

**AUTOECOLOGÍA DE *HYPNUM AMABILE* (MITT.) HAMPE
EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL: CUENCA DEL RÍO
PAMPLONITA, COLOMBIA.**

GUILLERMO ANDRÉS SÁNCHEZ GÓMEZ

**UNIVERSIDAD DE PAMPLONA
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
PAMPLONA
2020**

**AUTOECOLOGÍA DE *HYPNUM AMABILE* (MITT.) HAMPE,
EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL: CUENCA DEL RÍO
PAMPLONITA, COLOMBIA.**

GUILLERMO ANDRÉS SÁNCHEZ GÓMEZ

**TRABAJO DE GRADO PRESENTADO PARA
OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGO**

Director

MIGUEL ANTONIO MURCIA RODRÍGUEZ

Biólogo MSc. Ecología, Dr. Sci. Ecología
Grupo de Investigación en Biología Vegetal
Universidad de Pamplona

**UNIVERSIDAD DE PAMPLONA
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
PAMPLONA**

2020

ii

Dedicado a

El presente trabajo investigativo lo dedico a mis padres, por su amor, trabajo y sacrificio en todos estos años, gracias a ustedes he logrado llegar hasta aquí y convertirme en lo que soy. Ha sido el orgullo y el privilegio de ser su hijo, son los mejores padres.

A mis hermanos y amigos por estar siempre presentes, acompañándome y por el apoyo moral, que me brindaron a lo largo de esta etapa muy importante de mi vida..

AGRADECIMIENTOS

Mi profundo agradecimiento al profesor MIGUEL ANOTONIO MURCIA, sin él, este trabajo no se hubiese podido realizar con tanto éxito. Gracias por confiar en mí, abrirme las puertas y permitirme realizar todo el proceso investigativo.

RESUMEN.....	9
1. INTRODUCCION.....	9
1.1. Planteamiento del problema.....	10
1.2. Justificación.....	11
1.3. Marco teórico.....	12
1.3.1 Formas de vida de los musgos.....	13
1.3.2 Relaciones hídricas de los musgos.....	13
1.3.3 Adaptaciones anatómicas de los musgos.....	17
1.3.4 Factores de estrés en las plantas.....	19
1.3.5 Estrategia poiquilohídrica y tolerancia a la desecación de los musgos.....	23
1.3.6 Estudio taxonómico del género <i>Hypnum</i> . Hedw.....	24
1.4 Estado del arte.....	25
1.5 Marco geográfico.....	27
2. OBJETIVOS.....	29
2.1. Objetivo general.....	29
2.2. Objetivos específicos.....	29
3. MATERIALES y MÉTODOS.....	30
3.1. Tiempo y duración de muestreo.....	31
3.2. Fase de campo.....	31
3.3. Fase de laboratorio.....	33
3.4. Análisis estadístico.....	35
4.RESULTADOS.....	36
4.1 Aspectos morfo-anatómicos de <i>Hypnum amabile</i>	36
4.2 Cuantificación de pigmentos fotosintéticos.....	42
4,3 Condiciones meteorológicas.....	44
4.4 Descripción del comportamiento de las variables meteorológicas y el contenido hídrico en el gradiente altitudinal.....	52
4.5 Tendencia del contenido de humedad de <i>Hypnum amabile</i> a lo largo del gradiente altitudinal.....	61
4.6 Relación hídrica de la base y el ápice de <i>Hypnum amabile</i>	65
4.7 Capacidad máxima de absorción hídrica.....	66
5. DISCUSIÓN.....	67
6. CONCLUSIONES.....	69
7. BIBLIOGRAFÍA.....	70

Figura 1. Hábitats de los briófitos

Figura 2. *Aulacomnium turgidum*, gametofito enterrado en los núcleos de hielo del Ártico.

Figura 3. *Bryum capilar*, esporofito con cápsulas.

Figura 4. *Porella navicularis* anteridio liberando esperma.

Figura 5. *Selaginella*, estróbilos mostrando pequeñas esporas masculinas (lado izquierdo) y grandes esporas femeninas (lado derecho), una condición heterospórica.

Figura. 6. Formas de vida de los musgos.

Figura. 7. Capilar (flecha), Sostenido entre las hojas de *Bryum*

Figura. 8. Hoja de *d pallescens*, que muestra costa de células conductoras.

Figura. 9. Células alares, Ilustración *Sematophyllum brachytheciiforme*.

Figura. 10. Sección transversal de *Polytrichum juniperinum* y sección longitudinal del tallo de *Atrichum undulatum* ilustración de la cadena central (leptoides e hidroides) y estructuras del tallo.

Figura. 11. Hialocistos de *Campylopus nivalis*.

Figura. 12. Corte longitudinal de *Hylocomium splendens* mostrando espacios intercelulares (Ics) y el hidroide (H), Vía apoplastica. Microscopia óptica.

Figura. 13. Corte longitudinal de *Pleurozium schreberi* mostrando plasmodesmos (Pd) y Células de conducción del parénquima (Cpc). Vía simplastica.

Figura 16. Colonias de *Hypnum amabile*

Figura 17. Ápice de *Hypnum amabile*.

Figura 18. Tubos de ensayo de 9 mL con tapa goma. Rotulados.

Figura 19. Multiparametros HOBO, dispositivo ubicado en campo.

Figura 20. *Hypnum amabile* (Mitt.) Hampe. Bosque alto-andino.

Figura 21. *Hypnum amabile* (Mitt.) Hampe. Sub-Páramo

Figura 22. *Hypnum amabile* (Mitt.) Hampe. Páramo.

Figura 23. Variación del contenido hídrico de *Hypnum amabile* durante las 24 horas a mediados de la época seca. Colonia uno. Bosque alto-andino.

Figura 23. Variación del contenido hídrico de *Hypnum amabile* durante las 24 horas a mediados de la época seca. Colonia uno. Bosque alto-andino.

Figura 24. Variación del contenido hídrico de *Hypnum amabile* durante las 24 horas a mediados de la época seca. Colonia tres. Bosque alto-andino.

Figura 25. Variación del contenido hídrico de *Hypnum amabile* durante las 24 horas a mediados de la época seca. Colonia cuatro. Sub-páramo.

Figura 26. Variación del contenido hídrico de *Hypnum amabile* durante las 24 horas a mediados de la época seca. Colonia cinco. Sub-páramo.

Figura 27. Variación del contenido hídrico de *Hypnum amabile* durante las 24 horas a mediados de la época seca. Colonia seis. Sub-páramo.

Figura 28. Variación del contenido hídrico de *Hypnum amabile* durante las 24 horas a mediados de la época seca. Colonia siete. Páramo.

Figura 29. Variación del contenido hídrico de *Hypnum amabile* durante las 24 horas a mediados de la época seca. Colonia ocho. Páramo.

Figura 30. Variación del contenido hídrico de *Hypnum amabile* durante las 24 horas a mediados de la época seca. Colonia nueve. Páramo.

Figura 31. Tendencia del contenido hídrico en función de la humedad relativa. Colonia uno. Bosque alto-andino

Figura 32. Tendencia del contenido hídrico en función de la humedad relativa. Colonia tres. Bosque alto-andino

Figura 33. Tendencia del contenido hídrico en función de la humedad relativa. Colonia cuatro. Sub-páramo

Figura 34. Tendencia del contenido hídrico en función de la humedad relativa. Colonia cinco. Sub-páramo

Figura 35. Tendencia del contenido hídrico en función de la humedad relativa. Colonia seis. Sub-páramo

Figura 36. Tendencia del contenido hídrico en función de la humedad relativa. Colonia siete. Páramo.

Figura 37. Tendencia del contenido hídrico en función de la humedad relativa. Colonia ocho. Páramo.

Figura 38. Tendencia del contenido hídrico en función de la humedad relativa. Colonia nueve. Páramo.

Figura 39. Variación del contenido hídrico de la base y el ápice *Hypnum amabile*.

Lista de tablas

Tabla 1: Algunos registros de tiempo de supervivencia en briófitos.

Tabla 2. Temporada de muestreo durante la época seca de 2019.

Tabla 3 Caracteres morfo-anatómicos relacionados con absorción, transporte y almacenamiento de agua presentes en *Hypnum amabile*. Bosque alto-andino.

Tabla 4. Caracteres morfo-anatómicos relacionados con absorción, transporte y almacenamiento de agua presentes en *Hypnum amabile*. Sub-páramo.

Tabla 5. Caracteres morfo-anatómicos relacionados con absorción, transporte y almacenamiento de agua presentes en *Hypnum amabile*. Páramo.

Tabla 6. Cuantificación de pigmentos fotosintéticos. Bosque alto-andino.

Tabla 7. Cuantificación de pigmentos fotosintéticos. Sub-páramo.

Tabla 8. Cuantificación de pigmentos fotosintéticos. Páramo.

Tabla 9. Condiciones climáticas mediados de la época seca. Colonia uno. Bosque alto andino..

Tabla 10. Condiciones climáticas mediados de la época seca. Colonia tres. Bosque alto andino.

Tabla 11. Condiciones climáticas mediados de la época seca. Colonia cuatro. Sub-páramo

Tabla 12. Condiciones climáticas mediados de la época seca. Colonia cinco. Sub-páramo

Tabla 13. Condiciones climáticas mediados de la época seca. Colonia seis. Sub-páramo

Tabla 14. Condiciones climáticas mediados de la época seca. Colonia siete. Páramo.

Tabla 15. Condiciones climáticas mediados de la época seca. Colonia ocho. Páramo

Tabla 16. Condiciones climáticas mediados de la época seca. Colonia nueve. Páramo.

Tabla 17. Capacidad máxima de absorción de agua en condiciones de laboratorio.

RESUMEN

Se investigó la capacidad máxima de absorción hídrica y el contenido de humedad en campo de *Hypnum amabile*, una especie de musgo que crece en diferentes micro-hábitats en un gradiente altitudinal de bosque alto andino, sub-páramo y páramo, ubicado en el nacimiento del río Pamplonita (Pamplona, Norte de Santander). Se realizó la descripción de las adaptaciones morfológicas y anatómicas relacionadas con la conducción y almacenamiento hídrico de la planta; se relacionó el contenido de humedad de la base y el ápice del individuo; se ejecutó una prueba de pigmentación para observar diferencias de coloración. Se encontró que la especie en época seca varía su contenido hídrico perdiendo más de la mitad de su contenido de humedad, reflejando los contenidos más bajos al medio día, rehidratándose una vez llega la noche; los contenidos de humedad de la base fueron significativamente superiores que el ápice manteniendo la diferencia en todo el gradiente altitudinal. En el experimento de pigmentación, *Hypnum amabile* mostró una diferencia de coloración: en el bosque alto-andino y en el sub-páramo se expresó la clorofila, mientras que en el páramo fueron las xantofilas. Se concluye que el contenido de humedad de *Hypnum amabile* varía de acuerdo a la humedad relativa del ambiente, luego es un musgo típicamente poiquilohídrico y ectohídrico.

1. INTRODUCCIÓN

Colombia posee una variedad de fauna, flora, ecosistemas y paisajes, convirtiéndose en uno de los países más mega-diversos del mundo, producto de la diversidad de climas, geomorfología y suelos; por tal razón, los bosques alto andinos y páramos son ecosistemas prioritarios en el mundo debido a su riqueza biológica, a los altos niveles de endemismo y también por ser considerados de los ecosistemas menos conocidos del neotrópico (Mónica Morales R, 2014). En el territorio colombiano se encuentra el 50% de la alta montaña y páramos andinos, indicando un 17% de la diversidad florística en tan solo 2,5% del territorio continental (Bernal et al., 2016). La disminución de la cobertura vegetal, la pérdida de diversidad biológica en la alta montaña colombiana es debido principalmente al aumento de la población humana y sus actividades como cultivos de papa, fresa, arveja, así como pastoreo de vacunos, lo cual ha destruido aproximadamente la mitad de la cobertura vegetal (Etter et al., 2015). Además, la fragmentación sobre los ecosistemas afectan la biodiversidad, pero también alteran el microclima, lo que origina degradación del suelo y deterioro de los servicios ecológicos de los ecosistemas (Lambina et al., 2001). Entre los servicios ecosistémicos más importantes de la alta montaña y los páramos se presentan la regulación hídrica y climática de las montañas.

En los bosques alto-andinos y páramos, los musgos forman parte de la vegetación y crecen en diferentes sustratos (rocas, suelo, corteza de árboles), éstos son considerados reguladores hídricos por retener grandes cantidades de agua dentro de sus tejidos que proviene no solo de las corrientes hídricas y las lluvias sino

también de la niebla. Todo lo anterior gracias a su naturaleza poiquilohídrica, la cual les permite obtener el agua de su entorno a través del transporte externo por todo su gametofito (Proctor 2000b). En los briofitos las variables meteorológicas son más influyentes en el ámbito micro-climático y no macro-climático (condiciones climáticas locales), ya que por su pequeño tamaño, factores ambientales como la luz y el agua influyen principalmente en sus procesos eco-fisiológicos (Leon-Vargas, 2006), (Richards, 1984).

En los páramos por su ubicación geográfica, se encuentran en tensión por los cambios fuertes de temperatura, la alta radiación ultravioleta y los fuertes vientos que deshidratan la vegetación, a diferencia del bosque alto andino que se caracteriza por tener una baja evapotranspiración, poca descomposición del material orgánico, disminución de la radiación solar hacia la superficie del bosque y la baja velocidad del viento dentro del bosque, y por su ubicación geográfica se encuentra en una zona de condensación, por lo tanto la niebla es más frecuente, esto genera que la humedad sea más alta la mayor parte del año dentro del bosque. (Holdridge, 2002). Estos factores hacen que el bosque alto-andino y el páramo sean, en sus estructuras húmedas y xerofíticas, ecosistemas únicos para estudiar la regulación hídrica de los musgos (Oliver et al., 2005). Con motivo de aportar a estas ideas, este trabajo busca correlacionar las variaciones del contenido hídrico en las poblaciones de *Hypnum amabile*, a lo largo del gradiente altitudinal (bosque alto andino, sub-páramo y páramo), con las oscilaciones de las variables meteorológicas y sus respuestas morfo-anatómicas adaptativas.

Se seleccionó *Hypnum amabile*: esta especie está distribuida por México, Centroamérica, Grandes Antillas, Andes tropicales y suroriente de Brasil. En Colombia se ha reportado en Antioquia, Boyacá, Cauca, Cundinamarca, Meta, Nariño, Norte de Santander, Quindío y Santander. Es común entre 1850 y 3570 m de altitud (Churchill y Linares, 1995), es una de las especies más abundantes y características en los gradientes de las montañas nororientales colombianas, y en estudios exploratorios no se han encontrado análisis para esta especie relacionados con regulación hídrica.

1.1 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Los ecosistemas de alta montaña del nororiente colombiano son de gran importancia, ya que constan de suelos fértiles, áreas mineralmente ricas, variación del clima, permitiendo que la actividad antrópica en estas áreas sea significativamente alta, generando disturbios como el desarrollo inadecuado de ciertas actividades productivas locales, como la minería, la agricultura y la ganadería (Vásquez y Buitrago, 2011), por estas razones los ecosistemas de alta montaña, en particular los páramos, presentan una mayor fragilidad en comparación con otros ecosistemas. Los procesos relacionados al cambio global ponen en peligro estas áreas el cuál puede resultar generando problemas ambientales y socioeconómicos, ya que estos ecosistemas juegan un papel muy importante en el albergue de

especies animales, vegetales, riqueza paisajística y especialmente en los procesos de regulación hídrica (Van der Hammen, 2002). En este contexto, la alta montaña colombiana se caracteriza por presentar en su vegetación los briofitos, un grupo de plantas que es utilizado como forma de vida para estudiar la dinámica hídrica en zonas de vida como lo es la alta montaña y el páramo, para tal aproximación, se plantean las siguientes preguntas e hipótesis: ¿Cómo varía el contenido hídrico, en las diferentes poblaciones de *Hypnum amabile*, a lo largo del gradiente altitudinal: 2800-3000-3400 m. configurado desde el bosque andino, subpáramo y páramo? ¿Cuáles son las respuestas morfo-anatómicas y fisiológicas de los diferentes individuos frente a las oscilaciones de las variables meteorológicas?

Hipótesis:

H0: Las variaciones del contenido hídrico en las poblaciones de *Hypnum amabile* a lo largo del gradiente altitudinal (bosque andino – alto andino y páramo) no se ven afectadas por las oscilaciones de las variables meteorológicas y por lo tanto, sus estructuras morfo anatómicas permanecen inalteradas.

H1: Las variaciones del contenido hídrico en las poblaciones de *Hypnum amabile* a lo largo del gradiente altitudinal (bosque andino – alto andino y páramo) se ven afectadas notablemente por las oscilaciones de las variables meteorológicas y por lo tanto, sus estructuras morfo anatómicas cambian significativamente.

1.2 JUSTIFICACIÓN

En las altas montañas andinas está presente un grupo de plantas con un alto grado de diversidad que son los briofitos, el uso de este grupo como forma de vida para el análisis de factores ambientales es muy útil, ya que estas especies se enfrentan continuamente a deficiencias hídricas fuertes, logrando sobrevivir en ese estado por largos períodos de tiempo, también presentan una gran capacidad para absorber y retener elementos o sustancias tanto de la precipitación pluvial como de la deposición seca, sus análisis químicos son fáciles de realizar debido a las altas concentraciones que presentan en sus tejidos; los musgos en sus filidios (hojas) no tienen una capa límite o cutícula, ni la planta tampoco, luego los musgos forman una colonia comportándose como un individuo, formando su propia capa límite, permitiendo que las pequeñas variaciones del ambiente afecten notablemente el contenido hídrico, siendo especies que se ven enfrentadas a estrés permanentemente por las fluctuaciones de las variables meteorológicas. (L.C. Montenegro, 2011). Lo anterior, nos indica la importancia de reconocer las adaptaciones que presenta *Hypnum amabile* y su contribución en atributos como: la tolerancia a la desecación, el contenido de agua en sus tejidos y el manejo hídrico en el ecosistema; todo esto con el propósito que la información que se obtenga sea aplicada en trabajos de conservación de la alta montaña colombiana, estudios sinecológicos de los musgos y procesos de rehabilitación del suelo en ecosistemas perturbados.

1.3 MARCO TEORICO

Los musgos, hepáticas y antoceros pertenecen a la división briófitos, este grupo de plantas verdes es considerado el más primitivo, con 488 millones de años pertenecientes al periodo ordovícico, el cual duró unos 40 millones de años (Scagel, 1987). Alrededor del 8% de la superficie terrestre del mundo está dominada por los briofitos y los líquenes, (Fig. 1) que son los componentes principales de la extensa tundra ártica, los pantanos y la selva andina neotropical (Larson, 1987). Las estimaciones recientes indican un papel importante de los briofitos en el ciclo mundial del carbono; además, estos alcanzan a producir altos niveles de biomasa en los bosques húmedos (epifitismo), convirtiéndose en material disponible para las plantas superiores (Elbert et al., 2009).

Este grupo de plantas existe en la tierra en forma de **gametófito** (Fig. 2), a diferencia de la producción de semillas en las plantas vasculares, en los briofitos existe un **esporofito** (Fig. 3), que está adherido a los tejidos del gametofito. La naturaleza de estas dos estructuras nos representa dos generaciones, una que produce gametos (gametofitos) (Fig. 4) y otra que es productora de esporas (esporofito), ambas con dos juegos de cromosomas (Fig. 5). (J. M. Glime, 2017).

El grupo de los briofitos, comúnmente llamados musgos, se diferencian de las plantas vasculares o traqueófitos, por su pequeño tamaño, llegan a tener un tamaño de 80 cm. en la extensión de sus hojas, algunos musgos son acuáticos y epifitos, presentan longitud mayor a 60 cm. En los briófitos la conducción del agua ocurre en la superficie de la planta y los iones minerales provienen de la humedad atmosférica o del agua de la superficie del suelo, ya que los musgos no poseen estructuras especializadas para la absorción de agua y nutrientes (floema y xilema) por donde circulan los diferentes materiales principales para la fotosíntesis; no poseen crecimiento secundario, la gran mayoría de los individuos no tienen cutícula y son de carácter poiquilohídrico. Estas especies se ven enfrentadas a un déficit hídrico permanentemente, ya que las variaciones del ambiente fluctúan drásticamente. (Scagel, 1987, L.C. Montenegro, 2011).

En los briofitos, el cambio más obvio que se necesita para sobrevivir en la superficie terrestre, es la de obtener y mantener el agua. Esto no es solo una necesidad de fertilización, sino también una necesidad de sobrevivir día a día (Proctor, 2010).

Los briófitos han conquistado la mayoría de los ecosistemas especialmente los bosques húmedos y tienen facilidad para crecer en ambientes extremos, donde no pueden colonizar las plantas vasculares. Los briófitos presentan diferentes tipos de crecimiento según los diferentes hábitats en los que viven, de tal manera que el desarrollo de los briófitos puede emplearse, hasta cierto punto, para determinar el microclima de un ecosistema. (H. A. Crum, 2001).

1.3.1 Formas de vida de los musgos.

Las formas de vida de las plantas son la composición que presentan los diferentes individuos, a diferencia de la forma de crecimiento que es una característica morfológica de una sola planta; así se establecen unas determinadas formas de vida para los musgos clasificando las siguientes: costras, tramas, esteras, abanicos, cojines, céspedes, colgantes, dendroides, en donde cada una de estas domina en un habitat en particular, por ejemplo: los musgos con forma de vida colgantes y abanicos, son típicos de los bosques montanos, mientras que las tramas, esteras, cojines, céspedes (Fig 4), se encuentran en altitudes más altas con respecto a los bosques montanos; además, presentan estrategias diferentes con respecto al almacenamiento de agua: los musgos colgantes son muy característicos de cinturones de nubes, ya que esta forma de vida puede efectivamente tomar la humedad de la niebla. Los dendroides son intolerantes a largos períodos de desecación, ya que el sistema conductor interno no es eficiente para transportar agua a las partes superiores de la planta; las colas y abanicos parecen ser una adaptación para un mejor intercambio de gases y evitar la pérdida de humedad; esteras, tramas y cojines son particularmente eficaces en el almacenamiento de agua y son característica para hábitats que presentan temporadas de sequía (Mägdefrau, 1982).

1.3.2 Relaciones hídricas en los musgos.

➤ Absorción y conducción del agua.

Las plantas vasculares, al tener órganos especializados como el xilema para absorber y conducir el agua y estas al presentar lignina en su estructura, les otorga a los tejidos una alta impermeabilización y resistencia mecánica para poder estar bajo un esquema de tensión, cohesión y adhesión que genera un direccionalidad nítida del agua por sus estructuras. Sin embargo, la escasa talla de los briófitos condiciona su biología especialmente en el transporte de sustancias, ya que no presentan ningún tejido ni órgano especializado y esto hace que presenten diferentes problemas a la hora de la absorción y conducción del agua. Es por eso que las condiciones de su micro hábitat establecen sus relaciones hídricas y son más importantes que las del hábitat en general. (L.C. Montenegro, 2011), (Proctor, 1982).



Figura 1. Hábitats de los briófitos: **(a)** Antártida continental: Bahía de briófitos, *Ceratodon purpureus* (marrón) y *Bryum argenteum* (verde-amarillo). **(b)** Superficies rocosas: superficie de roca de granito cerca del glaciar Pía, Tierra del Fuego, Chile. **(c)** Tundra ártica: cubierta de briofitas y líquenes. **(d)** Selva tropical templada: un ambiente rico en epífitos, musgos y hepáticas, crecen cerca de un arroyo en un bosque de hayas, Canal de Beagle, Chile. **(e)** Hábitat epifítico: Musgo típico *Leptostomum* sp. Bosque de hayas, Canal Beagle, Chile; **(f)** Tundra: un área de tundra en el Canal Beagle, Tierra del Fuego, con el musgo *Rhacomitrium lanuginosum* formando bolas en el suelo. **(g)** Selva tropical: musgo pendular, *Weymouthia* sp. Selva tropical de tierras bajas, el Monte Egmont, Isla Norte, Nueva Zelanda. Tomada de Plant Desiccation Tolerance. 2011.

