).

Para comprender el por qué ciertas especies sobreviven e inclusive pueden llegar a ser exitosas en habitats donde otras fallan, se necesita conocer la forma en que los procesos fisiológicos son afectados por los diferentes factores ambientales en las fases más vulnerables del ciclo de vida.

A diferencia de la zona alpina templada, el ambiente del Páramo Desértico está caracterizado por fluctuaciones térmicas diarias y temperaturas congelantes frecuentes (Hedberg, 1964; Coe, 1967; Monasterio, 1980; Monasterio y Reyes, 1980). Como consecuencia de éste régimen térmico, el agua no siempre está accesible para cubrir las demandas transpiratorias durante la mayor parte del año y particularmente durante las primeras horas de la mañana, cuando el agua del suelo está congelada o la absorción de agua está impedida como consecuencia de una baja permeabilidad de la membrana de las raíces (Running y Reid, 1980; Kaufmann, 1977; Goldstein, 1981).

En este ambiente hídrico y térmicamente extremo, las rosetas caulescentes gigantes del género Espeletia representan la forma de crecimiento dominante, pudiendo encontrarse hasta los 4600 msnm. Este género, endémico del Páramo Desértico, ha experimentado un intenso proceso de especiación (Cuatrecasas, 1979) el cual continúa en la actualidad, como lo evidencia la continua formación de híbridos.

Las especies de Espeletia son morfológicamente similares, poseen un único tronco recubierto por hojas marcescentes, las cuales aislan al tallo (médula, floema y meristemas laterales) de las bajas temperaturas (Smith, 1979; Goldstein y Meinzer, 1983; Rada et al. 1985) y al mismo tiempo podrían servir para mantener un sistema cerrado en el reciclaje de nutrientes (Monasterio, 1980; Garay, 1981). Las hojas de la roseta poseen una espesa capa de pubescencia que modifica el balance energético aumentando la capa límite y la resistencia a la transferencia de calor latente y convectivo (Meinzer y Goldstein, 1985) La médula en los individuos adultos de E.timotensis parece ser una fuente importante de agua almacenada que ayuda a mantener un balance hídrico favorable (Hedberg, 1964; Goldstein et al., 1984).

Estas características morfológicas han tenido una evolución convergente en las altas montañas tropicales de América y África. Especies de Senecio y Lobelia en África tienen una médula central y las hojas muertas son retenidas alrededor del tallo (Hedberg, 1964; Coe, 1967). Esta evolución convergente de estructuras similares sugieren que estas características morfológicas han evolucionado como una respuesta adaptativa al ambiente de la alta montaña tropical.

En la mayoría de las poblaciones vegetales, las tasas de mortalidad varían con la edad o el tamaño de los individuos, siendo los primeros estadios de desarrollo los más vulnerables del ciclo de vida y la sequía una de las causas principales de mortalidad (Jordan y Nobel, 1981; Solbrig, 1981; Cook, 1979; Smith, 1984; Maruta, 1976; Antonovicks, 1972; Sarukhan, 1980 entre otros).

El ciclo de vida de Espeletia timotensis muestra dos fases de mortalidad. La primera fase ocurre durante los primeros años (plantas de 0-40cm de altura) y la segunda al final del ciclo de vida (Goldstein et al. 1985). Estos dos períodos de mortalidad, probablemente implican, que en cada uno la mortalidad está causada por diferentes factores, debido a que las plantas en cada fase experimentan presiones y riesgos ambientales diferentes.

Los patrones de distribución de las plantas, en parte pueden ser explicados por las características fisiológicas de éstas, como por los requerimientos específicos de cada especie durante las fases tempranas de su establecimiento. En el Páramo Desértico, las especies de Espeletia ocupan habitats muy diferentes, por ejemplo E.moritziana se encuentra sobre afloramientos rocosos donde el suelo se limita a una delgada capa, E.timotensis se encuentra en laderas con suelos pedregosos y muy esqueléticos y E.spicata se encuentra en fondos de valle donde confluyen líneas de drenaje y los suelos son más profundos y orgánicos. La gran similitud morfológica de estas especies y su abundancia en ambientes contrastantes, hace pensar que existen diferencias fisiológicas que le permite a cada especie ocupar un habitat particular, disminuyendo así la competencia.

El objetivo del presente trabajo es el de estudiar los mecanismos de regulación del balance hídrico en individuos juveniles de estas tres especies de Espeletia, las cuales ocupan habitats contrastantes en el Páramo Desértico. Se escogió el estadio juvenil, por ser éste una de las fases críticas del ciclo de vida de Espeletia

Por lo antes mencionado se han formulado los siguientes objetivos específicos.

Objetivos específicos:

1. Comparar las relaciones hídricas de las especies mediante cursos diarios de variables microclimáticas y de respuesta de las plantas durante la época húmeda y la época seca.
2. Caracterizar la magnitud de los componentes del potencial hídrico obtenidos mediante curvas presión-volumen para las tres especies durante la época húmeda y seca.
3. Comparar estos componentes del potencial hídrico:
 - a) entre especies
 - b) entre estaciones
4. Comparar las características de los reservorios internos de agua (hojas y médula) y su relación con el mantenimiento de una economía hídrica favorable.
5. Evaluar la sensibilidad al desecamiento de las hojas de la roseta en las tres especies durante la época húmeda y seca.
6. Comparar las tasas de conductancia y transpiración y los potenciales hídricos foliares de las tres especies en plantas regadas y no regadas durante la estación seca.
7. Evaluar las respuestas de los potenciales hídricos foliares a un aumento de la resistencia hidráulica de las raíces, mediante una disminución de las temperaturas del suelo.

MATERIALES Y METODOS

A. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

El área de estudio está ubicada en la porción Nororiental de la Sierra de la Culata a 3.5 Km de Pico El Aguila (Fig. 1). Esta área es conocida como el páramo de Las Cruces (4200 msnm), un Páramo Desértico caracterizado por una alta frecuencia de ciclos de congelamiento y descongelamiento diario (Monasterio 1979). Las variaciones térmicas diarias son mayores durante la época seca y las heladas son más frecuentes durante este período (Monasterio y Reyes, 1980).

La estación climática más cercana (Pico El Aguila) a 4090 msnm muestra un régimen de precipitación con estacionalidad hídrica anual, siendo el promedio de precipitación en el año 798.2 mm. La estación seca se extiende aproximadamente desde Diciembre hasta Marzo (Fig.2). Como resultado de esta estacionalidad, la radiación solar diaria es mayor durante la época seca. En la estación húmeda hay una espesa cobertura de nubes, neblina frecuente, lluvia y nieve al igual que en el páramo de Mucubají (Azócar y Monasterio 1980; Monasterio y Reyes 1980).

Los aspectos relacionados con la geología, geomorfología y suelos de esta zona han sido documentados por: Schubert 1979, 1972, 1980a, 1980b; Tricart 1970; Malagón 1982 y Pérez, 1984 entre otros.

En el lugar en que se realizó este estudio, se encuentran tres ambientes topográficamente diferentes: laderas, donde predomina E.timotensis; afloramientos rocosos, ocupados por E.moritziana y depresiones o fondos de valles, donde se encuentra E.spicata.

Las laderas tienen una suave pendiente y se caracterizan por tener suelos esqueléticos, arenosos, poco profundos y pedregosos. Las rocas son de diversos tamaños, encontrándose desde bloques delgados hasta guijarros. La roca madre aflora a unos 20 cm en profundidad. A un lado de ésta ladera (aproximadamente 100m) se encuentran afloramientos rocosos, formados por bloques medianos de roca desnuda de color oscuro, fracturables y aguzados. El otro sitio de estudio es una depresión o cubeta donde confluyen líneas de drenaje. Los suelos son más profundos y orgánicos y su superficie está cubierta de plantas en cojín y musgos.

La vegetación del Páramo Desértico consta de dos estratos: el primero formado por individuos adultos de Espeletia entre 3-4 m de altura con un único tronco no ramificado y una roseta terminal. El segundo estrato se encuentra cerca del suelo y

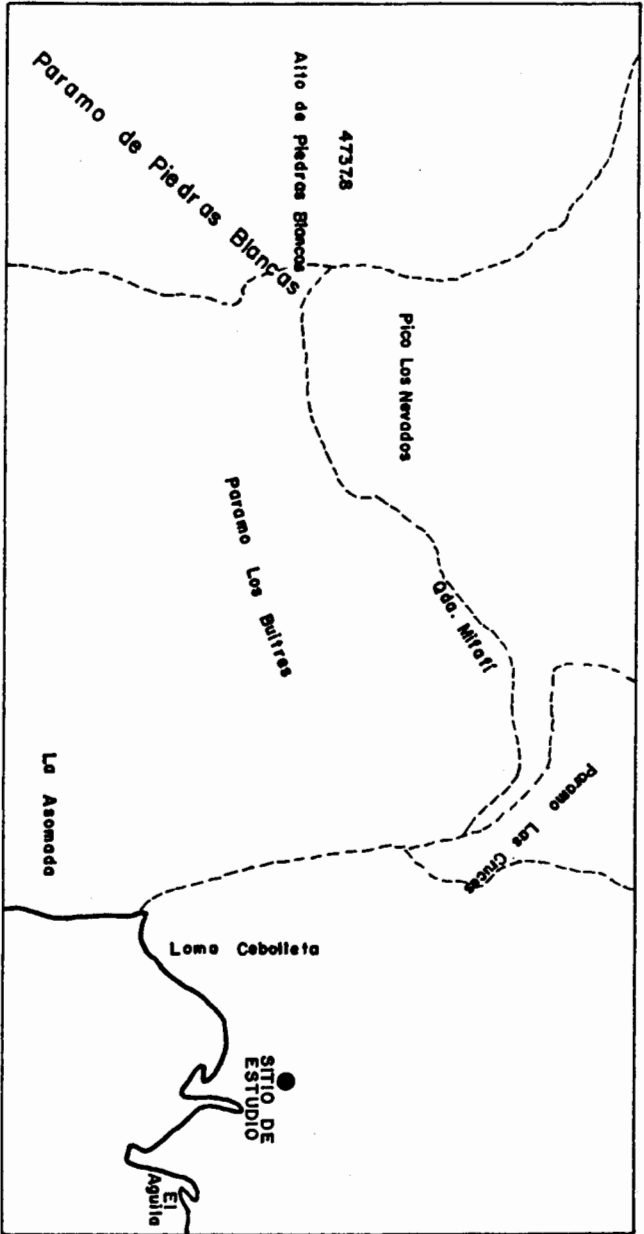


FIG. 1. Mapa de ubicación del área de estudio

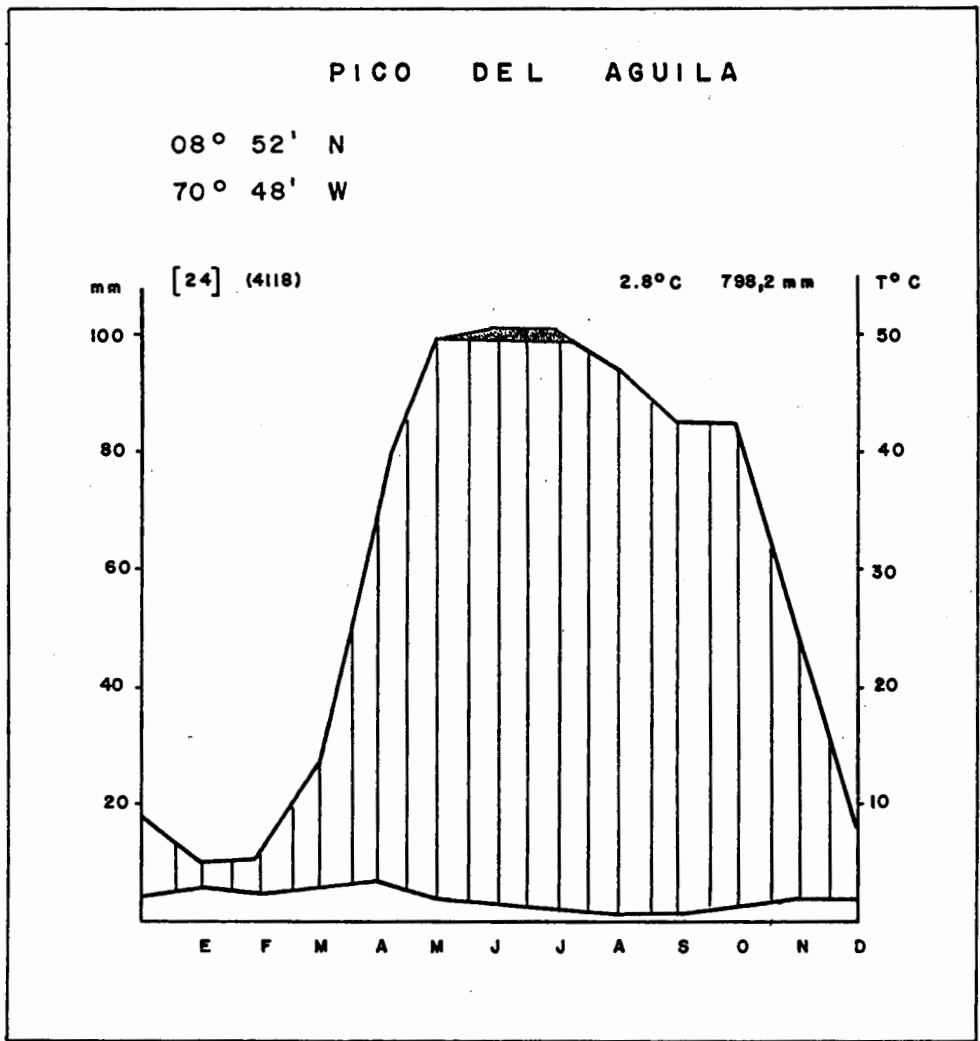


FIG. 2. Climadiagrama de la estación de Pico del Aguila. Registro de 24 años, Tomado de Monasterio, 1980

está formado principalmente por plantas en cojín, gramíneas e individuos juveniles de Espeletia (Monasterio, 1980).

B. DESCRIPCION DE LAS ESPECIES

El estadio juvenil de las plantas es uno de los más críticos del ciclo de vida. Según los estudios realizados en el Páramo Desértico para E.timotensis la mayor mortalidad ocurre en los primeros estadios de desarrollo de los individuos (0-40 cm) (Goldstein et al. 1985), para individuos cuyo diámetro de roseta era inferior a 5 cm, Smith (1984) encontró en un año una mortalidad del 100%. En el caso de las plántulas de E.timotensis y E.spicata, la mortalidad en un año ha sido del 100% en parcelas de observación permanente (Azócar com.per.)

En este estudio se seleccionaron individuos juveniles entre 20 y 25 cm de altura total y un diámetro de roseta de 18-22 cm. Este criterio morfológico de selección de plantas juveniles es similar a los encontrados por Estrada (1983) y Smith (1984). Se consideró importante acotar el rango de tamaño de las plantas para evitar posibles variaciones de las respuestas fisiológicas, causadas por diferencias ontogénicas entre individuos. En E.timotensis la altura de la planta y su edad están linealmente relacionadas (Estrada, 1983), a pesar de que ésta relación no ha sido documentada para las otras especies estudiadas, se asumió la misma relación.

Las plantas juveniles de E.timotensis, E.moritziana, E.spicata son morfológicamente similares. Poseen un tallo muy pequeño (2-7 cm según la especie) recubierto por hojas marcescentes y una roseta terminal que posee en promedio 34 hojas en E.timotensis, 55 hojas en E.moritziana y 66 hojas en E.spicata. El número de hojas de la roseta de E.timotensis no presentó cambios estacionales significativos durante el período de estudio (Sept. 1984-Junio 1985), mientras que el número de las hojas de la roseta de las otras dos especies mostraron una marcada disminución en el verano (época seca).

Sin embargo, el reconocimiento de los juveniles en el campo es relativamente fácil. Las hojas de la roseta de E.timotensis son anchas, gruesas, verde plateado, muy pubescentes y rígidas. Las hojas de E.moritziana son delgadas, finas, amarillas y menos pubescentes que la anterior. Las hojas de E.spicata son similares a las de E.moritziana pero de color verde plateado.

C. ESTUDIOS DE CAMPO

Se realizaron siete cursos diarios de variables microclimáticas (T_a , HR y R_s) y de respuesta de las plantas (K_s , Ψ_f y T_f) durante Septiembre, Octubre y Noviembre de 1984 y Enero, Febrero, Marzo y Abril de 1985. Este período abarca finales y principios de la época húmeda y toda la época seca. Se consideró necesario hacer las mediciones más frecuentes en la estación seca por ser ésta la época de mayores extremos hídricos y térmicos. Se realizaron dos experimentos de manipulación en el campo: Riego durante la época seca y modificación de la resistencia hidráulica de las raíces con mantas de Aluminio en ambos períodos climáticos.

Las mediciones fueron realizadas simultáneamente por 6 personas. Las hojas para potenciales hídricos se enviaban en bolsas de polietileno bien selladas hasta un trailer, mediante el sistema de transporte esquematizado en la Fig. 3.

Para la medición de variables microclimáticas, se instaló una torre de medición en cada uno de los sitios de estudio. Un psicrómetro ventilado y un termopar para temperatura del aire fueron colocados a 50 cm de altura en cada torre. El piránmetro se colocó a 1.5 m en otra torre, ubicada en un lugar intermedio entre los 3 sitios de estudio intensivo.

Tanto las variables microclimáticas como las de respuesta de las plantas, fueron medidas cada hora desde las 7 am hasta las 18 horas. En algunos meses no se pudo medir hasta las 18 horas debido a condiciones ambientales desfavorables.

1. Variabales ambientales y microclimáticas

1.1. Humedad Relativa

La humedad relativa (HR) es una de las variables climáticas generalmente sujeta a diferentes fuentes de error. Las causas de estos errores son principalmente: 1) uso de instrumentos poco precisos como los psicrómetros ventilados, ya sea por imprecisión en la lectura del psicrómetro o por un buen mantenimiento de los mismos. 2) uso de tablas de interpolación y 3) no hacer las correcciones requeridas por variación de la HR debido a la altitud.

El primer error puede minimizarse manteniendo limpias las muselinas, asegurando una buena ventilación del psicrómetro y protegiendo los termómetros de la radiación directa. Para las correcciones por altitud se utilizaron tablas especiales, las

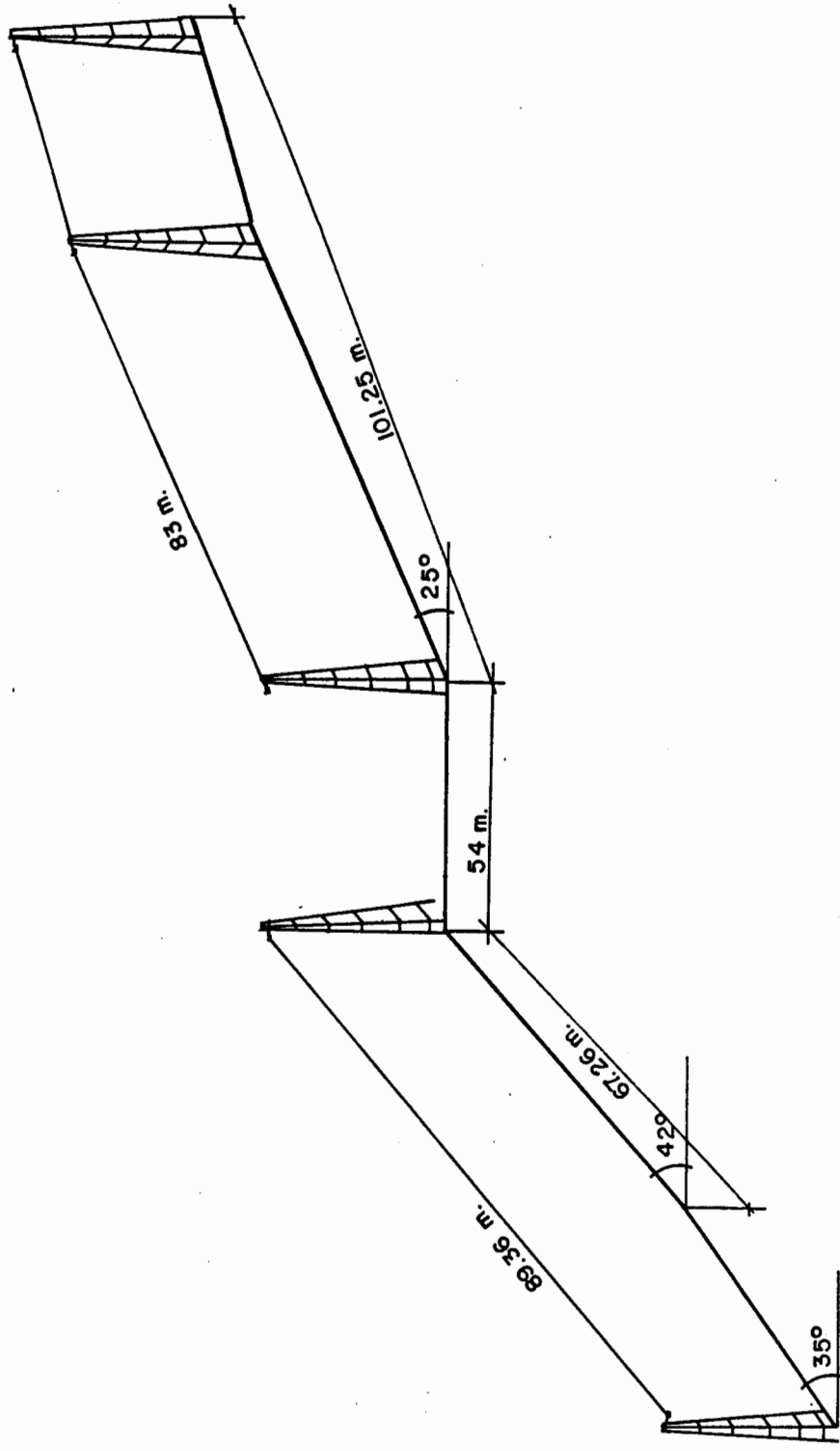


FIG. 3. Esquema del sistema implementado para el transporte de hojas entre sitios de estudio

cuales dan las correcciones que hay que aplicar a la HR debido a las variaciones altitudinales de la presión atmosférica.

En cada uno de los 3 sitios de estudio se colocó un psicrómetro ventilado tipo Assmann. Con las lecturas del bulbo seco y el bulbo húmedo, se buscó el valor de la HR para estaciones a más de 200msnm (Tablas Psicrométricas de la Comandancia General de la Aviación).

1.2. Temperatura del aire

Se construyeron termopares con cable de cobre-constantan (calibre 36), unidos a una extensión de 1m del mismo material pero de calibre 24. Como unión de referencia, se utilizó un compensador electrónico OMEGA MCJ. Las lecturas en milivoltios se hicieron con un microvoltímetro digital DATA PRECISION CORP. (modelo 258). Asumiendo una relación lineal entre temperatura y milivoltios, estos se convirtieron a grados Centígrados mediante la siguiente ecuación:

$$^{\circ}\text{C} = 24.8821 * \text{mV} + 0.2240$$

Se colocó una termocupla sombreada, a 50 cm en cada torre de medición.

1.3. Temperatura del suelo

Se colocaron 6 termopares a aproximadamente 7.5 cm de profundidad y a 10 cm de la base de la planta. Tres termopares se instalaron en dos plantas control de cada especie y otros tres fueron colocados en dos plantas experimentales. Estas mediciones se efectuaron en el mes de Febrero cuando se realizó el experimento de variación de la resistencia hidráulica de las raíces.

1.4. Radiación Solar

Se midió radiación solar global (R_s), con un piranómetro LI-COR (modelo LI-200S), conectado a un integrador LI-COR (modelo LI-500). El cálculo de radiación solar global se hizo mediante la ecuación:

$$R_s (\text{Wm}^{-2}) = N^{\circ} \text{ impulsos} / 0.1896 * 60 \text{min} / t (\text{min})$$

El sensor se colocó en un lugar intermedio entre los sitios de medición.

1.5. Humedad del suelo

Las muestras se tomaron a dos niveles de enraizamiento. Para determinar estos niveles, se cortó una circunferencia de suelo alrededor de una planta de E.spicata. Dicha circunferencia, tenía 1m de diámetro y 25 cm de profundidad. Esta planta con suelo, se transportó al Laboratorio, donde se observaron 2 niveles de enraizamiento. El primero a -7.5 cm formado por raíces finas y medianas poco lignificadas y el segundo a -15 cm, formado por raíces gruesas, largas y muy lignificadas. Para las otras dos especies este procedimiento se efectuó en el campo. Las raíces de E.timotensis presentaron los estratos de enraizamiento antes mencionados. El sistema radicular de E.moritziana se encuentra adherido a los intersticios de los afloramientos rocosos, debajo de estos, existe una capa poco profunda de suelo, constituido en parte por materia orgánica y raicillas.

En los lugares ocupados por E.spicata y E.timotensis, se tomaron 3 muestras de suelo a 10 cm de la base de las plantas para cada profundidad. Debajo de los afloramientos rocosos se tomaron 3 muestras de suelo. Todas las muestras se colocaron en cajas metálicas bien selladas y recogidas el mismo día en que se realizaban los cursos diarios.

1.6. Precipitación

En un lugar poco visible sobre los afloramientos rocosos del sitio de estudio, se colocó un recipiente al cual se le agregó una capa de aceite de 0.5 ml. Una vez al mes desde Septiembre 1984 hasta Abril 1985, se midió con un cilindro graduado la cantidad de agua que cayó en ése intervalo de tiempo. Los cálculos de precipitación se realizaron mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Area recipiente} = r^2$$

$$\text{Precip. (mm)} = \text{lluvia (cm}^3\text{)} / \text{area recip. (cm}^2\text{)} * 10$$

$$\text{Precip. mensual} = \text{Precip. (mm)} / \text{intervalo} * 30$$

2. Variables de Respuesta de las Plantas

2.1. Conductancia estomática.

2.1.1. Descripción del instrumento de medición

Las mediciones se realizaron utilizando dos porómetros de difusión de estado estable, contruidos en el laboratorio de Ecofisiología del Grupo de Ecología Vegetal. El sensor de humedad relativa y temperatura de la cámara del porómetro es un Vaisala modelo HMI 14 (Helsinki, Finlandia). El sensor de humedad es un capacitor de lámina delgada, cuya capacidad depende de la cantidad de agua absorbida por el material dieléctrico del sensor. La resistencia de éste es función de la humedad a la cual está expuesto. El sensor de temperatura es un termistor. El flujo de aire seco se mide con un flujímetro de área variable Cole-Palmer Instrument Co (Chicago, Illinois).

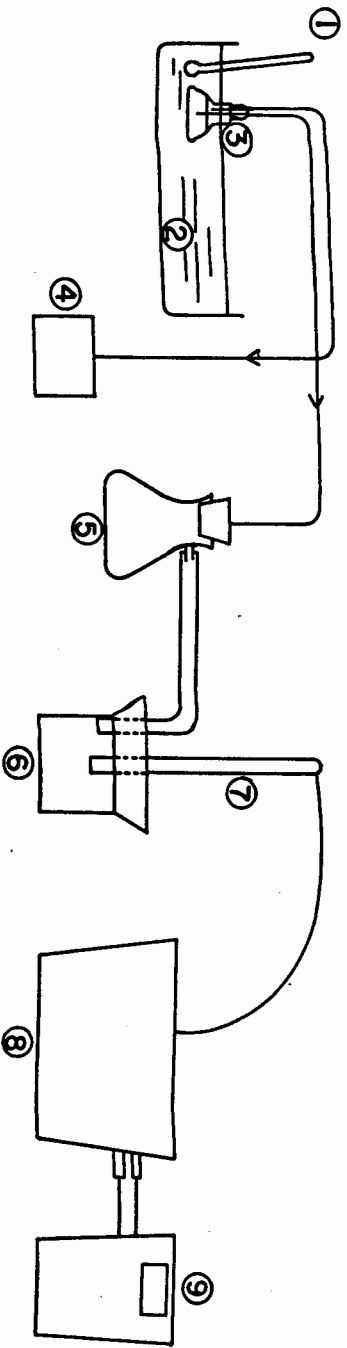
En este tipo de porómetro se introduce una porción de la hoja en una cámara que contiene a el sensor de humedad y un ventilador. Antes de hacer una medición de resistencia difusiva se abre la cámara para medir la humedad ambiente y equilibrarla con ésta. Una vez introducida la hoja en la cámara, la humedad empieza a aumentar. Este aumento se compensa con un flujo de aire seco controlado por la válvula micrométrica del flujímetro, hasta que la humedad se mantenga estable en un punto cercano a la humedad ambiente antes medida. Este punto de balance o punto nulo representa condiciones de estado estable entre el aire seco del flujímetro y el aire húmedo proveniente de la hoja.

2.1.2. Calibración del porómetro.

Mensualmente antes de una salida de campo se realizó una calibración del sensor de humedad en el laboratorio. El flujímetro de ambos porómetros se calibró una sola vez a 4118m (Pico El Aguila).

2.1.2.1. Calibración del sensor de humedad Vaisala.

El objetivo de esta calibración fué el de comparar la humedad relativa del sensor con la humedad calculada para diferentes temperaturas. La Fig.4 muestra el dispositivo necesario para la calibración. A continuación se enumeran los pasos del procedimiento a seguir:



- ① TERMOMETRO
- ② BAÑO DE MARIA
- ③ FIOLA CON 2 CONECCIONES
- ④ BOMBA DE ACUARIO
- ⑤ TRAMPA DE AGUA

- ⑥ ENVASE BIEN SELLADO
- ⑦ SENSOR VAISALA
- ⑧ FUENTE DEL VAISALA
- ⑨ MICROVOLTMETRO

FIG. 4. Esquema del dispositivo para calibración del sensor de humedad Vaisala

1. La temperatura del baño se varía en pasos de 5 °C, desde 20 °C hasta 5 °C.
2. Se prende la bomba de aire.
3. El baño de maría se prende y se deja estabilizar a unos 20 °C. Una vez estabilizado se toma la temperatura del mismo.
4. Se mide la temperatura del aire, utilizando el termistor del Vaisala.
5. Se toma la lectura de humedad relativa del sensor.
6. Se calcula la humedad relativa mediante la siguiente fórmula:

$$HR_{calculada} = p/p_0$$

Donde:

p = densidad de vapor de agua para cada temperatura del baño en g/m³,

p_0 = densidad de vapor de agua para la temperatura del aire.

7. Si la diferencia entre HR_{sensor} y HR_{calculada} para cada temperatura es mayor a 5%, siga al paso 8, si es menor termine la calibración.
8. Cuidadosamente desartornille la rejilla plástica que protege al sensor y renuévala.
9. Saque lentamente del tubo metálico parte del circuito del sensor.
10. En un lado de la tarjeta impresa hay un potenciómetro (tornillo) blanco, al otro lado encontrará otro potenciómetro metálico. El primero calibra el extremo húmedo y el segundo el extremo seco.
11. Cuando la HR medida es más alta que la calculada, mueva ligeramente el potenciómetro blanco (hasta aproximarse a la HR calculada). No debe darle la vuelta completa, utilice un destronillador con mango plástico para evitar un cortocircuito
12. Para HR baja repita lo anterior pero con el potenciómetro seco.

Los ajustes para HR alta y baja no son independientes, el movimiento de uno afecta al otro. Si el sensor está muy descalibrado, debe repetir varias veces los pasos 11-12, para las mismas temperaturas del baño usadas; hasta que la HR que registra el sensor sea igual a la calculada o con una diferencia entre estas no mayor del 5%.

2.1.2.2. Calibración del flujímetro.

El objetivo de la calibración fue el de hacer los ajustes necesarios para compensar el aumento del flujo a mayor altitud, debido a una disminución de la presión atmosférica. La Fig.5 muestra el dispositivo necesario para la calibración del flujímetro. Asegurese que una vez montado el sistema no existe

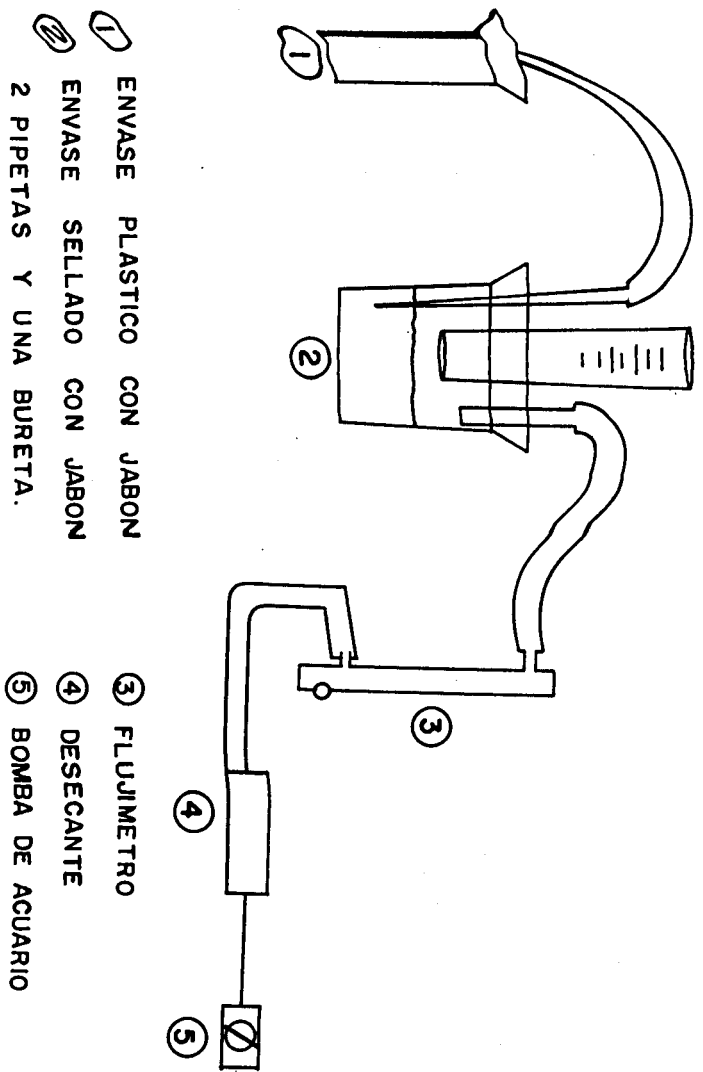


FIG. 5. Esquema del dispositivo para calibración del flujímetro

escape alguno. Los pasos a seguir para la calibración se describen a continuación:

1. Se llena el recipiente 1 y 2 con un jabón poco espumoso. El nivel del segundo debe estar a unos pocos mm del extremo de la bureta.
2. Prenda la bomba de aire y gradúe el flujímetro a una lectura de 20.
3. Apriete el recipiente 1 haciendo pasar líquido al 2 hasta eliminar burbujas.
4. Fije un volúmen de 10cm^3 en la bureta.
5. Presione el envase 1 hasta que el líquido del 2 entre en contacto con el extremo de la bureta, suelte el envase 1 lentamente hasta que se forme una burbuja de jabón en la bureta.
6. Con un cronómetro tome el tiempo que transcurre para que una burbuja recorra 10cm^3 , para diferentes flujos. Tome unas 3 réplicas para cada flujo.
7. Transforme las lecturas a flujo, mediante la ecuación:

$$F = A/B$$

Donde:

A = volúmen de recorrido de la burbuja (10cm^3)

B = tiempo en segundos que tarda la burbuja en recorrer A.

2.1.3. Cálculos

Para facilitar los cálculos de conductancia estomática (Ks) y transpiración (E), se elaboró un programa en Basic (Zabala y Orozco, 1985) que calcula:

- a) Flujo corregido según el lugar de trabajo. (altura sobre el nivel del mar)
- b) Ks en cm s^{-1} y $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
- c) Transpiración en $\mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.
- d) Diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) en KPa.

A continuación se muestran las ecuaciones utilizadas en éste programa:

2.1.3.1. Flujo corregido (Fc)

$$F_c = V_l \pm e^{V_2} \pm F_a$$

Donde:

V1 y V2 = calibración del flujímetro a 4118m y 1600m respectivamente

Fa = flujo arbitrario del flujímetro.

2.1.3.2. Diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV). Según Campbell 1977.

$$PVSTf \text{ (KPa)} = e^{52.57633 - (6790.4985/Tf + 273) - 5.02808 \ln (Tf + 273)}$$

$$PVSTa \text{ (KPa)} = e^{52.57633 - (6790.4985/Ta + 273) - 5.02808 \ln (Ta + 273)}$$

$$PVTa \text{ (KPa)} = SVTa * HR \text{ (psicrómetro) } / 100$$

$$DPV \text{ (KPa)} = PVSTf - PVTa$$

Donde:

PVSTf = presión de vapor saturado a una temperatura foliar dada.

PVSTa = presión de vapor saturado a una temperatura del aire dada.

PVTa = presión de vapor de la temperatura del aire.

DPV = diferencia de presión de vapor hoja-aire.

2.1.3.3. Conductancia estomática en cm s^{-1} .

Asumiendo condiciones isotérmicas dentro de la cámara:

$$R = ((100/HR) - 1) A/Fc$$

$$Ks = 1/R$$

Donde:

R = resistencia difusiva

HR = humedad relativa de la cámara del porómetro

A = área de la abertura de la cámara (cm^2)

Fc = flujo corregido $\text{cm}^3 \text{ s}^{-1}$

Ks = conductancia estomática cm s^{-1}

2.1.3.4. Conductancia estomática en $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. (Según Korner, 1983)

$$Ks \text{ (mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}) = Ks \text{ (cm s}^{-1}) * P \text{ (mbar) } / 8.31 (273 + Tf)$$

Donde:

K_s = conductancia estomática

P = presión atmosférica en el sitio de trabajo

T_f = temperatura foliar

2.1.3.5. Diferencia de densidad de vapor de agua hoja-aire (DDV)

$$DDV = DVST_f - DV_{Ta}$$

$$DVST_f = PVST_f / 4.62 \times 10^{-4} (T_f + 273)$$

$$DV_{Ta} = PVT_a / 4.62 \times 10^{-4} (T_a + 273)$$

$$P = 4.62 \times 10^{-4} pVT$$

En esta ecuación se relaciona la presión de vapor de agua con la densidad del vapor de agua, mediante la ley de los gases ideales.

