

**ANÁLISIS MORFOFUNCIONAL DE TRES BAMBÚES LEÑOSOS  
DEL ECOTONO SELVA NUBLADA-PÁRAMO  
EN LOS ANDES VENEZOLANOS**

**FUNCTIONAL ANALYSIS OF THREE WOODY BAMBOOS  
OF THE CLOUD FOREST-PARAMO ECOTONE  
IN THE VENEZUELAN ANDES**

***Francisca Ely<sup>1,4</sup>, Fermín Rada<sup>2</sup> y Néstor Gutiérrez<sup>3</sup>***

*<sup>1</sup>Centro Jardín Botánico, Universidad de Los Andes, Mérida, 5150, Venezuela.*

*<sup>2</sup>Postgrado en Ecología Tropical, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE),  
Universidad de Los Andes.*

*<sup>3</sup>Instituto de Desarrollo Forestal (INDEFOR), Universidad de Los Andes*

*<sup>4</sup>E-mail: fely@ula.ve*

**RESUMEN**

*Chusquea purdieana*, *C. serrulata* y *C. spencei* son los tres bambúes leñosos más comunes en los Andes venezolanos, las dos primeras son trepadoras del bosque nublado y la tercera es un arbusto asociado al bosque preparamero-arbustal paramero. Con el objeto de determinar la influencia de la forma de vida, hábitat, estructura morfoanatómica y altitud sobre la respuesta ecofisiológica de estas tres especies, se realizaron análisis multivariados incluyendo tanto atributos ecofisiológicos como morfoanatómicos a lo largo del gradiente bosque nublado-páramo (2450-3320 m snm). Los atributos ecofisiológicos analizados fueron aquellos involucrados en la respuesta hídrica, intercambio de gases, contenido de nitrógeno foliar y eficiencia en el uso del nitrógeno. Los morfoanatómicos: área foliar específica, diámetro de vasos caulinares y densidad estomática. Los estudios ecofisiológicos y mediciones microclimáticas se realizaron a 2450 m en el caso de las especies trepadoras, a 3025 y 3320 m en el de la arbustiva. Los análisis multivariados basados exclusivamente en atributos ecofisiológicos revelaron una marcada uniformidad en este género, que impidió separar a estas especies en función de su forma de vida, hábitat y distribución altitudinal. Sin embargo, cuando se analizaron en conjunto atributos ecofisiológicos y morfoanatómicos se obtuvo tanto una segregación interespecífica como entre formas de vida. La homogeneidad fisiológica observada en este grupo se atribuyó en primer lugar, a su estrecha asociación a condiciones de elevada humedad y nubosidad, y en segundo lugar, a que *Chusquea* constituye un grupo relativamente nuevo, en el que la diversificación morfológica no se refleja en un nivel fisiológico.

**Palabras clave:** Bambusoideae, *Chusquea*, ecofisiología, análisis multivariado, morfoanatomía, selva nublada, páramo, Venezuela

**ABSTRACT**

*Chusquea purdieana*, *C. serrulata* and *C. spencei* represent the three most common woody bamboos of the Venezuelan Andes; the first two are climbers that grow in the cloud forest-subpáramo forest ecotone, whilst the third is a shrub associated to the subparamo forest-paramo shrubland. With the purpose of determining the influence of life-form, habitat, morphoanatomical traits and altitude on the ecophysiology of these three species, a comparative multivariate analysis was carried out, involving water relations, leaf-gas exchange traits, foliage leaf nitrogen content and nitrogen use efficiency. The morphoanatomical traits studied were: specific leaf area, xylem vessel diameter and stomatal density. The ecophysiological studies and microclimate measurements in the two climbing species were carried out at 2450 m, and in the case of the shrub, at 3025 and 3320 m. Multivariate analysis based exclusively on ecophysiological traits revealed a pronounced ecophysiological uniformity in this genus that impedes differentiating climbers from shrubs, as well as between populations and species growing at different altitudes. However, when the analysis included both morphoanatomical and ecophysiological traits, it was possible to separate both life-forms and species. The physiological homogeneity observed in this group was related in the first place, with their close association to conditions characterized both by elevated humidity and cloudiness, and in second place, to the fact that *Chusquea* represents a relatively new group; therefore, morphological diversity is not yet reflected on a physiological level.

**Key words:** Bambusoideae, *Chusquea*, cloud forests, ecophysiology, multivariate analysis, morphoanatomy, paramos, Venezuela

## INTRODUCCIÓN

En los Andes tropicales, el límite superior del bosque continuo varía considerablemente, dependiendo principalmente de factores abióticos como el tipo de vertiente (seca o húmeda), la topografía, exposición de la ladera (Monasterio 1980, Sarmiento 1986, Suarez-del Moral y Chacón 2011) y naturaleza del material parental (formación geológica). En vertientes húmedas, el límite arbóreo puede ascender hasta los 3600 m snm (Di Pasquale *et al.* 2008); sin embargo, en los Andes venezolanos, este límite suele situarse entre los 2800 y 3500 m (Ramírez *et al.* 2011). Generalmente, alrededor de los 2800 m, la altura del dosel del estrato boscoso disminuye dramáticamente, así como la densidad de epífitas vasculares y trepadoras leñosas; a partir de los 3100 m, el bosque se vuelve discontinuo, y se aprecia un mosaico de vegetación conformado por parches de vegetación boscosa que alternan con la vegetación típica de páramo dominada por arbustos esclerófilos, rosetas y gramíneas en macolla (Smith 1994, Bader *et al.* 2007, Ramírez *et al.* 2011). Asociados a todos los ecosistemas boscosos y de páramo de los diferentes pisos altitudinales de los Andes tropicales, crecen una diversidad de bambúes leñosos, pertenecientes a los géneros *Arthrostylidium*, *Aulonemia*, *Chusquea* y *Rhipidocladum*. El género *Chusquea* se destaca de los otros géneros por ser el más diverso en especies y en formas de vida, con representantes a lo largo del gradiente altitudinal bosque nublado-bosque preparamero-páramo, entre los 1800 y 4000 m snm, en consecuencia, adopta formas de vida trepadoras y arbustivas (Clark 1989, Young 1991, Clark 1997, Stern *et al.* 1999, Clark y Judziewicz 1999, Bussman 2002, Niño *et al.* 2007, Cuello *et al.* 2009, Clark y Ely 2011). En los bosques nublados de los Andes venezolanos, entre los 2200 y 2800 m snm predomina la forma de vida trepadora; entre los 2800-2900 m snm, se solapa el hábito trepador con el arbustivo en vertientes húmedas, y a partir de los 3000 m y hasta los 4000 m snm, crecen exclusivamente bambúes arbustivos (Clark 1989, Stern *et al.* 1999, Ramírez *et al.* 2011, Ely 2009, Arzac *et al.* 2011, Clark y Ely 2011). El amplio intervalo altitudinal del género *Chusquea* en los Andes tropicales sugiere el desarrollo de adaptaciones morfológicas y fisiológicas relacionadas con el intercambio de gases, el balance hídrico y la

resistencia a bajas temperaturas para adaptarse a las variaciones ambientales que condiciona el gradiente altitudinal bosque nublado-páramo. Por encima de los límites del bosque continuo (3100 m) la temperatura diaria fluctúa considerablemente, con temperaturas nocturnas cercanas o incluso debajo de los 0°C que pueden aumentar hasta 35 °C en horas de mediodía. En los ecosistemas tropicales de alta montaña se genera un gradiente altitérico en el cual la temperatura del aire disminuye aproximadamente 0,6 °C cada 100 m altitudinales (Rundel 1994). El gradiente altitudinal no solo afecta la temperatura sino que afecta por igual variables atmosféricas y edafológicas. En el primer caso, incrementa la fracción de radiación del espectro UV y paralelamente disminuye la concentración de dióxido de carbono y oxígeno atmosférico; en el segundo, disminuye el contenido y disponibilidad de nutrientes como el nitrógeno y el fósforo (Monasterio y Reyes 1980, Rundel 1994, Azócar y Rada 2006). Las variaciones en las condiciones ambientales a lo largo de gradientes altitudinales implican el desarrollo de adaptaciones funcionales en aquellos grupos de plantas que ocupan intervalos de distribución altitudinal amplios, sin embargo; hasta la fecha, los estudios de esta naturaleza se limitan a las rosetas caulescentes del género *Espeletia* y a especies arbóreas del género *Polylepis*. En el caso de las especies de *Espeletia*, se aprecia una importante plasticidad morfoanatómica y fisiológica. La plasticidad morfoanatómica se relaciona con modificaciones del área foliar y las dimensiones celulares; la fisiológica, con ajustes del aparato fotosintético (tasas de fotosíntesis, puntos de compensación y temperaturas óptimas de fotosíntesis), en el balance hídrico (disminución en el contenido relativo de humedad apoplástico, potenciales hídricos y osmóticos foliares) y en el contenido de macronutrientes como el nitrógeno (Baruch 1979, Goldstein *et al.* 1985, Rada *et al.* 1992, Rada *et al.* 1998). En *Polylepis*, las adaptaciones funcionales de las especies a lo largo de gradientes latitudinales y altitudinales amplios también involucran modificaciones en la respuesta fisiológica, concretamente con ajustes en las tasas de fotosíntesis, potencial hídrico y osmótico foliar (Goldstein *et al.* 1994, Rada *et al.* 2004, Azócar *et al.* 2007). Curiosamente, en el grupo de las gramíneas, se desconocen las adaptaciones morfofuncionales desarrolladas a lo largo de gradientes altitudinales amplios en ecosistemas tropicales de

alta montaña, a pesar de tratarse de unos de los grupos más conspicuos en estos ambientes. Los estudios ecofisiológicos en gramíneas herbáceas de ecosistemas con temperaturas extremas se concentran principalmente en ecosistemas semiáridos, árticos y antárticos (Montiel *et al.* 1999, Niu *et al.* 2005, Liu y Osborne 2008) y en ecosistemas andinos, se limitan al estudio realizado por Márquez *et al.* (2006) relacionados con la tolerancia a bajas temperaturas. En el caso de las gramíneasseudoleñosas como los bambúes, los estudios de esta naturaleza realizados abarcan en su mayoría a los bambúes arborescentes de interés comercial cultivados en China, Japón e India; específicamente, *Arundinaria japonica*, *Bambusa tulda*, *Dendroclamus giganteus*, *D. strictus*, *Guadua angustifolia* y *Phyllostachys pubescens* (Agata *et al.* 1985, Li *et al.* 2000, Kumar *et al.* 2002) y algunas arbustivas de sotobosque pertenecientes a los géneros *Sasa* (Ishikawa 1984, Agata *et al.* 1985, Lei y Koike 1998, Tanaka 2002, Motomura *et al.* 2008) y *Sasamorfa* (Tanaka 2002). En Suramérica, los estudios ecofisiológicos en bambúes se limitan a bambúes trepadores no andinos del bosque húmedo de Panamá (*Rhipidocladum racemiflorum*, Cochard *et al.*, 1994) y del Bosque Atlántico Argentino (*Chusquea ramossisima*, *C. tenella* y *Merostachys clausenii*, Saha *et al.* 2009, Montti 2010). Los estudios realizados hasta la fecha indican que los bambúesseudoleñosos poseen una elevada plasticidad para aclimatarse a diferentes condiciones lumínicas, con tasas fotosintéticas comparables a las de dicotiledóneas C<sub>3</sub> (Agata *et al.* 1985, Lei y Koike 1998, Montti 2010). Por otro lado, son poco propensos a la fotoinhibición en condiciones de elevada radiación (Kumar *et al.*, 2002) y se destacan

por ser muy resistentes a los procesos de cavitación en el xilema inducidos por estrés hídrico (Cochard *et al.* 1994, Saha *et al.* 2009).