Los briofitos, a diferencia de las plantas vasculares, presentan mayor número de estrategias adaptativas con respecto a la absorción y toma de agua:

- **Especies endohídricas:** El agua es tomada principalmente de la base del tallo y distribuida internamente a las hojas y espacios de evaporación, en el proceso hay intervención de las paredes celulares, de una célula a otra o a partir de células especializadas que se organizan formando un tejido conductor primitivo; estas especies presentan una superficie impermeable y se encuentran en sustratos húmedos y ricos en nutrientes (Proctor, 1984).
- **Especies ectohídricas:** El agua es absorbida por casi todo su cuerpo, no existe un sistema conductor, luego la planta pierde agua fácilmente a través de su superficie plana, los individuos que presentan esta estrategia, el agua se mueve por capilaridad, luego el transporte principalmente es por difusión, estas plantas crecen sobre sustratos como rocas, cortezas, suelos y su principal fuente de agua es la humedad presente en el aire, el rocío de la mañana y la lluvia, estas especies a lo largo del día presentan una gran variación en el contenido interno de agua (Ligrone & Duckett, 1998).
- **Especies Mixohídricas:** Estas especies pueden absorber agua por toda la superficie de su cuerpo y además poseen conducción interna, los rizoides actúan como estructuras capilares que favorecen la conducción externa del agua mientras otras partes de la planta la absorben y la conducen, estas plantas crecen sobre sustratos que combinan una superficie húmeda y seca, se encuentran en un amplio gradiente de hábitats. (Héban, 1977).

➤ **Estructuras conductoras de agua en los musgos.**

El uso de formas de vida como indicadores de factores ambientales, especialmente el factor de humedad, se basa en caracteres morfológicos. Del mismo modo, las estructuras anatómicas también se adaptan al factor hídrico, ya que el período en que las plantas son turgentes o presentan sequía, también es el período de la fotosíntesis. Las estructuras conductoras de agua permiten que la planta absorba agua rápidamente o la expulse (en segundos) y comience la fotosíntesis inmediatamente (Edwards et al. 2003).



Figura 2. *Aulacomnium turgidum*, gametofito enterrado en los núcleos de hielo del Ártico. Foto de Michael Lüth. Tomada de Glime, 2017.



Figura 3. *Bryum capilar*, esporofito con cápsulas. Foto de David Holyoak. Tomada de Glime, 2017.

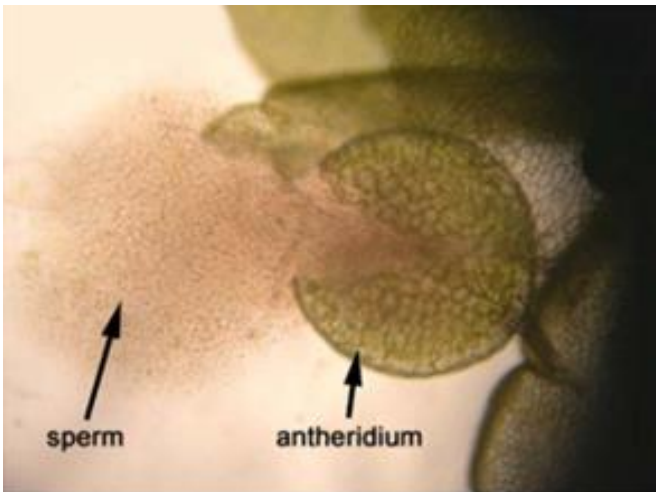


Figura 4. *Porella navicularis* anteridio liberando esperma. Foto de Jonathan Choi. Tomada de Glime, 2017.



Figura 5. *Selaginella*, estróbilos mostrando pequeñas esporas masculinas (lado izquierdo) y grandes esporas femeninas (lado derecho), una condición heterospórica. Foto de Ross Koning. Tomada de Glime, 2017.

1.3.3 Adaptaciones anatómicas en los musgos: conducción y el almacenamiento hídrico.

Espacios capilares: se forman externamente por la cercanía entre filidios (“hojas”) y de éstas con los caulidios (Fig. 5), el cual constituyen espacios entre hojas sobrepuestas, entre caulidios y la base de las hojas y entre rizoides y paráfilos (filamentos uniseriados sobre el caulidio de los musgos). Esta vía está representada principalmente por los briofitos ectohídricos, en donde pueden llegar a alcanzar velocidades considerables en el transporte de agua. (Montengro et al 2005) (Proctor, 2000,1982).

La costa: esta se enlaza con la hebra central formando trazas foliares, la costa tiene células alargadas para facilitar un movimiento más rápido del agua dentro de la hoja (Colbert, 1979). (Fig. 6).

Células alares: pueden ser de paredes firmes, incrustadas y generalmente rojizas, pero más a menudo de paredes delgadas e infladas, funcionan en la absorción de agua en la hoja que se realiza externamente a lo largo del tallo, por rizoides u hojas cóncavas (Frey et al., 1990). (Fig. 7).

A través de células especializadas llamadas **hidroides:** forma un cordón central en el tallo (Fig. 10), el cual está formado por células parecidas a las traqueidas que representan un pseudo-sistema conductor. Son característicos de briófitos endohídricos (ej: *Polytrichum*, *Haplomitrium*,) donde se presenta una rápida conducción interna del agua (Scheirer, 1980).

A través de células especializadas llamadas **leptoides:** la estructura simple de sus células hace que sea difícil distinguirlas de las células del parénquima de la corteza en sección transversal, pero en la sección longitudinal pueden verse como células más largas que rodean la cadena (Fig. 10). Su función, como la de las células del floema, es la conducción fotosintética, pero también pueden transportar hormonas u otras sustancias (Scheirer, 1980).

Hialocistos: son células grandes, vacías y muertas en las hojas, pueden almacenar grandes cantidades de agua y, por lo tanto, se interpretan como estructuras de almacenamiento de agua, aunque muchas de ellas crecen característicamente en hábitats húmedos, donde el almacenamiento no es necesario. (Frey et al., 1990), (Kürschner & Seifert 1995). (Fig. 9).

A través del **apoplasto:** espacio libre entre las células incluyendo la pared. Al parecer esta vía es más rápida para los briófitos, gracias a las estructuras de sus paredes celulares, ya que la gran mayoría de individuos presentan células pequeñas con paredes gruesas, el cual tienen una resistencia hidráulica mayor a los que presentan células alargadas con paredes delgadas en donde sería mejor la vía simplasto (Fig. 10). (Evert, 2006), (Sowiński, 2013).

A través del **simplasto:** Son células vivas conectadas por plasmodesmos. (Figura 11). (Evert, 2006), (Sowiński, 2013).

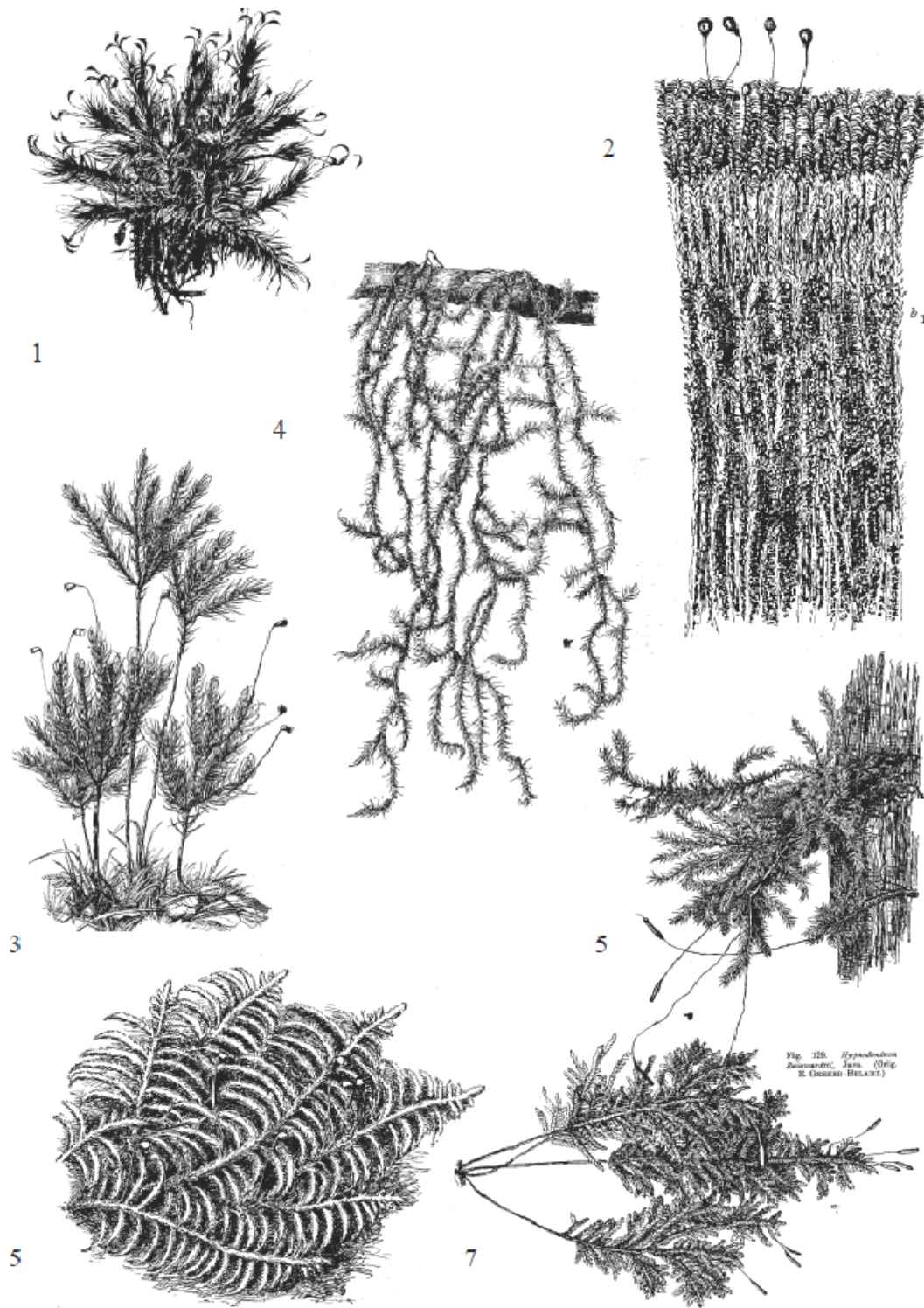


Figura 6. Formas de vida de los musgos: 1. césped, 2. cojín, 3. Dendroide, 4. Colgante, 5. Cola colgante, 6. Trama, 7. abanico. Tomada de TROPICAL BRYOLOGY, 2003.

1.3.4 Factores de estrés en las plantas

Cuando una planta está sometida a unas condiciones significativamente diferentes de las óptimas para la vida, se dice que está bajo condiciones de estrés, ya que sus requerimientos principales se ven afectados e interfieren en el crecimiento y desarrollo, haciendo que el individuo quede susceptible a un determinado cambio (estrés) y pueda afectar inclusive su supervivencia (Levitt. J, 1980, Hsiao T C 1973). Una serie de factores bióticos y abióticos, que interfieren en el crecimiento y desarrollo de las plantas, en los musgos, los factores más evidentes son: estrés por humedad, estrés por sequía y estrés por luz, estos tienen la capacidad de llevar a la muerte a cualquier individuo, a partir de esto, las plantas y microorganismos involucrados deben ser tolerantes inclusive a la presencia de contaminantes producidos por las prácticas antrópicas, estos factores modifican principalmente el equilibrio entre la producción y la eliminación de especies reactivas de oxígeno (ERO) e inducen a un fenómeno conocido como estrés oxidativo que se puede definir como el efecto tóxico provocado por especies químicas altamente reactivas que se producen durante la reducción del oxígeno molecular (O_2) en los organismos aerobios (Peralta-Pérez, 2011). La producción celular de ERO es estimulada en respuesta a desbalances metabólicos generados por una condición de estrés que rompe la homeostasis celular (Peralta-Pérez, 2011), (Rinalducci et al., 2008), (Gill & Tuteja, 2010). En los briofitos, la reducción del oxígeno molecular (O_2), el cual lleva a cambios estructurales en las células y por ende la modificación de los órganos en los individuos, se producen en varios compartimentos celulares, principalmente en cloroplastos, mitocondrias y vacuolas a través de la fuga de electrones de las cadenas transportadoras al O_2 . (Gechev et al., 2006), (Halliwell, 2007).



Figura. 7. Capilar (flecha), Sostenido entre las hojas de *Bryum*. Foto de John Hribljan. Tomada de Glime, 2017.

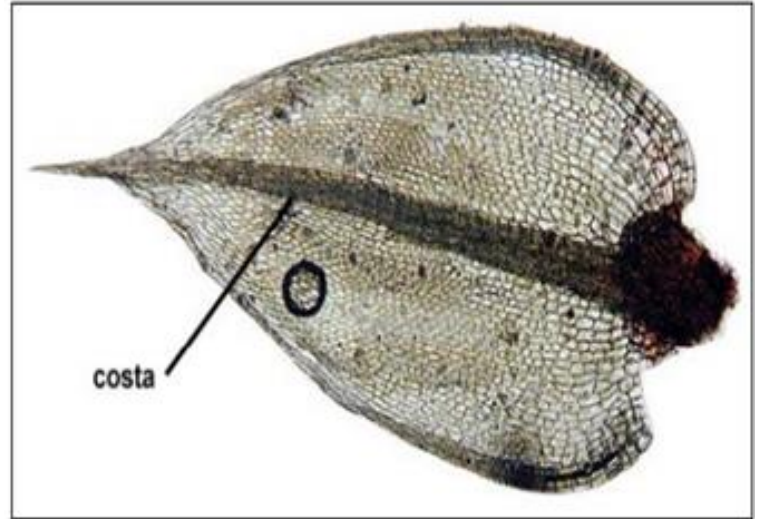


Figura. 8. Hoja de *D pallescens*, que muestra costa de células conductoras. Foto de Michael Lüth. Tomada de Glime, 2017.

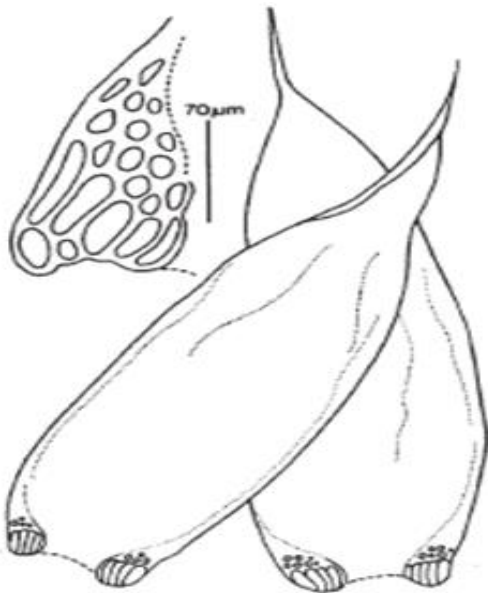


Figura. 9. Células alares, Ilustración *Sematophyllum brachytheciiforme*. Tomada de TROPICAL BRYOLOGY, 2003

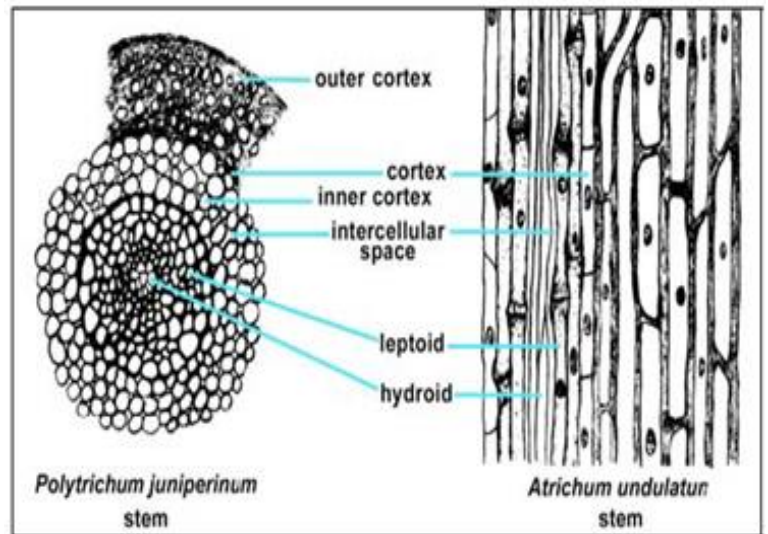


Figura. 10. Sección transversal de *Polytrichum juniperinum* y sección longitudinal del tallo de *Atrichum undulatum* ilustración de la cadena central (leptoides e hidroides) y estructuras del tallo. Dibujos de Margaret Minahan, modificado de Héban (1977). Tomada de Glime, 2017.

➤ **Estrés por luz.**

La luz es absorbida por los pigmentos fotosintéticos. Los electrones migran dentro del complejo de pigmentos del aparato fotosintético, pero solo unas pocas moléculas de clorofila son altamente reactivas y capaces de experimentar reacciones fotoquímicas rápidas. Están localizados en los centros de reacción (RC) donde la energía de la luz queda atrapada y la separación de la carga da como resultado la formación de un oxidante fuerte y un reductor en unos pocos picosegundos (Zinth & Kaiser, 1993), (Holzwarth et al., 2006). Este es el primer paso de la conservación de la energía fotosintética en foto autótrofos hidratados. Sin embargo, la luz absorbida en exceso a la necesaria para usarse en la fotosíntesis amenaza con causar daños a los organismos fotosintéticamente activos por oxidación. Esto es particularmente peligroso para los foto-autótrofos poiquilohídricos cuando retienen su clorofila durante la desecación (Luttge et al., 2008).

➤ **Estrés por humedad.**

El estrés por inundación es un factor abiótico que disminuye la concentración de oxígeno disponible (hipoxia) y causa deficiencias en la respiración aeróbica mitocondrial, obstruyendo la captación de energía luminosa en las hojas, provocando formación acelerada de especies reactivas de oxígeno (ERO), generando daño oxidativo en diferentes macromoléculas, esto puede traer cambios en la partición de los nutrientes y en las concentraciones de micro y macro elementos generando múltiples daños en los individuos (Bailey-Serres 2008), (Jiménez, 2012).

➤ **Estrés por sequía**

En los sistemas naturales, un déficit de agua puede ser el resultado de bajas precipitaciones, baja capacidad de retención de agua en el suelo, excesiva salinidad, temperaturas extremas altas o bajas, baja presión de vapor atmosférico o una combinación de estos factores (Nilsen & Orcutt, 1996). Cuando en la célula el potencial hídrico interior es más negativo que el exterior, el agua entra a la célula hinchándola y ejerciendo una presión de turgencia de la membrana plasmática sobre la pared celular. En momentos de déficit hídrico, el potencial hídrico del exterior es menor que el del interior, por lo tanto, el agua tiende a salir, entonces la presión de turgencia desaparece y la membrana plasmática se desprende de la pared celular. La consecuencia de la pérdida de turgencia es la inactivación del metabolismo celular (J.B. Passioura, 1992).



Figura. 11. Hialocistos de *Campylopus nivalis*. Tomada de TROPICAL BRYOLOGY, 2003

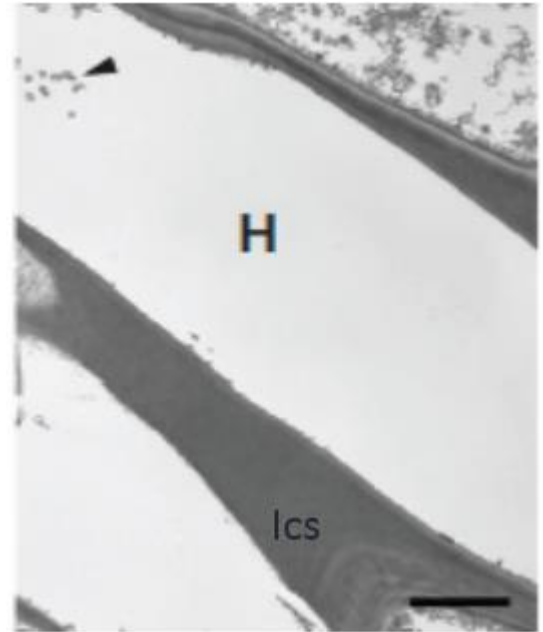


Figura. 12. Corte longitudinal de *Hylocomium splendens* mostrando espacios intercelulares (lcs) y el hidroide (H), Vía apoplástica. Microscopia óptica. Tomada de Sokolowska et al. 2017.

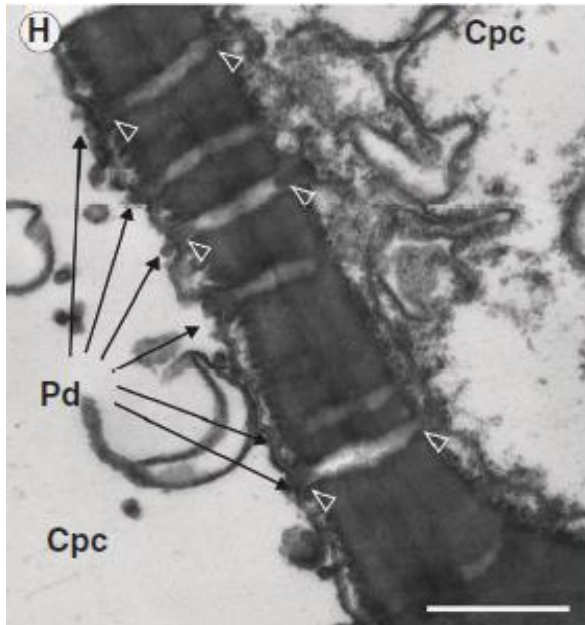


Figura. 13. Corte longitudinal de *Pleurozium schreberi* mostrando plasmodesmos (Pd) y Células de conducción del parénquima (Cpc). Vía simplástica. Microscopia óptica. Tomada de Sokolowska et al. 2017

1.3.5 Estrategia poiquilohídrica y tolerancia a la desecación en los musgos.

Los organismos denominados poiquilohídricos, son aquellos que reducen el metabolismo cuando la disponibilidad de agua está disminuyendo, pueden resistir largos períodos de sequía tolerando la pérdida de prácticamente toda el agua libre sin morir, estos pueden perder hasta un 15% de su peso, en donde las células pueden llegar a tener un potencial hídrico de -100 MPa, pero cuando las condiciones hídricas son favorables captan rápidamente el agua y reanudan rápidamente el crecimiento (Oliver et al., 2000).

Existen varios registros en herbarios mundiales de especies de briófitos que han sobrevivido prolongados períodos de tiempo sin agua (Tabla 1). (Seel et al., 1992), (Alpert, 2000), (Proctor, 2000).

Tabla 1: Algunos registros de tiempo de supervivencia en briófitos. (Tabla de Alpert, 2000)

Especie	Tiempo
Musgos	
<i>Anoetangium compactum</i>	19 años
<i>Fissidens minutifolius</i>	6 años
<i>Grimmia laevigata</i>	10 años
<i>Grimmia pulvinata</i>	22 semanas
<i>Tortula ruralis</i>	14 años
Hepáticas	
<i>Riccia macrocarpa</i>	23 años

La tolerancia a la desecación es la capacidad para sobrevivir a la pérdida total de agua libre, en donde la mayoría de los casos un individuo en condición de sequía se expone a humedad o agua líquida, este tendrá un cambio inmediato en la turgencia, y sus estructuras morfológicas vuelven a tomar su posición hidratada normal (Vitt et al., 2014). El mínimo de requerimientos para la tolerancia a la deshidratación entonces debe incluir preservación intacta de sus estructuras morfo-anatómicas ya que varían con respecto a la cantidad de humedad del ambiente, luego están involucrados atributos dentro y fuera de sus células (Alpert & Oliver 2002). La fisiología subyacente a la capacidad de soportar la desecación se ha estudiado mucho más en briófitos, definiendo las propiedades que debe tener el protoplasma tolerante a la desecación: debe (a) limitar el daño a un nivel reparable; (b) mantener la integridad en estado seco, (c) tras la rehidratación, movilizar

rápidamente mecanismos que reparen cualquier daño que haya sufrido como resultado de la desecación y la rehidratación. Se han agregado detalles a estas propiedades, como la necesidad de un cierre ordenado del metabolismo y que se mantenga un orden celular en estado seco para que haya un empaquetamiento efectivo de las estructuras (Thompson & Platt 1997).

1.3.6 Estudio taxonómico del género *Hypnum*. Hedw.

1. Hojas de los tallos claramente plegadas; células alares rectangulares, con paredes gruesas, fuertemente porosas, doradas.....ver *Caribaeohypnum*
1. Hojas de los tallos lisas o, si plegadas, entonces solamente en la base; células alares infladas y ovales o pequeñas y cuadradas, hialinas..... 2
2. Hojas ovado-lanceoladas, corto hasta bastante largo-acuminadas; células del acumen más cortas y más anchas que las células mediales, células mediales aprox. 20 μ m largo; células alares cuadradas y numerosas..... *H. cupressiforme*
2. Hojas ovado-subuladas, largo-acuminadas; células del acumen similares a las células mediales, células mediales 40-80 μ m largo, células alares infladas y ovales, pocas *H. amabile*.