Donde

DDV = diferencia de densidad de vapor de agua hoja-aire gm^{-3}

DVST_f = densidad de vapor saturado a una temperatura foliar dada

DV_{Ta} = densidad de vapor a una temperatura del aire dada

P = presión de vapor de agua en KPa

p_v = densidad de vapor de agua en gm^{-3}

T = temp. aire en K

2.1.3.6. Transpiración (E) en $\mu gm^{-2} s^{-1}$

La transformación de unidades del DDV en (gm^{-3}) a (μgcm^{-3}) es equivalente.

$$E (\mu gcm^{-2} s^{-1}) = DDV (\mu gcm^{-3}) \times K_s (cms^{-1}) \quad (15)$$

2.1.3.7. Transpiración (E) en $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ (Según Nobel, 1974)

$$E (\mu mol m^{-2} s^{-1}) = E (\mu gcm^{-2} s^{-1}) \times 555 \quad (16)$$

2.1.4. Diseño Experimental.

Se hicieron mediciones de conductancia estomática para las tres especies estudiadas, desde Septiembre 1984 hasta Abril 1985. Estas se realizaron simultáneamente en los tres sitios de trabajo utilizando 2 porómetros. Para cada especie se seleccionaron dos individuos diferentes cada mes. En cada una de estas, se midió la conductancia estomática en la cara abaxial de 2 hojas

adultas de la misma exposición. Las mediciones se efectuaron cada hora desde las 7 am hasta las 18 horas.

2.2. Temperatura Foliar

Se utilizaron termopares del tipo descrito en la sección "variables microclimáticas". La unión de medición se colocó en el envés de la hoja. Se instalaron termopares en 3 hojas adultas de la misma exposición en las 2 plantas utilizadas para las mediciones de conductancia estomática.

2.3. Potencial Hídrico

Se midió potencial hídrico foliar con una bomba de presión. Para estas mediciones se seleccionaron en Septiembre de 1984, 21 plantas entre 20 y 25 cm de altura total. En cada curso diario se marcaron 7 de las 21 plantas. Este procedimiento se utilizó no sólo para evitar una destrucción masiva de individuos juveniles, sino también para tener una muestra representativa de las variaciones diarias en el potencial hídrico.

Cada hora se cortaron 2 hojas de la misma exposición y grado de desarrollo de una de las 7 plantas. Para poder insertar la hoja en la cámara de medición, se le cortó a cada hoja 2 cm de lámina alrededor de la nervadura central. La presión dentro de la cámara se aumentó lentamente, regulando el paso de Nitrógeno.

3. Experimentos de manipulación en el campo

3.1. Resistencia Hidráulica de las Raíces

El objetivo de estos experimentos fué el de aumentar la resistencia hidráulica de las raíces, mediante una disminución de la temperatura del suelo usando mantas de Aluminio. Se seleccionaron 18 plantas (6 por especie). Dos plantas se usaron para medir conductancia, temperatura foliar y temperatura del suelo a 7.5 cm de profundidad (estas últimas sólo se colocaron en la medición de la época seca). Las 4 plantas restantes se emplearon para medir potenciales hídricos. En la madrugada (5 am) se colocó una manta de Aluminio de 1m² alrededor de cada planta. Las mediciones se efectuaron cada hora desde las 7 am hasta las 13 horas.

3.2. Riego

En la estación seca se realizó en el campo un experimento de riego continuo durante 23 días en 21 plantas (7 en cada sitio de estudio). Se implementó el sistema de riego por goteo, utilizando equipos de suero conectados a envases plásticos de 30 litros, colocados sobre bases metálicas (Fig.6). Cada equipo de suero suministraba aproximadamente 2 ml de agua por minuto a cada planta. Los envases fueron recargados cada 5 días. Se midió potencial hídrico foliar cada hora desde las 7 am hasta las 13 horas el 07/03/85. Se siguió el método antes descrito para potenciales hídricos.

D. ESTUDIOS DE LABORATORIO

1. Componentes del Potencial Hídrico del Tejido Foliar

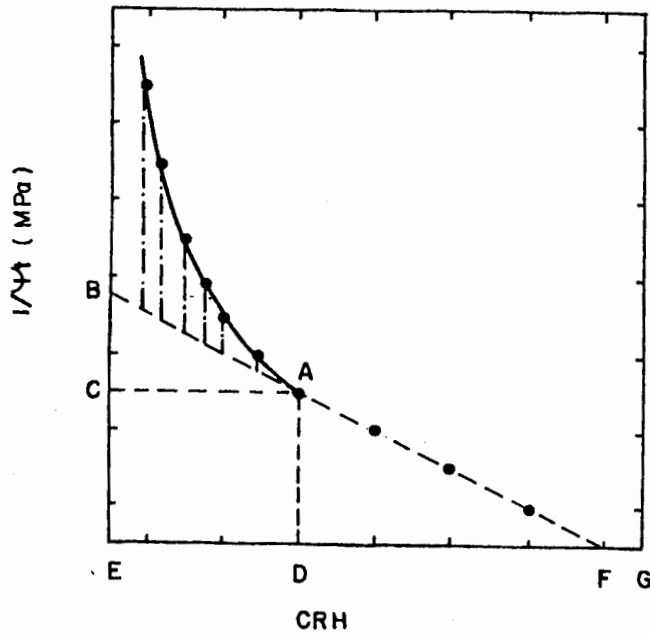
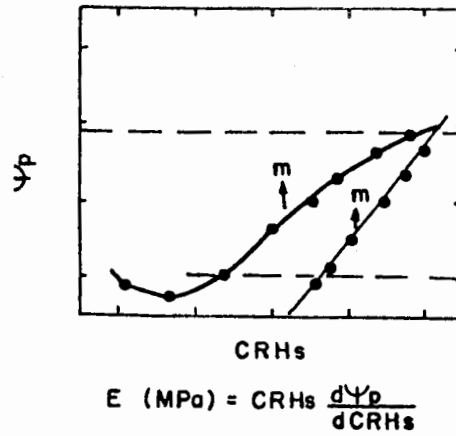
Los componentes del potencial hídrico foliar: potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^*), contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor (CRH^{*}), potencial de turgor (Ψ_p) y módulo de elasticidad (ϵ), se analizaron mediante el método de curvas presión-volumen (CPV) propuesto por Tyree y Hammel (1972).

Una curva presión volumen tiene dos fases: Una fase curvilínea (exponencial negativa) que corresponde a una rápida disminución del Ψ_t a pequeñas pérdidas de agua (expresado en volumen, peso o contenido relativo de humedad) y una fase lineal donde la muestra pierde gran cantidad de agua a pequeñas disminuciones de Ψ_t . Los puntos en la fase lineal se ajustan a la ecuación de la recta ($1/\Psi_t = a + b \text{ (CRH)}$). (Fig. 7).

Debido a que la estimación de los componentes del potencial hídrico foliar depende de la exactitud de la regresión lineal, es de suma importancia la selección objetiva de estos puntos. Existen dos problemas importantes en ésta selección: El primero es la escogencia del punto de pérdida de turgor (TLP) y el segundo es la eliminación de aquellos puntos que corresponden a mediciones del material, después de haber ocurrido daño por déficit hídrico. La escogencia subjetiva del primero que se debe principalmente a la falta de puntos en la zona del TLP no es de fácil solución. Para resolver este problema se podría, encontrar una función matemática (incluyendo todas las réplicas) que simule tanto la fase curvilínea como la fase lineal de CPV de diferentes especies, similar a las propuestas por Sinclair y Venables (1983); Jane y



FIG. 6. Fotografia del sistema de riego utilizado.



- A = Punto de pérdida de turgor (TLP)
- B = Inverso del potencial osmótico en el TLP ($1/\Psi_\pi^0$)
- C = Inverso del potencial osmótico de saturación ($1/\Psi_\pi^{100}$)
- D = Contenido relativo de humedad en el TLP (CRH^0)
- EF = Contenido de agua simplásmica (CRHs) o volumen de agua simplásmica (V_0)
- EG = Contenido relativo de humedad total \hat{O} volumen total (V_T)
- FG = Contenido relativo de agua apoplásmica
- .- = Potencial de turgor ($\Psi_p = \Psi_\pi^{100} - \Psi_T$)
- E = Módulo de elasticidad

FIG. 7. Diagrama de una curva presión-volumen típica.

Green (1983). De esta manera se seleccionaría el punto de pérdida de turgor con un criterio objetivo (el TLP es aquel punto donde el Ψ_p es igual a cero o aproximado a 0.01 MPa).

La eliminación de aquellos puntos donde ya ha ocurrido daño por sequía es menos problemático y se pueden seguir varios criterios objetivos: 1) Eliminar los puntos por debajo de un CRH de 0.5 (Kyriakopoulos y Richter, 1981), 2) La transformación tipo I (Ψ_t vs $1/\text{CRH}$) mediante la cual se pueden detectar aquellos puntos que se desvían de la fase lineal (Tyree y Richter, 1982) y 3) Hacer un experimento de evaluación del daño por desecamiento. Con los resultados de éste experimento se determina el CRH crítico (el CRH por debajo del cual el tejido no alcanza una resaturación del 90%).

Con el programa de curvas presión-volumen (CPV) (Zabala y Orozco, 1985) se determinó por prueba y error el TLP para cada réplica; hasta llegar a un Ψ_p tan cercano a cero como fuese posible con los datos experimentales de CPV. Para la eliminación de aquellos puntos donde ya había ocurrido daño por sequía se tomó el criterio arbitrario de CRH del 40%. Aunque se realizó el experimento de evaluación del daño por déficit hídrico si se seguía este criterio no quedaban puntos suficientes en la fase lineal para hacer una buena regresión.

1.1 Procedimiento

El mismo día en que se realizaban los cursos diarios, se cortaban 4 hojas de cada una de las especies estudiadas, las cuales se introducían en un recipiente con agua y se recortaban dentro de éste, para prevenir la formación de burbujas de aire dentro del xilema. Las hojas se cubrían con bolsas de polietileno para evitar pérdidas de agua por transpiración y se trasladaban al laboratorio donde se mantenían en una cámara de crecimiento a 4 °C durante 24 horas (48 horas en la época seca), para permitir una completa saturación.

Después de transcurrido el período de saturación, estas hojas se utilizaron para realizar las CPV. Se hicieron CPV preliminares debido a la dificultad de distinguir entre la salida del agua del xilema y la salida de la resina. Aunque la resina se encuentra en vasos resiníferos y por lo tanto no está sometida a presión, ésta continúa saliendo junto con el agua durante las primeras mediciones. Este problema se resolvió con la ayuda de una lámpara.

Para efectuar las mediciones se siguió el procedimiento que se describe a continuación:

Se corta el extremo sumergido de la hoja y este se seca con una toalla para eliminar el exceso de agua tanto del extremo cortado como de la superficie foliar. Se cortan unos 2 cm de lámina alrededor de la nervadura central y se inserta en un tapón de goma. Inmediatamente se pesa la hoja para determinar su peso saturado; luego se coloca en la cámara de presión y el extremo cortado se observa a través de un microscopio montado directamente sobre la cámara. La presión se aumenta lentamente y cuando sale la gota de agua se toma la lectura del manómetro, esta lectura corresponde al potencial hídrico foliar o potencial total. La presión se disminuye lentamente para evitar daño al tejido foliar. La hoja se saca de la cámara y se deja transpirar libremente acercándole una lámpara de 100W para acelerar las pérdidas de agua por transpiración. Antes de cada medición se toma el peso fresco de la muestra en una balanza Mettler (modelo PN 163) con una precisión de 0.001 g.

Este procedimiento se realiza hasta obtener aproximadamente 9-11 mediciones durante el día. Debido a que las hojas de Espeletia pierden agua lentamente, se dejaban durante la noche en bolsas de polietileno herméticas y se continuaban las mediciones al siguiente día. Las hojas se secan a 75 °C durante 48 horas, en una estufa Blue M (modelo OV-18A) y luego se pesan para obtener el peso seco.

1.2 Cálculos

Con los datos obtenidos se grafica la relación entre el contenido relativo de humedad (CRH) y el inverso del potencial hídrico ($1/\Psi_t$). Tanto los gráficos de las CPV y Diagramas de Hoffer como los cálculos de los diferentes componentes, se realizaron con el programa de CPV. Las variaciones de los componentes del Ψ_f fueron analizadas utilizando dos tests estadísticos no paramétricos. Se aplicó el Test de U de Mann-Whitney (Sokal y Rohlf, 1979) para conocer si las diferencias entre los promedios de los componentes del Ψ_f para cada mes/especie fueron significativas. El Test de Kruskal-Wallis (Siegel, 1970), se utilizó para comparar los promedios de los componentes del Ψ_t entre especies. Todos los tests se realizaron a un nivel de significancia del 5%.

El módulo de elasticidad se calculó con la ecuación propuesta por Tyree (1981), pues esta ecuación no asume idealidad del Ψ_w , ni asume necesariamente una relación lineal entre el Ψ_p y el CRH^o.

$$E = d\Psi_p/dCRHs * CRHs$$

Donde:

$d\Psi_p$ = derivada del potencial de turgor

$dCRHs$ = derivada del contenido relativo de humedad del simplasma

Se graficaron todos los valores de las réplicas para una misma fecha y para cada especie. Los puntos de la relación Ψ_p vs CRHs, se ajustaron a una regresión de orden 3 (Apéndice F), calculándose las pendientes ($d\Psi_p/dCRHs$) a intervalos de 0.2% CRHs hasta un $d\Psi_p$ de 0.001 MPa. Luego se calculó el promedio de estas pendientes para obtener el módulo de elasticidad promedio (ϵ) para cada fecha y especie.

La inclinación de la pendiente de la relación Ψ_p vs CRHs es una medida de la elasticidad o rigidez de la pared celular. Los valores absolutos (Ψ_f y CRH) obtenidos mediante curvas presión volumen varían entre especies y se ve reflejado en los valores de ϵ . Hasta ahora ϵ no está estandarizado para un rango de valores (por ejemplo entre 0 y 1) que permita una mejor comparación entre especies.

El potencial de turgor (Ψ_p) se obtuvo a partir de la fase exponencial de la CPV. Para calcular el Ψ_p de los potenciales foliares medidos en el campo, se graficó la relación Ψ_p vs Ψ_f para cada fecha de CPV correspondiente a los cursos diarios. Los puntos de ésta relación se ajustaron a una regresión de orden 2 (Apéndice E) y por interpolación de los potenciales hídricos observados en el campo, se estimó el Ψ_p .

2. Evaluación de la Sensibilidad al Desecamiento

Para evaluar la sensibilidad de la roseta a los cambios en el contenido de agua del tejido foliar, se utilizó el método de Slavik (1974) que consiste brevemente en lo siguiente:

Se cortaron 70 hojas adultas provenientes de unos 10 individuos de cada una de las especies estudiadas. Las hojas se recortaron bajo agua, se cubrieron con una bolsa de polietileno y se dejaron saturar durante 24 horas

en una cámara de crecimiento a 4 °C. Una vez transcurrido el tiempo de saturación las hojas se sacaron del recipiente, rápidamente se secaron con una toalla, se les recortó el extremo sumergido y este extremo cortado se apretó ligeramente para eliminar el exceso de agua. Se tomó el peso de saturación (P_{sat}) con una balanza Mettler (modelo PN 163). Sobre una mesa iluminada con 4 lámparas de 100W se colocaron las hojas, las cuales se dejaron deshidratar a diferentes intervalos de tiempo (5min a 60 horas). Transcurrido el tiempo de desecamiento se les tomó el peso fresco (P_{fco}) y se colocaron en frascos con 15 ml de agua. Se cubrieron con bolsas de polietileno y se dejaron resaturar durante 24 horas. Las hojas se secaron con una toalla, presionando de nuevo el extremo sumergido. Se pesaron para obtener el peso de resaturación (P_{resat}) y se secaron en la estufa a 75 °C durante 48 horas (tiempo determinado para obtener peso constante) para peso seco.

Se calculó el CRH, el déficit de saturación de agua (DSA) y el % de resaturación (%resat) mediante las siguientes formulas:

$$CRH\% = \frac{P_{fco} - P_{sec}}{P_{sat} - P_{sec}} * 100$$

$$DSA\% = 1 - CRH$$

$$\%RESAT = 100 - \frac{P_{sat} - P_{resat}}{P_{sat} - P_{sec}} * 100$$

Los resultados se graficaron como % de resaturación (abscisa) y CRH y DSA en las ordenadas. El CRH crítico se obtuvo proyectando el punto de 90% de resaturación (o donde el peso de la hoja resaturada es 10% menos que el peso saturado. (Oppenheimer, 1963) a una regresión lineal realizada con los puntos de la segunda fase de la relación. Este experimento se realizó en la estación húmeda y seca.

3. Capacidad

El objetivo de estos experimentos fué el de conocer el rol que desempeñan los reservorios internos de agua en el mantenimiento de un balance hídrico favorable en individuos juveniles de Espeletia.

3.1. Eficiencia de los reservorios internos.

Se recolectaron 21 plantas (10 de E.timotensis, 5 de E.spicata y 6 de E.moritziana) con el sistema radicular intacto y con suelo. Las plantas colocadas en bolsas de polietileno, se regaron, se cerraron y se transportaron al laboratorio, donde se regaron de nuevo hasta que el suelo quedó saturado y se colocaron en una cámara de crecimiento a 4 °C durante 24 horas. Al día siguiente se cortaron 3-4 hojas de diferentes individuos y se les midió el Ψ_f inicial con una bomba de presión, inmediatamente se cortaron las raíces y las plantas se dejaron transpirar libremente, midiéndose el Ψ_f cada 15 min. durante 1 hora y luego cada 2 horas hasta transcurrir 11 horas. Para determinar la eficiencia de los reservorios internos en suplir agua a las hojas de la roseta transpirante, se graficaron los Ψ_f en función del tiempo transcurrido después de cortar las raíces.

3.2. Volúmen de médula y área foliar.

A las plantas de la sección 3.1 se les recortó el tallo, eliminándoles la corteza cuidadosamente. Rapidamente los tallos (médula) se colocaron en un cilindro graduado con un volúmen de agua conocido. El volúmen de la médula (VM) se determinó por el desplazamiento de agua. El área foliar (AF) de las hojas de la roseta de cada planta, se midió con un medidor de área foliar Licor (modelo LI-3000) acoplado a una banda de polietileno. La capacidad relativa se determinó como VM/AF (Goldstein et al. 1983).

3.3. Capacidad del reservorio medular.

Para calcular la capacidad de almacenamiento de agua de la médula, se usó la ecuación de ajuste $1/\Psi_f = -0.128 + 1.089CRH$ (Goldstein et al. 1983). El rango de (CRH) correspondiente al agua utilizable esta dada por la relación:

$$CRH = 1 - CRH^*$$

Donde:

CRH^* = CRH en el punto de pérdida de turgor.

Con el Ψ_{π}^* de la hoja obtenido mediante curvas presión-volúmen, se calculó el CRH del tejido medular entre el valor de Ψ_{π}^* y Ψ_{π}^{100} mediante la ecuación de regresión arriba mencionada. La masa de agua en el reservorio medular (AM) se calculó con la ecuación de Jarvis (1975).

$$\Delta M = V * a * p * \Delta CRH$$

Donde:

V = volúmen de médula

a = fracción medular llena de agua (0.859)

p = densidad del agua en gm⁻³

Para el cálculo de densidad de flujo transpiratorio (DFT) se obtuvo el promedio de los cuatro valores máximos registrados en el campo para un día del mes de Octubre 1984 y un día del mes de Enero 1985. La densidad del flujo transpiratorio total (DFTT) se obtuvo multiplicando el DFT por el área foliar total de las rosetas. El período de tiempo durante el cual el agua medular puede reemplazar el agua perdida por transpiración se obtuvo de la relación AM/DFTT

3.4. Capacidad foliar.

La capacidad foliar fué estimada mediante curvas presión-volúmen relacionando el potencial hídrico foliar con el contenido relativo de humedad. El inverso de la pendiente de esta relación es la capacidad por unidad de volúmen de agua presente en la hoja completamente saturada (Nobel y Jordan, 1983). Para calcular la capacidad por unidad de área foliar, se obtuvo el inverso de la pendiente de la relación entre el potencial hídrico foliar y el agua perdida de las hojas en mm (Nobel y Jordan, 1983), este último se obtiene dividiendo el volúmen extraído, entre el área foliar de las hojas usadas en las mediciones de curvas presión-volúmen. Debido a que no se midió el área foliar de estas hojas, se utilizó el área foliar promedio de unas 60 hojas del mismo estadio de desarrollo, las cuales fueron cosechadas para realizar otras determinaciones. La capacidad total de las hojas de la roseta se obtiene multiplicando el área foliar total de la roseta por la capacidad/unidad de área foliar.

4. Potencial hídrico del suelo.

En cada sitio de trabajo se recogieron unos 3 Kg. de suelo. Las muestras se tomaron a dos profundidades de enraizamiento (7.5cm y 15cm) y a unos 10cm de la base de las plantas. Los suelos se dejaron secar libremente en el laboratorio durante unas tres semanas y luego se tamizaron en una malla de 2mm (U.S.A Standard Testing Sieve).

El potencial matricial de los suelos se determinó utilizando el método gravimétrico con el sistema de platos de succión (Soiltest serie 700). Las muestras de suelo fueron colocadas en aros de goma sobre los platos de succión dejándose saturar durante 24 horas. Luego fueron sometidos durante 4 días a diferentes presiones desde 0.1 bar hasta 15 bares. Una vez transcurrido este tiempo se sacaron de la olla y se pesaron en una balanza Mettler (modelo PN 163) para obtener el peso fresco. Posteriormente se colocaron en una estufa soiltest a 105 °C durante 48 horas y luego se pesaron para obtener el peso seco.

Se calculó el % del contenido de humedad del suelo (%CHS) mediante la ecuación:

$$\text{CHS} = \frac{\text{P}_{\text{fco}} - \text{P}_{\text{sec}}}{\text{P}_{\text{sec}}} * 100$$

Los resultados se graficaron como: presión aplicada vs %CHSo y los puntos se ajustaron a una ecuación de orden 2 (Apéndice A). Asumiendo que el comportamiento de la curva de ajuste, continua con la misma tendencia marcada por los puntos, se extrapolaron los valores para Ψ_{so} por debajo de -1.5 MPa.

RESULTADOS

A. VARIABLES AMBIENTALES

En el área de estudio la diferencia entre época seca y húmeda está determinada fundamentalmente por la distribución estacional de la precipitación. Sin embargo, la capacidad de retención de agua por el suelo también debe jugar un papel importante para el balance hídrico de las plantas. Los suelos del Páramo Desértico en general tienen una baja capacidad de retención de agua, por ser estos esqueléticos, rocosos y poco profundos (Malagón, 1982).

Existen otras formas de aporte de agua, además de la precipitación, estas son: intercepción de la neblina y condensación. Sin embargo, en el Páramo Desértico los aportes por neblina no parecen jugar un papel muy importante durante la estación seca (Orozco datos no publicados). Los aportes por condensación no se midieron pero se hizo evidente que durante la estación seca, período de mayor frecuencia de heladas, el agua de condensación podría ser aprovechada por las plantas.

Es interesante destacar que la pubescencia de las hojas aumenta la superficie de condensación y que debido a la forma parabólica de la roseta, las plantas podrían utilizar el agua que escurre de las hojas. Una observación interesante fué la presencia de una gran cantidad de raicillas absorbentes que penetran la hojarasca en la base de la roseta en las tres especies estudiadas. Esto ya había sido documentado para plantas adultas y se ha interpretado como una forma de mantener un ciclo cerrado de nutrientes (Monasterio, 1980), pero esto también puede sugerir una optimización en el ciclaje del agua.

1. Precipitación

Durante el período de estudio la estación húmeda abarcó aproximadamente los meses de Septiembre, Octubre (1984) y Abril (1985). Correspondiendo los dos primeros a los finales de la estación húmeda y el tercero al comienzo de las primeras lluvias. La estación seca se extendió desde Diciembre (1984) hasta Febrero (1985). Los meses de Noviembre (1984) y Marzo (1985) fueron meses de transición a la época seca y época húmeda respectivamente. La precipitación total desde Septiembre 1984 a Mayo 1985 fué de 418.32 mm. (Fig.8).

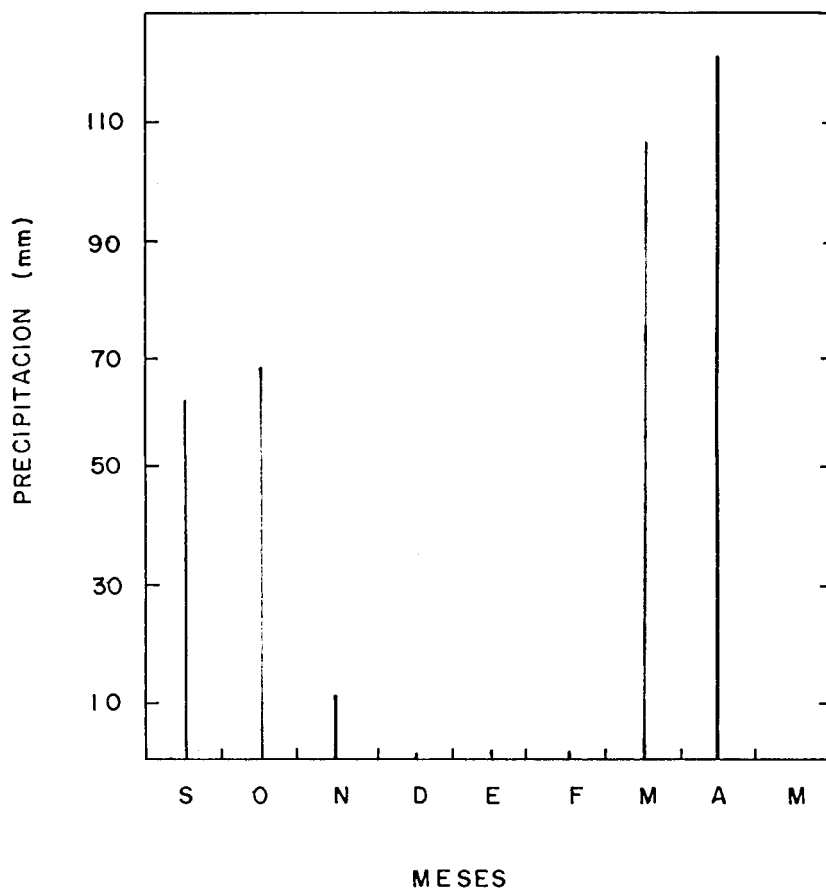


FIG. 8. Variación estacional de la precipitación en el Páramo Las Cruces, durante el período 16-09-84 al 11-06-85. La altura de la barra representa la precipitación acumulada durante 30 días.

2. Potencial hídrico y humedad del suelo.

La Fig. 9 muestra que el potencial hídrico del suelo (Ψ_{50}) en las dos profundidades de muestreo disminuye a medida que entra la estación seca en los tres sitios de estudio. Esta disminución fué más significativa en los suelos de los afloramientos rocosos, los cuales también presentaron gran fluctuación a lo largo del período de estudio. Estas variaciones pueden estar relacionadas tanto con un mayor contenido de materia orgánica en estos suelos, pues este mantillo tiene una mayor capacidad de retención de agua (Orozco datos no publicados), como por la poca profundidad de los mismos.

Las oscilaciones en el Ψ_{50} están relacionadas con las fluctuaciones de la humedad del suelo (Tabla 1). A finales de la estación seca se registró un aumento en la humedad del suelo tanto en los afloramientos rocosos como en el fondo del valle (Tabla 1), como puede deducirse de la Fig. 8, estos resultados no pueden relacionarse con un aumento de la precipitación en ésta época, pero puede deberse a aportes de agua por condensación.

B. RELACIONES HIDRICAS DE LAS ESPECIES EN EL CAMPO.

1. Cursos Diarios de Variables Microclimáticas y de Respuesta de las plantas.

1.1. Epoca Húmeda

La Fig. 10 muestra un curso diario de: Ψ_f , Ψ_p , K_s y E , representativo de la época húmeda. El día fué soleado hasta las 13 horas y Los valores de diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) fueron bajos todo el día.

La conductancia estomática en E.timotensis disminuyó progresivamente durante el día. E.moritziana mostró una depresión de la conductancia estomática a mediodía, seguida de una recuperación parcial al final del día y E.spicata presentó un patrón contrario al anterior, la transpiración siguió una tendencia similar al DPV y en general presentó valores bajos. De las tres especies E.spicata alcanzó las mayores tasas transpiratorias.

Excepto para E.moritziana tanto el Ψ_f como el Ψ_p , se mantuvieron altos y con poca fluctuación durante el día. En E.timotensis este comportamiento no está relacionado con una mayor tasa transpiratoria, pues a potenciales hídricos altos, la transpiración tiende a disminuir como puede observarse en la Fig.15. Los potenciales

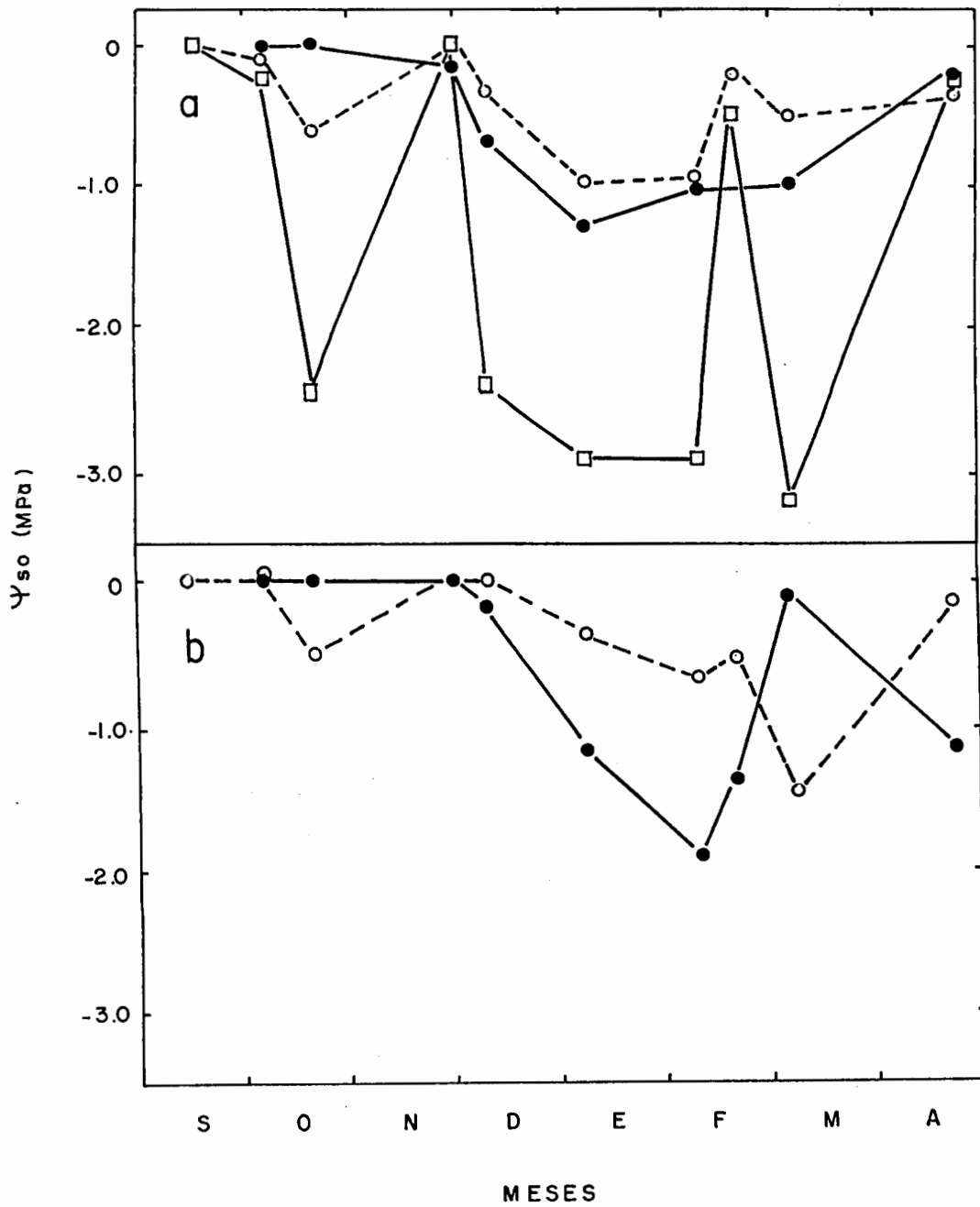


FIG. 9. Variaciones estacionales del potencial hídrico del suelo (Ψ_{so}) en los tres sitios de estudio: (●) Laderas, (○) fondos de valle y (□) afloramientos rocosos. a) 15 cm en profundidad y b) 7.5 cm en profundidad.

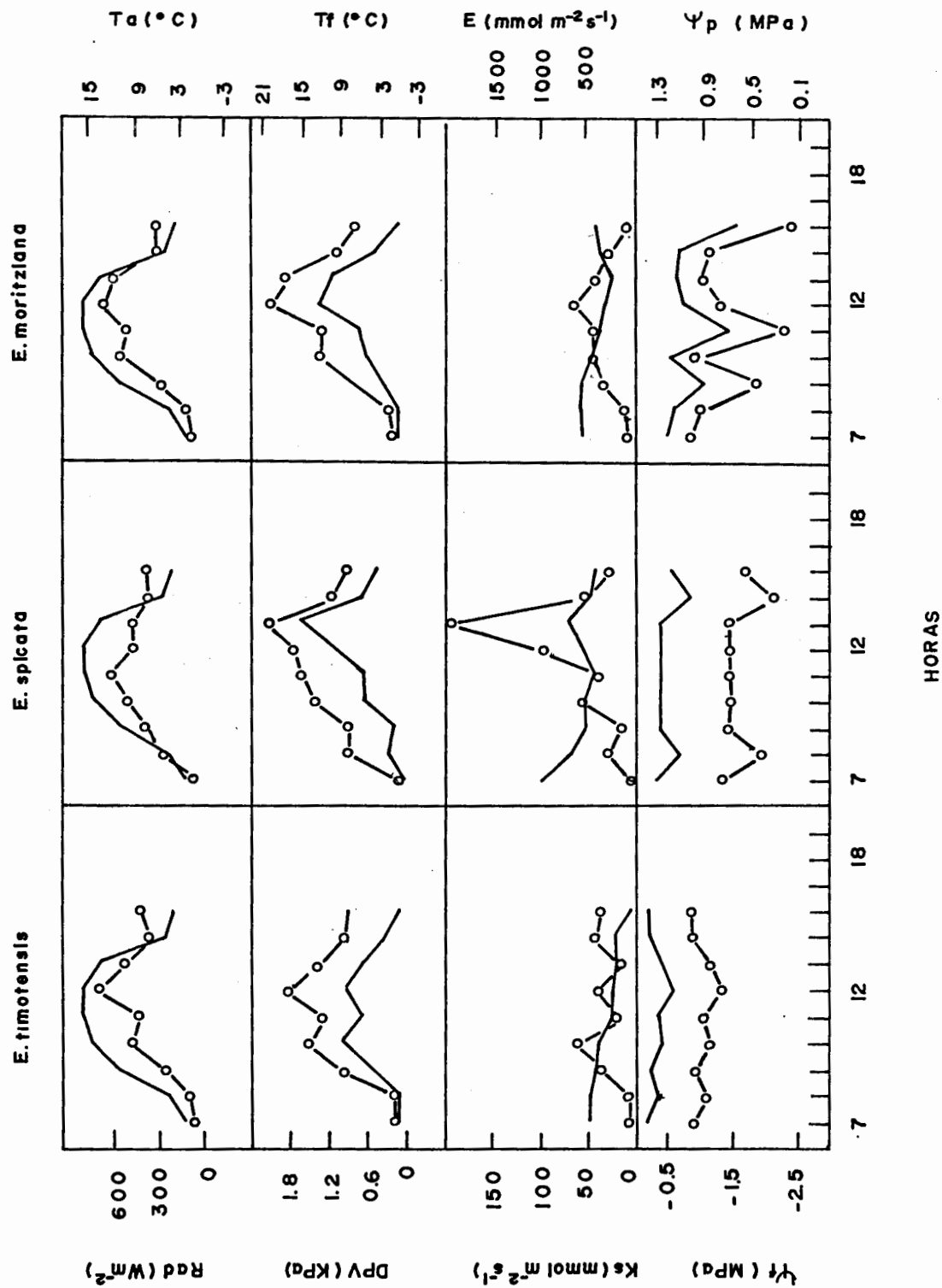


FIG. 10. Curso diario de relaciones hídricas representativo de la época húmeda. Las variables en el eje axial a la izquierda del gráfico están representadas por una línea continúa. El Ψ_p se obtuvo mediante curvas presión-volumen. Octubre 23-1984.

