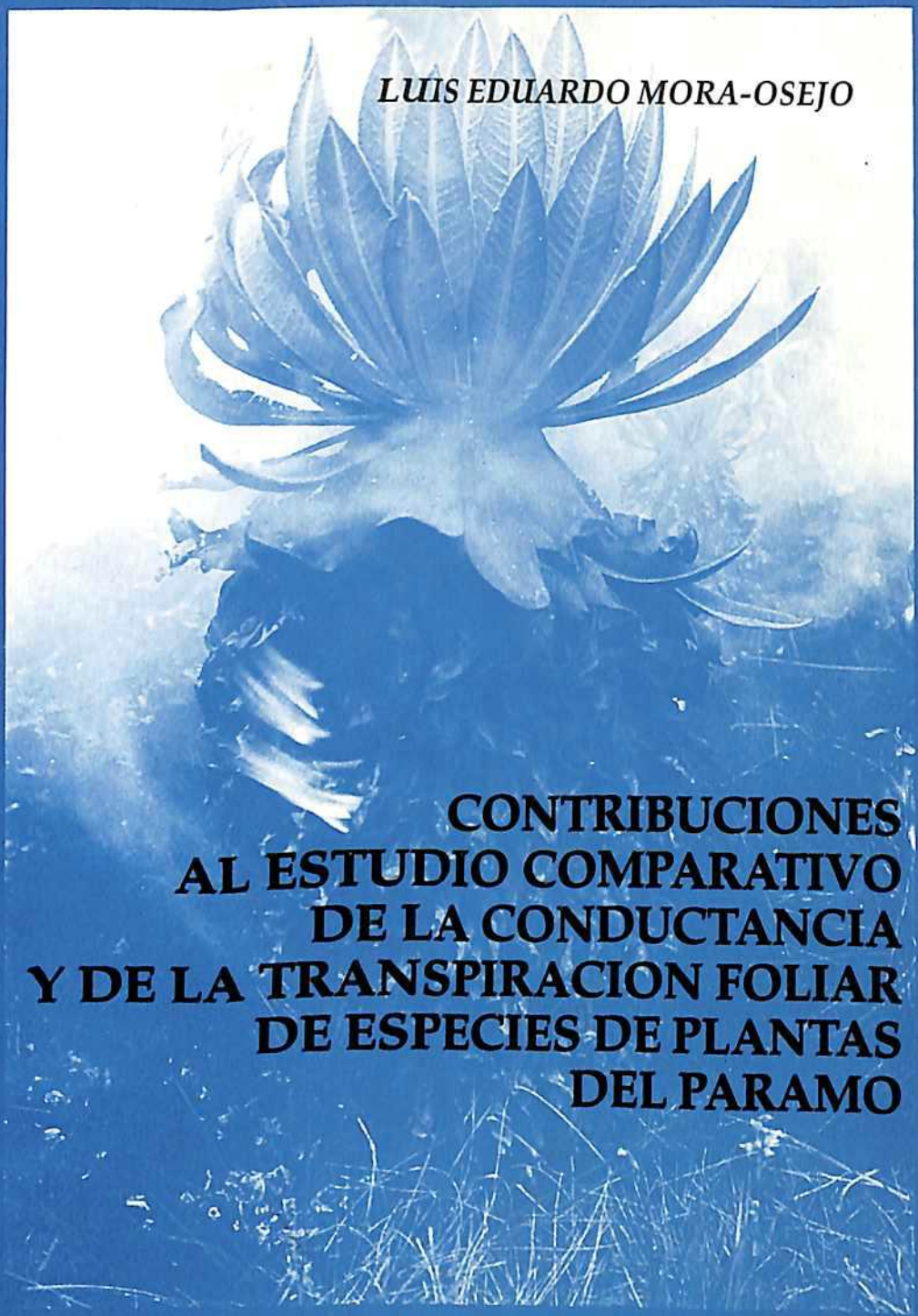
LUIS EDUARDO MORA-OSEJO



CONTRIBUCIONES AL ESTUDIO COMPARATIVO DE LA CONDUCTANCIA Y DE LA TRANSPIRACION FOLIAR DE ESPECIES DE PLANTAS DEL PARAMO

ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FISICAS Y NATURALES
COLECCION JORGE ALVAREZ LLERAS No. 17

ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FISICAS Y NATURALES
COLECCIÓN JORGE ALVAREZ LLERAS No. 17

CONTRIBUCIONES AL ESTUDIO COMPARATIVO DE LA CONDUCTANCIA Y DE LA TRANSPIRACION FOLIAR DE ESPECIES DE PLANTAS DEL PARAMO

LUIS EDUARDO MORA-OSEJO

con la colaboración de:

Nubia Becerra de Lozano, Bertha Coba de Gutiérrez, Hernando Arenas Salazar y Fernando Santos Rueda

BOGOTA, D.C., COLOMBIA 2001

© **Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**
Trans. 27 No. 39A - 63 – Tel.: 3680365 – Fax: (571) 368 03 65
Apartado Aéreo 44763 – URL: http//www.accefyn.org.co

© Luis Eduardo Mora-Osejo
Profesor Especial Departamento de Biología Universidad Nacional

Nubia Becerra de Lozano
Profesora Asociada Departamento de Biología Universidad Nacional

Bertha Coba de Gutiérrez
Experto Profesional Departamento de Biología Universidad Nacional

Hernando Arenas Salazar y Fernando Santos Rueda
Biólogos

Reservados todos los derechos. Este libro no puede ser reproducido total o parcialmente sin autorización.

ISBN: 958-9205-19-4 Obra completa
ISBN: 958-9205-42-9 Volumen

Clasificación Dewey: 581.12
Materias: Fisiología vegetal, transpiración foliar, conductancia, páramos, Colombia

Esta obra ha sido posible gracias a la colaboración del Ministerio de Educación Nacional

República de Colombia
MINISTERIO DE EDUCACION NACIONAL

Armada digital e Impresión:
EDITORA GUADALUPE LTDA.
e-mail: guada@col1.telecom.com.co
Apartado 29765 - Tel.: 269 05 32, Bogotá, D.C.

Printed and Made in Colombia - Impreso en Colombia, 2001

CONTENIDO

		Pág.
AGRADECIMIENTOS		VII
PROLOGO		IX
1.	INTRODUCCION	1
2.	METODOLOGIA	7
3.	RESULTADOS	9
3.1	El macroclima del Páramo de El Granizo	9
3.2	Las variaciones de los factores climáticos en las comunidades: Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera	10
3.3	Radiación global	13
3.4	Radiación incidente	23
3.5	Humedad relativa	25
3.6	Temperatura del ambiente, de la hoja y del suelo	29
3.7	Viento	34
3.8	El potencial hídrico del suelo	35
3.9	Factores climáticos vs. conductancia y transpiración	43
4.	MARCHAS DIARIAS DE LA CONDUCTANCIA Y DE LA TRANSPIRACION	67
4.1	Pentacalia vaccinioides	67
4.1.1.	Frailejonal-pajonal - FPPVH(E)	67
4.1.2.	Páramo rocoso - PRPVH(E)	69
4.1.3.	Vegetación de Turbera - TPVH(E)	75
4.2	Espeletia grandiflora	81

Pág.

4.2.1. Frailejonal-pajonal - EPEGH(E) 81
4.2.2. Páramo rocoso - PREGH(E) 86
4.2.3. Vegetación de Turbera - TEGH(E) 96

5. ANALISIS DE LA INCIDENCIA DE LOS FACTORES ECOCLIMATICOS SOBRE LA CONDUCTANCIA Y LA TRANSPIRACION FOLIARES 105
5.1 Análisis de las variaciones de la conductancia y de la transpiración, por la haz y por el envés foliar .. 108
5.1.1. Pentacalia vaccinioides: 109
5.1.2. Espeletia grandiflora 120

6. COMPORTAMIENTO DEL POTENCIAL HIDRICO DEL SUELO EN LAS TRES COMUNIDADES 137
6.1 Comportamiento de la conductancia y de la transpiración en relación con el potencial hídrico del suelo en *Pentacalia vaccinioides* 137
6.2 Comportamiento de la conductancia y de la transpiración en relación con el potencial hídrico del suelo en *Espeletia grandiflora* 143

7. DISCUSION DE LOS RESULTADOS 155

8. CONCLUSIONES 201

9. BIBLIOGRAFIA 209

ANEXOS
Figuras 1-31 213
Tablas 1-18 245

INDICE DE LAS ILUSTRACIONES DEL TEXTO
Indice de las Figuras 261
Indice de las Tablas 269

INDICE DE LAS FIGURAS Y TABLA DE LOS ANEXOS
Indice de las Figuras 273
Indice de las Tablas 277

AGRADECIMIENTOS

Por el concurso y apoyo prestado a la realización de este trabajo, el autor desea agradecer y destacar el apoyo recibido del Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias y de la División de Investigaciones, Sede Bogotá de la Universidad Nacional de Colombia. Gracias al respaldo académico y financiero de la Universidad Nacional ha sido posible continuar con el desarrollo del "Programa Estudios Ecológicos y Fisiológicos Comparados en el Páramo y los Bosques Alto-andino y Andino", dentro del cual se desarrolló este trabajo.

En este volumen se presentan los resultados de los estudios adelantados en desarrollo de los Proyectos: "Contribución al Estudio del comportamiento de la conductancia y de la transpiración foliar de especies de plantas del Páramo, que crecen espontáneamente en diferentes substratos" y "Estudio del Aislamiento térmico producido por las bioformas de diferentes especies del Páramo". Temas que en este volumen se tratan integrada y complementariamente, ya que las variaciones de la temperatura de la hoja, producidas, por las oscilaciones intermitentes, en particular, de la radiación global, influyen fuertemente sobre la conductancia y la transpiración y vice-versa.

Por otra parte, como se logró esclarecer, las oscilaciones y, en general, el comportamiento de la radiación global a lo largo del día, incide fuertemente sobre las acentuadas variaciones de la temperatura del suelo del Páramo y sobre el potencial hídrico del suelo, factor ambiental que, a la vez, incide sobre la transpiración y la conductancia foliar en las especies de plantas del páramo.

Entre las personas que prestaron su generoso concurso mediante la cooperación en los trabajos de campo, sobretodo, en la ejecución de las mediciones en el Páramo El Granizo cuyos resultados sirvieron de base para llevar adelante la ejecución de esta publicación, el autor desea, en primer término, expresar, los más reconocidos agradecimientos a la Profesora Asociada de la Universidad Nacional, Nubia Becerra de Lozano, destacada y meritoria investigadora, dedicada a las disciplinas de la Botánica Estructural, en las cuales ha realizado valiosos aportes; de igual manera, a Doña Bertha Coba de Gutiérrez, Bacterióloga, Experta Profesional e Investigadora, en los campos de la microbiología y micología, quienes prestaron su valiosa colaboración en la realización de los trabajos de investigación de campo, en el Páramo El Granizo. Sin la cooperación de tan calificadas y eficientes colaboradoras

no hubiera sido posible realizar los trabajos de investigación en el Páramo de "El Granizo" que sirvieron de base a esta publicación.

El autor agradece al Profesor Dr. Jorge Martínez Collantes, por sus valiosas recomendaciones en el análisis estadístico de los datos obtenidos en las mediciones de los parámetros fisiológicos, realizados en este estudio, en particular, los análisis efectuados mediante la utilización del procedimiento ANOVA.

Asimismo, el autor agradece la colaboración del Biólogo Hernando Arenas-Salazar, en los trabajos de campo y en la elaboración de las gráficas sobre la marcha diaria de la conductancia vs. factores macro-y ecoclimáticos. De manera especial, expresa su reconocimiento por la colaboración permanente en los trabajos de elaboración de Tablas, Figuras, Gráficas, incorporación de Leyendas, escaneo de fotografías de Tablas y Figuras, entre otros trabajos ejecutados con dedicación y cuidado, al Biólogo, Fernando Santos Rueda.

El autor del texto de este volumen agradece por la colaboración prestada, a sus antiguos alumnos de Posgrado, Profesor Fabio González Ph.D. y al Biólogo Miguel Murcia, M.Sc. quienes tanto como estudiantes de Pregrado como de Posgrado, formaron parte del "Grupo Páramo". Lo propio al Profesor Asociado del Departamento de Biología, Lyz Aristide, por su valiosa ayuda en los trabajos de campo.

A la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales por el estímulo y apoyo para la realización y publicación de este estudio, como uno de los volúmenes de la colección "Jorge Alvarez-Lleras".

El autor expresa agradecimientos al Dr. José Pablo Leyva, Director del Instituto de Asuntos Ambientales IDEAM, por su disposición a prestar colaboración en el funcionamiento de la Estación Climatológica Central, situada en El Páramo de El Granizo y establecida a raíz de la creación del "Grupo Páramo", en 1985, en el Departamento de Biología de la U. Nacional.

De manera especial, el autor expresa profundos agradecimientos a su esposa, Alicia Sánchez de Mora, por su estímulo permanente y su invaluable ayuda cotidiana en la elaboración del manuscrito e ilustraciones de este libro.

Al Profesor Dr. Helmut Sturm, por el generoso envío de implementos para el funcionamiento de los equipos de la Estación Climatológica y evitar así, en lo posible, la interrupción de los registros.

Al Señor Capitán Carlos Barbero, por el permiso de instalar la Estación Climatológica Central del Programa, en los predios de la Hacienda Santa Bárbara, de su propiedad; y por el apoyo prestado en la realización de los trabajos de campo.

En fin, a todas y cada una de las personas e instituciones que, de una u otra manera, hicieron posible la realización de este estudio.

Al Prof. Dr. Hans Weber por su autorización de reproducir en el texto de este libro el esquema de la sección longitudinal del tronco de una planta de ***Espeletia hartwegiana*** *(Fig. 67).*

A INGEOMINAS. Observatorio Vulcanológico y Sismológico de Pasto por su autorización para reproducir, dentro del texto de esta obra, la fotografía de una planta de ***Espeletia Pycnophylla*** *(Fig. 60 b).*

PROLOGO

Los páramos de Colombia nos ofrecen paisajes de gran belleza y diversidad biológica. En las noches se presentan heladas y sorpresivamente pueden ocurrir nevadas. Durante el día, si desaparecen las frecuentes neblinas, las temperaturas aumentan. De esta manera surge el clima típico del trópico frío, sin estaciones térmicas anuales, aunque sí de ritmo circadiano; o sea, que durante cada ciclo de noche y día, de 24 horas, pueden presentarse grandes diferencias de temperaturas. Esta situación marca diferencias considerables entre las condiciones alpinas (con estaciones térmicas anuales) y las andinas tropicales, (circadianas). Las consecuencias de este comportamiento del clima, con respecto a las bioformas de las plantas y a su ecofisiología, son notables. La bioforma más típica es la caulirrósula propia de los frailejones, que se repite en otros géneros y especies de plantas, propias de las zonas de alta montaña tropical de Africa.

Desde el punto de vista de la biodiversidad, los páramos poseen importancia especial en cuanto en ellos viven varios miles de especies. Muchas de tales especies (el 60%) son endémicas de los páramos, en general, así como de los páramos de una cordillera o de varias áreas aisladas a manera de islas, representativas del páramo.

Los frailejones, plantas del género Espeletia *constituyen un ejemplo del elevado endemismo de las especies de plantas del páramo. Existen más de 40 especies de* Espeletia, *muchas de ellas endémicas y como tales presentes solamente en ciertos conjuntos de páramos, especialmente en la Cordillera Oriental. Cabe, sin embargo, señalar que en los páramos, no sólo existe una gran diversidad de especies sino también muchos tipos diferentes de vegetación.*

En atención a tan elevada biodivesidad y endemismo, es necesario conservar todos los páramos y las especies de organismos que allí viven. Pero existe otra razón poderosa que hace necesaria la conservación de los páramos, considerados en conjunto: los páramos representan las fuentes principales de agua potable para las ciudades y pueblos. No obstante, muchos páramos están ahora ante el peligro de desaparecer, en la medida en que no solo continúe, sino que aumente la gravedad del deterioro de la vegetación y de los suelos. Los cultivos de papa se extienden, hacia alturas cada vez mayores (presión poblacional, variedades de papa cada vez más resistentes, cambio global climático). Con el uso de maquinaria pesada se destruyen en poco tiempo grandes superficies de vegetación, al tiempo que el uso de agroquímicos y la ganadería contaminan y/o eutrofican los suelos y las aguas de los páramos. De ahí que si queremos salvar los páramos y con ellos su biodiversidad y el agua que generan y almacenan, será necesario declararlos as pronto que tarde como reservas y protegerlos con esmero.

Para preservar, restaurar y manejar correctamente los páramos, es necesario conocer a fondo no solamente sus tipos de vegetación y sus especies, sino entender cómo funcionan sus ecosistemas y las especies de organismos que allí viven. Es imprescindible estudiar la ecología, en especial, la ecoclimatología y la ecofisiología a través de las cuales se puede dar respuestas a preguntas, tales como: ¿cuáles son los mecanismos de adaptación morfológica y eco-fisiológica de las plantas a un medio de condiciones extremas como las que representa el páramo? A estos aspectos tan importantes se ha dedicado en estos últimos años el doctor Luis Eduardo Mora-Osejo, junto con algunos colegas y estudiantes. Después de los trabajos publicados en los dos tomos de "Estudios Ecológicos del Páramo y del Bosque Alto-andino, Cordillera Oriental de Colombia", este nuevo estudio sobre las relaciones de la conductancia y de la transpiración con las condiciones variables de su medio (clima, suelo, agua y sus relaciones) representa un avance importante en el conocimiento del funcionamiento de las plantas del páramo. Esta publicación constituye un ejemplo de como se organiza un estudio de esta complejidad, así cómo del empleo de herramientas estadísticas para llegar a conclusiones bien fundadas sobre la relación de los factores investigados.

La importancia decisiva de la radiación solar, relacionada con la nubosidad, la humedad del suelo y del aire y la adaptación morfológica, es evidente; al punto que uno se pregunta: ¿Cómo se reflejarían las adaptaciones a ciertas condiciones extremas en la composición específica y cuantitativa de páramos de

clima relativamente seco y húmedo? De igual manera, surge la pregunta sobre: ¿Cuáles pudieron haber sido los cambios de la composición de la vegetación de los páramos, en respuesta a los intervalos de cambio climático, desde condiciones de acentuada sequedad a condiciones contrastantes de acentuada humedad, tal como se presentaron durante la última glaciación? Un ejemplo de la posible importancia de ciertos aspectos ecofisiológicos, en referencia a estas preguntas, aunque diferentes a los que se refiere este estudio, es la probable reacción de plantas C_3 y C_4 a los fuertes cambios del contenido del CO_2 del aire entre glaciales e interglaciales, favoreciendo unos u otros.

En relación con todo esto, surge también el interrogante sobre ¿cuál sería el efecto de ciertos cambios globales del clima que se esperan en este siglo, sobre la composición cualitativa y cuantitativa de la vegetación del páramo?

Entre más se sepa acerca de las variaciones en el funcionamiento de las plantas, en respuesta a los factores ambientales cambiantes, más pronto podremos también contestar las anteriores preguntas. El presente estudio constituye, sin duda, un paso grande en este sentido y además se puede considerar un ejemplo excelente de cómo organizar y ejecutar una investigación para poder llegar a conclusiones finales.

Así que esperamos, también, con gran expectativa, los resultados de las investigaciones futuras del Profesor Mora-Osejo y su equipo de colaboradores.

Thomas van der Hammen

1. INTRODUCCION

Ya en trabajo anterior **(Mora-Osejo, et al 1994)** mencionaron al potencial hídrico del suelo, entre los posibles factores ambientales de mayor impacto en la regulación de las fluctuaciones de corta duración de la intensidad de la transpiración de especies de plantas del Páramo. Tal impacto tuvo mayor incidencia sobre la componente estomática de la transpiración, tanto en días de las épocas de menor como de mayor precipitación del año.

Asímismo, entre los resultados de estudio anterior **Mora-Osejo, et al, l.c.** encontraron que los rangos de variación del potencial hídrico del suelo difieren de una a otra de las comunidades vegetales presentes en el páramo de El Granizo, a saber: **Frailejonal-pajonal, Vegetación de Turbera, Cordón de Ericaceas y Páramo rocoso,** sensu **Vargas y Zuluaga (1985).** En el mismo trabajo **(Mora-Osejo, et al 1994)** destacan entre otros resultados, las diferencias en las intensidades promedio de la transpiración de las especies más características de cada una de las comunidades mencionadas.

Para explicar tales diferencias, en el mismo trabajo **(Mora-Osejo, et al 1994)** se planteó la hipótesis, según la cual, las fluctuaciones momentáneas durante el período de luz, del potencial hídrico de los suelos de las diferentes comunidades vegetales del Páramo, configuran el factor ambiental de mayor incidencia sobre la magnitud de las variaciones de las intensidades promedio de la transpiración y de la conductancia de las especies típicas de tales comunidades.

En desarrollo de este estudio se confirmó esta explicación, inicialmente planteada como hipótesis de trabajo. Además, se pudo establecer que las variaciones momentáneas y las de corta duración del potencial hídrico del suelo, principalmente, provienen de la influencia de las fluctuaciones de los factores climáticos, en especial, de la temperatura del suelo y de la humedad relativa.

Indirectamente, influyen también sobre el comportamiento del potencial hídrico del suelo las radiaciones global e incidente, temperaturas del aire y del suelo y la velocidad del viento. A esta conclusión también se llegó en trabajo anterior, realizado en el Páramo de El Granizo, **Mora-Osejo et al (1994).**

El mayor impacto del potencial hídrico del suelo sobre las diferencias de las variaciones de las intensidades promedio de la transpiración y de la conductancia se presenta, por consiguiente, en las épocas de menor precipitación del año. En un sólo día de tales épocas, en las altas montañas de la región tropical húmeda, pueden ocurrir variaciones fuertes del potencial hídrico del suelo. La causa de ello, son las variaciones de la intensidad de la radiación global, de la humedad relativa del ambiente, de la temperatura del aire y del suelo y de la dirección y velocidad de los vientos predominantes.

La explicación anterior se confirmó en este trabajo. Por otra parte, **Lösch & Schulze (1995)** llegaron a la conclusión, según la cual, los cambios intempestivos, causados por las variaciones de la radiación, induce cambios de corta duración, en el grado de apertura de los estomas, los cuales, a la vez, inciden sobre las intensidades momentáneas de la transpiración y de la conductancia.

Schulze (1986) y Zhang & Davies (1990) citados por **Lösch & Schulze (1995)** destacan también las regulaciones de origen interno, las cuales serían tan importantes como las regulaciones ambientales para entender las respuestas de la planta a la sequía del suelo y a las demandas evaporativas de la atmósfera. La regulación interna incluye transmisión de señales hormonales, desde la raíz al vástago o también desde un elemento estructural como la hoja a otro, como el tallo.

Estos resultados ponen en evidencia la relevancia de los estudios dirigidos a profundizar en el conocimiento de las respuestas adaptativas de las plantas de las altas montañas tropicales húmedas a los cambios intempestivos de las intensidades de la radiación solar que producen, a la vez, variaciones intempestivas de las intensidades de los factores ecoclimáticos, tales como, la radiación incidente sobre la hoja, la temperatura del suelo, la temperatura del aire, la temperatura de la hoja y la velocidad del viento.

También en el estudio ya mencionado **(Mora-Osejo, et al 1994)** con el objeto de someter a prueba experimental la influencia del potencial hídrico del suelo sobre las tasas de intensidad de la transpiración, se efectuó un experimento sencillo preliminar en un sitio de substrato rocoso, en el Páramo de El Granizo. El experimento consistió en someter a riego intermitente los substratos naturales respectivos de plantas de *Valeriana pilosa* y de

Digitalis purpurea, mientras simultáneamente se medía la intensidad de la transpiración momentánea, con ayuda de un porómetro Steady State, Li-cor Nebraska.

El resultado fue el siguiente: en la medida en que se incrementaba, paulatinamente, el contenido de agua del suelo, de suyo escasa en esta comunidad, hasta alcanzar el punto de saturación, aumentó la intensidad promedio de la transpiración estomática foliar de *Valeriana pilosa* de 3.482 mmol/m2/seg, pasó a 4.470 mmol/m2/seg. Lo mismo ocurrió con la intensidad de la transpiración de *Digitalis purpurea*, cuyo promedio aumentó de 2.609 mmol/m2/seg. a 4.584 mmol/m2/seg.

Con el propósito de profundizar en este tema, y tras los objetivos de someter a prueba la hipótesis anterior, bajo las condiciones naturales, en particular, del clima del páramo "El Granizo", se planteó la necesidad de profundizar en el conocimiento de las variables fisiológicas y climáticas implicadas y, hasta donde fuera posible, de las relaciones complejas entre tales factores. Se buscaba también determinar los efectos de la menor y mayor cantidad de agua presente en el suelo, según la época del año, sobre el potencial hídrico del suelo y los consiguientes impactos sobre el comportamiento de la conductancia y de la transpiración, a lo largo de días de las épocas de menor y de mayor precipitación del año.

Para llevar a cabo el estudio se seleccionaron dos especies de plantas de la familia de las *Asteraceae* de bioforma y características morfológicas foliares contrastantes, presentes en tres comunidades del páramo de "El Granizo". Se seleccionaron las especies de *Espeletia grandiflora* y *Pentacalia vaccinioides*. Para ello, se tuvo en cuenta también la presencia de estas dos especies en el mismo sitio y en substratos de características coincidentes, en cada una de las tres comunidades. Las características mencionadas de las dos especies seleccionadas facilitó la comparación de los resultados obtenidos en desarrollo del estudio propuesto y la formulación de explicaciones sobre el comportamiento contrastante de la conductancia y de la transpiración foliar de las dos especies.

También entre los resultados alcanzados en desarrollo de este estudio, se destaca la solución a la pregunta sobre:

¿Cuál es la influencia de las variaciones de corta duración a menudo intempestivas del contenido de agua del suelo, medibles como fluctuaciones del potencial hídrica frecuentes en las épocas secas del año, bajo condiciones del suelo distantes de la saturación hídrica, en el comportamiento de las tasas de la conductancia y de la transpiración, de cada una de las dos especies bajo las condiciones ambientales características de tres comunidades del páramo "El Granizo"?

Pero también de la pregunta complementaria, ¿cuáles son las respuestas medibles de las variaciones de las tasas de la conductancia y de la transpiración de especies de plantas del páramo, producidas por fluctuaciones de factores climáticos, tales como, radiación global e incidente, temperatura del ambiente, temperatura del suelo, humedad relativa, bajo las condiciones de saturación hídrica del suelo, como es de ocurrencia común, durante las épocas de lluvias ?

Entre otros, el análisis y respuesta a estas preguntas aportó nuevas evidencias en apoyo de los planteamientos de **Goldstein et al (1984)** y **Pérez (1987)** sobre el significado del almacenamiento de agua, por la médula, en las relaciones planta-agua en especies de *Espeletia* de bioforma caulirrósula. Tal el caso de *Espeletia grandiflora*, sobre todo, durante los períodos anuales de sequía. **Pérez (l.c)** destaca el papel del agua almacenada en la médula en la reposición de las pérdidas de agua por transpiración.

Goldstein et al (1984) explicaron el significado del almacenamiento del agua en la medula del eje caulinar de las especies caulirrósulas de las *Espeletinae*, como respuesta adaptativa a la "sequedad fisiológica" producida por el sobrenfriamiento de los suelos del páramo, durante la noche, en particular, en sitios de gran altura.

Entre los resultados del presente estudio se amplió esta interpretación y se consideró que el almacenamiento de agua en la médula de las especies caulirrósulas de las *Espeletinae*, es una respuesta adaptativa a los fuertes e intermitentes descensos del contenido de humedad del suelo de diferente duración y magnitud. Descensos que producen cambios intermitentes pasajeros del potencial hídrico del suelo (ys). Si no existieran reservas de agua almacenadas en la médula se produciría el cierre de los estomas para evitar las pérdidas excesivas de agua, por transpiración, precisamente en los momentos cuando las condiciones de la radiación ofrecen óptimas condiciones para la fotosíntesis y el crecimiento.

En este trabajo también se examinó la influencia del indumento pubescente y denso de las hojas en el aumento de la temperatura de la hoja y sobre la acción de este último factor en el comportamiento de la conductancia y de la transpiración, bajo las condiciones climáticas del páramo.

Los resultados de este estudio, se complementarán en trabajos próximos, mediante el análisis de las interrelaciones de la conductancia y de la transpiración foliar vs. el comportamiento de la capacidad fotosintética de las dos especies de plantas, que fueron objeto del presente estudio. Todo, tras el objetivo de identificar y valorar las adaptaciones estructurales y funcionales de plantas características del páramo. Se busca así, ampliar el conocimiento sobre la regulación estomática de la transpiración de la

conductancia foliar de las especies *Espeletia grandiflora* y *Pentacalia vaccinioides*, cuyo tamaño y características estructurales, como ya se vio, son contrastantes.

Se examinó también si en el caso de la especie *Espeletia grandiflora*, abundante en los páramos húmedos de la Cordillera Oriental de Colombia, a lo largo de un amplio gradiente altitudinal, se cumplen o no los resultados a los cuales llegaron **Meinzer & Goldstein (1985)** para el caso de especies propias de los Páramos de gran altura pero de menor humedad relativa del aire de la Cordillera de Mérida, en Venezuela.

De acuerdo con los mencionados autores, la pubescencia foliar intensifica la temperatura de la hoja durante el día, pero tal aumento de la temperatura, lejos de producir incrementos, produce descensos de las tasas de transpiración. En este estudio se confirmó este resultado.

Además, en razón del resultado anterior, se parte de la hipótesis, según la cual, también para *Espeletia grandiflora*, es válida la tesis expuesta por **Lang & Schindler (1994) y Melcher et al (1994)**, de acuerdo con la cual, la pubescencia es una respuesta adaptativa que impide la fotoinhibición, el deterioro del aparato fotosintetizador y el estrés de la planta total. De modo que de la pubescencia foliar, depende que no se produzcan tales efectos fatales de la elevada irradiación solar. La pubescencia foliar disminuye la intensidad de la radiación incidente, impide que la radiación solar de alta energía alcance el aparato fotosintetizador y refleja la energía excedente hacia el exterior.

Finalmente, a través de este estudio, se analizaron comparativamente en busca de explicaciones a las diferencias en las respuestas a las fluctuaciones de relativa corta duración del contenido de agua del suelo sobre la conductancia y la transpiración de las dos especies, del páramo, *Espeletia grandiflora* y *Pentacalia vaccinioides*.

2. METODOLOGIA

El trabajo se llevó a cabo en tres sitios diferentes del Páramo de "El Granizo", situados a alturas de entre 3.100-3.200 m.s.n.m. ocupados respectivamente, por las comunidades Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera (sensu **Vargas y Zuluaga, 1985).**

Las mediciones de la transpiración, de la conductancia, del potencial hídrico del suelo y de los factores ecoclimáticos, durante el año de 1994, se efectuaron en el segundo período seco (mes de agosto) y en el segundo período de iniciación de las lluvias (mes de septiembre). En el año de 1995, las mediciones se efectuaron durante el primer período seco del año (mes de enero) y en el primer período de iniciación de las lluvias (mes de marzo). Se escogieron las épocas secas y de iniciación de las lluvias por cuanto durante ellas el comportamiento de las intensidades de los factores ecoclimáticos y del potencial hídrico del suelo, en las tres comunidades, son contrastantes. Por otra parte, en tales épocas, durante los días sin lluvias se facilita realizar mediciones confiables de la conductancia y de la transpiración, por el método del porómetro. Durante las épocas de iniciación de las lluvias disminuye paulatinamente el potencial o tensión hídrica del agua del suelo hasta que el contenido de agua alcanza el punto de saturación y el valor del potencial desciende a 0 (cero) centibares, como en efecto ocurrió en desarrollo del presente estudio.

Con un Porómetro Steady State de la Firma Li-COR-Lincoln/ Nebraska, USA, se midieron las variaciones de la humedad relativa y de la temperatura, tanto de la cámara del sensor del aparato como de las dos caras de la hoja. Las radiaciones global e incidente se midieron con el equipo Quantum Sensor Li-190S-1 de la firma Li-COR-Lincoln/Nebraska USA, incorporado al porómetro Steady State, de la misma firma.

Con ayuda de dos tensiómetros manuales, de la firma "Jürgen Seehaus Bodenkundliche Messgeräte", se hicieron las mediciones del potencial

hídrico del suelo. La velocidad del viento se obtuvo con ayuda de un anemómetro manual de la firma Lambrecht. La temperatura y la humedad relativa del ambiente se registraron con el equipo Hygrotest-Sekunden-Hygrometer Testo 6300/6400 de la firma "Testoterm-Lenzkirch/ Schwarzwald", Alemania.

Los datos sobre el comportamiento de los parámetros macroclimáticos se registraron en la Estación Climatológica Central del Programa de Investigación "Estudios Ecológicos Comparados del Páramo y el Bosque Alto-andino". La estación central está instalada a 3.200 m.s.n.m. en predios de la Hacienda Santa Bárbara, Figs. 1a, 1b y 1c. Se utilizaron también los datos registrados en la estación La Bolsa, Municipio de Choachí del IDEAM, en los meses de agosto-diciembre de 1994 y en enero-marzo 1995. Esta estación está situada a relativa corta distancia del páramo de "El Granizo".

Para las mediciones de la conductancia y de la transpiración se seleccionaron, en cada comunidad, cinco plantas individuales de cada una de las dos especies (*Espeletia grandiflora* y *Pentacalia vaccinioides*) en las cuales se llevó a cabo el estudio. Las cinco plantas individuales, de cada especie, presentaban tamaño similar, estaban provistas de hojas adultas, sanas, expuestas a la radiación solar y corta distancia unas de otras. En las dos especies, en cada comunidad, las mediciones se hicieron por la haz y por el envés de las hojas. Las mediciones del potencial hídrico del suelo se efectuaron a 0.06 cm. de profundidad en la zona donde abundan raíces jóvenes activas de las dos especies estudiadas.

El cálculo del error estándar de los promedios, de las correlaciones parciales, de las correlaciones de Pearson y los análisis de regresión lineal simple o múltiple escalonada para determinar las relaciones de las variables dependientes, conductancia y transpiración vs. las variables independientes, macro-y ecoclimáticas, se efectuaron con ayuda del programa STATISTIX. Las gráficas de las marchas diarias de la conductancia y de la transpiración vs. factores climáticos se hicieron algunas con ayuda del programa EXCEL. Las gráficas y la evaluación de los promedios por medio del Análisis de Varianza (ANOVA) y con la ayuda del programa STATGRAPH.

3. RESULTADOS

3.1 EL MACROCLIMA DEL PÁRAMO DE EL GRANIZO

En la **Tabla 1a,** se presentan los valores mínimos, promedios y máximos de la temperatura mensual, medidos en la estación La Bolsa del IDEAM, Municipio de Choachí, Departamento de Cundinamarca, situada a relativa corta distancia del Páramo de El Granizo, donde se desarrolló el presente estudio. En la **Tabla 1b,** aparecen, los valores totales mensuales de la precipitación y del brillo solar, expresados en horas correspondientes a los meses de agosto-diciembre de 1994 y enero, febrero y marzo de 1995, en los días en los cuales se efectuaron las mediciones del presente estudio. Estos últimos valores también fueron obtenidos en la Estación La Bolsa del IDEAM. Llama la atención el contraste entre los bajos valores del brillo solar, en los meses de octubre y diciembre y los altos valores de este factor macroclimático en los meses de enero y febrero; mientras que con los valores de la precipitación ocurre justamente lo contrario.

En la **Tabla 2a-d** aparecen los valores mínimos, promedios y máximos de la temperatura mensual, correspondiente a los meses de enero, febrero y marzo de 1995. Estos valores, al igual que los valores de la temperatura diaria, se obtuvieron en los días en los cuales se hicieron las mediciones en el año de 1995. Los valores diarios de la humedad relativa y de la precipitación corresponden también al año 1995. Las mediciones se efectuaron en la Estación Santa Bárbara, situada en el Páramo de El Granizo, **Figs. 1a-c.**

En la Estación Santa Bárbara, o Estación Climática Central del Programa, situada a 3200 m.s.n.m. y a relativa corta distancia de los sitios donde se realizó este estudio, se registraron temperaturas bajas de la superficie del suelo. A finales del mes de diciembre de 1994 se midieron en las primeras horas de la mañana, temperaturas del suelo de 1°C. En enero, febrero y marzo del año siguiente, a las mismas horas, se registraron temperaturas

Registros para algunos meses de los valores mínimo, promedio y máximo de los factores macroclimáticos.
Datos registrados en la estación La Bolsa del IDEAM en 1994 y 1995 (3.195 m.s.n.m.)

a. VALORES DE LA TEMPERATURA MENSUAL

	MINIMA	PROMEDIO	MAXIMA
AGOSTO	3,23	8,03	13,43
SEPTIEMBRE	2,8	7,8	13
OCTUBRE	2,63	7,53	11,83
NOVIEMBRE	2,43	8,63	13,43
DICIEMBRE	2,23	7,73	13,03

b. PRECIPITACION VALORES TOTALES MENSUALES / mm, BRILLO SOLAR /HORAS , 1994 – 1995

	Precipitación	Brillo solar
AGOSTO	66,5	51,8
SEPTIEMBRE	72	34,33
OCTUBRE	86	17,93
NOVIEMBRE	9,93	66,73
DICIEMBRE	11,03	28,53
ENERO	1,5	167,63
FEBRERO	6,1	102
MARZO	10,8	72

Tabla 1. a, b Valores de los factores macroclimáticos obtenidos en la Estación "La Bolsa" para los mismos dias en los cuales se hicieron las mediciones, en las tres comunidades, en 1995.

del suelo de 2.5°C, 0°C y 4.5°C, respectivamente. Durante los meses de agosto, septiembre, octubre y noviembre de 1994, desafortunadamente, no fue posible realizar estas mediciones.

3.2 LAS VARIACIONES DE LOS FACTORES CLIMÁTICOS EN LAS COMUNIDADES: FRAILEJONAL-PAJONAL, PÁRAMO-ROCOSO Y VEGETACIÓN DE TURBERA

En las tres comunidades, en el transcurso del día, ocurrieron intempestivas y a veces fuertes oscilaciones en la intensidad de los diferentes factores climáticos, como se describe mas adelante. Además del fuerte contraste entre las temperaturas del día y de la noche, destacadas entre otros autores por **Lauer, 1981** y por **Sturm, 1998** entre las características singula-

Variaciones de los valores mensuales de algunos factores macroclimáticos registrados en la estación Santa Bárbara en los primeros tres meses de 1995 (3.270 m.s.n.m.) Municipio de Choachí, Cundinamarca.

a. VALORES DE LA TEMPERATURA MENSUAL DEL AIRE

	MINIMA	PROMEDIO	MAXIMA
ENERO	4,35	9,555	14,76
FEBRERO	4,64	11,72	18,8
MARZO	6,5	10,115	13,73

b. VALORES DIARIOS DE LA TEMPERATURA DEL AMBIENTE

	MINIMA	PROMEDIO	MAXIMA
17 DE ENERO	5,05	9,1	13,5
18 DE ENERO	4,5	7,8	14,5
19 DE ENERO	5,5	7,6	14,5
6 DE MARZO	6	8,6	15,5
13 DE MARZO	6	9	13,5
27 DE MARZO	6,5	8,9	16

c. VALORES DIARIOS DE LA HUMEDAD RELATIVA DE LA ATMOSFERA

	MINIMA	PROMEDIO	MAXIMA
17 DE ENERO	61	90,8	99
18 DE ENERO	53	90,2	99
19 DE ENERO	51	86,8	100
6 DE MARZO	53	81	94
13 DE MARZO	45	84,5	95
27 DE MARZO	49	83,8	95

d. VALORES DIARIOS DE LA PRECIPITACION

	MINIMA	PROMEDIO	MAXIMA
13 DE MARZO	1,5	2,6	2,7

Tabla 2.(a) Valores mínimos promedios y máximos mensuales de la temperatura del aire, correspondientes a los meses en que se hicieron las mediciones (Enero, Febrero y Marzo de 1995). **2.(b)** Valores diarios mínimos, promedio y máximos de la temperatura del aire. **2.(c)** Valores diarios mínimos promedio y máximos de la humedad relativa de la atmósfera. **2.(d)** Valores diarios mínimos, promedios y máximos de la precipitación, el día 13 de Marzo de 1995.

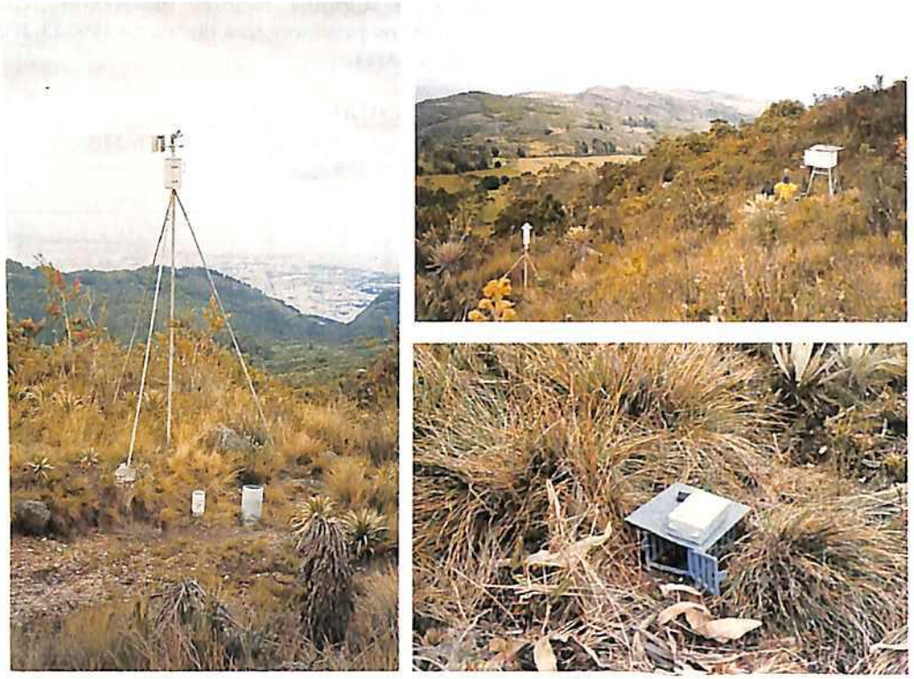


Fig. 1.(a), Vista parcial del sitio donde se encuentran instalados, en la Estación Santa Bárbara, los anemógrafos y pluviógrafos. (b) Vista parcial del sitio donde se encuentra instalado el anemógrafo de 3 m. de altura sobre la superficie del suelo, la caseta del termohigrógrafo en la Estación Santa Bárbara. (c) Termómetro de suelo en la estación Santa Bárbara (Foto L.E. Mora-O.).

res del clima del páramo, aún en los niveles altitudinales mas bajos, habría que tener en cuenta las fuertes oscilaciones que experimenta el macro-y ecoclima a lo largo del período de luz, como pudo establecerse en nuestros estudios en el páramo de El Granizo (**Mora-Osejo, et al 1994**) y en el presente estudio.

No obstante, si solamente se tienen en cuenta y comparan los valores promedios, máximos y mínimos de los factores climáticos, Tabla 3 y Figs. 9a,b-14a,b. (*Pentacalia vaccinioides* y *Espeletia grandiflora*), el macro-clima de las tres comunidades resultaría muy similar, al menos para el conjunto de los días y horas en los cuales se efectuaron las mediciones, para cada especie (por la haz y por el envés foliar), en cada una de las tres comunidades, solamente en las épocas climáticas del año ya señaladas.

También, como era de esperarse, en referencia a cada una de las especies estudiadas, los promedios de los diferentes factores ecoclimáticos, correspondientes al conjunto de los días en que se efectuaron las mediciones, resultaron cercanos. Esto se explica por cuanto las mediciones de las variables ecoclimáticas, para cada especie, se hicieron en el mismo sitio, dentro de la comunidad, en el mismo día y con pocos minutos de diferencia.

3.3 RADIACIÓN GLOBAL

En primer lugar, cabe destacar las fuertes variaciones de la radiación global a lo largo del período de luz mientras se hacían las mediciones de la conductancia y de la transpiración. En la Fig.2, se aprecian las diferencias de los promedios de la radiación global, en las tres comunidades y en referencia a las mediciones efectuadas por la haz y por el envés de las hojas de *P.vaccinioides y E.grandiflora*. De allí también que las variaciones de los valores máximo, mínimo y promedio de la radiación global, estén estrechamente correlacionados con los valores máximo, mínimo y promedio de otros factores eco-y macroclimáticos, en particular, de la temperatura del suelo y de la temperatura del aire, (Tabla 3).

La correlación inversa de los valores negativos del potencial hídrico del suelo con respecto a las variables macro-y ecoclimáticas: temperatura del suelo, humedad relativa, temperatura del aire y radiación global es significativa. Esto se deduce de los datos registrados en la Tabla 3, y de las Figuras de las marchas diarias de la conductancia y de la transpiración, en relación con los diferentes parámetros ambientales. Esto también se deduce de los (Anexos) Tablas 1-12 que muestran las correlaciones simples, variable a variable, de Pearson, con sus respectivos valores, de los parámetros macro-y ecoclimáticas, en referencia las especies *Pentacalia vaccinioides* y *Espeletia grandiflora*, por la haz y por el envés foliar y, para cada una de las tres comunidades: Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera.

Lo anterior permite apreciar la magnitud, tanto para el caso de *Espeletia grandiflora* como para *Pentacalia vaccinioides*, de la influencia de las variaciones de la intensidad de la radiación global sobre el potencial hídrico del suelo, como también con las variaciones de la temperatura del suelo y del aire. Desde luego, las variaciones de estos dos últimos parámetros inciden, de manera directa sobre el potencial hídrico del suelo, como pudo establecerse, en desarrollo de este trabajo. (Fig. 47a).

Los valores promedio (±ES) más altos de la radiación global para las dos especies estudiadas, por la haz y por el envés, correspondieron a la comunidad Vegetación de Turbera. Allí también se obtuvieron los valores

Tabla 3. Estadísticas descriptivas de las variables macro-y ecoclimáticas, en cada una de las comunidades y en referencia a *Pentacalia vaccinioides y Espeletia grandiflora*, especies estudiadas, por la haz y el envés foliar, en desarrollo de este estudio.

		FRAILEJONAL PAJONAL				PARAMO ROCOSO				TURBERA			
		ESPELETIA G.		PENTACALIA V.		ESPELETIA G.		PENTACALIA V.		ESPELETIA G.		PENTACALIA V.	
		HAZ	ENVES	HAZ	ENVES	HAZ	ENVES	HAZ	ENVES	HAZ	ENVES	HAZ	ENVES
RADIACION GLOBAL	PROMEDIO	1144,4	1083	980	949	1115	1096	1226	1240	1264	1280	1426	1350
	E. PROMEDIO	114,17	108	60	60	84,6	85,99	93,6	90,6	106,5	104,37	119,4	109,38
	MINIMO	130	19	152	152	101	169	303	228	10	10	280	280
	MEDIANA	1120	229	889	889	970	910	960	1000	1025	929	1050	1035
	MAXIMO	2550	2550	2400	2400	2550	2550	2550	2560	2550	2550	2880	2550
HUMEDAD RELATIVA	PROMEDIO	61,854	61	62	62	57	57	52	53	56	57	53	54
	E. PROMEDIO	2	1,7	1	1	1,6	1,59	1,41	1,35	1,7	1,4	1,19	1,03
	MINIMO	41,400	39	32	32	31	32	32	31	03	38	36	39
	MEDIANA	60,000	61	62	62	57	55	51	53	55	53	53	52
	MAXIMO	85,600	84	91	91	84	90	74	76	81	84	74	68
RADIACION INCIDENTE	PROMEDIO	407,57	280,71	399	399	451	326	510	341	486	323	617	328
	E. PROMEDIO	66,742	49	43	43	57	43,9	68,7	54,19	99,3	52,9	75,5	56,34
	MINIMO	41,000	35	10	10	29	24	18	24	16	17	97	11
	MEDIANA	320	174	174	174	336	182	303	194	285	162	345	179
	MAXIMO	1496	1890	1074	1,070	2160	1810	2460	1920	2600	1910	2225	1910
TEMPERATURA HOJA	PROMEDIO	16	15	15	15	16	16	18	16	17	17	18	18
	E. PROMEDIO	0,4787	0,4395	0	0	0,38	0,39	0,41	0,38	0,33	0,31	0,27	0,25
	MINIMO	11	11	10	10	11	10	11	11	12	12	15	14
	MEDIANA	16	16	16	16	15	15	18	18	17	17	17	18
	MAXIMO	24	24	22	22	23	23	25	24	23	24	22	22
TEMPERATURA AMBIENTE	PROMEDIO	13	13	12	13	14	14	15	16	15	14	14	14
	E. PROMEDIO	0,2904	0,24	0	0	0,3	0,33	0,35	0,36	1,5	0,36	0,38	0,39
	MINIMO	10	11	10	10	10	11	10	9	10	10	10	10
	MEDIANA	13	12	12	12	11	11	10	15,6	13	22,6	14	14
	MAXIMO	18	19	18	20	22	21	22	22	15	21	20	20
TEMPERATURA SUELO	PROMEDIO	10	10	10	10	11	11	11	12	10	10	10	10
	E. PROMEDIO	0,1084	0,1099	0	0	0,1	0,1	0,1	0,09	0,09	0,07	0,12	0,13
	MINIMO	9	9	9	9	9	9	9	10	9	9	9	9
	MEDIANA	10	10	11	11	11	11	11	11	10	10	10	10
	MAXIMO	12	12	12	12	13	13	13	13	14	12	13	13
VIENTO	PROMEDIO	2	2	3	3	1	1	1	0,9	1	2	2	2
	E. PROMEDIO	0,1814	0,1793	0	0	0,14	0,13	0,1	0,12	0,15	0,17	0,16	0,14
	MINIMO	0,5	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	MEDIANA	2	2	2	2	1	1	1	1	1	2	2	2
	MAXIMO	5	5	6	7	5	4	3	5	4	7	6	4
POTENCIAL HIDRICO DEL SUELO	PROMEDIO	-3,975	-3,832	-2,535	-3,342	-5,685	-5,53	-7,261	-7,132	-0,6760	-0,726	-0,4355	-0,452
	E. PROMEDIO	0,9178	0,9007	0,5858	0,6872	1,462	1,446	1,7704	1,7118	0,1795	0,1779	0,1308	0,1378
	MINIMO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	MEDIANA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	MAXIMO	-21	-20	-21	-23	-44,5	-43	-48	-48,5	-4	-4	-3,5	-3,5

más altos de los promedios correspondientes a las dos especies y a las dos caras foliares, respectivamente. (Fig.2).

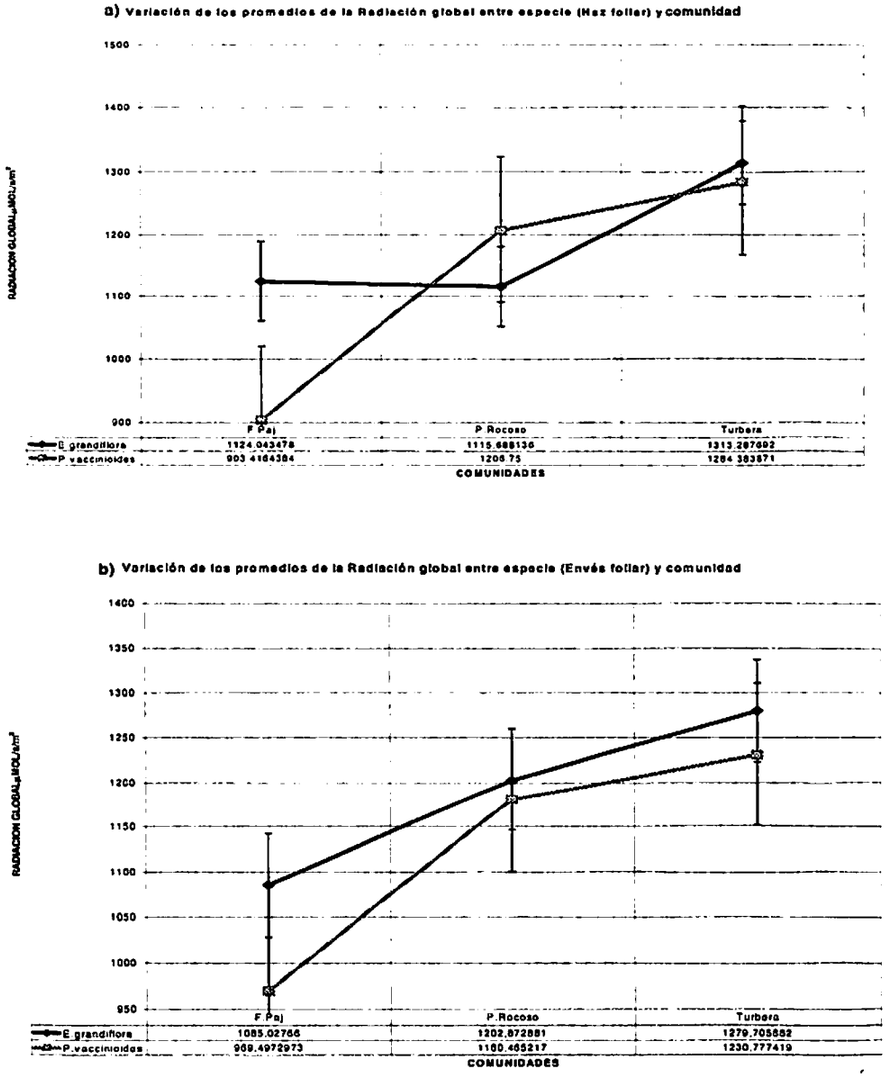


Fig. 2 (a,b) Variaciones de los promedios de la radiación global por comunidad y por especie (haz y envés foliar)

También en la comunidad Vegetación de Turbera, las variaciones del potencial hídrico del suelo vs. variaciones de los factores climáticos, mostraron tanto para *P.vaccinioides*, como para *E.grandiflora* fuerte relación. En particular, con la temperatura del suelo, la temperatura del ambiente y con la intensidad de la radiación global. Tanto la temperatura del suelo como la del ambiente son factores de impacto directo sobre las variaciones del potencial hídrico del suelo. Esto mismo es válido para la humedad relativa en el caso de *P.vaccinioides* y la radiación incidente en el de *E.grandiflora*. Una y otra variable, a la vez, también fuertemente influenciables por la radiación global.

Sin embargo, para *Espeletia grandiflora*, en la comunidad Páramo rocoso, como se desprende de las Tablas 15 a y 15 b la temperatura del suelo es un factor ambiental que puede tener mucha influencia sobre el potencial hídrico del suelo. La temperatura del suelo depende, a la vez, de la radiación global. Lo anterior es también válido para *Pentacalia vaccinioides*, Tablas 14 a y b.

En la comunidad Vegetación de Turbera se presentaron las variaciones de mayor amplitud de la intensidad de la radiación global; en particular, para el caso de *Espeletia grandiflora*. Cuando se efectuaron las mediciones por la haz y el envés foliar, en esta especie, hacia las horas del medio día y en las primeras horas de la tarde del día 22 de septiembre de 1994, la radiación global osciló, respectivamente, entre 2500 y 0 umol/s/m2, Fig. 3c y d.

Para *Pentacalia vaccinioides* las oscilaciones de la radiación global de mayor frecuencia y magnitud ocurrieron en las comunidades Vegetación de Turbera y Páramo-rocoso, Figs. 4 c,d y Figs. 5 c,d. En contraste con lo ocurrido en el Frailejonal- pajonal, Fig. 6c,d. En la comunidad Vegetación de Turbera se alcanzaron los promedios mas altos de la radiación global, por la haz y por el envés, para *Pentacalia vaccinioides*. Siguieron, en su orden, los promedios de las comunidades Páramo-rocoso y Frailejonal-pajonal, (Tabla 3, Figs.2 a y b).

En las épocas secas del año, en especial, en el mes de enero, la marcha de la radiación global a lo largo del día fue más estable: particularmente, el día 18 de enero de 1995, cuando la intensidad fue también alta Figs.7c,d *(Pentacalia vaccinioides)* y Figs. 8 c,d *(Espeletia grandiflora)*. En cambio en los períodos de transición de las épocas secas a las épocas de lluvia del año, hacia finales de los meses de septiembre y marzo, respectivamente, fueron mas frecuentes las oscilaciones de la radiación global en las tres comunidades, como lo muestran las Figs.4 y 5 de las marchas diarias de cada factor climático vs. las marchas diarias de la conductancia, por las dos caras de la hoja y en referencia a *Pentacalia vaccinioides* y a *Espeletia grandiflora*, respectivamente.

La radiación global influye sobre la conductancia y la transpiración a través de la incidencia de este factor macroclimático sobre los parámetros

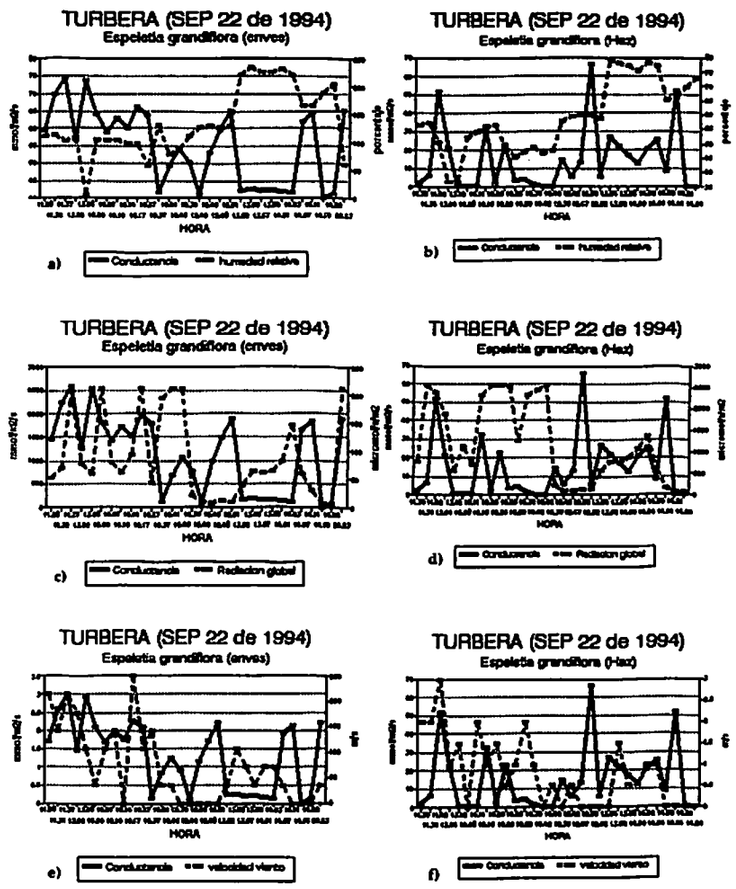


Fig.3. *Espeletia grandiflora*, (a-b) Fluctuaciones de la radiación global; (c,d) de la humedad relativa y (e,f) de la velocidad del viento, en la comunidad Vegetación de Turbera, en un día (Septiembre 22, 1994) del segundo período de transición del año.

eco-climáticos, temperatura del suelo, humedad relativa y radiación incidente entre otros. De allí se desprende también la particular relevancia de las variaciones súbitas de la radiación global en las altas montañas tropicales húmedas para el clima general del páramo; como ocurrió en los días en que se efectuaron las mediciones, en desarrollo de este trabajo, en el Páramo de El Granizo, en las tres comunidades.

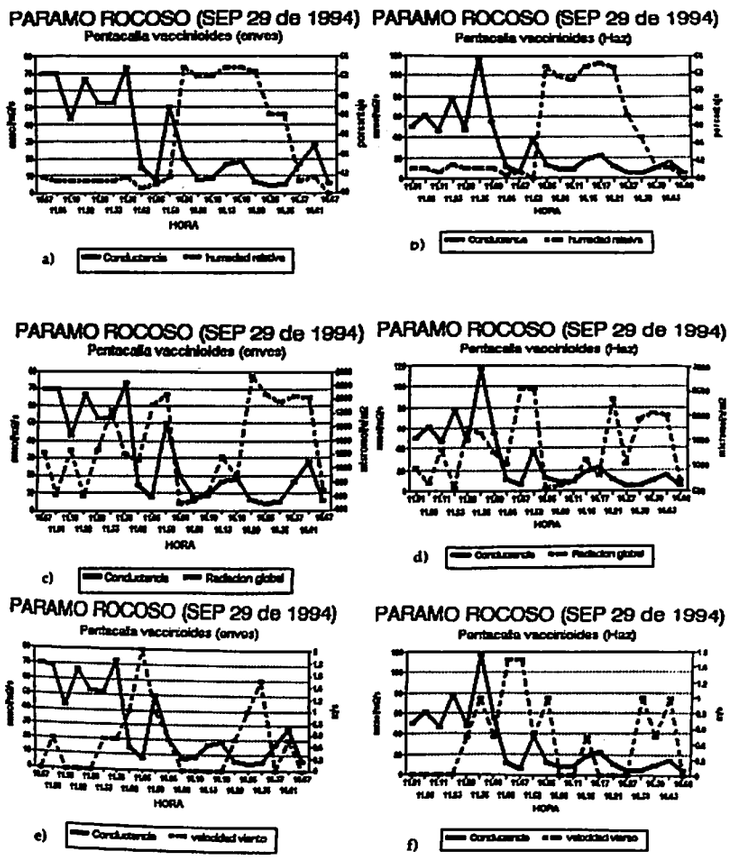


Fig. 4. *Pentacalia vaccinioides*, (c,d) Fluctuaciones frecuentes de la radiación global; (a,b) de la humedad relativa y (e,f) de la velocidad del viento, en la comunidad Páramo rocoso, en un día del segundo período de transición del año

De los (Anexos) Tablas 1-12, se puede inferir el grado de correlación simple (correlaciones de Pearson) de la radiación global vs. cada una de las variables climáticas y fisiológicas consideradas separadamente.

Keith et al (1991) encontraron que en *Ambrosia cordifolia*, especie de las Compositae, la anfiestomía es una adaptación a las altas intensidades

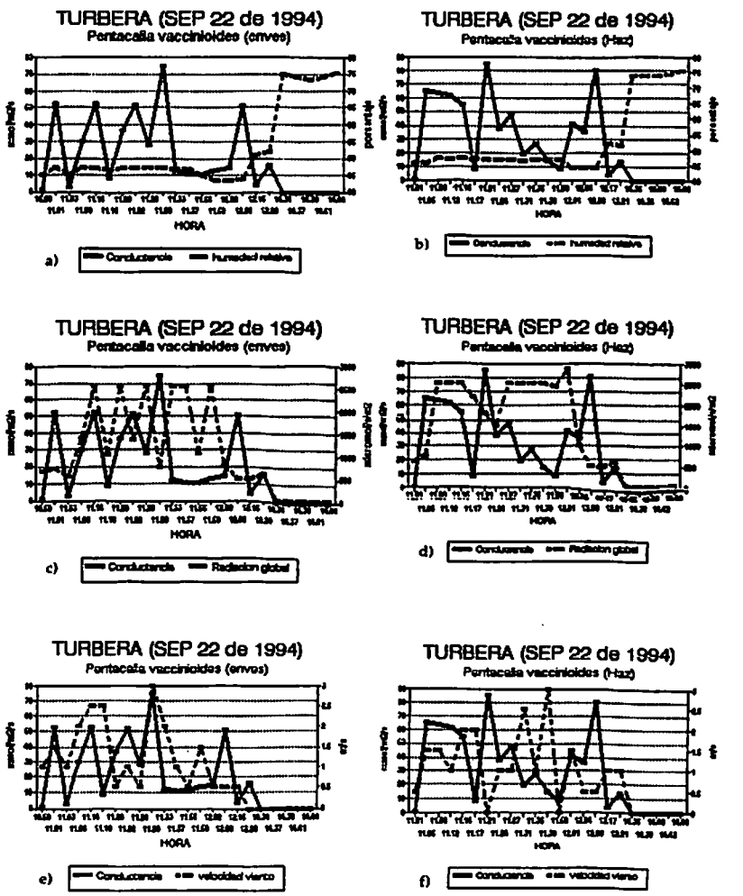


Fig. 5. *Pentacalia vaccinioides*, (a,b) Oscilaciones de la humedad relativa; (c,d) oscilaciones de la radiación global; y (e,f) de la velocidad del viento, en la comunidad Vegetación de Turbera, en un día (Septiembre 22, 1994) de la segunda época de transición del año.

de radiación. En el mismo sentido, los citados autores (l.c.) consideraron el aumento en el espesor de la hoja; todo lo cual incide en el incremento de la capacidad fotosintética y de la conductancia. Probablemente, la anfiestomía y el espesor de la hoja de *Pentacalia vaccinioides*, (Compositae), sea también

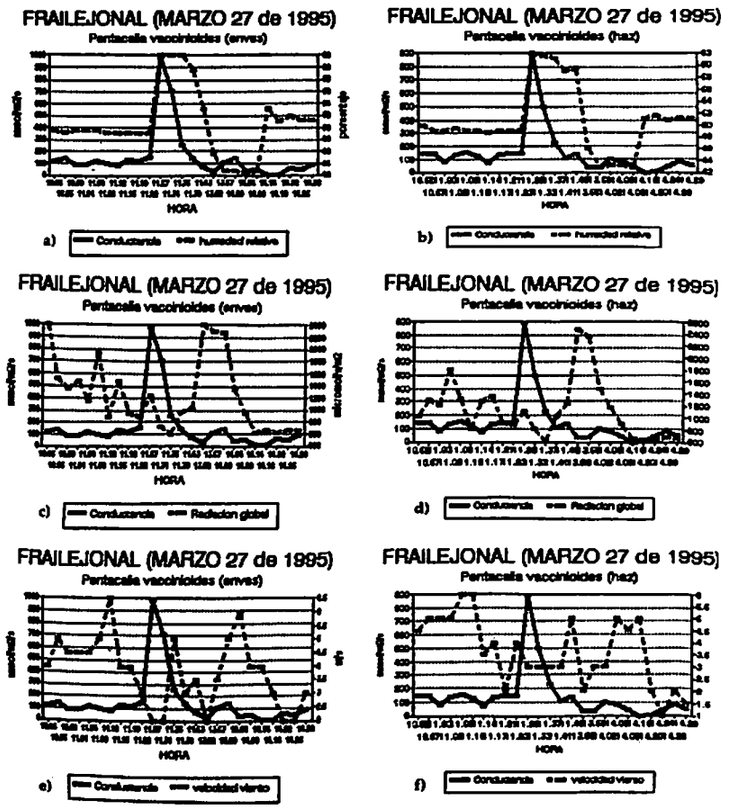


Fig 6. *Pentacalia vacciniodes*, (a-f) Marcha de la conductancia vs marchas de las variables climáticas en un día (Marzo 27, 1995) del primer período de transición en la comunidad Frailejonal-pajonal.

una adaptación a las altas intensidades de radiación que momentánea-e intermitentemente suelen ocurrir en los páramos húmedos de las Cordilleras de Colombia. Además, el espesor considerable de las hojas y la pubescencia contribuyen a evitar daños en la estructura celular, y en especial, del aparato fotosintetizador, de acuerdo con **Lang & Schindler (1994) y Melcher (1994).**

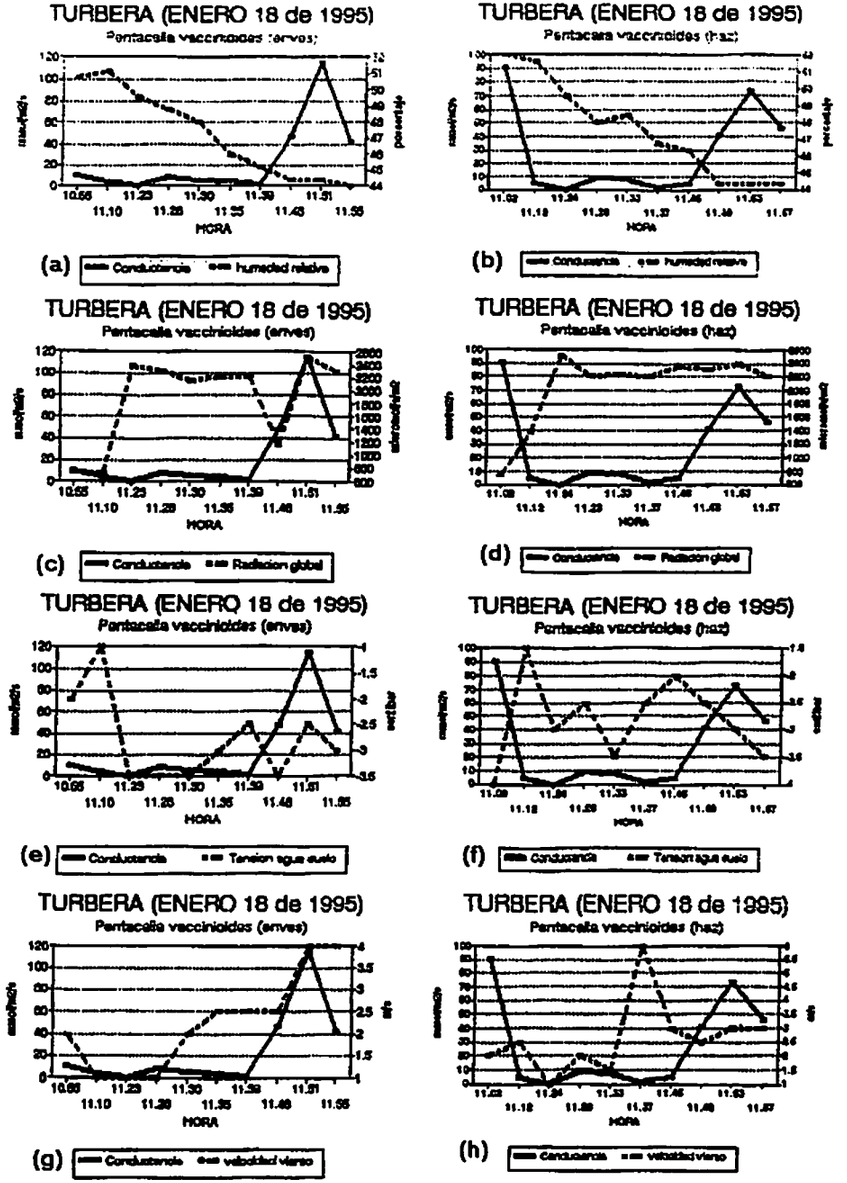


Fig. 7. *Pentacalia vaccinioides*, (a,b) Disminución de los porcentajes de la humedad relativa; (c,d) de las oscilaciones de la radiación global, en la comunidad Vegetación de Turbera, en un día (Enero 18,1995) del primer período seco del año.

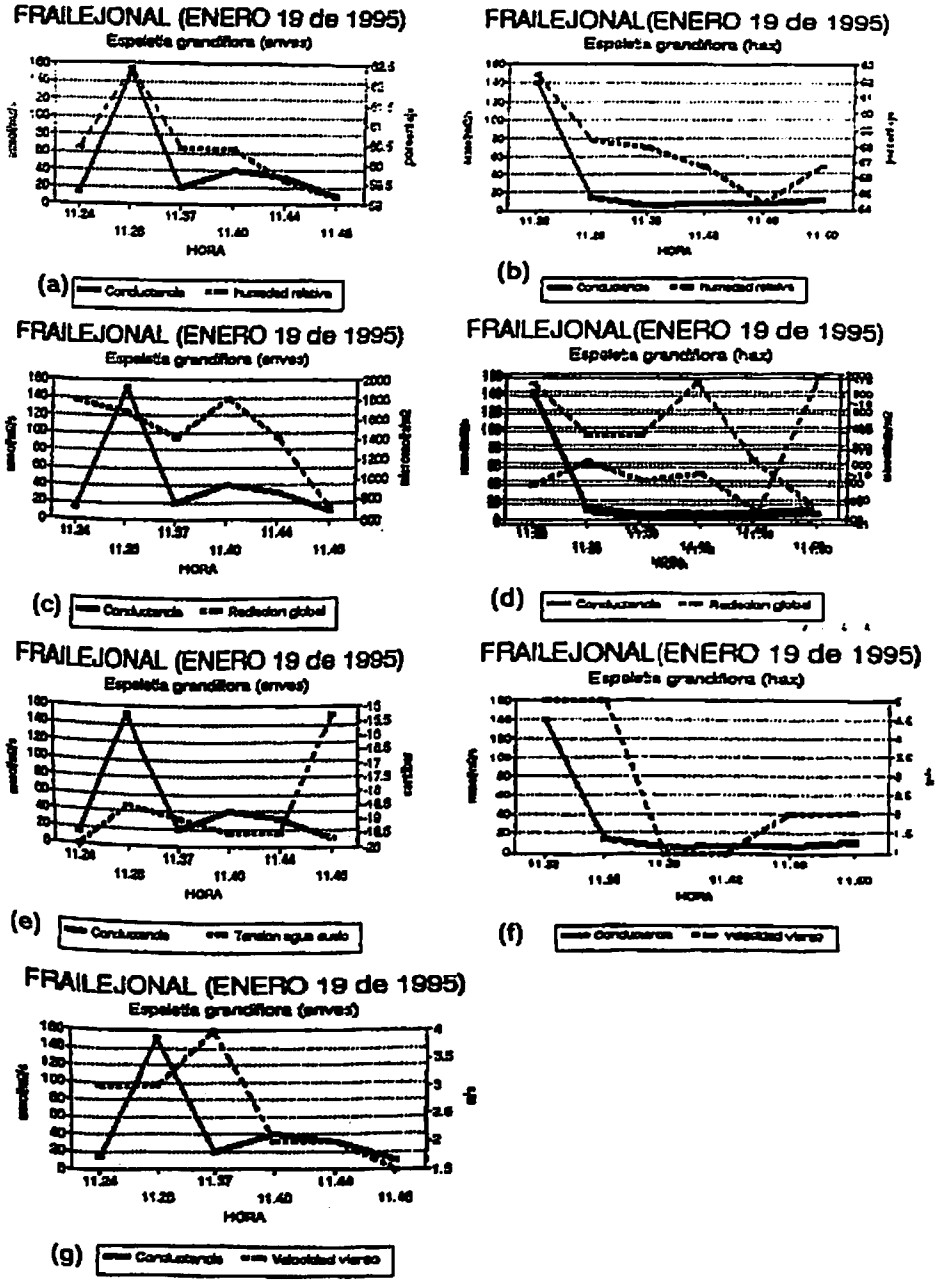


Fig. 8. *Espeletia grandiflora*, (a,b) Disminución de los porcentajes de la humedad relativa; (c,d) de las oscilaciones de la radiación global; (e, f) de la tensión o potencial hídrico del suelo (g) de la velocidad del viento, en la comunidad Frailejonal-pajonal, en un día (Enero 19,1995) del primer período seco del año.

3.4 RADIACIÓN INCIDENTE

Los valores promedios más altos de la radiación incidente se registraron en las comunidades Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera mientras se hacían las mediciones por la haz de *Pentacalia vaccinioides*. (Fig. 9a).

Tales valores fueron de 490.55±ES y 538.986±ES mmol/seg/m2. Pero si se compara los valores de las intensidades obtenidas para las dos especies se tiene que el valor promedio más alto se midió en la comunidad vegetación de Turbera, por la haz de la hoja de *Pentacalia vaccinioides*, el cual ascendió a 345 mmol/seg/m2 (promedio -ES) y estuvo seguido por el valor correspondiente al valor promedio en el Páramo-rocoso, por la haz de la hoja, de *Espeletia grandiflora*, equivalente a 336 mmol/seg/m2 (Véase Tabla 3). Por comunidades, el valor máximo más alto (2600 mmol/seg/m2) de la radiación incidente se midió en la comunidad Vegetación de Turbera, por la haz foliar de *Espeletia grandiflora*, seguido de los máximos correspondientes al Páramo-rocoso (2460 mmol/seg/m2), y al Frailejonal-pajonal (2890 mmol/seg/m2). Los promedios de los valores mínimos se ordenan de la misma manera: Frailejonal-pajonal 24 mmol/seg/m2, Páramo-rocoso 23.75 mmol/seg/m2 y Vegetación de Turbera 35.25 mmol/seg/m2), (Tabla 3 Fig. 9 a-d).

Las intensidades de la radiación incidente, estuvieron directamente correlacionadas, en la comunidad respectiva, con las de la radiación global, tanto por la haz como por el envés, (Anexos) Tablas 1-12, Correlaciones de Pearson). El valor mas alto se obtuvo para la comunidad Frailejonal-pajonal por la haz, seguida por la correspondiente al Páramo-rocoso, también por la haz, en el caso de *Pentacalia vaccinioides*. En esta especie la correlación mas baja se obtuvo en la comunidad Páramo-rocoso y por el envés de las hojas de esta especie.

En cada caso, las correlaciones simples, respectivamente, entre la radiación incidente vs. temperatura de la hoja, vs. temperatura del suelo y vs. velocidad del viento fueron de las más altas. Para el caso de la correlación radiación incidente vs. temperatura de la hoja, el valor absoluto mas alto se midió en las hojas de *Pentacalia vaccinioides*, por la haz, en la comunidad Frailejonal-pajonal y la mas baja, por el envés foliar, en el Páramo-rocoso (Anexos) Tablas 1-12 (Correlaciones de Pearson).

En *Espeletia grandiflora* el valor absoluto más alto de las correlaciones: radiación incidente vs. variables climáticas mencionadas, en la mayoría de los casos, se obtuvo para la correlación radiación incidente vs. temperatura de la hoja, por la haz y el envés foliar. En los casos del Páramo-rocoso y la comunidad Vegetación de Turbera, por la haz, el valor mas alto se presentó para la correlación radiación incidente, temperatura del ambiente, mientras que en la Vegetación de Turbera, por el envés de las hojas de

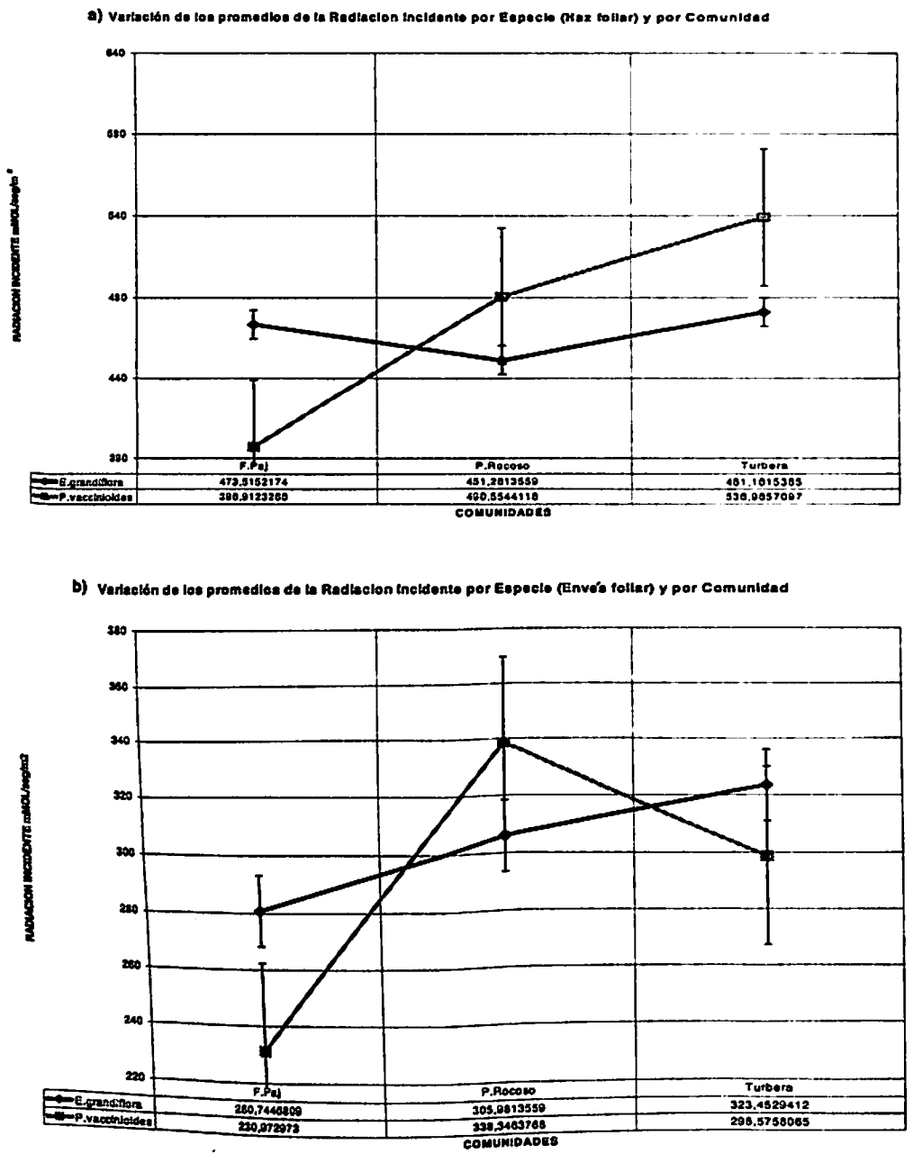


Fig 9 (a, b) Variación de los promedios de la radiación incidente, por especie (haz y envés foliar) y por comunidad.

Espeletia grandiflora, tal valor correspondió a la correlación radiación incidente vs. velocidad del viento. El valor absoluto mas alto de todos los casos de esta misma correlación se obtuvo para la comunidad Frailejonal-pajonal, por la haz foliar.

En las tres comunidades los valores de la correlación simple (Pearson) radiación incidente vs. potencial hídrico del suelo y en referencia a las dos caras foliares, de las dos especies, resultaron cercanos. En el Páramo rocoso los coeficientes de correlación tanto cuando se midieron por la haz como por el envés foliar, resultaron de signo positivo para *P.vaccinioides* e igual a los del Frailejonal-pajonal, por el envés. Para *E.grandiflora* los valores mas altos de las correlaciones simples (Pearson) entre la radiación incidente y los factores climáticos correspondió a la temperatura de la hoja (Anexos) Tablas 1-12.

3.5 HUMEDAD RELATIVA

En el Páramo rocoso se registró el valor mínimo más bajo de la humedad relativa, tanto cuando se midió la conductancia y la transpiración por la haz (31% y 32%) como cuando se midieron por el envés (32% y 31%), en las hojas de *Espeletia grandiflora* y de *Pentacalia vaccinioides* respectivamente, (Fig.10 a,b). En la comunidad Vegetación de Turbera los valores mínimos de la humedad relativa, fueron similares a los del Páramo rocoso, no obstante que allí las radiaciones global e incidente tuvieron intensidades superiores a las del Páramo rocoso. Tales valores son 36% en *Espeletia grandiflora* envés foliar, y 36% y 39% en *Pentacalia vaccinioides* haz y envés foliar, respectivamente, (Tabla 3). En esta última especie, la humedad relativa, presentó con respecto a la radiación global y a la radiación incidente, en las tres comunidades, correlación simple negativa, lo propio con respecto a la temperatura del aire, de la hoja y del suelo.

Los valores absolutos de los coeficientes de correlación simple o de Pearson, de la humedad relativa vs. radiación global, en referencia la haz y al envés foliar de la especie *Pentacalia vaccinioides* se aproximan mucho, en contraste con las notables diferencias de tales valores, entre las tres comunidades. Además, siempre resultaron negativos. En general, lo descrito para las correlaciones simples humedad relativa vs. radiación global es aplicable a las correlaciones simples humedad relativa vs. radiación incidente.

Los valores más altos entre las correlaciones humedad relativa vs. otros parámetros climáticos se obtuvo para la correlación humedad relativa vs. temperatura de la hoja (Anexos) Tablas 1-12, (Correlaciones simples de Pearson).

Los valores de las correlaciones simples humedad relativa vs. potencial hídrico del suelo variaron de una comunidad a otra aunque no en gran

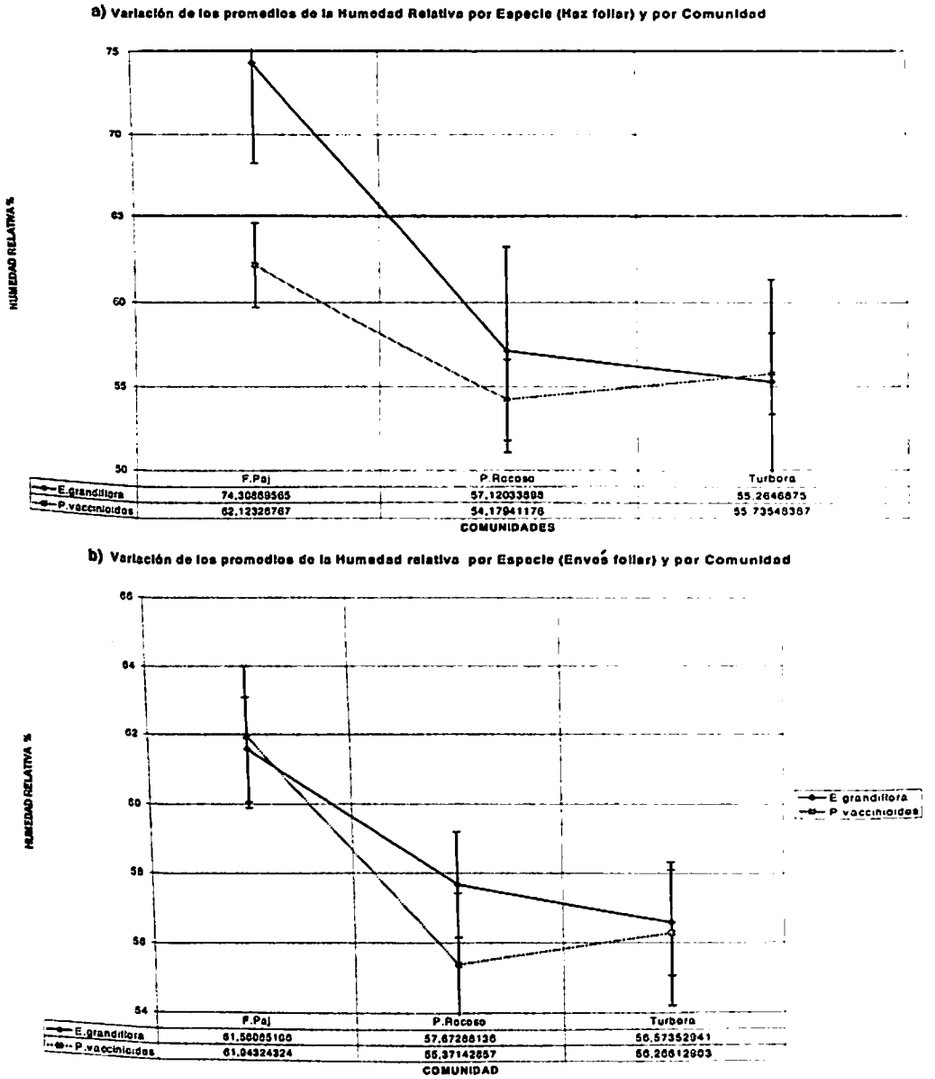


Fig 10 (a, b) Variación de los promedios de la humedad relativa, por especie (haz y envés foliar) y por comunidad.

magnitud, lo mismo que entre las dos caras foliares y en referencia a las dos especies.

En el caso de *Espeletia grandiflora* los valores mas altos de las correlaciones simples de la humedad relativa vs. potencial hídrico del suelo correspondieron al Páramo rocoso y las menores a la comunidad Vegetación de Turbera. (Anexos) Tabla 2. Obsérvese también las Figs.10 a,b y 47 a,b.

Las correlaciones simples de la radiación global con la humedad relativa en *Pentacalia vaccinioides* nuevamente fueron muy cercanas por las dos caras foliares con excepción de la comunidad Vegetación de Turbera, en donde por la haz alcanzó el valor de -0.5934 y por el envés de -0.4627. El valor mas alto le correspondió a la comunidad Frailejonal-pajonal (FPPVH r=-0.6512 y FPPVE -0.6842) mientras al Páramo-rocoso le correspondió los valores (PRPVH -0.5598 y PRPVE -0.5602) y las Figs. 8 a,b-10 a,b. del texto).

En el caso de *Pentacalia vaccinioides*, en cuanto a la correlación simple humedad relativa vs. radiación incidente, se destaca el valor excepcionalmente bajo, obtenido en la comunidad Vegetación de Turbera para el envés foliar, pues solo alcanzó la cifra de r=-0.1618 ±0.2379. Pero también al Páramo rocoso, por el envés foliar, le correspondió una cifra relativamente baja de r= -0.2997 ±0.179. Figs. 9 a,b; 10 a,b del texto y (Anexos) Tablas 4,6.

CORRELACIONES PARCIALES CON TEMPERATURA DEL SUELO VARIABLES DE CONTROL: HFIJ, HCUB, RADGLOB Y TCUB

a) PENTACALIA VACCINIOIDES POR LA HAZ			
	FP	PR	T
HREL	0.0829	0.2302	0.1189
RADINC	0.0606	0.0548	0.1012
T1	-0.1883	-0.3323	0.1117
T2	-0.2030	-0.3166	M
TAMB	-0.0140	0.2448	-0.2182

b) PENTACALIA VACCINIOIDES POR EL ENVES			
	FP	PR	T
HREL	0,2233	0,2565	0,0049
RADINC	0,1714	0,1391	0,1096
T1	-0,3085	-0,3325	-0,1192
T2	-0,3241	-0,3359	M
TAMB	-0,0255	-0,0051	-0,1242

Tabla 4 (a,b) *Pentacalia vaccionioides* (a), correlaciones parciales de la temperatura del suelo vs. variables climáticas, por la haz. (b), por el envés.

CORRELACIONES PARCIALES CON TEMPERATURA DEL SUELO VARIABLES DE CONTROL: HFIJ, HCUB, RADGLOB Y TCUB

a) ESPELETIA GRANDIFLORA POR LA HAZ

	Frailejonal Pajonal	Páramo rocoso	Turbera
RADINC	0,2111	0,0327	0,078
HREL	-0,2164	-0,0355	0,1734
TAMB	-0,116	0,3859	-0,2649
T_1	-0,1562	-0,4456	0,2142
T_2	-0,1372	-0,3621	M

b) ESPELETIA GRANDIFLORA POR EL ENVES

	Frailejonal Pajonal	Páramo rocoso	Turbera
RADINC	-0,0151	M	-0,0266
HREL	0,0491	M	-0,0387
TAMB	-0,0814	M	-0,4894
T_1	-0,2896	M	0,3701
T_2	-0,2988	-0,292	M

Tablas 5 (a,b) *Espeletia grandiflora.* (a), correlaciones parciales de la temperatura del suelo vs. variables climáticas, por la haz. (b), por el envés.

CORRELACIONES PARCIALES DE LA CONDUCTANCIA Vs. RADIN, TAMB,VIE,THOJA,T_1 VARIABLES DE CONTROL: HFIJ, HCUB, RADGLOB Y TCUB.

a) PENTACALIA VACCINIOIDES POR LA HAZ

	Frailejonal Pajonal	Páramo Rocoso	Vegetación Turbera
RADINC	-0.1208	-0.0831	0.1499
TAMB	-0.2525	-0.1604	-0.5508
VIE	0.2921	-0.0269	-0.0224
THOJA	-0.2338	-0.1715	-0.0500
T_1	-0.0910	-0.2182	-0.1058

b) PENTACALIA VACCIONIOIDES POR EL ENVES

	Frailejonal Pajonal	Páramo Rocoso	Vegetación Turbera
RADINC	0.1302	-0.0559	0.0754
TAMB	-0.3464	-0.3297	-0.2913
VIE	0.2425	-0.0739	0.0546
THOJA	-0.3281	-0.1913	-0.3092
T_1	0.1568	-0.2151	0.0675

Tabla 6. (a,b) *Pentacalia vaccinioides,* correlaciones parciales de la conductancia vs. variables ecoclimáticas: RADINC (Radiación incidente), TAMB (Temperatura ambiente), VIE (Viento), THOJA (Temperatura hoja), T_1 (Tensión hídrica del suelo), (a) por la haz; (b) por el envés, en referencia a las tres comunidades.

Nuevamente, en el caso de *P.vaccinioides,* la correlación simple mas alta, de la humedad relativa vs. variables climáticas, en la mayoría de los casos, fue con respecto a la temperatura de la hoja. En el caso de *E.grandiflora* la correlación mas alta resultó para la humedad relativa vs. temperatura del suelo. En esta última especie, la correlación simple humedad relativa vs. radiación incidente fue positiva y los valores obtenidos por la haz y el envés, en cada una de las comunidades, fueron muy cercanos. (Anexos) Tablas 7-12.