➤ *Hypnum amabile* (Mitt.) Hampe.

Plantas medianas hasta relativamente grandes, en manojos, verde doradas hasta amarillo doradas o pardas. Tallos rastreros hasta subscendentes, 5-10 cm, con ramas regular hasta irregularmente pinnadas; en corte trasversal con 2-4 hileras externas de células pequeñas de paredes gruesas y células internas grandes de paredes delgadas, con banda central débil, generalmente ausente en las ramas; con pseudoparáflos foliosos, corto-ovados hasta lineo-lanceolados. Hojas de los tallos apretadas, débilmente erectas hasta falcado-secundas, anchamente ovadolanceoladas o lanceolado-subuladas, lisas o plegadas en la base, cóncavas, ápices corto hasta largo-acuminados, base redondeada hasta subauricular, débilmente decurrente o no; márgenes planas o débilmente reflexas en la base, dentadas hasta serradas, por lo general nítidamente en la parte distal; costa bifurcada, 1/5-1/3(1/2) de la longitud de la lámina, raramente ausente; células de la lámina lisas, células del acumen más cortas o iguales que las células mediales, con paredes enteras; células mediales usualmente lineales, débilmente porosas o no; células basales oblongo-lineales, débil hasta fuertemente porosas; células de la inserción amarillo doradas; región alar diferenciada, células pequeñas y cuadradas, con paredes delgadas o gruesas, o infladas y subovales y con paredes delgadas. Hojas de las ramas generalmente más pequeñas y estrechas. Dioicas. Periquecios laterales; hojas generalmente diferenciadas. Los esporofitos de *Hypnum* no han sido observados en material coleccionado en Colombia (Fig. 14).

1.4 Estado del arte

A pesar de la gran riqueza en biodiversidad que tienen los andes de Colombia y que más del 70 % de la población está asentada sobre ellos, son pocos los trabajos dedicados a la ecología, fisiología, morfología y anatomía de briofitos. En los últimos años se han realizado varias revisiones excelentes y extensas del estilo de vida poiquilohídrico de la eco-fisiología de briófitos con énfasis en la estructura y las relaciones hídricas (Proctor, 2008), en los mecanismos de tolerancia a la desecación de las briófitos (Kappen & Valladares, 2007), (Proctor & Tuba 2002), (Oliver, 2008), estudios en donde se analiza la pérdida de emisión de fluorescencia durante la desecación y su recuperación tras la rehidratación en condiciones de laboratorio (Luttge et al., 2008) y estudios de anatomía en relación a la movilidad del agua: simplasto y apoplasto (K. Sokołowska, 2017).

La ausencia de investigaciones en eco-fisiología de briofitos para Colombia es bastante notable, excepto Torres (1982) quien realizó un trabajo de retención en diferentes especies de *Sphagnum* en el parque Nacional Natural Chingaza, regulación hídrica en cinco especies de musgos del parque Nacional Natural Chingaza (L.C Montenegro, 2005), caracterización de algunos aspectos fisiológicos y bioquímicos del musgo *Pleurozium schreberi* relacionados con su capacidad de tolerancia a la deshidratación (L.C Montenegro, 2011), Retención de agua en musgos de páramo de los municipios de Siachoque, Toca y Pesca (Boyacá) (Merchán-gaitán & Álvarez-herrera, 2011).

Los escasos grupos de investigación dedicados a la ecología, fisiología, morfología y anatomía de briofitos están localizados en los países desarrollados y esto ha hecho que exista un vacío grande en el conocimiento de la eco-fisiología de los briófitos del neotrópico y en especial en Colombia, que tiene ecosistemas únicos como son los páramos y selvas altoandinas con características ambientales especiales y donde los briófitos sobreviven y hacen parte importante de la flora.

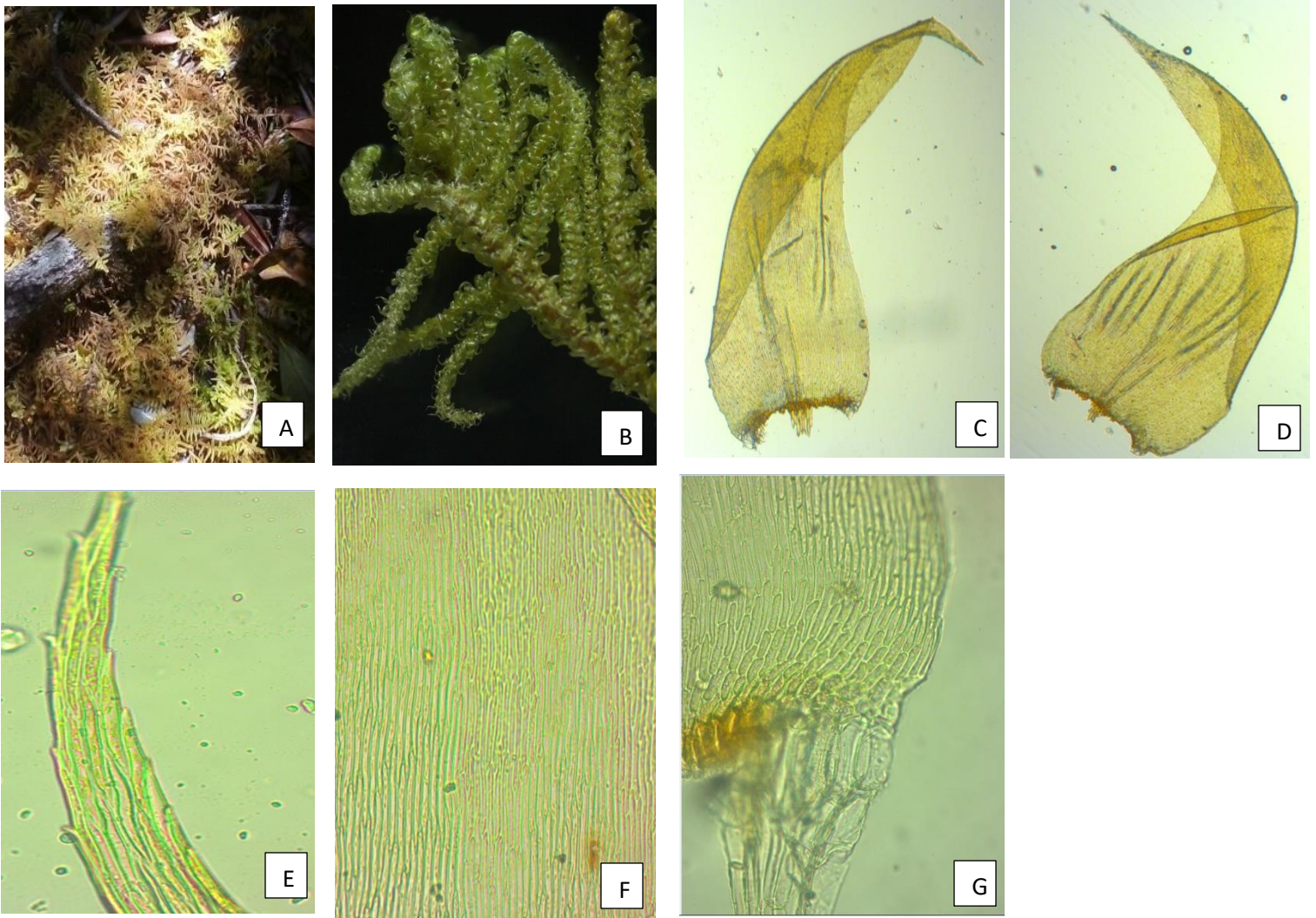
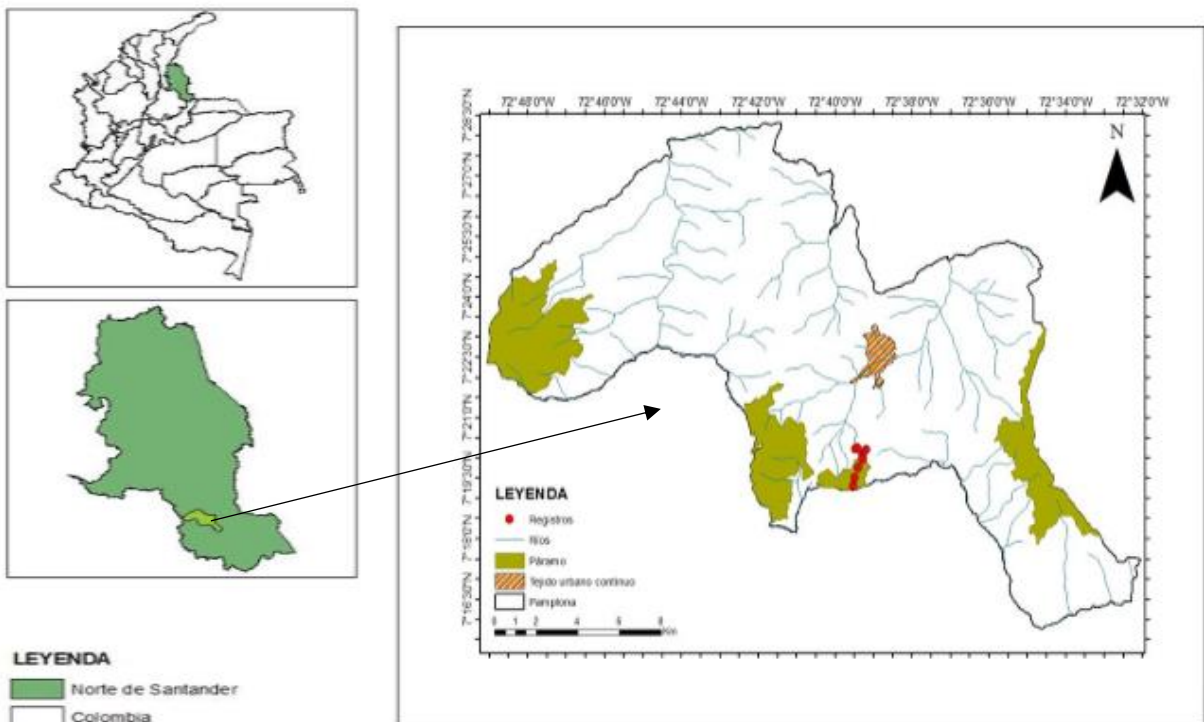


Figura. 14. Caracteres taxonómicos de *Hypnum amabile*. *Hypnum amabile* (Mitt.) Hampe.
 – A = Forma de crecimiento; B = Porción de la planta. C = Hoja tallo (4X); D=Hoja rama (4X);
 E = Ápice (10X); F = Células del filidio (10X); G = células alares (10X) (Fotografía, Guillermo Sánchez).

1.5 Marco geográfico.

Este estudio se llevó a cabo a lo largo del gradiente altitudinal: 2800-3000-3400 msnm. Configurado desde el bosque alto andino, sub-páramo y páramo con aproximadamente 60 años de conservación, ubicado en la vereda monte adentro del municipio de Pamplona, Norte de Santander, Colombia (N 7° 19' 07.52", W 72° 39' 30.63" - N 7° 19' 07.52", W 72° 39' 34,22"). El área se caracteriza por presentar heterogeneidad en la vegetación, con árboles que van desde los 5, 10 y 15 metros de altura (bosque alto-andino y sub-páramo) hasta una asociación de pastos, hierbas, pequeños arbustos y frailejones (páramo). El sitio presenta pendientes que van desde los 45° a 60°. Estas áreas se encuentran dentro de las zonas de vida Bosque Húmedo Montano Bajo (bh-MB), comprendido entre los 2000 y 3000 msnm, con una precipitación anual de 1000 – 2000 mm y temperatura media anual de 12-17 °C (Bosque alto andino) y el Bosque Pluvial Montano (bp-M), Comprendido entre los 3000 y 4000 msnm, con una precipitación media anual de 2000 – 4000 mm y una temperatura media de anual de 6 – 12 °C (Sub-páramo y páramo) (Holdridge, 2002). En época seca, para ambas zonas de vida, la temperatura puede oscilar entre 20 y 0 °C. Su régimen de lluvias es bimodal: un período de lluvias intensas entre los meses de abril y Julio y entre los meses de octubre y diciembre. Este sitio pertenece al nacimiento de la cuenca del río Pamplonita, la cual desemboca en la cuenca del río Catatumbo.



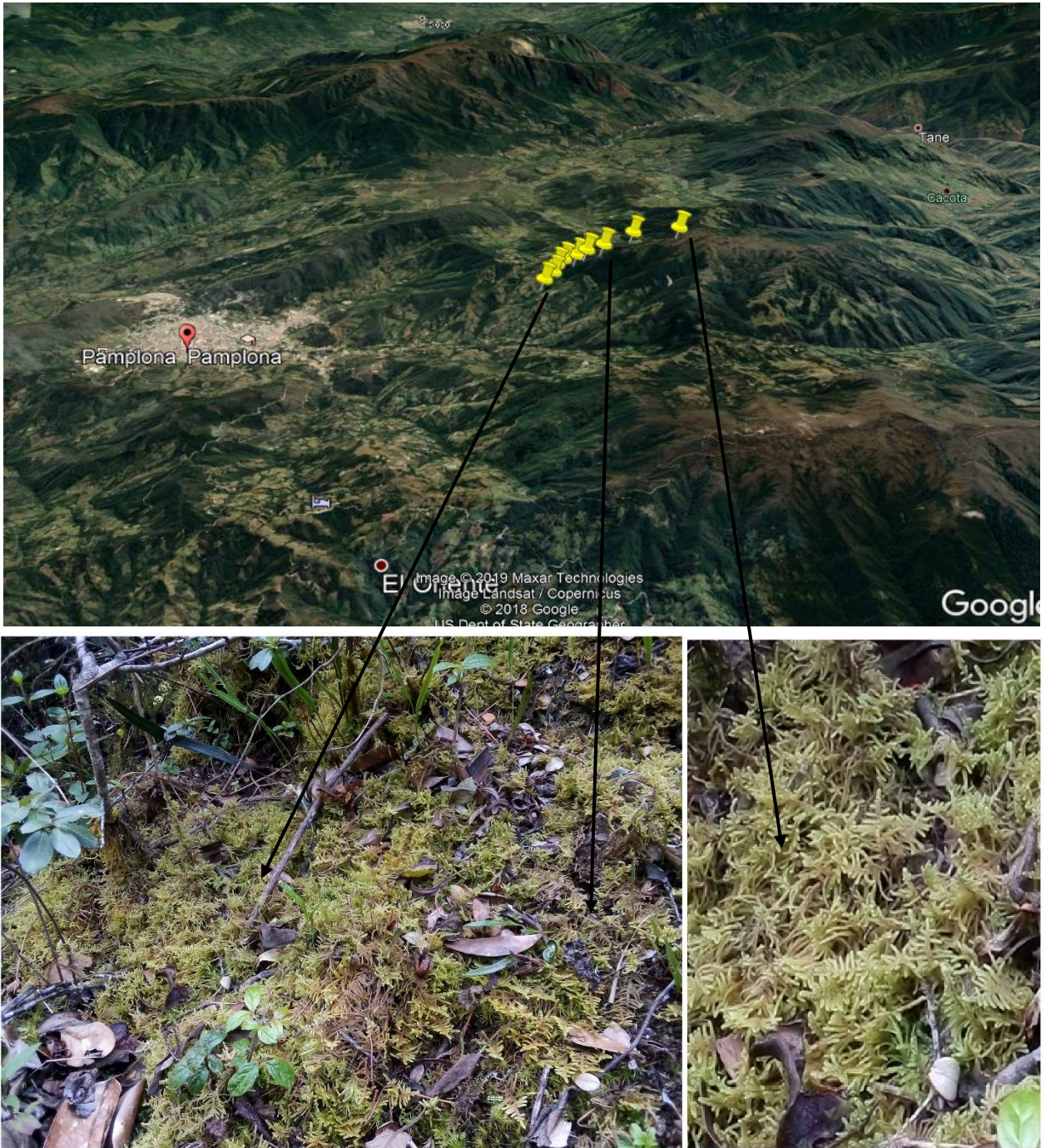


Figura 15. Ubicación geográfica, área de estudio.

2. OBJETIVOS.

2.1 Objetivo general

- Relacionar las variaciones del contenido hídrico en las poblaciones de *Hypnum amabile*, a lo largo del gradiente altitudinal (bosque andino – bosque altoandino, subpáramo y páramo) en la cuenca del río Pamplonita, con las oscilaciones de las variables meteorológicas.

2.2 Objetivos específicos

- Correlacionar las variaciones de las respuestas adaptativas (plasticidad morfo-anatómica) con las oscilaciones del contenido hídrico de *Hypnum amabile* en el gradiente altitudinal: 2800-3000-3400 m.

3. MATERIALES Y MÉTODOS.

3.1 Tiempo y duración de muestreo.

El estudio se realizó durante 9 meses, el cual se dividió en dos etapas: la primera, con periodo de trabajo comprendido entre el 15 de enero y el 15 de mayo; tiempo en que se realizaron los levantamientos de musgos en el gradiente que se trabajó, con el fin de localizar y precisar el objeto de estudio. La segunda etapa, con periodo de trabajo comprendido entre el 15 de mayo y el 14 de septiembre, se localizaron y ubicaron las poblaciones (colonias) del objeto de estudio y se tomaron los registros en campo; se realizaron 8 salidas de campo, cada salida tuvo una duración de un día.

3.2 Fase de campo.

Fecha de muestreo: el muestreo se realizó a principios del segundo semestre del año 2019, coincidió con el periodo de sequía de la temporada (Ideam, 2019). Se tomaron muestras en la mitad de la época seca (Tabla 2).

Tabla 2. Temporada de muestreo durante la época seca de 2019.

Temporada	Fecha	Características
Seca Mediados	11 y 12 de septiembre	Ausencia de niebla y lluvia, los musgos están expuestos a déficit hídrico permanente.

Material vegetal: para la colecta y toma de datos, se implementó un diseño en el cual el tratamiento correspondió a un gradiente altitudinal, desde el bosque andino hasta el páramo, este tuvo tres niveles: la franja de bosque alto andino, el subpáramo y el páramo. Se seleccionaron aleatoriamente nueve colonias de *Hypnum amabile*, tres por franja, para un total de nueve colonias en todo el gradiente (Fig. 16). Se tomaron 5 muestras de ápices (2 cm c/u) por colonia, cada 2 horas durante 24 horas (Fig. 17), iniciando a las 2 pm, durante la temporada seleccionada. El material vegetal, colectado para determinar el contenido hídrico, se guardó en tubos de ensayo de 9 mL, con tapa goma (respectivamente rotulados) para evitar pérdida o ganancia de agua y se procesaron en el laboratorio (Fig. 18).



Figura 16. Colonias de *Hypnum amabile*

Registros meteorológicos: durante la temporada seleccionada, se registraron los datos micro climáticos de humedad relativa, temperatura, intensidad lumínica de cada una de las colonias empleando un multiparámetro (data logger) marca HOBO, el cual se ubicó a 50 cm del suelo en cada colonia, el registro de las variables meteorológicas fue cada 10 minutos durante las 24 horas; además, se registraron los datos de temperatura de la colonia, presencia de lluvia, nubes y niebla (Fig. 19).

3.3 Fase de laboratorio.

Los datos: En el laboratorio de fisiología vegetal, se determinó el peso fresco de las muestras empleando una balanza analítica marca Sartorius, posteriormente se secaron a 70° C durante 24 horas para obtener el peso seco (L.C. Montenegro, 2011. Modificado).

Contenido Hídrico en campo.

Una vez se pesaron las muestras, el contenido hídrico se expresó como CH, el peso fresco se expresó como Pf y el peso seco como Ps,

$$CH = Pf - Ps$$

Capacidad máxima de absorción de agua: en el laboratorio se tomaron 3 tubos de ensayo por colonia, cada uno con 5 ápices (2 cm c/u), se sumergieron los ápices dentro de los tubos durante 2 horas, después se retiraron y se dejó escurrir el exceso de agua, se pesaron inmediatamente para obtener el peso fresco (Pf). Se secaron a 70°C para obtener el peso seco (Fig. 20). La capacidad máxima de absorción se expresó como CMA, el peso fresco se expresó como Pf y el peso seco como Ps.



Figura 17. Ápice de *Hypnum amabile*.



Figura 18. Tubos de ensayo de 9 mL con tapa goma. Rotulados.



Figura 19. Multiparametros HOBO, dispositivo ubicado en campo.

Relación hídrica de las colonias

Se tomaron 6 tubos de ensayo por colonia, en tres tubos se guardaron ápices y en otros tres tubos se guardaron bases de diferentes gametofitos, una porción en cada tubo (5 cm c/u). Las muestras se seleccionaron en campo entre las 11 a.m. y 1 p.m. La relación hídrica de la colonia RHC, se expresó como la diferencia del peso del ápice (P_a) y el peso de la base (P_b).

$$RHC = P_b - P_a$$

Caracterización anatómica y morfológica:

Se determinó la forma de crecimiento según Mägdefrau (1982) y Richards (1984). En la especie estudiada, se precisaron las características morfológicas y anatómicas relacionadas con la captación, transporte, almacenamiento, conservación del agua en relación con filidios y caulidios. Igualmente, se determinaron caracteres morfológicos especiales de los órganos; las adaptaciones mencionadas han sido normalizadas por Buch (1947), Scheirer (1972), Bayfield (1973), Colbert (1979), Proctor (1982, 2000), Frey et al (1990), Scheirer (1980), Kürschner & Seifert (1995), Evert (2006), Sowiński (2013).

Se realizaron cortes histológicos transversal y longitudinal del filidio y del caulidio, se midió largo, ancho de las células y el grosor de la pared celular, las unidades se expresaron en micrómetros (μm). Se empleó para la medición un microscópico profesional marca zeiss y el software ZEN 2 (blue edition).

Extracción y cuantificación de pigmentos fotosintéticos.

Extracción:

Se pesaron aproximadamente 0,12 g del gametofito, se seleccionaron al azar en cada uno de los niveles de tratamiento, se cortaron en trozos pequeños y se pusieron en un mortero de cristal. Se añadieron 25 mL de acetona al 80% y se maceró el tejido aplastando y frotando, pero sin golpear. Una vez homogenizado el tejido se filtró el extracto a través de un papel de filtro previamente humedecido con acetona. El filtrado se recogió en una probeta. El volumen final del extracto se llevó a 25 mL y se almacenó en un tubo de pigmentos, con tapón de rosca, para evitar que la acetona se evaporara (Lichtenthaler, 1987).

Cuantificación:

Para cuantificar los pigmentos se midió en un espectrofotómetro, la absorbancia del extracto a 647, 663 y 470 nm, empleándose como blanco la acetona al 80%. La absorción máxima de las clorofilas se encuentra en la región roja y azul del espectro visible, por eso se midieron las absorbancias a 663 y 646 nm, máximos de absorción para la clorofila a y la clorofila b respectivamente, ya que se usó como disolvente acetona al 80%. Igualmente, el contenido de xantofilas (carotenoides) se cuantificó a 470 nm. La concentración de clorofilas se calcula mediante las siguientes fórmulas, teniendo en cuenta que el disolvente empleado fue acetona al 80%, el resultado se expresa en ($\mu\text{g} / \text{ml}$) (Lichtenthaler, 1987).

$$\text{Clorofila a} = (12,25 \times A_{663\text{nm}}) - (2,79 \times A_{647\text{nm}})$$

$$\text{Clorofila b} = (21,5 \times A_{647\text{nm}}) - (5,1 \times A_{663\text{nm}})$$

$$\text{Clorofila total} = (7,15 \times A_{663\text{nm}}) + (18,7 \times A_{647\text{nm}})$$

$$\text{Xantofilas} = (1000 \times A_{470\text{nm}}) - (1,82 \times \text{Clorofila a}) - (85,02 \times \text{Clorofila b}) \quad 198$$

3.4 Análisis estadístico.

Se realizó análisis de varianza y de regresión lineal aplicando diferentes modelos para comparar todas las colonias en el gradiente altitudinal estudiado, con el fin de analizar el comportamiento meteorológico, el contenido hídrico (g) vs HR(%) y la relación de la base y el ápice, se realizó la descripción del contenido de humedad en función de la temperatura del aire, la humedad relativa y la intensidad lumínica, todo sobre el 95% de confiabilidad; además, se utilizó estadística descriptiva (promedio, desviación estándar, coeficiente de variación) para analizar las mediciones morfológicas de *Hypnum amabile*.

4. RESULTADOS

4.1 Aspectos morfo-anatómicos de *Hypnum amabile*.

Bosque alto andino.

