UNIVERSIDAD DE PAMPLONA

Plasticidad fenotípica de *Elleanthus aurantiacus* (Orchidaceae) en una transición bosque andino- páramo: cuenca del Río Chitagá, Pamplona-Colombia.

Diego Andrés Parada Peñaloza

1.094.277.748

Programa de Biología

Facultad de Ciencias Básicas

Universidad de Pamplona

Pamplona, Norte de Santander, Colombia

2020

BIOLOGIA

Plasticidad fenotípica de *Elleanthus aurantiacus* (Orchidaceae) en una transición bosque andino- páramo: cuenca del Río Chitagá, Pamplona-Colombia.

Estudiante

Diego Andrés Parada Peñaloza

Trabajo de grado presentado como requisito para optar al título de

BIÓLOGO

Directora

Martha Patricia Ochoa Reyes **B.Sc. M.Sc.**

Codirector

Miguel Antonio Murcia Rodríguez **B.sc.M.Sc.Ph.D.**

Programa de Biología

Departamento de Biología

Facultad de Ciencias Básicas

Universidad de Pamplona

Pamplona, Colombia

2020

DEDICATORIA

A la Asterácea más bella

Mi mamá Margarita

"Podemos desafiar las leyes humanas, pero no podemos resistir a las naturales"

Julio Verne.

AGRADECIMIENTOS

A mi mamá Margarita por todo su apoyo, paciencia y comprensión durante todo este recorrido, a mis tías Alba y Stella por su toda su ayuda, a mi familia en general por sus buenos deseos.

A mis apreciados tutores Patricia Ochoa y Miguel Murcia por todo el aprendizaje, orientación e interés por la biología el cual aplicaré en mi vida profesional y en la disciplina científica.

Al profesor y amigo Roberto Sánchez por adentrarme en el estudio vegetal y el interesante mundo de las orquídeas; mi aprecio y gratitud por todo lo enseñado.

A mis compañeros y colegas Julieth Flórez, Daniela Consuegra, Johanna Echavarría, Carlos Martínez, Eliana Rivero, Paola Duque y Tatiana Zambrano por su apoyo y compañía en todo este camino lleno de buenos recuerdos.

A todos los demás que de una u otra forma aportaron en este proceso, Mil Gracias.

Resumen

Se determinó la plasticidad fenotípica de *Elleanthus aurantiacus* en tres poblaciones en una transición de bosque andino (BA), bosque altoandino (BAA) y páramo (Pmo) (2.800, 3.000 y 3.200 msnm.) cuenca alta del Río Chitagá, septiembre del 2020. Se describió la morfo-anatomía foliar y se midieron 11 rasgos a través de cortes histológicos; se midieron 6 rasgos morfológicos y funcionales junto con 4 variables ambientales del aire temperatura del aire (C°), humedad relativa del aire y el suelo (%) e intensidad lumínica (lum/feet^2) y se modeló la humedad relativa en función de la temperatura y la altitud. Se encontraron diferencias ($P<0.05$) en las siguientes escalas: molecular con porcentajes de contenido de humedad altos en el BAA (62.8%) y bajos en BA (57.35%), celular con el incremento según la altitud de células del parénquima en empalizada (BA= 40.6 µm > Pmo= 69.5 µm), tisular a través de la relación entre el parénquima en empalizada vs esponjoso (BA=1:1.6 y BAA=1.2:1) y funcional por la disminución/aumento de área foliar (BAA= 9.441 > Pmo= 6.436 cm²) y densidad de tricomas abaxiales (BAA= 16.2 < Pmo = 20.7). El modelo general mostró una heterogeneidad microambiental entre y dentro de cada bioma a través de sus razones de cambio entre la temperatura y la humedad relativa (p=2,2e-16), siendo la temperatura media diurna más alta (16.2°C) con suelos más secos con en el BA, un ambiente más húmedo (85.7%) y poco iluminado (49.9 lum/ft^2) en el BAA e intensidades de luz más fuertes en el páramo (627 lum/ft^2). *E. aurantiacus* manifiesta una adaptabilidad fenotípica en los rasgos morfológicos y anatómicos foliares como forma de aclimatación frente a las variaciones meteorológicas altamente contrastantes dentro y entre los biomas pertenecientes en la transición de bosque andino-paramo que constituyen un efecto directo sobre el nicho ecológico de la especie.

TABLA DE CONTENIDO

1.INTRODUCCIÓN 13

2.MARCO REFERENCIAL 16

2.1. Andes Colombianos 16

2.1.1. Gradientes andinos 16
2.1.2. Biomas de alta-montaña 17
2.2. Familia Orchidaceae 19

2.2.1. Generalidades 19
2.2.2. Genero *Elleanthus* 21
2.2.2. Aspectos fisiológicos y morfoanatomía 22
2.3. Plasticidad fenotípica 26

3.OBJETIVOS 28

3.1 OBJETIVO GENERAL 28

3.2 OBJETIVO ESPECÍFICO 28

4.MATERIALES Y MÉTODOS 29

4.1 Área de estudio 29

4.2 Selección de individuos y toma de muestras: 30

4.3 Histotecnia vegetal 31

4.3.1 Deshidratado 32
4.3.2 Corte de muestras 32
4.3.3 Tinción de tejidos 32
4.4 Medición 33

4.5 Variables ambientales 34
4.6 Análisis estadísticos 35

5.RESULTADOS 37

5.1 Morfoanatomía foliar de *Elleanthus aurantiacus* 37

5.1.1 *Elleanthus aurantiacus* a 2.800 m.s.n.m. 38

5.1.1.1 Morfología foliar 38
5.1.1.2 Anatomía foliar 38

5.1.2 *Elleanthus aurantiacus* a 3.000 m.s.n.m. 41

5.1.2.1 Morfología foliar 41
5.1.2.2 Anatomía foliar 41
5.1.3. *Elleanthus aurantiacus* a 3.200 m.s.n.m. 43

5.1.3.1. Morfología foliar 43
5.1.3.2 Anatomía foliar 43
5.2. Determinación de la variación en los rasgos morfo-anatómicos. 47

5.2.1. Relaciones entre rasgos funcionales 50
5.4. Microclima 53

5.4.1. Temperatura 53
5.4.2. Humedad Relativa 54
5.4.3 Intensidad de luz 56
5.4.4. Humedad del suelo 57
5.4.5 Variabilidad del microclima 58

6.DISCUSIÓN 61

6.1. Respuestas adaptativas de *Elleanthus aurantiacus* a los 2.800 m.s.n.m. 61

6.2. Respuestas adaptativas de *Elleanthus aurantiacus* a los 3.000 m.s.n.m. 62

6.3. Respuestas adaptativas de *Elleanthus aurantiacus* a los 3.200 m.s.n.m. 63

6.4. Consideraciones sobre *Elleanthus aurantiacus* y su plasticidad fenotípica 66

9. CONCLUSIONES 69

7.BIBLIOGRAFIA 70

8.ANEXOS 78

LISTA DE TABLAS

TABLA 1. PARÁMETROS DESCRIPTIVOS DEL ESPESOR (µM) DE LOS CARACTERES ANATÓMICOS FOLIARES DE *ELLEANTHUS AURANTIACUS*. 46

TABLA 2. PARÁMETROS DESCRIPTIVOS DE LOS RASGOS FUNCIONALES DE *ELLEANTHUS AURANTIACUS*..... 47

TABLA 3. COMPARACIÓN DE LAS RAZONES DE CAMBIO DE LOS MODELOS DE REGRESIÓN LINEAL SIMPLE DE LA RELACIÓN HR (%) EN FUNCIÓN DE LA TEMPERATURA DEL AIRE (°C) ENTRE LOS PUNTOS DE MUESTREO DE LOS OROBIOMAS DE LA CUENCA ALTA DEL RÍO CHITAGÁ, SEPTIEMBRE 17 AL 26 DE 2020. 60

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN TROPICAL A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN LA REGIÓN CONTINENTAL. FUENTE: MONTAGNINI 2005 18

FIGURA 2. ALGUNOS TIPOS DE HOJAS DENTRO DE ORCHIDACEAE (A)RETICULADA. (B) RETICULADA Y ASTADA. (C) PLICADA CON UNA BASE DE REVESTIMIENTO. (D) PLICADA CON UN PECÍOLO DISTINTO. (E) PLEGADO Y CORDADO. (F) HERBÁCEA BLANDA Y PROFUNDAMENTE LOBULADAS. (G) RETORCIDO. (H)..... 21

FIGURA 3. ELLEANTHUS AURANTIACUS (A) INFLORESCENCIA Y (B) FORMA DE CRECIMIENTO. FUENTE: PARADA 2020..... 22

FIGURA 4. MESÓFILOS EN LA TRIBU SOBRALIEAE. (A) SOBRALIA RECTA CON UN MESÓFILO HOMOGÉNEO, (B) SOBRALIA PORTILLAE CON MESÓFILO DE TIPO HETEROGÉNEO Y (C) SERTIFERA COLOMBIANA CON MESÓFILO DE TIPO HETEROGÉNEO. ESCALA= 100 µM. FUENTE: STERN 2014. 24

FIGURA 5 ESTRUCTURAS EPIDÉRMICAS FOLIARES DE ESPECIES DE PAPHIOPEDILUM (A) P. MALIPOENSE; (B) P. MICRANTHUM; (C) P. ARMENIACUM Y (D) P. EMERSONII..... 25

FIGURA 6. UBICACIÓN ÁREA DE ESTUDIO, TRANSICIÓN BOSQUE ANDINO- PÁRAMO. COMPLEJO DE PÁRAMOS DE ALMORZADERO (NORTE DE SANTANDER). FUENTE: ELABORACIÓN PROPIA. 29

FIGURA 7. SITIOS DE MUESTREO (A) BOSQUE ANDINO 2.800 M.S.N.M. (B) BOSQUE ALTOANDINO 3.000 M.S.N.M. (C) PÁRAMO 3.200 M.S.N.M. Y (D) RECOLECCIÓN DE MUESTRAS. FUENTE: PARADA 2020 30

FIGURA 8. A) MICROTOMO H315 (MICROM) Y (B) CÁMARA AXICAM ERC5S ADAPTADA AL MICROSCOPIO SCOPUS 1.0 AXIO LAB. UTILIZADOS EN LA ELABORACIÓN Y VISUALIZACIÓN DE CORTES ANATÓMICOS. FUENTE: PARADA 2020. 33

FIGURA 9. INSTALACIÓN DE MULTIPARÁMETROS SIENDO (A) 3000 Y (B) 3200, Y (C) SECADO DE MUESTRAS DE SUELO EN EL LABORATORIO. FUENTE: PARADA SEPTIEMBRE 2020..... 35

FIGURA 10. VARIACIÓN DE LA MORFOLOGÍA EXTERNA DE E. AURANTIACUS **1.** ALTURA ESTÁNDAR DE LA PLANTA. ESCALA=160 CM **2**. DISPOSICIÓN DE LAS HOJAS Y FORMA GENERAL DE RAMIFICACIÓN EN CADA PUNTO. **3.** VISTA TRASVERSAL EN ESTEREOSCOPIO DEL CARÁCTER PLICADO EN LA HOJA Y **4.** VISTA FRONTAL Y TAMAÑO ESTÁNDAR DE LA HOJA A LOS 2.800 M.S.N.M. BOSQUE ANDINO (**A**), 3.000 M.S.N.M. BOSQUE ALTOANDINO (**B**) Y 3.200 M.S.N.M. PÁRAMO (**C**)..... 37

FIGURA 11. VISTA TRANSVERSAL 10X DE UNA HOJA DE E. AURANTIACUS A LOS 2.800 M.S.N.M. SE OBSERVA LA EPIDERMIS ADAXIAL (E-ABA) Y ADAXIAL (E-ABA), LA CUTÍCULA ADAXIAL (C-ADA) Y ABAXIAL (C-ABA). MESÓFILO COMPUESTO POR PARÉNQUIMA EN EMPALIZADA (PEM) Y PARÉNQUIMA ESPONJOSO (PES), VASOS CENTRALES CON MÁS CAPAS DE CÉLULAS DE ESCLERÉNQUIMA (CE) CONCENTRADOS HACIA LOS POLOS DE LA XILEMA (XI) Y EL FLOEMA (FL) RODEADAS POR UNA VAINA VASCULAR(V). ESTOMAS (EST) HIPOSTOMÁTICO SOBRE EL MARGEN DE LA EPIDERMIS. ESCALA =50 UM..... 38

FIGURA 12. VISTA LONGITUDINAL (A) Y TRASVERSAL (B) A 40X DE HACES VASCULARES, SE OBSERVAN LAS FIBRAS DE ESCLERÉNQUIMA (FE), XILEMA (XI) COMPUESTO DE ELEMENTOS DE LOS VASOS (EV) Y PERFORACIONES (P). FLOEMA (FL) SEPARADO POR SUS PLACAS CRIBOSAS. ESCALA = 10 UM..... 39

FIGURA 13. ELEMENTOS DE LA EPIDERMIS EN E. AURANTIACUS **A**. ESTOMAS EN CORTE LONGITUDINAL (40X), SE OBSERVA OSTIOLO (OS) Y CÉLULAS OCLUSIVAS (CO) **B.** ESTOMAS CON PROYECCIONES CUTICULARES (PC) EN CORTE TRANSVERSAL (10X) Y ESPACIO SUBESTOMÁTICO (ES). **C.** CÉLULA BASAL DE TRICOMA (CBT) VISTA LONGITUDINAL (40X) **D**.

TRICOMAS GLANDULARES PLURICELULARES (TGP) VISTA TRANSVERSAL (10X) **E.** VENAS TRASVERSALES (VT) VASOS PRIMARIOS (VP), VASOS SECUNDARIOS (VS) Y IDIOBLASTOS DE TIPO RAFIDIO (R) EN CORTE LONGITUDINAL (10X) Y **F**. TRICOMA GLANDULAR PLURICELULAR TRIFURCADO Y ESTOMAS ALREDEDOR VISTA (40X). 40

FIGURA 14. VISTA TRANSVERSAL 10X DE UNA HOJA DE E. AURANTIACUS A LOS 3.000 M.S.N.M. SE OBSERVA LA EPIDERMIS ADAXIAL (E-ABA) Y ADAXIAL (E-ABA), LA CUTÍCULA ADAXIAL (C-ADA) Y ABAXIAL (C-ABA). MESÓFILO COMPUESTO POR PARÉNQUIMA EN EMPALIZADA (PEM) Y PARÉNQUIMA ESPONJOSO (PES), VASOS PRIMARIOS (VP) CON MÁS CAPAS DE CÉLULAS DE ESCLERÉNQUIMA (CE) CONCENTRADOS HACIA LOS POLOS DE LA XILEMA (XI) Y EL FLOEMA (FL) RODEADAS POR UNA VAINA VASCULAR(V)AL IGUAL QUE LOS VASOS SECUNDARIOS (VS). IDIOBLASTOS DE RAFIDIO (R). ESCALA =50 UM. 42

FIGURA 15. VISTA LONGITUDINAL (A) XILEMA (XI) CON PERFORACIONES Y ELEMENTOS DE XILEMA SEPARADOS POR UNA PLACA PERFORADA (PP), CÉLULAS DEL FLOEMA SEPARADOS POR PLACAS CRIBOSAS. (B) VISTA TRASVERSAL A 40X DE HAZ VASCULAR, EN LA EPIDERMIS SE OBSERVAN PAPILAS (PA). 43

FIGURA 17. VISTA LONGITUDINAL (A) XILEMA (XI) TRAQUEIDAS PERFORADAS (TP) Y ELEMENTOS DE XILEMA ESCALARIFORMES (ETE), CÉLULAS DEL FLOEMA SEPARADOS POR PLACAS CRIBOSAS (PC). (B) VISTA TRASVERSAL A 40X DE HAZ VASCULAR. ESCALA=10UM 45

FIGURA 16. VISTA TRANSVERSAL 10X DE UNA HOJA DE E. AURANTIACUS A LOS 3.000 M.S.N.M. SE OBSERVA LA EPIDERMIS ADAXIAL (E-ABA) Y ADAXIAL (E-ABA), LA CUTÍCULA ADAXIAL (C-ADA) Y ABAXIAL (C-ABA). MESÓFILO COMPUESTO POR PARÉNQUIMA EN EMPALIZADA (PEM) Y PARÉNQUIMA ESPONJOSO (PES), VASOS PRIMARIOS (VP) CON MÁS CAPAS DE CÉLULAS DE ESCLERÉNQUIMA (CE) CONCENTRADOS HACIA LOS POLOS DE LA XILEMA (XI) Y EL FLOEMA

(FL) RODEADAS POR UNA VAINA VASCULAR(V)AL IGUAL QUE LOS VASOS SECUNDARIOS (VS). IDIOBLASTOS DE RAFIDIO (R). ESCALA =50 UM. 45

FIGURA 18. ANÁLISIS DEL ÁREA FOLIAR ESPECIFICA (AFE), PORCENTAJE DE CONTENIDO DE HUMEDAD (CH), ÁREA FOLIAR (AF) Y DE LA DENSIDAD DE TRICOMAS GLANDULARES DE LA SUPERFICIE ABAXIAL (DTA) DE E. AURANTIACUS EN EL GRADIENTE ALTITUDINAL. LAS MEDIAS CON LETRAS DISTINTAS EXHIBEN DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS: MANOVA (P<0,05; N=45). 49

FIGURA 19. TENDENCIA DEL INCREMENTO DEL ESPESOR DEL PARÉNQUIMA EN EMPALIZADA (PEM) EN EL GRADIENTE ALTITUDINAL, MANOVA (P < 0.05; N=15). 50

FIGURA 20. TENDENCIA GENERAL DEL PESO SECO DE LA LÁMINA FOLIAR (PS) Y DE SU CONTENIDO DE HUMEDAD (CH) EN FUNCIÓN DEL ÁREA FOLIAR (AF) DE E. AURANTIACUS PARA TODO EL GRADIENTE ALTITUDINAL. 51

FIGURA 21. COMPARACIÓN DEL PORCENTAJE DE ESPESOR ENTRE EL PARÉNQUIMA EN EMPALIZADA (PEMP) Y EL PARÉNQUIMA ESPONJOSO (PESP) A TRAVÉS DEL GRADIENTE ALTITUDINAL..... 52

FIGURA 22. ANATOMÍA DE E. AURANTIACUS EN CADA UNO DE LOS PUNTOS (A) 2.800, (B) 3.000 Y (C) 3.200 M.S.N.M., SE OBSERVA EL DESARROLLO DIFERENCIAL DE LOS ESTRATOS DE PARÉNQUIMA EN EMPALIZADA. ESCALA = 50 UM..... 52

FIGURA 23. ORDENAMIENTO DE LA TEMPERATURA MEDIA DEL AIRE, EN EL PERIODO DIURNO, EN FUNCIÓN DEL GRADIENTE ALTITUDINAL EN LA CUENCA DEL RÍO CHITAGÁ, NORTE DE SANTANDER (SEPTIEMBRE DE 2020). 53

FIGURA 24. COMPORTAMIENTO CIRCADIANO (N=10) DE LA TEMPERATURA MEDIA DEL AIRE (SEPTIEMBRE 17 AL 26 DE 2020) EN FUNCIÓN DE LAS FRANJAS DE BOSQUE ANDINO, ALTOANDINO Y PÁRAMO, CUENCA DEL RÍO CHITAGÁ, NORTE DE SANTANDER. 54

FIGURA 25. ORDENAMIENTO DEL PORCENTAJE DE HUMEDAD RELATIVA (HR) DEL AIRE, EN EL PERIODO DIURNO, EN FUNCIÓN DEL GRADIENTE ALTITUDINAL EN LA CUENCA DEL RÍO CHITAGÁ, NORTE DE SANTANDER (SEPTIEMBRE DE 2020). 55

FIGURA 26. COMPORTAMIENTO CIRCADIANO (N=10) DE LA HUMEDAD RELATIVA DEL AIRE (SEPTIEMBRE 17 AL 26 DE 2020) EN FUNCIÓN DE LAS FRANJAS DE BOSQUE ANDINO, ALTOANDINO Y PÁRAMO, CUENCA DEL RÍO CHITAGÁ, NORTE DE SANTANDER. 55

FIGURA 27. ORDENAMIENTO DE LA INTENSIDAD DE LA LUZ (LUM/FT^2) DEL AIRE, EN EL PERIODO DIURNO, EN FUNCIÓN DEL GRADIENTE ALTITUDINAL EN LA CUENCA DEL RÍO CHITAGÁ, NORTE DE SANTANDER (SEPTIEMBRE DE 2020). 56

FIGURA 28. COMPORTAMIENTO CIRCADIANO (N=10) DE LA INTENSIDAD DE LUZ MEDIA DEL AIRE (SEPTIEMBRE 17 AL 26 DE 2020) EN FUNCIÓN DE LAS FRANJAS DE BOSQUE ANDINO, ALTOANDINO Y PÁRAMO, CUENCA DEL RÍO CHITAGÁ, NORTE DE SANTANDER. 57

FIGURA 29. MEDIA DEL PORCENTAJE DE HUMEDAD DEL SUELO EN FUNCIÓN DEL GRADIENTE ALTITUDINAL EN LA CUENCA DEL RÍO CHITAGÁ, NORTE DE SANTANDER (SEPTIEMBRE DE 2020). 57

FIGURA 30. TENDENCIA DE LA RELACIÓN ENTRE EL PORCENTAJE DE HUMEDAD RELATIVA (HR) Y LA TEMPERATURA EN CADA SITIO DONDE SE COLOCÓ EL MULTIPARÁMETRO. BOSQUE ANDINO: (A) 2.762 Y (**B**) 2.783 M.S.N.M. BOSQUE ALTOANDINO: (**C**) 3.023 Y (**D**) 3.042 M.S.N.M. PÁRAMO: (**E**) 3.168 Y (**F**) 3.180 M.S.N.M. $P< 0.05$. (SEPTIEMBRE 2020)..... 59

1. INTRODUCCIÓN

La diversidad de la familia Orchidaceae en Colombia está concentrada en los orobiomas, principalmente en biomas de alta montaña. La existencia de un gradiente ambiental en estos orobiomas ha llevado a una gama muy amplia de adaptaciones en las orquídeas (epifitas y terrestres) y otros grupos vegetales, que repercuten en su

funcionalidad ecosistémica como se ha notado en trabajos de Ventre *et al* en 2017, Zhang *et al* 2015 y Arévalo *et al* en 2011. Aquí es importante destacar que muchas de sus especies son endémicas y están estrechamente relacionadas con bosques nublados, donde las temperaturas son bajas y la humedad es alta, la cual puede llegar a ser constante en las fases de mayor desarrollo sucesional (Farfán *et al*., 2003).

