

# AISLAMIENTO TÉRMICO DEL MANTO DE HOJAS DE ESPELETIINAE DE COLOMBIA DE BIOFORMA CAULIRROSULAR

por

M. A. Murcia R<sup>1</sup> & L. E. Mora O.<sup>2</sup>

## Resumen

**Murcia, M.A. & L.E. Mora:** Aislamiento térmico del manto de hojas de Espeletiinae de Colombia de bioforma caulirrosular. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **27** (105): 535-552, 2003. ISSN 0370-3908.

El comportamiento térmico poblacional del manto de hojas jóvenes (**MHJ**), que rodea el ápice caulinar de *Espeletia grandiflora* Mutis ex Humb. & Bonpl., *E. incana* Cuatrec. y *E. hartwegiana* Cuatrec., se aparta significativamente de la curva térmica del aire. Las diferencias térmicas aumentan con la altura de localidades de las cordilleras Oriental y Central de Colombia, situadas entre 3300 y 4300 msnm. Las temperaturas nocturnas medias del **MHJ** se relacionaron inversamente con la altitud y directamente con la humedad relativa. La bioforma característica de las *Espeletiinae* induce el sobrecalentamiento y el aislamiento térmico del **MHJ** a las bajas temperaturas nocturnas, debido a la configuración de un gradiente térmico interno altamente diferencial sostenido por el comportamiento térmico del suelo.

**Palabras clave:** Aislamiento térmico, manto de hojas jóvenes, sobrecalentamiento, bioforma, caulirrosular, Espeletiinae, evasión.

## Abstract

The temperature oscillations of the young leaves mantle (**YLM**) that covers the apical meristem of the following *Espeletia* species: *Espeletia grandiflora* Mutis ex Humb. & Bonpl., *E. Incana* Cuatrec. y *E. hartwegiana* Cuatrec., was compared with that of the atmosphere of seven different places located between 3300 and 4300 meters elevation in the Colombian Oriental and Central Cordilleras, where the mentioned species grow. The thermal behavior of young leaves mantle varied significantly according to the altitude, but it was always different from that of the air. The **YLM** night mean temperatures were inversely related to the altitude, but directly to that of the relative humidity. It was shown that the *Espeletiinae* growthform induces overheating, while the low tem-

<sup>1</sup> Corporación Manaba. A.A. 21144, Bogotá.

<sup>2</sup> Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. A.A. 44763, Bogotá. Profesor Honorario Emérito. Universidad Nacional de Colombia.

peratures of *YLM*, produces isolation. All this happens due to the origination of a high differential inner thermal gradient, supported by the soil thermal behavior.

**Key words:** Thermal isolation, young leaves bank, overheating, life form, big rosette, Espeletiinae, avoidance.

## Introducción

El manto de hojas jóvenes de *Espeletia timotensis* y *E. spicata* de los páramos venezolanos evita el congelamiento del meristema caulinar apical en presencia de temperaturas ambientales inferiores a cero (Rada *et al.*, 1985). Esto mismo sucede en Ericáceas alpinas de acuerdo con los registros de Sakai & Larcher (1987). Dicha protección se logra mediante el consumo de la energía necesaria para disminuir crioscópicamente la solidificación del agua intracelular con metabolitos. El sobreenfriamiento alcanza el límite en el cual las células pueden resultar lesionadas (Levitt, 1972, 1980). Las yemas apicales están cubiertas por un manto de hojas jóvenes dispuestas a manera de cobertores que se arquean nictinásticamente en la noche (Monasterio, 1986), con lo cual se reduce la conducción del calor y la convección de una hoja a la siguiente (Smith, 1979; Rada *et al.*, 1985). En este estudio se propone que el manto de hojas jóvenes de individuos de *Espeletia grandiflora*, *E. incana* y *E. hartwegiana* de los Andes colombianos centrales cumple la misma función protectora a las bajas temperaturas que de otra manera afectarían el meristema caulinar apical. Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre en las *Espeletiinae* venezolanas, no habría consumo de energía, según se infiere de la diferencia estadística de los modelos de los comportamientos térmicos diarios del aire y del manto de hojas jóvenes (MHJ).

## Materiales y métodos

Se estudiaron individuos de *Espeletia spp.* (Asteraceae) entre 3.300 y 4.300 msnm, en las cordilleras Oriental y Central de Colombia (Tabla 1).

Monserate comprende la hacienda ganadera Santa Bárbara y el páramo El Granizo colindante. En este último se halla instalada la estación climática "Central" del proyecto "Estudios ecológicos del páramo y del bosque alto-andino", rodeada de poblaciones propias de la comunidad "Páramo rocoso", según ha sido descrito por Mora-Osejo (1994). La localidad Paila, se encuentra en el Parque Nacional Natural Chingaza, situado a 90 Km al E de Bogotá. El Páramo de Ocetá se encuentra entre Monguí y Mongua (Boyacá, plancha 172-III-D), cubre 6676.94 ha. Es parte de un gran complejo paramuno a lo largo de la Cordillera. Otra localidad donde se efectuaron registros fue el Nevado del Tolima que abarca la cuenca del Combeima, plancha 225-IV-C. Finalmente, el Nevado del Cisne queda al NE del río Claro y arriba del camino a Santa Rosa en una planicie de arenales que se desprende del cerro Morro Negro, plancha 225-II-C, departamento del Tolima.

*Espeletia grandiflora* hace parte del Frailejonal-pajonal, vegetación típica de páramo; *E. incana*, del Frailejonal-chuscal con *Chusquea tessellata* y *Calamagrostis efusa*, en sitios ligeramente inclinados y pantanosos; y *E. hartwegiana*, de la *Psamophytia* con *Calamagrostis spp.* que forma parches en arenales (Del Llano, 1990; Rangel & Sturm, 1994).

Se eligieron al azar once (11) individuos adultos de diferente talla en cada lugar. En la base del manto de hojas jóvenes (MHJ) se introdujo un termopar tipo K (NiCr-NiAl) con punto de soldadura y se sujetó firmemente alrededor de la base de una de las hojas adultas de cada individuo para evitar que el viento lo pudiera desprender.

Tabla 1. Especies de *Espeletia* y localidades estudiadas

Especie	Altitud (msnm)	N	W	Lugar	Cordillera
<i>Espeletia grandiflora</i> Mutis ex Humb. & Bonpl.	3300	4°45'	74°	Monserate	Oriental
	3370	4°31'30.24"	73°46'41.04"	La Paila	
	3400	4°31'37.37"	73°46'49.14"		
<i>Espeletia incana</i> Cuatrec.	3750	5°42'10.02"	72°48'40.57"	Ocetá	
<i>Espeletia hartwegiana</i> var. <i>centroandina</i> Cuatrec.	3870	4°38'59.63"	75°21'25.62"	Nevado del Tolima	Central
	4200	4°39'23.12"	75°21'03.75"		
	4300	4°50'37.04"	75°21'06.29"	Nevado del Cisne	

Las medidas térmicas se tomaron cada hora durante ciclos de veinticuatro horas, del individuo uno al once, con un termómetro digital LCD Thandar TH302 sensible entre -40.0 y 199.9 °C. A la vez se registraron la temperatura (°C) y humedad relativa (HR) del aire circundante a cada uno de los individuos con un higrómetro digital Testoterm sensible entre -199.9 y 199.9 °C, que también fue empleado para medir la temperatura del suelo, a 10 cm de profundidad cerca del individuo de talla intermedia denominado patrón (Murcia, 2001). Las dimensiones morfométricas generales de las poblaciones fueron: la longitud total (talla), que resulta de sumar el caule y la roseta; cobertura (proyección de la extensión de las hojas adultas de la roseta); perímetro basal de la roseta (cuello) y de la necromasa en pie; largo, ancho y área de tres hojas adultas por individuo.

Los comportamientos térmico poblacional del manto de hojas jóvenes (MHJ) de las especies de *Espeletia* y del aire se establecieron con base en la ecuación de regresión polinómica que mejor se ajustó a la marcha diaria de las temperaturas en función del intervalo de tiempo considerado [0:00-24:00] horas (Figura 1). Las ecuaciones se anotan en los rótulos de las figuras. Los valores registrados y estimados están representados con marcadores y líneas continuas. El cálculo y la comparación de los estadísticos de prueba para los respectivos betas [ $t_j$ ] e interceptos [ $t_0$ ] se realizaron de acuerdo con Montgomery (1991) y Zar (1999), a través de la aplicación del programa estadístico SAS (1996), para establecer si el comportamiento térmico del MHJ difería significativamente del ambiente (Tabla 1). El "efecto" de la altitud sobre las temperaturas medias del MHJ, del aire, y de la humedad relativa (HR), en tres espacios de tiempo: ciclo diario (24 horas), período diurno (6:00 - 17:59) y nocturno (18:00 - 5:59), se examinó mediante análisis de varianza multivariado (GLM). El agrupamiento de las temperaturas y las HR medias, en subconjuntos homogéneos, a lo largo de la

franja altitudinal, se llevó a cabo según la prueba de comparación múltiple de Tukey (HSD). El contraste de las temperaturas medias del MHJ y el aire ( $t$  de Students), según los espacios de tiempo considerados, se tuvo en cuenta para determinar si el compartimiento estructural del manto de hojas puede atenuar el estrés térmico ocasionado por las temperaturas altas y bajas del ambiente. Los análisis de correlación (Pearson) fueron realizados para determinar la asociación entre las variables ambientales estudiadas, la morfometría general de las poblaciones de *Espeletia*, el comportamiento térmico y las temperaturas medias del MHJ.

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X^2 + \beta_3 X^3 + \beta_4 X^4 + \dots + \beta_{n-1} X^{n-1} + e_{ij}$$

Figura 1. Modelo de regresión polinómico empleado para explicar y comparar el comportamiento térmico del MHJ y del aire (Montgomery, 1991; Zar, 1999).

## Resultados

### Monserate: 3300 m.

La marcha diaria de las temperaturas del manto de hojas jóvenes (MHJ) y del aire contiguo a cada uno de los once individuos adultos de *Espeletia grandiflora* se ajustó a un modelo polinómico de cuarto grado con coeficientes de determinación ( $R^2$ ,  $p < 0.001$ ) superiores al 80.0% (Figura 2).

Las temperaturas más extremas del MHJ se registraron en el individuo 1 (Tabla 2): la más baja a las 6:00, 2.6°C, con 94.8% de HR, estando el aire a 7.0°C; y la más alta a las 11:40, 24.8°C, con HR del 43.1% y el aire a 23.5°C. La mayor diferencia térmica entre el MHJ de este individuo y el ambiente fue de -6.0°C a las 7:30, con el aire a 11.5°C y 52.9 % de HR. En el 3 se detectó el máximo descenso térmico del MHJ a las 7:50, con 6.3°C menos que los

Tabla 2. Morfometría de *Espeletia grandiflora* Mutis ex Humb. & Bonpl., Monserate 3300 m.