Tabla 3. Caracteres morfo-anatómicos relacionados con absorción, transporte y almacenamiento de agua presentes en *Hypnum amabile*. Bosque alto-andino

Forma de crecimiento	Tapiz - entramado
Hábito	Pleurocárpico
Color planta	Verde
Tipo de imbibición	Poiquilohídrico - Ectohídrico
Cilindro central	Débil (Ausente en ramas)
Filidios	Falcado secundados
Imbricación de filidios	Desde la base hasta el ápice
Costa	Presente - Bifurcada
Celulas alares	Presentes - Gruesas
Espacios capilares	Entre filidios

Tabla 4. Características morfométricas de *Hypnum amabile*.

Variable	X Largo (um)	DE Largo (um)	CV Largo (um)	X Ancho (um)	DE Ancho (um)	CV Ancho (um)
Sección transversal caulidio	490	2,1	0,4	330	1,3	0,4
Células corteza grandes caulidio	24,67	5,8	23,5	12,98	1,51	11,6
Células corteza pequeñas caulidio	12,38	1,3	10,5	10,21	1,8	17,6
Pared celular corteza caulidio				2,13	0,3	14,1
Células medulares grandes caulidio	41,67	7,37	17,7	37,12	2,63	7,1
Células medulares pequeñas caulidio	35,47	6,34	17,9	26,5	1,4	5,3
Pared celular médula caulidio caulidio				1,25	0,84	67,2
Células corte longitudinal largas caulidio	423,77	45,67	10,8	75,51	7,43	9,8
Células corte longitudinal cortas caulidio	177,6	21,45	12,1	75,51	7,43	9,8
Pared celular longitudinal caulidio				2,39	1,7	71,1
Filidio	660	38,21	5,8	230	23,7	10,3
Células apicales largas	152,37	3,9	2,6	8,09	2,54	31,4
Células apicales cortas	65,15	4,65	7,1	3,83	0,82	21,4
Pared celular células apicales				1,65	0,3	18,2
Células medias largas	152,65	21,23	13,9	9,42	1,3	13,8
Células medias cortas	56,93	7,38	13,0	7,75	0,96	12,4
Pared celular células medias				1,98	0,6	30,3
Células basales largas	254,65	41,78	16,4	9,6	1,2	12,5
Células basales cortas	75,65	7,2	9,5	7,63	1,55	20,3
Pared celular				2,8	1,3	46,4

Hypnum amabile: X = Promedio, DE = Desviación estándar, CV = Coeficiente de variación medidas en um.
N= 3 individuos

Bosque alto andino.

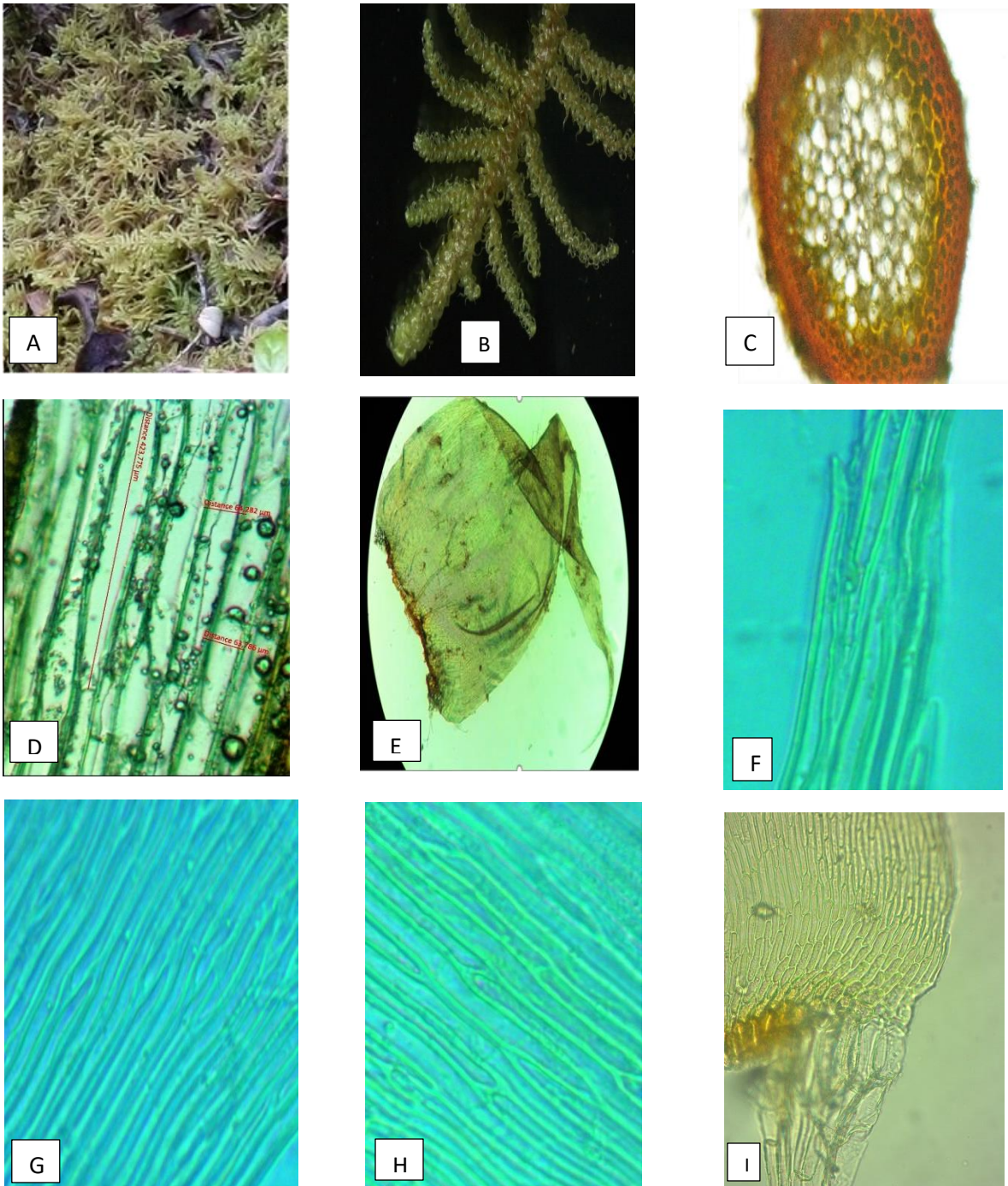


Figura 20. *Hypnum amabile* (Mitt.) Hampe. – A = Planta; B = Porción de la planta C = Sección transversal del caulidio (50um); D= Sección longitudinal del Caulidio (50um); E = Filidio (10X); F = Células apicales del filidio (50um); G = células medias del filidio (50um); H = Células basales del filidio (50um); I = Células alares (Fotografía, Guillermo Sánchez).

Plantas autoicas, en tapices densos de color verde. Tallos que se arrastran de 5-10 cm de largo, ramificados regularmente o irregularmente pinados, en sección transversal 0.48 x 0.34 mm, redondeado a ovado, con un hilo central débil; corteza de 3 capas; células 12,38–24,67 x 10,21–12,98 μm , paredes gruesas de 2,13 μm , cuadradas redondeadas; Células medulares de 35,47–41,67 x 26,50–37,12 μm , redondeadas-elípticas, de pared delgada de 1,25 μm , en corte longitudinal, células de 177,6 – 423,77 μm x 75,51 μm , con pared de celular de 2,39 μm . Filidios de 0.66 x 0.23 mm, claramente falcado secundas; costa bifurcada 1/5 de la longitud del filidio, débil, claramente denticuladas en la parte apical; ápices acuminados, células apicales vermiculares de 152,37 – 65,15 x 3,83 – 8,09 μm con paredes gruesas de 1,65 μm ; células medianas vermiculares de 56,93 – 152,65 x 7,75 – 9,424 μm con paredes gruesas de 1.98 μm ; células basales vermiculares de 75,65 – 254,65 x 7,63 – 9,603 μm con pared celular de 2.8 μm , costa presente. Esporófito no visto.

Sub-páramo.

Tabla 5. Caracteres morfo-anatómicos relacionados con absorción, transporte y almacenamiento de agua presentes en *Hypnum amabile*. Sub-páramo.

Forma de crecimiento	Tapiz - entramado
Hábito	Pleurocárpico
Color planta	Verde – Amarillo.
Tipo de imbibición	Poiquilohídrico
Cilindro central	Débil (Ausente en ramas)
Filidios	Falcado secundados
Imbricación de filidios	Desde la base hasta el ápice
Costa	Presente - Bifurcada
células alares	Presentes - Gruesas
Espacios capilares	Entre filidios

Tabla 6. Características morfométricas de *Hypnum amabile*.

Variable	X Largo (um)	DE Largo (um)	CV Largo (um)	X Ancho (um)	DE Ancho (um)	CV Ancho (um)
Sección transversal caulidio	490	2,1	0,4	330	1,3	0,4
Células corteza grandes caulidio	26,37	4,7	17,8	13,87	1,94	14,0
Células corteza pequeñas caulidio	13,93	1,6	11,5	11,61	2,2	18,9
Pared celular corteza caulidio				2,65	0,6	22,6
Células medulares grandes caulidio	44,13	5,27	11,9	30,87	3,73	12,1
Células medulares pequeñas caulidio	38,22	4,84	12,7	25,73	1,4	5,4
Pared celular médula caulidio caulidio				1,78	0,81	45,5
Células corte longitudinal largas caulidio	570,31	31,97	5,6	68,2	5,6	8,2
Células corte longitudinal cortas caulidio	178,5	28,4	15,9	68,2	5,6	8,2
Pared celular longitudinal caulidio				2,96	1,87	63,2
Filidio	710	41,1	5,8	270	32,8	12,1
Células apicales largas	145,25	3,9	2,7	10,11	2,54	25,1
Células apicales cortas	69,15	4,65	6,7	4,98	0,82	16,5
Pared celular células apicales				1,65	0,3	18,2
Células medias largas	202,4	41,78	20,6	9,72	1,4	14,4
Células medias cortas	61,87	7,2	11,6	6,36	0,9	14,2
Pared celular células medias				1,79	0,6	33,5
Células basales largas	214,65	35,62	16,6	8,94	1,56	17,4
Células basales cortas	86,49	6,88	8,0	5,07	0,67	13,2
Pared celular				2,7	0,98	36,3

Hypnum amabile: X = Promedio, DE = Desviación estándar, CV = Coeficiente de variación medidas en um. N= 3 individuos

Sub - Páramo

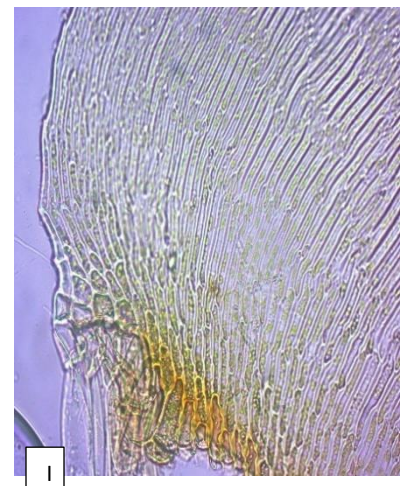
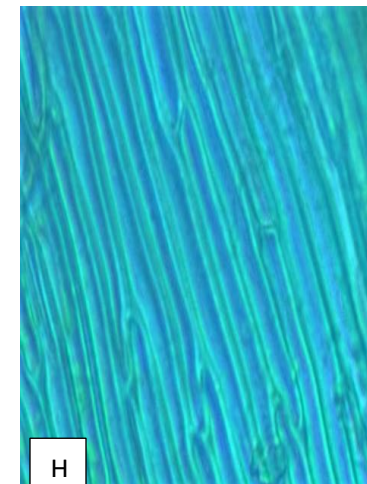
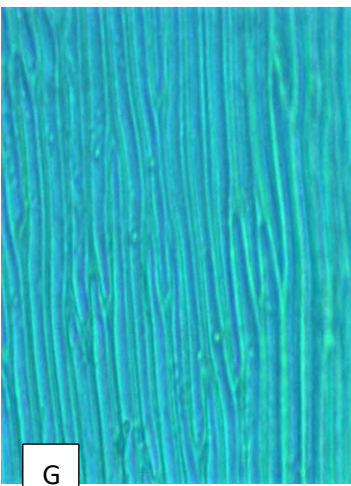
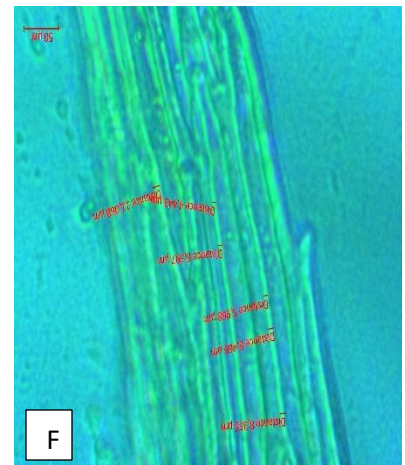
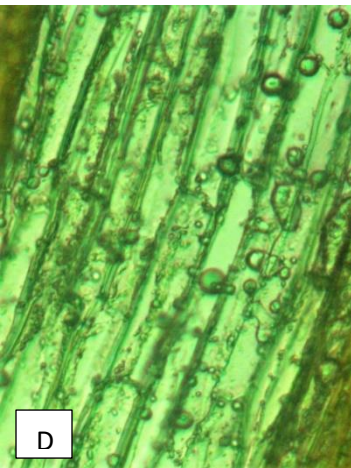
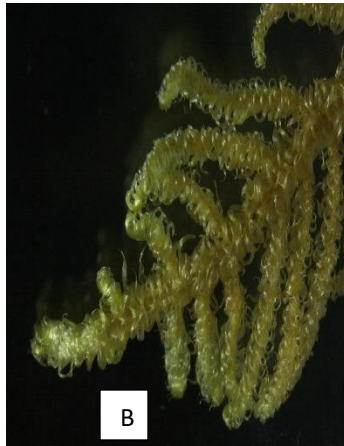


Figura 21. *Hypnum amabile* (Mitt.) Hampe. – A = Planta; B = Porción de la planta C = Sección trasversal del caulidio (50µm); D= Sección longitudinal del Caulidio (50µm); E = Filidio (10X); F = Células apicales del filidio (50µm); G = células medias del filidio (50µm); H = Células basales del filidio (50µm); I = Células alares (Fotografía, Guillermo Sánchez).

Plantas autoicas, en tapices densos de color verde. Tallos que se arrastran de 5-10 cm de largo, ramificados regularmente o irregularmente pinados, en sección transversal 0.49 x 0.33 mm, redondeado a ovado, con un hilo central débil; corteza de 3 capas presentando células de 13,93–26,37 x 11,61–13,87 µm, paredes gruesas de 2.65 µm, cuadradas redondeadas; Células medulares de 38,22–44,13 x 25,73–30,87 µm, redondeadas-elípticas, de pared delgada de 1,78 µm, en corte longitudinal, células de 178,50 – 570,31 x 68.2 µm con pared de celular de 2.96 µm. Filidios de 0.71 x 0.27 mm, claramente falcado secundas; costa bifurcada 1/5 de la longitud del filidio, débil, claramente denticuladas en la parte apical; ápices acuminados, células apicales vermiculares de 145,25 – 69,15 x 4,98 – 10,11 µm con paredes gruesas de 1,79; células medianas vermiculares de 61,87 – 202,4 x 6,36 – 9,72 µm; células basales vermiculares de 86,49 – 214,65 x 5,07 – 8,94 µm con pared celular de 2,7 µm. Costa presente. Esporófito no visto.

Páramo

Tabla 5. Caracteres morfo-anatómicos relacionados con absorción, transporte y almacenamiento de agua presentes en *Hypnum amabile*. Páramo.

Forma de crecimiento	Tapiz - entramado
Hábito	Pleurocárpico
Color planta	Amarillo.
Tipo de imbibición	Poiquilohídrico
Cilindro central	Débil (Ausente en ramas)
Filidios	Falcado secundados
Imbricación de filidios	Desde la base hasta el ápice
Costa	Presente - Bifurcada
células alares	Presentes - Gruesas
Espacios capilares	Entre filidios

Tabla 6. Características morfométricas de *Hypnum amabile*.

Variable	X Largo (um)	DE Largo (um)	CV Largo (um)	X Ancho (um)	DE Ancho (um)	CV Ancho (um)
Sección transversal caulidio	470	3,05	0,6	340	1,7	0,5
Células corteza grandes caulidio	21,91	2,75	12,6	11,34	0,76	6,7
Células corteza pequeñas caulidio	10,85	2,5	23,0	6,72	1,38	20,5
Pared celular corteza caulidio				3,72	0,8	21,5
Células medulares grandes caulidio	38,61	5,2	13,5	29,71	7,3	24,6
Células medulares pequeñas caulidio	21,56	6,8	31,5	20,34	2,6	12,8
Pared celular médula caulidio caulidio				3,2	0,9	28,1
Células corte longitudinal largas caulidio	531,63	45,7	8,6	59,62	10,6	17,8
Células corte longitudinal cortas caulidio	168,93	19,4	11,5	59,62	9,6	16,1
Pared celular longitudinal caulidio				3,96	1,87	47,2
Filidio	670	46,34	6,9	310	28,45	9,2
Células apicales largas	122,25	2,1	1,7	11,09	6,4	57,7
Células apicales cortas	56,27	6,5	11,6	5,83	1,2	20,6
Pared celular células apicales				2,21	0,63	28,5
Células medias largas	198,03	37,26	18,8	10,32	4,7	45,5
Células medias cortas	70,25	17,2	24,5	6,9	1,1	15,9
Pared celular células medias				3,18	0,79	24,8
Células basales largas	200,65	25,11	12,5	11,42	2,51	22,0
Células basales cortas	65,15	8,23	12,6	7,67	1,35	17,6
Pared celular				3,38	1,34	39,6

Hypnum amabile: X = Promedio, DE = Desviación estándar, CV = Coeficiente de variación medidas en um. N= 3 individuos

Páramo

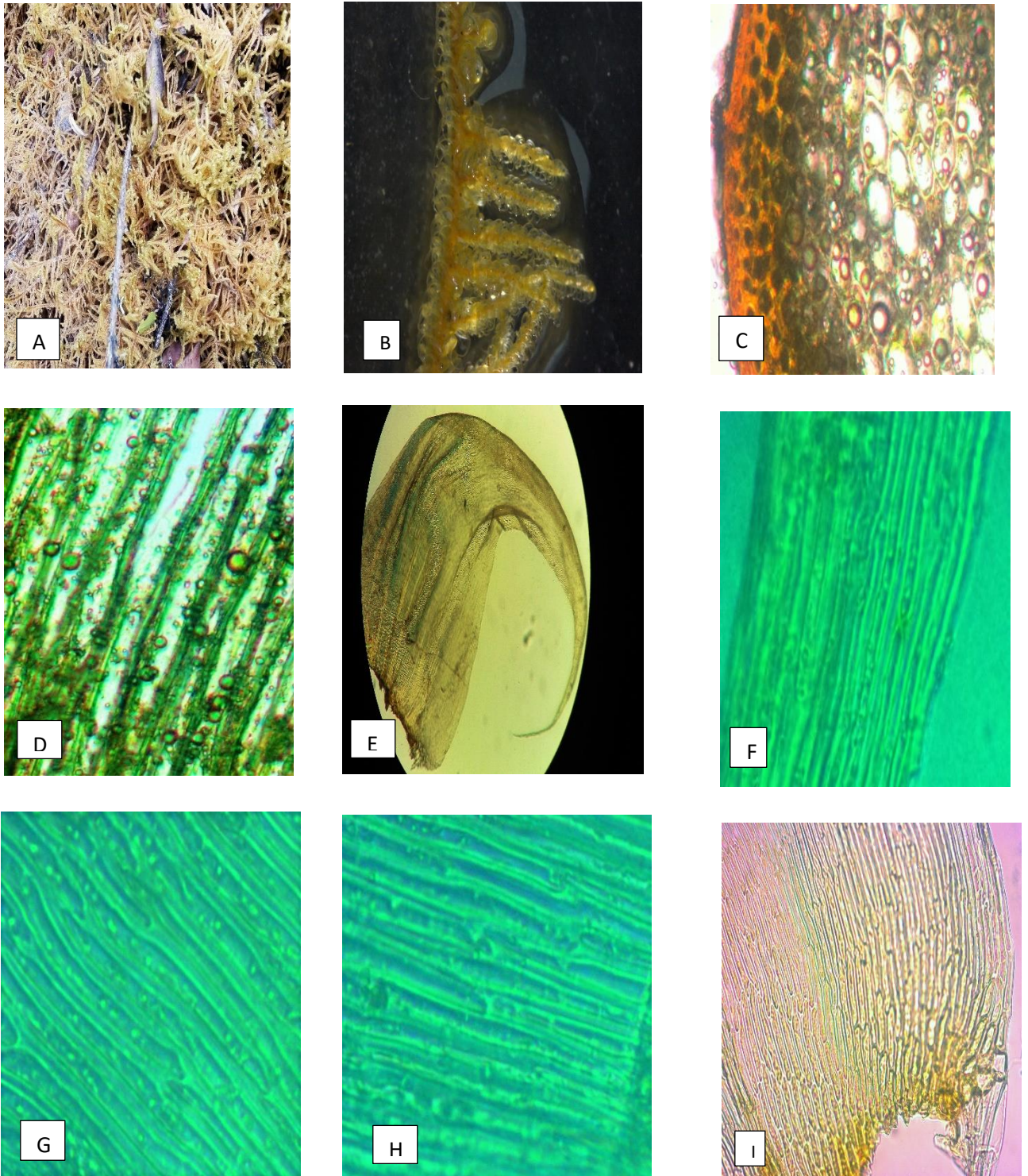


Figura 22. *Hypnum amabile* (Mitt.) Hampe. – A = Planta; B = Porción de la planta. C = Sección transversal del caulidio (50um); D= Sección longitudinal del Caulidio (50um); E = Filidio (10X); F = Células apicales del filidio (50um); G = células medias del filidio (50um); H = Células basales del filidio (50um); I = Células alares. (Fotografía, Guillermo Sánchez).

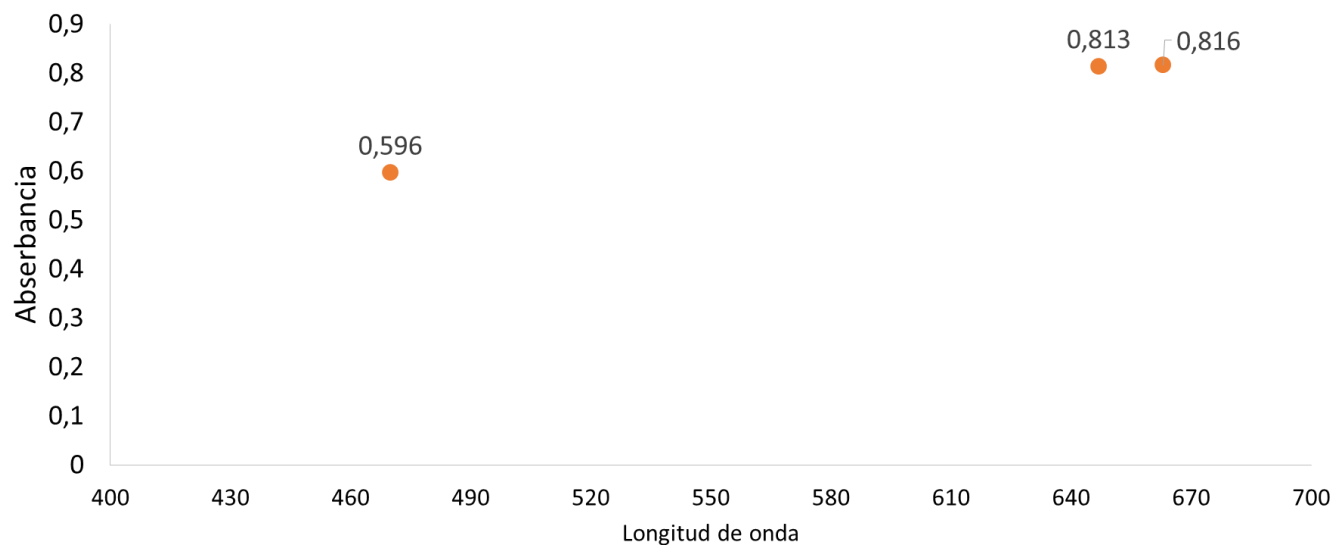
Plantas autoicas, en tapices densos de color verde. Tallos que se arrastran de 5-10 cm de largo, ramificados regularmente o irregularmente pinados, en sección transversal 0.47 x 0.34 mm, redondeado a ovado, con un hilo central débil; corteza de 3 capas presentando células de 10,85–21,91 x 06,72–11,34 µm, paredes gruesas de 3,72 µm, cuadradas redondeadas; Células medulares de 31,56–38,61 x 20,34–29,71µm, redondeadas-elípticas, de pared delgada de 3.20 µm, en corte longitudinal, células de 168,93 – 531,63µm x 59.62 µm, con pared de celular de 3,96µm. Filidios de 0.67 x 0,31 mm, claramente falcado secundas; costa bifurcada 1/5 de la longitud del filidio, débil, claramente denticuladas en la parte apical; ápices acuminados, células apicales vermiculares de 56,27 – 122,25 x 5,83 – 11,09 µm con paredes gruesas de 2,21 µm; células medianas vermiculares de 70,25 – 198,03 x 6,90 – 10,32 µm con pared celular gruesa de 3,18 µm; células basales vermiculares de 65,15 – 200,65 x 7,67 – 11,424 µm con pared celular gruesa de 3,38 µm, Costa presente. Esporófito no visto.