Elleanthus es un género de orquídea poco estudiado, compuesto por 69 especies reportadas para Colombia y relacionado en gran medida con el género *Sobrallia* (K. M. Neubig, 2012). *Elleanthus aurantiacus* (Lindl.) Rchb.f es una orquídea terrestre que habita un gradiente ecológico amplio, iniciando en el bosque andino hasta las franjas de páramo; se caracterizan por estar extensamente asociados a estos bosques húmedos de alta montaña, distribuidos por toda América tropical y concentrados en la Cordillera de Los Andes igual que otras especies de la familia Orchidaceae, ha establecido interacciones complejas con otros organismos que le han permitido colonizar diferentes biotopos (López, 2011).

En el Municipio de Pamplona *Elleanthus aurantiacus* se encuentra ubicado a los alrededores y sobre el páramo Tierra Negra al sur-oriente del municipio, esta masa montañosa esta geográficamente aislada y con un alto grado de conservación, el cual hace parte del complejo de páramos del almorzadero compuesto de un bioma transicional con comunidades vegetales distintas (bosque andino, alto-andino y páramo), que están repartidas en un rango altitudinal de 1.000 metros (UdP y IAvH, 2014).

Los rangos altitudinales que se encuentran en la alta montaña andina provocan variaciones en factores ambientales que afectan a las especies que lo componen; la variabilidad en las condiciones ambientales como radiación, humedad y temperatura

repercuten en la distribución y el nicho de muchas de las especies que se encuentran en estos orobiomas (Sarmiento & León, 2015). Además, también influyen en los mecanismos eco-fisiológicos, como la fotosíntesis y la transpiración foliar que son considerados procesos cruciales para la estructura y balance en las plantas, ya que la escasez de agua y la radiación solar son limitantes abióticas (Arévalo *et al*., 2011; Valencia & Tobón, 2017).

La distribución de algunos individuos dentro de una población dada, podrían diferir notablemente en rasgos como área foliar o composición morfo-anatómica (relación parénquima empalizada-parénquima esponjoso) puesto que la presencia diferencial de los individuos en un gradiente altitudinal está relacionada con la magnitud de su plasticidad (Parra & Rodríguez, 2007). La plasticidad fenotípica es la capacidad de un genotipo para alterar su fenotipo en respuesta al entorno, hacerlo requiere la capacidad de percibir señales ambientales (Donohue, 2003). Lo anterior se relaciona con la sensibilidad de las orquídeas a pequeñas variaciones a nivel microclimático, la cual es un aspecto importante en este grupo vegetal (Betancur *et al*., 2015), varios son los estudios de plasticidad fenotípica en estos tipos de biomas, sin embargo, son pocos los relacionados con las orquídeas (Stencel *et al*., 2016).

Dada la importancia de la familia Orquidácea en Colombia y como se distribuye, se hace necesario aportar mayor conocimiento a nivel de la morfoanatomía y ecofisiología que permita determinar si *Elleanthus aurantiacus* presenta una plasticidad fenotípica en un gradiente transicional de bosque andino, bosque altoandino y páramo a 2.800, 3.000 y 3.200 m.s.n.m. de la cuenca alta del Río Chitagá perteneciente al Municipio de Pamplona-Norte de Santander, afirmando cómo los rasgos morfológicos y anatómicos son una

manifestación de la condiciones ambientales características de los entornos montañosos neotropicales.

2. MARCO REFERENCIAL

2.1. Andes Colombianos

2.1.1. Gradientes andinos

Un gradiente en ecología se define como las variaciones meteorológicas y geográficas a lo largo del espacio-tiempo (Molles, 2016). Los Andes, por su historia geológica y junto con su ubicación dentro de la zona intertropical, confluyen en la heterogeneidad del paisaje que promueven la formación diferencial de muchos gradientes ambientales (Froehlich *et al*., 2008).

Un factor importante en Los Andes es su elevación, varias condiciones abióticas como la humedad relativa, la temperatura o la precipitación están afectadas por el gradiente altitudinal (Froehlich *et al*., 2008). Aquellas relaciones pueden tener tendencias lineales como el caso de la temperatura que disminuye 0,6 Kelvin cada 100 metros de altitud, o ser más complejas en casos como la precipitación, viento o suelo que son específicas para cada localidad (Smith & Smith, 2007).

Colombia tiene un escenario particular con la existencia de tres cordilleras con gradientes que van desde el nivel del mar hasta los 5.500 metros de altitud en la zona nival (Sarmiento & León, 2015). La orogénesis de aquellas cordilleras es diferente por su eje de orientación en forma paralela, además de estar separadas por dos valles producto de las redes fluviales del Río Cauca y el Río Magdalena (Rangel-Ch & Aguilar-P, 1995). En este sentido, la biogeografía y las variables mencionadas anteriormente, han sido determinantes para el establecimiento y composición de especies dentro de las comunidades vegetales(Cuesta *et al*., 2012; Hook & Burke, 2000; Murcia & Ochoa, 2008)

2.1.2. Biomas de alta-montaña

Existen diferentes enfoques para la definición de Bioma, aquellos pueden ser orientados en diferentes escalas o sentidos. Podemos clasificar los biomas a un nivel taxonómico, identificando los diversos grupos de organismos dentro de un área o mediante el análisis de asociaciones entre estos mismos individuos (Rangel-ch, 2015). Sin embargo, estas afirmaciones de biomas carecen de límites definidos, debido a la existencia de los sistemas ecológicos asociados a estas áreas. De esta manera Los Andes conforman un

gradiente de biomas con asociaciones definidas entre especies y con particularidades según el entorno (Cox *et al*., 2016).

En la alta-montaña colombiana existen tres biomas fundamentales por los servicios ecosistémicos que ofrece, su diversidad y el nivel de endemismo. Organizados sobre un gradiente altitudinal aquellos biomas son: bosque andino, el bosque altoandino y el páramo (Montagnini & Jordan, 2005). En Colombia los bosques altoandinos están repartidos en tres cordilleras con diferentes aspectos edafo-climáticos, es por eso que varios autores (Cuatrecasas en 1958 y Holdridge en 1967) han intentado definir estas áreas.

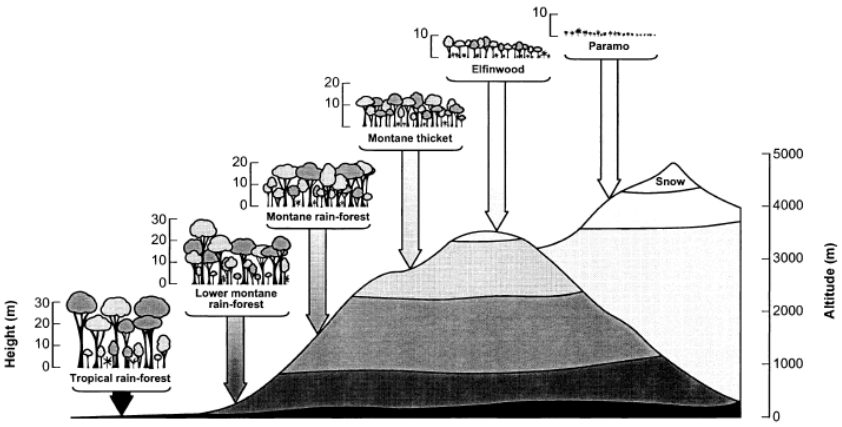

Figura 1. *Estructura de la vegetación tropical a lo largo de un gradiente altitudinal en la región continental. fuente: Montagnini 2005*

La selva andina está extendida en un rango entre 2.000 a los 3.500 de altitud; su temperatura media es de 11.5 °C y con patrones de precipitación de tipo bimodal-tetraestacional con un promedio de 127.7 mm (Rangel-Ch & Aguilar-P, 1995). Sin embargo, la humedad es constante gracias a la nubosidad y niebla. En cuanto a la vegetación, tamaño y altura de las especies, éstas disminuyen hasta acabar en arbustales en la transición al páramo (Figura 1.) (Montagnini & Jordan, 2005). El páramo por otro lado, está repartido alrededor de algo más de 3.000 hasta casi 5.000 m.s.n.m. Aquí la vegetación está sometida a estrés por cambios ambientales recurrentes, características como la alta

humedad, la temperatura entre los 12’7°C y los -6°C, sus patrones de precipitación de tipo unimodal-biestacional con un promedio de 162.2 mm, funcionan como canalizadores para las especies con formas de vida de pequeño tamaño y adaptaciones como resistencia al frio (Lüttge, 2014).

2.2. Familia Orchidaceae

2.2.1. Generalidades

La familia Orchidaceae es uno de los grupos de angiospermas con mayor diversidad en el planeta, contando aproximadamente entre 28.000 especies, esto sin incluir los híbridos artificiales que duplican las especies nativas existentes (Betancur *et al*., 2015). En Colombia se reportan alrededor de 4.200 especies, dentro de 232 géneros lo que representa más del 15% de las especies de orquídeas del planeta; 1.544 son endémicas y están en mayor medida en la región andina (López, 2011). En Norte de Santander se han descrito 90 géneros y 384 especies (Betancur *et al*., 2015)

Las orquídeas tienen una gran distribución y éxito, lo cual parece relacionarse fundamentalmente a caracteres morfológicos, anatómicos, y fisiológicos e igualmente a su estrecha asociación con hongos; sin embargo, su abundancia en los ecosistemas es baja en contraste con otros grupos (Reina *et al*., 2017; Salazar, 2012). La interacción de los caracteres y mecanismos, junto con las características reproductivas que presentan tales como: las semillas diminutas adaptadas a la dispersión por viento, la relación simbiótica con micorrizas para la germinación y la estructura floral modificada para polinizadores específicos (resupinación, labelo, columna y polinaria); han otorgado a las orquídeas grandes oportunidades evolutivas que han facilitado su expansión y la colonización del

dosel en los bosques tropicales (Benzing & Atwood, 1984; Benzing & D.W., 1981; Krömer *et al*., 2007).

Las orquídeas han desarrollado estrategias especializadas para afrontar las limitaciones hídricas, de nutrientes, y la intensa radiación que le imponen su hábito xerofítico (Oliveira & Sajo, 1999; Zotz, 2004); éstas consisten en el desarrollo de órganos de almacenamiento de agua y carbohidratos, conocidos como seudobulbos, que suelen estar asociados a órganos florales muy desarrollados, como es el caso de los géneros *Maxillaria*, y *Epidendrum* (Oliveira & Sajo, 1999). En ausencia de seudobulbos, las funciones de almacenamiento de agua y nutrientes pueden ser desempeñadas por las hojas, en cuyo caso, el desarrollo de los órganos vegetativos restantes es mucho más limitado (Figura 2), como ocurre en orquídeas del género *Lepanthes* o *Elleanthus* (Oliveira & Sajo, 1999).

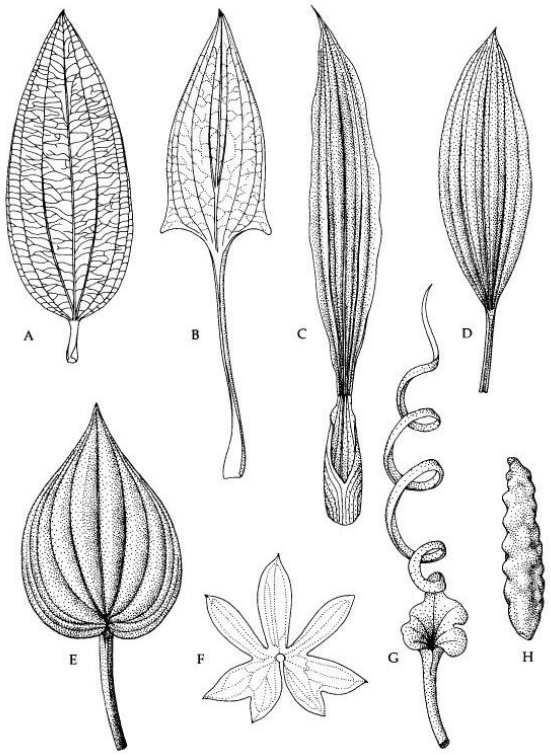

Figura 2. *Algunos tipos de hojas dentro de Orchidaceae (A)reticulada. (B) reticulada y astada. (C) plicada con una base de revestimiento. (D) plicada con un pecíolo distinto. (E) plegado y cordado. (F) herbácea blanda y profundamente lobuladas. (G) retorcido. (H) Benzing 1984*

2.2.2. Genero *Elleanthus*

Elleanthus C. Presl es un género de orquídeas pertenecientes a las subtribu Sobraliineae de la subfamilia Epidendroideae (Freudenstein & Chase, 2015). Este género tiene 69 especies reportadas para Colombia (Betancur *et al*., 2015). Las especies de este género comúnmente son terrestres, pero pueden ser epifitas y se adaptan por igual a ambos hábitos (K. M. Neubig, 2012). El principal centro de diversificación es la región andina, varios estudios demuestran como *Elleanthus* es un género que guarda una estrecha relación con colibríes debido a la polinización orientados a través de sus colores intensos entre naranjas y morados (Kurt M. Neubig *et al*., 2015).

Elleanthus aurantiacus (Lindl.) Rchb.f es una orquídea ampliamente distribuida en las tres cordilleras, entre 1.600 hasta 3.500 m.s.n.m. frecuente en hábitats con bastante iluminación y poca humedad. Posee un hábito terrestre con crecimiento monopodial tipo

caña hasta los dos metros, en páramos puede llegar hasta los 50 cm de altura, es común en los bordes de caminos o bosques en regeneración. Sus hojas son envainadas con flores terminales de color naranja intenso (Figura 3.) y se reproduce en ocasiones de forma vegetativa que posteriormente se independizan (Bernal *et al*., 2020; Chaparro, 2018).

Figura 3. *Elleanthus aurantiacus (A) inflorescencia y (B) forma de crecimiento. Fuente: Parada 2020.*

2.2.2. Aspectos fisiológicos y morfoanatomía

Las modificaciones estructurales y adaptaciones fisiológicas están relacionadas con la expresión y surgimiento de las especies en ambientes xeromórficos dentro de Orchidaceae. Estas incluyen: la anatomía particular de sus raíces (presencia de exodermis y velamen); los pseudobulbos o engrosamientos en el tallo; la disposición, morfología y anatomía de las hojas, los patrones de crecimiento y rutas fotosintéticas (Benzing *et al*., 1983; Benzing & D.W., 1981). Si bien es cierto, que la mayoría poseen ruta fotosintética CAM, se ha visto que en especies terrestres (carácter ancestral) poseen principalmente la ruta fotosintética C3; sin embargo, existen casos donde son facultativas y cambian la ruta CAM por otras como C3. Así mismo algunas especies pueden realizar dos tipos de rutas al mismo tiempo posiblemente en diferentes tejidos (Diaz & Cabido, 2001; Medina, 1987; S. Zhang *et al*., 2018). Algunos estudios en las tasas máximas de absorción neta de CO_2 bajo luz de saturación sugieren claramente que las orquídeas como grupo no están orientadas hacia una alta productividad (Zotz, 2016).

La transpiración (TR) se define como la pérdida de agua en la planta en forma de vapor la cual está muy ligada a su anatomía (Taiz & Zeiger, 2002). Dentro de la familia Orchidaceae la economía del agua resulta costosa, por lo cual han desarrollado mecanismos

para la captación y retención del agua. En este sentido, aparte de hojas y tallos suculentos; el desarrollo de tejidos esponjosos permite el almacenamiento de agua. Las membranas foliares adoptan una característica serosa que les permite reducir la pérdida de humedad a través de la TR (Perry, 1985), aquellas capas serosas conforman el grosor de la cutícula (Taiz & Zeiger, 2002). Se ha encontrado que en algunas especies la cutícula adaxial es más gruesa que la cutícula abaxial (Arévalo *et al*., 2011). Además, sus células parenquimatosas son grandes y junto con las células epidérmicas de la hoja contribuyen con este almacenamiento de agua.

Algunos de los primeros estudios en morfoanatomía en orquídeas empezaron con Dycus y Knudson en 1957 donde estudiaron el papel del velamen de las raíces aéreas de orquídeas. Las raíces de las orquídeas se sumergieron en solución con fósforo radiactivo. Los resultados mostraron que no había marcas de fósforo en las hojas, apoyando la idea de que el velamen y la exodermis de las raíces parecen ser impermeables. Además, demostraron que el velamen no era una barrera para el dióxido de carbono y el oxígeno, sin embargo, se encontró que las raíces no eran capaces de condensar aquellos vapores, pero cuando entraban en contacto con un sustrato su función cambiaba a una de absorción.

Benzing y colaboradores en 1982 describieron la raíz de la orquídea terrestre *Sobralia macrantha* y sugirieron que el velamen poseía una multicapa y que existe una exodermis cortical con células citoplasmáticas intercaladas con células vacuoladas. Además, observaron que la raíz de *Sobralia macrantha* está diseñada para retardar la transpiración y que pueden funcionar como válvula, promoviendo los movimientos de agua en la corteza. Algunas características anatómicas de la hoja que pueden estar presentes en

la tribu Sobralieae son: una epidermis con células de tipo periclinal, isodiamétricas o rectangulares, tricomas de tres o cuatro células de largo. Su mesófilo puede variar entre especies o géneros siendo heterogéneos u homogéneos (figura 4.) (Stern *et al*., 2014).

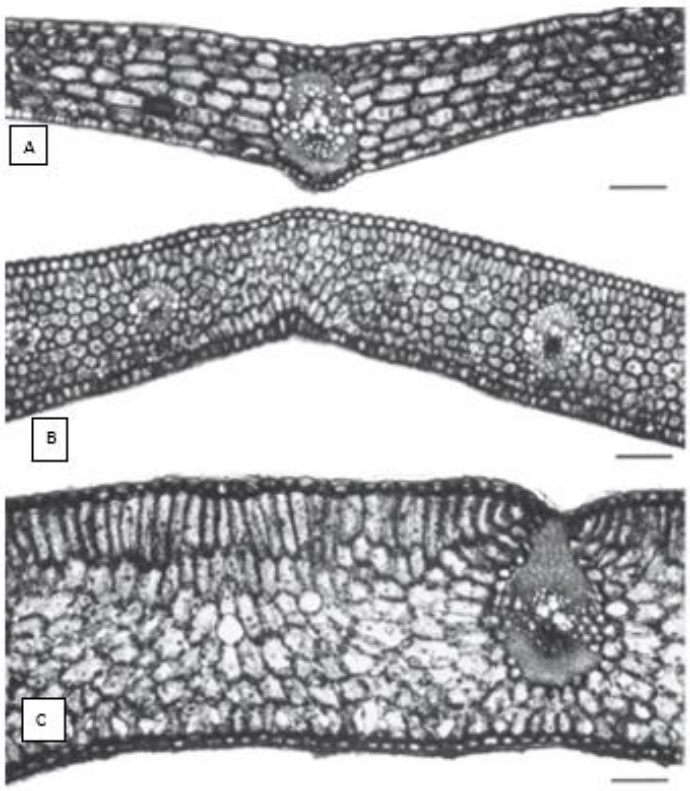

Figura 4. *Mesófilos en la tribu Sobralieae. (A) Sobralia recta con un mesófilo homogéneo, (B) Sobralia portillae con mesófilo de tipo heterogéneo y (C) Sertifera colombiana con mesófilo de tipo heterogéneo. Escala= 100 µm. Fuente: Stern 2014.*

Dentro de la epidermis foliar se encuentran las estomas, células protectoras que regulan el intercambio de gases como dióxido de carbono y vapor de agua; mediante el aumento de turgencia de dos células que al doblarse forman una abertura (poro estomático) (figura 5.), actuando de manera dinámica entre la atmósfera y los espacios intracelulares de la hoja (Crang *et al*., 2018). En algunas orquídeas, la cantidad de agua almacenada en esas células epidérmicas puede representar hasta el 80% del volumen total de la hoja (S. Zhang *et al*., 2018).

