



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**La morfología como mecanismo de evasión de las  
temperaturas extremas en las plantas del páramo  
mexicano**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**(Bióloga)**

**P R E S E N T A:**

**Flor Lizeth Vega Ramos**



**DIRECTOR DE TESIS:  
Dr. Carlos Martorell Delgado**

**Cd. Universitaria, D. F. 2014**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

<b>1.- Datos del alumno</b> Apellido paterno Apellido materno Nombre(s) Teléfono Universidad Facultad Carrera Número de Cuenta.	Vega Ramos Flor Lizeth (55) 58-59-07-78 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 302116485
<b>2.- Datos del tutor</b> Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	Dr. Carlos Martorell Delgado
<b>3.- Datos del sinodal 1</b> Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	Dr. Horacio Armando Paz Hernández
<b>4.- Datos del sinodal 2</b> Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	Dr. Víctor Daniel Ávila Akerberg
<b>5.- Datos del sinodal 3</b> Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	Dr. Fernando Pineda García
<b>6.- Datos del sinodal 4</b> Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	M. en C. Hugo Antonio Tovar Romero
<b>7.- Datos del trabajo escrito</b> Título Subtítulo Número de páginas Año	La morfología como mecanismo de evasión del estrés de las temperaturas extremas en las plantas del páramo mexicano. 39 p. 2014

## *Agradecimientos:*

Agradezco profundamente al Dr. Carlos Martorell Delgado por su asesoría, confianza y apoyo durante los años que llevó la realización de la tesis. Muchas gracias por su tiempo, paciencia y por creer en que esto sería posible.

Mi agradecimiento por el apoyo económico del PAPIIT con el proyecto IN217607 “Mecanismos de atenuación y tolerancia del estrés y su efecto sobre la vegetación alpina del centro de México”.

Gracias a la SEMARNAT y al Parque Nacional Izta-Popo Zoquiapan, en especial al Biól. Omar Maldonado por facilitar los permisos y el acceso al parque.

Agradezco también a la Facultad de Ciencias de la UNAM que me formó y de quien fui y siempre seguiré siendo parte. Muy especialmente al laboratorio de Ecología y Recursos Naturales por acogerme y apoyarme en todo momento. A todos los compañeros e integrantes de ese gran equipo que enriquecieron y que también son parte de este trabajo. Especialmente a Andrea Campuzano, a Hugo Tovar, a Edgar Liceaga, a Delfín Montañana, a Romi Portilla y Alejandro Torres que siempre me apoyaron muy de cerca.

Gracias a los miembros de mi jurado, ya que gracias a su contribución esta tesis es posible. Al Dr. Victor Ávila gracias por sus aportaciones y consejos. Al M. en C. Hugo Tovar por ser además un gran amigo y gran apoyo, gracias por ser el compañero de esta gran aventura. Al Dr. Fernando Pineda por darme el empujón que me hacía falta y por creer en mí. Muy especialmente al Dr. Horacio Paz, mi querido *patrón*, porque me hizo volver a creer y confiar en que este es mi camino.

A mi madre, Gloria Ramos, gracias por los años, la dedicación, el esfuerzo, el ejemplo y por el amor incondicional. A mi padre, Miguel Vega, gracias por hacer de mi sueño una realidad posible,

gracias por tanto amor. A mi carnal Cesar Vega, gracias por el apoyo, el cariño y la vida juntos. Este trabajo no es solo mío, es de ustedes que también estuvieron en cada palabra y experiencia. Los amo mucho.

Al gran ejemplo de mi vida, doña Vicenta Martínez, gracias por tu apoyo y tus consejos abue. A la familia Ramos Martínez, mi familia. A Silvia, Lourdes, Ana, Juana, Ángela, Carlos los tíos más padres, gracias por el apoyo. A Shei, Pepito, Randy, Allan, Gerardo y Brenda los quiero primochos, gracias por creer en mí.

A Jesus Vega, gracias tío por el apoyo brindado para llevar a cabo este trabajo. Eres una gran persona.

A Juan Alvarado, padrino, muchas gracias por tu apoyo.

A mi otra familia de cuatro patas y colitas felices que me hace sonreír, ser feliz y desear siempre ser mejor persona para ellos. Paula, Sabo, Lilly y Luna. Los quiero.

A la bandototota más chida y buena onda que me ha tocado conocer, mis mejores amigos: El Chuzz, Eufonia, Markus Pokus, Montu, La Mary, Bitch Letty, Fercha, Ama, Rebe, El Pitt, Ñerick y Luis Manigüis. El triunfo de la banda completa porque gracias a ustedes estoy hoy aquí.

A quien lea esta tesis... porque en ella va una parte de mí.

¡Gracias mil!

## Resumen:

El páramo es un tipo de vegetación que se establece por encima del límite de crecimiento arbóreo en las regiones tropicales. En los hábitats de páramo la principal causa de estrés son las temperaturas extremas.

En este trabajo se trató de determinar si existe una relación entre los atributos morfológicos de las plantas del volcán Iztaccíhuatl y su eficiencia para desacoplarse térmicamente, es decir que la planta experimente una temperatura diferente a la del medio que le circunda. Este fenómeno es una manifestación de la evasión del estrés por bajas temperaturas.

Hay varios atributos morfológicos que determinan el grado de desacoplamiento térmico de las plantas. Las formas de crecimiento (tapizante, macollo, roseta, hierba, arbusto) son las más incluyentes, y cada una de ellas presenta eficiencias y estrategias de evasión diferentes. Otros atributos se relacionan únicamente con la evasión de bajas temperaturas (pubescencia y altura del meristemo) o del sobrecalentamiento (brillo).

La forma de crecimiento que experimenta las temperaturas más extremas es la forma tapizante, mientras que los arbustos mantienen temperaturas con oscilaciones menores.

El desacoplamiento térmico y las temperaturas mínimas de cada una de las especies determina la altitud a la que se encuentran las plantas. A medida que la altitud aumenta, la evasión como mecanismo de resistencia se hace menos importante y se hace más importante la tolerancia.

# Índice

---

## **Introducción.....8**

Mecanismos de evasión en las plantas del páramo mexicano.....9

La evasión de las temperaturas extremas y su relación

con las formas de crecimiento.....12

La variación en las estrategias de evasión de las

temperaturas extremas con la altitud.....14

## **Objetivos.....16**

## **Material y métodos.....17**

Especies estudiadas.....18

Determinación de las formas de crecimiento.....20

Medición de las temperaturas.....21

Evaluación de caracteres morfológicos.....23

**Resultados.....25**

Relaciones entre formas de crecimiento, morfología  
y evasión de las temperaturas extremas. Modelo GML Global..... 26

Efecto de la morfología sobre la evasión .Modelo GLM  
excluyendo la forma de crecimiento.....29

Distribución altitudinal de las especies.....32

**Discusión.....34**

Desacoplamiento térmico en las cinco formas de crecimiento.....34

Relaciones entre atributos morfológicos y la evasión.....38

Distribución altitudinal y su relación con las variables de temperatura.....40

**Conclusiones.....42**

**Literatura citada.....43**

# La morfología como mecanismo de evasión del estrés por temperaturas extremas en las plantas del páramo mexicano

---

## Introducción

El páramo es un tipo de vegetación que se establece por encima del límite de crecimiento arbóreo en las regiones tropicales (Monasterio y Vuilleumier 1986) y se caracteriza por su baja estatura, la presencia frecuente de pastos amacollados y en ciertas regiones del mundo la presencia plantas con forma de roseta gigante (Smith y Young, 1987). Este tipo de vegetación generalmente comienza entre los 3500 y 3900 m s.n.m. (Rundel et al 1994). Según la región geográfica en que se encuentre se le nombra de varias formas. Sin embargo, dada la similitud que las regiones tropicales de alta montaña de todos los continentes tienen con los páramos andinos, se ha convenido denominarlas de esa forma (Rundel et al 1994; Monasterio y Vuilleumier 1986)

Los páramos presentan diversas formas de estrés, entendiendo estrés como condiciones que restringen las tasas vitales, de sobrevivencia, crecimiento y reproducción en las plantas (Körner, 2003). Uno de los factores estresantes más importantes en los páramos es la ocurrencia de temperaturas extremas, aunado a otros factores tales como la escasez de los suelos, las bajas concentraciones de oxígeno y la dificultad que enfrentan las plantas para fijar dióxido de carbono, entre otras (Azócar 1988). Dada la alta cantidad de radiación solar recibida a lo largo del año, en el páramo se presentan cambios estacionales muy pequeños en la temperatura, pero muy importantes a lo largo del día. La variación diaria suele ser de 3 a 10

veces más grande que el cambio estacional. A este régimen microclimático se le denomina verano todos los días e invierno todas las noches (Smith y Young 1987). Esta variación es de hecho el factor que diferencia a los páramos de los ambientes alpinos extratropicales, y constituye, junto a la congelación diaria del suelo, uno de los elementos de estrés más importantes en estos ambientes (Beck 1994).