4.2 Cuantificación de pigmentos fotosintéticos.

Bosque alto andino.

Tabla 6. Cuantificación de pigmentos fotosintéticos.

Masa (g)	Vol.(mL)	A 647 nn			A 663 nn			A 470 nn		
0,12	25	0,61	0,63	0,60	0,84	0,87	0,85	0,81	0,80	0,83
Promedio		0,713			0,854			0,813		
Clorofila a	1,57 mg/g									
Clorofila b	1,76 mg/g									
Clorila a+b	3,99 mg/g									



Se aplicó la fórmula de Lichtenthaler (1987), para la la cuantificación de los pigmentos, se obtuvo una concentración de 3,99 mg/g de clorofilas totales.

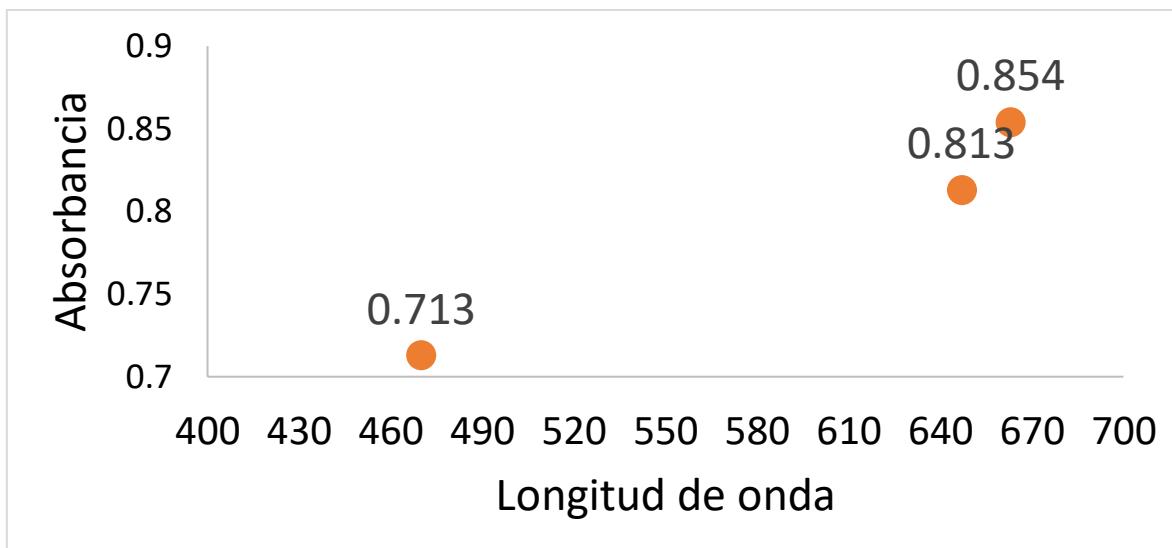
Sub- Páramo

Tabla 7. Cuantificación de pigmentos fotosinteticos.

Masa (g)	Vol.(mL)	A 647 nn			A 663 nn			A 470 nn		
0,12	25	0,57	0,62	0,60	0,82	0,83	0,80	0,80	0,80	0,84
Promedio		0,596			0,816			0,813		

Clorofila a	1,73 mg/g
Clorofila b	1,81 mg/g
Clorila a+b	3,54 mg/g

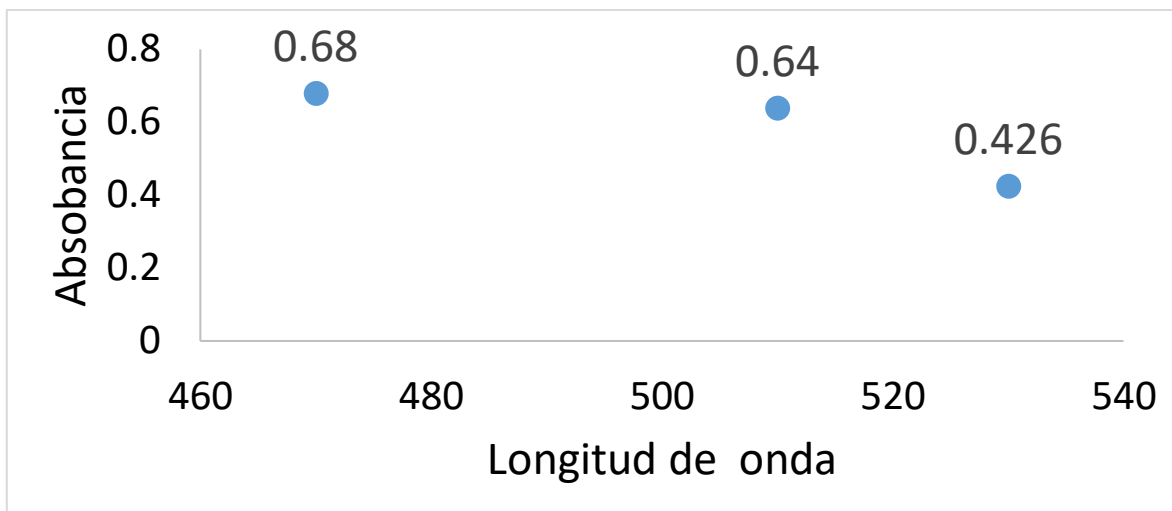
Se aplicó la fórmula de Lichtenthaler (1987), para la cuantificación de pigmentos, se obtuvo una concentración de 3,54 mg/g de clorofilas totales.



Páramo.

Tabla 8. Cuantificación de pigmentos fotosintéticos.

Masa (g)	Vol.(mL)	A 647 nn			A 663 nn			A 470 nn		
		0,12	25	0,39	0,42	0,47	0,61	0,66	0,65	0,63
Promedio		0,426			0,640			0,624		
Clorofila a	1,38 mg/g									
Clorofila b	1.22 mg/g									
Xantofilas	0,54 mg/g									



Se aplicó la fórmula de Lichtenthaler (1987), para la cuantificación de pigmentos, se obtuvo una concentración de 0,54 mg/g de xantofilas.

4.3 Condiciones meteorológicas y descripción del contenido hídrico en función del porcentaje de humedad relativa (HR%), temperatura del aire (T°C Aire) e intensidad lumínica (Lumen).

Bosque alto-andino: 2800m – 3000m.

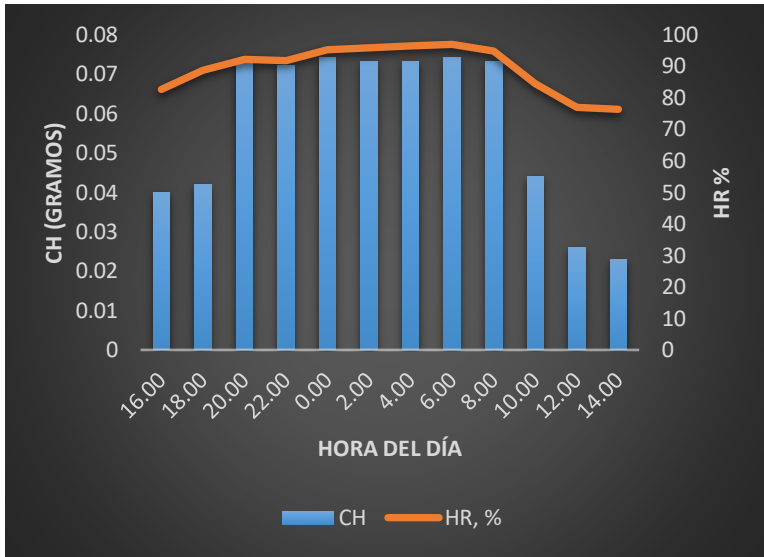
Tabla 9. Condiciones climáticas mediados de la época seca Colonia uno.

2825 msnm.

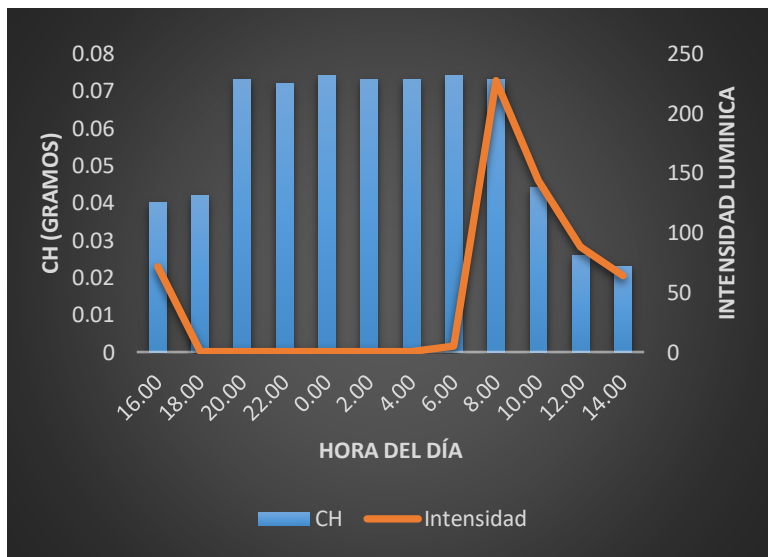
Hora	T°C Aire	HR, %	Intensidad (Lumen)	T°C, Colonia	Condiciones del ambiente
16:00	13,329	82,584	71,4	10	Cielo Semi-Despejado
18:00	11,662	88,606	0,4	9	
20:00	11,224	92,012			
22:00	10,001	91,674			
0:00	9,952	95,002			
2:00	9,657	95,605			

4:00	9,435	96,198			
6:00	9,336	96,772	4,8		
8:00	11,832	94,635	227,4	10	Cielo despejado
10:00	13,161	84,386	143,9		
12:00	15,533	76,819	88,3		
14:00	14,649	76,215	64,1		

A



B



C

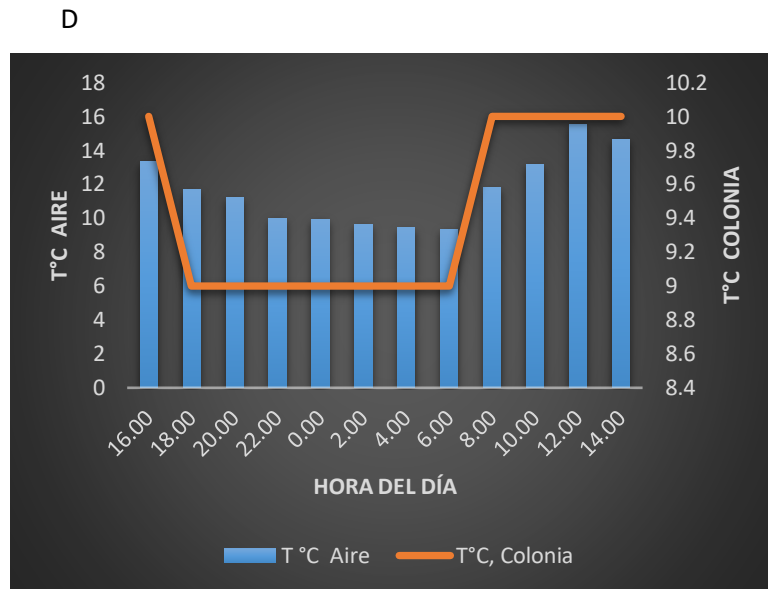
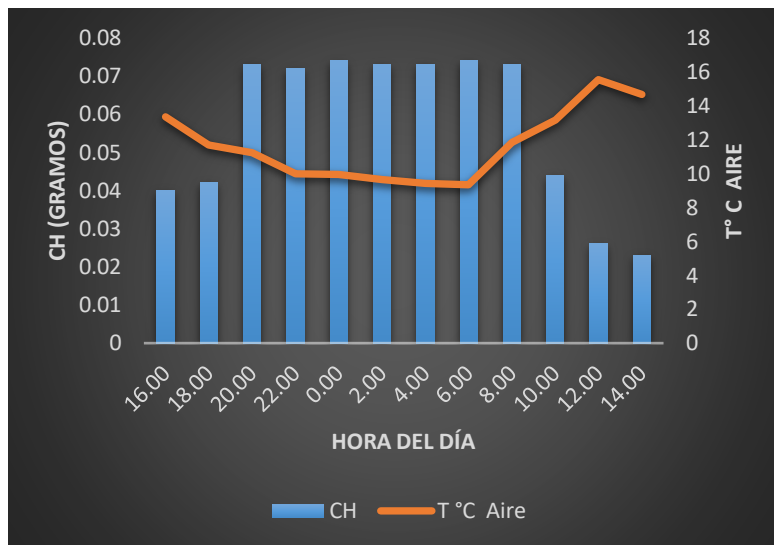


Figura 23. Variación del contenido hídrico de *Hypnum amabile* durante las 24 horas a mediados de la época seca. A. Contenido hídrico (CH) en función de la humedad relativa. B. Contenido hídrico (CH) en función de la intensidad lumínica. C. Contenido hídrico (CH) en función de en función de la Temperatura del aire. D Relación de la temperatura del aire y temperatura de la colonia. Colonia uno

A mediados de la época seca, el contenido de humedad de *Hypnum amabile* en función del porcentaje de humedad relativa (HR%), la temperatura del aire y la intensidad lumínica varió en las horas del día, presentó un rango entre 0,023 g y 0,04g, registrando su valor más bajo de 0,023 g a las 12.00 h, con una humedad relativa de 76,215%, temperatura del aire de 9,336°C y un máximo de intensidad lumínica de 227,4 lúmenes. En las horas de la noche el contenido de humedad aumentó: presentó un rango entre 0,072 g y 0,074 g, registrando su valor más alto de 0,074g, con una humedad relativa del 100% y una temperatura del aire de 7,091°C a las 0.00 h. Con respecto a la temperatura interna de las colonias durante la noche y la madrugada, esta fue de 8°C aumentando 1,091°C por encima de la temperatura del aire, durante el día la temperatura interna registró 10°C, la cual disminuyó 4,146°C con respecto a la temperatura máxima del ambiente.

Tabla 10. Condiciones meteorológicas mediados de la época seca colonia tres.

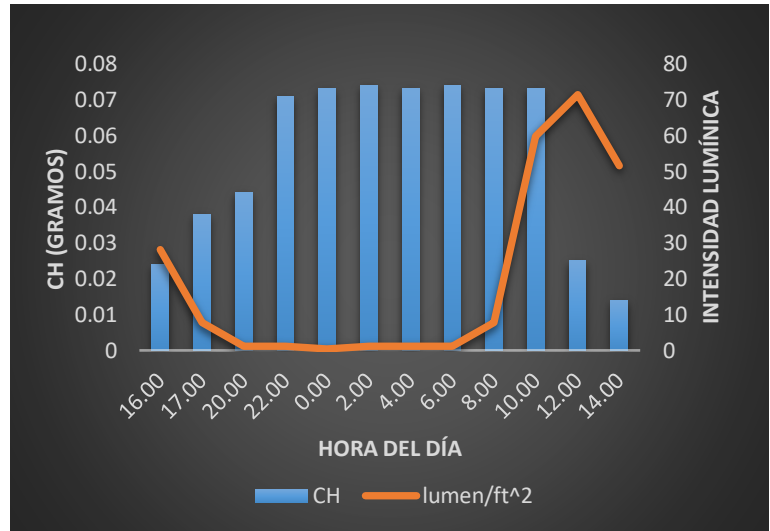
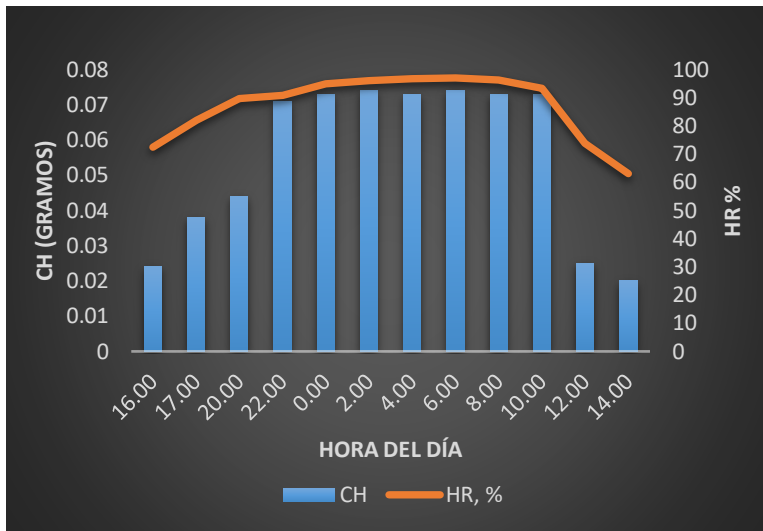
2976 msnm.

Hora	T °C Aire	HR, %	lumen/ft ²	T°C, Colonia	Condiciones del ambiente		
16:00	15,055	72,422	28,2	10	Cielo Semi-Despejado		
18:00	12,268	82,02	7,7				
20:00	10,638	89,739	1,1				
22:00	9,287	90,875	1,1	9			
0:00	9,163	94,918				0,4	
2:00	9,089	95,904				1,1	
4:00	8,891	96,601					
6:00	8,668	96,964					
8:00	9,829	96,28	7,7			10	Cielo despejado
10:00	12,074	93,287	59,7				
12:00	16,773	73,758	71,4				
14:00	19,199	63,028	51,6				

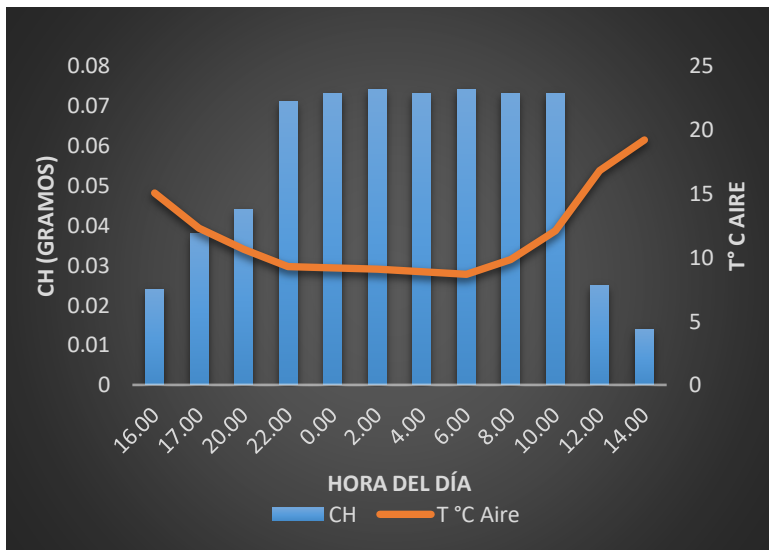
Figura 24. Variación del contenido hídrico de *Hypnum amabile* durante las 24 horas a mediados de la época seca. A. Contenido hídrico (CH) en función de la humedad relativa. B. Contenido hídrico (CH) en función de la intensidad lumínica. C. Contenido hídrico (CH) en función de en función de la Temperatura del aire. D Relación de la temperatura del aire y temperatura de la colonia. Colonia tres.

A

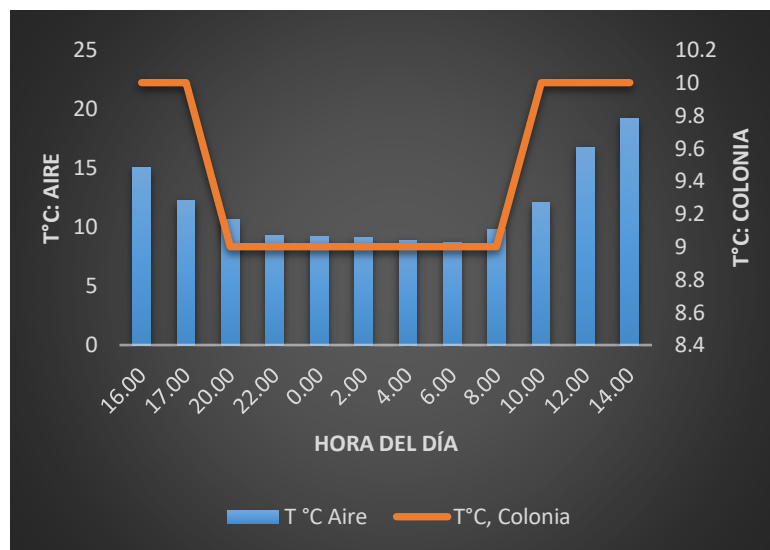
B



C



D



A mediados de la época seca el contenido de humedad de *Hypnum amabile* en función del porcentaje de humedad relativa (HR%), la temperatura del aire y la intensidad lumínica varió en las horas del día, presentó un rango entre 0,02 g y 0,038 g, registrando su valor más bajo de 0,02 g a las 14.00 h, con una humedad relativa de 63,028%, temperatura del aire de 19,199°C y un máximo de intensidad lumínica de 71,4 lúmenes. En las horas de la noche el contenido de humedad aumentó, presentó un rango entre 0,071 g y 0,074 g, registrando su valor más alto de 0,074 g, con una humedad relativa del 96,964% y una temperatura del aire de

8,668°C a las 5.00 h. Con respecto a la temperatura interna de las colonias durante la noche y la madrugada, esta fue de 9°C aumentando 1°C por encima de la temperatura del aire, durante el día la temperatura interna registró 10°C, el cual disminuyó 9,1°C con respecto a la temperatura máxima del ambiente.

Sub-Páramo: 3000m – 3200m

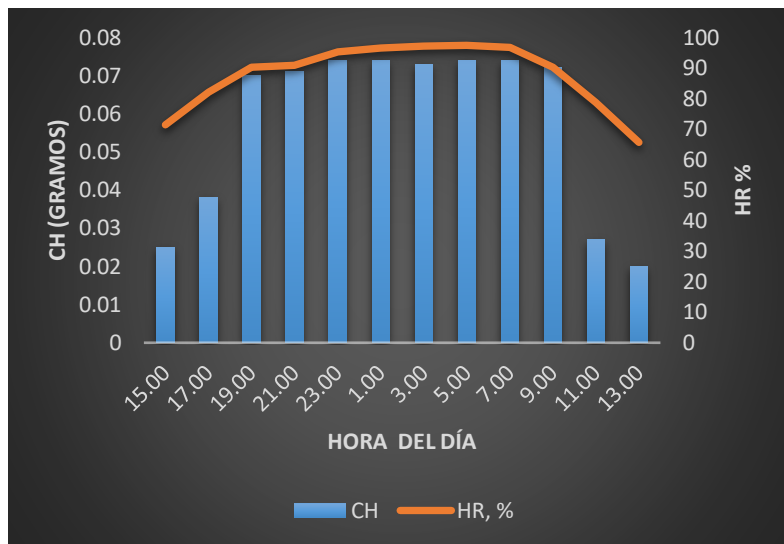
Tabla 11. Condiciones meteorológicas mediados de la época seca colonia cuatro.

3060 msnm.