Las formas xerofíticas logran un intercambio de gases con éxito, aquellas relaciones de transpiración (TR) están en el entorno de 100:1. Orquídeas nativas de habitas húmedos o tierras áridas cuya fase activa coincide con la temporada de lluvias gastan 1.000 g de agua por cada gramo de materia seca que crean (Zotz & Hietz, 2001). Estos taxones sensibles a la sequía demuestran que el uso del agua de forma no sistemática no siempre es el mejor mecanismo y puede ser muy desventajoso cuando la humedad es abundante. Muchas orquídeas terrestres amortiguan la transpiración para extender la conductancia estomática y la fotosíntesis durante más de 20 días cuando responden a un déficit de humedad del suelo, de este modo la productividad disminuye a medida que disminuye la conductancia de la hoja es decir cuánto menor es la TR, menor es su velocidad (S.-B. Zhang *et al*., 2015; Zotz, 2016). Un ejemplo de regulación es *Dimerandra emarginata* que puede mantener un contenido normal de agua en la hoja durante 23 días en ausencia de lluvia (Zotz & Hietz, 2001).

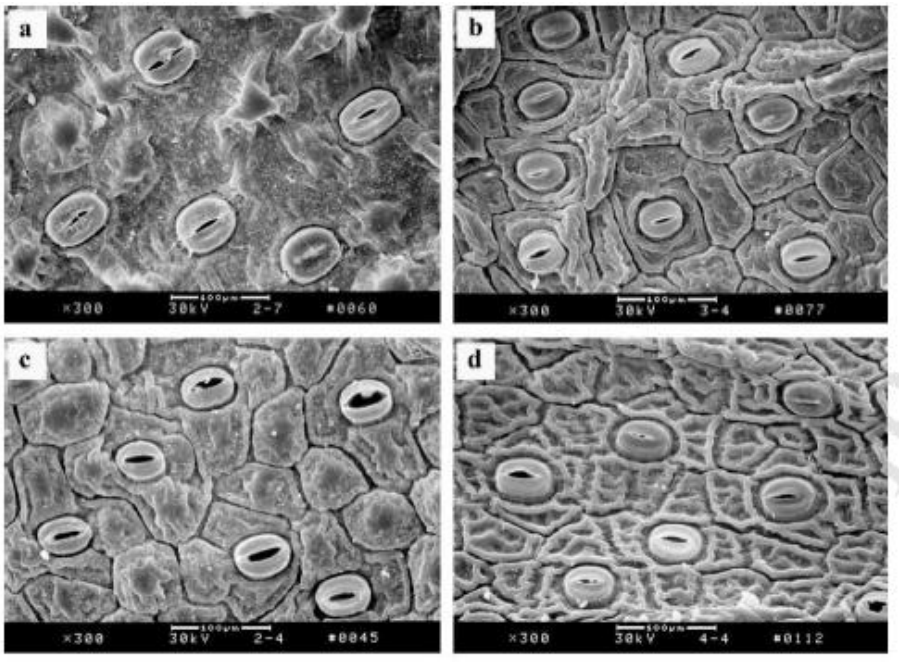

Figura 5 *Estructuras epidérmicas foliares de especies de Paphiopedilum (a) P. malipoense; (b) P. micranthum; (c) P. armeniacum y (d) P. emersonii.*

2.3. Plasticidad fenotípica

La plasticidad fenotípica es la capacidad de un organismo de producir fenotipos diferentes en respuesta a cambios en el ambiente. Las plantas son organismos modulares sésiles que no pueden migrar cuando cambian las condiciones ambientales, lo que las lleva a experimentar diferentes entornos (Van Kleunen & Fischer, 2005). Muchos estudios han demostrado que las plantas son plásticas en muchos rasgos ecológicamente importantes, que van desde los anatómicos a morfológicos y fisiológicos (Rosado, 2012). Tales características tienen el potencial para afectar su desempeño ecológico de cada especie lo cual también adquieren un carácter funcional (rasgos funcionales) (Pérez-Harguindeguy *et al*., 2013).

Los caracteres fenotípicos están determinados por la expresión génica en condiciones ambientales particulares. El significado adaptativo de la plasticidad fenotípica se puede determinar a la escala del individuo, de la población y de la especie (Gianoli & Cabrera, 2004). El individuo se enmarca dentro de una perspectiva ecofisiológica, a través del significado funcional de las respuestas plásticas observadas en los fenotipos. La población, orientado a la ecología evolutiva, aborda la relación entre la reacción y la adecuación biológica de genotipos representativos dentro del grupo de la especie. En un tercer caso, se estudia el rol de la plasticidad fenotípica en los patrones de distribución de una especie (Auld *et al*., 2010; Gianoli & Cabrera, 2004).

La plasticidad en un individuo también implica costos y límites, se decide cuanta energía es aplicada a un rasgo y hasta dónde puede llegar ese rasgo e implica la reducción de otros caracteres. Muchos de estos rasgos están vinculados a mantener la maquinaria

molecular/fisiológica (Auld *et al*., 2010). Algunas plantas como el caso de *Trifolium repens* asignan relativamente más biomasa a los peciolos bajo sombra que en condiciones de alta luz (Weijschedé *et al*., 2006). En orquídeas terrestres sometidos a diferentes tipos de vegetación los rasgos funcionales evaluados tuvieron una relación significativa con variables del ambiente y algunos rasgos variaron entre los tipos de vegetación (Baltazar & Solano, 2020).

Rosado en el 2010 cuantificó la plasticidad de *Tillandsja utriculata* L. (Bromeliaceae), comparando una población de matorral de duna costera y una de selva alta perennifolia en México considerando variables fisiológicas y morfológicas, sus resultados mostraron como la densidad de tricomas era diferente entre los sitios, pero su índice estomático no y sugirieron que una regulación en determinados rasgos (caracteres plásticos), mantiene la estabilidad en otros (caracteres no plásticos) y cómo estos rasgos estaban relacionados con características ambientales como la temperatura y la humedad.

Stencel y otros en el 2016 tomaron datos morfo-métricos de la raíz, seudobulbos y hojas de la orquídea invasora *Oeceoclades maculata* en dos ambientes lumínicos. Las variables morfo-biométricas revelaron adaptaciones plástico-fenotípicas-vegetativas en los individuos en diferentes ambientes. Las adaptaciones estaban principalmente correlacionadas con las condiciones lumínicas en el borde y el interior del fragmento de bosque siendo estas últimas las que exhibieron valores más altos en sus rasgos.

3. OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GENERAL

- Determinar el cambio en la expresión de los rasgos funcionales foliares de *Elleanthus aurantiacus* en un gradiente altitudinal: transición bosque andino-bosque altoandino-páramo (2.800-3.000-3.200 m.) en la cuenca alta del río Chitagá, Pamplona-Colombia.

3.2 OBJETIVO ESPECÍFICO

- Relacionar la estructura morfo-anatómica foliar de *Elleanthus aurantiacus* en el gradiente transicional bosque andino-Páramo (2800, 3000 3200 m.s.n.m.) en la cuenca alta del Río Chitagá.

- Establecer las relaciones de asociación entre las variables edafoclimáticas con la morfometría foliar de *Elleanthus aurantiacus* en el gradiente transicional bosque andino-Páramo (2800, 3000 3200 m.s.n.m.) en la cuenca alta del Río Chitagá.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Área de estudio

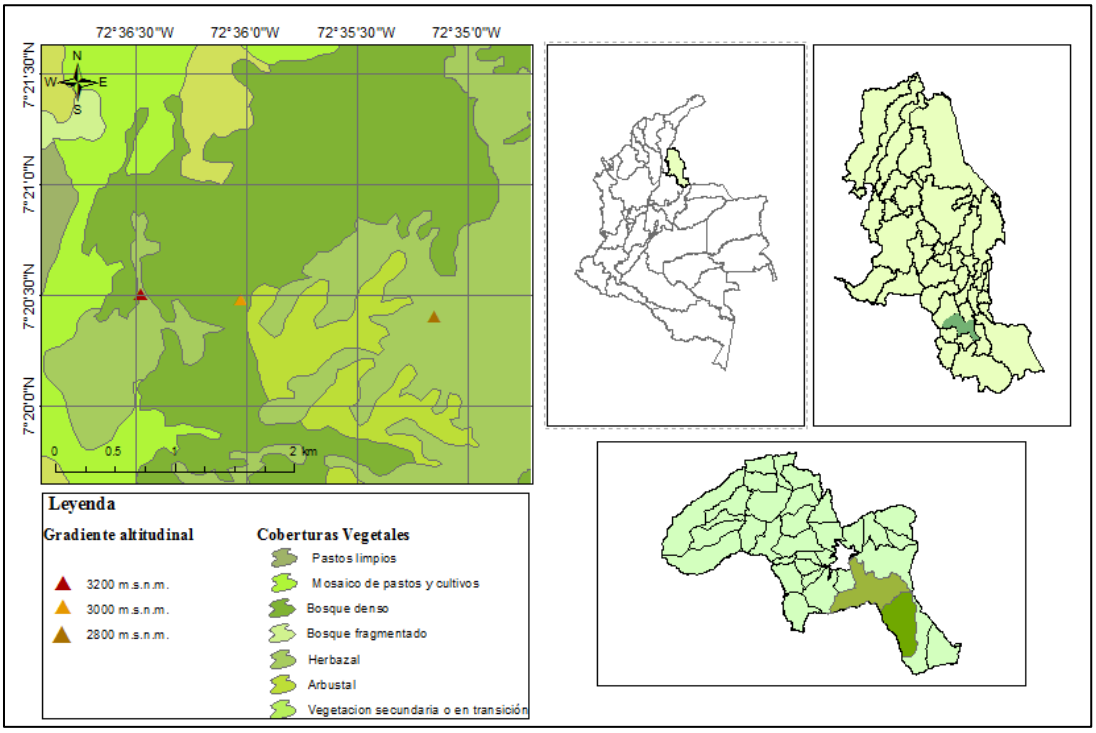

Figura 6. *Ubicación área de estudio, transición bosque andino- páramo. Complejo de páramos de almorzadero (Norte de Santander). Fuente: elaboración propia.*

Este estudio se llevó acabo en 3 sitios del Cerro Tierra Negra (CTN) está ubicado entre la vereda Fontibón y la vereda Negavita perteneciente al Municipio de Pamplona (figura 6), Norte de Santander. Las coordenadas de cada punto son: bosque andino (2.800 m.s.n.m.) 7°20'36.78"N -72°36'30.14"O, bosque altoandino (3.000 m.s.n.m.) 7°20'27.93"N- 72°35'59.88"O y Franja de páramo (3.200 m.s.n.m.) 7°20'33.49"N-72°35'39.96"O (figura 7.). Este filo es el inicio del Macizo de Tamá y la divisoria de aguas de las cuencas del Catatumbo y del Arauca, en el Municipio de Pamplona. Este sistema inicia a 1.850 metros de altitud en el margen del Río Pamplonita y se eleva hasta los 3.600 m.s.n.m. en filos de pendientes pronunciadas, descendiendo finalmente, por el flanco

opuesto hasta el Río Chitagá, a una altura de 1.800 m.n.s.m., donde se establecen zonas de vida subandina. Para cada flanco del CTN se presentan rangos altitudinales, ubicados en las cuatro zonas de vida que se encuentran en este lugar. Hacia los 2.000 m.s.n.m. corresponde a la zona de vida Subandina; a los 2.500 m.s.n.m. la zona de vida Andina; a los 3.000 m.s.n.m. la zona de vida Altoandina y a los 3.500 m.s.n.m. el bioma paramuno (Hernández & Sánchez, 1992; IAvH, 2014).

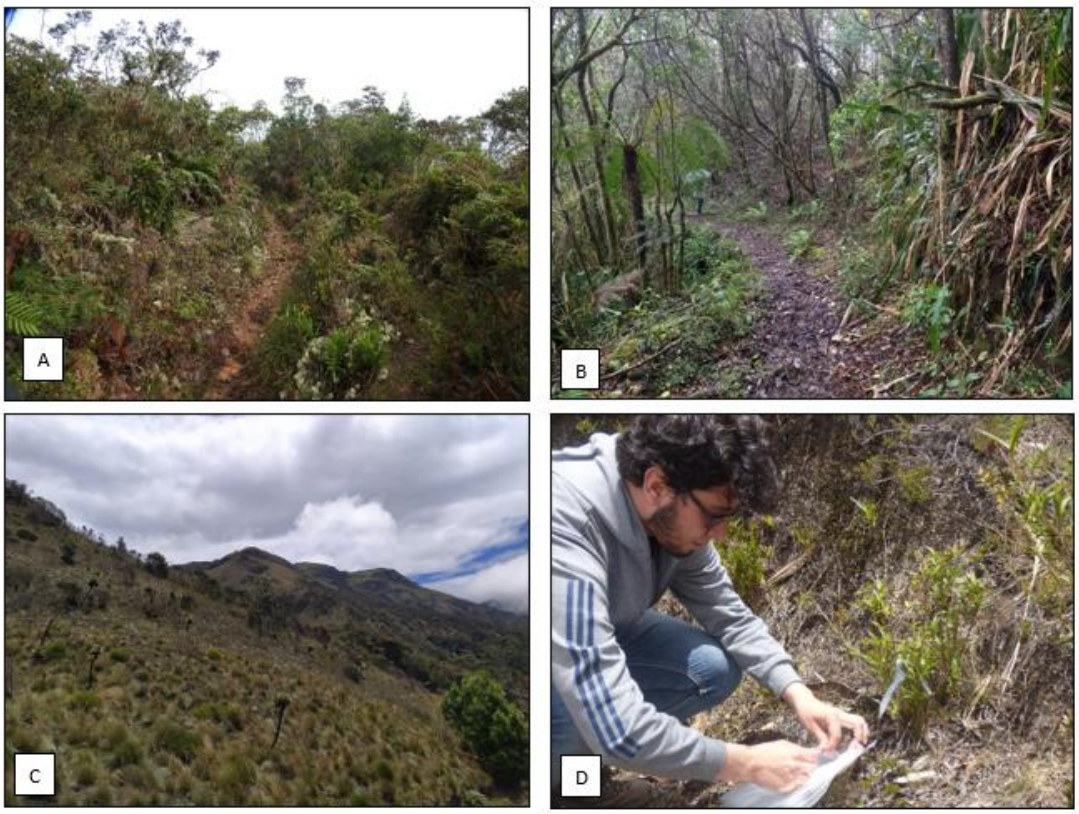

Figura 7*. Sitios de muestreo (A) bosque andino 2.800 m.s.n.m. (B) Bosque altoandino 3.000 m.s.n.m. (C) Páramo 3.200 m.s.n.m. y (D) recolección de muestras. Fuente: Parada 2020*

4.2 Selección de individuos y toma de muestras:

Se establecieron tres puntos de muestreo, situados a alturas de 2.800., 3.000 y 3.200 m.s.n.m. (figura 7). Para cada punto se trazaron transectos de 100 metros de largo x 5 metros ancho, se escogieron 15 individuos adultos con aspecto saludable, ubicados en

ambientes bien iluminados y separados a una distancia aproximada de 5 metros para evitar clonalidad.

Se tomó 5 hojas de cada individuo sin daños por herbivoría o patógenos, cada conjunto de hojas se depositó en bolsas plásticas selladas herméticamente, se llevaron a al laboratorio de Fisiología vegetal de la Universidad de Pamplona donde el material vegetal. Se separó en una hoja por individuo en cada población para la medición de rasgos morfológicos y funcionales, y se escogieron 3 hojas de 5 individuos en cada población para el procedimiento histológico y medición de rasgos anatómicos.

4.3 Histotecnia vegetal

Para la visualización de estomas y tricomas se fijaron las hojas de 15 individuos de cada población en AFA y posteriormente se trasladaron a una solución de hipoclorito de sodio de 3 a 5 días hasta que la epidermis se separara del mesófilo, se montaron un portaobjetos y se tiñeron con azul de metileno.

Las hojas de los 5 individuos de cada población se cortaron de forma transversal y se fijaron con solución AFA (ácido acético, formaldehído y alcohol etílico). Para la preparación de la solución AFA, se adicionaron 30 ml de formol al 100%, 50 ml de ácido acético al 36%, y 85 ml de alcohol etílico diluído al 70%. Los tres componentes anteriores se llevaron a un aforo con agua destilada hasta obtener un volumen de 1.000 mL.

Las muestras fueron procesadas de acuerdo con las recomendaciones de (Roth, 1964) para su inclusión en parafina y cortes en micrótomo manual.

4.3.1 Deshidratado

Los cortes transversales se depositaron en cassettes plásticos y se cerraron para ingresarse al procesador de tejidos HMP 110 (MICROM) que contiene 12 recipientes con alcohol a diferentes concentraciones (70%, 80%, 90%,95, 99.9%). Se dejaron los moldes en cada uno por una hora y media para deshidratar las muestras y en dos recipientes más con xilol al 100% durante 2 horas cada uno para eliminar toda presencia de burbuja durante la fijación de las muestras. Para el estudio de los tejidos de las hojas se trasladaron los cortes transversales de las hojas a un molde metálico con parafina derretida a 62°C y se dejaron en una nevera HACEB para endurecer la parafina y dejar las muestras fijadas (León *et al*., 1988).

4.3.2 Corte de muestras

Se utilizó microtomo H315 (MICROM) (figura 8-A) donde se colocaron de manera vertical y se procedió a cortar la parafina con las muestras para obtener láminas delgadas del corte, seguidamente se añadieron en agua caliente para expandir el corte de parafina y así poder recoger la muestra cortada con un portaobjetos cubierto por albúmina. Las muestras adheridas en el porta objetos se llevaron a un horno Caloric por 15 minutos, de tal forma que las muestras quedaron fijas en el porta objetos.

4.3.3 Tinción de tejidos

Las muestras se pasaron a una batería de coloración y se dejaron nuevamente en xilol al 100% para eliminar la parafina, se dejaron en alcohol al 70% para retirar el xilol e hidratar las muestras. Se colocaron los portaobjetos con las muestras en 200 ml Fucsina al 1% y verde brillante para la tinción, dejándose por 2 minutos aproximadamente para teñir

las células. Se retiraron los portaobjetos de la batería y se calentaron nuevamente por 8 minutos para secarlas y que se adhirieran al portaobjetos. A cada una de las muestras se les añadió solución de resina para pegar el cubre objetos y así poder observar las muestras en un microscopio óptico.

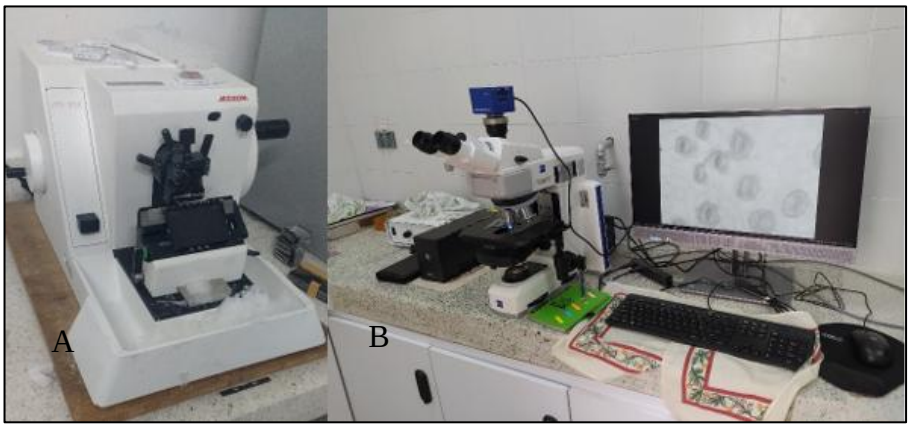

Figura 8. *A) Microtomo H315 (MICROM) y (B) cámara Axicam Erc5s adaptada al microscopio Scopus 1.0 Axio lab. utilizados en la elaboración y visualización de cortes anatómicos. Fuente: Parada 2020.*

4.4 Medición

Para los cortes anatómicos, se tomaron los rasgos de espesor de la cutícula inferior y superior, espesor epidérmico abaxial y adaxial, grosor epidérmico sin haz vascular y con haz vascular primario, espesor del parénquima esponjoso y de empalizada. Además, se identificaron tipos de tricomas y tipos de estomas. Las mediciones en micrómetros (µm) se hicieron en el programa ZEN 2.3 a partir de microfotografías con cámara Axicam Erc5s adaptada al microscopio Scopus 1.0 Axio lab (figura 8-B).