### *Mecanismos de evasión en las plantas del páramo mexicano.*

Se ha propuesto que para lidiar con la condición de temperaturas extremas a lo largo de un día las plantas han desarrollado principalmente dos mecanismos de resistencia: La tolerancia y la evasión (Golstein et al 1985). La tolerancia al estrés es la capacidad de alcanzar un equilibrio con el factor estresante sin sufrir daño alguno. Un organismo que tolera es capaz de minimizar o reparar el daño producido por el factor estresante (Levitt 1978). En el estrés por temperaturas extremas, la tolerancia es la capacidad de las células para enfriarse y calentarse sin sufrir daño (Levitt 1978). La evasión se presenta cuando no se alcanza el punto de equilibrio con el factor estresante, ya que éste se excluye parcial o totalmente. (Levitt 1978). Hablando de estrés por temperaturas extremas, la evasión es la capacidad de impedir que se enfríen o calienten los tejidos de la planta tanto como el ambiente circundante y a niveles dañinos para los tejidos (Cabrera 1996).

En los ambientes de páramo, donde la variación de las temperaturas es diurna, se ha visto que la evasión es un mecanismo de resistencia al estrés por bajas temperaturas muy eficiente y que implica un bajo costo energético (Squeo 1991). No sucede así en los ambientes alpinos estrictos donde la variación es estacional (Larcher et al 2010). La evasión es más bien un mecanismo de resistencia al frío en el corto plazo (Levitt 1980), y por tanto es importante en el páramo, donde el flujo de calor es intenso a lo largo del día. Para las plantas del páramo,

la evasión constituye una de sus principales líneas de defensa (Squeo, 1991, Goldstein et al. 1985) Para los páramos de otros países, se han descrito múltiples mecanismos de evasión a temperaturas extremas, asociados principalmente con la morfología del crecimiento de las plantas, los cuales, de acuerdo a Körner (2003) y a Levitt (1978), se pueden clasificar en tres grandes estrategias

1) Amortiguador térmico. Implica una acumulación de masa o materia con gran capacidad calorífica, y comúnmente son soluciones acuosas que evitan fuertes oscilaciones en temperatura del tejido de las plantas. (Körner 2003, Cavieres et al. 2002)

2) Aislamiento. Con este se reduce la conductancia de las superficies expuestas o se minimiza el área de las mismas. De este modo se protegen los tejidos vivos de la planta, evitando así que sufran enfriamiento. En algunos casos, el aislamiento se da a través del tejido marscescente, por el movimiento nocturno (nictinastia) de las hojas de modo que protejan al meristemo, o por la adopción de formas poco conductivas (Meinzer y Goldstein 1985). Algunos componentes importantes de estos mecanismos son la pubescencia, la altura de la planta, la altura y posición de los meristemas, y el movimiento de los tejidos foliares para controlar la radiación incidente.

-Pubescencia.- En las plantas de páramo, la pubescencia aísla a la superficie fotosintética del aire, minimizando la transferencia de calor por convección y contacto (Meinzer y Goldstein 1985). Se ha visto que las superficies pubescentes tienen, durante la noche, hasta 5 °C más que el medio que les circunda. En las horas de radiación más severa (al medio día) la pubescencia refleja completamente la radiación de onda corta (UV) y también parte de la de

onda larga, evitando sobrecalentamiento pero generando a su alrededor un ambiente más cálido que el aire que le circunda. (Meinzer y Goldstein 1985)

-Estatuta de la planta.- La distancia que hay entre los tejidos fotosintéticos y el suelo determina en buena medida la eficiencia de una planta para regular su temperatura. En general, las plantas del páramo que evaden el frío con mayor eficiencia son las que están lejanas al suelo, ya que es allí donde se registran los extremos en la temperatura. Al mediodía el suelo puede presentar temperaturas de más de 50 °C y por las noches pueden caer por debajo del punto de congelación. (Squeo 1991). Sin embargo, en los ambientes de alta montaña se favorecen las tallas pequeñas ya que a un metro de distancia del suelo las temperaturas comienzan a descender a razón aproximada de 2 °C por cada metro gracias a la acción de los vientos fríos y desecantes (Körner 2003)

-Altura del meristemo: El meristemo es un tejido prioritario en las plantas ya que permite tanto el crecimiento como la generación de tejido reproductivo. Para evadir las bajas temperaturas las plantas protegen los tejidos meristemáticos de varias formas. Una de las más efectivas es alejarlos del suelo, lugar donde ocurren los extremos de la temperatura. Así, los arbustos elevan sus meristemas, o bien las rosetas los protegen enterrados (Ramsay y Oxley 1997) ya que bajo la superficie las temperaturas se mantienen más constantes puesto que no hay conducción e intercambio de calor con el viento (Körner 2003)

3) Manejo de la energía solar. La temperatura de una planta depende del balance energético y el manejo de la radiación de onda corta (infrarrojo) Según la ley de Stefan-Boltzmann, la cantidad de radiación emitida por un cuerpo depende de la temperatura del mismo. Asimismo la temperatura de un cuerpo depende en buena medida de qué tanta

energía absorbe y cuánto refleja su superficie. La radiación que incide en una planta es reflejada y buena parte dispersada gracias a su cutícula (Nobel 2009).

La absorción de energía o absorbanza visible se incrementa de los colores claros a los colores oscuros, así pues en buena medida la temperatura de la planta depende de su color y en específico del brillo que es el que determina en qué medida se refleja la luz que al incidir en una superficie se manifiesta en calor.

### *La evasión de temperaturas extremas y su relación con las formas de crecimiento*

La evasión de las temperaturas extremas se manifiesta en un fenómeno denominado desacoplamiento térmico (Körner 2003). Éste fenómeno implica una diferencia entre las temperaturas del medio que circunda a la planta y la temperatura que experimenta el individuo. Esta diferencia determina qué tanto la planta evade las temperaturas extremas dadas la condición del páramo.

El que una planta se desacople de forma más o menos eficiente depende de las condiciones del viento, de la hora del día, de las condiciones microclimáticas y el efecto del relieve, así como de la forma en que se dispongan los órganos y apéndices de la planta (Korner 2003). Lo anterior se manifiesta en la forma de crecimiento. Las formas de crecimiento tienen que ver con la posición del meristemo apical y la disposición foliar con respecto al mismo meristemo. En la forma de crecimiento interviene el plan estructural indicado por la genética y la modificación que el ambiente favorece (Körner, 2003).

Las condiciones limitantes en los páramos han favorecido a unas cuantas formas de crecimiento más o menos parecidas en todos los páramos del mundo (Halloy 1990). Lo anterior sugiere mecanismos de evolución convergente, pues las formas similares en los

páramos de todos los continentes surgieron de forma independiente sin ancestría alguna, como una solución evolutiva a las condiciones limitantes del páramo (Ramsay y Oxley 1997, Rundel et al 1994, Smith y Young 1987). En general se reconocen cinco formas comunes en los páramos, cada una de las cuales difiere en la forma en que evade las temperaturas extremas:

**-Plantas tapizantes:** Plantas muy compactas, aplanadas y de muy baja estatura. La parte externa es fotosintética y en el interior contienen ramas y tejido muerto mezclado con suelo y agua (Cavieres et al 2002). Estas plantas son descritas como trampas de calor, ya que el contenido de su interior funciona como amortiguador térmico (Körner 2003).

**Plantas amacolladas:** Tienen una estructura muy compacta y hojas alargadas. Las yemas de crecimiento y los tejidos fotosintéticos están embebidos en material senescente, el cual modifica el microclima creando una especie de barrera que protege del viento a los tejidos vivos (Körner 2003, Halloy 1990).

**-Rosetas:** Tienen nudos y entrenudos muy cortos, de modo que las hojas son la única parte conspicua de la planta (Ramsay y Oxley 1997). Sus yemas están muy bien resguardadas en el cuerpo de la roseta, a menudo por debajo del nivel del suelo (Kappelle 2005).

**-Arbustos:** Suelen ser de baja estatura y poseen ramas leñosas, bastante cortas y con una corteza delgada. Las hojas en general son rígidas, pequeñas o dobladas, y pubescentes (Ramsay y Oxley 1997). Los meristemas están alejados del suelo, de modo que evaden las temperaturas extremas de éste.

### *La variación en las estrategias de evasión de temperaturas extremas con la altitud.*

Se sabe que en las regiones alpinas fuera de los trópicos la temperatura disminuye a razón de 1.6 °C con respecto a cada 100 m de elevación (Körner 2003), esto a grandes rasgos ya que las condiciones microclimáticas de exposición al viento pueden generar sensaciones térmicas aún más bajas. (Körner 2003; Rundel et al 1994)

Aunado a esto la cantidad de radiación recibida del sol es mucho mayor, la vegetación tiende a estar más expuesta a ella y por lo tanto aumenta el riesgo de sobrecalentamiento al medio día. (Smith y Young 1987)

Es de suponerse entonces que si con la altitud se acentúan los valores de temperatura extrema a lo largo del día, las plantas que se distribuyen a altitudes mayores deben poseer la capacidad de evadir con mayor eficacia ambos periodos de variación, tanto las bajas como las altas temperaturas. (Taschler y Leuner 2004)

Caracteres como la abundante pubescencia que evita el sobrecalentamiento y protege de la pérdida de calor reduciendo el área de contacto con el viento (Meintzer y Goldstein 1985), la estatura de las plantas y la protección de los meristemas que evita el contacto con las superficies más sensibles al cambio de la temperatura (Squeo et Al 1991) o los colores muy brillantes para evitar el sobrecalentamiento (Nobel, 2009) pueden favorecer la presencia de ciertas plantas en las partes más altas de la montaña.