Con el propósito de conocer las adaptaciones funcionales desarrolladas por los bambúes andinos que facilitaron su establecimiento en ecosistemas de alta montaña, se realizó un estudio comparativo entre las especies del género *Chusquea*, por tratarse del único género de bambúes con representantes asociados al gradiente altitudinal bosque-páramo. Para cumplir dicho objetivo, se realizó un estudio comparativo abarcando dos bambúes trepadores del bosque nublado y uno arbustivo, asociado tanto al bosque preparamero como al páramo propiamente dicho. La selección de atributos ecofisiológicos y morfoanatómicos obedece al hecho de que ambos son afectados por las variaciones microclimáticas que condiciona el gradiente altitudinal bosque nublado-páramo. Los atributos ecofisiológicos usualmente más afectados por la altitud son aquellos involucrados en la respuesta hídrica, el intercambio de gases y la eficiencia en el uso de del nitrógeno (Baruch 1979, Goldstein *et al.* 1989, Rada *et al.* 1987, Cabrera *et al.* 1998, Cavieres *et al.* 2000, Rada *et al.* 1998, Azócar y Rada 2006), y los morfoanatómicos: el área foliar específica, el diámetro de los vasos xilemáticos y la densidad de estomas (Fahn 1990, Ely *et al.* 2005, Ely 2009, Kiyota 2011). El presente estudio pretendía responder las siguientes preguntas: 1- Sabiendo que el gradiente altitudinal bosque-páramo condiciona gradientes lumínicos, térmicos e hídricos, ¿en qué medida influye sobre atributos funcionales fisiológicos y morfoanatómicos claves?, 2- ¿cómo afecta la forma de vida a estos atributos funcionales?, 3-¿cuáles son los atributos más afectados por la altitud?

**Tabla 1.** Temperaturas del aire (T) y humedad relativa (HR) registradas en el bosque nublado de Monte Zerpa y en los páramos de La Culata y La Aguada durante las épocas seca y húmeda. Max: temperatura máxima absoluta, Min: temperatura mínima absoluta, Prom: temperatura promedio con su respectivo error estándar.

Localidad	Época Seca				Época Húmeda			
	T (°C)			HR %	T (°C)			HR %
	Max	Min	Prom		Max	Min	Prom	
Monte Zerpa	20	7,03	13,2±0,1	76±3,5	16,7	8,3	13,24±0,1	87±4,8
La Culata	18,8	-0,16	9±0,2	65±4,7	18	4,3	9,5±0,9	78±3,7
La Aguada	20	-0,68	7,8±0,1	68±4,8	19	2,0	7,4±1,1	80±2,5

Es factible que tanto la forma de vida como el hábitat influyeran caracteres morfoanatómicos claves como el área foliar específica, el diámetro de los elementos conductores y la densidad de estomas. En los bambúes de bosque nublado, se esperaría una área foliar y una densidad estomática elevada, comparable a la descrita para bambúes trepadores del mismo género del bosque Atlántico (Metcalf y Chalk 1960, Montti *et al.* 2009). Por otro lado, el hábito trepador implica la presencia de vasos anchos que proporcionen una conducción eficiente en todo el genet. Estas características morfoanatómicas deberían estar vinculadas a tasas de transpiración y de conductancia estomática elevadas, que hipotéticamente, distinguirían a las especies trepadoras de bosque de la especie arbustiva de páramo. El modo y rapidez de la propagación vegetativa también es otro carácter que difiere marcadamente entre bambúes trepadores y arbustivos y que debe afectar ciertos atributos ecofisiológicos claves relacionados con el intercambio de gases, el contenido de nitrógeno foliar y eficiencia en el uso de este nutriente. Los bambúes trepadores se destacan por ser muy competitivos en la colonización de claros llegando a desplazar a las especies arbóreas en la regeneración de bosques atlánticos y australes (Tabarelli y Mantovani 2000, Holz y Veblen 2006, Campanello *et al.* 2007). Teniendo ello en consideración, se esperaría que los bambúes trepadores, así como otras plantas pioneras de la sucesión presentasen tasas de fotosíntesis más elevadas, aunadas a un mayor contenido de nitrógeno foliar. En contraposición, los bambúes arbustivos asociados a mayores elevaciones que los trepadores, deberían presentar menores valores para estos últimos atributos, dado que crecen en condiciones ambientales más limitantes y su propagación vegetativa es más lenta. Asimismo, estos últimos deberían presentar mayores valores para atributos como la respiración y los valores de radiación para los cuales se satura la tasa de fotosíntesis, características observadas previamente en otros grupos de plantas de páramo, por su exposición a la elevada radiación que caracteriza a estos ecosistemas (Azócar y Rada 2006, Azócar *et al.* 2007).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Especies de estudio

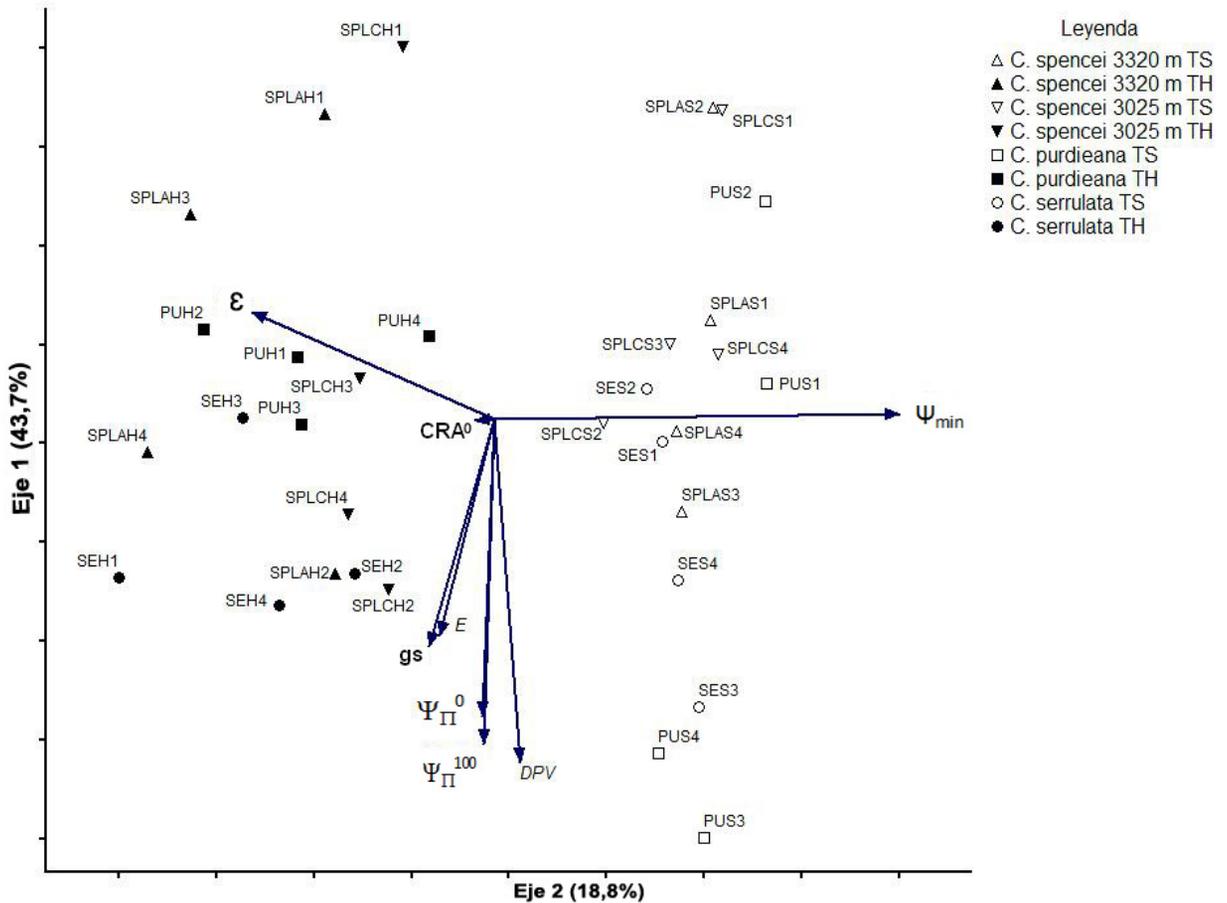
Se seleccionaron las tres especies de bambúes

leñosos de distribución tanto geográfica como altitudinal más amplia en la Cordillera de Mérida: *Chusquea purdieana* Kunth, *C. serrulata* Pilger y *C. spencei* Ernst. Las dos primeras especies son trepadoras de la bosque nublado montano alto que ocasionalmente crecen a la misma elevación; sin embargo, difieren en su abundancia como en su distribución local y altitudinal en la Cordillera de Mérida. *C. purdieana* presenta una distribución muy regular entre los 2200-2750 m snm y se destaca como una colonizadora dominante de claros naturales. En contraste, *C. serrulata* crece entre los 2450-2900 m snm pero presenta una distribución muy discontinua y sus genets ocupan extensiones usualmente de pocos metros. La tercera especie, *C. spencei*, es un arbusto del páramo que crece asociado al bosque paramero entre los 2900-3200 m, y a arbustales parameros entre los 3300-3650 m snm. Cabe destacar que ninguna de estas especies crece en ecosistemas con perturbaciones frecuentes, ni están asociadas a vegetación secundaria (Ely 2009).

Los bambúes así como las gramíneas herbáceas constituyen organismos clonales, en los cuales el individuo denominado genet está constituido por numerosos ramets, denominados culmos, los cuales se propagan asexualmente mediante rebrotes de los rizomas y enraizamiento de culmos y sexualmente por semillas. Sin embargo, el tipo de floración y la extensión de sus ciclos de floración varían mucho en función de la especie, su forma de vida y del hábitat. Los bambúes trepadores como *C. purdieana* y *C. serrulata* presentan una floración gregaria monocárpica, mientras que los arbustos de páramo como *C. spencei*, presentan eventos de floración asincrónica y continua (Clark 1989, Ely 2009). La extensión de los ramets (y por lo tanto de los genets) es otro carácter que también difiere mucho en función de la forma de vida. En los bambúes trepadores como *C. purdieana* y *C. serrulata* los ramets pueden llegar a extenderse entre 3-6 m, mientras que en bambúes arbustivos como *C. spencei*, entre 0,8-3 m de altura.

### Características microclimáticas de los sitios de estudio

El estudio se realizó a lo largo de un gradiente altitudinal de 870 m, que se extendía desde 2450 hasta 3320 m; abarcando los pisos altitudinales con comunidades de bosques nublados, bosque paramero y el páramo propiamente dicho. Para abarcar este gradiente altitudinal se seleccionaron



**Figura 1.** Ordenamiento en función de las variables que intervienen en la respuesta hídrica en *C. spencei*, *C. purdieana* y *C. serrulata* durante las temporadas seca (TS) y húmeda (TH).  $CRH^0$ : contenido relativo de agua, E: tasa de transpiración,  $\epsilon$ : módulo de elasticidad, DPV: déficit de presión de vapor, gs: conductancia estomática,  $\Psi_{II}^0$ : potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor,  $\Psi_{II}^{100}$ : potencial osmótico a saturación,  $\Psi_{min}$ : Potencial hídrico mínimo.

tres sitios: el bosque nublado de Monte Zerpa ( $08^{\circ} 38, 92' N$  and  $71^{\circ} 24.63' W$ ), a una altitud de 2450 m snm, un arbustal paramero situado a 3025 m en el páramo La Culata ( $N 08^{\circ} 44,99'$  and  $W 71^{\circ} 04,17'$ ), entre un cultivo de papa y un relicto de bosque paramero, y un arbustal paramero ubicado a 3320 m, situado en el páramo La Aguada, en el trayecto que recorre el teleférico de Mérida ( $N 8^{\circ} 35'$  and  $W 71^{\circ} 09'$ ).