Se midieron los siguientes rasgos morfológicos: peso fresco (g), peso seco (g), contenido de humedad (g), porcentaje de humedad (%) a través del pesaje en balanza analítica, el área foliar (cm^2) y área foliar específica (cm^2/g) mediante el software imagen

J, densidad estomática (#/mm^2) y densidad de tricomas (#/mm^2) por observación y toma de microfotografías.

$$CH = Pf - Ps$$

$$\%CH = \frac{Pf - Ps}{Pf} * 100$$

4.5 Variables ambientales

4.5.2 Variables meteorológicas

Los parámetros meteorológicos locales se midieron a partir de la ubicación de 2 data logger HOBO® al inicio y final de cada transecto entre el 17 y 26 de septiembre de 2020 (10 días) en cada uno de los sitios (2762, 2783, 3023, 3042, 3168 y 3180 msnm.) para medir humedad relativa (HR%) intensidad lumínica (lum/ft2) y temperatura (C°) (Figura 9).

4.5.3 Suelo

Se tomaron tres muestras de suelo por cada punto (Figura 9), se pesaron en balanza analítica y se colocaron a secar a temperatura ambiente. Posterior al secado se pesó de nuevo para tomar el dato de humedad del suelo en gramos y aplicar la fórmula de porcentaje de contenido de humedad.

Figura 9. *Instalación de multiparámetros siendo (A) 3000 y (B) 3200, y (C) secado de muestras de suelo en el laboratorio. Fuente: Parada septiembre 2020*

4.6 Análisis estadísticos

Las medias de los rasgos estructurales y funcionales foliares del orden morfo-anatómico, tisular y celular de las diferentes poblaciones de *Elleanthus aurantiacus* se analizaron en el programa SPSS v 26 a través de un MANOVA: los niveles del tratamiento altitudinal fueron 2.800, 3.000 y 3.200 m.s.n.m; mientras que, las variables morfométricas foliares fueron: el grosor total de la lámina foliar sin haces vasculares, el grosor de la lámina foliar con haz vascular primario, las epidermis adaxial y abaxial, las cutículas adaxial y abaxial, las epidermis adaxial y abaxial, los parénquimas en empalizada y

esponjoso (Tabla 1). En tanto, las variables funcionales fueron: peso fresco, peso seco, contenido de humedad, área foliar total y específica, densidad de tricomas glandulares adaxial y abaxial, y densidad de estomas (Tabla 2). Se aplicó la prueba post hoc de Tukey HDS. De igual forma, se aplicó un MANOVA para establecer si existían diferencias significativas entre las medias de las variables microclimáticas, asociadas a las poblaciones de *E. aurantiacus* a lo largo del gradiente altitudinal: temperatura del aire (T°C), humedad relativa (%) e intensidad lumínica (lum/feet^2) en los ámbitos circadiano y diurno (anexo 1).

Las asociaciones de la humedad relativa del aire (HR%) versus la temperatura del aire (C°) se relacionaron en función del gradiente altitudinal (2762-2783-3023-3042-3168-3180 msnm.) para la generación de un modelo líneal general multivariante en el ámbito diurno. Posteriormente, cada modelo de regresión lineal simple HR (%) vs T°C, por punto de muestreo, se compararon por franja altitudinal, a través de un análisis de varianza en RStudio (2020), con sus respectivos criterios de información de Akaike (Tabla 3).

5. RESULTADOS

5.1 Morfoanatomía foliar de *Elleanthus aurantiacus*

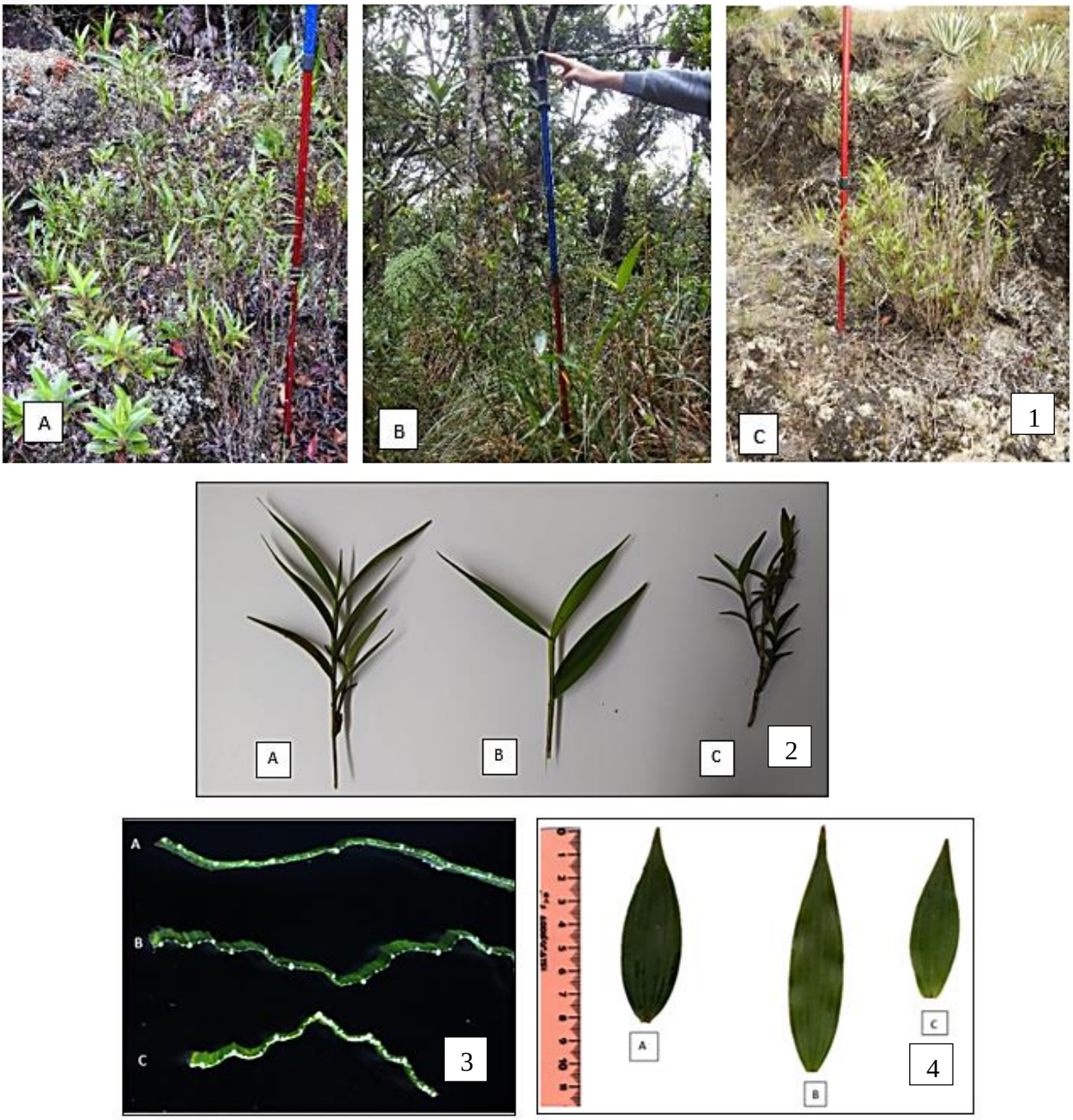

Figura 10. *Variación de la morfología externa de E. aurantiacus* ***1.*** *Altura estándar de la planta. Escala=160 cm* ***2.*** *Disposición de las hojas y forma general de ramificación en cada punto.* ***3.*** *Vista trasversal en estereoscopio del carácter plicado en la hoja y* ***4.*** *Vista frontal y tamaño estándar de la hoja a los 2.800 m.s.n.m. bosque andino (**A**), 3.000 m.s.n.m. Bosque altoandino (**B**) y 3.200 m.s.n.m. páramo (**C**).*

5.1.1 *Elleanthus aurantiacus* a 2.800 m.s.n.m.

5.1.1.1 Morfología foliar

Los individuos tuvieron una altura entre 70 y 100 cm, con hojas abundantes ubicadas de forma alterna en el tallo, poco plicadas, lanceoladas con textura mesofítica de color verde, ápice estrechamente agudo y base cuneada, venación paralela con algunas venas secundarias transversales (figura 10 y 13).

5.1.1.2 Anatomía foliar

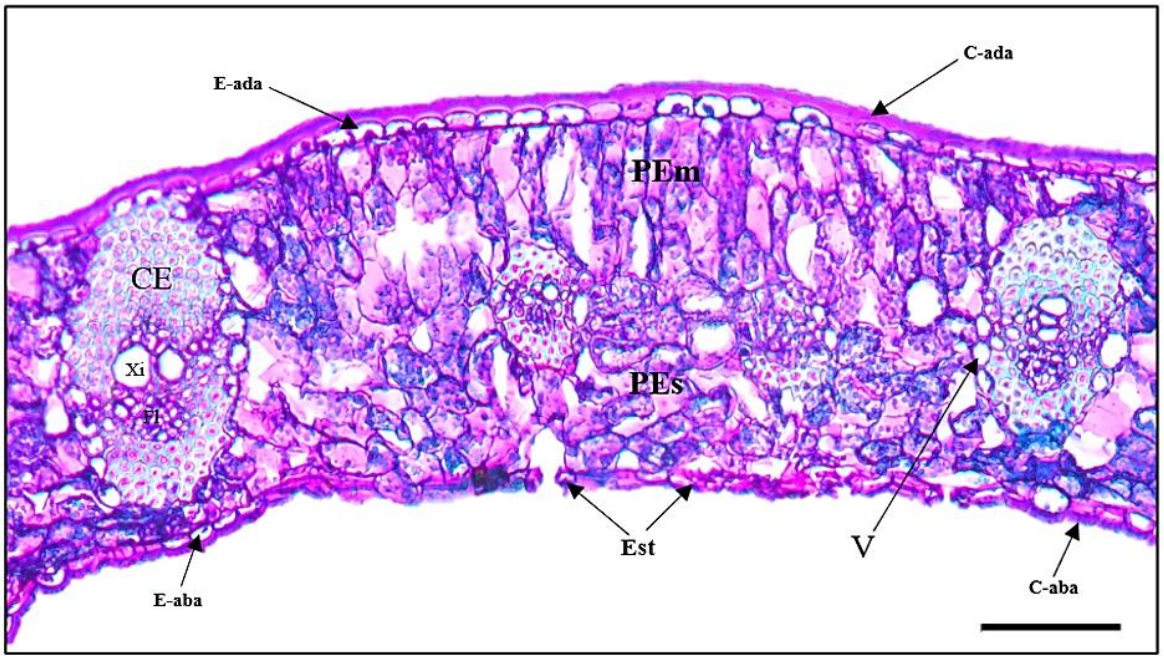

Figura 11. Vista transversal 10x de una hoja de E. aurantiacus a los 2.800 m.s.n.m. Se observa la epidermis adaxial (E-aba) y adaxial (E-aba), la cutícula adaxial (C-ada) y abaxial (C-aba). Mesófilo compuesto por parénquima en empalizada (PEm) y Parénquima esponjoso (PEs), vasos centrales con más capas de células de esclerénquima (CE) concentrados hacia los polos de la xilema (Xi) y el floema (Fl) rodeadas por una vaina vascular(V). Estomas (Est) hipostomático sobre el margen de la epidermis. Escala =50 um.

El grosor total de la lámina foliar sin haz vascular fue de 125.727 ± 23.9 µm y el grosor de la lámina foliar con haces vasculares primarios fue de 147.430 ± 20.6 µm, la cutícula adaxial es lisa con una longitud de 4.805 ± 1.9 µm mayor que la abaxial, las células epidérmicas abaxiales son ovadas de 8.831 ± 3.3 µm. El Mesófilo (figura 11) es bifacial

compuesto por un parénquima en empalizada en su lado adaxial con células oblongas de 1-3 filas de células o estratos con una longitud de 40.608 ± 10.5 µm y cloroplastos ubicados hacia la pared celular (Figura 12). El parénquima esponjoso posee células alargadas sin forma definida y cloroplastos dispersos en el citoplasma, con varios espacios intercelulares.

Las estomas son hipostomáticos (figura 13) con espacios subestomáticos tan grandes como células del parénquima esponjoso con cuernos estomáticos con cutinización. Las células de la epidermis abaxial son isodiametricas-rectangulares más pequeñas que las adaxiales con un grosor de 5.429 ± 1.2 µm. Cutícula abaxial lobulada con 2.308 ± 0.6 µm de grosor. Presencia de tricomas glandulares pluricelulares de tipo trifurcado, pocos en la cara adaxial y abundantes en el lado abaxial, su distribución es dispersa en la lámina concentrados mayormente en las áreas intercostales y algunos sobre los vasos, tricomas maduros conservan solo la célula basal (figura 13)

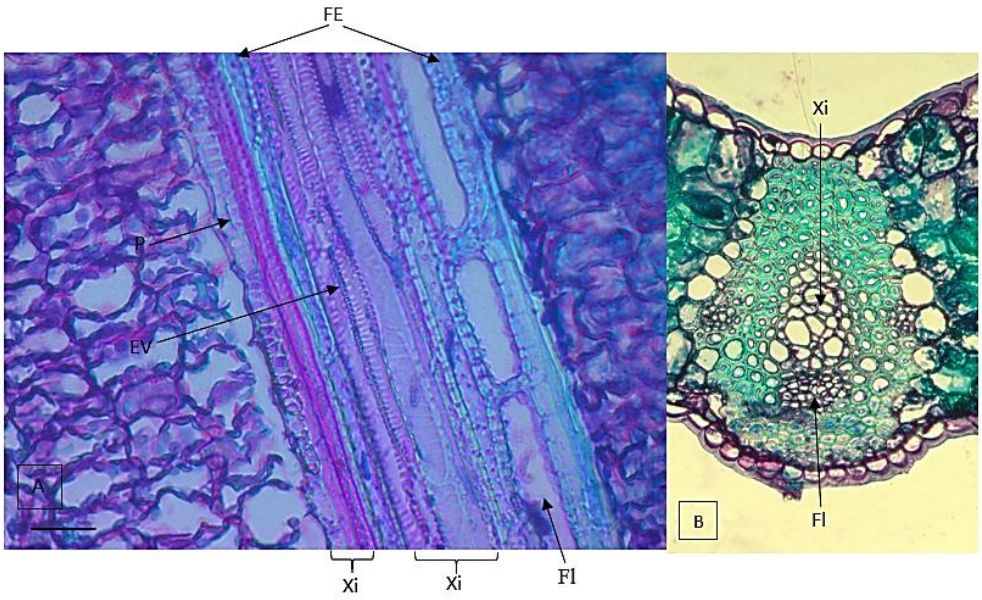

Figura 12. *Vista longitudinal (A) y trasversal (B) a 40x de haces vasculares, se observan las fibras de esclerénquima (FE), xilema (Xi) compuesto de elementos de los vasos (EV) y perforaciones (P). Floema (Fl) separado por sus placas cribosas. Escala = 10 um*

Los haces vasculares son de tipo colateral compuestos por las fibras de esclerénquima que se dividen en fibras xilemáticas y floemáticas, en el xilema se observa sus elementos traqueales con elementos del vaso de carácter escaleriforme y conectados a las fibras por punteaduras simples y perforaciones en los vasos más periféricos. Se observan los vasos cribosos o floema divididos por las placas cribosas (figura 12).

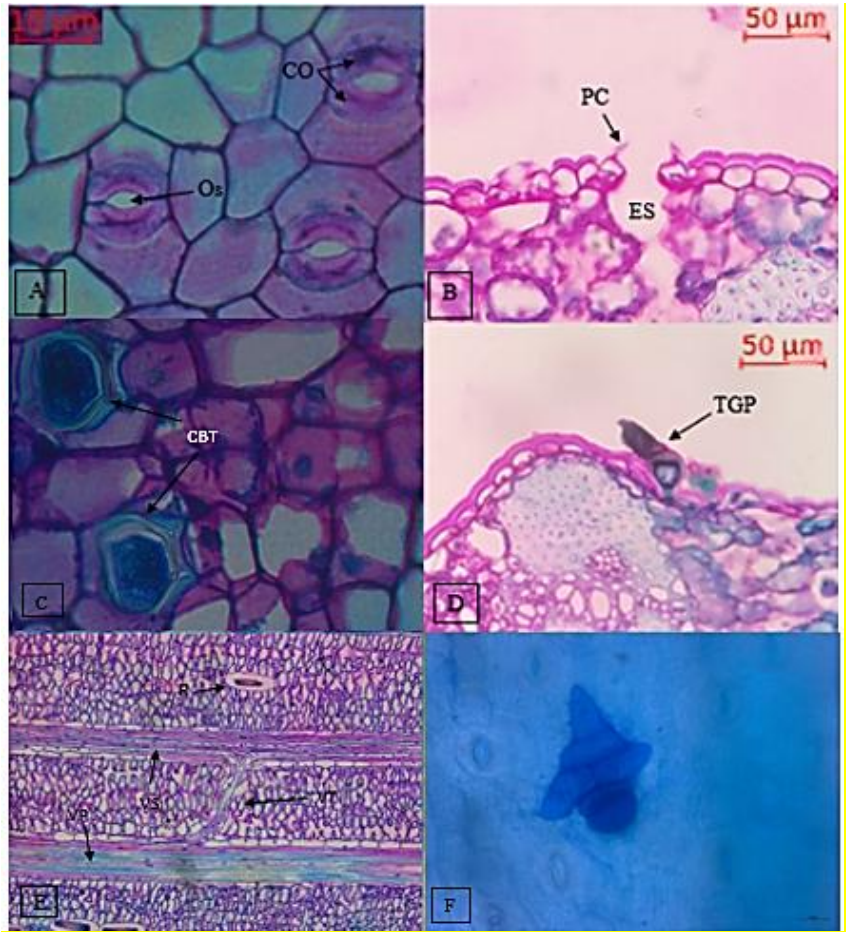

Figura 13*. Elementos de la epidermis en E. aurantiacus* ***A****. Estomas en corte longitudinal (40x), se observa ostiolo (Os) y células oclusivas (CO)* ***B.*** *Estomas con proyecciones cuticulares (PC) en corte transversal (10x) y espacio subestomático (ES).* ***C.*** *Célula basal de tricoma (CBT) vista longitudinal (40x)* ***D****. Tricomas glandulares pluricelulares (TGP) vista transversal (10x)* ***E****. venas trasversales (VT) vasos primarios (VP), vasos secundarios (VS) y idioblastos de tipo rafidio (R) en corte longitudinal (10x) y* ***F****. Tricoma glandular pluricelular trifurcado y estomas alrededor vista (40x).*

5.1.2 *Elleanthus aurantiacus* a 3.000 m.s.n.m.

5.1.2.1 Morfología foliar

Los individuos tuvieron una altura entre 120 y 160 cm, pocas hojas de mayor tamaño que las otras dos poblaciones, ubicadas de forma alterna con carácter plicado, lanceolada con textura mesofítica de color verde, ápice estrechamente agudo y base cuneada, venación paralela con algunas venas secundarias transversales (figura 10 y 13).