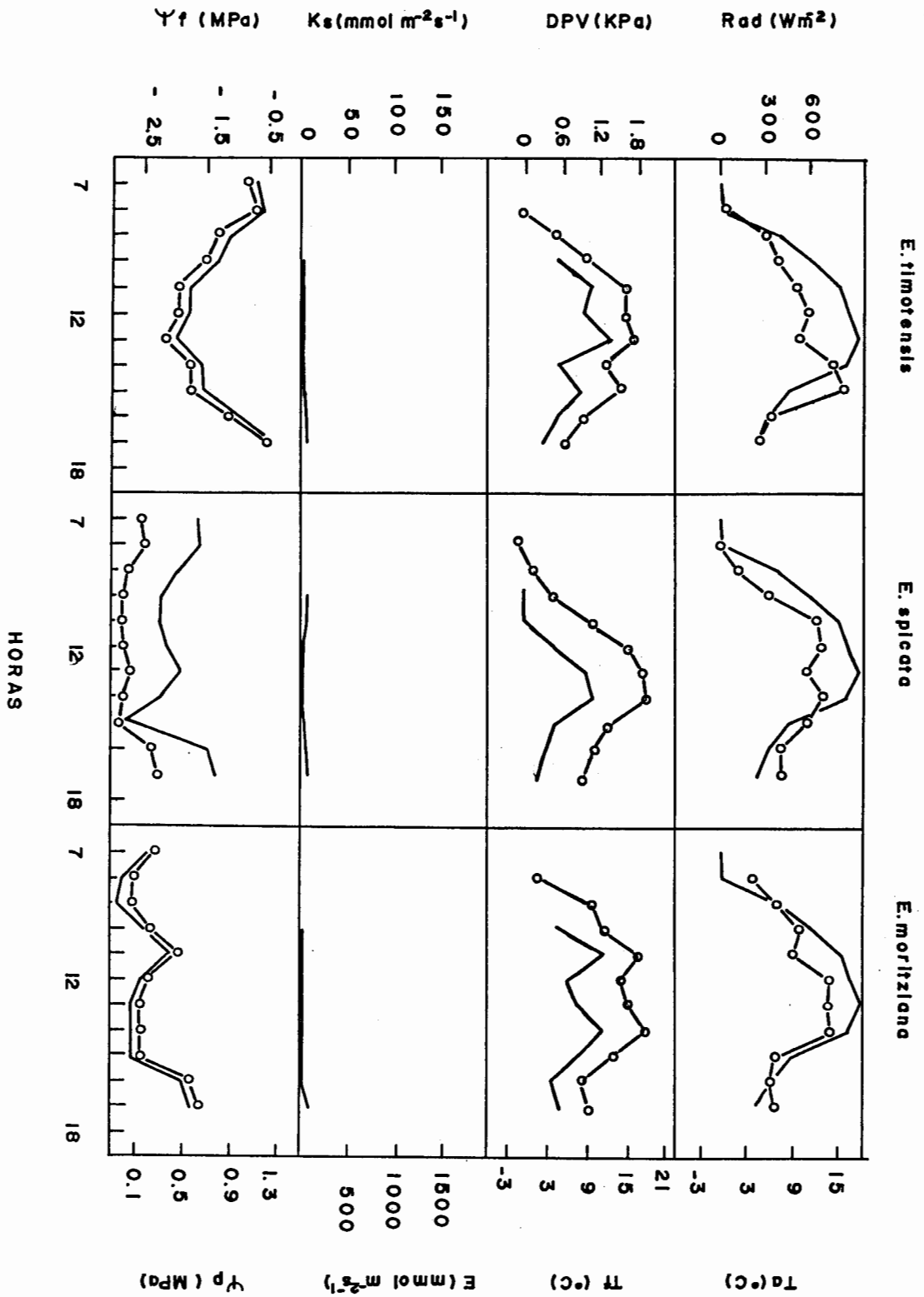


FIG. 11. Curso diario de relaciones hídricas representativas de la época seca. Las variables en el eje axial a la izquierda del gráfico están representadas por una línea continua. El Ψ_p se obtuvo mediante curvas-presión-volumen. Febrero 6-1985.

hídricos más bajos y fluctuantes se registraron en E.moritziana. Aunque E.spicata mostró potenciales hídricos casi tan positivos como E.timotensis, el Ψ_p fué relativamente bajo y comparable a los observados en E.moritziana.

1.2. Epoca Seca

Se escogió Febrero como un mes representativo de la estación seca (Fig.11). En los afloramientos rocosos, la temperatura del aire en promedio fué mayor y con menor fluctuación durante el día, mientras que en el fondo del valle se registraron temperaturas más bajas y con una marcada oscilación. La temperatura foliar también fué mayor en promedio en E.moritziana y menor en E.spicata. La radiación solar fué alta, nublandose luego a las 15 horas. El DPV fué mayor que en la estación húmeda presentando valores máximos de 1.5-2.3 KPa. La conductancia estomática y la tasa transpiratoria mantuvieron valores cercanos a cero, durante la mayor parte del día.

E.moritziana presentó los potenciales hídricos más negativos (-3.0 MPa) de las tres especies y sin embargo, el Ψ_p no llegó a cero, aunque se mantuvo bajo en general. E.spicata con valores intermedios de Ψ_f presentó el Ψ_p más bajo, inclusive éste se mantuvo por debajo de cero durante varias horas y E.timotensis fué la que presentó el Ψ_f más positivo de las tres especies, aunque es interesante señalar que este Ψ_f fué el más negativo en todo el período de medición.

1.3. Relación entre las variables de respuesta de las plantas.

En esta sección se analizarán las tendencias de las variables de respuesta de las plantas mediante diagramas de dispersión (Figs.12-15). Estos diagramas sólo muestran tendencias relativas, pues cada variable está afectada simultáneamente por otras; su interpretación se basa en las tendencias de la línea de contorno externa, donde se piensa que el efecto de otras variables es mínima. No se realizaron ajustes estadísticos pues estos no fueron resultados obtenidos bajo condiciones controladas.

La conductancia estomática tiende a disminuir ya sea por un descenso del potencial Ψ_f (Fig.12) o por un aumento en el DPV (Fig.13). Esta disminución fué más acentuada durante la estación seca, cuando se registraron los potenciales hídricos más bajos y los mayores valores de DPV (Fig.16a y c). En las tres especies, la transpiración tiende a aumentar a medida que incrementa el DPV (Fig.14), pero ésta también tiende a disminuir a medida que los potenciales hídricos se hicieron más negativos durante la estación seca (Fig.15). Los resultados sugieren la existencia

TABLA N° 1. Variaciones estacionales del potencial hídrico del suelo (Ψ_{so}) obtenidos con el método gravimétrico a los contenidos de humedad del suelo ($\%CH_{so}$) observados en el campo para los tres sitios de estudio.

PROFUNDID.	LADERAS						FONDOS DE VALLE						AFLORAMIENTOS	
	-7.5 cm		-15 cm		-7.5 cm		-15 cm		-7.5 cm		-15 cm		SUELO	
	$\%CH_{so}$	$\Psi_{so}(MPa)$	$\%CH_{so}$	$\Psi_{so}(MPa)$	$\%CH_{so}$	$\Psi_{so}(MPa)$	$\%CH_{so}$	$\Psi_{so}(MPa)$	$\%CH_{so}$	$\Psi_{so}(MPa)$	$\%CH_{so}$	$\Psi_{so}(MPa)$	$\%CH_{so}$	$\Psi_{so}(MPa)$
16-09-84	10.77	-2.1	6.65	-3.46	34.94	0	36.35	0	55.39	0				
05-10-84	30.00	0	32.19	0	20.66	-0.08	28.51	0	26.55	-0.25				
21-10-84	31.72	0	27.29	0	14.15	-0.64	16.21	-0.5	16.19	-2.47				
30-11-84	24.24	-0.16	35.39	0	25.85	0	31.76	0	33.60	0				
10-12-84	19.09	-0.69	24.17	-0.15	16.78	-0.35	27.34	0	17.60	-2.42				
08-01-85	15.09	-1.25	16.08	-1.17	11.70	-0.98	17.48	-0.35	7.17	-2.89				
11-02-85	16.67	-1.00	12.50	-1.9	11.85	-0.95	15.23	-0.64	6.9	-2.92				
21-02-85	8.49	-2.55	15.14	-1.34	18.92	-0.18	16.12	-0.52	23.1	-0.51				
07-03-85	16.82	-0.99	21.85	-0.36	14.87	-0.56	10.52	-1.49	5.36	-3.18				
07-03-85*	21.59	-0.42	44.58	0	16.70	-0.36	14.99	-0.69	57.78	0				
25-04-85	24.36	-0.20	16.14	-1.16	22.55	-0.01	23.98	-0.1	26.74	-0.25				

* suelo de plantas regadas

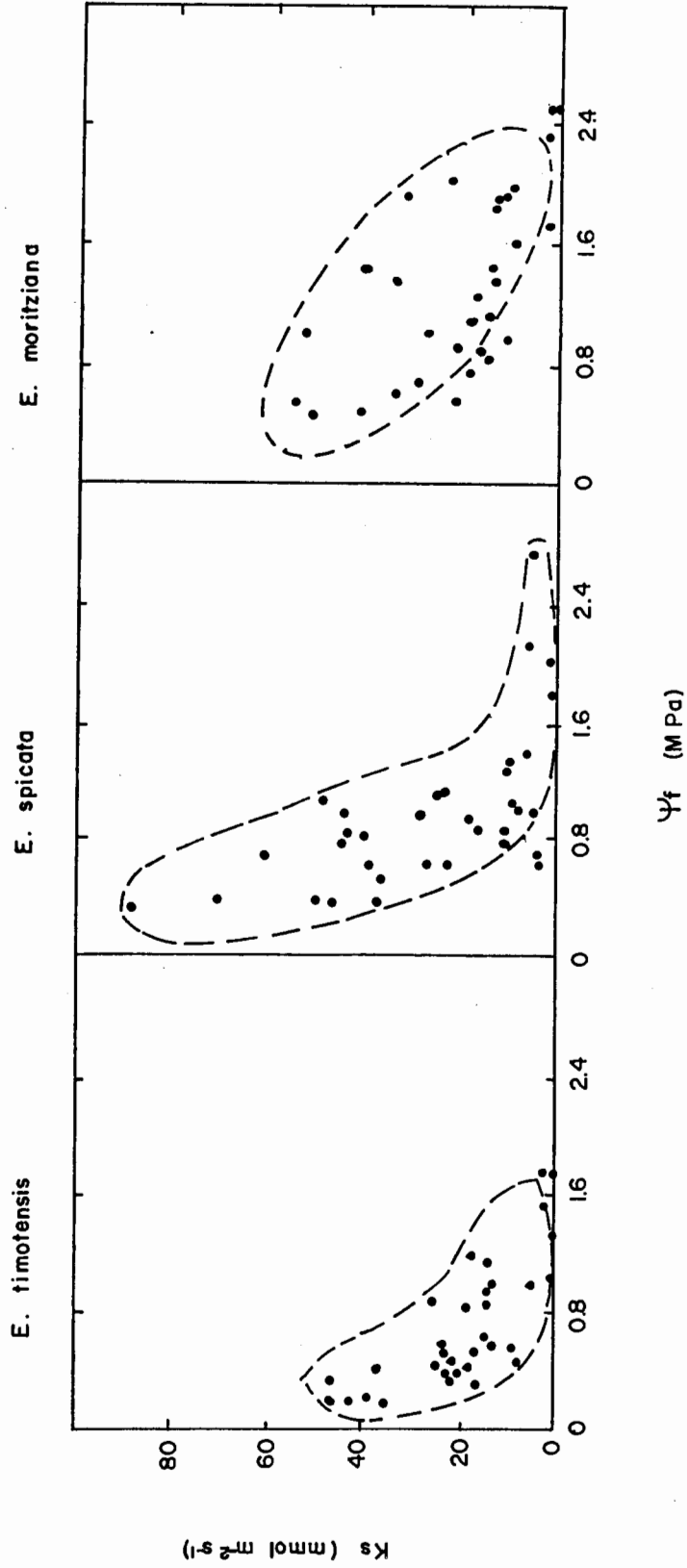


FIG. 12. Diagrama de dispersión entre la conductancia estomática (K_s) y el potencial hídrico foliar (Ψ_f). Se grafican todos los datos de los cursos diarios durante el período de estudio. Setiembre 84-Abril 85. La línea punteada representa la tendencia.

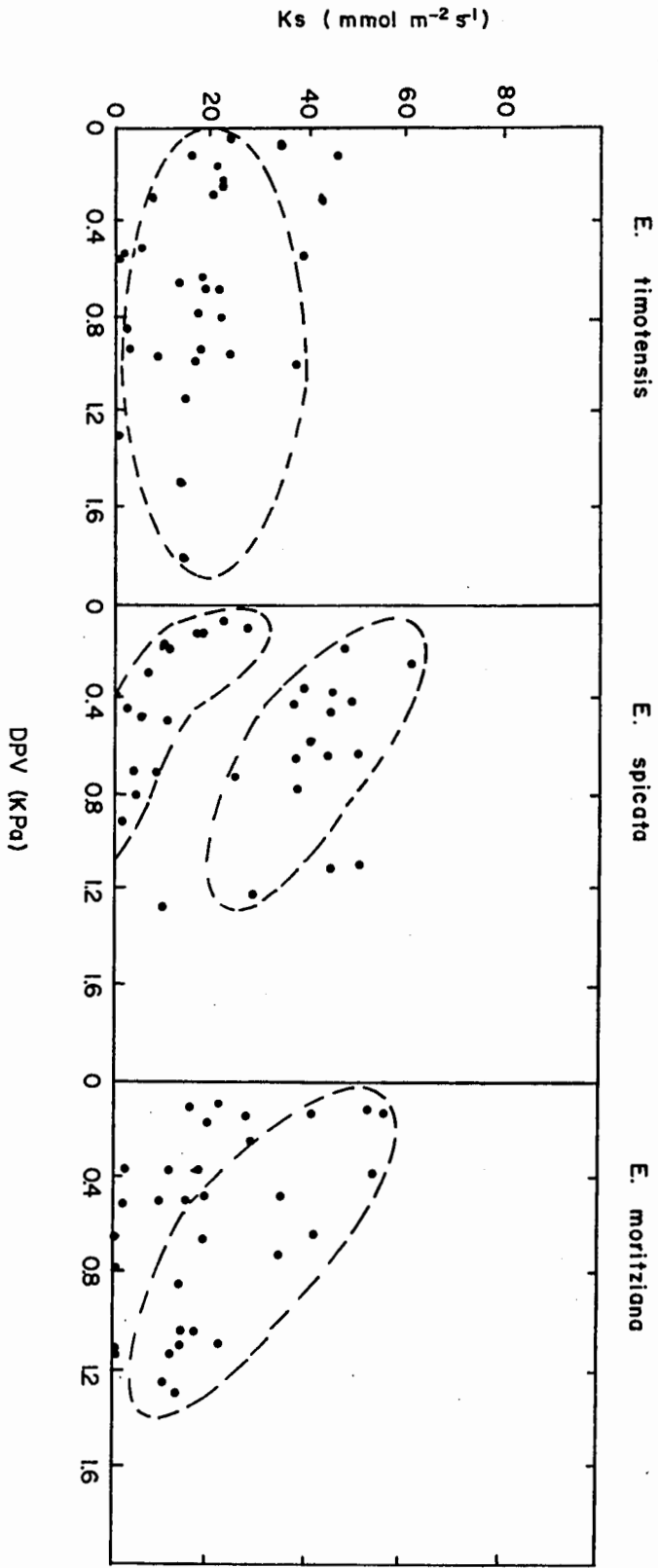


FIG. 13. Diagrama de dispersión entre la conductancia estomática (K_s) y la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV). Se grafican todos los datos de los cursos diarios durante el período de estudio Setiembre 84-Abril 85. La línea punteada representa la tendencia.

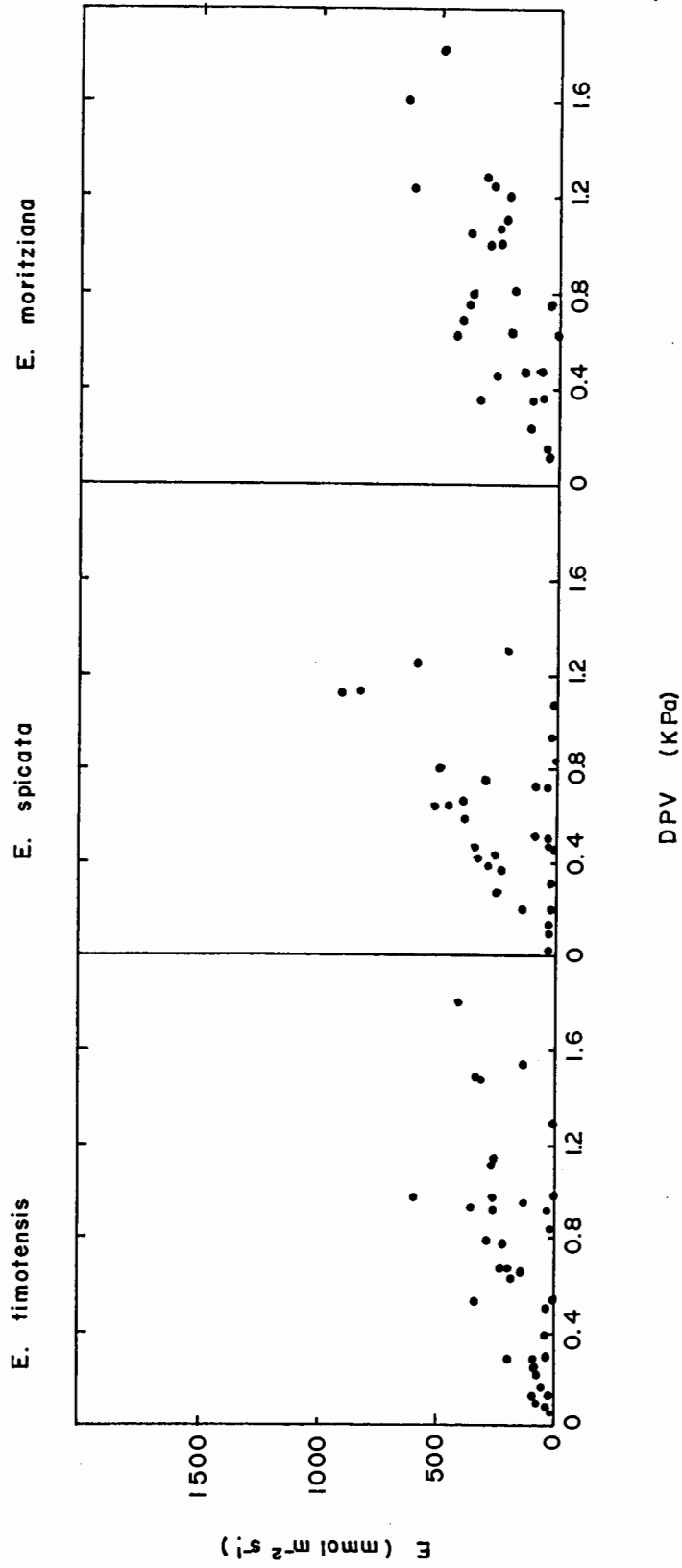


FIG. 14. Diagrama de dispersión entre la transpiración (E) y la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV). Se grafican todos los datos de los cursos diarios durante el período de estudio Setiembre 84-Abril 85.

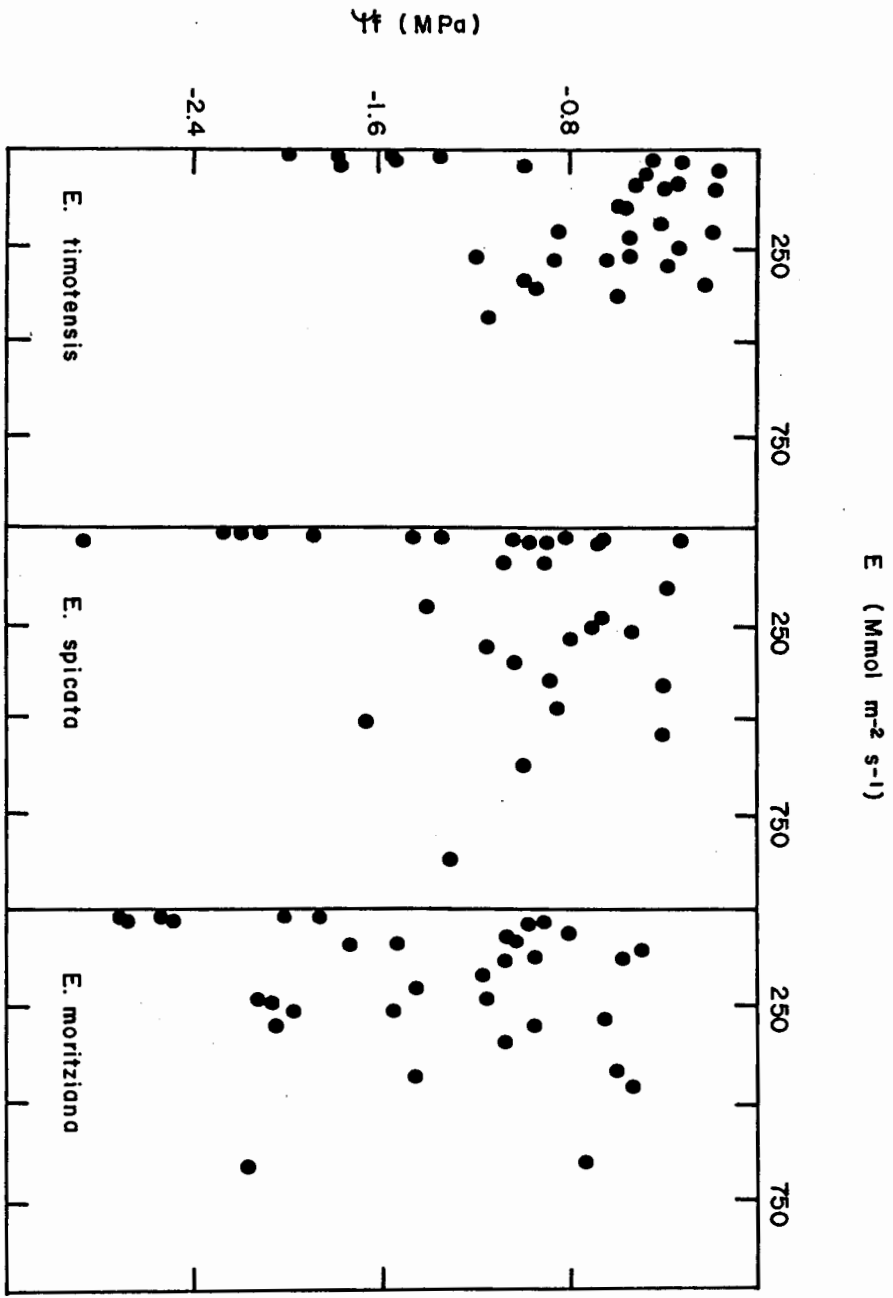


FIG. 15. Diagrama de dispersión entre el potencial hídrico foliar (ψ_f) y la transpiración (E). Se grafican todos los datos de los cursos diarios durante el período de estudio. Setiembre 84-Abril 85.

de un potencial hídrico crítico en el cual ocurre el cierre estomático durante la época seca.

1.4. Tendencias Estacionales de las variables de respuesta de las plantas.

Tanto la conductancia estomática como la transpiración, tienden a presentar valores relativamente bajos durante el período de estudio para las tres especies. Durante la época seca (Febrero y Enero) se registraron los valores más bajos de conductancia y transpiración (Tabla 2). A comienzos de la época húmeda (Abril) se observa una recuperación tanto de la conductancia estomática como de la transpiración, ésta recuperación no llegó a alcanzar los valores observados a finales de la estación húmeda (Octubre) (Tabla 2).

Las variaciones estacionales del DPV dependieron de las condiciones meteorológicas del día. Durante los meses de Enero y Febrero (estación seca) con días claros, se registraron los mayores valores de DPV (Fig.16a).

El potencial hídrico máximo (ψ^{\max}) no mostró grandes variaciones estacionales en E.timotensis, sin embargo, las otras dos especies presentaron una disminución progresiva y más acentuada en la estación seca, particularmente en E.moritziana (Fig.16b). El potencial hídrico mínimo ψ^{\min} presentó una gran variación entre los meses húmedos y los meses secos para las tres especies (Fig.16c). Tanto el ψ^{\max} como el ψ^{\min} fueron siempre más positivos en E.timotensis y más negativos en E.moritziana.

2. Cursos diarios para los experimentos de manipulación en el campo

2.1. Modificación de la resistencia hidráulica de las raíces.

2.1.1. Estación Húmeda

En esta estación no se midió la temperatura del suelo y por lo tanto se desconoce si se registraron diferencias térmicas entre el suelo de las plantas control y el suelo de las plantas experimentales. Excepto en E.timotensis se registraron diferencias en las temperaturas foliares entre plantas control y plantas experimentales. La temperatura foliar fue menor en las plantas experimentales de E.spicata, mientras que en E.moritziana se observó lo contrario (Fig.10 y 17).

Las mismas tendencias se observaron en el DPV y esto se debió a las diferencias antes mencionadas en la temperatura foliar. Aunque estas diferencias no provocaron

TABLA N° 2. Variaciones estacionales de la conductancia estomática (Ks) en $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ y la transpiración (E) en $\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$. Los valores corresponden a los cuatro valores máximos del día + la desviación standard (s). Octubre y Abril corresponden a finales y comienzo de la estación húmeda respectivamente. Enero y Febrero corresponden a la estación seca.

FECHA	E. TIMOTENSIS			E. SPICATA			E. MORITZIANA		
	Ks + S	E	Ks ± S	Ks ± S	E	Ks ± S	E		
21-10-84	44.5± 5.3	404.39	72.00±17.8	53.75±6.7	857.90	490.53			
09-01-85	29.3±12.2	353.25	48.50± 2.4	23.75±7.3	612.83	384.44			
09-02-85	5.3± 2.5	35.85	7.50± 2.4	4.67±4.6	36.23	39.85			
26-04-85	23.0± 0.8	216.82	22.25± 5.4	25.75±4.4	74.72	168.99			

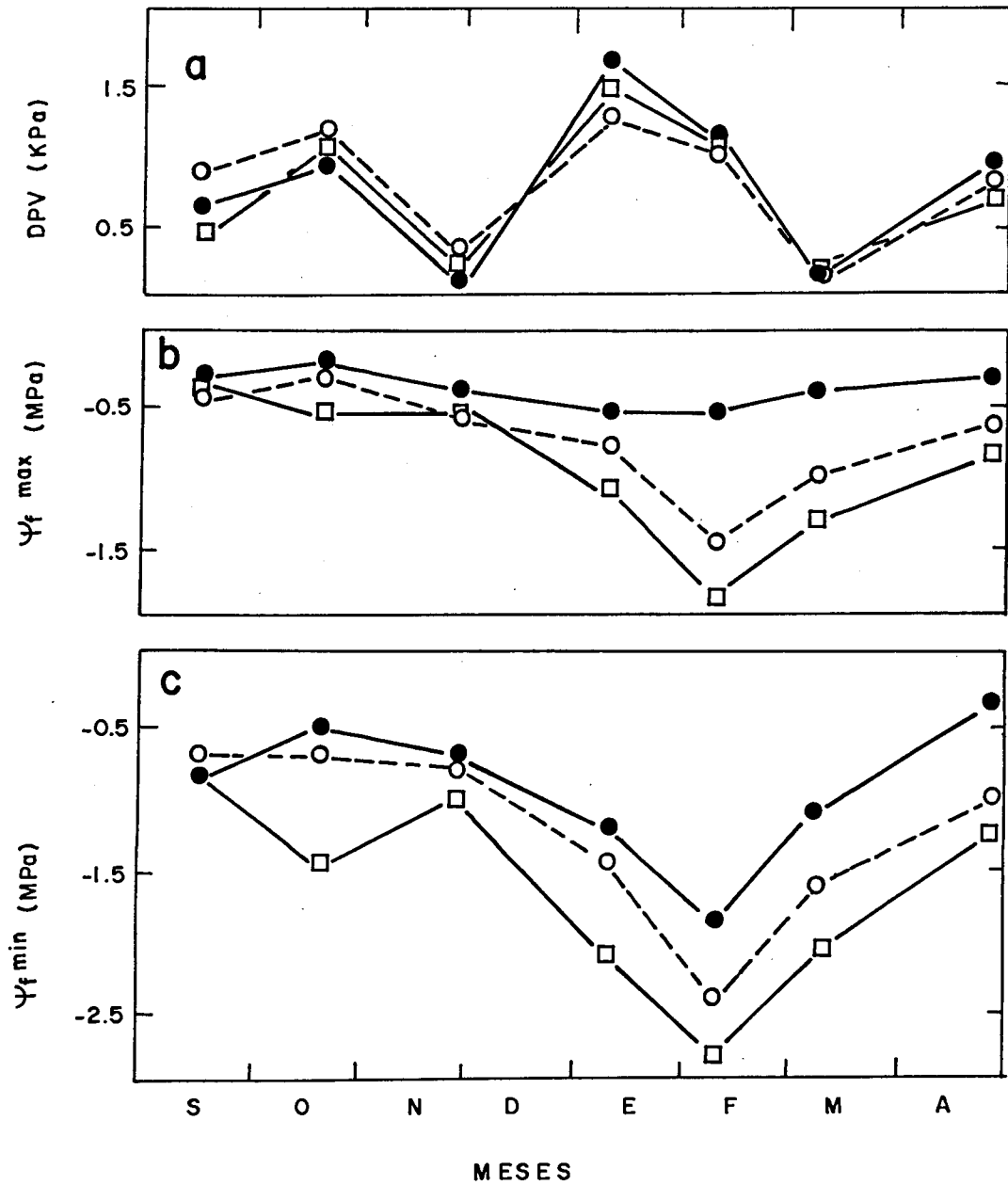


FIG. 16. Cambios estacionales en: a) diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), b) Potencial hídrico foliar máximo (Ψ_f^{max}) y c) Potencial hídrico foliar mínimo (Ψ_f^{min}). Cada punto representa el promedio de los 4 valores más altos del día para los paneles a y b y los 4 valores más negativos para el panel c. (●) *E. timotensis*, (○) *E. spicata* y (□) *E. moritziana*.

cambios en la conductancia y transpiración entre los controles y las plantas experimentales de E.timotensis y E.moritziana, en E.spicata la conductancia aumentó ligeramente en las plantas experimentales pero la transpiración disminuyó con respecto a las plantas control (Fig.10 y 17).

Tanto el Ψ_f como el Ψ_p de las plantas experimentales fueron iguales a sus controles en E.timotensis y E.moritziana. En el caso de E.spicata, ambos potenciales se hicieron más negativos en las plantas experimentales a partir de las 9 Hrs (Fig.10 y 17). Aunque estos resultados no estuvieron relacionados con un aumento de la tasa transpiratoria de las plantas experimentales, se desconoce si fueron el resultado de una disminución de la temperatura del sistema radicular.

2.1.2. Estación Seca

La temperatura del suelo (5cm en profundidad) de las plantas experimentales de E.spicata y E.moritziana fué mayor que los controles hasta aproximadamente las 11 Hrs. No hubo diferencias significativas en la temperatura del suelo de las plantas control y plantas experimentales de E.timotensis hasta las 10 Hrs (Fig.19). Estos resultados fueron contrarios a los esperados, una posible explicación sería que el suelo cubierto estuvo protegido tanto de pérdidas por conducción como por pérdidas por evaporación y ganancias por la radiación incidente, mientras que el suelo desnudo perdió calor tanto por conducción como por evaporación del agua de condensación. En el suelo cubierto pudo haber una amortiguación térmica por el agua que se descongeló lentamente. El efecto de las mantas en disminuir la temperatura del suelo, se presentó varias horas después de derretirse el agua condensada durante la noche.

Aunque las plantas experimentales de E.timotensis y E.moritziana presentaron potenciales hídricos más bajos que los controles (Fig.11 y 18), esto no estuvo relacionado ni con un aumento de la conductancia y transpiración (Fig.18) ni con una disminución de la temperatura del sistema radicular (Fig.19).

Se observaron diferencias en la temperatura foliar entre plantas experimentales y controles (Fig.11 y 18). Esta diferencia térmica pudo deberse a un aumento de la temperatura del aire, causada por una mayor reirradiación de la superficie de las mantas alrededor de las plantas. Este efecto causado por errores en el diseño experimental pudo tener efectos no deseados en ciertas variables de respuesta de las plantas, como la conductancia y transpiración, las cuales fueron ligeramente mayores en E.spicata (Fig.11 y 18).

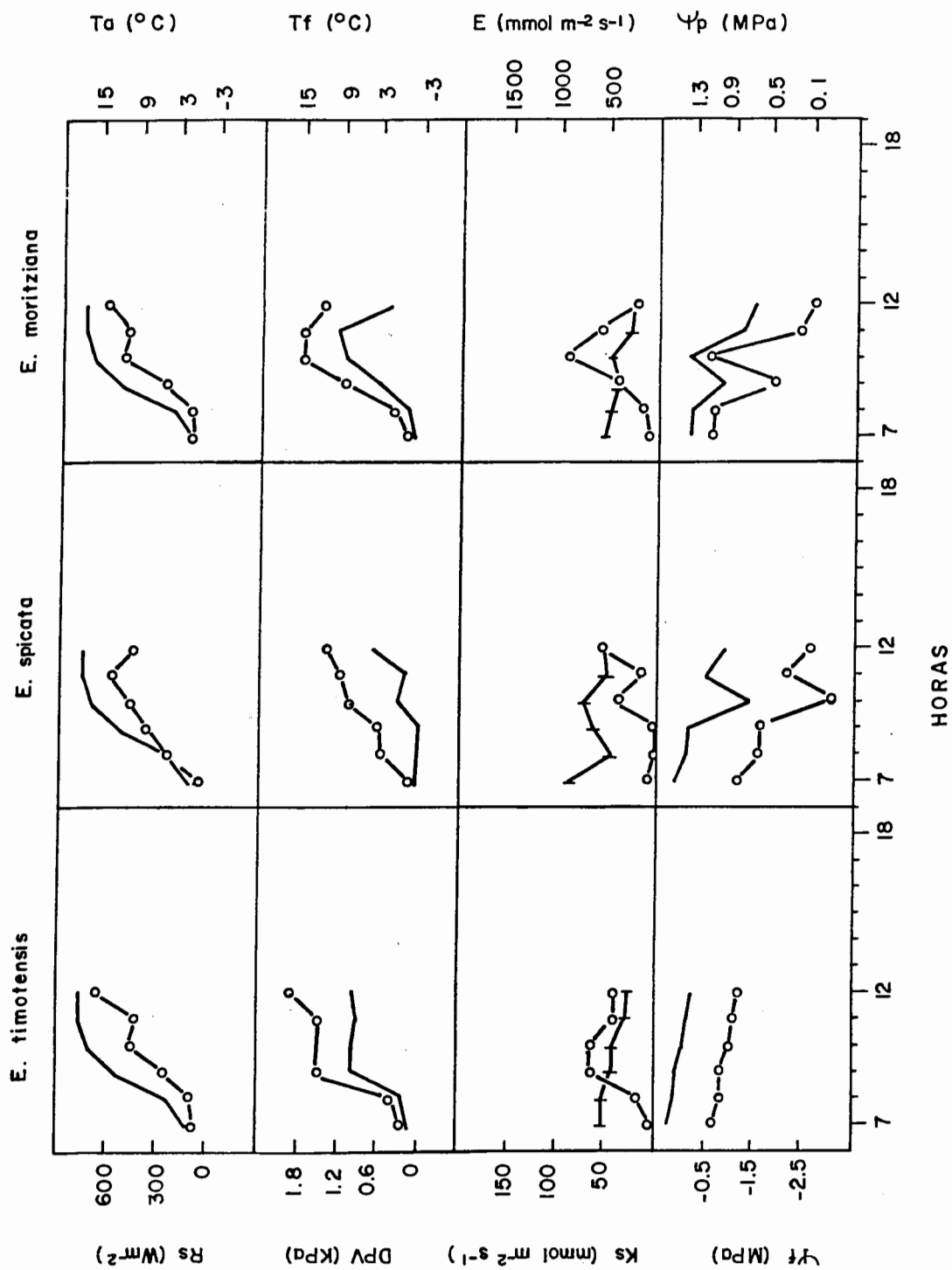


FIG. 17. Curso diario del experimento de manipulación de la resistencia hidráulica de las raíces época húmeda. Las variables en el eje axial a la izquierda del gráfico están representadas por una línea continua. El Ψ_p se obtuvo mediante curvas presión-volumen. Octubre 23-84.

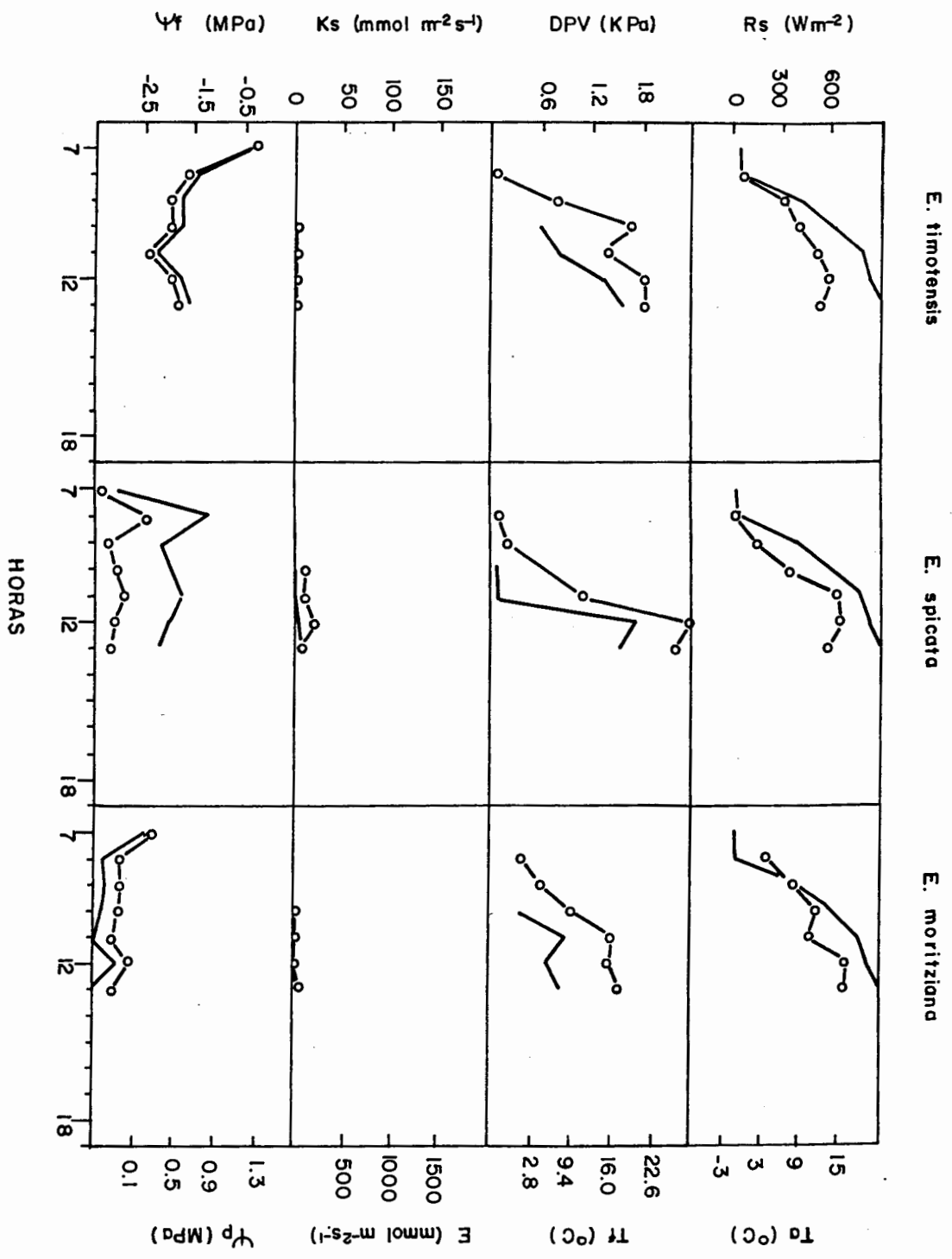


FIG. 18. Curso diario para el experimento de manipulación de resistencia hidráulica de las raíces época seca. Las variables en el eje axial a la izquierda del gráfico están representadas por una línea continua. El Ψ se obtuvo mediante curvas presión volumen. Febrero 6-85.