En Monte Zerpa, la temperatura promedio anual varía entre  $9-14^{\circ} C$ . En el páramo, la temperatura promedio anual en el gradiente de 3000-3450 m snm varía entre  $6-8^{\circ} C$ . A partir de 3000 m snm, pueden ocurrir heladas nocturnas, generalmente limitadas a la época seca (Azócar y Monasterio 1980, Azócar 2006, Cáceres 2008, Ely 2009). Los

tres sitios mencionados presentan un régimen de lluvias bimodal, y las precipitaciones típicamente disminuyen a medida que se asciende en el gradiente altitudinal (Monasterio y Reyes 1980). En el año en el que se realizó el estudio, la precipitación total fue de 2520 mm en Monte Zerpa, 1780 mm en la Culata y 1573 mm en la estación La Aguada (Ely 2009).

**Estudios microclimáticos**

Las variables microclimáticas temperatura y humedad relativa (HR) se midieron durante un período de 8 meses con microestaciones portátiles (marca HOBO) de medición continua (en intervalos de 15 min), colocados a una distancia de 1,5 m del suelo (uno por sitio), desde febrero 2008 hasta octubre 2008.

### Estudios ecofisiológicos

Se realizaron en el año 2008, durante la temporada seca y la húmeda. Todas las mediciones se realizaron durante un total de seis días por temporada.

### Estimación del déficit de presión de vapor

Los valores de DPV (kPa) de cada especie se determinaron a través de mediciones puntuales de la humedad relativa (HR) con un higrómetro digital (marca OMEGA, mod. RH-200F Stanford, USA) y de la temperatura del aire temperatura y la temperatura foliar ( $T_a$  y  $T_f$  en °C, respectivamente), utilizando termopares de cobre-constantán durante los días de medición.

### Relaciones hídricas

Éstas se estudiaron tanto en campo como en el laboratorio, en complementos de rama procedentes de cuatro genets por especie, separados por una distancia mínima de 15 m (Ely 2009). En campo se midió para cada especie, el potencial hídrico foliar mínimo ( $\Psi_{\min}$ , MPa) a las 13:00 h, con una cámara de presión de Scholander (*PMS Instruments Co.*, Corwallis, Oregon, USA), durante 3 días por época y por sitio. En el laboratorio se determinó a partir de curvas presión-volumen: potencial osmótico de saturación ( $\Psi_{\Pi}^{100}$ , MPa), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ( $\Psi_{\Pi}^0$ , MPa), contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgor ( $CRA^0$ , %) y módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ).

### Intercambio de Gases

Todas las variables relacionadas con el intercambio de gases: ( $A$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), tasa transpiratoria ( $E$ ,  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), respiración en la oscuridad ( $R$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),  $\text{CO}_2$  interno ( $\text{CO}_{2\text{int}}$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ) y densidad de flujo fotónico fotosintético a la que se satura  $A$  ( $DFFF_{\text{sat}}$ ,  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) se midieron en campo con un analizador de gases infrarojo portátil (LCA-4, ADC, Hoddesdon, UK), durante tres días por época, por sitio. Las mediciones se realizaron en  $n=20$  complementos foliares por genet, en 4 genets por especie (y por sitio, en *C. spencei*) separados por una distancia mínima de 15 m (Ely 2009).

### Nitrógeno foliar total

La determinación del contenido de nitrógeno foliar se realizó únicamente durante la época húmeda. Se determinó como  $\text{mg N}_2/\text{gr}$  de tejido

foliar, en muestras de hojas de cuatro individuos por especie, por sitio, mediante la titulación ácida con  $\text{H}_2\text{SO}_4$  propuesta por Kjeldahl y modificado por Acevedo (1994), durante la época húmeda únicamente. Con estos valores, se determinó la eficiencia en el uso del nitrógeno (EUN).

### Estudios morfoanatómicos

*Área foliar específica (AFE)*. Se determinó en un total de  $n=20$  hojas por especie, y por elevación en el caso de *C. spencei*, procedentes de 4 genets diferentes en cada caso (5 hojas por genet). Los culmos de los cuales se extrajeron las hojas se colectaron en campo, y se transportaron en agua hasta el laboratorio, donde se dejaron rehidratar durante un período de 24 h. Posteriormente se determinó el área foliar escaneando las hojas a 300 píxeles por cm (*IrfanView for Windows versión 4.2*), luego se determinó el área foliar en píxeles (*Image J 1.38x*) y ésta se transformó a  $\text{cm}^2$ . El peso seco foliar de cada especie se determinó en las mismas hojas previamente escaneadas, las mismas se secaron en la estufa a  $57^\circ\text{C}$  durante 72 h y se determinó su peso (g) con una balanza analítica (marca *Mettler* mod. PN-163, *Germany*). Conocido el peso seco y el área foliar en cada caso se procedió a determinar el área foliar específica (AFE,  $\text{cm}^2/\text{g}$ ):

$$AFE = \text{Area foliar/peso seco}$$

### Determinación del diámetro de los elementos de vaso del xilema caulinar

El material empleado para los estudios anatómicos consistió en segmentos de cuatro culmos por especie, fijados en FAA (mezcla de formalina, ácido acético glacial y alcohol etílico al 70 %, Johansen 1940). Con dicho material se realizaron secciones transversales a mano alzada, que fueron posteriormente teñidas con la doble coloración de fucsina básica-azul de astra, modificada por Luque *et al.* (1996) y se montaron en glicerina acuosa al 50 % (Johansen, 1940) para ser estudiadas en un microscopio óptico modelo Zeiss Axioscop. Para determinar el diámetro de los vasos del xilema ( $\mu\text{m}$ ), se enfocó en cada preparación, aleatoriamente, 3 campos diferentes, lo cual representaba un total de 9 campos por especie. En cada campo, se registró el diámetro de 3 vasos, de manera de obtener un total de 27 mediciones por individuo.

**Densidad estomática y tamaño de estomas**

Estos se determinaron como N° estomas/mm<sup>2</sup> en cuatro individuos por especie, en segmentos de 0,5-0,7 cm. La epidermis superior e inferior se desprendió empleando el método de Jeffrey según Johansen (1940) y se tiñeron siguiendo el procedimiento anteriormente descrito. El tamaño y densidad estomática promedio, máxima y mínima para cada especie se determinó en un total de 27 observaciones (campos) por especie, en un microscopio óptico Zeiss Axioscop.

**Análisis de los atributos ecofisiológicos y morfoanatómicos**

Este análisis se realizó mediante métodos de ordenamiento, basados en el Análisis de Componentes Principales (ACP), con el programa PCORD para Windows, versión 5.0. En este estudio se analizaron por separado, el efecto de las principales variables involucradas en la respuesta hídrica y en el intercambio de gases de estas especies. En el primer caso, las variables incluidas en el análisis de la respuesta hídrica fueron:  $\Psi_{\min}$ ,  $\Psi_{\Pi}^{100}$ ,  $\Psi_{\Pi}^0$ , E,  $\epsilon$ , CRA<sup>0</sup>, DPV y gs. En el segundo análisis, se consideraron las siguientes variables: A<sub>max</sub>, R, gs, DFFF<sub>SAT</sub> y la concentración subestomática de CO<sub>2</sub> (CO<sub>2int</sub>). El tercer análisis incluyó todas las variables fisiológicas antes mencionadas, e incorporó otras variables: contenido de nitrógeno foliar (N<sub>Foliar</sub>), eficiencia instantánea en el uso del N<sub>2</sub> (EUN). Paralelamente, se incluyeron los siguientes caracteres morfoanatómicos: AFE, DV y DE.

Para cada uno de los ACP mencionados, se construyeron matrices en las cuales las filas estaban representadas por los individuos de cada especie (n=4) y las columnas con las variables mencionadas anteriormente. En el ordenamiento con las variables hídricas y las involucradas en el intercambio de gases se incluyeron mediciones correspondientes a las temporadas seca y húmeda. En el ordenamiento realizado en función de las variables fisiológicas y anatómicas, solo se incluyeron mediciones ecofisiológicas correspondientes a la época húmeda, dado que las variables morfológicas y anatómicas seleccionadas (AFE, DV y DE) constituyen atributos estructurales que no son afectadas por las variaciones hídricas estacionales. Previo a los ordenamientos, fue necesario relativizar los datos (McCune y Grace, 2002) con el objeto de homogeneizar variables obtenidas con diferentes unidades de medición y de diferentes órdenes de magnitud.

**RESULTADOS**

**Microclima**

Las condiciones microclimáticas a lo largo del gradiente altitudinal bosque nublado-páramo (2450-3320 m snm) se caracterizaron por una elevada nubosidad durante la temporada seca, la cual provocó una disminución en los valores de radiación medidos durante dicho período, minimizando las diferencias entre las temperaturas diurnas entre sitios. En los tres sitios de medición, las temperaturas mínimas se presentaron en horas de madrugada, entre las 02:00-04:00 h. Las heladas nocturnas fueron infrecuentes en el año 2008, y se limitaron a la temporada seca, con temperaturas congelantes muy cercanas a 0 °C a ambas elevaciones (Tabla 1). Las temperaturas máximas del aire se registraron entre las 10:00-13:00 h en días despejados en los tres sitios de estudio y los máximos valores fueron registrados en el páramo de La Aguada durante la temporada seca (Tabla 1). En el páramo, la diferencia de temperatura a lo largo del gradiente altitudinal de 295 m fue de 1,2 °C durante la época seca y 2,1 °C durante la húmeda (Tabla 1). La humedad

**Tabla 2.** Influencia de las variables relacionadas con la respuesta hídrica sobre el ordenamiento, basado en el valor de correlación r aportado por el coeficiente Pearson-Kendall.

Variable	Eje		
	1	2	3
$\Psi_{\min}$	0,92*	0	0,06
$\epsilon$	0,56*	0,16	0,37*
$\Psi_{\Pi}^{100}$	0	0,70*	0,24*
$\Psi_{\Pi}^0$	0	0,54*	0,20
CRH <sup>0</sup>	0,06	0,01	0,13
E	0,36*	0,01	0,49*
gs	0,07	0,35*	0,031
DPV	0,01	0,48*	0,34*

\*Variables que influyen de manera significativa sobre el ordenamiento.

CRH<sup>0</sup>: contenido relativo de agua, E: tasa de transpiración,  $\epsilon$ : módulo de elasticidad, DPV: déficit de presión de vapor, gs: conductancia estomática,  $\Psi_{\Pi}^0$ : potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor,  $\Psi_{\Pi}^{100}$ : potencial osmótico a saturación,  $\Psi_{\min}$ : Potencial hídrico mínimo.

relativa fue elevada durante todo el período de estudio; los mayores valores en ambas temporadas se registraron en el bosque nublado de Monte Zerpa, y los menores en el páramo de La Culata (Tabla 1). La DFFF medida en ambos sitios varió considerablemente, en función de la temporada de medición y la nubosidad. Durante la temporada seca, en el intervalo de 09:00-13:00 h, los valores máximos fueron 600-1000  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , tanto en el bosque nublado como en el páramo (a ambas elevaciones). Durante la época húmeda, en días despejados, los valores de DFFF máximos se registraron entre las 09:00-13:00 h, y alternaron entre 1400-1800  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en el bosque y 700-1100  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en el páramo a ambas elevaciones. Sin embargo, aún en los días inicialmente despejados, podía nublarse repentinamente a partir de las 10:00 h, lo cual provocaba una disminución en los valores de DFFF y en la temperatura del aire. Durante la temporada húmeda, los días de medición se caracterizaron por ser despejados con valores de radiación relativamente elevados, particularmente en el claro del bosque nublado.