INDIVIDUO	LONGITUD			COBERTURA cm <sup>2</sup>	PERÍMETRO		HOJA		
	TOTAL	CAULE	ROSETA		CUELLO	NECROMASA	LARGO	ANCHO	ÁREA
1	191	145	46	7389.8	48	145	37.3	7.5	186.5
2	131	87	44	5808.8	58	190	42.3	7.2	203
3	121	76	45	6503.9	58	164	35.1	8.8	205.9
4	137	83	54	8992	48	218	44.1	7.7	226.4
5	193	148	45	5153	43	128	41.5	6.9	190.9
6	196	156	40	4071.5	46	164	39.6	6.9	182.2
7	114	84	30	3631.7	34	119	37	4.9	120.9
8	108	66	42	5281	48	143	42.7	8.9	253.4
9	89	46	43	4417.9	46	172	41.3	6.1	168
10	132	91	41	5808.8	54	156	39.5	5.5	144.8
11	170	126	44	5281	48	137	43.4	8.6	248.8

11.5°C del aire, ante un 48.4% de HR. Mientras, el 4 con las mayores dimensiones de roseta, cobertura, necromasa y longitud de hoja, mostró el mayor grado de calentamiento interno 7.6°C a las 13:37, con HR de 46.7%.

El manto de hojas de tres de los once individuos mostró diferencias de amplitud térmica momentáneas con respecto al comportamiento térmico general. Estos individuos presentaron las temperaturas más bajas (2.6°C - 3.0°C) y más altas (25.1°C - 24.8°C). Sin embargo, entre las 22:00 y las 3:00 del día siguiente (Figura 2) la población mantuvo equilibrio térmico con el ambiente.

El individuo No. 1 presentó la temperatura media menor del MHJ (10.79°C) y el No. 6, de tamaño mayor, la más alta (12.29°C). Durante el ciclo diario, la temperatura media del MHJ (11.85°C) difirió de modo significativo con respecto al ambiente (11.11°C), con HR de 79.34 %;  $t$  ( $p < 0.05$ ,  $n = 412$ ). En tanto, el promedio nocturno del MHJ (8.45°C) fue más significativo y superior al ambiente (7.66°C), con HR de 93.16 %;  $t$  ( $p < 0.001$ ,  $n = 197$ ). De esta forma, se establece que el MHJ tiene la propiedad de sobrecalentarse al medio día y retener la energía térmica interna suficiente para atenuar las bajas temperaturas nocturnas y configurar así un mecanismo de aislamiento térmico efectivo (Figura 2).

Según la prueba de Tukey, el individuo No. 4, de mayor cobertura, mostró las menores temperaturas diurnas y nocturnas del suelo (10.41; 9.99°C), mientras el No. 9, de menor porte y talla, las mayores (11.04; 10.9°C); ( $p < 0.001$ ,  $n = 11$ ). Las coberturas de los individuos se correlacionaron inversamente con las temperaturas medias nocturnas del suelo ( $r = -0.727$ ,  $p = 0.011$ ,  $n = 11$ ), lo cual concuerda con las relaciones negativas establecidas por **Baver et al**, (1974), entre las propiedades térmicas de los suelos versus la cobertura vegetal y la cantidad de humus existente en el suelo a diferentes profundidades.

Si bien no existe una relación estrecha entre las temperaturas del MHJ y la morfometría, se encontró una relación altamente significativa entre el suelo y el MHJ ( $r = 0.441$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 412$ ); esto indica que los individuos con las mayores coberturas, que crecen en suelos con altos contenidos de materia orgánica de la región de Monserrate, tienden a incrementar aun más la temperatura interna del MHJ debido al aumento del área de intercepción y a la estabilidad térmica del suelo (10.48 +/- 0.5137°C). Así, en la noche se configura un gradiente térmico diferencial entre el suelo (10.48°C), el MHJ (8.45°C) y el ambiente (7.66°C) que explica el comportamiento y la capacidad de aislamiento del MHJ. Asimismo, este mecanismo de evasión térmico pasivo está relacionado

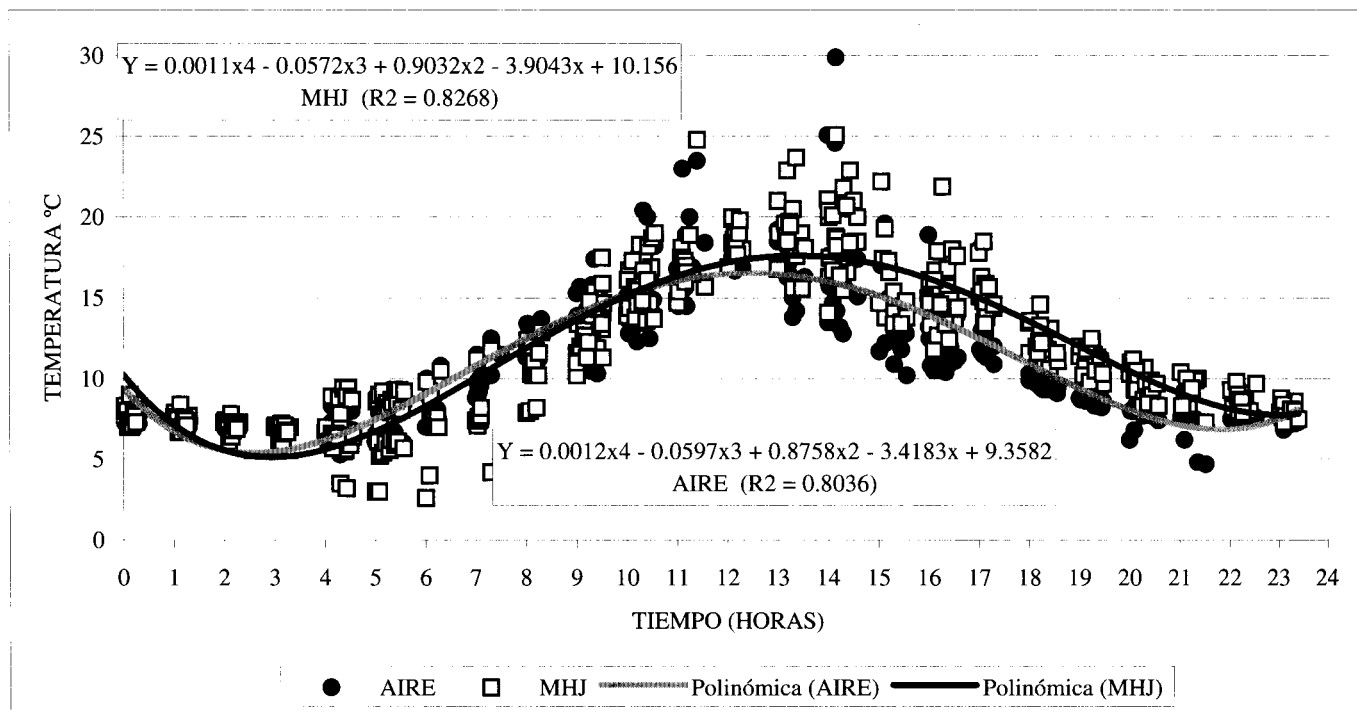


Figura 2. Comparación del comportamiento térmico poblacional del manto de hojas jóvenes (MHJ) de *Espeletia grandiflora* y del aire. Hacienda Santa Bárbara, 3300 m. Región de Monserrate. Abril 8 y 9 de 1995.

con la productividad primaria neta (PPN) de *Espeletia grandiflora* debido a que las poblaciones que crecen en suelos ricos en materia orgánica tienen una PPN mayor (Hernández & Murcia, 1992; Murcia, 2001).

#### La Paila: 3370 m.

Los patrones de comportamiento térmico del manto de hojas de *Espeletia grandiflora* versus los del ambiente en el PNN Chingaza, fueron los que en menor grado coincidieron, en razón de la mayor dispersión de los registros al medio día. Esto puede haber ocurrido porque las tem-

peraturas se midieron en época de lluvias intermitentes y escasas, cuando el clima es más inestable (Figura 3).

Las temperaturas puntuales más extremas del MHJ se obtuvieron en los individuos No. 2 y No. 9 (Tabla 4). El primero mostró la más alta (21.3°C), a las 12:02, con 13.4°C aire y HR de 60%. El segundo, de menor tamaño, la más baja (6.5°C), a las 6:16, aire de 6.7°C y 100% de HR. En tanto, el individuo No. 11, de mayor talla, tuvo la menor temperatura media (9.53°C) y el No. 9, la máxima (10.64°C). Las temperaturas medias del MHJ, de los períodos nocturno (8.72°C) y ciclo diario (10.23°C), fueron notablemente

**Tabla 3.** Cálculo de los estadísticos de comparación (t de Student) de las temperaturas medias del MHJ y del aire; su diferencia (delta) y la probabilidad,  $P(T \leq t)$  dos colas, por períodos de tiempo, según la altura y la HR% media.

SITIO-ESPECIE-ALTITUD	PERÍODO	N	T°C MEDIA			HR (%)	t	Prob >  T
			MHJ	AIRE	DELTA			
Monserrate <i>E. grandiflora</i> 3300	Ciclo Diario	412	11.85	11.11	0.75	79.77	2.42	0.016
	Diurno	215	14.97	14.27	0.70	67.50	1.92	0.055
	Nocturno	197	8.45	7.66	0.79	93.16	-4.68	3.922E-06
La Paila <i>E. grandiflora</i> 3370	Ciclo Diario	298	10.14	9.00	1.15	91.44	6.08	2.097E-09
	Diurno	142	11.56	10.13	1.43	85.21	4.70	4.045E-06
	Nocturno	132	8.72	7.71	1.01	98.20	11.56	2.781E-25
La Paila <i>E. grandiflora</i> 3400	Ciclo Diario	264	10.05	8.94	1.10	92.71	6.29	6.679E-10
	Diurno	132	11.44	10.19	1.25	87.38	5.10	6.324E-07
	Nocturno	132	8.65	7.70	0.95	98.05	9.69	3.552E-19
Ocetá <i>E. incana</i> 3750	Ciclo Diario	264	8.28	6.81	1.47	71.05	3.62	0.00031
	Diurno	132	11.40	10.03	1.38	59.08	2.51	0.01235
	Nocturno	132	5.16	3.60	1.56	83.06	6.73	1.035E-10
Nevado del Tolima <i>E. hartwegiana</i> 3870	Ciclo Diario	297	5.57	4.64	0.93	74.65	2.45	0.01427
	Diurno	165	8.10	7.22	0.88	71.23	1.77	0.07609
	Nocturno	132	2.42	1.42	1.00	78.93	3.75	0.00021
Nevado del Tolima <i>E. hartwegiana</i> 4200	Ciclo Diario	311	9.42	4.61	4.81	80.11	11.08	3.429E-26
	Diurno	167	12.87	7.44	5.44	71.55	10.07	5.076E-21
	Nocturno	144	5.41	1.34	4.07	90.13	10.92	1.832E-23
Nevado del Cisne <i>E. hartwegiana</i> 4300	Ciclo Diario	264	7.42	4.17	3.25	73.43	7.98	9.183E-15
	Diurno	132	10.37	7.07	3.31	62.09	5.55	6.776E-08
	Nocturno	132	4.48	1.28	3.20	84.78	14.02	1.031E-33

superiores a los registros respectivos del ambiente (7.74°C y 9.06°C;  $p < 0.001$ ). Estas diferencias fueron más notorias con respecto a las observadas en Monserrate, en particular durante el ciclo diurno, lo cual corrobora la capacidad de sobrecalentamiento y evasión del **MHJ**.