### *Contribución del estudio*

Se han hecho diversos estudios para catalogar y caracterizar la vegetación del páramo mexicano. La mayor parte de ellos lo nombra “zacatonal” dada la abundante composición de pastos amacollados en las parte media del volcán Iztaccíhuatl, lo que Rundel en 1997 llamó Subpáramo. En dichos catálogos y caracterizaciones florísticas se habla de formas de crecimiento, sin embargo en ningún caso se hace alusión a éstas formas con un enfoque funcional.

Hay incluso algunas discusiones (Rundel 1997, Smith y Young 1987) que cuestionan la inclusión del zacatonal mexicano en el concepto “páramo”, puesto que, desde su punto de vista, la característica visual más importante del sistema es la presencia de las rosetas gigantes presentes en los páramos andinos y africanos. Sin embargo, el “zacatonal mexicano” se ajusta perfectamente al régimen del “Verano todos los días e invierno todas las noches” y se encuentra dentro de los trópicos, además de que se encuentran también otras formas de crecimiento muy similares a los ambientes de páramo en los andes, incluyendo los pastos amacollados (Beaman 1962)

Sin embargo, no hay ningún estudio ecológico que hable de las estrategias de resistencia de las plantas para enfrentar los extremos de temperatura, ni con respecto a la tolerancia ni a la evasión. Dado lo anterior, en el presente estudio se busca determinar si existe alguna relación entre los atributos morfológicos de las plantas del páramo mexicano y su eficiencia para desacoplarse térmicamente y evaluar en qué forma la temperatura que experimentan las plantas determina su distribución a lo largo de un gradiente de estrés por frío.

## Objetivos:

- Determinar si existe alguna relación entre los atributos morfológicos en las plantas del páramo y su eficiencia para desacoplarse térmicamente.
- Evaluar en qué forma la temperatura que experimentan las plantas determina su distribución a lo largo de un gradiente de estrés por variación de temperatura.

### *Objetivos particulares:*

- Determinar qué atributos morfológicos son los que le permiten a la planta eludir con mayor eficiencia la variación de temperaturas extremas
- Con respecto a las formas de crecimiento, determinar si existen estrategias para contrarrestar el efecto de la variación de las temperaturas extremas atendiendo a la variación que experimentan en los tejidos las distintas formas.
- Determinar qué extremo en la temperatura determina la distribución altitudinal en las especies del páramo.

## Materiales y métodos

Para evaluar la evasión del estrés por temperaturas extremas en plantas del páramo mexicano, se estableció como zona de estudio el Volcán Iztaccíhuatl ubicado entre los valles de México y Puebla a los 19° 11' latitud norte y 98° 39' longitud oeste. El volcán tiene una altitud de 5282m s.n.m. y forma parte del Eje Neovolcánico Transversal. Según Beaman (1962) su clima corresponde al “verano todos los días e Invierno todas las noches” propio del páramo, teniendo una baja variación estacional en la temperatura, aunque con diferencias muy marcadas entre el día y la noche.

Se trabajó en dos sitios, en la estación de monitoreo de Cerro de Altzomoni, a las faldas de volcán Iztaccíhuatl a 4200 m s.n.m. y en el valle de Cruz de Rosas, localizado a 4,600 m s.n.m.



**Figura 1.- Ubicación de los sitios de Estudio en el volcán Iztaccíhuatl. Altzomoni a 4200 m s.n.m. y Cruz de Rosas a 4600 m s.n.m.**

## Especies estudiadas

Se eligieron 35 especies abundantes en la comunidad del páramo estudiado, tanto para estudiar su morfología como para medir las temperaturas durante el día y hasta el amanecer. Las especies, formas de crecimiento y sitio donde se estudiaron se muestran en la tabla 1.

Tabla 1.- Especies muestreadas en el volcán Iztaccíhuatl

<b>Nombre común</b>	<b>Forma de crecimiento</b>	<b>Nombre científico</b>	<b>Localidad</b>
Centro blanco	Roseta	<i>Robinsenecio gerberifolius</i>	Altzomoni
Draba	Roseta	<i>Draba nivalis</i>	Cruz de Rosas
Eringium grande	Roseta	<i>Eryngium proteiflorum</i>	Altzomoni
Gordolobo	Roseta	<i>Gnaphalium americanum</i>	Altzomoni
Plantago	Roseta	<i>Plantago linearis</i>	Altzomoni
Roseta bigotona	Roseta	<i>Carex peucophyla</i>	Cruz de Rosas
Uña de gato	Roseta	<i>Plantago mayor</i>	Cruz de Rosas
Hierba del sapo	Roseta	<i>Eryngium carlinae</i>	Altzomoni
Estrella	Roseta	<i>No identificable</i>	Cruz de Rosas
Cardo	Roseta	<i>Cirsium ehrenbergii</i>	Cruz de Rosas
Pseudotrenza	Roseta	<i>Cardominia sp</i>	Cruz de Rosas
Pulpo	Roseta	<i>Calandrina megarhiza</i>	Cruz de Rosas
Trencita	Roseta	<i>Phacelia platycarpa</i>	Altzomoni
Zacate	Macollo	<i>Festuca toluscensis</i>	Altzomoni

<b>Nombre común</b>	<b>Forma de crecimiento</b>	<b>Nombre científico</b>	<b>Localidad</b>
Niditos	Macollo	<i>No identificable</i>	Cruz de Rosas
Pasto banderilla	Macollo	<i>Trisetum spicatum</i>	Altzomoni
Zacatón	Macollo	<i>Mulhenbergia quadridentata</i>	Cruz de Rosas
Trigo	Macollo	<i>No identificable</i>	Altzomoni
Velita	Macollo	<i>Festuca</i>	Cruz de Rosas
Drimaria	Hierba	<i>Cerastium ramigerum</i>	Altzomoni
Gasparín	Hierba	<i>Pseudognaphalium</i>	Altzomoni
Gnafalium	Hierba	<i>Gnaphalium grendentalii</i>	Altzomoni
Lupinus chico	Hierba	<i>Lupinus montanus</i>	Altzomoni
Fresita	Hierba	<i>Alchemilla vulcanica</i>	Altzomoni
Menta	Hierba	<i>Stachys eriantha</i>	Cruz de Rosas
Palmitas	Hierba	<i>Oreomyrrhis tolucana</i>	Cruz de Rosas
Arbusto	Arbusto	<i>No identificable</i>	Cruz de Rosas
Blanco grande	Arbusto	<i>No identificable</i>	Altzomoni
Lupinus grande	Arbusto	<i>Lupinus elegans</i>	Altzomoni
Orejas	Arbusto	<i>Gnaphalium luteoalbum</i>	Altzomoni
Jarritos	Arbusto	<i>Penstemon gentianoides</i>	Altzomoni
Musgo	Tapizante	<i>No identificable</i>	Cruz de Rosas
Musgo vagabundo	Tapizante	<i>No identificable</i>	Cruz de Rosas
Perico	Tapizante	<i>Arenaria bryoides</i>	Cruz de Rosas
Selaginoide	Tapizante	<i>Arenaria reptans</i>	Altzomoni

### *Determinación de las formas de crecimiento*

Para determinar las formas de crecimiento se utilizó el trabajo de Halloy (1990) reconociéndose 5 formas de crecimiento:

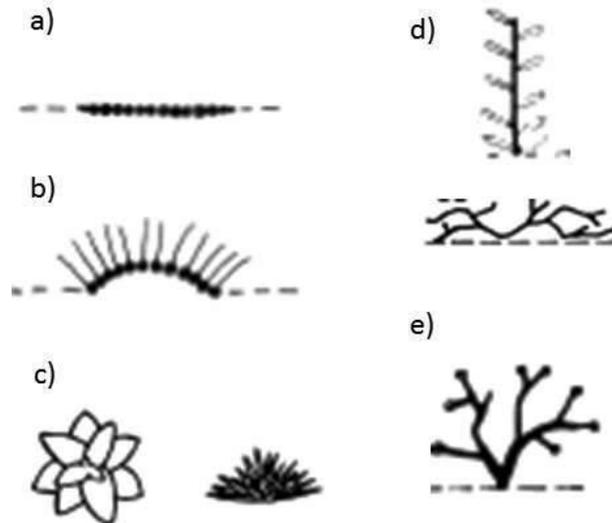
-Plantas tapizantes (plaques): Plantas de forma plana, ligeramente convexa que puede resultar irregular en sus bordes. Tienen una estructura muy compacta compuesta de una gran cantidad de ramas y hojas con nudos y entrenudos muy cortos. Sólo la parte externa es fotosintética ya que en el interior hay ramas y tejido muerto mezclado con suelo y agua. Son de muy baja estatura, pues no sobrepasan unos pocos milímetros del nivel del suelo

Plantas amacolladas: Plantas muy compactas, con un número indeterminado de ápices y con hojas muy largas generalmente curvadas por su propio peso (de 90° a 50° con respecto a la horizontal). Los ápices se encuentran muy juntos generando una estructura bastante compacta.

-Rosetas: Estructura conformada por un cúmulo de entrenudos muy cortos que equidistan entre sí en un tallo bastante bien definido. Poseen simetría radial con al menos dos planos de simetría con respecto al eje central.

-Arbustos: Poseen ramas evidentes, leñosas, bastante cortas y con una delgada capa de corteza. Las hojas en general son rígidas y más o menos coriáceas, algunas veces bastante pequeñas o dobladas.