#### **Análisis basado en las variables involucradas en la respuesta hídrica**

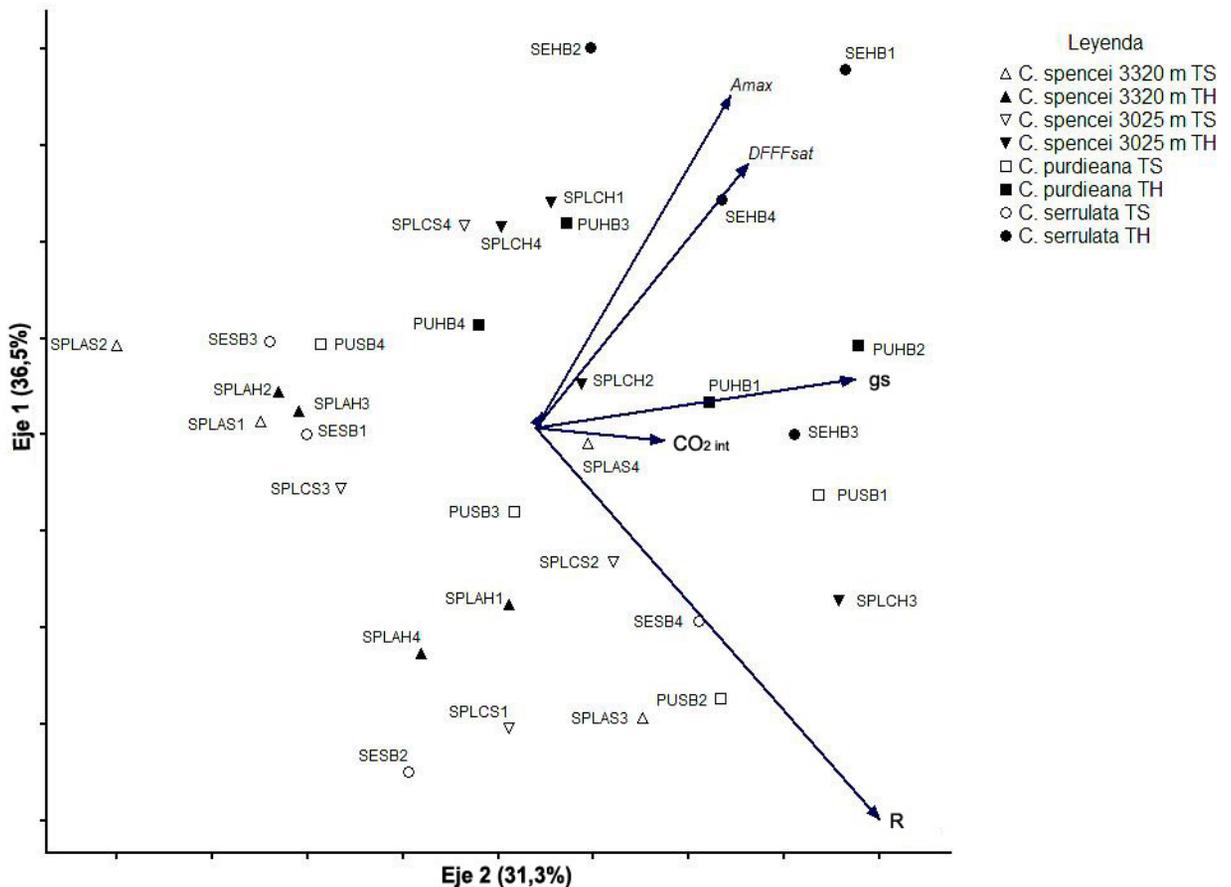
Este primer ordenamiento indica que tanto las especies trepadoras (*C. purdieana* y *C. serrulata*) como la arbustiva (*C. spencei*), respondieron de manera muy uniforme a las fluctuaciones hídricas estacionales, pese a las diferencias relacionadas con su forma de vida y a las diferencias microclimáticas relacionadas con su hábitat (Fig. 1). Las mediciones realizadas se segregan en dos grandes grupos que coincidieron con la época de medición: el primer grupo, ubicado hacia el extremo derecho del primer eje reunió los valores de las tres especies correspondientes a la temporada seca (Fig. 1). El segundo (ubicado al extremo izquierdo de este eje), reunió a todas las mediciones correspondientes a la temporada húmeda (Fig. 1). El primer eje de ordenación que explicó el 43,7 % de la variación, se correlacionó positivamente con  $\Psi_{\text{min}}$  y en forma negativa con  $\epsilon$  y en menor proporción E (Fig. 1, Tabla 2). En el segundo eje (que explicó el 18,8 %), las variables que más influyeron en el ordenamiento y que se correlacionaron con éste de manera negativa fueron:  $\Psi_{\text{II}}^{100}$  y  $\Psi_{\text{II}}^0$ , DPV y en menor proporción gs (Fig. 1, Tabla 2). En el tercer eje de ordenamiento (que explicó el 14,3% de la variación) las variables

que tuvieron más peso fueron nuevamente: E,  $\epsilon$ , DPV y  $\Psi_{\text{II}}^{100}$ .

#### **Análisis realizado con las variables involucradas en el intercambio de gases**

Este ordenamiento confirmó la misma tendencia observada en el anterior, por el hecho de que tampoco segrega a las especies trepadoras (*C. purdieana* y *C. serrulata*) de la arbustiva (*C. spencei*), ni a las poblaciones de esta última en función de la altitud. Sin embargo, en este caso, las mediciones no se segregaron en dos grupos claramente definidos en función de la temporada de medición (seca/húmeda). Los tres primeros ejes explicaron el 84,2 % de la variación. Las variables que influyeron en el ordenamiento en el primer eje (que explicó el 36,5 %) son, en orden de importancia: R, gs,  $\text{DFFF}_{\text{SAT}}$ ,  $A_{\text{max}}$  y  $\text{CO}_{2\text{int}}$  (Fig. 2, Tabla 3). El segundo eje (explicó el 31,3 % de la variación) estuvo condicionado por las siguientes variables:  $A_{\text{max}}$ ,  $\text{DFF}_{\text{SAT}}$  y R (Fig. 2, Tabla 3). En el segundo eje se aprecia una tendencia a agrupar a los individuos en función de la temporada de medición (seca/húmeda) y de la altitud (en el caso de *C. spencei*).

$A_{\text{max}}$ ,  $\text{DFFF}_{\text{SAT}}$ , gs y  $\text{CO}_{2\text{int}}$  se correlacionaron positivamente con los dos primeros ejes de ordenamiento, e incrementaron hacia la derecha y en sentido ascendente, creando un gradiente a lo largo del cual se situaron la mayoría de las mediciones de *C. serrulata* correspondientes a la temporada húmeda, seguidas de las mediciones para la misma temporada de *C. purdieana* y los genets de *C. spencei* ubicados a 3025 m. Hacia el extremo inferior de este eje, se situaron las mediciones correspondientes a los individuos de *C. spencei* que crecen a mayor elevación (3320 m) para ambas temporadas, junto con las de *C. purdieana* y *C. serrulata* correspondientes a la temporada seca. R representa una de las variables de mayor peso en este ordenamiento, correlacionándose negativamente en ambos ejes (Fig. 2), generando un gradiente que segregó, en sentido descendente, a las tres especies en función de la temporada de medición y de la altitud en el caso de *C. spencei*. En el tercer eje del ordenamiento (que explicó el 16,4 % de la variación), las dos variables que tuvieron mayor peso fueron nuevamente gs y  $\text{DFFF}_{\text{SAT}}$  (Fig. 2, Tabla 3). Los valores de  $A_{\text{max}}$  de estas tres especies fueron afectados por la temporada de medición y en menor grado por la altitud. Durante la temporada seca las tres especies presentaron valores similares



**Figura 2.** Ordenamiento en función de las variables que intervienen en el intercambio de gases en *C. spencei*, *C. purdieana* y *C. serrulata* durante las temporadas seca (TS) y húmeda (TH). **A<sub>max</sub>**: tasa de fotosíntesis máxima, **CO<sub>2int</sub>**: concentración de CO<sub>2</sub> subestomático **DFFF<sub>SAT</sub>**: densidad de flujo de fotones fotosintéticos para los cuales se satura A, **gs**: conductancia estomática, **R**: respiración en la oscuridad.

(Fig. 2), y durante la húmeda se registró un pequeño incremento en las tasas de fotosíntesis máximas de *C. serrulata* y la población de *C. spencei* ubicada a 3025 m, por lo cual no pudo hallarse ninguna relación entre este atributo y la forma de vida de estos bambúes (Fig. 2).

**Análisis basado en atributos ecofisiológicos y morfoanatómicos**

Las variables ecofisiológicas incluidas en este análisis fueron aquellas que intervienen en las relaciones hídricas y el intercambio de gases ( $\Psi_{min}^?$ ,  $\Psi_{II}^{100}$ ,  $\Psi_{II}^0$ , DPV, E, *gs*, *CRA*<sup>0</sup>,  $\epsilon$ , *A<sub>max</sub>*, R, *CO<sub>2int</sub>* y *DFFF<sub>SAT</sub>*), junto con otros atributos ecofisiológicos como la concentración de nitrógeno foliar y eficiencia en el uso de este nutriente (*N<sub>2foliar</sub>* y EIUN), y las variables morfoanatómicas que típicamente son más afectadas por la forma de vida y la altitud

(AFE, DV y DE). Cuando el ordenamiento se realizó en función del primer y segundo eje que explicaron el 28,80 y el 21% de la variación, respectivamente (Fig. 3) se apreció una tendencia a segregar a las especies trepadoras de la especie arbustivas, y en virtud de ello, los individuos de *C. spencei* se sitúan hacia el extremo derecho del eje, mientras que los individuos de *C. serrulata* y dos de los individuos de *C. purdieana* (trepadoras) se sitúan hacia el extremo izquierdo del mismo (Fig. 3). Este primer eje está representado por variables tanto estructurales como ecofisiológicas, cuya importancia en sentido decreciente es: DV, *DFFF<sub>SAT</sub>*, *A<sub>max</sub>*, *N<sub>2foliar</sub>* y DE (Fig. 3, Tabla 4). En el segundo eje, son las variables relacionadas con la respuesta hídrica las que tienen mayor peso en el ordenamiento, en sentido decreciente:  $\epsilon$ ,  $\Psi_{II}^{100}$ ,  $\Psi_{II}^0$ , seguidas de R (Fig. 3, Tabla 4). El tercer

**Tabla 3.** Influencia de las variables que intervienen con el intercambio de gases sobre el ordenamiento, basado en el valor de correlación aportado por el coeficiente Pearson-Kendall.

Variable	Eje		
	1	2	3
<b>Amax</b>	0,26*	0,59*	0,07
<b>DFFF<sub>SAT</sub></b>	0,31*	0,39*	0,22
<b>R</b>	0,44*	0,46*	0,10
<b>gs</b>	0,40*	0,01	0,50*
<b>CO<sub>2int</sub></b>	0,27*	0	0,07

\*Variables que influyen de manera significativa sobre el ordenamiento.

**Amax:** tasa de fotosíntesis máxima, **CO<sub>2int</sub>:** concentración de CO<sub>2</sub> subestomático **DFFF<sub>SAT</sub>:** densidad de flujo de fotones fotosintéticos para los cuales se satura A, **gs:** conductancia estomática, **R:** respiración en la oscuridad.