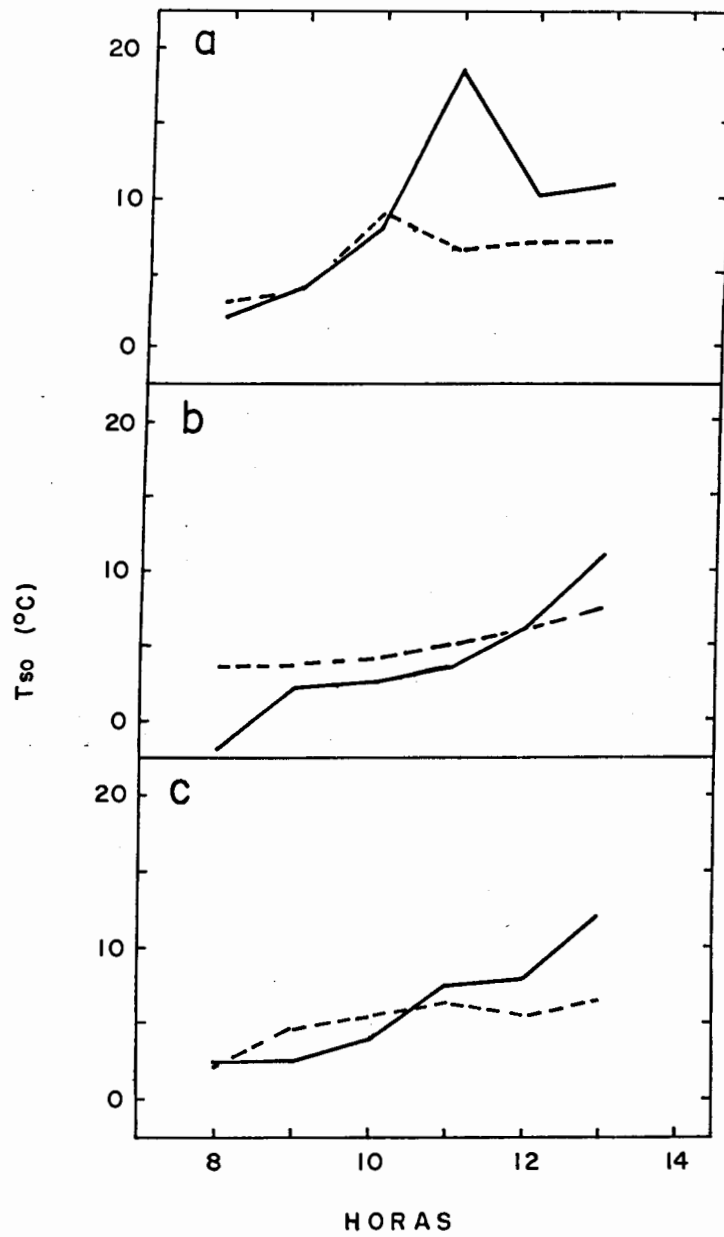


FIG. 19. Temperatura del suelo a 5 cm en profundidad para (--) suelos con mantas de aluminio y (-) suelos control. a) Laderas, b) fondos de valle y c) afloramientos rocosos. Febrero 6-85.

Los resultados obtenidos de este experimento no aportaron mucha información sobre el efecto de las bajas temperaturas del suelo en la resistencia al flujo de agua. Esto pudo deberse a errores en el diseño experimental, por ejemplo es posible que las mantas debieron ser colocadas un día antes y no en la madrugada del día de medición.

2.2. Experimento de riego durante la época seca.

El objetivo de este experimento fué el de estudiar el efecto de un riego continuo en las respuestas fisiológicas de las plantas, durante un período donde uno de los factores limitantes para el funcionamiento de las plantas es el agua. El día en que se efectuaron las mediciones fué nublado y muy húmedo, por lo tanto las mediciones de conductancia y transpiración no pudieron realizarse.

No se registraron diferencias en la temperatura foliar entre plantas regadas y sus controles (Fig. 20 y 21), posiblemente debido a que las mediciones se efectuaron durante un día nublado. En las tres especies las plantas regadas presentaron potenciales hídricos más positivos. Por ejemplo las plantas regadas de E.timotensis presentaron diferencias de 0.88 MPa, en E.spicata se observó una diferencia de 0.48 MPa, mientras en E.moritziana las diferencias fueron hasta 1.7 MPa con respecto a sus controles.

Los potenciales hídricos del suelo de las plantas regadas fueron altos con respecto al suelo de los controles, presentando el suelo de los afloramientos rocosos un mayor contenido de humedad (Tabla 1), lo cual puede estar relacionado con un mayor contenido de materia orgánica (Orozco datos no publicados), debido a que la retención de agua es mayor en este tipo de suelos.

Los componentes del potencial hídrico del tejido foliar (Tabla 3) de las plantas regadas de E.moritziana se hicieron ligeramente más positivos. Sin embargo, en las plantas experimentales de E.timotensis y E.spicata se observó una disminución del Ψ_{π}^{100} y Ψ_{π}^* . Esta disminución fué más acentuada en E.timotensis y pudo deberse a un efecto no deseado del riego continuo, ya que el agua en el suelo se congelaba durante la noche y esto pudo inducir una acumulación de solutos (observese en la Tabla 3a que esta acumulación de solutos no se debió a un aumento de elasticidad), ya sea como protección a las bajas temperaturas de las raíces, ocasionadas por el congelamiento del agua en el suelo, o como un mecanismo para alcanzar un equilibrio planta-suelo.

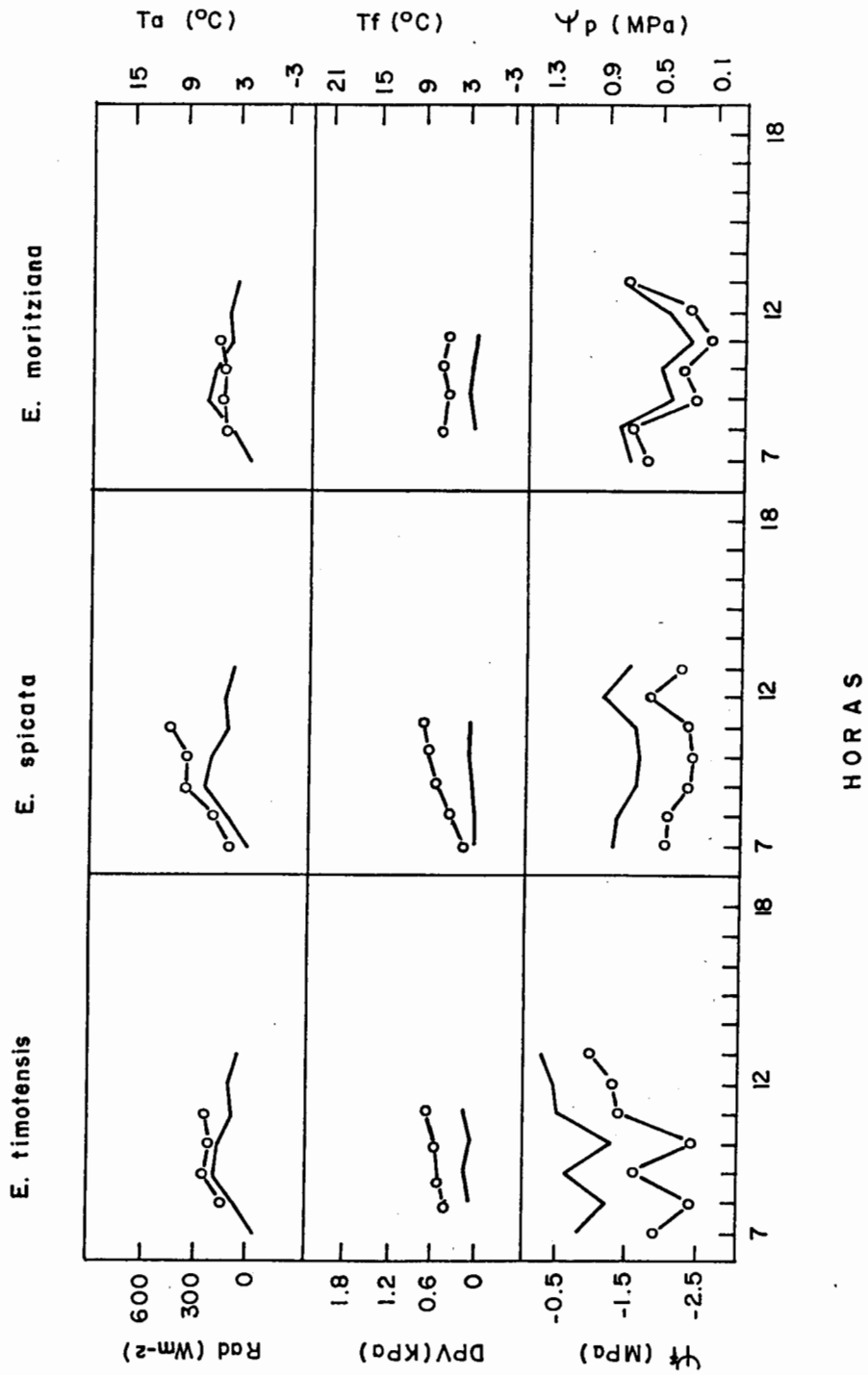


FIG. 20. Curso diario control para el experimento de riego. Las variables en el eje axial a la izquierda del gráfico están representadas por una línea continua. El Ψ_p se obtuvo mediante curvas presión-volumen. Marzo 7-85.

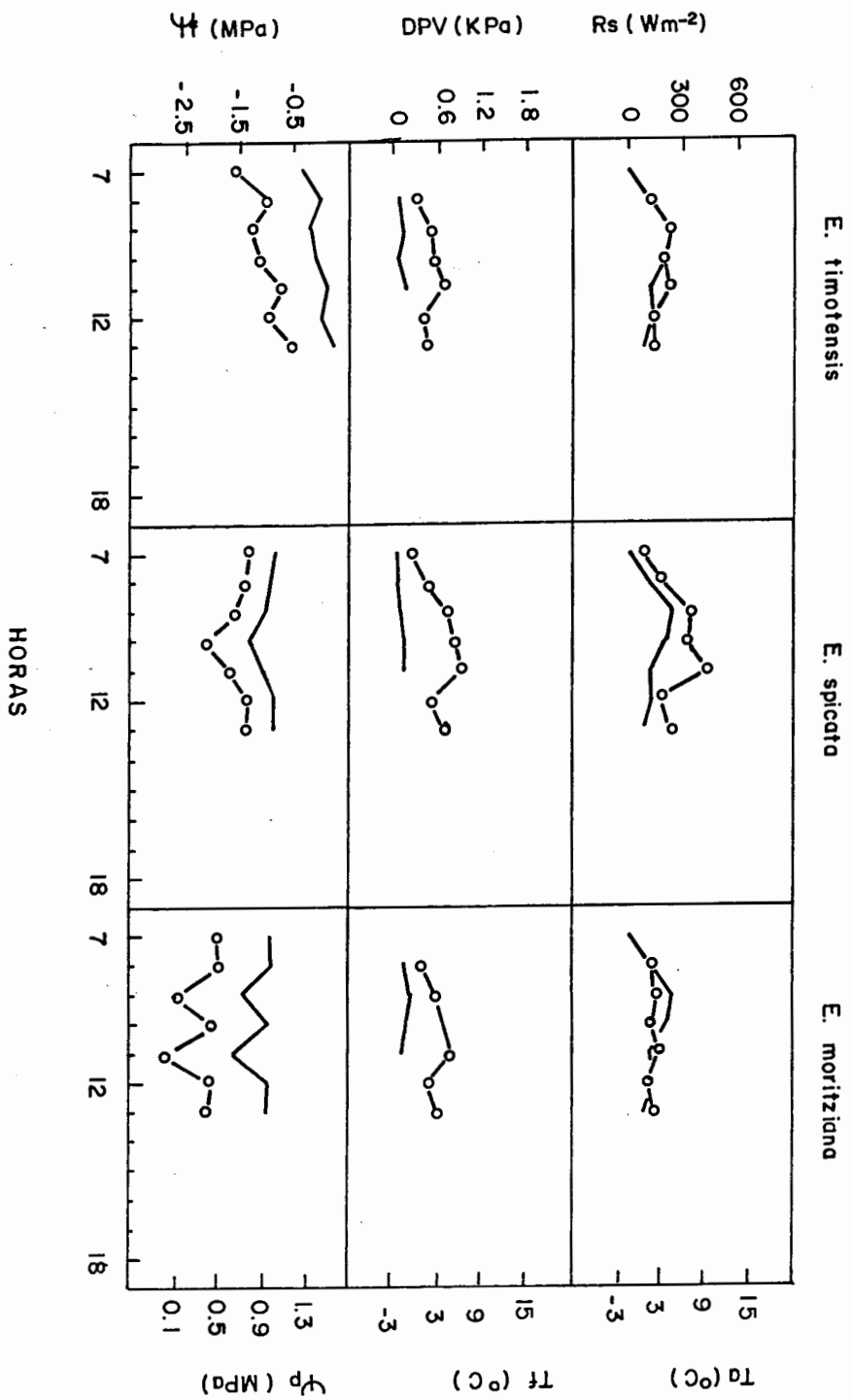


FIG. 21. Curso diario del experimento de riego: Las variables en el eje axial a la izquierda del gráfico están representadas por una línea continua. El Ψ_p se obtuvo mediante curvas presión volumen Marzo 7-85.

TABLA N° 3a. Variaciones estacionales en los componentes del potencial hídrico del tejido foliar obtenidos mediante curvas presión-volumen para *E. timotensis*. Potencial osmótico de saturación ($\Psi\pi^{100}$), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ($\Psi\pi^0$) contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor (CRH°) y módulo de elasticidad (ϵ) calculado según Tyree 1982. Los valores son el promedio de 3-4 réplicas y \bar{S} es la desviación standard.

E. TIMOTENSIS

FECHA	$\bar{\Psi\pi}^{100} \pm S$	$\bar{\Psi\pi}^0 \pm S$	$\overline{CRH^0} \pm S$	$\bar{\epsilon} \pm S$
26-09-84	-1.17 \pm 0.11	-1.48 \pm 0.14	0.813 \pm 0.05	2.90 \pm 0.2
23-10-84	-1.14 \pm 0.26	-1.64 \pm 0.37	0.777 \pm 0.03	1.91 \pm 0.2
30-11-84	-0.77 \pm 0.05	-1.44 \pm 0.19	0.728 \pm 0.13	0.23 \pm 0.2
12-12-84	-1.39 \pm 0.13	-1.60 \pm 0.08	0.798 \pm 0.02	4.27 \pm 0.3
08-01-85	-0.93 \pm 0.20	-1.39 \pm 0.18	0.786 \pm 0.04	4.76 \pm 0.1
11-02-85	-1.61 \pm 0.37	-2.25 \pm 0.60	0.774 \pm 0.04	2.89 \pm 0.3
23-02-85	-1.17 \pm 0.04	-1.68 \pm 0.09	0.731 \pm 0.03	1.86 \pm 0.2
08-03-85	-1.20 \pm 0.05	-1.52 \pm 0.09	0.796 \pm 0.03	4.41 \pm 0.3
11-03-85*	-1.78 \pm 0.18	-2.13 \pm 0.25	0.797 \pm 0.04	8.55 \pm 0.3
11-05-85	-1.35 \pm 0.14	-1.61 \pm 0.14	0.870 \pm 0.05	11.83 \pm 0.3

TABLA N° 3b. Variaciones estacionales en los componentes del potencial hídrico del tejido foliar obtenidos mediante curvas presión-volumen para *E. apricata* Potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0) contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor (GRH°) y módulo de elasticidad (e) calculado según Tyree 1982. Los valores son el promedio de 3-4 réplicas y S es la desviación standard.

E. SPICATA

FECHA	$\Psi_{\pi}^{100} \pm S$	$\Psi_{\pi}^0 \pm S$	$\overline{\text{GRH}}^{\circ} \pm S$	$\bar{e} \pm S$
26-09-84	-1.23 \pm 0.1	-1.83 \pm 0.22	0.739 \pm 0.02	1.37 \pm 0.2
23-10-84	-1.08 \pm 0.04	-1.28 \pm 0.04	0.875 \pm 0.00	7.73 \pm 0.2
30-11-84	-1.40 \pm 0.15	-1.61 \pm 0.14	0.842 \pm 0.03	7.16 \pm 0.3
12-12-84	-1.47 \pm 0.04	-1.78 \pm 0.03	0.854 \pm 0.16	9.37 \pm 0.2
08-01-85	-1.21 \pm 0.45	-1.81 \pm 0.38	0.810 \pm 0.06	4.25 \pm 0.2
11-02-85	-1.36 \pm 0.10	-1.85 \pm 0.16	0.850 \pm 0.03	10.88 \pm 0.3
23-02-85	-1.30 \pm 0.22	-1.68 \pm 0.15	0.850 \pm 0.04	2.75 \pm 0.2
08-03-85	-1.57 \pm 0.24	-2.06 \pm 0.33	0.804 \pm 0.05	8.50 \pm 0.3
11-03-85*	-1.84 \pm 0.06	-2.01 \pm 0.07	0.887 \pm 0.04	18.23 \pm 0.4
11-05-85	-1.38 \pm 0.13	-1.74 \pm 0.17	0.824 \pm 0.03	9.18 \pm 0.3

TABLA N° 3c. Variaciones estacionales en los componentes del potencial hídrico del tejido foliar obtenidos mediante curvas presión-volumen para *E. moritziana* Potencial osmótico de saturación ($\Psi_{\pi 100}$), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ($\Psi_{\pi 0}$) contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor (CRH°) y módulo de elasticidad (ϵ) calculado según Tyree 1982. Los valores son el promedio de 3-4 réplicas y S es la desviación standard.

E. MORITZIANA

FECHA	$\bar{\Psi}_{\pi 100} \pm S$	$\bar{\Psi}_{\pi 0} \pm S$	$\overline{\text{CRH}} \pm S$	$\bar{\epsilon} \pm S$
26-09-84	-1.32 \pm 0.16	-1.84 \pm 0.37	0.782 \pm 0.08	0.78 \pm 0.3
23-10-84	-1.50 \pm 0.08	-1.80 \pm 0.17	0.858 \pm 0.04	10.49 \pm 0.3
30-11-84	-1.32 \pm 0.34	-1.59 \pm 0.52	0.847 \pm 0.03	7.86 \pm 0.3
12-12-84	-1.68 \pm 0.07	-1.95 \pm 0.13	0.840 \pm 0.04	11.51 \pm 0.3
08-01-85	-1.57 \pm 0.12	-1.98 \pm 0.08	0.970 \pm 0.04	9.19 \pm 0.3
11-02-85	-2.09 \pm 0.08	-2.66 \pm 0.14	0.837 \pm 0.03	15.23 \pm 0.4
23-02-85	-1.79 \pm 0.10	-2.35 \pm 0.10	0.799 \pm 0.03	4.84 \pm 0.4
08-03-85	-2.00 \pm 0.07	-2.64 \pm 0.10	0.764 \pm 0.04	13.57 \pm 0.4
11-03-85*	-1.85 \pm 0.24	-2.12 \pm 0.25	0.854 \pm 0.06	26.31 \pm 1.2
11-05-85	-2.24 \pm 0.23	-2.63 \pm 0.21	0.774 \pm 0.03	9.60 \pm 0.5

El CRH^a no mostró variaciones significativas entre plantas regadas y no regadas de E.timotensis, mientras que en las plantas regadas de E.spicata se registró un aumento de aproximadamente 8% en el CRH^a (Tabla 3). Los cambios observados en el CRH^a de las plantas regadas de E.moritziana y E.spicata podrían ser el resultado de un balance hídrico más favorable. Los resultados de los componentes del potencial hídrico sugieren que el tiempo de riego (23 días) fué suficiente para causar cambios favorables en el balance hídrico de E.moritziana, mientras que las otras dos especies no fueron tan sensibles a condiciones hídricas del suelo más favorables.

Los resultados del módulo de elasticidad (ϵ) fueron contrarios a lo esperado. Al haber un mayor suministro de agua el ϵ teóricamente debió ser menor o por lo menos igual al de las plantas control y fué mucho mayor que el obtenido para las plantas no regadas de las tres especies (Tabla 3).

C. COMPONENTES DEL POTENCIAL HIDRICO DEL TEJIDO FOLIAR.

En esta sección se presentan los resultados de los componentes del balance hídrico: potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^*), potencial de turgor (Ψ_p), contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor (CRH^a) y módulo de elasticidad (ϵ), obtenidos mediante CPV.

A pesar de que ninguno de los parámetros presentó diferencias estadísticamente significativas entre una estación y otra ($p < 0.05$); se observó una disminución de los Ψ_{π}^* (significativa a $p < 0.1$) durante la época seca en E.moritziana.

1. Curvas Presión-Volumen y Diagramas de Hoffler.

1.1. Época Húmeda

Se escogió Octubre como mes representativo de la estación húmeda (Fig.22a). Tanto el Ψ_{π}^{100} como el Ψ_{π}^* fueron más altos en E.spicata que en E.moritziana. En ningún momento el potencial hídrico foliar mínimo fué más negativo que ambos Ψ_{π}^* en esta estación (Fig. 16c y 22a). E.moritziana presentó un mayor porcentaje de CRH^a que E.timotensis (Fig.22b y Tabla 3). Los valores obtenidos para el ϵ indican que E.timotensis tiene paredes más elásticas (bajos valores de ϵ), mientras E.moritziana tiene paredes más rígidas (altos valores de ϵ) (Fig.22a y Tabla 3). E.spicata presentó valores intermedios a los de las otras dos especies en los componentes del potencial hídrico del tejido foliar.

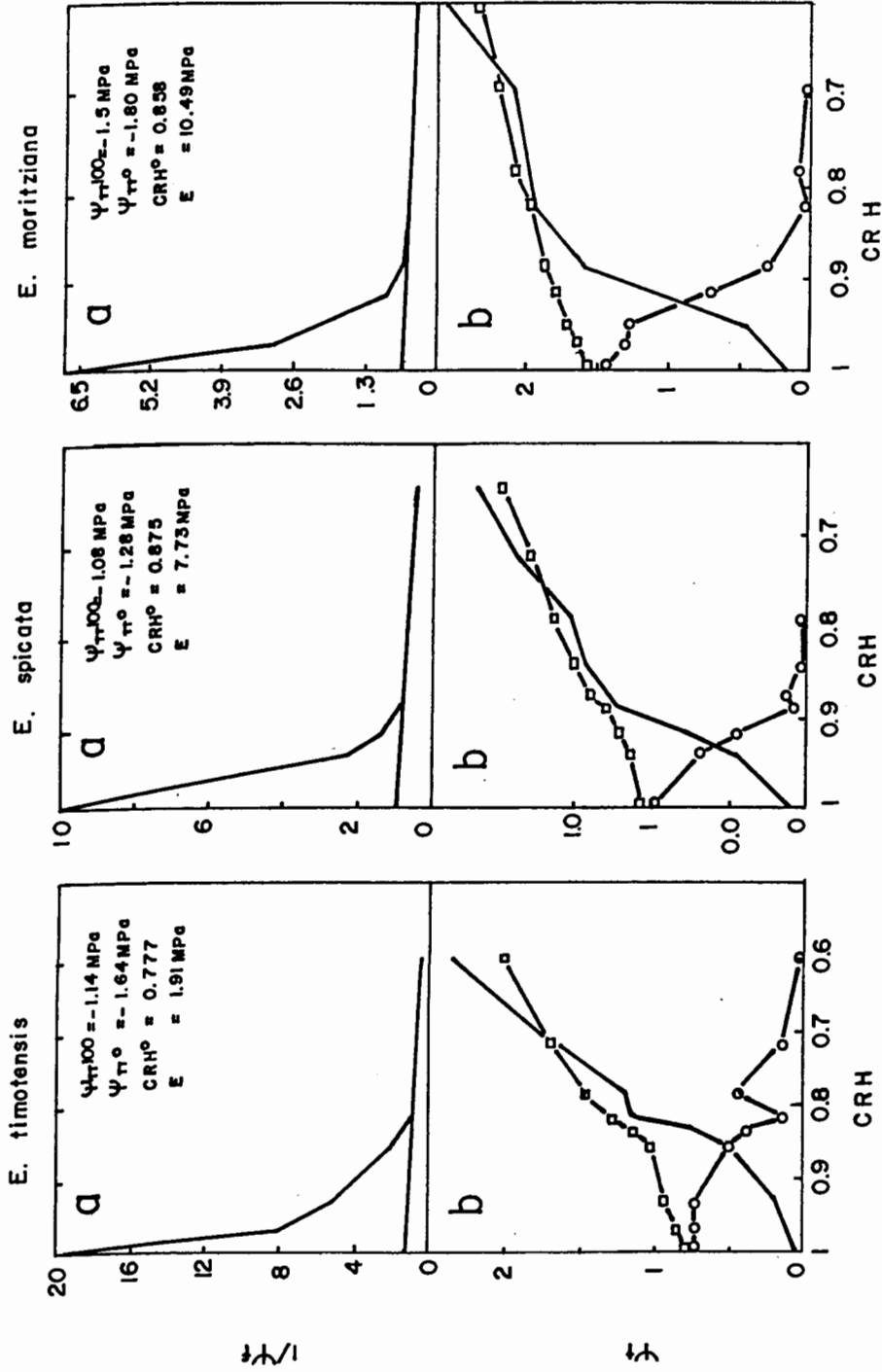


FIG. 22. Curvas presión-volumen (a) y diagramas de Hoffer (b) representativas de la época húmeda (Oct. 23-1984). (-) Potencial hídrico foliar, (\square) Potencial osmótico y (\circ) potencial de turgor.

Los diagramas de Hoffer son una representación gráfica de la variación de los componentes del potencial hídrico (Ψ_p y Ψ_{π}) a medida que varía el contenido relativo de humedad (Fig.22b). Para esta estación E.moritziana presentó el Ψ_{π} más negativo de las tres especies. E.timotensis mantuvo un mayor Ψ_p para un amplio rango de CRH en comparación con las otras especies estudiadas (Fig.22b).

Es interesante destacar en la Fig. 22b y 23b, que a CRH por debajo de 0.70 el Ψ_{π} corta la línea del Ψ_f obteniéndose un Ψ_{π} más positivo que el Ψ_f , lo que implicaría un Ψ_p negativo, lo cual no tiene explicación según las teorías físicas en las cuales se basan los cálculos de las curvas presión-volumen. ¿Es este tipo de resultados, consecuencia de errores del método de curvas presión-volumen, tanto a nivel experimental, como a nivel teórico? ¿Es fisiológicamente imposible obtener un Ψ_p negativo?.

En el caso de la Fig. 22b para E.timotensis, se observa un súbito aumento del Ψ_p . Este tipo de resultados se obtiene debido a presiones fluctuantes, que pueden indicar un problema de equilibrio, muerte de algunas células vivas o cambios en el Ψ_{π} , mientras la muestra se encuentra en la bomba de presión (Tyree com. pers), también puede deberse a errores de lectura del manómetro o a la falta de una tasa constante de aumento de presión. Para conocer a ciencia cierta las causas de estas variaciones del Ψ_p , se debió haber utilizado durante la elaboración de las curvas presión-volumen, un psicrómetro de termopares para seguir los posibles cambios de potencial osmótico durante el experimento.

1.2. Época Seca

Durante esta estación se observaron los valores más bajos de los componentes del potencial hídrico del tejido foliar. De las tres especies E.moritziana alcanzó los valores más negativos del Ψ_{π}^{100} y Ψ_{π}^* (Fig.23a). E.timotensis fué la única especie que presentó un Ψ_{π}^* más negativo que el Ψ_f^{\min} , aunque su Ψ_{π}^{100} fué más positivo que el Ψ_f^{\min} . El CRH^{*} se mantuvo igual al observado en Octubre para E.timotensis; mientras que en E.spicata y E.moritziana este componente aumentó ligeramente (Fig.23a). A pesar de que el módulo de elasticidad aumentó ligeramente en esta estación, se mantuvo la tendencia observada en la época húmeda: E.timotensis con paredes más elásticas y E.spicata y E.moritziana con paredes más rígidas, siendo la rigidez mayor en esta última.

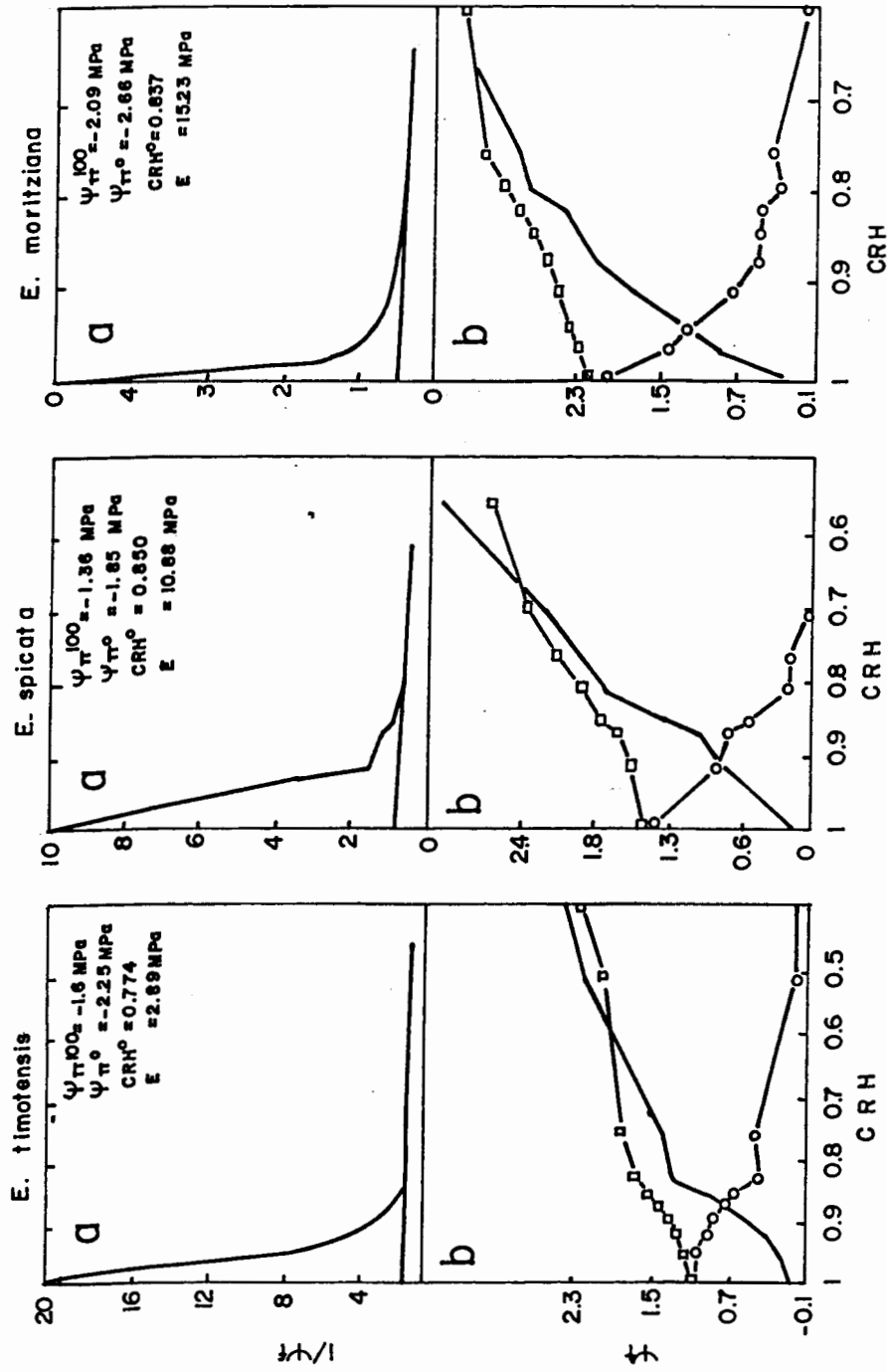


FIG. 23. Curvas presión-volumen (a) y diagramas de Hoffer (b) representativas de la estación seca (Feb. 11-1985). (-) Potencial hídrico foliar, (o) Potencial osmótico y (□) Potencial de turgor.

1.3. Tendencias Estacionales de los Componentes del Potencial Hídrico del tejido foliar

Aunque los componentes del Ψ_f mostraron gran fluctuación durante el período de estudio, se observa una tendencia del Ψ_{π}^{100} y Ψ_{π}^* de disminuir durante los meses de la estación seca (Fig.24a y b). Esta disminución fue más rápida de Enero a Febrero, cuando se observaron los potenciales hídricos más negativos (Fig.11). La disminución estacional del Ψ_{π}^{100} y Ψ_{π}^* sólo fue estadísticamente significativa en E.moritziana. El Ψ_{π}^* mostró valores más negativos y menos fluctuantes que el Ψ_{π}^{100} . En las tres especies tanto el Ψ_{π}^{100} como el Ψ_{π}^* mostraron un ligero aumento desde mediados hacia los finales de Febrero, este aumento fue mayor en E.timotensis y E.moritziana y quizás se debió a un incremento del porcentaje de contenido de humedad del suelo (%CRHSo) en los tres sitios (Tabla 1). Esta agua adicional no registrada por el pluviómetro, posiblemente entró al sistema por el descongelamiento del agua condensada y congelada durante la noche.

El patrón estacional del CRH^{*}, mostró ligeros cambios en las tres especies (Fig.24c). Para E.moritziana y E.spicata el CRH^{*} aumentó en la estación seca, observándose valores promedio de 0.837 y 0.841 para ambas especies respectivamente, mientras que en la estación húmeda los valores promedio fueron de 0.805 y 0.813 para E.moritziana y E.spicata respectivamente. E.timotensis presentó un patrón contrario al anterior, siendo los valores promedio para la estación seca de 0.772 y 0.820 para la época húmeda.

No se observó una clara tendencia estacional del ϵ en las tres especies (Fig.24d), presentándose valores altos y bajos durante la época húmeda y la época seca. Sin embargo, a pesar de las fluctuaciones estacionales, E.moritziana y E.spicata presentaron valores relativamente más altos de ϵ que E.timotensis a lo largo del período de estudio, lo que implica en líneas generales que E.timotensis mantiene paredes celulares más elásticas que las otras dos especies durante el período de estudio.

La relación entre ϵ y el Ψ_p para E.spicata y E.moritziana fue prácticamente lineal para los rangos de Ψ_p observados tanto en la época húmeda como en la época seca, siendo los valores de ϵ mayores en esta última (Fig.25a y b). En el caso de E.timotensis la relación toma la forma de una parábola abierta en ambas estaciones.