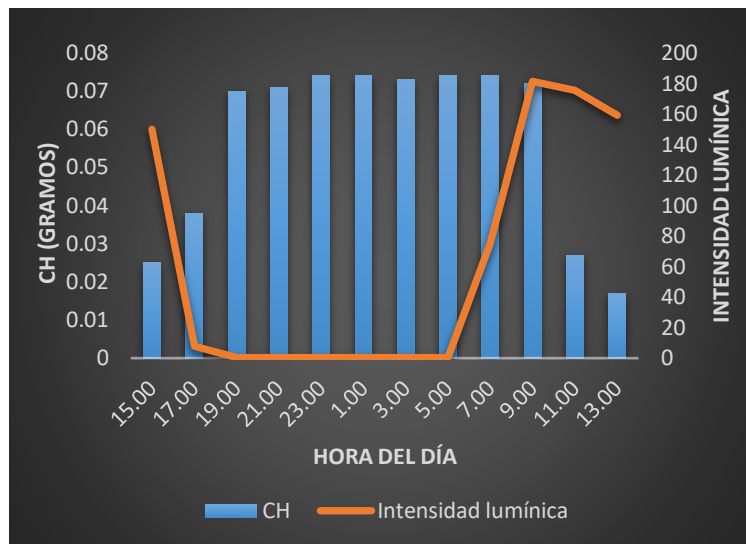
Hora	T °C Aire	HR, %	Intensidad, lumen/ft ²	T°C, Colonia	Condiciones del ambiente
15:00	15,986	71,371	149,8	10	Cielo Semi-Despejado.
17:00	12,268	82,02	7,7		9
19:00	10,81	90,328	0,4		
21:00	9,064	90,819			
23:00	9,139	95,34			
1:00	8,941	96,465			
3:00	8,767	97,24			
5:00	8,444	97,4			
7:00	9,805	96,699	75,1	Cielo Semi-Despejado.	
9:00	12,001	90,287	181,3	10	Cielo despejado
11:00	16,082	78,753	175,4		
13:00	20,531	65,616	159,3		

Figura 25. Variación del contenido hídrico de *Hypnum amabile* durante las 24 horas a mediados de la época seca. A. Contenido hídrico (CH) en función de la humedad relativa. B. Contenido hídrico (CH) en función de la intensidad lumínica. C. Contenido hídrico (CH) en función de en función de la Temperatura del aire. D Relación de la temperatura del aire y temperatura de la colonia. Colonia cuatro.

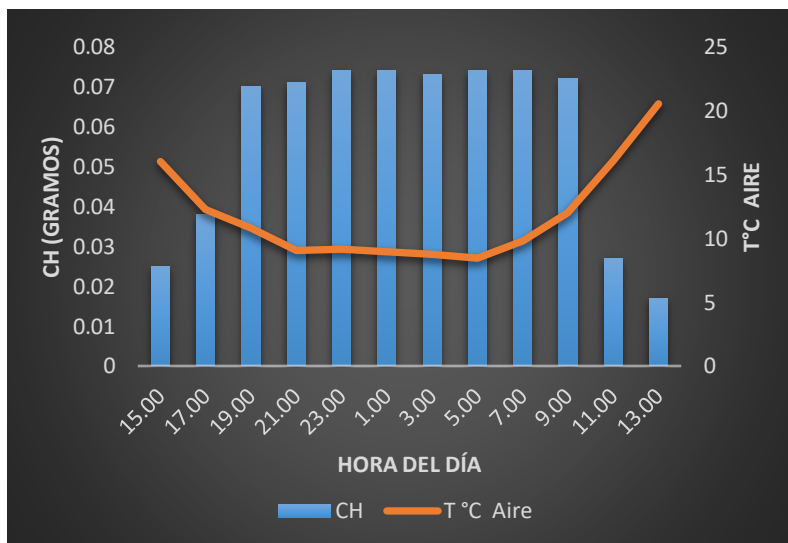
A



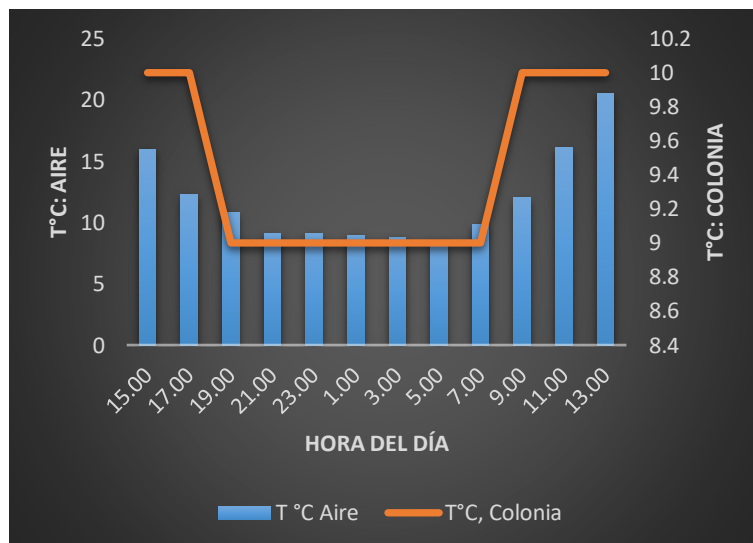
B



C



D



A mediados de la época seca, el contenido de humedad de *Hypnum amabile* en función del porcentaje de humedad relativa (HR%), la temperatura del aire y la intensidad lumínica varió en las horas del día, presentó un rango entre 0,02 g y 0,038 g, registrando su valor más bajo de 0,02 g a las 14:00 h, con una humedad relativa de 65,616% temperatura del aire de 20,531°C y un máximo de intensidad lumínica de 159,3 lúmenes. En las horas de la noche, el contenido de humedad aumentó, presentó un rango entre 0,07 g y 0,074 g, registrando su valor más alto de 0,074 g, con una humedad relativa del 97,4% y una temperatura del aire de

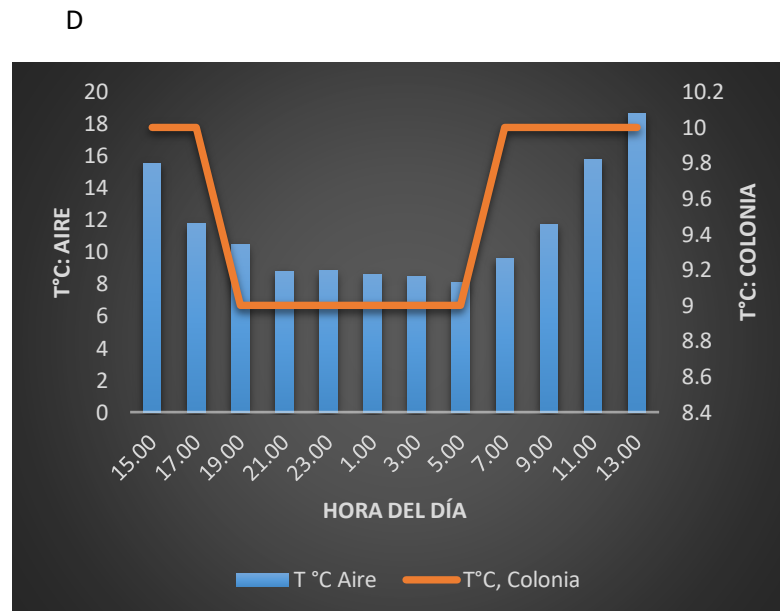
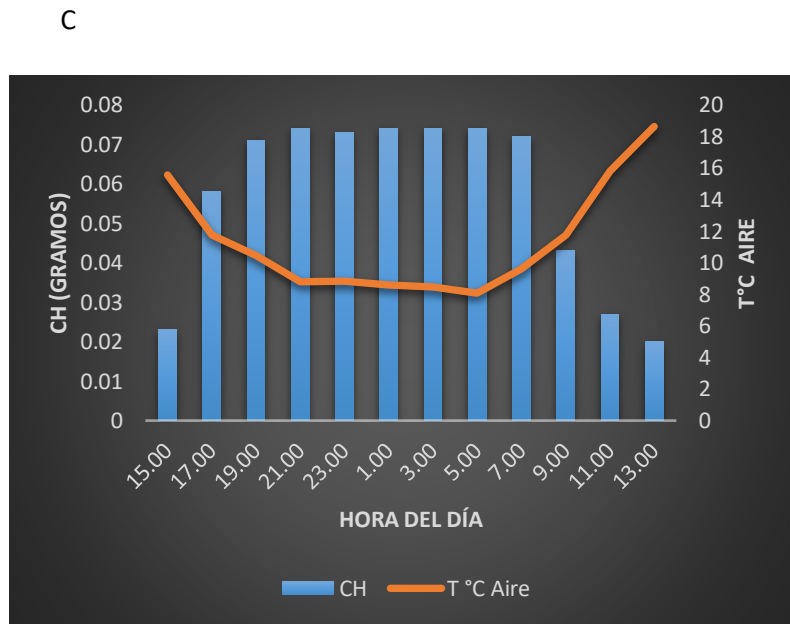
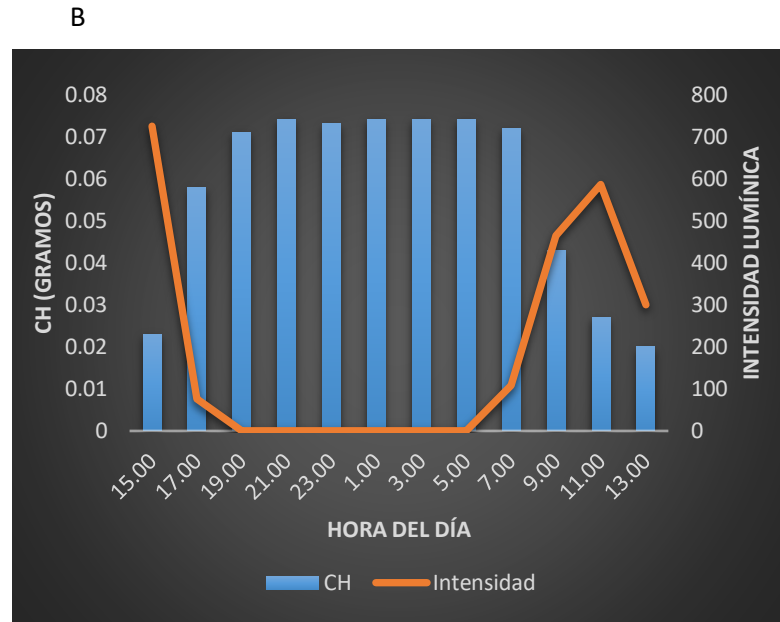
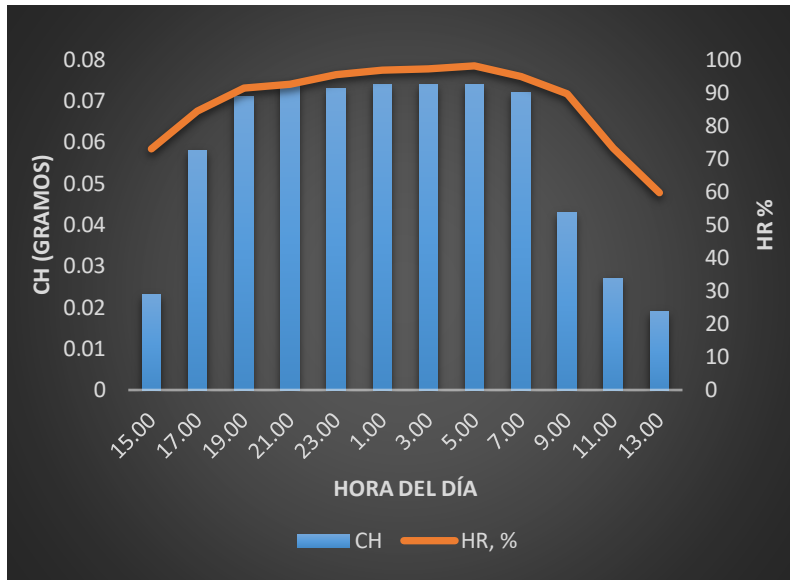
8,444°C a las 3:00 h. Con respecto a la temperatura interna de las colonias durante la noche y la madrugada, esta fue de 9°C aumentando 1°C por encima de la temperatura del aire, durante el día la temperatura interna registró 10°C, el cual disminuyó 10,531°C con respecto a la temperatura máxima del ambiente.

Tabla 12. Condiciones meteorológicas mediados de la época seca colonia cinco.

3060 msnm.

Hora	T °C Aire	HR, %	Intensidad, lumen/ft ²	T°C, Colonia	Condiciones del ambiente
15:00	15,557	72,891	724,7	10	Cielo Semi-Despejado.
17:00	11,759	84,277	75,8		9
19:00	10,443	91,271	0,4		
20:00	8,792	92,413			
23:00	8,017	95,48			
1:00	8,593	96,72			
3:00	8,469	97,134			
5:00	8,776	98,064			
7:00	9,583	94,828	108,8	10	Cielo Semi-Despejado.
9:00	11,734	89,515	464,7		Cielo despejado
11:00	15,796	73,052	585,6		
13:00	18,628	59,684	299,9		

Figura 26. Variación del contenido hídrico de *Hypnum amabile* durante las 24 horas a mediados de la época seca. A. Contenido hídrico (CH) en función de la humedad relativa. B. Contenido hídrico (CH) en función de la intensidad lumínica. C. Contenido hídrico (CH) en función de en función de la Temperatura del aire. D Relación de la temperatura del aire y temperatura de la colonia. Colonia cinco.



A mediados de la época seca, el contenido de humedad de *Hypnum amabile* en función del porcentaje de humedad relativa (HR%), la temperatura del aire y la intensidad lumínica varió en las horas del día, presentó un rango entre 0,019 g y 0,023 g, registrando su valor más bajo de 0,19 g a las 13:00 h, con una humedad relativa de 59,684%, temperatura del aire de 18,628°C y un máximo de intensidad lumínica de 724,7 lúmenes. En las horas de la noche, el contenido de humedad aumentó, presentó un rango entre 0,058 g y 0,074 g, registrando su valor más alto

de 0,074 g, con una humedad relativa del 98,064% y una temperatura del aire de 8,017°C a las 3:00 h. Con respecto a la temperatura interna de las colonias durante la noche y la madrugada, esta fue de 9°C aumentando 1°C por encima de la temperatura del aire, durante el día la temperatura interna registró 10°C, el cual disminuyó 9,628°C con respecto a la temperatura máxima del ambiente.

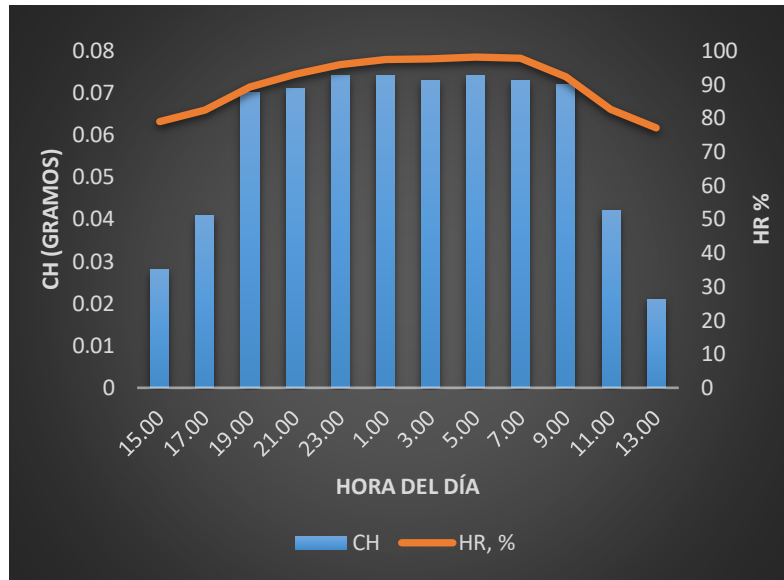
Tabla 13. Condiciones meteorológicas mediados de la época seca colonia seis.

3114 msnm.

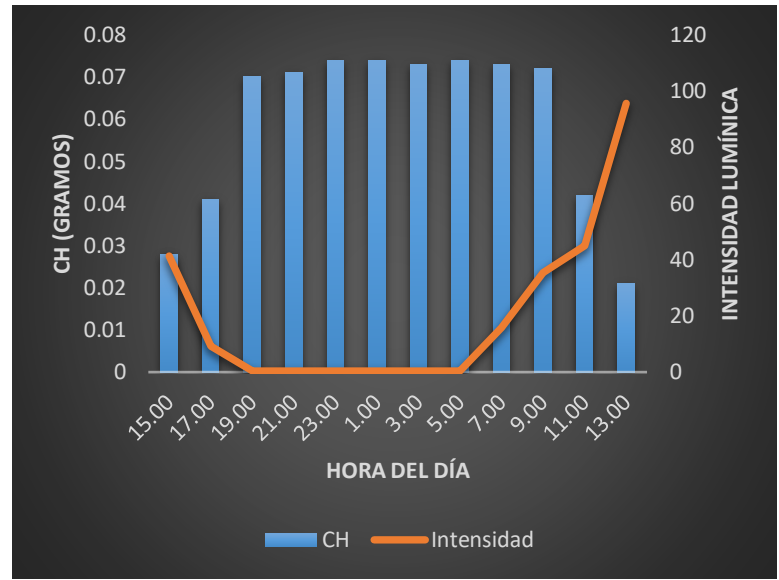
Hora	T °C	HR, %	Intensidad, lumen/ft ²	T°C, Colonia	Condiciones del ambiente
15:00	14,529	78,923	41,4	10	Cielo Semi-Despejado
17:00	12,195	82,464	9,2		9
19:00	10,712	89,21	0,4		
21:00	9,46	93,07			
23:00	8,693	95,797			
1:00	8,12	97,385			
3:00	8,27	97,575			
5:00	7,82	98,093			
7:00	8,817	97,676	15,7	Cielo Semi-Despejado	
9:00	10,59	92,313	35,5	10	Cielo despejado
11:00	13,57	82,557	45		
13:00	15,652	77,096	95,6		

Figura 27. Variación del contenido hídrico de *Hypnum amabile* durante las 24 horas a mediados de la época seca. A. Contenido hídrico (CH) en función de la humedad relativa. B. Contenido hídrico (CH) en función de la intensidad lumínica. C. Contenido hídrico (CH) en función de en función de la Temperatura del aire. D Relación de la temperatura del aire y temperatura de la colonia. Colonia seis.

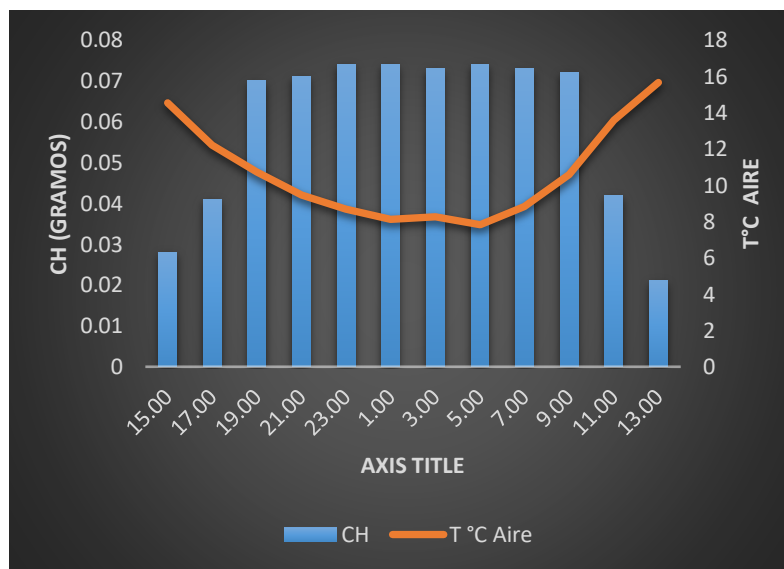
A



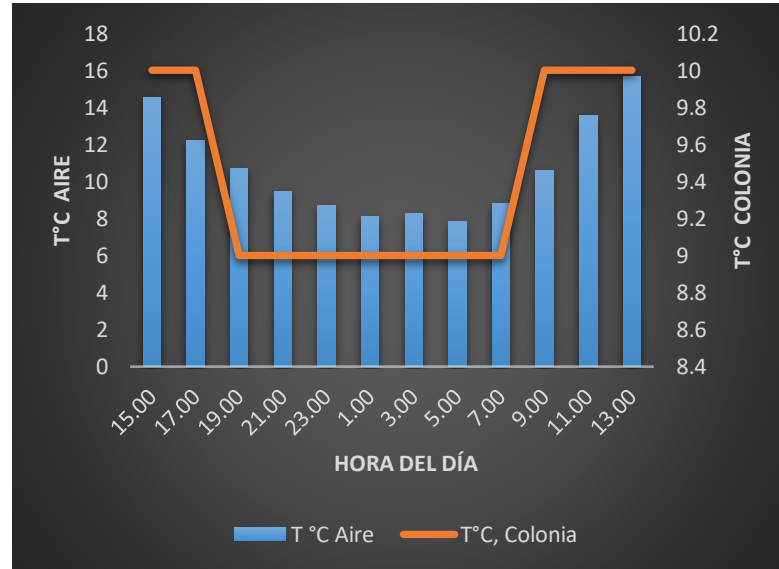
B



C



D



A mediados de la época seca, el contenido de humedad de *Hypnum amabile* en función del porcentaje de humedad relativa (HR%), la temperatura del aire y la intensidad lumínica varió en las horas del día, presentó un rango entre 0,021 g y 0,041 g, registrando su valor más bajo de 0,21 g a las 14:00 h, con una humedad relativa de 77,096% temperatura del aire de 15,652°C y un máximo de intensidad lumínica de 95,6 lúmenes. En las horas de la noche, el contenido de humedad

aumentó, presentó un rango entre 0,07 g y 0,074 g, registrando su valor más alto de 0,074g, con una humedad relativa del 98,093% y una temperatura del aire de 7,82°C a las 5:00 h. Con respecto a la temperatura interna de las colonias durante la noche y la madrugada, esta fue de 9°C aumentando 1,18°C por encima de la temperatura del aire, durante el día la temperatura interna registró 10°C, el cual disminuyó 5,652°C con respecto a la temperatura máxima del ambiente.

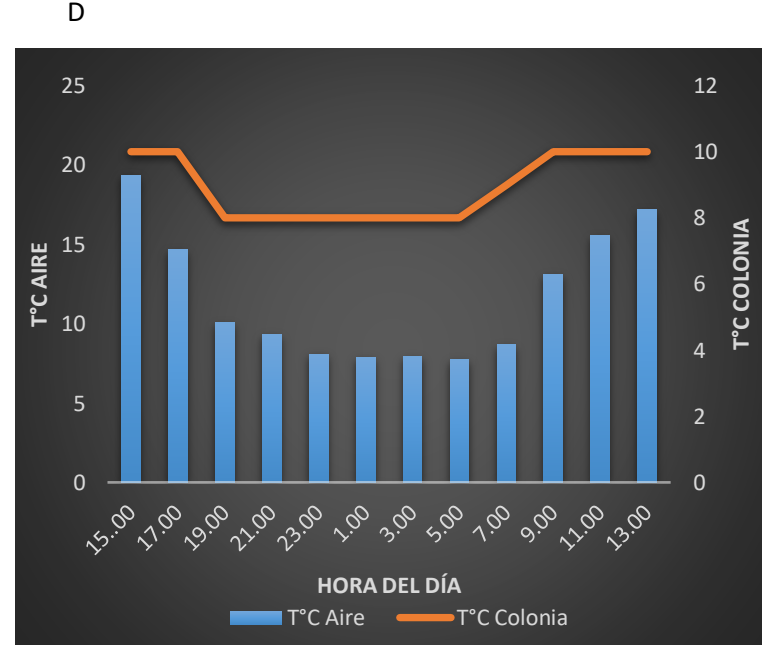
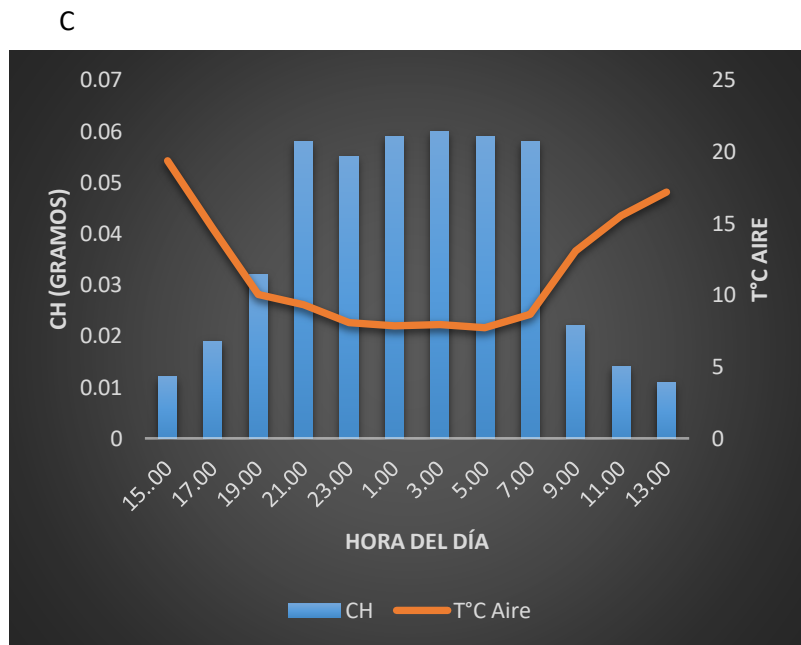
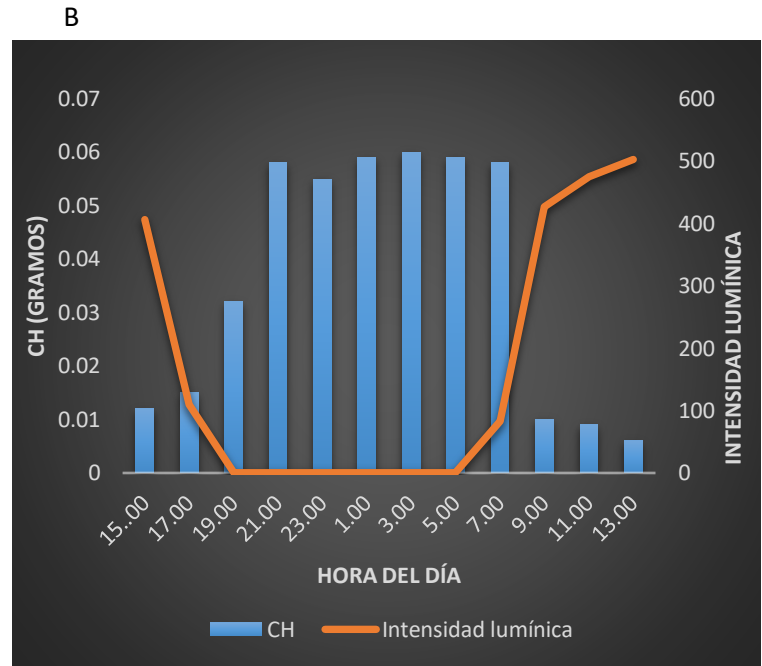
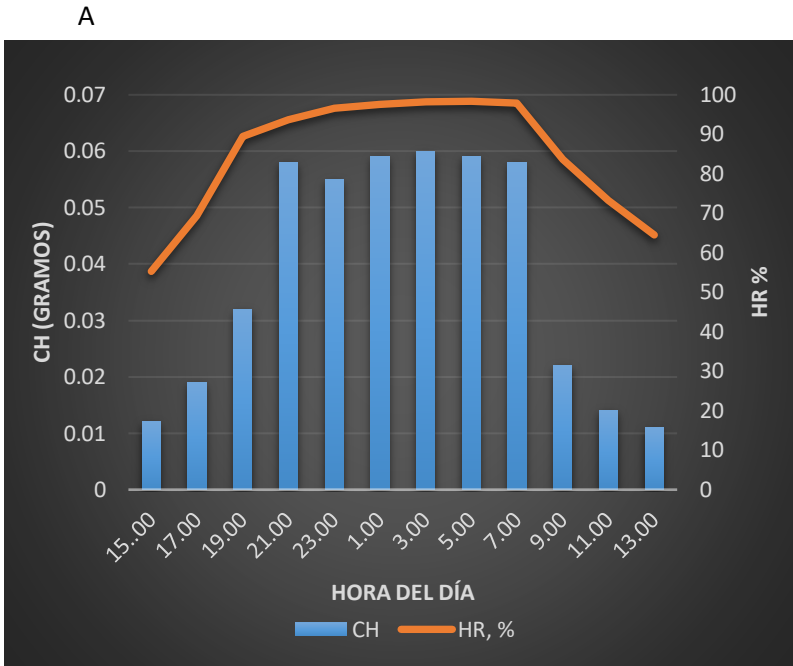
Páramo: 3200m – 3400m.