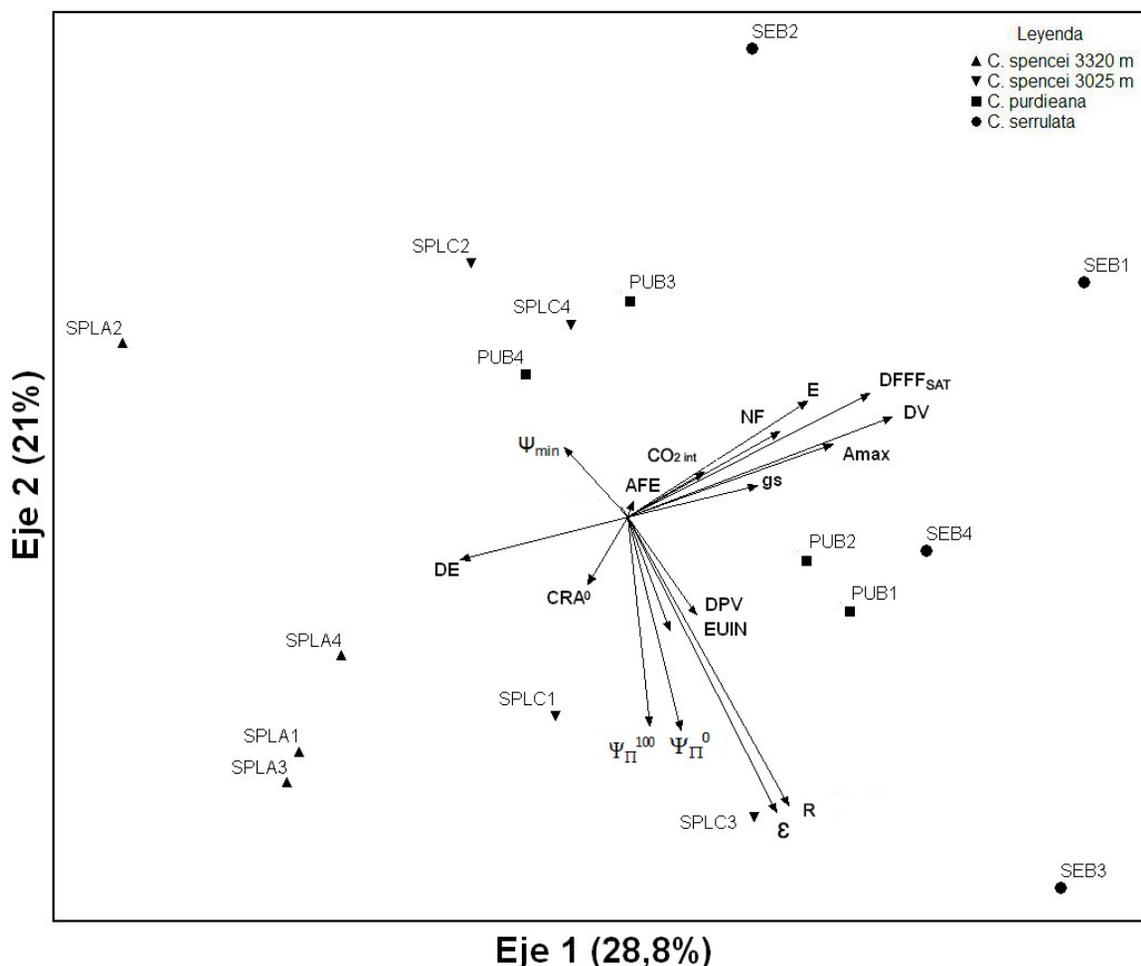
eje, que explicó el 13 % de la variación, está representado por variables tanto morfoantómicas como ecofisiológicas; cuya influencia en orden de importancia fueron: AFE, CO<sub>2int</sub> y E. Cuando se representa gráficamente este ordenamiento en función del primer y el tercer eje (Fig. 4), se obtienen tres grupos claramente delimitados: el primero, ubicado hacia el extremo izquierdo, está representado por los individuos de *C. spencei* de ambas elevaciones; en el área superior *C. purdieana*, y abajo y a la izquierda, *C. serrulata*. En esta última representación, las variables que tienen mayor influencia en el primer eje son: DV, DFFF<sub>SAT</sub>, NF, A<sub>max</sub> y DE, y en el tercer eje: AFE, CO<sub>2int</sub> y E (Fig. 4, Tabla 4).

## DISCUSIÓN

### Respuesta hídrica e intercambio de gases

La respuesta hídrica de las especies trepadoras (*C. serrulata*, *C. purdieana*) y la arbustiva (*C. spencei*) resultó ser inesperadamente uniforme, particularmente cuando se comparan éstas y la población de *C. spencei* situada a 3025 m. Las tres especies coincidieron en presentar potenciales hídricos foliares relativamente elevados, y con valores de  $\Psi_{min}$ ,  $\Psi_{\Pi}^{100}$ ,  $\Psi_{\Pi}^0$ ,  $\epsilon$  y DPV muy

similares en ambas temporadas, por lo cual el análisis basado en variables ecofisiológicas relacionadas con las relaciones hídricas segregó a estos tres bambúes en grupos relacionados con la temporada de medición (seca/húmeda) y no con su forma de vida (trepadores/arbustos), especie, hábitat (bosque nublado/páramo) o elevación (en el caso de *C. spencei*). De acuerdo a este análisis, las variables que aparentemente tienen mayor peso en la respuesta hídrica de *C. purdieana*, *C. serrulata* y *C. spencei*, son en orden de importancia:  $\Psi_{min}$ ,  $\epsilon$ ,  $\Psi_{\Pi}^{100}$  y  $\Psi_{\Pi}^0$  y tanto aquellas que influyen de manera significativa ( $\Psi_{min}$ ,  $\epsilon$ , E,  $\Psi_{\Pi}^{100}$ ,  $\Psi_{\Pi}^0$  y gs), como aquellas que no (CRH<sup>0</sup> y DPV), varían estacionalmente en estas tres especies, pero en magnitudes muy similares, por lo cual no facilitan la distinción entre formas de vida, especies o ecosistemas. Es factible que la respuesta hídrica tan similar de estos bambúes se deba al hecho de que tanto los bambúes trepadores como los arbustivos crecen siempre próximos a ríos y quebradas (Ely, observación personal), lo cual debe garantizar un suministro de agua adecuado durante todo el año y minimizar las diferencias entre sitios. Los bajos valores de gs y de E, así como las marcadas modificaciones en el módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ) deben haber contribuido a mantener un balance hídrico favorable entre temporadas en estas tres especies. El hecho de que las variaciones entre temporadas en los valores de  $\epsilon$  en estas tres especies fueron muy proporcionales, a pesar de las diferencias de forma de vida y de hábitat, indica que este atributo ecofisiológico no resulta particularmente informativo para caracterizar a los bambúes leñosos andinos estudiados en este caso. Si se asume que la humedad, y por lo tanto el DPV, no constituyen factores limitantes para estas tres especies a lo largo del gradiente estudiado; entonces, los bajos valores de gs, E y CO<sub>2int</sub> observados tanto en bambúes trepadores como en arbustivos podrían atribuirse a las frecuentes fluctuaciones en la radiación incidente que se presentaban en intervalos muy cortos (desde horas hasta minutos), tanto en bosques nublados, preparaderos como en el páramo propiamente dicho. Tanto las condiciones de elevada como baja radiación se asociaron a cierres estomáticos que se reflejaban en una disminución de los valores de gs, y en consecuencia, en los valores de CO<sub>2int</sub>, A, E y R. Este tipo de patrón ha sido observado en árboles del dosel de bosques nublados andinos



**Figura 3.** Ordenamiento en función de las variables fisiológicas y morfoanatómicas en *C. spencei*, *C. purdieana* y *C. serrulata* durante la temporada húmeda. Representación gráfica del primer eje con el segundo eje. **AFE**: área foliar específica, **Am<sub>max</sub>**: tasa de fotosíntesis máxima, **CO<sub>2int</sub>**: concentración de CO<sub>2</sub> subestomática, **CRH<sup>0</sup>**: contenido relativo de humedad, **DE**: densidad estomática, **DFFF<sub>SAT</sub>**: densidad de flujo de fotones fotosintéticos para los cuales se satura A, **DPV**: déficit de presión de vapor, **DV**: diámetro de vasos xilemáticos, **E**: tasa de transpiración,  **$\epsilon$** : módulo de elasticidad, **EUN**: eficiencia en el uso instantáneo del nitrógeno, **Gs**: conductancia estomática, **R**: respiración en la oscuridad. **gs**: conductancia estomática, **NF**: contenido de nitrógeno foliar,  **$\Psi_{II}^0$** : potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor: potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor,  **$\Psi_{II}^{100}$** : potencial osmótico a saturación,  **$\Psi_{min}$** : Potencial hídrico mínimo.

ecuatorianos (Motzer *et al.* 2005) y venezolanos (Rada *et al.* 2009), así como en árboles de bosques parameros (Cavieres *et al.* 2000) y en diferentes grupos de plantas del páramo propiamente dicho (Azócar y Rada 2006).

La similitud en la respuesta hídrica e intercambio de gases en grupos no emparentados a lo largo del gradiente bosque preparamero-páramo de La Aguada (2550-3200 m snm) fue observada previamente por Cavieres *et al.* (2000) en

*Libanothamnus neerifolia* y *Podocarpus oleifolius*, en cuyo caso, se atribuyó la uniformidad de la respuesta ecofisiológica de ambas especies a la elevada nubosidad presente a lo largo de dicho gradiente. Estos hallazgos y los resultados del presente estudio sugieren que la respuesta ecofisiológica puede estar más influenciada por las condiciones ambientales locales que por la forma de vida, o incluso el grupo filogenético, dado que los valores obtenidos para variables como  $A_{max}$ ,  $gs$

**Tabla 4.** Influencia de las variables ecofisiológicas y morfoanatómicas estudiadas sobre el ordenamiento, basado en el valor de correlación aportado por el coeficiente Pearson-Kendall.

Variable	Eje		
	1	2	3
$A_{max}$	0,64*	0,06	0,07
$DFFF_{SAT}$	0,71*	0,13	0,021
<b>R</b>	0,17	0,45*	0,07
<b>gs</b>	0,16	0,01	0
$CO_{2int}$	0,09	0,02	0,54*
$\Psi_{II}^{100}$	0,01	0,49*	0,02
$\Psi_{II}^0$	0,06	0,50*	0,05
$CRH^0$	0,22	0,24	0,19
$\epsilon$	0,23	0,58*	0
$\Psi_{min}$	0,08	0,04	0
<b>E</b>	0,29	0,1	0,41*
<b>DPV</b>	0,08	0,08	0,12
<b>NF</b>	0,65*	0,16	0,06
<b>EUN</b>	0,03	0,22	0,03
<b>AFE</b>	0	0	0,75*
<b>DV</b>	0,83*	0,08	0,03
<b>DE</b>	0,58*	0,17	0,04

\*Variables que influyen de manera significativa sobre el ordenamiento.

**AFE:** área foliar específica, **Amax:** tasa de fotosíntesis máxima, **CO<sub>2int</sub>:** concentración de CO<sub>2</sub> subestomática, **CRH<sup>0</sup>:** contenido relativo de humedad, **DE:** densidad estomática, **DFFF<sub>SAT</sub>:** densidad de flujo de fotones fotosintéticos para los cuales se satura A, **DPV:** déficit de presión de vapor, **DV:** diámetro de vasos xilemáticos, **E:** tasa de transpiración,  $\epsilon$ : módulo de elasticidad, **EUN:** eficiencia en el uso instantáneo del nitrógeno, **gs:** conductancia estomática, **R:** respiración en la oscuridad. **NF:** contenido de nitrógeno foliar,  $\Psi_{II}^0$ : potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor: potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor,  $\Psi_{II}^{100}$ : potencial osmótico a saturación,  $\Psi_{min}$ : Potencial hídrico mínimo.