5.1.2.2 Anatomía foliar

El grosor total de la lámina foliar sin haz vascular fue de 116.602 ± 14.8 µm y el grosor de la lámina foliar con haces vasculares primarios fue de 137.742 ± 13.7 µm. La cutícula adaxial es levemente lobulada de 3.149 ± 0.6 µm, sus células epidérmicas abaxiales son ovadas y cóncavas de 10.441 ± 2.6 µm. El mesófilo (figura 14) es bifacial compuesto de un parénquima en empalizada en su lado adaxial con células ovado-oblongas de 2 a 3 filas de células o estratos y una longitud de 52.296 ± 7.6 µm, cloroplastos ubicados hacia la pared celular. Parénquima esponjoso con células alargadas sin forma definida y cloroplastos ubicados sobre la pared celular, pocos espacios intercelulares e idioblastos de tipo rafidio. Los estomas son hipostomáticos (Figura 13) con espacios subestomáticos más pequeños que las células del parénquima esponjoso con cuernos estomáticos y cutinización. Las células de la epidermis abaxial son alargadas más redondas que a los 2.800 m.n.s.m., más pequeñas que las adaxiales con un grosor de 5.844 ± 1.3 µm. La cutícula abaxial es lobulada con 2.406 ± 0.7 µm de grosor. Sus tricomas son glandulares pluricelulares de tipo trifurcado, pocos en la cara adaxial y abundantes en el lado abaxial, con distribución dispersa en la lámina concentrados mayormente en las áreas intercostales algunos pocos sobre los vasos, tricomas maduros conservan solo la célula basal (figura 13)

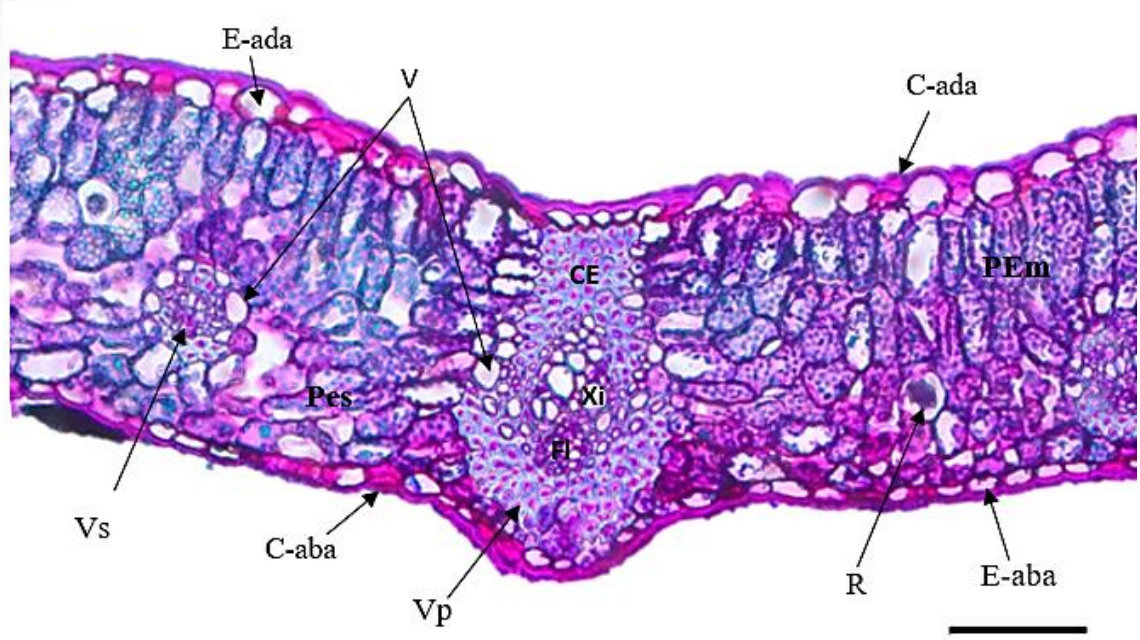

Figura 14. Vista transversal 10x de una hoja de E. aurantiacus a los 3.000 m.s.n.m. Se observa la epidermis adaxial (E-aba) y adaxial (E-aba), la cutícula adaxial (C-ada) y abaxial (C-aba). Mesófilo compuesto por parénquima en empalizada (PEm) y Parénquima esponjoso (PEs), vasos primarios (Vp) con más capas de células de esclerénquima (CE) concentrados hacia los polos de la xilema (Xi) y el floema (Fl) rodeadas por una vaina vascular(V)al igual que los vasos secundarios (Vs). Idioblastos de rafidio (R). Escala =50 um.

Haces de tipo colateral compuesto por un floema definido por los vasos cribosos conectados por placas cribosas y parénquima floemático a los lados denominados células acompañantes. El xilema está compuesto por elementos del vaso de tipo escaleriforme y traqueidas con punteaduras simples separados por placas perforadas (figura 15- A). Fibras de esclerénquima revistiendo el floema y el xilema en la epidermis se observa prolongaciones epidérmicas denominadas papilas (figura 15-B.) cloroplastos dispuestos a hacia la pared celular.

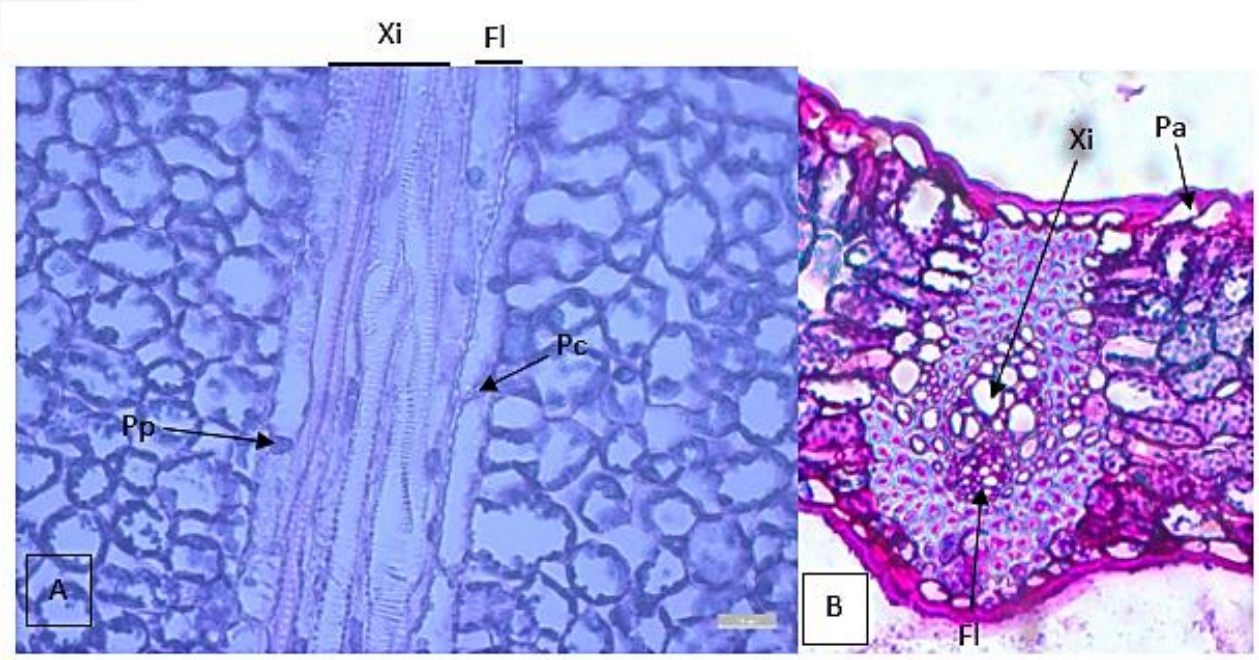

Figura 15. *Vista longitudinal (A) Xilema (Xi) con perforaciones y elementos de xilema separados por una placa perforada (Pp), células del floema separados por placas cribosas. (B) vista trasversal a 40x de haz vascular, en la epidermis se observan papilas (Pa).*

5.1.3 *Elleanthus aurantiacus* a 3.200 m.s.n.m.

5.1.3.1 Morfología foliar

Los individuos tuvieron una altura entre 20 y 40 cm, hojas abundantes de menor tamaño que en los otros dos sitios ubicadas de forma alterna, hojas plicadas más pronunciada que a los 2.800 y 3000 m.n.s.m., con textura cartácea de color verde-amarillo, ápice estrechamente agudo y base cuneada, venación paralela con algunas venas secundarias transversales (figuras 10 y 13).

5.1.3.2 Anatomía foliar

El grosor total de la lámina foliar sin haz vascular fue de 146.204 ± 19.1 µm y el grosor de la lámina foliar con haces vasculares primarios fue de 153.265 ± 30.7 µm, cutícula adaxial levemente sinuosa de 4.184 ± 1.1 µm de grosor. Las células epidérmicas

abaxiales son ovadas y convexas de 10.757 ± 3.1 µm de ancho. El mesófilo (figura 16) tiene una característica bifacial compuesta por un parénquima en empalizada en su lado adaxial con células oblongas más largas de 2 a 4 estratos y una longitud de 69.471 ± 15.0 µm con cloroplastos ocupando la mayoría del espacio celular y ubicados sobre la pared celular. El parénquima esponjoso tiene células ovaladas, con pocos espacios intercelulares junto con idioblastos de tipo rafidio. Los estomas son hipostomáticos (figura 13) con espacios subestomáticos más pequeños que las células del parénquima esponjoso con cuernos estomáticos cutinizados. Las células de la epidermis abaxial son más pequeñas que las adaxiales con un grosor de 6.135 ± 1.1 µm con formas alargadas y más redondas que a los 2.800 m.n.s.m. La cutícula abaxial posee estrías sinuosas de 2.636 ± 0.5 µm de espesor. Sus tricomas son glandulares pluricelulares de tipo trifurcado más abundantes que en los otros dos sitios, pocos en la cara adaxial y abundantes en el lado abaxial, su distribución es dispersa en la lámina concentrados mayormente en las áreas intercostales y pueden crecer sobre los vasos, tricomas maduros conservan la célula basal (figura 13).

Los haces vasculares son colaterales compuestos de fibras de esclerénquima con perforaciones asociadas al xilema y el floema, xilema compuesto por traqueidas con perforaciones, elementos traqueales escaleriformes conectados por punteaduras simples, floema separado por placas cribosas con perforación simple. A los lados del haz vascular se observan células que conforman la vaina vascular, células del mesófilo con cloroplastos dispuestos a hacia la pared celular (figura 17).

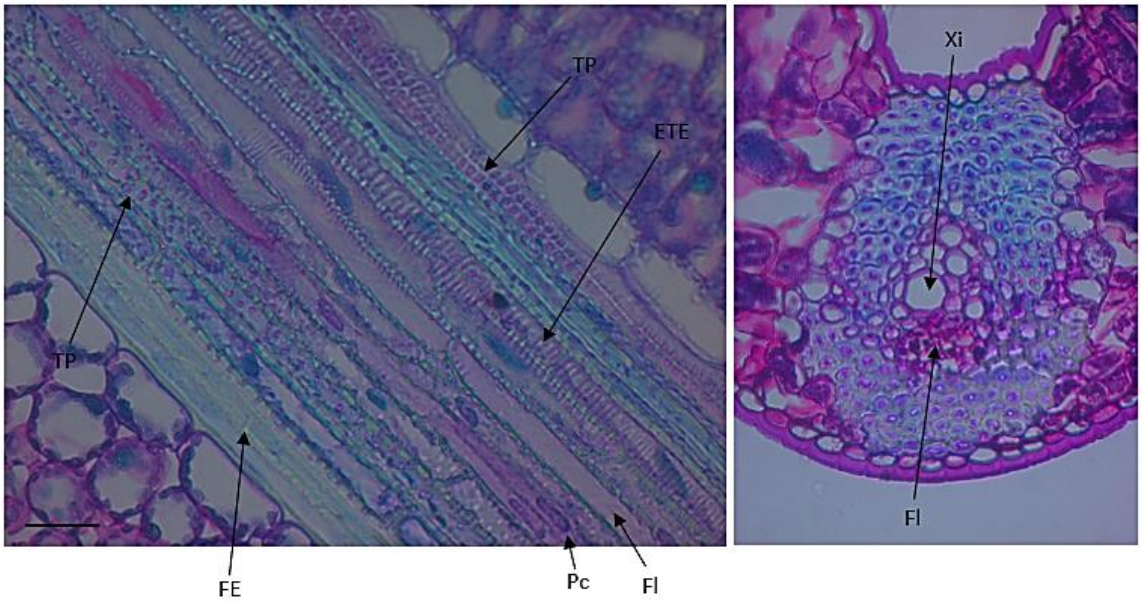

Figura 16*. Vista longitudinal (A) Xilema (Xi) traqueidas perforadas (TP) y elementos de xilema escalariformes (ETE), células del floema separados por placas cribosas (Pc). (B) vista trasversal a 40x de haz vascular. Escala=10um*

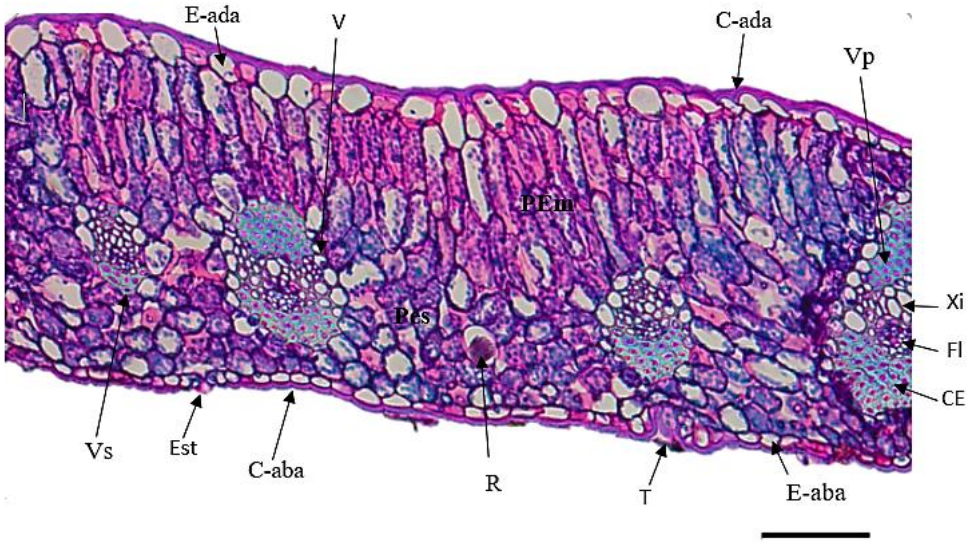

Figura 17. Vista transversal 10x de una hoja de E. aurantiacus a los 3.200 m.s.n.m. Se observa la epidermis adaxial (E-aba) y adaxial (E-aba), la cutícula adaxial (C-ada) y abaxial (C-aba). Mesófilo compuesto por parénquima en empalizada (PEm) y Parénquima esponjoso (PEs), vasos primarios (Vp) con más capas de células de esclerénquima (CE) concentrados hacia los polos de la xilema (Xi) y el floema (Fl) rodeadas por una vaina vascular(V)al igual que los vasos secundarios (Vs). Idioblastos de rafidio (R). Escala =50 um.

Tabla 1. Parámetros descriptivos del espesor (µm) de los caracteres anatómicos foliares de *Elleanthus aurantiacus*.

Gradiente (m.s.n.m.)	Rasgos(µm)	Media	Desviación estándar	Mínimo	Máximo	%
2.800	Haz	147.43	20.6	111.726	183.884	-
	ET	125.727	23.9	86.852	162.434	100
	Cad	4.805	1.9	2.38	8.543	3.82
	Ep ad	8.831	3.3	3.7	15.42	7.02
	Pemp	40.608	10.5	24.3	64.074	32.30
	Pesp	64.339	18.8	33.477	103.137	51.17
	Ep ab	5.429	1.2	3.789	7.706	4.32
	Cab	2.308	0.6	1.011	3.064	1.84
3.000	Haz	137.742	13.7	118.104	159.351	-
	ET	116.602	14.8	97.321	144.931	100
	Cad	3.149	0.6	2.298	4.66	2.70
	Ep ad	10.441	2.6	6.496	14.522	8.95
	Pemp	52.296	7.6	38.712	67.314	44.85
	Pesp	43.575	11.9	27.216	64.732	37.37
	Ep ab	5.844	1.3	2.894	8.66	5.01
	Cab	2.406	0.7	1.375	3.402	2.06
3.200	Haz	153.265	30.7	105.756	212.75	-
	ET	146.204	19.1	113.978	184.784	100
	Cad	4.184	1.1	2.788	6.255	2.86
	Ep ad	10.757	3.1	7.317	18.202	7.36
	Pemp	69.471	15	51.967	103.764	47.52
	Pesp	58.197	10.6	33.229	74.212	39.81
	Ep ab	6.135	1.1	4.488	8.421	4.20
	Cab	2.636	0.5	1.51	3.74	1.80

Nota: *haz= haz vascular, ET= Espesor total, Cad= Cutícula adaxial, Ep-ad= Epidermis adaxial, Pemp= Parénquima en empalizada, Pesp= Parénquima esponjoso, Ep-ab= Epidermis abaxial y Cab= Cutícula abaxial*

5.2 Determinación de la variación en los rasgos morfo-anatómicos.

Se determinó la existencia de diferencias significativas con un ($P < 0.05$) en las tres poblaciones de *E. aurantiacus* a lo largo del gradiente altitudinal, 5 de los 17 rasgos estructurales y funcionales (tablas 1 y 2) mostraron variaciones consistentes, los rasgos que se diferenciaron fueron: área foliar, área foliar específica, porcentaje de contenido de humedad, densidad de tricomas abaxial y longitud del parénquima en empalizada.

Tabla 2. Parámetros descriptivos de los rasgos funcionales de *Elleanthus aurantiacus*.

Gradiente (m.s.n.m.)	Rasgos	Media	Desviación estándar	Mínimo	Máximo
2.800	*Pf(g)*	0.241	0.12	0.108	0.493
	PS(g)	0.102	0.05	0.046	0.206
	CH(g)	0.139	0.07	0.057	0.287
	CH%	57.35	2.88	52.778	62.434
	AF (cm²)	8.858	4.25	1.884	16.542
	AFE (cm²/g)	88.414	21.07	26.535	116.667
	T-aba	17.313	4.14	9	22
	T-ada	8.313	3.32	2	16
	#Estm	8.5	2.03	5	13
3.000	*Pf(g)*	0.224	0.07	0.092	0.354
	PS(g)	0.084	0.03	0.039	0.134
	CH(g)	0.14	0.04	0.053	0.22
	CH%	62.771	3.22	57.609	71.687
	AF (cm²)	9.441	2.81	3.265	13.388
	AFE (cm²/g)	116.002	25.49	76.433	174.234
	T-aba	16.2	4.04	8	25
	T-ada	7.267	5.02	0	15
	#Estm	7.533	2.29	4	12
3.200	*Pf(g)*	0.186	0.06	0.087	0.311
	PS(g)	0.077	0.02	0.04	0.121
	CH(g)	0.109	0.04	0.047	0.19
	CH%	57.854	3.72	52.083	66
	AF (cm²)	6.436	2.14	2.689	10.86

	AFE (cm²/g)	82.62	10.81	67.225	106.824
	T-aba	20.667	6.26	12	37
	T-ada	10.533	3.56	6	18
	#Estm	9.067	1.75	6	12

Según la prueba Tukey HSD para los 5 rasgos con letras diferentes representan subconjuntos homogéneos diferentes (figura 18). El área foliar especifica (AFE) para el punto 3.000 m.s.n.m. obtuvo una media poblacional de 116.002 ± 25.49 cm²/g más alta en comparación con las otras dos poblaciones (figura 18.). De igual manera el porcentaje de contenido de humedad (PCH) tuvo una media de 62.771 ± 3.22 mostrando las diferencias significativas para la población del gradiente 3.000 m.s.n.m.

El Área foliar (AF) mostró el valor más bajo hacia los 3.200 m.n.s.m con 6.436 ± 2.14 cm² en comparación a los 3.000 m.n.s.m el cual fue mayor con 9.441 ± 2.81 cm². La media poblacional a los 2.800 m.n.s.m. fue similar tanto para los 3.000 como 3.200 m.n.s.m. (figura 18). Respecto a la media poblacional de los 3.200 m.n.s.m. para la densidad de tricomas de la superficie abaxial, fue mayor con 20.667 ± 6.26, mientras que los 3.000 m.n.s.m. fueron de 16.2 ± 4.04 (#T/cm^2) siendo el menor en las tres poblaciones (figura 18).

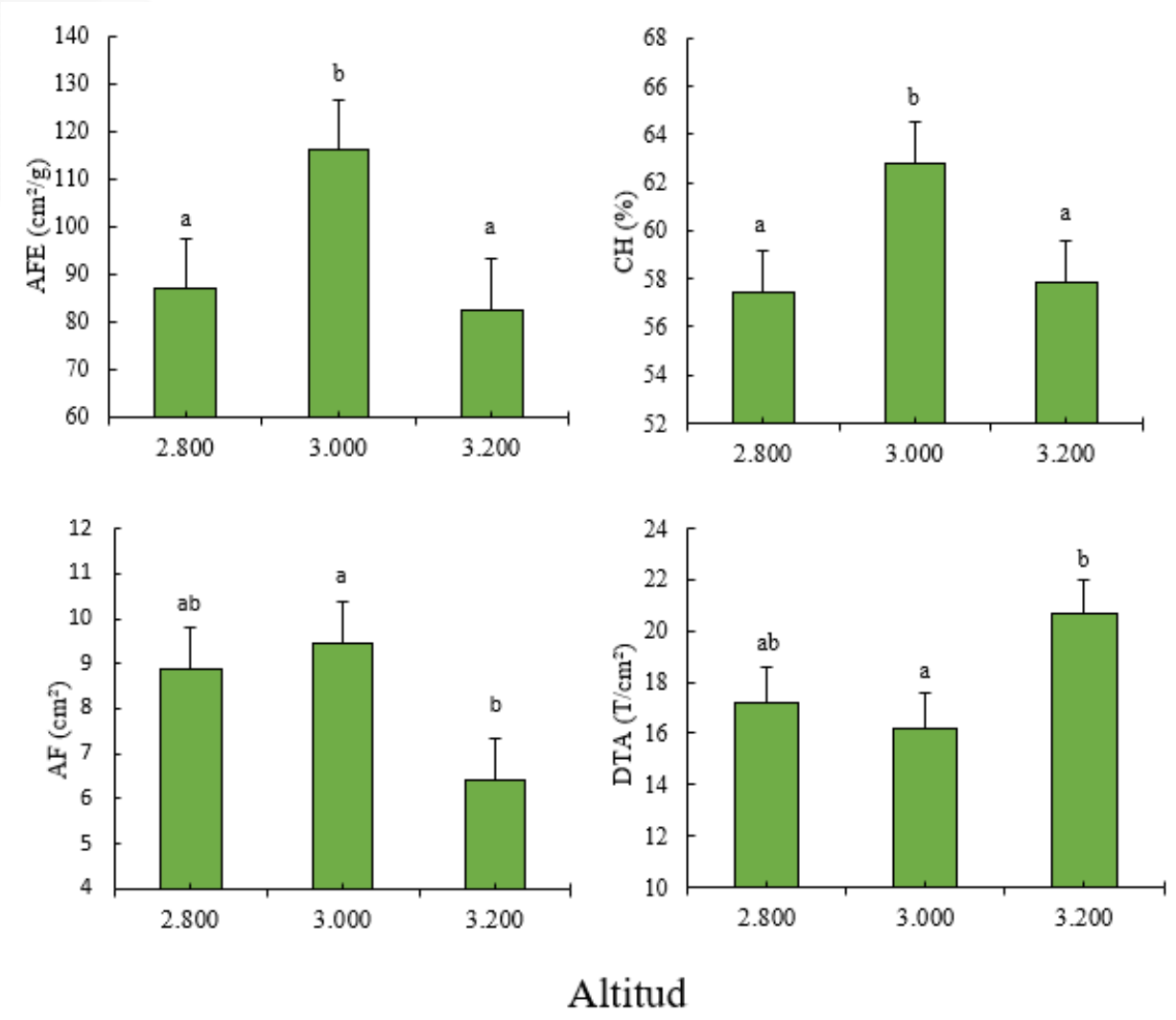

Figura 18*. Análisis del Área foliar especifica (AFE), Porcentaje de contenido de humedad (CH), área foliar (AF) y de la densidad de tricomas glandulares de la superficie abaxial (DTA) de E. aurantiacus en el gradiente altitudinal. Las medias con letras distintas exhiben diferencias significativas: Manova (P<0,05; N=45).*

El parénquima en empalizada exhibió una tendencia creciente con la altitud, la población de los 2.800 m.n.s.m. obtuvo el menor valor con 40.608 ± 10.5 µm mientras que el valor máximo perteneció a la población de los 3.200 m.n.s.m. con 69.471 ± 15 µm. El punto 3.000 fue similar estadísticamente tanto para los 2.800 como para los 3.200 m.n.s.m. con una media de 52.296 ± 7.6 µm (figura 19.).