Respecto a las correlaciones simples de la humedad relativa con el potencial hídrico del suelo, entre *Pentacalia vaccinioides* y *Espeletia grandiflora* se presentó una notable diferencia en el Páramo rooso, tanto por la haz como por el envés. (Anexos) Tablas 3, 4; 9 y 10. Véase también las Figs. 10 a,b y 47 a,b.

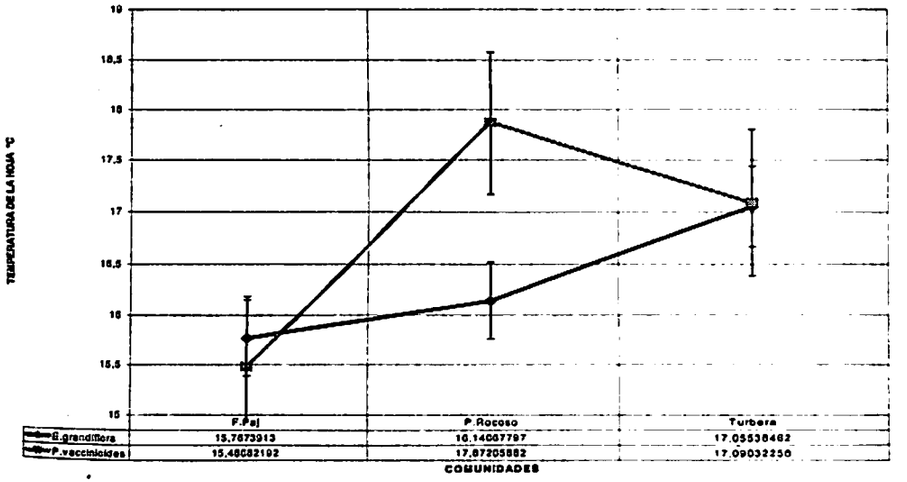
3.6 TEMPERATURA DEL AMBIENTE, DE LA HOJA Y DEL SUELO

Los valores promedio más bajos de las temperaturas de la hoja y del aire se midieron en el Frailejonal-pajonal, en referencia a las dos especies en estudio, tanto por la haz como por el envés foliar, Fig.11 a,b y Fig.12 a,b. El promedio (±ES) de la temperatura del suelo en el Frailejonal-pajonal fue igual al de la Turbera, Fig.13 a,b. El promedio (±ES) mas alto de la temperatura de la hoja 17.87°C±ES por la haz y de 17.65±ES por el envés, correspondió a *P. vaccinioides* en el Páramo-rocoso, mientras que en la misma comunidad, el promedio de la temperatura de la hoja, por la haz y el envés de *E. grandiflora.* (Tabla 3 y Fig.11 a,b) fue, respectivamente, de 16.14°C y 16.32°C.

La temperatura de la hoja y del ambiente en la comunidad Vegetación de Turbera, fue mas alta que en Frailejonal-pajonal. En estas dos comunidades los valores promedio (±ES) de la temperatura de la hoja de las dos especies fueron similares 17.06°C (Promedio ±ES) para *E.grandiflora* y 17.09°C (promedio ±ES) para *P. vaccinioides* en la Vegetación de Turbera y de ±ES15°C (promedio ±ES) para ambas especies en el Frailejonal-pajonal. Los valores máximos de 29°C y 24°C se midieron en el Páramo-rocoso, por la haz y por el envés, de las hojas de *P. vaccinioides,* respectivamente.

Es de interés destacar que en *Espeletia grandiflora* y en *Pentacalia vaccinioides* se presentaron marcadas diferencias tanto en las temperaturas puntuales, como en los promedios y en los valores de las mínimas, medias y máximas, entre las temperaturas del ambiente y de las hojas, en referencia a las de las dos caras foliares. En ambas especies, sin embargo, las temperaturas de las hojas, por la haz y por el envés, estuvieron fuertemente correlacionadas con las intensidades de las radiación global e incidente. (Anexos) Tablas 1-12.

a) Variación de los promedios de la Temperatura de la hoja por Especie (Haz foliar) y por Comunidad



b) Variación de los promedios de la Temperatura de la hoja por Especie (Envés foliar) y por Comunidad

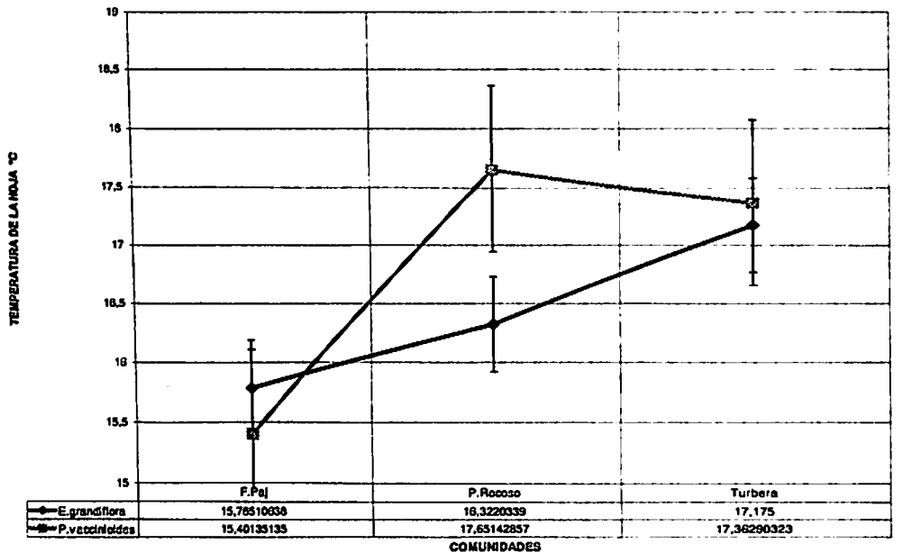
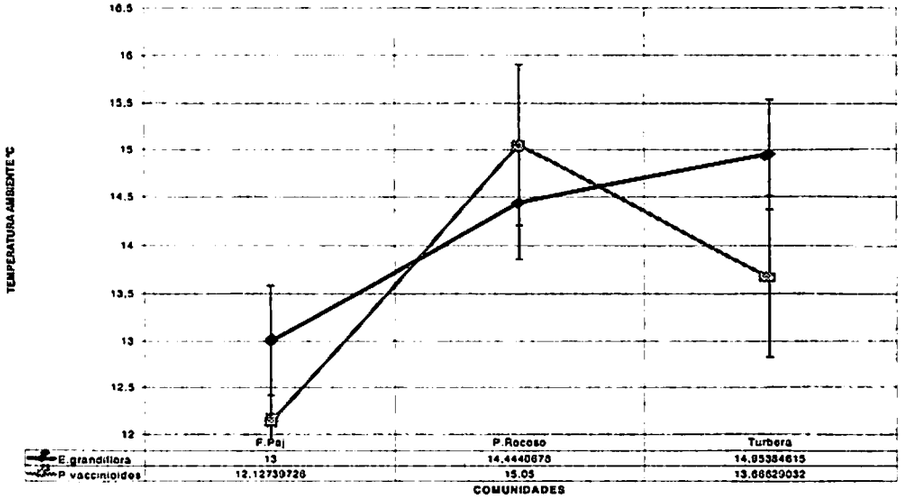


Fig 11 (a,b) Variación de los promedios de la temperatura de la hoja, por especie (haz y envés foliar) y por comunidad.

a) Variación de los promedios de la Temperatura Ambiente por Especie (Haz foliar) y por Comunidad



b) Variación de los promedios de la Temperatura Ambiente por Especie (Envés foliar) y por Comunidad

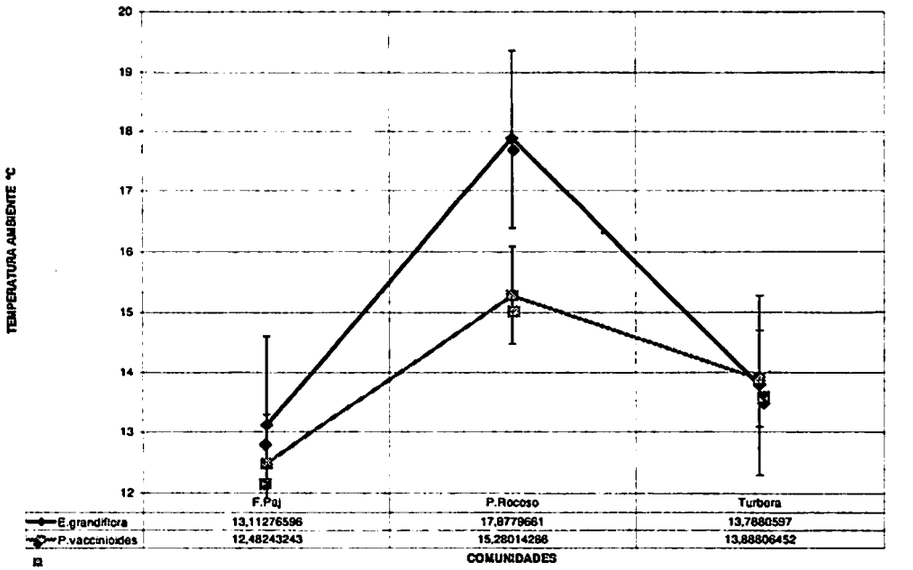


Fig 12 (a,b) Variación de los promedios de la temperatura ambiente, por especie (haz y envés foliar) y por comunidad.

La marcada pubescencia, por la haz y por el envés, de las hojas de *Espeletia grandiflora*, promueve el aumento y estabilidad de la temperatura foliar. De allí que la correlación positiva simple (de Pearson) entre la temperatura del ambiente y la temperatura de la hoja sea alta. En las hojas glabras de *Pentacalia vaccinioides* la temperatura de la hoja aumentó, en la medida que aumentó la radiación global o en su defecto, la radiación incidente, en las comunidades Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera. (Anexos) Tablas 1-12, (correlaciones de Pearson), sin embargo, la estabilidad comparada con la temperatura de las hojas de *E.grandiflora*, fue menor.

La correlación positiva simple de la temperatura de las hojas de las dos especies con la intensidad de las radiaciones incidente como ya se insinúa en los respectivos promedios (±Error Standard), es notable. (Anexos) Tablas 1-12, (correlaciones de Pearson).

Los coeficientes de correlaciones simples (Pearson) muestran esto mismo con precisión y además las variaciones de tales coeficientes en las diferentes comunidades, para las dos especies estudiadas y por ambas caras foliares. (Anexos) Tablas 1-12.

En referencia *Espeletia timotensis*, especie propia de sitios elevados de los Andes de Venezuela (4.500 m.s.n.m.), la correlación parcial positiva entre radiación incidente y temperatura de la hoja ya había sido determinada por **Meinzer y Goldstein (1985).**

Las correlaciones parciales de la temperatura de la hoja vs. los factores climáticos: radiación global, radiación incidente, temperatura del ambiente, viento y humedad relativa muestran el grado y sentido de la correlación de c/u de estas variables con las respuestas de la temperatura de la hoja por la haz y el envés de *Espeletia grandiflora*. Los valores y signos de los coeficientes de las correlaciones parciales obtenidos tanto para la haz como para el envés, en las tres comunidades, con la única excepción de la comunidad Vegetación de Turbera, envés foliar. (Anexos) Tablas 17 a,b y 18 a,b, confirman lo expuesto por **Meinzer y Goldstein(1985),** en cuanto al papel de la radiación global e incidente en el calentamiento de las hojas de *Espeletia grandiflora*. Los valores de las correlaciones parciales, para *Pentacalia vaccinioides* y *Espeletia grandiflora*, de las variables fisiológicas, conductancia y transpiración vs. factores ambientales, humedad relativa, temperatura del ambiente, temperatura del suelo y velocidad del viento, aparecen en (Anexos) Tablas 13a,b-16 a,b.

Los promedios de la temperatura del suelo, en la comunidad Páramo rocoso, fueron ligeramente mas altos que los de las comunidades Frailejonal-pajonal y Vegetación de Turbera, Fig. 13 a,b. Probablemente, los fuertes descensos de la humedad relativa, de la temperatura del ambiente y de la

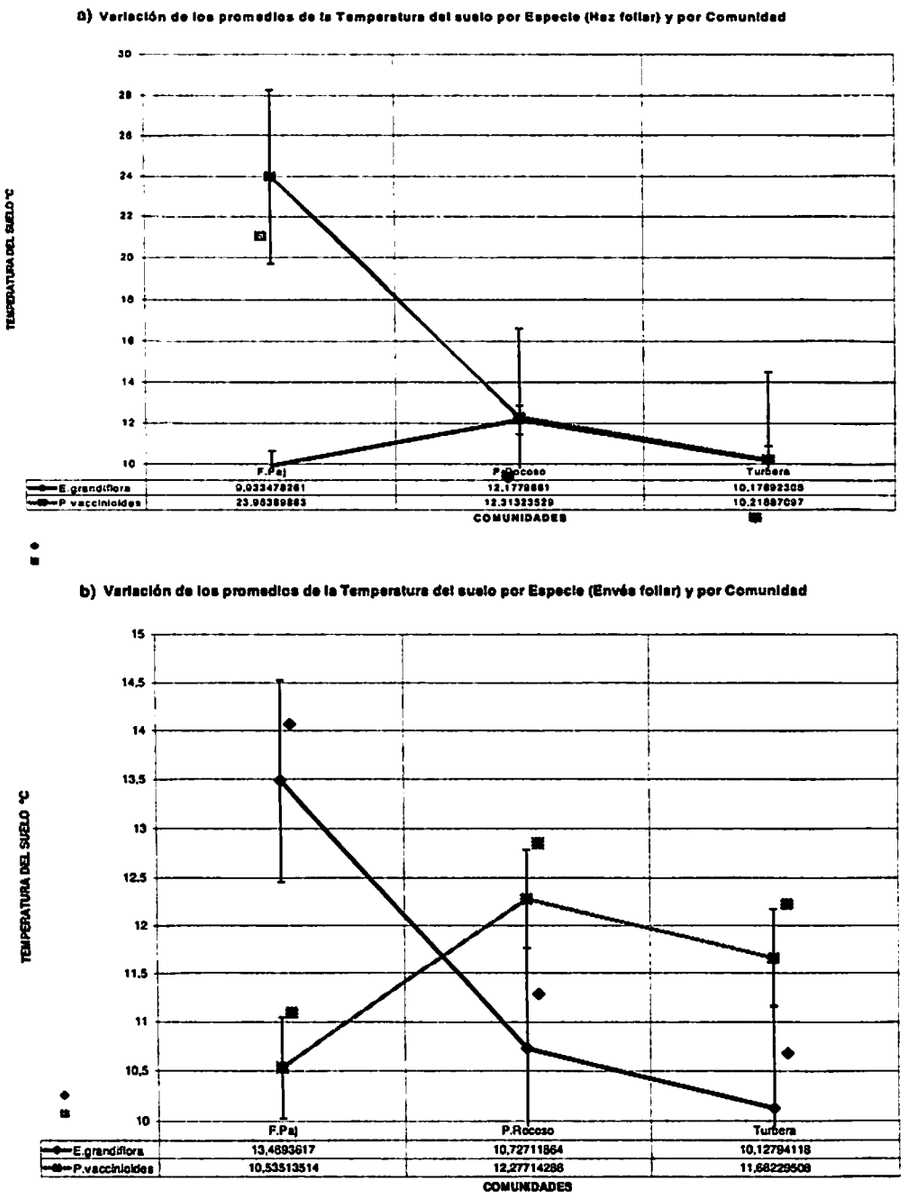


Fig 13 (a,b) Variación de los promedios de la temperatura del suelo, por especie (haz y envés) y por comunidad.

velocidad del viento en la comunidad Páramo rocoso contribuyeron a tal efecto.

En las comunidades Frailejonal-pajonal y Páramo rocoso la correlación simple de Pearson entre potencial hídrico del suelo y temperatura del suelo, resultó negativa en *Pentacalia vaccinioides*. Solamente, en la comunidad Vegetación de Turbera fue positiva. En cambio, en *Espeletia grandiflora* en todos los casos fue positiva y más alta con respecto a *Pentacalia vaccinioides*. (Anexos) Tablas 1-12.

Los valores mas altos de la temperatura del suelo ocurrieron en las comunidades Páramo rocoso y Vegetación de Turbera. En la primera, el día 13 de agosto, la temperatura del suelo se elevó a 12°C. Lo mismo ocurrió el día 6 de marzo de 1995. En la Vegetación de Turbera la temperatura del suelo mas alta se registró mientras se efectuaban mediciones de la conductancia y de la transpiración, por el envés de las hojas de *Pentacalia vaccinioides*.

Las temperaturas del suelo, de la hoja y del ambiente, están entre sí fuertemente correlacionadas en todas las comunidades y por las dos caras foliares de las dos especies. Lo mismo sucede con otras variables climáticas, en el orden siguiente: humedad relativa de la atmósfera, radiación global, radiación incidente y potencial hídrico del suelo, en todas las tres comunidades. (Anexos) (Tablas 1-12, correlaciones simples de Pearson). En las Tablas 4 a,b; 5a,b; se presentan los valores de las correlaciones parciales múltiples, temperatura del suelo vs. humedad relativa, radiación incidente, temperatura del ambiente y potencial hídrico del suelo (T_1 y T_2); para *Pentacalia vaccinioides* y *Espeletia grandiflora*, por la haz y el envés foliar, respectivamente.

3.7 VIENTO

El viento sopló con mayor intensidad en la comunidad Frailejonal-pajonal donde alcanzó una velocidad promedio, para el caso de *Pentacalia vaccinioides*, de 2.62 m/seg. y de 2.04 m/seg., para el caso de *Espeletia grandiflora*. La máxima velocidad, medida a lo largo de este estudio, fue de 7 m/seg. (Tabla 3).

Los valores mas bajos de la velocidad del viento correspondieron al Páramo rocoso con un promedio de 1.22 m/seg. (*E.grandiflora*) y 1.07 m/seg. (*P.vaccinioides*) y un máximo de 5 m/seg. y un valor mínimo de 0 m/seg. El valor promedio mínimo de la velocidad del viento en el Frailejonal-pajonal se calculó en 0.36 m/seg. En la Vegetación de Turbera el valor promedio de la velocidad del viento se calculó en 1.47 m/seg. (*E.grandiflora*) y 1.48 m/seg. (*P.vaccinioides*). Mientras el valor promedio mínimo fue también de 0 m/seg. y el valor máximo medido fue de 7 m/seg. al igual que en el Frailejonal-pajonal, (Tabla 3).

En la segunda época seca del año, se presentaron variaciones frecuentes y de relativa gran amplitud en las velocidades del viento, particularmente en el mes de agosto. En la segunda época de transición e iniciación de las lluvias en los días en que se hicieron las mediciones, el número de fluctuaciones aumentó a lo largo del día. En la primera época seca del año, se observó, en particular, en el Páramo-rocoso, una disminución notable de la frecuencia de las variaciones de la velocidad del viento, particularmente, en el día enero 17 de 1995, (Fig. 15 a-h; Fig.16 a-h). En la primera época de transición, o sea en el mes de marzo, las variaciones fueron cada vez más frecuentes y de mayor amplitud, tanto en referencia a *Pentacalia vaccinioides* como a *Espeletia grandiflora*, en la comunidad Páramo-rocoso (Figs. 17 a-h y Fig.18 a-h).

En particular, en las comunidades Frailejonal-pajonal y Vegetación de Turbera, tanto para *Pentacalia vaccinioides* como para *Espeletia grandiflora*, la correlación simple de Pearson, velocidad del viento vs. cada uno de los parámetros ambientales: temperatura del ambiente, temperatura de la hoja, temperatura del suelo y potencial hídrico del suelo, resultó la primera, o sea, la velocidad del viento la mas alta. Allí también ocurrieron los promedios totales mas altos de la velocidad del viento que contrastan con los bajos promedios obtenidos en el Páramo-rocoso. La correlación simple (variable a variable) mas baja, entre la velocidad del viento vs. temperatura del ambiente, y temperatura de la hoja vs. temperatura del suelo correspondió al Páramo-rocoso, en donde también se obtuvieron los promedios totales mas bajos. Tabla 3 y (Anexos) Tablas 1-12, (correlaciones de Pearson).

De acuerdo con lo expuesto por **Tranquilini (1969)**, en la Zona Templada, la intensidad de la transpiración se intensifica por la influencia del viento, particularmente en las especies arbóreas *Alnus viridis* y *Larix desidua*, cuya transpiración aumentó en 10-20%, respectivamente. Como se deduce de (Anexos) Tablas 1-12 (correlaciones de Pearson), también la conductancia y sobre todo la transpiración aumentaron bajo la acción del viento de las especies *Pentacalia vaccinioides* y *Espeletia grandiflora*.

3.8 EL POTENCIAL HÍDRICO DEL SUELO

De acuerdo con los resultados de éste y otros estudios se pudo establecer que las variaciones del potencial hídrico del suelo están estrechamente relacionadas con las respuestas de la conductancia y de la transpiración. Además, la intensidad y frecuencia de variaciones del potencial hídrico del suelo estuvieron fuertemente relacionadas con los períodos de lluvia y sequía del año.

La correlación parcial, potencial hídrico del suelo vs. radiación incidente, en el caso de *Pentacalia vaccinioides*, resultó la más alta, por la haz y el

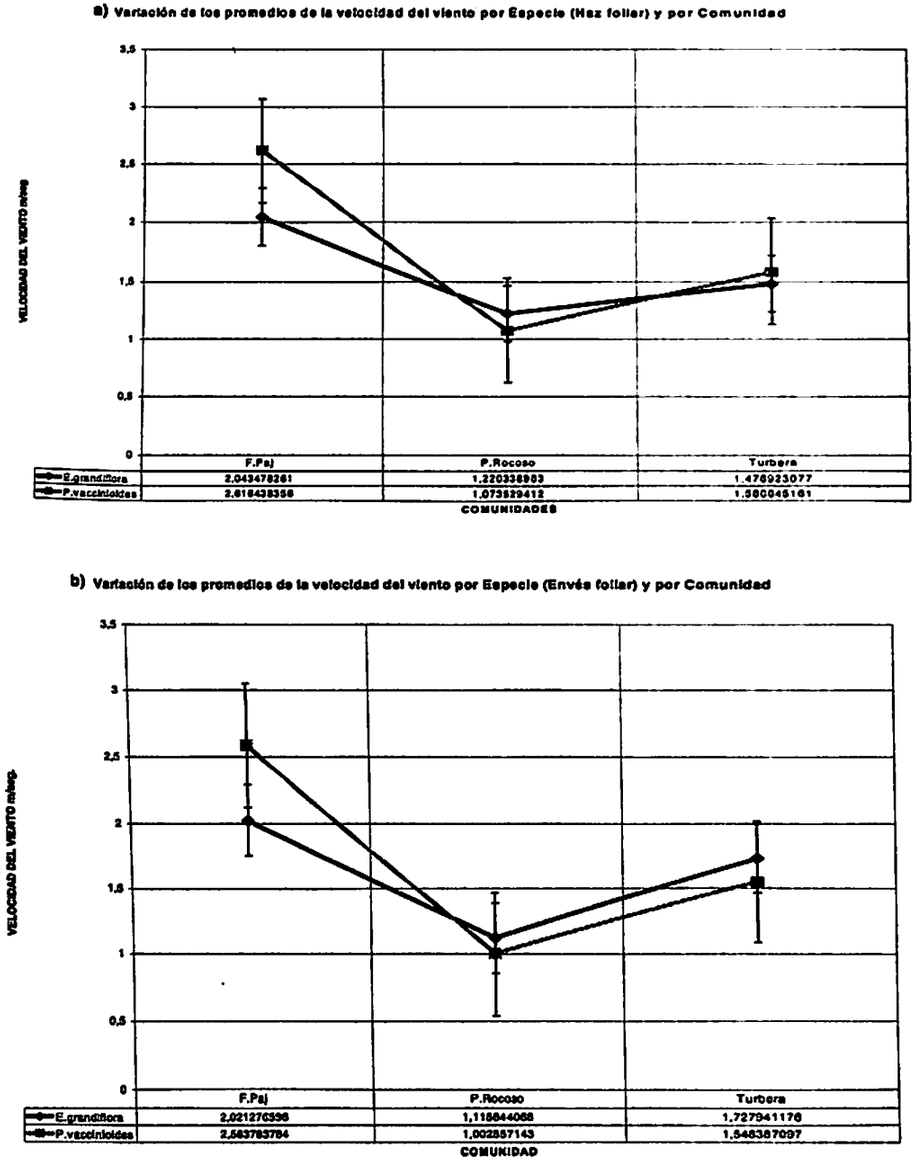


Fig 14 (a,b) Variación de los promedios de la velocidad del viento, por especie (haz y envés foliar) y por comunidad.

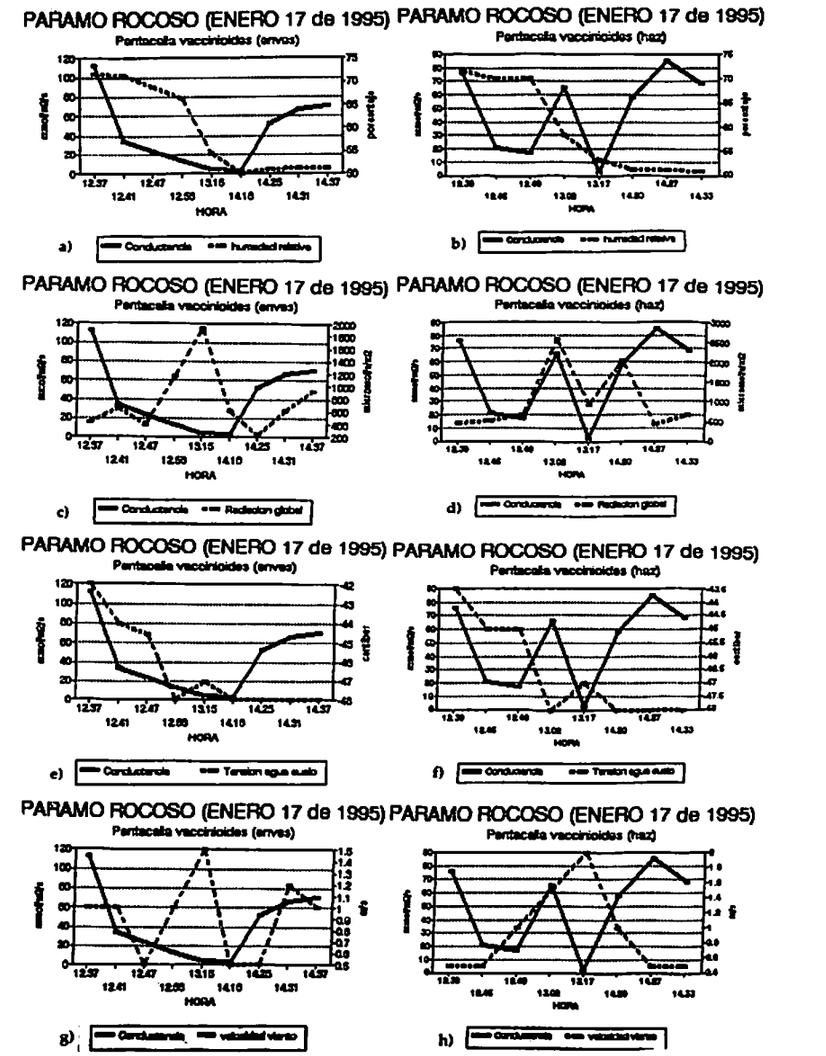


Fig.15. (a-h) *Pentacalia vaccinioides;* (g,h) Disminución súbita de las oscilaciones de la velocidad del viento en un día (Enero 17, 1995) de la primera época seca del año, en la comunidad Páramo rocoso.

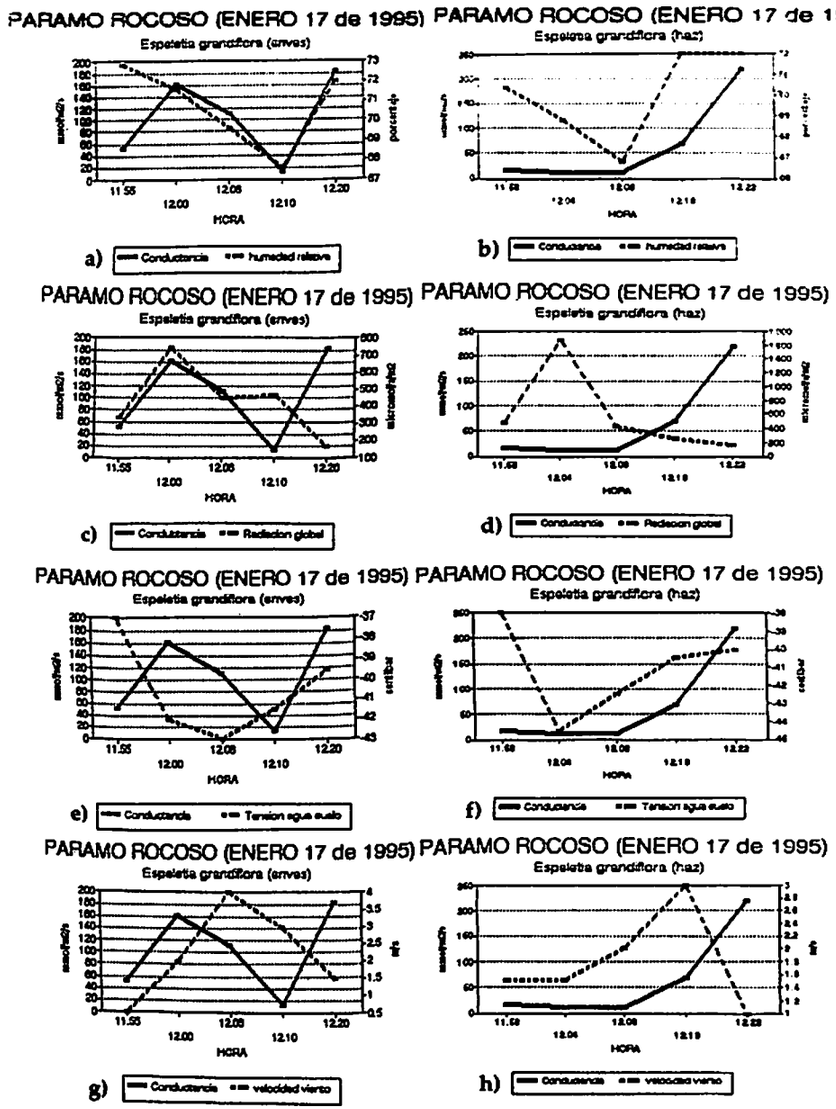


Fig. 16 (a-h). *Espeletia grandiflora*; (g,h) Obsérvese la desaparición de oscilaciones frecuentes de la velocidad del viento en un día (Enero 17,1995) de la primera época seca del año, en la comunidad Páramo-rocoso.

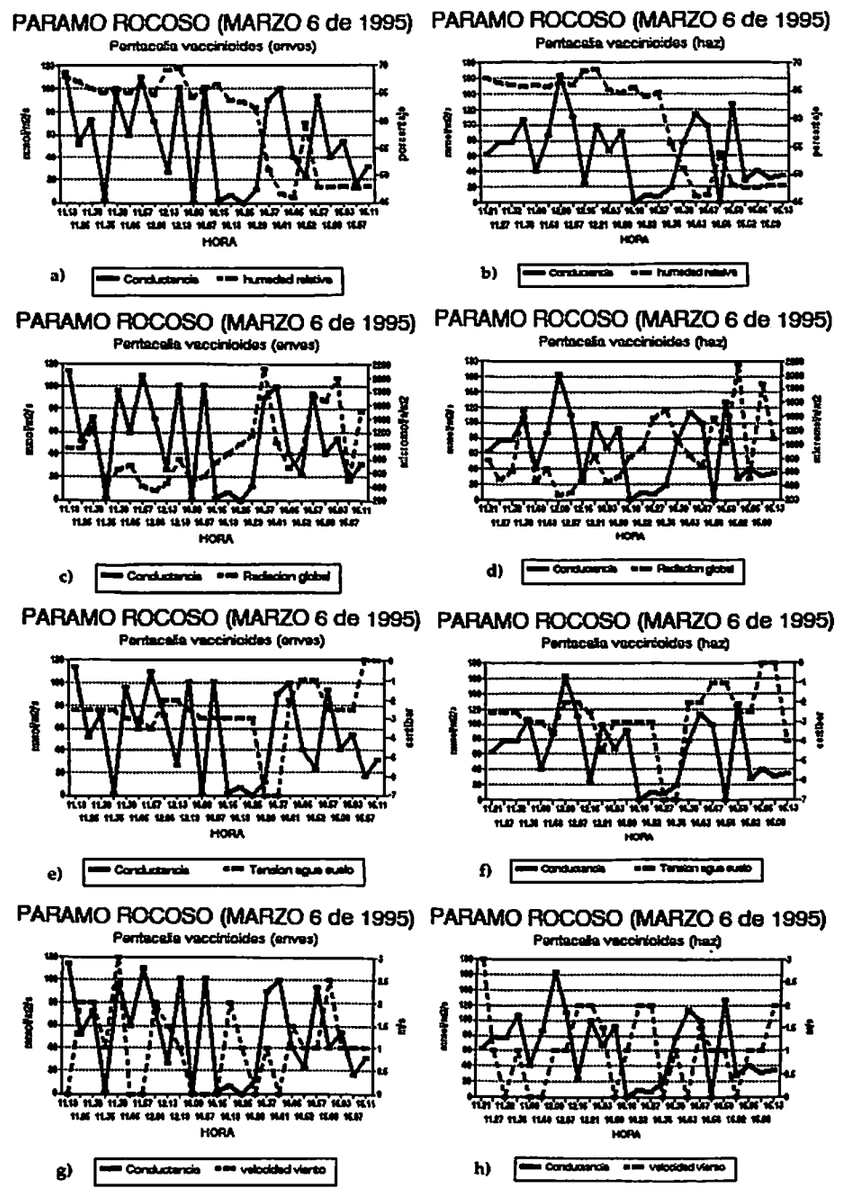


Fig.17 (a-h). *Pentacalia vaccinioides*; (g,h) Incremento de la amplitud y del número de las oscilaciones de la velocidad del viento en un día (Marzo 6,1995) del primer período de transición, en la comunidad Páramo-rocoso.

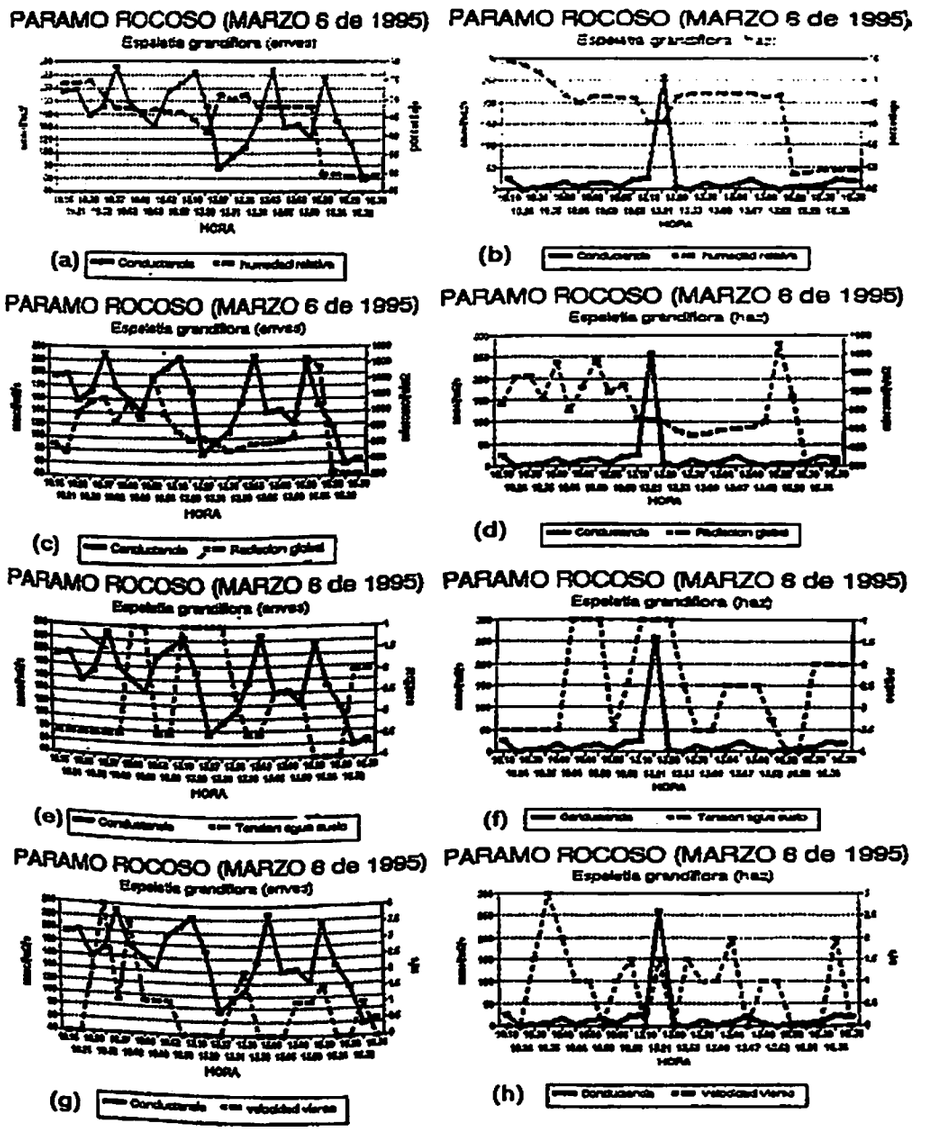


Fig.18 (a-h). *Espeletia grandiflora*; (g,h) Incremento de la amplitud y del número de las oscilaciones de la velocidad del viento en un día (Marzo 6,1995) del primer período de transición en la comunidad Páramo-rocoso.

envés de las correlaciones positivas. En cambio, la correlación parcial, potencial hídrico del suelo (T_1) vs. temperatura del suelo, por la haz y el envés foliar, de *Pentacalia vaccinioides*, en la comunidad Páramo-rocoso, como era de esperar, resultó inversa, pero la de valor más alto. (Tabla 16 a,b).

También en el caso de *Espeletia grandiflora*, la correlación parcial, potencial hídrico del suelo vs. temperatura del suelo, alcanzó el valor negativo mas alto, por la haz foliar, en la comunidad Páramo rocoso. Por el envés, el valor de esta misma correlación parcial fue de -0.3063; superado por el valor positivo que alcanzó en la comunidad Vegetación de Turbera (0.3701). Por la haz, también esta misma correlación en esta comunidad, resultó positiva. De modo que en la vegetación de Turbera fue donde, en el caso de *Espeletia grandiflora*, la correlación parcial, potencial hídrico del suelo vs. temperatura del suelo fue positiva (Tabla 17 a,b), quizás en razón del elevado contenido de agua del substrato en esta comunidad.

En lo que respecta a la especie, *Pentacalia vaccinioides*, dentro del conjunto de las variables macro-y ecoclimáticas, la correlación parcial, transpiración vs. potencial hídrico del suelo fue positiva; solamente en el caso de la comunidad Frailejonal-pajonal, cuando se midió la transpiración por el envés foliar, resultó negativa. En todos los demás casos estuvo inversamente relacionada. El valor mas alto se registró en la comunidad Páramo rocoso por la haz y por el envés (Anexos) (Tabla 14 a,b).

En el caso de la especie *Pentacalia vaccinioides* la correlación parcial, conductancia vs. potencial hídrico del suelo, en la comunidad Frailejonal-pajonal, fue positiva por el envés foliar y negativa por la haz. En el Páramo rocoso esta correlación resultó inversa para las dos caras foliares y se obtuvieron los valores mas altos. En la comunidad Vegetación de Turbera fue negativa por la haz y positiva por el envés, (Anexos) (Tabla 13 a,b). En cambio, para el caso de *Espeletia grandiflora*, las mismas correlaciones parciales en las comunidades Frailejonal-pajonal y Vegetación de Turbera, por la haz y por el envés, también resultaron positivas. En la comunidad Páramo rocoso, por el envés, la correlación parcial fue positiva y solamente por la haz fue negativa, pero presentó un valor cercano a 0, (Anexos) (Tabla 15 a,b). Esto mismo ocurrió con la correlación parcial transpiración vs. potencial hídrico del suelo, (Tabla 13 a,b).

En la Tabla 14 a,b y Tabla 15 a,b se presentan las regresiones lineales múltiples de la variable dependiente, potencial hídrico del suelo, vs. los parámetros ambientales independientes de mayor incidencia sobre el potencial hídrico del suelo, en las respectivas comunidades y caras foliares de las hojas de las dos especies entre los que se destacan, en conjunto y, en su orden, la temperatura del suelo, la humedad relativa y la temperatura de la atmósfera.

La regresión lineal múltiple, potencial hídrico del suelo vs. los factores climáticos de mayor incidencia, en referencia a las dos especies, *E. grandiflora* y *P. vaccinioides* muestra que el orden de mayor a menor influencia de las variables climáticas sobre el potencial hídrico del suelo, es el siguiente: temperatura del suelo, temperatura del ambiente, humedad relativa del aire y radiación incidente o, en su lugar, radiación global. Como era de esperarse, en las dos especies, la incidencia mas fuerte de la temperatura del suelo sobre el potencial hídrico, tuvo lugar en el Páramo rocoso, seguida por la de las comunidades Frailejonal-pajonal y Vegetación de Turbera. Tablas 14 a,b; 15 a,b.

Esto se explica, por cuanto al aumentar la temperatura del suelo aumenta la evaporación y con ella el escape de la humedad almacenada en el suelo en los poros de diámetro mas reducido. Particularmente, esto ocurre en formaciones vegetales abiertas, como la del páramo. Por consiguiente, mientras se mantiene elevada la temperatura del suelo, el agua matrical se almacena únicamente en los espacios capilares de mayor diámetro, con lo cual aumenta el potencial hídrico negativo del suelo. La capacidad hídrica total del suelo, consta de tres componentes, a saber: la higroscopicidad, el agua matrical y el agua de escorrentía. La higroscopicidad es la propiedad que tienen los cuerpos sólidos de absorver vapor de agua en su superficie. El agua matrical está sostenida por las fuerzas capilares del suelo y depende del tamaño de los granos de suelo. Al disminuir el tamaño de los granos del suelo, aumenta la cantidad de agua absorvida por el suelo. Finalmente, el agua de escorrentía la constituye el agua que después de una lluvia, desaparece, por gravedad. **(Lundegardh, 1954).**

De acuerdo con **Larcher, 1995** el componente principal del suelo que afecta el potencial hídrico es el potencial hídrico mátrico o capilar (Ψcap) la energía con la cual el agua capilar es sostenida por fuerzas superficiales. El potencial mátrico puede resultar particularmente considerable en suelos con poros finos. Las raíces de la planta solamente pueden extraer agua del suelo, mientras el potencial hídrico de las raicillas activas sea más negativo que el de la solución hídrica adyacente.

Cada horizonte del suelo, según sea la textura característica, retiene una cantidad máxima de agua. A la vez, la textura está definida por las distintas fracciones granulométricas minerales que contenga el suelo. Los componentes del suelo son, en general, materia orgánica, compuestos minerales y poros. Estos últimos pueden contener aire o agua. Cuando todos los poros están llenos de agua, se dice que el suelo está saturado y el potencial hídrico es igual a 0. Poco a poco, el agua que contienen los poros se infiltra por gravedad. El agua restante tras la infiltración configura la "capacidad de campo" del correspondiente suelo. **Sarmiento, (1984).**

También la asociación del potencial hídrico del suelo con las tasas de la transpiración y de la conductancia de las especies estudiadas, en las comunidades del páramo es estrecha, como se muestra en las regresiones lineales múltiples, respectivas, Tablas 10a-11b y 12a-13b. Las correlaciones independientes de esta variable con los demás factores climáticos son también de las más altas.

A manera de síntesis, cabe destacar que los mecanismos de regulación del grado de apertura de los estomas, depende de la intensidad de la radiación, del bióxido de carbono necesario para la fotosíntesis y del estatus hídrico de la planta, factores que actúan de manera integrada para regular el grado de apertura del ostiolo y optimizar así el funcionamiento y crecimiento de la planta total. La respuesta estomática inducida por el ABA, a la vez, protege a la planta de condiciones ambientales desfavorables como el alto potencial hídrico negativo del suelo, generalmente, asociado con la elevada temperatura del suelo y del ambiente.

3.9 FACTORES CLIMÁTICOS VS. CONDUCTANCIA Y TRANSPIRACIÓN

Dentro del conjunto de los parámetros climáticos más estrechamente asociados con la conductancia, la correlación: conductancia vs. viento resultó la más alta para *Pentacalia vaccinioides*, tanto por la haz como por el envés de las hojas. Por la haz, el coeficiente de la correlación simple, conductancia vs. viento fue de 0.2922 y el de la correlación simple, transpiración vs. viento, de 0.2941. Por el envés, los coeficientes de las correlaciones parciales fueron 0.2414 (conductancia) y 0.3495 (transpiración). Tabla 6a,b.

En el conjunto de los valores de las correlaciones parciales de la conductancia y de la transpiración vs. factores climáticos, los más altos correspondieron a la radiación incidente, a la temperatura del aire, a la temperatura de la hoja y al potencial hídrico del suelo. La correlación parcial conductancia vs. radiación incidente obtuvo el mayor valor en la comunidad Frailejonal-pajonal, tanto por la haz como por el envés, y correspondió a la especie *Pentacalia vaccinioides*. (Tabla 6a,b).

Como lo muestran los signos de los coeficientes de las correlaciones parciales de la conductancia vs., respectivamente, las temperaturas del ambiente y de la hoja, en la mayoría de los casos, la relación es de sentido opuesto. O sea que entre mayor sea la temperatura del ambiente o la de la hoja, menor será la conductancia. Esto mismo se aplica a la correlación parcial, transpiración vs. respectivamente, temperatura del ambiente y temperatura de la hoja. Solamente en la comunidad Vegetación de Turbera, en referencia a la haz de las hojas de *Pentacalia vaccinioides*, la correlación parcial transpiración vs. temperatura de la hoja resultó positiva. (Tabla 8a).

**CORRELACIONES PARCIALES DE LA CONDUCTANCIA Vs.
RADIN, TAMB,VIE,THOJA,T_1
VARIABLES DE CONTROL: HFIJ, HCUB, RADGLOB Y TCUB.**

a) ESPELETIA GRANDIFLORA POR LA HAZ

	Frailejonal Pajonal	Páramo Rocoso	Vegetación Turbera
RADINC	0.0599	-0.0369	-0.0289
TAMB	-0.2650	0.0539	-0.0415
VIE	-0.0405	0.0654	-0.1400
THOJA	-0.1243	-0.1045	-0.1946
T_1	0.0748	-0.1467	0.0354

b) ESPELETIA GRANDIFLORA POR EL ENVES

	Frailejonal Pajonal	Páramo Rocoso	Turbera
RADINC	0.0924	0.1327	-0.2259
TAMB	0.0986	0.0367	-0.3483
VIE	-0.1054	-0.1208	0.1305
THOJA	-0.2095	-0.0104	-0.1769
T_1	0.1503	0.1777	0.3622

Tablas 7. (a,b) *Espeletia grandiflora*, correlaciones parciales de la conductancia vs. variables ecoclimáticas: RADINC (Radiación incidente), TAMB (Temperatura ambiente), VIE (Viento), THOJA (Temperatura hoja), T_1 (Tensión hídrica del suelo), (a) por la haz; (b) por el envés, en referencia a las tres comunidades.

En la especie *Espeletia grandiflora*, salvo en la comunidad Páramo-rocoso, en donde la elevada colinialidad de las variables independientes de mayor impacto sobre la regulación de la transpiración y conductancia, no permitió calcular la correlación parcial de las variables radiación incidente y temperatura del ambiente vs. respectivamente, conductancia y vs. transpiración, por el envés foliar; en todas las demás comunidades, por la haz y por el envés, la correlación parcial de la variable transpiración vs. temperatura del ambiente fue positiva en la mayoria de los casos, mientras que con la conductancia ocurrió lo contrario. La correlación parcial de la radiación incidente vs. conductancia, únicamente fue positiva para el Frailejonal-pajonal, por la haz y por el envés foliar; para la transpiración solamente por la haz foliar, en las comunidades, Frailejonal-pajonal y Páramo-rocoso. En todos los demás casos fue negativa. (Tabla 7a,b y 9a,b).

En las Tablas 10 a,b; 11 a,b; 12 a,b; y 13 a,b; aparecen las regresiones lineales efectuadas tanto de la conductancia como de la transpiración vs. uno o dos de los factores ambientales de mejor "fit" en referencia a las especies *Pentacalia vaccinioides* y *Espeletia grandiflora* cuyas tasas de intensidad, por la haz y por el envés foliares, se midieron en desarrollo de este estudio. Cada regresión se configuró mediante la identificación escalonada,

**CORRELACIONES PARCIALES DE LA TRANSPIRACION Vs.
RADIN, TAMB,VIE,THOJA,T_1
VARIABLES DE CONTROL: HFIJ, HCUB, RADGLOB Y TCUB.**

a) PENTACALIA VACCINIOIDES POR LA HAZ

	Frailejonal Pajonal	Páramo Rocoso	Vegetación Turbera
RADINC	-0.1982	-0.1249	0.1913
TAMB	-0.0869	-0.0970	-0.5037
VIE	0.2920	0.0015	-0.0148
THOJA	-0.2188	-0.2252	0.1378
T_1	0.0009	-0.2373	-0.2038

b) PENTACALIA VACCINIOIDES POR EL ENVES

	Frailejonal Pajonal	Páramo Rocoso	Turbera
RADINC	0.3117	-0.0849	0.1241
TAMB	0.2256	-0.2810	-0.3514
VIE	0.3781	-0.0586	0.2050
THOJA	-0.2590	-0.0578	-0.0639
T_1	0.1626	-0.3223	-0.0291

Tablas 8. (a,b) *Pentacalia vaccinioides*, correlaciones parciales de la transpiración vs. variables ecoclimáticas: RADINC (Radiación incidente), TAMB (Temperatura ambiente), VIE (Viento), THOJA (Temperatura hoja), T_1 (Tensión hídrica del suelo), (a) por la haz; (b) por el envés, en referencia a las tres comunidades.

"paso a paso" de las variables, independientes, respectivamente con bajos valores VIF y P, pero valores elevados de F, en seguimiento de las indicaciones de **Weisberg (1985).** Las variables independientes, potencial hídrico del suelo (T_1), temperatura de la hoja (T_2) resultaron estrechamente coliniales con la conductancia y con la transpiración, de las dos especies, en la mayoría de las comunidades.

De acuerdo con las Tablas 6a,b y 8a,b, se puede apreciar que los valores absolutos de las correlaciones parciales de la pareja de variables conductancia o transpiración vs. potencial hídrico del suelo (T_1, T_2) para las dos caras foliares de la especie *Pentacalia vaccinioides*, en las tres comunidades, en particular, del promedio ±SE de los resultados obtenidos de las mediciones con los dos tensiómetros de suelo, presentan valores cercanos.

En cuanto concierne a la especie *Espeletia grandiflora* las correlaciones parciales de las parejas de variables conductancia vs. potencial hídrico del suelo y transpiración vs. potencial hídrico del suelo, resultaron en la mayoría de los casos positivas, solamente en el páramo rocoso y en referencia a los datos medidos por la haz foliar, fue negativa. El valor más alto de las correlaciones parciales conductancia vs. potencial hídrico y transpira-

**CORRELACIONES PARCIALES DE LA TRANSPIRACION Vs:
RADIN, TAMB,VIE,THOJA,T_1
VARIABLES DE CONTROL. HFIJ, HCUB, TADGLOB y TCUB.**

a) ESPELETIA GRANDIFLORA POR LA HAZ

	Frailejonal Pajonal	Páramo Rocoso	Vegetación Turbera
RADINC	0.1213	0.0186	-0.0977
TAMB	-0.3742	0.2706	0.0402
VIE	0.0582	0.0812	-0.2929
THOJA	-0.2026	-0.2381	-0.2452
T_1	0.1305	-0.1598	0.1640

b) ESPELETIA GRANDIFLORA POR EL ENVES

	Frailejonal Pajonal	Páramo Rocoso	Vegetación Turbera
RADINC	-0.0356	0.2477	-0.1281
TAMB	-0.0297	0.1192	-0.2476
VIE	-0.2165	0.0149	0.1629
THOJA	-0.1481	0.1544	-0.0539
T_1	0.1181	0.0973	0.3027

Tabla 9. (a,b) *Espeletia grandiflora*, correlaciones parciales de la transpiración vs. variables ecoclimáticas: RADINC (Radiación incidente), TAMB (Temperatura ambiente), VIE (Viento), THOJA (Temperatura hoja), T_1 (Tensión hídrica del suelo), (a) por la haz; (b) por el envés, en referencia a las tres comunidades.

ción vs. potencial hídrico (T_1 y T_2) correspondió al Páramo rocoso, por el envés. Tablas 7a, b, y 9a,b.

Al igual que en *Pentacalia vaccinioides* también en *Espeletia grandiflora* los valores de los coeficientes de las correlaciones parciales múltiples, calculadas con base en las mediciones efectuadas con los dos potenciómetros resultaron similares; tanto en lo que concierne a la conductancia como a la transpiración. Solamente para la comunidad Vegetación de Turbera no se pudo obtener esta información por no haber sido posible calcular la correlación parcial de los resultados de las mediciones con uno de los potenciómetros, (T_2).

De acuerdo con los resultados obtenidos para *Pentacalia vaccinioides*, al Páramo rocoso, le correspondió los coeficientes negativos mayores de las correlaciones parciales conductancia y/o transpiración vs. factores climáticos comparados con los valores obtenidos para este mismo parámetro, en las otras dos comunidades, por la haz y por el envés foliar. (Anexos) Tabla 13 b, 14 b.

Finalmente cabe destacar que de todas las correlaciones por parejas independientes de variables (Pearson), la correlación negativa potencial

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE LA CONDUCTANCIA FRAILEJONAL PAJONAL PENTACALIA VACCINIOIDES POR LA HAZ

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	125.659	34.0097	3.69	0.0004	
THOJ	-6.76032	2.35142	-2.87	0.0054	1.2
VIE	16.0507	4.39505	3.65	0.0005	1.2

R-SQUARED	0.1911	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	2491.62
ADJUSTED R-SQUARED	0.1666	STANDARD DEVIATION	49.9161

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	38848.2	19424.1	7.80	0.0009
RESIDUAL	66	164447	2491.62		
TOTAL	68	203295			

CASES INCLUDED 69 MISSING CASES 2

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA CONDUCTANCIA PARAMO ROCOSO PENTACALIA VACCINIOIDES POR LA HAZ

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	37.5152	4.97392	7.54	0.0000
T1	-0.38013	0.34978	-1.09	0.2816

R-SQUARED	0.0200	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	1103.84
ADJUSTED R-SQUARED	0.0031	STANDARD DEVIATION	33.2241

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	1303.70	1303.70	1.18	0.2816
RESIDUAL	58	64022.8	1103.84		
TOTAL	59	65326.5			

CASES INCLUDED 60 MISSING CASES 3

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE LA CONDUCTANCIA VEGETACION DE TURBERA PENTACALIA VACCINIOIDES POR LA HAZ

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	379.685	32.0782	11.84	0.0000	
TAMB	-19.5396	2.23991	-8.72	0.0000	1.0
VIE	-9.32158	5.30928	-1.76	0.0854	1.0

R-SQUARED	0.6337	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	1958.75
ADJUSTED R-SQUARED	0.6188	STANDARD DEVIATION	44.2577

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	166071	83035.4	42.39	0.0000
RESIDUAL	49	95978.7	1958.75		
TOTAL	51	262050			

CASES INCLUDED 52 MISSING CASES 0

Tabla 10a. *Pentacalia vaccinioides*, Regresión lineal de la conductancia por la haz foliar vs variables ecoclimáticas de mayor influencia, seleccionadas por el método de la regresión escalonada, para cada comunidad.

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE LA CONDUCTANCIA FRAILEJONAL PAJONAL PENTACALIA VACCINIOIDES POR EL ENVES

PREDICTOR

VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	305.572	47.2537	6.47	0.0000	
HREL	-1.60309	0.45278	-3.54	0.0007	1.0
TAMB	-9.82606	2.64790	-3.71	0.0004	1.0

R-SQUARED	0.2588	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	2119.89
ADJUSTED R-SQUARED	0.2360	STANDARD DEVIATION	46.0423

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	48121.5	24060.8	11.35	0.0001
RESIDUAL	65	137793	2119.89		
TOTAL	67	185915			

CASES INCLUDED 68 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE LA CONDUCTANCIA PARAMO ROCOSO PENTACALIA VACCINIOIDES POR EL ENVES

PREDICTOR

VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	83.9720	24.9955	3.36	0.0014	
TAMB	-4.15142	1.88689	-2.20	0.0317	1.7
RADGLOB	0.01613	0.00750	2.15	0.0356	1.7

R-SQUARED	0.0886	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	1008.88
ADJUSTED R-SQUARED	0.0577	STANDARD DEVIATION	31.7629

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	5789.04	2894.52	2.87	0.0647
RESIDUAL	59	59524.2	1008.88		
TOTAL	61	65313.2			

CASES INCLUDED 62 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE LA CONDUCTANCIA VEGETACION DE TURBERA PENTACALIA VACCINIOIDES ENVES

PREDICTOR

VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	149.694	133.697	1.12	0.2680	
THOJ	-19.4750	4.32298	-4.50	0.0000	1.1
TSUE	26.4662	8.69936	3.04	0.0037	1.1

R-SQUARED	0.4362	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	3564.38
ADJUSTED R-SQUARED	0.4145	STANDARD DEVIATION	59.7024

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	143377	71688.6	20.11	0.0000
RESIDUAL	52	185348	3564.38		
TOTAL	54	328725			

CASES INCLUDED 55 MISSING CASES 1

Tabla 10b. *Pentacalia vaccinioides*, Regresión lineal múltiple de la conductancia por el envés foliar vs variables ecoclimáticas de mayor influencia; seleccionadas por el método de la regresión escalonada, para cada comunidad.

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE LA TRANSPIRACION FRAILEJONAL PAJONAL PENTACALIA VACCINIOIDES POR LA HAZ

PREDICTOR

VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	0.93340	0.41016	2.28	0.0261	
VIE	0.14866	0.04449	3.34	0.0014	1.3
HREL	-0.01145	0.00548	-2.09	0.0404	1.3

R-SQUARED	0.2932	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	0.24537
ADJUSTED R-SQUARED	0.2718	STANDARD DEVIATION	0.49535

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	6.71848	3.35924	13.69	0.0000
RESIDUAL	66	16.1944	0.24537		
TOTAL	68	22.9129			

CASES INCLUDED 69 MISSING CASES 2

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE LA TRANSPIRACION PARAMO ROCOSO PENTACALIA VACCINIOIDES POR LA HAZ

PREDICTOR

VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	1.66668	1.16704	1.43	0.1587	
TSUE	-0.13756	0.09649	-1.43	0.1595	1.0
THOJ	0.02750	0.02373	1.16	0.2513	1.0

R-SQUARED	0.0603	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	0.33834
ADJUSTED R-SQUARED	0.0273	STANDARD DEVIATION	0.58167

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	1.23702	0.61851	1.83	0.1700
RESIDUAL	57	19.2857	0.33834		
TOTAL	59	20.5227			

CASES INCLUDED 60 MISSING CASES 3

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TRANSPIRACION VEGETACION DE TURBERA PENTACALIA VACCINIOIDES POR LA HAZ

PREDICTOR

VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	-3.65696	0.86692	-4.22	0.0001
TSUE	0.45844	0.08413	5.45	0.0000

R-SQUARED	0.3726	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	0.30039
ADJUSTED R-SQUARED	0.3600	STANDARD DEVIATION	0.54808

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	8.91950	8.91950	29.69	0.0000
RESIDUAL	50	15.0194	0.30039		
TOTAL	51	23.9389			

CASES INCLUDED 52 MISSING CASES 0

Tablas 11a *Pentacalia vaccinioides* (haz foliar) regresión lineal múltiple de la transpiración vs. variables ecoclimáticas, Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera (regresión lineal simple).

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE LA TRANSPIRACION FRAILEJONAL PAJONAL PENTACALIA VACCINIOIDES POR EL ENVES

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	-0.93911	0.38714	-2.43	0.0181	
THOJ	0.11973	0.02480	4.83	0.0000	1.0
T1	0.01616	0.00898	1.80	0.0764	1.0

R-SQUARED	0.2920	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	0.26364
ADJUSTED R-SQUARED	0.2702	STANDARD DEVIATION	0.51346

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	7.06607	3.53304	13.40	0.0000
RESIDUAL	65	17.1364	0.26364		
TOTAL	67	24.2025			

CASES INCLUDED 68 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE LA TRANSPIRACION PARAMO ROCOSO PENTACALIA VACCINIOIDES POR EL ENVES

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	-0.86526	0.41358	-2.09	0.0407	
T1	-0.00758	0.00545	-1.39	0.1698	1.1
THOJ	0.07807	0.02187	3.57	0.0007	1.1

R-SQUARED	0.1778	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	0.23576
ADJUSTED R-SQUARED	0.1500	STANDARD DEVIATION	0.48555

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	3.00896	1.50448	6.38	0.0031
RESIDUAL	59	13.9098	0.23576		
TOTAL	61	16.9187			

CASES INCLUDED 62 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TRANSPIRACION VEGETACION DE TURBERA PENTACALIA VACCINIOIDES POR EL ENVES

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	-2.53955	0.95936	-2.65	0.0107
TSUE	0.33258	0.09240	3.60	0.0007

R-SQUARED	0.1964	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	0.43548
ADJUSTED R-SQUARED	0.1813	STANDARD DEVIATION	0.65991

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	5.64223	5.64223	12.96	0.0007
RESIDUAL	53	23.0807	0.43548		
TOTAL	54	28.7229			

CASES INCLUDED 55 MISSING CASES 1

Tablas 11 b *Pentacalia vaccinioides* (envés foliar) Regresión lineal múltiple de la transpiración vs. variables ecoclimáticas, Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera (regresión lineal simple).

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA CONDUCTANCIA FRAILEJONAL PAJONAL ESPELETIA GRANDIFLORA POR LA HAZ

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	97.9890	26.0320	3.76	0.0005
TAMB	-5.89961	1.99122	-2.96	0.0051

R-SQUARED	0.1763	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	603.943
ADJUSTED R-SQUARED	0.1563	STANDARD DEVIATION	24.5752

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	5301.58	5301.58	8.78	0.0051
RESIDUAL	41	24761.7	603.943		
TOTAL	42	30063.2			

CASES INCLUDED 43 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA CONDUCTANCIA PARAMO ROCOSO ESPELETIA GRANDIFLORA POR LA HAZ

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	-52.3496	28.5355	-1.83	0.0718
HREL	1.32156	0.48854	2.71	0.0090

R-SQUARED	0.1138	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	2097.67
ADJUSTED R-SQUARED	0.0982	STANDARD DEVIATION	45.8004

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	15350.1	15350.1	7.32	0.0090
RESIDUAL	57	119567	2097.67		
TOTAL	58	134917			

CASES INCLUDED 59 MISSING CASES 5

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA CONDUCTANCIA VEGETACION DE TURBERA ESPELETIA GRANDIFLORA POR LA HAZ

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	45.2296	14.1174	3.20	0.0022
THOJ	-1.82970	0.82522	-2.22	0.0304

R-SQUARED	0.0757	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	297.864
ADJUSTED R-SQUARED	0.0603	STANDARD DEVIATION	17.2587

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	1464.33	1464.33	4.92	0.0304
RESIDUAL	60	17871.8	297.864		
TOTAL	61	19336.2			

CASES INCLUDED 62 MISSING CASES 0

Tablas 12a *Espeletia grandiflora.* (haz foliar) Regresión lineal simple de la conductancia vs. variables ecoclimáticas, paso a paso seleccionadas Frailejonal-pajonal, Páramo rocoso, Vegetación de Turbera.

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE LA CONDUCTANCIA FRAILEJONAL PAJONAL ESPELETIA GRANDIFLORA POR EL ENVES

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	112.827	15.3843	7.33	0.0000	
T2	5.00211	2.20275	2.27	0.0281	1.1
RADINC	0.06677	0.03474	1.92	0.0611	1.1

R-SQUARED	0.1387	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	5858.95
ADJUSTED R-SQUARED	0.0996	STANDARD DEVIATION	76.5438

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	41525.0	20762.5	3.54	0.0374
RESIDUAL	44	257794	5858.95		
TOTAL	46	299319			

CASES INCLUDED 47 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA CONDUCTANCIA PARAMO ROCOSO ESPELETIA GRANDIFLORA POR EL ENVES

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	141.238	9.05378	15.60	0.0000
T2	0.64506	0.61608	1.05	0.2995

R-SQUARED	0.0189	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	4101.34
ADJUSTED R-SQUARED	0.0017	STANDARD DEVIATION	64.0417

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	4496.29	4496.29	1.10	0.2995
RESIDUAL	57	233776	4101.34		
TOTAL	58	238273			

CASES INCLUDED 59 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE LA CONDUCTANCIA VEGETACION DE TURBERA ESPELETIA GRANDIFLORA POR EL ENVES

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	95.9304	13.6566	7.02	0.0000	
T1	7.51605	3.06320	2.45	0.0168	1.1
VIE	14.8237	6.35053	2.33	0.0227	1.1

R-SQUARED	0.1213	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	4993.68
ADJUSTED R-SQUARED	0.0943	STANDARD DEVIATION	70.6660

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	44826.4	22413.2	4.49	0.0149
RESIDUAL	65	324589	4993.68		
TOTAL	67	369416			

CASES INCLUDED 68 MISSING CASES 2

Tablas 12b *Espeletia grandiflora*. (envés foliar) Regresión lineal múltiple y/o simple de la conductancia vs. variables ecoclimáticas, escalonadamente seleccionadas Frailejonal-pajonal, Páramo rocoso, Vegetación de Turbera.

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TRANSPIRACION FRAILEJONAL PAJONAL ESPELETIA GRANDIFLORA POR LA HAZ

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	0.79515	0.18783	4.23	0.0001
TAMB	-0.04602	0.01437	-3.20	0.0026

R-SQUARED	0.2001	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	0.03144
ADJUSTED R-SQUARED	0.1806	STANDARD DEVIATION	0.17732

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	0.32257	0.32257	10.26	0.0026
RESIDUAL	41	1.28910	0.03144		
TOTAL	42	1.61167			

CASES INCLUDED 43 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TRANSPIRACION PARAMO ROCOSO ESPELETIA GRANDIFLORA POR LA HAZ

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	0.50275	0.17427	2.88	0.0055
THOJ	-0.02001	0.01064	-1.88	0.0651

R-SQUARED	0.0584	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	0.05247
ADJUSTED R-SQUARED	0.0419	STANDARD DEVIATION	0.22906

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	0.18561	0.18561	3.54	0.0651
RESIDUAL	57	2.99067	0.05247		
TOTAL	58	3.17627			

CASES INCLUDED 59 MISSING CASES 5

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TRANSPIRACION VEGETACION DE TURBERA ESPELETIA GRANDIFLORA POR LA HAZ

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	0.19427	0.03811	5.10	0.0000
VIE	-0.02802	0.02174	-1.29	0.2024

R-SQUARED	0.0269	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	0.03497
ADJUSTED R-SQUARED	0.0107	STANDARD DEVIATION	0.18700

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	0.05808	0.05808	1.66	0.2024
RESIDUAL	60	2.09822	0.03497		
TOTAL	61	2.15630			

CASES INCLUDED 62 MISSING CASES 0

Tablas 13a *Espeletia grandiflora*. (haz foliar). Regresión lineal simple de la transpiración vs. variables ecoclimáticas, escalonadamente seleccionadas Frailejonal-pajonal, Páramo rocoso, Vegetación de Turbera.

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TRANSPIRACION FRAILEJONAL PAJONAL ESPELETIA GRANDIFLORA POR EL ENVES

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	0.44551	0.22916	1.94	0.0582
RADGLOB	6.991E-04	1.749E-04	4.00	0.0002

R-SQUARED	0.2619	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	0.77466
ADJUSTED R-SQUARED	0.2455	STANDARD DEVIATION	0.88015

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	12.3708	12.3708	15.97	0.0002
RESIDUAL	45	34.8598	0.77466		
TOTAL	46	47.2305			

CASES INCLUDED 47 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TRANSPIRACION PARAMO ROCOSO ESPELETIA GRANDIFLORA POR EL ENVES

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	3.70007	0.52187	7.09	0.0000
HREL	-0.03559	0.00884	-4.03	0.0002

R-SQUARED	0.2213	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	0.67655
ADJUSTED R-SQUARED	0.2077	STANDARD DEVIATION	0.82252

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	10.9623	10.9623	16.20	0.0002
RESIDUAL	57	38.5631	0.67655		
TOTAL	58	49.5254			

CASES INCLUDED 59 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TRANSPIRACION VEGETACIÓN DE TURBERA ESPELETIA GRANDIFLORA POR EL ENVES

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	-2.82150	1.84019	-1.53	0.1300
TSUE	0.41181	0.18140	2.27	0.0265

R-SQUARED	0.0724	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	0.75014
ADJUSTED R-SQUARED	0.0584	STANDARD DEVIATION	0.86610

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	3.86614	3.86614	5.15	0.0265
RESIDUAL	66	49.5090	0.75014		
TOTAL	67	53.3752			

CASES INCLUDED 68 MISSING CASES 2

Tablas 13 b ***Espeletia grandiflora.*** **(envés foliar). Regresión lineal simple de la transpiración vs. variables ecoclimáticas, escalonadamente seleccionadas Frailejonal-pajonal, Páramo rocoso, Vegetación de Turbera.**

hídrico del suelo vs. temperatura del suelo, en el Páramo-rocoso fue mas alta comparada con los valores correspondientes a las otras comunidades. También la correlación negativa potencial hídrico del suelo vs. radiación incidente, tanto en el caso de *Espeletia grandiflora* como en el de *Pentacalia vaccinioides,* fue allí mas alta. La correlación independiente negativa potencial hídrico del suelo vs. velocidad del viento alcanzó el valor absoluto mas alto en el Páramo rocoso (Anexos) Tablas 1-12.

También las correlaciones parciales potencial hídrico del suelo vs. los factores ecoclimáticos, (Anexos) Tablas 16 a,b, 17 a,b; muestran que la temperatura del suelo, la temperatura del ambiente y el viento son los factores de mayor influencia sobre el potencial hídrico del suelo, en una y otra especie.

La regresión lineal múltiple, potencial hídrico del suelo vs. factores climáticos de mayor "fit" muestran que el factor ecoclimático que ejerce la mayor influencia sobre el potencial hídrico del suelo por la haz foliar la ejerce también por el envés. Pero como se desprende de las (Anexos) Tablas 16 a,b y 17 a,b en las tres comunidades del Páramo de "El Granizo", no es el mismo factor ecoclimático el que ejerce la mayor influencia sobre el potencial hídrico del suelo. En la comunidad Frailejonal-pajonal, en referencia a *Pentacalia vaccinioides* es la humedad relativa, en el Páramo-rocoso, la temperatura del suelo y en la comunidad Vegetación de Turbera la radiación incidente. En la regresión lineal, por comunidad, potencial hídrico del suelo vs. factores ecoclimáticos el factor para el cual se obtuvo la mayor correlación parcial fue también factor de mejor "fit" junto con otra variable ecoclimática complementaria.

En referencia a *Espeletia grandiflora* también el factor ecoclimático de mayor influencia por la haz, lo fue también por el envés. En el Frailejonal-pajonal la radiación incidente, en el Páramo-rocoso la temperatura del suelo, al igual que en *P.vacciniodes;* en la Vegetación de Turbera, la temperatura del ambiente. Con excepción de la radiación incidente, en la comunidad Frailejonal-pajonal, por la haz, en todos los demás casos los coeficientes de correlación parcial, tanto por la haz como por el envés fueron negativos. Esto mismo ocurrió también en *Pentacalia vaccinioides*, sin ninguna excepción. (Anexos) Tablas 16 a,b; 17a,b.

En la regresión lineal, el único caso en el cual tanto por la haz como por el envés, el factor de mayor influencia, resultó también el de mejor "fit" fue la temperatura del suelo, en el Páramo-rocoso. En la mayoria de los casos, como se desprende de los (Anexos) Tablas 16 a,b y 17a,b, uno de los factores de mayor "fit" fue la temperatura del suelo. Sin embargo, la variable independiente de mejor "fit", y compartida por todas las comunidades fue la humedad relativa del ambiente inmediato.

Petersen et al, (1991) compararon la conductancia de las llamadas "hojas de sol" y de las "hojas de sombra" del algodón, bajo condiciones variables de estrés hídrico con el objeto de identificar los factores que en uno y en otro de los dos tipos de hoja, regulan la conductancia estomática. Durante los días despejados midieron la radiación incidente fotosintéticamente activa (PAR), la temperatura de la hoja, la humedad relativa del aire y la conductancia estomática por la haz y por el envés, durante dos períodos de los años 1988 y 1989. La conductancia de las "hojas de sombra" resultó igual al ca. 41% de la conductancia de las "hojas de sol", cuando no hubo estresamiento hídrico. Bajo tal condición, la conductancia de las hojas de sombra fue del 36% de las "hojas de sol". En este último caso, la conductancia de las "hojas de sombra" y la de las "hojas de sol" no resultaban correlacionadas con la temperatura de la hoja. Tampoco con la humedad relativa. Pero, a medida que aumentaba el estres por humedad, decrecía progresivamente la respuesta estomática a la radiación incidente. En las "hojas de sombra", la conductancia por el envés fue mayor y representaba un porcentaje mayor de la conductancia de las "hojas de sol" por la misma cara foliar.

Restrepo (1998) encontró que no es precisamente la humedad del suelo ya estabilizada como "capacidad de campo" con la que se obtiene mayor rendimiento fotosintético o producción, sino el nivel de humedad con el cual, según la especie, se logra el potencial hídrico requerido ("sentido") por las plantas. **Morechet, et al (1990)** encontraron que la conductancia estomática de las "hojas de sol" del algodón, estaba linealmente relacionada con la densidad de flujo solar, mientras que **Ackerson, et al (1997)** demostraron que la conductancia estomatal responde a la intensidad de la radiación incidente sobre la superficie foliar. Sin embargo, la respuesta estomática a la radiación incidente puede ser modificada por el descenso de la humedad del suelo durante un período de varios días, como lo demuestran los autores ya mencionados.

Küppers, et al (1988) constataron que los contenidos de agua de *Vigna ungulata* no habían experimentado cambios cuando ya se había consumido entre el 6% y 10% del agua del suelo. **Berard & Turtel, (1991)** registraron tasas reducidas de la fotosíntesis del maíz como consecuencia del descenso de la conductancia foliar cada vez que se producían disminuciones prolongadas de la humedad del suelo, mientras que el potencial hídrico de la hoja, rodeada de un ambiente atmosférico húmedo, permanecía constante.

Si se comparan los coeficientes de cada una de las correlaciones parciales: conductancia y/o transpiración vs. cada una de las variables ambientales independientes de las cuales se efectuaron mediciones en desarrollo de este estudio, se observa que las correlaciones mas elevadas difieren de una comunidad a otra, en cuanto a la variable independiente

respectiva. Tanto para la especie *Pentacalia vaccinioides* como para *Espeletia grandiflora*. Además, si se considera todo el conjunto de variables independientes que aparecen en las (Anexos) Tablas 13a,b; (Anexos) Tablas 14a,b (*Pentacalia vaccinioides*), (Anexos) Tablas 15 a,b; (Anexos) Tablas 16a,b (*Espeletia grandiflora*), tampoco hay correspondencia entre la haz y el envés. Sin embargo, para las dos especies si se comparan solamente los factores ecoclimáticos dependientes o derivados de los factores macroclimáticos, tales como, radiación incidente, temperatura del ambiente, velocidad del viento, temperatura de la hoja y potencial hídrico del suelo, la correspondencia entre la haz y el envés foliar es completa; como se observa en las Tablas 6a,b y 8a,b para el caso de *Pentacalia vaccinioides* y en las Tablas 7 a,b y 9 a,b en referencia a *Espeletia grandiflora*.

La comparación de las Tablas 6 a,b; 8 a,b y (Anexos) Tablas 14 a,b permite concluir, que en el caso de *Pentacalia vaccinioides* las variables independientes más estrechamente correlacionadas y, por consiguiente, de mayor influencia sobre la transpiración, se distribuyen según las comunidades así: Frailejonal pajonal, velocidad del viento y temperatura de la hoja; Páramo rocoso: potencial hídrico del suelo y Vegetación de Turbera: temperatura del ambiente. Para la conductancia se cumplió también esta distribución, aunque en la última comunidad mencionada también la temperatura del ambiente, junto a la velocidad del viento, influyó sobre la conductancia.

En las regresiones lineales conductancia y/o transpiración vs. variables ambientales independientes, en cada comunidad, según la especie y lado de la hoja, las variables independientes de mejor "fit" resultaron también diferentes. Con todo, las de ocurrencia mas frecuente fueron, con respecto a la transpiración, las siguientes: temperatura de la hoja, potencial hídrico del suelo, temperatura del suelo (estrechamente asociada con la anterior) y con respecto a la conductancia: potencial hídrico del suelo y temperatura de la hoja.

En síntesis, el potencial hídrico del suelo en forma directa, o la temperatura del suelo, son las variables que con mayor frecuencia e intensidad inciden sobre la conductancia y la transpiración. A estas dos variables se suma la temperatura de la hoja. Con la misma frecuencia e intensidad que las variables relacionadas con el suelo, o variables edáficas como podrían también denominarse.

En la regresión lineal simple, conductancia vs. temperatura de la hoja en la especie *Espeletia grandiflora* por la haz, en la comunidad Vegetación de Turbera la temperatura de la hoja presentó coeficiente negativo, como variable independiente con la más alta correlación parcial y el mejor "fit", respecto a la conductancia, por la haz, respectivamente, por el envés y por la haz foliar.

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE T: FRAILEJONAL PAJONAL PENTACALIA VACCINIOIDES POR LA HAZ

PREDICTOR

VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	13.4233	4.69678	2.86	0.0057	
HREL	-0.12392	0.04155	-2.98	0.0040	1.0
TAMB	-0.66995	0.31126	-2.15	0.0350	1.0

R-SQUARED	0.1649	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	17.6889
ADJUSTED R-SQUARED	0.1396	STANDARD DEVIATION	4.20581

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	230.492	115.246	6.52	0.0026
RESIDUAL	66	1167.46	17.6889		
TOTAL	68	1397.96			

CASES INCLUDED 69 MISSING CASES 2

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE T: PARAMO ROCOSO PENTACALIA VACCINIOIDES POR LA HAZ

PREDICTOR

VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	55.8931	20.1983	2.77	0.0076	
HREL	-0.32010	0.14092	-2.27	0.0269	1.1
TSUE	-4.27066	1.96743	-2.17	0.0341	1.1

R-SQUARED	0.2068	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	125.547
ADJUSTED R-SQUARED	0.1790	STANDARD DEVIATION	11.2048

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	1865.90	932.951	7.43	0.0014
RESIDUAL	57	7156.20	125.547		
TOTAL	59	9022.10			

CASES INCLUDED 60 MISSING CASES 3

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE T: VEGETACION DE TURBERA PENTACALIA VACCINIOIDES POR LA HAZ

PREDICTOR

VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	-6.07703	3.11540	-1.95	0.0568	
RADINC	-0.00138	4.945E-04	-2.78	0.0076	1.0
TSUE	0.58479	0.29532	1.98	0.0533	1.0

R-SQUARED	0.2260	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	3.56509
ADJUSTED R-SQUARED	0.1944	STANDARD DEVIATION	1.88815

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	51.0027	25.5014	7.15	0.0019
RESIDUAL	49	174.690	3.56509		
TOTAL	51	225.692			

CASES INCLUDED 52 MISSING CASES 0

Tabla 14a *Pentacalia vaccinioides.* Regresión lineal múltiple del potencial hídrico del suelo vs. variables ecoclimáticas, escalonadamente seleccionadas, comunidad por comunidad. Por la haz foliar en las comunidades: Frailejonal-Pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera.

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE T: FRAILEJONAL PAJONAL PENTACALIA VACCINIOIDES POR EL ENVES

PREDICTOR

VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	35.9371	11.8091	3.04	0.0034	
HREL	-0.15572	0.04646	-3.35	0.0013	1.0
TSUE	-2.76857	1.03191	-2.68	0.0092	1.0

R-SQUARED	0.1935	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	22.0797
ADJUSTED R-SQUARED	0.1687	STANDARD DEVIATION	4.69890

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	344.263	172.132	7.80	0.0009
RESIDUAL	65	1435.18	22.0797		
TOTAL	67	1779.44			

CASES INCLUDED 68 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE T: PARAMO ROCOSO PENTACALIA VACCINIOIDES POR EL ENVES

PREDICTOR

VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	47.7068	21.5316	2.22	0.0306	
RADGLOB	0.00375	0.00204	1.84	0.0713	1.1
TSUE	-5.46890	1.90291	-2.87	0.0056	1.1

R-SQUARED	0.2022	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	122.282
ADJUSTED R-SQUARED	0.1752	STANDARD DEVIATION	11.0581

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	1828.72	914.359	7.48	0.0013
RESIDUAL	59	7214.62	122.282		
TOTAL	61	9043.34			

CASES INCLUDED 62 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE T: VEGETACION DE TURBERA PENTACALIA VACCINIODES POR EL ENVES

PREDICTOR

VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	-8.42341	2.89295	-2.91	0.0053	
RADINC	-0.00210	6.333E-04	-3.32	0.0016	1.0
TSUE	0.78318	0.27693	2.83	0.0066	1.0

R-SQUARED	0.2777	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	3.90277
ADJUSTED R-SQUARED	0.2500	STANDARD DEVIATION	1.97554

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	78.0379	39.0190	10.00	0.0002
RESIDUAL	52	202.944	3.90277		
TOTAL	54	280.982			

CASES INCLUDED 55 MISSING CASES 1

Tabla 14 b *Pentacalia vaccinioides.* Regresión lineal múltiple del potencial hídrico del suelo vs. variables ecoclimáticas escalonadamente seleccionadas, comunidad por comunidad. Por el envés foliar, en las comunidades: Frailejonal-Pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera.

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE T: FRAILEJONAL PAJONAL ESPELETIA GRANDIFLORA POR LA HAZ

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	17.2228	8.30556	2.07	0.0446	
HREL	-0.14653	0.06535	-2.24	0.0305	1.2
TAMB	-0.88952	0.45187	-1.97	0.0560	1.2

R-SQUARED	0.1397	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	26.6642
ADJUSTED R-SQUARED	0.0967	STANDARD DEVIATION	5.16374

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	173.200	86.6001	3.25	0.0493
RESIDUAL	40	1066.57	26.6642		
TOTAL	42	1239.77			

CASES INCLUDED 43 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE T: PARAMO ROCOSO ESPELETIA GRANDIFLORA POR LA HAZ

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	47.6268	12.5432	3.80	0.0004	
HREL	-0.27523	0.07616	-3.61	0.0006	1.1
TSUE	-3.51277	1.21186	-2.90	0.0053	1.1

R-SQUARED	0.3409	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	47.4612
ADJUSTED R-SQUARED	0.3173	STANDARD DEVIATION	6.88921

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	1374.40	687.202	14.48	0.0000
RESIDUAL	56	2657.82	47.4612		
TOTAL	58	4032.23			

CASES INCLUDED 59 MISSING CASES 5

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE T: VEGETACION DE TURBERA ESPELETIA GRANDIFLORA POR LA HAZ

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	-12.2484	4.58988	-2.67	0.0098	
TSUE	1.23816	0.46134	2.68	0.0094	1.1
VIE	-1.28105	0.31881	-4.02	0.0002	1.1

R-SQUARED	0.2393	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	6.84724
ADJUSTED R-SQUARED	0.2135	STANDARD DEVIATION	2.61672

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	127.110	63.5548	9.28	0.0003
RESIDUAL	59	403.987	6.84724		
TOTAL	61	531.097			

CASES INCLUDED 62 MISSING CASES 0

Tabla 15a *Espeletia grandiflora*. Regresión lineal múltiple del potencial hídrico del suelo vs. variables ecoclimáticas escalonadamente seleccionadas, comunidad por comunidad. Por la haz foliar, en las comunidades: Frailejonal-Pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera.

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE T: FRAILEJONAL PAJONAL ESPELETIA GRANDIFLORA POR EL ENVES

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	24.0946	7.64830	3.15	0.0029	
HREL	-0.20806	0.07625	-2.73	0.0091	1.0
TAMB	-1.18005	0.39847	-2.96	0.0049	1.0

R-SQUARED	0.2398	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	39.2783
ADJUSTED R-SQUARED	0.2052	STANDARD DEVIATION	6.26724

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	545.033	272.517	6.94	0.0024
RESIDUAL	44	1728.24	39.2783		
TOTAL	46	2273.28			

CASES INCLUDED 47 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE T: PARAMO ROCOSO ESPELETIA GRANDIFLORA POR EL ENVES

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	39.7139	11.0756	3.59	0.0007	
HREL	-0.31690	0.07775	-4.08	0.0001	1.2
TSUE	-2.49705	1.11421	-2.24	0.0290	1.2

R-SQUARED	0.3787	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	44.1882
ADJUSTED R-SQUARED	0.3565	STANDARD DEVIATION	6.64742

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	1508.21	754.104	17.07	0.0000
RESIDUAL	56	2474.54	44.1882		
TOTAL	58	3982.75			

CASES INCLUDED 59 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL MULTIPLE DE T: VEGETACION DE TURBERA ESPELETIA GRANDIFLORA POR EL ENVES

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P	VIF
CONSTANT	-24.0568	5.19047	-4.63	0.0000	
HREL	0.14551	0.02456	5.93	0.0000	1.0
TSUE	1.41871	0.48663	2.92	0.0049	1.0

R-SQUARED	0.3930	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	5.38676
ADJUSTED R-SQUARED	0.3744	STANDARD DEVIATION	2.32094

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	2	226.728	113.364	21.04	0.0000
RESIDUAL	65	350.139	5.38676		
TOTAL	67	576.868			

CASES INCLUDED 68 MISSING CASES 2

Tabla 15b *Espeletia grandiflora*. Regresión lineal múltiple del potencial hídrico del suelo vs. variables ecoclimáticas, escalonadamente seleccionadas, comunidad por comunidad. Por el envés foliar, en las comunidades: Frailejonal-Pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera.

a) CORRELACIONES PARCIALES DEL POTENCIAL HIDRICO DEL SUELO VARIABLES DE CONTROL: HFIJ, HCUB, RADGLOB Y TCUB

PENTACALIA VACCINIOIDES POR LA HAZ

	Frailejonal Pajonal	Páramo rocoso	Turbera
RADINC	-0,0557	0,0943	-0,3208
HREL	-0,4528	-0,0611	-0,0259
TAMB	-0,0647	-0,1029	0,1144
TSUELO	-0,1883	-0,3323	0,1117
VIE	0,1125	0,0216	-0,1829

PENTACALIA VACCINIOIDES POR EL ENVES

	Frailejonal Pajonal	Páramo rocoso	Turbera
RADINC	0,0168	0,0801	-0,3571
HREL	-0,4523	0,00357	0,0567
TAMB	-0,1485	-0,0037	-0,068
TSUELO	-0,3085	-0,3325	0,1192
VIE	-0,1632	0,0147	-0,1079

Tablas 16 (a,b) *Pentacalia vaccinioides*. Correlaciones parciales del potencial hídrico del suelo vs. variables ecoclimáticas, (a) por la haz; (b) por el envés, en referencia a las tres comunidades. Las variables ecoclimáticas fueron seleccionadas por presentar las correlaciones más altas.

b) CORRELACIONES PARCIALES DEL POTENCIAL HIDRICO DEL SUELO VARIABLES DE CONTROL: HFIJ, HCUB, RADGLOB Y TCUB

ESPELETIA GRANDIFLORA POR LA HAZ

	Frailejonal Pajonal	Páramo rocoso	Turbera
RADINC	0,2303	-0,0268	-0,1556
HREL	-0,1938	-0,0072	-0,0588
TAMB	-0,2049	-0,1916	-0,4062
TSUELO	-0,1562	-0,4456	0,2142
VIE	-0,0023	-0,1881	-0,144

ESPELETIA GRANDIFLORA POR EL ENVES

	Frailejonal Pajonal	Páramo rocoso	Turbera
RADINC	-0,4004	M	0,0765
HREL	-0,2426	M	-0,0698
TAMB	-0,3058	M	-0,469
TSUELO	-0,2896	-0,3063	0,3701
VIE	-0,2741	-0,31	0,115
RADGLOBAL		0,1328	

Tablas 17 (a,b) *Espeletia grandiflora*. Correlaciones parciales del potencial hídrico del suelo vs. variables ecoclimáticas (a) por la haz; (b) por el envés, en referencia a las tres comunidades. Las variables ecoclimáticas fueron seleccionadas por presentar las correlaciones más altas.

En el caso de la conductancia y de la transpiración de *Espeletia grandiflora* en las comunidades Vegetación de Turbera y Frailejonal- pajonal, la correlación parcial, conductancia vs. temperatura de la hoja resultó negativa por las dos caras foliares. En el Páramo-rocoso, por el envés, de las hojas de esta especie, la misma correlación parcial, en referencia a la transpiración presentó coeficiente positivo. Comportamiento que coincidió con el mostrado por el potencial hídrico del suelo, para la misma variable fisológica y en la misma comunidad, por el envés foliar de *E. grandiflora*

Entre las variables macro-climáticas, cabe destacar la influencia negativa como variable de la más alta correlación negativa y el mejor "fit" de la temperatura del ambiente con respecto a la conductancia en la comunidad Frailejonal-pajonal, por la haz de *Espeletia grandiflora*. Asi mismo, es notoria la fuerte influencia positiva, como variable del mejor "fit" y de la mas alta correlación parcial, a la humedad relativa del aire, con respecto a la conductancia en *Espeletia grandiflora*, por la haz, en el Páramo rocoso. Tabla 12a y Anexos Tabla 15a.

En la comunidad Vegetación de Turbera tuvo también fuerte influencia positiva con respecto a la conductancia, la variable ambiental independiente, velocidad del viento, en *Espeletia grandiflora* por el envés lo mismo que la variable la radiación incidente, en la comunidad Frailejonal-pajonal también por el envés de las hojas de *Espeletia grandiflora*. El viento tuvo también siempre coeficiente negativo en la regresión lineal transpiración vs. velocidad del viento en la comunidad Vegetación de Turbera, por la haz de las hojas de *Espeletia grandiflora*. Tablas 12b y 13a.

Ya avanzado el primer período anual de transición, hacia la época de lluvias, el 27 de marzo de 1995, la humedad relativa presentó niveles bajos, entre el 42% y el 62% y tanto la conductancia como la transpiración variaron en el mismo sentido con respecto a la humedad relativa, por la haz y por el envés, como puede inferirse de las (Anexos) Fig. 15 a-h y (Anexos) Fig. 15 a,b. La conductancia se mantuvo en niveles bajos que oscilaron alrededor de 150 mmol/m2/seg. y ascendió hasta 250 mmol/m2/seg. y rápidamente coincidió con el ascenso de la humedad relativa al 60%. En ese mismo momento, la velocidad del viento descendió a 2 m/seg. después de haber alcanzado velocidades de hasta 5 m/seg., cuando los niveles de humedad relativa estaban por debajo del 60% por el envés. En el mismo lapso, la radiación global presentó fuertes oscilaciones, entre 600 y 2400 mmol/seg/m^2. Véase (Anexos) Fig.15 a-f.

En resumen, en la comunidad Frailejonal-pajonal, la conductancia y la transpiración foliar de *Pentacalia vaccinioides* variaron de manera similar

en relación con los factores ecoclimáticos. Sin embargo, la coincidencia entre la haz y el envés de la hoja fue mayor para la transpiración que para la conductancia, como lo muestra la Fig.19 a,d.

De los (Anexos) Fig. 2 a,b se puede inferir que excepcionalmente se produjeron por la haz y por el envés, aumentos de la intensidad de la conductancia cuando los descensos de humedad relativa coincidieron con ligeros incrementos de la radiación global. (Anexos) Fig. 2 a-d.