-Hierbas: Son plantas con un desarrollo de ramas muy apreciable, muchas veces desde la base del tallo; dichas ramas no están lignificadas y tienen un espacio considerable entre sus ápices. Las hierbas pueden estar erectas o bien postradas



**Figura 2.- Formas de crecimiento tomadas de Halloy 1990. a)Tapizantes, b)Plantas amacolladas, c) Rosetas, d)Hierbas erectas y postradas, e)Arbustos**

### *Medición de las temperaturas*

Los individuos de cada especie se eligieron bajo el criterio de que debían estar en buen estado visible, debían ser adultos y considerablemente aislados de otros o de rocas, ya que éstas modifican la temperatura (Körner 2003). Se eligieron cinco individuos de cada especie, y en cada uno de ellos se tomaron temperaturas a lo largo del día desde la hora previa al amanecer reportada por el Servicio Meteorológico Nacional. Se tomaron datos cada hora hasta completar un total de 15 mediciones en un día. En Altzomoni las mediciones se realizaron durante cinco días, y en cada día se hizo el seguimiento de un individuo de cada una de las especies estudiadas en ese sitio. Los individuos empleados eran reemplazados todos los días

por otros diferentes de la misma especie. En Cruz de Rosas se empleó el mismo diseño experimental. Los periodos de estudio se caracterizaron por ser soleados.

Para medir la temperatura de las hojas se hizo uso de una pistola de reflexión del espectro infrarrojo modelo Uni-T S-hw900. Las temperaturas fueron medidas siempre en la misma hoja o ubicación de la superficie fotosintética para el caso de las plantas con hojas muy pequeñas o angostas como en las tapizantes y los macollos. Para medir la temperatura en los meristemas se insertó un termopar tipo K (cromel/alumel) calibre 16 en el área del meristemo en las especies en las que esto era posible (rosetas, arbustos, macollos y algunas hierbas). En el caso de arbustos y hierbas se eligió el meristemo más lejano del suelo y que tuviera el tamaño necesario para insertar el termopar. La temperatura fue registrada con un termómetro para termopares tipo K marca "AEMC instruments". En las plantas tapizantes y las hierbas restantes se midió la temperatura usando la misma pistola infrarroja. Dado el diminuto tamaño de las hojas y meristemas en estas especies, no es posible la diferenciación de temperaturas entre ambos órganos (Nobel 2005), por lo que se supuso que la temperatura del meristemo y la hoja eran muy semejantes.

La temperatura del aire, importante para evaluar el desacoplamiento se midió con un termopar a 30 cm de suelo. Se tomó esta altura dado que era la media de las estaturas de las plantas a las que se les midió la temperatura y por lo tanto era su ambiente próximo. Al igual que las plantas, esta temperatura se evaluó cada hora en el mismo punto para cada día.

### *Evaluación de caracteres morfológicos.*

Se evaluaron los siguientes caracteres morfológicos a cada una de los individuos:

*-Altura del meristemo donde midió la temperatura*, en milímetros y con valores positivos si estaba por encima del nivel del suelo o negativos si estaba por debajo. En este último caso,

debido a que es difícil ubicar a simple vista el meristemo, se disectó una planta similar en tamaño para determinar la profundidad a la cual se debería insertar el termopar en el tejido.

-*Altura total de la planta*, desde la superficie del suelo hasta el ápice más alto.

- *Pubescencia*, reconociendo tres categorías de densidad:

-Ausente: Planta carente de tricomas traslúcidos en el tejido fotosintético.

-Poca: La planta posee tricomas pero sus superficie fotosintética aún se aprecia verde claramente

-Mucha: La superficie fotosintética de la planta se observa casi blanca por la presencia de tricomas.

-*Color* evaluado a través del sistema de colores de Munsell en la tabla para tejidos vegetales. Sólo se determinó la variable del brillo, ya que ésta tiene relación con la absorción de la energía solar.

### *Obtención de variables de respuesta y análisis estadístico*

Las variables utilizadas para explorar la relación entre la morfología y las formas de crecimiento, con la capacidad de las plantas para evadir los cambios ambientales en temperatura fueron por un lado, las temperaturas máximas y mínimas alcanzadas por el tejido, y por otro el grado de desacoplamiento (temperatura del tejido – temperatura ambiental), tanto al amanecer (período más frío del día) como al medio día (período más caliente del día). Además se calculó la varianza de las temperaturas a lo largo del día.

Para explorar cómo varían las temperaturas y el nivel de desacoplamiento térmico entre formas de crecimiento, y con las variables morfológicas, se utilizaron modelos lineales

generalizados (GLM). Para cada variable de respuesta se construyó un modelo en donde la forma de crecimiento y la pubescencia fueron variables discretas, en tanto que el brillo, la altura de la planta, y la altura del meristemo fueron regresores. Además, ya que de antemano se conoce que algunas de estas variables integran la forma de crecimiento, se decidió explorar el efecto de las variables morfológicas, quitando la forma de crecimiento en los modelos. Cuando se detectaron efectos significativos asociados a la forma de crecimiento, se procedió a realizar comparaciones múltiples utilizando una prueba de Tuckey-Kramer.

Para estudiar cómo varía el nivel de desacoplamiento térmico de las especies a lo largo de un gradiente altitudinal, primero se calculó la altitud máxima tolerada por cada especie. A partir de datos de la distribución altitudinal de múltiples especies de alta montaña en la zona de estudio (Tovar 2010), se definió a la altitud máxima de cada especie como la altitud por debajo de la cual se encontraba el 90% de los individuos. Posteriormente, la covariación entre la capacidad de desacoplamiento y la altitud máxima se probó para cada especie mediante una correlación de Pearson

## Resultados:

### *Relaciones entre formas de crecimiento, morfología y la evasión a temperaturas extremas. Modelo GLM global*

Al utilizar un modelo lineal generalizado completo, es decir, incluyendo tanto a la forma de crecimiento, como a los parámetros morfológicos, para explicar la respuesta de evasión de las plantas, se detectó que sólo la forma de crecimiento tuvo efectos significativos sobre las 10 variables de respuesta analizadas (desacoplamientos al amanecer y medio día, máximos y mínimos, variación en un día y los anteriores en meristemos y hojas, Tabla 1).

De acuerdo a un ANOVA, incluyendo sólo el efecto de la forma de crecimiento, la forma de crecimiento tapizante presentó los desacoplamientos con mayor magnitud al medio día y al amanecer, asimismo posee los valores extremos y la variación de temperatura más alta a lo largo del día (Figuras 3 y 4). En contraparte, las formas macollo y arbusto presentaron las variaciones menores en todas las variables de temperatura, excepto para el desacoplamiento al amanecer en los meristemos de los arbustos, cuyos tejidos presentaron una variación muy alta. (Figuras 3 y 4).

Tabla 1.- ANOVAs de las temperaturas y el desacoplamiento térmico en tejidos vegetales en relación a la forma de crecimiento de las especies del páramo en el volcán Iztaccíhuatl, México.

Variable de temperatura	Meristemo	Hojas
Variación diaria	( $p < 0.01$ ) $R^2 = 0.30$	( $p < 0.01$ ) $R^2 = 0.35$
Máxima	( $p < 0.01$ ) $R^2 = 0.18$	( $p < 0.01$ ) $R^2 = 0.30$
Mínima	( $p < 0.01$ ) $R^2 = 0.30$	( $p < 0.01$ ) $R^2 = 0.27$
Desacoplamiento al medio día	( $p < 0.01$ ) $R^2 = 0.18$	( $p < 0.01$ ) $R^2 = 0.18$
Desacoplamiento al anochecer	( $p < 0.01$ ) $R^2 = 0.20$	( $p < 0.01$ ) $R^2 = 0.18$

Nota: La variación diaria corresponde a la desviación estándar diaria. Se presentan los valores de significancia y el porcentaje de varianza explicados por la forma de crecimiento.