Los individuos con las rosetas de mayor tamaño presentaron menor diferencia entre las temperaturas medias correspondientes al período diurno y nocturno. Entre mayor sea la longitud y el perímetro basal de la roseta, menores son las diferencias térmicas del **MHJ** ( $r =$

-0.613 y -0.694,  $p < 0.05$ ). También se encontró que entre mayores sean los perímetros basales, menores serán las temperaturas medias diurnas del **MHJ** ( $r = -0.677$ ,  $p < 0.05$ ). Por consiguiente, se puede concluir que el tamaño de la roseta está directamente relacionado con la capacidad de protección a la insolación del **MHJ**. Los individuos con las rosetas más grandes pueden atenuar más fácilmente el incremento térmico del **MHJ** debido a la mayor capacidad de almacenamiento hídrico; lo cual, a su vez implica un aumento del calor específico de la roseta por unidad de masa.

Tabla 4. Morfometría de *Espeletia grandiflora*. La Paila, 3370 m

INDIVIDUO	LONGITUD			COBERTURA cm <sup>2</sup>	PERÍMETRO CUELLO
	TOTAL	CAULE	ROSETA		
1	127	84.0	43	4901.7	40.5
2	186	146.5	39.5	4778.4	34.5
3	158	114.0	44	6082.1	49.5
4	158	119.0	39	4359.2	34.0
5	171	115.0	56	8332.3	55.2
6	142	108.0	34	4778.4	39.0
7	104	62.0	42	5674.5	43.5
8	60	20.0	40	3473.2	38.8
9	32	7.5	24.5	498.8	1.8
10	220	173.0	47	7543.0	54.5
11	225	180.0	45	7238.2	45.5

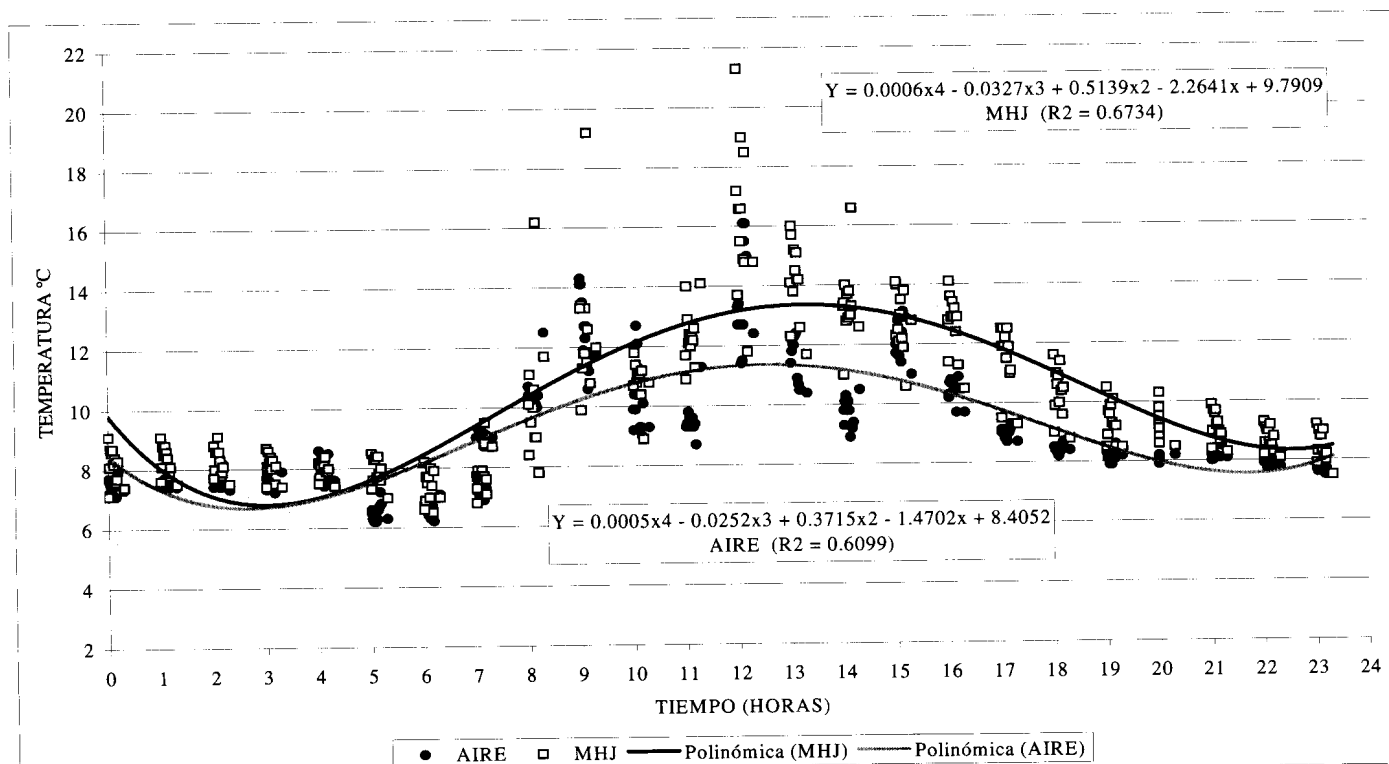


Figura 3. Comparación del comportamiento térmico poblacional del manto de hojas jóvenes (MHJ) de *Espeletia grandiflora* y del aire. PNN Chingaza. La Paila, 3370 m. Enero 10-11 de 1997.

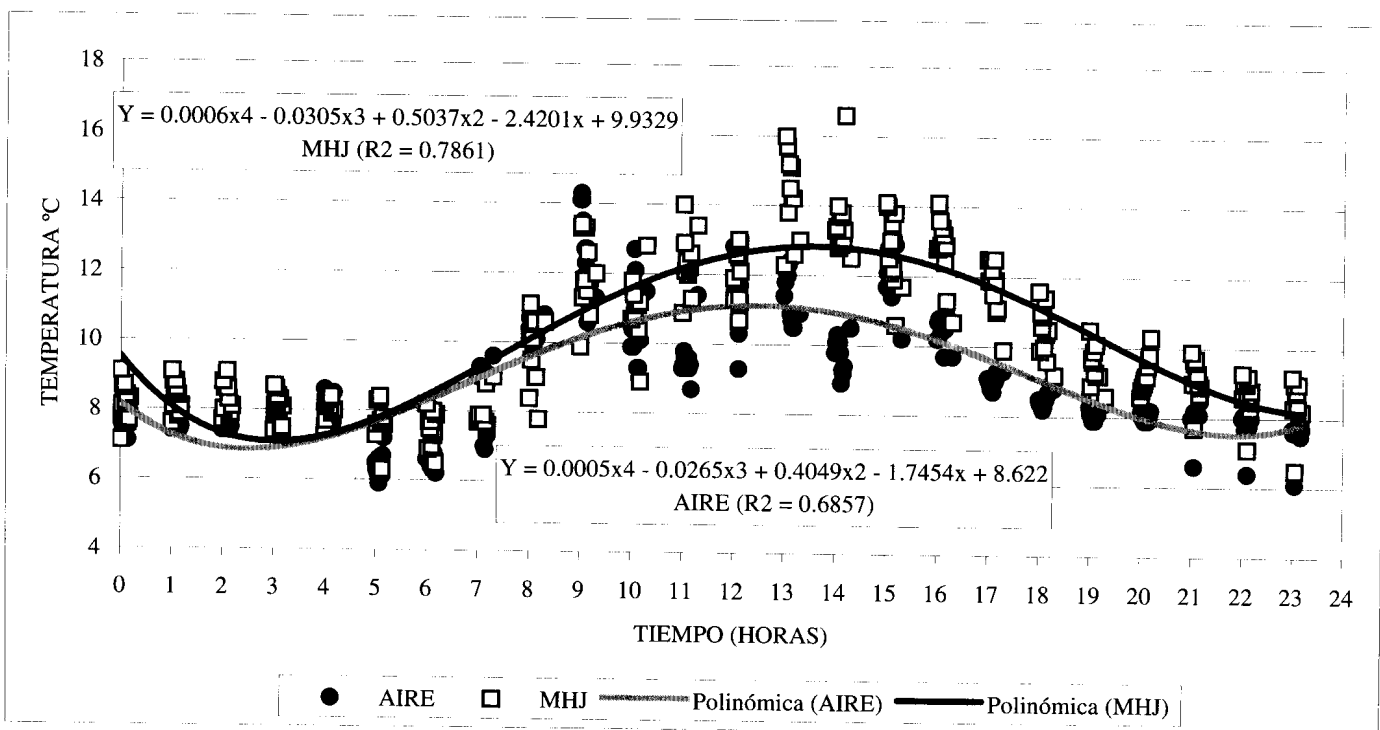
**La paila: 3400 m.**

La temperatura media del manto de hojas fue de **10.05°C** y la del ambiente de **8.94°C** con HR de 92.71%. Un individuo de 1.18 m de alto exhibió la temperatura promedio menor (**9.55°C**) y otro de 90 cm la mayor (**10.42°C**). No obstante, se registraron temperaturas puntuales más extremas como en el caso del individuo de menor tamaño (**6.2°C**) a las 5:07, ante 5.9°C y 100% de HR, o los **16.6°C** a las 14:18, ante 9.4°C y 100% de HR,

del individuo **10** (Tabla 5). A pesar de las fluctuaciones menores y esporádicas de la HR a 3400 m, el **MHJ** de *Espeletia grandiflora* fue más susceptible de calentarse que de enfriarse (Figura 4). Esto se debe a las variaciones súbitas de la radiación global, a lo largo del periodo de luz, en las altas montañas tropicales húmedas (Mora-Osejo, 2001). Así el **MHJ** mantiene el calor casi a una tasa constante aun cuando la temperatura del aire descienda momentáneamente como aconteció entre las 5:00 y 5:30 (Figuras 3 y 4).