Entre las variables independientes ambientales de mayor incidencia en la conductancia y en la transpiración, se cuentan la tensión hídrica del suelo, las temperaturas de la hoja y del ambiente, la humedad relativa y la velocidad del viento para el caso de *Espeletia grandiflora* y la temperatura ambiente, la temperatura del suelo, la radiación global y la humedad relativa para el caso, de la conductancia y de la transpiración de *Pentacalia vaccinioides*. Véase Tablas 12 a,b; 13 a,b.

Fig. 19. Páramo de El Granizo, macollas de la gramínea *Calamagrostis effusa*, "paja de páramo", especie dominante en la comunidad Frailejonal-pajonal. Obsérvese las especies de plantas pulviniformes, retenedoras de las aguas lluvias que contribuyen a mantener la humedad del suelo del páramo. (Foto L.E. Mora-O).

En la especie *Pentacalia vaccinioides*, la regresión lineal de la transpiración foliar, por el envés vs. temperatura de la hoja y vs. tensión hídrica del suelo, el coeficiente de esta última variable en la comunidad Frailejonal-pajonal resultó positivo, dada la disponibilidad de agua en el suelo de esta comunidad, Fig.19. En cambio, para el caso de la conductancia, por la haz, en el Páramo-rocoso y la transpiración, por el envés, dada la poca disponibilidad de agua en este substrato, el coeficiente de esta variable resultó negativo, como era de esperar.

Asi mismo, el coeficiente de regresión de la variable temperatura del suelo, en referencia a la conductancia, por el envés foliar de *Pentacalia vaccinioides*, en la comunidad Turbera, resultó positivo. La misma variable independiente, presentó coeficiente positivo respecto a la regresión de la transpiración, por la haz, en las comunidades. Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera, donde también figuró como variable independiente complementaria. Lo mismo ocurrió, pero como variable de mayor correlación parcial, en la comunidad Vegetación de Turbera, por el envés, de *P.vaccinioides*, donde también presentó coeficiente positivo.

En referencia a *Pentacalia vaccinioides*, los casos en que la temperatura de la hoja fue una de las variables independientes de la regresión conductancia y/o transpiración vs. variables ambientales, presentó coeficiente negativo, salvo en la comunidad Frailejonal-pajonal, con respecto a la conductancia, por la haz y en la comunidad Vegetación de Turbera, por el envés. En cambio, con respecto a la transpiración tanto en la comunidad Frailejonal-pajonal, por el envés, como en el Páramo-rocoso, por las dos caras, fue positivo. (Véase Tablas 10a,b y 11 a,b).

En el caso de *Espeletia grandiflora*, en las tres comunidades, por el envés, el potencial hídrico del suelo actuó positivamente con respecto a la conductancia como variable del mejor "fit" y alta correlación parcial, o sea, en contraste con lo que ocurrió en *Pentacalia vaccinioides*, en el Páramo rocoso donde el coeficiente de regresión de la variable independiente potencial hídrico del suelo con respecto a la conductancia foliar resultó negativo. Con respecto a la transpiración, la temperatura de la hoja no figuró entre las variables independientes, en la mayoría de las comunidades. La temperatura del suelo influyó positivamente en la comunidad Vegetación de Turbera, por el envés, con respecto a la transpiración de *Espeletia grandiflora*. Tabla 13b.

4. MARCHAS DIARIAS DE LA CONDUCTANCIA Y DE LA TRANSPIRACIÓN, VS. VARIACIONES DE LOS FACTORES ECOCLIMÁTICOS DE CADA UNA DE LAS ESPECIES EN EL FRAILEJONAL-PAJONAL, EN EL PÁRAMO ROCOSO Y EN LA VEGETACIÓN DE TURBERA

4.1 PENTACALIA VACCINIOIDES (Véase Fig. 23)

4.1.1. Frailejonal-pajonal.- FPPVH(E).- En la comunidad Frailejonal-pajonal, al finalizar la segunda época de menor precipitación del año, las mediciones efectuadas el 3 de septiembre de 1994, indican que las marchas de la transpiración y de la conductancia, tanto por la haz como por el envés, estuvieron directamente relacionadas, (Fig. 20 a-d).

La correlación positiva simple de Pearson de la conductancia con la transpiración y vice-versa fue elevada y alcanzó el valor de 0.7664, por la haz y de 0.7214, por el envés. Véase Fig. 21a,b. La conductancia y, por consiguiente, la transpiración variaron inversamente con respecto al potencial hídrico del suelo. La humedad relativa se mantuvo en niveles altos, entre el 60-80% por el envés mientras la radiación global, tanto por el envés como por la haz, permaneció en niveles bajos. Véase (Anexos), Fig.1 a,f.

Durante la primera época seca del año, las mediciones realizadas el 19 de enero de 1995, indican que tanto por la haz como por el envés, la conductancia y la transpiración variaron también de modo claramente inverso a la humedad relativa, en coincidencia con lo sucedido en septiembre del año inmediatamente anterior. Sin embargo, la relación con respecto a la radiación global, resultó positiva, particularmente, por el envés de la hoja. Véase (Anexos) Fig. 2 c.

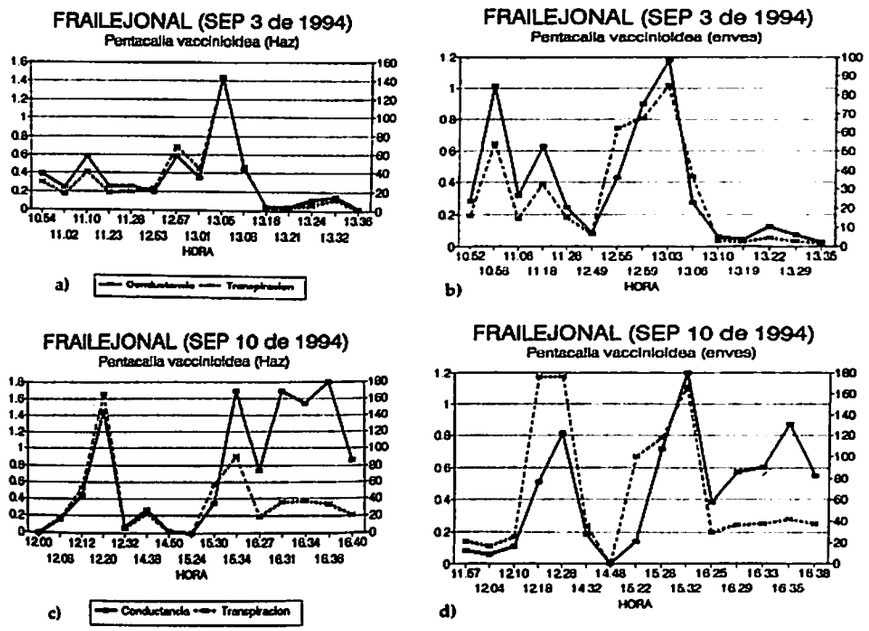


Fig. 20. *Pentacalia vaccinioides;* (a,c) Marchas de la conductancia y la transpiración en dos días diferentes del segundo período de transición, en un día del primer período seco y en un día del primer período de transición; respectivamente, por la haz (b,d) y por el envés en la comunidad Frailejonal-pajonal.

En la misma fecha (19 de enero/95), el potencial hídrico del suelo varió, a lo largo del día, de manera similar a la humedad relativa del aire y, de -23 centibares, descendió a -14 centibares (Anexos) Fig.2. Por otra parte, la velocidad del viento indujo variaciones puntuales en la relación humedad relativa vs. conductancia y en la relación humedad relativa vs. transpiración, cuando por el envés foliar, alcanzó valores de 3 m/seg. y por la haz de hasta 4 m/seg. Véase, (Anexos) Fig.2 a-g.

La transpiración presentó relación positiva con la temperatura ambiente, cuando esta última indujo descensos de la humedad relativa. Sin embargo, la relación por ambos lados de la hoja en la comunidad Frailejonal-pajonal, en algunos casos, fue positiva y en otros negativa; esto último ocurrió, generalmente, cuando se produjeron aumentos de la temperatura de la hoja, causados por aumentos de la temperatura del ambiente. Si bien, éstos

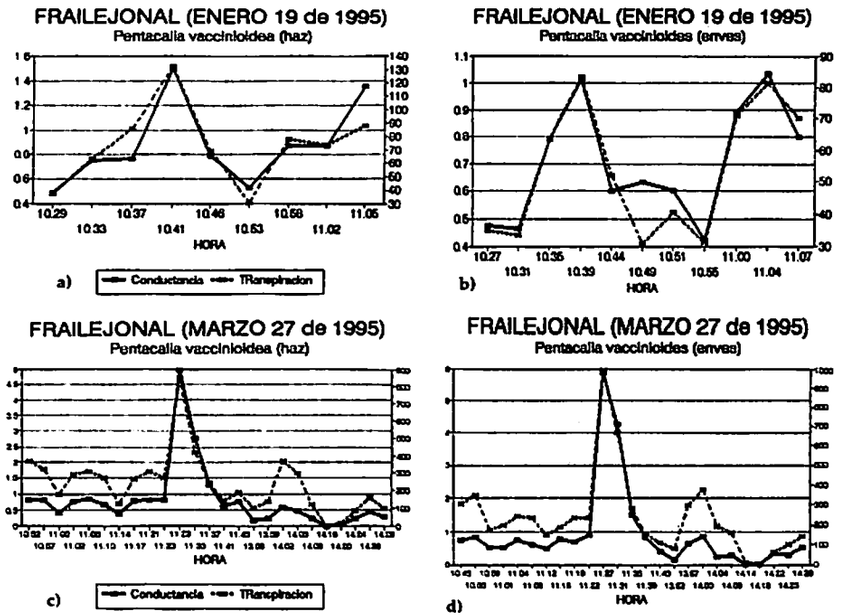


Fig. 21. *Pentacalia vaccinioides.* (a-d) Marchas de la conductancia y de la transpiración en un día del primer período seco del año y en otro día del primer período de transición en la comunidad Frailejonal-pajonal.

produjeron descensos de la humedad relativa, tales descensos de la humedad relativa no indujeron incrementos de las tasas de conductancia y de la transpiración, pero sí aumentos fuertes de la temperatura de la hoja. Por ejemplo, el 27 de marzo de 1995, la temperatura de la hoja, por la haz y por el envés, ascendió a 21°C, (Anexos) Fig. 3 a-b.

En la Fig. 22, se puede observar la relación predominante directa o positiva entre la conductancia y la transpiración, así como la interrelación de la radiación global, con la conductancia y la transpiración.

4.1.2 Páramo-rocoso PRPVH(E) Las mediciones en el Páramo-rocoso se efectuaron en el segundo período seco del año 1994. En 1995, en la primera época seca del año y al comenzar la primera época de transición, cuando aún el contendio de agua del suelo no había alcanzado el punto de saturación y los valores del potencial hídrico todavía eran equiparables a los de finales del segundo período seco del año, medidos el 13 de agosto de 1994.

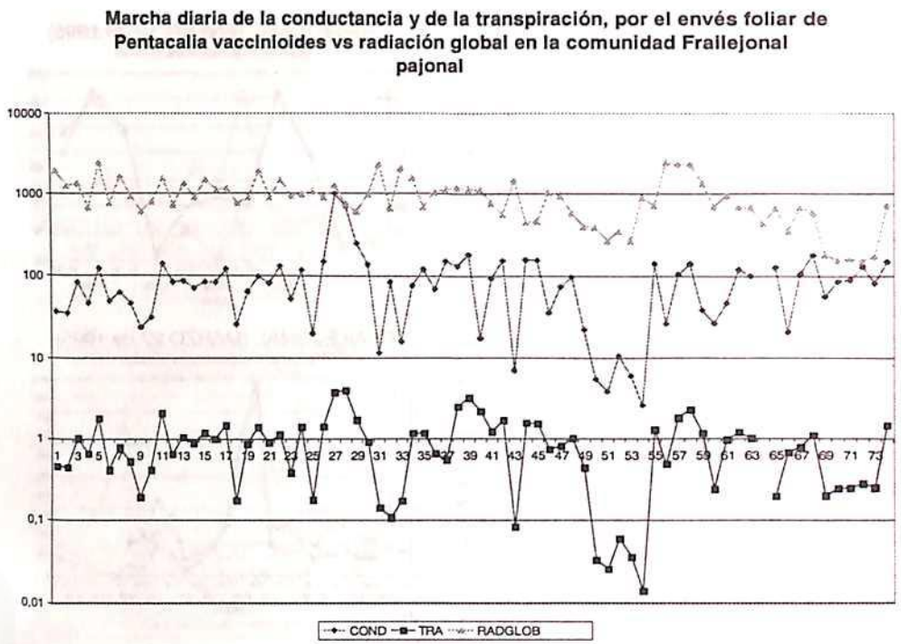


Fig. 22. *Pentacalia vaccinioides.* Marchas de la conductancia y de la transpiración por el envés, en los días en que se efectuaron las mediciones en la comunidad Frailejonal-pajonal vs. radiación global. Cond vs. Trans (0.7214); Cond vs. Radglob (0.0158); Trans vs Radglob (0.3990).

Las mediciones realizadas en esta última fecha mostraron la variación inversa de la conductancia con respecto a la humedad relativa, en particular, por el envés y, la relación a veces positiva otras veces negativa, de la conductancia con la radiación global. (Anexos) Fig. 4 a-d.

En esta segunda época seca o de menor precipitación del año las relaciones entre las intensidades de la transpiración y de la conductancia fueron también directas, Fig. 24 a,b. Los vientos predominantes indujeron cambios momentáneos en los niveles de la humedad relativa del aire. Además, aumentó paulatinamente el contenido de agua del suelo e hizo disminuir el potencial de -8 a -2.5 (envés) y de -8 a -1 (haz) centibares. (Anexos) Fig. 4, a,h.

En general, las relaciones predominantes de la humedad relativa con la conductancia y la transpiración, fueron a veces positivas y otras veces negativas, con respecto a la primera, mientras que con la transpiración pre-

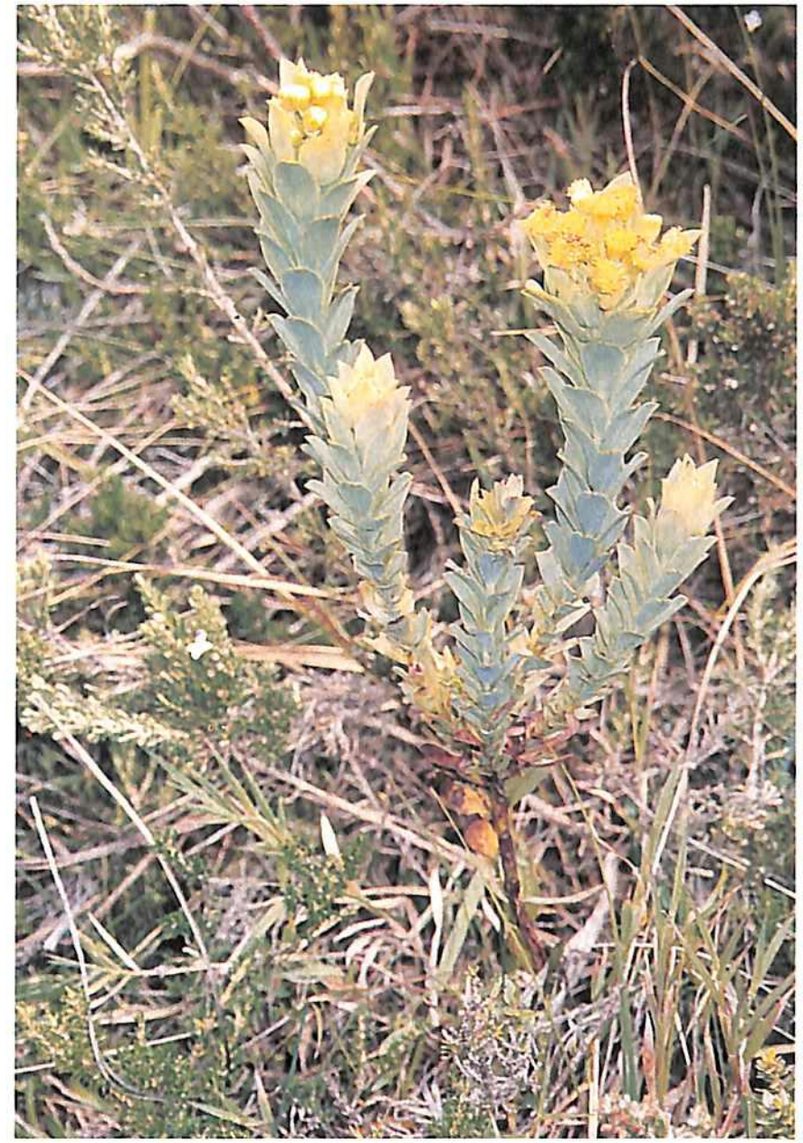


Fig. 23. *Pentacalia vaccinioides.* Planta juvenil asociada con plantas de *Arcytophyllum nitidum.* Obsérvese las ramificaciones de segundo orden que representan Unidades de Crecimiento Vegetativo y Floración (UCVFs) de patrón antoblástico, sensu Mora-Osejo (1987), con antotagma terminal y trofotagma claramente diferenciables. (Foto L.E. Mora-O).

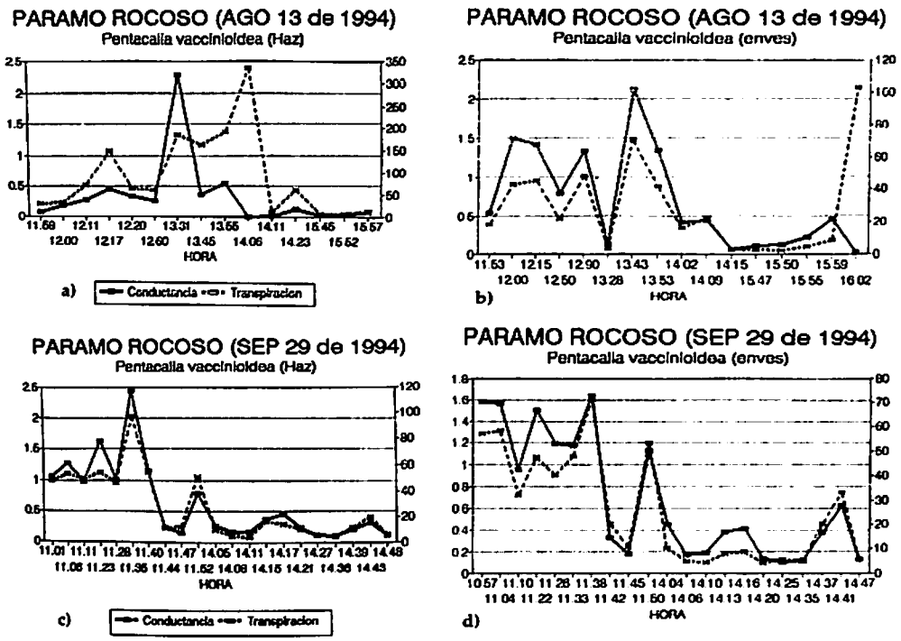


Fig. 24. *Pentacalia vaccinioides.* Marchas de la conductancia y de la transpiración, en un día del segundo período seco (Agosto 13, 1994), y de un día del primer período de transición (Septiembre 29, 1994), en la comunidad Páramo-rocoso.

dominó la relación inversa, como puede inferirse de la (Anexos) Fig.4 a,b. Las frecuentes oscilaciones del viento, parecen ser las responsables de las frecuentes oscilaciones momentáneas de la humedad relativa que coincidieron con las oscilaciones, en relación inversa de la radiación global y de la temperatura del aire, como se puede observar en la (Anexos) Fig.4 a-h.

En la Fig. 24 a,b se puede también constatar la relación directa entre la conductancia y la transpiración, en particular, por el envés foliar. Esta misma relación se presentó en un día de la segunda época de iniciación de lluvias del año (29.09.94) y en un día de la primera época seca del año (17.01.95) como se puede observar en las Figs. 24 c,d y Fig. 25 a,b, respectivamente.

También en la segunda época de iniciación de lluvias, al finalizar el mes de septiembre, se produjeron niveles altos de radiación global de 2200-2400 mmol/seg/m^2 que elevaron la temperatura de la hoja a niveles entre 18°C y 28°C. Solamente cuando estas temperaturas no sobrepasaron los 21°C la relación de la conductancia con la radiación global fue directa.

En la primera época seca del año de 1995, la sequedad del aire fue bien marcada, sobre todo, en los momentos en que los vientos soplaron con mayor intensidad, al promediar el día. La conductancia y la transpiración mostraron correlación positiva, por la haz y por el envés (Fig. 25 a,b) y variaron inversamente con respecto a la humedad relativa, tanto por la haz como por el envés, Véase (Anexos) Fig. 6 a-h.

Sin embargo, cuando la temperatura de la hoja superó los 17°C, la conductancia descendió, no obstante la baja humedad relativa y la elevada radiación global. Los descensos de la humedad relativa coincidieron con el incremento de la radiación global y, en general, la relación entre ésta y la conductancia y la transpiración fue positiva, salvo los momentos en que se presentaron elevadas temperaturas de la hoja.

Los descensos de la humedad relativa coincidieron con aumentos de las velocidades del viento, (Anexos) Fig. 6 g,h desde 0.4 a 2 m/seg., tanto por la haz como por el envés. La presencia de estos vientos secos, al medio día, coincidieron con el fuerte descenso del contenido de agua del suelo, cuando

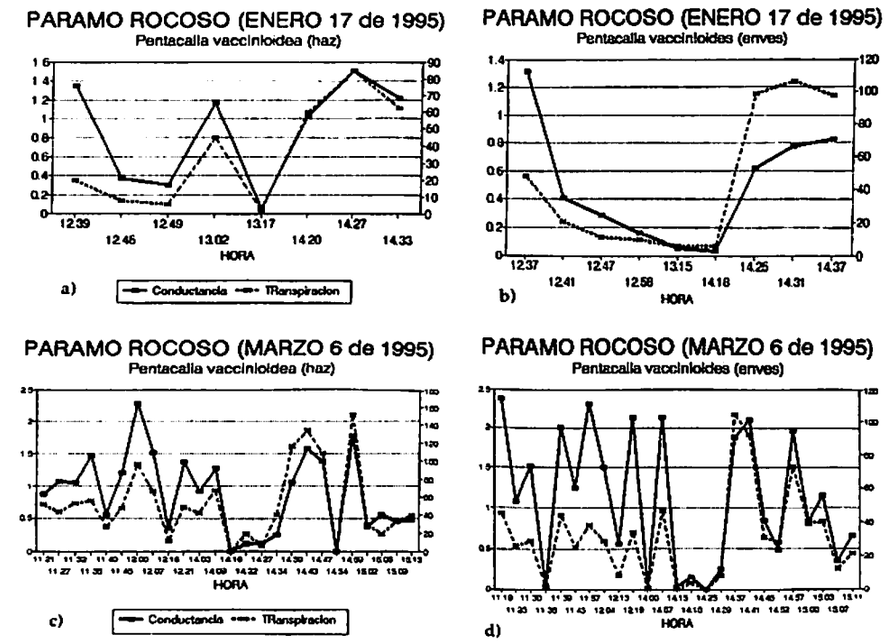


Fig. 25. *Pentacalia vaccinioides* (a-c) Marchas de la conductancia y de la transpiración por la haz, y por el envés (b,d), en la comunidad Páramo-rocoso, en un día del primer período seco del año y en otro día del primer período de transición.

Fig. 26. *Pentacalia vaccinioides* (a) Páramo de El Granizo, vista panorámica de la comunidad "Páramo-rocoso", (b) Páramo de El Granizo, comunidad "Páramo-rocoso". Uno de los sitios donde se efectuaron mediciones de los factores climáticos, tales como precipitación. (Foto L.E. Mora-O).

el potencial hídrico aumentó hasta -48 centibares. Fue también en esos momentos cuando la conductancia alcanzó valores de 0 y la humedad relativa del aire 50%, (Anexos) Fig. 6 e-f. Sobre todo, en la primera época seca del año fueron más frecuentes tales descensos pasajeros del contenido de agua del suelo que muchas veces coincidieron con aumentos de la velocidad del viento en la comunidad Páramo rocoso. Esto se explica si se tiene en cuenta el substrato rocoso característico del hábitat de esta comunidad de pendiente fuerte expuesto al viento (Fig. 26 a-b; 27 a y 28 a-b).

En la Fig. 27 b, se aprecia una vista panorámica, del Páramo "El Granizo", con los bosques relictuales aledaños, las plantaciones de *Pinus silvestris* y los potreros de la Hacienda Santa Bárbara, dedicados a la ganadería.

En la primera época de transición de la sequía a las lluvias, nuevamente, la conductancia y la transpiración experimentaron fuertes oscilaciones, a la par con las oscilaciones en la velocidad del viento, (Anexos) Fig.7 g,h. Estas oscilaciones oscurecen las relaciones de las dos variables fisiológicas, conductancia y transpiración con respecto a las variables independientes climáticas, humedad relativa y radiación global.

La temperatura de la hoja se mantuvo, la mayor parte del tiempo, en niveles normales, es decir, por debajo de 17°C. Raras veces alcanzó valores por encima de los 20°C, (Anexos) Fig. 5 c-d.

Sin embargo, como se desprende de la (Anexos) Tabla 13 a,b (conductancias) y (Anexos) Tabla 14 a,b (transpiración) de las correlaciones parciales, las relaciones, de una y otra variable fisiológica dependiente con respecto a la humedad relativa y a la radiación global, por la haz y el envés, de las hojas de *Pentacalia vaccinioides*, en el Páramo-rocoso, resultaron, así: conductancia vs. humedad relativa, positiva por ambos lados de la hoja; conductancia vs. radiación global, negativa por la haz y positiva por el envés. Transpiración vs. humedad relativa, positiva por ambos lados de la hoja; transpiración vs. radiación global, positiva por ambos lados de la hoja.

De manera directa, si se siguen las marchas de la conductancia y de la transpiración a lo largo de los días en que se hicieron las mediciones, se alcanza a apreciar la correlación entre la conductancia, la transpiración, y la radiación global. Fig. 29.

4.1.3 Vegetación de Turbera.- TPVH(E). En los cuatro días en los cuales se realizaron las medidas en la comunidad Vegetación de Turbera, ocurrió notable coincidencia entre las variaciones de la conductancia y las variaciones de la transpiración. Fig. 30 a-d y Fig. 31. Sin embargo, como se desprende de la Fig. 30 a-c, el día 20 de septiembre cuando se midieron estas dos variables por la haz, la coincidencia en los aumentos y descensos

Fig. 27. Parámo de El Granizo, (a). Estación climática satelital, situada en la comunidad Parámo-rocoso; (b). Remanentes del Bosque alto-andino, aledaño al Parámo de El Granizo y en predios de la Hda. Santa Bárbara. Al fondo el cerro de Monserrate, visto por el flanco oriental. (Foto L.E. Mora-O).

de las respectivas intensidades no fue total. El descenso de la velocidad del viento húmedo, de 2 a 1 m^2/seg. a las 11.03 de ese día (Anexos) Fig. 8 e,f, probablemente, incidió en el aumento de la intensidad de la transpiración y en las bajas intensidades de la conductancia por la haz foliar. Tan pronto aumentó la velocidad del viento hasta alcanzar 3 m/seg. y se mantuvo elevada la intensidad de la radiación global, volvió a incrementarse la correlación directa, variable a variable, entre la conductancia y la transpiración foliar, por la haz.

En los días posteriores, la correlación entre la conductancia y la transpiración, se mantuvo elevada por las dos caras de la hoja. Tal cambio coincidió con la inversión de las relaciones entre las intensidades de la radiación global vs. conductancia y transpiración que hasta entonces fueron positivas, al igual que la relación humedad relativa vs. conductancia y transpiración. Mientras que la relación velocidad del viento vs conductancia y transpiración, coincidió con lo ocurrido con respecto a la radiación global, (Anexos) Fig. 8 e,f. Cabe destacar el descenso de las tasas de conductancia y de la transpiración, por la haz; medidas el día 20 de septiembre al medio día, el ascenso a esa misma hora de la radiación global, entre 800 y 2600 umol/seg/m2, y el incremento de la velocidad del viento entre 0.6 y 3 m/seg, (Anexos) Fig. 8. Tal comportamiento coincidió con la variación de la temperatura de la hoja entre 13°C y 15°C (envés) y 17°C y 15°C (haz). (Anexos) Fig. 11 a-f. También en los días 18 de enero y 13 marzo de 1995, se presentó un comportamiento similar. (Anexos) Fig. 9 a-h; (Anexos) Fig.10 a-f.

En la Fig. 31 que representa la marcha de la conductancia y la transpiración por el envés foliar, en los días en que se efectuaron las mediciones de este estudio, se puede constatar que las intensidades de la conductancia y de la transpiración, por el envés de la hoja, en la mayoría de los casos, guardan relación directa con respecto a la radiación global. Por el contrario, con respecto a la temperatura del ambiente la tendencia predominante fue la relación inversa. (Anexo) Fig. 11 a-h.

La Tabla 3 muestra que los promedios, para la haz y para el envés de la humedad relativa, son más bajos (53% y 54%), mientras que los de la radiación global (1426 y 1350 umol/m2/seg), y los de las temperaturas del ambiente (14°C) y de la hoja (18°C) de los mas altos.

Durante la primera época seca del año, el 18 de enero de 1995, la conductancia y la transpiración guardaron estrecha relación, tanto por la haz como por el envés (Fig. 31 a-b). Sin embargo, la humedad relativa y la conductancia se comportaron de manera inversa. La humedad relativa se mantuvo en niveles bajos que oscilaron entre el 44% y el 51% por el envés, y 44% y 62% por la haz. La radiación global mantuvo durante relativamente largos intervalos, valores altos por ambas caras foliares, los cuales oscila-

Fig. 28. Páramo-rocoso, (a) *Pentacalia vaccinioides*, en floración, entre otras especies características de esta comunidad; (b) *Befaria resinosa*, en floración, especie característica de la comunidad Páramo-rocoso. (Foto L.E. Mora-O).

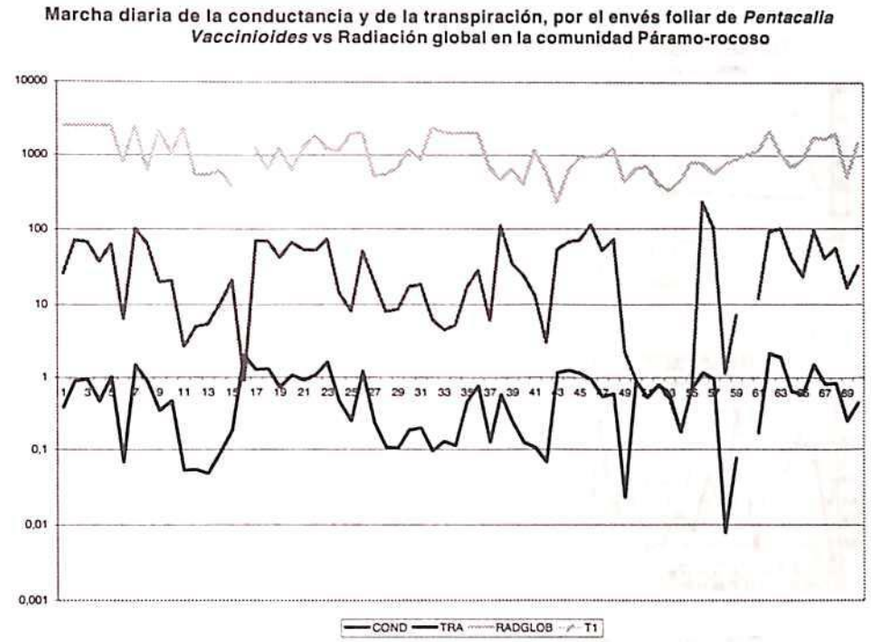


Fig. 29. *Pentacalia vaccinioides*. Marchas de la conductancia y de la transpiración foliar, en la comunidad Páramo-rocoso, por el envés, en relación con la marcha de la radiación global, a lo largo de los días en que se efectuaron las mediciones. Conductancia vs transpiración = (0.8497); conductancia vs radiación global =(0.1177); transpiración vs radiación global =(0.2363).

ron entre 2200 y 2600 umol/m2/seg. Aún así, los valores de la conductancia y de la transpiración, se mantuvieron bajos, salvo en el momento en que la velocidad del viento se elevó de 1.6 a 6 m/seg., por la haz y de 2.5 a 4 m/seg., por el envés. (Anexos) Fig. 9 g,h.

En marzo, mes de transición e iniciación de la primera época de lluvias del año, el contenido de agua del suelo aumentó hasta alcanzar el punto de saturación, en contraste con lo ocurrido en la época seca, en el mes de enero de 1995 cuando el potencial hídrico del suelo de la comunidad Vegetación de Turbera, de por sí húmedo, alcanzó valores de hasta -4 centibares. (Anexos) Fig. 16 e,f. No obstante, las fluctuaciones de la conductancia y de la transpiración, características de esta época, las dos variables fisiológicas mantuvieron estrecha correlación. Fig. 31 c,d.

Los registros de los factores ecoclimáticos indican que también la primera época de transición de 1995, al igual que en la segunda del año

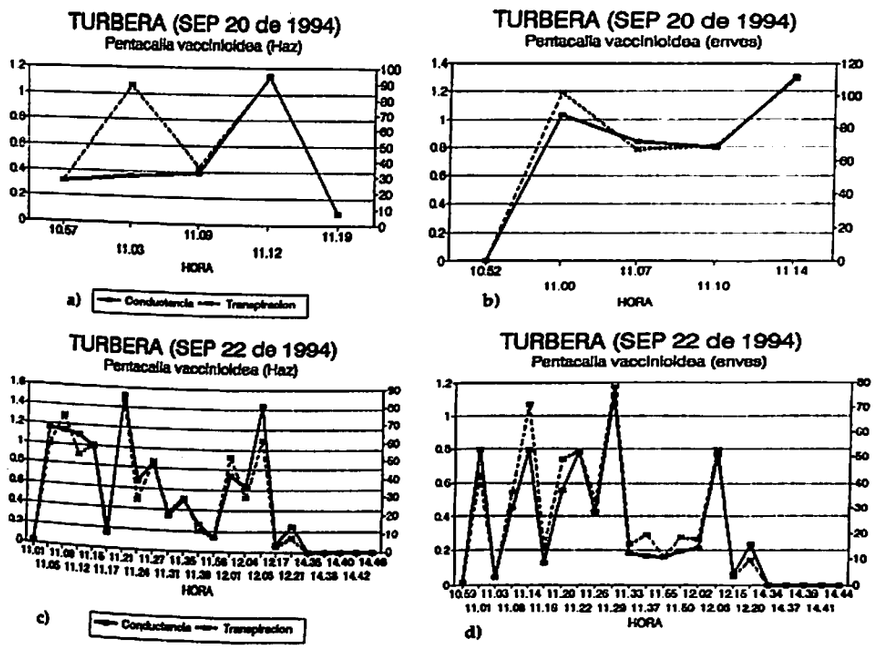


Fig. 30. *Pentacalia vaccinioides.* (a-d) Marchas de la conductancia y de la transpiración en dos días del segundo período de transición, en la comunidad Vegetación de Turbera.

anterior, disminuyó la velocidad del viento con respecto a la registrada en la época seca inmediatamente anterior, cuando se midieron velocidades de hasta 4 m/seg. (Anexos) Fig. 9 a-f.

La humedad relativa se mantuvo en valores intermedios entre el 67% y el 42% y los valores de la transpiración y de la conductancia fueron los mas altos, medidos para *Pentacalia vaccinioides* en la comunidad Vegetación de Turbera; en cuanto que la primera alcanzó valores de 246 mmol/m2/seg. y la segunda valores de 2.483 mmol/m2/seg, Fig.32 c,d.

En la Fig.32 se puede apreciar la elevada correlación de la conductancia vs. transpiración por el envés, a lo largo de la marcha de las dos variables dependientes en los días en que se efectuaron las mediciones. De acuerdo con los (Anexos) Tabla 13 b (TPVE) la correlación conductancia vs. transpiración fue de 0.9100. En cambio, la correlación parcial conductancia vs. radiación global fue inversa y solamente alcanzó el valor

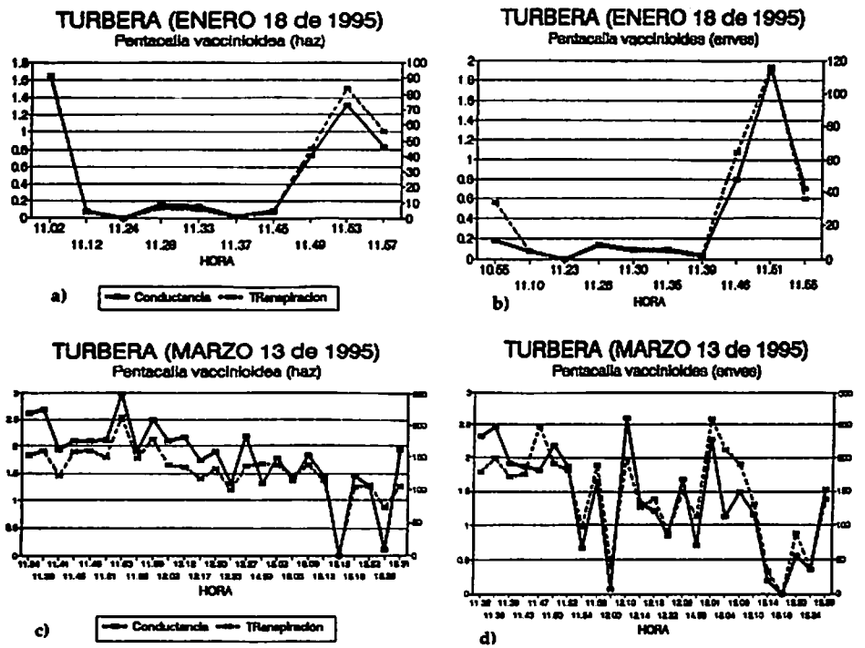


Fig. 31. *Pentacalia vaccinioides,* (a-d)Marchas de la conductancia y de la transpiración en un día del primer período seco del año (Enero 18, 1995), y de un día del primer período de transición (Marzo 13, 1995) en la comunidad Vegetación de Turbera.

de -.0585. La correlación parcial transpiración vs. radiación global fue aún más baja y también negativa -0.0079. (Anexos) Tabla 13 b (TPVE).

4.2 ESPELETIA GRANDIFLORA

4.2.1 Frailejonal pajonal.- FPEGH(E). En esta comunidad las variaciones de la conductancia y las variaciones de la transpiración, por la haz y por el envés de las hojas de *Espeletia grandiflora*, estuvieron positivamente relacionadas, salvo para el caso de lo ocurrido el día 3 de septiembre, cuando se efectuaron las mediciones por el envés foliar (Fig. 33 a,b).

Como se observa en la Fig.33 b, al finalizar la segunda época de menor precipitación, en la mañana del 3 de septiembre de 1994, la correlación entre la conductancia y la transpiración dejó de cumplirse. Un descenso fuerte del 68% al 60% de la humedad relativa en el lapso de 11 minutos

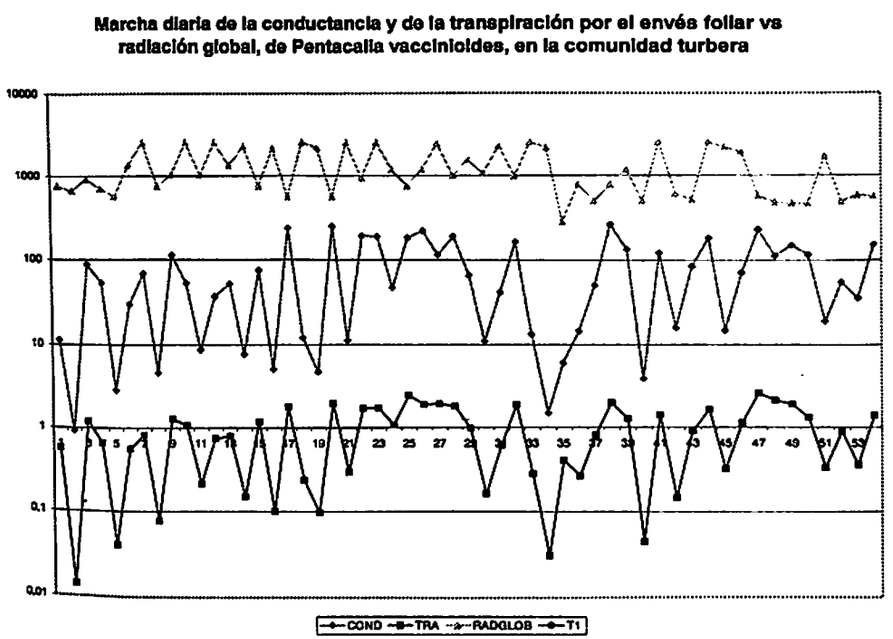


Fig. 32. *Pentacalia vaccinioides.* Marchas de la conductancia y de la transpiración, por el envés foliar, en la comunidad Vegetación de Turbera vs. radiación global a lo largo de los días en que se hicieron las mediciones en esta comunidad. Correlaciones de Pearson: conductancia vs transpiración =(0.9391); conductancia vs radiación global =(-0.2417); transpiración vs radiación global =(-0.2112). Correlaciones parciales: conductancia vs transpiración =(0.9100); conductancia vs radiación global =(-0.0585); transpiración vs radiación global =(-0.0079).

coincidió con el descenso de la radiación global de 250 a 49 mmol/m2/seg. y con la intensificación de la transpiración de 1.2 umol/m2/seg. a 1.85 mmol/m2/seg.

Hacia el medio día, la situación se invirtió y se produjo un repentino ascenso de la humedad relativa que redujo la transpiración 1.0 mmol/m2/seg., mientras la conductancia que había descendido de 250 mmol/m2/seg., a 40 mmol/m2/seg., ascendió a 300 mmol/m2/seg. La relación entre la conductancia y la transpiración, generalmente directa, se invirtió y transformó en una relación inversa entre las dos variables fisiológicas. La temperatura de la hoja se mantuvo dentro de un rango relativamente bajo de 13°-17°C.

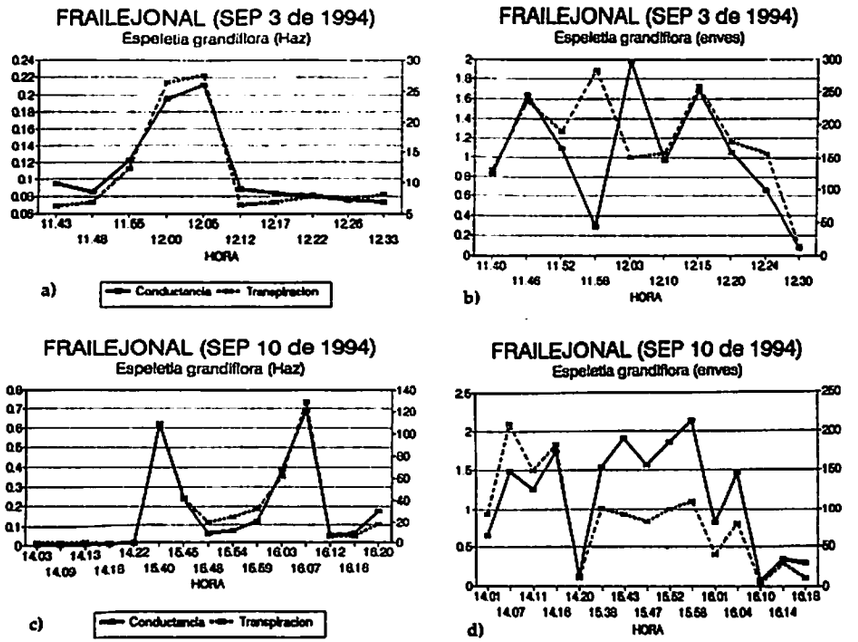


Fig. 33. *Espeletia grandiflora.* (a,c) Marchas de la conductancia y de la transpiración, por la haz, y por el envés (b-d), en la comunidad Frailejonal-pajonal, en dos días del segundo período de transición del año.

Como se desprende de las (Anexos) Tablas 15a y 15b, la correlación parcial conductancia vs. radiación global y conductancia vs. radiación incidente cuando se hicieron las mediciones por la haz, en todas las tres comunidades, presentaron coeficiente negativo. Sin embargo, por el envés, el coeficiente fue positivo, excepto en la comunidad Vegetación de Turbera para la radiación incidente. La humedad relativa presentó coeficiente positivo en todas las comunidades, por la haz. Por el envés, solamente en la comunidad Frailejonal-pajonal, presentó coeficiente negativo. (Anexos) Tabla 15b.

De todas maneras, la correlación parcial transpiración vs. conductancia por la haz foliar (0.9345) en la comunidad Frailejonal-pajonal fue más alta que por el envés (0.6955). En el Páramo-rocoso, por el envés (0.6419), fue más alta que por la haz (0.5242). En la comunidad Vegetación de Turbera fue también mas alta por el envés (0.8258) que por la haz (0.6500). (Anexos) Tablas 15b y 16 b, de correlaciones parciales de la conductancia y de la transpiración vs. variables ambientales.

También los coeficientes de las correlaciones parciales de la conductancia y de la transpiración vs. velocidad del viento fueron de signo opuesto, por las dos caras de la hoja en las comunidades Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera. Solamente en la comunidad Frailejonal-pajonal las relaciones de la conductancia y la transpiración, respectivamente, vs. velocidad del viento, por ambas caras foliares, fueron negativas. (Anexos) Tablas 15a,b; 16a,b.

De todas maneras, en la comunidad Frailejonal-pajonal, la correlación parcial de la transpiración vs. la conductancia fue mayor por la haz (0.9345) que por el envés (0.6955). En la comunidad Vegetación de Turbera, sucedió lo contrario, fue más alta por el envés (0.8258) que por la haz (0.6500). Mientras que en el Páramo-rocoso los montos de las correlaciones parciales fueron cercanas (0.6419) por el envés, y (0.5242) por la haz. (Anexos) Tablas 15a,b; 16a,b.

En los días del inicio del segundo período de transición, al segundo período de lluvias del año (3 de Sep./94) el descenso fuerte de la velocidad del viento húmedo, produjo el descenso de la humedad relativa de la atmósfera del 88% al 60%, mientras la temperatura de la hoja se mantuvo en niveles relativamente bajos, entre el 15°C y el 14°C, (Anexos) Fig.12 a-f y (Anexos) Fig.14 a-h. La radiación global descendió de 2500 a 500 mmol/seg/m2, valores de los parámetros climáticos nombrados que, en conjunto, produjeron descenso de la tasa de conductancia e incremento de la tasa de transpiración, al finalizar la mañana del día 3 de septiembre de 1994. (Anexos) Fig. 12 a-f.

La relación de las variaciones de la intensidad de la conductancia y de la transpiración fueron, en cambio, claramente positivas, Fig. 33 c,d, el día 10 de Septiembre, cuando se hicieron nuevamente mediciones en la segunda época de transición en la comunidad Frailejonal-pajonal.

En la primera época seca del año de 1995 se efectuaron mediciones el 19 de enero. En ese día la relación de la transpiración y de la conductancia fue también claramente directa, por la haz y por el envés foliar. Fig. 34 a,b.

En las últimas horas de la mañana, del día 19 de enero, cuando se hicieron las mediciones por el envés, la radiación global alcanzó el valor de 1800 mmol/seg/m² y la humedad relativa descendió al 60%, (Anexos) Fig. 13d. Lo propio ocurrió cuando las mediciones se hicieron por la haz, (Anexos) Fig.19 c. El potencial hídrico del suelo, alcanzó valores de -19.5 centibares, (Anexos) Fig.13 e,f. Probablemente, este valor del potencial hídrico del suelo, sumado a las temperaturas elevadas de la hoja que por el envés ascendieron a 19°C y por la haz a 16.6°C, fue lo que produjo bajos valores, tanto de la conductancia como de la transpiración, por ambas caras de la hoja, en esas horas finales de la mañana, (Anexos) Fig. 14 g,h.

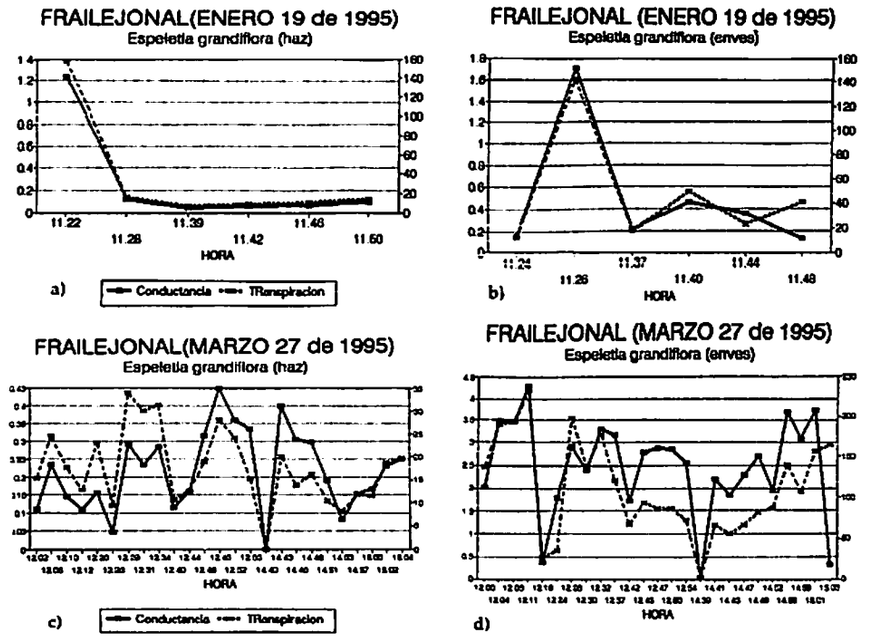


Fig. 34. *Espeletia grandiflora.* (a,d) Marchas de la conductancia y de la transpiración, (a-b) en un día del primer período seco del año y (c,d) del primer período de transición del año, en la comunidad Frailejonal-pajonal.

En época de transición hacia la primer época de lluvias del año, las mediciones se hicieron el 27 de marzo de 1995. Tanto las tasas de la conductancia como de la transpiración se caracterizaron por las fuertes oscilaciones y la estrecha relación directa entre dichas variaciones de las dos variables fisiológicas, Fig. 34 c,d.

Las oscilaciones de la conductancia presentaron relación inversa con las oscilaciones de la velocidad del viento, (Anexos) Fig. 15 e,f. El 27 de marzo de 1995, la temperatura de la hoja en las horas del medio día, alcanzó valores de 24°C por el envés y por la haz, lo cual produjo el descenso de la transpiración y de la conductancia. La elevada radiación global alcanzó valores de 2600 mmol/seg/m2 y la humedad relativa descendió al 40%, por la haz y por el envés.

La relación de cada uno de los factores climáticos vs. transpiración, correspondientes a una u otra cara de la hoja, resultaron opuestas. Sin embargo, como se observa en las Figs. 33 y 34, en la marcha de la conductancia y de

la transpiración, es clara la tendencia a la relación directa entre estas dos variables fisiológicas. Al igual con lo ocurrido en las marchas correspondientes a cada uno de los días en que se efectuaron las mediciones en el campo; salvo el día 3 de septiembre, a las 11.58 horas, cuando el descenso de la humedad relativa al 60% y de la velocidad del viento a 0.5 m/seg. produjo un incremento de la transpiración hasta alcanzar la tasa de 1.9 umol/seg/m^2.

Para que se pueda apreciar, a manera de ejemplo, cuantitativamente, la magnitud de la influencia de los parámetros macro-climáticos y ecoclimáticos sobre la conductancia y la transpiración, se presentan los coeficientes de las correlaciones simples (de Pearson) por pareja de variables de la conductancia y de la transpiración vs. los mencionados parámetros, macro-y ecolimáticos, para cada una de las comunidades y en referencia a las dos especies; aunque solamente por el envés foliar. (Anexos) Tablas 7-12.

En los (Anexos) Tablas 15 a,b (conductancia) y (Anexos) Tablas 16 a,b (transpiración), de las correlaciones parciales referentes a los resultados globales de las medidas correspondientes a todas las variables macroclimáticas y ecoclimáticas tomadas en los días durante los cuales se desarrolló el presente estudio, muestran entre los dos lados de la hoja, relación opuesta, tanto de la radiación global como de la radiación incidente con respecto a la conductancia foliar. En esto coincide la relación de la radiación global y de la radiación incidente, con respecto a la transpiración por la haz y el envés foliares. La relación entre la temperatura de la hoja y la conductancia fue negativa por ambas caras de la hoja. En cambio, esa misma relación fue, con respecto a la transpiración negativa por la haz y positiva por el envés. (Anexos) Tablas 15 a,b y 16 a,b.

En la Fig. 35 a, se muestra un aspecto del sitio, en la comunidad Frailejonal-pajonal en el cual se efectuaron las mediciones de la conductancia y de la transpiración así como de los factores climáticos en esta comunidad. Al fondo se aprecia el Bosque Alto-andino.

En la Fig. 36, que muestra las marchas de la conductancia, de la transpiración y de la radiación global, se puede observar la notable correlación entre la conductancia y la transpiración, la cual alcanzó el valor de r=0.8545 (correlación simple de Pearson, (Anexos) Tabla 8. También, por el envés, la radiación presentó relativamente alta correlación, tanto con la conductancia (r=0.7303) como con la transpiración (r=0.8200). Las correlaciones parciales positivas entre la conductancia vs. radiación global y la transpiración vs. radiación global resultaron relativamente altas: (r=) para la conductancia r=0.2846 y para la transpiración r=0.4223.

4.2.2 Páramo-rocoso. PREGH(E). Tanto en las mediciones que se efectuaron durante la primera época seca, del año de 1995, como en las que se

Fig. 35. *Espeletia grandiflora* (a) Comunidad Frailejonal-pajonal, hacia el fondo relicto del Bosque Alto-andino que cubre la ladera protegida de los vientos predominantes que soplan en dirección SE-NO. (b) Planta de *Espeletia grandiflora* en floración en la comunidad Páramo-rocoso. (Foto L.E. Mora-O.)

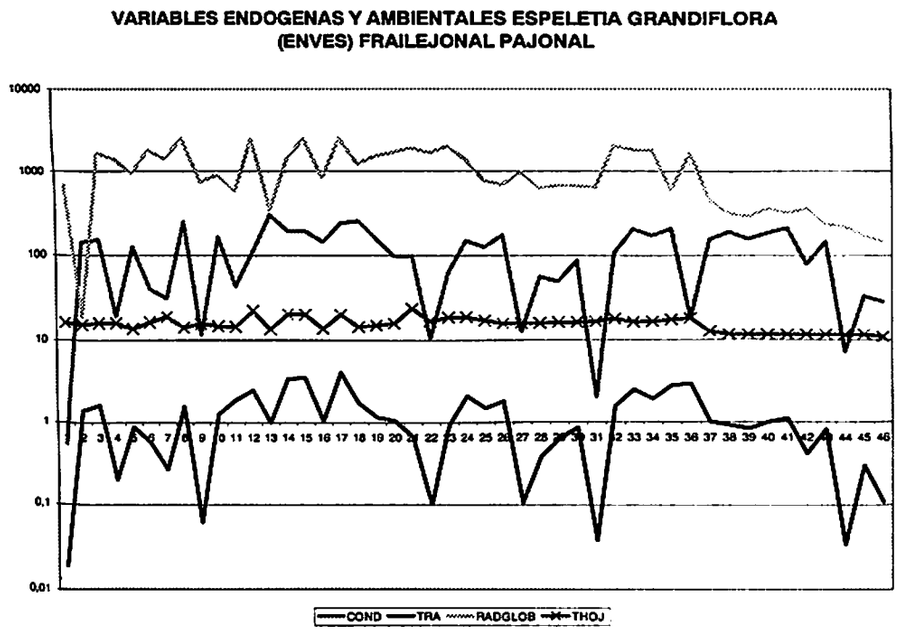


Fig. 36. *Espeletia grandiflora.* Marchas de la conductancia y de la transpiración por el envés vs. radiación global, en los días en que se efectuaron las mediciones en la comunidad Frailejonal-pajonal. Correlaciones simples (Pearson): conductancia vs transpiración =(0.8545); conductancia vs Radiación global =(0.7303); transpiración vs radiación global =(0.8200). Temperatura de la hoja.

hicieron en el Páramo rocoso, el 13 de agosto de 1994, por el envés, las relaciones de las variaciones de la conductancia fueron predominantemente negativas, con respecto a la humedad relativa y al potencial hídrico del suelo. Por la haz, en cambio, predominaron las relaciones positivas para la humedad relativa y negativas para el potencial hídrico del suelo. (Anexos) Fig. 16 a-h.

A veces, la acentuación de estas relaciones coincidió con los bajos porcentajes de la humedad relativa del aire que oscilaron entre el 47% y el 54%. Además, en esa misma fecha, la radiación global presentó baja intensidad y los valores máximos por la haz no sobrepasaron los 2000 umol/seg/m2 (Anexos) Fig. 26 c,d. Por el envés, sólo a las 10.30 a.m. la radiación global alcanzó 2600 mmol/seg/m². Los demás valores no sobrepasaron los 2000 mmol/seg/m².

Como se desprende de la (Anexos) Fig.16 a-h, en el día 13 de agosto, segundo del período seco del año (1994), las oscilaciones del potencial hídrico del suelo, entre -8 y 0, por el envés y -8, -2 por la haz, tendieron a guardar relación inversa con respecto a las variaciones de la conductancia. O sea, entre más reducido el potencial hídrico, mayores las tasas de conductancia. Por otra parte, pareciera que tales oscilaciones estuvieran relacionadas directamente con las variaciones de la humedad relativa del aire; sobre todo, cuando la conductancia se midió por el envés de la hoja. La velocidad del viento por las dos caras, estuvo inversamente relacionada con la tasas de conductancia, particularmente, por el envés. Cuando la velocidad del viento descendió a 0 m/seg. y la humedad relativa al 47%, la conductancia, por el envés, descendió a 0 mmol/aseg/m2, mientras que la transpiración se mantuvo elevada y alcanzó la tasa de 4.4 mmol/seg/m². Fig. 37 b.

Aún bien avanzada la segunda época de transición del año, hacia el período de lluvias, el 29 de septiembre de 1994, se registraron bajos valores

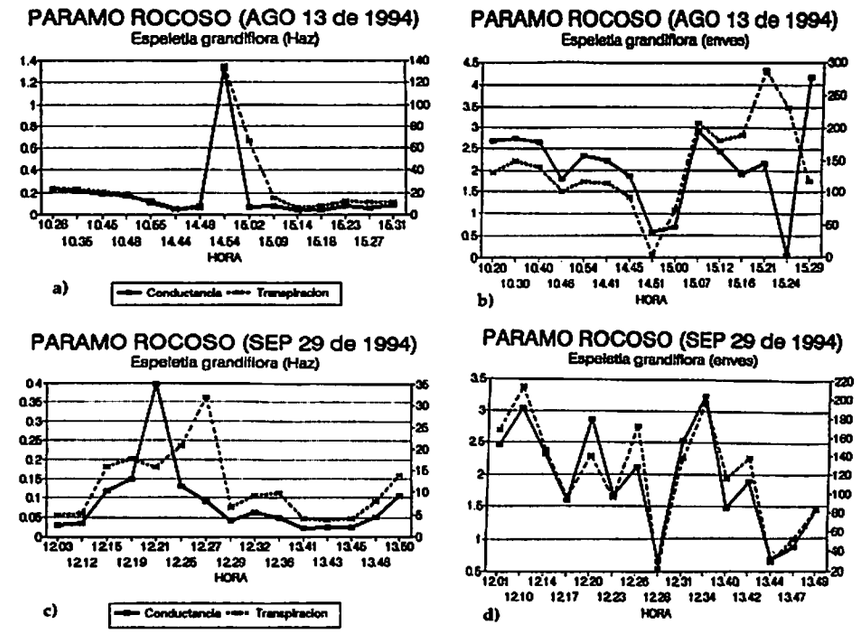


Fig. 37. *Espeletia grandiflora.* (a-d) Marchas de la conductancia y de la transpiración en un día del segundo período seco (Agosto 13, 1994) y en un día del segundo período de transición (Septiembre 29, 1994), en la comunidad Páramo-rocoso.

de la humedad relativa, alrededor del 44%, (Anexos) Fig. 17 a,b. Probablemente, de ello dependió que la relación de la conductancia con la humedad relativa, fuera unas veces directa y otras veces inversa, por el envés (Anexos) Fig. 27 a,b. (Lo mismo ocurrió con la intensidad del viento cuya velocidad se mantuvo en niveles bajos entre 0 y 2 m/seg. (Anexos) Fig. 17 e,f.

En la primera época seca del año, el comportamiento de los factores climáticos indujo un comportamiento de la conductancia foliar en *Espeletia grandiflora* completamente diferente al de las épocas de lluvia, en cuanto que se redujo fuertemente el número de oscilaciones. Podría decirse que tanto los factores climáticos como la conductancia y la transpiración tuvieron marchas diarias más monótonas, Fig. 38 a,b. El 17 de enero de 1995, la conductancia se mantuvo directamente relacionada con la humedad relativa e inversamente con la radiación global por la haz; es decir, de acuerdo con los modelos de correlaciones parciales para el Páramo rocoso, por la haz y el envés y, en consonancia con lo que se observa en (Anexos), Fig. 18 a,b.

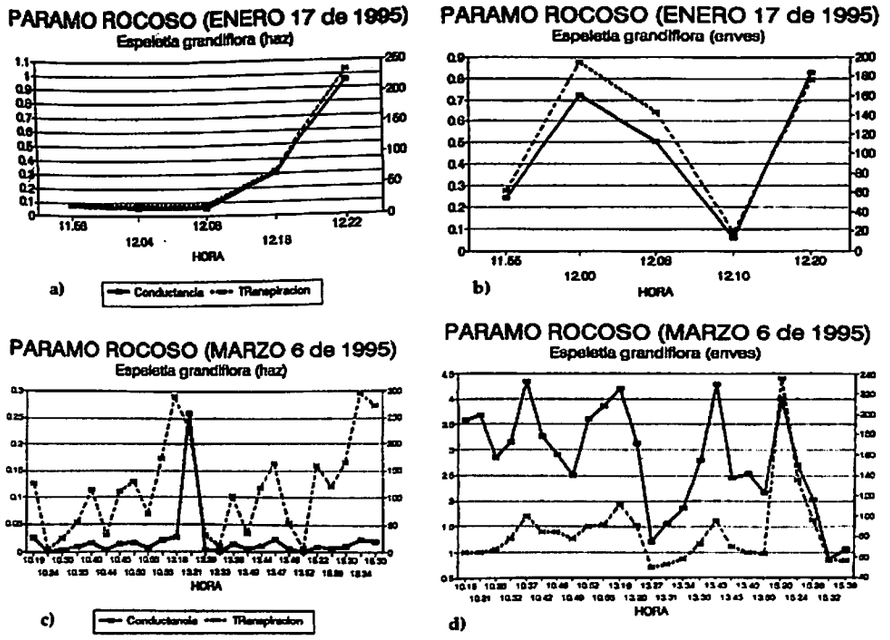


Fig. 38. *Espeletia grandiflora.* (a-d) Marchas de la conductancia y de la transpiración en un día del primer período seco (Enero 17, 1995) y en un día del primer período de transición (Marzo 6, 1995) en la comunidad Páramo-rocoso.

Sin embargo, durante la época seca, la conductancia estuvo tanto directa como inversamente relacionada con la radiación global, por el envés. El potencial hídrico del suelo, como ya se vio, para el caso de *Pentacalia vaccinioides*, alcanzó los valores más bajos. En el caso de *Espeletia grandiflora*, osciló entre -43 y -37 centibares. Sin embargo, cabe destacar que cuando la conductancia, en esta especie alcanzó, por el envés, el valor más alto, es decir 160 mmol/m2/seg., el potencial hídrico del suelo registró el valor de -38.5 centibares en el substrato del Páramo-rocoso. (Anexos) Fig. 18 e.f.

Situación explicable, de acuerdo con la hipótesis que se plantea en este estudio, en razón de las reservas de agua que mantienen las plantas de *Espeletia* almacenadas en los tejidos que conforman la médula del tronco. Hipótesis cuya validez se demuestra más adelante, a manera de una de las conclusiones relevantes de este estudio.

Esto mismo, conduce a que la conductancia y la transpiración foliar de las plantas de *Espeletia grandiflora* sean mas susceptibles a los cambios

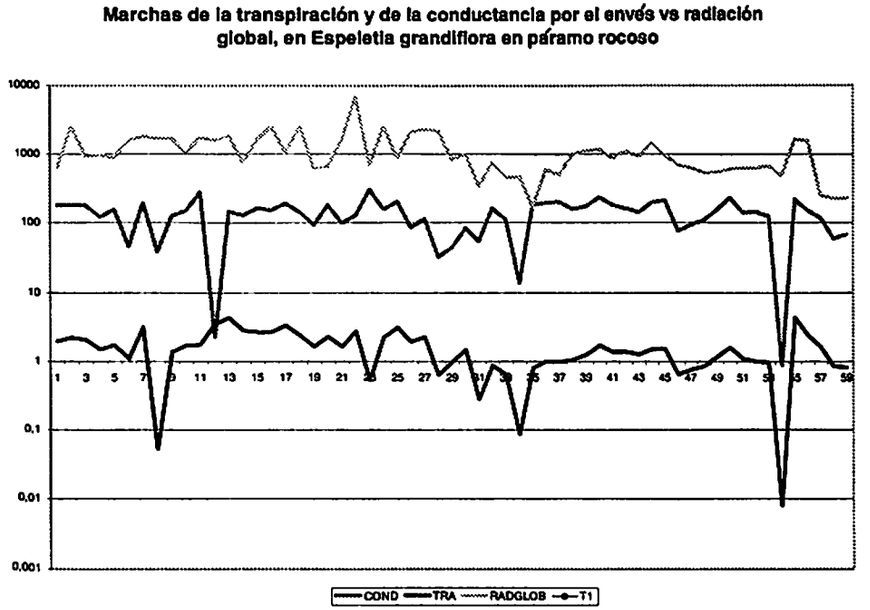


Fig. 39. *Espeletia grandiflora.* Marchas de la conductancia y la transpiración, por el envés vs. radiación global en los días en que se efectuaron los estudios y mediciones en la comunidad Páramo-rocoso. Correlaciones simples (Pearson): Conductancia vs transpiración =(0.8705); Conductancia vs Radiación global =(0.7047); Transpiración vs Radiación global =(0.8070).

repentinos de los factores climáticos, tales como la radiación global, la humedad relativa y la velocidad de los vientos, unas veces transportadores del aire húmedo y otras veces de aire mas seco. Por la misma razón, no es sorprendente que en la comunidad Páramo-rocoso, junto a poblaciones de individuos de *Espeletia grandiflora*, almacenadores de agua en la médula del tronco, convivan plantas de *Puya goudotiana* con reservas de agua almacenadas en las hojas, Fig. 40, de aspecto crasifolio.

El comportamiento de la conductancia vs. factores climáticos, por la haz, difirió notablemente del comportamiento por el envés; lo cual es coherente con el carácter hipostomático de las hojas de *Espeletia grandiflora*. No obstante, en esa fecha (17 de enero de 1995) de la primera época seca del año, la conductancia por la haz alcanzó valores por encima de los 200 mmol/m2/seg. Las variaciones de la conductancia estuvieron directamente relacionadas con las de la humedad relativa e inversamente con las de la radiación global. Con las variaciones del potencial hídrico del suelo la relación fue también directa, mientras que con respecto al viento, la relación fue inversa por el envés y directa por la haz. (Anexos) Fig.18 g,h.

El día 6 de marzo de 1995, cuando volvieron las lluvias, se efectuaron nuevamente mediciones en la comunidad Páramo rocoso. El comportamiento de la conductancia vs. factores ecoclimáticos se caracterizó, otra vez, por las oscilaciones frecuentes por el envés y pronunciadas por la haz. Por la haz osciló entre 0 y 260 mmol/m^2/seg. Por el envés, las oscilaciones no fueron tan acentuadas pero frecuentes, en contraste con la transpiración que osciló también fuertemente por esta cara foliar. (Anexos) Fig. 19 c-d.

A diferencia de la época seca, en el siguiente período de iniciación de lluvias, el 6 de marzo de 1995, unas veces la conductancia estuvo directa-y otras veces, inversamente relacionada con la humedad relativa que osciló entre el 66% y el 73%. Cada vez que se produjeron descensos de la humedad relativa se incrementó la transpiración, por el envés, hasta alcanzar valores de 4.5 mmol/m^2/seg. La radiación global guarda estrecha relación inversa con la conductancia, la que alcanzó valores altos, del orden de 220 mmol/m2/seg.; al tiempo que al aumentar el contenido de agua del suelo, disminuyó el potencial hídrico negativo del suelo y alcanzó valores cercanos a -1, centibares. (Anexos) Fig.19 a-h.

Sin embargo, cabe señalar que, en general, la conductancia alcanza valores similares (220 mmol/m^2/seg.), aún cuando el potencial hídrico del suelo registró valores de hasta -42 centibares, el día 17 de enero de 1995; o sea, en la primera época seca del año. Esto indica, una vez más, que en el caso de *Espeletia grandiflora* los factores macroclimáticos que indirectamente influyen sobre las tasas de la conductancia estomática, son la radiación global, la humedad relativa y la velocidad del viento.

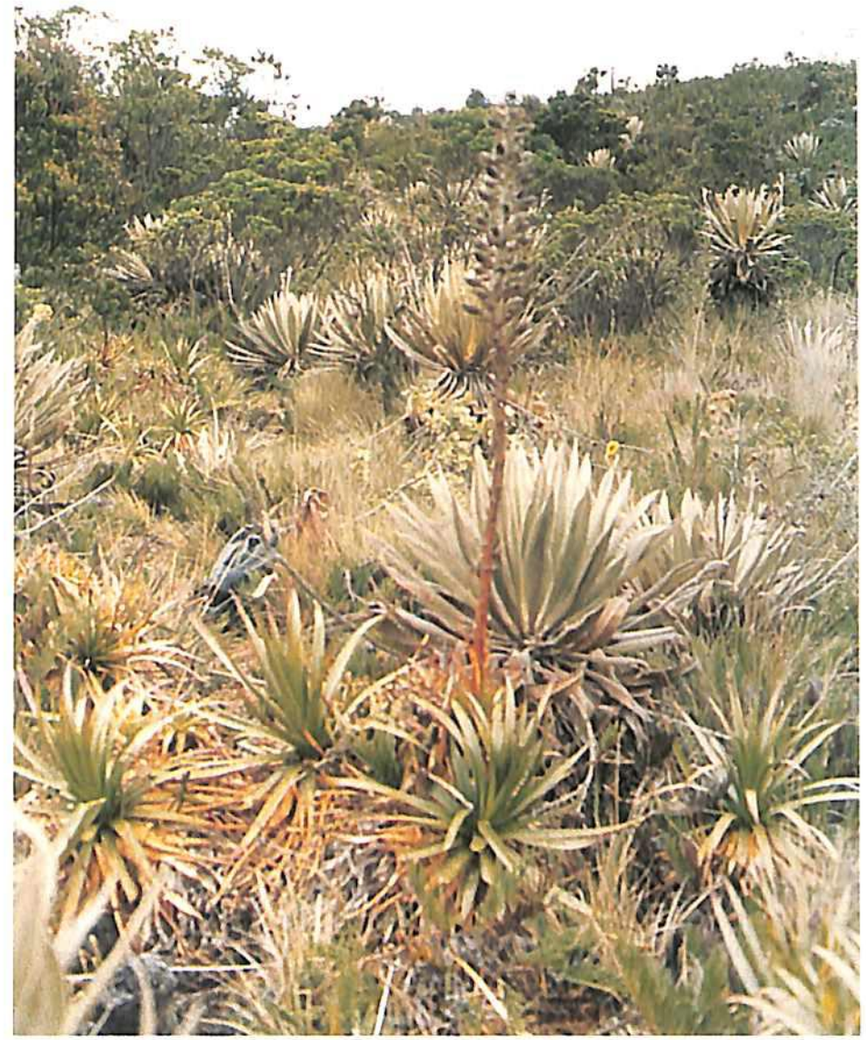


Fig. 40. Páramo de El Granizo, comunidad Páramo-rocoso. Obsérvese la presencia de individuos de *Puya goudotiana, Espeletia grandiflora y Pentacalia vaccinioides*, entre otras especies características de esta comunidad. (Foto L.E. Mora-O).

Pero los factores más estrechamente relacionados, con las variaciones de la conductancia, son los que aquí se denominan factores ecoclimáticos de influencia directa sobre las hojas de las plantas, las variaciones de estos factores son inducidos, a la vez, por los factores macroclimáticos mencionados. Los factores ecoclimáticos inciden, a la vez, sobre la temperatura de la hoja y sobre el potencial hídrico del suelo, indicativo del contenido de agua al interior del mismo. Al segundo nivel de incidencia, pertenecen también la temperatura del suelo y la temperatura ambiente inmediato, la radiación incidente y la velocidad del viento.

La interrelación más directa del potencial hídrico del suelo y de la temperatura de la hoja con las variables fisiológicas dependientes transpiración y conductancia es puesta en evidencia por la mayor magnitud de los coeficientes de correlación parcial y también por la de los coeficientes de correlación de Pearson. De allí también depende el grado de la interrelación de los promedios de las mencionadas variables vs. los promedios de la conductancia y de la transpiración correspondientes a cada especie, cara foliar y comunidad. (Véase Figs. 9-14). Por otra parte, estos mismos factores ecoclimáticos, inciden sobre el potencial hídrico del suelo y la temperatura de la hoja.

Los parámetros ecoclimáticos están también entre sí estrechamente interrelacionados y constituyen lo que en este trabajo se ha denominado como "subconjunto de factores ecoclimáticos".

Estos mismos factores se seleccionaron escalonadamente y luego se configuraron tablas de las correlaciones parciales de la conductancia y/o transpiración vs. subconjunto de variables ecoclimáticas. En el intento de someter a prueba la significación estadística de la influencia sobre la conductancia y la transpiración de las variables cuyos coeficientes resultaron los más elevados, se elaboraron regresiones lineales en las cuales, se incluiría una de tales variables, con el objeto de apreciar el grado de incidencia sobre la conductancia y la transpiración, en una u otra especie, cara foliar y comunidad.

Si se analiza el comportamiento de la conductancia por la haz, se puede ver que cuando la humedad relativa alcanzó valores que oscilaban entre el 76% y el 66%, la conductancia se acercaba a valores inferiores de 30 mmol/m2/seg. Solamente cuando se presentó un descenso y se alcanzó el 60% de humedad relativa, la conductancia subió 260 mmol/m2/seg., independientemente del descenso de la radiación global, con la cual se puede decir que se presentó una relación inversa, por su efecto sobre la temperatura de la hoja. (Anexos) Fig.18 a-h.

Esto por cuanto la pubescencia densa de las hojas de *Espeletia grandiflora*, por ambas caras foliares, modula la reflexión y la penetración

de las ondas lumínicas de alta energía al mesofilo foliar. Cabe destacar que mediante la reflexión hacia la atmósfera se evita el deterioro del sistema fotosintetizador y, además, se impide la fotoinhibición, según la hipótesis formulada por Lang & Schindler (1994) y los resultados obtenidos en este trabajo que se discuten más adelante. (Véase Fig. 60 a,b).

La marcha de la conductancia, en un día de la primera época de iniciación de las lluvias, el 6 de marzo de 1995, tampoco presentó relación alguna con el potencial hídrico del suelo. Cuando los valores de éste eran bastante bajos, la conductancia presentó valores altos, unas veces y, valores bajos, otras veces. (Anexos) Fig.19 a-h. El comportamiento de la transpiración, en general, indica que, por otro lado, en la no-correlación de la transpiración con la conductancia, Fig. 38 c, por la haz, desempeñó papel importante la variación de la velocidad del viento, en cuanto produjo descensos momentáneos de la humedad relativa que incidieron solamente en el aumento de la transpiración. Lo mismo parece haber ocurrido ese mismo día por el envés, por cuanto a pesar de los altos niveles de la humedad relativa (entre 76% y 60%), se presentaron aumentos de la transpiración. (Anexos) Fig. 19 a-h.

Sin embargo, predominó la relación positiva entre la transpiración y la conductancia en general, en el Páramo-rocoso, tanto por la haz como por el envés, como se observa en la Fig. 36 a-d y 37 a-d. Una de las excepciones se presentó el 13 de agosto de 1994, en las horas de la tarde, a las 15.24, Fig. 36 b, cuando la conductancia descendió a 0 y la transpiración ascendió hasta 4.25 mmol/m²/seg. por el envés. Tal comportamiento puede explicarse por la coincidencia del descenso brusco de la humedad relativa al 47% desde el 53%, con el descenso a 0 metros de la velocidad del viento, con la reducción del potencial hídrico del suelo a -3.5 centibares y con el mantenimiento de la temperatura de la hoja por encima de los 16°C. (Anexos) Fig.16 a-h y (Anexos) Fig. 20 e-f.

El 29 de septiembre de 1994, la tasa de transpiración por la haz, a las 12.27 a.m., alcanzó 0.35 mmol/m2/seg., mientras la conductancia descendió a 10 mmol/m²/seg. Fig. 37 a. El aumento de la tasa de transpiración coincide con el ascenso de la velocidad del viento de 0 a 0.8 m/seg. (Anexos) Fig. 27 a-f, y la humedad relativa del aire desciende de 45% a 38%. Cabe destacar que en este día la humedad relativa se mantuvo en niveles inferiores al 45%, mientras la radiación global osciló entre 600 y 2600 mmol/seg/m2, (Anexos) Fig. 27 c,d. La temperatura de la hoja se mantuvo por encima de 17°C, (Anexos= Fig. 19 c-d. El 17 de enero de 1995, se caracterizó por las relativamente bajas temperaturas del ambiente y de la hoja. Las primeras no sobrepasaron los 13.6°C y la de la hoja osciló entre 10.5 y 12.5°C, (Anexos) Fig. 20 e-f.

La conductancia, resultó, el día 17 de enero de 1995, directamente relacionada con la transpiración, tanto por la haz como por el envés, Fig. 37

a,b y la conductancia y la transpiración, por el envés foliar, mostraron la tendencia a mantener relación directa con la humedad relativa, (Anexos) Fig.18 a, al contrario de lo sucedido por la haz, cuando la relación fue negativa, (Anexos) Fig. 28 b. Esta misma relación se presentó entre las dos variables fisiológicas y el potencial hídrico del suelo, particularmente, por el envés. (Anexos) Fig. 18 e,f.

En la primera época de iniciación de las lluvias del año, la humedad relativa del aire, la temperatura del suelo y la velocidad del viento, por el envés, presentaron la tendencia a variar a la inversa, mientras la radiación global a veces fue positiva y otras negativa, por el envés. Por la haz la conductancia se mantuvo en niveles muy bajos y solo a las 13.21 p.m. del día 6 de marzo de 1995, ascendió a 260 mmol/m²/seg., mientras la humedad relativa era de 60%, la tensión de agua del suelo -1 centibares y la velocidad del viento 1.6 m/seg. (Anexos) Fig. 19 a-h.

En los (Anexos) Tablas 15 a,b, aparecen las correlaciones parciales de la conductancia vs. la humedad relativa, vs. la radiación global, vs. la radiación incidente y vs. la temperatura de la hoja, entre otras. Las relaciones entre estos parámetros climáticos y la conductancia resultaron así: coincidentes, por la haz y el envés, para la temperatura de la hoja y humedad relativa y opuestas para la radiación global y la radiación incidente.

En la (Anexos) Tabla 16 a,b presenta las correlaciones parciales de la transpiración vs. los parámetros climáticos, que acaban de mencionarse. Como puede observarse las relaciones entre estos parámetros y la transpiración resultaron opuestas, por la haz y por el envés foliar.

En las Tablas de los Anexos 15 a,b y 16 a,b de las correlaciones parciales de la conductancia y de la transpiración vs. el conjunto de todas las variables ambientales, únicamente en la comunidad Páramo rocoso, por la haz foliar, el coeficiente de la correlación parcial de la variable independiente potencial hídrico del suelo resultó negativo.

En la Fig. 39, se muestran las marchas diarias, correspondientes a los días en que se llevó a cabo el estudio de la conductancia, de la transpiración, por el envés y de la radiación global. La correlación parcial por el envés, de la transpiración vs radiación global (r=02874) resultó mayor que la correlación de la conductancia por el envés, vs. radiación global (=0.1412). La correlación conductancia vs. transpiración tampoco fue elevada (r=0.5409), (Anexos) Tablas 15 a,b; 16 a,b.

4.2.3 Vegetación de Turbera.- TEGH(E). El substrato de la comunidad Vegetación de Turbera se caracteriza por el alto contenido de agua y los consiguientes bajos niveles de la tensión o potencial hídrico. Solamente en

la primera época seca del año descendió del nivel de -4 centibares. Predominó la condición de saturación de agua del suelo, con valores iguales o muy cercanos a 0 centibares del potencial hídrico del substrato.

En la segunda época de iniciación del período de lluvias del año se realizaron mediciones en el campo, el 22 de septiembre de 1994. Entre los resultados se obtuvo que la conductancia varió, inversamente, en relación con la humedad relativa; tanto por la haz como por el envés. Por la haz, en algunos casos, se presentaron excepciones a esta regla. Por otra parte, la radiación global también estuvo inversamente relacionada con la conductancia y la transpiración y, como fue lo común, en las épocas de transición, tanto por la haz como por el envés, se presentaron fuertes oscilaciones, de las tasas de la conductancia y de la transpiración, Fig. 41 a,b y Fig. 3 a-f.

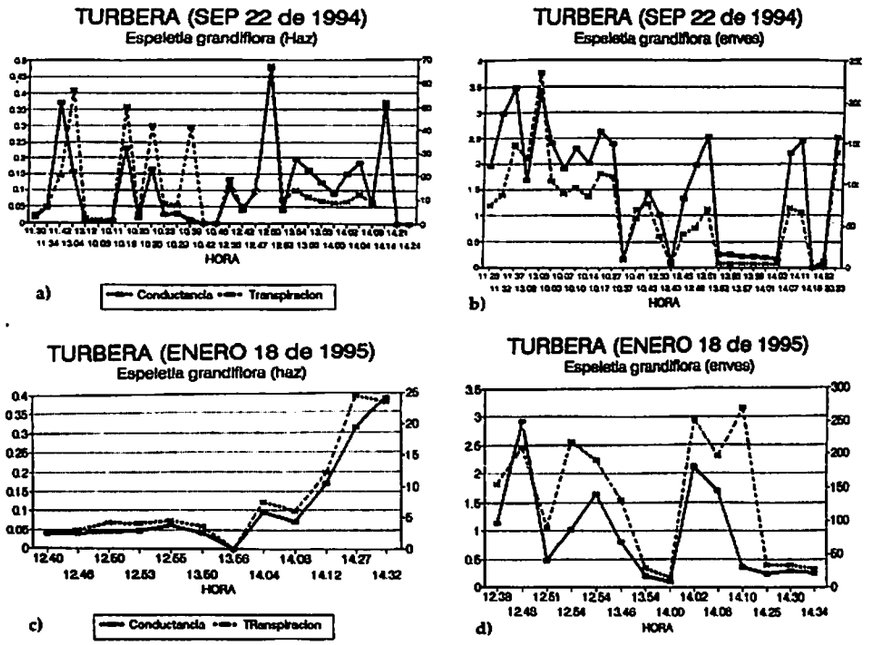


Fig. 41. *Espeletia grandiflora.* (a-d) Marchas de la conductancia y de la transpiración, en días del segundo período de transición (Septiembre 22, 1994), del primer período seco del año (Enero 18, 1995) y del primer período de transición (Marzo 13, 1995), en la comunidad Vegetación de Turbera.

En los momentos de mayor descenso de la humedad relativa, 20%, las transpiración alcanzó valores superiores a 3.5 mmol/m2/seg. por el envés; pero cuando la humedad relativa alcanzó valores superiores a 75%, tanto para la conductancia como para la transpiración se obtuvieron valores muy bajos, cercanos a 0. Pero, nuevamente, el factor velocidad del viento, influyó para el descenso momentáneo de la humedad relativa y el consiguiente incremento de la transpiración Fig.10 a-f.

En la primera época seca del año, ni la marcha diaria de la conductancia ni de la transpiración por el envés, presentaron la monotonía característica para esta época del año. Por el contrario, en las horas del medio día, la transpiración y la conductancia, presentaron valores que respectivamente oscilaron entre 0.05 y 0.4 mmol/m2/seg., y entre 0 y 2.5 mmol/seg/m2, Fig. 41 c,d. Por otra parte, la conductancia y la transpiración variaron inversamente con respecto a la humedad relativa y a la radiación global, tanto por la haz como por el envés. El día 18 de enero de 1995, cuando se realizaron las mediciones, se caracterizó por la alta radiación global a lo largo de todo el día, la cual osciló, entre 2200 y 1900 umol/m2/seg. por la haz y por el envés, (Anexos) Fig. 10 c,d.

En ese mismo día, 18 de enero de 1995, la elevada radiación global influyó para el descenso de los porcentajes de la humedad relativa, los cuales oscilaron entre el 44.5% y 39.5%, por el envés y entre 42% y 38% por la haz. La alta radiación global, junto con el viento influyeron en las oscilaciones momentáneas. Una vez más, el potencial hídrico del suelo, no tuvo incidencia sobre el comportamiento de la conductancia y de la transpiración momentáneas. Por el contrario, la conductancia presentó altas tasas de hasta 250 mmol/m^2/seg. cuando el potencial hídrico alcanzó -4 centibares. Cuando las tasas de la conductancia fueron de 180 mmol/m^2/seg. el potencial hídrico ascendió a 2 centibares, Fig. 3 e,f. Por otra parte, la transpiración ascendió a 2.8 mmol/m^2/seg., cuando el potencial hídrico del suelo alcanzó el nivel de -4 centibares. Sin embargo, en otros momentos, cuando el potencial hídrico fue de -2 centibares, la transpiración alcanzó la tasa de 3 umol/m^2/seg. Fig. 41 a y (Anexos) Fig. 10 e,f.

En la primera época de transición, el día 13 de marzo de 1995, cuando se hicieron nuevamente mediciones en el campo, se pudo establecer que tanto la transpiración como la conductancia oscilaron, guardando estrecha correlación, tanto por la haz como por el envés, Fig. 42 a,b. Pero nuevamente la conductancia volvió a variar, unas veces guardando relación directa y otras veces inversa con respecto a la humedad relativa, (Anexos) Fig. 22 a,b, o sea, en coincidencia con lo ocurrido en otras épocas de transición hacia el primer período de lluvias del año.

También la radiación global varió inversamente con relación a la conductancia y la transpiración tanto por la haz como por el envés, aunque

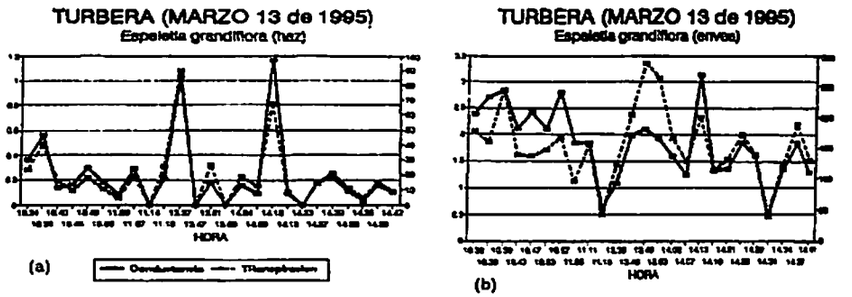


Fig. 42. *Espeletia grandiflora.* (a-b) Marcha de la conductancia y de la transpiración, en un día del primer período de transición (Marzo 13, 1995) en la comunidad Vegetación de Turbera.

a veces, esta relación se invirtió, (Anexos) Fig. 22 c,d. La velocidad del viento varió de manera inversa. Probablemente, el viento, mientras esto ocurría, movilizaba masas de aire cargado de humedad, ya que la transpiración se intensificaba, cuando la velocidad del viento disminuía. El potencial hídrico del suelo siempre se mantuvo a lo largo de todo el día en el punto de saturación, por lo cual en la figura no aparece la gráfica correspondiente a este parámetro, (Anexos) Fig. 31. Las temperaturas mas altas de la hoja se midieron, tanto por la haz como por el envés, el 18 de enero día de la primera época seca del año, en la comunidad Turbera. (Anexos) Fig. 23.

En la Fig. 43 a,b,c, se pueden observar diferentes aspectos de la comunidad Vegetación de Turbera, en otros páramos cercanos al Páramo de "El Granizo"; tales como: Páramo de Chisacá (a), Páramo de Sumapaz (b), y Páramo de El Verjón (c). La saturación hídrica del suelo durante la mayor parte del año es característica general, al igual que la frecuente presencia de cojines de *Werneria humilis, Oreobolus clefii, Oreobolus goeppingeri, Plantago rigida*, entre otras especies.

A lo largo de los días en que se efectuaron las mediciones, la conductancia y la transpiración, en general, presentaron correlación positiva, tanto por la haz como por el envés, Fig.41. El día 18 de enero de 1995, las tasas de conductancia descendieron por la haz, particularmente, en la mañana, a niveles muy bajos, en presencia de la alta radiación global de 2000 a 2400 mmol/seg/m^2 y de baja humedad relativa, de la atmósfera; especialmente, en las horas del medio día, cuando osciló entre 36% y 38%, (Anexos) Fig. 3-d.

En ese mismo día, el 18 de enero, el potencial hídrico del suelo, no obstante tratarse de un día de la primera época seca del año, presentó en

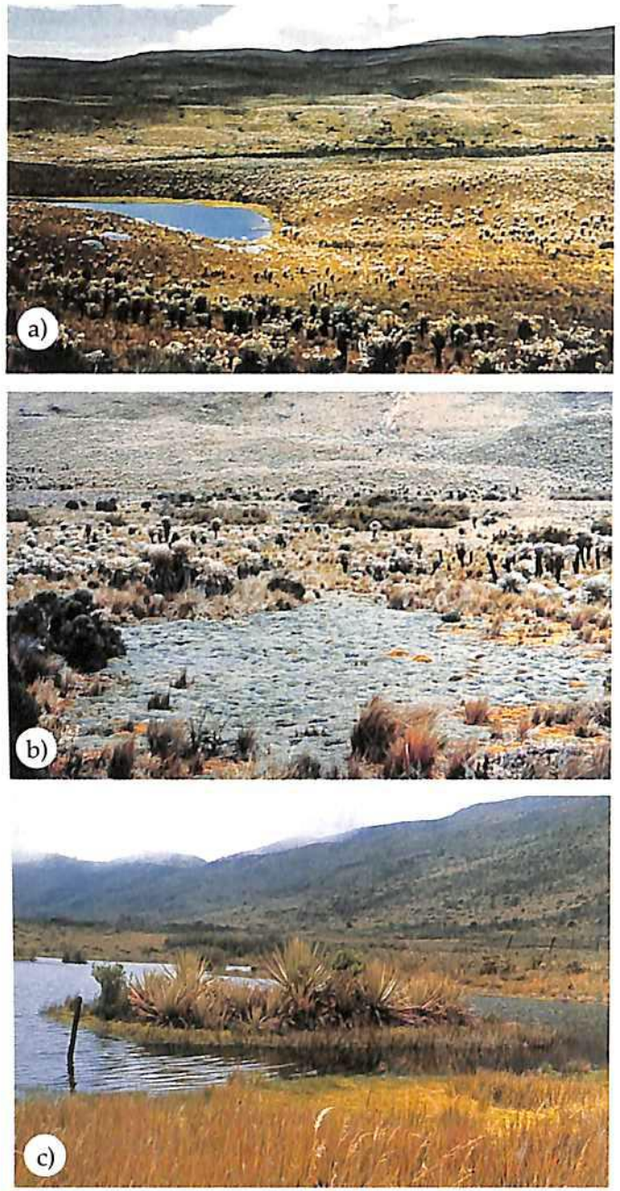


Fig. 43. Comunidades "Vegetación de Turbera", localizadas en Páramos cercanos al Páramo de El Granizo, (a) Páramo de Chisacá, (b) Páramo de Sumapaz, (c) Páramo de El Verjón. (Fotos L.E. Mora-O)

algunos momentos, valores relativamente cercanos al punto de saturación hídrica del suelo que oscilaron entre -4 y -2.4 centibares, (Anexos) Fig.10e-f. En concordancia con la elevada radiación global, de ese mismo día, tanto la temperatura del ambiente como de la hoja presentaron valores relativamente altos, cuando se hicieron mediciones por el envés y por la haz, que oscilaron entre 22°C y 16.5°C, y entre 17°C y 23°C respectivamente, (Anexos) Fig. 23c,d, por el envés y entre 18°C a 16°C y 23°C por la haz.