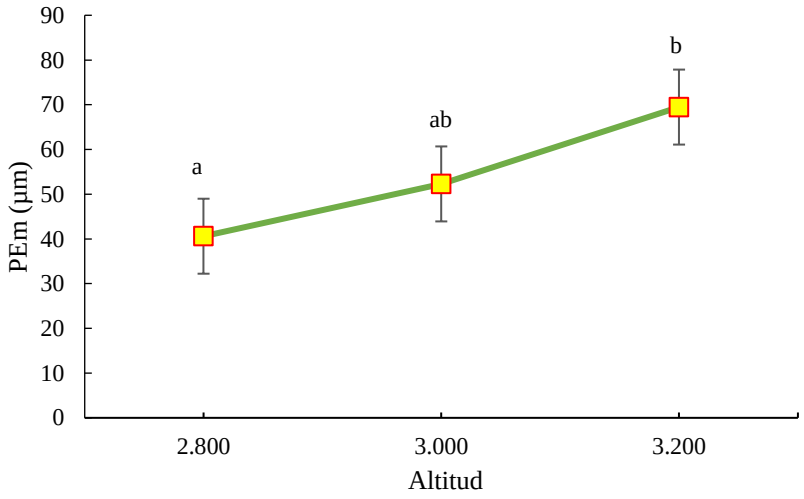

***Figura 19**. Tendencia del incremento del espesor del parénquima en empalizada (PEm) en el gradiente altitudinal, Manova (P < 0.05; N=15).*

5.2.1 Relaciones entre rasgos funcionales

El área foliar (AF) y el peso seco (PS) tuvo una correlación positiva con un R=0,887 (Figura 20) según R^2 el AF explica en un 79% el PS con una razón de cambio de 0.0097 a través del gradiente altitudinal, de igual forma el AF (cm^2) y el contenido de humedad (CH) en gramos obtuvo una correlación positiva de R=0,955 mayor que el anterior (figura 20.) de esta manera el AF (cm^2) explica con R^2=0.9128 el CH (g) en *E. aurantiacus*. Ambas relaciones poseen una tendencia lineal creciente con P< 0.05.

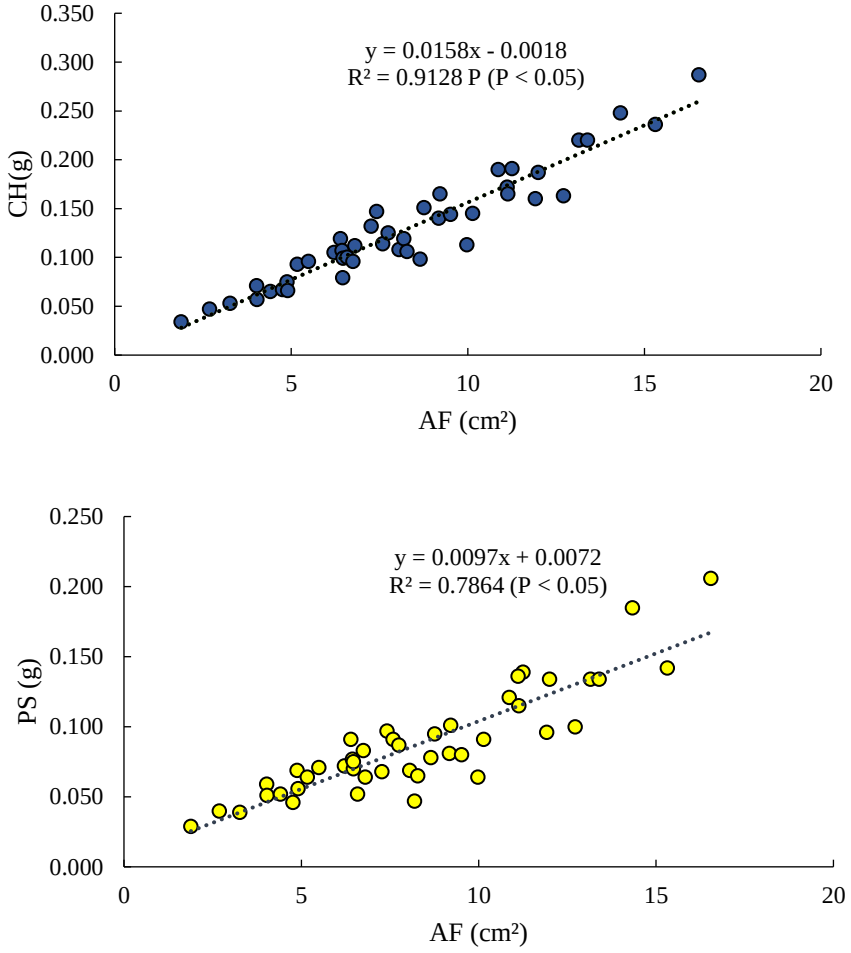

Figura 20. *Tendencia general del peso seco de la lámina foliar (PS) y de su contenido de humedad (CH) en función del área foliar (AF) de E. aurantiacus para todo el gradiente altitudinal.*

Las poblacionales medias del porcentaje de espesor para el parénquima empalizada (Pemp) y el esponjoso (Pesp) reflejaron un comportamiento contrastante entre las franjas de vegetación (figura 21.), la población de 2.800 m.s.n.m. en el bosque andino tiene una relación de 1.6:1 ocupando mayor espacio del mesófilo el Pesp que el Pemp. El bosque altoandino a 3.000 m.s.n.m. la relación de Pemp y Pesp se observó una inversión y un cambio en la proporcionalidad con 1.2:1 siendo el Pemp el que ocupa mayor espacio en el mesófilo e intensificándose hacia los 3.200 m.n.s.m. en el páramo (figura 22.).

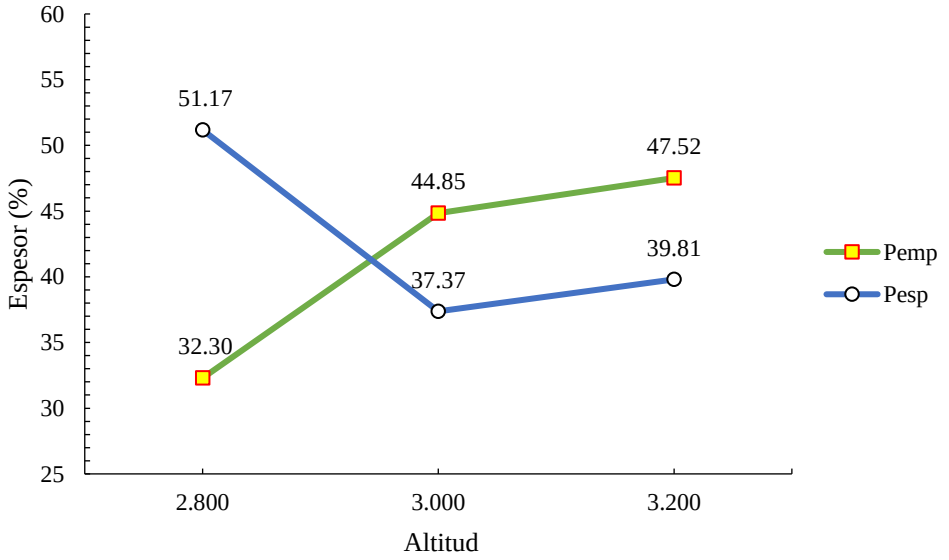

Figura 21. *Comparación del porcentaje de espesor entre el parénquima en empalizada (Pemp) y el parénquima esponjoso (Pesp) a través del gradiente altitudinal.*

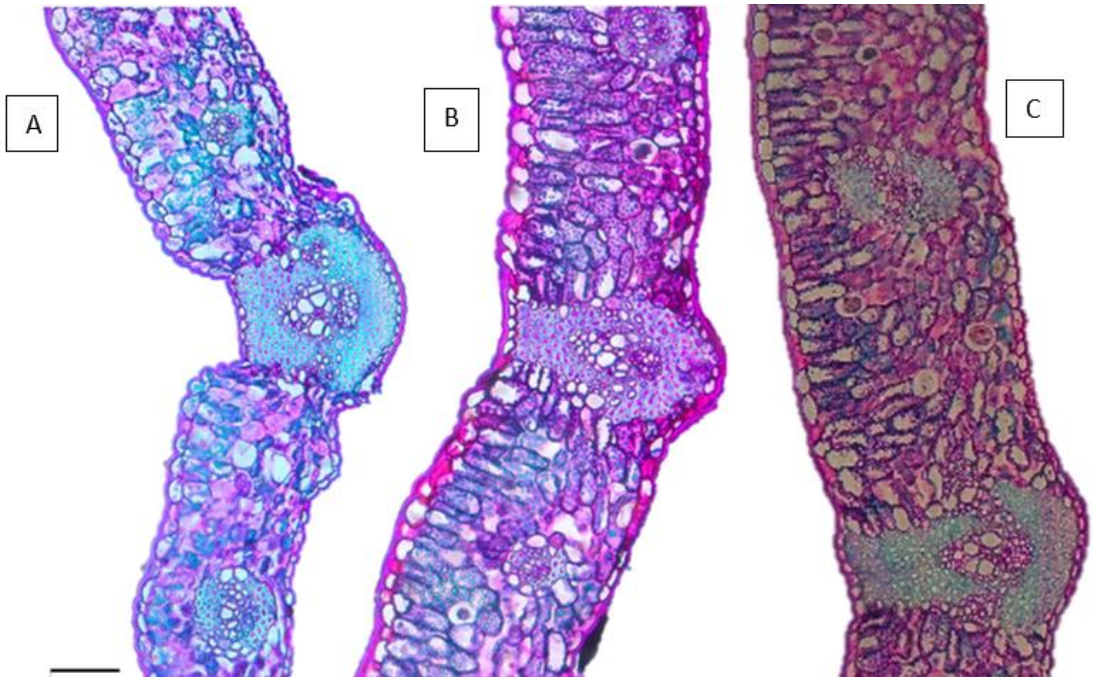

Figura 22*. Anatomía de E. aurantiacus en cada uno de los puntos (A) 2.800, (B) 3.000 y (C) 3.200 m.s.n.m., se observa el desarrollo diferencial de los estratos de parénquima en empalizada. Escala = 50 um.*

5.4 Microclima

El microclima son todas aquellas condiciones locales que no se corresponden con el clima general de la región y se define como el conjunto de variables atmosféricas en un determinado lugar y dentro de un entorno reducido (Smith & Smith, 2007). Las variables Humedad relativa (%HR), temperatura (C°) e intensidad lumínica (lum/ft^2) mostraron un comportamiento altamente contrastante en cada uno de los puntos donde se localizaba el HOBO en horas diurnas. Se observaron diferencias significativas (P< 0.05) entre las medias de cada una de las variables. El modelo diurno de la prueba Tukey HDS con respecto a las variables separó sus medias en subconjuntos homogéneos (Anexo 1).

5.4.1 Temperatura

La menor temperatura con respecto a sus medias se reportó en los puntos 3.180 m.s.n.m. con 12.3 C° mientras que la mayor temperatura fue 16.2 C° a la altura de 2.783 m.s.n.m. (Figura 23.) se observó un cambio abrupto entre los 2.783 y 3.023 m.s.n.m.

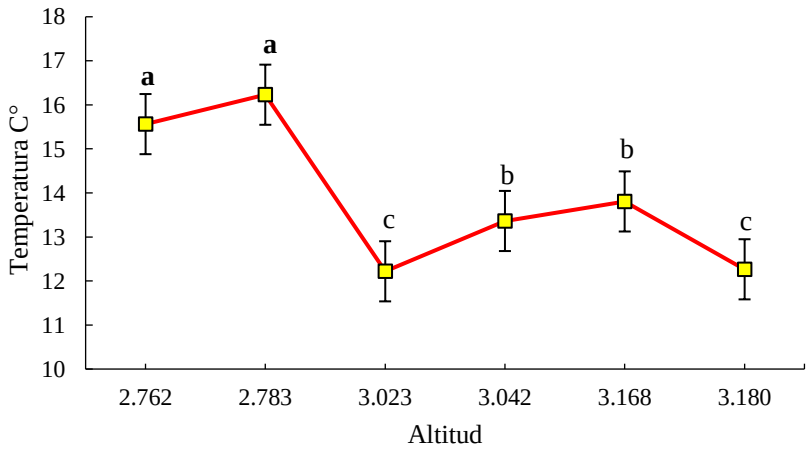

***Figura 23**. Ordenamiento de la temperatura media del aire, en el periodo diurno, en función del gradiente altitudinal en la cuenca del río Chitagá, Norte de Santander (septiembre de 2020).*

El punto 2.800 m.s.n.m. perteneciente al bosque andino presentó temperaturas mínimas de 6.9 C° y máximas de 35.0 C°, el bosque altoandino (3.000 m.s.n.m.) las temperaturas más bajas fueron de 6.6 C° y las más altas 30.3 C°. En el páramo hacia los 3.200 m.s.n.m. estas temperaturas registraron temperaturas de 4.3 C° hasta 29.7 C° las más bajas de cada uno de los puntos (Figura 24).

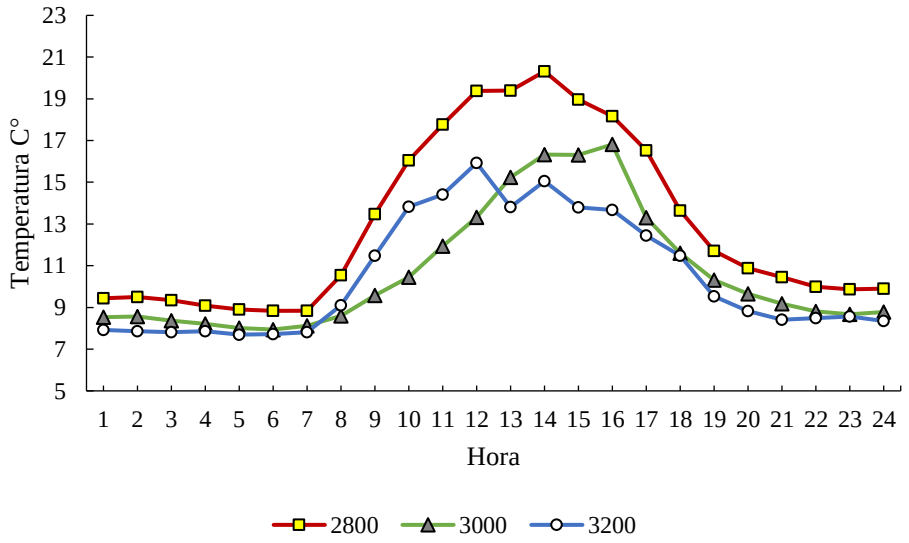

***Figura 24**. Comportamiento circadiano (N=10) de la temperatura media del aire (septiembre 17 al 26 de 2020) en función de las franjas de bosque andino, altoandino y páramo, cuenca del río Chitagá, Norte de Santander.*

5.4.2 Humedad Relativa

El porcentaje de humedad relativa (%HR) tuvo el valor más bajo a los 3.168 m.s.n.m. en la franja de páramo con 73.7% mientras que el %HR más alto fue 3.023 m.s.n.m. con 85.7% perteneciente al bosque altoandino, se observa una similitud en las variaciones entre el bosque andino (2.800) y el bosque altoandino (3.000) (figura 25).

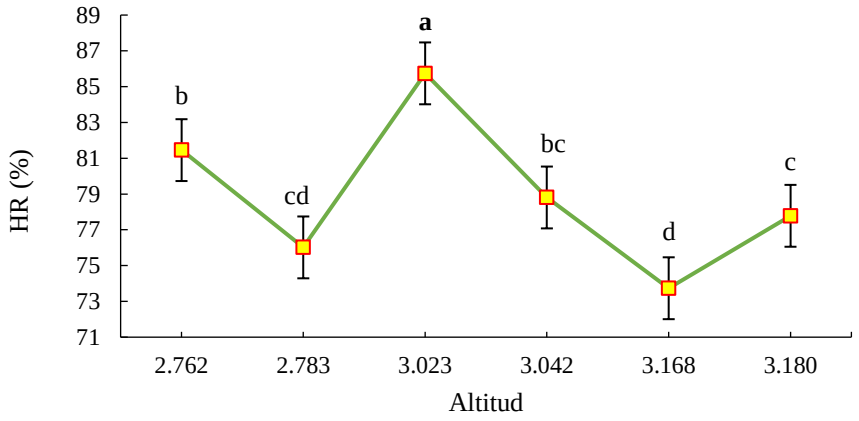

Figura 25. *Ordenamiento del porcentaje de humedad relativa (HR) del aire, en el periodo diurno, en función del gradiente altitudinal en la cuenca del río Chitagá, Norte de Santander (septiembre de 2020).*

En cada uno de los puntos la humedad relativa llego a 100% sin embargo los valores mínimos de humedad fueron diferentes en cada uno. El bosque andino (2.800 m.s.n.m.) presentó mínimos de 23 %, el bosque altoandino (3.000 m.s.n.m.) con 29.1% y el páramo hacia los 3.200 m.s.n.m. tuvo 31.8 %, de esta manera el bosque altoandino por su carácter umbrófilo reportó una mayor humedad (Figura 26.).

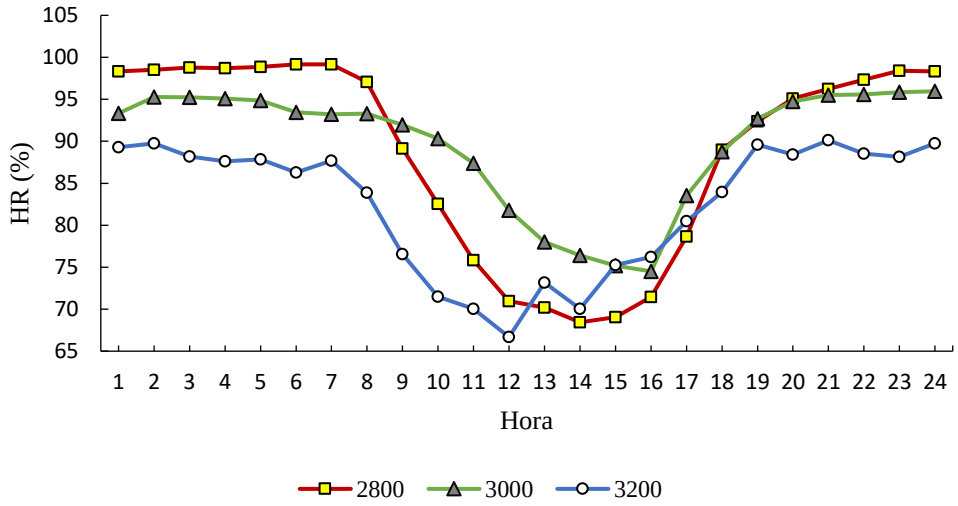

Figura 26. *Comportamiento circadiano (N=10) de la humedad relativa del aire (septiembre 17 al 26 de 2020) en función de las franjas de bosque andino, altoandino y páramo, cuenca del río Chitagá, Norte de Santander.*

5.4.3 Intensidad de luz

Los valores de lum/ft^2 fueron más altos en la zona de páramo con una media de 627 lum/ft^2 a los 3.180 m.s.n.m., mientras que los valores de intensidad más bajos fueron de 49.9 lum/ft^2 a los 3.042 m.s.n.m. perteneciente a la cobertura de bosque altoandino, se observa cómo entre los 3.000 y 3.200 m.s.n.m. existe un aumento significativo de esta variable (figura 27.).