**Tabla 5.** Morfometría general de *Espeletia grandiflora* Mutis ex Humb. & Bonpl. La Paila, 3400 m.

INDIVIDUO	LONGITUD			COBERTURA cm <sup>2</sup>	PERÍMETRO CUELLO	HOJA		
	TOTAL	CAULE	ROSETA			LARGO	ANCHO	ÁREA
1	142	100	42	6082.1	38.5	41.5	6.5	179.8
2	185	140	45	6939.8	50	49.5	6.4	211.2
3	90	46	44	7697.7	42	41	6.1	166.7
4	190	145	45	4656.6	43	36.5	6	146
5	65	19	46	5216.8	37	37	5.8	143.1
6	166	122	44	6647.6	37.5	42.5	5	141.7
7	165	124	41	3019.1	36	40.5	8.5	229.5
8	172	127	45	5410.6	42.5	40	5.2	138.7
9	176	127	49	8011.9	41	41	6	164
10	118	75	43	6082.1	41.5	43.5	6	174
11	110	72	38	5944.7	39	39.5	5.5	144.8



**Figura 4.** Comparación del comportamiento térmico poblacional del manto de hojas jóvenes (MHJ) de *Espeletia grandiflora* y del aire. PNN Chingaza. La Paila, 3400 m. Abril 3-4 de 1996.

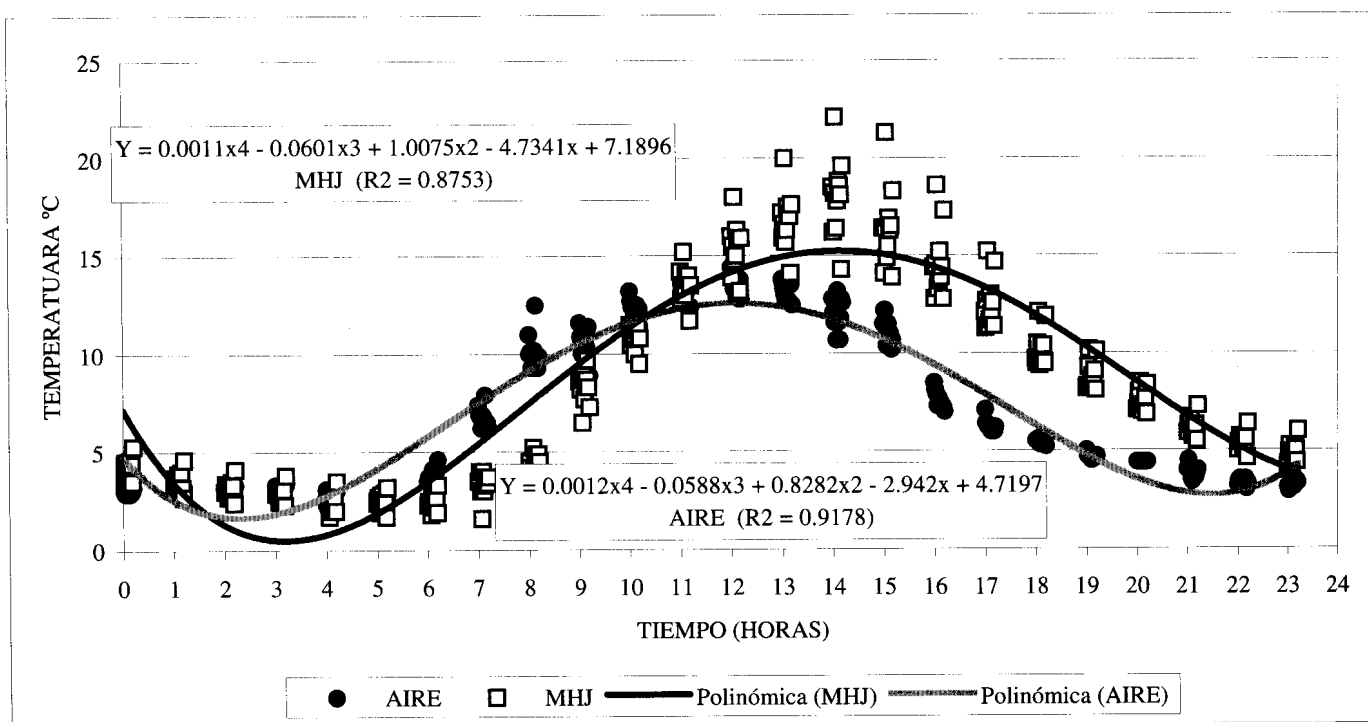
Si bien las temperaturas medias poblacionales del **MHJ** fueron superiores al ambiente, en los tres períodos de tiempo analizados, sólo durante la noche los individuos difirieron significativamente: el No. **11** con la más baja **7.93°C** y el **1** con la más alta **9.43°C**, ante los **7.70°C** del aire y HR de **98.02%**.

El comportamiento térmico del **MHJ** se aparta ligera pero significativamente del ambiente con respecto al tiempo (máximos - mínimos) y más notoriamente en cuanto a la dinámica de sus temperaturas medias estimadas (Figura 4). A pesar de la similitud entre las medias térmicas y la HR a 3370 y 3400 m, durante los tres periodos (Tabla 3), el comportamiento de la temperatura del **MHJ** de la población a 3370 fue menor, pero su diferencia con respecto al ambiente fue marcadamente superior a la registrada a 3400 m. Estas diferencias se deben a que la población a 3400 m presentó, en promedio, mayor cobertura, diámetro y longitud de roseta. Así, entre más grande sea la roseta, mayor será la cantidad de energía requerida para elevar su temperatura interna, y por tanto, aumenta la capacidad de retención térmica y disminuye la tasa de difusión calórica al medio en la noche, debido al incremento de agua almacenada en las hojas que rodean el ápice caulinar.

Ocetá: 3750 m.

Las temperaturas de los mantos de hojas de *Espeletia incana* fueron menores que las ambientales entre 6:00 y 10:00, pero mayores entre 12:00 y 00:00, y casi iguales entre 1:00 y 5:00 (Figura 5). El promedio fue de **8.28°C**, el ambiente **6.81°C** y la HR **68.38%**. Las oscilaciones más fuertes de la temperatura del **MHJ** se observaron en individuos más pequeños (Tabla 6): el individuo No. **4** presentó la temperatura menor (**1.6°C**, ante **6.2°C** del ambiente y **67.2%** de HR) a las 7:06; y mayor (**22.1°C**, ante **12.9°C** y **51.7%** de HR), a las 14:06. A pesar del fuerte descenso térmico del **MHJ** en la mañana, los individuos se hallan rodeados por un ambiente térmico favorable, entre los **6.91°C** del aire y los **7.3°C** del suelo. Las coberturas más pequeñas de estos individuos, inducen el sobrecalentamiento y el descenso térmico excesivo del **MHJ**. Sin embargo, la temperatura del suelo impide que el **MHJ** descienda por debajo de los **0°C**, por la menor distancia de la roseta al suelo.

El individuo de menor talla y número de hojas, exhibió la temperatura media más baja del ciclo diario con **7.208°C**. Otro de 164.5 cm, cobertura máxima y número mayor de



**Figura 5.** Comparación del comportamiento térmico poblacional del manto de hojas jóvenes (**MHJ**) de *Espeletia incana* Cuatrec. y del aire. Región de Monguí, 3750 m. Septiembre de 13-14 de 1998.



Tabla 6. Morfometría de *Espeletia incana* Cuatrec. Región de Monguí, 3750 m

INDIVIDUO	LONGITUD			COBERTURA cm <sup>2</sup>	PERÍMETRO		HOJA		
	TOTAL	CAULE	ROSETA		CUELLO	NECROMASA	LARGO	ANCHO	ÁREA
1	196	163	33	3536.2	40.4	157	30.3	8.3	168.1
2	165.5	128	37.5	3287.8	41.3	142.5	28	7.5	140.8
3	108	80.3	27.7	3903.6	53.7	173.5	27.8	8.8	162.5
4	47.9	18.1	29.8	1832.3	48	55	27.7	6.3	115.9
5	179.5	133	46.5	4441.5	55	173.8	32.5	7.1	153.8
6	107	78.2	28.8	2951.3	47	159	27.1	6.2	112.8
7	66.5	34.2	32.3	3599.7	49	64	31.3	5.9	123.1
8	139	107	32	3196.9	56	146	28.7	5.8	111.1
9	69.7	40.7	29	2678.7	47	104	25.9	5.1	88.7
10	36.8	14	22.8	1104.5	32	46	21.7	4.4	63.8
11	164.5	128.2	36.3	5410.6	61	152	31.6	7.2	151.8

hojas, mostró la temperatura media más alta con **9.212°C**. Aunque la morfometría general de los individuos no estuvo asociada con la temperatura promedio del manto de hojas jóvenes, la cobertura se correlaciona positivamente con la temperatura nocturna del manto ( $r = 0.658$ ,  $p < 0.05$ ). Es decir, los individuos cuyas rosetas son más grandes, incluso con más hojas ( $r = 0.766$ ,  $p < 0.01$ ), conservan más la temperatura interna del manto en la noche.

A partir de la media noche y hasta la madrugada, la variación de la temperatura del manto discurre casi paralela al eje temporal, algo similar a lo que ocurre con el ambiente, y con tendencia a los 2°C. Entre 6:00 y 7:00, la temperatura del aire aumenta marcadamente; mientras, la del manto sólo asciende levemente. Esto revela la fuerte tendencia de la población de resistirse al incremento térmico abrupto del ambiente: la energía térmica absorbida en los **MHJ** aumenta con retardo en la mañana, hasta alcanzar una tasa constante que le permite superar ampliamente y por espacio de dos horas, las temperaturas máximas del ambiente. Esta capacidad de resistirse al aumento y al descenso de la temperatura del aire, configura el desfase térmico temporal del comportamiento altamente diferencial del **MHJ** de *Espeletia incana* (Figura 5).

La temperatura media del **MHJ** se mantuvo siempre por encima de la temperatura del aire durante los tres períodos, pero especialmente en la noche (Tabla 3). Sin embargo, es notable como la población de *E. incana* está protegida de las bajas temperaturas nocturnas medias del aire, no solo por el efecto del sobrecalentamiento del **MHJ** (**11.4°C**), en razón de las condiciones ambientales edáficas nocturnas más propicias y estables. De esta forma surge un gradiente térmico bien definido entre el **suelo** (**8.25°C** +/- 0.565), el **MHJ** (**5.16°C**) y el **aire** (**3.60°C**) con HR del 83.06%.

Nevado del Tolima: 3870 m.

Entre 6:00 y 9:00, las temperaturas de los **MHJ** de los individuos de *Espeletia hartwegiana* fueron marcadamente inferiores a las ambientales, pero entre 11:00 y 23:00 éstas últimas son notablemente superiores, y entre 1:00 y 5:00 tienden a ser similares. Sin embargo, el comportamiento térmico atípico del individuo de menor talla (0.58 m) hace que la curva térmica del **MHJ** se aparte significativamente de la población, debido a su marcado descenso térmico nocturno (Figura 6).