Unicamente, se presentó una incongruencia entre el comportamiento de la conductancia y el de la transpiración en los días en que se efectuaron las mediciones en la comunidad Vegetación de Turbera. El desfase ocurrió en la primera época seca del año de 1995, el día 18 de enero, a las 14.10, cuando la conductancia alcanzó valores de 25 mmol/seg/m² y la transpiración mas de 3.0 mmol/seg/m2, por el envés, Fig. 41 a,d. Este desfase coincidió con un ligero aumento de la humedad relativa de 40% a 42%, en un día de por sí caracterizado por la baja humedad atmosférica. Simultáneamente,

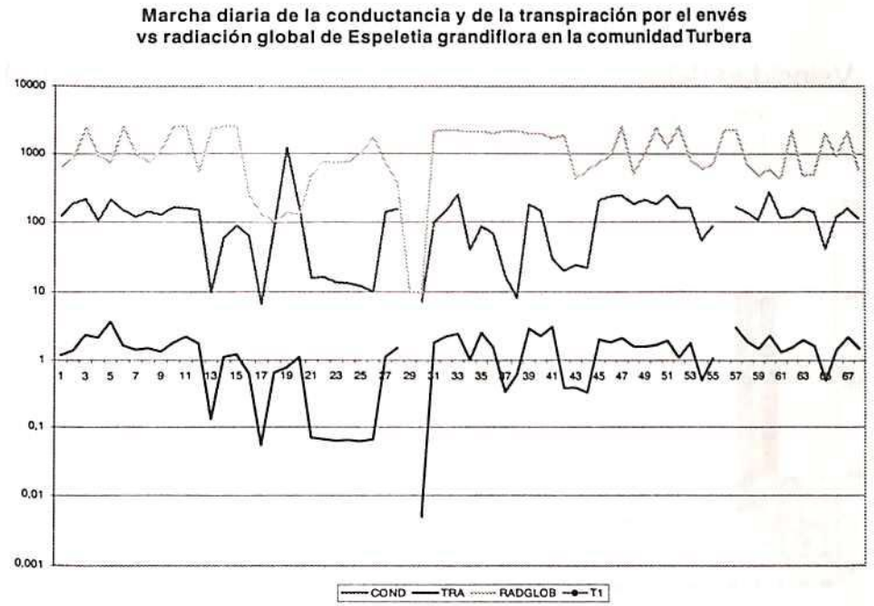


Fig. 44 a. *Espeletia grandiflora*. Marchas de la conductancia y de la transpiración vs. marcha de la radiación global, por el envés en los días en que se efectuaron las mediciones, en la comunidad Vegetación de Turbera. Correlaciones simples (Pearson): conductancia vs transpiración =(0.7634); conductancia vs radiación global =(0.4594); transpiración vs radiación global =(0.5568).

el potencial hídrico del suelo pasó de -4 a -3 centibares, mientras la radiación global se mantuvo en niveles elevados, al igual de lo que ocurriera en toda la mañana de ese día y osciló entre 2200 y 1900 mmol/seg/m². (Anexos) Fig. 10 a-f. Por lo demás las coincidencias predominaron sobre las incongruencias a lo largo de toda la marcha en los días en los que se llevó a cabo el estudio de campo en la comunidad Vegetación de Turbera, Fig. 44 a,b. Viento 4 m/seg. al medio día, coincidió Radiación global 2500, Humedad relativa 44%, por el envés.

La correlación parcial de la conductancia vs. la transpiración, por el envés foliar, fue de r=0.8258, mientras que la correlación parcial conductancia vs. Radglob y transpiración vs. Radglob fueron, respectivamente, de solamente r=0.0268 y r=0.0725. (Anexos) Tabla 15 b y 16 b.

Las correlaciones parciales de la conductancia, por la haz y por el envés, con respecto a la radiación global y a la velocidad del viento resultaron opuestas, en particular, con respecto a la radiación global. En cambio, coincidieron las correlaciones parcial para la transpiración vs. humedad

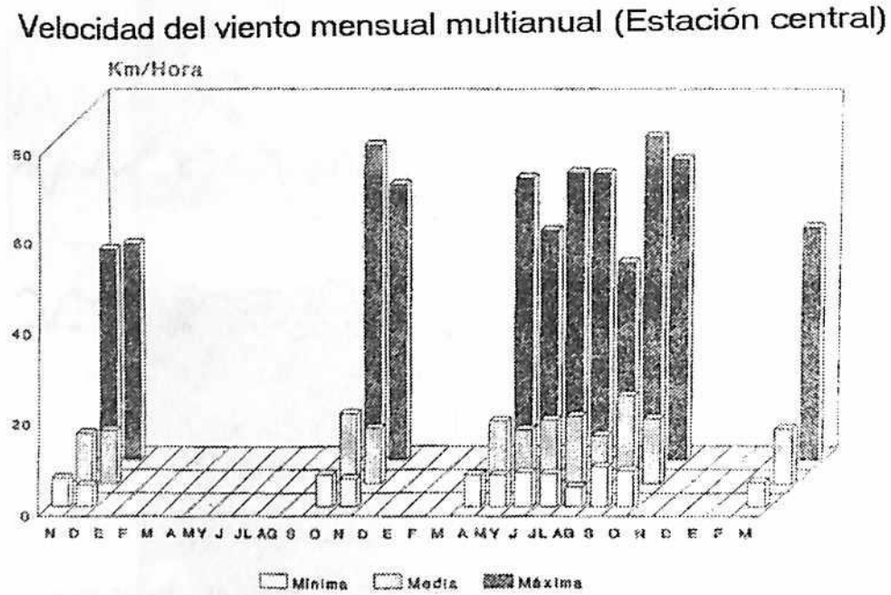


Fig. 44 b. Obsérvese los valores altos de la velocidad del viento en los meses de noviembre y diciembre de 1992, en octubre y noviembre de 1993, julio - octubre 1994 y marzo 1995.

relativa; transpiración vs. temperatura del suelo y transpiración vs. temperatura de la hoja y potencial hídrico del suelo por ambas caras. Llama la atención esta coincidencia si se tiene en cuenta el carácter hipostomático de las hojas de *Espeletia grandiflora*. (Anexos) Tablas 15a,b y 16 a,b. Quizás estos resultados tengan alguna relación con el comportamiento opuesto de la correlación parcial de la conductancia y de la transpiración vs. radiación global, por una y otra cara de la hoja hipostomática de *E.grandiflora*, negativa, por la haz y positiva por el envés.

5. ANÁLISIS DE LA INCIDENCIA DE LOS FACTORES ECOCLIMÁTICOS SOBRE LA CONDUCTANCIA Y LA TRANSPIRACIÓN FOLIARES

Las súbitas y pasajeras variaciones de los valores de las intensidades de los parámetros ecoclimáticos y del potencial hídrico del suelo, características del Páramo, siempre estuvieron acompañadas de variaciones de la conductancia y de la transpiración en cada una de las dos especies estudiadas.

Las variaciones de los valores medidos a lo largo de las marchas diarias de las de cada uno de los parámetros climáticos, se reflejan en los promedios diarios y estos últimos en los promedios de la totalidad de los días durante los cuales se efectuaron las mediciones, en cada una de las tres comunidades. En las Fig.2,Figs.9-14 a,b se representan estos últimos y sus respectivas interrelaciones para la especies, en las respectivas comunidades *Pentacalia vaccinioides* y *Espeletia grandiflora* y con respecto a los factores ecoclimáticos siguientes: radiación incidente, humedad relativa, temperatura de la hoja, temperatura del aire y temperatura del suelo. En las Fig.2 a,b se muestran los mismos promedios, por la haz y por el envés, de la radiación global y en referencia a las dos especies estudiadas.

En las (Anexos) Tablas 13 a,b y 14 a,b, aparecen las correlaciones parciales de, respectivamente, la conductancia, por la haz (Anexos) Tabla 13 a y por el envés (Anexos) Tabla 13 b y de la transpiración, por la haz (Anexos) Tabla 14 a y por el envés (Anexos) Tabla 14 b vs. variables ambientales, correspondientes a la especie *Pentacalia vaccinioides.*

En las (Anexos) Tablas 15 a,b y 16 a,b las correlaciones parciales de la conductancia por la haz (Anexos) Tabla 15a y por el envés (Anexos) Tabla

15 b y de la transpiración por la haz (Anexos) Tabla 16a y por el envés (Anexos) Tabla 16 b vs. variables ambientales correspondientes a la especie *Espeletia grandiflora*, que muestran las relaciones de las variaciones de la conductancia y de la transpiración en cada una de las comunidades, para cada una de las dos especies y caras foliares y con respecto a las variables macroclimáticas humedad relativa, radiación global, temperatura del ambiente, temperatura del suelo y viento. Así mismo se muestra la incidencia sobre la conductancia y transpiración, cuya respectiva información se obtuvo en base a las mediciones efectuadas en cada una de las comunidades y en referencia la haz y al envés de cada una de las especies, *Pentacalia vaccinioides y Espeletia grandiflora* del conjunto de variables climáticas.

En lo que concierne a los promedios totales de los valores de las intensidades de los factores ecoclimáticos se presentaron algunas diferencias, en referencia a cada una de las dos especies en las cuales se estudió el comportamiento de la transpiración y de la conductancia, en cada una de las tres comunidades.

Sin embargo, las diferencias son más notorias cuando los datos se discriminan por comunidades y se comparan los promedios correspondientes a cada una de las tres comunidades y para cada una de las caras foliares de las dos especies.

En la Tabla 3 se presentan para cada una de las dos caras foliares de *Pentacalia vaccinioides* y *Espeletia grandiflora* el promedio de cada uno de los factores ecoclimáticos, obtenido de las mediciones efectuadas en cada una de las tres comunidades, durante el total de los días en que se realizaron los trabajos de campo del presente estudio.

Las fuertes y pasajeras fluctuaciones de la intensidad de los factores ecoclimáticos característicos del ambiente páramo, producen también fuertes y pasajeras o aún momentáneas oscilaciones en la intensidad de la conductancia y de la transpiración. Entre los factores ecoclimáticos que experimentan las oscilaciones más fuertes y frecuentes, se destacan la velocidad del viento, la radiación incidente, la temperatura del aire, la humedad relativa, y la temperatura de la hoja.

Las oscilaciones de estas últimas cuatro variables coinciden y resultan de las variaciones de la radiación global, factor crucial en la configuración del complejo sistema de variables, entre si fuertemente interrelacionadas que origina el ecoclima del hábitat de las plantas de una u otra de las especies en estudio.

A diferencia de lo que sucede en los páramos de los Andes Centrales secos o en La Puna, de Bolivia y Perú en donde predomina la elevada y

estable radiación global, sobre todo hacia la vertiente occidental, en los páramos de los Andes húmedos de Colombia, las masas de neblina o nubes cargadas de humedad, permanecen suspensas sobre todo en los Bosques de neblina y en los diferentes niveles altitudinales del páramo, ya que para colocarlas, por encima de los niveles más altos de las montañas, como sucede en los Andes Centrales, el impulso generado por las corrientes convectivas, menor que en los Andes centrales, por lo general, no es suficiente. Salvo en los días de intensa insolación de las épocas secas del año.

De allí que permanezcan durante períodos largos del día, suspensas en diferentes niveles altitudinales, particularmente en el páramo, donde impiden la estabilidad de la intensidad del brillo solar o radiación global. Sólo cuando los Vientos horizontales o Alisios predominantes del SE o del NE, o corrientes de viento verticales pasajeras, sobre todo en la época de calmas ecuatoriales, despejan momentáneamente el firmamento, logran despeje momentáneos y vuelve a brillar el sol, durante períodos del día de duración variable y limitada. Mas cortos en las épocas húmedas y de duración mas larga, en las épocas secas del año. Fig. 44 b.

Tal comportamiento de la radiación global incide de manera diversa sobre los parámetros macro-y ecoclimáticos y, en especial, sobre la temperatura del suelo, la temperatura de la hoja en el factor potencial hídrico del suelo, de especial significancia en la regulación de la conductancia y de la transpiración de las especies de plantas objeto de este estudio.

Por lo mismo, tanto la frecuencia como la intensidad de las fluctuaciones de los factores ambientales, particularmente, los ya mencionados, están estrechamente correlacionadas. Las fluctuaciones de la radiación global dependen de la mayor o menor nubosidad, a la vez, dependiente de la carga de humedad trasportada por los vientos predominantes y por las corrientes convectivas ascendentes de aire cargado de humedad, entre otros factores macroclimáticos. Períodos diurnos prolongados con cielo completamente despejado, ocurren, por lo mismo, muy raras veces en las altas montañas tropicales húmedas de Colombia, a diferencia de lo que sucede en las cimas elevadas de las altas montañas de los Andes secos del Ecuador, Perú y Bolivia con tasas elevadas y estables, a lo largo del día, de radiación solar.

En cuanto a la temperatura del aire, cabe destacar nuevamente que al menos en el caso de las dos especies estudiadas, en la mayoría de las veces, se mantuvo por debajo de la temperatura de las hojas. La temperatura del suelo y el potencial hídrico del mismo resultan, ligeramente menos inestables que la temperatura de la hoja.

Pero todos los factores ecoclimáticos mencionados, con mayor o menor intensidad, según las condiciones macro-y ecoclimáticas predominantes, ejer-

cen, aunque no siempre, directa o indirectamente incidencia sobre el comportamiento de la conductancia y de la transpiración. Así lo demuestran los coeficientes de las correlaciones parciales de la conductancia y de la transpiración vs. las variables ecoclimáticas en referencia a las dos especies, por ambas caras foliares. (Anexos) Tablas 13 a-16 b. En algunos casos sin embargo, puede suceder que los factores macroclimáticos ejerzan fuerte influencia directa sobre la temperatura de la hoja o del suelo. Sin embargo, por lo general, la red compleja de interinfluencias de los factores climáticos sobre las variables fisiológicas podría, a groso modo, resumirse así:

La radiación incidente está estrechamente interrelacionada con la radiación global, pero influye, a la vez, sobre la temperatura de la hoja en la cual se efectúen las mediciones de la conductancia y de la transpiración. Por otra parte, de las fluctuaciones de la intensidad de la radiación global dependen las fluctuaciones de la humedad relativa, de la temperatura del ambiente, de la temperatura de la hoja, de la temperatura del suelo y de modo particular, las variaciones momentáneas del potencial hídrico de las capas del suelo, más próximas a la supereficie.

Por lo mismo, en general, los aumentos de las intensidades de la radiación global que intermitentemente se presentan en los páramos producen incrementos o descensos de las intensidades de las variables ecoclimáticas, potencial hídrico del suelo, radiación incidente, temperatura del ambiente, temperatura de las superficies foliares y temperatura del suelo. Pero, por otro lado, las intensificaciones de la radiación global implican, por lo general, descensos de la humedad relativa del aire; mientras que las caídas y aún ligeros atenuamientos producen efectos inversos (Figs. 22,29 y 32).

5.1 ANÁLISIS DE LAS VARIACIONES DE LA CONDUCTANCIA Y LA TRANSPIRACIÓN POR LA HAZ Y POR EL ENVÉS FOLIAR DE LAS DOS ESPECIES, EN CADA COMUNIDAD VS. FACTORES AMBIENTALES.

A continuación se analiza para cada una de las dos especies estudiadas las respuestas de la conductancia y transpiración foliar, por la haz y por el envés de la hoja, de *Pentacalia vaccinioides* y de la *Espeletia grandiflora*, en cada una de las tres comunidades, a las fluctuaciones de cada uno de los factores ecoclimáticos de mayor impacto.

El análisis se basa en la comparación de los comportamientos de los coeficientes de las correlaciones parciales de las variables macro-y ecoclimáticas y se complementa con los resultados de las regresiones lineales simples o múltiples de la conductancia y de la transpiración vs. los

factores ecoclimáticos que como uno de los resultados de este estudio, se consideran de mayor impacto en las fluctuaciones de las intensidades de la conductancia y de la transpiración.

También se evalúan, en cada comunidad, comparativamente, las marchas diarias de la conductancia, en los doce días en los cuales se efectuaron las mediciones, por la haz y por el envés, de las hojas de cada una de las especies. Se comparan y luego las interrelaciones entre las variaciones de la conductancia y de la transpiración, con ayuda de las gráficas que acompañan las marchas diarias de la conductancia, por la haz y por el envés, de las hojas de cada una de las dos especies estudiadas, en las tres comunidades.

Finalmente, se muestran y evalúan comparativamente, para la conductancia y la transpiración, las interrelaciones siguientes: entre especie y lado de la hoja; entre especie y mes; entre especie y sitio (comunidad); entre lado de la hoja y mes y entre mes y sitio. Tales interrelaciones se determinaron mediante el procedimiento ANOVA.

5.1.1 Pentacalia vaccinioides

En la comunidad Vegetación de Turbera, las correlaciones parciales, de la conductancia y de la transpiración, por la haz de la hoja vs. los factores ecoclimáticos: potencial hídrico del suelo y temperatura del ambiente, fueron negativas. Por el envés, las correlaciones parciales de la conductancia y de la transpiración vs. temperatura del ambiente y de la hoja, fueron también negativas. Para la transpiración el potencial hídrico presentó correlación parcial negativa, por el envés. Por esta misma cara foliar la correlación parcial conductancia vs. viento presentó coeficiente positivo; también la correlación transpiración vs. velocidad del viento, por el envés, resultó positiva.

Los aumentos de la velocidad del viento contribuyeron a producir niveles relativamente altos en las tasas de la transpiración, por el envés. Otras veces, las tasas de las dos variables dependientes, conductancia y transpiración, descendieron cuando se intensificó la radiación global, descendió la humedad relativa y se intensificó la velocidad del viento, como se desprende de las respectivas marchas diarias de la conductancia vs. radiación global. Véase también Fig. 29, que muestra la marcha diaria de la conductancia a lo largo de los días en los cuales se efectuaron las mediciones vs. radiación global.

En los (Anexos) Tablas 13 a,b; 14 a,b; 15 a,b; 16 a,b; se pueden también consultar las correlaciones parciales de parámetros fisiológicos vs. humedad relativa, radiación global y temperatura del aire de *Pentacalia vaccinioides*, por el envés foliar. En estas Tablas se incluye el conjunto completo de variables macro-y ecoclimáticas. Se añade, finalmente, a título informativo las

correlaciones parciales conductancia vs. transpiración y vice-versa de las variables fisiológicas pero independientemente de las correlaciones parciales de los factores climáticos.

Tales correlaciones parciales explican, entre otros, las diferencias de los promedios de las tasas de intensidad de los factores macro-y ecoclimáticos para cada una de las tres comunidades y la relación de cada factor, positiva o negativa, sobre las tasas de la conductancia y de la transpiración, por la respectiva cara foliar. Figs. 9-14.

El comportamiento de la conductancia y de la transpiración vs. los factores ecoclimáticos fue diferente en las tres comunidades, tanto por la haz, como por el envés de la hoja. Así, mientras en la comunidad Vegetación de Turbera la conductancia y la transpiración vs. humedad relativa variaron en relación directa, por ambos lados de la hoja, en el Frailejonal-pajonal, esto solamente ocurrió para la conductancia vs. humedad relativa, por la haz. Por otra parte, en el Frailejonal-pajonal el comportamiento de la conductancia vs. la humedad relativa, por el envés de la hoja, difirió también notablemente con respecto al del Páramo-rocoso y, en particular, al de la Vegetación de Turbera, donde la relación fue positiva, mientras que en el Frailejoal-pajonal fue negativa. (Véase también Figs. 9-14b; 45 a-46 b).

Con respecto a la transpiración vs. humedad relativa, por el envés, llama la atención la relación negativa, que se presentó en las comunidades Frailejonal-pajonal y el Páramo-rocoso. La razón para ello parecería radicar en que mientras en el Frailejonal-pajonal los descensos de la radiación global estuvieron acompañados de incrementos de la humedad relativa y de simultáneos descensos de las temperaturas de las hojas y del ambiente, en la Vegetación de Turbera los descensos de la radiación global no siempre produjeron incrementos de la humedad relativa. Parecería que esto se debió a los vientos transportadores de aire seco al sitio donde se hicieron las mediciones; y al incremento de la temperatura del aire y de la hoja. (Anexos) Fig. 10 g,h.

Sin embargo, cuando por el contrario, los incrementos de la radiación global en la comunidad Vegetación de Turbera produjeron descensos de la humedad relativa, sorprendentemente, ello no siempre implicó, como era de esperarse, aumentos de la intensidad de la transpiración y de la conductancia. Sin embargo, la ocurrencia de vientos momentáneos fuertes (4 m/seg.), y la disminución del valor negativo del potencial hídrico del suelo indujeron aumentos de la conductancia. (Anexos) Fig. 10 h. La ocurrencia de elevadas temperaturas de la hoja de hasta aproximadamente 19.5°C, pudo también haber contribuido a la producción de este mismo efecto. (Anexos) Fig.11 e-f.

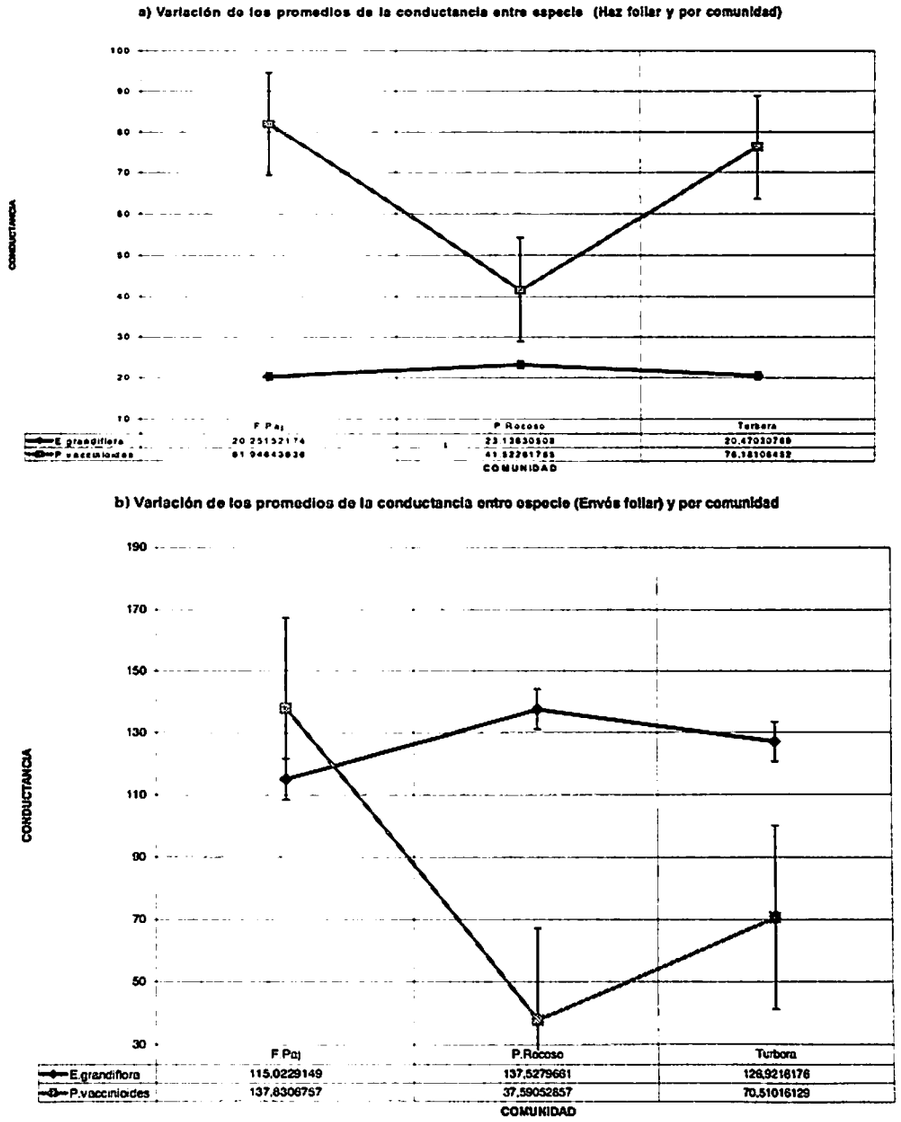
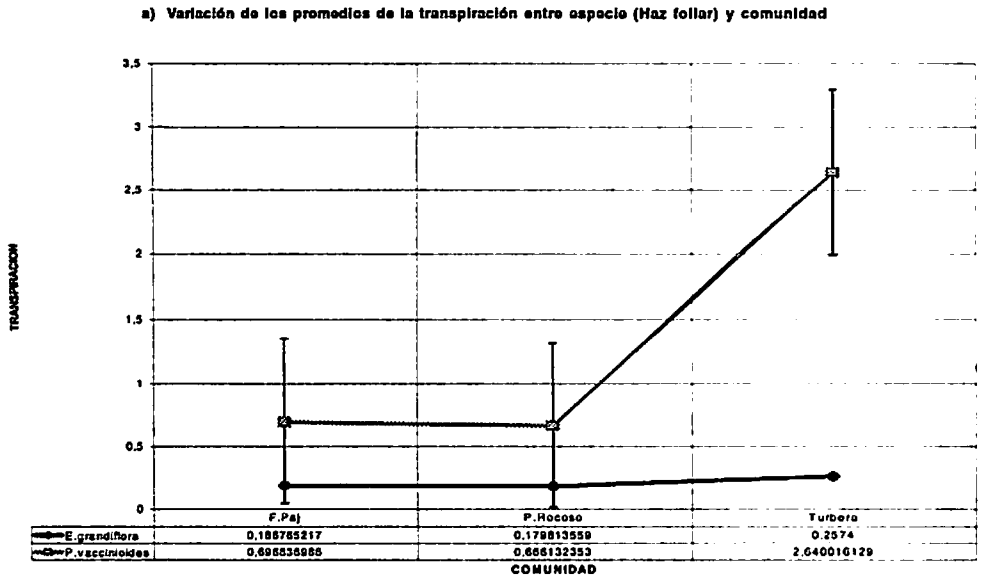


Fig 45 (a,b). Variación de los promedios de la conductancia entre especie (haz y envés foliar) y por comunidad.



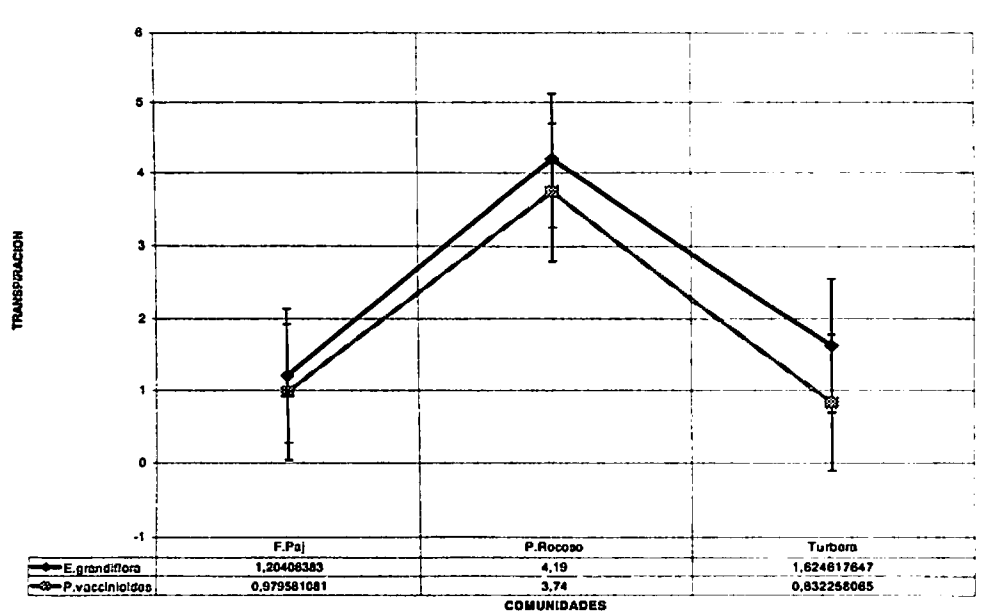


Fig 46 (a,b). Variación de los promedios de la transpiración por especie (haz y envés foliar) y por comunidad.

En contraste, en el Frailejonal-pajonal los aumentos de la radiación global siempre estuvieron acompañados de incrementos de la conductancia y de la transpiración, tanto por la haz como por el envés foliar. Las interrelaciones entre la velocidad del viento y la humedad relativa no resultaron claras. El incremento de la velocidad del viento coincidió con los descensos de la humedad relativa; otras veces, con aumentos de la misma. También, a veces cuando el viento dejó de soplar, aumentó la humedad relativa, (Anexos) Figs. 1-2 y (Anexos) Fig. 21. Sin embargo, en total, como muestran los promedios, Figs. 9-14 tanto de la transpiración y de la conductancia ±ES en el Freailejonal-pajonal, cuando los incrementos de la radiación global produjeron descensos, asi sean mínimos, de la humedad relativa, la conductancia se incrementó. (Véase también (Anexos) Tablas 13 a,b).

En el Páramo-rocoso la radiación global y la radiación incidente presentaron relaciones positivas, por la haz y por el envés. Las relaciones transpiración vs. humedad relativa, y conductancia vs. humedad relativa por ambos lados de la hoja, resultaron también positivas. Véase (Anexo) Tablas 13 b y 14 a y Figs. 10 a,b; 45 a,b; 46 a,b. Por otra parte, períodos de humedad relativa superior al 65% alternaron con súbitos descensos de la humedad del aire (50%-39%).

Las oscilaciones de la humedad relativa en el Páramo-rocoso coincidieron con las oscilaciones de la radiación global, cuya intensidad fue en promedio relativamente baja. Momentos de baja radiación global coincidieron con momentos de elevada humedad relativa.

En el Frailejonal-pajonal las correlaciones parciales de la conductancia y de la transpiración por ambas caras foliares en las tres comunidades fueron negativas, (Anexos) Tablas 13 b; 14 a,b; salvo el caso de la comunidad Vegetación de Turbera en la cual la correlación parcial transpiración vs. temperatura de la hoja, por la haz, fue de 0.038. Todo en coincidencia con las relaciones entre las tasas promedio (±ES) de la conductancia y de la transpiración vs. los promedios (±ES) de la temperatura promedio (ES) de la hoja, por las dos caras foliares. También la temperatura promedio de la hoja presentó correlaciones parcial positiva con respecto a la transpiración por el envés.

No obstante las reducidas diferencias entre los valores de las intensidades de la conductancia y de la transpiración (mínimos, medios, máximos y promedios), correspondientes a las dos caras de la hoja anfiestomática de *Pentacalia vaccinioides* (véase Tabla 3), existen sobre todo diferencias entre los valores de los promedios (±SE), tanto de la transpiración como de la conductancia, de los valores de tales promedios (±SE) obtenidos para cada una de las tres comunidades, en las cuales se llevó a cabo este estudio. Particularmente, son notables las diferencias de los promedios (±SE), entre

el Páramo-rocoso y las comunidades Frailejonal-pajonal y Vegetación de Turbera, respectivamente. Figs. 45 a,b; 46 a,b.

De acuerdo con una de las conclusiones que se plantean como resultado de este trabajo, tales diferencias están, relacionadas con el comportamiento del potencial hídrico en cada una de las tres comunidades, Fig. 14 a,b.

Por otra parte, dentro del conjunto de las variables climáticas que en cada comunidad influyen en la fluctuación de las intensidades de la conductancia y la transpiración, es necesario establecer categorías según la magnitud de la incidencia sobre la regulación de las intensidades de las mencionadas variables fisiológicas.

El conjunto total de variables consideradas en este estudio, incluye 8 variables independientes. Este conjunto de variables independientes incluye una primera categoría, conformada por los parámetros macroclimáticos: radiación global, humedad relativa del aire, temperatura del aire y el viento. La segunda categoría incluye las variables ecoclimáticas: radiación incidente, temperatura del suelo, temperatura de la hoja y el potencial hídrico del suelo. Este último parámetro, al igual que la temperatura de la hoja, está influenciado por las dos categorías de variables mencionadas.

Las variables ecoclimáticas están fuertemente interelacionadas y se complementan de acuerdo con el sitio donde crecen las plantas y se efectúen las mediciones. Las variables dependientes conductancia y transpiración foliar están también estrechamente interrelacionadas (Anexos) Tablas 1-12; correlaciones de Pearson.

La transpiración depende directamente de la conductancia, de acuerdo con la ecuación: $_{J}H_2O=gH_2O_{DC}H_2O(mmol/H_2Om^{-2}S^{-1})$. En donde gH_2O es la conductancia del vapor de agua, expresada en valores de flujo molar. $_{DC}H_2O$, representa la diferencia de la presión de vapor, expresada en moléculas de agua por volumen. **(Larcher, 1995)**.

Las variables ecoclimáticas están estrechamente interrelacionadas con las variables macroclimáticas y, en algunos casos, variables pertenecientes a una y otra categoría pueden interactuar e influenciar la conductancia y/o la transpiración, por una o por ambas caras foliares. Esto mismo es lo que se muestra en las regresiones lineales de la conductancia y de la transpiración, Tablas 10 a-13 b.

En este estudio las variables independientes de mayor "fit" o poder productivos, variaron de una especie a otra, de una a otra comunidad y según la cara foliar. Según la magnitud, mayor, media o menor del coeficiente pueden agruparse en variables de coeficiente alto, intermedio o bajo. Entre las primeras estaría el potencial hídrico del suelo y la temperatura de

la hoja. Entre las segundas, la temperatura del suelo, la temperatura del ambiente, la humedad relativa y la radiación incidente. Entre los de baja influencia estarían la radiación global y la radiación incidente. Sin embargo, estos grados de incidencia sobre las variables fisiológicas tampoco es uniforme. En una comunidad son ciertas variables; en otra comunidad pueden ser otras. Esto también es válido para las regresiones lineales de las respectivas comunidades.

Sin embargo, para obtener al menos una aproximación al conocimiento de la compleja red de interrelaciones de las variables macroclimáticas y ecoclimáticas con la conductancia y transpiración, en cada comunidad, se recurrió al cálculo de la correlación de cada variable macro - climática vs. cada una de las variables fisiológicas mientras el valor de cada una de las otras variables macro - o ecoclimáticas permanecía constante. Es decir, la determinación de las correlaciones parciales de la conductancia y/o la transpiración, respectivamente vs. cada una de las variables macro - y ecoclimáticas. Siempre se incluyó la variable macroclimática velocidad del viento. Tablas 6 a,b; 8 a,b *Pentacalia vaccinioides.*

En los (Anexos) Tablas 13 a-14 b) *(Pentacalia vaccinioides)* y (Anexos) Tablas 15 a- 16 b, (*Espeletia grandiflora)* de los conjuntos de correlaciones parciales de la conductancia y de la transpiración vs. conjunto completo de ocho variables independientes macro-y ecoclimáticas de cada comunidad resultan las variables cuyos coeficientes de correlación parcial son más altos. Por ejemplo, en la comunidad Páramo rocoso, por el envés, para la correlación parcial transpiración vs. potencial hídrico, se obtuvo el valor mas alto. Tablas 6 a,b; 8 a,b.

En la comunidad Frailejonal-pajonal, los valores mas altos de los coeficientes de las correlaciones parciales para la conductancia y para la transpiración foliar de *Pentacalia vaccinioides*, tanto por la haz como por el envés, correspondieron a las variables temperatura del ambiente, temperatura de la hoja y viento. En la comunidad Vegetación de Turbera, presentó valor elevado la correlación parcial transpiración vs. temperatura del ambiente. También correlación de la variable temperatura de la hoja vs. temperatura del ambiente. Las correlaciones de la conductancia vs. temperatura de la hoja y conductancia vs. temperatura del ambiente fueron relativamente elevadas. Tabla 6 a,b. (Anexos) Tabla 17a,b.

Los valores negativos respectivos de los coeficientes de las correlaciones parciales del potencial hídrico del suelo, respecto a la conductancia, obtenidos en dichas comunidades, fueron también los más altos: salvo la correspondiente al potencial hídrico por el envés, en la comunidad Vegetación de Turbera. los coeficientes de las correlaciones parciales, por la haz y por el envés, de esta misma variable (T_1) en la comunidad Frailejonal-pajonal,

fueron también bajas. PRPVH: T_1 =-0.2655; PRPVE: T_1 =-0.3007; TPVH: T_1 =-0.2012; TPVE: T_1 =0.0207; FPPVH=-0.0775; FPPVE, T_1=0.0978. Tabla 6b.

En las Tablas 10 a,b y 11 a,b (*Pentacalia vaccinioides*) y Tablas 10 a, 13 b, (*Espeletia grandiflora*) se presentan las regresiones lineales simples o hasta de dos variables independientes, de acuerdo con el mejor "fit" que muestran, para cada comunidad, por la haz y por el envés foliar, las respuestas de la conductancia y de la transpiración al influjo de variables que resultaron ser de mayor significancia fisiológica y estadística, en referencia a la conductancia y la transpiración de cada especie, lado foliar y comunidad respectivamente. En algunos casos estas condiciones climáticas correspondieron directamente a las variables macroclimáticas, radiación global, humedad relativa, temperatura del ambiente, temperatura suelo y velocidad del viento.

La influencia de la variable independiente, potencial hídrico del suelo, se evidencia en las respuestas de la transpiración y de la conductancia a las variaciones de dicha variable. Véase regresiones de la conductancia y de la transpiración vs. ambientales independientes en las que figura la variable potencial hídrico del suelo. Tabla 10 a; 11 b.

Por otra parte, se pudo establecer que las variaciones del potencial hídrico del suelo dependen en mayor grado y en su orden de las siguientes variables: temperatura del suelo (Tsuelo), humedad relativa de la atmósfera (Hrel), temperatura del ambiente (Tamb), radiación incidente (Radin) y radiación global (Rglob).

Cabe destacar la alta incidencia de la temperatura del suelo (Tsuelo) en el comportamiento del potencial hídrico del suelo. Tales incidencias se acentúan en las épocas de sequía o de menor precipitación en el Páramo y se expresan a través de la magnitud y frecuencia de los descensos momentáneos de los valores del potencial hídrico de las capas superficiales del suelo. Esto ocurrió, en particular, durante el mes de enero de 1995, en la comunidad Páramo-rocoso.

Por otra parte, las diferencias entre los valores promedios totales de la conductancia y de la transpiración (M±SE) , correspondientes a cada una de las tres comunidades, están relacionadas, con los balances respectivos de los efectos promotores vs. los efectos inhibidores de las tasas de la conductancia y de la transpiración, producidos por las variaciones del potencial hídrico del suelo para cada comunidad especie y cara foliar.

También pueden provenir del efecto directo independiente o a través de las variaciones inducidas en la temperatura de la hoja (Thoja), por

la temperatura del aire, la radiación global e incidente y la temperatura del suelo, a través del impacto sobre el potencial hídrico del suelo. En algunos momentos, también la velocidad del viento puede ejercer influencia sobre la humedad relativa e indirectamente sobre el potencial hídrico. De todas maneras la red de interacciones de los factores climáticos es compleja.

El impacto de las variaciones de los parámetros climáticos, ya mencionados sobre los descensos o incrementos momentáneos del potencial hídrico del suelo se presentó en las tres comunidades y alcanzó mayor magnitud, particularmente, en la primera época seca del año. Por ejemplo, como se observa en las (Anexos) Fig.2, el 19 de enero de 1995, en la comunidad Frailejonal-pajonal, el potencial hídrico de las capas superficiales del suelo, varió de -23 a -14 centibares.

Ese mismo día, simultáneamente la radiación global, a las 10.39 a.m. inició un descenso de 1200 a 800 umol/seg/m^2 y se mantuvo a menos de 1000 umol/seg/m^2. Al mismo tiempo, la humedad relativa, ascendió de 51% al 58%. Por la haz, a las 10.41 a.m. la radiación global ascendió a 1400 umol/seg/m^2 y descendió a 900 umol/seg/m^2 y más tarde a 700 umol/seg/m^2. Mientras tanto, el potencial hídrico de los horizontes superficiales del suelo varió entre -21 y -4 centibares.

En el Páramo-rocoso, el 17 de enero de 1995, a las 12.47 p.m. la radiación global ascendió a 400 umol/seg/ m^2 a 1900 umol/seg/m^2, a las 13.15 p.m. Simultáneamente, la humedad relativa, descendió a 55% y a esa misma hora, el potencial hídrico del suelo pasó de -45 a -47 centibares por el envés. Por la haz, se observó un comportamiento similar. Fig. 15 a-h.

En la comunidad Vegetación de Turbera el día, enero 18 de 1995, la radiación global ascendió de 600 a 2400 umol/seg/m^2 y se mantuvo a ese nivel. Entre tanto, la humedad relativa descendió del 51% al 45%, mientras el potencial hídrico del suelo a las 10.55 a.m. era de -1 centibar, pero ya a las 11.23 a.m. aumentó a -3.5 centibares; pero pronto, a las 11.30, comenzó a descender hasta alcanzar -2.5 centibares a las 11.39 a.m. La radiación global ascendió a 2.500 umol/seg/m^2, la humedad relativa del aire al 51%, y el potencial hídrico del suelo a -3.5 centibares y, en seguida osciló entre ese valor y -2.5 centibares. La radiación global simultáneamente osciló entre 1200, 2400 y 2200 umol/seg/m^2, por el envés. Sin embargo, cabe señalar que en la comunidad Páramo-rocoso, fue donde el potencial hídrico del suelo se mantuvo mas estable, Fig.16 a-h, particularmente, durante los períodos de iniciación de las épocas de lluvias que alternan con las épocas de sequía del año.

Sin embargo, como ha sido ya expuesto, la incidencia de la radiación global sobre el potencial hídrico del suelo no es directa. Tal influencia se

ejerce, sobretodo, a través de la acción integrada, de las variables: humedad relativa, temperatura del ambiente, temperatura del suelo, radiación incidente y velocidad del viento, en el sitio donde crece la planta, bajo estudio.

De tal modo que, de acuerdo con las condiciones climáticas dominantes en el momento de efectuar las mediciones en una comunidad, en una especie y en referencia a una cara foliar dadas, variará el potencial hídrico. Asi se observa en las Figs. 15,16, si se compara el comportamiento del potencial hídrico por la haz y por el envés foliar de *Pentacalia vaccinioides*, en la comunidad Vegetación de Turbera.

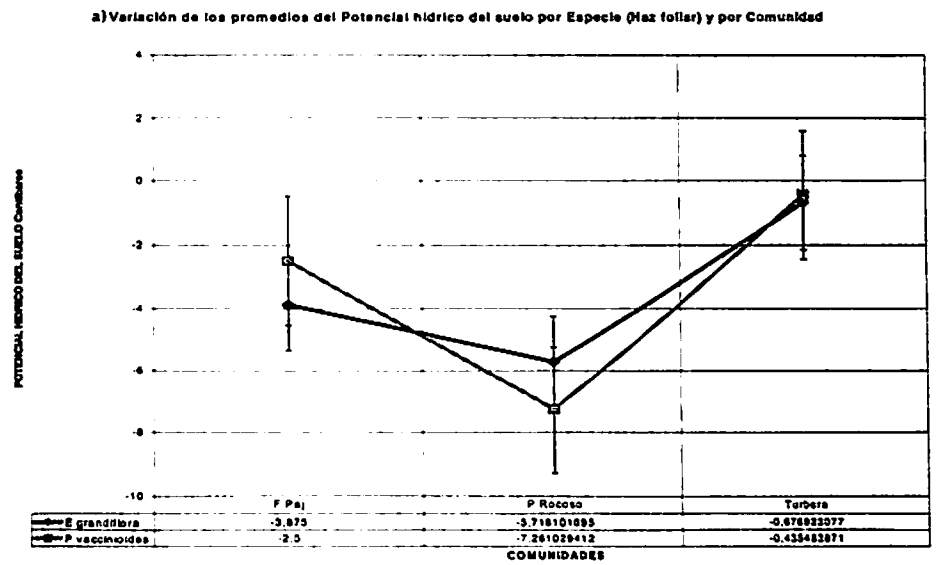
Por lo mismo, si se pregunta, cuáles fueron los factores climáticos y en qué medida tales factores tuvieron mayor incidencia en la conductancia ? De acuerdo con el comportamiento de los coeficientes de las correlaciones parciales ya discutidos y con las regresiones lineales de la conductancia vs. factores climáticos, (Tablas 10 a,b.) la respuesta a tal pregunta es: Los factores ambientales que en una u otra comunidad tuvieron mayor impacto en las altas tasas de la conductancia o de la transpiración resultaron ser diferentes. En la comunidad Frailejonal-pajonal las altas tasas de conductancia, por el envés foliar, de la especie *Pentacalia vaccinioides*, dependieron, en su orden, de la velocidad del viento, de la radiación incidente y del potencial hídrico del suelo. (Véase Tablas 6 a,b).

De igual manera, si solamente se tiene en cuenta el impacto y variaciones del potencial hídrico de las capas superficiales del suelo como factor ambiental regulador de las tasas de la conductancia y de la transpiración de *Pentacalia vaccinioides*, en las tres comunidades y se excluye el producido por otros factores ambientales y sus respectivas variaciones, surge la pregunta:

Por qué, entonces el valor promedio (±ES) de la conductancia, por el envés de las hojas de *Pentacalia vaccinioides*, en la comunidad Vegetación de Turbera, es menor que en la comunidad Frailejonal-pajonal, si el grado de saturación del agua del suelo siempre fue mayor en la Vegetación de Turbera que en el Frailejonal-pajonal, tal cual se desprende los valores que aparecen en las Figs. 45 a,b y Fig. 47 a,b ?

Podría también surgir la pregunta: Por qué los valores promedio (M±SE) de la transpiración, por la haz de las hojas, de *Pentacalia vaccinioides*, en el Páramo-rocoso y en el Frailejonal-pajonal con un contenido de agua del substrato mayor, son muy cercanos ? (Fig. 46 a,b y Fig. 47 a,b).

Si bien la complejidad de las interdependencias de las variables climáticas implicadas dificulta todavía disponer de una respuesta definitiva a estos interrogantes, con base en la información obtenida en este estudio, se puede plantear, como hipótesis de trabajo, la siguiente:



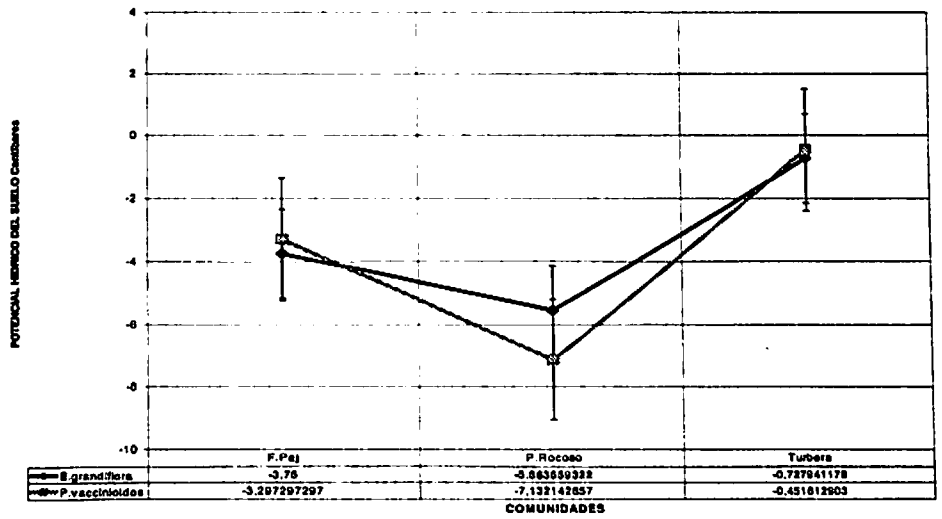


Fig 47 (a, b). Variación de los promedios del potencial hídrico del suelo por especie (haz y envés foliar) y por comunidad.

Los montos de los promedios ±ES de las tasas de la transpiración y de la conductancia dependen del balance de grado de intensidad de las fluctuaciones momentáneas de las variables climáticas promotoras contra el grado de intensidad de las fluctuaciones momentáneas de las variables inhibidores de la conductancia o de la transpiración. En este estudio se

utilizan los valores de las correlaciones parciales respectivas como indicadores de tales grados de intensidad de las fluctuaciones de unas y otras variables climáticas.

Este balance puede ser complementado mediante la confrontación de los coeficientes de las correlaciones parciales de cada factor ecoclimático con los montos de los promedios de las tasas de conductancia y transpiración, obtenidos en las mediciones efectuadas, a lo largo de los días en que se realizó este estudio. (Figs. 9 a-14 b).

Los coeficientes de las correlaciones parciales correspondientes a la transpiración por la haz de *Pentacalia vaccinioides* vs. factores ecoclimáticos en las comunidades Frailejonal-pajonal y Páramo-rocoso, (Tabla 8 a,b) explican el elevado promedio de la mencionada variable fisiológica (transpiración). En particular los valores altos de los coeficientes de las correlaciones parciales promotoras de la transpiración como la radiación incidente; cuya mediana y promedio (±ES), por otra parte, fueron mayores en la comunidad Páramo rocoso que en la comunidad Frailejonal-pajonal.

También la temperatura de la hoja, mediana y promedio, fue mayor en el Páramo rocoso, lo mismo que la velocidad del viento. También los promedios de las intensidades de los factores macroclimáticos, radiación global, humedad relativa y el factor ecoclimático, radiación incidente, fueron mas favorables en el Páramo-rocoso. (Tabla 3 y Figs. 8a-14b).

Estos análisis se efectuarán en el capitulo siguiente y los respectivos resultados se confrontarán y discutirán con los que se obtengan para *Espeletia grandiflora* en referencia a la determinación de las incidencias de las mismas variables ecoclimáticas en el comportamiento de la conductancia y de la transpiración

5.1.2 Espeletia grandiflora

También, como en el caso de *Pentacalia vacciniodes*, las variables macroclimáticas, humedad relativa y radiación global, presentaron las más elevadas correlaciones simples o independientes (Pearson) entre si. Lo mismo, vs. cada una de las variables ecoclimáticas, temperatura del ambiente, temperatura de la hoja, temperatura del suelo, viento y potencial hídrico del suelo. (Anexos) Tablas 7-12. También los valores de las correlaciones independientes de la radiación global y de la humedad relativa vs. potencial hídrico del suelo resultaron negativas en las tres comunidades y por ambos lados de la hoja.

El potencial hídrico del suelo presentó en todas las comunidades el valor de la correlación simple o independiente (Pearson) más alta con respecto a la humedad relativa; seguido por el de las correlaciones del mismo

factor con las variables: velocidad del viento y temperatura del suelo y del ambiente. Esto último en la mayoria de los casos.

Las correlaciones independientes de Pearson entre las temperaturas del suelo y del ambiente fueron también elevadas; lo propio con la velocidad del viento.

El coeficiente del potencial hídrico (T_1, T_2) en las regresiones lineales simples (Anexos) Tabla 12 b, conductancia vs. potencial hídrico de *Espeletia grandiflora*, por el envés, en las tres comunidades, siempre fue positivo. En *Pentacalia vaccinioides* en cambio el coeficiente de esta misma variable vs. conductancia o vs. transpiración resultó, en la misma comunidad Páramo-rocoso, por ambas caras de la hoja, negativo. En la comunidad Frailejonal-pajonal fue positivo en el caso de la regresión transpiración vs. radiación incidente y potencial hídrico, por el envés.

Por otro lado, si se analizan los valores (Anexos) Tablas 15 a-16 b. de las correlaciones parciales respectivamente, conductancia vs. factores macro-y ecoclimáticos y de la transpiración vs. factores macro-y ecoclimáticos, se llega a la conclusión, según la cual, los coeficientes de las correlaciones parciales del potencial hídrico del suelo (T_1, T_2), en la comunidad Páramo rocoso, por la haz, son negativos.

Para el caso de la conductancia y de la transpiración, por el envés, en todas las comunidades los mismos coeficientes resultaron positivos. También ocurrió esto con el coeficiente de correlación parcial de la conductancia vs. humedad relativa. Además, sólo para el caso del Páramo rocoso, por la haz, el coeficiente de la correlación parcial conductancia vs. humedad relativa resultó relativamente alto; contrariamente a lo que podría esperarse. Probablemente, esto explica la razón por la cual en esta comunidad, los coeficientes de las correlaciones parciales, respectivamente, de la conductancia vs. potencial hídrico del suelo, y de la transpiración vs. potencial hídrico del suelo resultaron negativos, por la haz. Tablas 15 a,b; 16 a,b.

En el Páramo-rocoso el coeficiente de las correlaciones parciales transpiración vs. temperatura del suelo y conductancia vs. temperatura del suelo fueron las más altas dentro del respectivo conjunto de variables independientes correspondientes a la comunidad. Esto mismo ocurrió en la comunidad Vegetación de Turbera, pero sólo por el envés foliar, tanto para la conductancia como para la transpiración. Tablas 15 a,b; 16 a,b.

En las comunidades Frailejonal-pajonal, Páramo rocoso y Vegetación de Turbera, los coeficientes de las correlaciones parciales de la conductancia vs. temperatura del suelo resultaron positivos por la haz y negativos por el envés, salvo en el caso de la correlación conductancia vs. temperatura del suelo, por el envés, en la comunidad Vegetación de Turbera.

En el caso de la comunidad Páramo-rocoso, los coeficientes de las correlaciones parciales de la conductancia vs. variables ambientales se presentaron tres correlaciones parciales de coeficientes negativos, a saber: conductancia vs. temperatura de la hoja; conductancia vs. temperatura del suelo y conductancia vs. velocidad del viento. En lo que respecta al envés foliar y a las correlaciones parciales, transpiración vs. variables ambientales interrelacionadas, en esta misma comunidad, solamente se presentaron dos correlaciones parciales de bajos coeficientes negativos. A saber: transpiración vs. humedad relativa (r=-0.0830) y transpiración vs. temperatura del suelo (r=-0.1236). (Anexos) Tabla 16 b.

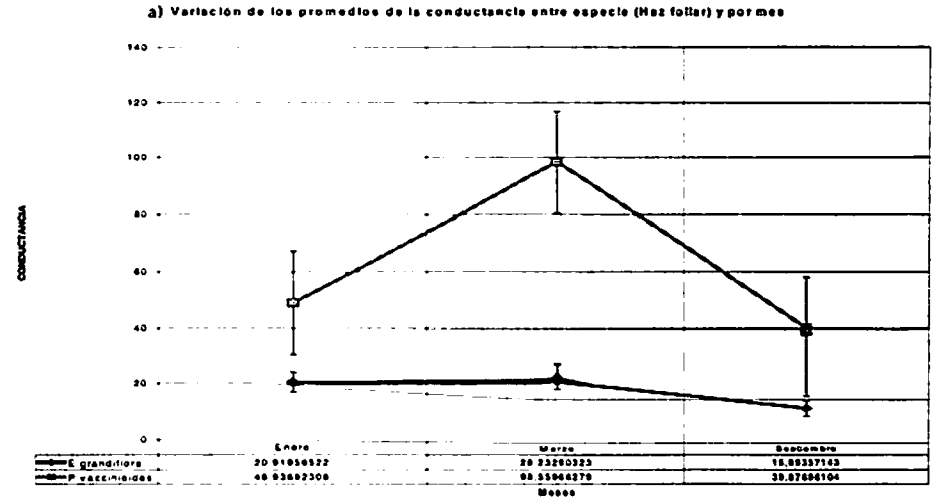
En el Páramo-rocoso, el potencial hídrico del suelo medido con la ayuda de dos tensiómetros, presentó correlación parcial de coeficiente positivo con respecto a la transpiración, lo mismo que la radiación global, la radiación incidente, la temperatura del ambiente, la temperatura de la hoja y la velocidad del viento; para *Espeletia grandiflora*, cuando las mediciones se hicieron por el envés foliar. (Anexos) Tabla 16 b.

Cabe destacar que el monto del balance de los coeficientes de las correlaciones parciales, positivas vs. los montos de los coeficientes negativos, de cada una de las variables consideradas, para cada comunidad, por la haz y por el envés, es directamente proporcional al monto de los promedios de las tasas de conductancia y la transpiración correspondientes a cada una de las tres comunidades, por la haz y por el envés foliar, de cada especie, respectivamente, registrados en la Tabla 3 y (Anexos) Tablas 15 a,b y 16 a,b.

Exceptuada la comunidad Páramo rocoso y las mediciones efectuadas por la haz, las correlaciones parciales de la transpiración y de la conductancia vs. potencial hídrico del suelo son positivas, a diferencia de lo que ha sucedido en *Pentacalia vaccinioides*. Todo, en consonancia con los montos de los promedios de la conductancia y la transpiración obtenidos a lo largo del estudio, en las dos especies, en las tres comunidades y para las mediciones efectuadas, por una y otra cara foliar. Tablas 15 a,b; 16 a,b.

El coeficiente de la correlación parcial negativa transpiración vs. potencial hídrico en la comunidad Páramo rocoso, coincide con el bajo promedio de las tasas de transpiración, resultantes de las mediciones efectuadas en esa comunidad, que aparecen en la Fig.49 a,b. Lo propio es aplicable al promedio de la conductancia, en la misma comunidad, por la haz foliar, Fig.48 a.

En seguida, se analizan los coeficientes de las regresiones lineales simples, por ambas caras foliares de *Espeletia gradiflora* y en referencia a la conductancia y a la transpiración foliares vs. una variable ambiental independiente, de mejor "fit" estadístico. Tal variable en la mayoría de los ca-



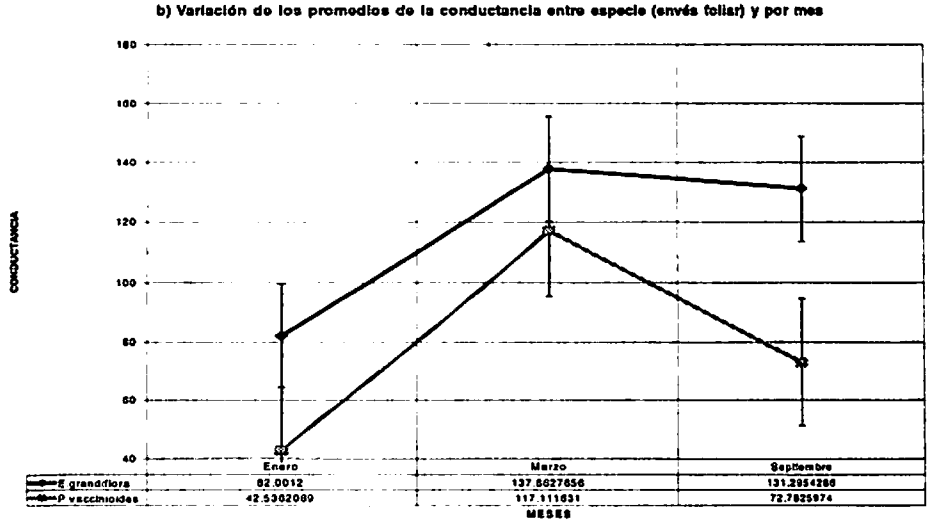
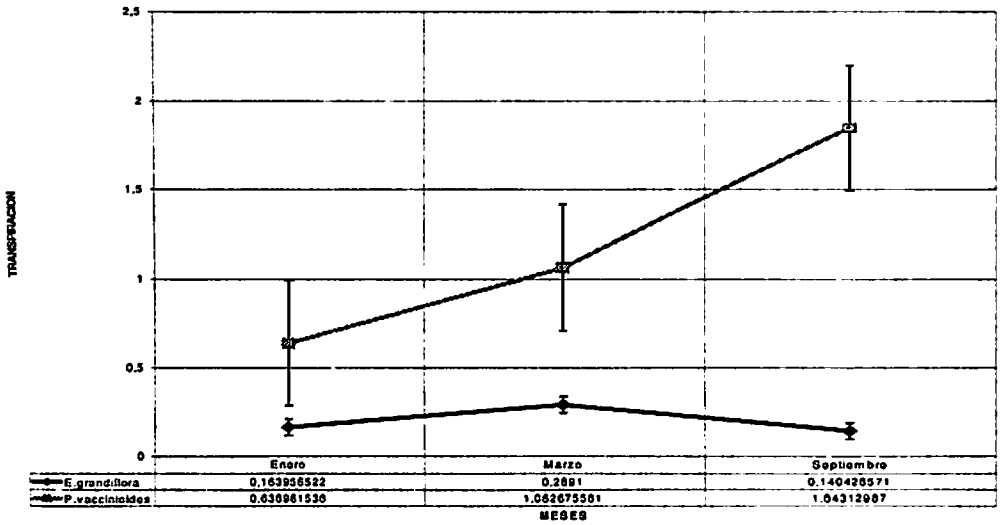


Fig 48 (a,b). Variación de los promedios de la conductancia por especie (haz y envés foliar) y por meses de diferentes épocas del año.

sos, resultó diferente, para cada comunidad y, a veces, también para cada lado foliar.

Se considera de interés señalar que si se resuelven las ecuaciones de cada regresión, los resultados de las respectivas soluciones resultan pro-

a) Variación de los promedios de la conductancia entre especie (envés foliar) y por mes



b) Variación de los promedios de la transpiración por especie (Envés foliar) y por mes

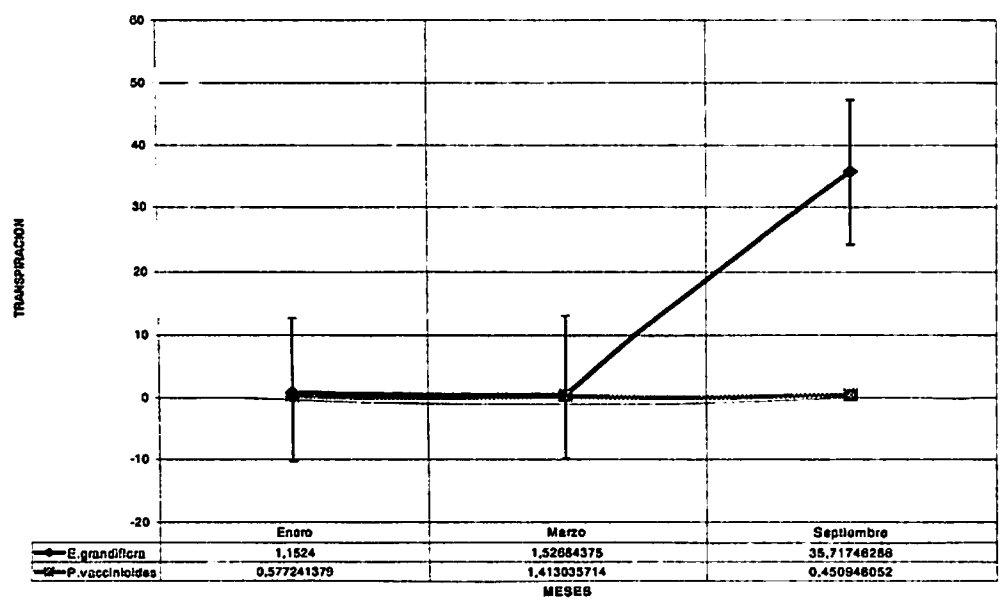


Fig 49 (a,b). Variación de los promedios de la transpiración por especies (haz y envés foliar) y por meses de diferentes épocas del año.

porcionales a los promedios (±ES) para la conductancia y la transpiración, de cada especie, para cada comunidad y lado foliar. Lo propio ocurre con la regresión simple lineal, temperatura de la hoja vs. radiación global y potencial o tensión hídrica del suelo vs. respectivos factores ambientales, según la especie, comunidad y cara foliar. Véase Figs. 48 a,b; 49 a,b.

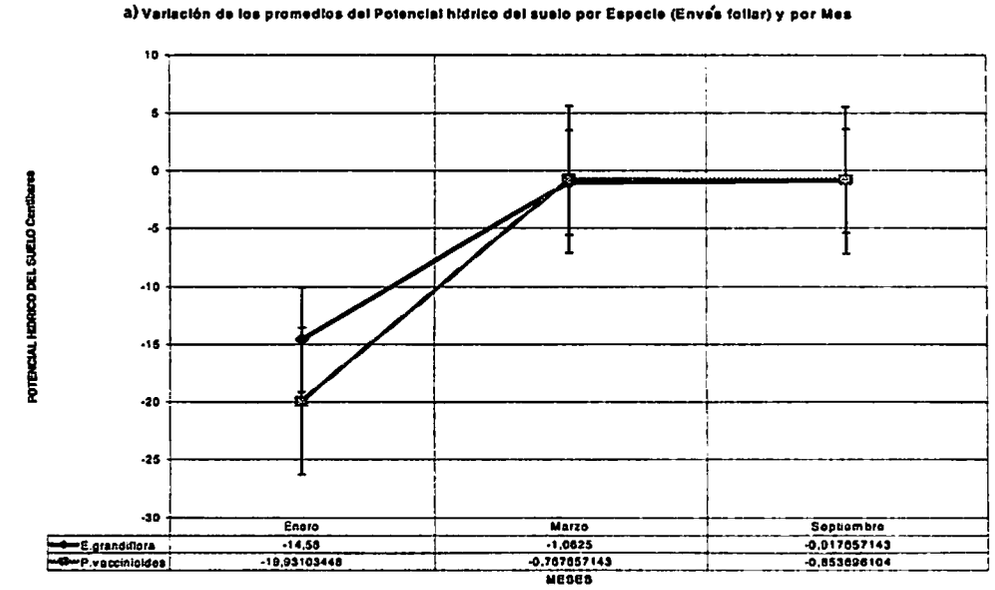
El papel significativo que corresponde a las variables temperatura de la hoja y potencial hídrico del suelo en la regulación de la conductancia y de la transpiración, en uno u otro sentido se explica por la complejidad de las influencias que sobre este factor ejercen todos los parámetros macroclimáticos y ecoclimáticos. Por lo mismo estos factores, también en el caso de las diferentes regresiones simples de la conductancia y transpiración resultaron ser las mas frecuentes. El potencial hídrico fungió como variable independiente en tres regresiones; al igual que la temperatura de la hoja. El coeficiente de regresión del potencial hídrico, en todos los casos fue positivo y el de la variable temperatura de la hoja, siempre negativo.

Tanto la temperatura de la hoja como el potencial hídrico momentáneo del substrato resultan de la interactuación de los parámetros que en un momento dado determinan la situación momentánea macro-y ecoclimática predominante en la respectiva comunidad del páramo. En particular, de la temperatura del suelo, de la humedad relativa de la atmósfera, de la temperatura del aire y de la radiación global, como ya muestran las Tablas 4 a,b; 5 a,b.

Además, la humedad relativa está estrechamente correlacionada con la radiación global, variable, a la vez estrechamente relacionada con la radiación incidente, con la temperatura del suelo y con la temperatura del ambiente. Factores sobre los cuales influye la velocidad del viento.

En el intento de explicar el comportamiento contrastante (Figs. 45,46,47,48,49) de la conductancia y de la transpiración de *E.grandiflora*, en relación con el de *P.vaccinioides* de estas mismas variables en las tres comunidades, de una parte, y las interrelaciones de este comportamiento con las variaciones de los promedios (±ES) del potencial hídrico del suelo (T_1,T_2), de otra parte, según se muestra en las Figs. 50 a,b y en las Tablas 15 a, b, se propone la hipótesis siguiente:

A las reservas de agua acumuladas en el parénquima de la médula del eje caulinar y en el mesófilo de las hojas de *Espeletia grandiflora*, sumadas a las características morfológicas y anatómicas de las hojas, estabilizantes de la capa límite; sobre todo, por el envés foliar, se debe la estabilización del continuum: suelo-planta-hoja. Esta estabilidad determina la mayor regularidad de las respuestas de las plantas de esta especie a las variaciones de los factores climáticos. Tal regularidad, a la vez, contrasta, con la diversidad de respuestas, a los mismos factores climáticos de



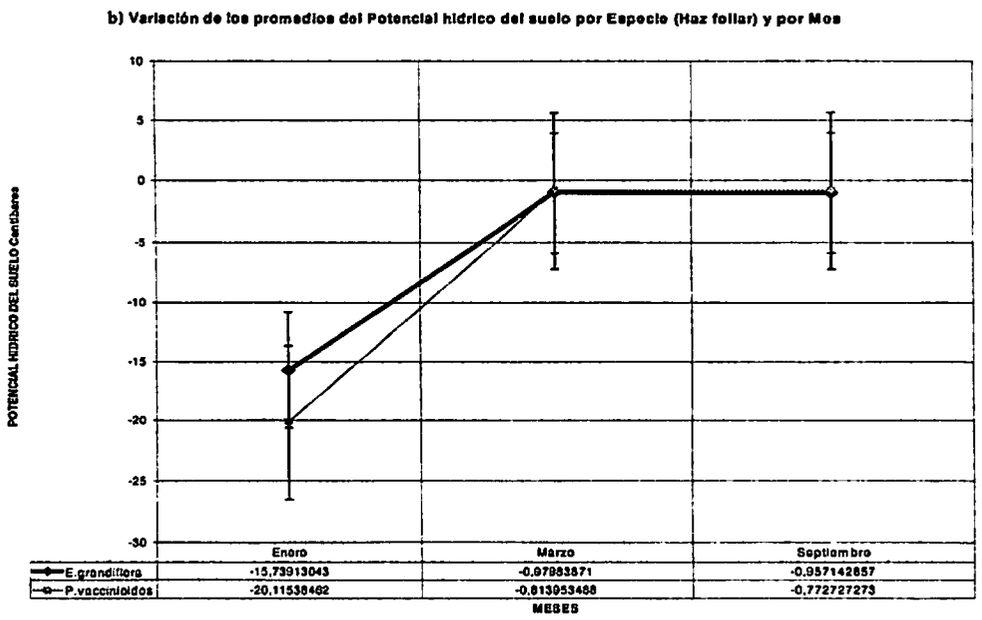


Fig 50 (a,b). Variación de los promedios del potencial hídrico del suelo por especie (haz y envés foliar) y por meses de diferentes épocas del año.

especies de plantas holoxeromórficas **(Mora-Osejo et al 1994)** que, como *Pentacalia vacinioides* almacenan volúmenes limitados de agua en los tejidos foliares. Fig. 51.

A diferencia de *E.grandifolia*, la especie holoxeromórfica *P.vaccinioides*, no dispone de reservas significativas de agua en el tallo, ni características morfológicas particulares, estabilizantes de la capa límite entre la superficie foliar y la atmósfera, como ocurre por el contrario, en *E. grandiflora* **(Mora-Osejo et al 1994).**

Esta misma hipótesis pretende explicar también la reducida amplitud de las variaciones en cada una de las comunidades de los valores promedio (M±SE) de la conductancia y de la transpiración foliar de *Espeletia grandiflora*. Figs. 48 a,b y 49 a,b.

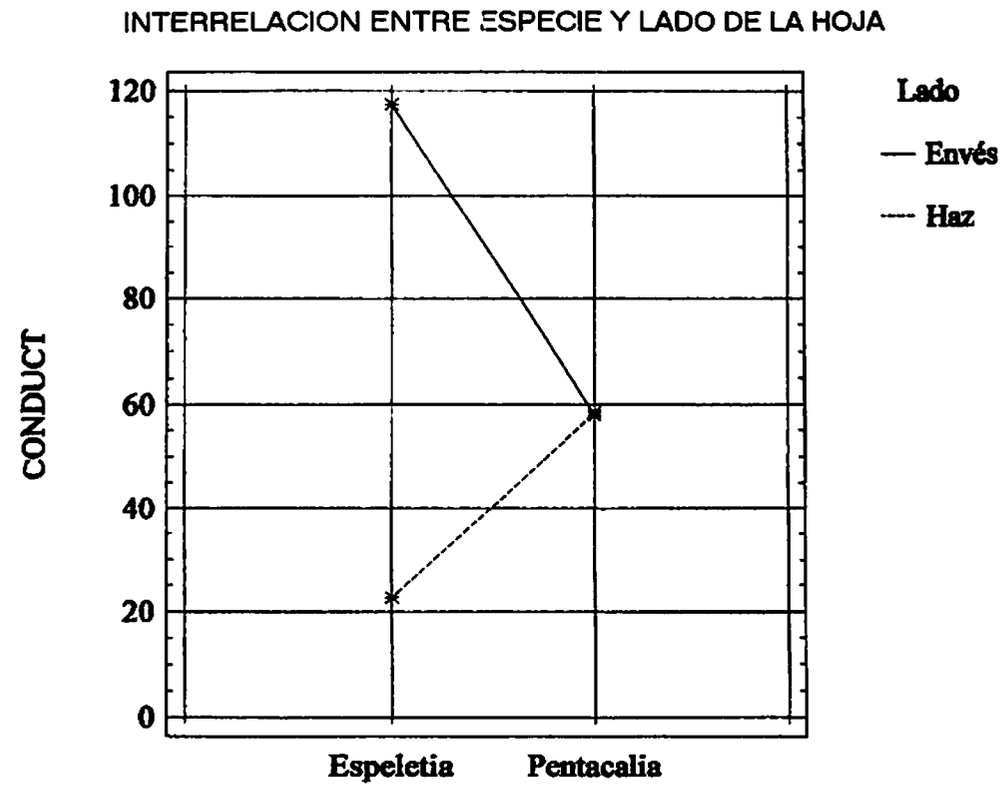


Fig 51 a. Conductancia. *Espeletia grandiflora* y *Pentacalia vaccinioides*. Interrelación entre las dos especies y lado foliar (por la haz y por el envés).

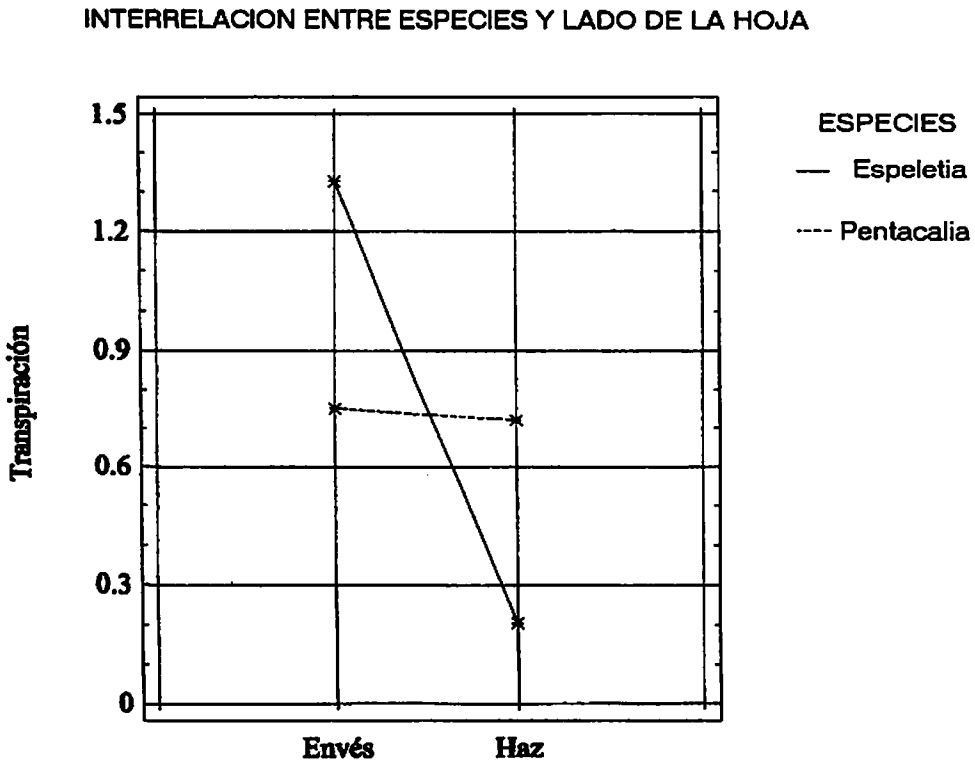


Fig 51 b. Transpiración. *Espeletia grandiflora* y *Pentacalia vaccinioides*. Interrelación entre las dos especies y lado foliar (por la haz y por el envés foliar).

Por otra parte, la combinación de varios factores climáticos y edáficos, en particular, la ocurrencia, a lo largo del día, de largos períodos con altas intensidades de radiación, con incrementos prolongados de la temperatura de la atmósfera y descensos de la humedad relativa del aire, induce fuertes incrementos, a veces momentáneos, otras veces prolongados, del potencial hídrico del suelo.

Si embargo, la conductancia y la transpiración foliar de *Espeletia grandiflora*, no suelen ser afectadas por tales descensos, (Anexos) Fig. 24 e,f. Desde luego, cuando la temperatura de la hoja y del aire experimentan simultáneamente fuertes e intempestivos incrementos, como ocurrió el día 19 de enero de 1995, durante la primera época seca del año, en la comunidad Frailejonal-pajonal, la conductancia y la transpiración de *Espeletia*

grandiflora descienden a niveles bajos. Fig. 13 a,g. En ese día, la temperatura de la hoja en las horas cercanas al medio día, alcanzó 19°C y la del ambiente 17.5°C. (Anexos) Fig.14 g,h. En cambio la conductancia y las transpiración de las hojas de las plantas de *Pentacalia vaccinioides* son fuertemente afectadas. (Anexos) Fig. 1 e,f. Esto ocurre, particularmente, en las épocas mas secas del año, por ejemplo, las que suelen presentarse en los primeros meses del año y en sitios donde el suelo no dispone de reservas permanentes de agua, como sucede en la comunidad Páramo-rocoso; en contraste con los suelos de las comunidades, Frailejonal-pajonal y de la Vegetación de Turbera.

En la comunidad Frailejonal-pajonal, las hojas de *Espeletia grandiflora*, presentan por el envés, tasas altas de conductancia estomática que oscilan entre 150 y 200 umol/seg/m^2, asi los valores del potencial hídrico del suelo oscilen entre -1 y -5 centibares, (Anexos) Fig.24 e,f. Mientras que las mismas horas, del mismo día (10.09.94), la conductancia foliar, por el envés de *Pentacalia vaccinioides* osciló de acuerdo con las fluctuaciones de la radiación incidente (factor ambiental con bajo índice de colinealidad, dependiente, en mayor grado de la posición de la planta y de las hojas con respecto al sol, en las cuales se efectúen las mediciones) y el potencial hídrico del suelo. (Anexos) Fig. 1 e,f.

Es decir, a mayor potencial hídrico, menor conductancia y vice-versa. Esto ocurre también en algunas comunidades, especies y lado foliar, frecuentemente bajo el impacto combinado de las variables: humedad relativa, temperatura de la atmósfera, radiaciones global e incidente y velocidad del viento sobre otros factores climáticos, tales como, la velocidad del viento, la temperatura del suelo (factor estrechamente interrelacionado con el potencial hídrico del suelo) y temperatura de la hoja. Tablas 12 b; 13 a,b. (Anexos) Fig. 1 e,f, Sep.10.94.

Asi también lo sugieren las regresiones lineales múltiples que muestran las respuestas del potencial hídrico del suelo, según la comunidad, a la influencia combinada de dos de las siguientes variables: la radiación incidente, radiación global, humedad relativa, temperatura del ambiente, temperatura del suelo y velocidad del viento. Fig.14 a; Fig. 14 b; Fig. 15 a; Fig. 15 b.

A continuación se señalan las dos variables, cuya combinación, según la comunidad, tuvieron la mayor incidencia sobre el potencial hídrico del suelo. Al menos una de tales dos variables, obtuvo el mas alto valor de la correlación parcial, en la comunidad respectiva.

FPPVH, haz; Hrel, Tamb. *Pentacalia vaccinioides*: FPPVE: Tsue, PRVH: Hrel; PRPVE: Rglob, Tsue; TPVH: Rinc; TPVE, Rinc, Tsue. *Espeletia*

grandiflora: Hrel, Tamb; FPEGE: Hrel, Tamb, Hrel, Tsue; PRPVE: Hrel; TEGH: Tsue, vie; TEGE: Hrel, Tsue.

En síntesis, en el caso de *Pentacalia vaccinioides* en cinco casos, de los seis posibles, la temperatura del suelo fue una de las dos variables que incidió sobre el potencial hídrico del suelo de la comunidad respectiva. La variable macroclimática humedad relativa incidió en tres de los seis diferentes. En referencia a *Espeletia grandiflora*, la variable independiente, temperatura del suelo medió en cuatro de los seis posibles casos. Mientras que, la humedad relativa tuvo mayor influencia que *Pentacalia vaccinioides e* influyen en cinco casos sobre el potencial hídrico del suelo. Tablas 14 a,b; 15 a,b.

De todos modos, son estos dos factores ambientales, la temperatura del suelo y la humedad relativa los de mayor significación en la incidencia sobre el potencial hídrico, en cuanto abarcan una mayor diversidad de condiciones morfológicas, según la especie y cara foliar y situaciones ecoclimáticas, edáficas y macroclimáticas, propias de las tres comunidades.

En las dos especies, por la haz y el envés foliar y en todas las comunidades la variable macro-climática de impacto único y definitivo sobre la temperatura de la hoja fue la radiación global como lo muestran claramente las Tablas que contienen las regresiones lineales simples para las dos especies, por la haz y el envés y para las tres comunidades.

El 6 de marzo de 1995, al igual que el 10 de septiembre de 1994, la conductancia foliar por el envés de las hojas de *Espeletia grandiflora*, en la comunidad Páramo-rocoso, osciló inversamente con respecto al potencial hídrico del suelo. Cuando éste alcanzaba valores cercanos a 0 centibares, la conductancia disminuía; particularmente, al medio día. Tan pronto, volvía a aumentar, disminuían las tasas de la conductancia, Fig. 18 e,f; Fig.33 e,f. El descenso más fuerte de las tasas de conductancia coincidió con el incremento de la temperatura del suelo, fuertemente relacionado con el incremento del potencial hídrico del suelo.

Cuando ocurrieron fuertes aumentos de la temperatura de la hoja, y ascensos simultáneos de la radiación global, también se presentaron descensos de la conductancia foliar, pero la conductancia descendió a 0 cuando se produjo un mayor aumento prolongado del potencial hídrico del suelo, entre las 13,43 p.m. y las 15,20 p.m. de la tarde, de ese mismo dia, 6 de marzo de 1995; no obstante que la radiación incidente se mantuvo a 200 umol/m^2/seg. y no hubo aumentos de la temperatura de la hoja en ese mismo lapso.

En contraste, la conductancia foliar por el envés, en el Páramo-rocoso, de *Pentacalia vaccinioides*, el dia 17 de enero de 1995, se mantuvo en tasas

muy bajas, entre 40 y 0 mmol/m^2/seg. Mientras tanto el potencial hídrico del suelo se mantenía entre valores de -40 y -50 centibares, no soplaba el viento y la temperatura del suelo se mantenía cercana a los 10°C. La temperatura de la hoja comenzó a ascender al medio dia y alcanzó 20°C al promediar la tarde de ese mismo dia, cuando las tasas de la conductancia también mejoraron, entre 50 y 53 mmol/m^2/seg. y la humedad relativa se sostuvo entre 50% y 51%. Cabe anotar que mientras la conductancia descendió y alcanzó valores mas bajos, hubo momentos en los cuales la radiación incidente alcanzó valores de 240 mmol/m^2/seg. (Anexos) Fig. 6 e,f.

Pero cuando mejor se pudo apreciar la relación inversa entre las tasas de la conductancia foliar de *Pentacalia vaccinioides*, con respecto al potencial hídrico del suelo, fue el dia 27 de marzo de 1995, en la comunidad Frailejonal-pajonal. En esa fecha se presentaron aumentos relativamente fuertes, entre -15 y -22 centibares, del potencial hídrico del suelo y, al mismo tiempo, las tasas de la conductancia se mantuvieron por debajo de 100 mmol/m^2/seg. No obstante presentarse en el mismo lapso aumentos intermitentes en la intensidad de la radiación. Fig. 3 a-f (Potencial hídrico del suelo igual a 0).

Desde luego, las tasas más bajas de la conductancia ocurrieron en las horas de la mañana, cuando se presentaron los mayores aumentos del valor negativo del potencial hídrico del suelo, acompañados de incrementos reducidos de la temperatura del suelo y de la velocidad del viento. Fig. 4 e,f.

En ese mismo dia (27.03.95), las tasas de la conductancia de *Espeletia grandiflora*, oscilaron en relación positiva con las intensidades de la variable radiación global, pero independientemente de las oscilaciones del potencial hídrico del suelo. Las tasas más altas de la conductancia coincidieron con descensos de la velocidad del viento y, en particular, con temperaturas altas de la hoja. (Anexos) Fig. 15. Es decir, en ese dia las variaciones momentáneas de los factores climáticos y las correspondientes respuestas de la conductancia parecieran apartarse del comportamiento normal.

Sin embargo, el balance global de las variaciones momentáneas de las intensidades climáticas, promotoras de las intensidades de la conductancia y de la transpiración, en cada una de las tres comunidades vs. las variaciones inhibitorias de las mismas, explican lo ocurrido, en una y otra comunidad, en los días en que se efectuaron las mediciones.

Como ejemplo de la correlación negativa de un factor climático vs. la conductancia, podría señalarse la secuencia de variación desde un mayor a un menor valor promedio de la conductancia, por la haz, de la hoja, de *Espeletia grandiflora*, coincidente con la secuencia de menor a mayor valor de la temperatura promedio de la hoja, que se obtuvo para cada comunidad, asi: Páramo-rocoso 15°C, Frailejonal-pajonal 16°C y Vegetación de Turbera

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TEMPERATURA DE LA HOJA (THOJ) FRAILEJONAL PAJONAL PENTACALIA VACCINIOIDES HAZ

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	11.8675	0.50124	23.68	0.0000
RADGLOB	0.00407	4.884E-04	8.33	0.0000

R-SQUARED	0.5089	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	3.98126
ADJUSTED R-SQUARED	0.5016	STANDARD DEVIATION	1.99531

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	276.429	276.429	69.43	0.0000
RESIDUAL	67	266.745	3.98126		
TOTAL	68	543.173			

CASES INCLUDED 69 MISSING CASES 2

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TEMPERATURA DE LA HOJA (THOJ) PARAMO ROCOSO PENTACALIA VACCINIOIDES HAZ

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	15.8485	0.75211	21.07	0.0000
RADGLOB	0.00185	5.261E-04	3.52	0.0008

R-SQUARED	0.1760	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	8.58831
ADJUSTED R-SQUARED	0.1618	STANDARD DEVIATION	2.93058

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	106.418	106.418	12.39	0.0008
RESIDUAL	58	498.122	8.58831		
TOTAL	59	604.539			

CASES INCLUDED 60 MISSING CASES 3

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TEMPERATURA DE LA HOJA (THOJ) VEGETACION DE TURBERA HAZ

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	15.2392	0.38871	39.20	0.0000
RADGLOB	0.00162	2.339E-04	6.90	0.0000

R-SQUARED	0.4881	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	2.07055
ADJUSTED R-SQUARED	0.4778	STANDARD DEVIATION	1.43894

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	98.6996	98.6996	47.67	0.0000
RESIDUAL	50	103.527	2.07055		
TOTAL	51	202.227			

CASES INCLUDED 52 MISSING CASES 0

Tabla 18a. *Pentacalia vaccinioides* (haz foliar). Regresión lineal simple de Thoj vs radiación global factor ecoclimático seleccionado, paso a paso, por presentar mayor influencia sobre la Thoj para cada una de las tres comunidades.

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TEMPERATURA DE LA HOJA (THOJ) FRAILEJONAL PAJONAL PENTACALIA VACCINIOIDES ENVES

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	12.3321	0.43119	28.60	0.0000
RADGLOB	0.00316	3.912E-04	8.07	0.0000

R-SQUARED	0.4966	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	3.27040
ADJUSTED R-SQUARED	0.4890	STANDARD DEVIATION	1.80842

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	212.950	212.950	65.11	0.0000
RESIDUAL	66	215.846	3.27040		
TOTAL	67	428.797			

CASES INCLUDED 68 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TEMPERATURA DE LA HOJA (THOJ) PARAMO ROCOSO PENTACALIA VACCINIOIDES ENVES

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	15.4379	0.69090	22.34	0.0000
RADGLOB	0.00204	4.815E-04	4.24	0.0001

R-SQUARED	0.2309	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	7.20530
ADJUSTED R-SQUARED	0.2181	STANDARD DEVIATION	2.68427

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	129.824	129.824	18.02	0.0001
RESIDUAL	60	432.318	7.20530		
TOTAL	61	562.142			

CASES INCLUDED 62 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TEMPERATURA DE LA HOJA (THOJ)VEGETACION DE TURBERA PENTACALIA VACCINIOIDES ENVES

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	16.0591	0.42886	37.45	0.0000
RADGLOB	0.00127	2.723E-04	4.68	0.0000

R-SQUARED	0.2888	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	2.73206
ADJUSTED R-SQUARED	0.2756	STANDARD DEVIATION	1.65289

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	59.8971	59.8971	21.92	0.0000
RESIDUAL	54	147.531	2.73206		
TOTAL	55	207.428			

CASES INCLUDED 56 MISSING CASES 0

Tabla 18b. *Pentacalia vaccinioides* (envés foliar). Regresión lineal simple de Thoj vs radiación global, factor ecoclimático seleccionado por presentar mayor influencia sobre la Thoj para cada una de las tres comunidades.

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TEMPERATURA DE LA HOJA (THOJ) FRAILEJONAL PAJONAL ESPELETIA GRANDIFLORA HAZ

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	12.0635	0.57809	20.87	0.0000
RADGLOB	0.00319	4.241E-04	7.53	0.0000

R-SQUARED	0.5806	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	4.23443
ADJUSTED R-SQUARED	0.5703	STANDARD DEVIATION	2.05777

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	240.300	240.300	56.75	0.0000
RESIDUAL	41	173.612	4.23443		
TOTAL	42	413.911			

CASES INCLUDED 43 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TEMPERATURA DE LA HOJA (THOJ) PARAMO ROCOSO ESPELETIA GRANDIFLORA HAZ

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	13.8904	0.65757	21.12	0.0000
RADGLOB	0.00202	5.103E-04	3.95	0.0002

R-SQUARED	0.2151	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	6.38503
ADJUSTED R-SQUARED	0.2013	STANDARD DEVIATION	2.52686

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	99.7355	99.7355	15.62	0.0002
RESIDUAL	57	363.947	6.38503		
TOTAL	58	463.682			

CASES INCLUDED 59 MISSING CASES 5

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TEMPERATURA DE LA HOJA (THOJ)VEGETACION DE TURBERA ESPELETIA GRANDIFLORA HAZ

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	14.4071	0.48629	29.63	0.0000
RADGLOB	0.00197	3.206E-04	6.15	0.0000

R-SQUARED	0.3866	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	4.47186
ADJUSTED R-SQUARED	0.3764	STANDARD DEVIATION	2.11468

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	169.088	169.088	37.81	0.0000
RESIDUAL	60	268.312	4.47186		
TOTAL	61	437.400			

CASES INCLUDED 62 MISSING CASES 0

Tabla 19a. *Espeletia grandiflora* (haz foliar). Regresión lineal simple de Thoj vs radiación global factor ecoclimático seleccionado paso a paso por presentar mayor influencia sobre la Thoj para cada una de las tres comunidades.

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TEMPERATURA DE LA HOJA (THOJ) FRAILEJONAL PAJONAL ESPELETIA GRANDIFLORA ENVES

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	12.6131	0.55076	22.90	0.0000
RADGLOB	0.00292	4.205E-04	6.95	0.0000

R-SQUARED	0.5179	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	4.47459
ADJUSTED R-SQUARED	0.5072	STANDARD DEVIATION	2.11532

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	216.323	216.323	48.34	0.0000
RESIDUAL	45	201.357	4.47459		
TOTAL	46	417.680			

CASES INCLUDED 47 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TEMPERATURA DE LA HOJA (THOJ) PARAMO ROCOSO ESPELETIA GRANDIFLORA ENVES

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	15.0478	0.57861	26.01	0.0000
RADGLOB	0.00112	3.702E-04	3.01	0.0038

R-SQUARED	0.1374	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	8.05117
ADJUSTED R-SQUARED	0.1223	STANDARD DEVIATION	2.83746

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	73.1174	73.1174	9.08	0.0038
RESIDUAL	57	458.916	8.05117		
TOTAL	58	532.034			

CASES INCLUDED 59 MISSING CASES 0

REGRESION LINEAL SIMPLE DE LA TEMPERATURA DE LA HOJA (THOJ)VEGETACION DE TURBERA ESPELETIA GRANDIFLORA ENVES

PREDICTOR VARIABLES	COEFFICIENT	STD ERROR	STUDENT'S T	P
CONSTANT	14.7794	0.44313	33.35	0.0000
RADGLOB	0.00187	2.880E-04	6.50	0.0000

R-SQUARED	0.3903	RESID. MEAN SQUARE (MSE)	4.11625
ADJUSTED R-SQUARED	0.3811	STANDARD DEVIATION	2.02885

SOURCE	DF	SS	MS	F	P
REGRESSION	1	173.915	173.915	42.25	0.0000
RESIDUAL	66	271.672	4.11625		
TOTAL	67	445.587			

CASES INCLUDED 68 MISSING CASES 2

Tabla 19b. *Espeletia grandiflora* (envés foliar). Regresión lineal múltiple de Thoj vs radiación global factor ecoclimático seleccionado paso a paso por presentar mayor influencia sobre la Thoj para cada una de las tres comunidades.