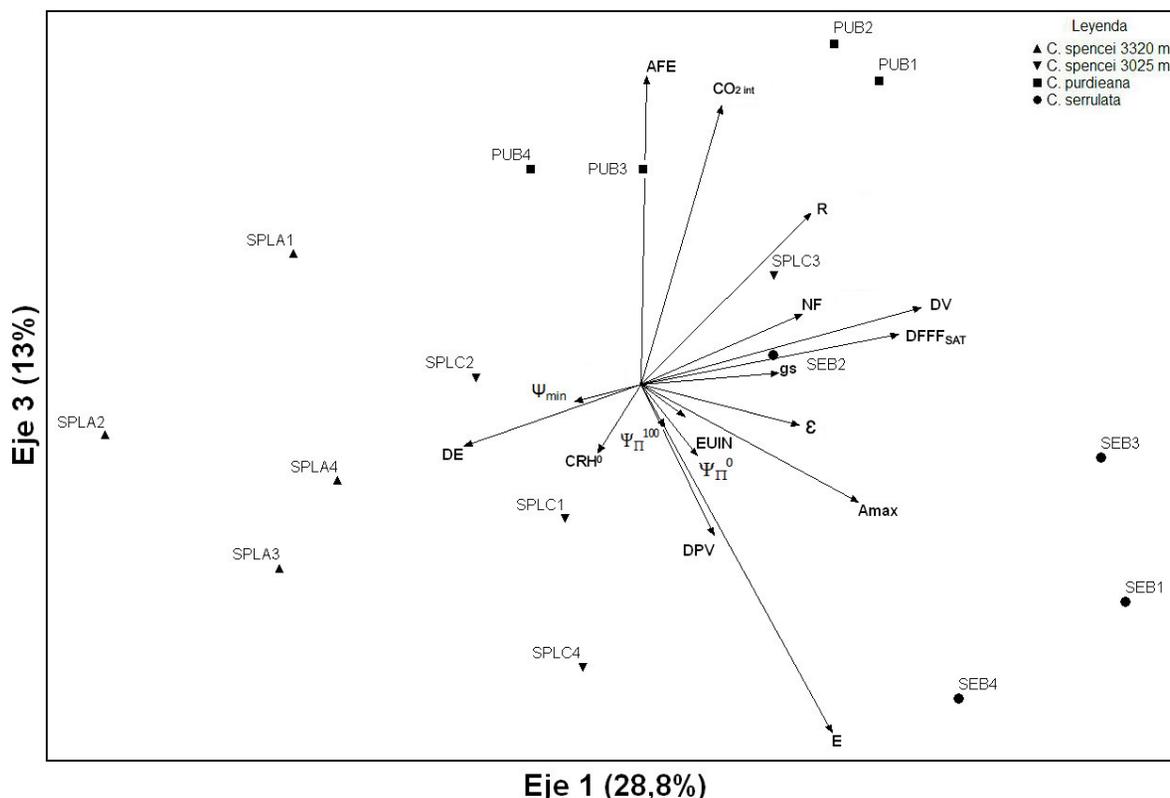
y E en estas tres especies de bambúes, entran en el intervalo de valores reportados para especies arbóreas del bosque nublado (Rada *et al.* 2009), del bosque preparamero ubicado en el límite arbóreo

(Cavieres *et al.* 2000) y de rosetas y arbustos del páramo (Goldstein *et al.* 1989, Rada *et al.* 1992, Azócar y Rada 2006).

La  $DFFF_{SAT}$  representa uno de los atributos involucrados en el intercambio de gases que puede variar entre temporadas en estas tres especies, particularmente en *C. serrulata*; pero contrario a lo esperado, los mayores valores correspondieron a las especies del bosque nublado y no a las de páramo, de allí la dificultad de realizar generalizaciones respecto a las condiciones ambientales de ecosistemas montanos, dada su elevada variabilidad, tanto en los cursos diarios como entre temporadas. Por dichas razones, la  $DFFF_{SAT}$  tampoco constituye una variable muy informativa para realizar distinciones entre grupos o especies, dado que también está afectada por la nubosidad.

El contenido de N<sub>2</sub> foliar y la EIUN se incluyen dentro del grupo de atributos influenciados por las condiciones ambientales, específicamente las condiciones edáficas locales (Azócar y Rada 2006), en el caso específico de N<sub>2</sub> foliar, y por las tasas de fotosíntesis, en el caso de la EIUN, por lo que tampoco permiten realizar distinciones claras entre especies ni entre formas de vida. Adicionalmente, ambos atributos pueden variar en una misma especie, como demostraron las diferencias entre las poblaciones de *C. spencei* situadas a diferentes altitudes, por lo que no podrían considerarse informativos para caracterizar especies de bambúes.

Cuando se analizan de manera global las variables relacionadas con la respuesta hídrica y el intercambio de gases en estas tres especies de *Chusquea* andinas, se hace evidente que presentan una respuesta ecofisiológica muy similar para la gran mayoría de las variables evaluadas, pese a las diferencias relacionadas con su forma de vida y hábitat a lo largo del intervalo relativamente amplio de condiciones térmicas, lumínicas e hídricas que se presentan entre los pisos altitudinales del bosque nublado, bosque preparamero y páramo abarcado en este estudio (2450-3320 m). La uniformidad en la respuesta ecofisiológica, podría ser consecuencia de una dependencia en estas tres especies de bambúes andinos de condiciones hídricas, lumínicas y nutricionales muy particulares, asociadas a ecosistemas prístinos, ya que ninguna de ellas está asociada a matrices de vegetación secundaria (Ely 2009), en contraposición con los bambúes trepadores del bosque Atlántico como *Chusquea ramossissima* cuya rápida colonización



**Figura 4.** Ordenamiento en función de las variables fisiológicas y morfoanatómicas en *C. spencei*, *C. purdieana* y *C. serrulata* durante la temporada húmeda. Representación gráfica del primer eje con el tercer eje. **AFE**: área foliar específica, **Amax**: tasa de fotosíntesis máxima, **CO<sub>2int</sub>**: concentración de CO<sub>2</sub> subestomática, **CRH<sup>0</sup>**: contenido relativo de humedad, **DE**: densidad estomática, **DFFF<sub>SAT</sub>**: densidad de flujo de fotones fotosintéticos para los cuales se satura A, **DPV**: déficit de presión de vapor, **DV**: diámetro de vasos xilemáticos, **E**: tasa de transpiración, **ε**: módulo de elasticidad, **EUN**: eficiencia en el uso instantáneo del nitrógeno, **Gs**: conductancia estomática, **R**: respiración en la oscuridad. **gs**: conductancia estomática, **NF**: contenido de nitrógeno foliar, **Ψ<sub>II</sub><sup>0</sup>**: potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor: potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor, **Ψ<sub>II</sub><sup>100</sup>**: potencial osmótico a saturación, **Ψ<sub>min</sub>**: Potencial hídrico mínimo.

de perturbaciones naturales y de origen antrópico puede llegar a impedir la regeneración de otras especies (Campanello *et al.* 2007).

#### Utilidad de los atributos morfoanatómicos en el análisis multivariado

En contraste con las variables ecofisiológicas, las variables morfoanatómicas analizadas resultaron de gran utilidad en todos los casos, tanto para segregaciones interespecíficas, como entre formas de vida diferentes.

El AFE varía lo suficiente entre estas tres especies como para facilitar su distinción; las mayores diferencias se presentan entre *C. purdieana* respecto a *C. serrulata* y *C. spencei*, y aparentemente estas diferencias no están afectadas por la altitud, como

se puede apreciar en el caso de *C. spencei*. *C. purdieana*, *C. serrulata* y *C. spencei* presentan hojas hipoestomáticas, con estomas en una densidad considerablemente inferior a la reportada para algunos géneros de bambúes leñosos arbustivos templados de los bosques de Japón como *Arundinaria pygmaea* y *Sasa niponica* (Agata *et al.* 1985) y trepadoras del bosque Atlántico argentino como *Chusquea ramossissima* y *C. tenella* (Monti *et al.* 2009). Los resultados del análisis multivariado indican que este atributo morfoanatómico también podría ser apropiado para realizar segregaciones interespecíficas, particularmente entre las especies trepadoras y la arbustiva. No obstante, es importante tomar en cuenta que la DE puede incrementar con la altitud, como se apreció en el caso de *C. spencei*.

Los valores de DE en *C. spencei* podrían constituir una adaptación del género *Chusquea* al ecosistema paramero, donde las plantas pueden compensar las menores concentraciones de CO<sub>2</sub> atmosférico desarrollando una mayor densidad de estomas (Ely 2009, Kiyota 2011) o incrementando su eficiencia de carboxilación (Azócar y Rada 2006.). No obstante, es preciso realizar más estudios relacionados con este tema para determinar si se trata efectivamente de un atributo que puede ser afectado por la altitud.

Como se mencionó previamente, el tejido conductor es otro de los atributos morfoanatómicos afectado por la forma de vida, el hábitat y la altitud en estas especies. Las dos especies trepadoras (*C. purdieana* y *C. serrulata*) presentan vasos con diámetros semejantes a los reportado para lianas (Bamber y Ter Welle 1994) y que son decididamente superiores a los observados en *C. spencei*. Los vasos más anchos de *C. purdieana* y *C. serrulata* son probablemente una característica propia de bambúes trepadores de bambúes de bosques nublados, cuyos ramets pueden alcanzar extensiones de hasta 6 m, para lo cual dependen de una rápida y eficiente conducción del agua a lo largo de toda la extensión de la planta. En *C. spencei* el diámetro de los elementos de vaso disminuye con la altitud y de acuerdo a Ely (2009) y Kiyota (2011), la reducción en el diámetro de los vasos en esta especie está estrechamente asociada a una disminución en la estatura y extensión de los genets. En el límite inferior de su intervalo de distribución (2900-3000 m snm), la estatura de sus genets está generalmente entre los 2 y 3 m; mientras que en el límite superior (3300-3650 m snm), disminuye hasta 0,8-1,5 m (Ely 2009). La disminución en el diámetro de los vasos en los rodales de *C. spencei* que crecen a 3320 m podría ser el producto de un desarrollo en condiciones microambientales más adversas, que típicamente se reflejan en una reducción en las dimensiones de los elementos conductores, cuyo desarrollo representa un mayor costo energético para la planta en relación a otros tejidos (Lovisolo y Schubert 1998). En las poblaciones de *C. spencei* situadas a mayores elevaciones, los vasos más estrechos probablemente contribuyen a reducir los riesgos de embolismos inducidos por bajas temperaturas; un fenómeno que puede presentarse en el páramo a causa del ocasional congelamiento nocturno del agua a elevaciones superiores a los 3000 m (Monasterio y Reyes 1980, Azócar y Rada 2006).

### **Diversificación morfológica vs homogeneidad fisiológica en los bambúes leñosos andinos**

Si tomamos en consideración que la diversificación morfológica y de hábitats representa un evento relativamente reciente en los bambúes leñosos desde el punto de vista evolutivo (Fisher 2011), podríamos comprender la notable homogeneidad ecofisiológica observada entre especies con diferentes formas de vida, procedentes de diferentes latitudes y altitudes para atributos funcionales claves como las tasas de fotosíntesis. Este estudio demostró que estas tres especies de *Chusquea* andinas presentan tasas de  $A_{\text{max}}$  muy similares a los reportados para bambúes asiáticos y australes (4-10  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), independientemente de si son arborescentes (Agata *et al.*, 1985; Yang *et al.* 1991 en Lei y Koike 1998), trepadores (Monti 2010) o arbustivos (Agata *et al.* 1985, Lei y Koike 1998, Motomura *et al.* 2008). Otro atributo funcional común que comparten estas tres especies de *Chusquea* es su evasión al congelamiento extracelular en tejidos foliares mediante el sobrefriamiento (Ely 2009), atributo que también comparten con los bambúes templados de Japón de los géneros *Sasa* y *Sasamorpha* (Ishikawa 1984, Tanaka 2002) y que confirma igualmente la homogeneidad fisiológica que existe entre bambúes leñosos de diferentes hábitos, hábitats y latitudes.