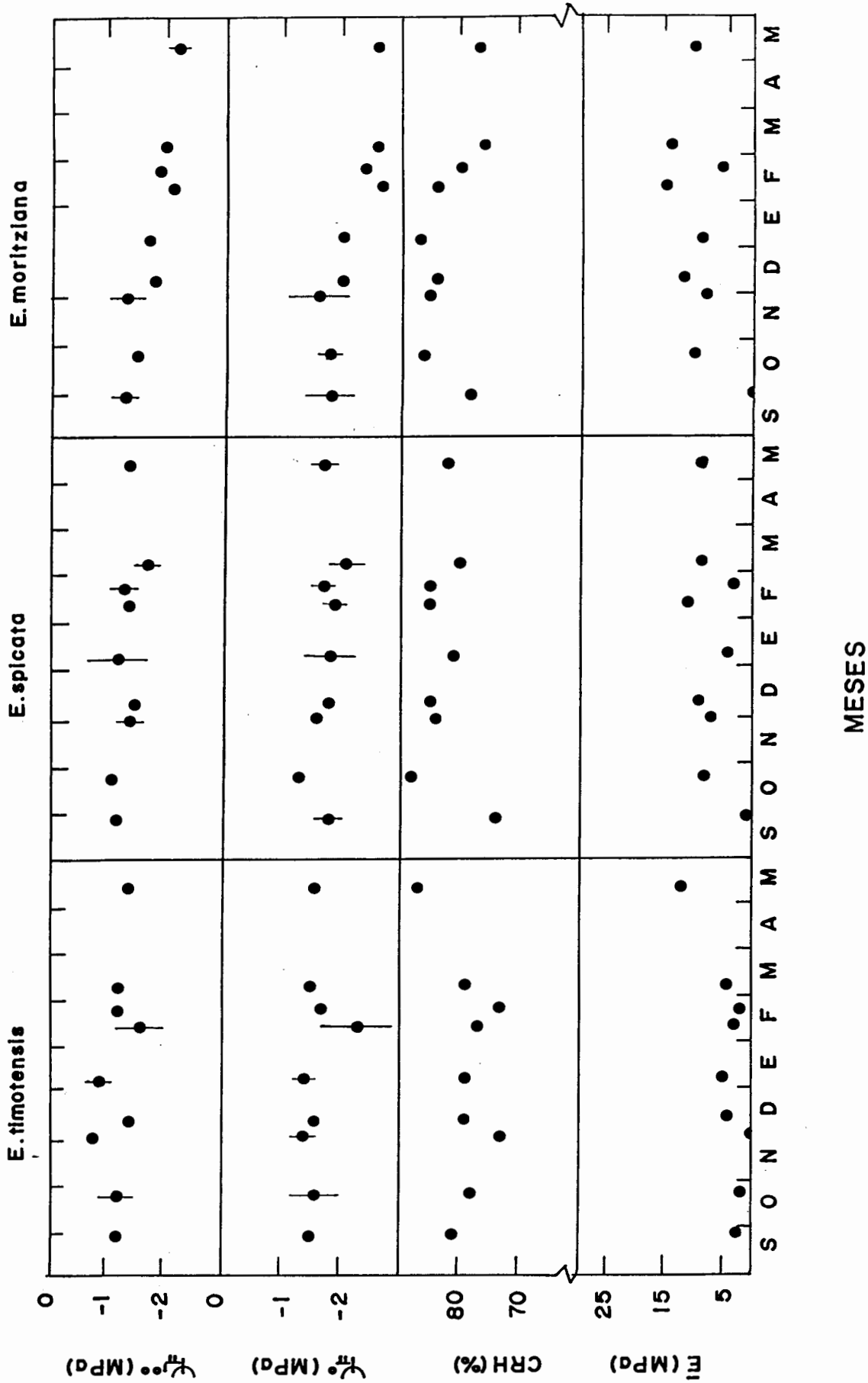


FIG. 24. Variaciones estacionales de los componentes del balance hídrico foliar obtenidos mediante curvas presión-volumen. Las barras verticales representan la desviación standard. La ausencia de la barra indica que la desviación fue más pequeña que el símbolo. Setiembre 84-Mayo 85.

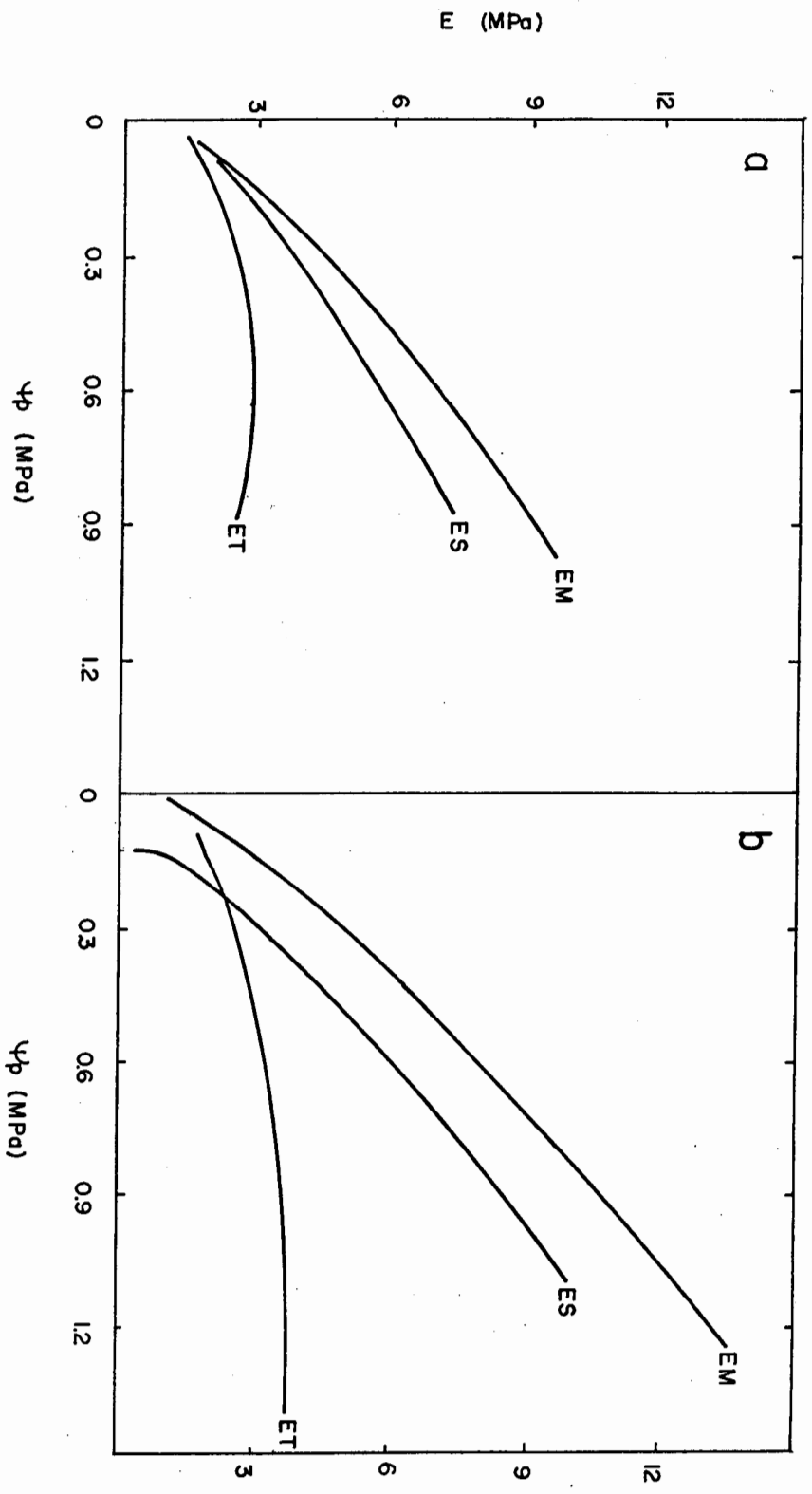


FIG. 25. Relación entre el módulo de elasticidad (E) calculado según la ecuación de Tyree y Jarvis (1982) y el potencial de turgor (ψ_p) calculado mediante curvas presión-volumen (a) Época húmeda y (b) época seca. Los datos de las curvas se encuentran en el apéndice G.

D. EVALUACION DE LA SENSIBILIDAD AL DESECAMIENTO DE LAS HOJAS DE LA ROSETA.

El contenido relativo de humedad crítico (CRHc) del tejido foliar (90% de resaturación) se muestra en las Fig. 26-28. Este CRHc coincide con el cambio de la pendiente en la relación entre el CRH y el % de resaturación para ambas estaciones. El punto de daño irreversible siempre ocurre a CRH relativamente bajos. Es interesante destacar que tanto en E.timotensis como en E.moritziana el CRH^a siempre ocurrió a Ψ_f muy por debajo del TLP. El CRH^c se mantuvo prácticamente igual en ambas estaciones para E.timotensis y E.moritziana, mientras que en E.spicata disminuyó en un 10% en la estación seca, lo que puede ser una respuesta a un balance hídrico desfavorable en ésta especie durante la estación seca.

E. CAPACIDAD

1. Eficiencia del reservorio medular.

En E.timotensis el Ψ_f se mantuvo casi constante después de 10 horas de cortar el sistema radicular (Fig. 29a). Sin embargo, el volumen de médula de E.timotensis es aproximadamente 10 veces más pequeño que el de las otras dos especies (Tabla 4).

Estos resultados podrían ser explicados por dos causas: 1) La presencia de otros reservorios internos tal como la nervadura central de las hojas y una mayor red de capilares conductores, que en conjunto pueden ayudar a mantener un balance hídrico favorable y 2) Un cierre estomático causado por la disminución del potencial hídrico foliar.

En E.spicata y E.moritziana el Ψ_f disminuye rápidamente después de 2 horas (Fig. 29b y 29c). El incremento del Ψ_f en E.moritziana después de 5 horas de cortar el sistema radicular, en parte se debe a que las hojas muestreadas, provenían de diferentes plantas con rangos de tamaño de 20-25 cm de altura total, lo cual traería por consecuencia diferencias en la capacidad total de la plantas. Aunado a este hecho no todas las hojas de una roseta transpiran a la misma tasa, inclusive se encuentran hojas que no transpiran durante varias horas.

2. Capacidad medular.

La capacidad de la médula expresado como VM/AF fué igual para E.spicata y E.moritziana, mientras que en E.timotensis fué significativamente menor, esto se

E. TIMOTENSIS

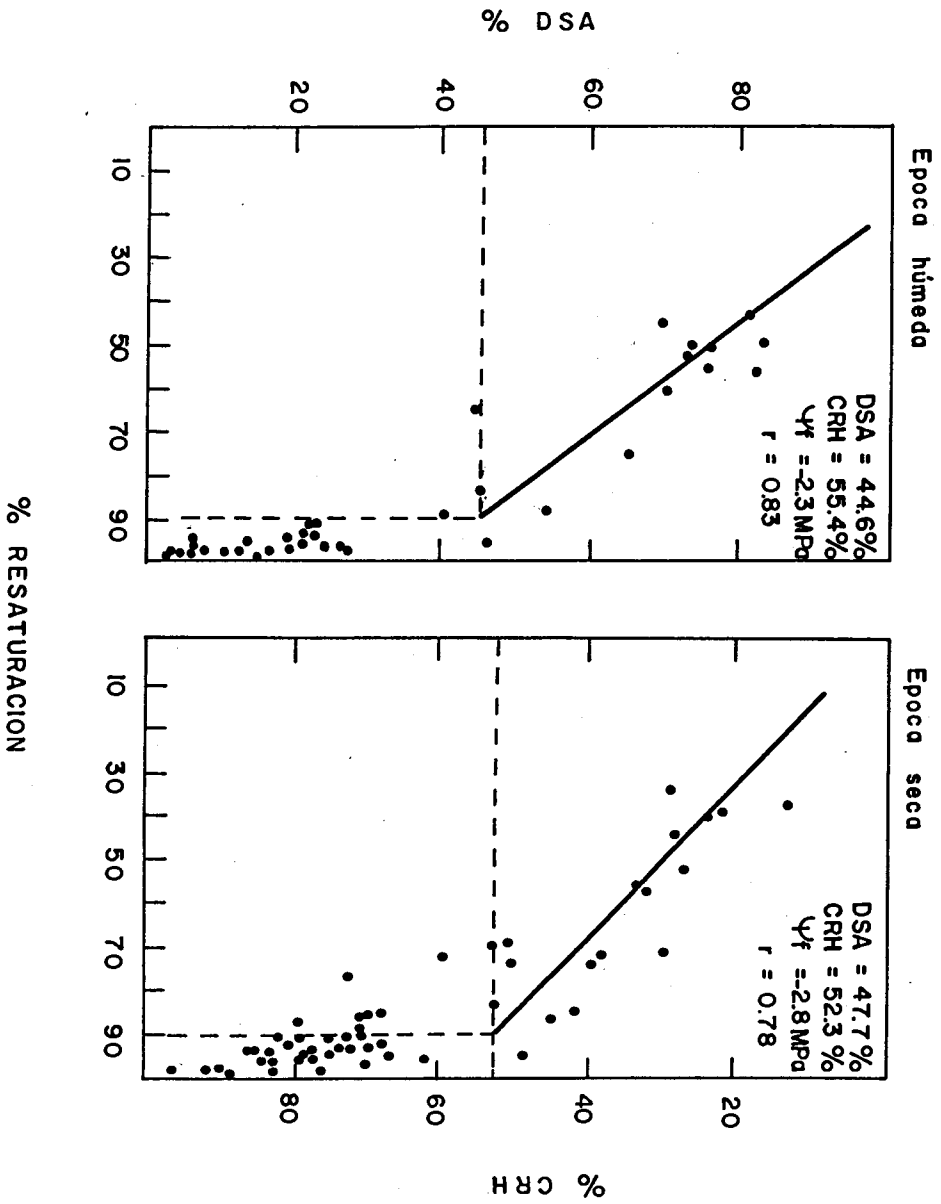


FIG. 26. Relación entre el déficit de saturación de agua (DSA), contenido relativo de humedad (DRH) y el / de resaturación en E. timotensis durante la estación húmeda y seca. Se indica el CRH_c al 90% de re saturación.

E. SPICATA

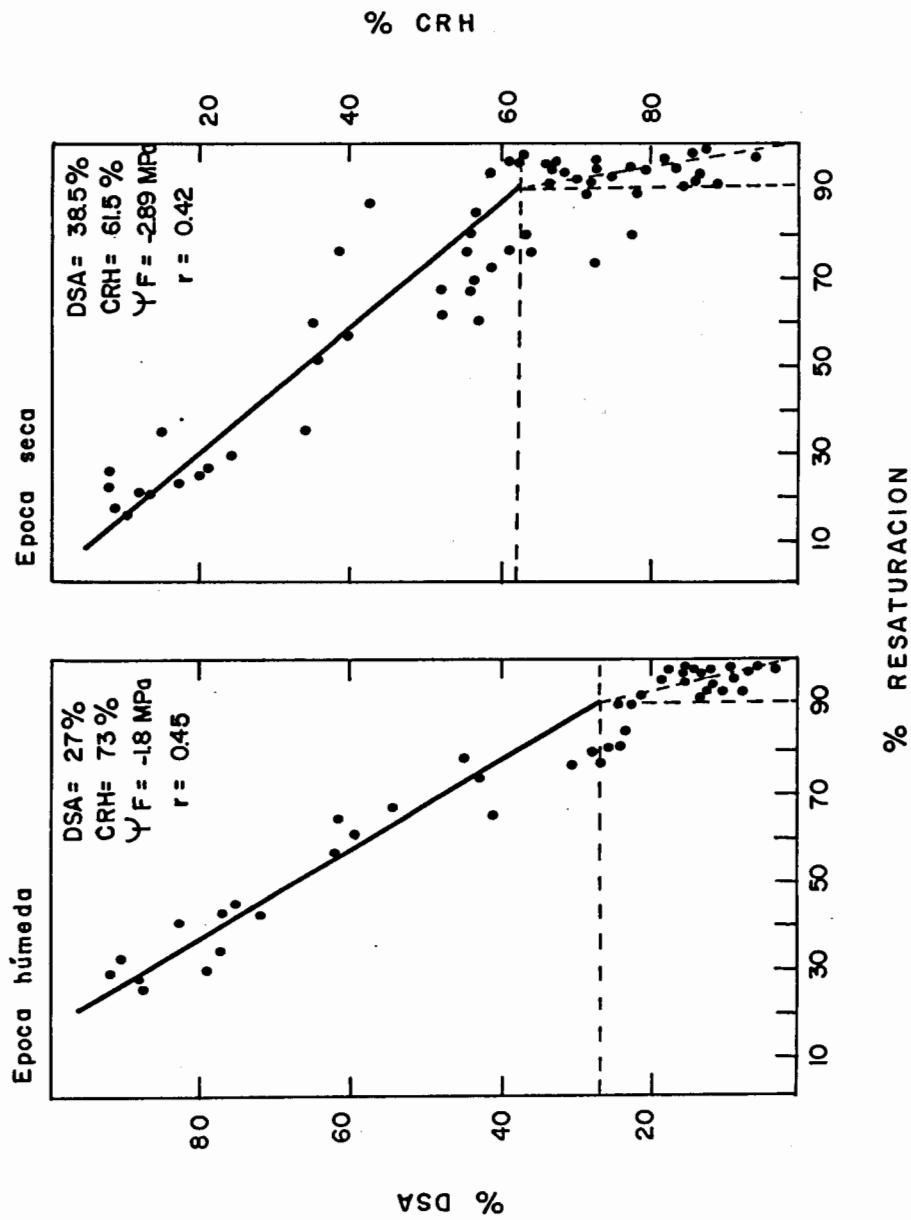


FIG. 27. Relación entre el déficit de saturación de agua (DSA), contenido relativo de humedad (CRH) y el % de resaturación en *E. spicata* durante la estación húmeda y seca. Se indica el CRHC al 90% de resaturación.

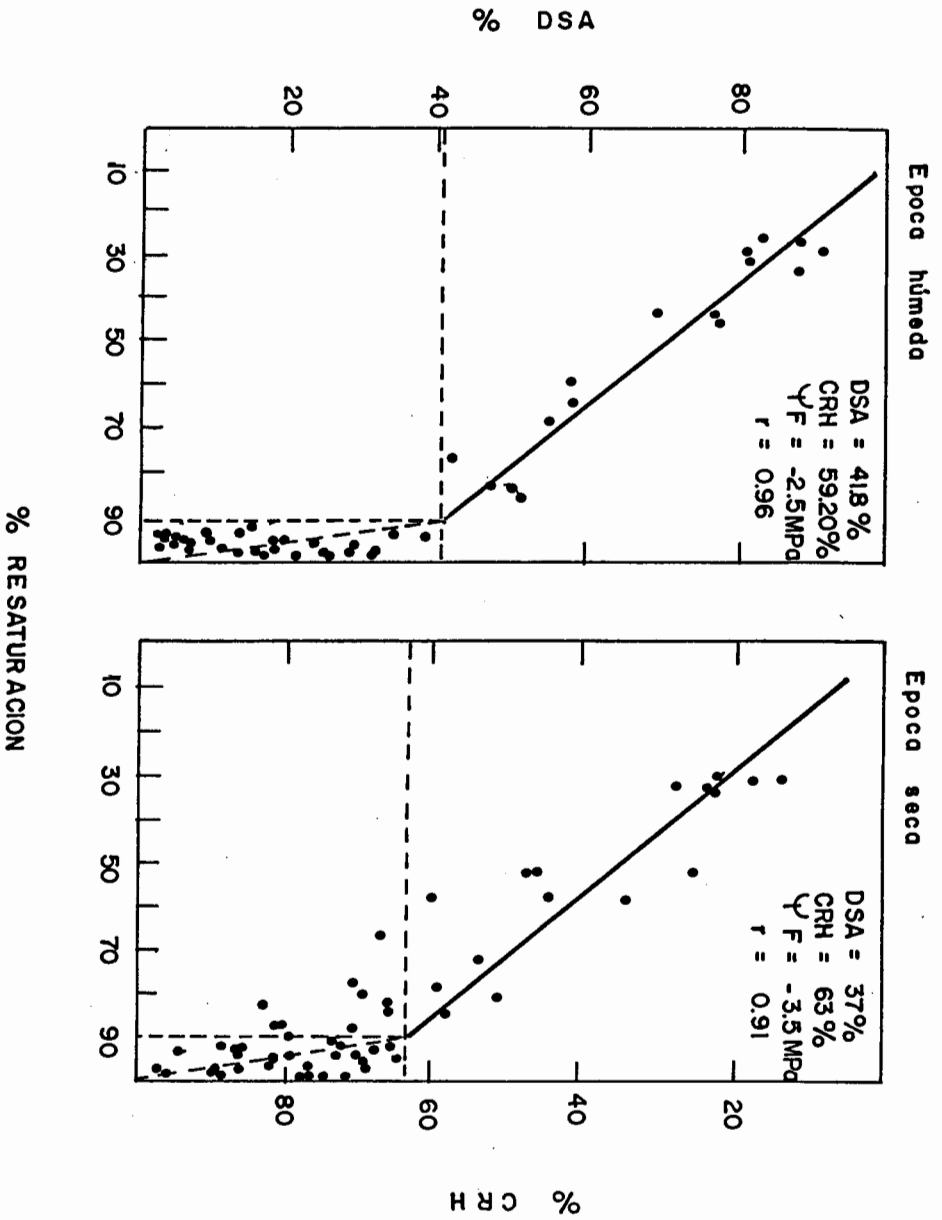


FIG. 28. Relación entre el déficit de saturación de agua (DSA), contenido relativo de humedad (CRH) y el % de resaturación en E. moritziana durante la estación húmeda y seca. Se indica el CRHc al 90% de resaturación.

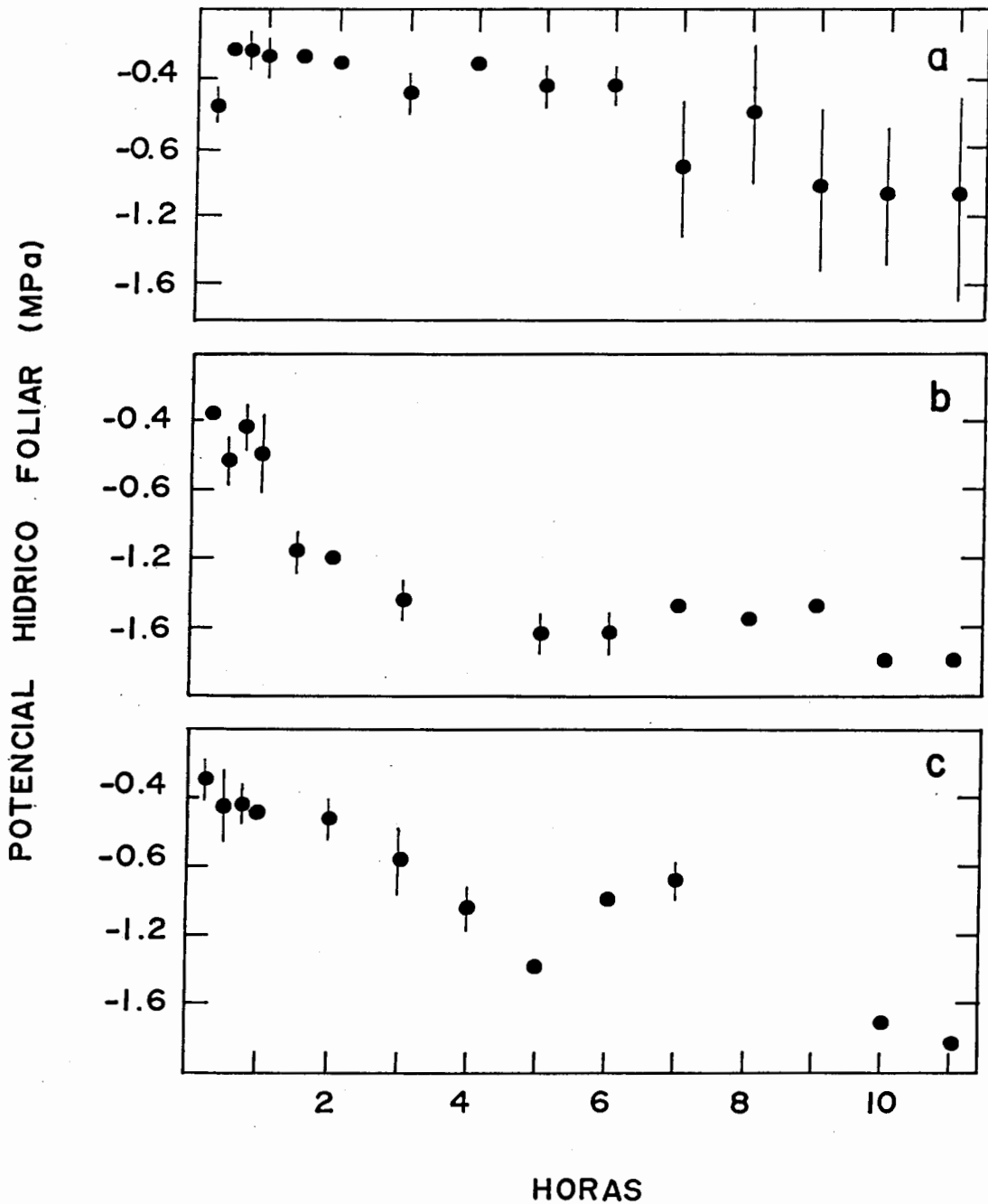


FIG. 29. Variaciones del potencial hídrico foliar en función del tiempo transcurrido después de cortar el sistema radicular. Cada punto representa el promedio de 4 hojas de diferentes individuos, la barra es la desviación standar. a) *E. timotensis*, b) *E. spicata* y c) *E. moritziana*.

TABLA N° 4. Capacitancia relativa determinada como volumen de médula por unidad de área foliar (VM/AF), volumen de médula (VM), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ($\Psi\pi^0$) estimado de curvas presión-volumen, área foliar de la roseta (AF), rango de contenido relativo de humedad correspondiente al agua accesible en la médula (ΔCRH), masa de agua dentro de la médula (ΔM), densidad de flujo transpiratorio (DTF), densidad de flujo transpiratorio total (T) y el período de tiempo durante el cual el agua removida de la médula puede reemplazar el agua perdida por transpiración (Horas de T). Para octubre 1984 y Enero 1985.

	VM/AF ($\times 10^{-3} \frac{\text{cm}^3}{\text{cm}^2}$)	VM (cm^3)	$\Psi\pi^0$ (MPa)	ΔCRH	ΔM (g)	DTF $\mu\text{gcm}^{-2}\text{s}^{-1}$	AF cm^2	T $\mu\text{g}/\text{seg}$	HORAS DE T
<i>E. timotensis</i>									
Oct.	3.64	1.25	-1.64	0.322	0.346	0.452	318.53	143.98	0.67
Ene.	3.64	1.25	-1.39	0.222	0.238	0.287	318.53	115.12	0.43
<i>E. spicata</i>									
Oct.	24.20	10.55	-1.28	0.165	1.495	1.026	484.66	497.26	0.84
Ene.	24.20	10.55	-1.81	0.375	3.398	0.769	484.66	372.20	2.53
<i>E. moritziana</i>									
Oct.	24.20	8.58	-1.80	0.372	2.230	0.577	367.87	212.63	2.91
Ene.	24.20	8.58	-1.98	0.419	3.088	0.509	367.87	187.25	4.58

debe a que tanto el volúmen de médula de E.timotensis como el área foliar de su roseta es menor en comparación con las otras dos especies. (Tabla 4).

En el mes de Octubre, el reservorio medular, pudo suplir agua a la roseta transpirante durante un mayor número de horas en E.moritziana y durante menor tiempo en E.timotensis. Para el mes de Enero la capacidad del reservorio medular (horas de transpiración) aumentó en E.spicata y E.moritziana mientras que E.timotensis mantuvo valores similares a los observados en el mes de Octubre. (Tabla 4). Durante el mes de Febrero, se mantuvo la tendencia encontrada en Enero pero el número de horas aumentó en valores absolutos (10.1Hr, 64.7Hr y 100Hrs para E.timotensis, E.spicata y E.moritziana respectivamente) debido a la menor tasa transpiratoria observada durante este mes (Tabla 2)

3. Capacidad foliar.

La capacidad por unidad de volúmen de agua presente en la hoja saturada (Figs 30a y 30b), fué en promedio para el mes de Octubre: 0.2MPa-1 para E.timotensis y E.spicata y 0.19MPa-1 para E.moritziana. Durante el mes de Febrero E.timotensis no presentó cambio alguno con respecto al mes de Octubre, mientras que E.moritziana y E.spicata presentaron valores más bajos (0.16MPa-1 y 0.12MPa-1 respectivamente) que los del mes de Octubre.

Otra forma de presentar los datos de CPU se encuentra en la Fig 31a y 31b, en la cual se observa que E.timotensis tiene una mayor capacidad por unidad volúmen de agua presente en la hoja tanto en Octubre como en Febrero, mientras que E.moritziana tiene una capacidad menor.

La capacidad/unidad de área foliar (CAP), durante el mes de Octubre (Tabla 5), fueron similares para E.timotensis y E.moritziana y menores para E.spicata. La capacidad total de la roseta (CAPaf) durante la estación húmeda fué similar para las tres especies. Durante la epoca seca E.spicata aumentó ligeramente su capacidad total con respecto a la estación húmeda, mientras que E.timotensis y E.moritziana la disminuyeron. En E.timotensis el reservorio de agua foliar puede suplir al agua transpirada durante un mayor número de horas tanto en la estación húmeda como en la estación seca. El aumento en el número de horas de transpiración en E.spicata con respecto a E.timotensis durante el mes de Febrero, se originó por un aumento de la CAPaf en E.spicata durante el verano (Tabla 5).

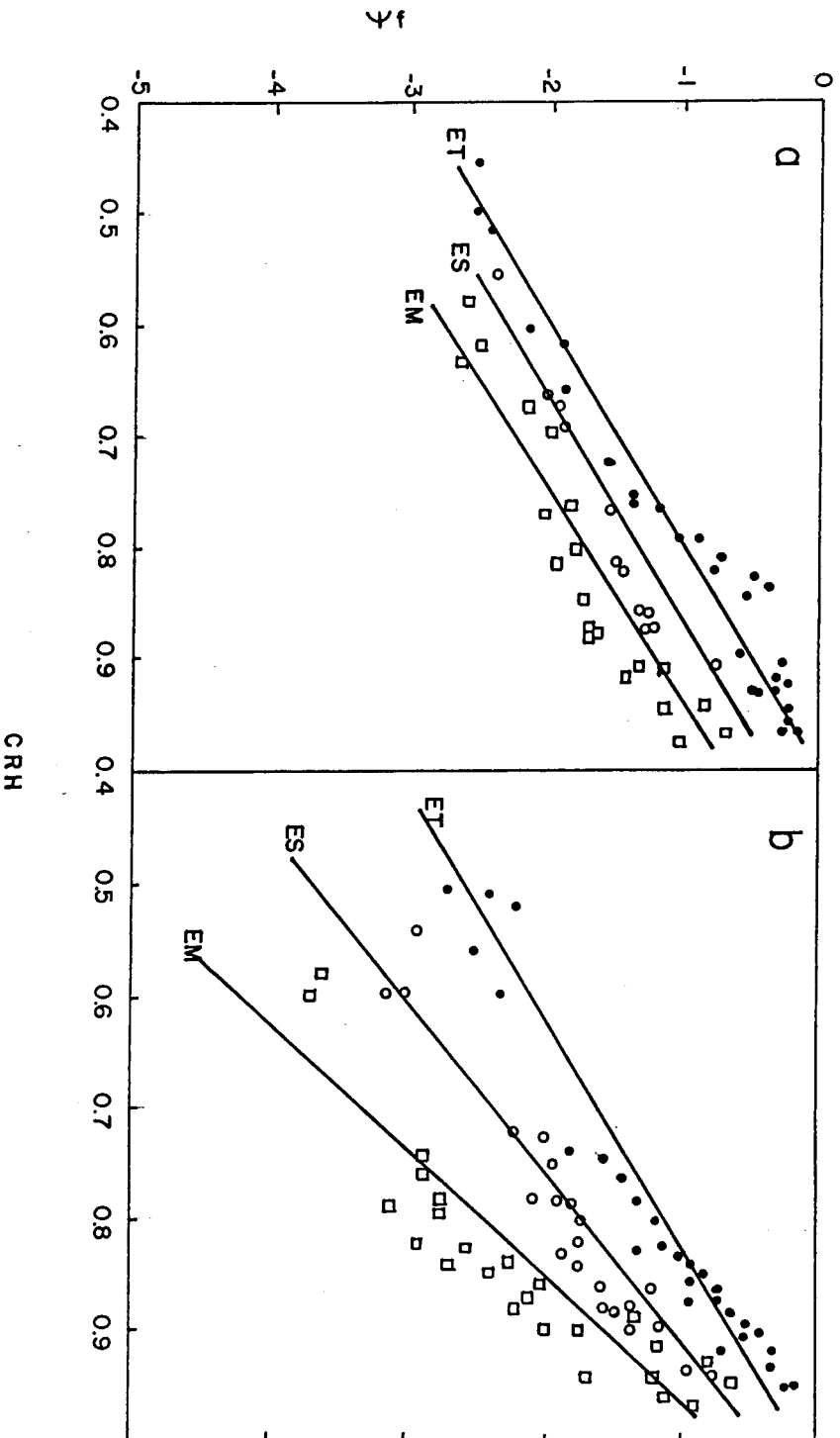


FIG. 30. Curvas presión volumen para hojas, expresado como λ vs CRH. El inverso de la pendiente de esta relación corresponde a la capacitancia por unidad de volumen de agua presente en la hoja a completa hidratación. (●) *E. timotensis*, (○) *E. spicata* y (□) *E. moritziana*. a) época húmeda y b) época seca

TABLA N° 5. Capacitancia por unidad de área foliar (CAP.). Área foliar total de la roseta (AF). Capacitancia por AF (CAPaf) potencial hídrico foliar (Ψ_f) a la máxima transpiración. Transpiración máxima (E_{max}). Volumen de agua perdida por unidad de área foliar (V/UAF) y horas de transpiración a la máxima tasa transpiratoria. Los cálculos se realizaron con datos de curvas presión-volumen según el método de Nobel y Jordan 1983). (ET) E. timotensis (ES) E. spicata y (EM) E. moritziana.

ESPECIE	MES	Cap. ($\text{mPa}^{-1} \times 10^{-6}$)	AF ($\text{m}^2 \times 10^{-2}$)	CAPaf ($\text{m}^3 \text{MPa} \times 10^{-8}$)	Ψ_f (MPa)	E_{max} $\mu\text{gcm}^{-2} \text{s}^{-1}$	V/UAF mm	HORAS E
ET	Oct	11		35.04	-0.43	1.14	0.004	0.097
	Feb	8	3.19	25.48	-1.78	0.07	0.013	5.2
ES	Oct	7		33.93	-0.38	3.51	0.0001	0.001
	Feb	7.7	4.85	37.32	-2.85	0.08	0.019	6.6
EM	Oct	10		36.79	-0.73	1.18	0.003	0.07
	Feb	6.5	3.68	24.91	-1.73	0.15	0.005	0.93

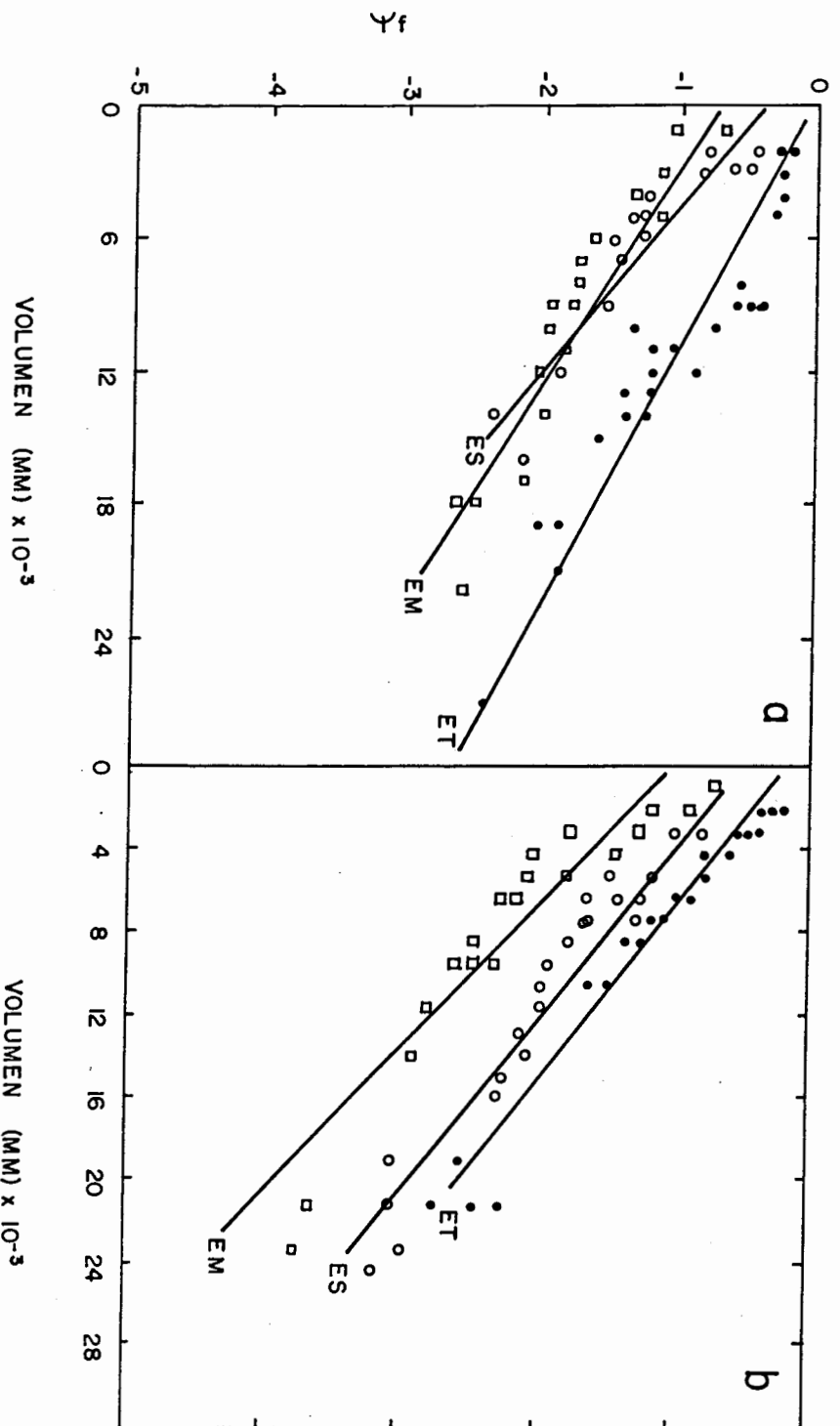


FIG. 31. Curvas presión-volumen expresadas en base al área foliar. El inverso de la pendiente corresponde a la capacitancia por unidad de área foliar. Nótese que el espesor de agua perdida es igual al volumen de agua perdida/área foliar. (●) *E. timotensis*, (○) *E. spicata* y (□) *E. moritziana*. a) época húmeda y b) época seca.

DISCUSION

Conductancia estomática y transpiración

El movimiento de apertura y cierre estomático puede estar regulado por diversos factores tanto ambientales como fisiológicos. Los efectos de estos factores pueden ser: directos, indirectos o de acción conjunta y dependen finalmente de las características de las plantas y el medio en que se encuentran. Entre los factores que tienen una mayor influencia en la conductancia estomática están: radiación, estado hídrico de la planta, humedad del suelo y del ambiente, temperatura foliar y concentración de CO_2 . (Hall et al. 1976).