17°C. Conductancias: Páramo-rocoso, 16.86 umol/m²/seg. Frailejonal-pajonal 16.36 umol/m²/seg. y Vegetación de Turbera 16.22 umol/m²/seg. Tabla 1. Secuencia coincidente con el resultado de las respectivas regresiones lineales simples, correspondientes a cada comunidad. Tabla 18 a,b.

La secuencia ascendente de las intensidades de la radiación global: (PREGH 1115 umol/m²/seg., FPEGH 1144, umol/m²/seg., y TEGH 12.64 umol/m²/seg., coincide con la correspondiente a la temperatura de la hoja de las superficies foliares y de las respectivas variaciones a lo largo del ciclo diurno, como se muestra en la Tabla 19 a,b, de las regresiones lineales simples de la temperatura de la hoja vs. radiación global.

La mencionada serie descendente: Páramo-rocoso, Vegetación de Turbera, y Frailejonal-pajonal, de los promedios de la conductancia, por el envés, de la hoja de *Espeletia grandiflora* en las comunidades: Páramo-rocoso, Vegetación de Turbera y Frailejonal-pajonal, se explicaría, también por el balance de los coeficientes negativos vs. coeficientes positivos de las correlaciones parciales de los factores facilitadores vs. factores inhibidores, en cada comunidad y cara foliar, tanto para la conductancia como para la transpiración. A la secuencia descendente de los resultados de dicho balance, para la conductancia, por la haz foliar de *E.grandiflora*, (Tabla 7a) en cada comunidad: Páramo-rocoso -0.1688; Veg. de Turbera - 0.3696 y Frailejonal Pajonal - 0.4149, guarda relación con la secuencia de los promedios de las tasas de la conductancia, por la haz de *E. grandiflora*: Páramo-rocoso 23.13; Vegetación de Turbera - 20.47 y Frailejonal pajonal 20.25 mmol/m²/seg.

6. COMPORTAMIENTO DEL POTENCIAL HÍDRICO DEL SUELO EN LAS TRES COMUNIDADES CON REFERENCIA A LAS DOS ESPECIES ESTUDIADAS

Los valores negativos promedio mas altos del potencial hídrico del suelo se presentaron en el Páramo-rocoso, tanto cuando se hicieron las mediciones en plantas de *Pentacalia vaccinioides*, como de *Espeletia grandiflora*. Las mediciones de los valores se efectuaron en el mismo sitio y simultáneamente, al igual que las de los demás factores ambientales y de la conductancia y de la transpiración en el campo, por los dos lados de las hojas, de una y otra especie, Fig. 47 a,b; Fig. 50 a,b.

Los suelos de la comunidad Vegetación de Turbera, en algunos casos, se encontraban en estado de saturación de agua; otras veces, presentaron valores muy cercanos al punto de saturación. El suelo de la comunidad Frailejonal-pajonal presentó valores no alejados del punto de saturación, en comparación con los de la comunidad Páramo-rocoso en donde se midieron los valores negativos más altos. Fig. 47 a,b y Fig. 50 a,b.

6.1 COMPORTAMIENTO DE LA CONDUCTANCIA Y DE LA TRANSPIRACIÓN EN RELACIÓN CON EL POTENCIAL HÍDRICO DEL SUELO EN *PENTACALIA VACCINIOIDES*

La conductancia foliar de la especie anfiestomática, *Pentacalia vaccinioides*, presentó, en la comunidad Páramo-rocoso, los promedios globales (M±SE) más bajos, (41.5226 mmol/seg/m² (±ES) por la haz y 37.5906 mmol/seg.m² (±ES) por el envés. Allí también el potencial hídrico del suelo alcanzó el valor promedio de -6.9071 centibares, (±SE) por el envés y, de -6.8676 centibares, (±SE) por la haz, Tabla 3, Tabla 20. Figs. 45 a,b; y 47 a,b.

En cambio, como se puede observar en las Figs. 45 a,b, y Tabla 20, los valores de la conductancia foliar de *Pentacalia vaccinioides*, por la haz y el envés, en las comunidades Frailejonal-pajonal y Vegetación de Turbera, no están muy alejados. Por otra parte, el promedio global de la conductancia, en estas mismas comunidades fue mucho mayor que el correspondiente a la comunidad Páramo-rocoso; es decir, en coincidencia con los mayores contenidos de agua del suelo de las comunidades. En la comunidad Frailejonal-pajonal, el promedio global del potencial hídrico del suelo por la haz fue de -2.6986 centibares y por el envés de -3.6824 centibares (±ES) y en la Vegetación de Turbera, de -0.8571 centibares (±ES), por la haz y -0.9074, por el envés

En la comunidad Páramo-rocoso, particularmente, por el envés de la hoja, la transpiración se comportó de manera similar a la de la conductancia. El promedio de la transpiración fue de 0.623743 mmol/m²/seg., ±(SE) ligeramente más bajo que el obtenido por la haz en la misma comunidad, igual a 0.666132 mmol/seg/m², ±(SE). Por la haz, en la comunidad Vegetación de Turbera, se obtuvo el valor promedio global más alto de la transpiración de *Pentacalia vaccinioides*, 1.055018 mmol/m²/seg. (±SE). Por el envés, los valores promedio de la transpiración obtenidos en las comunidades Frailejonal-pajonal y en la Vegetación de Turbera fueron bastante similares entre sí. Tabla 21 y Fig.46 b. No así por la haz foliar Tabla 21 y Fig. 46 a.

Pentacalia Haz (a)	Conduct. promed. ±ES	Corr.parciales Conductancia vs.: T_1	Thoja	Bal.coef.+ y - Corr.par. Conduct. vs.: Radin. T°amb Viento	Balance global correl. par.var. ecoclim.	Potenc. hidrico (ψ) suelo
PRH	41.5226	-0.2182	-0.1715	-0.2704	-0.6601	-6.8676
FPH	81.9464	-0.0910	-0.2338	-0.0812	-0.4060	-2.6986
TH	84.3433	-0.1058	-0.0500	-0.4233	-0.5791	-0.8571
Envés (b)						
PRE	37.5906	-0.2151	-0.1913	-0.4595	-0.8659	-6.9071
TE	80.9561	0.0675	-0.3092	-0.1613	-0.4055	-0.9074
FPE	82.1936	0.1568	-0.3281	0.0263	- 0.145	-3.6824

Tabla 20. Tasas promedio ±ES de la conductancia por la haz (a) y el envés (b) foliar de *Pentacalia vaccinioides* para cada comunidad. Idem: correlaciones parciales, conductancia vs. potencial hídrico del suelo (T_1) y temperatura de la hoja (Thoja), (Véase Tabla 6 a-b); balance de los coeficientes + y - de las correlaciones parciales, conductancia vs. factores ecoclimáticos; balance global de las correlaciones parciales T_1 Thoja y correlaciones parciales de la conductancia vs. factores ecoclimáticos; promedios del potencial hídrico del suelo (y), por comunidad. (Véase Tabla 3)

Tanto las correlaciones parciales, de la conductancia como de la transpiración vs. el conjunto de variables ecoclimáticas indican que, en uno y otro caso, los coeficientes negativos más altos del potencial hídrico del suelo, correspondieron a la comunidad Páramo-rocoso. Es decir, en confirmación de los previsto en la ya enunciada hipótesis.

Entre los resultados del balance global de los coeficientes de las correlaciones parciales, negativos y positivos, conductancia vs. variables ecoclimáticas, tanto el balance correspondiente a FPH (-0.4060) como el obtenido para TH, (-0.5791) son negativos y mayores que el perteneciente al balance también negativo de PRH (-0.6601). Sin embargo, el balance global de FPH es mayor que el de TH. De donde se puede deducir que tal balance no fue el factor decisivo para que el promedio de la conductancia de FPH fuera menor que TH. El factor decisivo como se deduce de la misma Tabla 20 fue el potencial hídrico del suelo, cuyos valores negativos obtenidos en cada comunidad, por la haz foliar, descienden al punto de saturación 0.0 de agua del suelo y a medida que ascienden los valores de la conductancia.

Pentacalia Haz (a)	Transp. promed. ±ES	Corr.parciales Transpiración vs.: T_1	Thoja	Bal.coef.+ y - Corr.parc. Transpir. vs. Radin.T°amb Viento	Balance global correl. parcial var.eco.	Potenc. hidrico (ψ) suelo
PRH	0.6661	-0.2373	-0.2252	-0.2204	-0.6829	-6.8676
FPH	0.6696	0.0009	-0.2188	-0.0069	-0.2110	-2.6986
TH	1.0550	-0.2038	0.1378	-0.3272	-0.3932	-0.8571
Envés (b)						
PRE	0.62374	-0.3223	-0.0578	-0.4245	-0.8046	-6.9071
FPE	0.9500	0.1626	-0.2590	0.4642	0.3678	-3.6824
TE	0.9555	-0.0291	-0.0639	-0.0223	-0.1153	-0.9074

Tabla 21. Tasas promedio ±ES de la transpiración por la haz (a) y el envés (b) foliar de *Pentacalia vaccinioides*, para cada comunidad. Idem: correlaciones parciales, transpiración vs. potencial hídrico del suelo (T_1) y temperatura de la hoja (Thoja, véase Tabla 7 a,b); balance de los coeficientes + y - de las correlaciones parciales, de la transpiración vs. factores ecoclimáticos; balance global de las correlaciones parciales mencionadas atrás. Promedios del potencial hídrico del suelo (y) por comunidad, registrados en la Tabla 3 y Fig. 47 a,b.

Por el envés, sucedió lo contrario, de acuerdo con la Tabla 20, en la cual los valores negativos, cada vez menores, de los balances globales de las correlaciones parciales de la conductancia vs. factores ecoclimáticos, corresponden a valores positivos, cada vez mayores de los promedios de la conductancia, por el envés, de *Pentacalia vaccinioides*.

Lo mismo sucede con los coeficientes de las correlaciones parciales, conductancia vs. T_1, por el envés, Tabla 20. Sin embargo, en este caso, la secuencia ascendente de los valores promedios de la conductancia, coincide con la secuencia ascendente de los coeficientes de las correlaciones parciales de la conductancia vs. T_1, e inversamente, con los coeficientes negativos, cada vez mayores, comunidad por comunidad, de las correlaciones parciales conductancia vs. Thoja (por el envés). Los coeficientes negativos de las correlaciones Parciales conductancia vs. T_1, muestran también el grado en que afectó este parámetro a la intensidad de la transpiración. Mientras los coeficientes positivos de la misma correlación parcial, muestran lo contrario.

En el caso de la especie *Pentacalia vaccinioides* el valor negativo, mas alto, del coeficiente de la correlación parcial conductancia vs. potencial hídrico (T_1) por la haz (-0.2182) y el envés(-0.2151), se presentó en el Páramo-rocoso, Tablas 6 y 20). En esta comunidad y, en referencia a la misma especie, por la haz, el coeficiente mas bajo de las correlaciones parciales, conductancia vs. variables ecoclimáticas, correspondió a la variable independiente velocidad del viento, (-0.0269) Esto también es válido para la comunidad Vegetación de Turbera, (0.0224). Por el contrario, esta relación de las dos correlaciones parciales conductancia vs. T_1 y velocidad del viento, en la comunidad Frailejonal-pajonal, resultó opuesto.

Esto último está de acuerdo con los promedios globales mas bajos correspondientes a este parámetro. Fig.14 (a,b). Los valores más altos de los coeficientes positivos de esta correlación parcial se midieron en la comunidad Frailejonal-pajonal; particularmente, por el envés foliar de *Pentacalia vaccinioides*. También dentro del conjunto total de las correlaciones parciales de la conductancia y de la transpiración vs. variables ambientales, la velocidad del viento m/seg. se comportó de la manera descrita, Anexos Tabla 14 a,b.

De las regresiones lineales múltiples, potencial hídrico del suelo vs. variables climáticas, en referencia a cada una de las comunidades, se desprende que el factor de mayor impacto sobre las variaciones del potencial hídrico del suelo fue la temperatura del suelo, Tablas 14a-15b. En la comunidad en la cual este parámetro alcanzó los valores mas altos y tuvo la mayor incidencia, fue la comunidad Páramo-rocoso, tanto en *Pentacalia vaccinioides* como en *Espeletia grandiflora*. Tablas 14a-15b. Esto también se

deduce de las Tablas 17 a,b de las correlaciones parciales potencial hídrico del suelo (y) vs. factores climáticos y también de las Tablas 5 a,b de las correlaciones parciales temperatura del suelo vs. factores climáticos.

Por lo mismo, las elevadas temperaturas del suelo que se presentaron en el Páramo-rocoso, sobre todo en la primera época seca del año (enero) contribuyeron a que allí ocurriera los mayores valores negativos del potencial hídrico, como era de esperarse. Además, como expone **Kreeb (1974)**, los suelos secos se calientan más rápidamente que los suelos húmedos o pantanosos como los de la comunidad Vegetación de Turbera, También esto ocurrió, aunque en menor medida, en la comunidad Frailejonal-pajonal, como también lo demuestran las regresiones lineales de las Tablas 14a-15b.

Entre los factores ecoclimáticos que afectaron tanto la conductancia como la transpiración, merece especial atención la variable temperatura de la hoja, variable estrechamente interrelacionada con la radiación global. En particular, en este estudio tuvo incidencia negativa significativa, en las comunidades Frailejonal-pajonal y Páramo-rocoso sobre la conductancia de *Pentacalia vaccinioides*, por la haz y el envés foliar. Si bien, en la comunidad Vegetación de Turbera, como lo muestran las Tablas 6 a,b; fue débil por la haz (r=0.0500) y fuerte, por el envés (r=-0.3092). En las dos primeras comunidades mencionadas, Frailejonal-pajonal y Páramo-rocoso, también tuvo fuerte incidencia negativa sobre la transpiración, por la haz. Mientras que en la comunidad de Turbera, la incidencia por la misma cara foliar, fue positiva aunque no tan fuerte. Por el envés, solamente, en la comunidad Frailejonal-pajonal la incidencia fue fuerte (r=-0.2590), Tabla 8 a,b Allí, también a esta variable independiente, le correspondieron los coeficientes negativos más altos de la regresión lineal múltiple, conductancia vs. factores ambientales de mayor impacto. Tablas 12 a,b.

El promedio mas alto de la conductancia por la haz foliar de *Pentacalia vaccinioides*, correspondió a la comunidad Turbera, en la cual se obtuvo el promedio más alto de saturación de agua del suelo (y=-0.8571 centibares) y el promedio más bajo en la comunidad Páramo-rocoso, con el promedio mas bajo de saturación de agua del suelo (y=-6.8676 centibares). El promedio de la conductancia obtenido para la comunidad Frailejonal-pajonal, estuvo muy cerca del correspondiente a la comunidad de Turbera. No obstante, la separación o déficit del contenido de agua del suelo, (y=-2.6986 centibares) del nivel de saturación (r=0.0). Probablemente, las desfavorabilidades menores del balance de los coeficientes positivos y negativos de las correlaciones parciales, conductancia vs. radiación incidente, temperatura del ambiente y velocidad del viento y de la del aquí denominado balance global de las correlaciones parciales, conductancia vs. factores ecoclimáticos, que se presentó en esta comunidad, con respecto, a las comunidades Vegetación de Turbera

y Páramo-rocoso, pudo haber influido en el promedio alto de la conductancia, en la comunidad Frailejonal-pajonal. Tabla 20.

En la Tabla 20, también se puede constatar la concordancia de las secuencias descendientes de los promedios de las respectivas tasas de la conductancia, por la haz y el envés, comunidad por comunidad, con la secuencia de los valores negativos de los balances globales de los coeficientes positivos y negativos de las correlaciones parciales conductancia vs. factores ecoclimáticos; salvo el caso del balance global correspondiente a la comunidad Frailejonal-pajonal, por la haz. Sin embargo, de modo mas claro y marcado, las secuencias descendientes de los promedios de los valores del potencial hídrico del suelo, por la haz y por el envés, guardan relación inversa con los valores promedio de las tasas de la conductancia por comunidad y cara foliar. (Tabla 20). O sea, entre mayor sea el déficit de humedad del suelo y, por tanto, mayor el valor negativo del potencial hídrico, menor el promedio de las tasas de conductancia de *Pentacalia vaccinioides*.

Esto último se cumple también para el caso de la transpiración de *Pentacalia vaccinioides*, tanto por la haz como por el envés.

En referencia al sentido o dirección de las secuencias por la haz y el envés, de los balances globales de las correlaciones parciales, transpiración vs. variables ecoclimáticas, los correspondientes a la comunidad Frailejonal-pajonal, tanto por la haz como por el envés, se apartan del sentido descendente esperado de tal secuencia, Tabla 21.

La relativamente pequeña diferencia entre los valores promedio de la transpiración, por la haz, en las comunidades Frailejonal-pajonal y Páramo-rocoso, podría explicarse, si se tiene en cuenta que el valor negativo del balance global, y del parcial (Rinc, Tamb, Vie), también negativo, resultaron menores para la comunidad Frailejonal-pajonal. Lo propio ocurre en referencia a Thoja. Además, la correlación conductancia vs. T_1 es positiva. Sin embargo, como se desprende de la Tabla 21, la razón principal es el comportamiento del valor promedio del potencial hídrico del suelo para la comunidad Frailejonal-pajonal por comunidad. A medida que este parámetro se aproxima al nivel saturación de agua del suelo, aumentan los promedios de las tasas de transpiración.

También el valor promedio de la transpiración es mayor en la comunidad Vegetación de Turbera, por la haz, que en el Frailejonal-pajonal por la haz.

Curiosamente, en referencia a la comunidad Frailejonal-pajonal, la correlación parcial transpiración vs. tensión hídrica del suelo T_1(r=-0.2038) indica desfavorabilidad de este factor respecto a tasas promedio, por comunidad y cara foliar. Esto implica que para explicar las mayores tasas de

transpiración foliar de *Pentacalia vaccinioides*, en esta comunidad, por la haz, con respecto a las de la misma especie y cara foliar, en la comunidad Páramo-rocoso, es necesario analizar el impacto de otros factores o variables. Tales factores serían, de acuerdo, con los valores de las respectivas correlaciones parciales, los siguientes: temperatura de la hoja, balance de los coeficientes + y - de las correlaciones parciales, transpiración vs. radiación incidente, temperatura del ambiente y viento y, por último, balance global de las correlaciones parciales de la transpiración vs. factores ecoclimáticos. Tabla 21.

Así mismo, para explicar la razón por la cual, el promedio de las tasas de transpiración de *Pentacalia vaccinioides*, en la comunidad Frailejonal-pajonal por el envés, es mayor que el promedio de la transpiración, de la misma especie y por la misma cara foliar en el Páramo-rocoso, habría que recurrir al análisis de los balances global y de los coeficientes de correlación parcial, traspiración vs. radiación incidente, transpiración vs. temperatura ambiente y transpiración vs. velocidad del viento. Por otra parte, habría que tener en cuenta el coeficiente de la correlación parcial transpiración vs. tensión hídrica del suelo.

Como resultado de este análisis, se llega a la conclusión que el menor potencial hídrico del suelo de la comunidad Frailejonal-pajonal, con respecto al de la comunidad Páramo-rocoso y la favorabilidad del balance global son los factores responsables. La influencia positiva sobre la transpiración por el envés del potencial hídrico del suelo de la comunidad Frailejonal-pajonal, se expresa, en este caso, en el coeficiente positivo y relativamente alto (r=0.1626) de la transpiración vs. el potencial hídrico del suelo.

Si se aplica el procedimiento anterior para examinar la razón por la cual el promedio de la transpiración por el envés foliar, en la comunidad Vegetación de Turbera, es mayor que el de la comunidad Frailejonal-pajonal, se tendría que, en este caso, la mayor favorabilidad de la correlación parcial, transpiración vs. potencial hídrico y transpiración vs. Thoja, serían los factores responsables. La diferencia entre el bajo promedio del potencial hídrico de la comunidad Vegetación de Turbera con respecto al relativamente alto promedio del potencial hídrico en el Páramo-rocoso, se refleja en la diferencia entre los coeficientes de las respectivas correlaciones parciales, es decir, -0.0291 (TE) y -0.3223 (PRE).

6.2 COMPORTAMIENTO DE LA CONDUCTANCIA Y DE LA TRANSPIRACIÓN EN RELACIÓN CON EL POTENCIAL HÍDRICO DEL SUELO EN *ESPELETIA GRANDIFLORA*

Como ya se expuso, el comportamiento de la conductancia y de la transpiración foliar de la especie hipostomática *Espeletia grandiflora*, en las tres

comunidades, contrasta con el descrito para *Pentacalia vaccinioides*. En primer lugar, llama la atención los valores promedios obtenidos para la conductancia y la transpiración estomáticas en la comunidad Páramo-rocoso.

A la inversa de *Pentacalia vaccinioides*, fue en el Páramo-rocoso donde se obtuvieron las tasas promedio más altas, por el envés, de la conductancia y de la transpiración foliar de *Espeletia grandiflora*. No obstante estos resultados, el promedio total del potencial hídrico del substrato (±SE) del Páramo-rocoso, en el momento de efectuar las mediciones de la conductancia y la transpiración por el envés, fue de -5.564 centibares, (±SE). En el Páramo-rocoso el promedio global de la tasa de la conductancia, por el envés, fue de 137.528 mmol/seg/m² (±SE), mientras que en el Frailejonal-pajonal, el promedio total de la conductancia (±SE) solamente ascendió a 115.023 mmol/

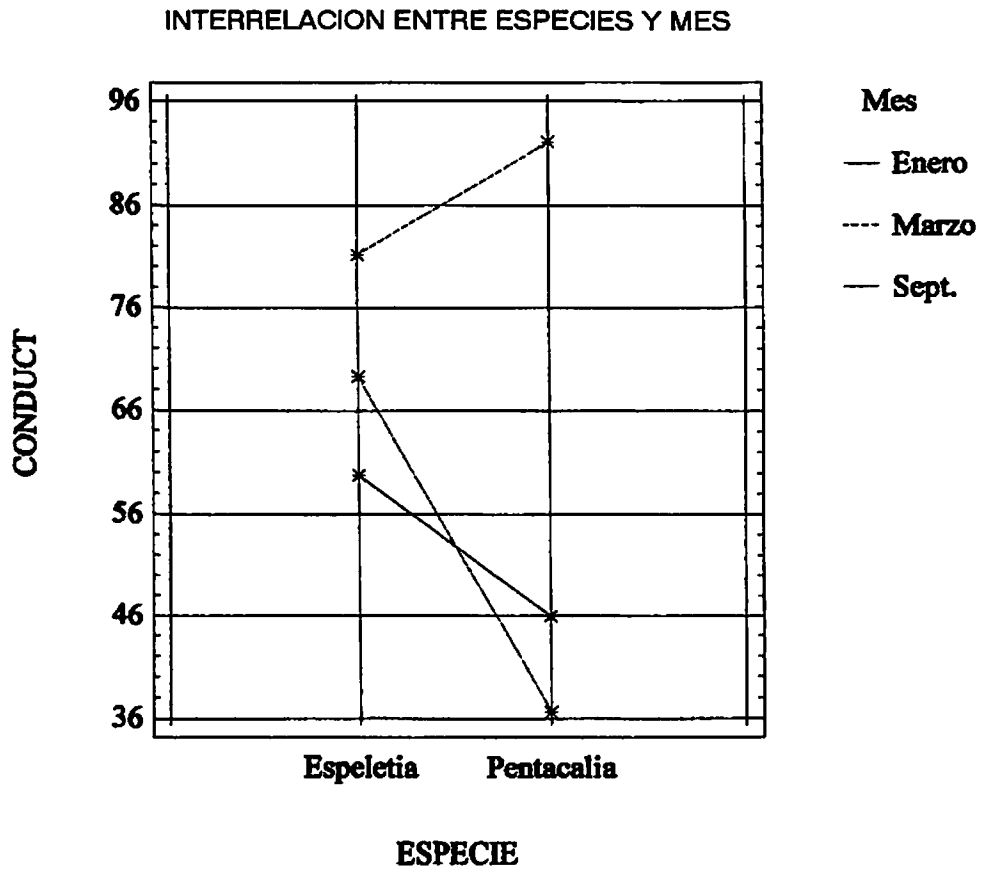


Fig 52 a. Conductancia. *Espeletia grandiflora* y *Pentacalia vaccinioides*. Interrelación entre las dos especies y los meses Enero, Marzo y Septiembre.

m^2/seg., y en la Vegetación de Turbera a 126.921 mmol/m^2/seg. (Fig 45 a,b). Por la haz, el promedio, mas menor el error estandar (±SE), de la conductancia y de la transpiración, en las tres comunidades, varió de manera similar al descrito para el envés foliar.

Los descensos fuertes del contenido de agua del substrato que se acentúan en los días de las épocas secas del año en el Páramo, no afectaron los promedios globales de las tasas de conductancia y transpiración de las plantas de *Espeletia grandiflora*, correspondiente a varios días de cada una de las épocas secas y húmedas del año. Siempre tales tasas resultaron mayores que las de *Pentacalia vaccinioides*, Fig. 51. Pero aún en la época mas seca del año que se presenta en el mes de enero, en el Páramo de El Granizo, tanto las tasas de la conductancia como de la transpiración de *Espeletia grandiflora*, fueron mayores a las de *Pentacalia vaccinioides*, Fig. 52a.

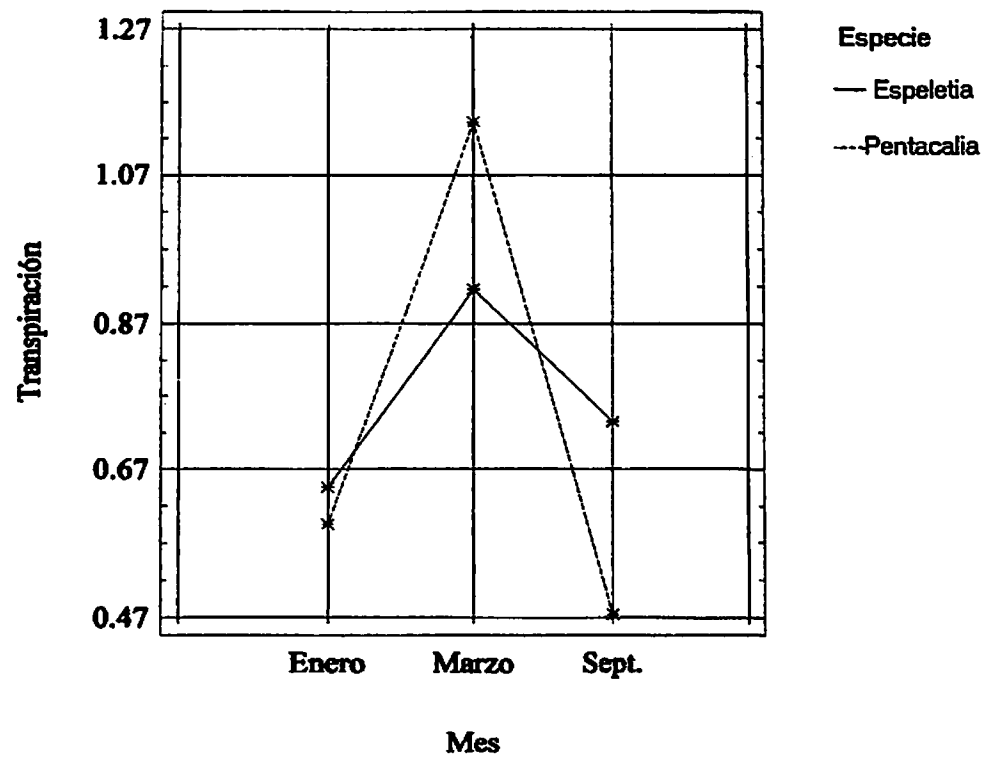


Fig 52 b Transpiración. *Espeletia grandiflora* y *Pentacalia vaccinioides*. Interrelación entre las dos especies y los meses Enero, Marzo y Septiembre.

Los resultados anteriores explicarían por qué la especie *Espeletia grandiflora*, al igual que otras especies de *Espeletia*, por ejemplo, *E.schultzii* de la Cordillera de Mérida, Venezuela, prospere también en localidades de substrato rocoso del Páramo de Mucubají, Fig. 53a.

También estos resultados explican la razón por la cual, *Espeletia grandiflora*, una de las especies dominantes en los páramos del Macizo de Bogotá, alcance alturas de hasta 4000 m. Fig. 53b, en donde, en particular, en las horas de la noche y primeras de la mañana, se produce aridez por congelamiento del suelo. Además, a tales alturas esta especie puede también prosperar en substratos rocosos. Así, allí se presenten a menudo bajas temperaturas del suelo, particularmente, en las primeras horas de la mañana. Las temperaturas bajas dificultan la absorción de agua por las raíces como pudieron comprobarlo **Goldstein, et al 1984**. Sin embargo, a menudo crecen en sitios de menor altura, en substratos rocosos, como ocurre en el caso del sitio donde crece, la comunidad Páramo-rocoso, del Páramo de "El Granizo", lugar donde se llevó a cabo este trabajo. Figs. 26, 35b y 40.

Por lo demás, los promedios globales obtenidos para la conductancia foliar de *Espeletia grandiflora*, por la haz, en las tres comunidades, fueron bastante similares. El promedio por comunidad varió entre 16 mmol/m^2/seg.±ES, Vegetación de Turbera, 20.47±ES, Frailejonal-pajonal 20.25±ES mmol/m^2/seg. Páramo rocoso 23.13±ES, Fig. 45a. El promedio global de la conductancia por la haz de *Espeletia grandiflora*, de hojas hipostomáticas, fue menor que el promedio global de la especie anfiestomática *Pentacalia vaccinioides*. En cambio, por el envés sucedió lo contrario, Fig.45b.

Merece señalarse que la secuencia descendente de los promedios de las tasas de la conductancia ±ES, correspondientes a cada una de las tres comunidades, por la haz de *Espeletia grandiflora* no coincide con ninguna otra, ni directa-ni-inversamente. Sin embargo, el valor promedio mas elevado de la conductancia, tanto por la haz como por el envés, coincidió con la mayor aridez de los substratos de cada una de las tres comunidades, expresadas en los valores negativos del potencial hídrico, es decir, en el Páramo-rocoso.

Las mayores tasas de conductancia de *Espeletia grandiflora*, obtenidas por la haz y el envés, en la comunidad Páramo-rocoso, coincidieron con los valores negativos promedio mas altos del potencial hídrico del suelo. El siguiente menor valor negativo del potencial hídrico correspondió a la comunidad Frailejonal-pajonal, también por ambas caras foliares, Tabla 22. Sin embargo, la conductancia por ambas caras fue ligeramente menor en esta comunidad con respecto a la obtenida en el Páramo-rocoso, por ambas caras. O sea lo contrario de lo que aconteció en *Pentacalia vaccinioides*.

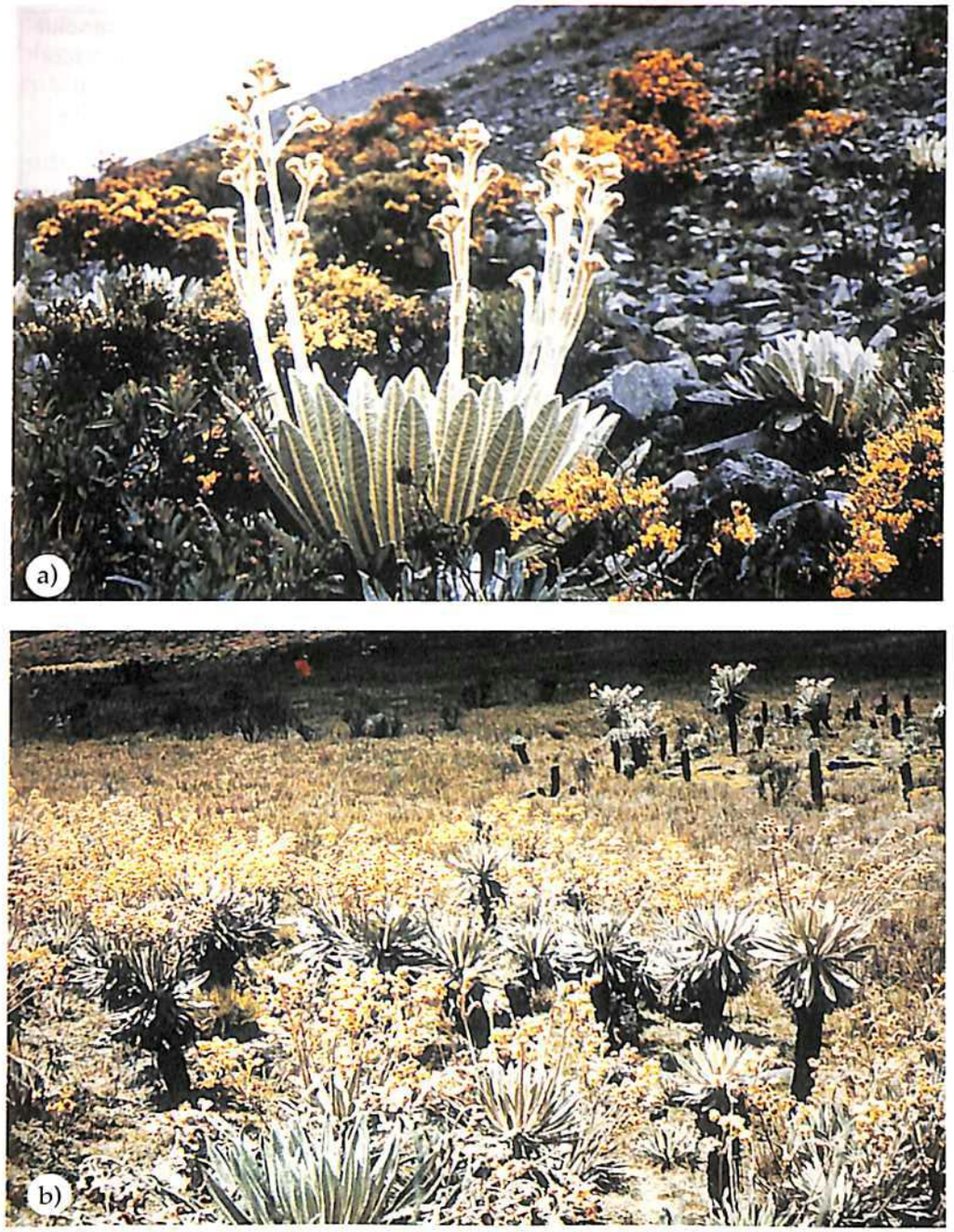


Fig. 53. *Espeletia schultzii*, (a) Páramo de Mucubají. Cordillera de Mérida (Venezuela) (Foto H. Sturm); *Espeletia grandiflora* (b) en la Vegetación de Turbera, Páramo de Chisacá. Cordillera Oriental de Colombia (Foto L.E. Mora-O).

Espeletia Haz (a)	Conduct. promed. ±ES	Corr.parciales Conductancia vs.: T_1	Thoja	Bal.coef.+ y - corr.par. Conduct.vs.: Radin.T°amb Viento	Balan. global correl. parcial variab. ecocli.	Potencial hídrico (ψ) suelo
FPH	20.25	0.0748	-0.1243	-0.2456	-0.295	-4.434
TH	20.47	0.0354	-0.1946	-0.2104	-0.370	-1.353
PRH	23.13	-0.147	-0.1045	0.0824	-0.169	-5.567
Envés (b)						
FPE	115.0229	0.1503	-0.2095	0.0856	0.0264	-4.191
TE	126.9216	0.3622	-0.1769	-0.4437	-0.258	-1.456
PRE	137.527	0.1777	0.0104	0.0486	0.2159	-5.458

Tabla 22. Tasas promedio ±ES de la conductancia por la haz (a) y el envés (b) foliar de *Espeletia grandiflora* para cada comunidad. Idem: correlaciones parciales, conductancia vs. potencial hídrico del suelo (T_1) y temperatura de la hoja (Thoja), (Véase Tabla 7 a-b); balance de los coeficientes + y - de las correlaciones parciales, conductancia vs. factores ecoclimáticos; balance global de las correlaciones parciales T_1 Thoja y correlaciones parciales de la conductancia vs. factores ecoclimáticos; promedios del potencial hídrico del suelo (y), por comunidad. (Véase Tabla 3).

Las tasas promedio de conductancia obtenidas en la comunidad Vegetación de Turbera fueron menores que las correspondientes al Páramo-rocoso, por ambas caras foliares y mayores que las obtenidas para la comunidad Frailejonal-pajonal, por ambas caras foliares.

Este comportamiento particular, en ambos casos (por la haz y el envés) se explicaría así: En primer lugar, los coeficientes de las respectivas correlaciones parciales conductancia vs. potencial hídrico (tensión hídrica) del suelo (T_1), correspondientes a cada comunidad y cara foliar, resultaron positivos, excepto en el caso del Páramo-rocoso por la haz foliar.

Los coeficientes de esta correlación resultaron positivos y de mayor valor por el envés que por la haz. Esto indicaría también que en esta especie de hojas hipostomáticas, en general el déficit de saturación de agua del suelo, expresado en los valores negativos del potencial hídrico del suelo favorece la conductancia y la transpiración. Los valores negativos del potencial hídrico, en la mayoría de las veces no desfavorecen la conductancia y la transpiración hipostomática y cuticular, mientras no se sobrepase un

cierto límite en el grado de saturación de humedad del suelo, el cual, probablemente, sea menor para el caso de la conductancia y la transpiración cuticulares.

En contraste con la favorabilidad del factor ambiental, potencial hídrico del suelo (Ψ), el carácter negativo de los coeficientes de las correlaciones conductancia vs. temperatura de la hoja, por la haz y el envés, muestra la desfavorabilidad, de este factor, al menos en una amplia franja de las temperaturas frecuentes de la hoja, por la haz y el envés, de *Espeletia grandiflora* en el Páramo de El Granizo.

El promedio más alto de las tasas de conductancia estomática de *Espeletia grandiflora*, por el envés, en el Páramo-rocoso, se explica por el valor positivo del balance global de las correlaciones parciales de los factores ecoclimáticos (0.2159). También por el balance positivo de las correlaciones parciales, conductancia vs. radiación incidente, temperatura del ambiente y viento (0.0486). También por las correlaciones parciales positivas de la conductancia vs. temperatura de la hoja y vs. tensión hídrica del suelo. Tablas 22 y 23.

Espeletia Haz (a)	Transp. promed. ±ES	Corr.parciales Transpiración vs.: T_1	Thoja	Bal.coef.+y- Corr.parc. Transpir.vs RadinT°amb Viento	Balance global Correl. parcial variab. ecoclim.	Potencial hídrico (ψ) suelo
PRH	0.1798	-0.1598	-0.2381	0.3704	0.0275	-5.567
FPH	0.1868	0.1305	-0.2026	-0.1947	-0.2668	-4.434
TH	0.1959	0.1640	-0.2452	-0.3504	0.4316	-1.353
Envés (b)						
FPE	1.2008	0.1181	-0.1481	-0.2818	-0.3118	-4.1914
TE	1.3506	0.3027	-0.0539	-0.2128	0.036	-1.456
PRE	1.6274	0.0973	0.1544	0.3818	0.6335	-5.4576

Tabla 23 a,b. Tasas promedio ±ES de la transpiración por la haz (a) y el envés (b) foliar de *Espeletia grandiflora*, para cada comunidad. Idem: correlaciones parciales, conductancia vs. potencial hídrico del suelo (T_1) y temperatura de la hoja (Thoja, véase Tabla 7 a,b); balance de los coeficientes + y - de las correlaciones parciales, de la conductancia vs. factores ecoclimáticos; balance global de las correlaciones parciales mencionadas atrás. Promedios del potencial hídrico del suelo (y) por comunidad, registrados en la Tabla 3 y Fig. 47 a,b.

El promedio global de las tasas de la conductancia obtenido en el Páramo rocoso para la especie hipostomática *Espeletia grandiflora*, por el envés de la hoja, es el más alto; a la inversa de lo que ocurre en el caso de *Pentacalia vaccinioides*, Fig. 45 b.

En cambio en lo que respecta a los promedios ±ES de la transpiración, por la haz, de *E.grandiflora*, en cada una de las dos comunidades: Frailejonal-pajonal y Vegetación de Turbera no existen diferencias considerables con respecto a los correspondientes, al Páramo-rocoso, por la misma cara foliar. (Figs. 46 a). Por la haz, el valor promedio de la tasa de la transpiración cuticular de la hoja de *Espeletia grandiflora*, en la comunidad Páramo-rocoso, fue ligeramente mas baja que en las otras dos comunidades, Fig.46. El promedio mas alto se obtuvo para la comunidad Vegetación de Turbera, al que siguió el valor promedio obtenido en la comunidad Frailejonal-pajonal.

La secuencia atrás descrita coincide con la que se obtuvo para la transpiración, por la haz y por el envés foliar, de la especie anfistomática *Pentacalia vaccinioides*, Fig. 46 a,b. Secuencia estrechamente relacionada con la secuencia del potencial hídrico del suelo. Tabla 23.

Sin embargo, como se desprende de la Tabla 23, la transpiración cuticular, por la haz foliar de *Espeletia grandiflora*, mantiene esta relación de favorabilidad, al menos mientras el déficit de saturación de humedad, no sobrepase ciertos límites. Posiblemente, cuando tal límite se sobrepasa la influencia de las reservas de agua almacenadas por la médula, en este caso, resultan insuficientes. De todos modos, entre más alto sea el déficit de humedad del suelo es también más alto el valor negativo del potencial hídrico del suelo, y más bajo el promedio de la tasa de transpiración, por comunidad por la haz foliar de *Espeletia grandiflora*, (Véase Tabla 23). Esto se refleja también en el comportamiento de la secuencia de los valores de las correlaciones parciales conductancia vs. tensión hídrica del suelo (T_1) correspondientes a cada una de las tres comunidades, por la haz.

El valor positivo del balance global de las correlaciones parciales, transpiración vs. potencial hídrico del suelo (T_1), transpiración vs. Thoja y balance de las correlaciones parciales de la transpiración vs. factores ecoclimáticos, sintetiza los aportes de favorabilidad con respecto a los promedios de las tasas de transpiración por comunidad, por la haz foliar. En el caso de la comunidad Vegetación de Turbera, los aportes de todas las componentes del balance global produjeron el valor más alto de los balances, por la haz y por el envés para dicha comunidad (0.4316) por la haz y (0.036) por el envés. Este valor estuvo seguido por los correspondientes a la comunidad Páramo-rocoso (0.0275) por la haz y (0.6335) por el envés. Cabe destacar que salvo el caso de la comunidad Páramo-rocoso, por la haz, en todas las demás comunidades, los coeficientes respectivos de las correlaciones parciales, transpiración vs. potencial hídrico, resultaron positivas, al igual de lo sucedido para la conductancia, Tablas 22 y 23.

En síntesis, podría decirse que los promedios (±ES) de la transpiración estomática por el envés de las hojas de *Espeletia grandiflora*, en las tres comunidades, se ciñeron al mismo patrón de la conductancia. En el Páramo-rocoso el promedio global presentó los valores mas altos. Como en el caso de la conductancia, por el envés. Los valores promedio de la transpiración obtenidos en las comunidades Vegetación de Turbera y Frailejonal-pajonal, muestran escasa diferencia, pero los valores correspondientes a la comunidad Vegetación de Turbera superaron a los pertenecientes a la comunidad Frailejonal-pajonal. (Fig.49 b).

Sin embargo, como puede verse en la Fig. 49 b, es bien claro que el mayor valor obtenido para el promedio de la transpiración, por el envés, fue en la comunidad Páramo-rocoso. Es decir, lo contrario de lo ocurrido por la haz.

Este comportamiento de la transpiración muestra que también en este caso el mayor o menor contenido de agua del suelo no tiene influencia significativa en el patrón de mayores o menores tasas de la transpiración de *Espeletia grandiflora*, en las tres comunidades, sobre todo, si no se trata de descensos prolongados del potencial hídrico del suelo, o de sequías que afecten las capas mas profundas del suelo.

Las coincidencias en las secuencias de los valores promedios de las tasas de transpiración, correspondientes a las tres comunidades, con las de los valores promedio del potencial hídrico del suelo (por la haz) y la secuencia de los coeficientes de las correlaciones parciales, transpiración vs. tensión hídrica del suelo (T_1), sumado a la consideración de los aportes favorables y/o desfavorables de las correlaciones parciales de la temperatura de la hoja y de los balances global y parcial, de las correlaciones parciales, transpiración vs. factores ecoclimáticos, explican el comportamiento de la transpiración por la haz y por el envés foliar en *Espeletia grandiflora*. En particular, resultó claro que, por el envés foliar, el valor promedio del potencial hídrico del suelo (Ψ) no tiene la relevancia que se demostró tenerla para el caso de *Pentacalia vaccinioides*.

Al igual que en el caso de la conductancia el balance global del conjunto de las correlaciones parciales transpiración vs. factores ecoclimáticos, comunidad por comunidad, sintetiza los efectos favorables y desfavorables para el promedio de las tasas de transpiración, por la haz y el envés foliar, en las tres comunidades, en particular, por el envés foliar, como ya se mencionó.

En el caso de la transpiración estomática por el envés foliar, la secuencia ascendente de los valores del balance global para cada comuni-

dad, coincidió con la secuencia ascendente de las tasas promedio de transpiración. Por consiguiente tendría mayor coherencia explicativa, atribuir la causa principal de las variaciones de las tasas de transpiración, a las variaciones del balance global de las correlaciones parciales transpiración vs. factores ecoclimáticas que a los valores promedio del potencial hídrico del suelo, correspondientes a cada comunidad. O sea, al contrario de lo que sucede por la haz donde en la regulación de la transpiración cuticular, influyen las variaciones del potencial hídrico del suelo de acuerdo con lo ya expuesto.

A la luz de estos resultados obtenidos en este estudio, en general, convendría distinguir, para mayor claridad, cuatro clases de descensos del potencial hídrico del suelo, a saber: a) descensos prolongados del potencial hídrico; b) descensos pasajeros, que no sobrepasen un dia de duración, c) descensos periódicos de apenas algunas horas, y d) descensos de unos minutos de duración. Los primeros afectarían, sobre todo, a los suelos áridos de las regiones desérticas; mientras los segundos y los terceros afectan a los suelos de las regiones con climas caracterizados por períodos anuales de sequía y de lluvia, como es el caso de los "Bosques Andinos" y de los páramos húmedos de las altas montañas tropicales de Colombia.

Los descensos momentáneos del agua del suelo y, por consiguiente, el aumento momentáneo del potencial hídrico del mismo, dependen de las variaciones de factores macro-y ecoclimáticos. Entre los factores macroclimáticos, en el caso del páramo de El Granizo, se pudo establecer, en desarrollo de este trabajo, que sobresalen, la radiación global, la humedad relativa y la velocidad del viento. Entre los factores ecoclimáticos, la temperatura puntual de la atmósfera, la temperatura puntual del suelo y la radiación incidente. Así lo muestran también los resultados de las regresiones lineales del potencial hídrico vs. las variables climáticas, entre las cuales, la de mayor impacto fue la temperatura del suelo. Tablas 14a, 14b; 15a, 15b.

Esto mismo se puede inferir de las Tablas 4 a,b y 5 a,b que contienen las correlaciones parciales temperatura del suelo vs. variables climáticas. A la variable potencial hídrico del suelo, le corresponde el coeficiente de correlación parcial más alto, en el caso de la comunidades Frailejonal-pajonal y Páramo-rocoso, por la haz y por el envés foliar de *Pentacalia vaccinioides* y de *Espeletia grandiflora*. En la comunidad Vegetación de Turbera, la correlación parcial temperatura del suelo vs. potencial hídrico del suelo obtuvo los valores más altos.

En la comunidad Páramo-rocoso, no solamente se presentaron los mas fuertes aumentos momentáneos del potencial hídrico del suelo; también se elevaron las frecuencias de los valores altos de tales potenciales. En esta comunidad, las temperaturas del ambiente más altas fueron más frecuentes que en las otras dos comunidades. Lo mismo sucedió con respecto a la temperatura del suelo, (Tabla 3). Esta última variable influyó en forma definitiva sobre el potencial hídrico de esta comunidad en el momento de efectuar las mediciones.

La frecuencia mas alta de los valores mas bajos de la humedad relativa se presentaron en la comunidad Vegetación de Turbera, seguida de cerca por la del Páramo-rocoso. Por otra parte, en esta última comunidad se obtuvo el promedio global más bajo (55.41% ±SE) en comparación con las otras dos comunidades. El promedio correspondiente a la comunidad Frailejonal-pajonal, fue ligeramente más alto (59.30%±SE), Fig. 4 b. Estos comportamientos son el resultado de los frecuentes aumentos intermitentes, de la intensidad de la radiación global, en el Páramo rocoso, en contraste con lo sucedido en las otras dos comunidades.

De la mayor o menor frecuencia de los valores elevados del potencial hídrico del suelo, diferentes a cero (0), (punto de saturación) dependieron en alta proporción los promedios globales del potencial hídrico del suelo. Por otra parte, tales fluctuaciones, a la vez, fueron inducidas por las oscilaciones, en particular de la intensidad de la radiación global, de la temperatura del suelo, y de la velocidad del viento; como ya se discutió atrás, al referirse a los resultados de regresión lineal del potencial hídrico del suelo vs. el factor ambiental de mejor "fit" de las variables ecoclimáticas seleccionadas. Es decir, en síntesis, los mismos factores ya señalados para *Pentacalia vaccinioides*.

7. DISCUSION DE LOS RESULTADOS

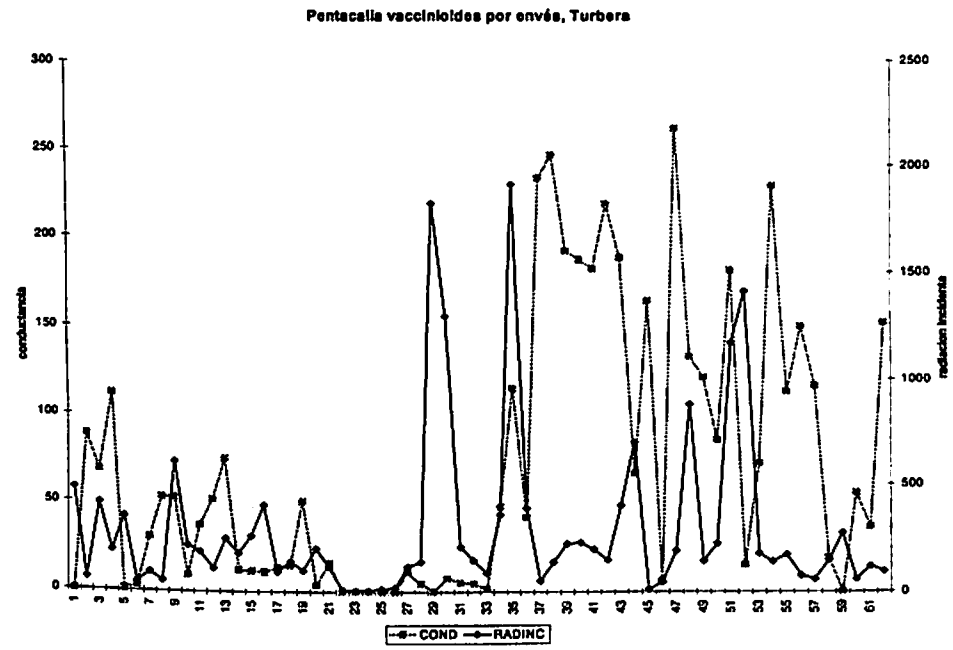
Mediante la absorción del agua del suelo por las raíces y la simultánea regulación de la transpiración estomática las plantas mantienen el flujo continuo y regulado del agua a través de todos los órganos. El gradiente del potencial hídrico interno de plantas (Ψ_i) impulsa el flujo del agua de las raíces a las hojas e impide que se interrumpa la columna interna del líquido. De tal manera que como lo sostiene **Crafts (1968)**, el cuerpo de agua dentro de las plantas es continuo y como tal unitario. La transpiración regula el desplazamiento ascendente de la columna interna de agua, promueve la apertura de los estomas y facilita la captura del CO_2 para la fotosíntesis.

La transpiración es la fuerza impulsora de la columna continua de agua, suelo-planta-aire. La transpiración es afectada por los mismos factores externos que afecten el grado de la pendiente del gradiente de la presión del vapor de agua que exista, entre la superficie transpirante de la planta y el aire.

De allí que como lo expone **Larcher, (1995)**, la intensidad de la transpiración se eleve en la medida que aumente la sequedad del aire y aumente la temperatura de éste.

De acuerdo con el mismo autor **(Larcher l.c.)** tanto la radiación global como la radiación incidente pueden producir bajos, medios y altos calentamientos de las superficies foliares. Los calentamientos no tan fuertes, producen aumentos del gradiente de la presión del vapor de agua, tras lo cual ocurre transpiración. La transpiración puede entonces ocurrir, aún si la humedad relativa del aire es elevada, inclusive si alcanza el grado de saturación; lo cual es importante para el transporte del agua y de los minerales en regiones húmedas.

En *Pentacalia vaccinioides* y *Espeletia grandiflora* esto puede ocurrir en momentos durante los cuales el incremento de la radiación global o de la



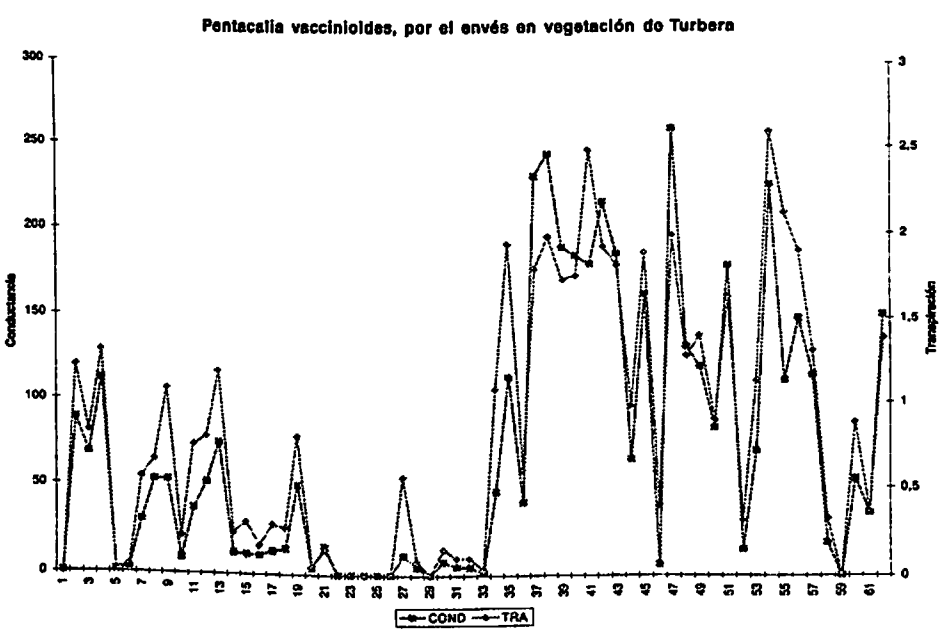


Fig 54. *Pentacalia vaccinioides,* (a). Envés Interrelación de la marcha de la conductancia con las marchas de la radiación incidente; (b) de la transpiración, en la comunidad Vegetación de Turbera.

radiación incidente no es elevado. En caso contrario, las superficies foliares se sobrecalientan y la transpiración desciende a niveles muy bajos o inclusive se suspende totalmente, (Figs. 55 a,b y 56 a,b; 57 a-b). Véase también Tablas 18 a-19 b, de regresión lineal simple de la conductancia y/o de la transpiración vs. radiación global.

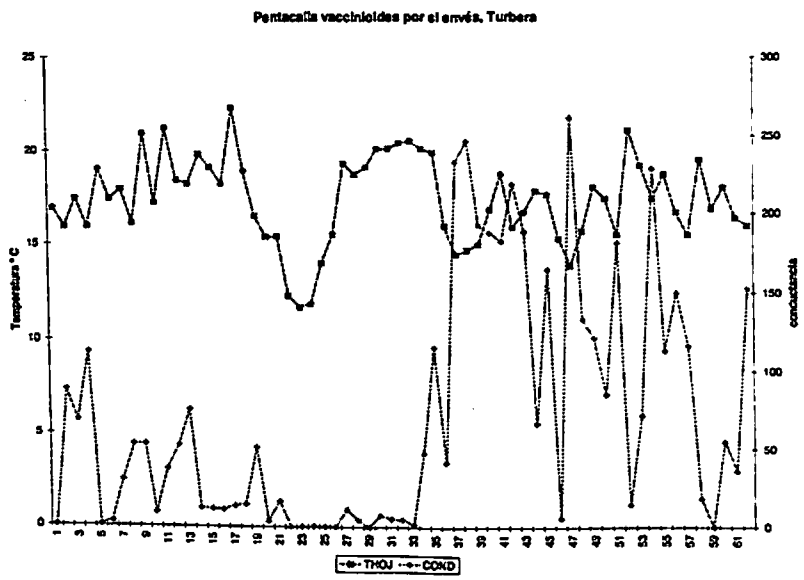
En estos casos, el comportamiento de la conductancia es similar. Sin embargo, la conductancia es más sensible que la transpiración a los aumentos del calentamiento de las superficies foliares y a los consiguientes descensos de la humedad relativa de la capa límite del aire. Cuando la superficie foliar, después de un calentamiento, se enfría y aumenta la humedad relativa, la conductancia se vuelve a elevar (Fig.58 a,b).

El viento desempeña en este proceso un papel relevante, en cuanto retira de la superficie de la hoja las capas de aire saturadas de humedad y las reemplaza con aire no saturado de humedad y nuevamente incrementa el gradiente de presión de vapor de agua.

Por la misma razón, durante períodos prolongados de sequía, en las regiones de clima permanentemente seco, con radiaciones global, incidente y temperaturas del ambiente y de la hoja elevadas, sobre todo, en las horas del medio dia, la transpiración y la conductancia se reducen. Esto indica, en general, que la conductancia no depende solamente de la simple turgencia hidráulica inmediata de los tejidos del tallo y de las hojas, ni de los potenciales hídricos (Ψ_h) inmediatos de la hoja, sino también de las condiciones de humedad del suelo y de la atmósfera, según lo establecido por **Fischer et al, (1970); Schulze & Küppers, (1979),** entre otros autores.

Los mencionados autores detectaron el decrecimiento de las conductancias de las hojas de *Corylus avellana,* bajo condiciones controladas, cuando los potenciales hídricos (Ψ_t) de la planta disminuían progresivamente, a lo largo de un período de varios días. En cambio, la reducción del potencial hídrico del suelo (Ψ_s) durante el curso de un solo dia, no alcanzaba a afectar negativamente la conductancia foliar; sobre todo, cuando los valores de turgencia de la hoja se aproximaba a (0). También **Ulmann, 1985,** encontró respuestas estomáticas al descenso del potencial hídrico (Ψ_l) de toda la planta durante períodos prolongados y concluyó que son los descensos prolongados del potencial hídrico del suelo (Ψ_s) los que generan estrés en toda la planta.

Así mismo, **Bates & Holl, (1981),** pudieron constatar que en *Vigna ungiculata* la conductancia foliar disminuía, en la medida que se acentuaba el déficit hídrico del suelo. Sin embargo, el potencial hídrico (Ψ_h) de las hojas permanecía constante. **Turner, et al (1985) y Gollan, et al (1985),** confirmaron estos hallazgos, con base en los resultados de experimentos



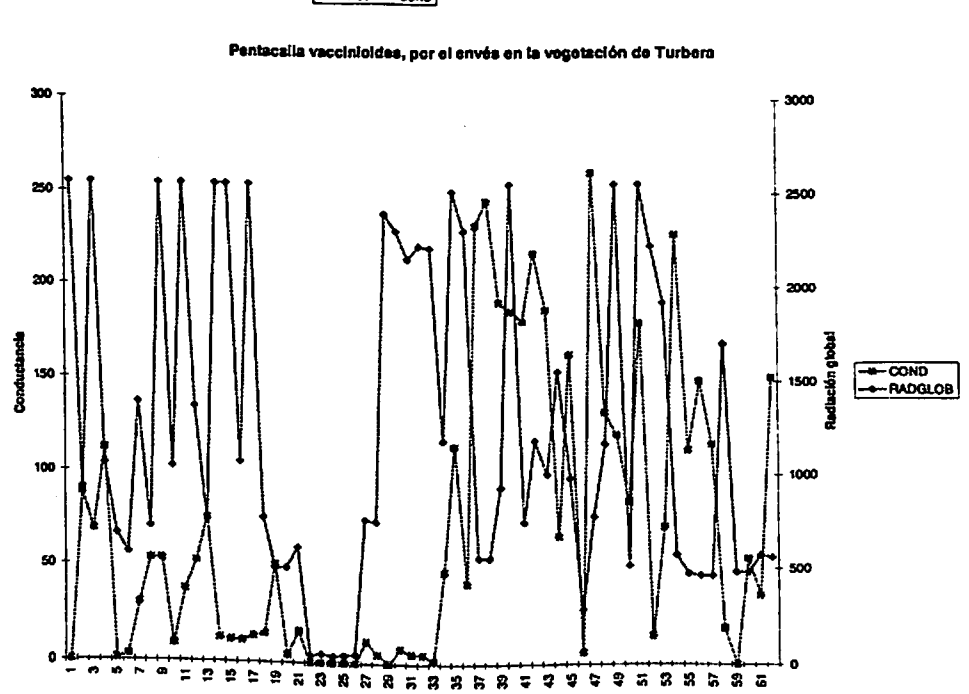
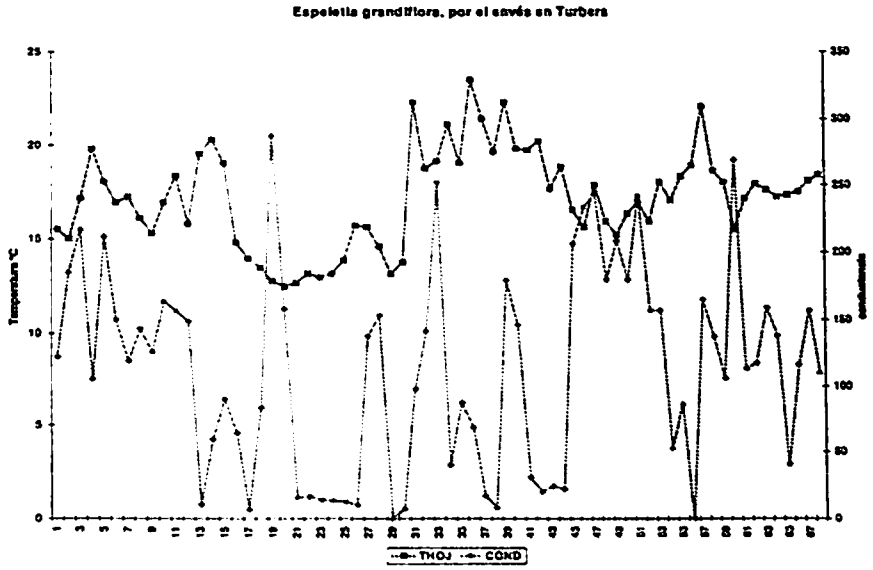


Fig 55. *Pentacalia vaccinioides* (a) Envés. Interrelación de la marcha de la conductancia con las marchas de la temperatura de la hoja; (b) de la radiación global, en la comunidad Vegetación de Turbera.



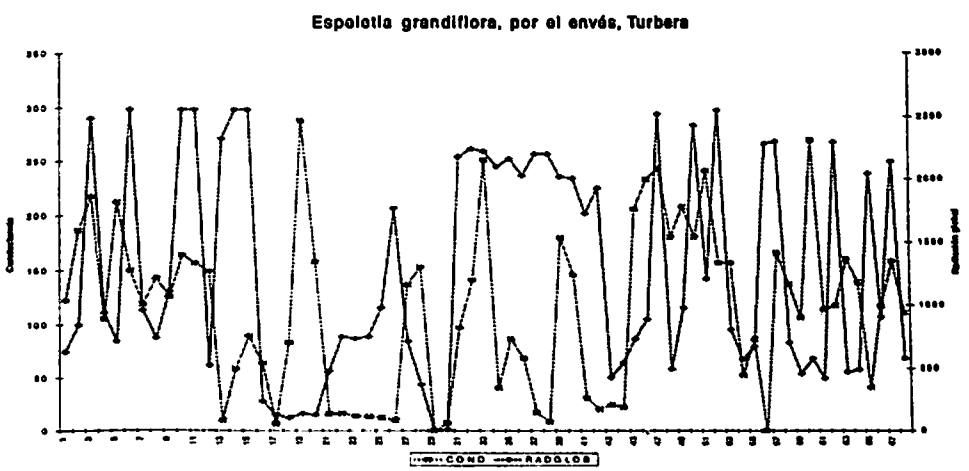


Fig 56. *Espeletia grandiflora,* (a) Envés. Interrrelación de la marcha de la conductancia con las marchas de la temperatura de la hoja; (b) de la radiación global, en comunidad Vegetación de Turbera.

realizados en plantas de *Helianthus annus* y *Nerium oleander*. Además, estos mismos autores pudieron demostrar que las conductancias foliares y la fotosíntesis decrecían cuando habían sido consumidas las dos terceras partes del agua del suelo. **Küppers, et al (1988)** constataron que los contenidos de agua foliar de *Vigna ungiculata*, no habían experimentado cam-

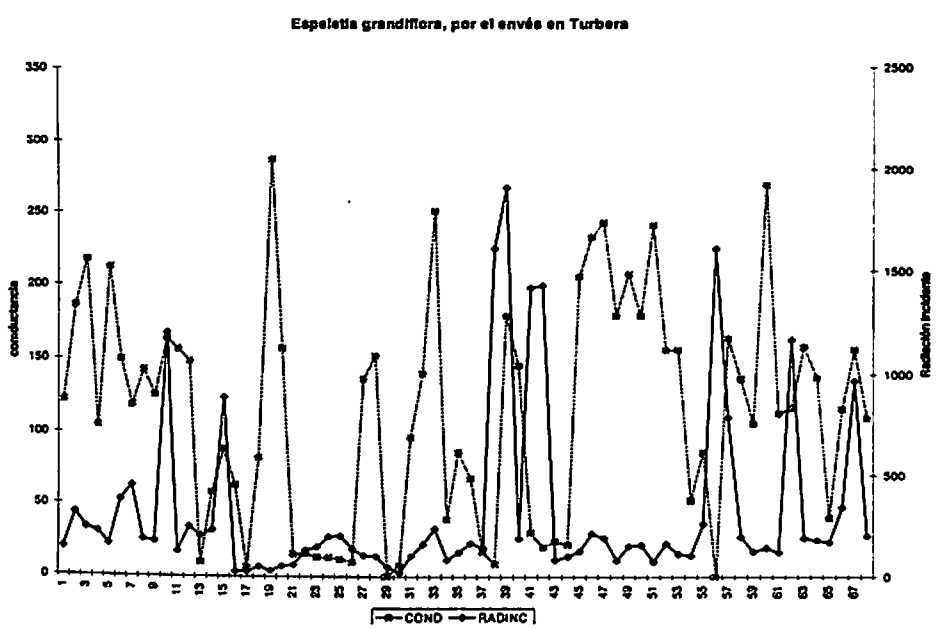


Fig 57. *Espeletia grandiflora* (a) Envés. Interrelación de la marcha de la conductancia con las marchas de la Radiación incidente; (b) de la transpiración, en la comunidad Vegetación de Turbera.

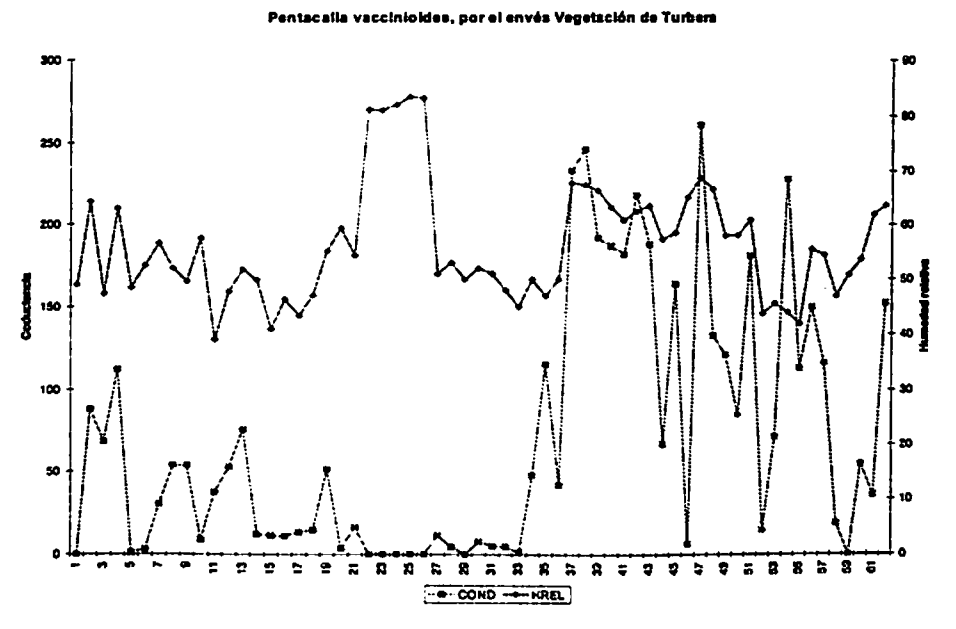


Fig. 58 *Pentacalia vaccinioides,* (a) Envés; *Espeletia grandiflora,* (b) Envés. Irterrelación de las marchas de la conductancia con las marchas de la humedad relativa, en la comunidad Vegetación de Turbera.

bios cuando se había consumido el 6% del agua del suelo. **Berard & Thurtell, (1991),** registraron tasas reducidas de la fotosíntesis del maíz como consecuencia del descenso de la conductancia foliar, cada vez que se producían disminuciones prolongadas de la humedad del suelo, mientras que el potencial hídrico de la hoja, rodeada de un ambiente atmosférico húmedo, permanecía constante.

Sin embargo, según **Restrepo (1998)** no es precisamente la humedad del suelo, ya estabilizada, como "capacidad de campo" la que produce mayor rendimiento fotosintético o la mayor producción primaria neta, sino la humedad del suelo generadora del potencial hídrico "sentido" por las plantas. **Petersen, et al (1991),** encontraron, bajo condiciones de suelo muy húmedo, al igual que **Moreshet & Falkenflug (1978),** que la conductancia estomática de las "hojas de sol" del algodón estaba linearmente relacionada con la "Densidad de Flujo Solar". Mientras **Ackerson, et al (1997)** demostraron que la conductancia estomatal, en primer lugar, responde a la intensidad de la radiación incidente sobre la superficie foliar. La respuesta estomatal a la radiación incidente puede ser modificada cuando la humedad del suelo desciende durante un período de muchos días, según lo afirman los autores mencionados.

Los estudios de **Goldstein, et al (1984),** en 7 especies de *Espeletia* de bioforma caulirósula gigante, en los Páramos de Venezuela, permitieron establecer la capacidad de almacenamiento de agua por la médula caulinar y el papel del agua almacenada en las relaciones planta-agua. Los mencionados autores encontraron que el agua almacenada en la médula era capaz de sostener la intensidad promedio de la transpiración hasta 2.5 horas continuas, período sujeto a variaciones según las especies.

Además, pudieron comprobar que en las especies del género *Espeletia* que crecen a mayor altura sobre el nivel del mar y, por consiguiente, en sitios mas fríos, la capacidad de la médula de almacenar agua, denominada también capacitancia, es mayor que en las especies que crecen a menores alturas por lo tanto, bajo condiciones ambientales menos extremas.

La relación, volumen medular área foliar (PV/LA) según **Goldstein et al (1984)** indicaría la capacidad relativa de almacenamiento de agua en la médula de los individuos adultos de cada especie. Esta relación influiría en las fluctuaciones del potencial hídrico de la hoja. En las especies que presentan los valores mas altos del PV/LA las fluctuaciones del potencial hídrico no serían tan fuertes. Con el valor de esta relación estarían también estrechamente correlacionados el valor del punto de pérdida de la turgencia de la hoja y el valor del punto de la resistencia total al flujo de agua desde el suelo hacia las hojas.

Goldstein y sus colaboradores (l.c) interpretan la capacitancia específica de cada especie de bioforma caulirrósula de las *Espeletinae* como una respuesta adaptativa a la baja disponibilidad de agua del suelo, producto de las bajas temperaturas que ocurren en los páramos, durante la noche y, particularmente, en las primeras horas de la mañana cuando eventualmente pueden producir el congelamiento del agua del suelo.

Por lo mismo, aquellas especies caracterizadas por presentar bioforma caulirrósula gigante son las que poseen también la capacitancia mayor. Propiedad adaptativa lograda a través del proceso evolutivo que hizo posible que especies de este género, poco a poco, conquistarán nuevos espacios en niveles altitudinales de las cordilleras, cada vez mas altos; pero al mismo tiempo, con mayor probabilidad que en las primeras horas de la mañana, los suelos se enfríen y alcancen temperaturas tan bajas que llegan a limitar o, inclusive, impedir la absorción de agua por las raíces.

Otra característica relevante mencionada por **Meinzer y Goldstein (1985)** es la pubescencia de las hojas de *Espeletia timotensis* inductora de incrementos de la temperatura de la hoja, equivalentes a aproximadamente 5°C. Cuando ocurren tales incrementos, la intensidad de las tasas de la transpiración no aumenta si la resistencia estomática se mantiene en niveles normales. Esto podría constituir otro ejemplo de un mecanismo adaptativo favorable de *Espeletia timotensis*, especie propia de hábitats donde la irradiación puede alcanzar intensidades muy altas, pero en donde la temperatura promedio del aire es de sólo 3°C y la temperatura máxima está por debajo de los 10°C.

Meinzer y Goldstein (l.c.) sostienen que en un medio como el páramo donde las bajas temperaturas podrían inhibir el crecimiento, el aumento de la temperatura promedio de la hoja incrementa la translocación de asimilados y el crecimiento de las hojas. Además, en un medio donde las bajas temperaturas nocturnas limitan la disponibilidad de agua, la pubescencia representa otra adaptación favorable.

A estas adapataciones de *Espeletia* se agregaría la capacidad de evitar el sobre-enfriamiento, cada vez más probable, a medida que aumenta la altura s.n.m., donde habitan las diferentes poblaciones de *Espeletia timotensis*. **Rada, et al (1987)** llegaron también a esta conclusión, en *E.schultzii* que abunda a lo largo del gradiente altitudinal, 2600 a 4200 m.s.n.m., en los páramos de Venezuela. (Fig. 53a).

En el Páramo El Granizo, situado a solo 3.200 m.s.n.m se pudo establecer que las hojas densamente pubescentes de *Espeletia grandiflora*, experimentan, en especial en las horas del medio dia, fuertes incrementos de la temperatura foliar, tanto por la haz, como por el envés. Se midieron, respec-

tivamente, temperaturas máximas de 22°C, 29°C y 22°C, en las comunidades, Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera, Fig. 59 y (Anexos) Fig. 20, (Anexos) Fig. 23.

Por la haz y por el envés de las hojas de *Pentacalia vaccinioides* la temperatura, respectivamente, ascendió a 22°C, 24°C y 22°C, en las mismas comunidades. Fig. 13, Fig. 17.

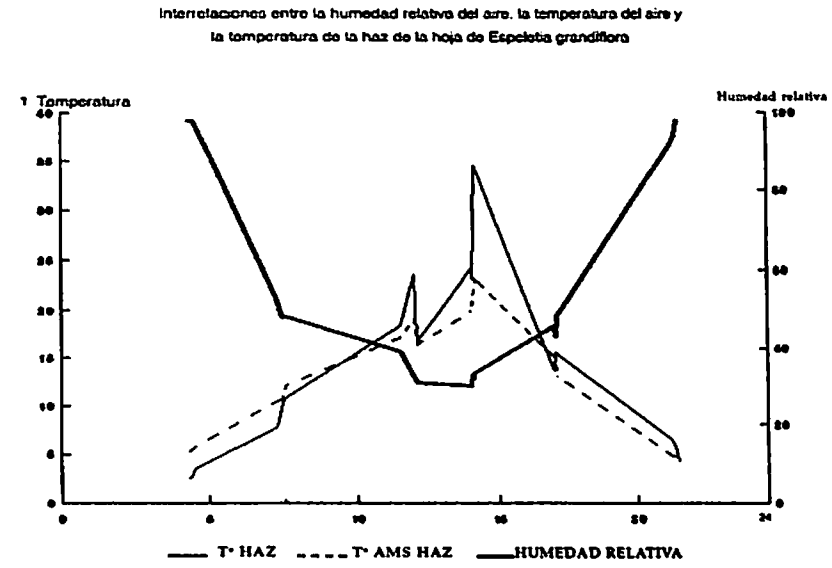
Como lo muestran los coeficientes de las correlaciones parciales en referencia *Espeletia grandiflora*, respectivamente, por la haz y por el envés, de la conductancia vs. factores ambientales, la variable temperatura de la hoja se comportó, en todos los casos, en sentido inverso: a menor temperatura de la hoja, mayor transpiración y mayor conductancia. También, en general, esto ocurrió en *Pentacalia vaccinioides* y en *E.grandiflora*, solamente cuando la temperatura de la hoja fue excesiva y la humedad relativa del aire, descendió a niveles muy bajos, como efecto de los fuertes aumentos de las radiaciones global e incidente. La transpiración y la conductancia descendieron y se mantuvieron en niveles bajos. Figs. 54a-67b.

De acuerdo con los coeficientes de las regresiones lineales de la transpiración vs. factores climáticos, en *Pentacalia vaccinioides*, en el Páramo-rocoso y en la Vegetación de Turbera, por la haz foliar, el coeficiente temperatura de la hoja fue positivo. Empero, en todos los demás casos, negativo. En las Tablas 14 a,b, que muestra las correlaciones parciales: transpiración vs. factores ambientales se puede constatar los altos valores correspondientes a las comunidades Frailejonal-pajonal y Vegetación de Turbera, en contraste con los de la comunidad Páramo-rocoso, por la haz y por el envés y con los coeficientes bajos correspondientes a la variable potencial hídrico del suelo.

Probablemente, por esta razón, en el caso de la regresión lineal de la conductancia vs. factores climáticos, por la haz foliar, de *Pentacalia vaccinioides*, en la comunidad Frailejonal-pajonal y, por el envés, en la comunidad Vegetación de Turbera, la variable temperatura de la hoja obtuvo un "fit" adecuado en combinación, respectivamente, con la velocidad del viento y con la temperatura del suelo.

Con respecto a la transpiración, por la haz, esto no ocurrió en la comunidad Páramo rocoso, aún, en combinación con la temperatura del suelo. Tabla 11 a. En cambio, se repitió con la conductancia, en combinación con el potencial hídrico del suelo, en las comunidades Frailejonal-pajonal y Páramo-rocoso, por el envés foliar. Tabla 11 b.

Las correlaciones parciales, más altas y negativas, entre la conductancia y/o transpiración vs. (exclusivamente) factores ecoclimáticos,



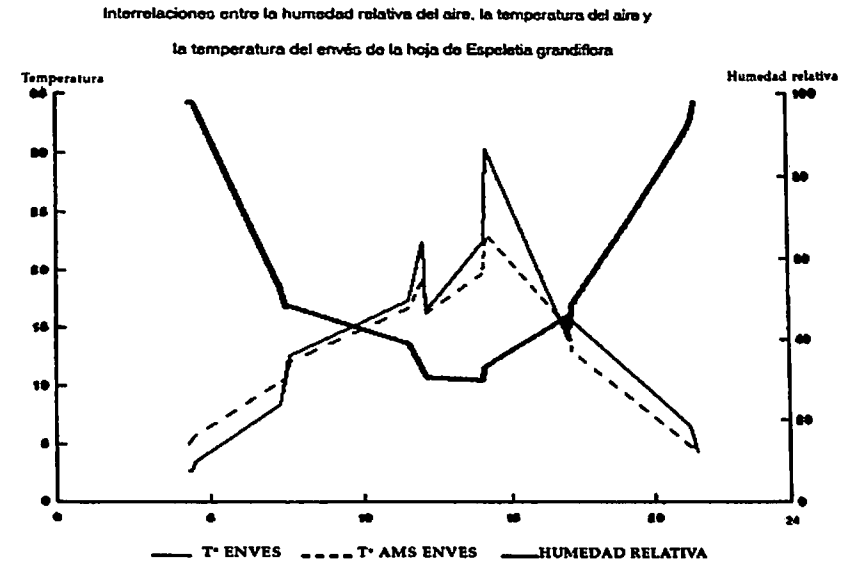


Fig. 59. *Espeletia grandiflora*, (a-b). Ya desde cerca a las 9 a.m. hasta las 20 horas, en la noche, la temperatura de la hoja se mantuvo por encima de la temperatura del aire. Particularmemte hacia el medio día. La temperatura máxima se obtuvo hacia las 16 p.m.

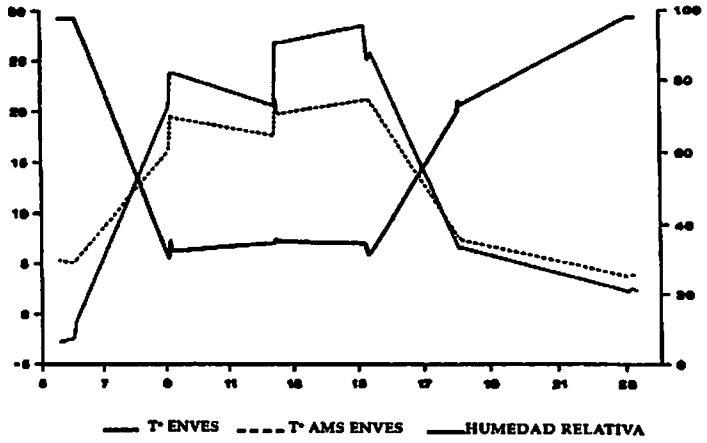
a)

b)

Fig 60. *Espeletia pycnophylla.* (a) Páramo del Volcán Galeras. Flanco oriental. Obsérvese la reflectancia de la luz solar de hojas de las plantas de *Espeletia pycnophylla*. Al fondo el Valle de Atriz en el cual se asienta la ciudad de "San Juan de Pasto". (Foto L.E. Mora-O.) (b) Roseta florecida de *Espeletia pycnophylla*. Obsérvese la densa pubescencia de las hojas. (Foto INGEOMINAS - Observatorio Vulcanológico y Sismológico de Pasto 2000).

Fig. 61. *Espeletia grandiflora*. Obsérvese el manto de necromasa foliar que recubre el eje caulinar y la roseta terminal de hojas adultas envueltas por la neblina, en un día humedo, en el Páramo. (Páramo de Chisacá, (Foto L.E. Mora-O).

Relación entre la humedad relativa del aire, la temperatura del aire y la temperatura del envés dela hoya de Puya nítida.



Relación entre la humedad relativa del aire, la temperatura de aire y la temperatura de la haz de la hoja de Puya nítida.

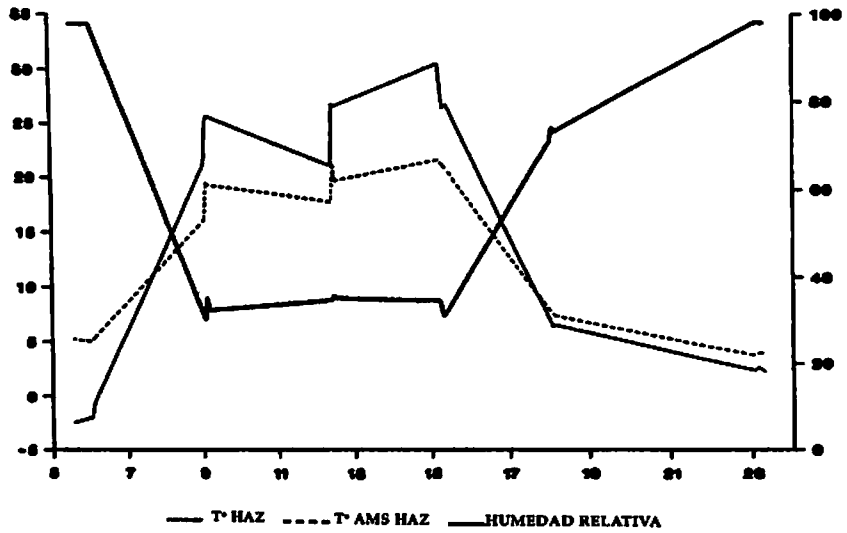
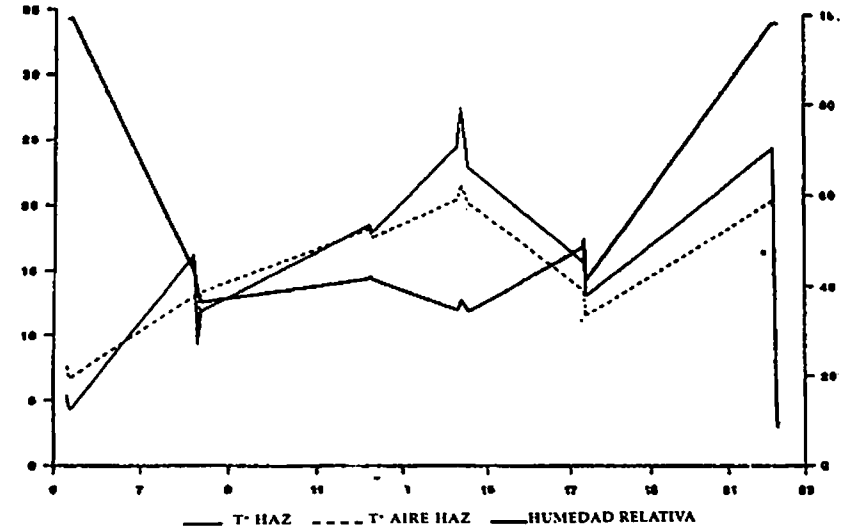


Fig 62 *Puya nitida.* (a-b). A diferencia de lo que sucede en *E.Grandiflora* en esta especie a partir de las 8 p.m., aprox. comienzan a enfriarse las hojas, tanto por la haz (a) como por el envés (b). Al medio día y en la tarde, la humedad relativa del aire experimentó fuerte descenso, mientras que la temperatura de la hoja se matuvo por encima de la del aire, en el mismo intervalo.

Relación entre la humedad relativa del aire, la Tª del aire y la Tª foliar de la haz de Clethra fimbriata



Relación entre la humedad relativa del aire, la Tª del aire y la Tª foliar del envés de Clethra fimbriata

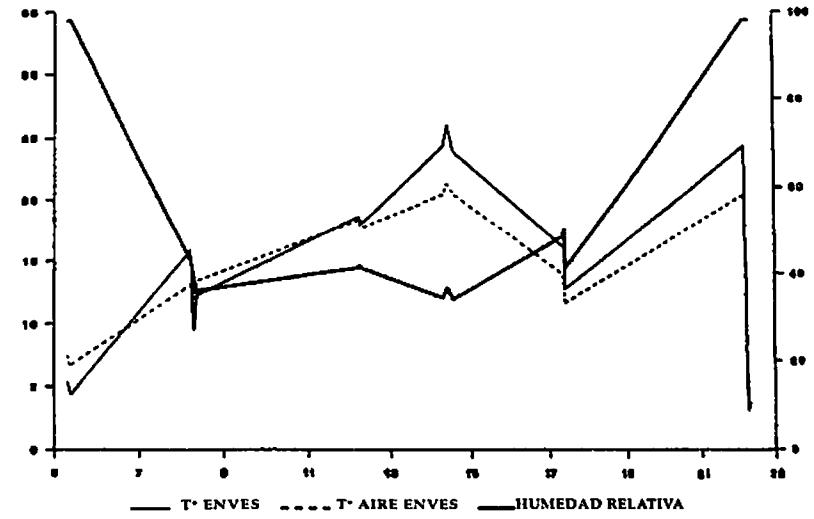


Fig. 63 *Clethra fimbriata,* (a-b). Obsérvese el comportamiento similar de la temperatura de la hoja por la haz (a) y por el envés, con respecto a la del aire, en particular, en las horas del medio día, de la tarde y en las primeras horas de la noche, cuando la temperatura de la hoja es superior a la del aire.

Fig 64. *Tamania chardonii.* Especie de hábito arborescente antoblástica, característica de las *Espeletinae* de bajas alturas. Obsérvese las Unidades de Crecimiento Vegetativo y Floración (UCFs) de patrón antoblástico sensu (Mora-Osejo, 1987) y el diámetro reducido de las ramificaciones, indicativo de baja capacitancia. (Foto L.E. Mora-O).

Fig. 65. *Coespeletia moritziana.* Cordillera de Mérida. La elevada capacitancia característica de esta especie, le permite alcanzar alturas superiores a 4.000 m.s.n.m. y crecer sobre substratos rocosos (Foto H. Sturm).

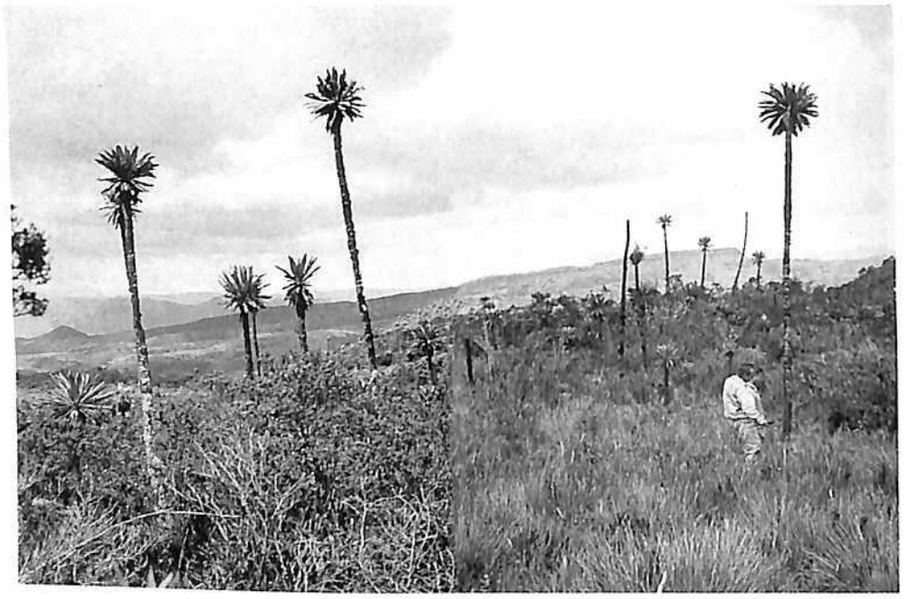


Fig. 66. *Coespeletia uribeii.* Obsérvese la gran altura que alcanzan los ejes caulinares de las plantas adultas, desprovistos de necromasa. (Páramo de Palacio. Foto L.E. Mora-O).

variable temperatura, de la hoja en la especie *Espeletia grandiflora*, y en la tuvieron lugar en la comunidad Vegetación de Turbera, por la haz y por el envés. Allí se midieron temperaturas de la hoja del orden de 22°C, Tabla 3, (Anexos) Figs. 14 y (Anexos) Fig.23. En el Páramo-rocoso el coeficiente de la correlación parcial de la misma variable, fue negativo por la haz y positivo por el envés, tanto para la conductancia como para la transpiración.

En referencia a *Pentacalia vaccinioides* y al coeficiente de regresión conductancia vs. temperatura de la hoja, en la comunidad Turbera, resultó negativo, por el envés. También para la comunidad Frailejonal-pajonal, por la haz. Para la regresión transpiración vs. factores ambientales, se obtuvieron los resultados siguientes: *Pentacalia vaccinioides.* Variable temperatura de la hoja: Comunidades Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso, coeficiente de pendiente positiva. Comunidad Páramo-rocoso por la haz, coeficiente positivo. Comunidad Páramo-rocoso, por el envés, positivo. Tablas 10a-11b.