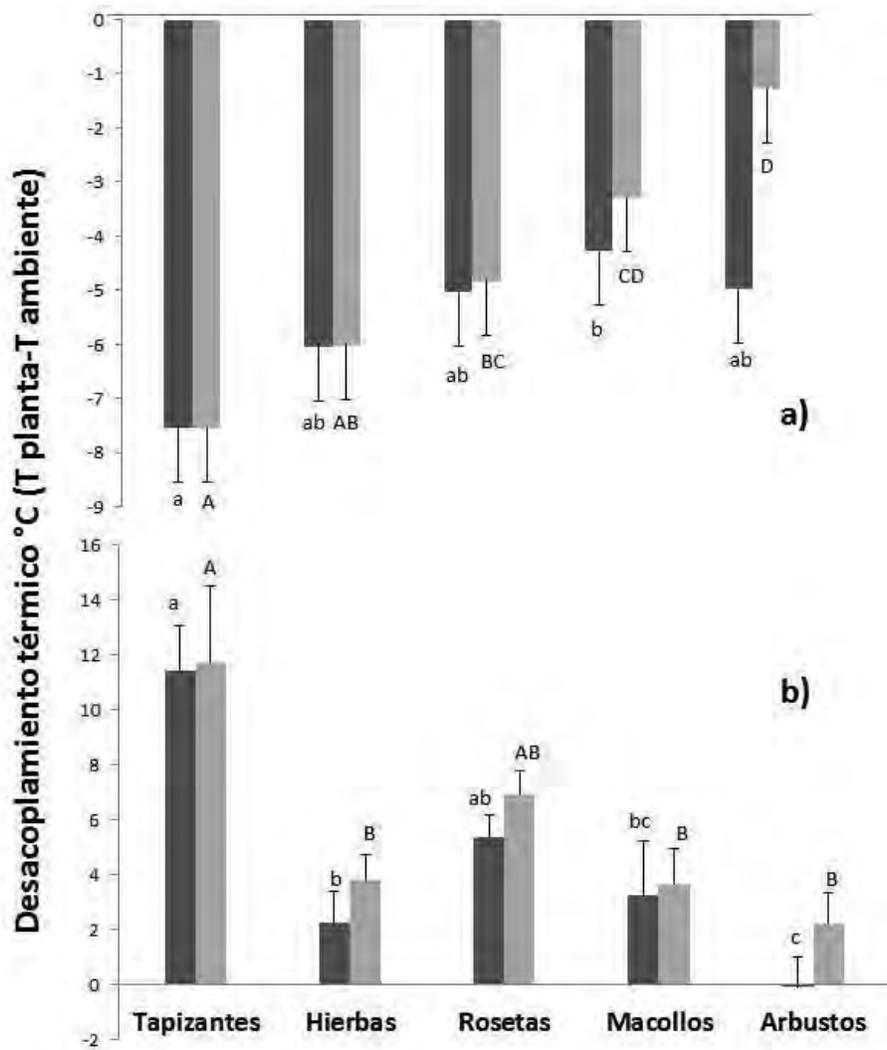


Figura 3.- Promedio de los desacoplamientos térmicos al amanecer a) y al medio día b) en relación a las formas de crecimiento en plantas del páramo en el volcán Iztaccihuátl, México. Se presentan los valores promedio  $\pm$  un error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas a una  $P < 0.05$ . Letras mayúsculas con color gris claro indican comparaciones para las hojas, y letras minúsculas con color gris oscuro indican comparaciones para los meristemos.

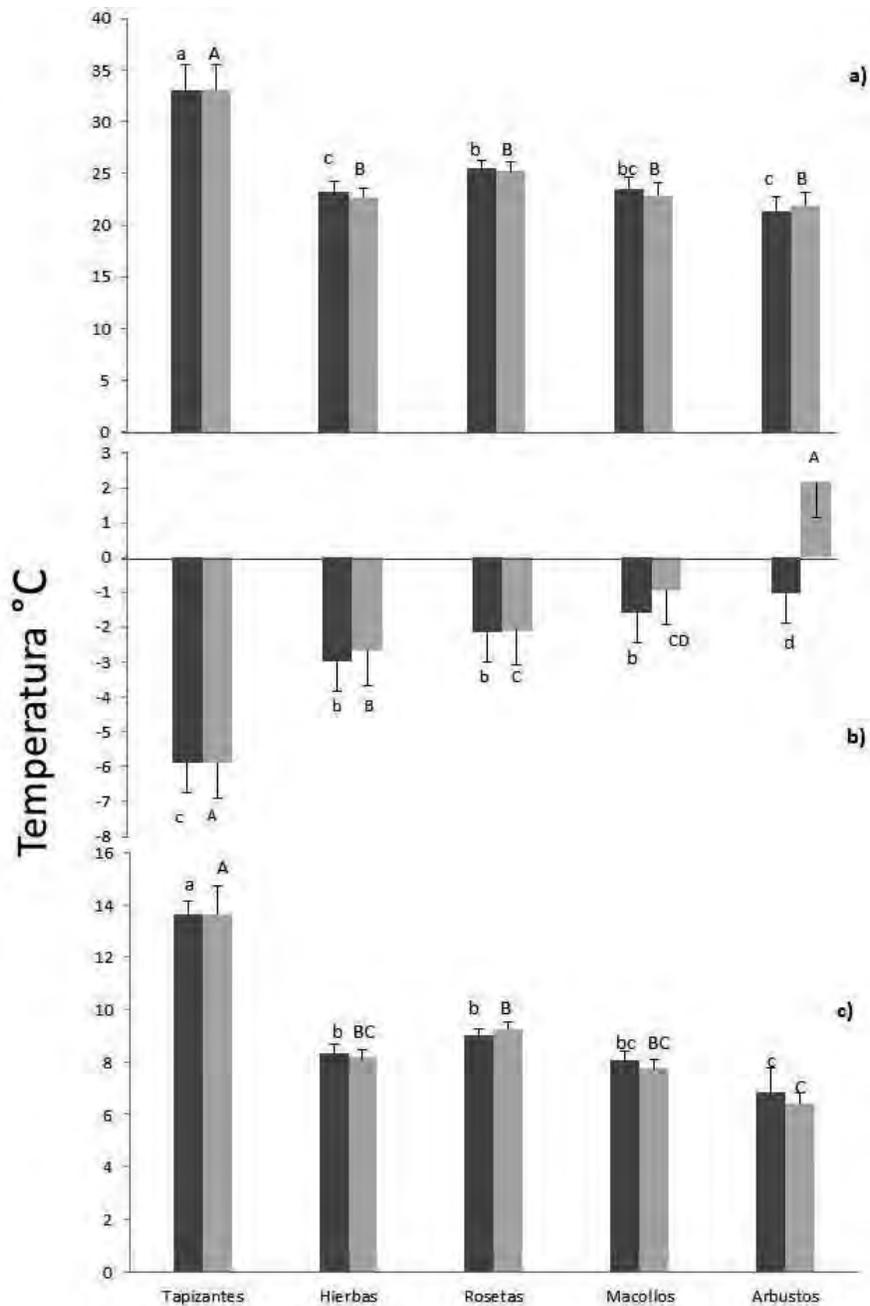


Figura 4.-Promedio de las temperaturas a) máxima, b) mínima y c) variación a lo largo del día alcanzadas a lo largo del día en el tejido vegetal en las plantas del Volcán Iztaccihuatl. Se presentan los valores promedio +/- un error estándar. Letras distintas indican diferencias de  $P < 0.05$  Letras mayúsculas con color gris claro indican comparaciones para las hojas, y letras minúsculas con color gris oscuro indican comparaciones para los meristemos.

### *Efecto de la morfología sobre la evasión. Modelo GLM excluyendo la forma de crecimiento*

En el análisis GLM que se construyó sin la forma de crecimiento se encontró que tres de las cuatro variables morfológicas consideradas, altura del meristemo y brillo de las hojas y pubescencia, afectaron al menos alguna de las variables de respuesta relacionadas con la evasión de temperaturas extremas. La altura del meristemo se correlacionó con el desacoplamiento de las hojas ( $F=10.92$ ,  $p<0.01$ ) y de los meristemos al amanecer ( $F=3.52$ ,  $p<0.05$ ), así como la temperatura mínima en las hojas ( $F=32.70$ ,  $p>0.01$ ). Al amanecer la mayor parte de las plantas presentaron temperaturas menores o iguales a la temperatura ambiental, y tal diferencia disminuyó con la altura del meristemo (Figuras 4a y 4b). La mayor parte de las plantas con meristemos cercanos a la superficie del suelo o bien por debajo de ésta presentaron las temperaturas mínimas más bajas en hojas, con valores por debajo de cero (Figura 5). Además tales temperaturas mínimas en los tejidos aumentaron con la altura del meristemo (Figura 5). Es decir, plantas con meristemos más altos presentaron temperaturas menos bajas en las hojas (Figura 5). La altura del meristemo no se correlacionó el desacoplamiento al amanecer de los meristemos, ni el desacoplamiento al medio día de las hojas.

La pubescencia afectó el desacoplamiento de las hojas al amanecer ( $F = 3.56$ ,  $p<0.05$ ), siendo que las plantas con pubescencia presentaron un desacoplamiento negativo menor que las plantas sin pubescencia. Esto es, si bien para la mayoría de las plantas las hojas se enfriaron más que el medio, dicho enfriamiento fue mayor para las plantas sin pubescencia (Figura 6). La pubescencia no afectó el desacoplamiento de los meristemos al amanecer

El desacoplamiento al medio día se relacionó con el brillo del tejido ( $F=4.85$   $p=0.05$ ). Las hojas con superficies más brillantes se calientan menos (Figura 7). Cabe hacer notar que la altura

total de la planta fue la única variable morfológica para la cual no se detectaron efectos significativos sobre las variables de evasión de temperatura.