Tabla 14. Condiciones meteorológicas mediados de la época seca colonia siete.

3219 msnm.

Hora	T °C	HR, %	Intensidad, lumen/ft ²	T°C, Colonia	Condiciones del ambiente
15:00	19,365	55,279	809,1	10	Cielo Semi-Despejado
17:00	14,649	69,305	109,5		
19:00	10,051	89,541	0,4	8	Cielo cubierto
21:00	9,336	93,674			
23:00	8,07	96,652			
1:00	7,87	97,564			
3:00	7,92	98,22			
5:00	7,98	98,361			
7:00	8,668	97,883	83,1	9	Cielo Semi-Despejado
9:00	13,088	83,641	427,4	10	Cielo despejado
11:00	15,533	73,313	475		
13:00	17,177	64,56	502,8		

Figura 28. Variación del contenido hídrico de *Hypnum amabile* durante las 24 horas a mediados de la época seca. A. Contenido hídrico (CH) en función de la humedad relativa. B. Contenido hídrico (CH) en función de la intensidad lumínica. C. Contenido hídrico (CH) en función de en función de la Temperatura del aire. D Relación de la temperatura del aire y temperatura de la colonia. Colonia siete.



A mediados de la época seca, el contenido de humedad de *Hypnum amabile* en función del porcentaje de humedad relativa (HR%), la temperatura del aire y la intensidad lumínica varió en las horas del día, presentó un rango entre 0,011 g y 0,022 g, registrando su valor más bajo de 0,11 g a las 15:00 h, con una humedad relativa de 55,279%, temperatura del aire de 19,365°C y un máximo de intensidad lumínica de 809,1 lúmenes. En las horas de la noche, el contenido de humedad aumentó, presentó un rango entre 0,055 g y 0,06 g, registrando su valor más alto

de 0,06 g, con una humedad relativa del 98,361% y una temperatura del aire de 7,92°C a las 3:00 h. Con respecto a la temperatura interna de las colonias durante la noche y la madrugada, esta fue de 8°C manteniendo la misma temperatura del aire, durante el día la temperatura interna registró 10°C, el cual disminuyó 9,365°C con respecto a la temperatura máxima del ambiente.

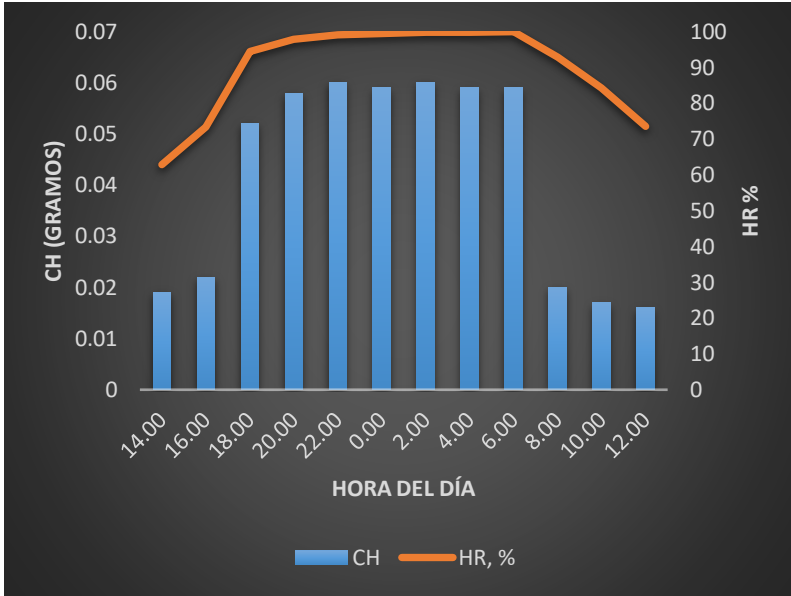
Tabla 15. Condiciones meteorológicas mediados de la época seca colonia ocho. 3376 msnm.

Hora	T °C Aire	HR, %	Intensidad, lumen/ft ²	T°C, Colonia	Condiciones del ambiente
14:00	17,249	62,85	996,8	10	Cielo Semi-Despejado
16:00	14,96	73,314	81,7		
18:00	9,583	94,398			
20:00	9,04	97,787			
22:00	7,87	99,165			
0:00	7,895	99,539	0,4	8	Cielo cubierto
2:00	7,594	99,747			
4:00	7,343	99,871			
6:00	7,695	99,971	61,2	9	Cielo Semi-Despejado
8:00	11,248	92,868	163	10	Cielo despejado
10:00	12,944	84,336	178,3		
12:00	15,891	73,498	204,7		

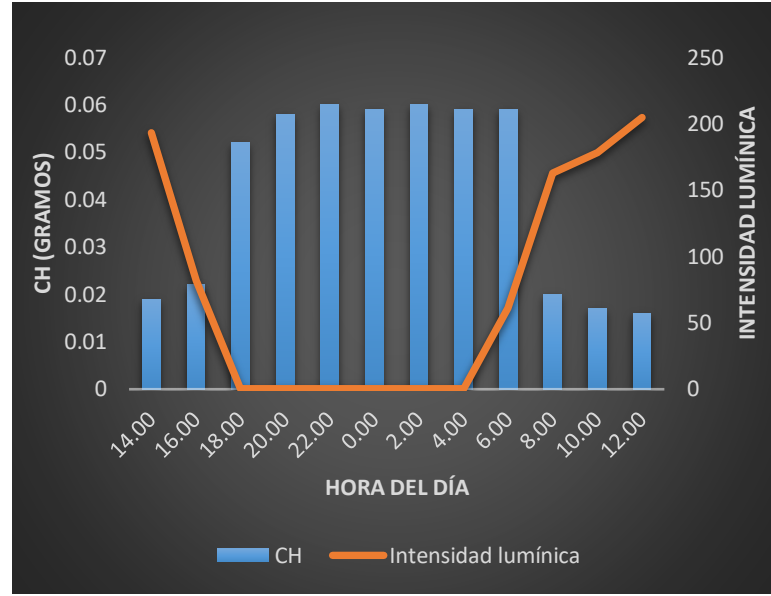
Figura 29. Variación del contenido hídrico de *Hypnum amabile* durante las 24 horas a mediados de la época seca. A. Contenido hídrico (CH) en función de la humedad relativa. B. Contenido hídrico (CH) en función de la intensidad lumínica.

C. Contenido hídrico (CH) en función de en función de la Temperatura del aire. D Relación de la temperatura del aire y temperatura de la colonia. Colonia ocho.

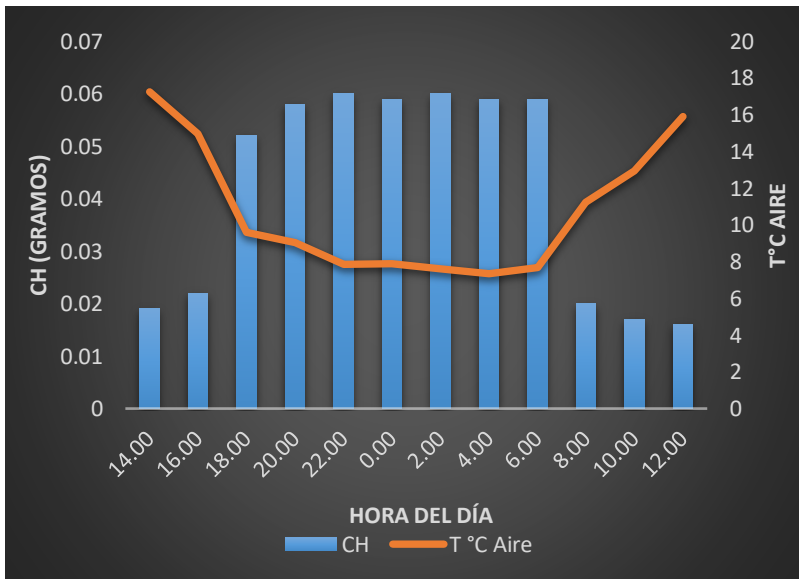
A



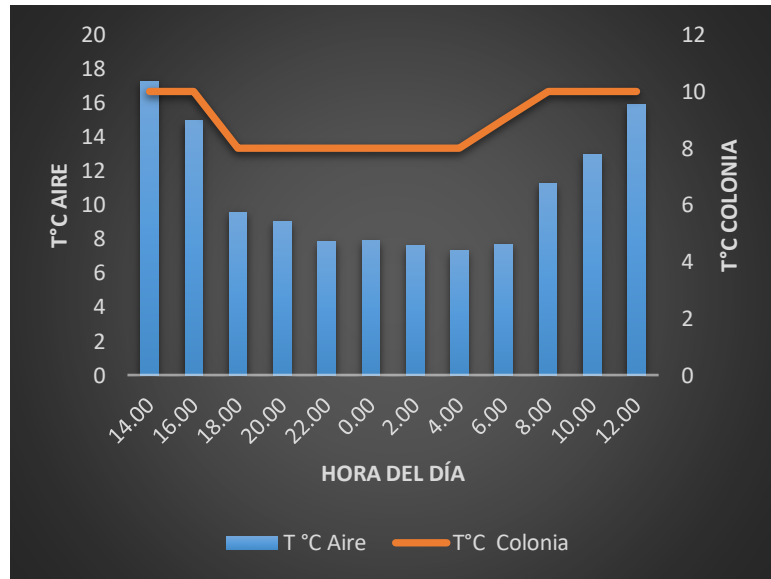
B



C



D



A mediados de la época seca, el contenido de humedad de *Hypnum amabile* en función del porcentaje de humedad relativa (HR%), la temperatura del aire y la intensidad lumínica varió en las horas del día, presentó un rango entre 0,016 g y 0,022 g, registrando su valor más bajo de 0,16 g a las 12:00 h, con una humedad relativa de 73,498, temperatura del aire de 19,365°C y un máximo de intensidad lumínica de 996,8 lúmenes. En las horas de la

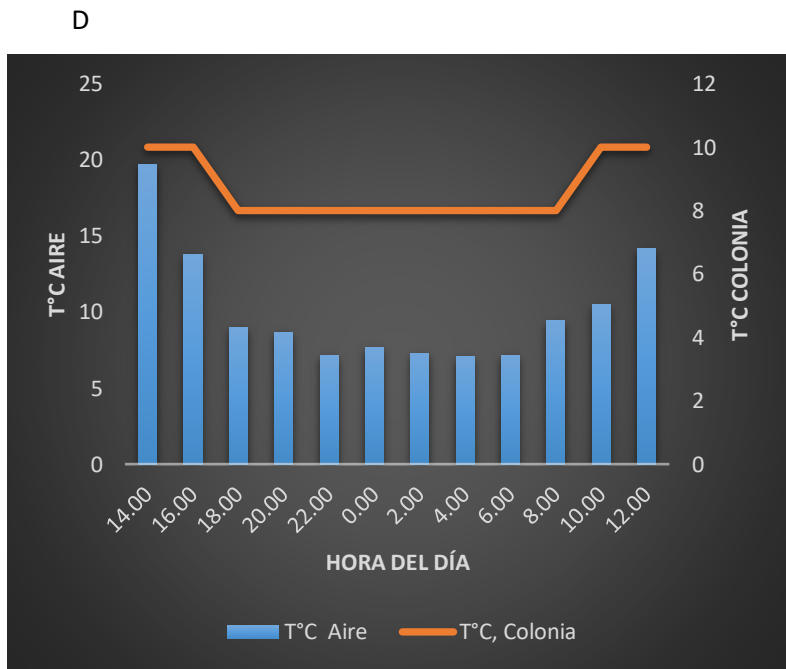
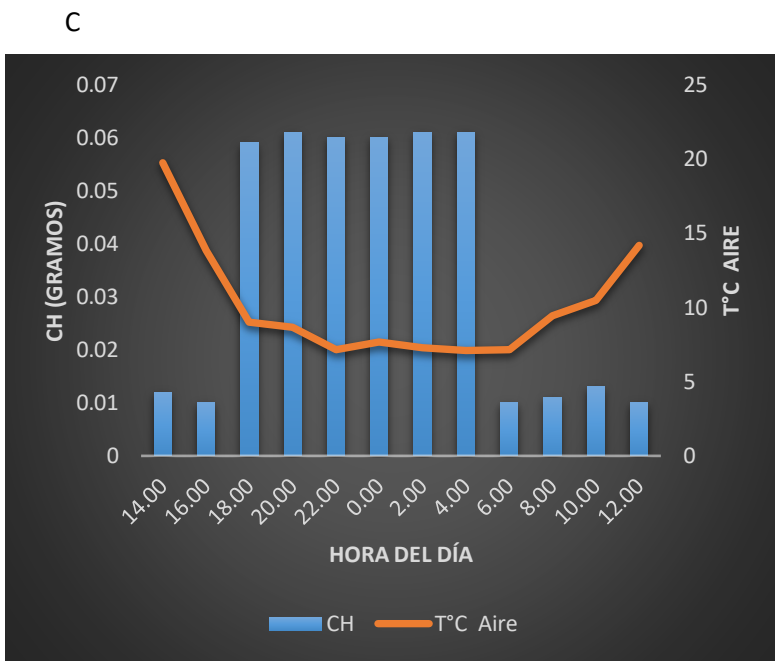
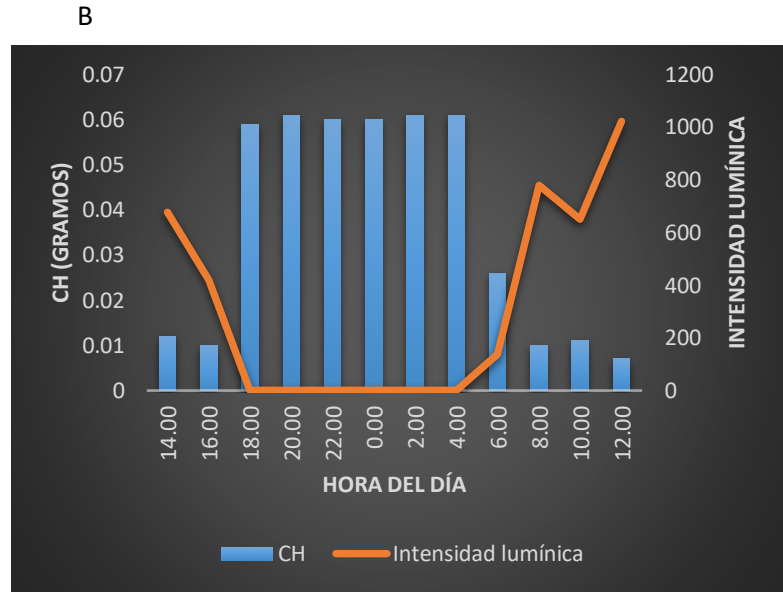
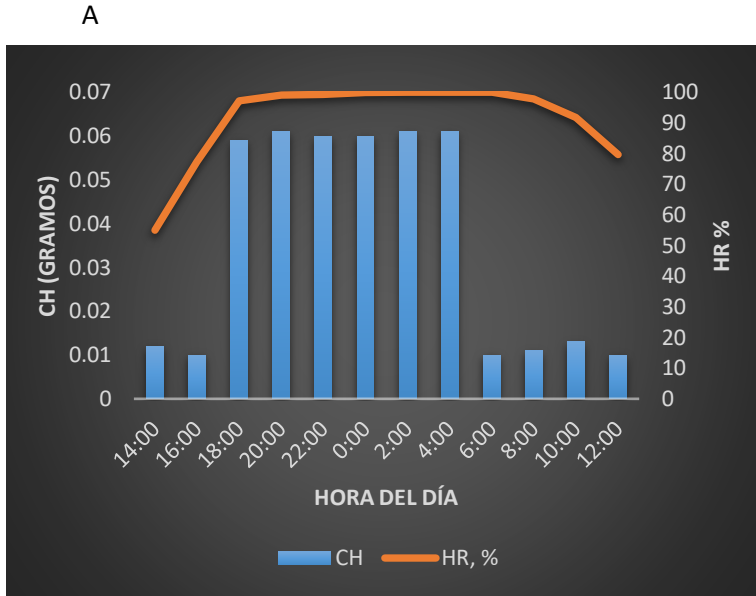
noche, el contenido de humedad aumentó, presentó un rango entre 0,055 g y 0,06 g, registrando su valor más alto de 0,06 g, con una humedad relativa del 99,971% y una temperatura del aire de 7,695°C a las 3:00 h. Con respecto a la temperatura interna de las colonias durante la noche y la madrugada, esta fue de 8°C manteniendo la misma temperatura del aire, durante el día la temperatura interna registró 10°C, el cual disminuyó 8,249°C con respecto a la temperatura máxima del ambiente.

Tabla 16. Condiciones meteorológicas mediados de la época seca colonia nueve. 3376 msnm.

Hora	T °C Aire	HR, %	Intensidad, lumen/ft ²	T°C, Colonia	Condiciones del ambiente
14:00	19,722	54,992	677,1	10	Cielo Semi-Despejado, viento fuerte, Rocío
16:00	13,81	77,381	418,6		
18:00	8,99	97,127	1,1	8	Cielo cubierto, Rocío
20:00	8,668	98,97			
22:00	7,142	99,375			
0:00	7,645	99,859			
2:00	7,293	100			
4:00	7,091	100			
6:00	7,142	100	138,8	10	Cielo Semi-Despejado, Viento fuerte
8:00	9,41	97,89	778,2		Cielo despejado, viento fuerte
10:00	10,467	91,793	650,8	10	Cielo despejado, viento fuerte
12:00	14,146	79,642	1.022,1		

Figura 30. Variación del contenido hídrico de *Hypnum amabile* durante las 24 horas a mediados de la época seca. A. Contenido hídrico (CH) en función de la humedad relativa. B. Contenido hídrico (CH) en función de la intensidad lumínica.

C. Contenido hídrico (CH) en función de en función de la Temperatura del aire. D Relación de la temperatura del aire y temperatura de la colonia. Colonia nueve.



A mediados de la época seca el contenido de humedad en función del porcentaje de la humedad relativa (HR%), la temperatura del aire y la intensidad lumínica varió en las horas del día, presentó un rango entre 0,01 g y 0,013 g, registrando su valor más bajo de 0,01 g a las 14:00 h,

con una humedad relativa de 54,992%, temperatura del aire de 14,146°C y un máximo de intensidad lumínica de 1.022,10 lúmenes. En las horas de la noche el contenido de humedad aumentó, presentó un rango entre 0,072 g y 0,074 g, registrando su valor más alto de 0,074 g, con una humedad relativa del 100% y una temperatura del aire de 7,091°C. Con respecto a la temperatura interna de las colonias durante la noche y la madrugada, esta fue de 8°C aumentando 1,091°C por encima de la temperatura del aire, durante el día la temperatura interna registró 10°C, el cual disminuyó 4,146°C con respecto a la temperatura máxima del ambiente.

4.4 Modelación de la humedad relativa del aire en función de las franjas altitudinales.

En la franja altitudinal baja (2825-2894 m), la variación circadiana de la humedad relativa del aire (HR%) exhibió un comportamiento parabólico asimétrico: asciende relativamente constante durante las horas de la tarde, para luego descender más abruptamente a partir de las 6 de la mañana, y en particular, a 2894 m (Fig. 31a). La HR% máxima (97,4%) se registró a las 5:00 am, con una temperatura ambiental de 8,44 °C y una luminosidad de 0,4 Lux; en tanto que, la mínima (65,6 %) se observó a las 13:00, con una temperatura de 20,53 °C y una luminosidad de 159,3 Lux.

En la franja media (2976-3060-3114 m.), la oscilación de la humedad relativa del aire (HR%) mostró un comportamiento parabólico más simétrico que la franja baja: la HR asciende progresivamente a partir de las 13 horas y hasta las 23:00, para mantenerse relativamente constante hasta las 7 de la mañana y así continuar, con un descenso más marcado, hasta la una de la tarde (Fig. 31b). La HR% máxima (98,13%) se registró a las 5:00 am, con una temperatura de 8,05 °C y una luminosidad de 0,4 Lux y a 3060 m; en tanto, la mínima (59,32 %) se observó a las 13:00, con una temperatura de 18,22 °C y una luminosidad de 401,7 Lux, lo cual implica una diferencia de 6,28%, con respecto a la franja baja.

Para la franja alta (3219-3304-3376 m.), la variabilidad de la humedad relativa del aire (HR%) mostró un comportamiento parabólico mucho más marcado que las franjas baja y media, con ascensos y descensos más acelerados y con una configuración típica de meseta, donde la HR permanece al 100% por espacio de 6 horas, entre las 2:00 y las 6:00 de la mañana, particularmente a 3376 m (Fig. 31c). La HR% máxima (100%) se registró con temperaturas entre 7,09 y 7,29 °C y una luminosidad de 1,1 Lux; en tanto que, la mínima (54,99 %) se observó a las 14:00, con una temperatura de 19,72 °C y una intensidad lumínica de 667,12 Lux, lo cual implica un descenso en la HR de 4,33% y un incremento en la luminosidad de 265,4 Lux, respecto a la franja media.