El patrón de la conductancia estomática, tanto en la época húmeda como en la seca, parece estar relacionado no solo con un aumento del DPV si no también, con una disminución del Ψ_f en E.spicata y E.moritziana. Este mecanismo de sensibilidad estomática al DPV sería beneficioso para las plantas, pues podrían mantener la tasa de asimilación, sin que ello resulte en grandes pérdidas de agua. Esto en parte se refleja en la poca reducción de la producción foliar en E.spicata durante la época seca.

Esta tendencia de disminución de la conductancia a medida que aumenta el DPV ha sido documentada para diferentes especies y habitats (Drake et al. 1970; Lange et al. 1971; Schulze et al. 1972; Aston, 1976; Watt y Nielsen, 1978; Pallardy y Kozlowski, 1979; Black y Squire, 1979; Whitehead et al. 1981; Turner et al. 1985; Schulze et al. 1985). La respuesta estomática a comienzos de la época húmeda, sugiere que las plantas no habían llegado a recuperarse del déficit hídrico experimentado durante la estación seca.

En el caso de E.timotensis se podría sugerir que los estomas responden más a una disminución del Ψ_f que a cambios en el DPV. Este mecanismo puede en parte explicar la lenta disminución del Ψ_f después de cortar el sistema radicular, ya que la capacidad tanto foliar como medular (Tabla 4 y 5), no puede totalmente explicar el comportamiento de esta especie.

Debido a los cambios conjuntos de las variables (Ψ_f , Ψ_{s0} , DPV, irradiancia) durante la estación seca, es difícil relacionar la marcada disminución de la conductancia estomática con una o más de las variables arriba mencionadas (Jarvis, 1976; Schulze y Hall, 1982). Por ejemplo en la época seca disminuye el agua en el suelo en los tres sitios de estudio y existe evidencia de que esta disminución regula la respuesta estomática (Jarvis y Jarvis, 1963; Bates y Hall, 1981; Nagarajah

y Schulze, 1983; Gollan et al. 1985; Turner et al. 1985), posiblemente a través de la producción de ácido abscísico en las raíces (Beardsell y Cohen, 1975; Walton et al. 1976; Bengtson et al. 1977; Davies et al. 1982). Así mismo la relación entre el Ψ_f y la conductancia con datos obtenidos de diferentes cursos diarios, muestra que no hay una relación simple y directa de la conductancia con respecto al Ψ_f (Schulze y Hall, 1982) y por lo tanto se obtiene una histéresis pronunciada que no expresa una correlación significativa entre estas variables (Korner y Cochrane, 1985).

El estado hídrico de la planta también afecta la conductancia y su respuesta a la humedad ambiente (Davenport et al. 1977; Black y Squire, 1979; Osonubi y Davies, 1980; Johnson y Ferrell, 1983), pero según Schulze y Koppers (1979) y Schulze y Hall (1982), deben distinguirse los efectos de un déficit hídrico a corto plazo de los ocasionados a largo plazo. Bajo condiciones naturales, éste último efecto sería el más común y traería por consecuencia no sólo la disminución de la conductancia, sino también la modificación de la sensibilidad estomática al DPV (Schulze y Koppers, 1979).

La conductancia en las tres especies durante la estación húmeda fue baja en comparación con otras especies a más de 2000 m de altitud en la zona templada. Por ejemplo Carex curvula, Geum montanum y Primula minima presentaron durante el verano conductancias de 217, 424 y 284 $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ respectivamente (Korner et al. 1979). En la alta montaña tropical en páramos más húmedos y bajos, Baruch y Smith (1979) reportaron conductancias para E.schultzii y E.atropurpurea de 212 a 424 $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$. Sin embargo, los valores de conductancia observados en los individuos juveniles de Espeletia (Tabla 2), concuerdan con los valores encontrados por Korner et al. (1983) para Rhododendron, Vaccinium, Styphelia, Drapetes etc en Nueva Guinea y para Lobelia telekii, L.keniensis, Dendrosenecio keniodendron y D.brassica en el Monte Kenya (Schulze et al. 1985).

En las tres especies el flujo transpiratorio tiende a aumentar con el DPV y disminuye significativamente a medida que el Ψ_f se hace más negativo. En la época seca la transpiración disminuye en las tres especies, pero en la estación húmeda aumenta especialmente en E.spicata. Los resultados obtenidos concuerdan con los encontrados por Estrada (datos no publicados) para juveniles del estadio I (individuos de 15-20 cm altura total y diámetro de roseta de 10-20 cm) y II (individuos de 20-40 cm altura total y diámetro de roseta de 25-45 cm) de E.timotensis y del estadio II de E.spicata. Estos resultados son mucho más bajos que los encontrados por Schulze et al. (1985) para individuos adultos de Lobelia y

Dendrosenecio en el valle Teleki del Monte Kenya durante la época seca, para la misma altitud (4200 m) y condiciones similares de alta montaña tropical.

Potencial hídrico foliar

Durante el período de estudio los individuos juveniles de las tres especies de Espeletia estudiadas mantuvieron el siguiente patrón de Ψ_f : E.moritziana < E.spicata < E.timotensis. Una tendencia similar fué encontrada en la zona alpina de Wyoming por Oberbauer y Billings (1981), las especies en las crestas rocosas, siempre presentaron Ψ_f más negativos que las especies en zonas más bajas, estas últimas tienden a mantener una mayor tasa transpiratoria y Ψ_f más positivos en la zona alpina (Mooney et al. 1965; Ehleringer y Miller, 1975; Oberbauer y Billings, 1981).

E.timotensis no sigue el patrón descrito por Oberbauer y Billings pues ellos encontraron que las especies de las laderas de barlovento mantienen Ψ_f más negativos que las especies de zonas más bajas y húmedas, lo cual es el caso contrario a lo encontrado en este estudio. Es posible que el mantenimiento de Ψ_f más positivos en E.timotensis esté relacionado con los suelos arenosos de las laderas ya que en la arena, se requiere una menor cantidad de agua para producir Ψ_{50} altos (Pavlik, 1984), esto se debe a que en un suelo arenoso, la diferencia entre la capacidad de campo y el punto de marchitez permanente es pequeña, sin embargo, el porcentaje de agua útil es mucho menor que en un suelo arcilloso.

Según Hinckley et al.(1983) las especies con Ψ_f más altos tienden a presentar las siguientes características: 1) raíces más extensas y profundas 2) estomas más abiertos bajo condiciones de sequía y 3) un bajo Ψ_m . Ninguna de estas características las presenta E.timotensis, es posible que en esta especie el cierre estomático esté regulado por una disminución del Ψ_f , ya que el mantenimiento de un balance hídrico favorable tampoco está relacionado con una mayor capacidad.

El riego continuo durante la época seca aumentó el Ψ_f . Este aumento fué más significativo en E.moritziana. El efecto del riego en el Ψ_p fué mayor en E.timotensis y en E.spicata

La tendencia del Ψ_f^{\max} , Ψ_f^{\min} y Ψ_f^{mad} (Fig.32a), fué la misma que la descrita anteriormente para el Ψ_f . El hecho de que el Ψ_f^{mad} fué siempre mayor en E.timotensis, puede estar relacionado con un mayor equilibrio planta-suelo durante la época seca, posiblemente, a través de una menor resistencia al flujo de agua a bajas temperaturas. El aumento del Ψ_f^{mad} en las tres especies, a comienzos de la

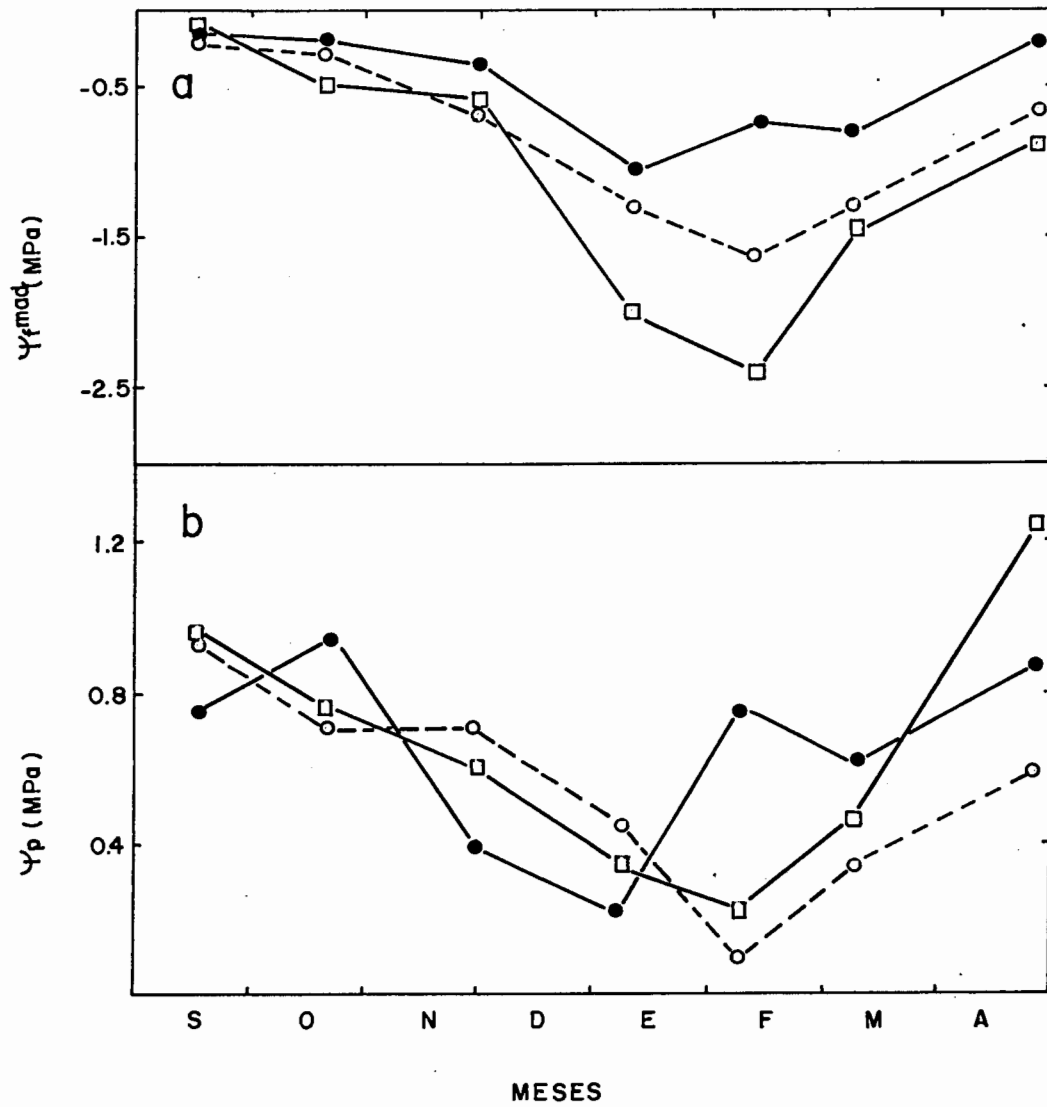


FIG. 32. Variaciones estacionales del potencial hídrico de madrugada (ψ_f^{mad}) y del potencial de turgor (ψ_p). Los valores de ψ_p representan el promedio de los 3 valores para cada mes de medición. (●) *E. timotensis*, (○) *E. spicata* y (□) *E. moritziana*.

época húmeda (Fig.32a), es indicativo de que las plantas habían experimentado déficit hídrico a finales de la época seca (Fetcher, 1979).

Los Ψ_f experimentados por los juveniles de las especies estudiadas durante el mes de Febrero, fueron más negativos que los encontrados para otras especies tropicales durante la estación seca en bosques húmedos y en páramos. Por ejemplo Robichaux y Pearcy (1980) reportaron Ψ_f de -0.8 a -1.2 MPa para varias especies de Euphorbia arborescente en Hawaii. Para las hojas del dosel de Pentacletra macroloba -1.7 MPa (Oberbauer, 1982). En algunas especies de bosque montano en Luquillo, Medina (1983) reportó Ψ_f de -0.1 a -1.0 MPa .

En individuos adultos de Lobelia telekii en el Monte Kenya el Ψ_f fué de -2.2 MPa (Schulze et al. 1985), mientras que para individuos adultos de Espeletia, Meinzer y Goldstein (1985) reportaron -0.5 MPa (E.lutescens), -1.25 MPa (E.moritziana y E.spicata), -1.0 MPa (E.schultzii) y -2.25 MPa para E.floccosa. Baruch y Smith (1979) han encontrado Ψ_f más negativos para E.schultzii durante el verano en Mucubají. Para los estadios I y II de E.timotensis y E.spicata se han encontrado Ψ_f de -0.6 y -1.6 MPa respectivamente (Estrada datos no publicados).

Potencial de turgor.

De los componentes del Ψ_f , el Ψ_p es el que juega el papel más importante en el mantenimiento de ciertas funciones fisiológicas tales como: el movimiento estomático, el transporte a través de la membrana y sus propiedades eléctricas (Zimmermann, 1978) y en la expansión y división celular (Hsiao et al. 1976; Hsiao, 1973; Ray et al. 1972; Kirkham et al. 1972; Cleland, 1971; Lockhart, 1965; Boyer, 1968). De manera, que cualquier mecanismo que contribuya a mantener el turgor, durante períodos de déficits hídricos, será beneficioso para la plantas, pues no sólo le permitirá sobrevivir al "stress" sino también crecer, aumentando así su habilidad competitiva durante este período.

Es posible que el descenso en la producción foliar de E.moritziana durante la época seca (Fig. 33), se deba a una disminución del turgor. En el caso de E.timotensis la disminución de la producción puede estar más relacionada con una disminución de la asimilación causada por un cierre estomático y no con una disminución del turgor, pues en este caso se hubiera observado una disminución de la expansión foliar (Orozco datos no publicados) y este no fué el caso.

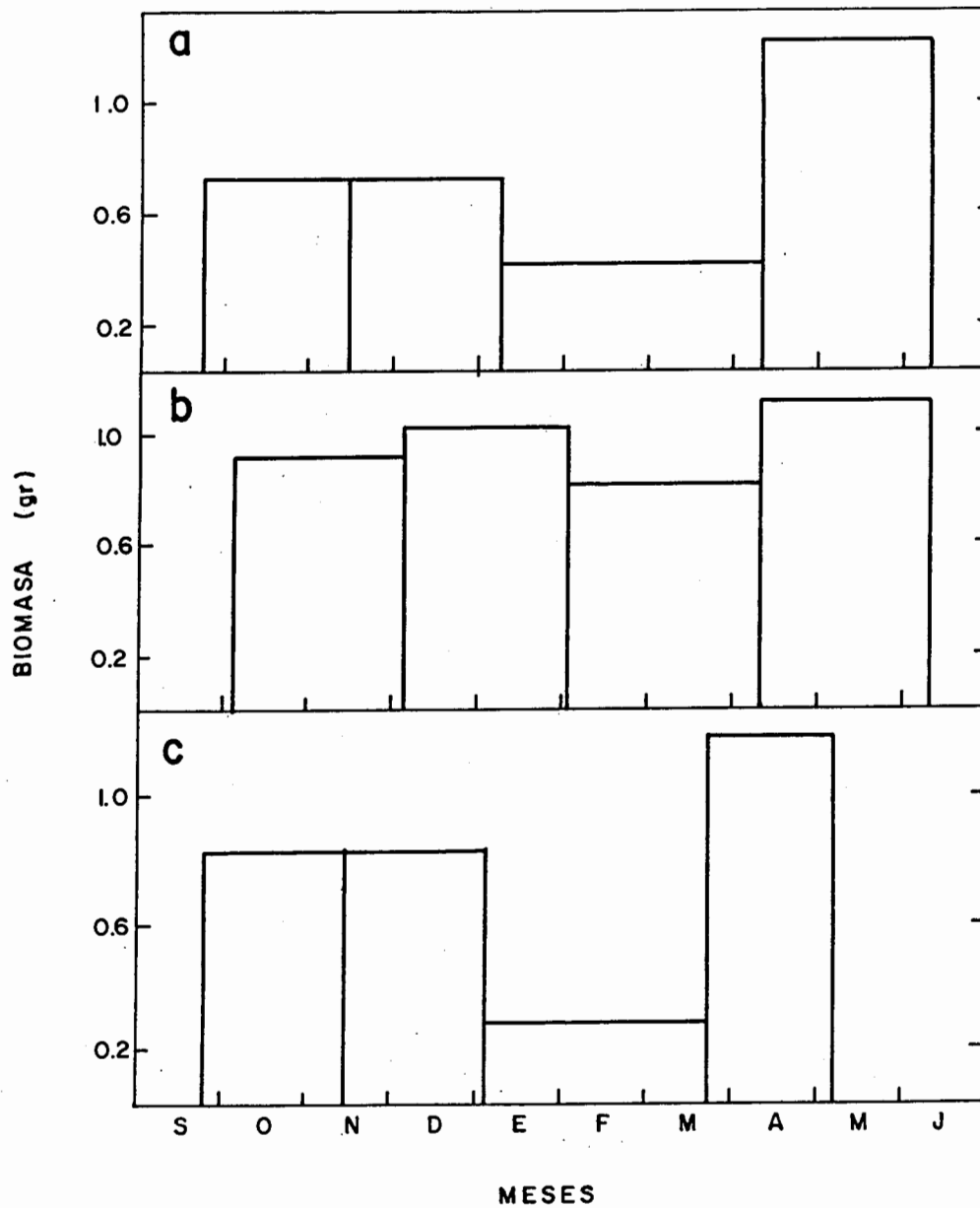


FIG. 33 Cambios estacionales de la biomasa en peso seco de las hojas producidas. La altura de la barra representa el peso seco del promedio de hojas producidas por 10 individuos en 30 días. El ancho de la barra representa la amplitud del intervalo de medición: a) E. timotensis b) E. spicata y c) E. moritziana.

Módulo de elasticidad.

Otro importante componente del balance hídrico es el módulo de elasticidad (ϵ). Antes de discutir los resultados consideramos importante incluir una breve introducción, sobre su significado y las diferentes ecuaciones utilizadas para su cálculo.

Cuando se aplica una fuerza de extensión a un material, éste se deforma, la deformación puede ser plástica, elástica o ambas. Una deformación plástica es cuando el material permanece deformado una vez que la fuerza aplicada cesa. En una deformación elástica, el material retorna a su forma inicial, después de suspender la fuerza aplicada (Cleland, 1971).

Las paredes celulares de las plantas, tienen propiedades tanto plásticas como elásticas (Haughton et al. 1968). Una célula en crecimiento, tiene una pared más plástica que una célula ya adulta, aunque estas últimas retienen cierta plasticidad.

Las deformaciones plásticas ocurren como cambios graduales de la forma que pueden tomar horas o minutos para concluir. Este tipo de deformación finaliza, cuando el material se ha "endurecido" lo suficiente como para que el resultado de la fuerza aplicada, sea una nueva configuración de los enlaces moleculares de las microfibrillas de hemicelulosa (Tyree y Jarvis, 1982).

En una célula viva, es la propiedad elástica de la pared celular deformada, la que ejerce una fuerza positiva sobre el citoplasma. A medida que el citoplasma aumenta de volumen, la pared celular se estira para poder encerrar éste nuevo volumen citoplasmático. A manera de analogía, la presión interna dentro de la célula aumenta de la misma manera que cuando se infla un globo, mientras más aire se le inyecta al globo, las paredes de éste se estiran para acomodar el nuevo volumen de aire dentro de él.

Por otra parte, las propiedades plásticas permiten un aumento permanente del volumen celular (crecimiento o expansión celular), sin un aumento permanente de la presión interna; aunque éste aumento de presión es necesario para producir una nueva deformación plástica.

El módulo de elasticidad total o volumétrico (ϵ) describe la presión necesaria para que las pequeñas variaciones de volumen, produzcan cambios en el ψ_p (Zimmermann, 1978).

$$\Psi_p = \epsilon * V/V$$

Debido a que ϵ es por lo tanto un parámetro de proporcionalidad entre las variaciones del Ψ_p y los cambios en el volúmen celular relativo ($\Delta V/V$), el ϵ no es constante, sino que varía con la presión. Por lo antes mencionado Tyree y Jarvis (1982) propusieron reagrupar los términos de la ecuación de Zimmermann:

$$\epsilon = d\Psi_p/dV * V$$

Donde V se denomina volúmen de agua osmótica o contenido de agua osmótica (Jones y Turner, 1980) o contenido de agua simplásmica (Tyree, 1981). Esta fracción de agua osmótica o simplásmica es importante en el cálculo de ϵ , pues es ésta la que causa las variaciones de la presión interna de la célula (Ψ_p).

Existen varias ecuaciones para calcular ϵ con curvas presión-volúmen, estas ecuaciones pueden ser agrupadas en categorías dependiendo de los criterios utilizadas en cada una de ellas.

1. Ecuaciones que asumen una relación lineal entre Ψ_p y CRH:

- a. $\text{Log } \Psi_p = \text{Log } \epsilon + n \text{Log } (V_0 - V_e - V_p)/V_p$ (Tyree y Hannel, 1972)
- b. $\epsilon = \text{CHR}_{(t)p} * \tan(a)$ (Warren-Wilson, 1967)
- c. $\epsilon = \Psi_p^{\text{max}} * a$ (Hellkvist et al. 1974)

2. Ecuaciones donde el Ψ_p se expresa en relación al volúmen o el peso y no asume necesariamente una relación lineal:

- a. $\epsilon_{\text{max}} = \text{PVAT}/dF$ (Tyree et al. 1973)
- b. $E = \Psi_p(1) - \Psi_p(2)/W(1) + W(2) * W(1) + W(2)/2$ (Tyree, 1981)
- c. $\epsilon = dP/dW * W$ (Tyree y Jarvis, 1982)

3. Ecuaciones que asumen una idealidad del potencial osmótico donde ϵ es constante a valores altos de Ψ_p .

- a. $\epsilon = W_{(t)p} * d\Psi_p/dW$ (Cheung et al. 1976)

El módulo de elasticidad (ϵ), es básicamente la pendiente o sus variaciones en la relación lineal o curvilínea entre el Ψ_p y el CRH_s . Mientras mayor sea el valor de la pendiente (ϵ) de esta relación, menor será la elasticidad de la pared celular.

E. timotensis presentó las paredes más elásticas de las tres especies, tanto en la época húmeda como en la época seca. Las paredes

elásticas disminuyen la tasa de pérdida de turgor, pues la célula reduce significativamente su volumen a medida que disminuye el CRH. De esta manera, la pérdida de turgor ocurre a bajos CRH; evadiéndose así Ψ_f más negativos y permitiendo la continuidad de otros procesos metabólicos a bajos CRH (Parker, 1980). Es interesante señalar que la parábola abierta obtenida de la relación entre ϵ y el Ψ_p no puede ser explicada por las teorías de elasticidad de tejidos hasta ahora desarrolladas. Este tipo de respuesta ha sido también reportada para Acer rubrum (Roberts et al. 1981).

Sin embargo, E.timotensis mostró una marcada disminución de la producción foliar durante la época seca (Fig. 34a), lo que implica que a pesar de tener paredes elásticas y de la contribución de ésta propiedad al mantenimiento del turgor celular, ésta característica no fue suficiente para mantener la tasa de producción foliar observada en la estación húmeda.

Por otra parte, E.moritziana y E.spicata presentaron altos valores de ϵ . Las células con paredes más rígidas aunque pierden turgor rápidamente, ayudan a crear un gradiente planta-suelo a altos CRH, lo que resulta en una mayor capacidad de absorción de agua (Roberts y Knoerr, 1977; Roberts et al. 1980). Esta característica sería beneficiosa en habitats como los afloramientos rocosos, donde el agua es escasa todo el año, particularmente durante la época seca y debido a la formación de éste gradiente, el agua proveniente de la condensación nocturna sería absorbida rápidamente por las raíces de estas especies.

Potencial Osmótico.

De las tres especies estudiadas, sólo E.moritziana mostró una disminución del Ψ_{π}^{100} en la época seca lo cual estaría indicando la existencia de ajuste osmótico estacional. Otra evidencia a favor de la existencia de ajuste osmótico en esta especie es que no se registró un aumento en la elasticidad, resultados similares fueron encontrados en sorgo por Jones y Turner (1978). El ajuste osmótico aumentaría la ventaja de E.moritziana en los afloramientos rocosos, pues es uno de los mecanismos que permite el mantenimiento del turgor celular, compensando

de esta manera el efecto de rápida pérdida de turgor que ocasionan las paredes rígidas.

La disminución de -0.45 MPa del Ψ_{π}^{100} durante la época seca está relacionada con un menor % CH_{50} en los afloramientos rocosos. Esta relación entre el Ψ_{π} y el % CH_{50} ha sido documentada para otras especies y lugares (Calkin y Pearcy, 1984; Roberts et al. 1980; Monson y Smith, 1982; Parker et al. 1982; Roberts y Knoerr, 1977).

Al igual que en Pennisetum americanum (Henson et al. 1982) y en Helianthus annuus (Jones y Turner, 1980) el ajuste osmótico en E.moritziana no fué suficiente para prevenir una reducción del turgor, pues no sólo se registró una disminución progresiva del Ψ_p (Fig.32b) a medida que disminuyó el agua en el suelo, sino también un prolongado marchitamiento de las hojas durante la estación seca (Fig.34). Por lo tanto el ajuste osmótico puede ser importante para la productividad durante el período transitorio de desarrollo de un déficit hídrico (Wilson et al. 1980), pero no para mantener el turgor cuando el déficit es prolongado o cuando el Ψ_f llega a valores muy bajos para la especie (Davies y Lakso, 1978).

Características de resistencia a la sequía

La economía hídrica de una planta está determinada por sus características morfológicas y fisiológicas, las cuales en parte delimitan su capacidad de resistencia a la sequía. La mayoría de las plantas, tienden a desarrollar una combinación de características de evasión y/o tolerancia (Levitt, 1972). La posesión de una o la combinación de ambas características de resistencia, no sólo tiene implicaciones a nivel de cómo el déficit hídrico afecta el funcionamiento de las plantas, sino también en los patrones de distribución de las especies a lo largo de un gradiente hídrico (Parker, 1980).

En cuanto a los tres sitios de estudio, se observó una clara diferencia en lo que respecta al agua en el suelo. Los fondos de valle son hídricamente más favorables y los afloramientos rocosos no sólo son los más inestables hídricamente, sino también los más desfavorables en la estación seca. Nuestros resultados muestran que existe una estrecha

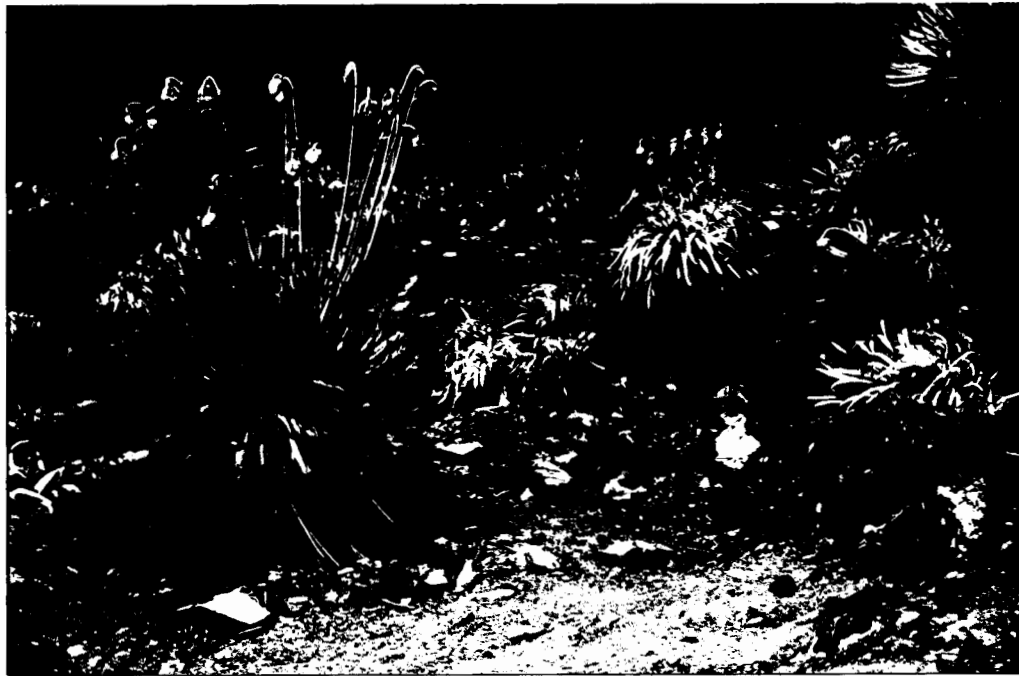


FIG. 34. Fotografía de plantas juveniles de E. moritziana marchitas durante el verano. Las mismas hojas se recuperaron con las primeras lluvias. Páramo Las Cruces. Febrero 1985.

relación entre las características hídricas de estos habitats y la economía hídrica de las especies que predominan en cada uno de ellos.

E.timotensis presenta las características de una típica planta evasora a la sequía: altos Ψ_{π}^{100} y Ψ_{π}^* y Ψ_f más positivos. Un bajo CRH^a y una mayor elasticidad de la pared celular. La mayor elasticidad de la pared confiere una disminución del Ψ_{π}^{100} a un cierto CRH y por lo tanto un mayor turgor sin un consecuente aumento de solutos (Weatherley, 1970), lo cual es ventajoso, pues largos períodos con Ψ_{π} bajos, pueden tener efectos perjudiciales en los procesos metabólicos de las plantas, tales como: la expansión foliar (Hsiao, 1970) y la actividad enzimática (Flowers y Hansen, 1969; Hsiao, 1976).

Las características elásticas de las paredes de E.timotensis, le permitirían ocupar habitats más secos que aquellos donde se encuentra E.spicata. La ocupación diferencial de habitats, en base a diferencias de elasticidad, ha sido reportada para varias especies de Dubautia a 1980 msnm en Hawaii (Robichaux, 1984; Robichaux y Canfield, 1985; Robichaux et al 1984) y en Metrosideros polimorpha una especie de bosque húmedo en Hawaii (Stemmermann, 1983, citado por Robichaux et al 1985).

E.moritziana posee características de una planta tolerante a la sequía: bajos Ψ_{π}^{100} y Ψ_{π}^* , Ψ_f muy negativos, baja elasticidad de las paredes celulares y un alto CRH^a. Además de las características antes mencionadas, las hojas de la roseta parecen tener cierta tolerancia metabólica a la sequía. La marchitez de las hojas en el verano (Fig.34) y su rápida recuperación con las primeras lluvias, representa una cierta evidencia que debe ser investigada.

Sería de esperar, que si en realidad las hojas de la roseta de esta especie presentan una cierta tolerancia a la sequía, se hubiese observado un bajo CRH^c durante la época seca, lo cual no fué encontrado. Es de notar que la técnica de resaturación, por si sólo, no representa una evidencia decisiva y por lo tanto deberían realizarse en cada fase de deshidratación, tests microscópicos de viabilidad citoplasmática como los señalados por Slavik (1974) y Barrs y Weatherley (1962). También hubiese sido interesante, realizar el experimento de déficit de saturación en condiciones naturales y de esta manera comparar con los resultados del laboratorio, pues el comportamiento del material vegetal

no es igual en hojas intactas en la planta como en hojas cortadas (Gaff, 1982).

Las plantas tolerantes a la sequía, son predominantemente pioneras en la colonización de afloramientos rocosos y suelos poco profundos. Bajo estas condiciones, los mecanismos de evasión fallan frecuentemente y por lo tanto no protegen a las plantas de un prolongado déficit hídrico. Por lo tanto, sería de esperar, una mayor presión selectiva hacia mecanismos de tolerancia en estos habitats (Gaff, 1977). Tal podría ser el caso de E.moritziana ya que la mayoría de las características de su balance hídrico son del tipo tolerante.

E.spicata al igual que E.timotensis mantuvo un alto $\Psi_{\pi 100}$ y Ψ_{π}^* durante el período de estudio. La elasticidad de la pared celular es baja y por consiguiente tiende a perder turgor rápidamente. Estas son características de especies de habitats mésicos y ha sido documentado para especies como Erodium, Baccharis y Amsinckia en el desierto de Sonora (Monson y Smith, 1982). Otras especies como Alnus sinuata en bosques templados se restringe a los lugares más húmedos, pues no puede cambiar el Ψ_{π} a niveles más bajos para competir exitosamente por la humedad (Cline y Campbell, 1976). Los altos Ψ_{π} probablemente resultan en un funcionamiento más eficiente de otros procesos metabólicos (Cline y Campbell, 1976), lo que en parte puede explicar la mayor producción foliar de esta especie durante la época seca.

Capacidad

Como consecuencia del régimen térmico de la alta montaña tropical, el agua no siempre se encuentra accesible, para suplir la demanda transpiratoria durante la mayor parte del año y especialmente durante las primeras horas del día. El agua representa un factor limitante, ya sea por estar congelada o su absorción impedida por una baja permeabilidad de la membrana (Goldstein et al. 1984; Kaufmann, 1977; Running y Reid, 1980).

Se ha planteado, que los mayores riesgos de mortalidad, en plantas pequeñas de Espeletia, son en parte debidos a que en estos estadios la médula no está lo suficientemente desarrollada para mantener una alta

tasa transpiratoria y por lo tanto especies como E.lutescens experimentarían grandes fluctuaciones del Ψ_f (Goldstein et al. 1984).

Sin embargo, los resultados del presente trabajo, parecen indicar que a pesar de que el reservorio medular en E.timotensis es muy pequeño (Tabla 4), parecería existir otros mecanismos de regulación de las pérdidas de agua que le permiten a esta especie una lenta disminución del Ψ_f . Se sugiere que en el caso de la mencionada especie, la menor capacidad no representa necesariamente una causa importante de mortalidad en el estadio de desarrollo estudiado, pues a pesar de presentar fluctuaciones del Ψ_f , éste siempre fue el más alto de las tres especies.

En E.timotensis mecanismos tales como un cierre estomático asociado a una disminución del Ψ_f pueden en esta fase de desarrollo, ayudar a mantener un balance hídrico favorable a expensas del balance de carbono, lo cual podría explicar la disminución de la producción foliar durante la época seca.

En el caso de E.spicata y E.moritziana, su capacidad medular (VM/AF) es similar a las reportadas para E.floccosa, E.atropurpurea y E.marcana (especies de páramos más bajos) (Goldstein et al. 1984), aunque el período de tiempo para reemplazar el agua transpirada, es mayor en las especies estudiadas (Tabla 4). El reservorio medular dura un mayor número de horas debido a la baja transpiración de las plantas pequeñas, especialmente durante la época seca.

Tanto la capacidad/unidad de volumen de agua presente en la hoja, como la capacidad/unidad de área foliar durante la época húmeda, fueron similares a los valores encontrados para Hilaria rigida y Encelia farinosa (Nobel y Jordan, 1983); presentando E.timotensis la mayor capacidad foliar de las tres especies (Tabla 5).

La suma de la capacidad de los reservorios internos (capacidad medular + capacidad foliar) para Octubre 1984, indica que E.moritziana, tiene la mayor capacidad total de las tres especies, lo cual puede ser ventajoso para esta especie, ya que ella ocupa los habitats hídricamente más inestables.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos muestran que, E.timotensis mantiene una economía hídrica más favorable durante el año, E.moritziana está sometida a un mayor déficit hídrico y E.spicata mantiene un comportamiento intermedio.

En E.timotensis, el mantenimiento del turgor durante la época seca, es el resultado de paredes celulares elásticas. Estas características le permiten, en la época seca, conservar la tasa de expansión foliar observada durante la época húmeda.

Se sugiere la existencia de un Ψ_f crítico para el cierre estomático en E.timotensis. Esto implicaría un mecanismo de compensación, entre la disminución de las pérdidas de agua para sobrevivir durante la época seca y una baja asimilación de Carbono durante éste período; lo cual se ve reflejado en la reducción significativa de la producción foliar.

En E.timotensis y E.spicata, el desarrollo de potenciales hídricos desfavorables durante el verano no está asociado con un ajuste osmótico estacional, pero en E.moritziana si lo está. Esta capacidad puede ser un atributo importante que le permita a ésta especie ocupar habitats hídricamente inestables como son los afloramientos rocosos.

El riego durante la época seca ocasionó un aumento en el Ψ_f en las tres especies. Excepto en E.moritziana, el riego no promovió cambios en el potencial osmótico. Por lo antes mencionado E.moritziana puede responder rápidamente a condiciones hídricas más favorables, mientras que E.timotensis y E.spicata presentan un cierto retardo en su respuesta.

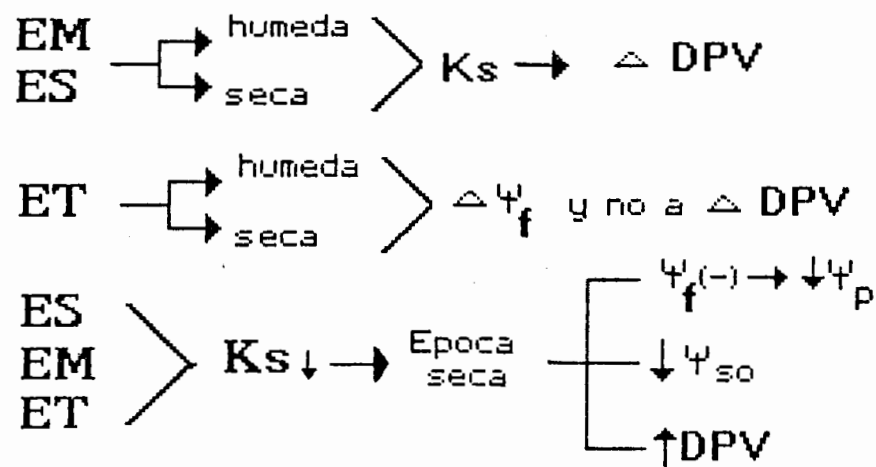
En los individuos juveniles estudiados, tanto la capacidad medular como la foliar no parecen desempeñar un papel muy importante en el mantenimiento de una economía hídrica favorable, lo que representa el caso contrario a lo encontrado para los individuos adultos de las mismas especies. Se concluye que en los individuos juveniles una menor capacidad medular no es necesariamente una causa importante de mortalidad, pues las plantas pequeñas presentan otros mecanismos de regulación del balance hídrico, como son ajuste osmótico y altos potenciales hídricos foliares, críticos para el cierre estomático.