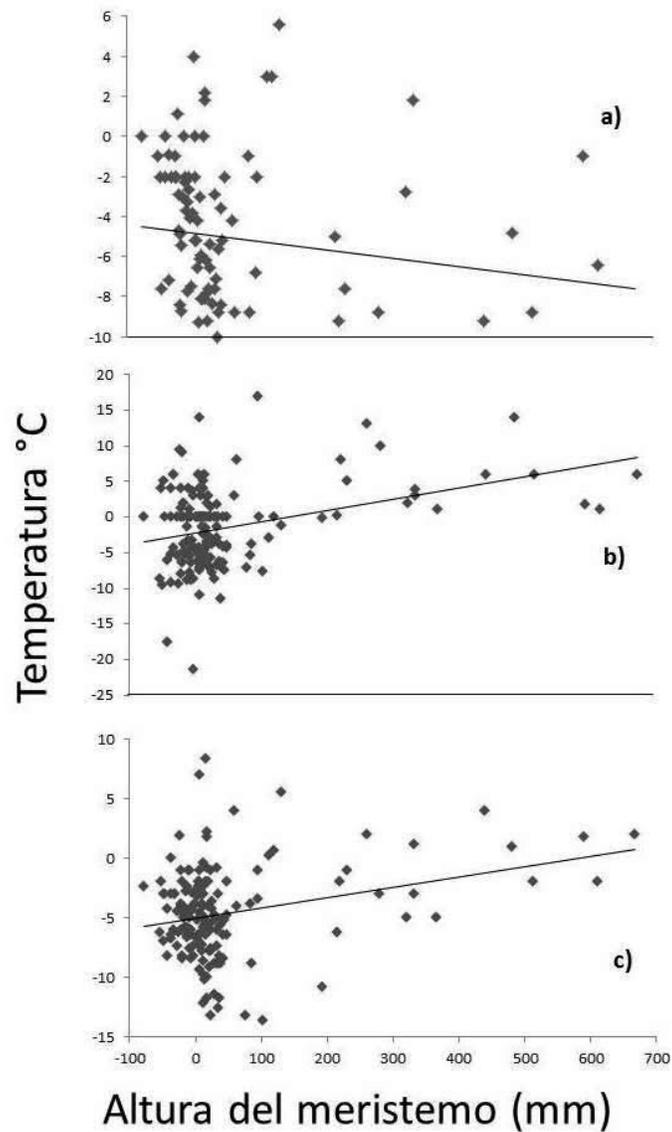


Figura 5.-- Promedio de a) desacoplamiento térmico en hojas al amanecer ( $F=10.92, p < 0.01$ )

b) Temperatura mínima en hojas ( $F=32.70, p < 0.01$ ) c) desacoplamiento térmico de los meristemos al amanecer ( $F=7.88, p < 0.05$ ) con respecto de la altura del meristemo en las plantas del Volcán Iztaccíhuatl, México.

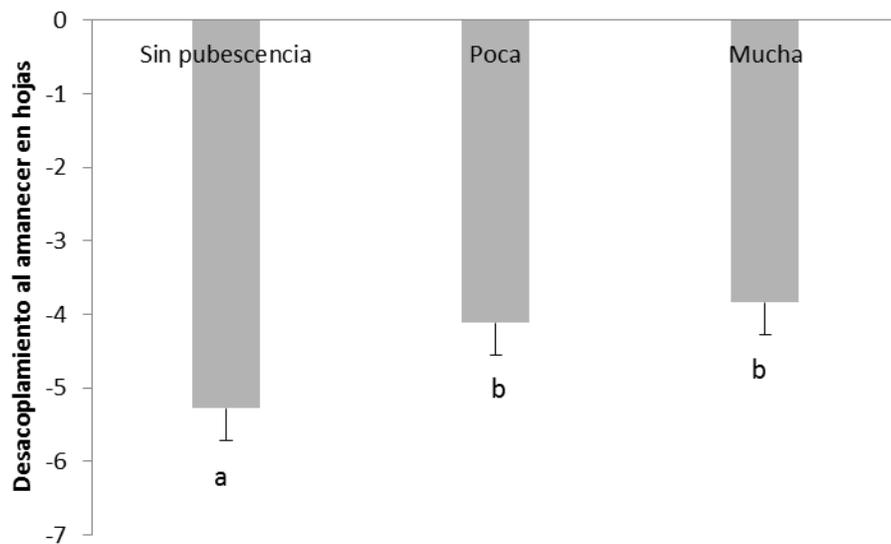


Figura 6.- Promedio del desacoplamiento al amanecer de las hojas en las plantas con respecto a la pubescencia que presentan los tejidos de las plantas del volcán Iztaccíhuatl. ( $F= 3.56$ ,  $p=0.05$ )

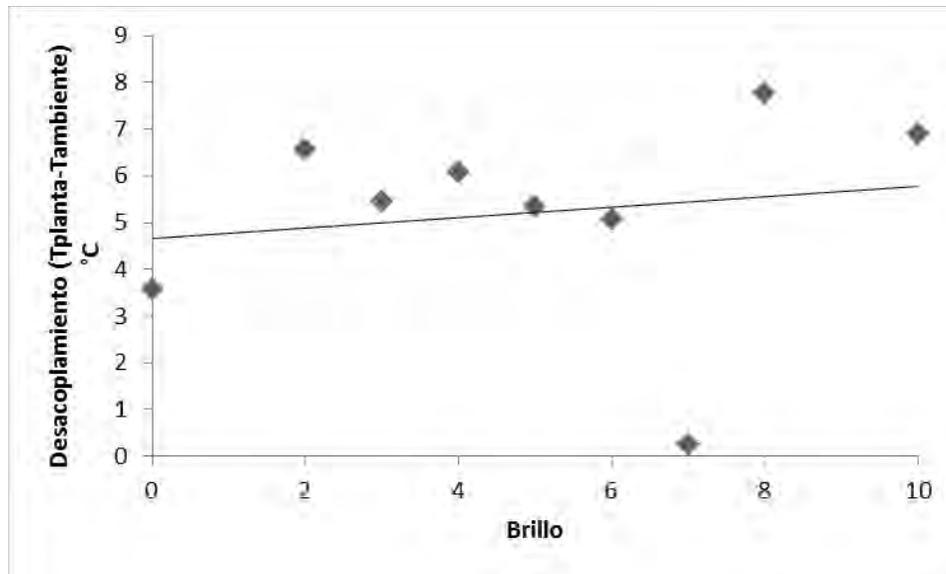


Figura 7.- Promedio del desacoplamiento al medio día de las hojas en las plantas del volcán Iztaccíhuatl, México con respecto del brillo de sus tejidos. ( $F= 4.85, p < 0.05$ )

### *Distribución altitudinal de las especies*

El nivel de desacoplamiento de las plantas, tanto al amanecer como al medio día, aumentó con la altitud en la montaña (Figura 8). Esto ocurrió sólo para los meristemas, en tanto que para las hojas no se detectó una relación significativa. Además, las temperaturas mínimas de las hojas disminuyeron también con la altitud (Figura 8), en tanto que las temperaturas máximas y la varianza no cambiaron con la altitud.

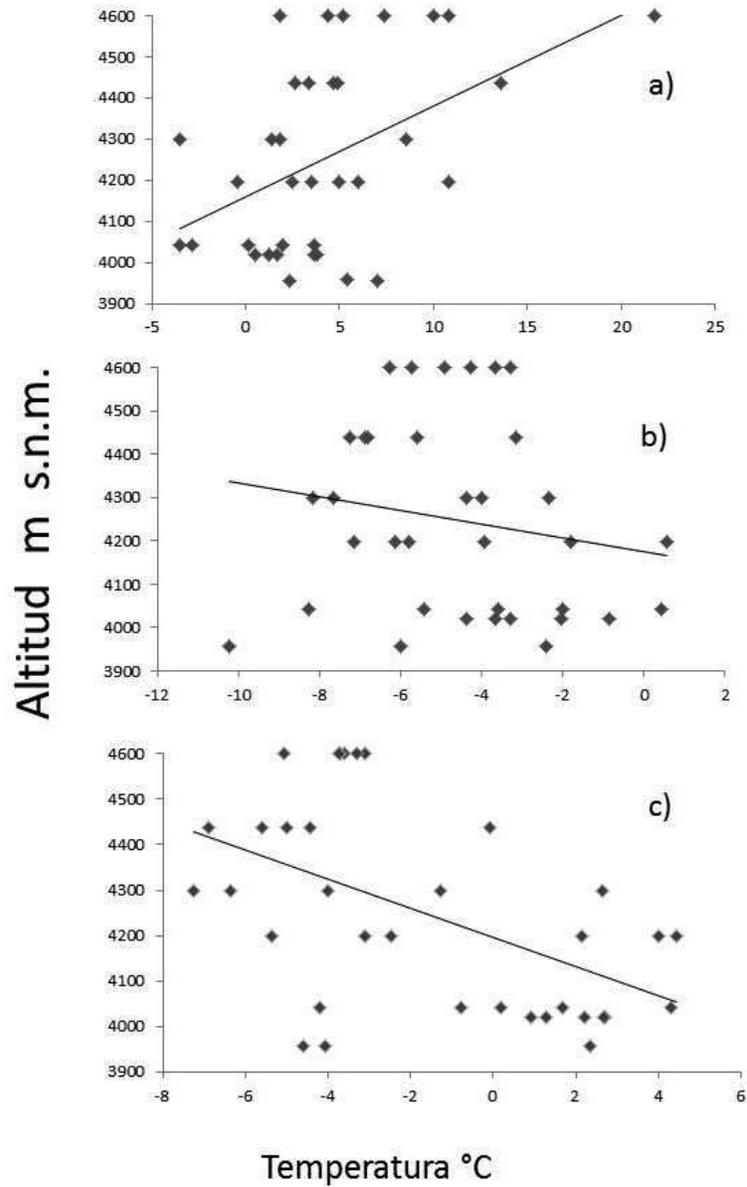


Figura 6.- Distribuciones altitudinales de las especies muestreadas en el Volcán Iztaccihuatl con respecto a a) desacoplamiento térmico al medio día en meristemas ( $Rho= 0.351 p < 0.05$ ) b) desacoplamiento térmico en meristemas al amanecer ( $Rho=- 0.446 p < 0.01$ ) y c) temperatura mínima en hojas ( $Rho=- 0.458 p < 0.01$ ).