Para ambas caras foliares de *Espeletia grandiflora* se cumplió la predicción de **Meinzer & Goldstein (1985)** en relación con el impacto inhibitorio de la temperatura de la hoja sobre la conductancia estomática. En la

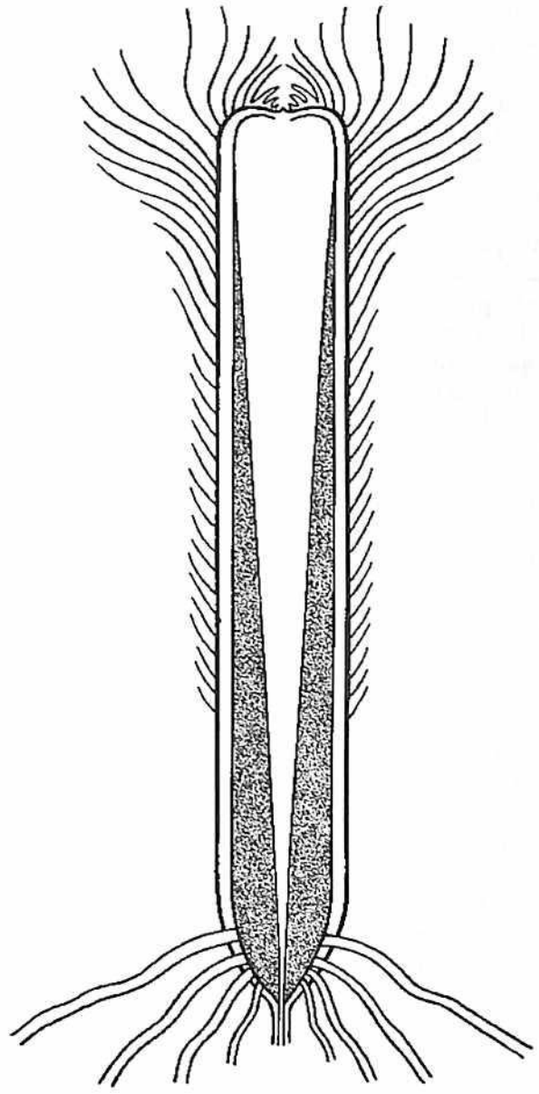


Fig 67. *Espeletia hartwegiana.* Vista completa de la sección longitudinal del eje caulinar. Obsérvese el aumento en espesor, ascendente, de la médula almacenadora de reservas de agua, característica del crecimiento en espesor primario del tallo, producido por el meristema terminal. Según H. Weber 1963. (Reproducido de Sonderdruck aus dem Jahrbuch des Vereins zum Schutze der Alpenpflanzen und Tiere e.v. **28:** 2-16.

Vegetación Turbera, el coeficiente de la varibale independiente de la regresión, por la haz, conductancia foliar vs. temperatura de la hoja, fue negativo, lo mismo que la correlación parcial respectiva, cuando se restringió las variables independientes al conjunto de variables ecoclimáticas. (Tablas 7a, 12a,). El comportamiento de la transpiración vs. temperatura de la hoja resultó igual al descrito, para la conductancia, por la haz, en la comunidad Páramo-rocoso.

De modo que, por el envés, tanto para el caso de *Espeletia grandiflora* como de *Pentacalia vaccinioides*, la mayor temperatura de la hoja con respecto a la del ambiente, produjo el descenso de las tasas de la transpiración y de la conductancia. Por consiguiente, cuando quiera que se presentó una temperatura de la hoja mayor, con respecto a la temperatura del ambiente, disminuyeron las tasas de la conductancia; salvo, en la comunidad Páramo-rocoso, por la haz de las hojas de las dos especies estudiadas, como se discutirá mas adelante.

En el caso de *Espeletia grandiflora*, la humedad relativa del aire, contribuyó a aumentar el efecto protector de la pubescencia, en cuanto evitó que se produjera un sobrenfriamiento de la temperatura de la hoja, por las dos caras, durante la noche y, en particular, en las horas inmediatamente anteriores al amanecer, cuando se acentúa el descenso de la temperatura del ambiente.

En trabajos anteriores **Mora-Osejo, (1984)** pudo establecer el efecto favorable de la humedad relativa del ambiente al interior de los bosques tropicales de alta montaña. La elevada humedad relativa del aire al interior de los bosques evita el congelamiento de los tejidos foliares durante las heladas nocturnas y contribuye a morigerar las fluctuaciones ecoclimáticas al interior de los ecosistemas boscosos de las montañas tropicales húmedas, en particular, el potencial hídrico del suelo. Tales fluctuaciones se manifiestan con mucha mayor intensidad en lugares en donde la vegetación arbórea ya desapareció, por efecto de la tala de los bosques nativos de alta montaña y fue sustituida por potreros dedicados a la ganadería.

En trabajo reciente, **Mora-Osejo, et al** (en prensa) pudieron establecer que esto mismo ocurre en los páramos durante la noche y, en particular, en las horas que anteceden al amanecer, cuando la cada vez más elevada humedad relativa predominante, a esas mismas horas, evita el congelamiento de los tejidos de los primordios foliares de las hojas juveniles y, en general, de toda la planta de *Espeletia grandiflora*. (Fig.61; 58 a,b).

La mayor temperatura del envés de la hoja, tanto para el caso de *Espeletia grandiflora* como de *Pentacalia vaccinioides*, con respecto a la temperatura del ambiente, tuvo como efecto la disminución de las tasas de la transpiración y de la conductancia.

Como es de esperar, los aumentos de la temperatura de la hoja estuvieron relacionados con los incrementos de la intensidad de la radiación global a la cual permanecieron expuestas las hojas, tanto de *Espeletia grandiflora* como de *Pentacalia vaccinioides*. Tales intensidades fueron del orden: *Espeletia grandiflora* 2160 umol/m²/seg. (por la haz) y 1810 umol/m²/seg. (por el envés); para *Pentacalia vaccinioides* 2460 umol/m²/seg. (por la haz) y 1920 umol/m²/seg. (por el envés).

La tendencia que se observa en los promedios hacia una relación positiva o directa entre la conductancia y las bajas temperaturas de las hojas en la comunidad Páramo rocoso, en las dos especies, posiblemente, aumenta la capacidad de disponer del bióxido de carbono requerido para la fotosíntesis y, por consiguiente, para el crecimiento de las hojas, de acuerdo con lo expuesto por **Baruch & Smith (1979).** Estos autores comparan la adaptabilidad de dos especies de *Espeletinae* venezolanas, *E.schultzii* y *E.atropurpurea*, a la sequedad del suelo y a la fijación de bióxido de carbono, bajo condiciones de baja temperatura. *E.schultzii* mostró estar mejor adaptada a una y otra condición. Sin embargo, en *E.atropurpurea* la producción de hojas en la época seca fue menor.

En síntesis, se tendría que en el páramo, la relativamente alta nubosidad oscilante, entre otros, induce las variaciones entre los valores máximos y mínimos de la radiación global y, humedad relativa, que se suceden a lo largo de las marchas diarias de la conductancia y de la transpiración, así como las diferencias oscilantes entre los valores máximos y los valores mínimos de la temperatura del ambiente y las aún mas fuertes fluctuaciones entre las temperaturas máximas y mínimas de la hoja, con respecto a las del aire. Los valores registrados para *Espeletia grandiflora*, en el Páramo rocoso, por ejemplo, fueron los siguientes: 10°-22°C por la haz y 11°-12°C por el envés y en el caso de *Pentacalia vaccinioides* 10°-22°C, por la haz y 9°-22°C, por el envés.

En las otras dos comunidades se presentaron situaciones similares en las oscilaciones de la temperatura del ambiente. Las temperaturas de la hoja oscilaron también de manera similar. Por ejemplo, en el Páramo rocoso, las oscilaciones para *Espeletia grandiflora*, por la haz, fueron 11°-23°C y 10°-23°C, por el envés. En *Pentacalia vaccinioides* las fluctuaciones fueron mas fuertes 11°-29°C por la haz y 11°-24°C por el envés.

Las fuertes oscilaciones del clima del Páramo de "El Granizo" y, en general, de los Páramos húmedos, tienen origen en las intermitentes variaciones de la intensidad de la insolación directa en las tres comunidades. De

allí la clara interrelación directa entre la radiación global con el potencial hídrico del suelo; con la temperatura del suelo, con la humedad relativa y la interrelación promedio aproximada directa con la temperatura del ambiente. Figs. 2; 9-14. Los mismos factores directa-o indirectamente relacionados con la conductancia y la transpiración foliares.

Como se muestra en la Tabla 3, la pronunciada magnitud entre las intensidades máximas y las mínimas de la insolación directa sobre las dos caras foliares se reflejan en los valores relativamente bajos de los promedios respectivas intensidades de la radiación que incide sobre la haz y el envés foliares.

Parte de la radiación incidente es reflejada hacia afuera, en el caso de *Espeletia grandiflora*, por la pubescencia de la hoja, como ocurre, en general en las especies de las *Espeletinae*, caracterizadas por presentar amplios gradientes de distribución altitudinal. Tal es el caso de *Espeletia pycnophylla*, especie abundante en los Páramos del flanco oriental del Volcán Galeras, Fig.60, a 3500 m.s.n.m., pero también en el Páramo de El Estero, a 2820 m.s.n.m. Fig.61a., situado en el sector suroriental de la "Laguna de La Cocha", bordeado de occidente a oriente por el río Guamués, que nace en la misma laguna en cuyo sector occidental se encuentra la isla "La Corota", declarado oficialmente, hace ya varias décadas "Santuario de Flora y Fauna". En la Fig. 60b, se muestra una planta de *Espeletia pycnophylla*, cuyas hojas resplandecen por la densa pubescencia, particularmente, por la haz, en semejanza con las siluetas proyectadas por edificaciones de la ciudad de San Juan de Pasto, Fig. 60a.

La capacidad de la reflectancia de la radiación solar incidente por las hojas densamente pubescentes de *E.grandiflora*, añade otro factor que precisa tener en cuenta en la determinación

Como ya se mencionó atrás, (véase pag.51), de acuerdo con **Lang & Schindler (1994)**, entre otros autores, la pubescencia representa una respuesta adaptativa que impide se produzcan estres por la alta intensidad lumínica, al igual que fotoinhibición y deterioro del aparato fotosintetizador y daños por la radiación ultravioleta y por sobre-calentamiento durante los días soleados. **Melcher, et al (1994)**, demostró que la temperatura de las hojas expandidas de la planta hawaiana *Argyroxiphium sandwicense*, no obstante su gran tamaño, era similar o inclusive inferior a la temperatura del aire, aún bajo condiciones de sol radiante. La pubescencia impediría también la penetración de la radiación ultravioleta al interior de la hoja, al igual que el espesor de la hoja, como también, la anatomía foliar (Figs. 71 y 72). Características que conjuntamente con el cambio de contenido de pigmentos y de la relación clorofila a/b, modifican la sensibilidad con

respecto a la radiación ultravioleta, pero también el rendimiento fotosintético **(Panten et al (1996).**

En la determinación de las interrelaciones entre la radiación global y la temperatura de la hoja, a lo largo de las marchas diarias respectivas, asi en los promedios correspondientes a las comunidades y a las respectivas caras foliares, resulten lineales (Véase Tabla.19a,b), tales relaciones, (véase marchas diarias de la conductancia Figs. 55 a,b y las Figs.9a-14b, correspondientes a los promedios, por comunidad y cara foliar).

Durante la noche, cuando en los páramos predominan bajas temperaturas, en particular, en los de gran altura, los fenómenos de insolación reflectancia y atenuamiento de la transpiración, inducidas por la pubescencia, comprueba el efecto adaptativo-positivo, de esta característica ha sido expuesto por diferentes autores, entre otros, **Hedberg, Baruch & Smith, (1979)** y **Meinzer & Goldstein, (1985).** Pero también pubescencia puede tener efecto negativo en el proceso fotosintético, porque disminuye la intensidad de la radiación solar que alcanza los cloroplastos y, además, por cuanto aumenta la resistencia de la capa límite a la difusión del CO2, como fue demostrado por **Ehleringer et al (1976),** citado por **Baruch & Smith (1979).**

Los citados autores sostienen que el grado de acoplamiento entre la temperatura de la hoja y la radiación incidente, es mayor en las hojas pubescentes que en las lampiñas. Sin embargo, en estas últimas ocurriría una mayor absorción de la radiación solar. Como se observa en las Fig. 59 a,b, tanto por la haz como por el envés, horas antes del amanecer y en las primeras horas de la mañana, la temperatura de la hoja, por la haz y por el envés, de *Espeletia grandiflora*, se mantuvo ligeramente mas alta que la del ambiente. Tan pronto brilló el sol la situación se invirtió y, hacia el medio dia, se produjo una diferencia notable entre la temperatura de la hoja y la del aire. En cambio, en las hojas de *Puya nitida*, esto no sucedió por ninguna de las dos caras de las hojas, Fig. 62 a,b. *Puya nítida*. En cambio, en las hojas mas pequeñas y pubescentes de *Clethra fimbriata*, efectivamente si hubo diferencia entre la temperatura de las hojas y la temperatura del ambiente de magnitud similar a la que ocurriera en el caso de *E.grandiflora*. Fig. 63 a,b.

Este resultado pone en evidencia el efecto de retención de la radiación solar por la hoja, debido a la pubescencia, por ambas caras foliares. A diferencia de lo que ocurre en las hojas glabras de *Puya nítida*, en donde, al menos, en las primeras horas de la mañana la temperatura de la hoja es inferior a la temperatura del aire. Sin embargo, el mismo dia y en las horas de la tarde, la temperatura de la hoja es mayor que la del aire. Paulatinamente las hojas se enfrían, tanto por la haz como por el envés y, finalmente, la temperatura de la hoja, por una y otra cara, se torna inferior a la del aire.

Como sostienen varios autores, entre otros, **Baruch & Smith (1979)** y **Meinzer & Goldstein (1985),** la pubescencia contribuye a que la temperatura, en especial, de las hojas que rodean la yema terminal, no descienda por debajo de la temperatura del aire. Esto sucedió en *Espeletia grandiflora*, Fig. 59 a,b, en las primeras horas de la mañana tanto por la haz como por el envés foliar.

Hacia las horas del medio dia, cuando se elevó la intensidad de la radiación global y la temperatura de la hoja superó la del aire, en enero de 1995, al medio dia la temperatura del ambiente, alcanzó 36°C, mientras la temperatura de la hoja, a esas mismas horas, de ese mismo dia, alcanzó 24.5°C, por la haz. Por el envés la temperatura de la hoja fue aún mas baja, como era de esperarse y, apenas alcanzó 19°C.

Como puede observarse, en la Fig. 59 a,b, en las horas de la tarde la diferencia es mayor, por el enfriamiento de las hojas favorecida por la pubescencia foliar. Las temperaturas de las hojas de las plantas de *Puya nítida*, que a menudo convive con las de *E.grandiflora* en el Páramo-rocoso, Fig.40, al medio dia son mayores que la del ambiente. Inclusive, la diferencia es mayor que la que inversamente ocurre, a esas mismas horas, con la temperatura de la hoja de *E.grandiflora*. La diferencia entre la temperatura del aire y de la hoja se mantuvo hasta bien avanzada la noche. Fig.62 a,b.

En cambio, el comportamiento de las variaciones de la temperatura de la hoja de *Clethra fimbriata*, de hojas pubescentes, coincidió con el de *E.grandiflora*, en cuanto que la temperatura de la hoja fue también mayor en las horas de la tarde, Fig. 63 a,b.

En resumen, estos resultados ponen en evidencia el efecto regulador de la pubescencia, por ambas caras de las hojas de las especies de las *Espeletinae*, entre otras especies de hojas pubescentes del páramo. Tal regulación consiste en distribuir la radiación incidente, en mayor o menor grado, entre radiación absorvida por la hoja y en radiación reflejada; resultados que confirman lo expuesto por **Hedberg, (1964)** y por **Baruch & Smith, (1979)** y **Meinzer & Goldstein, (1985).**

Rada et al (1987), atribuyen a la necromasa que permanece adherida al tronco el mismo efecto de evitación del enfriamiento del tejido medular, almacenada de agua. La necromasa evitaría el sobre-enfriamiento del agua almacenada en la médula en las horas que siguen a la media noche, cuando la temperatura en el páramo puede alcanzar niveles por debajo de 0°C, Fig.61. También la humedad relativa del aire contribuye al efecto de evitación del congelamiento, en esas mismas horas.

De allí que cuando el viento incrementa la humedad relativa del aire moligera el sobre-enfriamiento de la hoja. Esto sucedió en *Espeletia grandiflora*, en todas las comunidades, excepto en el Páramo-rocoso, en donde contribuyó al descenso de la temperatura por la haz de las hojas de esta especie. Allí la velocidad del viento (max.4m/seg.) no alcanzó a contrarestar los efectos de las elevadas intensidades de la radiación global (promedio 1096±85.59) y los efectos del descenso de la humedad relativa (promedio 57%±1.59). En cambio el viento contribuyó a disminuir la temperatura de las hojas, por la haz y el envés de *Pentacalia vaccinioides*, en el Páramo rocoso y también en las comunidades Vegetación de Turbera y Frailejonal-pajonal, por el envés. En el caso de *Pentacalia vaccinoides* cabe resaltar la influencia de la temperatura del aire, en especial, sobre la temperatura del suelo y de la hoja, la cual en *Pentacalia vaccinioides*, fue mayor que en *Espeletia grandiflora*.

Dada la elevada influencia de la temperatura de la hoja sobre la transpiración y sobre la conductancia, los mecanismos adaptativos que regulan las variaciones y magnitud de tal factor ecoclimático, finalmente, repercuten en la regulación de la difusión de gases entre las hojas y la atmósfera y viceversa. Ya se trate de vapor de agua o de bióxido de carbono, en el caso de la fotosíntesis.

Es decir, se trata de procesos reguladores de la transpiración y de la conductancia, a través de la regulación de la temperatura de la hoja. De acuerdo con los resultados obtenidos en este estudio, se confirma este enunciado y podría ampliarse además con la hipótesis de trabajo siguiente.

La regulación de la absorción del agua del suelo por las raíces depende también del comportamiento del potencial hídrico del suelo. Asi como, en un momento dado, la temperatura de la hoja, puede ser el factor decisivo en el aumento o disminución de las tasas de la conductancia y de la transpiración, esto mismo sucede con los niveles del potencial hídrico del suelo, en referencia a la absorción de agua del suelo por la planta. La mejor evidencia en soporte de esta afirmación se obtiene a través del análisis de las marchas diarias de la conductancia y de la transpiración, durante la época seca del año.

Si bien, la pubescencia foliar contribuye a regular los incrementos de la temperatura de la hoja y como tal, constituye una característica adaptativa de la especie que la posee, existen también otras características adaptativas que amortiguan los efectos de las fluctuaciones intempestivas de factores ambientales. De tales características adaptativas depende la supervivencia de los individuos de las especies que las poseen.

En referencia a las plantas de las especies de *Espeletia* de hábito caulescente y hojas en rosetas terminales y al factor ambiental, humedad del suelo, la adaptación que independiza a tales plantas de esta variable ambiental, es la capacidad de almacenar agua en la médula del eje caulinar que experimenta ensanchamiento permanente (Fig.67) por crecimiento en espesor primario, de acuerdo con **Weber (1963).**

A continuación se discuten estos enunciados, apoyados en el ejemplo de lo ocurrido durante las marchas de la conductancia y de la transpiración vs. factores ambientales y edáficos, en las tres comunidades y especies objeto de este estudio. En los análisis de los ejemplos se pone especial atención a los comportamientos de la temperatura de la hoja, del aire y del ambiente y al potencial hídrico del suelo.

Si se comparan las tasas de la conductancia y de la transpiración promedio (±ES) correspondientes a cada uno de los días en que se efectuaron las mediciones en la comunidad Páramo-rocoso, por la haz y por el envés de las hojas de *Pentacalia vaccinioides*, se deduce que los valores mas bajos se obtuvieron el dia 17.01.95. Durante todo el mes de enero de 1995 no se presentaron lluvias (Tabla 1) y el potencial hídrico del suelo alcanzó valores por debajo de -50 centibares. En la Tabla 1 aparecen los valores promedios de la radiación global, de la radiación incidente, de las temperaturas de la hoja, del suelo y del ambiente y de la velocidad del viento, correspondientes al dia 17.01.95. (Véase también, Fig. 11 a-h).

Puede afirmarse que el comportamiento, en ese dia (17.01.95), de la conductancia y de la transpiración de *Pentacalia vaccinioides*, en el Páramo-rocoso, contrastó con el de *Espeletia grandiflora*. Los fuertes aumentos momentáneos del potencial hídrico negativo del suelo coincidieron o estuvieron inmediatamente seguidos por fuertes descensos de la conductancia y de la transpiración, por ambos lados de la hoja de *Pentacalia vaccinioides*. Fig.15. Mientras que en *Espeletia grandiflora*, en ese mismo dia y lugar, ocurrió todo lo contrario, como lo muestra claramente la Fig.28.

Las marchas diarias de la conductancia y de la transpiración estomática de *Pentacalia vaccinioides* en la comunidad Frailejonal-pajonal el dia 19.01.95, fue similar a la del dia 17.01.95. en el Páramo-rocoso. (Anexos) Fig. 2 y Fig. 6 a-h. Sin embargo, si se comparan las Figuras arriba mencionadas, se constata la diferencia. Es decir, mientras en el Páramo-rocoso el potencial hídrico del suelo oscilaba entre -42 y -48 centibares, en el Frailejonal-pajonal osciló entre -14 y -23 centibares. Pero a medida que avanzó el dia, en el Páramo-rocoso, aumentó el valor negativo del potencial hídrico del suelo y se elevó la intensidad de la radiación global de 500 a 1900 mmol/seg/m2. La humedad relativa del aire descendió del 70% al 50% y la velocidad del viento aumentó de 0.5 a 1.5 m/seg.

En la comunidad Frailejonal-pajonal el 19.01.95, a medida que avanzó el dia, también se produjo una disminución del valor negativo del potencial hídrico del suelo, pero de menor rango, de -23 a -14 centibares (Anexos) Fig. 2 a-h.

En el Páramo-rocoso la velocidad del viento también aumentó hacia las horas del medio dia y alcanzó el máximo simultáneamente con el máximo de la radiación global, a las 13.15 p.m. cuando el potencial hídrico del

suelo había experimentado un descenso de hasta -47 centibares. Por la haz, se presentó una situación similar, aunque la mayor velocidad del viento registrada permitió que se produjera un aumento de las tasas de la conductancia de 20 a 80 mmol/seg/m2; en ese mismo momento, cuando la radiación global aumentó de 800 a 2600 micrones seg/m2, y el potencial hídrico del suelo alcanzaba el valor de -48 centibares. (Anexos) Fig. 6 a-h.

En contraste, tanto por la haz como por el envés, en la comunidad Frailejonal-pajonal, el 19 de enero de 1995, durante el tiempo en que se efectuaron las mediciones en las hojas de *Pentacalia vaccinioides*, el potencial hídrico negativo del suelo osciló entre -23 y -14 centibares. Cuando el potencial hídrico midió -23 centibares la conductancia fue de 30 mmol/cm²/seg. por el envés. Pero cuando el potencial hídrico negativo aumentó a 14 centibares la conductancia subió a 85 mmol/cm²/seg. En el momento en que la conductancia alcanzó el valor mas bajo, a las 10.55 am., la radiación global se mantenía a niveles bajos de 800 mmol/seg/m², la humedad relativa al 59% y la velocidad del viento aumentó de 1.5 a 3 m/seg. (Anexos) Fig. 2 a-h.

Lo ocurrido en *Pentacalia vaccinioides*, de hojas anfiestomáticas, ese mismo dia (19.01.95), en la comunidad Frailejonal-pajonal, por la haz foliar, permite captar la influencia decisiva del viento, sobre todo si el potencial hídrico del suelo se mantiene mas o menos estable, como sucede, en la comunidad Frailejonal-pajonal, asi el suelo no estuviera completamente saturado de humedad y se presentaran valores significativamente alejados del punto de equilibrio.

El día 19.01.95. cuando las mediciones de la conductancia y de la transpiración se efectuaban por la haz, el viento a partir de las 10.33 a.m. hasta las 10.41 a.m. alcanzó la velocidad de 4 m/seg, mientras el potencial hídrico del suelo oscilaba entre -1.5 y -1.4, la conductancia ascendió a 130 mmol/m2/seg. Este ascenso coincidió con el ascenso de la radiación global a 1300 mmol/seg/m2 y el descenso de la humedad relativa al 61.5%.

El elevado valor negativo de la tensión hídrica del suelo el dia 17.01.95, en la comunidad Páramo-rocoso y la relativa baja velocidad máxima del viento, sobre todo por el envés foliar, hicieron que la conductancia descendiera. A las horas del medio dia, de las 12.41 a las 14.18 p.m, se mantuvo entre 0-38 mmol/m2/seg. Por la haz se logró que aumentara cuando se presentó un incremento de la velocidad del viento de hasta 1.5 m/seg. En cambio, en la comunidad Frailejonal-pajonal el comportamiento del potencial hídrico del suelo, en particular, la estabilidad sumada a la mayor velocidad del viento que alcanzó 4 m/seg., hizo posible un aumento de la conductancia, coincidiente con la ocurrencia del valor máximo de la radiación global de 2000 umol/seg/m2 y con el descenso de la humedad relativa (Anexos) Fig. 6 a-h.

Mientras se efectuaban las mediciones por el envés de las hojas de *Espeletia grandiflora*, el dia 17 de enero de 1995, en la comunidad Páramo-rocoso, el potencial hídrico del suelo, alcanzó el mayor valor negativo y la radiación global, el valor máximo para ese día, (700 micrones/seg/m^2) por el envés. La conductancia osciló entre 50-180 mmol/cm^2/seg., mientras el potencial hídrico del suelo alcanzaba los valores negativos mas altos para ese dia de -42 a -43 centibares.

En ese mismo dia, el 17.01.95. a las 12.08 a.m., cuando el viento por el envés alcanzó la velocidad de 4 m/seg., la conductancia descendió a 100 mmol/cm^2/seg., o sea que el viento en ese caso no tuvo un efecto directo e inmediato de promoción de la conductancia, pero aumentó la humedad relativa del 58% al 72% y, disminuyó el valor negativo de potencial hídrico del suelo, tanto por el envés como por la haz. Mientras tanto, la radiación global oscilaba entre 400 y 200 mmol/seg/m^2. También a partir de las 12.08 a.m., comenzó a aumentar la conductancia de 0 a más de 200 mmol/cm^2/seg., aumento que coincidió con el descenso de la temperatura del aire y de la hoja, a partir de ese momento. (Anexos) Fig. 12 a-h.

En síntesis, el valor negativo del potencial hídrico del suelo, el dia 17 de enero de 1995, en la comunidad Páramo-rocoso, a partir de las 12.06 a.m., comenzó a disminuir, simultáneamente con el aumento de la humedad relativa del aire y la disminución de la radiación global, tanto por la haz como por el envés. Fue el aumento de la humedad relativa del aire, el que produjo el descenso del valor negativo del potencial hídrico del suelo; pero la conductancia no aumentó de inmediato, puesto que los factores decisivos en el aumento de la conductancia, fueron el fuerte aumento de la humedad relativa del aire hasta el 73% y las disminuciones de la temperatura del aire y de la hoja, en particular de esta última, de 12.5°C a 10°C (haz y envés).

Tanto en la primera época seca del año (diciembre, enero, febrero), como en la segunda (julio, agosto y septiembre) la velocidad que alcanzan los respectivos vientos Alisios predominantes y que soplan, respectivamente, en dirección NE-SO y SE-NO, Fig.73b, constituyen uno de los factores macro-y ecoclimáticos de mayor efecto sobre la conductancia y la transpiración. Fig.44 b.

El dia 18 de enero de 1995, en la comunidad Vegetación de Turbera, a las 14,02 p.m., el viento alcanzó una velocidad de 7 m/seg. y produjo el descenso de la humedad relativa, de 44% a 40.5% y, bajo condiciones de relativa estabilidad de la radiación global, por la haz y por el envés, indujo la disminución del valor negativo del potencial hídrico del suelo de -4 a -2 centibares y el aumento de la temperatura de la hoja de 20°C a 22.5°C. En este caso, el factor decisivo para que se produjera el aumento de la

conductancia fue entonces la disminución de la humedad relativa en el rango ya señalado. (Anexos) Fig.15 a-h.

Si se efectúan análisis dirigidos a esclarecer el impacto de las variables climáticas sobre las variaciones a los de la temperatura de la hoja, en cada una de las especies en los tres sitios o comunidades, por la haz y el envés foliar, y como primer paso, se examinan y comparan los promedios de las variables climáticas (por especie, comunidad y cara foliar) con los correspondientes a la temperatura de la hoja, se alcanza a apreciar que el sentido de tales interrelaciones no es claro, si el análisis se hace variable por variable.

Sin embargo, como lo muestran las Tablas 18 a,b; 19 a,b, de regresión lineal simple de la temperatura de la hoja vs. radiación global, es este el factor que tiene mayor impacto sobre la regulación de la temperatura de la hoja, por la haz y por el envés, en todas las comunidades y para las distintas especies estudiadas.

Sin embargo, no sobra insistir que entre todos los parámetros climáticos, quizás sea la radiación global, el factor que en los páramos húmedos de Colombia está más sujeto a variaciones intempestivas, causadas por los desplazamientos también intempestivos de las nubes que interceptan la radiación solar. De allí que de la elevada nubosidad y de la ocurrencia de variaciones por desplazamiento intempestivo de la nubosidad, sumado al efecto de la radiación solar, hacen de estos fenómenos los reguladores decisivos del macro-eco-y microclima del páramo y como tales del funcionamiento de los ecosistemas presentes en este bioma.

Por otra parte, las correlaciones parciales de la temperatura de la hoja vs. factores ecoclimáticos (radiación global, radiación incidente, temperatura del ambiente, velocidad del viento y humedad relativa), muestran, en la mayoria de los casos, que la radiación global es la variable independiente de mayor impacto sobre la temperatura de la hoja en todos los casos. La radiación global, en especial, por la haz de las hojas de *Pentacalia vaccinioides* y de *Espeletia grandiflora*, Tablas 17 a,b; 18 a,b.

También las regresiones lineales confirman esta conclusión. Solamente en el caso de *Pentacalia vaccinioides*, por el envés foliar, en las comunidades Frailejonal-pajonal y Páramo-rocoso, no se cumplió. Allí el coeficiente de la correlación parcial o módulo correspondiente a la temperatura del ambiente fue elevado, aún mas alto, que el de la radiación global, como ocurriera en el Páramo-rocoso, por el envés foliar de esta misma especie.

Por otra parte, salvo el caso de *Pentacalia vaccinioides*, por el envés, en la comunidad Frailejonal-pajonal, en todos los demás casos el coeficiente de

la correlación parcial, en particular temperatura de la hoja vs. humedad relativa, fue negativo, de acuerdo con lo esperado y una de las conclusiones ya expuestas, según la cual la humedad relativa contribuye a morigerar, en uno u otro sentido, temperaturas elevadas de las hojas, causadas por los incrementos de las intensidades de la radiación global o incidente. Por otro lado, la humedad relativa contribuye a la disminución de las temperaturas hasta alcanzar niveles que incidan en el incremento de la conductancia.

Tanto en *Espeletia grandiflora* como también en *Pentacalia vaccinioides*, la radiación global y la radiación incidente tuvieron mayor influencia por la haz que por el envés sobre las respuestas de la temperatura de la hoja, en las tres comunidades. Sin embargo, las temperaturas foliares, por la haz y por envés, en las comunidades Frailejonal-pajonal y Páramo-rocoso nunca fueron altas.

También el viento contribuyó al descenso de la temperatura de la hoja en los casos siguientes: *Espeletia grandiflora*, comunidad Páramo-rocoso por la haz y por el envés foliar; *Pentacalia vaccinioides*, por el envés en la comunidad Frailejonal-pajonal.

La temperatura del suelo siempre húmedo y anegado, tuvo fuerte incidencia positiva en la comunidad Vegetación de Turbera, sobre la conductancia y la transpiración. Alli se midieron las temperaturas promedio más altas del substrato. Allí también, se presentaron los valores más altos de las soluciones de las ecuaciones de regresión lineal simple: temperatura de la hoja vs. radiación global. También en la Vegetación de Turbera, el balance de la influencia positiva o negativa de los factores ecoclimáticos, tanto por la haz como por el envés, sobre la conductancia y la transpiración resultaron mas altos. Esto mismo es válido para *Pentacalia vaccinioides* por ambos lados de la hoja, Tablas 4 a,b y 5 a,b. En esta comunidad la temperatura del ambiente resultó ser el factor de mayor influencia sobre la temperatura del suelo, como pudo comprobarse en este estudio, tanto para *Espeletia grandiflora* como *Pentacalia vaccinioides*. Tablas 4 a,b y 5 a,b.

Las especies recientes de las *Espeletinae* consideradas mas afines a las especies ancestrales desaparecidas, no presentan todavía pubescencia abundante y tampoco poseen grandes reservorios de agua en la médula del tallo; por lo mismo crecen a menor altura s.n.m., donde no están expuestas a la "sequedad" por sobre-enfriamiento del suelo. En el medio en el cual están adaptadas no ocurren temperaturas por debajo de 0°C. A veces prosperan, inclusive, por debajo del límite superior del Bosque Andino; como sucede con *Tamania chardonii* (Fig.64), especie que crece en los Bosques-andinos cercanos al Páramo de Tamá, situado en la Cordillera Oriental, en la región limítrofe de Colombia y Venezuela.

Pero entonces, cómo explicar el comportamiento de la especie venezolana *Espeletia marcana*, que como bien lo anota **Goldstein et al, l.c. (1984)** se aparta de esta regla? *E.marcana* crece en sitios bajos de la cordillera pero presenta un valor alto del índice PV/LA, (capacitancia). Por consiguiente, en esta especie no se cumple el patrón general de variación de la capacitancia que puede enunciarse, así:

La capacitancia de las especies de las *Espeletinae* que viven en sitios bajos, es también baja, pero aumenta progresivamente en la medida que se incrementa la altura s.n.m. del área de dispersión de la especie.

Por otra parte, **Cuatrecasas (1976)**, creó el género *Coespeletia* e incluyó a *E.marcana* en el nuevo género, en razón de la afinidad natural de esta especie con las demás especies que lo componen. Se trata de las especies que evolucionaron a partir de ancestrales que crecían en sitios de baja altura, s.n.m., posiblemente dotadas de caracteres morfológicos similares a los de *Espeletia marcana*, incluida la elevada capacitancia, propia de esta especie. Poco a poco, surgieron especies de este género que alcanzaron alturas s.n.m., cada vez mayores, como *Coespeletia moritziana*, procedente de la Cordillera de Mérida, donde alcanza alturas de más de 4000 m.s.n.m. y, crece sobre substratos rocosos, Fig.65.

También *Coespeletia uribeii* (Fig.66), alcanza en el Páramo de Palacio, Cordillera Oriental de Colombia, alturas desde 3200 a 3600 m.s.n.m. Pero esta especie crece con frecuencia en sitios boscosos, donde el eje caulinar alcanza hasta, aproximadamente, 12 m. de altura, Fig.55. Las hojas se desprenden pronto, como en las *Espeletinae* de niveles altitudinales más bajos y los tallos carentes de necromasa aparecen desnudos. Probablemente, la abundancia de nutrientes en el substrato alto-andino boscoso, no requiere que las plantas de *C.uribeii*, almacenen y conformen reservas de nutrientes en la necromasa foliar, utilizables en épocas de escasez como puede ocurrir a mayores alturas.

Con apoyo en los hallazgos de **Goldstein et al (1984)**, en los de otros autores y en los resultados obtenidos en este estudio, se formula, a manera de hipótesis de trabajo, la siguiente explicación sobre la elevada capacitancia de *Espeletia marcana* y otras especies propias de pisos altitudinales relativamente bajos.

La capacitancia de las especies de las *Espeletinae*, sensu **Cuatrecasas (1976)**, de bioforma caulirrósula, representa una respuesta adaptativa que surgió pronto en el proceso de evolución del grupo, persistió durante tal proceso y permitió a las plantas de tales especies superar las condiciones de aridez del suelo de la zonas de baja altura de las cordilleras, producidas por las condiciones climáticas que predominaban mientras se cumplían las

fases finales del proceso de levantamiento de las cordilleras andinas en el Pleistoceno.

Probablemente, la misma elevada capacitancia fue la que permitió a las *Espeletinae* de bioforma caulirrósula resistir la sequía del suelo que debió ser muy severa, particularmente la que se presentó hace veintiun mil años A.C. y que se prolongó hasta comienzos del período glaciar, o sea, hasta hace unos trece mil años, según **Van der Hammen (1974).**

De acuerdo con la tesis expuesta, esta misma adaptación es la que permite a las *Espeletinae* de bioforma caulirrósula, tolerar los períodos de sequía anual del suelo, en particular, los del primer período anual que suelen ser mas pronunciadas y tienen lugar durante los meses de enero, febrero y a veces también en los primeros días de marzo, en la Cordillera Oriental de Colombia.

También en los páramos de Venezuela, de acuerdo con **Monasterio & Reyes (1980)** el único período de sequía pronunciada ocurre en los meses de enero, febrero y primeros días de marzo. La humedad del suelo desciende al valor mínimo e inclusive en el mes de enero, alcanza el punto de marchitamiento permanente en superficie y, en el mes de marzo, en profundidad.

En conclusión, la capacidad de almacenamiento de agua en la médula del tronco de las especies de bioforma caulirrósula o, capacitancia, es una respuesta adaptativa de las *Espeletinae*, que permitió a este grupo de plantas superar la deficiencia del agua del suelo causada por las bajas temperaturas que con mayor frecuencia se presentan en las grandes alturas. Opinión que no solamente es sostenida por **Goldstein et al. (1984)**, sino también por **Hedberg (1964), Monasterio, (1986)** y **Larcher (1975).**

De acuerdo con **Pérez, (1987)** las propiedades del suelo que afectan el contenido de agua del mismo y los valores de la capacidad de campo, medidos al finalizar la estación seca, mas acentuada en los páramos de Venezuela que en los de Colombia, hace suponer que la aridez del suelo, durante ese período, es un factor ecológico importante en la determinación del límite superior, de las rosetas gigantes del Páramo de Piedras Blancas, Venezuela.

Sin embargo, *Coespeletia lutescens* y otras especies de hábito caulirrósula del páramo, están adaptadas para sobrevivir durante períodos de baja aridez de los suelos del páramo, gracias al agua almacenada en el tejido medular del eje caulinar de esta especie. Sin embargo, de acuerdo con **Pérez, (1987)** estas reservas de agua se agotan en la recuperación del agua consumida por transpiración, durante períodos de duración corta. Tales períodos en el Páramo de Piedras Blancas, ocurren en horas tempranas de la mañana, cuando la temperatura del suelo es muy baja y la demanda evaporativa es alta.

Este carácter morfológico adaptativo fue seleccionado a lo largo de la evolución de las *Espeletinae* a espensas de otras adaptaciones fisiológicas, esas sí, adecuadas para sobrevivir períodos largos de estres por sequía, como lo observa **Goldstein, et al (1985a,** citado por **Pérez (1987).** De acuerdo con este mismo autor **(Pérez, l.c.)** las *Espeletinae* que viven en los páramos poseen en sí, baja tolerancia a la deshidratación, por lo mismo se las puede definir como plantas que evitan la sequía y no como plantas resistentes a la deshidratación. Por consiguiente, en años extremadamente secos, cantidades inadecuadas de agua almacenadas en la médula, pueden conducir al marchitamiento e inclusive, muerte de las rosetas de *Coespeletia lutescens* y con mayor razón de las plántulas de esta especie, como también lo corroboran **Meinzer et. al (1985 citado por Pérez, 1987).**

Por consiguiente, en los mas elevados niveles altitudinales del páramo, los suelos de la mayoría de las posibles localidades tienen tan baja capacidad de sostener el agua en el suelo, que pequeñas rosetas de *Espeletia* ya no pueden sobrevivir a los períodos de aridez anual.

De acuerdo con los resultados de este estudio, se puede atribuir también a la capacidad de almacenar agua en la médula de las *Espeletinae* de bioforma caulirrósula, la rápida recuperación de las tasas de la conductancia y de la transpiración, tras haber sufrido descensos o suspensiones totales momentáneas en respuesta a las condiciones desfavorables que resultan de las variaciones intempestivas de uno o de varios factores ambientales que finalmente conducen a la disminución del potencial hídrico del suelo, en particular, de los poros intersticiales de diámetro muy reducido y luego de los intercapilares de mayor diámetro, **Larcher, 1995.**

Entre tales variaciones, cabe destacar los aumentos repentinos de la intensidad de las radiaciones global e incidente, que a la vez producen aumentos de la temperatura del suelo, y del ambiente. Sobre todo, variaciones intermitentes, a veces sólo momentáneas, del contenido de agua del suelo que inducen cambios simultáneos del potencial hídrico del suelo, como lo muestran las regresiones lineales múltiples del potencial hídrico del suelo vs. factores climáticos. Por el método de selección escalonada se configuraron, para cada comunidad, la regresión lineal respectiva. Las variables climáticas de independientes de mayor frecuencia en las regresiones fueron, como era predecible la temperatura del suelo y la humedad relativa. Tablas 14 a,b y 15 a,b.

En síntesis, a la capacidad de almacenar agua en la médula de las *Espeletinae* de bioforma caulirrósula, se atribuye también el mantenimiento

del balance hídrico de la planta, no obstante los déficets momentáneos de humedad del suelo que se expresan en los elevados valores del potencial hídrico del mismo; sobre todo, en la primera época seca del año, en los páramos húmedos de Colombia, de baja altura, como el Páramo de El Granizo, situado entre los 3000 y los 3250 m.s.n.m.

Como se desprende de los datos registrados en la Tabla 2 d, durante los meses de enero y febrero del año 1995, no se presentaron precipitaciones y, durante el mes de marzo siguiente, el promedio de horas de lluvia fue de sólo 1,43/hora. En consecuencia, durante el mes de enero se registraron valores elevados del potencial hídrico negativo del suelo, en las tres comunidades.

También ocurrieron aumentos momentáneos del potencial negativo hídrico del suelo en la segunda época seca (mes de agosto) e inclusive en las épocas de transición, hacia la iniciación del primero y segundo período de lluvias del año. Sin embargo, los mayores aumentos se registraron en el Páramo-rocoso, a los que siguieron los de las comunidades Frailejonal-pajonal y Vegetación de Turbera.

En el Páramo-rocoso fuertes aumentos y descensos del potencial hídrico del suelo coincidieron con fuertes oscilaciones de la conductancia y de la transpiración de *Espeletia grandiflora*. Los aumentos sucedieron simultáneamente con incrementos notables de la intensidad de la radiación global, de la radiación incidente, de la temperatura del suelo y del ambiente.

Los (Anexos) Tablas 16 a,b; 17 a,b, muestran que los coeficientes que resultaron mas altos en las correlaciones parciales de la conductancia y, respectivamente, de la transpiración vs. variables ambientales fueron los de las variables, potencial hídrico del suelo, radiación incidente, temperatura del ambiente y temperatura del suelo.

En las Figs.48 a,b; 49 a,b, aparecen los valores promedios obtenidos para la conductancia y la transpiración foliar de *Espeletia grandiflora* (por la haz y por el envés), en las tres comunidades. La rápida recuperación de la conductancia y de la transpiración exhibida por *E.grandiflora* se atribuye aquí al alto nivel de capacitancia de esta especie. El potencial hídrico del suelo resultó ser el factor ambiental de mayor significancia en la regulación de la conductancia y de la transpiración.

Las especies de plantas que poseen características adaptativas, tales como la de almacenar agua en los diferentes órganos vegetativos, son las que pueden sobrevivir en substratos susceptibles a experimentar descensos intermitentes de mayor o menor duración y volumen del contenido de humedad. Tales descensos suelen ser ocasionados por la evaporación del agua del suelo al aumentar la temperatura del suelo y del amnbiente. A la radiación solar mas o menos intensa, durante períodos breves o prolongados, como es de ocurrencia frecuente en los páramos húmedos de Colombia, se deben también las frecuentes oscilaciones de las temperaturas del suelo o del ambiente y por consiguiente, los ascensos repentinos y fuertes de tales temperaturas. También puede ocurrir el fenómeno de la sequedad térmica del suelo, en particular, a media noche, cuando las bajas temperaturas alcanzan el nivel de congelamiento del agua del suelo.

De acuerdo con **Meinzer & Goldstein, (1985)** la capacidad de almacenar agua en el parénquima medular o capacitancia de las especies de *Espeletia*, es la que permite a las especies que poseen esta adaptación sobrevivir en sitios de elevada altura y sobre substratos rocosos, susceptibles de experimentar mas rápidos y elevados calentamientos. Fig.67.

Es en tales sitios, a diferencia de otras especies carentes de tales adaptaciones, donde pueden prosperar las especies de *Espeletia*, con alta capacitancia. Es allí también donde presentan las tasas más altas de conductancia. Por el contrario las especies con volúmenes de almacenamiento de agua reducidos, como *Pentacalia vaccinioides*, presentan el comportamiento opuesto, tanto en relación con la conductancia como con la transpiración. Es decir, es precisamente en esos sitios donde estas variables fisiológicas presentan las tasas mas reducidas de conductancia y transpiración.

Mediante el análisis de varianza ANOVA, se verificó lo expuesto. Es decir, mientras *Espeletia grandiflora*, presenta en el Páramo-rocoso, caracterizado por substratos de bajos contenidos de agua, las mas altas tasas de conductancia y transpiración, por el contrario, *Pentacalia vaccinioides* con reducidas reservas de agua en el parénquima foliar, presenta, en la comunidad Páramo-rocoso, las tasas mas bajas, tanto de la conductancia como de la transpiración, Figs. 68 y 69.

Cabe señalar que el análisis de varianza ANOVA se refiere a la conductancia y transpiración totales de cada una de las dos especies estudiadas, configurado, en el caso de *Espeletia grandiflora* por la suma de la transpiración y de la conductancia cuticular (haz) y estomática (envés). En *Pentacalia vaccinioides*, se trata de la transpiración y conductancia estomáticas, que resultaron inferiores a las de *Espeletia grandiflora*, tanto la conductancia total, como la transpiración total de *Pentacalia vaccinioides*. La componente adaxial de la conductancia y de la transpiración de *P.vaccinioides*, resultó, mayor en *Pentacalia vaccinioides* con respecto a las de *Espeletia grandiflora*, Figs.51 a,b.

Pero si se hace un análisis igual al que se ilustra en la Fig.68, pero en referencia al comportamiento de las dos variables fisiológicas bajo la

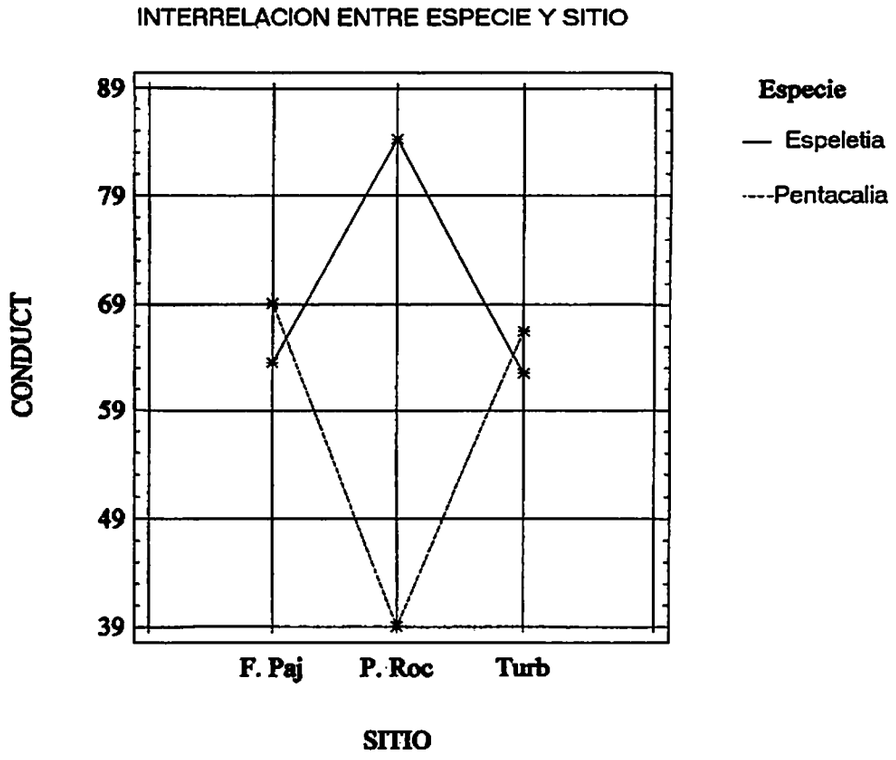


Fig 68 *Espeletia grandiflora* y *Pentacalia vaccinioides*. Interrelación de los promedios de la conductancia foliar en cada una de las comunidades Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera de las dos especies. Observese el comportamiento opuesto de la magnitud de los promedios de cada especie, correspondientes a cada comunidad, en particular, los pertenecientes al Páramo-rocoso.

interacción entre épocas secas (meses de enero y septiembre) y épocas de lluvia (mes de marzo) del páramo de El Granizo, cuando el suelo se encuentra prácticamente saturado de humedad y el potencial hídrico es igual o muy cercano a cero (0) centibares, se podrá demostrar que entonces sucede lo contrario. *Pentacalia vaccinioides* presenta no solamente altas tasas de transpiración y conductancia sino que estas superan a las de *Espeletia grandiflora*, correspondientes a esa misma época y mes, de los respectivos comienzos de las lluvias (septiembre y marzo). Figs. 25; Figs. 26; Figs. 52 a,b.

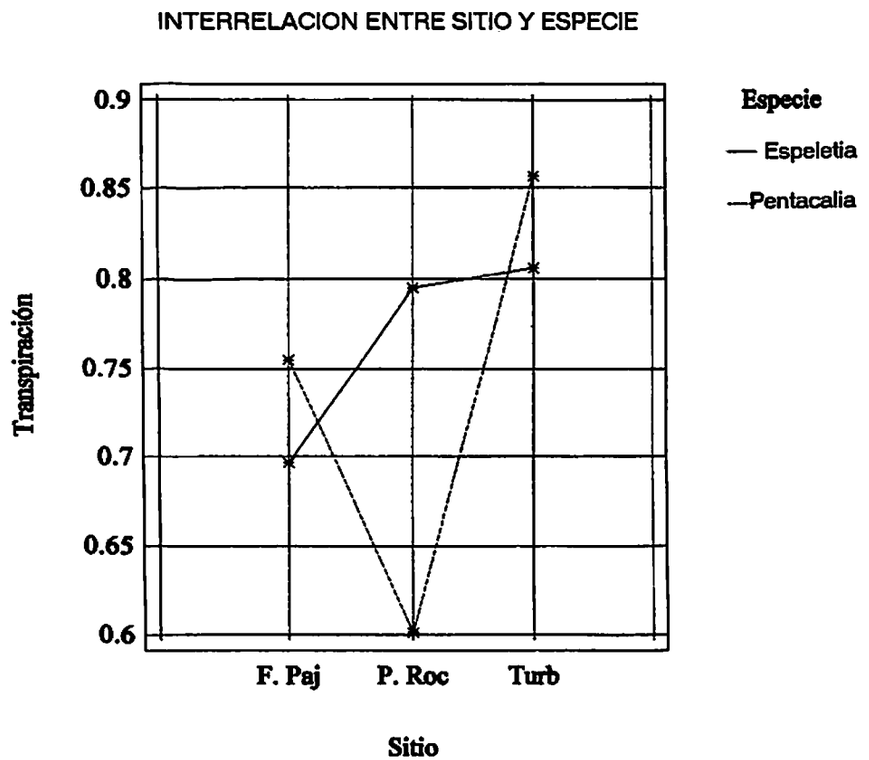


Fig 69 *Espeletia grandiflora* y *Pentacalia vaccinioides*. Interrelación de los promedios de la transpiración foliar en cada una de las comunidades Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera de las dos especies. Obsérvese el comportamiento opuesto de la magnitud de los promedios, correspondientes a cada comunidad en particular, los pertenecientes al Paramo-rocoso.

Como se desprende del análisis de las (Anexos) Figs.25 a,b; la intensidad de la radiación solar en tales épocas y meses del año, disminuyó notablemente. En el caso de *Pentacalia vaccinioides* desde 1435.288 mmol/m²/seg., (promedio de la radiación global correspondiente al mes de enero), a 935.639 mmol/m²/seg. en el mes de marzo del mismo año, por la haz foliar y de 1238.468 a 1071.752 mmol/m²/seg., por el envés. En el caso de *Espeletia grandiflora* los descensos fueron, por la haz de 1497.695 (enero) a 1095.0129 (marzo) mmol/m²/seg. y, por el envés, 1411.512 (enero) a 1116.0734 (marzo).

Estos descensos repercutieron también en descensos de la radiación incidente, por ambas caras foliares, para las dos especies. (Anexos) Figs. 26 a,b.

Desde luego, los descensos de las intensidades de las radiaciones global e incidente, produjeron también descensos, de la temperatura del ambiente y de la temperatura de la hoja, por ambas caras foliares. Estos últimos morigerados por los aumentos o ligeros descensos de la humedad relativa del aire, la cual se mantuvo en niveles cercanos a los del mes de enero. Sin embargo, en la especie *Espeletia grandiflora* la humedad relativa experimentó ligeros incrementos, en particular, por el envés, en donde se pasó del 54.96% a 58.675%. También la temperatura del suelo aumentó ligeramente, tanto por la haz como por el envés. (Anexos) Fig. 27 a,b; Fig.30 a,b; Fig. 31 a,b.

Todos los mencionados factores eco-climáticos, condujeron al aumento notable del potencial hídrico del suelo el cual pasó, en el caso de *Pentacalia vaccinioides*, por la haz de -20.115 (enero) a -0.8139 (marzo) y por el envés de -19.931 (enero) a -0.7678 (marzo); en *Espeletia grandiflora*, por la haz de -15.739 (enero) a -0.9798 (marzo) y por el envés de -14.58 (enero) a -1.0625 (marzo).Fig.50 a,b.

La temperatura del suelo, desde luego influyó sobre el comportamiento de las variaciones del potencial hídrico sobre todo, en las comunidades en referencia a los meses de enero y marzo, a pesar que los promedios en el caso de *Espeletia grandiflora* fueron muy cercanos , sobre todo, por el envés. Por la haz se presentaron incrementos de los promedios en referencia a *Pentacalia vaccinioides*, sobre todo en el mes de septiembre, cuando la temperatura del suelo ascendió a 22.9°C y en los meses de enero y marzo, apenas a 10.5°C y 12.03°C respectivamente. (Figs. 50 a,b) (Anexos) Figs. 27 a,b.

La temperatura de la hoja, se comportó de manera similar, entre las dos especies, tanto por la haz como por el envés, los promedios ligeramente mas altos se midieron en el mes de enero y los mas bajos en el mes de septiembre, en ambas especies. También los promedios de la velocidad del viento se midieron durante el mes de enero, particularmente, por la haz y los montos de los promedios de las dos especies de los meses de enero, marzo y septiembre. En este último mes los promedios para las dos especies fueron los mas bajos, (Anexos) Fig. 28 a,b, y Fig. 29 a,b.

En consecuencia, los aumentos de las intensidades de los factores ecoclimáticos y del contenido de agua del suelo, condujeron a la disminución de la conductancia y de la transpiración de *Pentacalia vaccinioides*. Mientras en el caso de *Espeletia grandiflora*, como era de esperarse de acuerdo con la hipótesis planteada en este estudio, tanto la conductancia como la transpiración se mantuvieron indiferentes con respecto al contenido de agua del suelo, en razón de la autonomía que en referencia este factor proporciona a esta especie las considerables reservas de agua almacenadas en el parénquima medular.

La conductancia de *Pentacalia vaccinioides*, por la haz ascendió de 48.936 mmol/m2/seg. (enero) a 98.559 mmol/m2/seg (marzo) y *Espeletia grandiflora* por la haz de 20.919 mmol/m2/seg. (enero) a 28.2329 mmol/m2/seg. (marzo). Por el envés de la especie anfiestomática *Pentacalia vaccinioides* ascendió de 42.5362 mmol/m2/seg. (enero) a 117.1116 mmol/m2/seg. (marzo) y la epecie hipostomática *Espeletia grandiflora* de 82.00 mmol/m2/seg. (enero) a 137.8627 mmol/m2/seg. (marzo).Fig.48 a,b..

En síntesis, si se calculan los promedios de la conductancia correspondientes al mes de enero y al mes de marzo, de cada una de las especies, se obtiene que mientras *Pentacalia vaccinioides*, de una conductancia total de 91.4731 mmol/m2/seg., en enero, alcanzó en marzo, la tasa de 215.67129 mmol/m2/seg. de conductancia total; *Espeletia grandiflora* de una tasa de conductancia de 102.9195 mmol/m2/seg. en enero, pasó a 166.0956 mmol/m2/seg. de conductancia en marzo, inferior al monto de *Pentacalia vaccinioides*.

Con respecto a la transpiración, se llega a conclusiones similares y, sobre todo, coherentes con las obtenidas a través de los análisis efectuados para la conductancia, como se puede deducir de la Fig. 49 a,b. En el mes de marzo, las tasas de conductancia y transpiración promedio, de *Pentacalia vaccinioides*, superan las obtenidas para *Espeletia grandiflora* como lo muestra la gráfica, resultante del análisis de varianza ANOVA, Fig.52 a,b.

En los páramos húmedos, de baja altura de Venezuela, las especies de *Espeletia*, con excepción de *Espeletia marcana* y en contraste con *Espeletia grandiflora*, poseen pequeños reservorios medulares de agua y muestran también descensos pronunciados del potencial hídrico de la planta, bajo condiciones de demanda evaporativa. Esto fue comprobado, en el Páramo de "El Batallón", situado a 3100 m.s.n.m. por Monasterio (1986). Probablemente, lo mismo suceda con especies de las *Espeletinae* arborescentes como *Tamania chardonii*, carentes de médulas engrosadas, almacenadoras de reservorios de agua. Como ya se dijo, se trata de especies propias de los Bosques Andinos húmedos, situados a menor altura s.n.m. que los páramos, Fig.66.

También otras especies colombianas de *Espeletia*, como *E.argentea* con hojas dispuestas en rosetas y vástago con internodios cortos, en toda su longitud, conformantes del hábito generalmente descrito como "rosetas acaules", carentes de un tronco visible crecen en niveles altitudinales rela-

tivamente mas bajos, aunque a veces, suelen compartir el mismo hábitat de *E.grandiflora*. Las plantas juveniles de estas especies carecen de suficientes reservorios de agua, ya sea en las hojas, en los tallo o en las raíces que pudieran mitigar el estrés producido por las sequías prolongadas, tanto del suelo como del aire y se comportan como las plantas de las *Espeletinae* venezolanas propias de bajos niveles altitudinales. Como pudo demostrarse experimentalmente, los tejidos foliares de *E.argentea* cuando las plantas no han sido sometidas a riego frecuente, pierden turgencia y las hojas se marchitan tan pronto el suelo presenta déficit hídrico matrical. Sin embargo, se recuperan cuando el suelo vuelve a saturarse de humedad y la conductancia y la transpiración recuperan los niveles normales. Fig. 70.

Esto último también puede ocurrir en plantas juveniles de *Espeletia grandiflora*, pero sin necesidad que se recupere el déficit hídrico del substrato. La conductancia y la transpiración foliar de *Espeletia grandiflora* vuelven a elevarse tan pronto aumenta la intensidad de las radiaciones global e incidente; asi hayan descendido previamente a 0 mmol/m2/seg., por efecto de cambios desfavorables de los factores ambientales.

Dentro de la explicación que se plantea en este trabajo y en los estudios de otros autores, esto es así, en razón de los reservorios de agua almacenados en la médula del tallo o también en el mesofilo. En trabajo anterior, **Mora-Osejo, et al 1994**, sobre la anatomía foliar de especies de plantas del páramo, entre otras, *E.grandiflora* y *Pentacalia vaccinioides*, demostraron almacenamiento de agua en el mesofilo de esta especie. Fig.71 y Fig.72.

A menudo en el páramo ocurren cambios desfavorables, del macro-y ecoclima. A modo de ejemplo, pueden mencionarse, entre otros, los fuertes descensos de la radiación incidente, los aumentos considerables de la temperatura de las hojas, y los descensos del contenido de agua del suelo que se traduce en aumentos del potencial hídrico del suelo. A veces, tales cambios suelen estar acompañados de aumento de la temperatura de las capas superficiales del suelo.

Esta variable edáfica presenta correlación parcial negativa, tanto en las Tablas de correlaciones parciales, conductancia vs. factores ecoclimáticas (Tablas 6 a,b), como en las Tablas 13 b,14 b, Conductancia vs. conjunto completo de variables ambientales, en referencia a *Pentacalia vaccinioides* y las Tablas 7 a,b, 15 a,b y 16 a,b.

Sin embargo, es necesario señalar que si la intensidad de la radiación global se mantiene en niveles altos, por un lapso prolongado, entonces la humedad relativa del aire desciende y puede suceder que ocurran perturbaciones del gradiente hídrico, de la planta, a lo largo del trayecto de la columna de agua, a saber: capas superficiales del suelo, pelos de las raíces

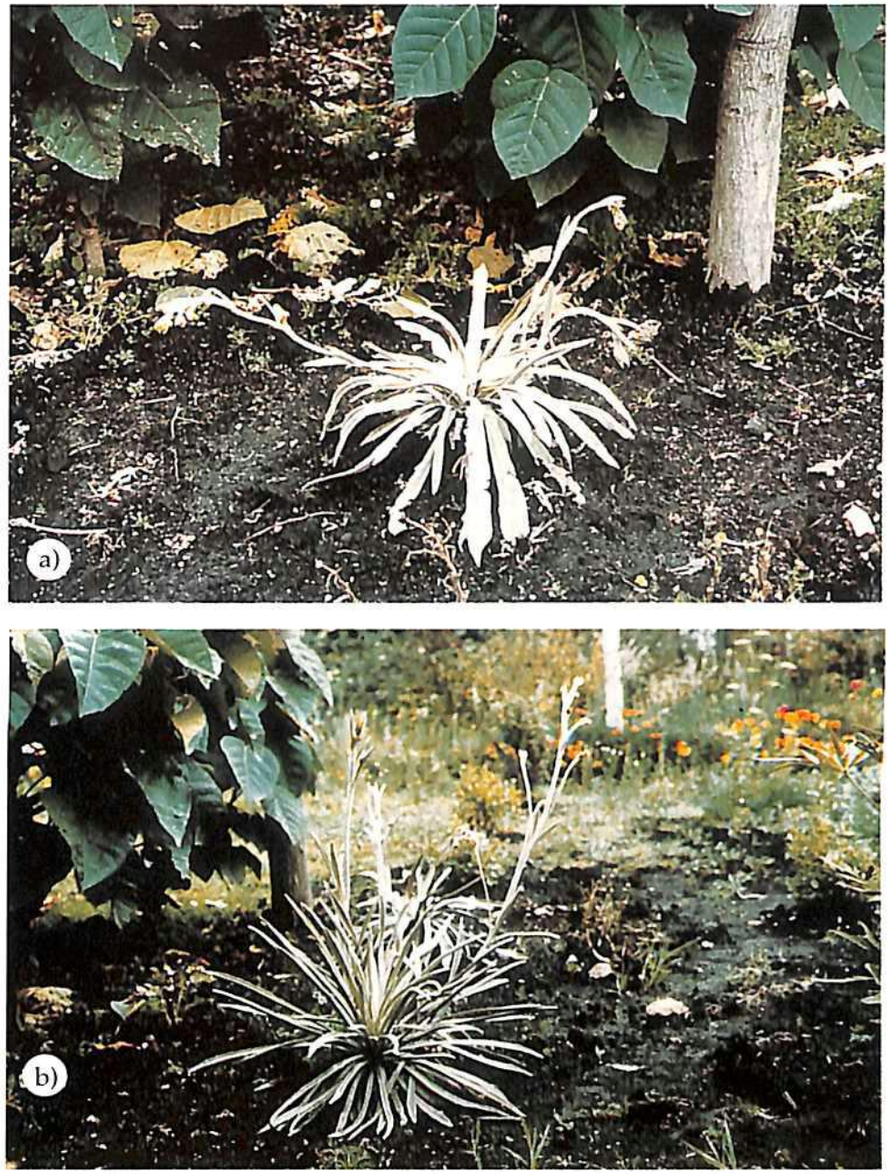


Fig 70 *Espeletia argentea* (a) El déficit hídrico del suelo produce el marchitamiento de las hojas; (b) Tan pronto, experimentalmente se suministró agua al suelo, los tejidos foliares recuperaron la turgencia y las hojas volvieron a empinarse. (Fotos L.E. Mora-O).

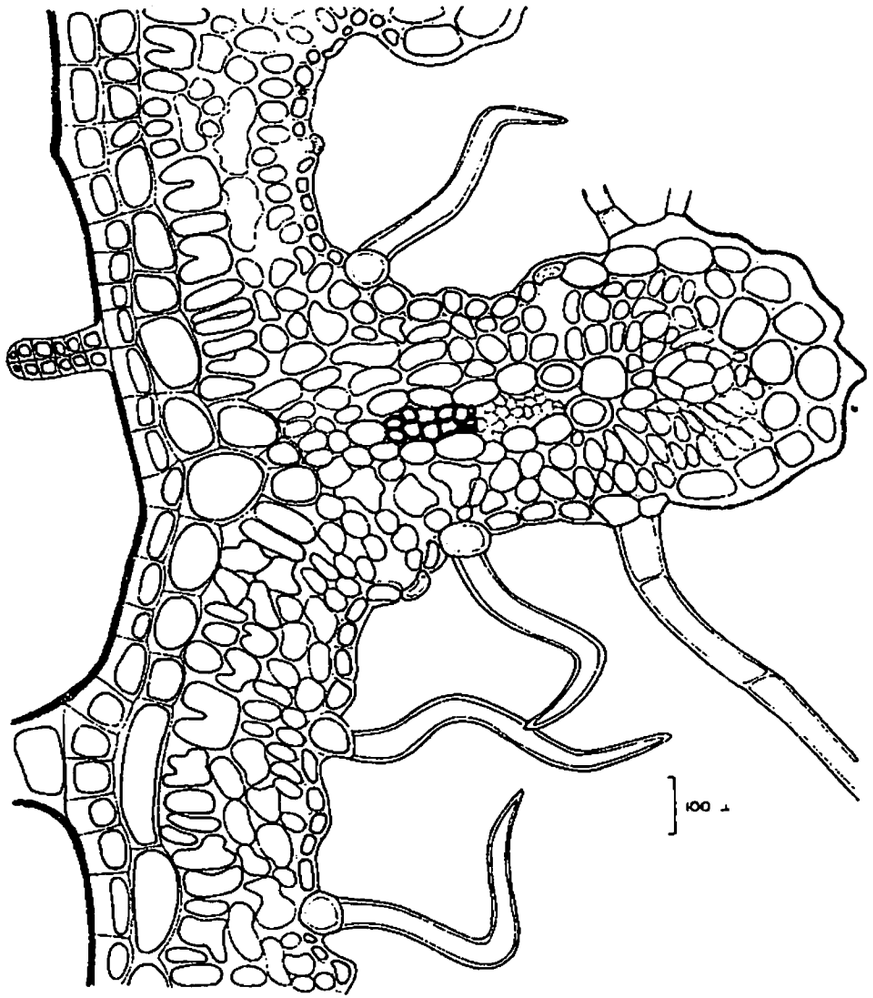


Fig. 71 *Espeletia grandiflora*. Vista detallada de la sección transversal de la lámina foliar. La hipodermis y la capa de células que envuelve el haz conductor almacenan agua (L. E. Mora-O., N. Becerra de Lozano, B. Coba de Gutiérrez, (1994).

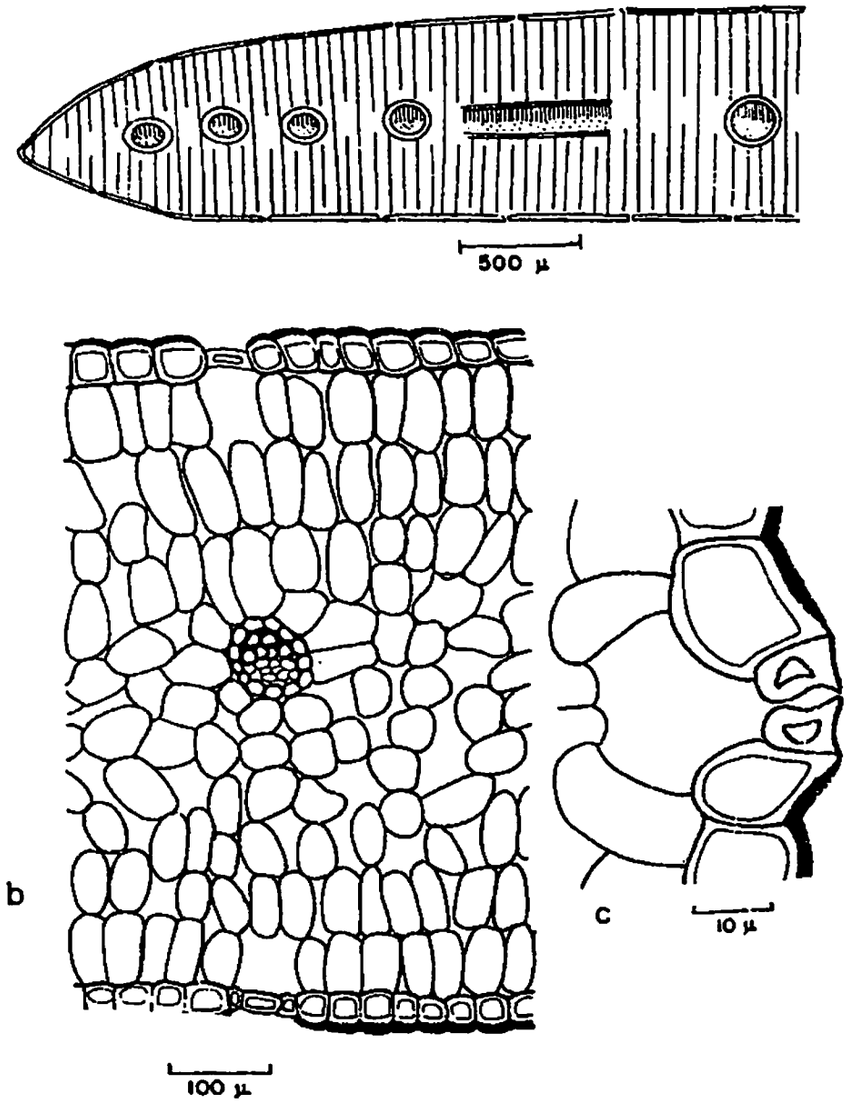


Fig 72 *Pentacalia vaccinioides*, (a) Vista general de la sección transversal de la lámina foliar, (b) Vista detallada de la sección transversal de la lámina foliar. Obsérvese el parénquima en empalizada, adaxial y abaxial; (c) aparato estomático adaxial y abaxial con cámara epistomática amplia. (L. E. Mora-O., N. Becerra de Lozano, B. Coba de Gutiérrez, 1994).

absorventes, superficies transpirantes de las hojas, capa límite y atmósfera. El estrés que experimenta la planta por tales perturbaciones del gradiente hídrico a lo largo de la raíz y del tallo, pueden alcanzar tal magnitud que ocurra el cierre total de los estomas y con ello la suspención momentánea de la transpiración estomática.

A continuación se examina lo que ocurrió en *P.vaccinioides y E.grandiflora* al respecto, por el envés foliar, en la comunidad Vegetación de Turbera. Se seleccionó esta comunidad por cuanto allí el potencial hídrico del suelo, por lo general, permanece más estable y presenta valores cercanos a cero (0).

En *Pentacalia vaccinioides* la correlación múltiple de la conductancia vs. radiación global resultó negativa. También la conductancia vs. temperatura de la hoja fue negativa y el coeficiente respectivo (-0.3163) resultó mayor que el de la conductancia vs. radiación global (-0.0585). Cuando la temperatura de la hoja aumenta la conductancia disminuye, en particular, cuando las intensidades de la radiación global son elevadas y producen también fuertes aumentos de la temperatura de la hoja. Pero, en un momento dado, la temperatura de la hoja e indirectamente la radiación global alcanzan un tope, por encima del cual la conductancia y la transpiración se reducen a cero (0), o a valores cercanos a cero (0). Esto sucede, aún si la radiación global vuelve a aumentar y la humedad relativa, correlativamente, desciende a valores bajos (60-50%) Figs. 54 a-58 a).

En *Espeletia grandiflora*, la correlación parcial de la conductancia vs. radiación global es positiva; pero la correlación conductancia vs. temperatura de la hoja es negativa; al igual que en el caso de *Pentacalia vaccinioides*. Sin embargo, en este último caso el coeficente es mayor. Por consiguiente, en *Espeletia grandiflora* pueden ocurrir tasas mas elevadas de la conductancia dentro de rangos de variación de la temperatura de la hoja, de la radiación global y de la humedad relativa, mas elevadós que en *Pentacalia vaccinioides*. Figs. 58 b-56 a-B.

En *Pentacalia vaccinioides* la conductancia y la transpiración mantienen valores bajos durante intervalos relativamente largos, mientras se mantiene elevada la radiación global. En consecuencia, durante los mismos intervalos, se eleva la temperatura de la hoja. Por lo general, el calentamiento de la hoja coincide con el calentamiento del ambiente y del suelo y, por consiguiente con el aumento del potencial hídrico del suelo. Estas oscilaciones de la conductancia y de la transpiración ocurren a lo largo de todo el período de luz e inciden no solamente sobre la conductancia y la transpiración sino también sobre la fotosíntesis. Fig. 55 a.b.

También los resultados obtenidos para las dos especies *P.vaccinioides* y *E.grandiflora* en desarrollo de este estudio, en particular, los que se derivan

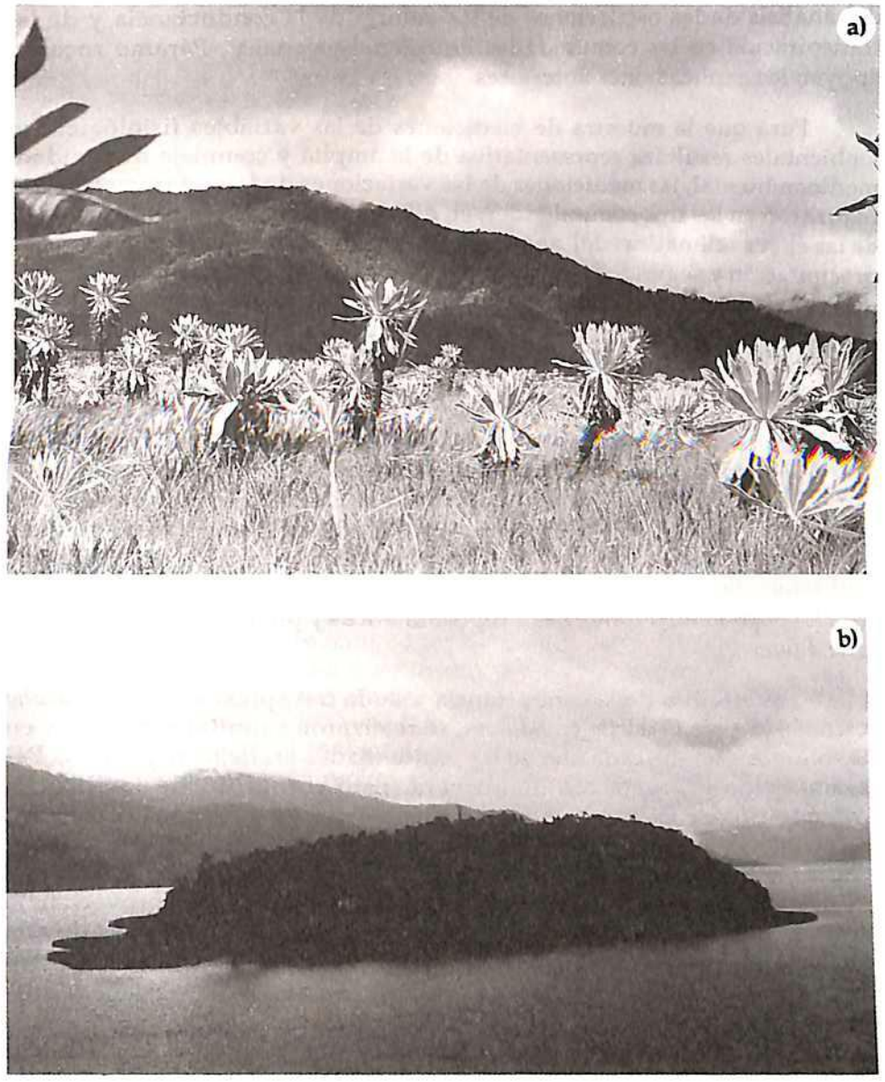


Fig 73 *Espeletia pycnophylla* (a) Páramo de El Estero, Laguna de La Cocha, Departamento de Nariño; (b) Vista panorámica de la Laguna de La Cocha, cuyos bordes orientales están rodeados por el páramo azonal de El Estero. En el primer plano la isla La Corota, Santuario de fauna y flora, altura 2760 m.s.n.m. (Fotos L.E. Mora-O).

del análisis de las oscilaciones de los valores de la conductancia y de la transpiración en las comunidades Frailejonal-pajonal y Páramo rocoso, apoyan las explicaciones anteriores.

Para que la muestra de mediciones de las variables fisiológicas y ambientales resultara representativa de la amplia y compleja diversidad medioambiental, las mediciones de las variaciones de tales parámetros, se realizaron en las tres comunidades, en diferentes días, distribuidos en tres de las épocas climáticas del año; segundo período anual de sequía o escasa precipitación y segundo período anual de transición hacia las lluvias, primer período de sequía del año y primer período anual de transición hacia las lluvias. Valga la pena destacar que para obtener mayor confiabilidad de los datos, siempre fueron sometidas a medición hojas adultas sanas, representativas de las especies respectivas.

Además, para contrastar los resultados que se obtuvieran en el estudio de la conductancia y de la transpiración de *Espeletia grandiflora* se seleccionó la especie, *Pentacalia vaccinioides*, de bioforma subarbustiva, totalmente diferente a la de *Espeletia grandiflora*, sin capacidad de almacenar agua en el tallo, aunque sí en las hojas holoxeromórficas, glabras y anfiestomáticas, **(Mora-Osejo, et al 1994)** (Fig.72); también contrastantes con las hojas hemixeromórficas, hipostomáticas y pubescentes de *Espeletia grandiflora*. Fig. 71.

Los estudios de la conductancia y de la transpiración de *Pentacalia vaccinioides* y de *Espeletia grandiflora*, se realizaron simultáneamente, y en los mismos sitios de cada una de las comunidades Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera. Esto con el fin de facilitar la contrastación de los resultados y de obtener conclusiones mas precisas y, sobretodo, relevantes y aplicables a la solución de problemas relacionados con la recuperación, manejo y conservación de los ecosistemas del páramo, de suyo frágiles y complejos. Se trataba, en cierta manera, de aprovechar la singular condición de "laboratorios naturales" de los ecosistemas de alta montaña de los Andes Septentrionales húmedos, entre los cuales se cuentan los Páramos de Colombia.

8.CONCLUSIONES

Como uno de los resultados relevantes de este estudio, se llegó a la conclusión, según la cual, el comportamiento de la conductancia y de la transpiración vs. los factores ecoclimáticos y fisiológicos de *Pentacalia vaccinioides*, difiere del de *Espeletia grandiflora*, tanto respecto a la conductancia como a la transpiración y, en particular, en referencia a las respuestas a condiciones ambientales desfavorables, en especial a la intensificación del déficit hídrico del suelo, durante las épocas secas del año. El análisis de los resultados obtenidos en las mediciones efectuadas en las dos especies, en el mismo dia y sitio, en cada una de las tres comunidades, durante la primera época seca del año, confirma, el enunciado anterior.

Por otra parte, el análisis de varianza (ANOVA) de los promedios de la conductancia y transpiración, efectuados en interrelación con cada especie y primera época seca del año (mes de enero), comienzo de la primera época de lluvias del año (mes de marzo) y segunda época de iniciación de las lluvias del año (mes de septiembre) en el Páramo de El Granizo, confirmó el anterior acierto.

Se demostró que tan pronto aumentan los contenidos de humedad del suelo y el potencial hídrico se acerca al nivel de saturación (cero (0) centibares), los comportamientos de la conductancia y de la transpiración se invierten con respecto a los de la época seca (mes de enero). Esta época está caracterizada por el descenso fuerte del contenido de agua del suelo y la disminución de la conductancia y de la transpiración de *Pentacalia vaccinioides*, especie carente de considerables reservas de agua. Todo, en contraste con los comportamientos de la conductancia y de la transpiración de *Espeletia grandiflora*, especie con considerables reservas de agua almacenadas en la médula del eje caulinar.

En el Páramo-rocoso, el déficit de agua del suelo, medible como potencial hídrico, se mantuvo elevado; particularmente, en los días del mes de

enero, cuando se hicieron las mediciones de las variables fisiológicas, por la haz y por el envés, de las hojas de las dos especies bajo estudio.

Los valores obtenidos oscilaron entre (-30) y (-54) haz y entre (-30) y (-56) envés; debido a la ausencia de lluvias en ese mes del año. Sin embargo, para *Espeletia grandiflora*, en la comunidad Páramo-rocoso, se obtuvieron los promedios mas altos de la conductancia y de la transpiración, por ambas caras foliares, (Tabla 3, Fig.4 a,b y Figs. 48 a,mb; 49 a,b).

El resultado anterior pone en evidencia la no incidencia, al menos momentánea, del elevado potencial hídrico negativo del suelo, considerado aisladamente, sobre la magitud de la conductancia y de la transpiración de las hojas de *Espeletia grandiflora*.

Las variaciones climáticas ocurridas el dia 17 de enero de 1995, muestran que la intensificación del potencial hídrico negativo del suelo, proviene de la intensificación de la radiación global, del descenso simultáneo de la humedad relativa y del incremento de la velocidad del viento seco. Tal intensificación del potencial hídrico negativo del suelo, coincide en *Espeletia grandiflora*, con el incremento de la transpiración, tanto por la haz como por el envés (Figs. 11 a-h y 16 a-h). Mientras que en *Pentacalia vaccinioides*, las mismas variaciones climáticas ocurridas ese mismo dia y en el mismo sitio, producen efecto contrario. Tanto las tasas de la conductancia como de la transpiración disminuyen. Figs. 45 a,b; 46 a,b.

En la comunidad Vegetación de Turbera la intensificación de la intensidad de la radiación global durante un período mayor de media hora continua, aumentó el déficit de agua y, por consiguiente, el potencial hídrico negativo del suelo. Sin embargo, cuando soplaron vientos húmedos, disminuyó el potencial hídrico negativo y, en el caso de *Pentacalia vaccinioides*, se produjeron aumentos momentáneos de las tasas de la transpiración y de la conductancia, tanto por la haz como por el envés. (Anexos) Fig.10.

Aunque las mediciones para el caso de *Espeletia grandiflora*, se efectuaron algunos minutos mas tarde, el mismo dia, momentáneamente, tanto por la haz como por el envés, mejoraron la intensidad de la conductancia. Pero no tanto por el mejoramiento del potencial hídrico del suelo, sino por el efecto de los niveles altos de radiación global durante todo el período de mediciones (1800-2200 mmol/seg/m^2) lo cual hizo descender la humedad relativa a porcentajes que oscilaron entre el 38.5% y 44.6% por la haz y el envés. Mientras tanto, la velocidad del viento fluctuó entre 1 y 7 m/seg. por el envés y 3.6 m/seg. por la haz. (Fig.7 a-h).

La situación opuesta que se presentó el día 19 de enero de 1995, en la comunidad Freilejonal-pajonal, se puede sintetizar asi: Un período largo de

baja radiación global (600-800 umol/m^2/seg.) y consecuentemente un período prolongado de aumento de la humedad relativa de 51% a 59%. Simultáneamente, soplaron vientos secos de velocidad baja, 1-3 m. Durante este período, el potencial hídrico negativo del suelo, mejoró y se mantuvo entre -17 y -14 centibares.

En el caso de *Pentacalia vaccinioides*, al mismo tiempo, la conductancia lejos de incrementarse, como pudiera esperarse, por el mejoramiento del potencial hídrico del suelo, descendió desde 80 a 30 mol/seg/m^2; precisamente, en razón del descenso de la radiación global y del incremento de la humedad relativa. Esto mismo sucedió por la haz.

En *Espeletia grandiflora*, en la comunidad (Frailejonal-pajonal) se efectuaron mediciones de la conductancia y de la transpiración vs. factores climáticos, el mismo dia 19.01.95, aunque mas tarde. A diferencia de lo ocurrido con *Pentacalia vaccinioides*, se midieron intensidades altas de radiación global durante buena parte del período de estudio, tanto por la haz como por el envés. Como es de esperarse, se produjeron ascensos prologados de la humedad relativa, en esa mañana de por sí seca (58-62%). El potencial hídrico, desde luego, se mantuvo también en niveles negativos, relativamente altos, entre -20 y -19 centibares. Cuando el viento húmedo alcanzó velocidades de 5 m/seg. y la humedad relativa ascendió y se mantuvo en 62.5%, se produjo el ascenso de las tasas de conductancia, desde 20 a 150 umol/m2/seg. por el envés y 90 umol/m^2/seg. por la haz.

En resumen, si bien en ese dia coincidió, en una y otra especie, el descenso de las tasas de conductancia y de la transpiración, sin embargo, las variaciones climáticas que produjeron el descenso en *Pentacalia vaccinioides* resultaron opuestas a aquellas variaciones climáticas que produjeron el mismo efecto en *Espeletia grandiflora*, conclusión que se considera de especial relevancia de este estudio.

Sin embargo, no se descarta totalmente el efecto momentáneo del potencial hídrico negativo del suelo, en particular, sobre la conductancia asi sea mínima en las tres comunidades, no obstante la elevada capacitancia de *Espeletia grandiflora*.

Resta por destacar los resultados que expliquen cómo influyeron los demás factores climáticos en las diferencias de los montos de los promedios de la conductancia y de la transpiración, en cada comunidad, que aparecen detallados en la Tabla 3.

Mediante el cálculo de correlaciones parciales conductancia vs. variables ambientales climáticas y edáficas, se obtuvo una apreciación para cada especie, lado foliar y comunidad, los niveles de mayor o menor inci-

dencia de estas variables sobre la intensidad de la conductancia y de la transpiración, para cada especie, cara foliar y comunidad.

Mediante el balance de las correlaciones parciales de coeficientes positivos vs. las correlaciones de coeficientes negativos, se efectuaron análisis comparativos entre las comunidades sobre los resultados de los efectos o impactos de las variables ambientales promotoras vs. impactos o efectos inhibidores de las tasas de la conductancia y de la transpiración.

Los resultados de las comparaciones se analizaron mediante confrontaciones con los respectivos resultados de las regresiones lineales simples o, a veces múltiples, de la conductancia y transpiración vs. variables ambientales de elevada correlación parcial con respecto ya sea a la conductancia o a la transpiración. De igual manera se procedió con las regresiones lineales del potencial hídrico del suelo vs. variables ambientales de mayor influencia, en cada especie comunidad y lado foliar. Lo mismo con respecto a la temperatura de la hoja, el potencial hídrico del suelo y la temperatura del suelo.

Se establecieron cuatro niveles de "interacción" de las variables independientes climáticas y edáficas sobre las variables dependientes, conductancia y transpiración, a saber:

a) variables macroclimáticas; b) variables ecoclimáticas; c) potencial hídrico del suelo y d) temperatura de la hoja, cuya magnitud resulta, finalmente, de la interrelación de los efectos producidos por las categorías a) y b). En conjunto se trataría de un sistema complejo de interrelaciones, que influyen, en particular, sobre el potencial hídrico del suelo y la temperatura de la hoja.

En este trabajo se considera a estos cuatro factores, en particular al primero y segundo que son los factores ambientales de mayor incidencia en la transpiración y en la conductancia y probablemente también de mucha relevancia en la regulación de la fotosíntesis, como se está ya sometiendo a prueba en un nuevo trabajo.

Para explicar las diferencias que efectivamente se presentaron en la magnitud de los promedios ±ES de la conductancia y de la transpiración, se formula el siguiente planteamiento.

Las diferencias obtenidas entre los valores de las medias o también de los promedios en las tres comunidades se explican, en primera aproximación, de la manera siguiente:

a) mayor o menor grado de favorabilidad resultante de la combinación e integración de los efectos producidos por los valores de las radiaciones global e incidente; asi como por la magnitud de la temperatura del suelo, de la temperatura del ambiente, de la temperatura de la hoja y de la humedad relativa, correspondientes a cada una de las comunidades, en particular, en su orden: a) temperatura del suelo; b) humedad relativa de las capas bajas de la atmósfera y temperatura del ambiente.

Esta conclusión está de acuerdo con los valores de las correlaciones parciales, obtenidas para las tres comunidades y en referencia a todas las variables ambientales contempladas en este estudio (Anexos) Tablas 16 a,b; 17 a,b. Todas las variables macroclimáticas y ecoclimáticas, en mayor o menor grado, inciden sobre el comportamiento favorable o desfavorable del potencial hídrico del suelo, respecto a construir a incrementar o disminuir las respectivas intensidades de la conductancia y de la transpiración.

Además, dada la elevada interrelación del factor potencial hídrico del suelo con respecto a los factores ecoclimáticos, Tablas 14 a, y 15 b, es necesario distinguir entre los efectos momentáneos causados por cambios intermitentes y los efectos producidos por cambios prolongados del grado de saturación hídrica del suelo.

Esto mismo es aplicable al factor temperatura de la hoja dependiente, en particular, de la radiación global, como se pudo establecer tanto a través del cálculo de las correlaciones parciales de este factor, vs. factores ambientales como de la regresión lineal simple. Efectivamente, este factor es el más directamente, implicado en las variaciones de la temperatura de la hoja. En su orden le siguen la radiación incidente, la temperatura del ambiente y la velocidad del viento.

Se estableció también que la incidencia de estos factores sobre la temperatura de la hoja es, por lo general, positiva; sobre todo, la relación radiación global vs. temperatura de la hoja (Tablas 18 y 19). Mientras que el factor humedad relativa es, por lo general, negativo por encima de un nivel mínimo de intensidad de la radiación global y positivo por debajo de tal nivel. La intensidad de radiación correspondiente a este nivel o umbral, varía según la especie, lado foliar y sitio donde vivan las plantas, bajo estudio. Para un determinado caso, tal nivel coincide con la temperatura del ambiente que a partir del descenso de la intensidad de la radiación global, la temperatura del ambiente, resulta negativa, respecto a la temperatura de la hoja, también desde tal nivel hacia abajo.

En trabajo anterior, **Mora-Osejo (1984)**, destacó el papel de la humedad relativa al interior de los respectivos ecosistemas en la morigeración de los factores climáticos, en particular, de las bajas temperaturas que producen las heladas que implican la muerte por congelación intracelular de los tejidos de la hoja y del vástago y aún la muerte de la planta. Los resultados

obtenidos en este estudio están de acuerdo con el anterior planteamiento, como se desprende de lo expuesto.

Desde luego, estas últimas consideraciones, se formulan a título de hipótesis que se someterán a prueba, en nuevos trabajos, en los cuales se tomará en cuenta el potencial hídrico interno de las plantas individuales y se contribuirá a dirimir las controversias en relación con el papel de este factor en la regulación de la transpiración y de la fotosíntesis.

Por otra parte, se pudo precisar el papel que desempeña las reservas de agua almacenadas en la medula, es decir, la capacitancia de *Espeletia grandiflora*, con respecto a las fluctuaciones del potencial hídrico de la planta sobre el cual influyen la temperatura del mismo y la humedad relativa de las capas de aire próximas al suelo.