En E.spicata, la falta de mecanismos que promuevan el mantenimiento del turgor celular (ajuste osmótico, paredes celulares rígidas) a bajos Ψ_f , puede explicar la ausencia de ésta especie en los afloramientos rocosos. La combinación de ajuste

osmótico y paredes celulares rígidas, como también una alta tolerancia de las hojas de la roseta al daño por déficit hídrico, son características que le permitirían a E.moritziana, colonizar habitats hídricamente inestables como son los afloramientos rocosos. En E.timotensis el mantenimiento del turgor celular mediante la alta elasticidad de la pared celular y de Ψ_f favorables debidos al cierre estomático causado por un Ψ_f crítico, pueden explicar su lento crecimiento, pero no son evidencia para explicar la presencia de ésta especie en las laderas; de hecho E.timotensis, puede también encontrarse sobre afloramientos rocosos y fondos de valle. En un ambiente hídrico y térmicamente extremo como el páramo desértico, la ocupación de diferentes habitats por estas tres especies, es el reflejo de una serie de características fisiológicas que le permiten a cada especie colonizar ciertos habitats y de esta manera evadir los costos de la competencia.

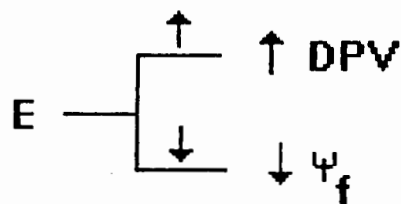
En las Figs. 35 y 36 se presenta un modelo esquemático de este trabajo. Se sugieren los siguientes estudios en los individuos juveniles de las especies estudiadas: capacidad de absorción de agua por el sistema radicular, la eficiencia del sistema conductor, eficiencia fotosintética y estudios bajo condiciones controladas para conocer el efecto de las diferentes variables sobre la regulación estomática.

Conductancia estomatica



Transpiración

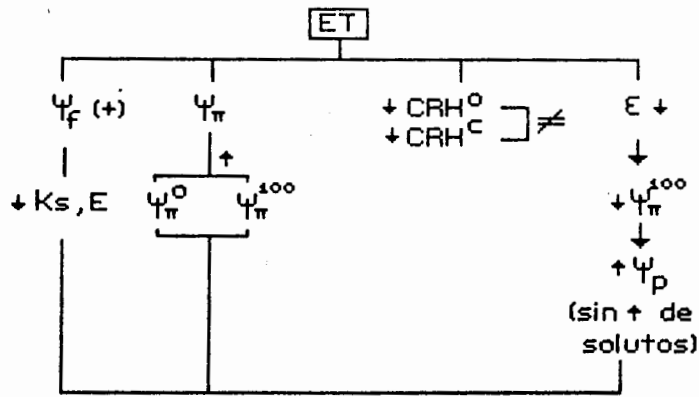
ES > EM > ET



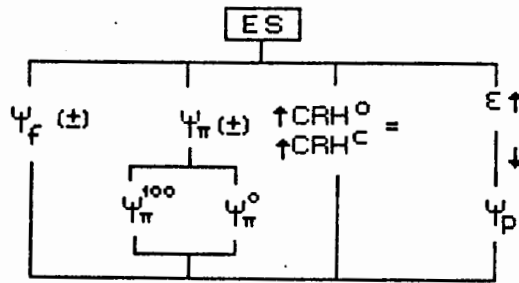
Potencial hídrico foliar



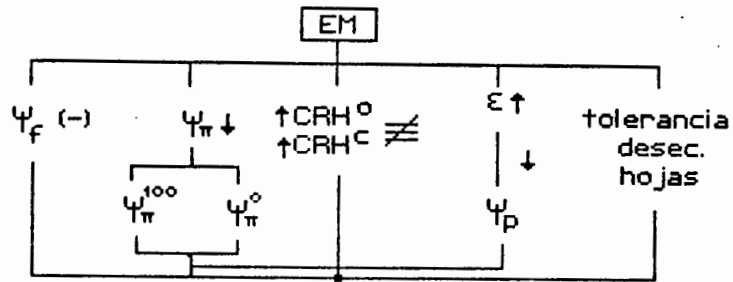
FIG. 35. Modelo esquemático de las relaciones hídricas de las especies estudiadas. E. timotensis (ET), E. spicata (ES) y E. moritziana (EM).



Características planta evasora a la sequía.



Habitats mésicos



Caract. plantas tolerantes sequia

Pionera en colon. afloramientos

FIG. 36. Modelo esquemático de las características de la economía hídrica de las especies estudiadas y su relación con el habitat que ocupan en el Páramo Desértico.

REFERENCIAS

- Antonovics, J. (1972). Population dynamics of the grass Anthoxanthum odoratum on a Zinc mine. JOURNAL OF ECOLOGY, 60: 351-365.
- Aston, M.J. (1976). Variation of stomatal diffusive resistance with ambient humidity in sunflower (Helianthus annuus). AUSTRALIAN JOURNAL OF PLANT PHYSIOLOGY, 3: 489-501.
- Azócar, A y Monasterio, M. (1980). Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el páramo de Mucubaji. En. ESTUDIOS ECOLOGICOS EN LOS PARAMOS ANDINOS. M. Monasterio (ed). Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. pag.225-262.
- Barrs, H.D. y Weatherly, P.E. (1962). A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. AUSTRALIAN JOURNAL OF BIOLOGICAL SCIENCE, 15: 413-425.
- Baruch, Z y Smith, A.P. (1979). Morphological and Physiological correlates of niche breadth in two species of Espeletia (Compositae) in the Venezuelan Andes. OECOLOGIA, 38: 71-82.
- Bates, L.M. y Hall A.E. (1981). Stomatal closure with soilwater depletion not associated with changes in bulk leaf water status. OECOLOGIA, 50: 62-65.
- Beardsell, M.F. y D. Cohen. (1975). Relationship between leaf water status abscisic acid levels, and stomatal resistance in maize and sorghum. PLANT PHYSIOLOGY, 56: 207-212.
- Bengston C., Falk C.O. y Larson S. (1977). The after effect of water stress on transpiration rates and changes in abscisic acid content of young wheat plants. PHYSIOLOGIA PLANTARUM, 41: 149-154.
- Black, C.R. y Squire, G.P. (1979). Effects of atmospheric saturation deficits on the stomatal conductance of pearl millet (Pennisetum typhoides S. and H.) and groundnut (Arachis hypoquesa L.). JOURNAL OF EXPERIMENTAL BOTANY, 30: 935-945.
- Boyer, J.S. (1968). Relationship of water potential to growth of leaves. PLANT PHYSIOLOGY, 43: 1056-1062.
- Calkin, H.W. y Percy, R.W. (1984). Seasonal Progressions of tissue and cell water relations parameters in ever green and deciduous perennials. PLANT, CELL AND ENVIRONMENT, 7: 347-352.
- Campbell, G.S. (1977). AN INTRODUCTION TO ENVIRONMENTAL BIOPHYSICS. Springer-Verlag, N.Y. 159 pp.
- Cheung, Y.N.S., Tyree, M.T., Dainty, J. (1976). Some possible sources of error in determining elastic moduli and other parameters from pressure-volume curves of shoots and leaves. CANADIAN JOURNAL OF BOTANY, 54: 758-765.
- Cleland, R. (1971). Cell wall extension. ANNUAL REVIEW OF PLANT PHYSIOLOGY, 22: 197-222.
- Cline, R.G. y Campbell, G.S. (1976). Seasonal and diurnal water relations of selected forest species. ECOLOGY, 57: 367-373.
- Coe, M.J. (1967). THE ECOLOGY OF THE ALPINE ZONE AT MOUNT KENYA. Dr.W. Junk Publishers, The Hague. 136 pp.
- Cook, R.E. (1979). Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. TOPICS IN PLANT POPULATION BIOLOGY. O.T. Solbrig, S. Jain, G.B. Johnson y P.H. Raven (eds). Columbia University Press, N.Y. pp 207-231.
- Cuatrecasas, J. (1979). Growth form of the Espeletiinae and their correlation to vegetation type of the high tropical Andes. TROPICAL BOTANY. K. Larsen y L.B. Holm-Nielsen (eds) ACADEMIA PRESS LONDON, N.Y. pp 397-410.
- Davenport, T.L., Jordan, W.R. y Morgan, P.W. (1977). Movement and endogenous levels of abscisic acid during water stress induced abscission in cotton seedlings. PLANT PHYSIOLOGY, 59: 1165-1168.
- Davies, F.S. y Lakso, A.N. (1978). Water relations in apple seedling: Changes in water potential components, abscisic acid levels and stomatal conductances under irrigated and non-irrigated conditions. JOURNAL OF the AMERICAN SOCIETY OF HORTICULTURAL SCIENCE, 103: 310-313.

- Davies, W.J., Rodriguez, J.L. y Fiscus, E.L. (1982). Stomatal behaviour and water movement through roots of wheat plants treated with abscisic acid. *PLANT, CELL AND ENVIRONMENT*, 5: 485-493.
- Drake, B.G., Raschke, K. y Salisbury, F.B. (1970). Temperature and Transpiration resistance of Xanthium leaves as affected by air temperature, humidity and wind speed. *PLANT PHYSIOLOGY*, 46: 324-330.
- Ehleringer, J.R. and Miller, P.C. (1975). Water relations of selected plants in the alpine tundra, Colorado. *ECOLOGY*, 56: 370-380.
- Estrada, C. (1983). DINAMICA DEL CRECIMIENTO Y REPRODUCCION DE Espeletia EN EL PARAMO DESERTICO. Tesis de Maestria. Post-Grado de Ecología Tropical. Facultad de Ciencias U.L.A., Mérida. 181 pp.
- Fetcher, N. (1979). Water relations of five tropical tree species on Barro Colorado Island, Panama. *DECOLOGIA*, 40: 229-233.
- Flowers, T.W. y Hansen, V.B. (1969). The effect of reduced water potential on soybean mitochondria. *PLANT PHYSIOLOGY*, 44: 939-945.
- Gaff, D.F. (1977). Desiccation tolerant vascular plants o southern Africa. *DECOLOGIA*, 31: 95-109.
- Gaff, D.F. (1980). Protoplasmic tolerance of extreme water stress. En. *ADAPTATION OF PLANTS TO WATER AND HIGH TEMPERATURE STRESS*. N.C.Turner y P.J.Kramer (eds). John Wiley & Sons, New York. pp. 207-230.
- Garay, I. (1981). Le peuplement de microarthropodes dans le litere sur pied de E.lutescens et E.timotensis. *REV.ECOL.BIOL.SOL*, 18: 209-219.
- 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. (1981). *ECOPHYSIOLOGICAL AND DEMOGRAPHIC STUDIES OF WHITE SPRUCE (Picea glauca (Moench) Voss) AT TREE LINE IN CENTRAL BROOKS RANGE OF ALASKA*. Ph.D. Dissertation University of Washington.
- 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., Meinzer, F. y Monasterio, M. (1985). Physiological and mechanical factors in relation to size dependent mortality in an Andean giant rosette species. *DECOLOGIA PLANTARUM*, 6: 263-275.
- Gollan, T., Turner, N.C. y Schulze, E-D. (1985). The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. III. In the sclerophyllous woody species Nerium oleander. *DECOLOGIA*, 65: 356-362.
- Hall, A.E.; Schulze, E-D. y Lange, O.L. (1976). Current perspectives of steady-state stomatal responses to environment. En. *WATER AND PLANT LIFE*. O.L. Lange, L. Kappen, E-D. Schulze (eds). *ECOLOGICAL STUDIES* Vol. 19. Springer, Berlin Heidelberg. New York, pp. 169-188.
- Haughton, P.M., Sellen, D.B. y Preston, R.D. (1968). Dinamic mechanical properties of the cell wall of Nitella opaca. *JOURNAL OF EXPERIMENTAL BOTANY*, 19: 1-12.
- Hedberg, O. (1964). Features of AfroAlpine plant ecology. *ACTA PHYTOGEOGRAFICA SUECICA*, 49: 1-144.
- Hellkvist, J., Richards, G.P. y Jarvis, P.G. (1974). Vertical gradients of water potential and tissue water relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber. *JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY*, 11: 637-667.
- Henson, I.E., Mahalakshmi, V., Bidinger, F.R. y Alagarswamy, G. (1982). Osmotic adjustment to water stress in pearl millet (Pennisetum americanum (L.) Leeke) under field conditions. *PLANT, CELL AND ENVIRONMENT*, 5: 147-154.
- Hinckley, T.M., Duhne, F., Hinckley, A.R. y Richter, H. (1983). Drought relations of shrub species assesment of the mechanisms of drought resistance. *DECOLOGIA*, 59: 344-350.
- Hsiao, T.C. (1970). Rapid changes in polyribosomes in Zea mays in response to water stress. *PLANT PHYSIOLOGY*, 46: 281-285

- Hsiao, T.C. (1973). Plant responses to water stress. *ANNUAL REVIEW OF PLANT PHYSIOLOGY*, 24: 519-570.
- Hsiao, T.C., Acevedo, E., Fereres, E. y Henderson, D.W. (1976). Stress Metabolism. Water Stress, Growth and Osmotic adjustment. *PHILOSOPHICAL TRANSACTIONS OF THE ROYAL SOCIETY OF LONDON*, B, 273: 479-500.
- Jane, G.T. y Green, T.G.A. (1983). Utilization of pressure-volumen techniques and non linear least squares analysis to investigate site induced stresses in evergreen trees. *OECOLOGIA*, 57: 380-390.
- Jarvis, P.G. (1976). The interpretation of leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *PHILOSOPHICAL TRANSACTIONS OF THE ROYAL SOCIETY OF LONDON*, 273: 593-610.
- Jarvis, P.G. y Jarvis, M.S. (1963). The water relations of tree seedlings. II. Transpiration in relation to soil water potential. *PHYSIOLOGIA PLANTARUM*, 16: 236-253.
- Johnson, J.D. y Ferrell, W.K. (1982). The relationship of abscisic acid metabolism to stomatal conductance in Douglas-fir during water stress. *PHYSIOLOGIA PLANTARUM*, 55: 431-437.
- Jones, M.M. y Turner, N.C. (1978). Osmotic adjustment in leaves of Sorghum in response to water deficits. *PLANT PHYSIOLOGY*, 61: 122-126.
- Jones, M.M. y Turner, N.C. (1980). Osmotic adjustment in expanding and fully expanded leaves of sunflower in response to water deficits. *AUSTRALIAN JOURNAL OF PLANT PHYSIOLOGY*, 7: 181-192.
- Jordan, P.W. y Nobel, P.S. (1981). Seedling establishment of Ferocactus acanthodes in relation to drought. *ECOLOGY*, 62: 901-906.
- Kaufmann, M.R. (1977). Soil temperature and drying cycle effects on water relations of Pinus radiata. *CANADIAN JOURNAL OF BOTANY*, 55: 2413-2418.
- Kirkham, M.B., Gardner, W.R. y Gerloff, G.G. (1972). Regulations of cell division and cell enlargement by turgor pressure. *PLANT PHYSIOLOGY*, 49: 961-962.
- Korner, Ch. y Cochrane, P.M. (1985). Stomatal responses and water relations of Eucalyptus pauciflora in summer along an elevational gradient. *OECOLOGIA*, 66: 443-455.
- Korner, Ch., Allison, A. y Hilscher, H. (1983). Altitudinal variation of leaf conductance and leaf anatomy in heliophytes of montane New Guinea and their interrelation with microclimate. *FLORA*, 174: 91-135.
- Korner, Ch., Scheel, J.A. y Bauer, H. (1979). Maximum leaf diffusion conductance in vascular plants. *PHOTOSYNTHETICA*, 13: 45-82.
- Kramer, P.J. (1980). Drought, Stress, and the origin of adaptations. En. *ADAPTATION OF PLANTS TO WATER AND HIGH TEMPERATURE STRESS*. N.C. Turner y P.J. Kramer (eds). John Wiley & Sons, New York. pp. 7-20.
- Kyriakopoulos, E. y Richter, H. (1981). Pressure-volume curves and drought injury. *PHYSIOLOGIA PLANTARUM*, 52: 124-128.
- Lange, O.L., Losch R., Schulze, E-D y Kappel, L. (1971). Responses of stomata to changes in humidity. *PLANTA*, 100: 76-86.
- Levitt, J. 1972. *RESPONSES OF PLANTS TO ENVIRONMENTAL STRESSES*. Academic Press, New York. 697 pp.
- Lockhart, J.A. (1965). Cell Extension. En. *PLANT BIOCHEMISTRY*, J. Bonner y J.E. Varner (eds). Academic Press. New York. pp. 826-849.
- Malagón, D. (1982). Evolución de suelos en el páramo Andino (NE del estado Mérida-Venezuela. Serie: Suelos y Clima Sc-56. CIDIAT, Mérida.
- Maruta, E. (1976). Seedling establishment of Polygonum cuspidatum on Mt. Fuji. *JAPANESE JOURNAL OF ECOLOGY*, 26: 101-105.
- Medina, E. (1983). Adaptation of tropical trees to moisture stress. En. *TROPICAL RAINFOREST ECOSYSTEMS STRUCTURE AND FUNCTION*. F. Golley (ed). ECOSYSTEMS OF THE WORLD 14A. Elsevier Sci. Publ. Co., New York. pg 225-237.

- 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. y Goldstein, G. (en prensa). Water and energy economy adaptations in Andean giant rosette plants. En. *EVOLUTIONARY CONSTRAINTS ON PRIMARY PRODUCTIVITY: Adaptive strategies of energy capture in plants*. T. Givnish y R. Robichaux (eds). Cambridge, University Press.
- Monasterio, M. (1979). El páramo desértico en el altiano de Venezuela. En. *EL MEDIO AMBIENTE PARAMO*. M. Salgado-Labouriau (ed). UNESCO-IVIC. Caracas.
- Monasterio, M. (1980). Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. En. *ESTUDIOS ECOLOGICOS EN LOS PARAMOS ANDINOS*. M. Monasterio (ed). Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. pp 93-158
- Monasterio, M. (1980). Elementos para el análisis de la estrategia global en especies del páramo desértico. I.- Demografía foliar y alocación de nutrientes en *E. lutescens*. XXX Convención Anual AsoVAC, Mérida.
- Monasterio, M. y Reyes, S. (1980). Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes Venezolanos. En. *ESTUDIOS ECOLOGICOS EN LOS PARAMOS ANDINOS*. M. Monasterio. (ed). Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. pp 47-91.
- Monson, R.K. y Smith, S.D. (1982). Seasonal water potential components of desert plants. *ECOLOGY*, 63: 113-123.
- Mooney, H.A., Hillier, R.D. y Billings, W.D. (1965). Transpiration rates of alpine plants in the Sierra Nevada of California. *AMERICAN MIDLAND NATURALIST*, 74: 374-386.
- Nagarajah, S. y Schulze, E.D. (1983). Response of *Vigna unguiculata* (L.) Walp to atmospheric and soil drought. *AUSTRALIAN JOURNAL OF PLANT PHYSIOLOGY*, 10: 385-394.
- Nobel, P.S. (1974). *BIOPHYSICAL PLANT ECOLOGY*. W.H. Freeman & CO. SAN FRANCISCO. 488 PP.
- Nobel, P.S. y Jordan, P.W. (1983). Transpiration stream of desert species : Resistances and capacitances for C3, a C4, and Cam Plant. *JOURNAL OF EXPERIMENTAL BOTANY*, 34: 1379-1391.
- Oberbauer, S.F. (1982). Water relations of *Pentaclethra macroloba*, a wet tropical forest tree. *BULLETIN OF THE ECOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA*, 63: 178
- Oberbauer, S.F. y Billings (1981). Drought tolerance and water use by plants along an alpine topographic gradient. *OECOLOGIA*, 50: 325-331.
- Oppenheimer, H.R. (1963). Zur Kenntnis Kritischer wassesattigungsdefizite in blathern und ihrer bestimmung. *PLANTA*, 60: 51-69.
- Osonubi, O. y Davies, W.J. (1980). The influence of plant water stress on stomatal control of gas exchange at different levels of atmospheric humidity. *OECOLOGIA*, 46: 1-6.
- Pallardy, S.G. y Kozlowski, J.T. (1979). Stomatal response of poplar clones to light intensity and VPD. *PLANT PHYSIOLOGY*, 64: 112-114.
- Parker, W.C. (1980). Seasonal changes in several water relations parameters of white OAK, northern red OAK and mockernut Hickory. M.S. thesis University of Missouri- Columbia. 121 pp.
- Parker, W.C., Pallardy, T.M., Hinckley and Teskey, R.O. (1982). Seasonal changes in tissue water relations of three woody species of the *Q. carya* forest type. *ECOLOGY*, 63: 1259-1267.
- Pavlik, B.M. (1984). Seasonal changes of osmotic pressure, symplasmic water content and tissue elasticity in the blades of dune grasses growing in situ along the coast of Oregon. *Plant, CELL AND ENVIRONMENT*, 7: 531-539.
- Pérez, F.L. (1984). Striated soil in an Andean paramo of Venezuela : Its origin and orientation. *ARTIC AND ALPINE RESEARCH*, 16: 271-289.
- Rada, F., Goldstein, G., Azócar, A. y Meinzer, F. (1985). Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. *PLANT, CELL AND ENVIRONMENT*, 8: 501-507.
- Ray, P.M., Green, P.B. and Cleland, R. (1972). Role of turgor in plant cell growth. *NATURE*, 239: 163-164.

- Roberts, S.W. y Knoerr, K.K. (1977). Components of water potential estimated from xylem pressure measurements in five tree species. *OECOLOGIA*, 28: 191-202.
- Roberts, S.W., Strain, B.R. y Knoerr, K.R. (1980). Seasonal patterns of leaf water relations in four co-occurring forest tree species parameters from pressure-volume curves. *OECOLOGIA*, 46: 330-337.
- Roberts, S.W., Strain, B.R. y Knoerr, K.R. (1981). Seasonal variation of leaf tissue elasticity in four forest tree species. *PHYSIOLOGIA PLANTARUM*, 52: 245-250
- Robichaux, R.H. (1984). Variation in the tissue water relations of two sympatric Hawaiian Dubautia species and their natural hybrid. *OECOLOGIA*, 65: 75-81.
- Robichaux, R.H. y Canfield, J.E. (1985). Tissue elastic properties of eight Hawaiian Dubautia species that differ in habitat and diploid chromosome number. *OECOLOGIA*, 66: 77-80.
- Robichaux, R.H. y Pearcy R.W. (1980). Environmental characteristics field water relations and photosynthetic responses of C4 Hawaiian Euphorbia species from contrasting habitats. *OECOLOGIA*, 47: 99-105.
- Robichaux, R.H., Rundel, L., Stemmermann, J.E., Canfield, J.E., Morse, S.R. y Friedman, W.E. (1984). Tissue water deficits and plant growth in wet tropical environments. En. *PHYSIOLOGICAL ECOLOGY OF PLANTS OF THE WET TROPICS*. E. Medina, H.A. Mooney, C. Vásquez-Yanez (eds). Dr W. Junk, Publ. The Hague pp.99-112.
- Running, S.W. y Reid, C.P. (1980). Soil temperatures influences on root resistance of P. contorta seedlings. *PLANT PHYSIOLOGY*, 65: 635-640.
- Sarukhan, J. (1980). Demographic problems in tropical systems. n. *DEMOGRAPHY AND EVOLUTION IN PLANT POPULATIONS*. O.T. Solbrig(ed). Blackwell Sci. Publ. Oxford. Bot. Monogr. Vol 15. pp. 161-187
- Schubert, C. (1972). Suelos estriados, un tipo de suelo pautado en la zona periglacial de los Andes Venezolanos. *ACTA CIENTIFICA VENEZOLANA*, 23: 108-114.
- Schubert, C. (1979). La zona de páramo: Morfología glacial y periglacial de los Andes Venezolanos. En. *EL MEDIO AMBIENTE PARAMO*. M.L. Salgado-Labouriau (ed). UNESCO-IVIC, Caracas. pg.11-27.
- Schubert, C. (1980). Aspectos geológicos de los Andes Venezolanos: Historia, breve síntesis, el cuaternario y bibliografía. En. *ESTUDIOS ECOLOGICOS EN LOS PARAMOS ANDINOS*. M. Monasterio (ed). Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela. pp 29-46.
- Schubert, C. (1980). Contribución de Venezuela al inventario mundial de glaciares. *SOCIEDAD VENEZOLANA DE CIENCIAS NATURALES*, 34: 267-279.
- Schulze, E-D. y Hall, A.E. (1982). Stomatal responses, water loss, and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. En. *ENCYCLOPEDIA OF PLANT PHYSIOLOGY. PHYSIOLOGICAL PLANT ECOLOGY* Vol. 12B. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (eds). Springer, Berlin Heidelberg. New York, pp. 181-230.
- Schulze, E-D. y Koppers, M. (1979). Short-term and long term effects of plant water deficits on stomatal response to humidity in Corylus avellana. *PLANTA*, 146: 319-326.
- Schulze, E-D., Beck, E., Scheibe, R. y Ziegler, P. (1985). Carbon dioxide assimilation and stomatal response of afroalpine giant rosette plants. *OECOLOGIA*, 65: 207-213.
- Schulze, E-D., Lange, O.L., Buschbon, U., Kappen, L. y Evenaris, M. (1972). Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. *PLANTA*, 108: 259-270.
- Siegel, S. (1979). Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Editorial Trillas. Mexico. 346 pp.
- Sinclair, R. y Venables, W.N. (1983). An alternative method for analysing pressure-volume curves produced with the pressure chamber. *PLANT, CELL AND ENVIRONMENT*, 6: 211-217.
- Slavik, B. (1974). *METHODS OF STUDING PLANT WATER RELATIONS*. ECOLOGICAL STUDIES 6. Springer-Verlag, Berlin, 449 pp.
- Smith, A.P. (1979). The function of dead leaves in E. schultzii (Compositae), an Andean giant rosette plant. *BIOTROPICA*, 1: 43-47.

- Smith, A.P. (1984). Post-dispersal parent-offspring conflict in plants: Antecedents and hypothesis from the Andes. *THE AMERICAN NATURALIST*, 123: 354-370.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. (1979). *BIOMETRIA. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume. Edic. Madrid. 832 pp.
- Solbrig, O.T. (1981). Studies on the population biology of the genus Viola. II. The effect of plant size on fitness in Viola sororia. *EVOLUTION*, 35: 1080-1093.
- Tablas Psicrométricas de la Comandancia General de la Aviación. Republica de Venezuela.
- Tricart, J. (1970). *GEOMORPHOLOGY OF COLD ENVIRONMENTS*. McMillan. St. Martin's Press. New York, 318 pp.
- Turner, N.C., Schulze, E-D. y Gollan, T. (1985). The responses of stomata and leaf gas exchange to VPD and soil water content II. In the mesophytic herbaceous species Helianthus annuus. *OECOLOGIA*, 65: 348-355.
- Tyree, M.T. (1981). The relationship between the bulk modulus of elasticity of a complex tissue and the mean modulus of its cells. *ANNALS OF BOTANY*, 47: 547-559.
- Tyree, M.T. y Hammel, H.T. (1972). The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure bomb technique. *JOURNAL OF EXPERIMENTAL BOTANY*, 23: 267-282.
- Tyree, M.T. y Jarvis, P.G. (1982). Water in tissues and cells. En. *ENCYCLOPEDIA OF PLANT PHYSIOLOGY, PHYSIOLOGICAL PLANT ECOLOGY II*. Vol.12B. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., y Ziegler, H. (eds). Berlin. Springer-Verlag. pp. 35-77.
- Tyree, M.T. y Richter, H. (1982). Alternate methods of analysing potential isotherms: Some cautions and clarifications. II. Curvilinearity in water potential isotherms. *CANADIAN JOURNAL OF BOTANY*, 60: 911-916.
- Tyree, M.T., Dainty, J. y Benis, M. (1973). The water relations of hemlock (Tsuga canadensis) I. Some equilibrium water relations as measured by the pressure-bomb technique. *CANADIAN JOURNAL OF BOTANY*, 51: 1471-1480.
- Walton, D.C., Harrison y Cotel P. (1976). The effect of water stress on abscissic acid and metabolism in roots of Phaseolus vulgaris L. and other plants. *PLANTA*, 131: 141-144.
- Warren-Wilson, J. (1976). The components of leaf water potential. II. Pressure potential and water potential. *AUSTRALIAN JOURNAL OF BIOLOGICAL SCIENCE*, 20: 349-357.
- Watts, W.R. y Neilsen, R.E. (1978). Photosynthesis in Sitka spruce (Picea sitchensis (Bong.) Carr). VIII. Measurements of stomatal conductance and $^{14}\text{CO}_2$ uptake in controlled environments. *JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY*, 15: 245-255.
- Weatherley, P.E. (1970). Some aspects of water relations. *ADVANCES IN BOTANICAL RESEARCH*, 3: 171-206.
- Whitehead, D., Okali, D.U.U. y Fasehum, F.E. (1981). Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. *JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY*, 18: 571-587.
- Wilson, J.R., Ludlow, M.M., Fisher, M.J. y Schulze, E-D. (1980). Adaptation to water stress of the leaf water relations of four tropical forage species. *AUSTRALIAN JOURNAL OF PLANT PHYSIOLOGY*, 7: 207-220.
- Zabala, O y Drozco, A. (1985). Programas en Basic para evaluación de datos ecofisiológicos. XXXV Convención Anual de AsocVAC. Mérida.
- Zimmermann, U. (1979). Physics of turgor and osmoregulation. *ANNUAL REVIEW OF PLANT PHYSIOLOGY*, 29: 121-148

APENDICE A

POTENCIALES DEL AGUA EN EL SUELO

TABLA N° 1. Potenciales hídricos del suelo y contenido de humedad para dos profundidades de enraizamiento (-7.5 cm y -15 cm) en los tres sitios de estudio. Resultados de las curvas pF.

	LADERAS		FONDOS DE VALLE				AFLORAMIENTOS ROCOSOS		
	-7.5 cm		-15.0 cm		-7.5 cm		-15.0 cm		
	%CHso	P(MPa)	%CHso	P(MPa)	%CHso	P(MPa)	%CHso	P(MPa)	
35.11	-0.03	32.17	-0.01	26.62	-0.03	28.07	-0.01	48.21	-0.03
28.99	-0.05	33.87	-0.03	21.41	-0.05	29.65	-0.03	32.45	-0.05
27.14	-0.10	29.03	-0.05	23.83	-0.10	24.97	-0.05	26.30	-0.10
21.87	-0.30	25.49	-0.10	16.96	-0.30	21.81	-0.10	24.30	-0.30
20.69	-0.50	22.42	-0.30	16.37	-0.50	17.65	-0.30	24.57	-0.50
18.56	-0.70	20.12	-0.50	13.68	-0.70	15.46	-0.50	21.25	-0.70
16.92	-0.90	18.15	-0.70	12.43	-0.90	14.95	-0.70	18.94	-0.90
13.98	-1.50	16.45	-0.90			12.63	-0.90		
		16.40	-1.10			12.40	-1.10		
		15.88	-1.50			11.88	-1.50		

TABLA N° 2. Variaciones estacionales en el % de contenido de humedad del suelo en dos profundidades de enraizamiento (-7.5 cm 4-15 cm) en los tres sitios de estudio: (A) laderas (B) fondos de valle y (C) afloramientos rocosos. Los valores son el promedio de 3 muestras y S es la desviación estándar.

PROFUNDIDAD

SITIO	A			B			C		
	-7.5 cm	-15 cm	SUELO	-7.5 cm	-15 cm	SUELO	-7.5 cm	-15 cm	SUELO
16-09-84	10.77±0.4	6.65±1.5	55.39±4.5	34.94±3.8	36.35±2.2	55.39±4.5			
05-10-84	30.00±4.2	32.19±7.4	26.55±9.6	20.66±0.5	28.51±0.9	26.55±9.6			
21-10-84	31.72±1.5	27.29±2.3	16.19±0.0	14.15±1.8	16.21±0.1	16.19±0.0			
30-11-84	24.24±2.7	35.39±4.3	33.60±4.6	25.85±7.6	31.76±2.7	33.60±4.6			
10-12-84	19.09±2.6	24.17±0.5	17.6 ±4.2	16.78±1.3	27.34±1.4	17.6 ±4.2			
08-01-85	15.09±2.7	16.08±5.5	7.17±1.7	11.70±3.1	17.48±2.9	7.17±1.7			
11-02-85	16.67±0.6	12.5 ±2.8	6.9 ±3.1	11.85±6.1	15.23±2.9	6.9 ±3.1			
21-02-85	8.49±2.1	15.40±5.5	23.1 ±2.1	18.92±4.8	16.12±1.2	23.1 ±2.1			
07-03-85	16.82±2.3	21.85±1.4	5.36±2.3	14.87±1.2	10.52±0.8	5.36±2.3			
07-03-85*	21.59±3.6	44.58±1.8	57.78±4.1	16.70±3.4	14.99±2.4	57.78±4.1			
25-04-85	24.36±2.1	16.14±0.0	26.74±6.5	22.55±1.9	23.98±1.8	26.74±6.5			

* Suelo de plantas herbáceas.