## Discusión

### *Desacoplamiento térmico en las cinco formas de crecimiento*

Los resultados apoyan la idea de que la forma de crecimiento es uno de los atributos que se relaciona con la variación de las temperaturas en las plantas de los páramos (Körner 2003, Grace 1988, Hedberg y Hedberg 1979). Se encontraron diferencias entre formas de crecimiento en todas las variables térmicas estudiadas, y los patrones coinciden en lo general con lo que se ha reportado para otros sistemas tanto alpinos como parameros.

La forma en que se evaluó la evasión de las bajas y altas temperaturas en este estudio fueron los desacoplamientos. En todas las formas de crecimiento, el meristemo y las hojas se encontraron más fríos a la hora más fría del día que el medio que les circundaba, es decir, se observó un desacoplamiento negativo. Esto significa que las plantas son incapaces de evadir las temperaturas extremas a través del desacoplamiento tal como se midió en este trabajo. Si las plantas pudiesen regular su temperatura, se debería de haber observado el patrón opuesto: un desacoplamiento positivo al amanecer y negativo al medio día. Si bien es cierto que en buena parte de la literatura se enuncian casos en los que los tejidos poseen una temperatura distinta que la del medio según sea el caso (Headberg y Headberg 1979, Ramsay y Oxley 1997, Körner 2003), no se aclara si dicha temperatura ocurre a la hora más fría o más caliente del día. Sin esta información es imposible evaluar si el desacoplamiento puede fungir como un mecanismo de evasión o, como en el caso que estudié, no lo hace.

Un aspecto muy importante a considerar es la temperatura del suelo, ya que es en este medio donde se registran las temperaturas más extremas (Hedberg y Hedberg, 1979, Körner 2003). Durante el trabajo de campo medí algunas temperaturas en la superficie del suelo. Si se compararan éstas con las de los tejidos de las plantas, es evidente un desacoplamiento

positivo al amanecer y negativo al medio día de al menos 10 °C, es decir, se observa el patrón esperado bajo la hipótesis de que las plantas evaden las temperaturas extremas. La razón por la cual en este trabajo no se tomaron en cuenta la temperatura del suelo es que es demasiado heterogénea, ya que en distancias de pocos centímetros la temperatura puede cambiar brutalmente (entre 1 y 3 °C por cada cm de distancia). Esto implica un grado de error muy grande al medir la temperatura del suelo, e imposibilita la estimación de la temperatura en el entorno que realmente experimentan los organismos.

Hubo una diferencia notable entre las formas de crecimiento que tuvieron los desacoplamientos de mayor magnitud (la forma tapizante y los arbustos, respectivamente). En comparación con las plantas tapizantes, que experimentan las temperaturas más extremas de todas las formas que estudié, las demás formas de crecimiento administran mejor su energía térmica, y se puede inferir que esa optimización responde a su forma. Con lo anterior se hace énfasis en la idea de que las plantas que más se sobrecalientan o sobreenfrían en las horas críticas de los extremos de temperatura son las que menos evaden. Asimismo, entre menos diferencia exista entre las temperaturas de la planta y el aire que le circunda es más factible la evasión.

Con base en lo anterior, podemos decir que la capacidad de evasión de las plantas decrece en el siguiente orden para las temperaturas al medio día: arbusto, macollo, hierba, roseta, tapizante. Para las temperaturas al amanecer, el orden es semejante, aunque las rosetas y las hierbas intercambian sus posiciones: arbusto, macollo, roseta, hierba, tapizante. Esto concuerda en lo general con la secuencia propuesta por Körner (2003): Arbustos, macollos, hierbas erectas, rosetas, hierbas postradas, tapizantes. La propuesta está principalmente enfocada a bajas temperaturas y considera la diferencia entre hierbas postradas y hierbas erectas que para el presente estudio están englobadas en la misma categoría. Atendiendo a

que la mayor parte de las hierbas muestreadas son postradas, la secuencia tanto del páramo mexicano como la propuesta por Körner es idéntica.

Las plantas que poseen un desacoplamiento menor, los arbustos, son las que tienen sus estructuras fotosintéticas lejos del nivel del suelo. De esta forma se apoya la hipótesis de Squeo et Al. (1991) en cuanto a que la evasión es el mecanismo de resistencia más común entre las plantas más alejadas del nivel del suelo, mientras que las que se encuentran cercanas a éste son tolerantes y no evasoras. Otro estudio realizado en el Iztaccíhuatl en el que se emplearon los datos de temperatura de este trabajo parece confirmar lo anterior, ya que se encontró que las especies con desacoplamientos más negativos al amanecer son fisiológicamente más tolerantes al frío (Campuzano 2010). La disposición del perpendicular al suelo del tejido de los arbustos hace que pierdan menos calor por convección (Körner, 2003, Rundel et. Al 2005). Sin embargo, se observó que los meristemos sí sufrían un enfriamiento notable, y esto posiblemente se debe a que en la mayor parte de los casos los meristemos medidos estaban situados en las zonas apicales lo cual los exponía a la acción del viento, y por efecto de convección perdían más calor que el resto de la planta.

La segunda forma con menor desacoplamiento fueron los macollos, y en especial sus hojas. Aquí puede haber un efecto del tejido senescente que acumulan las especies con esta forma de crecimiento (Headberg y Headberg 1979, Beck 1994, Körner 2003). El tejido marchito impide la transferencia convectiva de calor entre el viento y el tejido de las hojas, haciendo que el interior del macollo sea como una trampa de calor (Beck 1994) mientras que el meristemo que está varios centímetros bajo el suelo sí está expuesto a la congelación diaria. Esto concuerda con mis resultados ya que los meristemos al amanecer se enfriaron más que las hojas (figura 3). Para el medio día las hojas tampoco se calientan demasiado, posiblemente

gracias a ese tejido senescente que es brillante en general y por lo tanto refleja una cantidad importante de radiación.

Las rosetas presentaron un comportamiento distinto al de las otras especies, pues no se enfriaron demasiado al amanecer, pero se calentaron bastante al medio día. Esto puede deberse a que pierden poco calor por las noches gracias a la disposición compacta de sus hojas, y por lo tanto tienen una superficie de contacto pequeña que reduce la convección. Por esta misma razón, puede serles difícil disipar la energía que absorben en forma de radiación al medio día. Un fenómeno semejante se puede observar en otras plantas con formas compactas (Nobel 2009).

De manera contraria a las rosetas, las hierbas se calientan poco con respecto a las otras formas de crecimiento al medio día pero se enfrían bastante al anochecer. En general estas plantas suelen tener poca superficie, por lo que la cantidad de radiación que reciben es poca, especialmente en las que se encuentran erectas. Estas últimas plantas, además, mantienen tanto sus hojas como sus meristemas lejos del suelo. Al anochecer su poca masa podría hacer que, al estar muy expuestas al viento frío, pierdan calor de forma muy eficiente

Las plantas tapizantes tienen los desacoplamientos más grandes. Esto se debe a que se encuentran muy expuestas a la radiación y al sobrecalentamiento del suelo al medio día, y al congelamiento del mismo al amanecer. Se sabe que bajo condiciones de cielo despejado las plantas de disposición horizontal con respecto al suelo pierden más calor tanto por convección como por radiación térmica que las que se encuentran en posición vertical (Körner 2003, Nobel 2009). A diferencia de las plantas cojín (que son sus equivalentes más cercanos en las zonas alpinas estrictas o en otros páramos), las tapizantes no tienen reservas de agua y por lo tanto no tienen posibilidad de guardar calor. Es evidente que el mecanismo de resistencia de estas plantas es la tolerancia, tal como lo encontró Campuzano (2010).

### *Relaciones entre atributos morfológicos y evasión*

Además de la forma de crecimiento hay otra serie de atributos morfológicos que se relacionan con la eficiencia con la que las plantas evaden las temperaturas extremas. Muchos de estos atributos están contemplados en las definiciones de las diferentes formas de crecimiento. Por ejemplo, la altura de la planta difiere dramáticamente entre arbustos y tapizantes (aunque entre individuos de la misma forma de crecimiento existe variación de tamaños, esta es pequeña). En consecuencia, al introducir la forma de crecimiento en los análisis se incorporaron varios de aquellos atributos morfológicos, y su efecto dejó de ser significativo por ser redundante (falta de colinearidad, Sokal y Rohlf 1995).

Los diferentes atributos morfológicos contribuyeron de manera diferente la forma en que las plantas se desacoplan de su entorno. Los desacoplamientos al amanecer tanto de las hojas como de los meristemas de todas las plantas muestreadas así como sus temperaturas mínimas, fueron menos negativos en las plantas más altas. Esto quiere decir que las plantas que tienen sus meristemas más elevados tienden a reducir la diferencia entre la temperatura del su medio y la de los tejidos, o bien que sus tejidos estén menos fríos. Las razones para esto ya se discutieron más arriba al explicar por qué los arbustos muestran este comportamiento en particular. Mi resultado concuerda con las observaciones de Grace (1988), que refiere que las plantas postradas, que por tanto tienen sus meristemas al nivel del suelo o por debajo de este, tienen un alto riesgo de presentar daños ante las bajas temperaturas dado que pierden demasiado calor por radiación especialmente en condiciones de vegetación abierta. Esto hace que sus temperaturas en general sean más bajas que las de su medio, es decir que estén muy desacopladas.