La hipótesis de que la diversificación de formas de vida constituye un evento relativamente reciente en bambúes, y de manera particular en el género neotropical *Chusquea*, se apoya en estudios cladísticos basados en marcadores moleculares que revelan una baja resolución para realizar segregaciones claras a nivel de especie en este grupo (Fisher 2011). En la actualidad se acepta que algunos de los grupos asociados a ecosistemas de la alta montaña tropical como los integrantes de la subtribu Espeletiinae y los bambúes constituyen ejemplos notorios de radiación adaptativa y especiación reciente (Rauscher 2002, Fisher *et al.* 2009, Fisher 2011), por lo que las variaciones morfológicas relacionadas con su forma de vida y hábitat aún no se reflejan en un nivel fisiológico. Otro aspecto importante que debe ser tomado en cuenta al analizar la uniformidad en la respuesta ecofisiológica de estos tres bambúes a lo largo del gradiente altitudinal bosque nublado-páramo es su dependencia de condiciones microclimáticas muy similares, como lo son una elevada humedad y radiación; dado que tanto las especies de bosque como la del páramo crecen próximas a cuerpos

de agua y en condiciones típicamente heliófitas, y esta dependencia se refleja en una respuesta hídrica y fotosintética muy similar, pese a las diferencias en otros factores abióticos como la temperatura del aire y del suelo condicionadas que condiciona el gradiente altitudinal. Es factible que las diferencias en los intervalos de distribución altitudinal de estas tres especies a lo largo del ecotono bosque-páramo en los Andes venezolanos estén vinculadas a limitaciones impuestas por su forma de vida. *C. purdieana* y *C. serrulata* probablemente no ascienden por encima del límite del bosque continuo, por su dependencia del estrato boscoso para desarrollarse rápidamente y alcanzar condiciones heliófitas en el borde y la cima del dosel. En contraposición, *C. spencei* presenta culmos erectos en la mayor parte de su extensión, por lo que no depende de otras plantas para satisfacer sus requerimientos lumínicos, pero debido a su propagación más lenta, no puede competir con las especies trepadoras del bosque, por lo que se asocia a una vegetación más baja y espaciada, como la que predomina en ecosistemas parameros.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores del presente trabajo desean expresar su agradecimiento a todo el personal técnico y de investigación del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE) por su colaboración durante el estudio, y de manera especial, al Lic. Nelson J. Márquez y el TSU Williams Dugarte por su asistencia en los estudios realizados en campo y a la Lic. Zulay Méndez por el procesamiento de las muestras foliares en la determinación de nitrógeno foliar. Asimismo, agradecen al personal del Instituto Jardín Botánico de Mérida, particularmente a la Lic. Josefina del Laboratorio del Anatomía Vegetal por su valiosa colaboración en los estudios morfoanatómicos. El presente estudio estuvo financiado por una beca Misión Ciencias-Ministerio de Ciencias y Tecnología y fondos LOCTI (Clínica Albarregas) otorgados a la primera autora del trabajo y por el Interamerican Institute for Global Change (IAI-CRNII-005).

#### LITERATURA CITADA

ACEVEDO, D. 1994. Taller-seminario: Metodologías para la determinación de nitrógeno en materiales ecológicos. Postgrado en Ecología

Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Universidad de Los Andes. pp. 3-13.

- AGATA, W., HAKOYAMA, S., y Y. KAWAMITSU. 1985. Influence of light intensity, temperature and humidity on photosynthesis and transpiration of *Sasa japonica* and *Arundinaria pygmaea*. Bot. Mag. Tokyo 98: 125-135.
- AZÓCAR, A. y M. MONASTERIO. 1980. Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el páramo de Mucubají. Pp. 252-262. En: Monasterio, M. (ed.). (1980): Estudios Ecológicos de los Páramos Andinos. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- AZÓCAR, A. y F. RADA. 2006. Ecofisiología de plantas de páramo. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. Litorama.
- BADER, M., I. VAN GELOOF and M. RIETKERK 2007b. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. Plant Ecology. 191: 33-45.
- BAMBER, R. K. y B. J. TER WELLE. 1994. Adaptive traits in the wood anatomy of lianas. Pp. 272-287. En: Iqbal, M. (ed.). Growth patterns in vascular plants. Dioscorides Press. Portland, EEUU.
- BARUCH, z. 1979. Elevational differentiation in *Espeletia schultzei* (Compositae), in the Venezuelan paramos. Ecology 60 (1): 85-98.
- BUSSMAN, R. 2004. Regeneration and succession patterns in African, Andean and Pacific tropical mountain forests: the role of natural and anthropogenic disturbance. *Lyonia* 6(1):93-111.
- CABRERA, H. M., RADA, F. Y L. CAVIERES. 1998. Effects of temperatura on photosynthesis of two morphologically contrasting planys species along an altitudinal gradient in the tropical high Andes. *Oecologia*. 114: 145-152.
- CÁCERES, Y. 2008. Intercambio gaseoso y mecanismos de Resistencia a bajas temperaturas de *Vaccinium meridionale*, en el páramo de La Aguada. Mérida –Venezuela. Trabajo especial de Grado de para optar al título de Licenciatura, Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- CAMPANELLO P. I., GATTI, M. G., ARES, A., MONTTI, L. y G. GOLDSTEIN. 2007. Tree regeneration and microclimate in a liana and bamboo-dominated semideciduous Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management* 252:110-117.

- CAVIERES, L. RADA, F. AZÓCAR, A., GARCÍA-NÚÑEZ, C. y H. CABRERA. 2000. Gas Exchange and low temperature resistance in two tropical high mountain species from the Venezuelan Andes. *Oecologia*. 21(3):203-211.
- CLARK, L. G. 1989. Systematics of *Chusquea* Section *Swallenochloa*, Section *Verticillatae*, Section *Serpentes* and Section *Longifoliae* (Poaceae-Bambusoideae). *Systematic Botany Monographs* 27: 1-127.
- CLARK, L. G. 1997. Diversity, biogeography and evolution of *Chusquea*. Pp. 33-44. In: *The Bamboos*. Chapman, G. P. (ed.). Academic Press, London.
- CLARK, L. G. y E. JUDZIEWICZ. 1999. The Bamboo plant. Pp. 5-55. In: *Judziewicz, E., Clark, L. G., Londoño, X. y M. Stern* (eds.). 1999. *American Bamboos*. Smithsonian Institution Press. USA.
- CLARK, L. G. y F. ELY. 2011. Listado de los géneros de bambúes leñosos (Poaceae: Bambusoideae: Arundinariae, Bambuseae) de Venezuela. *Acta Botánica Venezolánica* 34(1): 79-103.
- COCHARD, H., EWERS, F. W. y M. T. TYREE. 1994. Water relations of a tropical vine-like bamboo (*Rhipidocladum racemiflorum*): root pressures, vulnerability to cavitation and seasonal changes in embolism. *Journal of Experimental Botany* 27(277):1085-1089.
- CUELLO, N. L. y A. M. CLEEF. 2009. The páramo vegetation of Ramal de Guaramacal, Trujillo State, Venezuela. 1. Zonal communities. *Phytocoenologia* 39 (3): 295-329.
- DI PASQUALE, G., MARZIANO, M., IMPAGLIAZZO, S., LUBRITTO, C., DE NATALE, A. y M. BADER. 2008. The Holocene treeline in the northern Andes (Ecuador): First evidence from soil charcoal. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 259: 17-34.
- ELY, F. 2009. Comportamiento ecofisiológico y diversidad genética de *Chusquea* (Bambusoideae, Poaceae) en la Cordillera de Mérida. Trabajo especial de Grado de para optar al título de Doctora en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- ELY, F., TORRES, F., GAVIRIA, J. 2005. Relación entre los caracteres morfo-anatómicos foliares de tres especies del género *Miconia* con su hábitat y distribución altitudinal en el Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida, Venezuela” *Acta Botánica Venezolánica* 28(2):275-299.
- FAHN, A. 1990. *Plant Anatomy*. Fourth edition. Pergamon Press. New York. Pp. 588.
- FISHER, A. E. 2011. Phylogenetic studies of plastid evolution in the neotropical woody bamboo genus *chusquea* (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae). Dissertation submitted in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy in the Department of Biological Sciences. Idaho State University. USA.
- FISHER, A. E., TRIPLETT, J. K., HO, C. H., SCHILLER, A. D., OLTROGGE, K., SCHRODER, E. S. KELCHNER, S. A. y L. G. CLARK. 2009. Paraphyly in the Bamboo Subtribe *Chusqueinae* (Poaceae: Bambusoideae) and a Revised Infrageneric Classification for *Chusquea*. *Systematic Botany* 34(4): 673-683.
- GARCÍA-NÚÑEZ, C., RADA, F., BOERO, C., GONZÁLEZ, J., GALLARDO, M., AZÓCAR, A., LIBERMAN-CRUZ, M., HILAL, M., PRADO, F. 2004. Leaf gas exchange and water relations in *Polylepis tarapacana* at extreme altitudes in the Bolivian Andes. *Photosynthetica* 42 (1): 133-138.
- GOLDSTEIN, G., RADA, F. Y A. AZÓCAR. 1985. Cold hardiness and supercooling along an altitudinal gradient in Andean rosette species. *Oecologia* 68:147-152.
- GOLDSTEIN, G., RADA, F., CANALES, M. O. Y O. ZABALA. 1989. Leaf gas Exchange of two giant caulescent rosette species. *Oecologia Plantarum* 10:359-370.
- GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C., RADA, F. 1994. Environmental Biology of a Tropical Treeline Species, *Polylepis sericea*. En: *Tropical Alpine Environments: Plant form and function*. Rundel, P.W., Smith, A.P, Meinzer, F.C. (Eds). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 129-149.
- HOLZ, C. A. y T. T. VEBLEN. 2006. Tree regeneration responses to *Chusquea montana* bamboo die-off in a subalpine *Nothofagus* forest in Southern Andes. *Journal of Vegetation Science* 17:19-28.
- ISHIKAWA, M. 1984. Deep supercooling in moist tissues of wintering *Sasa senanensis* and it mechanism in leaf blade tissues. *Plant Physiology* 75: 196-202.
- JOHANSEN, D. 1940. *Plant Microtechnique*. Mc Graw-Hill. New York. U. S. A. p. 523.
- KÖRNER C. 1999. *Alpine plant life, functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer Verlag.