La temperatura promedio de los mantos fue de **5.616°C** y la del ambiente de 4.668°C con HR del 74.56%. El individuo **5**, con talla **menor** y menor número de hojas, se caracterizó por presentar las temperaturas medias del ciclo diario (**4.50°C**), períodos diurno (**7.45°C**) y nocturno (**0.81°C**), como la temperatura puntual (**-2.3°C**) más baja, cuando a la atmósfera le correspondió 1.1°C y HR de 74.9%, a las 6:10. El individuo No. **4**, de talla media, registró la temperatura máxima (**16.6°C**), con el ambiente a 11.4°C y HR de 62.4%, a las 12:02. El individuo No. **7**, con las hojas, la cobertura y la roseta más cortas, presentó la mayor temperatura del ciclo con **6.20°C**. El individuo No. **11**, de mayor tamaño y perímetro de necromasa, obtuvo la máxima del período de luz (**8.90°C**) y el Individuo No. **6**, la media más alta del período nocturno (**3.45°C**). El perímetro de la necromasa se correlacionó con la temperatura media del **MHJ** ( $r = 0.655$ ), el número de hojas del manto con la temperatura nocturna del **MHJ** ( $r = 0.652$ ) y la longitud del tronco con los registros diurnos del **MHJ** ( $r = 0.650$ ).

A pesar del marcado descenso nocturno registrado en el individuo No. 5, el contraste de la temperatura media del **MHJ** y la temperatura del ambiente, durante la noche, tuvo mayor impacto (Tabla 3) y no se presentaron diferen-

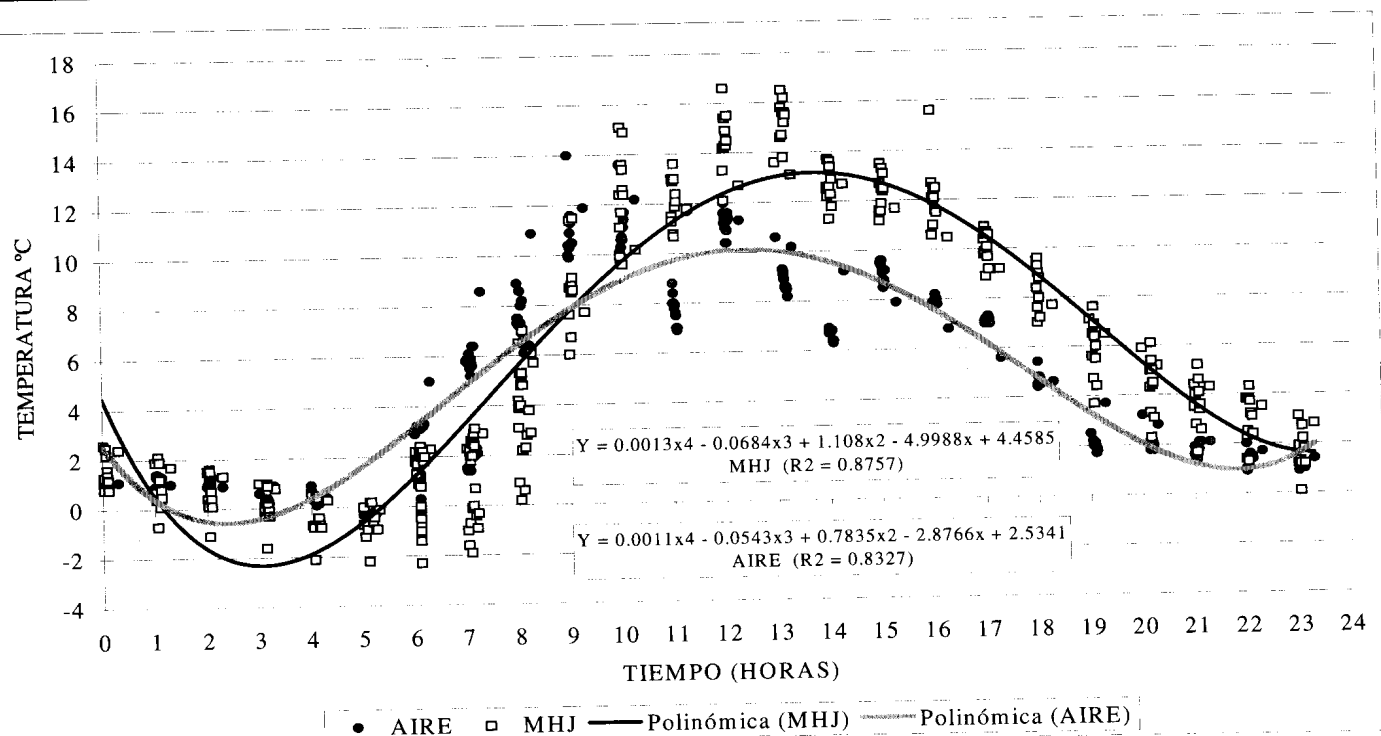


Figura 6. Comparación del comportamiento térmico poblacional del manto de hojas jóvenes (MHJ) de *Espeletia hartwegiana* var. *centroandina* Cuatrec. y del aire. Nevado del Tolima, 3870 m. Marzo 27 de 1997.

Tabla 7. Morfometría de *Espeletia hartwegiana* var. *centroandina* Cuatrec., Nevado del Tolima, 3870 m.

INDIVIDUO	LONGITUD			COBERTURA cm <sup>2</sup>	PERÍMETRO		HOJA		
	TOTAL	CAULE	ROSETA		CUELLO	NECROMASA	LARGO	ANCHO	ÁREA
1 Patrón	150	101	49	5944.7	36.5	121	40.3	9.9	266.5
2	104	60	44	3217	28	111	35.5	10	236.7
3	97	62	35	3318.3	31.5	135	35.8	10.1	241.4
4	122	88	34	3739.3	25.5	92	33.1	7.1	157.6
5	58	21	37	3739.3	29.5	0	35.1	6.1	143.3
6	115	79	36	3217	33.5	106	32.4	8.4	181.9
7	158.5	126	32.5	2734	32.5	92.5	28.2	8.1	151.4
8	112	79	33	2463	41.5	125.5	30.5	6.4	130
9	189	142	47	2827.4	37.5	99	41	7.6	208.6
10	81	47	34	2332.8	33.5	100	32.8	8.3	181.7
11	198	162	36	5674.5	37.5	128	34.4	7.8	177.9
MEDIA	125.9	87.9	38.0	3564.3	33.4	100.9	34.5	8.2	188.8

cias notorias entre los registros del período diurno, aunque sí durante el ámbito diario. Estos resultados indican que la capacidad térmica del MHJ ejerce un efecto mayor sobre el desplazamiento térmico general de la curva que el sobrecalentamiento (Figura 6).

Nevado del Tolima: 4200 m.

Entre las 7:00 y las 8:00 ocurrió un retardo marcado del calentamiento poblacional de los MHJ. Sin embargo, entre las 8:00 y las 9:00, algunos individuos todavía per-

manecían con temperaturas del MHJ por debajo de la del ambiente. Entre las 9:00 y las 6:00 del día siguiente, las temperaturas del MHJ estuvieron bien por encima del ambiente, el cual después de las 0:00 y hasta las 6:30, fue equiparándose paulatinamente con la temperatura del aire que permaneció constante alrededor de los 0°C. No obstante, el individuo 10, de menor talla, fue el único que exhibió un descenso leve en la madrugada (Figura 7).

La temperatura promedio del MHJ fue de 9.42°C y la del ambiente de 4.60°C con HR de 80.15%. El individuo

**Tabla 8.** Morfometría de *Espeletia hartwegiana* var. *centroandina* Cuatrec., Nevado del Tolima, 4200 m.

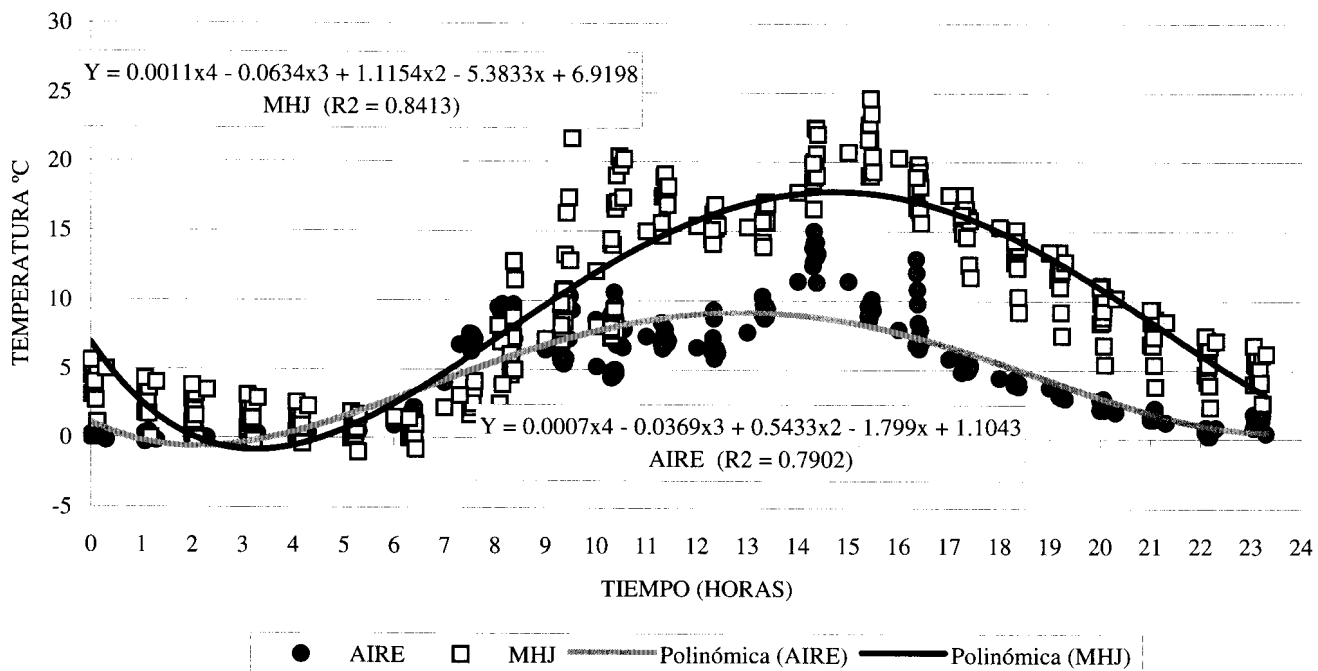
INDIVIDUO	LONGITUD			COBERTURA cm <sup>2</sup>	PERÍMETRO		HOJA		
	TOTAL	CAULE	ROSETA		CUELLO	NECROMASA	LARGO	ANCHO	ÁREA
1	121	87	34	2551.8	39.5	30.8	29.9	7.7	152.9
2	106	70	36	3019.1	51.5	104.5	31.3	5.7	119.3
3	114	82	32	2734	50	33	27.5	7.5	137.5
4	146	114	32	4185.4	46	30.5	33	8.4	184.3
5	158.5	126.5	32	2734	46.2	109.5	26.8	6.2	110.1
6	86	57	29	2734	44	33	28.7	4.7	90.3
7	58	24	34	2290.2	44	0	34.3	6	137.6
8	214	171	43	5541.8	52.5	111	34.4	7	159.5
9	118.5	82	36.5	4071.5	49.5	112	39.3	6.6	173.4
10	50.5	20.5	30	1772.1	34	0	24.4	4.3	69.1
11 Patrón	178	142	36	4839.8	53.5	120	34.1	7	157.9
MEDIA	122.8	88.7	34.0	3315.8	46.4	62.2	31.2	6.5	135.6

No. 10 más bajo, marcó la mínima temperatura  $-1.0^{\circ}\text{C}$ , a las 5:29, ante  $0.7^{\circ}\text{C}$  del aire y HR del 83.4%. El No. 5 registró la mayor ( $24.6^{\circ}\text{C}$ ), ante  $9.3^{\circ}\text{C}$  del ambiente y HR del 62.4%. El 1, con  $8.30^{\circ}\text{C}$ , y el 7 con  $10.33^{\circ}\text{C}$  fueron los extremos del ciclo diario; el 2 ( $11.07^{\circ}\text{C}$ ) y 7 ( $14.59^{\circ}\text{C}$ ) los del diurno; el 10 ( $2.5^{\circ}\text{C}$ ) y 11 ( $6.87^{\circ}\text{C}$ ) los del nocturno.