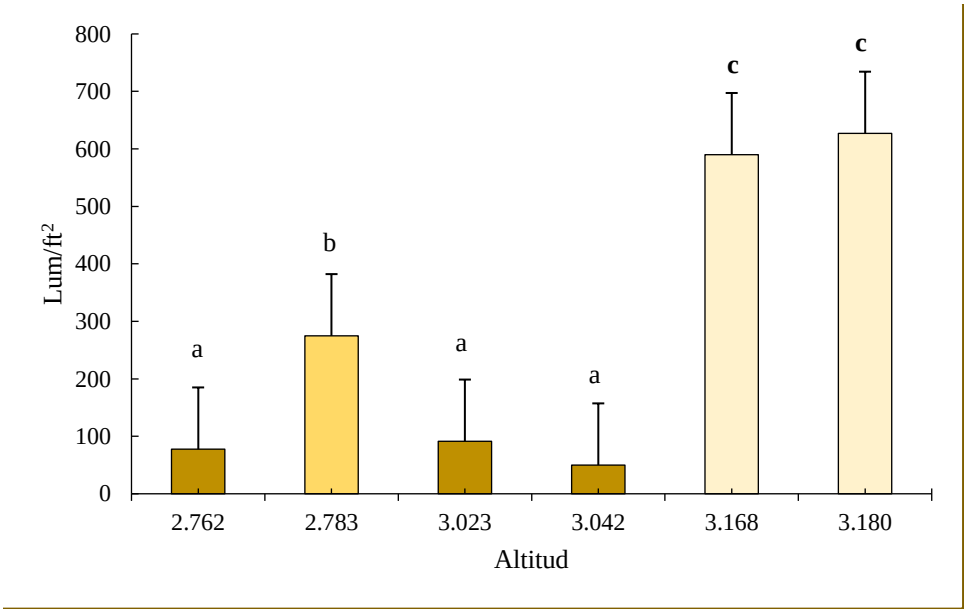

Figura 27. *Ordenamiento de la Intensidad de la luz (lum/ft^2) del aire, en el periodo diurno, en función del gradiente altitudinal en la cuenca del río Chitagá, Norte de Santander (septiembre de 2020).*

La intensidad de luz mínima para cada uno de los puntos fue de 0.4 lum/ft^2. El bosque altoandino (3.000 m.s.n.m.) el máximo reportado fue de 1394.9 lum/ft^2 mientras que para el bosque andino y la zona de páramo registraron valores máximos de 2998.9 lum/ft^2 de esta manera se considera que el bosque altoandino presenta una menor luminosidad en comparación a los otros dos biomas (figura 28).

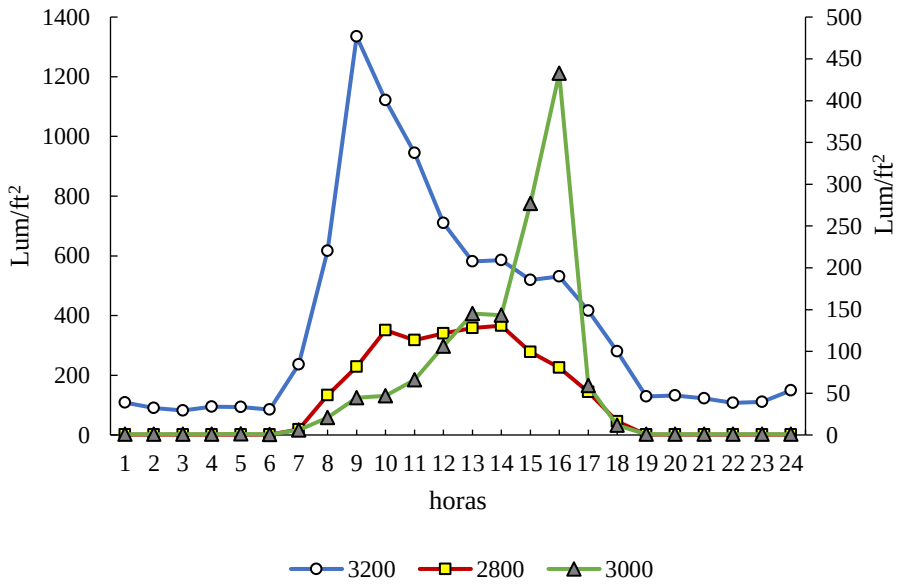

Figura 28. *Comportamiento circadiano (N=10) de la intensidad de luz media del aire (septiembre 17 al 26 de 2020) en función de las franjas de bosque andino, altoandino y páramo, cuenca del río Chitagá, Norte de Santander.*

5.4.4 Humedad del suelo

Los porcentajes de humedad del suelo para los tres puntos variaron, el punto 2.800 m.s.n.m. reportó los valores más bajos de humedad con un 13.07% a diferencia de los otros dos puntos. El valor más alto estuvo presente en el punto 3.000 m.s.n.m. con 26.27% seguido por el páramo con un 22.47% (figura 29).

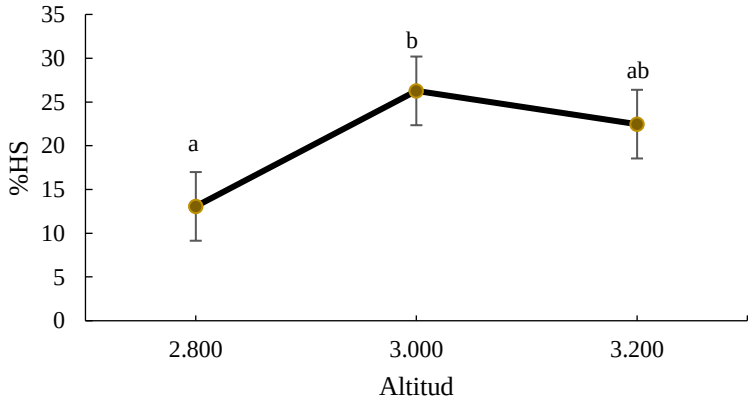

Figura 29. *Media del porcentaje de humedad del suelo en función del gradiente altitudinal en la cuenca del río Chitagá, Norte de Santander (septiembre de 2020).*

5.4.5 Variabilidad del microclima

El análisis de regresión lineal general múltiple mostró la existencia de una relación significativa (p=0,001) entre las variables humedad relativa y la temperatura del aire a lo largo del gradiente que viene explicada por la ecuación (1)

(1) HR = -3,179(Temperatura) -0,03(Altitud) + 212,024

El coeficiente de determinación (R^2) fue de 0,66: la temperatura media diurna por altitud, explica el 66% de la variabilidad de la humedad relativa media en los seis puntos del registro microclimático comprendido entre el 17 y el 26 de septiembre de 2020. De esta manera cada grado que incremente la temperatura, la humedad relativa descenderá en un 3,2% y, además, por cada metro que se asciende en el gradiente altitudinal, la humedad relativa descenderá un 0,03%. De tal manera que, la temperatura es la variable más importante para realizar una estimación correcta de la humedad relativa (Anexo 2.)

Los modelos de cada multiparámetro reflejaron relaciones lineales y exponenciales, existen diferencias entre sus razones de cambio que pueden demostrarse por los valores de R^2 siendo diferentes incluso en el mismo tipo de bioma lo que muestra una alta variabilidad microclimática (figura 30 y tabla 3).

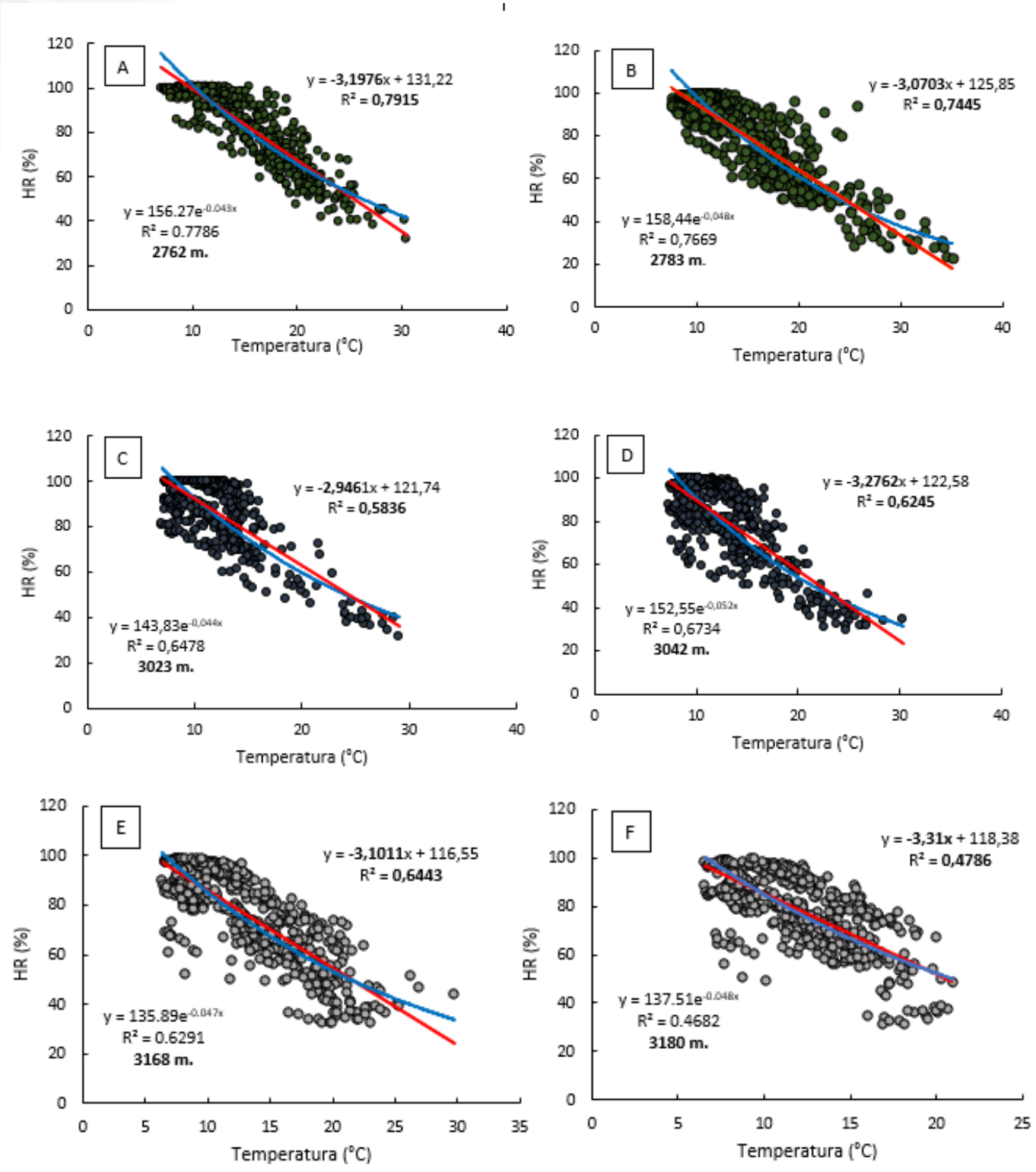

Figura 30. *Tendencia de la relación entre el porcentaje de humedad relativa (HR) y la temperatura en cada sitio donde se colocó el multiparámetro. Bosque andino: (A) 2.762 y (**B**) 2.783 m.s.n.m. Bosque altoandino: (**C**) 3.023 y (**D**) 3.042 m.s.n.m. Páramo: (**E**) 3.168 y (**F**) 3.180 m.s.n.m. P< 0.05. (septiembre 2020)*

.

Tabla 3. *Comparación de las razones de cambio de los modelos de regresión lineal simple de la relación HR (%) en función de la temperatura del aire (°C) entre los puntos de muestreo de los orobiomas de la cuenca alta del río Chitagá, septiembre 17 al 26 de 2020.*

Altitud (msnm.)	**Orobioma**	**Ecuación**	**R^2 (p)**	**Intercepto**	**AIC**	**Anova**
2762	Bosque andino	HR = **-3,1976**(T) + 131,2	0,79 p=2,2e-16	p=2,2e-16	3339,4	p=2,2e-16
2783		HR = **-3,0703**(T) + 125,8	0,74 p=2,2e-16		3707,3	
3023	Bosque altoandino	HR = **-2,9461**(T) + 121,7	0,58 p=2,2e-16		3670,7	
3042		HR = **-3,2762**(T) + 122,6	0,62 p=2,2e-16		3819,7	
3168	Páramo	HR = **-3,1014**(T) + 116,5	0,64 p=2,2e-16		3760,2	
3180		HR = **-3,31**(T) + 118,4	0,48 p=2,2e-16		3801,1	

6. DISCUSIÓN

La dinámica de las variables humedad relativa, intensidad de luz y temperatura se comportaron de manera similar, sin embargo, sus valores aumentaron/disminuyeron según la altitud, lo que demuestra la existencia no solo de un gradiente microclimático sino además una variabilidad microclimática en la que se ve expuestos los individuos de *Elleanthus aurantiacus* dentro de cada población. Tal variabilidad puede explicar cómo rasgos como el número de estratos de parénquima varían dentro de cada población. Las tres poblaciones exhiben diferencias en sus rasgos morfo-anatómicos lo que establece tres bioformas foliares que se orientan según variables locales a través del gradiente altitudinal.

6.1 Respuestas adaptativas de *Elleanthus aurantiacus* a los 2.800 m.s.n.m.

El bosque andino se caracteriza por ser una vegetación de tipo secundario o transicional entre un bosque primario y actividades agrícolas (cultivos), la aparición de claros abiertos permite que la radiación traspase y aumente la temperatura y la intensidad de luz, lo cual disminuye además el contenido hídrico del suelo donde se encuentra la población estudiada. Un aumento de la temperatura representa una alta probabilidad de desecación en la hoja (Vogel, 2009). La organización anatómica que se expresa aquí representa una estrategia para mantener la homeóstasis de la temperatura en la hoja, los porcentajes de tejido en el mesófilo difieren, siendo el parénquima esponjoso el de mayor proporción con 51.17% frente al empalizada con 32.3% con varios espacios celulares que permiten la vía apoplasto y adquiere la textura mesofítica de la hoja.

Es importante recalcar que la funcionalidad del esponjoso está vinculada al proceso de evaporación y transpiración al estar unidos a las estomas, varias plantas utilizan el

enfriamiento por transpiración (Oguchi *et al*., 2018); ese proceso consiste en manejar la diferencia de presión de vapor entre el espacio intercelular y la atmósfera provocada por la evaporación del agua en la vía apoplástica (Morfoanatomía) (Pirson, 1976). Sin embargo, para que el proceso de evaporación dentro de la hoja se logre es necesario que las moléculas de agua adquieran suficiente energía cinética para pasar a estado gaseoso, es por eso que además del esponjoso *E. aurantiacus* utiliza el parénquima en empalizada como tejido que redirige la energía hacia los sitios que contienen agua como las vainas vasculares y se dé el cambio de estado, así mismo provee a la planta un mecanismo de foto-protección. Un mayor porcentaje de sitios extracelulares almacena por definición más vapor, lo que favorece el gradiente entre la hoja y la atmósfera mediante el intercambio a través de los estomas (Crang *et al*., 2018). Lo anterior representa una estrategia vinculada a un mecanismo termorregulador en las hojas del *E. aurantiacus* en esta población.

6.2 Respuestas adaptativas de *Elleanthus aurantiacus* a los 3.000 m.s.n.m.

Los rasgos característicos de esta población fueron el contenido de humedad, el área foliar y el área foliar específica, rasgos que a diferencia de las otras dos poblaciones fueron más altos. La relación entre el área foliar y el contenido de humedad son un aspecto clave, se ha visto cómo orquídeas nativas gastan 1.000 g de agua por cada gramo de materia seca que crean, lo que incide en valores altos de área foliar especifica en esta población (Zotz & Hietz, 2001). Pero tales aumentos repercuten en una disminución de algunos rasgos como el grosor de la hoja (tabla 1) por lo cual la acumulación de agua debe estar relacionada con la turgencia foliar y la capacidad de retención de agua por parte de las vacuolas, además de células más grandes que permitan el desplazamiento de los cloroplastos hacia sitios donde le permita captar más luz (Oguchi *et al*., 2018; Wada, 2013).

Aunque la disponibilidad de humedad en el suelo y en el ambiente junto con áreas foliares más grandes como tal es beneficioso porque permite una difusión más lenta de CO_2 (Pirson, 1976). La disponibilidad de luz representa la mayor limitante para la población de *E. aurantiacus* en el bosque altoandino, un ambiente umbrófilo como consecuencia de un dosel espeso dificultan la entrada de este recurso. Una plataforma foliar más extensa permite una mayor probabilidad de captación de luz, pero es insuficiente para suplir el gasto de energía alto del crecimiento vegetal (Baltazar & Solano, 2020). El aumento del espesor de parénquima en empalizada no parece estar vinculado como una estrategia de foto-protección, ya que en este lugar las intensidades de luz son bajas. Teniendo en cuenta que lo que se busca es la eficiencia en el uso de la luz no es raro pensar que un aumento en el espesor, así como estratos de parénquima estén vinculados a una redirección de la luz hacia las células del mesófilo más alejadas de la parte adaxial y así promover la fase de fotoasimilación en la mayor parte del clorénquima.

6.3. Respuestas adaptativas de *Elleanthus aurantiacus* a los 3.200 m.s.n.m.

Los individuos de *E. aurantiacus* ubicados en el páramo se someten a un estrés constante por las fluctuaciones de las variables climáticas. La intensidad de luz es mayor y más prolongadas durante el día a diferencia de los otros dos sitios; tales aumentos notables de luz pueden provocar daños en los fotosistemas de las plantas debido al contínuo flujo luminoso por unidad de área (Costa, 2014). Un área foliar reducida en la población le permite disminuir la incidencia de ese flujo luminoso, la reducción del área foliar permite además direccionar el gasto energético en el aumento de superficie hacia otras partes de la hoja como los son un mayor grosor o una conformación tisular más eficiente en el mesófilo.

La organización anatómica que expresa *E. aurantiacus* es de un mesófilo compacto y bien diferenciado, las hojas en el páramo presentan una longitud y número de estratos de parénquima en empalizada mayores dentro del gradiente, con pocos espacios intercelulares y células del esponjoso más definidas, el espesor de empalizada y esponjoso también exhiben una proporcionalidad, algo que también ocurre en la población de 3.000 m.s.n.m. teniendo en cuenta que la formación de tejido en empalizada depende en gran medida del entorno de luz, una ampliación de estos rasgos repercuten en tasas de fotosíntesis máximas a una intensidad de luz dada bajo una proporción específica entre empalizada y tejidos esponjosos (Oguchi *et al*., 2018)

La absorción de luz por la hoja depende de la anatomía, ya que afecta la trayectoria de la luz a través de la reflexión y la refracción. *E. aurantiacus* utiliza como estrategia la disposición de los cloroplastos hacia las paredes de las células del mesófilo como se vio en los cortes longitudinales, un mayor tamiz de cloroplastos en las paredes de forma perpendicular permite un mayor control y paso de la luz en toda la hoja evitando el autosombreado de los mismos cloroplastos. Las células de la empalizada son menos anchas tal vez por la reducción de área foliar en el páramo lo que podría restringir además el movimiento interno de los cloroplastos (Wada, 2013).

El ambiente de luz dentro de la hoja puede ser bastante heterogéneo; no todos los cloroplastos reciben la misma cantidad y calidad de luz (Covshoff, 2018). Otra característica que se evidencia en *E. aurantiacus* y que es común en las orquídeas son las drusas y rafidios, estas estructuras permiten que la luz se disperse y penetre más profundamente, lo que resulta en un gradiente de luz reducido dentro de una hoja (Gal *et*

al., 2012). Bajo intensidades de luz altas, esto permite que más luz llegue a las partes más profundas de la hoja, posiblemente aumentando la fotosíntesis (Oguchi *et al*., 2018).

Células dispuestas en columnas de mayor longitud, una organización de cloroplastos periclinal y la presencia de rafidios, desvía la longitud del camino óptico a través de la hoja; lo anterior se sustenta en cómo la reflexión y la refracción son causadas por la diferencia en los índices de refracción de los componentes de las hojas (Ej: las células tienen un índice de refracción más alto que los espacios de aire) el efecto de desvío por lo tanto se vería influenciado por la forma de la célula (Ribeiro *et al*., 2020; Terashima *et al*., 2009). Lo anterior se presume es la estrategia de foto-protección y eficiencia anatómica de *E. aurantiacus* que además está presente en los otros dos biomas, pero a una menor magnitud.