Lo anterior, a la vez, facilita valorar la influencia, mayor o menor, sobre la conductancia y la transpiración de otros factores macro-y ecoclimáticos. En particular, de las radiaciones global e incidente y de la velocidad del viento. Influencias, desde luego, sometidas a fluctuaciones del potencial hídrico de la planta sobre el cual influyen la temperatura del mismo y la humedad relativa de las capas de aire próximas al suelo, a la regulación y optimización por efecto tanto de las adaptaciones morfológicas y anatómicas de las plantas totales (patrón funcional) como de las adaptaciones morfológicas y anatómicas de la hoja, reguladoras de la capa límite, o película fina de humedad, entre las superficies foliares, de *Pentacalia vaccinioides* y *Espeletia grandiflora* y la atmósfera, **Mora-Osejo, et al (1994).**

Sin embargo, como se ha visto, la capacidad de almacenar agua en la médula y en las hojas de *E.grandiflora*, permite ya, en primera aproximación, explicar el comportamiento contrastante obtenido, como resultado de este trabajo, entre las magnitudes de los promedios ±ES de la conductancia y de la transpiración de *Espeletia grandiflora* y *Pentacalia vaccinioides*, en el Páramo-rocoso, Figs. 45 a,b; 46 a,b; y 48 a,b; 49 a,b.

La especie *Pentacalia vaccinioides*, especie desprovista de la capacidad de almacenar agua en los tejidos del tallo, presenta en la comunidad Páramo-rocoso, sobre todo en la época mas seca del año, (mes de enero), los valores promedio mas bajos de la conductancia y de la transpiración estomática por ambas caras foliares. Pero, como ya se explicó, es también en la comunidad Páramo-rocoso, donde *Espeletia grandiflora* (especie hipostomática) muestra los promedios más altos, por la haz (transpiración y conductancia cuticular) y por el envés, (conductancia y transpiración estomática), con respecto a los promedios de una y otra variable fisiológica obtenidos en las comunidades Frailejonal-pajonal y Vegetación de Turbera, Fig. 68. Una y otra comunidad con contenidos, de agua del suelo, por lo

general, por encima del promedio de los suelos del Páramo-rocoso e inclusive iguales o cercanos al punto de saturación y, por consiguiente, con potenciales hídricos negativos muy reducidos, por lo general, cercanos a 0 centibares.

Del análisis de las marchas de la conductancia a lo largo de los días en que se efectuaron las mediciones en las tres comunidades, por la haz y por el envés, de las hojas de *Pentacalia vaccinioides*, se concluye que fue en la comunidad Páramo-rocoso donde ocurrieron con mayor frecuencia descensos momentáneos más fuertes de la conductancia y de la transpiración, acompañados de aumentos del potencial hídrico negativo del suelo. (Anexos) Figs. 1,2,4.

9. BIBLIOGRAFIA

Ackerson, R.C., et al (1977). Effects of plant water status on stomatal activity, photosynthesis and nitrate reductase activity of field grown cotton. Crop Sci.17: 81-84.

Bates L.M, Holl ae (1981). Stomatal closure with soil water depletion not associated with changes in bulk leaf water status. Oecologia 50: 62-65.

Beranrd RG, Thurtuell GW (1991) The interactive effects of increased evaporative demand and soil water on photosynthesis in maize Can. J. Plant Sci. 71: 31-39.

Baruch, Z. (1979). Elevational Differentiation in *Espeletia schultzii* (Compositae), a giant Rosette plant of the Venezuelan Paramos. Ecology 60(1) 1979 pp.85-98.

Baruch, Z., Smith A.P. (1979). Morphological and physiological correlates of niche breath in two species of *Espeletia* (Compositae) in the venezuelan Andes. Oecologia (Berl.) 38: 71-82.

Cavelier, J. and G. Goldstein Leaf anatomy and water relations in tropical Elfin cloud forest tree species. Structural and functional responses to environmental stresses pp.243-253.Academic Publishing The Hague. 1989.

Crafts, A.S. (1968). Water structure and water in the plant body. 1: Vol.23-47. En:Kozlowski (Ed) Water deficits and plant growth. Academy Press. New York. 1968.

Cuatrecasas, J (1976). A new subtribe in the **Heliantheae** (Compositae): **Espeletiinae**, Phytologia, 35(1): 43-61.

Ehleringer, J. et al 1988. Changes in leaf characteristics of species along elevational gradients in the Wasatch front, UTAH[1]. Amer. J. BOT. 75(5): 680-689.

Fischer RA, Hsiao TC, Hagan, RM (1970). After-effect of water stress on stomatal opening potential. J.Exp.Bot. 21:371-385.

Gollan T, Turner NC, Schulze E-D (1985). The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. Oecology 65: 356-362.

Goldstein G, Meinzer F, & Monasterio M. (1984) The Role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. Plant,Cell and Environment 7:179-186.

Grill E. A and Hubert Ziegler (1998). A Plant's Dilemma. Science, 82: 252-253.

Hedberg O. (1964) Features of afroalpine Plantecology.- Acta Phytogeogr. Suec. 49: 1-144.

Hedberg I, & Hedberg O. (1979). Tropical-alpine life-forms of vascular plants. Oikos 33: 297-307.

Keith A., Michaelson, O.(1991). Amphistomy as an adaptation to heigh light intensity in *Ambrosia cordifolia* (Compositae). American Journal of Botany 78(1): 76-79.

Küppers B, Küppers M, Schulse E-D (1988). Soil drying and its effect on leaf conductance and CO2 assimilation of *Vigna unguiculata* (L.) Walp. Oecologia 75: 99-104.

Körner Ch., Allen Allison and Helga Hilscher (1983). Altitudinal Variation of Leaf Diffusive Conductance and Leaf Anatomy in Heliophytes of Montane New Guinea and their Interrelation with Microclimate. Flora 174: 91-135.

Kreeb, K. Ökophysiologü der Pflanzen. Gustav Fischer Verlag. Jena. **1974.**

Lösch R., Schulze E. D. (1995). Internal Coordination of Plant Responses to Drought and Evaporational Demand. En Schultze E.D. & M.M. Caldwell (Eds). Ecophysiology of Photosynthesis. Springer Study Edition. Berlin, Heidelberg, New York, **1995.**

Lang, M. Schindler C. (1994). The effect of leaf-hairs on blue and red flourescence emission and on zeaanthin cycle performance of *Senecio medley L.* J. Plant Physiol, 144: 680-685.

Larcher, W. (1975). Planzenökologische Beobachtungen in der Paramostufe der venezolanischen Anden. Anzeiger der math.-naturw.Klasse der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Jahrgang **1975**(11): 194-213.

Larcher W. Physiological Plant Ecology, Third Edition. Springer-Verlag, New York. 1995.

Lauer W (1981). Ecoclimatological conditions of the paramo belt in the tropical high mountains. Mountain Research and Development. 1,.(34):209-221.

Lundergardh, H. (1954). Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Veb. Gustav Fischer Verlag, Jena 1954.

Meinzer, F. Goldstein, G. (1985) Some consequences of leaf pubescence in the andean giant rosette plant *Espeletia timotensis.* Ecology, 66 (2): 512-520.

Melcher, Ol. et al (1994). Determinants of thermal balance in the Hawaiian giant rosette plant *Argyroxiphium sandwicense* Oecologia 98: 412-418.

Monasterio M, Reyes S. Diversidad Ambiental y Variación de *la Vegetación* en los Páramos de Los Andes Venezolanos. En: M. Monasterio (ed.) Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela. **1980.**

Monasterio M (1986). Adaptative Strategies of **Espeletia** in the Andean Desert Páramo. En: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.) High Altitude Biogography, New York, Oxford, 3. 49-80.

Mora-Osejo L.E. (1984). La situación de los Bosques Nativos de Colombia y resultados preliminares de experimentos sobre cultivo de plantas autóctonas ornamentales en el Jardín Botánico "José Celestino Mutis". Rev.Acad.Col.Cien.Ex.,Fis y Nat. Vol.15, 59: 71-100.

Mora-Osejo L.E. et al La regulación de la transpiración momentánea en plantas del páramo por factores endógenos y ambientales. En: Mora-Osejo, L.E. y H. Sturm (eds). Estudios Ecológicos del Páramo y del bosque altoandino Cordillera Oriental de Colombia, Academia Colombiana de Cien.Ext.Fis y Nat. Colección Jorge Alvarez-Lleras No.6, I,89-149.Editora Guadalupe, Bogotá **1994.**

Moreshet et al (1990) The partitioning of hydraulic conductances with mature orange trees, J.Exp.Bot. 41: 833-837.

Moreshet, S. and Falkenflug, V. (1978). A krypton diffusion porometer for the direct field measurement of stomatal resistance. J. Exp. Bot. 219: 267-275.

Mott, K. A. and O. Michaelson (1991). Amphistomy as an adaptation to high light intensity in *Ambrosia cordifolia* (Compositae). **American Journal of Botany** 78(1): 76-79.

Pérez, F.L. (1987). Soil moisture and the upper altitudinal limit of geant paramo rosettes. Journal of Biogeography 14:173-186.

Panten, H. et al (1996). Wirkung von Ultraviolettstrahlung auf Pflanzen, Naturw. Rdsch. 49 (9): 343-351.

Petersen, K.L., Moreshet S., Fuchs M. (1991). Stomatal Responses of Field-Grown Cotton to Radiation and Soil Moisture. Agronomy Journal 83(6):1059-1065.

Rada, F. et al 1987. Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzii*, a caulescent giant rosette species. Journal of Experimental Botany **38**(188): 491-497.

Restrepo P.,H. (1998). El papel del suelo frente al riesgo a partir del desarrollo de la Fisiologia Vegetal. Revista Suelos Ecuatoriales. **28:** 210-218.

Sakai A. Larcher W. Frost zurvival of Plants. Springer. Berlin. 1987.

Sarmiento G. (1984). Los ecosistemas y la ecosfera. Editorial Blume S.A.Barcelona.

Schulze E.D, et al. Stomatal Responses to Changes in Humidity in Plants Growing in the Desert. Planta. 108: 259-270. Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg. **1972.**

Schulze E.D. Küppers M. (1979). Short-term and long-term effects of plant water deficits on stomatal response to humidity in *Corylus avellana,L.* Planta **146:** 319-326

Schulze ED (1986). Annual Rev. Plant Physiol **37:** 247-274.

Schulze, E.D. & M.M. Caldweld (Eds). 1995. Ecophysiology of Photosynthesis. Springer Study Edition. Berlin, Heidelberg, New York.

Sturm, H. 1998. The Ecology of the Páramo Region in Tropical High Mountains. Verlag Franzbecker. Hildesheim.

Tranquilini, W. (1969). Photosynthese und Transpiration einiger Holzarten bei vershieden starkem Wind. Centralblatt gesammtes Fortswessen **86:** 35-48.

Turner NC et al (1985) The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficit sand soil water content. II, in the mesophytic herbaceous species *Helianthus annuus*. Oecologia **65:** 348-355.

Ulmann I. (1985) Tagesgänge von Transpiration und stomatärer Leitfähigkeit sahelischer und saharischer Akazien in der Trockenzeit. Flora **176:** 383-409.

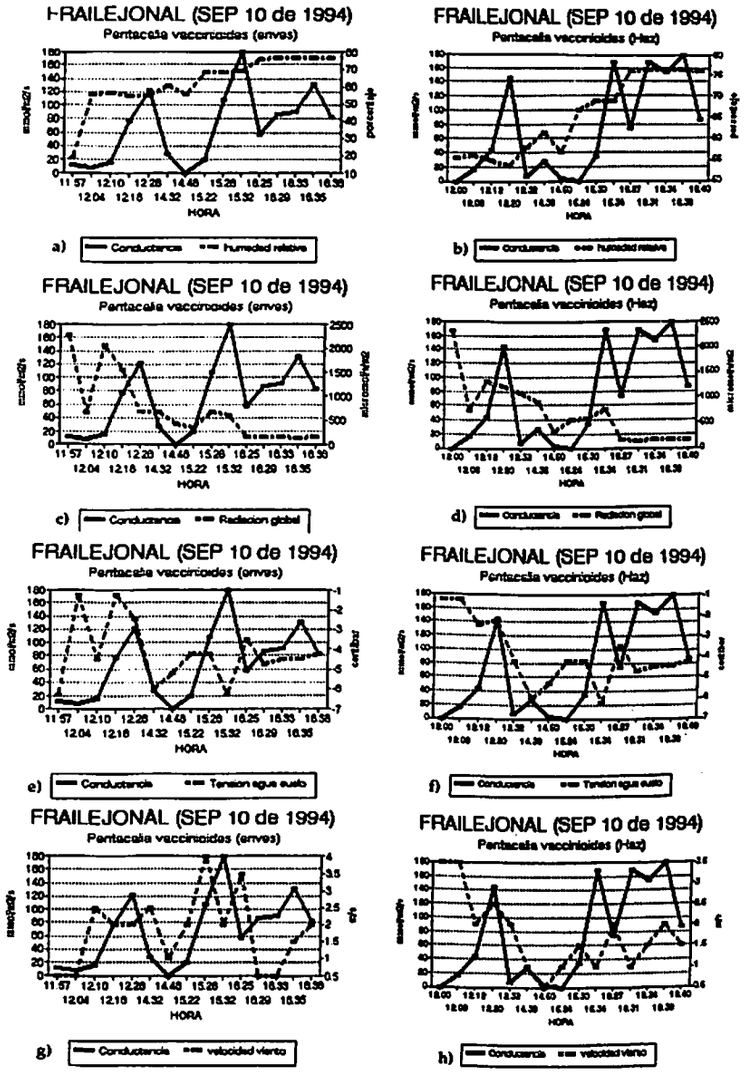
Van der Hammen, T. (1974). The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. Journal of Biogeography **1:** 3-26.

Vargas, R.O. & Zuluaga S. La vegetación del Páramo de Monserrate. En: H. Sturm & J.O. Rangel-Ch.(eds). Ecología de los Páramos Andinos: Una visión preliminar integrada. Biblioteca J. Jerónimo Triana. Instituto de Ciencias Naturales **9:** 292 pp. Bogotá. 1985.

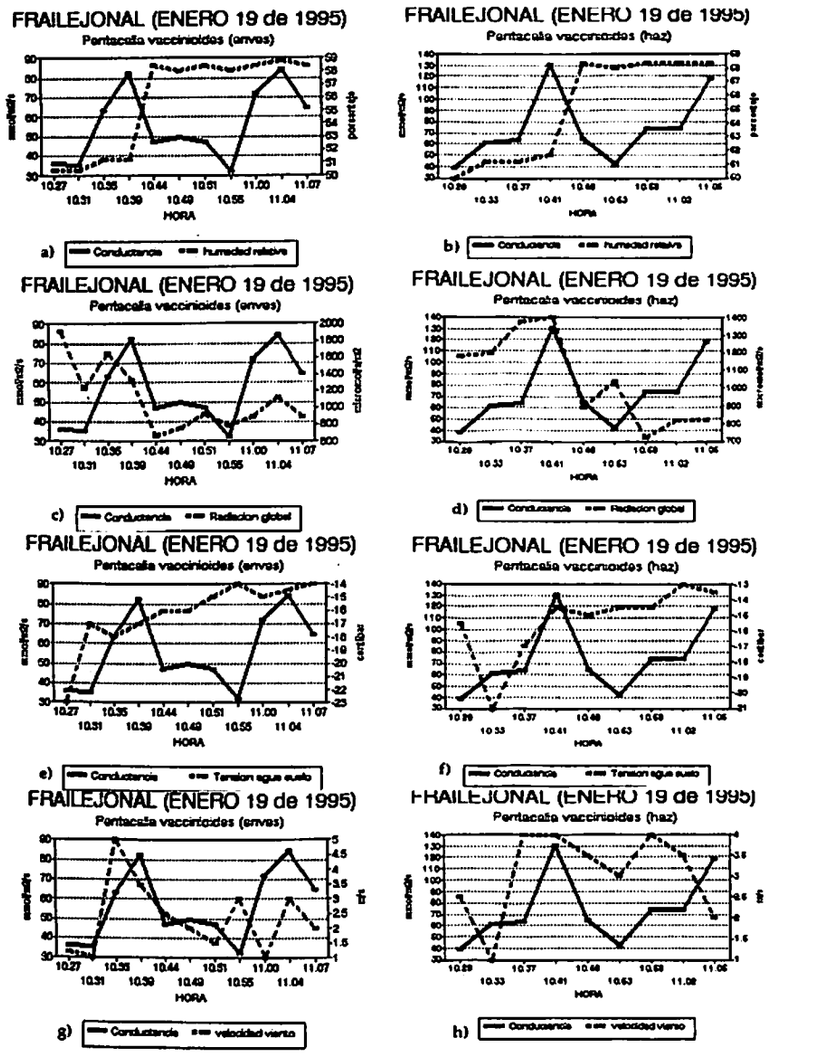
Weber, H. (1963). Über die Vegetation der hochhandinen Páramos. Jahrbuch des Vereins zum Schutze der Alpenpflanzen und Tiere e.V. **28:** 2-16.

Weisberg, S. Applied Linear Regression, Second Edition, John Wiley & Sons, Inc. New York. 1985.

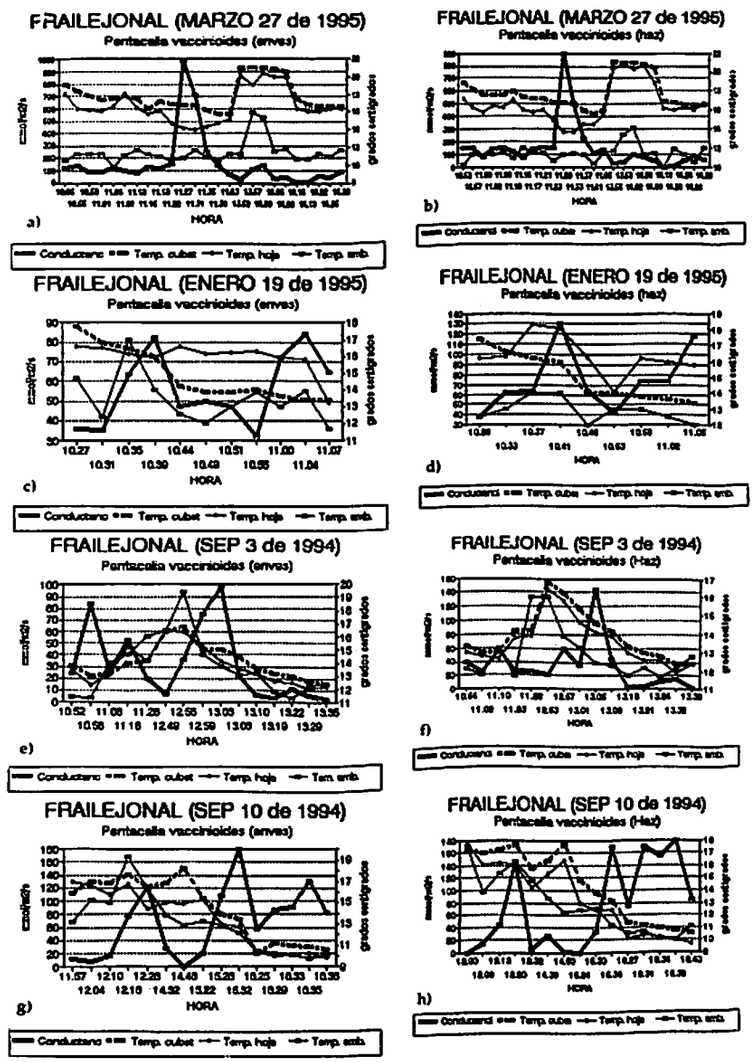
ANEXO FIGURAS



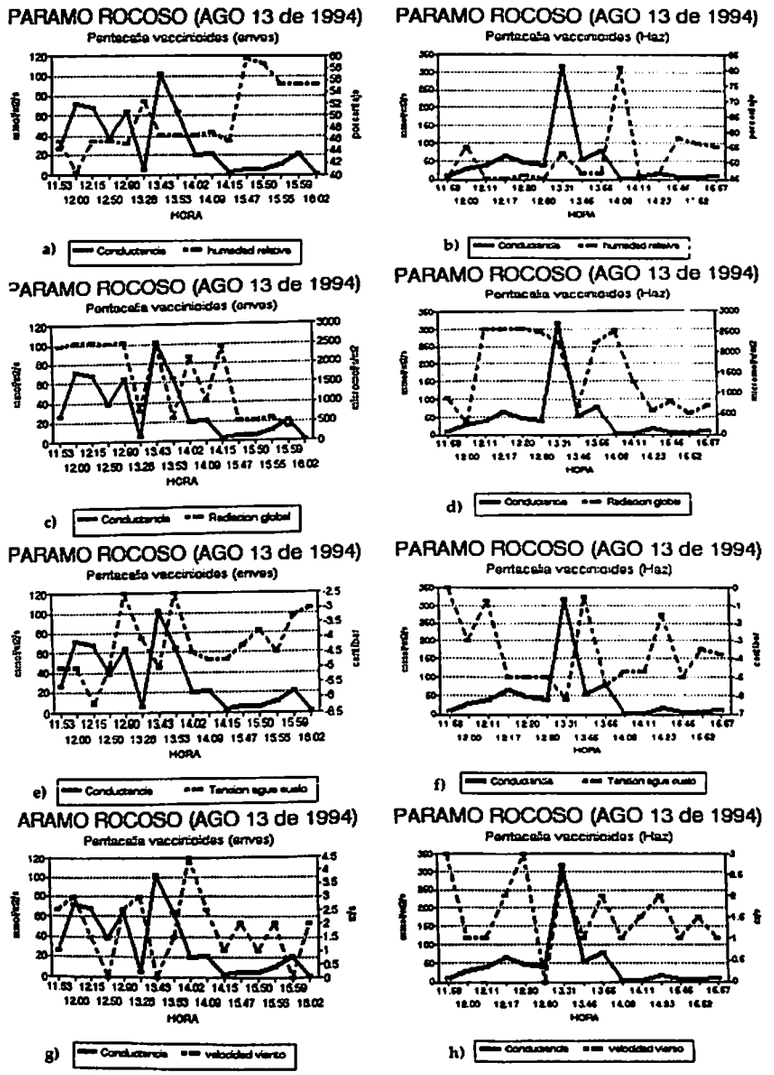
Anexos, Fig. 1. (a-h) *Pentacalia vaccinioides.* Marchas de la conductancia, por el envés y la haz vs. variables climáticas, en un día del segundo período de transición, en la comunidad Frailejonal-pajonal.



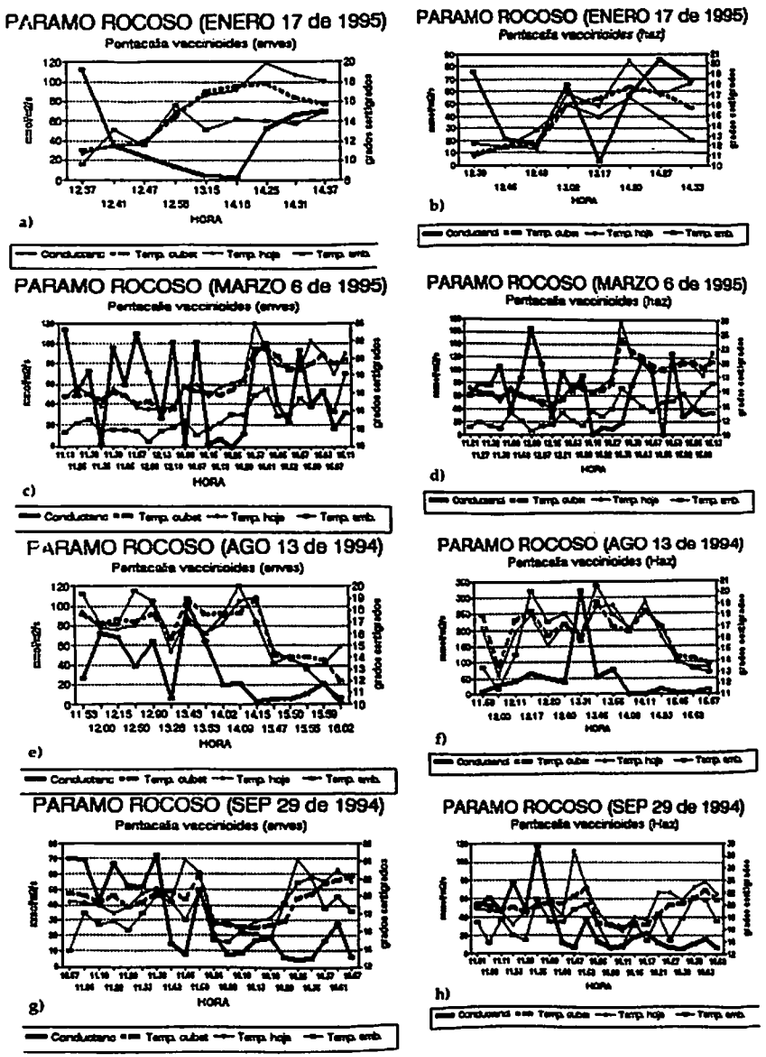
Anexos, Fig. 2. (a-h) *Pentacalia vaccinioides*. Marchas de la conductancia, por el envés y la haz vs. variables climáticas, en un día de la primera época seca del año, en la comunidad Frailejonal-pajonal.



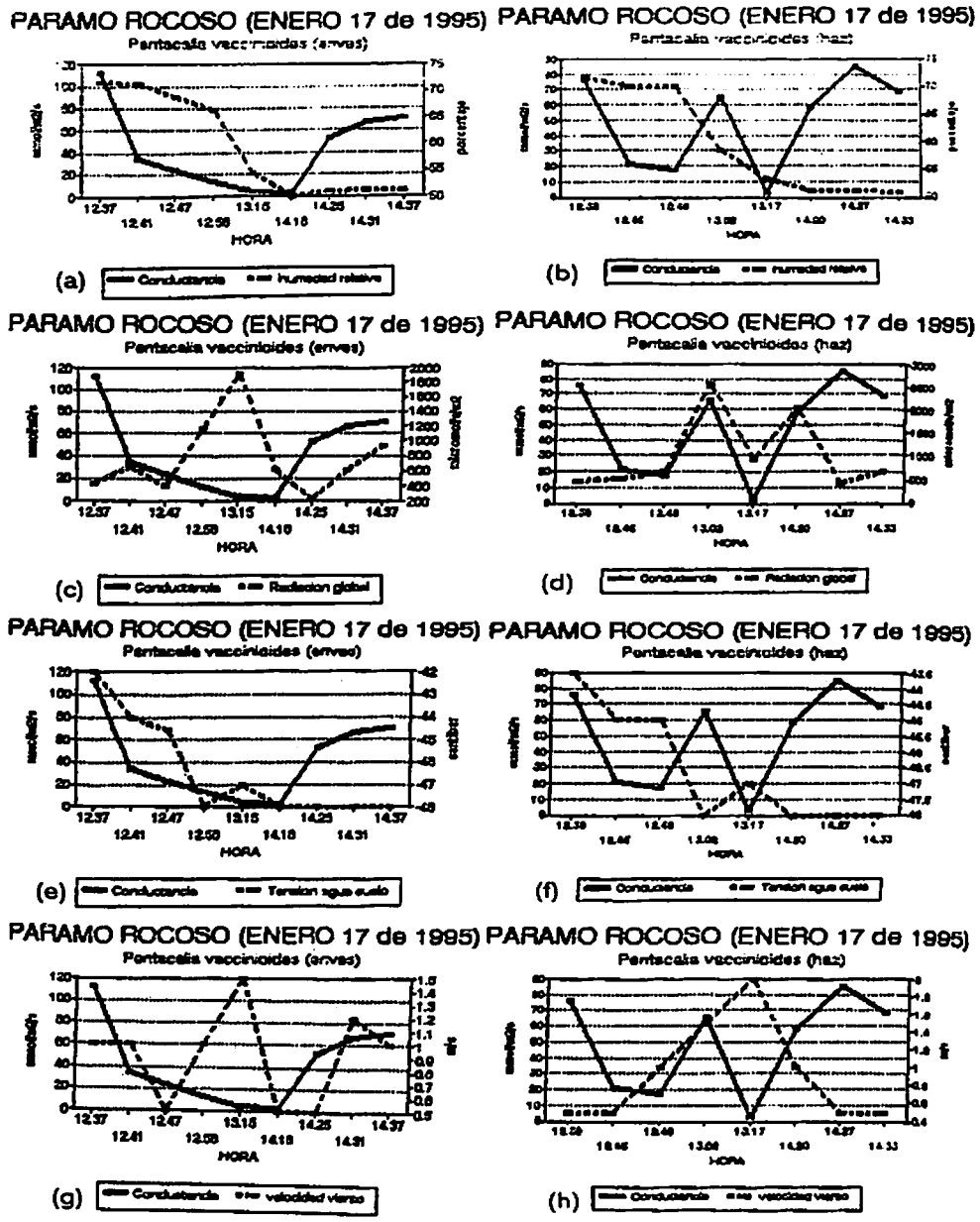
Anexos, Fig. 3. (a-h) *Pentacalia vaccinioides*. Marcha de la conductancia vs. marchas de la temperatura de la hoja, del ambiente, y de la cubeta, en un día de la primera época de transición, (Marzo 27, 1995), de un día del primer período seco del año (Enero 19, 1995) y de dos días del segundo período de transición (Septiembre 3,10, 1994).



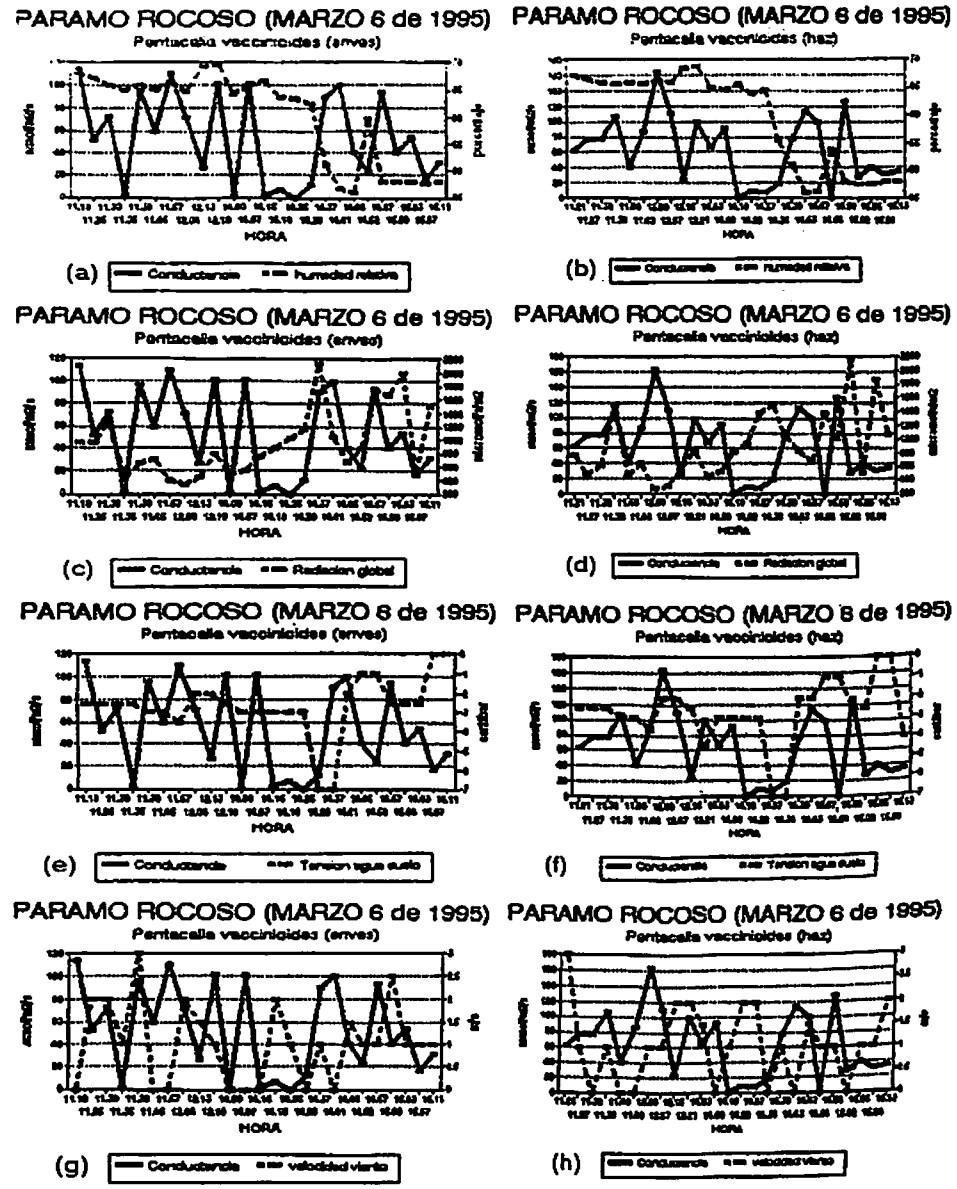
Anexos, Fig. 4. (a-h) *Pentacalia vaccinioides.* Marchas de la conductancia por el envés y por la haz vs. variables climáticas en un día del segundo período seco del año (Agosto 13, 1994), en la comunidad Páramo-rocoso.



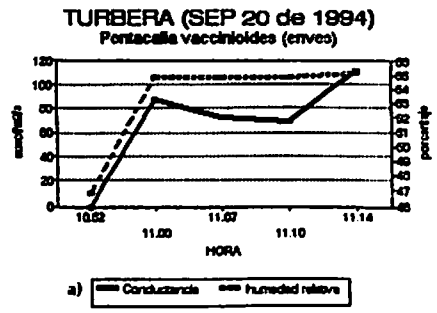
Anexos, Fig. 5. (a-h) *Pentacalia vaccinioides.* Marchas de la conductancia por el envés y por la haz vs. las marchas de la temperatura de la hoja, del ambiente y de la cubeta en la comunidad Páramo_rocoso, en un día del primer período seco (Enero 17, 1995), en otro día del primer período de transición (Marzo 6 de 1995), en un día del segundo período seco (Agosto 13 de 1994) y otro día del segundo período de transición (Septiembre 29, 1994).

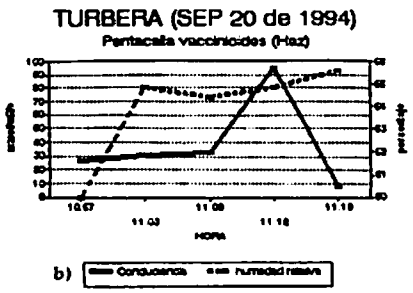


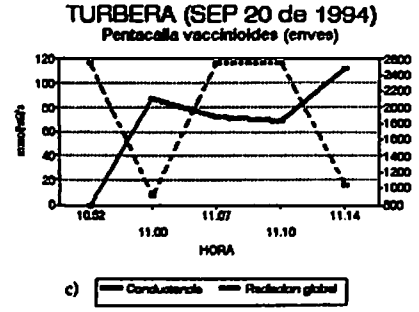
Anexos, Fig. 6. (a-h) *Pentacalia vaccinioides*. Marchas de la conductancia por el envés y por la haz vs. variables climáticas en un día del primer período seco del año (Enero 17, 1995), en la comunidad Páramo-rocoso.

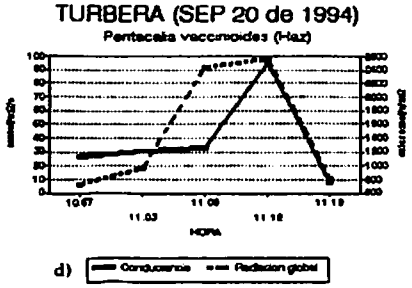


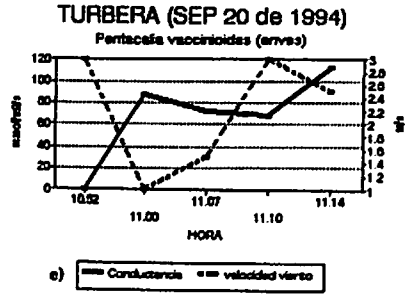
Anexos, Fig. 7. (a-h) *Pentacalia vaccinioides*. Marchas de la conductancia, por el envés y por la haz vs. variables climáticas en un día (Marzo 6, 1995) del primer período de transición del año, en la comunidad Páramo-rocoso.

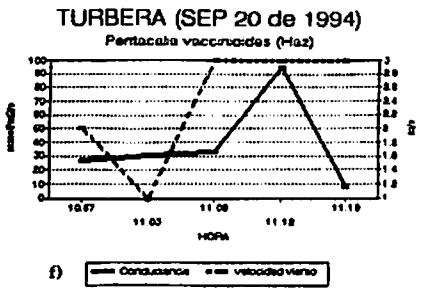




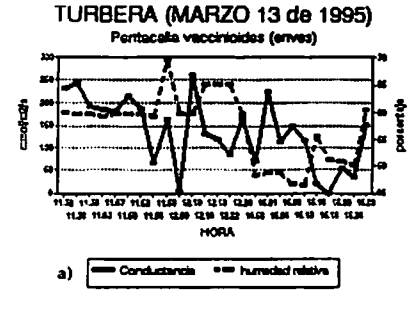


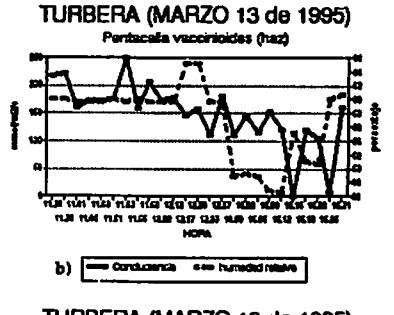


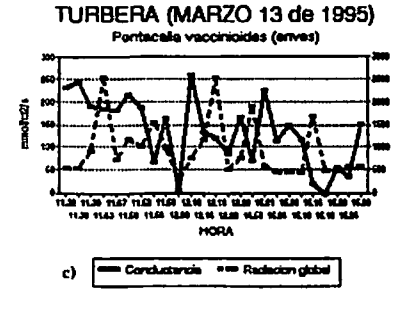


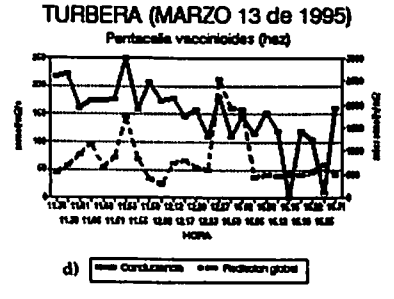


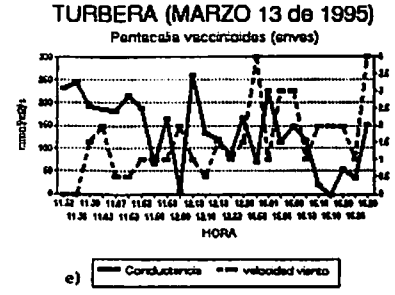
Anexos, Fig. 8. (a-f) *Pentacalia vaccinioides*. Marcha de la conductancia vs. variables climáticas, en un día (Septiembre 8, 1994) del segundo período de transición en la comunidad Vegetación de Turbera. Obsérvese el intempestivo aumento de la velocidad del viento (e,f).

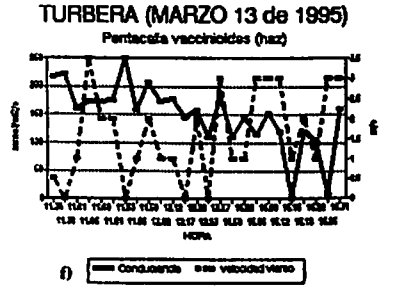




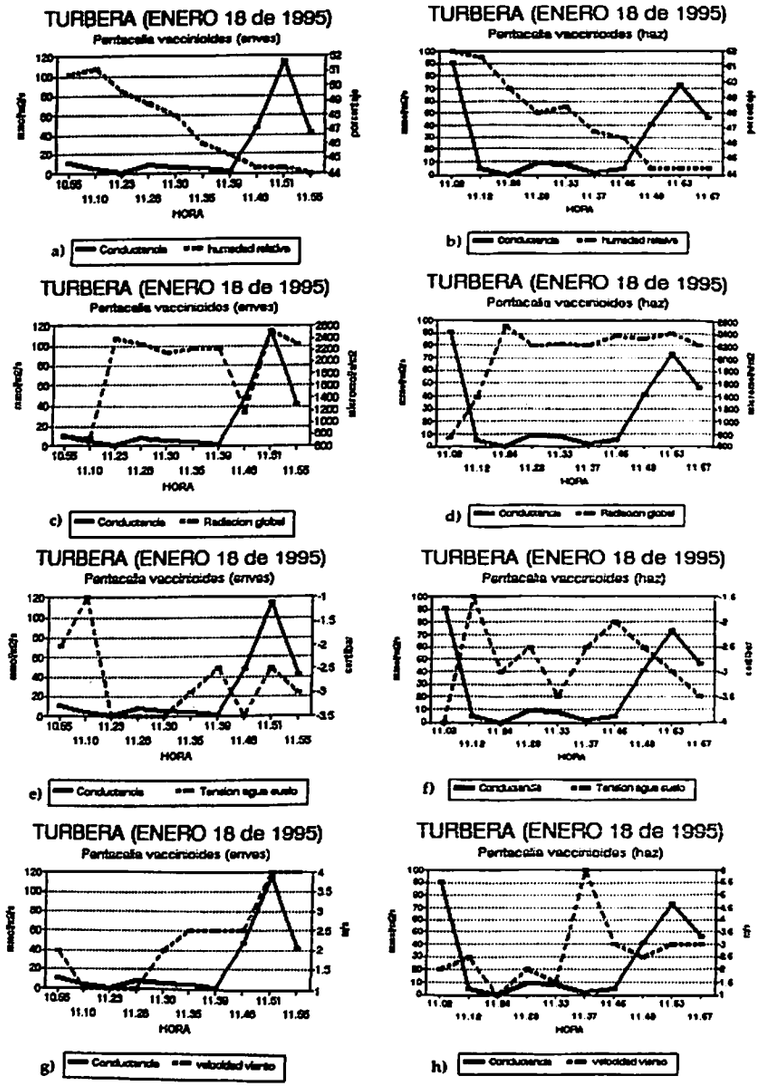




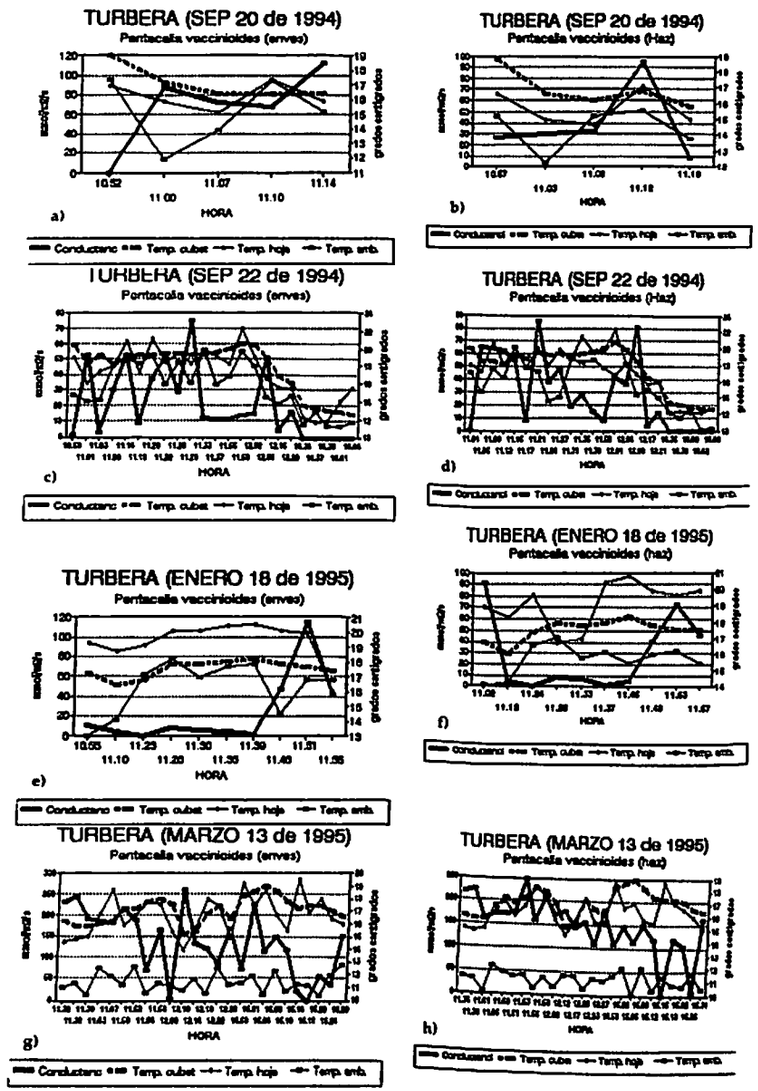




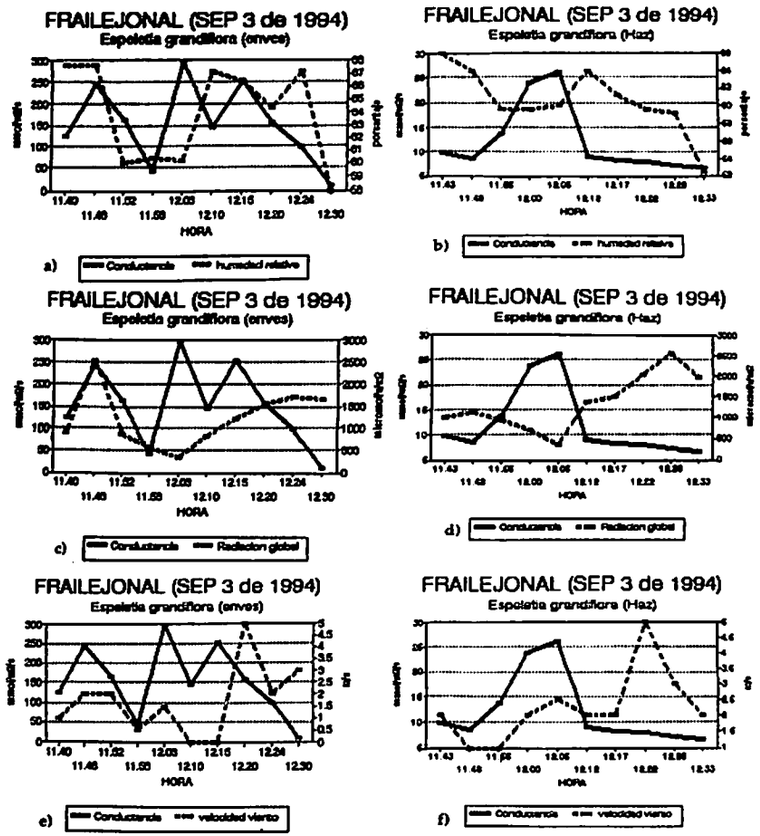
Anexos, Fig. 9. (a-f) *Pentacalia vaccinioides*. En un día (Marzo 13, 1995) del primer período de transición en la comunidad Vegetación de Turbera.



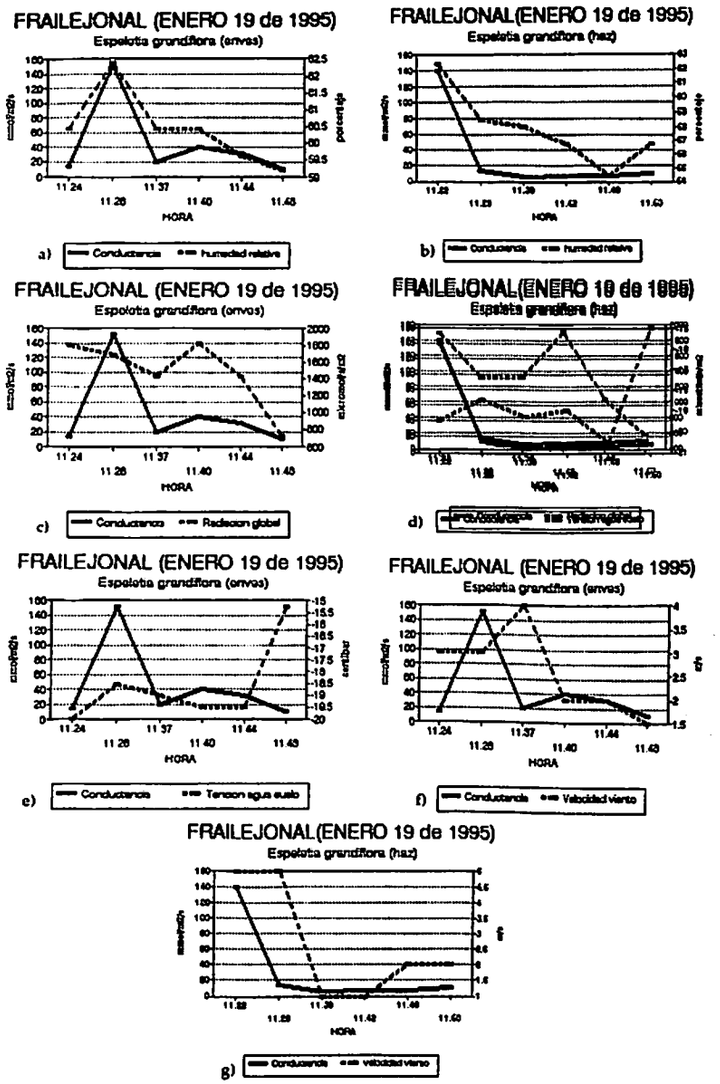
Anexos, Fig. 10. (a-h) *Pentacalia vaccinioides*. Marcha de la conductancia vs. variables climáticas en un día (Enero 18, 1995) del primer período seco del año en la comunidad Vegetación de Turbera.



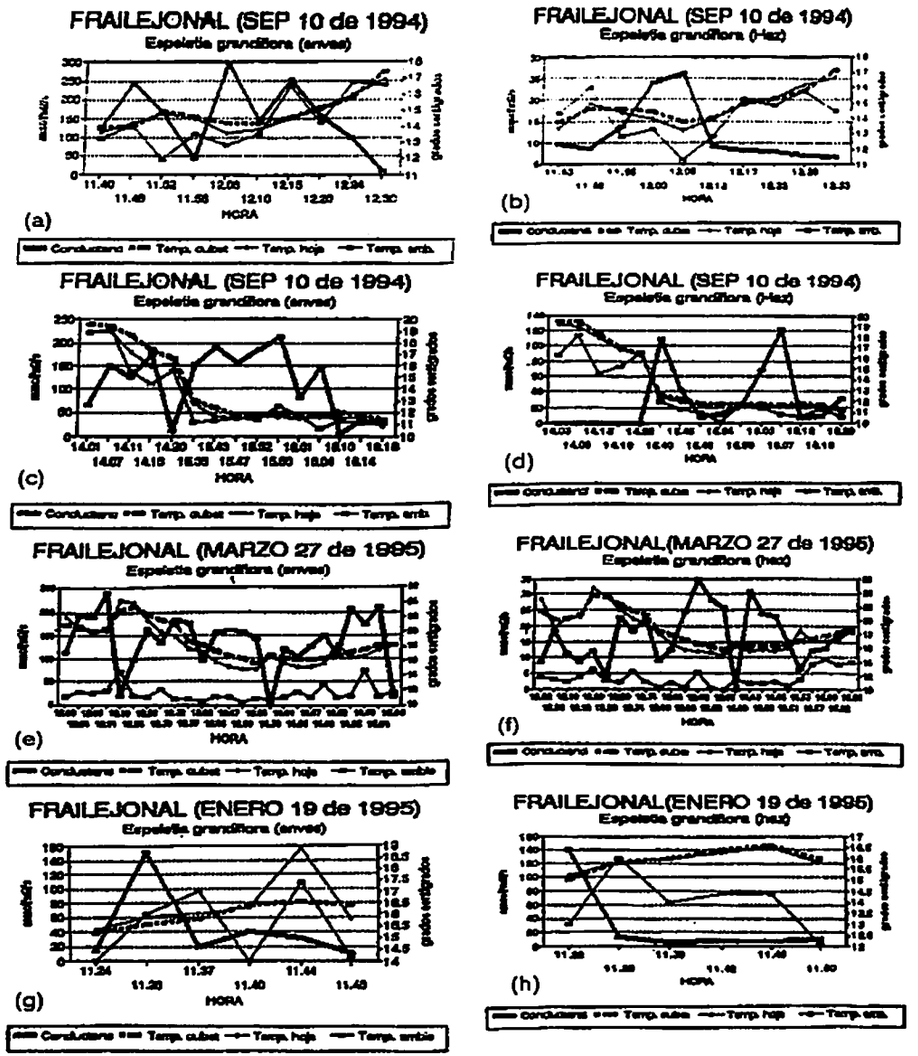
Anexos, Fig. 11. (a-h) *Pentacalia vaccinioides*. Marcha de la conductancia vs. temperatura de la hoja, del ambiente y de la cubeta, en un día (Marzo 13, 1995) del primer período de transición en la comunidad Vegetación de Turbera.



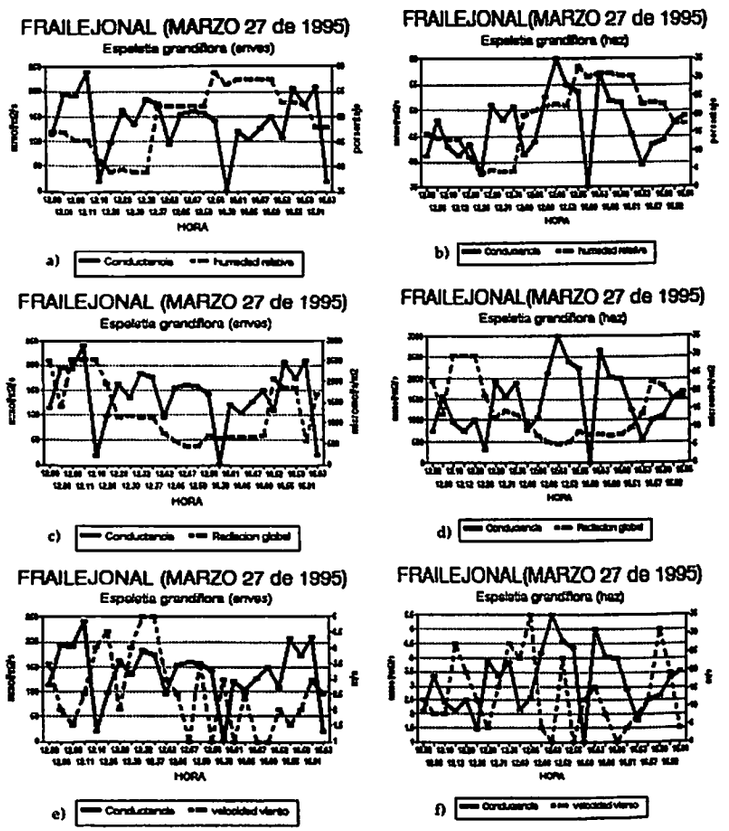
Anexos, Fig. 12. (a-f) *Espeletia grandiflora*. Marcha de la conductancia vs. variables climáticas en un día (Septiembre 3 de 1994), al comenzar el segundo período de transición del año, en la comunidad Frailejonal-pajonal.



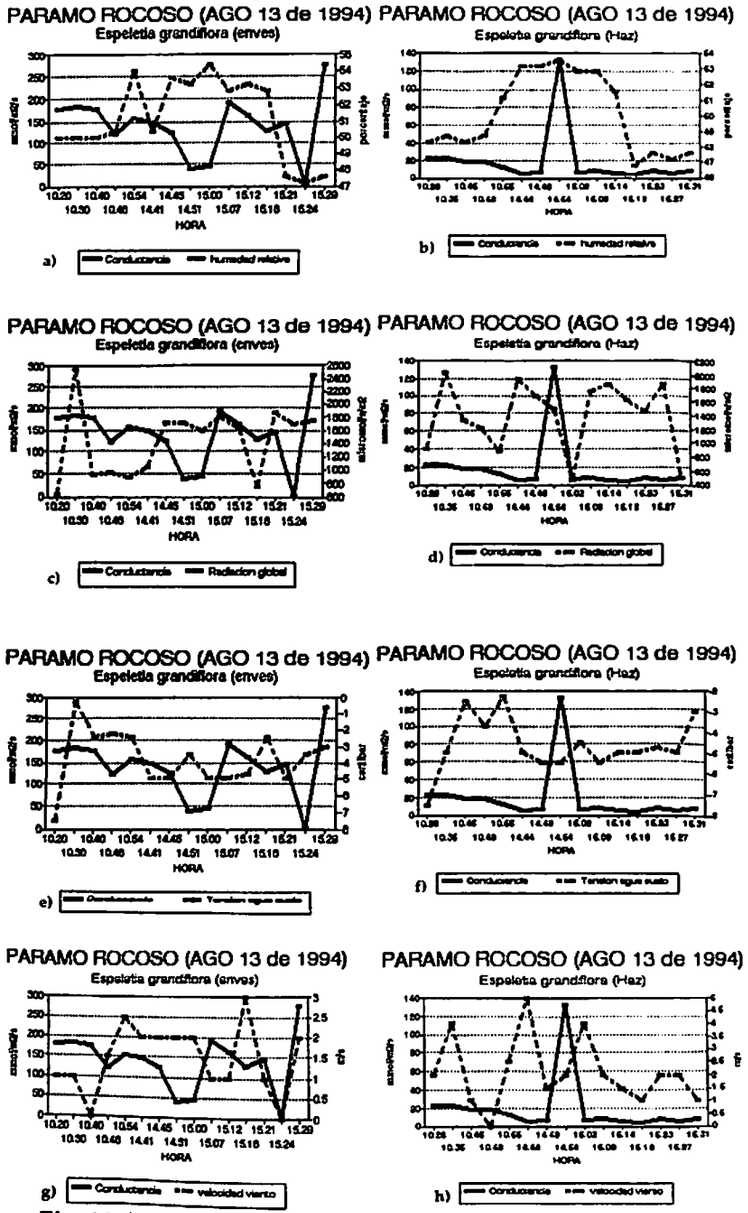
Anexos, Fig. 13. (a-g) *Espeletia grandiflora*. Marcha de la conductancia vs. variables climáticas en un dia (Enero 19, 1995) del primer período seco del año, en la comunidad Frailejonal-pajonal.



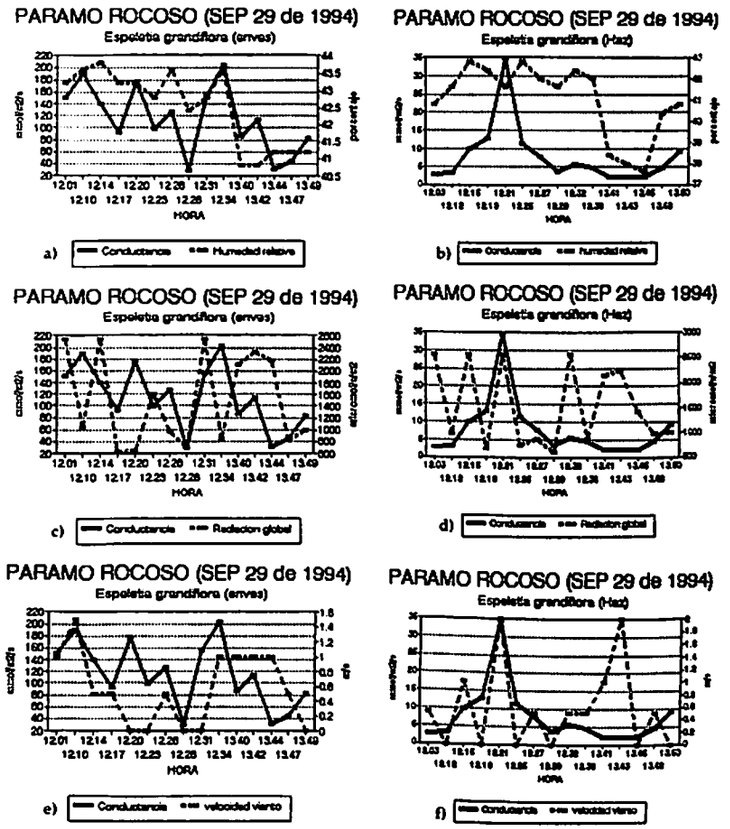
Anexos, Fig.14. (a-h) *Espeletia grandiflora*. Marcha de la conductancia vs. marchas de la temperatura de la hoja, del ambiente y de la cubeta en días del segundo período de transición (septiembre 3, 10, 1994) (a-b); en un día del primer período seco (Enero 19, 1995), (c-d) y en otro día del primer período de transición del año, (Marzo 27, 1995) (e-f), en la comunidad Frailejonal-pajonal.



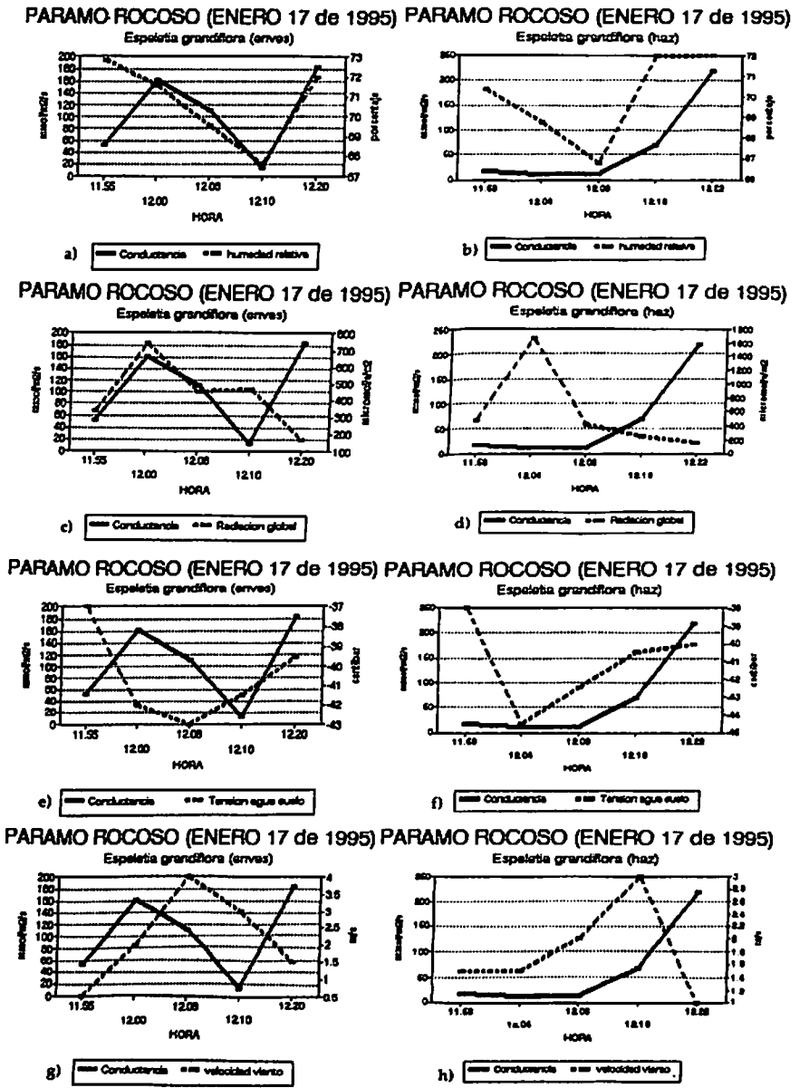
Anexos, Fig. 15. (a-f). *Espeletia grandiflora*. Marcha de la conductancia vs. variables climáticas en un día (Marzo 27, 1995) del primer período de transición en la comunidad Frailejonal-pajonal.



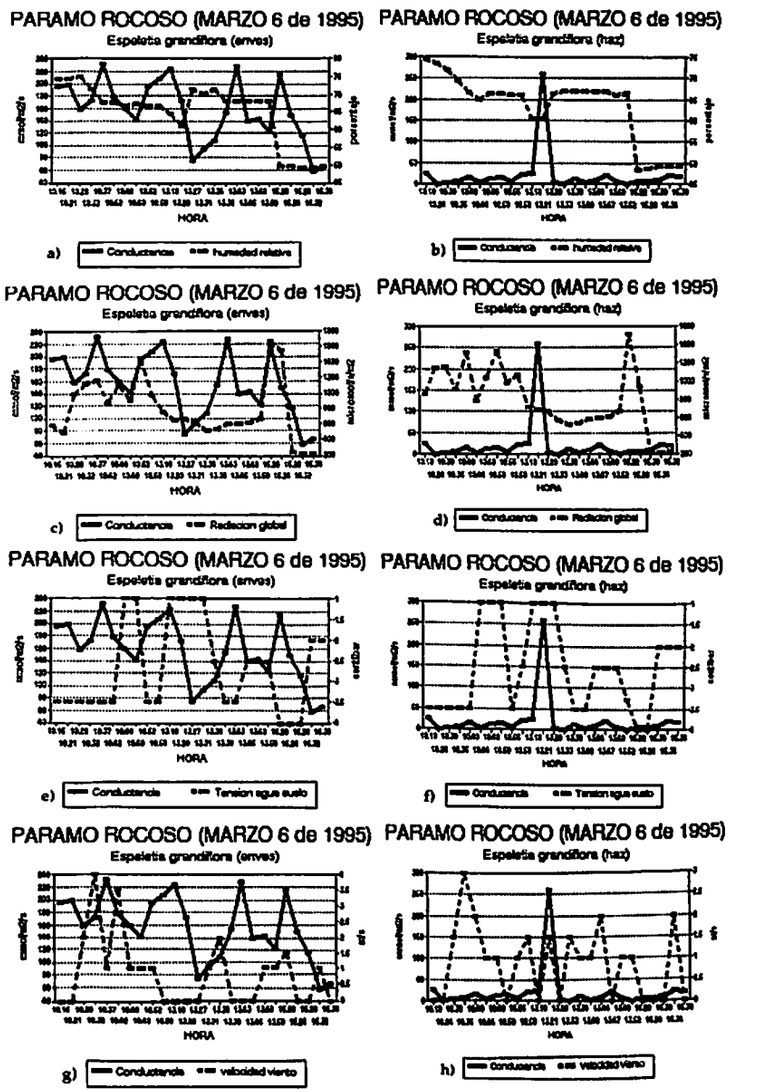
Anexos, Fig. 16, (a-h) *Espeletia grandiflora*. Mancha de la conductancia vs. variables climáticas, en un día (Agosto 13, 1994) del segundo período seco del año, en la comunidad Páramo-rocoso.



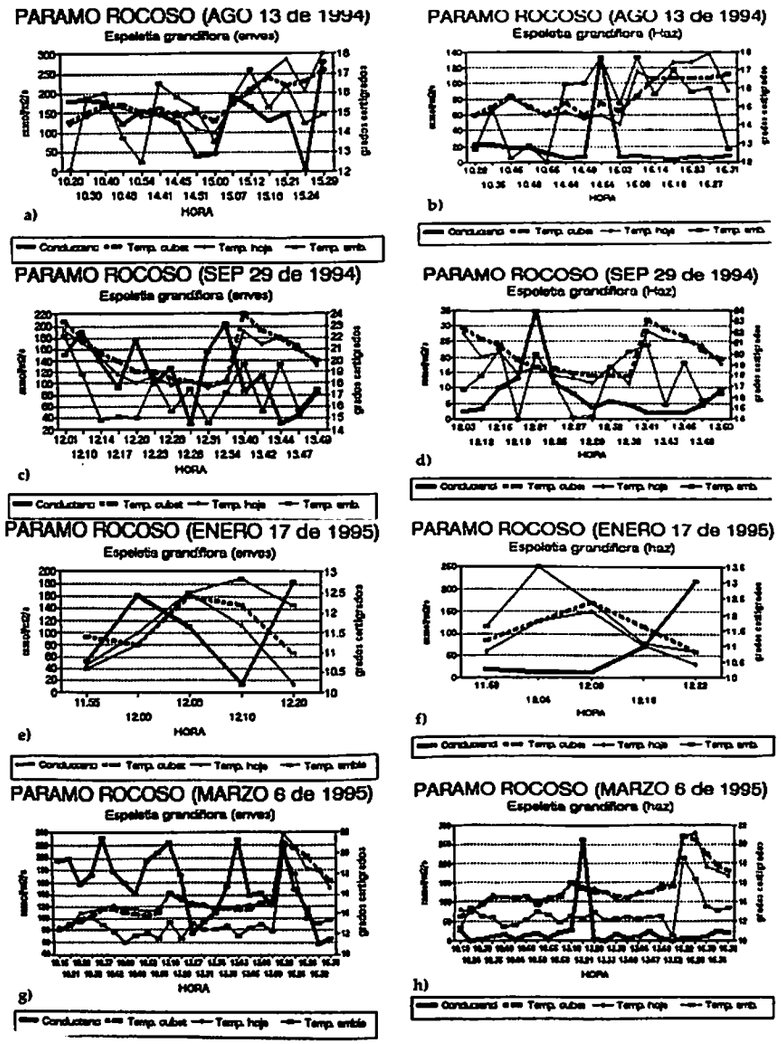
Anexos, Fig. 17. (a-f) *Espeletia grandiflora*. Marcha de la conductancia vs. variables climáticas en un día (Septiembre 29, 1994) del segundo período de transición del año, en la comunidad Páramo-rocoso.



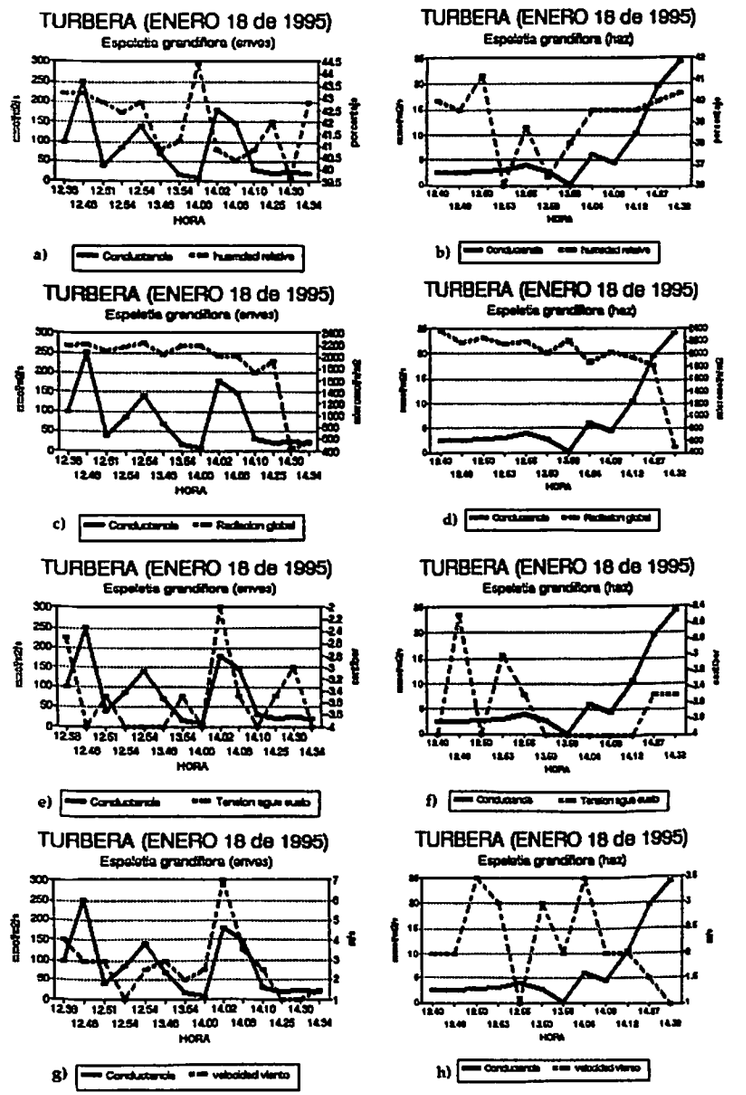
Anexos, Fig. 18. (a-h) *Espeletia grandiflora*. Marchas de la conductancia en un día (Enero 17, 1995) del primer período seco del año, por la haz y el envés, en la comunidad Páramo-rocoso.



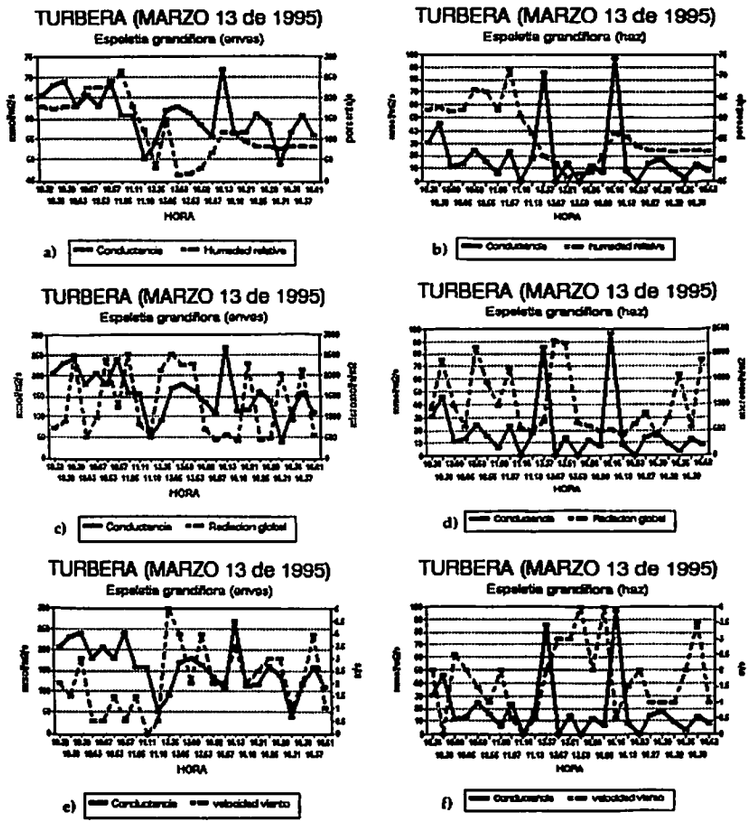
Anexos, Fig. 19. (a-h) *Espeletia grandiflora*. Marcha de la conductancia en un día (Marzo 6, 1995) del primer período de transición, por la haz y el envés, en la comunidad Páramo-rocoso.



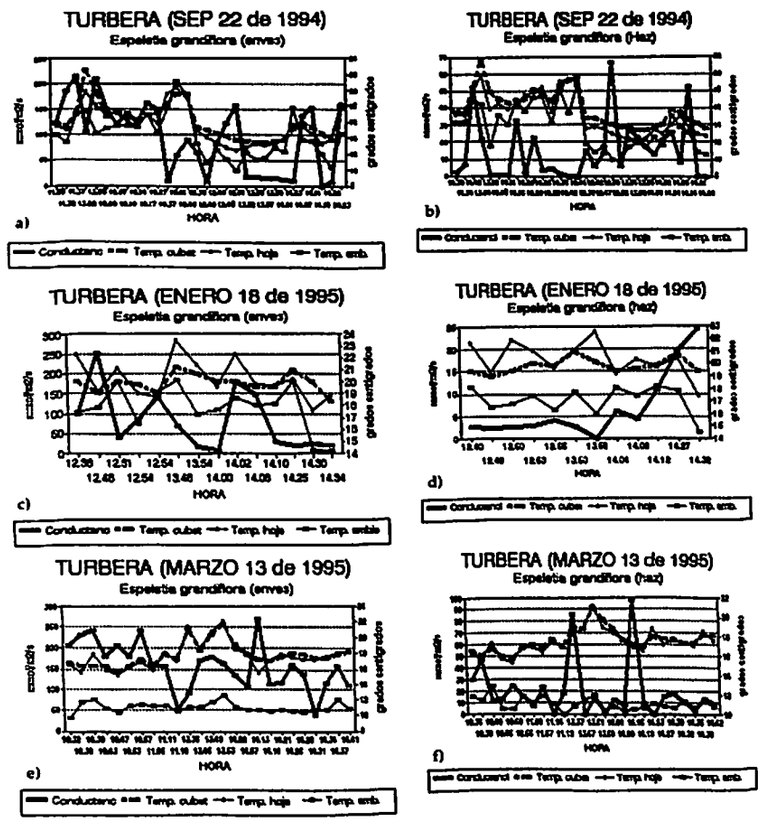
Anexo, Fig. 20. (a-h) *Espeletia grandiflora.* Marchas de la conductancia y de las temperaturas de la hoja, del ambiente y de la cubeta, por la haz y el envés foliar, en un día del segundo período seco del año, (Agosto 13, 1994), en un día del segundo período de transición (Septiembre 29, 1994), en un día del primer período seco del año (Enero 17, 1995) y en un día del primer período de transición (Marzo 6, 1995) en la comunidad Páramo rocoso.



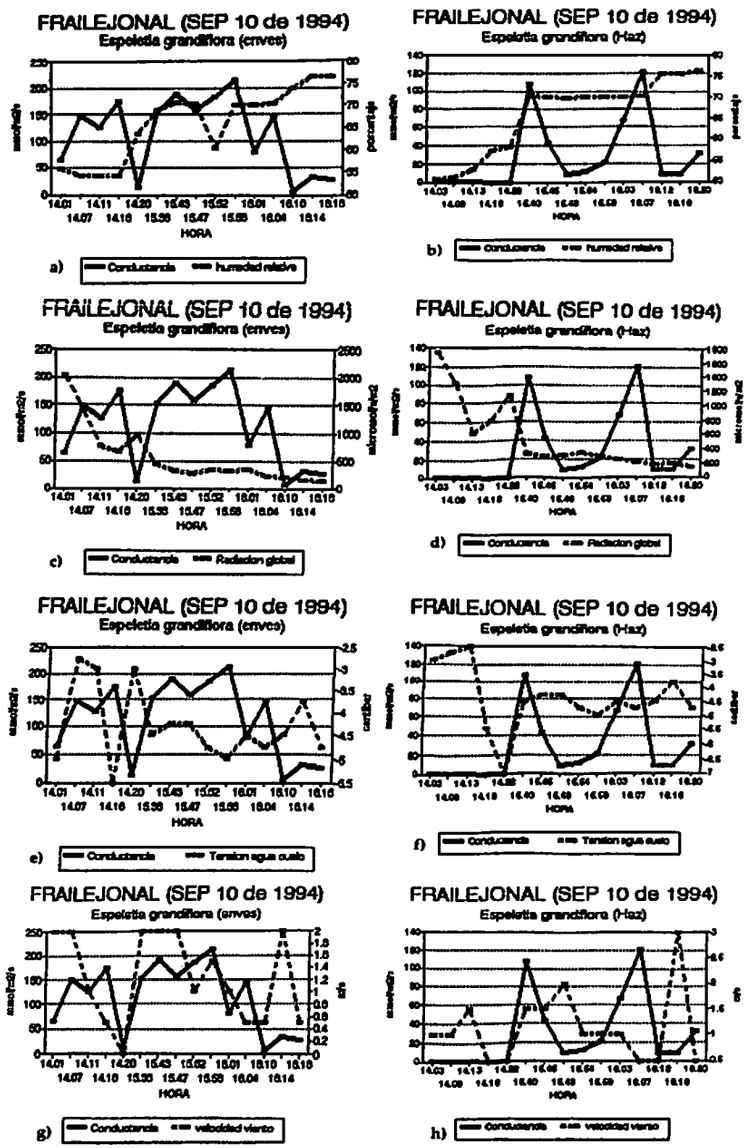
Anexos, Fig. 21. (a-h) *Espeletia grandiflora.* Marchas de la conductancia, por la haz y el envés vs. variables climáticas, en un día (Enero 18, 1995) del primer período de transición del año en la comunidad Frailejonal-pajonal.



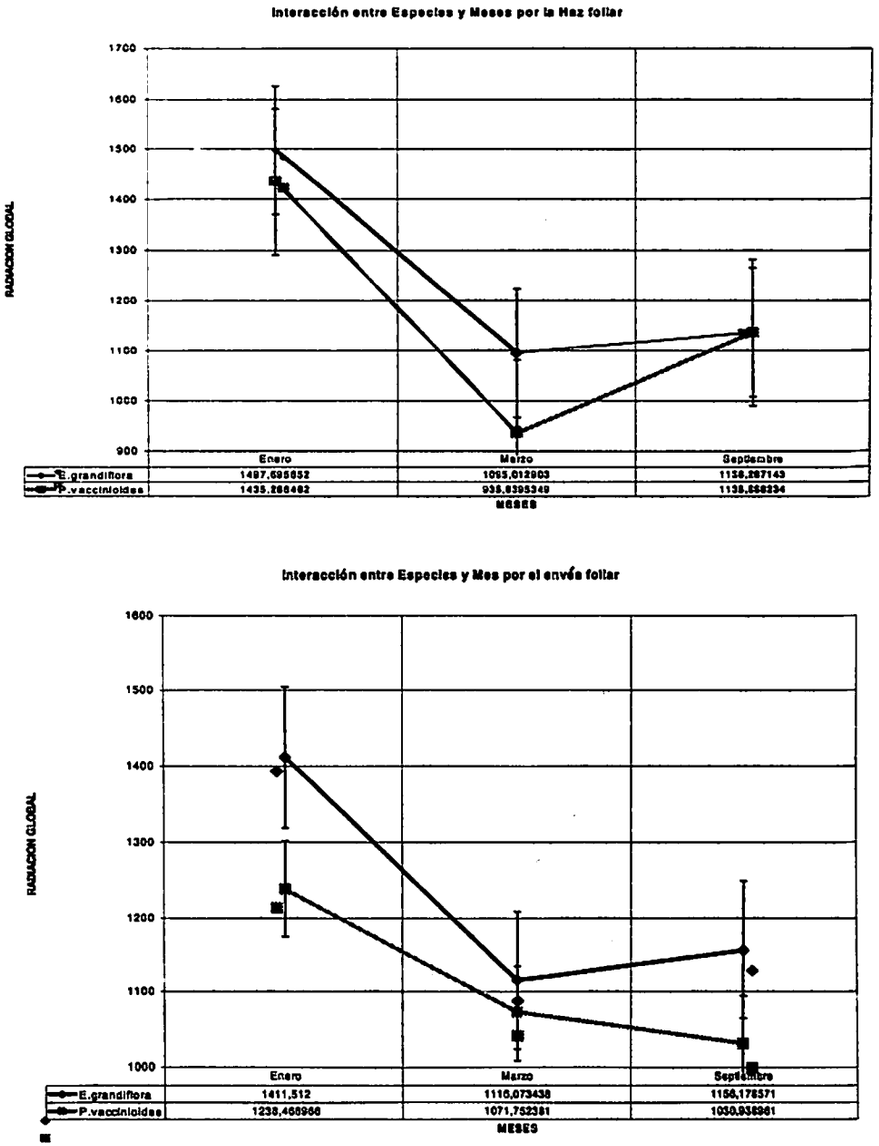
Anexo, Fig. 22. (a-f) *Espeletia grandiflora*. Marchas de la conductancia vs. marchas de las variables climáticas en un día (Marzo 13, 1995) del primer período de transición en la comunidad Vegetación de Turbera.



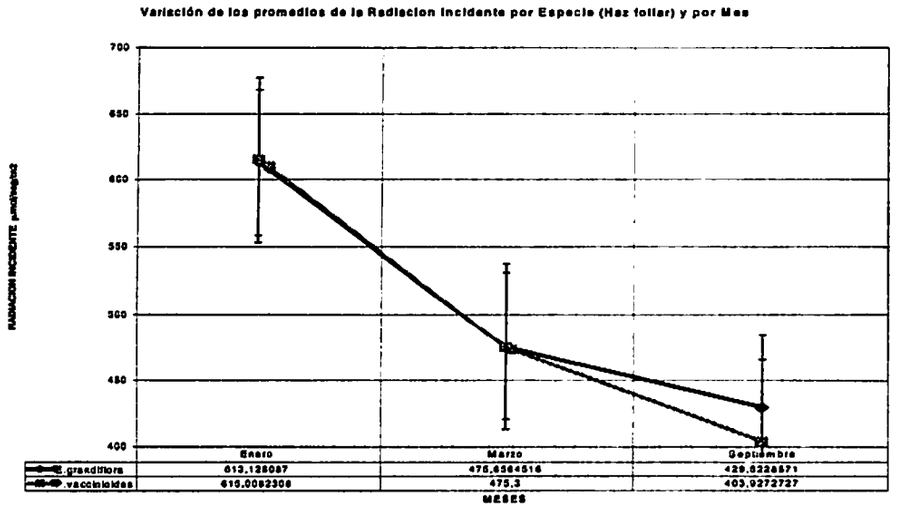
Anexos, Fig. 23. (a-f) *Espeletia grandiflora*. Marcha de la conductancia vs. marchas de la temperatura de la hoja, del ambiente y de la cubeta, por la haz y el envés en dias de la segunda época de transición (Septiembre 22, 1994), del primer período seco (Enero 18, 1995) y del primer período de transición (Marzo 13, 1995) en la comunidad Vegetación de Turbera.

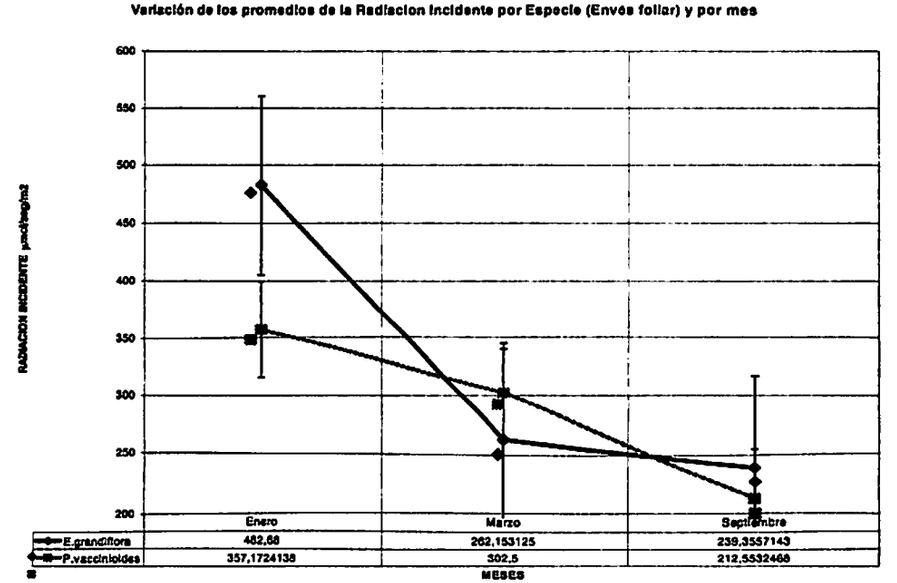


Anexos, Fig. 24 (a-h) *Espeletia grandiflora*. Marcha de la conductancia, por la haz y el envés foliar vs. marchas de las variables climáticas en un día (Septiembre 10, 1994) del segundo período de transición del año, en la comunidad Frailejonal-pajonal.

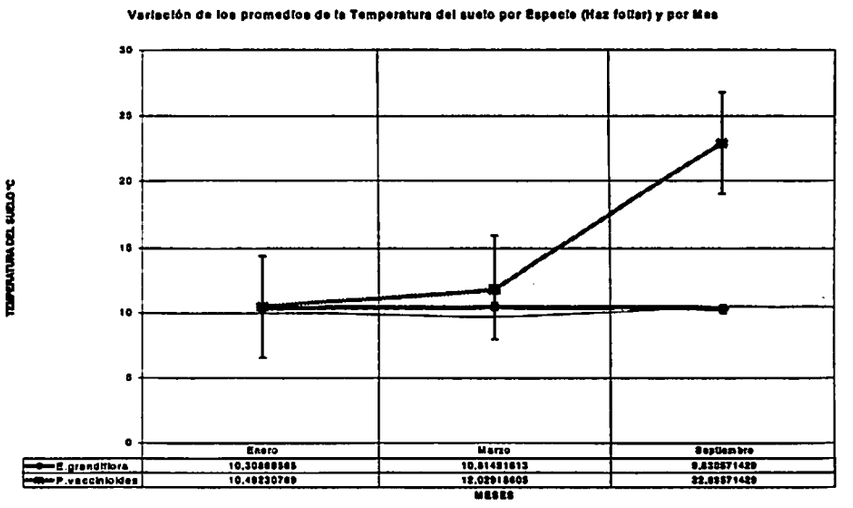


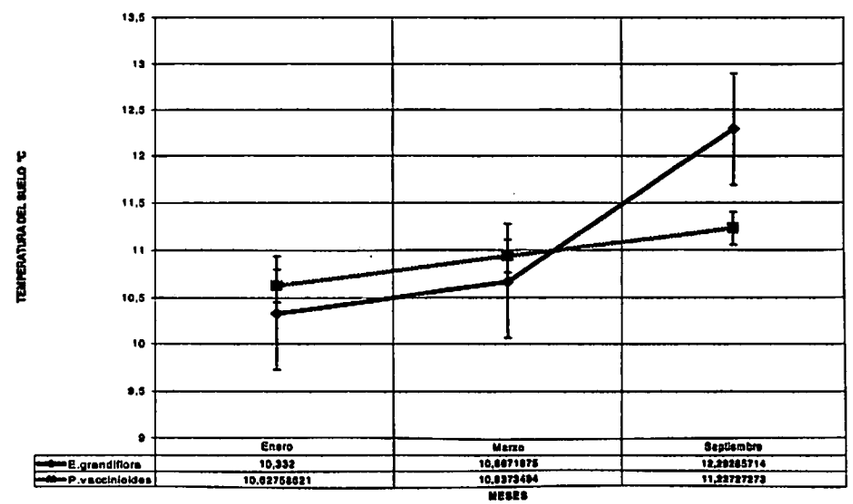
Anexos, Fig. 25 *Espeletia grandiflora* (a) y *Pentacalia vaccinioides* (b); variación de los promedios de la radiación global por especie (haz y envés foliar) y por meses de diferentes épocas del año.



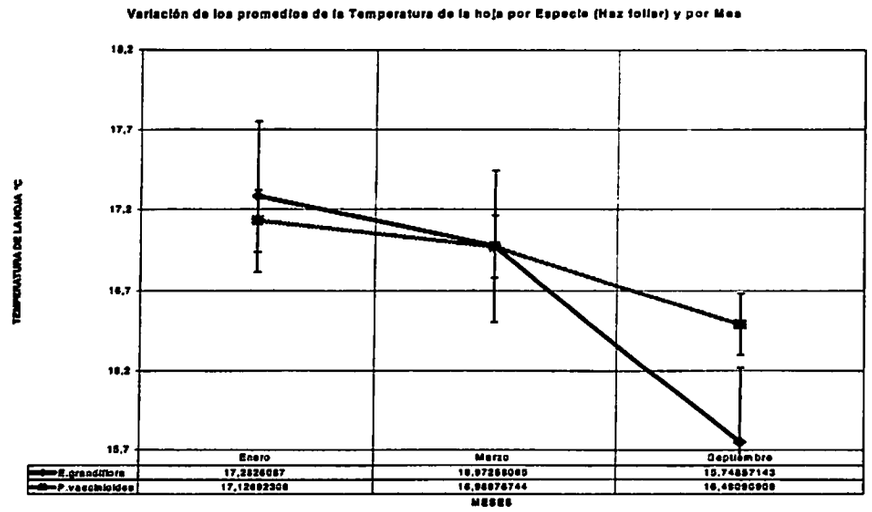


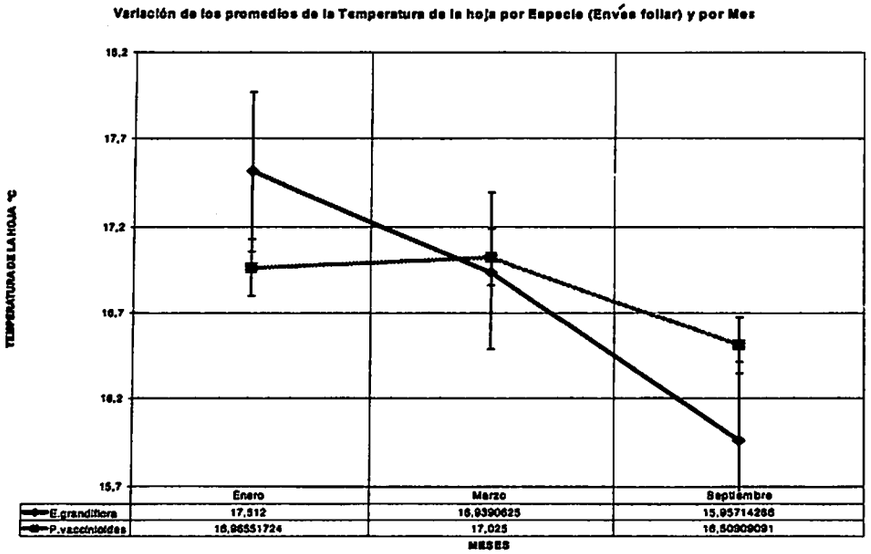
Anexos, Fig. 26 *Espeletia grandiflora* (a) y *Pentacalia vaccinioides* (b); variación de los promedios de la radiación incidente por especie (haz y envés foliar) por meses de diferentes épocas del año.