Las temperaturas nocturnas medias del MHJ estuvieron correlacionadas con los perímetros basales de las rosetas y las áreas foliares ( $r = 0.683$  y  $0.671$ ;  $p < 0.05$ ,

$n=11$ ). Los individuos con mayores diámetros y áreas foliares, mantienen más efectivamente la temperatura del MHJ durante la noche, tal como lo muestran los individuos No. 10 y No. 11 de diámetros, áreas y temperaturas contrastantes (Tabla 8).

La diferencia entre la temperatura del MHJ y la del ambiente a 4200 m, fue una de las mayores, en especial, durante el período diurno ( $5.44^{\circ}\text{C}$ ). El sobrecalentamiento del MHJ y la elevada HR de la noche, favorecieron



**Figura 7.** Comparación del comportamiento térmico poblacional del manto de hojas jóvenes (MHJ) de *Espeletia hartwegiana* var. *centroandina* Cuatrec. y del aire. Nevado del Tolima, 4200 m. Marzo 25-26 de 1997.

significativamente la evasión de las bajas temperaturas en las horas de la madrugada (Figuras 6 y 7). Sin embargo, la morfometría general de la bioforma caulirrésula de *E. hartwegiana*, y en especial de la roseta, determinan la capacidad de aislamiento térmico del **MHJ**: la población a 4200 m, presentó hojas más angostas, al igual que el área foliar y el perímetro de la necromasa. Entretanto, el perímetro basal de la roseta se incrementó notablemente y la longitud del caule fue escasamente mayor (Tablas 7 y 8). El incremento del diámetro y del tronco produjeron mayor volumen de la médula almacenadora de agua, lo cual compensa la disminución del tamaño de la roseta, lo que implica mayor estabilidad térmica interna. El efecto de la morfometría y de la HR sobre el **MHJ**, se pone en evidencia durante los períodos diurno y nocturno, respectivamente. Ya que, durante el día, bajo condiciones similares de HR y temperatura, los **MHJ** de las dos poblaciones se comportaron diferencialmente. Mientras, en la noche, las HR y los **MHJ** fueron altamente disímiles (Tabla 3).

Los individuos patrones de las dos poblaciones mostraron gradientes térmicos nocturnos contrastantes. **1: suelo (5.72°C), MHJ (3.23°C) y aire (1.73°C)** a 3870 m. **11: MHJ (6.87°C), suelo (6.40°C) y aire (1.27°C)** a 4200 m. El primero sobresale por su mayor cobertura y longitud

de roseta, mientras el segundo por su mayor talla y perímetro basal de la roseta (Tablas 7 y 8).

Nevado del Cisne: 4300 m.

Entre 12:00 y 5:00 del día siguiente, las temperaturas del **MHJ** superaron notoriamente las del ambiente, pero entre las 8:00 y las 9:00 tendieron a estar moderadamente por debajo y a las 10:00 y 11:00 a equilibrarse (Figura 8). Es característica la estabilidad del manto alrededor de los **2.57°C** entre 0:00 y 7:00 y del ambiente sobre **0.95°C**, o sea una diferencia promedio de **1.62°C**. Esta estabilidad muestra de que manera las hojas más pequeñas conformantes del manto pueden aislar y retener el calor a pesar de los cambios ocurridos en la humedad relativa durante ese período (Murcia, 2001).

El manto mostró **7.44°C** en promedio, el ambiente **4.19°C** y la HR **73.29%**. El individuo No. **3** de menor tronco y de mayor longitud de roseta, presentó las temperaturas extremas: La mínima (**1.2°C**), con ambiente de **1.7°C** y HR de **88.8%**, a las 7:30; y la máxima (**21.6°C**), con ambiente de **9.1°C** y HR de **53.5%**, a las 13:03. Este ejemplar absorbió más energía radiante debido a su gran roseta (52 cm); y liberó la energía térmica más fácilmente

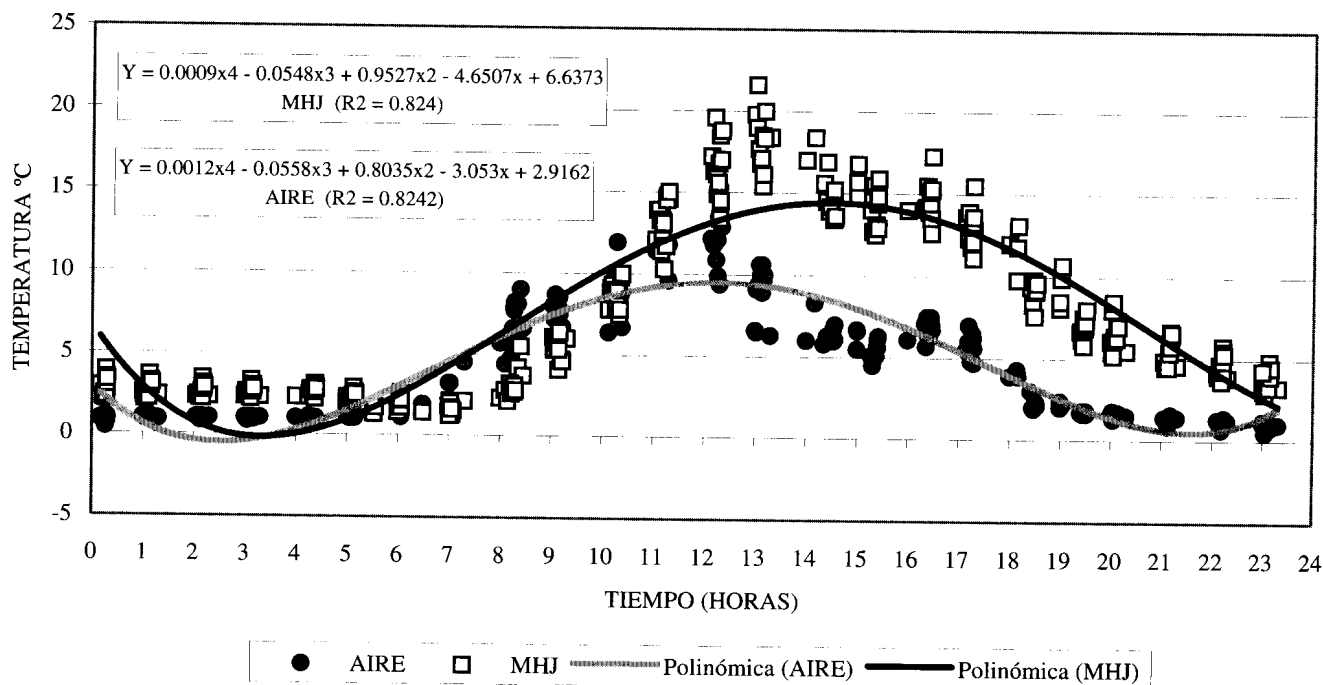


Figura 8. Comparación del comportamiento térmico poblacional del manto de hojas (**MHJ**) de *Espeletia hartwegiana* var. *centroandina* Cuatrec. y del aire. Nevado del Cisne, 4300 m. Abril 18-19 de 1999.

en la noche como consecuencia de su reducida cobertura (Tabla 9). El individuo 4 de mayor talla (284.5 cm) ostentó las menores temperaturas medias del ciclo (6.804°C) y la noche (3.57°C); el 11 de 230 cm, las mayores del ciclo (8.779°C); el día (12.07°C) y la noche (5.49°C). Durante el período de luz, el de mayor cobertura obtuvo la menor (9.29°C). La morfometría general de los individuos no influyó significativamente en la temperatura media del manto de hojas jóvenes. Sólo la cobertura se asoció inversamente con el "delta del MHJ" ( $r = -0.729$ ,  $p < 0.05$ ): las diferencias térmicas medias entre el día y la noche disminuyen a medida que la cobertura aumenta. Por lo tanto, a mayor cobertura mayor regulación térmica.

En esta población es más ostensible que el manto de hojas captura, retiene y libera calor lenta y diferencialmente. De esta manera surge un desfase térmico, a manera de estrategia adaptativa que determina la fuerte superación de la temperatura del ambiente por la de la hoja durante las primeras horas de la tarde. El máximo se alcanza hacia las 13:00, luego desciende a la misma tasa que la temperatura del ambiente durante la tarde y las primeras horas de la noche, y finalmente se estabiliza por arriba de la del ambiente en la madrugada y la mañana. La tendencia del manto a mantener la temperatura casi paralela al eje temporal mientras el ambiente se incrementa marcadamente en la mañana se pone en evidencia la capacidad del manto de resistir cambios térmicos abruptos. El significado adaptativo consiste en el aislamiento con respecto a los cambios abruptos que moderen el sobrecalentamiento ambiental y el frío nocturno (Figura 8).

En el Nevado del Cisne se registraron las temperaturas medias más bajas del aire, en las tres épocas climáticas características. Sin embargo, las diferencias MHJ-AIRE, cercanas a los 3.3°C, fueron superiores a las de otros sitios de estudio, a excepción del Nevado del Tolima (Tabla 3). Durante el periodo nocturno, los dos primeros

individuos mostraron claros gradientes térmicos. 1: suelo, 4.47°C; MHJ, 4.41°C y aire, 1.50°C. 2: suelo, 5.34°C; MHJ, 3.77°C y aire, 1.27°C. No obstante, la evidente función reguladora nocturna del suelo, un individuo de *Espeletia hartwegiana*, ubicado a 4380 msnm, presentó una distribución térmica diferente: MHJ, 1.96°C; suelo, 1.89°C y aire, 1.11°C. Este individuo con 60 cm de talla, longitud de roseta de 35 cm y cobertura de 2375.8 cm<sup>2</sup>, se localizó a unos 10 metros al este del camino de Santa Rosa que conduce a la Laguna Verde (4300 m), en condiciones edáficas con afloramientos rocosos y expuesto directamente a la acción de los vientos que descienden en las horas de la tarde y la noche del nevado de Santa Isabel. Es posible que en estos suelos poco desarrollados, el MHJ de los individuos de *E. hartwegiana*, supla la función térmica nocturna del suelo debido al incremento del perímetro basal de la roseta (Tablas 9 y 12).