Los tricomas trifurcados son frecuentes en la tribu Sobraliineae (K. M. Neubig, 2012). La densidad de tricomas en esta población fue mayor en comparación a los otros dos sitios. Según Konrad y col. (2015) los tricomas pueden promover la condensación del agua y aumentar la humedad en la superficie de la hoja. Además, permitiría que los estomas permanezcan abiertos durante períodos más prolongados en el día. Algo semejante ocurre con la dinámica de la intensidad de luz en el páramo donde se observó como el flujo lumínico comienza horas antes y termina más tarde que en los otros dos puntos. Ese aumento de humedad y condensación permite aumentar así la duración del período fotosintético efectivo (Konrad *et al*., 2015; Oguchi *et al*., 2018).

6.4 Consideraciones sobre *Elleanthus aurantiacus* y su plasticidad fenotípica.

Este conjunto de adaptaciones que *Elleanthus aurantiacus* exhibe en cada uno de los puntos una plasticidad fenotípica bajo diferentes tipos de biomas y puede estar relacionado con la distribución amplia de la especie en el neotrópico que va desde Honduras hasta Bolivia (Bernal *et al*., 2020). Además, es importante ya que *Elleanthus* es un género donde sus especies pueden ser epífitas o terrestres obligadas lo que enmarca un espectro de adaptación amplio sobre todo en ambientes tan contrastantes como es la alta montaña (K. M. Neubig, 2012).

Los resultados morfológicos y anatómicos sobre todo en caracteres como área foliar y parénquima en empalizada son importantes, ya que manifiestan una variación notable a través del gradiente altitudinal y transicional, rasgos que dentro de la ecológica evolutiva se relacionan puesto que cuando un rasgo está canalizado, puede estar bien adaptado a un solo entorno, pero cuando un rasgo es plástico puede estar bien adaptado a diferentes ambientes (Van Kleunen & Fischer, 2005).

Aspectos como reducción de la altura, una mayor ramificación, aumento de el grosor de la planta como la población del páramo, una longitud entre nudos amplia y un crecimiento vegetal mayor con hojas más grandes en el caso del bosque altoandino. Reflejan como existen costos debido a la canalización de energía a otros rasgos dentro de la plasticidad en esta especie, sin embargo, sería bueno estudiar cuales son límites de esta plasticidad (Auld *et al*., 2010).

Otros estudios como el caso de a orquídea epífita *Liparis resupinata* en el norte de Tailandia mostraron patrones de variación morfológica en relación con el entorno de

crecimiento local de plantas individuales. Se encontró que los principales grupos de caracteres vegetativos y florales covarían con diferentes combinaciones de parámetros ecológicos. Aunque no documentaron la plasticidad fenotípica en *L. resupinata*. Tales patrones generales observados serían congruentes con un escenario de plasticidad fenotípica (Tetsana *et al*., 2014). Algo parecido pasa con la orquídea hemiepífita *Vanilla bahiana* en Brasil se evaluó el efecto de un gradiente de luz formado por el sotobosque de un bosque de galería y la estacionalidad del agua sobre la estructura y fisiología de las hojas. Se observó cómo en las hojas más sombreadas tenían estrategias para una mejor captura de luz y procesamiento de energía, mientras que las hojas que recibieron más luz mostraron una mayor fijación de carbono. Llegando a tener una plasticidad para la aclimatación dentro de la misma planta (Buss, 2020).

Algunos estudios como en *Miconia en* Venezuela también reflejan patrones similares en cuanto a cambios en su morfoanatomia, donde especies como *Miconia latifolia* y *M. tinifolia* que ascienden hasta los 3.500 m.s.n.m. y presentan hojas típicamente xeromórficas con características como venación reticulada, cutícula gruesa, epidermis de células pequeñas, hipodermis pluriestratificada y mesófilo muy compacto. *M. chionophylla*, en cambio, presenta hojas mesomórficas: venación y mesófilo laxo, cutícula delgada, densidad estomática baja, células epidérmicas grandes y carece de hipodermis, pero asciende a 4.000 m.s.n.m. (Ely *et al*., 2005).

Los cambios morfológicos y anatómicos tienen valor sistemático y filogenético puesto que representan estados de carácter, revisar si estos estados de carácter son generales

entre especies cercanas agregaría claridad al estudio taxonómico y ecológico de este grupo de plantas.

9. CONCLUSIONES

Elleanthus aurantiacus exhibe respuestas adaptativas al ambiente a diferentes escalas de organización biológica en las cuales se consideran importantes el ámbito molecular por la contención y acumulación de moléculas de agua, celular en el cambio de forma general y disposición de cloroplastos, tisular a través de la organización de los tipos de tejido, fisiológico por el carácter facultativo C_3-C_4 y eco-fisiológico por la funcionalidad de sus tricomas y rafidios, contribuyendo así a la homeóstasis de los individuos en cada bioma.

Elleanthus aurantiacus manifiesta una adaptabilidad en los rasgos morfológicos y anatómicos foliares sobre todo en el área foliar y el parénquima en empalizada como una forma de aclimatación frente a las variaciones meteorológicas altamente contrastantes dentro y entre los biomas pertenecientes en la transición de bosque andino- páramo que constituyen un efecto directo sobre el nicho ecológico de la especie.

Las tres poblaciones de *Elleanthus aurantiacus* representan tres bioformas funcionales distintas que posiciona a la especie como un organismo modelo para estudios de funcionalidad y adaptabilidad en diversos entornos, más aún en escenarios de cambio climático que puedan esclarecer dinámicas y procesos ecológicos de esta familia de plantas en biomas de alta montaña.

Formando líderes para la construcción de un nuevo país en paz

7. BIBLIOGRAFIA

Arévalo, R., Figueroa, J., & Madriñán, S. (2011). Anatomía foliar de ocho especies de orquídeas epífitas. LANKESTERIANA, 11(0), 39—54.

Auld, J. R., Agrawal, A. A., & Relyea, R. A. (2010). Re-evaluating the costs and limits of adaptive phenotypic plasticity. October 2009, 503–511. https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1355

Baltazar, S., & Solano, R. (2020). Diversidad y rasgos funcionales de orquídeas terrestres en bosques de un área natural protegida del noreste de México. Botanical Sciences, 98(4), 468–485. https://doi.org/10.17129/botsci.2600

Benzing, D. H., & Atwood, J. T. (1984). Orchidaceae: ancestral habitats and current status in forest canopies. Syst, 9, 155–165.

Benzing, D. H., & D.W., O. (1981). Vegetative reduction in epiphytic Bromeliaceae and Orchidaceae: Its Origin and significance. Biotropica, 13, 131–140.

Benzing, D. H., Friedman, W. E., Peterson, G., & Renfrow, A. (1983). Shootlessness, velamentous roots, and the pre-eminence of Orchidaceae in the epiphytic biotipe. Am. J. Bot., 70, 121–133.

Bernal, R., Gradstein, S. R., & Celis, M. (2020). Catálogo de Plantas y Líquenes de Colombia. Universidad Nacional de Colombia., 1.1.

Betancur, J., Sarmiento, H., Toro-González, L., & Valencia, J. (2015). Plan para el estudio y la conservación de las orquídeas en Colombia. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Colombia; Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., 336.

Buss, A. . (2020). COMO O GRADIENTE ALTITUDINAL DE LUZ NO SUB-BOSQUE AFETA AS CARACTERÍSTICAS ESTRUTURAIS E FISIOLÓGICAS DE HEMIEPÍFITAS: O CASO DE Vanilla bahiana Hoehne (ORCHIDACEAE). UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA.

Chaparro, O. (2018). Estructura de la comunidad de orquídeas (orchidaceae) en tres coberturas vegetales en un ecosistema altoandino, boyacá, Colombia. Universidad De La Salle. Bogotá D.C., Colombia.

Costa, T. (2014). Caracterização anatofisiológica de Cattleya guttata Lindl. e Laelia tenebrosa Rolf. (Orchidaceae): efeito da radiação. Universidade Federal do Espírito Santo, São Mateus.

Covshoff, S. (2018). Photosynthesis Methods and Protocols. In Methods in Molecular Biology (Vol. 1770).

Cox, C., Moore, P., & Ladle, R. (2016). Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach (9th Editio).

Crang, R., Lyons-Sobaski, S., & Wise, R. (2018). Plant Anatomy A Concept-Based Approach to the Structure of Seed Plants. In Plant Anatomy.

Cuesta, F., Bustamante, M., Becerra, M. T., Postigo, J., & Peralvo, J. (2012). Panorama andino sobre el cambio climático: Vulnerabilidad y adaptación en los Andes Tropicales. CONDESAN, SGCAN, Lima.

Diaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la diff é rence : plant functional diversity matters to ecosystem processes. 16(11), 646–655.

Donohue, K. (2003). Setting the stage: Phenotypic plasticity as habitat selection. International

Journal of Plant Sciences, 164(SUPPL. 3). https://doi.org/10.1086/368397

Ely, F., Torres, F., & Gaviria, J. (2005). Relación entre la morfoanatomía foliar de tres especies de Miconia (Melastomataceae) con su hábitat y distribución altitudinal en el Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Acta Botanica Venezuelica, 28(2), 275–299.

Farfán, J., Otero, T., & Luer, C. (2003). Especies de Lepanthes (ORCHIDACEAE) de Colombia. Biota Colombiana, 4(1), 33–47.

Freudenstein, J., & Chase, M. (2015). Phylogenetic relationships in Epidendroideae (Orchidaceae), one of the great flowering plant radiations: progressive specialization and diversification. Annals of Botany, 115(4), 665–681.

Froehlich, K., Kralik, M., Papesch, W., Rank, D., Scheifinger, H., Stichler, W., Liu, W. Y. J., Liu, W. Y. J., Li, P. J., Gao, L., Shen, Y. X., Wang, P. Y., Zhang, Y. P., Li, H. M., Beck, E., Bendix, J., Kottke, I., Makeschin, F., Mosandl, R., … Zech, W. (2008). The Ecosystem (Reserva Biológica San Francisco) In: Beck, Erwin Bendix, Jörg Kottke, Ingrid Makeschin, Franz Mosandl, Reinhard Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador. Ecological Studies, 198. In Agricultural and Forest Meteorology (Vol. 198, Issues 1–2).

Gal, A., Brumfeld, V., Weiner, S., Addadi, L., & Oron, D. (2012). Certain biominerals in leaves function as light scatterers. Adv Mater, 24, 77–83.

Gianoli, E., & Cabrera, H. (2004). Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. Fisiología Ecológica En Plantas. Editorial de La …, 13–25. http://www.euv.cl/archivos_pdf/libros_nuevos/fisiologia_ecologica_cap1.pdf%5Cnhttp://euv.cl/archivos_pdf/libros_nuevos/fisiologia_ecologica_cap1.pdf

Hernández, J., & Sánchez, H. (1992). Biomas terrestres de Colombia: 153-172 (en) HALFFTER, G. (comp. La Diversidad Biológica de Iberoamérica I. Instituto de Ecología, A.C., México.

Hook, B., & Burke, I. (2000). Biogeochemistry in a shortgrass landscape: control by topography, soil texture, and microclimate. Ecology, 10(10), 2686–2703.

IAvH, U. de P. U. I. de I. en R. B. A. von H. (2014). ESTUDIOS TÉCNICOS, ECONÓMICOS, SOCIALES Y AMBIENTALES COMPLEJO DE PÁRAMOS TAMÁ.

Konrad, W., Burkhardt, J., Ebner, M., & Roth-Nebelsick, A. (2015). Leaf pubescence as a possibility to increase water use efficiency by promoting condensation. Ecohydrology, 8, 480–492.

Krömer, T., Gradstein, R., & Acebey, A. (2007). Diversidad y ecología de epífitas vasculares en bosques montanos primarios y secundarios de Bolivia. Ecología En Bolivia, 42(1), 23–33.

León, E., Agostini, G., & Rodríguez, P. (1988). Morfología y anatomía de especies leñosas venezolanas de Belencita, Capparis, Morisonia y Steriphoma (Capparaceae). Mem. Soc. Venez. Ci. Nat. La Salle. Tomo XLVIII (129), 93–115.

López, H. (2011). Orquídeas nativas de Santander. Gobernación de Santander. Santander, Colombia.

Lüttge, U. (2014). Physiological Ecology of Tropical Plants.

Medina, E. (1987). Aspectos ecofisiológicos de plantas CAM en los trópicos. Biol. Trop., 35(1), 55–70.

Molles, M. C. (2016). Ecology Concepts Applications. In McGraw Hill.

Montagnini, F., & Jordan, C. (2005). Importance of Tropical Forests.

Murcia, M., & Ochoa, M. (2008). Respiración edáfica en una comunidad sucesional de pastizal del bosque altoandino en la cuenca del río Pamplonita, Colombia. Caldasia, 30, 323–339.

Neubig, K. M. (2012). Systematics of tribe Sobralieae (Orchidaceae): Phylogenetics, pollination, anatomy, and biogeography of a group of Neotropical orchids. Florida: Department of Biology. University of Florida. University of Florida.

Neubig, Kurt M., Carlsward, B. S., Whitten, W. M., & Williams, N. H. (2015). Nectary structure and nectar in Sobralia and Elleanthus (Sobralieae: Orchidaceae). Lankesteriana, 15(2), 113–127. https://doi.org/10.15517/lank.v15i2.20744

Oguchi, R., Onoda, Y., Terashima, I., & Tholen, D. (2018). The Leaf: A Platform for Performing Photosynthesis (Vol. 44). http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-93594-2

Oliveira, V., & Sajo, M. (1999). Anatomía foliar de espécies epífitas de Orchidaceae. Rev. Bras. Bot., 22, 363–374.

Parra, E., & Rodríguez, N. (2007). Plasticidad fenotípica de Lippia alba y Lippia origanoides (Verbenaceae) en respuesta a la disponibilidad de luz. Acta Biológica Colombiana, 12(91–101).

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., & Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 61(13), 167.

Perry, D. . (1985). Ecología de la selva tropical húmeda. Investigación y Ciencia, 64–73.

Pirson, A. (1976). Transport in Plants II. In Transport in Plants II (Vol. 2). https://doi.org/10.1007/978-3-642-66230-0

Rangel-ch, J. O. (2015). La biodiversidad de Colombia : significado y distribución regional. 39(151), 176–200.

Rangel-Ch, J. O., & Aguilar-P, P. M. (1995). Una aproximación sobre la diversidad climática en las regiones naturales de Colombia. Colombia Diversidadtica I. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia-Inderena, Bogotá, 25–77.

Reina, G., Rubiano, J., Castro, F., & Soriano, I. (2017). Orchids distribution and bioclimatic niches as a strategy to climate change in areas of tropical dry forest in Colombia. LANKESTERIANA, 17, 32.

Ribeiro, J. P., Paula-Souza, J., & Silva, C. (2020). Morfoanatomia de órgãos vegetativos de duas espécies de Cattleya (Orchidaceae) nativas do Brasil Orchidaceae é a maior família de plantas vasculares , e constitui-se num grupo sob intensa ameaça devido conhecimento do gê. Rodriguésia, 71.

Rosado, A. (2012). PLASTICIDAD FISIOLÓGICA DE TILLANDSJA UTRICULATA L. (BROMELIACEAE) EN DOS AMBIENTES CONTRASTANTES DE TEMPERATURA Y HUMEDAD RELATIVA.

Roth, I. (1964). Microtecnia Vegetal. Ediciones de la Biblioteca. Imprenta Universitaria, Universidad Central de Venezuela. Caracas (3rd ed.).

Salazar, S. (2012). Germinación asimbiótica de semillas y desarrollo in vitro de plántulas de Cattleya mendelii Dombrain (Orchidaceae). Acta Agronómica, 61(1), 69–78.

Sarmiento, C., & León, O. (2015). Transición bosque–páramo. Bases conceptuales y métodos para su identificación en los Andes colombianos. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt., 156.

Smith, T., & Smith, R. (2007). Ecología 6a edición. Pearson Educación, SA, Madrid., 776.

Stencel, M., Bertin, R. L., Souza-Leal, T., & Pedroso-de-Moraes, C. (2016). PLASTICIDADE FENOTÍPICO-VEGETATIVA DE Oeceoclades PHENOT YPIC AND VEGETATIVE PLASTICIT Y OF Oeceoclades maculata (LINDL .) LINDL . (ORCHIDACEAE) IN T WO ENVIRONMENTS OF A FOREST AREA. Revista Em Agronegócio e Meio Ambiente, 9(3), 635–655.

Stern, W. L., Gregory, M., & Cutler, D. F. (2014). Anatomy of the Monocotyledons Volume X: Orchidaceae. Oxford University Press, x, 288.

Taiz, L., & Zeiger, E. (2002). Plant Physiology. Ed 3. Sinauer, Sunderland MA.

Terashima, I., Fujita, T., Inoue, T., Chow, W., & Oguchi, R. (2009). Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: Revisiting the enigmatic question of why leaves are green. Plant Cell Physiol, 50, 684–697.

Tetsana, N., Pedersen, H. A. E., & Sridith, K. (2014). Character intercorrelation and the potential role of phenotypic plasticity in orchids: A case study of the epiphyte Liparis resupinata. Plant Systematics and Evolution, 300(3), 517–526. https://doi.org/10.1007/s00606-013-0900-0

Valencia, J., & Tobón, C. (2017). Influencia de la vegetación en el funcionamiento hidrológico de cuencas de humedales de alta montaña tropical. Ecosistemas. Ecosistemas, 26(2), 10–17.

Van Kleunen, M., & Fischer, M. (2005). Constraints on the evolution of adaptive phenotypic

plasticity in plants. New Phytologist, 166(1), 49–60. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01296.x

Vogel, S. (2009). Leaves in the lowest and highest winds: temperature, force and shape. New Phytol, 183, 13–26.

Wada, M. (2013). Chloroplast movement. Plant Sci, 210, 177–182.

Weijschedé, J., Martínková, J., De Kroon, H., & Huber, H. (2006). Shade avoidance in Trifolium repens: costs and benefits of plasticity in petiole length and leaf size. New Phytologist, 172, 655–666.

Zhang, S.-B., Dai, Y., Hao, G.-Y., Li, J.-W., Fu, X.-W., & J-L., Z. (2015). Differentiation of water-related traits in terrestrial and epiphytic Cymbidium species. 6(April), 1–10. https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00260

Zhang, S., Yang, Y., Li, J., Qin, J., Zhang, W., Huang, W., & Hu, H. (2018). Physiological diversity of orchids. Plant Diversity, 40(4), 196–208. https://doi.org/10.1016/j.pld.2018.06.003

Zotz, G. (2004). How prevalent is crassulacean acid metabolism among epiphytes? Oecología, 138, 184–192.

Zotz, G. (2016). Introduction. https://doi.org/10.1007/978-3-319-39237-0_1

Zotz, G., & Hietz, P. (2001). Zotz & Hietz 2001. 52(364), 2067–2078. https://doi.org/10.1093/jexbot/52.364.2067

8. ANEXOS

Anexo 1. Tablas Tukey HDS para las variables climáticas del periodo diurno.

Humedad relativa (%)

HSD Tukey[a,b]

Altitud	N	Subconjunto			
		1	2	3	4
3168	496	73.73			
2783	496	76.02	76.02		
3180	496		77.78		
3042	496		78.81	78.81	
2762	496			81.45	
3023	496				85.74
Sig.		,304	,116	,156	1,000

b. Alfa = .05.

Temperatura (C°)

HSD Tukey[a,b]

Altitud	N	Subconjunto		
		1	2	3
3023	496	12,21971		
3180	496	12,26521		
3042	496		13,36225	
3168	496		13,80615	
2762	496			15,56274
2783	496			16,22969
Sig.		1,000	,626	,177

Alfa = .05.

Intensidad de luz (lum/ft^2)				
HSD Tukey[a,b]				
		Subconjunto		
Altitud	N	1	2	3
3042	496	49,917		
2762	496	77,642		
3023	496	91,338		
2783	496		274,803	
3168	496			589,939
3180	496			627,020
Sig.		,639	1,000	,741
b. Alfa = .05.				

Humedad del suelo (%)			
HSD Tukey[a,b]			
		Subconjunto	
Altitud	N	1	2
2800	3	13.07	
3200	3	22.47	22.47
3000	3		26.27
Sig.		0.070	0.531
b. Alfa = .05.			

Anexo 2. Resumen del modelo general de la humedad relativa y coeficientes**.**

Resumen del modelo

Modelo	R	R cuadrado	R cuadrado ajustado	Error estándar de la estimación	Estadísticos de cambio				
					Cambio en R cuadrado	Cambio en F	gl1	gl2	Sig. Cambio en F
1	,816[a]	,666	,666	10,272891	,666	2970,023	2	2973	,000

a. Predictores: (Constante), Altitud, Temperatura

Coeficientes[a]

Modelo		Coeficientes no estandarizados		Coeficientes estandarizados	t	Sig.	Estadísticas de colinealidad	
		B	Desv. Error	Beta			Tolerancia	VIF
1	(Constante)	212,024	3,715		57,065	,000		
	Temperatura	-3,179	,041	-,846	-76,924	,000	,928	1,078
	Altitud	-,030	,001	-,278	-25,293	,000	,928	1,078

a. Variable dependiente: **HR**