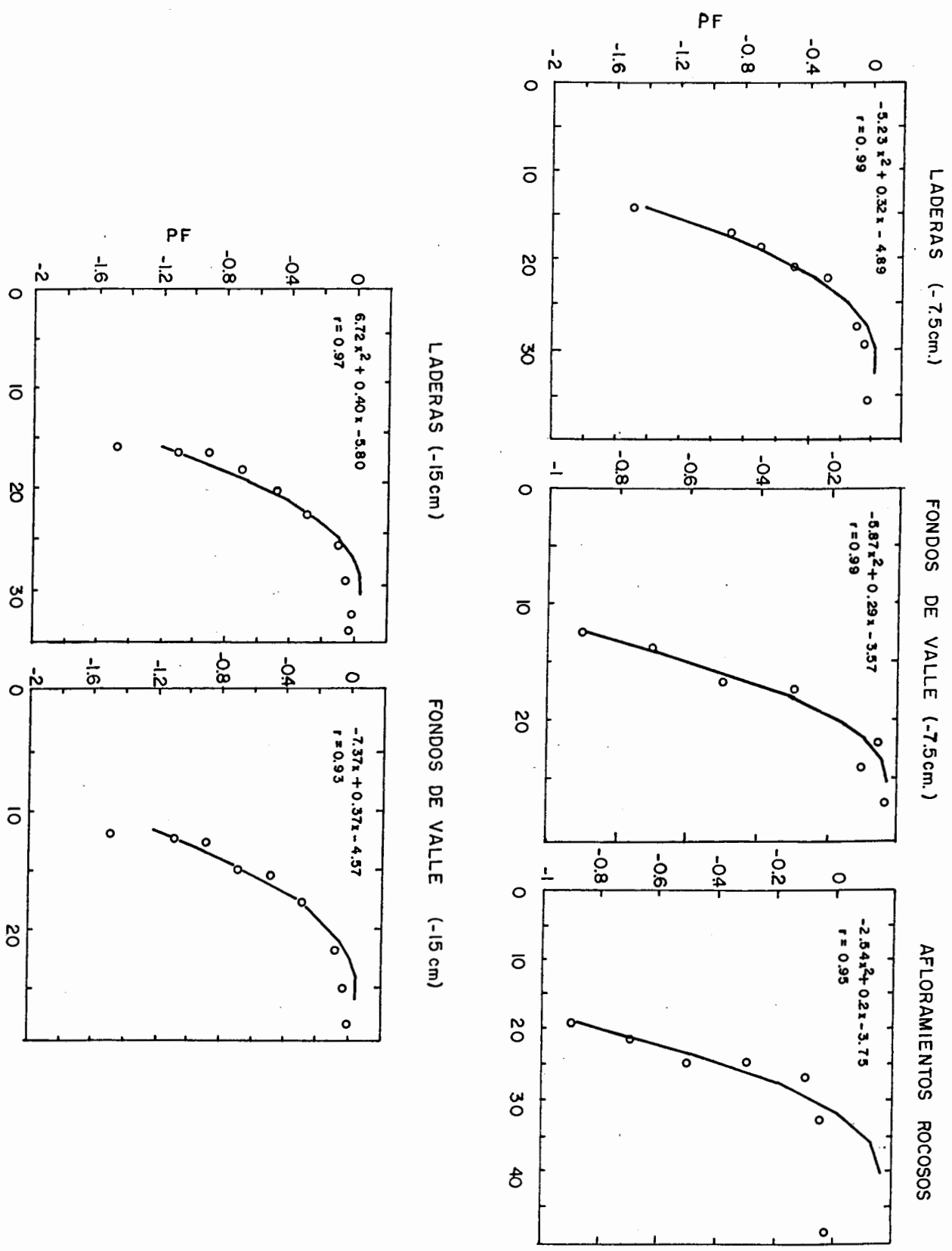


FIG. 1 Curvas de ajuste para el potencial hídrico del suelo (pF)

APRENDICE B

RELACIONES HIDRICAS DE LAS ESPCIAS EN EL CAMPO

TABLA N° 1. Curso diario de: radiación solar global en Wm^{-2} (R_s), temperatura del aire en $^{\circ}\text{C}$ (T_a), temperatura foliar en $^{\circ}\text{C}$ (T_f), conductancia estomática $\text{m mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Promedio de 4 hojas y desviación standard) (K_s+S), transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja-aire en KPa (CPV), potencial hídrico foliar (Ψ_f) y potencial de turgor (Ψ_p), obtenido de la relación entre Ψ_f y Ψ_p con datos de curvas presión-volumen para el mismo día del curso diario E. *timotensis* 21-10-84

E. TIMOTENSIS

HORA	R_s	T_a	T_f	$\overline{K_s+S}$	E	DVP	Ψ_f	Ψ_p
7:00	126.60	1.5	1.5	49±4	95.5	0.12	-0.19	1.04
8:00	237.30	2.0	1.7	49±3	88.53	0.11	-0.35	0.94
9:00	569.60	5.2	10.7	41±3	354.42	0.55	-0.23	1.02
10:00	743.70	9.7	15.4	39±6	632.47	1.02	-0.43	0.89
11:00	801.69	8.9	12.7	23±3	250.79	0.70	-0.35	0.94
12:00	801.69	13.9	18.6	25±13	379.87	0.37	-0.60	0.79
13:00	630.92	10.4	13.4	19±2	192.23	0.65	-0.43	0.89
14:00	247.89	7.2	9.4	45±4	215.23	0.30	-0.20	1.04
15:00	200.42	8.4	8.9	37±3	46.70	0.08	-0.18	1.05
16:00							-0.22	1.02
17:00							-0.33	0.95

TABLA N° 2. Curso diario de: radiación solar global en Wm^{-2} (R_s), temperatura del aire en $^{\circ}\text{C}$ (T_a), temperatura foliar en $^{\circ}\text{C}$ (T_f), conductancia estomática $\text{m mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Promedio de 4 hojas y desviación standard) ($K_s \pm S$), transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja-aire en KPa (Ψ_f), potencial hídrico foliar (Ψ_f) y potencial de turgor (Ψ_p), obtenido de la relación entre Ψ_f y Ψ_p con datos de curvas presión-volumen para el mismo día del curso diario ***E. spicata*** 21-10-84

E. SPICATA

HORA	R_s	T_a	T_f	$\bar{K}_s \pm S$	E	DVP	Ψ_f	Ψ_p
7:00	126.60	1.5	0.5	95 \pm 4	33.04	0.02	-0.33	0.79
8:00	237.30	5.4	9.2	65 \pm 13	272.16	0.27	-0.70	0.47
9:00	569.60	7.9	8.9	50 \pm 5	159.17	0.20	-0.38	0.75
10:00	743.70	10.2	14.2	53 \pm 11	553.81	0.66	-0.40	0.73
11:00	801.69	12.4	16.4	40 \pm 6	423.55	0.68	-0.40	0.73
12:00	801.69	9.4	17.6	53 \pm 8	963.55	1.14	-0.40	0.73
13:00	690.92	9.4	21.1?	75 \pm 20	1946.04?	1.64	-0.38	0.75
14:00	247.89	7.2	11.4	47 \pm 17	490.88	0.66	-0.85	0.36
15:00	200.42	7.7	8.9	39 \pm 6	278.27	0.44	-0.55	0.59
16:00							-0.30	0.82
17:00							-0.30	0.82

TABLA N° 3. Curso diario de: radiación solar global en Wm^{-2} (R_s), temperatura del aire en $^{\circ}C$ (T_a), temperatura foliar en $^{\circ}C$ (T_f), conductancia estomática $m\ mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ (Promedio de 4 hojas y desviación standard) ($Ks+S$), transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja-aire en KPa (CPV), potencial hídrico foliar (Ψ_f) y potencial de turgor (Ψ_p), obtenido de la relación entre Ψ_f y Ψ_p con datos de curvas presión-volumen para el mismo día del curso diario E. *moritziana* 21-10-84

E. MORITZIANA

HORA	R_s	T_a	T_f	$\bar{Ks+S}$	E	DVP	Ψ_f	Ψ_p
7:00	126.60	2.2	1.7	55±3	93.17	0.10	-0.50	
8:00	237.30	2.5	2.5	59±7	117.62	0.12	-0.59	0.95
9:00	569.60	5.7	7.9	57±8	347.64	0.38	-1.08	0.51
10:00	743.70	11.2	13.4	44±6	455.45	0.64	-0.53	1.02
11:00	801.69	10.4	12.9	37±6	433.79	0.74	-0.75	0.79
12:00	801.69	13.2	21.1	31±5	656.19	1.32	-0.73	0.81
13:00	690.92	11.9	18.9	23±4	416.67	1.13	-0.60	0.94
14:00	247.89	6.4	10.9	37±5	278.93	0.48	-0.65	0.89
15:00	200.42	6.4	7.7	43±5	85.73	0.13	-1.53	0.21
16:00							-1.43	0.27
17:00							-0.77	0.77

TABLA N° 4. Curso diario de: radiación solar global en Wm^{-2} (R_s), temperatura del aire en $^{\circ}C$ (T_a), temperatura foliar en $^{\circ}C$ (T_f), conductancia estomática $m\ mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ (Promedio de 4 hojas y desviación standard) ($Ks+S$), transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja-aire en KPa (CPV), potencial hídrico foliar (Ψ_f) y potencial de turgor (Ψ_p), obtenido de la relación entre Ψ_f y Ψ_p con datos de curvas presión-volumen para el mismo día del curso diario *E. timotensis* 09-02-85

E. TIMOTENSIS

HORA	R_s	T_a	T_f	$\bar{Ks+S}$	E	DVP	Ψ_f	Ψ_p
7:00	6.33						-0.75	1.06
8:00	16.10	0.7	-0.5				-0.64	1.12
9:00	393.00	6.2	5.0				-1.15	0.81
10:00	614.70	7.9	10.9	0.00	0.00	0.56	-1.34	0.71
11:00	800.20	10.4	15.9	0.00	0.00	1.02	-1.78	0.48
12:00	856.60	11.9	16.1	3±2	38.27	0.96	-1.78	0.48
13:00	933.00	10.7	17.4	0.00	0.00	1.34	-2.00	0.38
14:00	835.40	15.2	12.7	1±1	8.50	0.55	-1.56	0.59
15:00	457.90	16.6	15.4	2±2	25.43	0.57	-1.55	0.53
16:00	305.70	6.9	9.7	5±1	40.65	0.52	-1.00	0.90
17:00	235.30	5.2	6.7	8±1	39.06	0.31	-0.48	1.23

TABLA N° 5. Curso diario de: radiación solar global en km^{-2} (R_s), temperatura del aire en $^{\circ}\text{C}$ (T_a), temperatura foliar en $^{\circ}\text{C}$ (T_f), conductancia estomática $\text{m mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Promedio de 4 hojas y desviación standard) (K_s+S), transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja-aire en KPa (CPV), potencial hídrico foliar (Ψ_f) y potencial de turgor (Ψ_p), obtenido de la relación entre Ψ_f y Ψ_p con datos de curvas presión-volumen para el mismo día del curso diario *E. spicata* 09-02-85

E. SPICATA

HORA	R_s	T_a	T_f	\bar{K}_s+S	E	DVP	Ψ_f	Ψ_p
7:00	6.33						-1.65	0.15
8:00	16.10	0.2	-1.0				-1.58	0.18
9:00	393.00	2.7	1.2				-1.95	0.04
10:00	614.70	6.7	4.5	6±1	0.00	0.00	-2.20	-0.02
11:00	800.20	13.2	10.2	6±3	0.00	0.00	-2.22	-0.02
12:00	856.60	13.7	16.4	2±1	12.01	0.47	-2.11	0.03
13:00	933.00	11.7	18.9	1±1	17.04	0.96	-1.88	0.07
14:00	835.40	13.9	19.4	0.00	0.00	1.10	-2.18	-0.01
15:00	457.90	11.7	13.4	5±1	42.40	0.49	-2.85	-0.06
16:00	305.70	8.2	10.7	7±1	33.24	0.32	-1.45	0.24
17:00	235.30	8.2	9.2	11±2	33.02	0.19	-1.33	0.30

TABLA N° 6. Curso diario de: radiación solar global en Wm^{-2} (R_s), temperatura del aire en $^{\circ}\text{C}$ (T_a), temperatura foliar en $^{\circ}\text{C}$ (T_f), conductancia estomática $\text{m mol}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Promedio de 4 hojas y desviación standard) (K_s+S), transpiración (E), diferencia de presión de vapor hoja-aire en KPa (CPV), potencial hídrico foliar (Ψ_f) y potencial de turgor (Ψ_p), obtenido de la relación entre Ψ_f y Ψ_p con datos de curvas presión-volumen para el mismo día del curso diario E. *moritziana* 09-02-85

E. MORITZIANA

HORA	R_s	T_a	T_f	$\overline{K_s+S}$	E	DVP	Ψ_f	Ψ_p
7:00	6.33						-2.40	0.21
8:00	16.10	4.2	2.2				-2.83	0.07
9:00	393.00	7.7	10.7				-2.91	0.04
10:00	614.70	10.7	12.2	2±1	17.97	0.53	-2.48	0.18
11:00	800.20	9.7	17.7	0.00	0.00	1.20	-2.00	0.39
12:00	856.60	14.7	14.9	0.00	0.00	0.67	-2.52	0.17
13:00	933.00	14.4	16.1	0.00	0.00	0.81	-2.70	0.10
14:00	835.40	14.7	18.9	0.00	0.00	1.17	-2.68	0.11
15:00	457.90	7.4	13.2	1±1	16.61	0.82	-2.68	0.11
16:00	305.70	6.7	8.4	2±2	14.43	0.38	-1.85	0.47
17:00	235.30	7.2	9.7	10±2	84.98	0.52	-1.73	0.53

TABLA N° 7. Curso diario de: radiación solar global en Wm^{-2} (Rs), temperatura del aire en $^{\circ}\text{C}$ (T_a), temperatura foliar en $^{\circ}\text{C}$ (T_f), diferencia de presión de vapor hoja-aire en KPa (DPV), potencial hídrico foliar (Ψ_f) y potencial de turgor (Ψ_p) obtenido de la relación entre Ψ_f y Ψ_p con datos de curvas presión volumen para el mismo día del curso diario, conductancia y transpiración no pudieron medirse porque el día estuvo nublado y lluvioso. E. *timotensis* 07-03-85.

E. TIMOTENSIS

HORA	R_s	T_a	T_f	\bar{x}_{sts}	E	DPV	Ψ_f	Ψ_p
7:00	21.67						-0.83	0.51
8:00	135.43	3.0	4.5			0.08	-1.23	0.26
9:00	270.86	5.2	5.4			0.16	-0.63	0.68
10:00	238.35	4.5	5.7			0.07	-1.28	0.23
11:00	140.85	5.0	6.9			0.16	-0.50	0.78
12:00	157.10						-0.45	0.83
13:00	108.34						-0.23	1.05

TABLA N° 8. Curso diario de: radiación solar global en Wm^{-2} (Rs), temperatura del aire en °C (Ta), temperatura foliar en °C (Tf), diferencia de presión de vapor hoja-aire en KPa (DPV), potencial hídrico foliar (Ψ_f) y potencial de turgor (Ψ_p) obtenido de la relación entre Ψ_f y Ψ_p con datos de curvas presión volumen para el mismo día del curso diario, conductancia y transpiración no pudieron medirse porque el día estuvo nublado y lluvioso. E. Spicata 07-03-85.

E. SPICATA

HORA	R _s	T _a	T _f	$\bar{K}_s \pm S$	E	DPV	Ψ_f	Ψ_p
7:00	21.67	2.0	2.0			0.06	-1.28	0.44
8:00	135.43	4.0	4.0			0.07	-1.33	0.41
9:00	270.86	7.4	5.9			0.12	-1.58	0.26
10:00	238.35	7.2	7.2			0.16	-1.63	0.23
11:00	140.85	9.2	7.9			0.14	-1.55	0.27
12:00	157.10						-1.10	0.56
13:00	108.34						-1.48	0.31

TABLA N° 9. Curso diario de: radiación solar global en Wm^{-2} (R_s), temperatura del aire en °C (T_a), temperatura foliar en °C (T_f), diferencia de presión de vapor hoja-aire en KPa (DPV), potencial hídrico foliar (Ψ_f) y potencial de turgor (Ψ_p) obtenido de la relación entre Ψ_f y Ψ_p con datos de curvas presión volumen para el mismo día del curso diario, conductancia y transpiración no pudieron medirse porque el día estuvo nublado y lluvioso. *E. moritziana* 07-07-85

E. MORITZIANA

HORA	R_s	T_a	T_f	$\overline{Ks+S}$	E	DPV	Ψ_f	Ψ_p
7:00	21.67						-1.45	0.61
8:00	135.43	3.0	5.7			0.16	-1.30	0.73
9:00	270.86	3.5	5.2			0.24	-2.00	0.27
10:00	238.35	3.0	6.2			0.19	-1.83	0.36
11:00	140.85	3.7	5.4			0.13	-2.25	0.16
12:00	157.10						-1.93	0.31
13:00	108.34						-1.25	0.77

APENDICE C

EVALUACION DE LA SENSIBILIDAD AL DESECAMIENTO

TABLA N° 1. Cambios estacionales en el contenido relativo de humedad crítica (% CRH) y el déficit de saturación de agua (% DSA) en *E. timotensis* (E.T.) *E. spicata* (ES) y *E. moritziana* (EM)

ESTACION	HUMEDA (09-10-84)			SECA (28-02-85)		
ESPECIE	ET	ES	EM	ET	ES	EM
% CRH	55.40	73.00	59.20	52.30	61.50	63.00
% DSA	44.60	27.00	41.80	47.70	38.50	37.00

APENDICE D

EFICIENCIA DE LOS RESERVORIOS INTERNOS (MEDULA) EN SUMINIS
TRAR AGUA A LAS HOJAS DE LA ROSETA

TABLA N° 1. Resultados del experimento para calcular la eficiencia de los reservorios internos en suplir agua a la roseta transpirante después de cortar el sistema radicular. t_0 corresponde a los potenciales hídricos antes de eliminar las raíces. Los valores son el promedio del potencial hídrico foliar (Ψ_f) de 3-4 hojas provenientes de diferentes plantas. S es la desviación standard.

	E. timotensis	E. spicata	E. moritziana
TIEMPO	$\Psi_f(\text{MPa}) \pm S$	$\Psi_f(\text{MPa}) \pm S$	$\Psi_f(\text{MPa}) \pm S$
t_0	-0.24 \pm 0.10	-0.30 \pm 0.20	-0.23 \pm 0.10
15 min	-0.55 \pm 0.10	-0.38 \pm 0.03	-0.34 \pm 0.10
30 "	-0.26 \pm 0.02	-0.66 \pm 0.10	-0.43 \pm 0.20
45 "	-0.26 \pm 0.10	-0.45 \pm 0.10	-0.45 \pm 0.10
1:00 hr	-0.29 \pm 0.10	-0.60 \pm 0.20	-0.49 \pm 0.02
1:30 hrs	-0.28 \pm 0.04	-1.18 \pm 0.10	-1.20 \pm 0.00
2:00 "	-0.31 \pm 0.02	-1.20 \pm 0.00	-0.53 \pm 0.10
3:00 "	-0.48 \pm 0.10	-1.45 \pm 0.10	-0.78 \pm 0.20
4:00 "	-0.34 \pm 0.02	-0.75 \pm 0.10	-1.06 \pm 0.10
5:00 "	-0.43 \pm 0.10	-1.64 \pm 0.10	-1.40 \pm 0.05
6:00 "	-0.45 \pm 0.10	-1.64 \pm 0.10	-1.01 \pm 0.02
7:00 "	-0.93 \pm 0.40	-1.48 \pm 0.03	-1.27 \pm 0.10
8:00 "	-0.61 \pm 0.40	-1.56 \pm 0.03	
9:00 "	-1.60 \pm 0.50	-1.49 \pm 0.03	
10:00 "	-1.11 \pm 0.40	-1.81 \pm 0.01	-1.71 \pm 0.02
11:00 "	-1.11 \pm 0.60	-1.81 \pm 0.02	-1.85 \pm 0.03

TABLA N° 1. Ecuaciones de ajuste de segundo grado para la relación entre el potencial de turgor (Ψ_p) y el potencial hídrico foliar (Ψ_f) obtenidos mediante curvas presión-volumen en *E. timotensis*. N es el número de puntos utilizados en la regresión. r es el coeficiente de correlación del ajuste, el cual fue significativo a $P < 0.01$.

E. TIMOTENSIS

FECHA	Ψ_p vs	Ψ_f	N	r
26-09-84	$0.18X^2$	- 0.95X + 1.22	43	0.97
23-10-84	$0.08X^2$	- 0.69X + 1.17	36	0.89
30-11-84	$0.31X^2$	- 1.09X + 0.85	37	0.95
12-12-84	$0.15X^2$	- 1.08X + 1.44	34	0.98
08-01-85	$0.19X^2$	- 0.83X + 0.90	30	0.85
11-02-85	$0.08X^2$	- 0.76X + 1.58	41	0.89
23-02-85	$0.19X^2$	- 1.0X + 1.25	40	0.98
08-03-85	$0.27X^2$	- 1.19X + 1.31	51	0.99
11-03-85*	$0.26X^2$	- 1.44X + 1.94	30	0.97
11-05-85	$0.32X^2$	- 1.38X + 1.43	42	0.98

APENDICE E

ECUACIONES DE AJUSTE ENTRE EL POTENCIAL DE TURGOR Y EL

POTENCIAL HIDRICO FOLIAR

TABLA N° 3. Ecuaciones de ajuste de segundo grado para la relación entre el potencial de turgor (Ψ_p) y el potencial hídrico foliar (Ψ_f) obtenidos mediante curvas presión-volumen en *E. moritziana*. N es el número de puntos utilizados en la regresión. r es el coeficiente de correlación del ajuste, el cual fue significativo a $P < 0.01$.

E. MORITZIANA

FECHA	Ψ_p vs	Ψ_f	N	r
26-09-84	$0.11X^2 - 0.81X + 1.40$		26	0.95
23-10-84	$0.28X^2 - 1.38X + 1.67$		27	0.98
30-11-84	$0.24X^2 - 1.17X + 1.39$		35	0.94
12-12-84	$0.18X^2 - 1.14X + 1.76$		36	0.98
08-01-85	$0.17X^2 - 1.07X + 1.62$		27	0.96
11-02-85	$0.14X^2 - 1.11X + 2.15$		37	0.98
23-02-85	$0.13X^2 - 1.02X + 1.91$		36	0.98
08-03-85	$0.21X^2 - 1.35X + 2.13$		36	0.99
11-03-85*	$0.28X^2 - 1.44X + 1.74$		24	0.95
11-05-85	$0.11X^2 - 1.10X + 2.28$		43	0.98

TABLA N° 2. Ecuaciones de ajuste de segundo grado para la relación entre el potencial de turgor (Ψ_p) y el potencial hídrico foliar (Ψ_f) obtenidos mediante curvas presión-volumen en *E. spicata*. N es el número de puntos utilizados en la regresión. r es el coeficiente de correlación del ajuste, el cual fue significativo a $P < 0.01$.

E. SPICATA

FECHA	Ψ_p vs	Ψ_f	N	r
26-09-84	$0.09X^2$	- 0.77X + 1.3	38	0.97
23-10-84	$0.30X^2$	- 1.18X + 1.15	17	0.98
30-11-84	$0.27X^2$	- 1.32X + 1.49	32	0.96
12-12-84	$0.16X^2$	- 0.96 + 1.47	47	0.98
08-01-85	$0.11X^2$	- 0.73X + 1.12	30	0.79
11-02-85	$0.20X^2$	- 1.07X + 1.37	32	0.98
23-02-85	$0.13X^2$	- 0.82X + 1.28	32	0.96
08-03-85	$0.22X^2$	- 1.23X + 1.65	39	0.95
11-03-85*	$0.29X^2$	- 1.54X + 2.02	31	0.99
11-05-85	$0.24X^2$	- 1.20X + 1.45	39	0.98

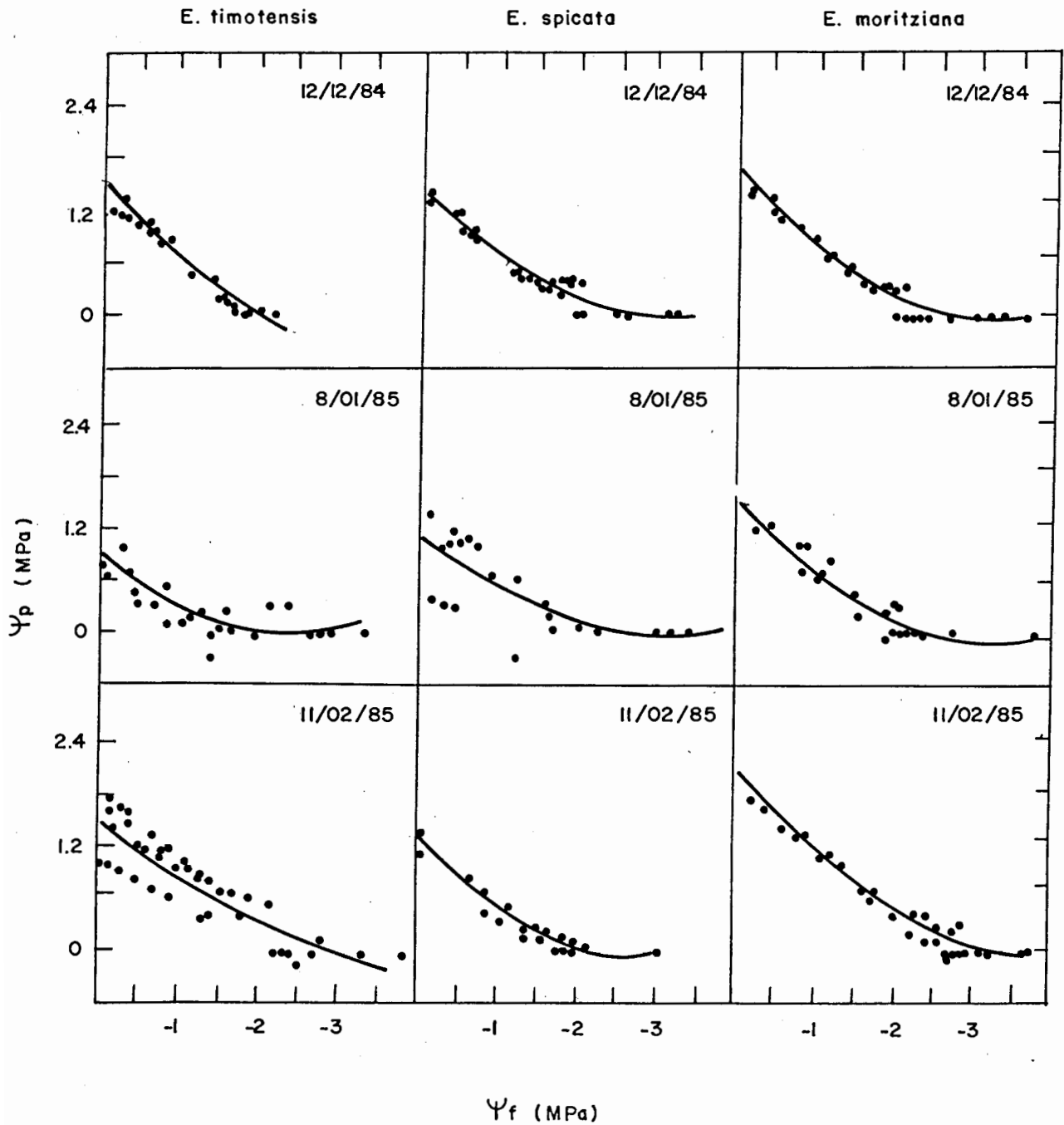


FIG. 1b. Curvas de ajuste entre el potencial de turgor (Ψ_p) y el potencial hídrico foliar (Ψ_f).

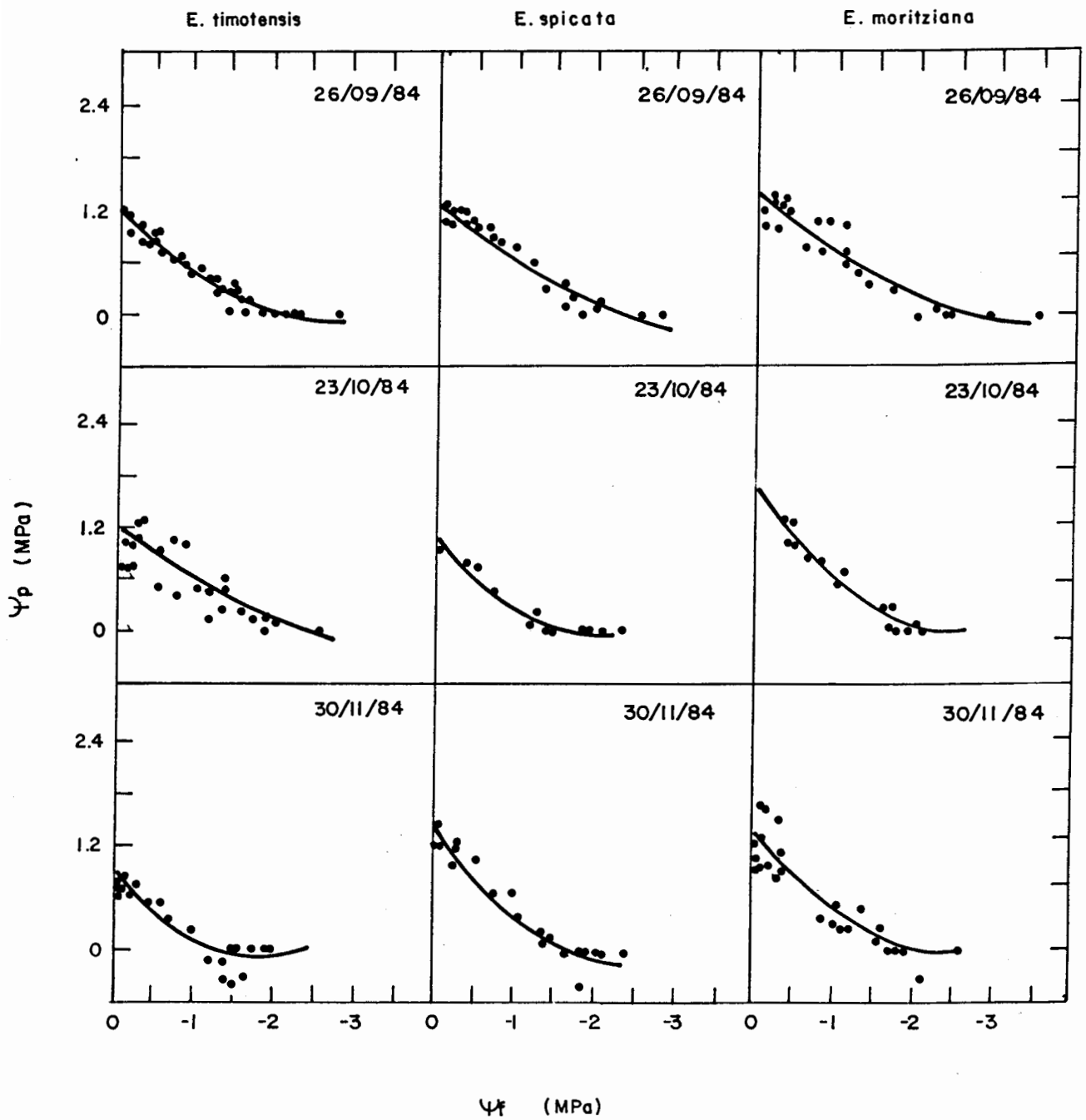


FIG. 1a. Curvas de ajuste entre el potencial de turgor (Ψ_p) y el potencial hídrico foliar (Ψ_f).

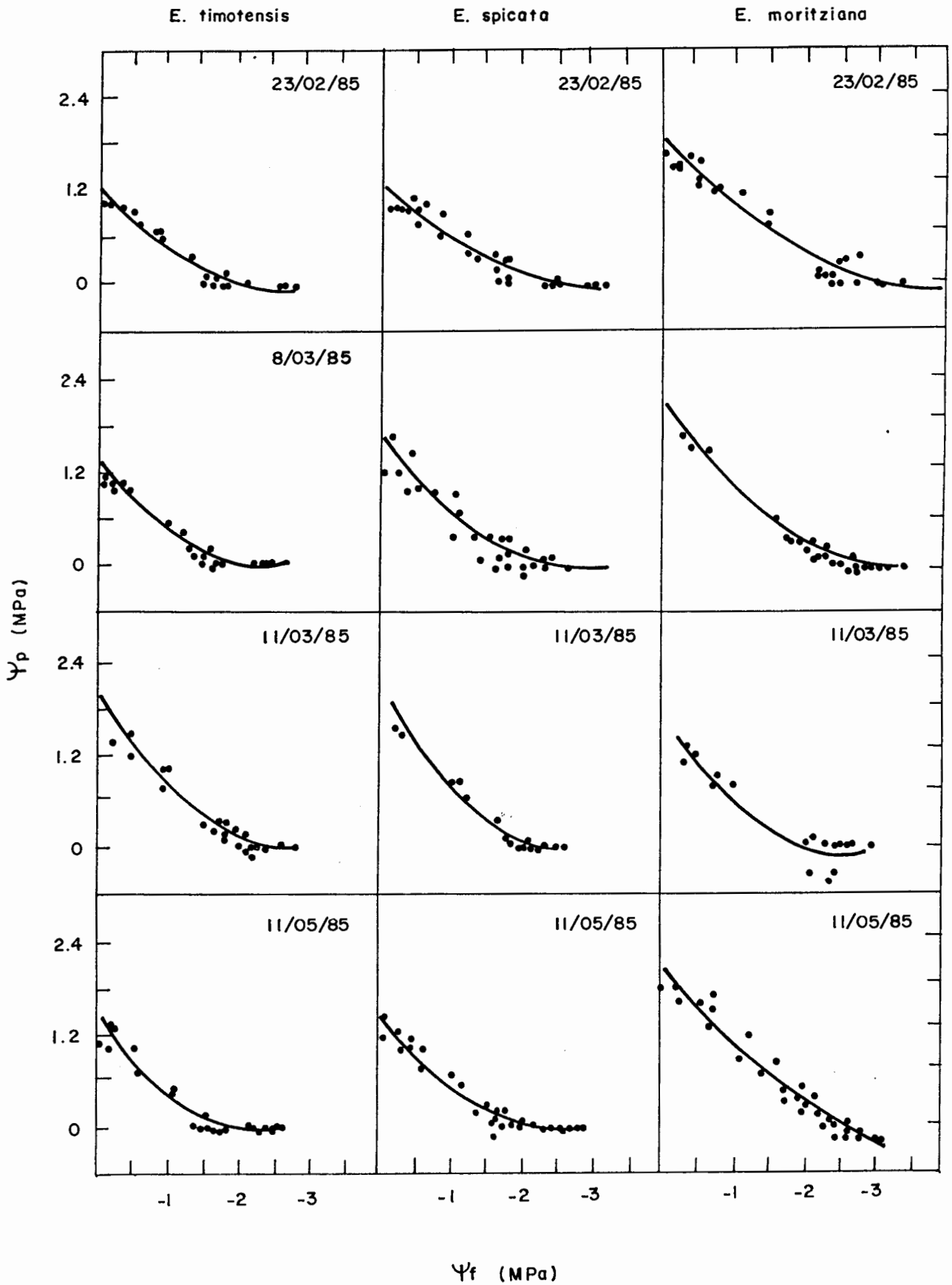


FIG. 1c. Curvas de ajuste entre el potencial de turgor (Ψ_p) y el potencial hídrico foliar (Ψ_f).

APENDICE F

ECUACIONES DE AJUSTE ENTRE EL POTENCIAL DE TURGOR Y

EL CONTENIDO RELATIVO DE HUMEDAD

TABLA N° 1. Ecuaciones de ajuste de tercer grado para la relación entre el potencial de turgor (Ψ_p) y el contenido relativo de humedad del simplasma (CRHs) obtenidos mediante curvas presión-volumen. $E. \text{ timotensis}$ N es el número de puntos utilizados en la regresión. r es el coeficiente de correlación de la regresión, el cual fue significativo a $P \leq 0.01$.

E. TIMOTENSIS

FECHA	Ψ_p	vs	CRH	N	r
26-09-84	$- 8.0 X^3 + 22.26X^2$	-	$17.22X + 3.99$	43	0.84
23-10-84	$-25.39X^3 + 58.49X^2$	-	$41.12X + 9.08$	36	0.85
30-11-84	$-13.82X^3 + 32.18X^2$	-	$22.44X + 4.82$	37	0.90
12-12-84	$-19.61X^3 + 53.28X^2$	-	$42.93X + 10.65$	34	0.93
08-01-85	$6.42X^3 - 8.86X^2$	-	$3.47X - 0.43$	30	0.87
11-02-85	$-11.16X^3 + 28.56X^2$	-	$20.20X + 4.29$	41	0.90
23-02-85	$-39.64X^3 + 89.66X^2$	-	$62.63X + 13.72$	40	0.95
08-03-85	$- 7.47X^3 + 23.16X^2$	-	$18.98X + 4.57$	51	0.89
11-03-85*	$11.56X^3 - 16.17X^2$	+	$6.86X - 0.84$	30	0.98
11-05-85	$28.68X^3 - 52.38X^2$	+	$31.24X - 6.04$	42	0.97

TABLA N° 2. Ecuaciones de ajuste de tercer grado para la relación entre el potencial de turgor (Ψ_p) y el contenido relativo de humedad del simplasma (CRHs) obtenidos mediante curvas presión-volumen. E. *spicata*. N es el número de puntos utilizados en la regresión. r es el coeficiente de correlación de la regresión, el cual fue significativo a $P < 0.01$.

E. SPICATA

FECHA	Ψ_p	vs	CRH	N	r
26-09-84	$-32.78X^3 + 72.45X^2$	-	$48.86X + 10.31$	38	0.93
23-10-84	$10.96X^3 - 14.56X^2$	+	$4.43X + 0.20$	17	0.93
30-11-84	$0.99X^3 + 7.17X^2$	-	$9.56X + 2.76$	32	0.92
12-12-84	$27.91X^3 - 54.43X^2$	+	$35.21X - 7.44$	47	0.94
08-01-85	$0.15X^3 + 4.85X^2$	-	$5.46X + 1.47$	30	0.77
11-02-85	$38.87X^3 - 79.57X^2$	+	$54.16X - 12.12$	32	0.95
23-02-85	$-10.15X^3 + 27.16X^2$	-	$20.75X + 4.74$	32	0.93
08-03-85	$6.88X^3 - 4.93X^2$	-	$1.59X + 1.16$	39	0.90
11-03-85*	$75.83X^3 - 159.10X^2$	+	$109.58X - 28.81$	31	0.95
11-05-85	$13.48X^3 - 19.77X^2$	+	$8.94X - 1.22$	39	0.94

TABLA N° 3. Ecuaciones de ajuste de tercer grado para la relación entre el potencial de turgor (Ψ_p) y el contenido relativo de humedad del simplasma (CRHs) obtenidos mediante curvas presión-volumen. $E. mo$ *nitziiana* N es el número de puntos utilizados en la regresión. r es el coeficiente de correlación de la regresión, el cual fue significativo a $P < 0.01$

E. MORITZIANA

FECHA	Ψ_p	vs	CRH	N	r
26-09-84	$-17.66X^3 + 41.28X^2 - 28.39X + 6.0$			26	0.89
23-10-84	$29.16X^3 - 55.51X^2 + 34.59X - 7.05$			27	0.91
30-11-84	$2.78X^3 + 4.43X^2 - 8.75X + 2.90$			35	0.94
12-12-84	$26.31X^3 - 46.87X^2 + 27.29X - 5.19$			36	0.96
08-01-85	$20.35X^3 - 36.18X^2 + 21.08X - 4.03$			27	0.93
11-02-85	$57.76X^3 - 119.67X^2 + 82.65X - 18.97$			37	0.93
23-02-85	$-30.54X^3 + 80.75X^2 - 64.38X + 15.94$			36	0.94
08-03-85	$34.05X^3 - 63.30X^2 + 38.89X - 7.89$			36	0.97
11-03-85*	$28.89X^3 - 37.37X^2 + 18.15X - 2.5$			24	0.96
11-05-85	$-13.23X^3 + 46.73X^2 - 46.26X + 11.88$			43	0.96

APENDICE G

RELACION ENTRE EL ε Y EL Ψ_P

TABLA 1a. Relación entre el módulo de elasticidad (ϵ), calculado según la ecuación de Tyree y Jarvis (1982) y el potencial de presión (Ψ_p), calculado mediante curvas presión-volumen. Durante la época húmeda. Octubre 23, 1984

E. TIMOTENSIS		E. SPICATA		E. MORITZIANA	
Ψ_p	ϵ	Ψ_p	ϵ	Ψ_p	ϵ
0.89	2.84	0.87	7.47	0.98	9.80
0.83	3.15	0.73	6.78	0.80	8.63
0.76	3.40	0.60	6.11	0.64	7.53
0.69	3.59	0.49	5.47	0.50	6.49
0.62	3.72	0.38	4.85	0.38	5.53
0.54	3.78	0.29	4.27	0.27	4.64
0.47	3.79	0.21	3.70	0.19	3.81
0.39	3.73	0.14	3.17	0.12	3.06
0.32	3.62	0.09	2.66	0.07	2.38
0.25	3.44	0.04	2.18	0.03	1.76
0.18	3.21				
0.12	2.91				
0.06	2.55				
0.02	2.13				

TABLA 1b. Relación entre el módulo de elasticidad (ϵ) calculado según la ecuación de Tyree y Hammel (1982) y el potencial de presión (Ψ_p), calculado mediante curvas presión-volumen. Durante la época seca. Febrero 11, 1985.

E. TIMOTENSIS		E. SPICATA		E. MORITZIANA	
Ψ_p	ϵ	Ψ_p	ϵ	Ψ_p	ϵ
1.42	3.62	1.12	10.20	1.27	13.94
1.35	3.78	0.93	8.85	1.01	12.03
1.27	3.90	0.77	7.60	0.79	10.25
1.19	4.01	0.63	6.45	0.60	8.61
1.11	4.09	0.51	5.39	0.44	7.11
1.03	4.14	0.41	4.42	0.32	5.75
0.94	4.16	0.33	3.54	0.21	4.53
0.86	4.15	0.27	2.76	0.13	3.45
0.78	4.12	0.22	2.07	0.07	2.50
0.69	4.07	0.18	1.48	0.03	1.69
0.61	3.98	0.16	0.98		
0.54	3.87	0.14	0.57		
0.46	3.74	0.14	0.25		
0.38	3.57				
0.25	3.16				
0.13	2.64				
0.04	2.02				