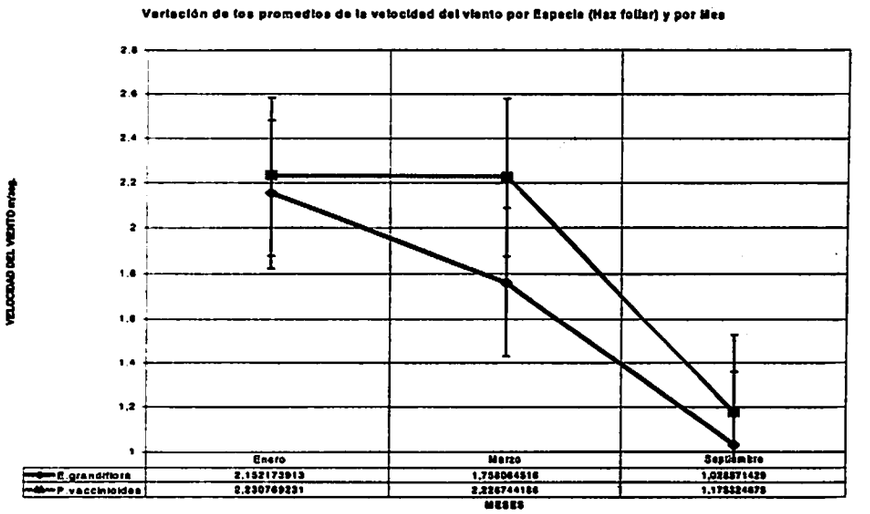


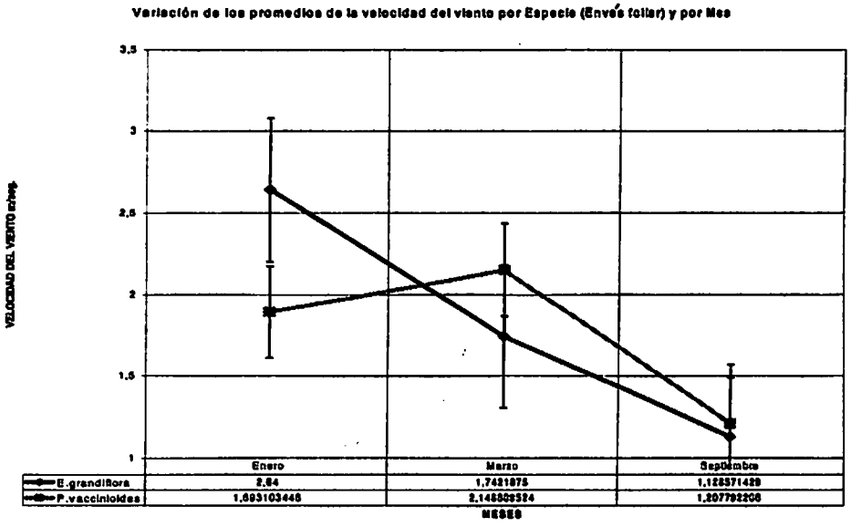
Anexos, Fig. 27 *Espeletia grandiflora* (a) y *Pentacalia vaccinioides* (b); variación de los promedios de la temperatura del suelo por especie (haz y envés foliar) y por meses de diferentes épocas del año.



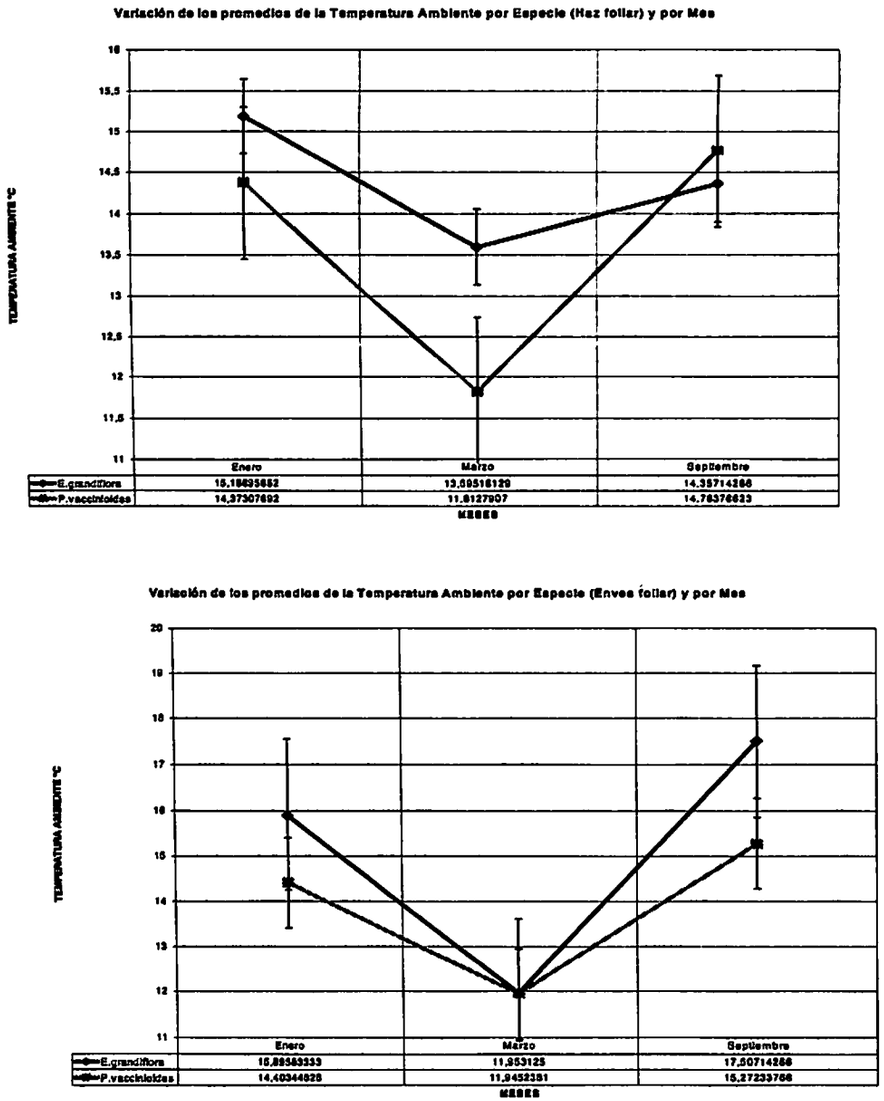


Anexos, Fig.28 *Espeletia grandiflora* (a) y *Pentacalia vaccinioides* (b); variación de los promedios de la temperatura de la hoja por especie (haz y envés foliar) y por meses de diferentes épocas del año.

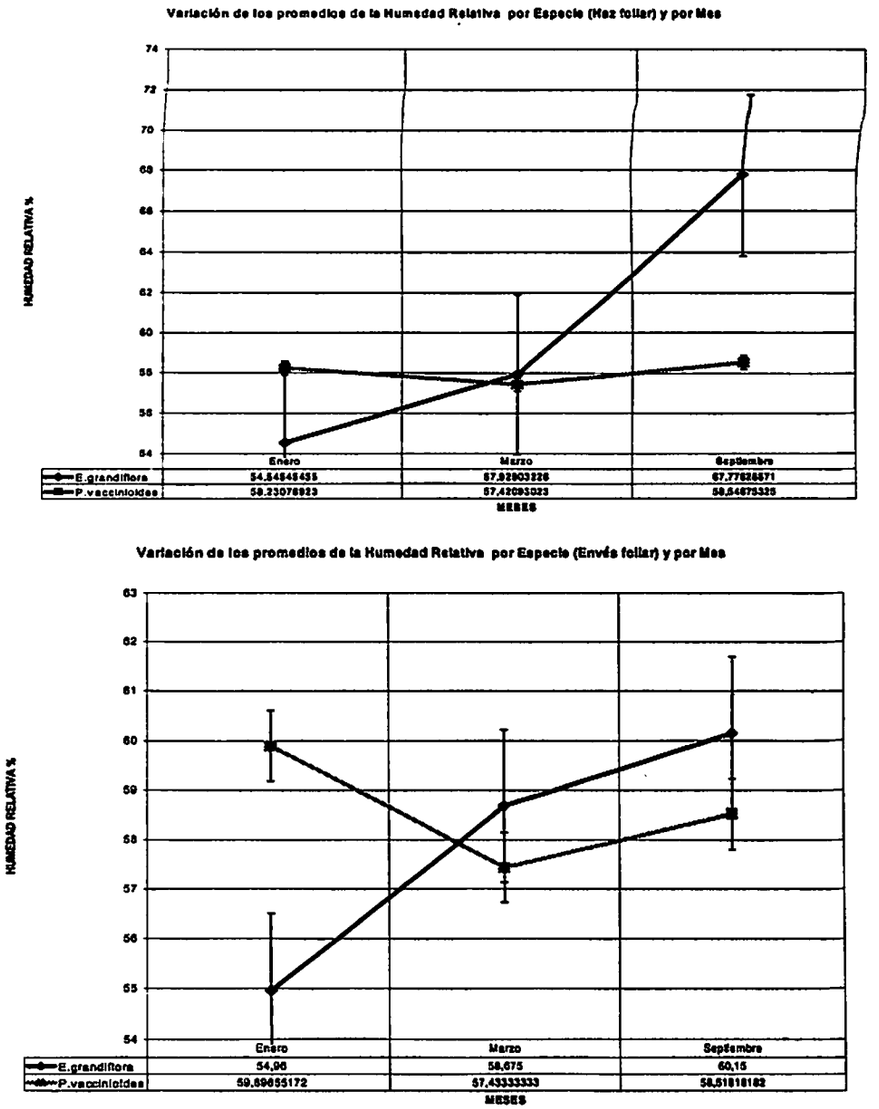




Anexos, Fig. 29 *Espeletia grandiflora* (a) y *Pentacalia vaccinioides* (b); variación de los promedios de la velocidad del viento por especie (haz y envés foliar) y por meses de diferentes épocas del año.



Anexos, Fig.30 *Espeletia grandiflora (a) y Pentacalia vaccinioides (b);* variación de los promedios de la temperatura ambiente por especie (haz y envés foliar) y por meses de diferentes épocas del año.



Anexos, Fig. 31 *Espeletia grandiflora (a) y Pentacalia vaccinioides (b);* variación de los promedios de la humedad relativa por especies (haz y envés foliar) y por meses de diferentes épocas del año.

ANEXO TABLAS

CORRELACIONES SIMPLES (PEARSON) FRAILEJONAL PAJONAL PENTACALIA VACCINIOIDES HAZ

	HREL	RADGLOB	RADINC	T1	T2	TAMB	THOJ
RADGLOB	-0.6512						
P-VALUE	0.0000						
RADINC	-0.5176	0.7847					
	0.0000	0.0000					
T1	-0.3016	-0.0221	-0.0534				
	0.0118	0.8569	0.6628				
T2	-0.3260	-0.0333	0.0128	0.9587			
	0.0063	0.7858	0.9172	0.0000			
TAMB	-0.0403	0.3802	0.1525	-0.1785	-0.2288		
	0.7423	0.0013	0.2109	0.1423	0.0586		
THOJ	-0.8382	0.7134	0.5204	0.0509	0.0416	0.1514	
	0.0000	0.0000	0.0000	0.6779	0.7343	0.2144	
TSUE	-0.2422	0.2926	0.2628	-0.0983	-0.1026	0.0570	0.2927
	0.0449	0.0147	0.0291	0.4216	0.4013	0.6419	0.0147
VIE	-0.4503	0.4318	0.2567	0.0723	0.0174	-0.1354	0.4128
	0.0001	0.0002	0.0332	0.5552	0.8872	0.2675	0.0004
COND	0.0478	0.0224	-0.0380	-0.1230	-0.1463	-0.2047	-0.1662
	0.6965	0.8553	0.7567	0.3141	0.2303	0.0916	0.1722
TRA	-0.4167	0.3460	0.1764	0.0002	-0.0321	-0.0216	0.2862
	0.0004	0.0036	0.1472	0.9988	0.7936	0.8600	0.0171

	TSUE	VIE	COND
VIE	0.1133		
P-VALUE	0.3539		
COND	-0.0173	0.2996	
	0.8875	0.0124	
TRA	0.1057	0.4964	0.7664
	0.3874	0.0000	0.0000

CASES INCLUDED 69 MISSING CASES 2

Anexo Tabla 1. Correlaciones simples, variable a variable o de Pearson.

CORRELACIONES SIMPLES (PEARSON) FRAILEJONAL PAJONAL PENTACALIA VACCINIOIDES ENVES

	HREL	RADGLOB	RADINC	T1	T2	TAMB	THOJ
RADGLOB	−0.6842						
P-VALUE	0.0000						
RADINC	−0.5651	0.5617					
	0.0000	0.0000					
T1	−0.2845	−0.0878	0.0351				
	0.0187	0.4766	0.7761				
T2	−0.3227	−0.0418	0.0380	0.9698			
	0.0073	0.7348	0.7586	0.0000			
TAMB	−0.1591	0.3255	−0.0589	−0.1850	−0.2035		
	0.1950	0.0068	0.6334	0.1311	0.0961		
THOJ	−0.8192	0.7047	0.5872	0.0141	0.0311	0.2189	
	0.0000	0.0000	0.0000	0.9094	0.8013	0.0729	
TSUE	−0.1889	0.2655	0.3325	−0.2391	−0.2325	0.0488	0.2981
	0.1228	0.0286	0.0056	0.0495	0.0564	0.6926	0.0135
VIE	−0.4205	0.4469	0.6445	0.1204	0.1437	−0.1516	0.3834
	0.0004	0.0001	0.0000	0.3280	0.2424	0.2171	0.0012
COND	−0.3191	0.0158	0.2309	0.2234	0.2369	−0.3404	0.1258
	0.0080	0.8984	0.0581	0.0671	0.0517	0.0045	0.3067
TRA	−0.6430	0.3990	0.5603	0.1950	0.2117	−0.1039	0.5066
	0.0000	0.0008	0.0000	0.1110	0.0831	0.3991	0.0000

	TSUE	VIE	COND
VIE	0.3915		
P-VALUE	0.0010		
COND	0.0998	0.2760	
	0.4180	0.0227	
TRA	0.3005	0.5372	0.7214
	0.0128	0.0000	0.0000

CASES INCLUDED 68 MISSING CASES 0

Anexo Tabla 2. Correlaciones simples, variable a variable o de Pearson.

CORRELACIONES SIMPLES (PEARSON) PARAMO ROCOSO PENTACALIA VACCINIOIDES HAZ

	HREL	RADGLOB	RADINC	T1	T2	TAMB	THOJ
RADGLOB	−0.5598						
P-VALUE	0.0000						
RADINC	−0.3958	0.6228					
	0.0017	0.0000					
T1	−0.3758	0.0794	0.1609				
	0.0031	0.5466	0.2194				
T2	−0.3180	0.0764	0.1515	0.9866			
	0.0133	0.5618	0.2478	0.0000			
TAMB	−0.7896	0.6407	0.4426	0.2245	0.1780		
	0.0000	0.0000	0.0004	0.0846	0.1735		
THOJ	−0.6488	0.4196	0.3867	0.3471	0.3589	0.6119	
	0.0000	0.0008	0.0023	0.0066	0.0049	0.0000	
TSUE	0.3360	−0.1809	−0.0771	−0.3674	−0.3447	−0.0845	−0.0782
	0.0087	0.1667	0.5583	0.0039	0.0070	0.5212	0.5525
VIE	0.0687	0.3018	0.3055	−0.0753	−0.0446	0.1011	−0.0326
	0.6022	0.0191	0.0176	0.5673	0.7353	0.4420	0.8049
COND	0.0946	−0.1052	−0.1235	−0.1413	−0.0860	−0.1040	−0.0309
	0.4720	0.4237	0.3472	0.2816	0.5136	0.4289	0.8145
TRA	−0.1883	0.1830	0.0892	−0.0254	0.0211	0.1949	0.1636
	0.1496	0.1616	0.4979	0.8475	0.8730	0.1356	0.2116

	TSUE	VIE	COND
VIE	0.3201		
P-VALUE	0.0126		
COND	−0.0515	−0.0812	
	0.6958	0.5375	
TRA	−0.1953	−0.0496	0.7423
	0.1349	0.7066	0.0000

CASES INCLUDED 60 MISSING CASES 3

Anexo Tabla 3. Correlaciones simples, variable a variable o de Pearson.

CORRELACIONES SIMPLES (PEARSON) PARAMO ROCOSO PENTACALIA VACCINIOIDES ENVES

	HREL	RADGLOB	RADINC	T1	T2	TAMB	THOJ
RADGLOB	-0.5602						
P-VALUE	0.0000						
RADINC	-0.2997	0.3033					
	0.0179	0.0165					
T1	-0.3940	0.3009	0.1952				
	0.0015	0.0175	0.1285				
T2	-0.3441	0.2934	0.2438	0.9829			
	0.0062	0.0207	0.0562	0.0000			
TAMB	-0.8356	0.6504	0.3747	0.3657	0.3318		
	0.0000	0.0000	0.0027	0.0035	0.0084		
THOJ	-0.7365	0.4806	0.2503	0.3512	0.3650	0.6638	
	0.0000	0.0001	0.0497	0.0051	0.0035	0.0000	
TSUE	0.4307	-0.2359	-0.1857	-0.3957	-0.3830	-0.3121	-0.2263
	0.0005	0.0649	0.1485	0.0015	0.0021	0.0135	0.0769
VIE	0.0976	0.2589	0.0953	-0.0241	0.0398	0.1352	-0.0946
	0.4503	0.0422	0.4613	0.8525	0.7588	0.2949	0.4645
COND	0.0377	0.1177	0.0418	-0.1221	-0.1025	-0.1311	0.0247
	0.7710	0.3621	0.7468	0.3443	0.4277	0.3097	0.8488
TRA	-0.2886	0.2363	0.0790	-0.0172	0.0073	0.1548	0.3885
	0.0229	0.0645	0.5414	0.8944	0.9552	0.2297	0.0018

	TSUE	VIE	COND
VIE	0.0243		
P-VALUE	0.8512		
COND	-0.0483	-0.1151	
	0.7092	0.3731	
TRA	-0.1291	-0.1389	0.8497
	0.3172	0.2816	0.0000

CASES INCLUDED 62 MISSING CASES 0

Anexo Tabla 4. Correlaciones simples, variable a variable o de Pearson.

CORRELACIONES SIMPLES (PEARSON) TURBERA PENTACALIA VACCINIOIDES HAZ

	HREL	RADGLOB	RADINC	T1	T2	TAMB	THOJ
RADGLOB	-0.5934						
P-VALUE	0.0000						
RADINC	-0.4473	0.5403					
	0.0009	0.0000					
T1	0.1994	-0.3082	-0.4050				
	0.1565	0.0262	0.0029				
T2	M	M	M	M			
	M	M	M	M			
TAMB	-0.5969	0.7532	0.3446	-0.2697	M		
	0.0000	0.0000	0.0124	0.0532	M		
THOJ	-0.7194	0.6986	0.5104	-0.3345	M	0.6532	
	0.0000	0.0000	0.0001	0.0153	M	0.0000	
TSUE	0.4228	-0.4368	-0.1919	0.3220	M	-0.5176	-0.4168
	0.0018	0.0012	0.1730	0.0199	M	0.0001	0.0021
VIE	-0.1594	0.1777	0.1650	-0.3917	M	0.1336	0.1664
	0.2589	0.2075	0.2425	0.0041	M	0.3452	0.2385
COND	0.5973	-0.5312	-0.2540	0.3473	M	-0.7815	-0.4892
	0.0000	0.0001	0.0692	0.0116	M	0.0000	0.0002
TRA	0.4160	-0.3843	-0.1184	0.2484	M	-0.6586	-0.2611
	0.0022	0.0049	0.4031	0.0758	M	0.0000	0.0615

	TSUE	VIE	COND
VIE	-0.1932		
P-VALUE	0.1699		
COND	0.6710	-0.2548	
	0.0000	0.0683	
TRA	0.6104	-0.2323	0.9341
	0.0000	0.0974	0.0000

AN "M" IS DISPLAYED WHEN A COEFFICIENT CANNOT BE COMPUTED

CASES INCLUDED 52 MISSING CASES 0

Anexo Tabla 5. Correlaciones simples, variable a variable o de Pearson.

CORRELACIONES SIMPLES (PEARSON) TURBERA PENTACALIA VACCINIOIDES ENVEZ

	HREL	RADGLOB	RADINC	T1	T2	TAMB	THOJ
RADGLOB	-0.4627						
P-VALUE	0.0004						
RADINC	-0.1618	0.4747					
	0.2379	0.0003					
T1	0.2686	-0.3461	-0.4082				
	0.0474	0.0097	0.0020				
T2	M	M	M	M			
	M	M	M	M			
TAMB	-0.5869	0.5209	0.1635	-0.3671	M		
	0.0000	0.0000	0.2329	0.0058	M		
THOJ	-0.7784	0.5539	0.2510	-0.3986	M	0.5878	
	0.0000	0.0000	0.0645	0.0026	M	0.0000	
TSUE	0.3493	-0.2929	-0.0488	0.3528	M	-0.4395	-0.2769
	0.0090	0.0300	0.7237	0.0082	M	0.0008	0.0407
VIE	-0.2362	0.3813	0.2278	-0.2473	M	0.1780	0.2058
	0.0825	0.0041	0.0944	0.0687	M	0.1936	0.1318
COND	0.6434	-0.2417	-0.0798	0.3115	M	-0.5812	-0.5795
	0.0000	0.0755	0.5625	0.0206	M	0.0000	0.0000
TRA	0.5140	-0.2112	-0.0403	0.2735	M	-0.5382	-0.4251
	0.0001	0.1217	0.7701	0.0433	M	0.0000	0.0012

	TSUE	VIE	COND
VIE	0.0516		
P-VALUE	0.7083		
COND	0.4649	-0.1639	
	0.0003	0.2319	
TRA	0.4432	-0.0498	0.9391
	0.0007	0.7179	0.0000

AN "M" IS DISPLAYED WHEN A COEFFICIENT CANNOT BE COMPUTED

CASES INCLUDED 55 MISSING CASES 1

Anexo Tabla 6. Correlaciones simples, variable a variable o de Pearson.

CORRELACIONES SIMPLES (PEARSON) FRAILEJONAL PAJONAL ESPELETIA GRANDIFLORA HAZ
ZERO INTERCEPT OPTION SELECTED: CORRELATIONS = COSINES

	HREL	RADGLOB	RADINC	T1	T2	TAMB	THOJ
RADGLOB	0.7386						
P-VALUE	0.0000						
RADINC	0.6316	0.8795					
	0.0000	0.0000					
T1	-0.5417	-0.3988	-0.2532				
	0.0002	0.0081	0.1014				
T2	-0.5593	-0.4046	-0.2616	0.9869			
	0.0001	0.0071	0.0902	0.0000			
TAMB	0.9572	0.8705	0.7607	-0.5266	-0.5454		
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0003	0.0002		
THOJ	0.9240	0.9040	0.8255	-0.4801	-0.4980	0.9799	
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0011	0.0007	0.0000	
TSUE	0.9676	0.8473	0.7687	-0.5072	-0.5241	0.9861	0.9856
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0005	0.0003	0.0000	0.0000
COND	0.6748	0.3445	0.3339	-0.2954	-0.3029	0.5804	0.5685
	0.0000	0.0237	0.0287	0.0545	0.0484	0.0000	0.0001
TRA	0.7048	0.5101	0.5359	-0.2661	-0.2700	0.6659	0.6981
	0.0000	0.0005	0.0002	0.0846	0.0799	0.0000	0.0000
VIE	0.8127	0.8735	0.8179	-0.4311	-0.4337	0.8749	0.8850
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0039	0.0037	0.0000	0.0000

	TSUE	COND	TRA
COND	0.6319		
P-VALUE	0.0000		
TRA	0.7286	0.9236	
	0.0000	0.0000	
VIE	0.8739	0.4449	0.5912
	0.0000	0.0028	0.0000

CASES INCLUDED 43 MISSING CASES 0

Anexo Tabla 7. Correlaciones simples, variable a variable o de Pearson.

CORRELACIONES SIMPLES (PEARSON) FRAILEJONAL PAJONAL ESPELETIA GRANDIFLORA ENVES
ZERO INTERCEPT OPTION SELECTED: CORRELATIONS = COSINES

	HREL	RADGLOB	RADINC	T1	T2	TAMB	THOJ
RADGLOB	0.7385						
P-VALUE	0.0000						
RADINC	0.6102	0.7346					
	0.0000	0.0000					
T1	-0.5557	-0.3763	-0.5246				
	0.0001	0.0091	0.0002				
T2	-0.5701	-0.3990	-0.5090	0.9826			
	0.0000	0.0055	0.0003	0.0000			
TAMB	0.9602	0.8475	0.6570	-0.5581	-0.5815		
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000		
THOJ	0.9328	0.8888	0.6654	-0.4904	-0.5095	0.9736	
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0005	0.0003	0.0000	
TSUE	0.9712	0.8379	0.6471	-0.5147	-0.5317	0.9789	0.9865
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0002	0.0001	0.0000	0.0000
COND	0.8047	0.7303	0.6148	-0.3257	-0.3143	0.8064	0.8023
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0255	0.0314	0.0000	0.0000
TRA	0.7009	0.8200	0.5914	-0.2543	-0.2461	0.7518	0.8101
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0845	0.0954	0.0000	0.0000
VIE	0.8035	0.7805	0.6648	-0.5218	-0.5090	0.8384	0.8831
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0002	0.0003	0.0000	0.0000

	TSUE	COND	TRA
COND	0.8164		
P-VALUE	0.0000		
TRA	0.7770	0.8545	
	0.0000	0.0000	
VIE	0.8714	0.6671	0.6624
	0.0000	0.0000	0.0000

CASES INCLUDED 47 MISSING CASES 0

Anexo Tabla 8. Correlaciones simples, variable a variable o de Pearson.

CORRELACIONES SIMPLES (PEARSON) PARAMO ROCOSO ESPELETIA GRANDIFLORA HAZ
ZERO INTERCEPT OPTION SELECTED: CORRELATIONS = COSINES

	HREL	RADGLOB	RADINC	T1	T2	TAMB	THOJ
RADGLOB	0.7822						
P-VALUE	0.0000						
RADINC	0.6338	0.8360					
	0.0000	0.0000					
T1	-0.6315	-0.3668	-0.2536				
	0.0000	0.0043	0.0526				
T2	-0.4513	-0.2469	-0.1416	0.9612			
	0.0003	0.0594	0.2846	0.0000			
TAMB	0.9295	0.9116	0.7678	-0.4916	-0.3390		
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0001	0.0086		
THOJ	0.9344	0.8928	0.7649	-0.4606	-0.2987	0.9912	
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0002	0.0216	0.0000	
TSUE	0.9793	0.8541	0.7127	-0.5829	-0.4131	0.9794	0.9805
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0011	0.0000	*0.0000*
COND	0.4894	0.2769	0.1837	-0.4501	-0.3791	0.3929	0.3824
	0.0001	0.0338	0.1638	0.0003	0.0031	0.0021	0.0028
TRA	0.6077	0.4906	0.3756	-0.4781	-0.3962	0.6095	0.5708
	0.0000	0.0001	0.0034	0.0001	0.0019	0.0000	0.0000
VIE	0.7368	0.7129	0.5362	-0.5515	-0.4404	0.7275	0.6985
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0005	0.0000	0.0000

	TSUE	COND	TRA
COND	0.4511		
P-VALUE	0.0003		
TRA	0.6233	0.6414	
	0.0000	0.0000	
VIE	0.7419	0.3885	0.5468
	0.0000	0.0024	0.0000

CASES INCLUDED 59 MISSING CASES 5

Anexo Tabla 9. Correlaciones simples, variable, a variable o de Pearson.

CORRELACIONES SIMPLES (PEARSON) PARAMO ROCOSO ESPELETIA GRANDIFLORA ENVES
ZERO INTERCEPT OPTION SELECTED: CORRELATIONS = COSINES

	HREL	RADGLOB	RADINC	T1	T2	TAMB	THOJ
RADGLOB	0.6947						
P-VALUE	0.0000						
RADINC	0.6161	0.6457					
	0.0000	0.0000					
T1	-0.6419	-0.2626	-0.2897				
	0.0000	0.0445	0.0260				
T2	-0.4673	-0.1599	-0.1874	0.9637			
	0.0002	0.2263	0.1552	0.0000			
TAMB	0.4911	0.5397	0.3195	-0.2238	-0.1525		
	0.0001	0.0000	0.0136	0.0884	0.2487		
THOJ	0.9322	0.7997	0.6992	-0.4586	-0.2969	0.5990	
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0003	0.0224	0.0000	
TRA	0.8079	0.8070	0.7369	-0.3432	-0.2034	0.5790	0.9015
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0078	0.1222	0.0000	0.0000
COND	0.8973	0.7047	0.6281	-0.4664	-0.3008	0.5144	0.8887
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0002	0.0206	0.0000	0.0000
TSUE	0.9820	0.7512	0.6626	-0.5838	-0.4144	0.5443	0.9765
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0011	0.0000	0.0000
VIE	0.7617	0.5506	0.4778	-0.6203	-0.5271	0.3961	0.7043
	0.0000	0.0000	0.0001	0.0000	0.0000	0.0019	0.0000

	TRA	COND	TSUE
COND	0.8705		
P-VALUE	0.0000		
TSUE	0.8587	0.9017	
	0.0000	0.0000	
VIE	0.6151	0.6622	0.7476
	0.0000	0.0000	0.0000

CASES INCLUDED 59 MISSING CASES 0

Anexo Tabla 10. Correlaciones simples, variable a variable, o de Pearson.

CORRELACIONES SIMPLES (PEARSON) TURBERA ESPELETIA GRANDIFLORA HAZ
ZERO INTERCEPT OPTION SELECTED: CORRELATIONS = COSINES

	HREL	RADGLOB	RADINC	T1	T2	TAMB	THOJ
RADGLOB	0.7344						
P-VALUE	0.0000						
RADINC	0.6135	0.8322					
	0.0000	0.0000					
T1	-0.3111	-0.5438	-0.5426				
	0.0147	0.0000	0.0000				
T2	M	M	M	M			
	M	M	M	M			
TAMB	0.9208	0.9008	0.7700	-0.5256	M		
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	M		
THOJ	0.9321	0.8741	0.7542	-0.5060	M	0.9861	
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	M	0.0000	
TSUE	0.9698	0.8272	0.7053	-0.4085	M	0.9727	0.9872
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0011	M	0.0000	0.0000
COND	0.6575	0.4594	0.3607	-0.1291	M	0.5860	0.5920
	0.0000	0.0002	0.0043	0.3212	M	0.0000	0.0000
TRA	0.6162	0.5568	0.4360	-0.2273	M	0.6396	0.6426
	0.0000	0.0000	0.0004	0.0781	M	0.0000	0.0000
VIE	0.6936	0.7512	0.6419	-0.5587	M	0.7955	0.8270
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	M	0.0000	0.0000

	TSUE	COND	TRA
COND	0.6384		
P-VALUE	0.0000		
TRA	0.6485	0.7634	
	0.0000	0.0000	
VIE	0.7929	0.3900	0.4217
	0.0000	0.0019	0.0007

AN "M" IS DISPLAYED WHEN A COEFFICIENT CANNOT BE COMPUTED

CASES INCLUDED 61 MISSING CASES 1

Anexo Tabla 11. Correlaciones simples, variable a variable, o de Pearson.

CORRELACIONES SIMPLES (PEARSON) TURBERA ESPELETIA GRANDIFLORA ENVES
ZERO INTERCEPT OPTION SELECTED: CORRELATIONS = COSINES

	HREL	RADGLOB	RADINC	T1	T2	TAMB	THOJ
RADGLOB	0.7444						
P-VALUE	0.0000						
RADINC	0.5291	0.7105					
	0.0000	0.0000					
T1	-0.3307	-0.5298	-0.4141				
	0.0063	0.0000	0.0005				
T2	M	M	M	M			
	M	M	M	M			
TAMB	0.9270	0.8788	0.6392	-0.5494	M		
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	M		
THOJ	0.9462	0.8705	0.6428	-0.5064	M	0.9834	
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	M	0.0000	
TSUE	0.9780	0.8311	0.6088	-0.4240	M	0.9697	0.9900
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0003	M	0.0000	0.0000
COND	0.8100	0.7132	0.4356	-0.2453	M	0.7853	0.8213
	0.0000	0.0000	0.0002	0.0454	M	0.0000	0.0000
TRA	0.7773	0.7752	0.5453	-0.4138	M	0.8309	0.8591
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0005	M	0.0000	0.0000
VIE	0.7106	0.8064	0.6459	-0.4891	M	0.8235	0.8389
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	M	0.0000	0.0000

	TSUE	COND	TRA
COND	0.8401		
P-VALUE	0.0000		
TRA	0.8444	0.9276	
	0.0000	0.0000	
VIE	0.8042	0.7160	0.7942
	0.0000	0.0000	0.0000

AN "M" IS DISPLAYED WHEN A COEFFICIENT CANNOT BE COMPUTED

CASES INCLUDED 67 MISSING CASES 3

Anexo Tabla 12. Correlaciones simples, variable a variable, o de Pearson.

PENTACALIA VACCINIOIDES POR LA HAZ

	Frailejonal-pajonal	Páramo rocoso	Turbera
HREL	0,0097	0,2733	0,0734
RADGLOB	0,1919	-0,1361	-0,252
RADINC	0,0468	-0,1467	0,0185
T1	-0,1314	-0,1988	-0,0337
T2	-0,1311	-0,1334	M
TAMB	-0,133	-0,2084	-0,5776
TSUELO	0,0291	-0,0447	0,5702
VIE	0,3263	-0,0767	-0,0533
THOJA	-0,1503	-0,2055	-0,1742
TRA	0,8447	0,8832	0,9254

ANEXO Tabla 13 a. Correlaciones parciales de la COND vs. conjunto total de factores ambientales. Variables control: HFIJ, HCUB y TCUB.

PENTACALIA VACCINIOIDES POR EL ENVES

	Frailejonal-pajonal	Páramo rocoso	Turbera
HREL	-0,131	0,1227	0,3118
RADGLOB	-0,2153	0,201	-0,0585
RADINC	0,0525	0,009	0,041
T1	0,207	-0,1861	0,0861
T2	0,2267	-0,1664	M
TAMB	-0,3913	-0,19	-0,2645
TSUELO	0,002	-0,0884	0,2892
VIE	0,1879	-0,0232	0,0067
THOJA	-0,3654	-0,1282	-0,3163
TRA	0,7241	0,9073	0,91

ANEXO Tabla 13 b. Correlaciones parciales de la COND vs. conjunto total de factores ambientales y transpiración. Variables control: HFIJ, HCUB y TCUB

PENTACALIA VACCINIOIDES POR LA HAZ

	Frailejonal-pajonal	Páramo rocoso	Turbera
HREL	-0,1313	0,1143	-0,0064
RADGLOB	0,2285	0,0416	-0,147
RADINC	0,0183	-0,0762	0,1046
T1	-0,0522	-0,2403	-0,1567
T2	-0,0742	-0,1713	M
TAMB	0,0289	-0,0547	-0,4867
THOJA	-0,1225	-0,1983	0,038
TSUELO	0,0214	-0,0614	0,4932
VIE	0,3333	0,0173	-0,0331
COND	0,8447	0,8832	0,9254

ANEXO Tabla 14 a. Correlaciones parciales de la TRA vs. conjunto total de factores ambientales y conductancia. Variables control: HFIJ, HCUB y TCUB (continúa)

PENTACALIA VACCINIOIDES POR EL ENVES

	Frailejonal-pajonal	Páramo rocoso	Turbera
HREL	-0,1977	0,0846	0,1683
RADGLOB	-0,0269	0,1508	-0,0079
RADINC	0,287	-0,034	0,1083
T1	0,1636	-0,2992	-0,0203
T2	0,168	-0,2657	M
TAMB	-0,2212	-0,1739	-0,1691
THOJA	-0,257	-0,0157	-0,0986
TSUELO	0,1531	0,0608	0,2839
VIE	0,3645	-0,0209	0,1355
COND	0,7241	M	0,91

ANEXO Tabla 14b. Correlaciones parciales de la TRA vs. conjunto total de factores ambientales y conductancia. Variables control: HFIJ, HCUB y TCUB

ESPELETIA GRANDIFLORA POR LA HAZ

	Frailejonal-pajonal	Páramo rocoso	Turbera
HREL	0,2338	0,3063	0,1009
RADGLOB	-0,3648	-0,132	-0,0654
RADINC	-0,1313	-0,1016	-0,0579
T1	0,1062	-0,1628	0,04
T2	0,1119	-0,1504	M
TAMB	-0,3728	-0,0253	-0,0746
THOJA	-0,2779	-0,1495	-0,2058
TSUELO	0,2185	0,2548	0,1144
VIE	-0,1915	0,0094	-0,1423
TRA	0,9345	0,5242	0,65

ANEXO Tabla 15 a. Correlaciones parciales de la COND vs. conjunto total de factores ambientales y transpiración. Variables control: HFIJ, HCUB y TCUB

ESPELETIA GRANDIFLORA POR EL ENVES

	Frailejonal-pajonal	Páramo rocoso	Turbera
HREL	-0,0471	0,0601	0,0627
RADGLOB	0,2846	0,1412	0,0268
RADINC	0,2201	0,1422	-0,1963
T1	0,1914	0,1923	0,3515
T2	0,243	0,1939	M
TAMB	0,072	0,1262	-0,2963
THOJA	-0,0538	-0,0066	-0,1332
TSUELO	-0,1391	-0,2219	0,3659
VIE	-0,1364	-0,113	0,1329
TRA	0,7047	0,5409	0,8258

ANEXO Tabla 15b. Correlaciones parciales de la COND vs. conjunto total de factores ambientales y transpiración. Variables control: HFIJ, HCUB y TCUB

ESPELETIA GRANDIFLORA POR LA HAZ

	Frailejonal-pajonal	Páramo rocoso	Turbera
HREL	0,2304	0,0742	0,1023
RADGLOB	-0,3665	-0,0932	-0,0632
RADINC	-0,112	-0,0343	-0,1149
T1	0,1486	-0,1708	0,162
T2	0,1662	-0,1352	M
TAMB	-0,4493	0,178	-0,0128
THOJA	-0,356	-0,2542	-0,2567
TSUELO	0,1686	0,3536	0,0772
VIE	-0,1022	0,0391	-0,3029
COND	0,9345	0,5242	0,65

ANEXO Tabla 16 a. Correlaciones parciales de la TRA vs. conjunto total de factores ambientales y conductancia. Variables control: HFIJ, HCUB y TCUB

ESPELETIA GRANDIFLORA POR EL ENVES

	Frailejonal-pajonal	Páramo rocoso	Turbera
HREL	0,0513	-0.830	0.0084
RADGLOB	0,4223	0,2874	0,0725
RADINC	0,1740	0,2992	-0,0881
T1	0,1360	0,1273	0,2843
T2	0,1933	0,1471	M
TAMB	0,0266	0,2244	-0,1883
THOJA	0,0643	0,1679	-0,0052
TSUELO	-0,1701	-0,1236	-0,3210
VIE	-0,2121	0,0530	0,1757
COND	0,6955	0,6419	0,8258

ANEXO Tabla 16 b. Correlaciones parciales de la TRA vs. conjunto total de factores ambientales y conductancia. Variables control: HFIJ, HCUB y TCUB

PENTACALIA VACCINIOIDES POR LA HAZ

	Frailejonal-pajonal	Páramo rocoso	Turbera
RADGLOB	0.3407	0.3331	0.5285
RADINC	0.1170	0.2344	0.4566
TAMB	0.2798	0.3069	0.3656
VIE	0.0078	0.1155	0.2411
HREL	0.1406	-0.1168	0.2801

ANEXO Tabla 17 a. *Pentacalia vaccinioides*. Correlaciones parciales de la Temperatura de la hoja por la haz vs. Factores climáticos. Variables control: HFIJ, HCUB y TCUB (continúa).

PENTACALIA VACCINIOIDES POR EL ENVES

	Frailejonal-pajonal	Páramo rocoso	Turbera
RADGLOB	0.2601	0.2618	0.4664
RADINC	0.1735	0.1725	0.1806
TAMB	0.2959	0.3174	0.3644
VIE	-0.1054	0.1017	0.0857
HREL	0.0791	-0.3118	-0.6440

ANEXO Tabla 17 b. *Pentacalia vaccinioides*. Correlaciones parciales de la Temperatura de la hoja por el envés vs. factores climáticos. Variables control: HFIJ, HCUB y TCUB

ESPELETIA GRANDIFLORA POR LA HAZ

	Frailejonal-pajonal	Páramo rocoso	Turbera
RADGLOB	0.5160	0.4216	0.2720
RADINC	0.3182	0.2978	0.3768
TAMB	0.2259	0.2220	0.1009
VIE	0.0643	-0.0150	0.2891
HREL	-0.3090	-0.2622	-0.0737

ANEXO Tabla 18 a. *Espeletia grandiflora*. Correlaciones parciales de la Temperatura de la hoja por la Haz vs. factores climáticos. Variables control: HFIJ, HCUB y TCUB

ESPELETIA GRANDIFLORA POR EL ENVES

	Frailejonal-pajonal	Páramo rocoso	Turbera
RADGLOB	0.4381	0.0417	0.5485
RADINC	0.2874	0.0343	0.1483
TAMB	-0.0160	0.3037	0.2617
VIE	0.1918	-0.1497	0.2950
HREL	-0.1172	-0.4254	-0.4998

ANEXO Tabla 18 b. *Espeletia grandiflora*. Correlaciones parciales de la Temperatura de la hoja por el envés vs. factores climáticos. Variables control: HFIJ, HCUB y TCUB

INDICE DE FIGURAS

Pág.

Figura 1. (a) Vista parcial del sitio donde se encuentran instalados en la Estación Santa Bárbara, los anemógrafos y pluviógrafos. (b) Vista parcial del sitio donde se encuentra instalado el anemógrafo de 3 m. de altura sobre la superficie del suelo 12

Figura 2 (a,b) Variaciones de los promedios de la radiación global por comunidad y por especie (haz y envés foliar) 15

Figura 3. *Espeletia grandiflora*, (a-b) Fluctuaciones de la radiación global; (c,d) de la humedad relativa y (e,f) de la velocidad del viento, en la comunidad Vegetación de Turbera, en un día (Septiembre 22, 1994) del segundo período de transición del año 17

Figura 4. *Pentacalia vaccinioides*, (c,d) Fluctuaciones frecuentes de la radiación global; (a,b) de la humedad relativa y (e,f) de la velocidad del viento, en la comunidad Páramo rocoso, en un día del segundo período de transición del año. 18

Figura 5. *Pentacalia vaccinioides*, (a,b) Oscilaciones de la humedad relativa; (c,d) oscilaciones de la radiación global; y (e,f) de la velocidad del viento, en la comunidad Vegetación de Turbera, en un día (Sep tiembre 22, 1994) de la segunda época de transición del año. 19

Figura 6. *Pentacalia vaccinioides*, (a,f) Marcha de la conductancia vs marchas de las variables climáticas en un día (Marzo 27, 1995) del primer período de transición en la comunidad Frailejonal-pajonal ... 20

Figura 7. *Pentacalia vaccinioides*, (a,b) Disminución de los porcentajes de la humedad relativa; (c,d) de las oscilaciones de la radiación global, en la comunidad Vegetación de Turbera, en un día (Enero 18, 1995) del primer período seco del año 21

Figura 8. *Espeletia grandiflora*, (a,b) Disminución de los porcentajes de la humedad relativa; (c,d) de las oscilaciones de la radiación global;

Pág.

(e,f) de la tensión o potencial hídrico del suelo (g) de la velocidad del viento en la comunidad Frailejonal-pajonal, en un día (Enero 19, 1995) del primer período seco del año. 22

Figura 9 (a,b) Variación de los promedios de la radiación incidente, por especie (haz y envés foliar) y por comunidad. 24

Figura 10 (a,b) Variación de los promedios de la humedad relativa, por especie (haz y envés foliar) y por comunidad. 26

Figura 11 (a,b) Variación de los promedios de la temperatura de la hoja, por especie (Haz y envés foliar) y por comunidad. 30

Figura 12 (a,b) Variación de los promedios de la temperatura ambiente, por especie (haz y envés foliar) y por comunidad. 31

Figura 13 (a,b) Variación de los promedios de la temperatura del suelo, por especia (haz y envés) y por comunidad. 33

Figura 14 (a,b) Variación de los promedios de la velocidad del viento, por especie (haz y envés foliar) y por comunidad. 36

Figura 15 (a-h) *Pentacalia vaccinioides;* (g,h) Disminución súbita de las oscilaciones de la velocidad del viento en un día (Enero 17, 1995) de la primera época seca del año, en la comunidad Páramo-rocoso. 37

Figura 16 (a-h) *Espeletia grandiflora;* (g,h) Obsérvese la desaparición de oscilaciones frecuentes de la velocidad del viento en un día (Enero 17, 1995) de la primera época seca del año, en la comunidad Páramo rocoso. 38

Figura 17 (a-h) *Pentacalia vaccinioides;* (g,h) Incremento de la amplitud y del número de las oscilaciones de la velocidad del viento en un día (Marzo 6, 1995) del primer período de transición, en la comunidad Páramo-rocoso. 39

Figura 18 (a-h). *Espeletia grandiflora;* (g,h) Incremento de la amplitud y del número de las oscilaciones de la velocidad del viento en un día (Marzo 6, 1995) del primer período de transición en la comunidad Páramo-rocoso. 40

Figura 19. Páramo de El Granizo, macollas de la gramínea *Calamagrostis effusa,* "paja de páramo", especie dominante en la comunidad Frailejonal-pajonal. Obsérvese las especies de plantas pulviniformes, retenedoras de las aguas lluvias que contribuyen a mantener la humedad del suelo del páramo. (Foto L.E. Mora-O). 64

Figura 20. *Pentacalia vaccinioides;* (a,c) Marchas de la conductancia y la transpiración en dos días diferentes del segundo período de transición, en un día del primer período seco y en un día del primer período de transición; respectivamente, por la haz (b,d) y por el envés en la comunidad Frailejonal-pajonal. 68

Pág.

Figura 21. *Pentacalia vaccinioides.* (a-d) Marchas de la conductancia y de la transpiración en un día del primer período seco del año y en otro día del primer período de transición en la comunidad Frailejonal pajonal 69

Figura 22. *Pentacalia vaccinioides.* Marchas de la conductancia y de la transpiración por el envés, en los días en que se efectuaron las mediciones en la comunidad Frailejonal-pajonal vs. radiación global. Cond vs. Trans (0.7214); Cond vs. Radglob (0.0158); Trans vs Radglob (0.3990). 70

Figura 23. *Pentacalia vaccinioides.* Planta juvenil asociada con plantas de *Arcytophyllum nitidum.* Obsérvese las ramificaciones de segundo orden que representan Unidades de CrecimientoVegetativo y Floración (UCVFs) de patrón antoblástico, sensu Mora-Osejo (1987), con antotagma terminal y trofotagma claramente diferenciables. (Foto L.E. Mora-O). 71

Figura 24. *Pentacalia vaccinioides.* Marchas de la conductancia y de la transpiración, en un día del segundo período seco (Agosto 13, 1994), y de un día del primer período de transición (Septiembre 29, 1994), en la comunidad Páramo-rocoso. 72

Figura 25. *Pentacalia vaccinioides* (a-c) Marchas de la conductancia y de la transpiración por la haz, y por el envés (b,d), en la comunidad Páramo-rocoso, en un día del primer período seco del año y en otro día del primer período de transición. 73

Figura 26. *Pentacalia vaccinioides* (a) Páramo de El Granizo, vista panorámica de la comunidad "Páramo-rocoso", (b) Páramo de El Granizo, comunidad "Páramo-rocoso". Uno de los sitios donde se efectuaron mediciones de los factores climáticos, tales como precipitación. (Foto L.E. Mora-O). 74

Figura 27. Páramo de El Granizo (a). Estación climática satelital, situada en la comunidad Páramo-rocoso; (b). Remanentes del Bosque alto-andino, aledaño al Páramo de El Granizo y en predios de la Hda. Santa Bárbara. Al fondo el cerro de Monserrate, visto por el flanco oriental. (Foto L.E. Mora-O). 76

Figura 28. Páramo rocoso, (a) *Pentacalia vaccinioides* en floración, entre otras especies características de esta comunidad; (b) *Befaria resinosa,* en floración, especie característica de la comunidad Páramo-rocoso. (Foto L.E. Mora-O). 78

Figura 29. *Pentacalia vaccinioides.* Marchas de la conductancia y de la transpiración foliar en la comunidad Páramo-rocoso, por el envés, en relación con la marcha de la radiación global, a lo largo de los días en que se efectuaron las mediciones. Conductancia vs transpiración = (0.8497); conductancia vs radiación global = (0.1177); transpiración vs radiación global = (0.2363). 79

Pág.

Figura 30. *Pentacalia vaccinioides* (a-d) Marchas de la conductancia y de la transpiración en dos días del segundo período de transición, en la comunidad Vegetación de Turbera. 80

Figura 31. *Pentacalia vaccinioides* (a-d) Marchas de la conductancia y de la transpiración en un día del primer período seco del año (Enero 18, 1995), y de un día del primer período de transición (Marzo 13, 1995) en la comunidad Vegetación de Turbera. 81

Figura 32. *Pentacalia vaccinioides.* Marchas de la conductancia y de la transpiración, por el envés foliar, en la comunidad Vegetación de Turbera vs. radiación global a lo largo de los días en que se hicieron las mediciones en esta comunidad. Correlaciones de Pearson: conductancia vs transpiración = (0.9391); conductancia vs radiación global = (0.2417); transpiración vs radiación global = (-0.2112). Correlaciones parciales: conductania vs transpiración =(0.9100); conductancia vs radiación global = (0.0585); transpiración vs radiación global = (-0.0079). 82

Figura 33. *Espeletia grandiflora.* (a,c) Marchas de la conductancia y de la transpiración, por la haz, y por el envés (b-d), en la comunidad Frailejonal-pajonal, en dos días del segundo período de transición del año. 83

Figura 34. *Espeletia grandiflora* (a,d) Marchas de la conductancia y de la transpiración, (a-b) en un día del primer período seco del año y (c,d) del primer período de transición del año, en la comunidad Frailejonal-pajonal. 85

Figura 35. *Espeletia grandiflora* (a) Comunidad Frailejonal-pajonal, hacia el fondo relicto del Bosque Alto-andino que cubre la ladera protegida de los vientos predominantes que soplan en dirección SE-NO. (b) Planta de *Espeletia grandiflora* en floración en la comunidad Páramo rocoso. (Foto L.E. Mora-O). 87

Figura 36. *Espeletia grandiflora.* Marcha de la conductancia y de la transpiración por el envés vs. radiación global, en los días en que se efectuaron las mediciones en la comunidad Frailejonal-pajonal. Correlaciones simples (Pearson): conductancia vs transpiración = (0.8545); conductancia vs Radiación global = (0.7303); transpiración vs radiación global = (0.8200). Temperatura de la hoja. 88

Figura 37. *Espeletia grandiflora.* (a-d) Marchas de la conductancia y de la transpiración en un día del segundo período seco (Agosto 13, 1994) y en un día del segundo período de transición (Septiembre 29, 1994), en la comunidad Páramo-rocoso. 89

Figura 38. *Espeletia grandiflora.* (a-d) Marchas de la conductancia y de la transpiración en un día del primer período seco (Enero 17, 1995) y en un día del primer período de transición (Marzo 6, 1995) en la comunidad Páramo-rocoso. 90

Pág.

Figura 39. *Espeletia grandiflora.* Marchas de la conductancia y la transpiración, por el envés vs. radiación global en los días en que se efectuaron los estudios y mediciones en la comunidad Páramo-rocoso. Correlaciones simples (Pearson): Conductancia vs transpiración = (0.8705); Conductancia vs Radiación global = (0.7047); Transpiración vs Radiación global = (0.8070). 91

Figura 40. Páramo de El Granizo, comunidad Páramo-rocoso. Obsérvese la presencia de individuos de *Puya goudotiana, Espeletia grandiflora y Pentacalia vaccinioides,* entre otras especies características de esta comunidad. (Foto L.E. Mora-O). 93

Figura 41. *Espeletia grandiflora.* (a-d) Marchas de la conductancia y de la transpiración, en días del segundo período de transición (Septiembre 22, 1994), del primer período seco del año (Enero 18, 1995) y del primer período de transición (Marzo 13, 1995), en la comunidad Vegetación de Turbera. 97

Figura 42. *Espeletia grandiflora.* (a-b) Marcha de la conductancia y de la transpiración, en un día del primer período de transición (Marzo 13, 1995) en la comunidad Vegetación de Turbera. 99

Figura 43. Comunidades "Vegetación de Turbera", localizadas en Páramos cercanos al Páramo de El Granizo, (a) Páramo de Chisacá, (b) Páramo de Sumapaz, (c) Páramo de El Verjón. (Fotos L.E. Mora-O) 100

Figura 44a. *Espeletia grandiflora.* Marchas de la conductancia y de la transpiración vs. marcha de la radiación global, por el envés en los días en que se efectuaron las mediciones, en la comunidad Vegetación de Turbera. Correlaciones simples (Pearson): conductancia vs transpiración = (0.7634); conductancia vs radiación global = (0.4594); transpiración vs radiación global = (0.5569). 101

Figura 44b. Obsérvese los valores altos de la velocidad del viento en los meses de noviembre y diciembre de 1992, en octubre y noviembre de 1993, julio-octubre 1994 y marzo 1995. 102

Figura 45 (a,b). Variación de los promedios de la conductancia entre especie (haz y envés foliar) y por comunidad. 111

Figura 46 (a,b). Variación de los promedios de la transpiración por especie (haz y envés foliar) y por comunidad. 112

Figura 47 (a,b). Variación de los promedios del potencial hídrico del suelo por especie (haz y envés foliar) y por comunidad. 119

Figura 48 (a,b). Variación de los promedios de la conductancia por especie (haz y envés foliar) y por meses de diferentes épocas del año. 123

Pág.

Figura 49 (a,b). Variación de los promedios de la transpiración por especies (haz y envés foliar) y por meses de diferentes épocas del año. 124

Figura 50 (a,b). Variación de los promedios del potencial hídrico del suelo por especie (haz y envés foliar) y por meses de diferentes épocas del año). 126

Figura 51a. Conductancia. *Espeletia grandiflora* y *Pentacalia vaccinioides.* Interrelación entre las dos especies y lado foliar (por la haz y por el envés) 127

Figura 51b. Transpiración. *Espeletia grandiflora* y *Pentacalia vaccinioides.* Interrelación entre las dos especies y lado foliar (por la haz y por el envés foliar) 128

Figura 52a. Conductancia. *Espeletia grandiflora* y *Pentacalia vaccinioides.* Interrelación entre las dos especies y los meses Enero, Marzo y Sep tiembre. 144

Figura 52b. Transpiración. *Espeletia grandiflora* y *Pentacalia vaccinioides.* Interrelación entre las dos especies y los meses Enero, Marzo y Sep tiembre. 145

Figura 53. *Espeletia schultzii,* (a) Páramo de Mucubají. Cordillera de Mérida (Venezuela) (Foto H. Sturm); *Espeletia grandiflora* (b) en la Vegetación de Turbera, Páramo de Chisacá. Cordillera Oriental de Co - lombia (Foto L.E. Mora-O) 147

Figura 54. *Pentacalia vaccinioides,* (a) Envés Interrelación de la marcha de la conductancia con las marchas de la radiación incidente; (b) de la transpiración, en la comunidad Vegetación de Turbera. 156

Figura 55. *Pentacalia vaccinioides* (a) Envés. Interrelación de la marcha de la conductancia con las marchas de la temperatura de la hoja; (b) de la radiación global, en la comunidad Vegetación de Turbera 158

Figura 56. *Espeletia grandiflora,* (a) Envés. Interrelación de la marcha de la conductancia con las marchas de la temperatura de la hoja; (b) de la radiación global, en comunidad Vegetación de Turbera 159

Figura 57. *Espeletia grandiflora* (a) Envés. Interrelación de la marcha de la conductancia con las marchas de la Radiación incidente; (b) de la transpiración, en la comunidad Vegetación de Turbera 160

Figura 58. *Pentacalia vaccinioides,* (a) Envés; *Espeletia grandiflora,* (b) Envés. Interrelación de las marchas de la conductancia con las marchas de la humedad relativa, en la comunidad Vegetación de Turbera. 161

Figura 59. *Espeletia grandiflora,* (a-b). Ya desde cerca a las 9 a.m. hasta las 20 horas, en la noche, la temperatura de la hoja se mantuvo por encima de la temperatura del aire. Particularmente hacia el medio día. La temperatura máxima se obtuvo hacia las 16 p.m. 165

Pág.

Figura 60. *Espeletia pycnophylla.* (a) Páramo del Volcán Galeras. Flanco oriental.Obsérvese la reflectancia de la luz solar de hojas de las plantas de *Espeletia pycnophylla.* Al fondo el Valle de Atriz en el cual se asienta la ciudad de "San Juan de Pasto". (Foto L.E. Mora-O.) (b) Roseta florecida de *Espeletia pycnophylla.* Obsérvese la densa pubescencia de las hojas. (Foto INGEOMINAS. Observatorio Vulcanológico y Sismológico de Pasto 2000). 166

Figura 61. *Espeletia grandiflora.* Obsérvese el manto de necromasa foliar que recubre el eje caulinar y la roseta terminal de hojas adultas envueltas por la neblina, en un día húmedo, en el Páramo. (Páramo de Chisacá, (Foto L.E. Mora-O). 167

Figura 62 *Puya nítida.* (a-b). A diferencia de lo que sucede en *E. Grandiflora* en esta especie a partir de las 8 p.m., aprox. comienzan a enfriarse las hojas, tanto por la haz (a) como por el envés (b). Al medio día y en la tarde, la humedad relativa del aire experimentó fuerte descenso, mientras que la temperatura de la hoja se mantuvo por encima de la del aire, en el mismo intervalo. 168

Figura 63 *Clethra fimbriata,* (a-b). Obsérvese el comportamiento similar de la temperatura de la hoja por la haz (a) y por el envés, con respecto a la del aire, en particular, en las horas del medio día, de la tarde y en las primeras horas de la noche, cuando la temperatura de la hoja es superior a la del aire. 169

Figura 64. *Tamania chardonii.* Especie de hábito arborescente antoblástica, característica de las *Espeletinae* de bajas alturas. Obsérvese las Unidades de Crecimiento Vegetativo y Floración (UCFs) de patrón antoblástico sensu (Mora-Osejo, 1987) y el diámetro reducido de las ramificaciones, indicativo de baja capacitancia. (Foto L.E. Mora-O). 170

Figura 65. *Coespeletia moritziana.* Cordillera de Mérida. La elevada capacitancia característica de esta especie, le permite alcanzar alturas superiores a 4.000 m.s.n.m. y crecer sobre substratos rocosos. (Foto H. Sturm). 171

Figura 66. *Coespeletia uribeii'* Obsérvese la gran altura que alcanzan los ejes caulinares de las plantas adultas, desprovistos de necromasa. (Páramo de Palacio. Foto L.E. Mora-O). 172

Figura 67. *Espeletia hartwegiana.* Vista completa de la sección longitudinal del eje caulinar. Obsérvese el aumento en espesor, ascendente, de la médula almacenadora de reservas de agua, característica del crecimiento en espesor primario del tallo, producido por el meristema terminal. Según H. Weber 1963. (Reproducido de Sonderdruck aus dem Jahrbuch des Vereins zum Schutze der Alpenpflanzen und Tiere e.v. **28:** 2-16. 173

Pág.

Figura 68 *Espeletia grandiflora* y *Pentacalia vaccninioides*. Interrelación de los promedios de la conductancia foliar en cada una de las comunidades Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera de las dos especies. Obsérvese el comportamiento opuesto de la magnitud de los promedios de cada especie, correspondiente a cada comunidad, en particular, los pertenecientes al Páramo-rocoso. 190

Figura 69 *Espeletia grandiflora* y *Pentacalia vaccinioides*. Interrelación de los promedios de la transpiración foliar en cada una de las comunidades Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera de las dos especies. Obsérvese el comportamiento opuesto de la magnitud de los promedios, correspondientes a cada comunidad en particular, los pertenecientes al Páramo-rocoso. 191

Figura 70 *Espeletia argentea* (a). El déficit hídrico del suelo produce el marchitamiento de las hojas; (b) Tan pronto, experimentalmente se suministró agua al suelo, los tejidos foliares recuperaron la turgencia y las hojas volvieron a empinarse. (Fotos L.E. Mora-O). 195

Figura 71 *Espeletia grandiflora*. Vista detallada de la sección transversal de la lámina foliar. La hipodermis y la capa de células que envuelve el haz conductor almacenan agua. (L.E. Mora-O., N. Becerra de Lozano, B. Coba de Gutiérrez, 1994). 196

Figura 72 *Pentacalia vaccinioides* (a). Vista general de la sección transversal de la lámina foliar, (b) Vista detallada de la sección transversal de la lámina foliar. Obsérvese el parénquima en empalizada, adaxial y abaxial; (c) aparato estomático adaxial y abaxial con cámara epistomática amplia. (L.E. Mora-O., N. Becerra de Lozano, B. Coba de Gutiérrez, 1994). 197

Figura 73 *Espeletia pycnophylla* (a) Páramo de El Estero, Laguna de La Cocha, Departamento de Nariño; (b) Vista panorámica de la Laguna de La Cocha, cuyos bordes orientales están rodeados por el páramo azonal de El Estero. En el primer plano la isla La Corota, Santuario de fauna y flora, altura 2760 m.s.n.m. (Fotos L.E. Mora-O). 199

INDICE DE TABLAS

Tabla 1 a, b. Valores de los factores macroclimáticos obtenidos en la Estación "La Bolsa" para los mismos días en los cuales se hicieron las mediciones, en las tres comunidades, en 1995. 10

Tabla 2.(a) Valores mínimos promedios y máximos mensuales de la temperatura del aire, correspondientes a los meses en que se hicieron las mediciones (Enero, Febrero y Marzo de 1995). 2.(b) Valores diarios mínimos, promedio y máximos de la temperatura del aire. 2.(c) Valores diaros mínimos promedio y máximos de la humedad relativa de la atmósfera. 2.(d) Valores diarios mínimos, promedios y máximos de la precipitación, el día 13 de Marzo de 1995. 11

Tabla 3. Estadísticas descriptivas de las variables macro-y ecoclimáticas, en cada una de las comunidades y en referencia a *Pentacalia vaccinioides* y *Espeletia grandiflora*, especies estudiadas, por la haz y el envés foliar, en desarrollo de este estudio 14

Tabla 4 (a, b) *Pentacalia vaccinioides* (a), correlaciones parciales de la temperatura del suelo vs. variables climáticas, por la haz (b), por el envés. 27

Tabla 5 (a, b) *Espeletia grandiflora* (a), correlaciones parciales de la temperatura del suelo vs. variables climáticas, por la haz. (b), por el envés 28

Tabla 6. (a, b) *Pentacalia vaccinioides*, correlaciones parciales de la conductancia vs. variables ecoclimáticas: RADINC (Radiación incidente), TAMB (Temperatura ambiente), VIE (Viento), THOJA (Temperatura hoja), T_1 (Tensión hídrica del suelo), (a) por la haz; (b) por el envés, en referencia a las tres comunidades 28

Tabla 7. (a, b) *Espeletia grandiflora*, correlaciones parciales de la conductancia vs. variables ecoclimáticas: RADINC (Radiación incidente), TAMB (Temperatura ambiente), VIE (Viento), THOJA (Temperatura hoja), T_1 (Tensión hídrica del suelo), (a) por la haz; (b) por el envés, en referencia a las tres comunidades 44

Pág.

Tabla 8. (a, b) *Pentacalia vaccinioides*, correlaciones parciales de la transpiración vs.variables ecoclimáticas: RADINC (Radiación incidente), TAMB (Temperatura ambiente), VIE (Viento), THOJA (Temperatura hoja), T_1 (Tensión hídrica del suelo), (a) por la haz; (b) por el envés, en referencia a las tres comunidades 45

Tabla 9. (a, b) *Espeletia grandiflora*, correlaciones parciales de la transpiración vs. variables ecoclimáticas: RADINC (Radiación incidente), TAMB (Temperatura ambiente), VIE (Viento), THOJA (Temperatura hoja), T_1 (Tensión hídrica del suelo), (a) por la haz; (b) por el envés, en referencia a las tres comunidades 46

Tabla 10a. *Pentacalia vaccnioides*, Regresión lineal de la conductancia por la haz foliar vs variables ecoclimáticas de mayor influencia, seleccionadas por el método de la regresión escalonada, para cada comunidad 47

Tabla 10b. *Pentacalia vaccinioides*, Regresión lineal múltiple de la conductancia por el envés foliar vs variables ecoclimáticas de mayor influencia; seleccionadas por el método de la regresión escalonada, para cada comunidad 48

Tabla 11a. *Pentacalia vaccinioides* (haz foliar) regresión lineal múltiple de la transpiración vs. variables ecoclimáticas, Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera (regresión lineal simple) 49

Tabla 11b. *Pentacalia vaccinioides* (envés foliar) Regresión lineal múltiple de la transpiración vs. variables ecoclimáticas, Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera (regresión lineal simple) 50

Tabla 12a *Espeletia grandiflora.* (haz foliar) Regresión lineal simple de la conductancia vs. variables ecoclimáticas, paso a paso seleccionadas Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso, Vegetación de Turbera 51

Tabla 12b *Espeletia grandiflora.* (envés foliar) Regresión lineal múltiple y/o simple de la conductancia vs. variables ecoclimáticas, escalonadamente seleccionadas Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso, Vegetación de Turbera 52

Tabla 13a *Espeletia grandiflora.* (haz foliar). Regresión lineal simple de la transpiración vs. variables ecoclimáticas, escalonadamente seleccionadas Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso, Vegetación de Turbera 53

Tabla 13b *Espeletia grandiflora.* (envés foliar). Regresión lineal simple de la transpiración vs. variables ecoclimáticas, escalonadamente seleccionadas Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso, Vegetación de Turbera 54

Pág.

Tabla 14a *Pentacalia vaccinioides.* Regresión lineal múltiple del potencial hídrico del suelo vs. variables ecoclimáticas, escalonadamente seleccionadas, comunidad por comunidad. Por la haz foliar en las comunidades: Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera 58

Tabla 14b *Pentacalia vaccinioides.* Regresión lineal múltiple del potencial hídrico del suelo vs. variables ecoclimáticas escalonadamente seleccionadas, comunidad por comunidad. Por el envés foliar, en las comunidades: Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera 59

Tabla 15a *Espeletia grandiflora.* Regresión linela múltiple del potencial hídrico del suelo vs. variables ecoclimáticas escalonadamente seleccionadas, comunidad por comunidad. Por la haz foliar, en las comunidades: Frailejonal-Pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera 60

Tabla 15b *Espeletia grandiflora.* Regresión lineal múltiple del potencial hídrico del suelo vs. variables ecoclimáticas, escalonadamente seleccionadas, comunidad por comunidad. Por el envés foliar, en las comunidades: Frailejonal-pajonal, Páramo-rocoso y Vegetación de Turbera 61

Tabla 16 (a, b) *Pentacalia vaccinioides.* Correlaciones parciales del potencial hídrico del suelo vs. variables ecoclimáticas, (a) por la haz; (b) por el envés, en referencia a las tres comunidades. Las variables ecoclimáticas fueron seleccionadas por presentar las correlaciones más altas 62

Tabla 17 (a, b) *Espeletia grandiflora.* Correlaciones parciales del potencial hídrico del suelo vs. variables ecoclimáticas (a) por la haz; (b) por el envés, en referencia a las tres comunidaes. Las variables ecoclimáticas fueron seleccionadas por presentar las correlaciones más altas. 62

Tabla 18a *Pentacalia vaccinioides* (haz foliar). Regresión lineal simple de Thoj vs radiación global factor ecoclimático seleccionado, paso a paso, por presentar mayor influencia sobre la Thoj para cada una de las tres comunidades 132

Tabla 18b *Pentacalia vaccnioides* (envés foliar). Regresión lineal simple de Thoj vs radiación global, factor ecoclimático seleccionado por presentar mayor influencia sobre la Thoj para cada una de las tres comunidades 133

Tabla 19a *Espeletia grandiflora* (haz foliar). Regresión lineal simple de Thoj vs radiación global factor ecoclimático seleccionado paso a paso por presentar mayor influencia sobre la Thoj para cada una de las tres comunidades 134

Pág.

Tabla 19b *Espeletia grandiflora* (envés foliar). Regresión lineal múltiple de Thoj vs radiación global factor ecoclimático seleccionado paso a paso por presentar mayor influencia sobre la Thoj para cada una de las tres comunidades 135

Tabla 20. Tasas promedio ±ES de la conductancia por la haz (a) y el envés (b) foliar de *Pentacalia vaccinioides* para cada comunidad. Idem: correlaciones parciales, conductancia vs. potencial hídrico del suelo (T_1) y temperatura de la hoja (Thoja), (Véase Tabla 6 a-b); balance de los coeficientes + y - de las correlaciones parciales, conductancia vs. factores ecoclimáticos; balance global de las correlaciones parciales T_1 Thoja y correlaciones parciales de la conductancia vs. factores ecoclimáticos; promedios del potencial hídrico del suelo (y), por comunidad. (Veáse Tabla 3) 138

Tabla 21. Tasas promedio ±ES de la transpiración por la haz (a) y elenvés (b) foliar de *Pentacalia vaccinioides*, para cada comunidad. Idem: correlaciones parciales, transpiración vs. potencial hídrico del suelo (T_1) y temperatura de la hoja (Thoja, véase Tabla 7 a, b); balance de los coeficientes + y - de las correlaciones parciales, de la transpiración vs. factores ecoclimáticos; balance global de las correlaciones parciales mencionadas atrás. Promedios del potencial hídrico del suelo (y) por comunidad, registrados en laTabla 3 y Fig. 47 a,b 139

Tabla 22. Tasas promedio ±ES de la conductancia por la haz (a) y el envés (b) foliar de *Espeletia grandiflora* para cada comunidad. Idem: correlaciones parciales, conductancia vs. potencial hídrico del suelo (T_1) y temperatura de la hoja (Thoja), (Véase Tabla 7 a-b); balance de los coeficientes + y - de las correlaciones parciales, conductancia vs. factores ecoclimáticos; balance global de las correlaciones parciales T_1 Thoja y correlaciones parciales de la conductancia vs. factores ecoclimáticos; promedios del potencial hídrico del suelo (y), por comunidad. (Véase Tabla 3) 148

Tabla 23 a, b. Tasas promedio ±ES de la transpiración por la haz (a) y el envés (b) foliar de *Espeletia grandiflora*, para cada comunidad. Idem: correlaciones parciales, conductancia vs. potencial hídrico del suelo (T_1) y temperatura de la hoja (Thoja, véase Tabla 7 a, b); balance de los coeficientes + y - de las correlaciones parciales, de la conductancia vs. factores ecoclimáticos; balance global de las correlaciones parciales mencionadas atrás. Promedios del potencial hídrico del suelo (y) por comunidad, registrados en la Tabla 3 y Fig. 47 a,b. 149

INDICE ANEXO DE FIGURAS

Pág.

Anexos, Fig. 1. (a-h) P*entacalia vaccinioides*. Marchas de la conductancia, por el envés y la haz vs. variables climáticas, en un día del segundo período de transición, en la comunidad Frailejonal pajonal. 213

Anexos, Fig. 2. (a-h) *Pentacalila vaccinioides*. Marchas de la conductancia, por el envés y la haz vs. variables climáticas, en un día de la primera época seca del año, en la comunidad Frailejonal-pajonal. 214

Anexos, Fig. 3. (a-h) *Pentacalia vaccinioides*. Marcha de la conductancia vs. marchas de la temperatura de la hoja, del ambiente, y de la cubeta, en un día de la primera época de transición, (Marzo 27, 1995), de un día del primer período seco del año (Enero 19, 1995) y de dos días del segundo período de transición (Septiembre 3, 10, 1994). 215

Anexos, Fig. 4. (a-h) *Pentacalia vaccinioides*. Marchas de la conductancia por el envés y por la haz vs. variables climáticas en un día del segundo período seco del año (Agosto 13, 1994), en la comunidad Páramo rocoso. 216

Anexos, Fig. 5. (a-h) *Pentacalia vaccinioides*. Marchas de la conductancia por el envés y por la haz vs. las marchas de la temperatura de la hoja, del ambiente y de la cubeta en la comunidad Páramo-rocoso, en un día del primer período seco (Enero 17, 1995), en otro día del primer período de transición (Marzo 6 de 1995), en un día del segundo período seco (Agosto 13 de 1994) y otro día del segundo período de transición (Septiembre 29, 1994). 217

Anexos, Fig. 6. (a-h) *Pentacalia vaccinioides*. Marchas de la conductancia por el envés y por la haz vs. variables climáticas en un día del primer período seco del año (Enero 17, 1995), en la comunidad Páramo-rocoso.. 218

Anexos, Fig. 7. (a-h) *Pentacalia vaccinioides*. Marchas de la conductancia, por el envés y por la haz vs. variables climáticas en un día (Marzo 6, 1995) del primer período de transición del año, en la comunidad Páramo-rocoso. 219

Pág.

Anexos, Fig. 8. (a-f) *Pentacalia vaccinioides*. Marcha de la conductancia vs. variables climáticas, en un día (Septiembre 8, 1994) del segundo período de transición en la comunidad Vegetación de Turbera.Obsérvese el intempestivo aumento de la velocidad del viento (e,f). 220

Anexos, Fig. 9. (a-f) *Pentacalia vaccinioides*. En un día (Marzo 13, 1995) del primer período de transición en la comunidad Vegetación de Turbera. 221

Anexos, Fig. 10. (a-h) *Pentacalia vaccinioides*. Marcha de la conductancia vs. variables climáticas en un día (Enero 18, 1995) del primer período seco del año en la comunidad Vegetación de Turbera. 222

Anexos, Fig. 11. (a-h) *Pentacalia vaccinioides*. Marcha de la conductancia vs. temperatura de la hoja, del ambiente y de la cubeta, en un día (Marzo 13, 1995) del primer período de transición en la comunidad Vegetación de Turbera. 223

Anexos, Fig. 12. (a-f) *Espeletia grandiflora*. Marcha de la conductancia vs.variables climáticas en un día (Septiembre 3 de 1994), al comenzar el segundo período de transición del año, en la comunidad Frailejonal pajonal. 224

Anexos, Fig. 13. (a-g) *Espeletia grandiflora*. Marcha de la conductancia vs. variables climáticas en un día (Enero 19, 1995) del primer período seco del año, en la comunidad Frailejonal-pajonal. 225

Anexos, Fig. 14. (a-h) *Espeletia grandiflora*. Marcha de la conductancia vs. marchas de la temperatura de la hoja, del ambiente y de la cubeta en días del segundo período de transición (septiembre 3, 10, 1994) (a-b); en un día del primer período seco (Enero 19, 1995), (c-d) y en otro día del primer período de transición del año, (Marzo 27, 1995) (e-f), en la comunidad Frailejonal-pajonal. 226

Anexos, Fig. 15. (a-f). *Espeletia grandiflora*. Marcha de la conductancia vs. variables climáticas en un día (Marzo 27, 1995) del primer período de transición en la comunidad Frailejonal-pajonal. 227

Anexos, Fig. 16. (a-h) *Espeletia grandiflora*. Marcha de la conductancia vs. variables climáticas, en un día (Agosto 13, 1994) del segundo período seco del año, en la comunidad Páramo-rocoso. 228

Anexos, Fig. 17. (a-f) *Espeletia grandiflora*. Marcha de la conductancia vs. variables climáticas en un día (Septiembre 29, 1994) del segundo período de transición del año, en la comunidad Páramo-rocoso. 229

Anexos, Fig. 18. (a-h) *Espeletia grandiflora*. Marchas de la conductancia en un día (Enero 17, 1995) del primer período seco del año, por la haz y el envés, en la comunidad Páramo-rocoso. 230

Pág.

Anexos, Fig. 19. (a-h) *Espeletia grandiflora*. Marcha de la conductancia en un día (Marzo 6, 1995) del primer período de transición, por la haz y el envés, en la comunidad Páramo-rocoso. 231

Anexos, Fig. 20. (a-h) *Espeletia grandiflora*. Marchas de la conductancia y de las temperaturas de lahoja, del ambiente y de la cubeta, por la haz y el envés foliar, en un día del segundo período seco del año, (Agosto 13, 1994), en un día del segundo período de transición (Septiembre 29, 1994), en un día del primer período seco del año (Enero 17, 1995) y en un día del primer período de transición (Marzo 6, 1995) en la comunidad Páramo-rocoso. 232

Anexos, Fig. 21. (a-h) *Espeletia grandiflora*. Marchas de la conductancia, por la haz y el envés vs. variables climáticas, en un día (Enero 18, 1995) del primer período de transición del año en la comunidad Frailejonal-pajonal. 233

Anexos, Fig. 22. (a-f) *Espeletia grandiflora*. Marchas de la conductancia vs. marchas de las variables climáticas en un día (Marzo 13, 1995) del primer período de transición en la comunidad Vegetación de Turbera. 234

Anexos, Fig. 23. (a-f) *Espeletia grandiflora*. Marcha de la conductancia vs.marchas de la temperatura de la hoja, del ambiente y de la cubeta, por la haz y el envés, en días de la segunda época de transición (Septiembre 22, 1994), del primer período seco (Enero 18, 1995) y del primer período de transición (Marzo 13, 1995) en la comunidad Vegetación de Turbera. 235

Anexos, Fig. 24 (a-h) *Espeletia grandiflora*. Marcha de la conductancia, por la haz y el envés foliar vs. marchas de las variables climáticas en un día (Septiembre 10, 1994) del segundo período de transición del año, en la comunidad Frailejonal-pajonal. 236

Anexos, Fig. 25 *Espeletia grandiflora* (a) y *Pentacalia vaccinioides* (b); variación de los promedios de la radiación global por especie (haz y envés foliar) y por meses de diferentes épocas del año. 237

Anexos, Fig. 26 *Espeletia grandiflora* (a) y *Pentacalia vaccinioides* (b); variación de los promedios de la radiación incidente por especie (haz y envés foliar) por meses de diferentes épocas del año. 238

Anexos, Fig. 27 *Espeletia grandiflora* (a) y *Pentacalia vaccinioides* (b); variación de los promedios de la temperatura del suelo por especie (haz y envés foliar) y por meses de diferentes épocas del año. 239

Anexos, Fig. 28 *Espeletia grandiflora* (a) y *Pentacalia vaccinioides* (b); variación de los promedios de la temperatura de la hoja por especie (haz y envés foliar) y por meses de diferentes ápocas del año. 240

Pág.

Anexos, Fig. 29 *Espeletia grandiflora* (a) y *Pentacalia vaccinioides* (b); variación de los promedios de la velocidad del viento por especie (haz y envés foliar) y por meses de diferentes épocas del año. 241

Anexos, Fig. 30 *Espeletia grandiflora* (a) y *Pentacalia vaccinioides* (b); variación de los promedios de la temperatura ambiente por especie (haz y envés foliar) y por meses de diferentes épocas del año. 242

Anexos, Fig. 31 *Espeletia grandiflora* (a) y *Pentacalia vaccinioides* (b); variación de los promedios de la humedad relativa por especies (haz y envés foliar) y por meses de diferentes épocas del año. 243

INDICE ANEXO DE TABLAS

Pág.

Tabla 1. Correlaciones simples (Pearson) Frailejonal pajonal Pentacalia vaccinioides 245

Tabla 2. Correlaciones simples (Pearson) Frailejonal pajonal Pentacalia vaccinioides envés 246

Tabla 3. Correlaciones simples (Pearson) páramo-rocoso pentacalia vaccinioides haz 247

Tabla 4. Correlación simple (Pearson) páramo-rocoso pentacalia vaccinioides envés 248

Tabla 5. Correlación simple (Pearson) turbera pentacalia vaccinioides haz 249

Tabla 6. Correlación simple (Pearson) turbera pentacalia vaccinioides envés 250

Tabla 7. Correlación simple (Pearson) frailejonal pajonal espeletia grandiflora haz 251

Tabla 8. Correlación simple (Pearson) frailejonal pajonal espeletia grandiflora envés 252

Tabla 9. Correlación simple (Pearson) páramo-rocoso espeletia grandiflora haz 253

Tabla 10. Correlación simple (Pearson) páramo-rocoso espeletia grandiflora envés 254

Tabla 11. Correlación simple (Pearson) turbera espeletia grandiflora haz 255

Tabla 12. Correlación simple (Pearson) turbera espeletia espeletia grandiflora envés 256

Tabla 13a. Correlaciones parciales de la COND vs. conjunto total de factores ambientales. Variables control: HFJI, HCUB y TCUB 257

Pág.

Tabla 13b. Correlaciones parciales de la COND vs. conjunto total de factores ambientales. y transpiración. Variables control: HFJI, HCUB y TCUB. 257

Tabla 14a. Correlaciones parciales de la TRA vs. conjunto total de factores ambientales y conductancia. Variables control: HFJI, HCUB y TCUB. 257

Tabla 14b. Correlaciones parciales de la TRA vs. conjunto total de factores ambientales y conductancia. Variables control: HFJI, HCUB y TCUB. 258

Tabla 15a. Correlaciones parciales de la COND vs. conjunto total de factores ambientales y transpiración. Variables control: HFJI, HCUB y TCUB. 258

Tabla 15b. Correlaciones parciales de la COND vs. conjunto total de factores ambientales y transpiración. Variables control: HFJI, HCUB y TCUB. 258

Tabla 16a. Correlaciones parciales de la TRA vs. conjunto total de factores ambientales y conductancia. Variables control: HFJI, HCUB y TCUB. 259

Tabla 16b. Correlaciones parciales de la TRA vs. conjunto total de factores ambientales y conductancia. Variables control: HFJI, HCUB y TCUB. 259

Tabla 17a. Pentacalia vaccinioides. Correlaciones parciales de la temperatura de la hoja por la haz vs. factores climáticos. Variables control: HFJI, HCUB y TCUB. 259

Tabla 17b. Pentacalia vaccinioides. Correlaciones parciales de la temperatura de la hoja por el envés vs. factores climáticos. Variables control: HFJI, HCUB y TCUB 260

Tabla 18a. Espeletia grandiflora. Correlaciones parciales de la temperatura de la hoja por la haz vs. factores climáticos. Variables control: HFJI, HCUB y TCUB 260

Tabla 18b. Espeletia grandiflora. Correlaciones parciales de la temperatura de la hoja por el envés vs. factores climáticos. Variables control: HFJI, HCUB y TCUB 260

PUBLICACIONES DE LA ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FISICAS Y NATURALES

COLECCION JORGE ALVAREZ LLERAS

Volumen 1 - **Mora-Osejo, L.E.** 1987. Estudios morfológicos, autoecológicos y sistemáticos en Angiospermas. 1/16. 196 pp, 75 figs.

Volumen 2 - **Murillo, M.T. & M.A. Harker.** 1990. Helechos y plantas afines de Colombia. 1/16. 326 pp, 145 figs.

Volumen 3 - **Lozano-Contreras, G.** 1994. Las Magnoliaceae del Neotrópico 1/16, 148 pp, 46 figs.

Volumen 4 - **Eslava Ramírez, J.A.** 1994. Aspectos relacionados con la erupción del volcán Nevado del Ruiz. 1/16, 174 pp, 46 figs.

Volumen 5 - **Rocha de Campos, M.** 1994. Diversidad en Colombia de los cangrejos del género *Neostrengeria*. 1/16 iv + 144 pp, 47 figs.

Volumen 6 - **Mora-Osejo, L. E. & H. Sturm.** 1994. Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino, cordillera Oriental de Colombia. Tomos 1 y 2, 1/16, 716 pp, 190 figs.

Volumen 7 - **Díaz, J.M., J. Garzón-Ferreira & S. Zea.** 1995. Los arrecifes coralinos de la isla de San Andrés, Colombia, estado actual y perspectivas para su conservación. 1/16, 152 pp, 15 figs, 14 tablas, 9 fotografías..

Volumen 8 - **Eslava Ramirez, J.A.** 1995. Régimen de la presión atmosférica en Colombia. 1/16, 152 pp, 94 figs, 59 tablas.

Volumen 9 - **Donato, J.Ch., L. E. González & C. L. Rodríguez.** 1996. Ecología de dos sistemas acuáticos de páramo. 1/16, 168 pp, 53 figs, 14 tablas, 9 fotografías.

Volumen 10 - **Andrade-C. M., G. Amat & F. Fernández.** (eds.) 1996. Insectos de Colombia - Estudios escogidos. 1/16, 544 pp, 145 figs, tablas y mapas.

Volumen 11 - **González, F.** 1998. Inventario preliminar de gases de efecto invernadero en Colombia, 1990, Fuentes y sumideros. 1/16, xiv + 174 pp, 108 figs, tablas y gráficas.

Volumen 12 - **Díaz-Piedrahita, S. & J. Cuatrecasas.** 1999. Asteráceas de la flora de Colombia, Senecioneae I, géneros *Dendrophorbium* y *Pentacalia*. 1/16, 392 pp, 110 figs, 24 mapas.

Volumen 13 - **Amat, G., M. C. Andrade, M. G. & F. Fernández** (eds.) 1999. Insectos de Colombia. 1/16, 438 pp. + tablas, figuras y mapas.

Volumen 14 - **Rodríguez, H. & F. González.** Opciones para la reducción de emisiones de gases de efecto invernadero (GEI) en Colombia. 1/16 (262 pp.).

Volumen 15 - **Rodríguez, H. & González, F.** 2000. Portafolio colombiano de proyectos para el MDL –sector en energía–. 1/16 (164 pp.).

Volumen 16 - **Espinosa, Baquero A.** 2000. Erupciones históricas de los volcanes colombianos (en prensa).

Volumen 17 - **Mora Osejo, L. E.** 2001. Contribuciones al estudio comparativo de la conductancia y de la transpiración foliar de especies de plantas del páramo. 1/16. xii + 282.

COLECCION ENRIQUE PEREZ ARBELAEZ

Volumen 1 - Memorias del seminario en conmemoración del centenario de Erwin Schrödinger. 1987, 1/16, 221 pp.

Volumen 2 - **Díaz-Piedrahita, S. & A. Lourteig.** 1989. Génesis de una flora. 1/16, vii. + 362 pp, 35 figs.

Volumen 3 - **Cubillos, G., F.M. Poveda & J.L. Villaveces.** 1989. Historia epistemológica de la Química. 1/16, 128 pp.

Volumen 4 - **Hernández de Alba, G. & A. Espinosa.** 1991. Tratados de minería y estudios geológicos de la época colonial, 1616-1803, 1/16 xii + 92 pp, 1 fig.

Volumen 5 - **Díaz-Piedrahita, S.** (ed.) 1991. José Triana, su vida, su obra y su época. 1/16, viii + 188 pp, 73 figs.

Volumen 6 - **Díaz-Piedrahita, S.** 1991. La Botánica en Colombia, hechos notables en su desarrollo. 1/16, x + 126 pp. 30 figs, (reimpreso 1997).

Volumen 7 - **Mantilla, L.C. & S. Díaz-Piedrahita.** 1992. Fray Diego García, su vida y su obra científica en la Expedición Botánica. 1/16, xv + 284, 14 figs. (reimpreso 1995).

Volumen 8 - **Arias de Greiff, J.** 1993. Historia de la Astronomía en Colombia. 1/16, 200 pp, 32 figs.

Volumen 9 - **Lértora Mendoza, C.** 1995. Fuentes para el estudio de las ciencias exactas en Colombia. 1/16, 316 pp.

Volumen 10 - **Gauss, C. F.** 1995. Disquisitiones Arithmeticae. Traductores: H. Barrantes, M. Josephy & A. Ruiz Zúñiga. 1/16, 540 pp.

Volumen 11 - **Murillo Quinche, L.M.** 1997. Obra selecta. 1/16, x + 188 pp, 29 figs, 4 mapas.

Volumen 12 - **Romero Beltrán, A.** 1997. La investigación de las dolencias infecciosas en la historia. 1/16, xiv + 540 pp.

Volumen 13 - **Barrantes, H. & A. Ruiz.** 1998. La historia del Comité Interamericano de Educación Matemática. 1/16, x + 198 pp. (español e inglés). Edición electrónica paralela.

Volumen 14 - **Díaz-Piedrahita, S.** 2000. Matís y los dos Mutis, 1/16, x 346 pp, 41 figs.

COLECCION JULIO CARRIZOSA VALENZUELA

Volumen 1 - **Castillo, G.** 1992. Física Cuántica, teoría y aplicaciones. Tomo I, 1/16, xxxii + 410, 77 figs.

Volumen 2 - **Bernal de Ramírez, I.** 1993. Análisis de alimentos. 1/16, xviii + 314 pp, 28 figs. (reimpreso 1998).

Volumen 3 - **Castillo, G.** 1994. Física Cuántica, teoría y aplicaciones. Tomo II. 1/16, xx + 406 pp., 49 figs.

Volumen 4 - **Cáceres, D.** (ed.). 1995. Creando ciencia crean docencia. 1/16, 140 pp, 38 figs.

Volumen 5 - **Romero, C.M. & L.H. Blanco.** 1996. Tópicos de Química Básica. 1/16, 240 pp, 56 figs.

Volumen 6 - **Peña, G. & M. Pinto.** 1996. Mamíferos más comunes en sitios precerámicos de la sabana de Bogotá. 1/16, 98 pp, 1 mapa, 6 dibujos a color, 18 láminas y 48 gráficos.

Volumen 7 - **López, C.** 1998. Mecánica Newtoniana. 1/16, 280 pp, 69 figs.

Volumen 8 - **Varela, J. de D.** 2000. Principios de Cristalografía. En prensa.

COLECCION MEMORIAS

Volumen 1 - (1994) Memorias del Seminario Nacional "El quehacer teórico y las perspectivas holista y reduccionista. 1/16, viii + 184 pp.

Volumen 2 - (1994) Memorias del Seminario Konrad Lorenz sobre Etología. 1/16, iv + 38 pp.

Volumen 3 - (1995) Memorias del Seminario-taller sobre Alta Montaña Colombiana. 1/16, 116 pp.

Volumen 4 - (1996) Memorias del Primer Congreso Nacional de Neurocomputación. 1/16, xiv + 184 pp.

Volumen 5 - (1996) Memorias del Primer Congreso Nacional de sobre Cambio Climático. 1/16, 138 pp, 9 figs.

Volumen 6 - (1996) Memorias del Coloquio "Ciencia, tecnología y cultura". 1/16, xii + 198 pp.

Volumen 7 - (1996) Memorias de la III Escuela de verano en Geometría Diferencial, ecuaciones diferenciales parciales y análisis numérico. 1/16, xiv + 174 pp.

Volumen 8 - (1996) Memorias del Seminario de Ciencia Teórica. 1/16, xv + 170 pp.

Volumen 9 - (1997) Memorias del Seminario en conmemoración de los 440 años del nacimiento de René Descartes. 1/16, xii + 174 pp.

EDICIONES ESPECIALES

- Francisco José de Caldas, su vida, su personalidad, su obra y el descubrimiento de la hipsometría. 1958. 1/16 refilado. 94 pp.

- Alexander von Humboldt en Colombia. Extractos de sus diarios. 1982. Arias de Greiff, J. (ed.). 1/8 refilado. 286 pp., 20 figs.

- Status and problems of Science in Latin America and the Caribbeean. 1990. Guardiola, M.L., J.L. Villaveces & G. Violini (eds.). 1/16, 542 pp.

- Science in Latin America and the Caribbean ad its role in regional development. 1992. Hamende, A., M.H. Hassan, J.L. Villaveces & G. Violini (eds.) 1/16, 2 vols. 824 pp.

- El cambio global, ciencia para entender el mañana. 1998. Lozano, J. (ed.), carta, 322 pp. Figs., mapas y gráficos.

- Tradición Académica. Diccionario Biográfico y Bibliográfico de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 1/16, x + 434 pp.

Las anteriores publicaciones pueden ser solicitadas directamente a la Academia,
Apartado **44763**, Santafé de Bogotá, D.C., Fax (571)2443186 Tel. (571) 3414805
Trans. 27 No. 39A - 63/67 – E.Mail: accefyn@org.co
Se ofrecen en venta o mediante intercambio por publicaciones similares.
Mayor información a través de Internet: URL: http://www.accefyn.org.co

Este libro se terminó de imprimir
en el mes de febrero del año 2001
en los talleres gráficos de
Editora Guadalupe Ltda.
Bogotá, D.C., Colombia