La pubescencia es uno de los atributos que determina la temperatura de las hojas de las plantas del páramo. Los recubrimientos pubescentes ofrecen resistencia a la transferencia de

calor por convección entre los vientos fríos y los tejidos de las plantas (Meinzer y Goldstein 1985). Los resultados de este estudio concuerdan con lo anterior ya que las plantas que tenían pubescencia, ya sea poca o abundante, se enfriaron mucho menos que las plantas glabrescentes ( figura 4). Tal como sucede con la altura del meristemo, el que una planta tenga pubescencia en sus hojas permite que su diferencia de temperatura sea menos negativa en sus hojas.

Hay referencias en la literatura acerca de que la pubescencia funciona también como atributo que permite evadir altas temperaturas ya que refleja buena parte de la radiación solar de onda larga que causa el sobrecalentamiento (Meinzer y Goldstein 1985). Sin embargo, en este estudio, el efecto de la pubescencia al medio día no fue significativo. Esto puede explicarse estadísticamente ya que la variable pubescencia pudo estar confundida con el brillo. Por definición una superficie reflejante es más brillante y por lo tanto una hoja con pubescencia tiene más brillo.

Las plantas con colores más brillantes, es decir que reflejan más la luz del sol y más específicamente la radiación de onda larga que es la que se traduce al incidir en una superficie en calor, se calientan menos que aquellas plantas que tiene colores más opacos (Nobel 2009). En este estudio pudo observarse que las plantas con colores más brillantes se calentaron mucho menos que las plantas con colores opacos (Figura 7) .

*Distribución altitudinal y su relación con las variables de temperatura*

La distribución altitudinal que tienen las plantas se relacionó con qué tanto se calientan las hojas al medio día o qué tanto se enfrían por las noches. Se puede observar que el desacoplamiento se hizo más grande en las zonas más altas. Esto implica que las plantas que pueden lidiar con valores de desacoplamiento más amplios son las que se distribuyeron a altitudes mayores.

Estos desacoplamientos extremos indican que a mayor altitud la capacidad de evasión se redujo, tal como se encontró en el trabajo de Sklenár et Al. (2010). Estos autores evaluaron la tolerancia y evasión a bajas temperaturas en plantas de distinta estatura. Al igual que en el presente estudio, Sklenár y colaboradores encuentran que la estatura de las plantas se reduce con la altitud. Esto se relaciona con la distribución que tienen las formas de crecimiento, ya que en las partes bajas de la montaña dominan los macollos, los arbustos y algunas rosetas, que son las que estuvieron más cerca de ser evasoras. En las partes altas de la montaña se encuentran las plantas que en mis análisis de evasión resultaron las menos eficientes: las plantas tapizantes, las hierbas y las rosetas. Esta distribución altitudinal de las formas de crecimiento es frecuente en los páramos (Monasterio et al 1969, Sklenár y Ramsay 2001).

A lo largo del gradiente empleado en este estudio existe una muy fuerte correlación entre la temperatura y la altitud (Tovar 2010). No resulta sorprendente que las plantas con temperaturas mínimos más bajas fueran las que se encontraron a altitudes mayores. Entonces, qué tanto frío soporta una planta parece determinar a qué altitud se encuentra. Las bajas temperaturas restringen las funciones metabólicas más vitales de las plantas, por ejemplo la fotosíntesis y la eficiencia enzimática y por lo tanto sólo las plantas que pueden trabajar o bien en este caso “tolerar” las condiciones de bajas temperaturas son las que pueden colonizar las partes más altas del páramo. El hecho de que las plantas con mayores desacoplamientos se encontrasen a mayor altitud, y que sean éstas las que son más tolerantes

al frío (Campuzano 2010), apoya fuertemente la idea de que la tolerancia es el atributo que determina la capacidad para habitar en la alta montaña

## Conclusiones:

No se encontró evidencia de evasión a las temperaturas extremas, al menos si ésta se mide con respecto a la temperatura del aire a 30 cm.

La forma de crecimiento que experimenta las temperaturas más extremas es la forma tapizante, mientras que los arbustos mantienen temperaturas con oscilaciones menores.

Hay varios atributos morfológicos que determinan el grado de desacoplamiento térmico de las plantas. Las formas de crecimiento son el más incluyente, y cada una de ellas presenta eficiencias y estrategias de evasión diferentes. Otros atributos se relacionan únicamente con la evasión de bajas temperaturas (pubescencia y altura del meristemo) o del sobrecalentamiento (brillo).

El desacoplamiento térmico y las temperaturas mínimas de cada una de las especies determinan la altitud a la que se encuentran las plantas. A medida que la altitud aumenta, la evasión como mecanismo de resistencia se hace menos importante y se hace más importante la tolerancia.

## Literatura citada:

Azócar A., Rada F. y Goldstein G. (1988) *Freezing tolerance in Draba chionophila, a "miniature" acaulescent rosette species*. Oecologia 75:156-160

Beaman J. (1962) *The timberlines of Iztaccihuatl and Popocatepetl, Mexico*. Ecology 43:377-385

Cabrera HM (1996). Temperaturas bajas y límites altitudinales en ecosistemas de plantas superiores: respuestas de las especies al frío en montañas tropicales y subtropicales. Revista Chilena de Historia Natural 69: 309-320.

Campuzano Chávez Peón A. (2010). *Tolerancia a bajas temperaturas en especies de plantas parameras con distinta forma*. Tesis profesional de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Cavieres L., Arroyo M., Peñaloza A., y Molina-Montenegro M. (2002) *Nurse effect of Bolax gummifera (Apiaceae) cushion plants in the alpine vegetation of Chilean Patagonian Andes*. Journal of Vegetation Science. 13:457-554

Grace, J. (1988). *The functional significance of short stature in montane vegetation. Plant form and vegetation structure*. SPB Academic Publishers, La Haya, 201-209.

Grime J. (1977) *Evidence for the existence for the existence of the primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory*. American Naturalist. 11:1669-1194.

Halloy S. (1990) *A morphological classification of plants, with special reference to the New Zeland alpine flora*. Journal of vegetation Science 1:291-304

Hedberg, I., & Hedberg, O. (1979). *Tropical-alpine life-forms of vascular plants*. Oikos, 297-307.

Kappelle M. (2005) *Hacia una breve descripción del concepto páramo*. En: Kappelle M. y Horn S. (eds) *Páramos de Coata Rica*. INBio, Costa Rica, 434 p.

Körner C. (2003) *Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Berlín, 344 p.

Larcher, W., Kainmüller, C., y nn Wagner, J. (2010). *Survival types of high mountain plants under extreme temperatures*. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 205(1), 3-18.

Levitt, J. (1978). *Plant Cold Hardiness and Freezing Stress*. Plant cold hardiness and freezing stress: mechanisms and crop implications, 416 p.

Levitt J. (1980) *Responses of plants to enviroment stresses*. Academic Press, London

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

Monasterio M. y Vuilleumier F. (1986) *Introduction: High tropical biota of the world*. En Vuilleumier F. y Monasterio M. (eds) *High tropical biogeography*. Oxford University Press, Nueva York, pp 3-7

Nobel, P. S. (2009). *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Fourth Edition. Academic Press. 582p.

Rada F., Goldstein G., Azócar A. y Meinzer F. (1985) *Freezing avoidance in Andean rjosselte plants*. Plant Cell and Enviroment. 8:501-507

Ramsay P. y Oxley E. (1997) *The growth form composition of plant communities in the ecuatorian páramos*. Plant Ecology 131:173-193

Rundel P. (1994) Tropical Alpine climates. En: Rundel P., Smith A. y Meinzer F. (eds) *Tropical alpine enviroments: plant form and function*. Cambridge University Press, U.K.

Rundel, P. W., Gibson, A. C., y Sharifi, M. R. (2005). *Plant functional groups in alpine fellfield habitats of the White Mountains, California*. Arctic, antarctic, and alpine research, 37(3), 358-365.

Sklenář, P., & Ramsay, P. M. (2 001). *Diversity of zonal páramo plant communities in Ecuador. Diversity and Distributions*, 7(3), 113-124.

Sklenář, P., Kučerová, A., Macek, P., y Mackova, J. (2010). *Does plant height determine the freezing resistance in the páramo plants?* Austral ecology, 35(8), 929-934.

Smith A., Young T., (1987) *Tropical Alpine plant ecology*. Annual Review of Ecology and Sistematics, 18:137-58

Squeo F., Rada F., AzócarA., Goldstein G. (1991) *Freezing tolerance and avoidabce in high tropical Andean plants: Is it equally represented in species whith diferent plant height?* Oecología 86:378-382

Sokal R. R., Rohlf J. F. (1995). *Biometry*, 3rd edn. W H. Freeman and Company, New York. 887 p.

Taschler D., Neuner G. (2004). *Summer frost resistance and freezing patterns measured in situ in leaves of major alpine plant growth forms in relation to their upper distribution boundary*. Plant Cell and Environment 27:737-746

Tovar Romero H. (2010). *Reglas de ensamblaje entre plantas de distinta forma en un ambiente estresante*. Tesis de grado de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México