El efecto más conspicuo de la franja paramuna, entre 3870 y 4300 m, sobre la morfometría general de las poblaciones de *E. hartwegiana*, se detectó en la notable reducción del área foliar promedio de los individuos, resultante, en particular, por la disminución del ancho de las hojas. En cambio, el perímetro basal de la roseta acusó un significativo incremento. La población situada a una altura de 3870 m, presentó la media más baja y conformó el primer subconjunto homogéneo. Las otras dos, situadas a mayor altura, el segundo. Caso particular lo mostró el perímetro de la necromasa, ya que la población a 4200 m constituyó el segundo subconjunto homogéneo con el promedio más bajo. La cobertura y longitud de la roseta también variaron según la altitud, pero sin ser significativas (Tabla 10).

La reducción foliar, el incremento de la pubescencia y el aumento del volumen del ápice caulinar que ocurren en plantas de *Espeletia hartwegiana*, contribuyen a evitar el sobrecalentamiento excesivo interno de las hojas adultas como del MHJ, que se produciría como efecto del incre-

Tabla 9. Morfometría de *Espeletia hartwegiana* var. *centroandina* Cuatrec., Nevado del Cisne, 4300 m.

INDIVIDUO	LONGITUD			COBERTURA cm <sup>2</sup>	PERÍMETRO		HOJA		
	TOTAL	CAULE	ROSETA		CUELLO	NECROMASA	LARGO	ANCHO	ÁREA
1	125	90	35	4312.5	51	131	31	5.3	110.4
2	285	252	33	3019.1	49.5	123	31	5.5	113
3	66	14	52	2970.6	49	62	28.7	4.4	84.9
4	284.5	248	36.5	4071.5	52	141	30.9	4.7	96
5	158	125	33	4071.5	42.5	135.5	33.4	4.9	109.9
6	108	80	28	2734	48	105	24	4.6	74
7	152	124	28	2507.2	50	116	26	4.9	84.5
8	182	144	38	5674.5	55.5	153.5	34.8	6	139.9
9	66	28	38	4778.4	53	78	35	5	116.7
10	189	156	33	3318.3	50.5	118	27.4	4.5	82.7
11	230	192	38	3739.3	50	152	31.4	5.7	119.3

**Tabla 10.** Agrupación de las medias morfométricas de *Espeletia hartwegiana* var. *centroandina* Cuatrec. en subconjuntos homogéneos según la franja paramuna.

ALTITUD	MORFOMETRÍA													
	ANCHO			ÁREA			LARGO		CUELLO		NECROMASA		COBERTURA	ROSETA
	1	2	3	1	2	3	1	2	1	2	1	2	1	1
3870	8.17			189.11			34.51		33.36		103.55		3564.30	37.9545
4200		6.44			135.51			31.22		46.43		69.30	3315.78	34.0455
4300			5.12			104.01		30.32		50.09	135.24		3745.17	35.6818
Sig.	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.308	1.0	0.183	0.068	1.0	0.643	0.126

(1, 2, 3) = Subconjuntos con promedios homogéneos. Tukey HSD. Alfa = 0.05  
 Hojas (N=33), las demás (N=11)

Hojas (N=33), las demás (N=11)

mento de la radiación global, pero también el sobreenfriamiento causado por las bajas temperaturas nocturnas sobre las hojas, por disminución de los espacios intercelulares que evitan la posibilidad de congelamiento (Levitt, 1980; Meinzer & Goldstein, 1985; Rada *et al.*, 1987; Mora-Osejo, 2001). Goldstein *et al.*, 1984, registraron una diferencia de las irradiaciones máximas de 250 ( $Wm^{-2}$ ) entre los páramos venezolanos El Batallón (3100 m) y Piedras Blancas (4200 m), que se reflejó en el marcado incremento de la razón entre el volumen hídrico de la médula caulinar y la superficie de transpiración (PV/LA) de las especies de *Espeletia* de las zonas desérticas altas. Estas especies mostraron la mayor "capacitancia" relativa y también las menores fluctuaciones del potencial hídrico de las hojas. De forma similar, la población de *E. hartwegiana* (4300 m) desarrolló la máxima cobertura y perímetro de necromasa medias, como respuestas

de significación adaptativa en la regulación de la mayor capacidad de almacenamiento de agua en la médula del tronco, que permite superar la deficiencia del agua en el suelo causada por las bajas temperaturas nocturnas y la alta radiación incidente propias de la *Psamophytia* del Nevado del Cisne (Hedberg, 1964; Larcher, 1975; Monasterio, 1986; Mora-Osejo, 2001).

Los interceptos ( $\beta_0$ ) y los dos primeros coeficientes ( $\beta_1$  y  $\beta_2$ ) de las ecuaciones térmicas del manto de hojas y del aire (Figura 1), difirieron notablemente ( $p < 0.0001$ ), con excepción del segundo coeficiente en *Espeletia grandiflora* a 3300 m ( $p < 0.05$ ). La diferencia de los betas tiende a incrementarse con la altitud: el MHJ de *E. grandiflora* en Monserrate presentó los valores de  $|t_0|$  y  $|t_1|$  más bajos; mientras *E. hartwegiana* a 4200 m obtuvo los más altos (Tabla 11).

**Tabla 11.** Comparación de los betas ( $t_0$  = Ordenada en el origen y  $t_1$  = Coeficientes de  $X1..Xn$ ) y la probabilidad ( $|t_0| > t_{\alpha/2, n-2}$ ) de las ecuaciones polinómicas del MHJ de las especies de *Espeletia* y del aire, según la altitud.

MHJ vs AIRE	3300	3370	3400	3750	3870	4200	4300
*T $\beta_0$	4.60	8.21	10.16	13.72	9.48	19.16	14.07
Prob >  T	2.78E-06	3.44E-15	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
*T $\beta_1$	-36.17	-62.73	-70.55	-138.95	-135.36	-158.21	-82.12
Prob >  T	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
*T $\beta_2$	2.32	11.25	10.33	16.75	20.66	25.25	7.66
Prob >  T	0.0103	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.33E-13
*T $\beta_3$	0.14	-0.59	-0.42	-0.48	-0.89	-1.17	0.05
Prob >  T	0.44	0.28	0.33	0.31	0.18	0.12	0.48
*T $\beta_4$	0.008	0.01	0.01	0.0004	0.01	0.02	-0.01
Prob >  T	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
N	412	298	264	264	319	311	291

(\*) T para Ho: Diferencia entre los Betas Estimados = 0.0

(\*) T para Ho: Diferencia entre los Betas Estimados = 0.0

La magnitud de las diferencias entre los modelos térmicos del **MHJ** y el aire se debe a la capacidad de sobrecalentamiento diferencial del **MHJ** de las especies de *Espeletia* estudiadas. Este incremento térmico se produce principalmente por el calentamiento experimentado por las hojas adultas expandidas y por la transferencia posterior de calor a través del aire circundante de la capa límite hacia el **MHJ** (Smith & Nobel, 1977). Durante la tarde, las hojas más jóvenes, con una capa de indumento más gruesa, mantienen altas temperaturas aun si los niveles de radiación solar incidente son bajos (Meinzer & Goldstein, 1987). Este hecho explica el incremento y la conservación del calor del **MHJ** de *E. grandiflora* en los páramos húmedos de Chingaza.

El ascenso y la conservación diferencial de la temperatura interna del **MHJ** ponen en evidencia la reflexión de onda corta, la conducción térmica de las hojas adultas hacia los primordios foliares y la reducción de la difusión de calor hacia la atmósfera por emisión de radiación de onda corta, particularmente en la noche y en horas de la madrugada, en razón de la presencia de las capas de hojas superpuestas densas que rodean el ápice caulinar de las especies de bioforma caulirrésula de *Espeletia*. El movimiento nictinástico de las hojas adultas, en especies tales como *E. schultzii*, *E. spicata* y *E. timotensis*, contribuye a mantener por más tiempo la mayor constancia de la ener-

gía térmica interna y más bajas las tasas de reradiación de calor. Esto a su vez, condiciona el desfase térmico-temporal del **MHJ** y del ápice caulinar (Smith, 1979; Monasterio, 1986; Murcia, 2001). El desfase térmico-temporal del ápice caulinar de *E. schultzii*, páramo de Mucubajá a 3600 m, fue aproximadamente de dos horas y una diferencia de 10°C con respecto a la temperatura máxima del aire a nivel del suelo, similar al registrado en el **MHJ** de *E. incana* (Figura 5). Es claro que este desfase es suficiente para evitar el congelamiento del ápice caulinar de *E. schultzii* y no implica actividad metabólica ya que la temperatura más baja (0.3°C) se registró a las 7:00, con 10°C en el aire.

Las temperaturas medidas en esta investigación (Figuras 2 a 8) permiten someter a prueba la hipótesis planteada por Rada *et al.* (1985), según la cual, el calor se transfiere de las hojas adultas a las más jóvenes y de éstas al manto de hojas juveniles que recubre el apice caulinar. En efecto se pudo demostrar que los frailejones no necesitan consumir energía para protegerse de las bajas temperaturas nocturnas. Para evitarlo tampoco se sobrenfrián, aunque pudieran hacerlo. Para explicar este comportamiento: Rada *et al.* (1985) sobreenfriaron mantos disecados, en un experimento bajo condiciones controladas en el laboratorio. El experimento fue diseñado de tal modo que permitiera inferir la resistencia máxima posible de la planta, bajo las condiciones de un ambiente congelado. No obstante, la temperatura mínima que dichos autores (l.c.) registraron en *Espeletia timotensis* y *E. spicata*, bajo condiciones de campo, fue de 2°C. Ellos mismos y Sakai & Larcher (1987) omitieron este dato y afirmaron que las rosetas gigantes evitan el congelamiento por sobreenfriamiento, situación que permite formular la hipótesis, según la cual, al hábito caulirrésula de las *Espeletiinae* de la Cordillera Central de Colombia se debe la capacidad autoecológica de protegerse de las oscilaciones meteorológicas en general y de las térmicas en particular.

Los registros de la temperatura del manto de hojas confieren a éste la condición de protector del meristema caulinar apical de los frailejones caulirrosulares. Este estudio muestra que en cierta medida el **MHJ** es una adaptación de las *Espeletiinae* caulirrosulares a los cambios térmicos abruptos, tan característicos del ambiente donde crecen tales especies. Así se detecten cambios osmóticos o traslocación de metabolitos en laboratorio, no necesariamente tal resultado permite afirmar que es en razón de tal adaptación, producto del proceso evolutivo, que la planta se defiende del frío excesivo.