# ANÁLISIS MORFOFUNCIONAL DE TRES BAMBÚES DE LOS ANDES VENEZOLANOS

- KIYOTA, B. S. T. 2011. Estructura morfoanatómica y resistencia al congelamiento en bambúes de páramo del género *Chusquea* (Bambusoidea: Poaceae). Trabajo especial de Grado de para optar al título de Licenciada en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- KUMAR, K. M. PAL y U.V.S. TEOTIA. 2002. Diurnal changes in chlorophyll fluorescence in four species of bamboo. *Journal of Bamboo and Rattan* 1(4): 341-349.
- LEI, T. T. y T. KOIKE. 1998. Functional leaf phenotypes for shaded and open environments of a dominant dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) in Northern Japan. *Int. J. Plant. Sci.* 159 (5): 812-829.
- LI, R., WERGER, M. J. A., DE KROON, H., DURING, H. J. y Z. C. ZHONG. 2000. Interactions Between Shoot Age Structure, Nutrient Availability and Physiological Integration in the Giant Bamboo *Phyllostachys pubescens*. *Plant Biology* 2:437-446.
- LIU, M.Z. AND C. P. OSBORNE. 2008. Leaf cold acclimation and freezing injury in C3 and C4 grasses of the Mongolian Plateau. *Journal of experimental Botany*. 59(15):4161-4170.
- LOVISLOLO, C. Y A. SCHUBERT. 1997. Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. *Journal of Experimental Botany* 49(321): 693-700.
- LUQUE, R., SOUSA, H. C. y J. E. KRAUS. 1996. Métodos de coloração de Roesser (1972) modificado e Kropp (1972) visando a substituição do Azul de Astra por Azul de Alcião 86S ou 86 X. *Acta Bot. Brasil.* 10: 199-212.
- MÁRQUEZ, E., RADA, F. y M. FARIÑAS. 2006. Freezing tolerance in grasses along an altitudinal gradient in the Venezuelan Andes. *Oecologia* 150(3): 393-397.
- MCCUNE, B. y J. B. GRACE. 2002. Analysis of Ecological Communities. MjM Software Design. Oregon, USA.
- METCALFE, C.R. y CHALK, L. 1960. *Anatomy of Monocotyledons 1. Gramíneas*. Clarendon Press, Oxford.
- MONASTERIO, M. 1980. Las formaciones Vegetales de los Páramos Venezolanos. pp. 93-158. En: M. Monasterio (Ed.). *Estudios Ecológicos en los Páramos de los Andes Venezolanos*. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- MONASTERIO, M y S. REYES. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes venezolanos. pp. 47-91. En: M. Monasterio (ed.). *Estudios Ecológicos en los Páramos de los Andes Venezolanos*. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- MONTTI, L. F. 2010. Ecología y ecofisiología de *Chusquea ramossissima*, un bambú monocárpico y los efectos de su floración sobre la dinámica y funcionamiento del bosque Atlántico semideciduo. Trabajo especial de grado para optar al título de doctor de la Universidad de Buenos Aires, en *Ciencias Biológicas*. Buenos Aires, Argentina.
- MONTTI, L., GRACIANO, D. y GOLDSTEIN, G. 2009. Anatomical traits of woody bamboos useful for taxonomic identification: A case of study in neotropical species. *Journal of Bamboo and Rattan* vol 7 (1 y 2):1569-1584.
- MONTIEL, P., SMITH, A. y D. KEILLER. 1999. Photosynthetic responses of selected Antarctic plants to solar radiation in the southern maritime Antarctic. *Polar Research* 18(2): 229-235.
- MOTOMURA, H., HIKOSAKA, K. y M. SUZUKI. 2008. Relationships between photosynthetic activity and silica accumulation with ages of leaf in *Sasa veitchii* (Poaceae, Bambusoidea). *Annals of Botany* 101: 463-468.
- MOTZER, T., N. MUNZ, M. KÜPPERS, D. SCHMITT, AND D. ANHUF. 2005. Stomatal conductance, transpiration and sap flow of tropical montane rain forest trees in the southern Ecuadorian Andes. *Tree Physiology* 25: 1283-1293.
- IÑO, S. M., CLARK, L. G. y L. J. DORR. 2006. Una nueva especie de *Chusquea* (Poaceae: Bambusoideae) de la Cordillera de Mérida, Venezuela. *Brittonia* 58(1):46-51.
- NIU, S., YUAN, Z., ZHANG, Y., LIU, W., ZHANG, L., HUANG, J. y S. WAN. 2005. Photosynthetic responses of C3 and C4 species to seasonal water availability and competition. *Journal of Experimental Botany* 56(421): 2687-2876.
- RAMÍREZ, L., LLAMBÍ, L. D., SCHWARZKOPF, T., GÁMEZ, L. E. AND N. J. MÁRQUEZ. 2009. Vegetation structure along the forest – páramo transition belt in the sierra nevada de mérida: implications for understanding treeline dynamics. *ECOTROPICOS* 22(2): 83-98.
- RADA, F., GOLDSTEIN, G., AZÓCAR, A. y F. TORRES. 1987. Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzii*, a caulescent giant rosette species. *Journal of Experimental Botany* 38(188): 491-497.

- RADA, F., GONZÁLEZ, J. AZÓCAR, A., BRICEÑO, B., JAIMEZ, R. 1992. Net photosynthesis-leaf temperature relations in plant species with different height along an altitudinal gradient. *Acta Oecologica* 13(5): 535-542.
- RADA, F., AZÓCAR, A. y B. BRICEÑO. 1998. Leaf gas exchange in *Espeletia schultzii* Wedd. A giant caulescent rosette along an altitudinal gradient in the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica* 19(1): 73-79.
- RADA, F., GARCÍA-NÚÑEZ, C. y M. ATTAROF. 2009. Leaf gas exchange in canopy species of a Venezuelan Cloud Forest. *Biotropica* 41(6):659-664.
- RAUSCHER, J. T. 2002. Molecular phylogenetics of the espeletiacomplex (Asteraceae): evidence from NR DNA ITS sequences on the closest relatives of an andean adaptive radiation. *American Journal of Botany* 89(7): 1074–1084.
- RUNDEL, P. W. 1994. Tropical alpine climates. Pp. 21-44. In: Rundel, P.W., Smith A. P. and F.C. Meinzer (eds.): *Tropical alpine environments*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SAHA, S., HOLBROOK, N. M., MONTTI, L., GOLDSTEIN, G. y G. C. KNUST. 2009. Water relations of *Chusquea ramossissima* and *Merostachys clausenii* in Iguazi National Park, Argentina. *Plant Physiology* 15(1):108-117.
- SARMIENTO, G. 1986. Ecologically crucial features of climate in high mountains. Pp 11-45. In: Vuillemer and M. Monasterio (eds.): *High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press. New York.
- SMITH, A. P. 1994. Introduction to tropical alpine vegetation. Pp. 1-17. In: Rundel, P.W., Smith A. P. and F.C. Meinzer (eds.): *Tropical alpine environments*. Cambridge University Press, Cambridge.
- STERN M., CLARK, L. G. y E. JUDZIEWICZ. 1999. Bamboos in native landscapes pp. 55-86. In: Judziewicz, E., Clark, L. G., Londoño, X. y M. Stern (Eds.). 1999. *American Bamboos*. Smithsonian Institution. USA.
- SUAREZ DEL MORAL, P. M. Y E. CHACÓN-MORENO. 2011. Modelo espacial de distribución del ecotono bosque-páramo en Los Andes venezolanos. Ubicación potencial y escenarios de cambio climático. *ECOTROPICOS*. \*Este número.
- TABARELLI, M. y W. MANTOVANI. 2000. Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: the effect of gap structure on a bamboo species. *Plant Ecology* 148:149-155.
- TANAKA, N. 2002. Distribution and Ecophysiological Traits of Dwarf-Bamboo Species and Impact of Climate Changes in Japan. *Global Environment Research* 6(1):31-40.
- YOUNG, K. R. 1991. Natural History of an Understory Bamboo (*Chusquea* sp.) in a Tropical Timberline Forest *Biotropica* 23(4): 542-554.

---

Recibido 14 de diciembre de 2010; revisado 27 de octubre de 2011; aceptado 13 de diciembre 2011

### Apéndice 1

#### Valores promedio (n=4) y desviación estándar de las variables relacionadas con la respuesta hídrica

Grupo	$\Psi_{II}^{100}$	Ds	$\Psi_{II}^0$	Ds	CRA <sup>0</sup>	Ds	$\varepsilon$	Ds	$\Psi_{min}$	Ds	E	Ds	gs	Ds	DPV	Ds
SPLAS	-1,09	0,32	-1,52	0,34	71	0,10	9,75	2,17	-1,53	0,31	1,10	0,49	82,50	32,02	0,52	0,17
SPLAH	-1,10	0,42	-1,53	0,66	90	0,01	25,67	8,60	-1,06	0,44	1,41	0,44	60,00	28,28	0,75	0,21
SPLCS	-1,40	0,34	-1,81	0,71	86	0,04	16,25	7,90	-1,39	0,19	1,47	0,32	62,50	22,17	0,83	0,22
SPLCH	-1,28	0,45	-1,60	0,49	87	0,02	23,00	10,30	-0,82	0,22	1,93	0,70	85,00	23,80	0,73	0,15
PUS	-1,08	0,48	-1,55	0,74	73	0,07	8,00	3,60	-1,34	0,18	1,63	0,16	97,50	34,03	1,07	0,44
PUH	-1,06	0,05	-1,31	0,10	76	0,10	28,00	8,20	-0,81	0,15	1,31	0,29	77,50	20,62	0,65	0,06
SES	-0,95	0,21	-1,33	0,29	85	0,06	17,50	2,30	-1,18	0,21	2,29	0,28	47,50	9,57	1,07	0,44
SEH	-1,06	0,24	-1,59	0,33	80	0,12	31,50	15,10	-0,83	0,24	2,52	0,71	117,50	9,57	0,93	0,34

**Leyenda.**  $\Psi_{II}^{100}$ : potencial osmótico a saturación (MPa),  $\Psi_{II}^0$ : potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (MPa), **CRH<sup>0</sup>**: contenido relativo de agua (%),  $\varepsilon$ : módulo de elasticidad,  $\Psi_{min}$ : Potencial hídrico mínimo (MPa), **E**: tasa de transpiración, gs: conductancia estomática, **DPV**: déficit de presión de vapor. Ds: desviación estándar. SPLAS: *Chusquea spencei* La Aguada temporada seca, SPLAH: *Chusquea spencei* La Aguada temporada húmeda SPLCS: *Chusquea spencei* La Culata temporada seca, SPLCH: *Chusquea spencei* La Culata temporada húmeda, PUS: *Chusquea purdieana* temporada seca, PUH: *Chusquea purdieana* temporada húmeda, SES: *Chusquea serrulata* temporada seca SEH: *Chusquea serrulata* temporada húmeda.

Apéndice 2

Valores promedio (n=4) y desviación estándar de las variables relacionadas con el intercambio de gases.

Grupo	A <sub>max</sub>	Ds	DFFF <sub>sat</sub>	Ds	R	Ds	gs	Ds	CO <sub>2</sub> int	Ds
SPLAS	4,54	1,29	750,00	129,10	0,35	0,28	82,50	32,00	214,00	38,17
SPLAH	4,47	0,90	725,00	50,00	0,38	0,16	70,00	27,08	183,10	59,98
SPLCS	5,12	1,65	1000,00	81,65	0,47	0,23	60,00	29,44	248,13	1,93
SPLCH	6,84	1,38	1000,00	81,65	0,38	0,23	132,00	22,17	219,48	31,20
PUS	4,26	1,23	888,00	85,39	0,44	0,23	82,00	26,30	264,88	63,37
PUH	7,04	1,25	1500,00	81,60	0,46	0,18	85,00	36,97	274,23	36,03
SES	4,26	0,90	700,00	81,60	0,41	0,26	88,00	56,79	181,60	33,95
SEH	8,70	1,88	1700,00	142,20	0,42	0,22	123,00	9,57	203,58	61,92

Leyenda. A<sub>max</sub>: tasa de fotosíntesis máxima ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), DFFF<sub>SAT</sub>: densidad de flujo de fotones fotosintéticos para los cuales se satura A ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), R: respiración en la oscuridad ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), gs: conductancia estomática ( $\text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), CO<sub>2int</sub>: concentración de CO<sub>2</sub> subestomático ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Ds: desviación estándar. SPLAS: *Chusquea spencei* La Aguada temporada seca, SPLAH: *Chusquea spencei* La Aguada temporada húmeda SPLCS: *Chusquea spencei* La Culata temporada seca, SPLCH: *Chusquea spencei* La Culata temporada húmeda, PUS: *Chusquea purdieana* temporada seca, PUH: *Chusquea purdieana* temporada húmeda, SES: *Chusquea serrulata* temporada seca SEH: *Chusquea serrulata* temporada húmeda.

## Apéndice 3

Valores promedio (n=4) y desviación estándar de las variables contenido de nitrógeno, eficiencia en el uso del nitrógeno, diámetro de vasos del xilema, densidad estomática y área foliar específica

Grupo	NF	Ds	EUN	Ds	DV	Ds	DE	Ds	AFE	Ds
SPLAH	1,67	0,07	2,56	0,63	53,65	10,98	386,37	18,92	235,05	13,69
SPLCH	2,39	0,13	2,52	0,73	95,60	7,33	376,27	50,00	217,15	54,95
PUH	2,84	0,11	2,21	0,58	118,90	16,40	295,45	39,63	332,82	27,65
SEH	32,82	23,97	2,52	0,61	136,25	19,33	224,76	46,62	202,06	35,73

*Leyenda.* **NF**: contenido de nitrógeno foliar (N<sub>2</sub>/gr de tejido foliar), **EUN**: eficiencia en el uso instantáneo del nitrógeno, **DV**: diámetro de vasos del xilema ( $\mu\text{m}$ ), **DE**: densidad estomática (estomas/ $\text{mm}^2$ ), **AFE**: área foliar específica ( $\text{cm}^2/\text{g}$ ). **Ds**: desviación estándar. **SPLAH**: *Chusquea spencei* La Aguada temporada húmeda, **SPLCH**: *Chusquea spencei* La Culata temporada húmeda, **PUH**: *Chusquea purdieana* temporada húmeda, **SEH**: *Chusquea serrullata* temporada húmeda.