Otro argumento a favor de la hipótesis del aislamiento térmico producido por el **MHJ** surge de comparar las tem-

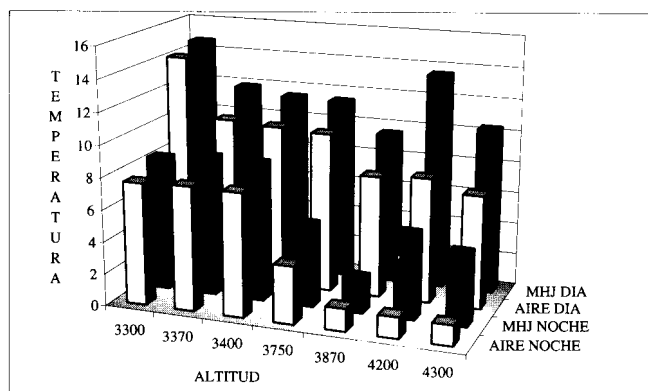
**Tabla 12.** Ordenamiento de las temperaturas medias del suelo, a 10 cm de profundidad, circundante a los individuos patrones de las especies de *Espeletia*, en 6 subconjuntos homogéneos, a lo largo de la franja altitudinal (N=48). Según Tukey. (HSD).

ALTITUD	Subconjuntos homogéneos (alfa = 0.05)					
	1	2	3	4	5	6
4380	2.3146					
4300		4.4750				
3870			5.7417			
4200			6.0063			
3750				8.1208		
3340					9.6563	
3370					9.6625	
3400					9.6646	
3300						10.6229
Sig.	1.0	1.0	.267	1.0	1.0	1.0

**Tablas 13 y 14.** Arriba. Ordenamiento de las temperaturas medias del **MHJ** de las especies de *Espeletia*, en subconjuntos homogéneos, periodos diurno y nocturno. Abajo. Ordenamiento de las HR y de las temperaturas medias nocturnas del aire (Tukey, HSD: N=132; Alfa = 0.05).

ALTITUD MHJ DIA	Subconjuntos				ALTITUD MHJ NOCHE	Subconjuntos		
	1	2	3	4		1	2	3
3870	9.5288				3870	2.1780		
4300	10.3720	10.3720			4300		4.4773	
3750		11.4030			3750		5.1591	
3400		11.4432			4200		5.2871	
3370		11.8591	11.8591		3300			8.3841
4200			13.5530	13.5530	3400			8.6492
3300				14.6674	3370			8.7182
Sig.	.809	.180	.079	.526	Sig.	1.0	.119	.933

ALTITUD HR% NOCHE	Subconjuntos					ALTITUD AIRE NOCHE	Subconjuntos		
	1	2	3	4	5		1	2	3
3870	78.9098					4300	1.2811		
3750		82.9136				4200	1.3250		
4300		84.7780				3870	1.4121		
4200			90.0636			3750		3.5962	
3300				92.2917		3300			7.6364
3370					98.0167	3400			7.6962
3400					98.0500	3370			7.7439
Sig.	1.0	.053	1.0	1.0	1.0	Sig.	.905	1.0	.962



**Figura 9.** Contraste de las temperaturas medias del manto de hojas jóvenes (MHJ) y del aire durante los periodos diurno y nocturno según la altitud (N=132).

peraturas medias del **aire** de las localidades con las del **MHJ** (Tabla 3). El GLM detecta tres subconjuntos homogéneos de las primeras durante el día y la noche; y cuatro de las segundas durante el día y tres en la noche, sin describir “gradientes térmicos” equiparables en ambos casos (Figura 9, Tablas 13 y 14). Se destaca que las medidas de los dos puntos de La Paila son coincidentes, incluso en las medidas del suelo y de la HR (Tablas 12 y 14). Tal coincidencia permite suponer que también el biotopo puede contribuir a definir el comportamiento térmico.

### Conclusiones

La curva de variación de la temperatura del manto de hojas jóvenes (MHJ), del ciclo diario, se aparta de la del am-



biente, en razón del marcado sobrecalentamiento interno. Esto facilita el mantenimiento de la energía térmica diferencial durante las primeras horas nocturnas y reserva el producto de la resistencia térmica y del gradiente térmico nocturno que se mantiene por el aporte calórico del suelo. De esta manera se obtiene el aislamiento con respecto a las bajas temperaturas nocturnas, lo cual pone en evidencia que tal aislamiento configura una respuesta adaptativa de las especies caulirrósculas de las *Espeletiinae* sometidas a estudio, propias de los páramos húmedos del centro de Colombia.

El sobrecalentamiento del **MHJ** es mayor a medida que las especies de *Espeletia* ascienden en la franja paramuna, lo cual compensa la marcada disminución de la temperatura del suelo y regula y contribuye a los gradientes térmicos internos.

El aislamiento térmico, en tal medida, es una respuesta adaptativa proveniente de la forma total de las plantas caulirrósculas de *Espeletia* que evita que se produzca el congelamiento y las oscilaciones térmicas abruptas, propias de los páramos.

### Agradecimientos

Los autores del presente trabajo expresan sus agradecimientos a la Universidad Nacional de Colombia y al Cindéc por haber asumido la mayor parte de los costos para su realización. Al Ingeniero Eduardo Barcenás Parra, Director de la División Sistema Chingaza, por el apoyo logístico imprescindible en Piedras Gordas y La Paila. Al Biólogo Fidel Ernesto Poveda Gómez, por su participación en el desarrollo y planificación de la metodología, por su ayuda en las labores de muestreo en Monserrate, Chingaza y Nevado del Tolima y por sus comentarios valiosos acerca de este manuscrito. A la Bióloga Martha Patricia Ochoa Reyes, por su colaboración en campo en Chingaza y Nevado del Cisne, por su participación invaluable en la culminación oportuna y feliz de esta investigación. A Mónica Acosta Ortiz, por su colaboración valiosísima en las jornadas de muestreo realizadas en Chingaza y Nevado del Tolima. A la muy distinguida Bacterióloga, Microbióloga e investigadora Berta Coba de Gutiérrez, por su colaboración logística. Al Estadístico Hugo Alexander Martínez Gallego, por su acertada asesoría.

### Referencias bibliográficas

- Del Llano, M. 1990. Los Páramos de los Andes. Explicación Ecológica Integrada en la Alta Montaña Ecuatorial. Bogotá, Colombia.
- Goldstein, G., F. Meinzer & M. Monasterio, 1984. The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant Cell and Environment* 7: 179-186.

- Goldstein, G., Rada, F. & Azócar A. 1985. Cold hardiness and supercooling along an altitudinal gradient in Andean giant rosette species. *Oecología* 68: 147-152.
- Hedberg, I. & Hedberg, O. 1979. Tropical alpine life forms of vascular plants. *Oikos* 33: 297-307.
- Hernández, C.M.L. & Murcia R.M.A. 1992. Estimación de la productividad primaria neta de *Espeletia grandiflora* (H & B) Cuatrec. y de *Pinus patula* Schl. y Cham en el páramo El Granizo, región de Monserrate, Colombia. Tesis de grado, Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Biología, Bogotá.
- 1994. Estimación de la productividad primaria neta de *Espeletia grandiflora* (H & B) Cuatrec. y de *Pinus patula* Schl. y Cham en el páramo El Granizo, región de Monserrate, Colombia. En: Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino cordillera Oriental de Colombia. Tomo II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras N° 6.
- Levitt, J. 1972. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York and London.
- 1980. Responses of plants to environmental stresses. 2a. Ed. Vol 1 Chilling, freezing, and high temperature stress. Academic Press, New York.
- Meizner, F., Goldstein, G. & Rundel, P. 1985a. Morphological changes along altitude and their consequences for an Andean giant rosette plant. *Oecología* (Berlín) 65: 278-283.
- Meizner, F. & Goldstein G. 1985b. Some consequences of leaf pubescence in the Andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Ecology* 66: (2), 512-520.
- Monasterio, M. 1986. Adaptive strategies of *Espeletia* in the Andean Desert Paramo. En Vuilleumier, F. & Monasterio, M. (Eds). High Altitude Biogeography. New York. Oxford. P. 49-80.
- Montgomery, D. C. 1991. Diseño y análisis de Experimentos. Grupo Editorial Iberoamérica, S.A. de C.V. México, D.F.
- Mora-Osejo, L.E., Arenas, H., Becerra, N. & Coba, B. 1994. La regulación de la transpiración por factores endógenos y ambientales del páramo. En: Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino cordillera Oriental de Colombia. Tomo I. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras N° 6.
- Mora-Osejo, L.E. 2001. Contribuciones al estudio comparativo de la conductancia y de la transpiración foliar de especies de plantas del páramo. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras N° 17.
- Murcia R., M.A. 2001. Aislamiento térmico resultante de la bioforma caulirróscula de *Espeletia* spp en los páramos de Monserrate, Chingaza, Ocotá, nevados del Tolima y el Ruiz. Tesis de Magíster en Ecología. Universidad Nacional de Colombia.
- Rada, F., Goldstein, G., Azócar, A. & Meizner, F. 1985a. Daily and seasonal osmotic changes in a tropical treeline species. *Journal of Experimental Botany* 36: (167), 989-1000.
- 1985b. Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. *Plant, cell and Environment* 8: 501-507.

- & **Torres, F.** 1987. Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzii*, a caulescent giant rosette species. *Journal of Experimental Botany* 38: (188), 491-497.
- Sakai, A. & Larcher, W.** 1987. *Frost Survival of Plants*. Springer. Berlín. P. 218-29.
- SAS.** 1996. *The SAS System for Windows*. Software Release 6.12 TS020. Licensed to NASCO, Site 0003253071. Institute Inc. Cary, NC, USA.
- Smith, A.P.** 1974. Bud temperature in relation to nyctinastic leaf movement in an Andean giant rosette plant. *Biotropica* 6:263-266.
- & **P.S. Nobel.** 1977. Influences of seasonal changes in leaf morphology on water-use efficiency for three desert broadleaf shrubs. *Ecology* 58:1033-1043
- Solbrig, O.T.** 1986. Convergencia en la flora de altas montañas tropicales: algunas consideraciones generales. IV Congreso Latinoamericano de Botánica. Medellín, Colombia.
- Squeo, F.A., Rada, F., Azocar, A., & Goldstein, G.** 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: is it equally represented in species with different plant height? *Oecología* 80: 379-383.
- Sturm, H. & Rangel, O.** 1985. *Ecología de los páramos andinos: una visión preliminar integrada*. Instituto de Ciencias Naturales. M.H.N. Universidad Nacional de Colombia.
- Vuilleumier, F. & Monasterio, M. (Eds).** 1986. *High Altitude Biogeography*. New York. Oxford. 649 p.
- Zar, H.J.** 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth edition. Prentice hall. Upper Sadle River, New Jersey.