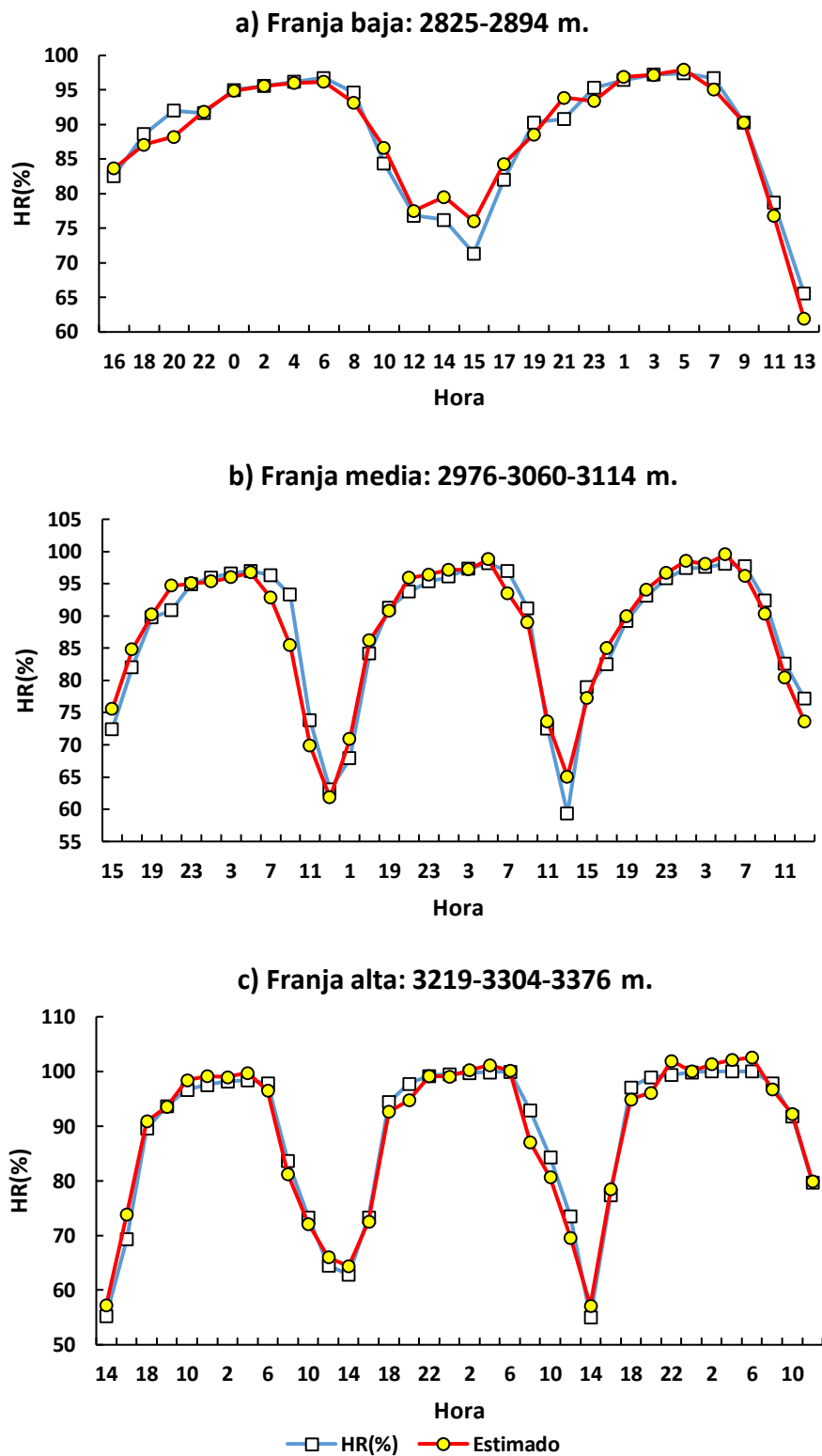


Figura 31. Modelación de la humedad relativa del aire (HR%) en función del tiempo (hora), la temperatura (C°) y la luminosidad (Lux) en tres franjas: a) baja, b) media y c) alta. Cuenca del río Pamplonita.

En la franja baja, la variabilidad de la humedad relativa del aire (HR%) se logró determinar mediante la relación inversa de la temperatura del aire (TA en °C), la relación directa de la luminosidad (Lux) y el efecto inverso del curso del tiempo (Hora):

$$\text{Ecuación (3): } \mathbf{HR(\%)} = -3,18(\mathbf{TA}) + 0,022(\mathbf{Lux}) - 0,14(\mathbf{Hora}) + 126,1$$
$$\mathbf{R^2 = 0,935} \text{ (}\mathbf{p=1,2E-12}\text{)}$$

Para la franja media, la humedad relativa solo fue explicada por las fluctuaciones de la temperatura del aire, la cual se relacionó inversamente:

$$\text{Ecuación (4): } \mathbf{HR(\%)} = -3,32(\mathbf{TA}) + 125,4$$
$$\mathbf{R^2 = 0,944} \text{ (}\mathbf{p=7,4E-23}\text{)}$$

En la franja alta, La HR% se relacionó más negativamente con la temperatura del aire y más positivamente con la luminosidad:

$$\text{Ecuación (5): } \mathbf{HR(\%)} = -3,81(\mathbf{TA}) + 0,04(\mathbf{Lux}) + 129,1$$
$$\mathbf{R^2 = 0,976} \text{ (}\mathbf{p=1,9E-27}\text{)}$$

De acuerdo con las ecuaciones de regresión lineal y múltiples, a medida que se asciende en las franjas altitudinales de la cuenca del río Pamplonita, la humedad relativa media del aire tiende a relacionarse más estrechamente (R^2) y de forma más negativa con respecto al comportamiento de la temperatura media del aire. Por lo tanto, las colonias de *Hypnum amabile* están sometidas a microambientes altamente contrastantes que tenderían a incrementar el efecto tensionante sobre la regulación de sus contenidos hídricos a lo largo del gradiente altitudinal y muy particularmente en la franja paramuna.

4.5 Tendencia del contenido de humedad de *Hypnum amabile* en función de la humedad relativa, a lo largo del gradiente altitudinal

Para las franjas de bosque andino, altoandino y subpáramo (2825-2894-3060 m), la tendencia del contenido hídrico (**CH**) de *Hypnum amabile*, expresado en gramos, y en función de la humedad relativa del aire (**HR%**) mostró ser un modelo no lineal de tipo multiplicativo, cuyas ecuaciones son de la forma:

$$\text{Ecuación (6): } \mathbf{CH} = 2\text{E-}11(\mathbf{HR}\%)^{4,8965}$$

$$\text{Ecuación (7): } \mathbf{CH} = 3\text{E-}10(\mathbf{HR}\%)^{4,2444}$$

$$\text{Ecuación (8): } \mathbf{CH} = 3\text{E-}09(\mathbf{HR}\%)^{3,7284}$$

Las razones o velocidades de recambio del contenido hídrico de las colonias uno (4,8965), tres (4,244) y cuatro (3,7284) tienden a disminuir a medida que se asciende en el gradiente altitudinal, lo cual indica que la rapidez con que ingresa el agua a los ápices de *Hypnum amabile* disminuye apreciablemente con el incremento en la altura (Fig. 32a, b y c). Sin embargo, como mecanismo de compensación, a mayor altura, el recambio hídrico se lleva a cabo en un rango más amplio de humedad relativa: 2825 m. (76,2-96,8%), 2894 m. (65,6-97,4%) y 3060 m. (63,1-96,9%).

Las colonias cinco (3114 m) y nueve (3376 m), asociadas al subpáramo y páramo, exhibieron un recambio hídrico de tipo exponencial, cuyas ecuaciones fueron de la forma:

$$\text{Ecuación (9) } \mathbf{CH} = 0,002\mathbf{e}^{0,0371(\mathbf{HR}\%)}$$

$$\mathbf{R}^2 = 0,92$$

$$\text{Ecuación (10) } \mathbf{CH} = 0,0006\mathbf{e}^{0,0419(\mathbf{HR}\%)}$$

$$\mathbf{R}^2 = 0,41$$

El comportamiento de la recarga hídrica en la colonia cinco del subpáramo se caracterizó por un aumento progresivo del contenido hídrico: con 0,02 g y a partir de una humedad relativa del (59,3%), hasta alcanzar un peso máximo de 0,074 g con una HR del 96,8% (Fig. 32d). En contraste, el comportamiento del recambio hídrico, en la colonia nueve del páramo, fue constante: a pesar del incremento de la HR (55 - 97,9%), el peso del ápice se mantuvo alrededor de los 0,011g. y solo cuando la HR fue del 100, el contenido hídrico se hizo máximo durante la noche, con 0,061 g (Fig. 32h).

Las colonias seis (3219 m), siete (3219 m) y ocho (3376 m) se caracterizaron por mostrar comportamientos parabólicos, cuyas ecuaciones fueron de la forma:

$$\text{Ecuación (11): } \mathbf{CH} = -0,0001(\mathbf{HR}\%)^2 + 0,0231(\mathbf{HR}\%) - 1,0593$$

$$\mathbf{R}^2 = 0,9765 \text{ (p=4,7E-08)}$$

$$\text{Ecuación (12): } \mathbf{CH} = 6\text{E-}05(\mathbf{HR}\%)^2 - 0,0076(\mathbf{HR}\%) + 0,2605$$

$$R^2 = 0,941 \text{ (} p=2,9\text{E-}06\text{)}$$

$$\text{Ecuación (13): } \mathbf{CH} = 7\text{E-}05(\mathbf{HR}\%)^2 - 0,0106(\mathbf{HR}\%) + 0,4097$$

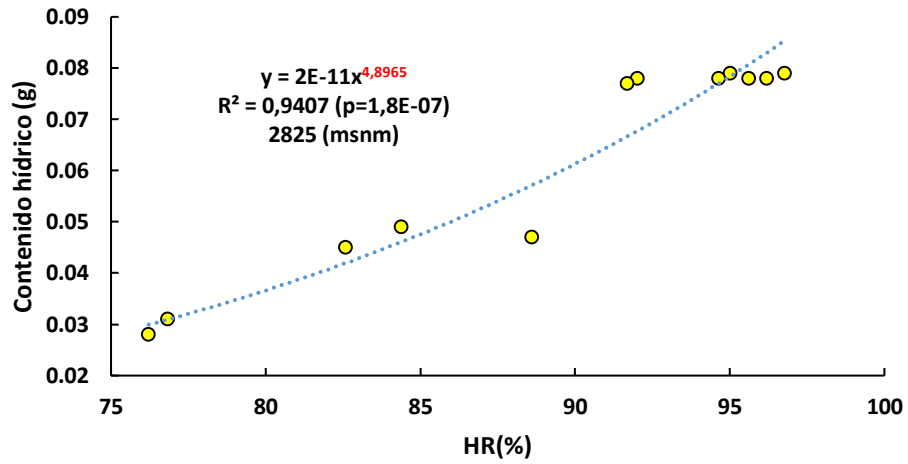
$$R^2 = 0,8773 \text{ (} p=7,9\text{E-}05\text{)}$$

La colonia seis (3219 m) fue la única población de *Hypnum amabile* que mostró un incremento acelerado de su contenido hídrico (CH) en función del aumento de la humedad relativa del aire: a partir de una HR del 77,1% y con un CH de 0,027 g, alcanzó un peso de 0,072 g cuando la HR fue del 92,3%; para luego permanecer constante alrededor de los 0,074 g, cuando la HR se hace máxima 98,1% (Fig. 32e). En contraste, las colonias siete (3219 m) y ocho (3376 m) mostraron una tendencia inversa: cuando la HR del aire asciende de 55,3 a 92,9%, el CH permanece constante alrededor de 0,017 g y solo cuando la HR supera los 94,4% el CH pasa de 0,052 a 0,061 g (Fig. 32g).

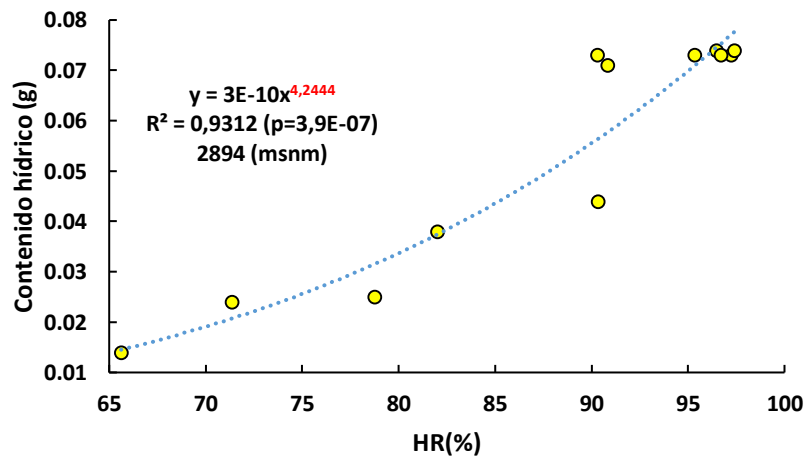
De acuerdo con las ecuaciones de regresión, que explican la tendencia de la variación del contenido hídrico en los ápices de las “ramas” del gametofito de *Hypnum amabile* en función de la variabilidad de la humedad relativa del aire, se pudo determinar que las colonias asociadas a los biomas de bosque andino y altoandino se recargan hídricamente de forma más progresiva y constante durante todo el ciclo circadiano. Mientras que, las colonias que crecen en el bioma paramuno se pueden recargar solo si la humedad relativa del aire está completamente saturada (100%) y las temperaturas del aire son las más bajas, condiciones micro-ambientales que solo se presentan durante algunas horas de la noche.

Bosque andino-altoandino: 2800m – 3000m

a) Colonia uno

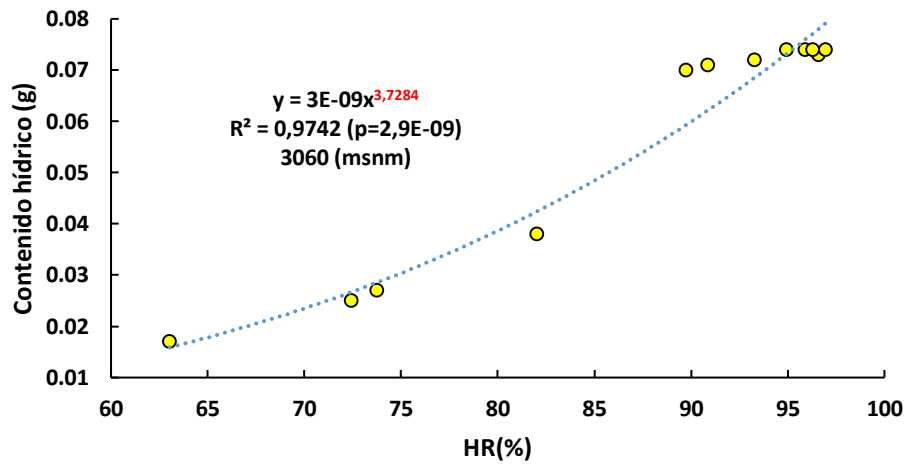


b) Colonia tres

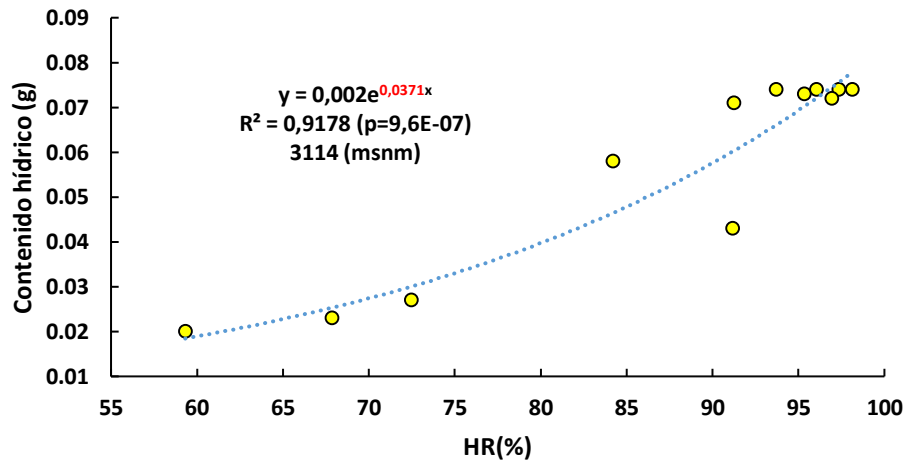


Sub-Páramo: 3000m – 3200m.

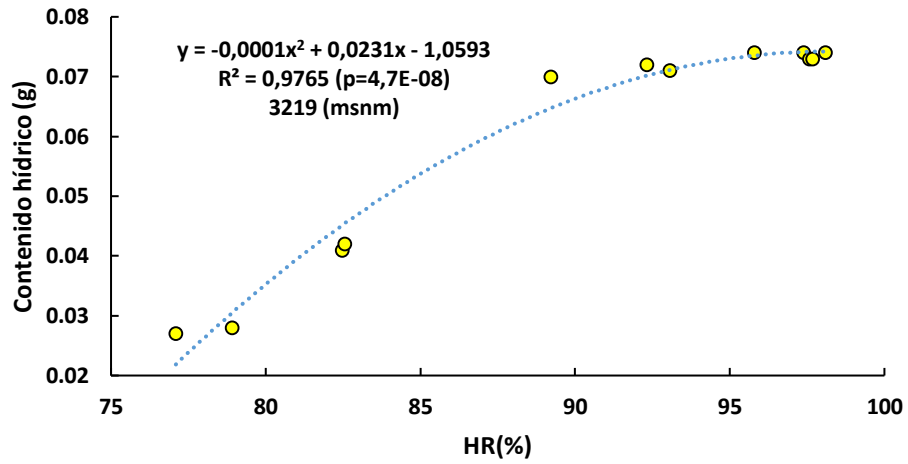
c) Colonia cuatro



d) Colonia cinco

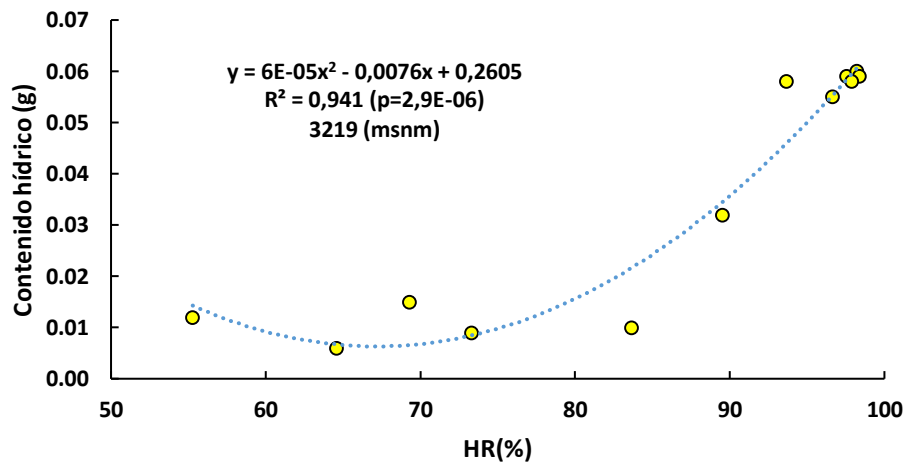


e) Colonia seis

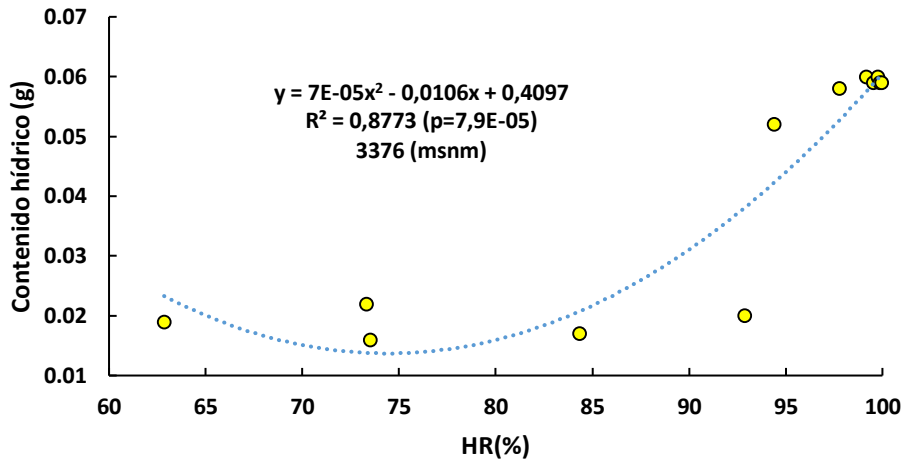


Páramo: 3200m – 3400m.

f) Colonia siete



g) Colonia ocho



h) Colonia nueve

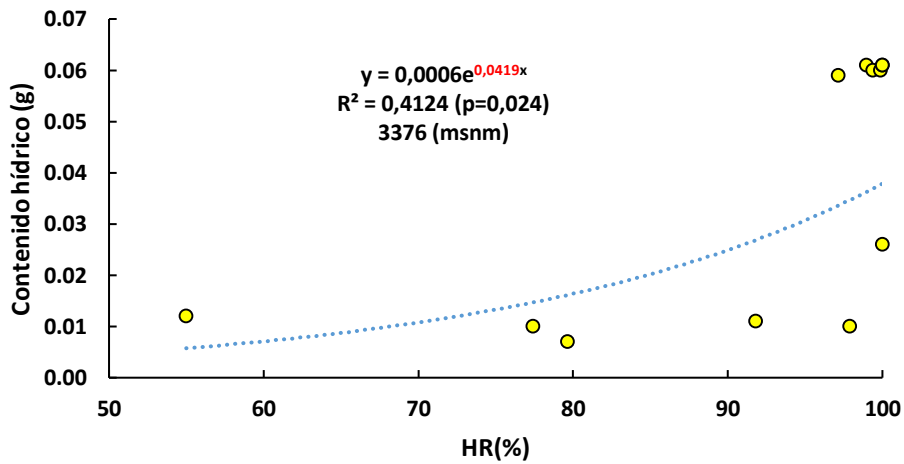


Figura 34. Tendencia del contenido hídrico en función de la humedad relativa del aire porcentual (HR%) en las colonias de *Hypnum amabile*: bosque andino-altoandino (1 y 3) subpáramo (4,5 y 6) páramo (7,8 y 9).

4.6 Relación hídrica de la base y el ápice de *Hypnum amabile*.

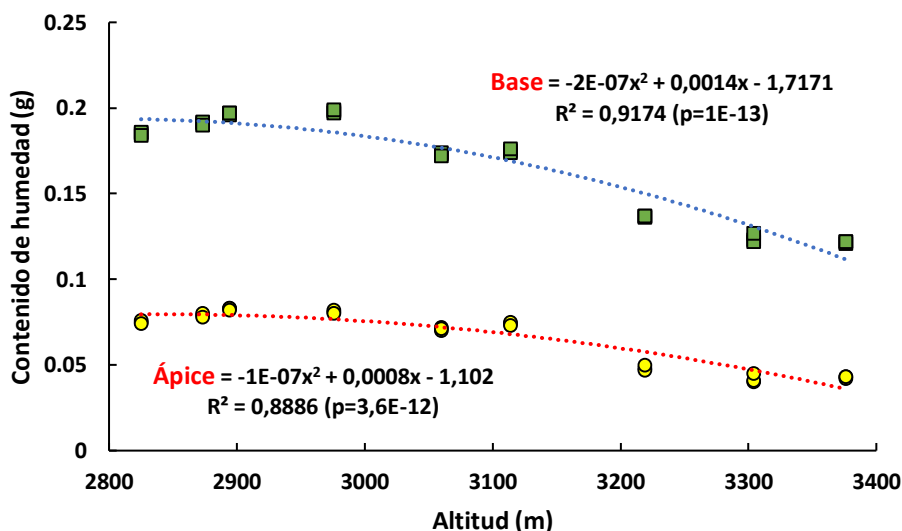


Figura 35. Tendencia de la variación del contenido hídrico de la base y el ápice de *Hypnum amabile* en el gradiente altitudinal de la cuenca del río Pamplonita.

A mediados de la época seca, el contenido de humedad de la base es más alto que el ápice: a medida que aumenta el gradiente altitudinal, el contenido de humedad para la base disminuye parabólicamente con una rapidez relativamente mayor que el ápice (Fig. 35). En tanto, el contenido de humedad del ápice permanece relativamente constante hasta los 3100 m: a partir del subpáramo, el ápice exhibe un descenso marcado que tiende a mantenerse hasta los 3400 m, donde las colonias están más expuestas a la radiación directa.

4.7 Capacidad máxima de absorción hídrica.

Hypnum amabile presentó una alta capacidad para almacenar agua, el individuo retiene 18 veces su peso fresco, 32 veces su peso seco.

Tabla 17. Capacidad máxima de absorción de agua en condiciones de laboratorio.

Tubos	Peso tubo	Peso fresco tubo + 5 A	Peso húmedo tubo + 5 A	Diferencia (Pf - Ph)
F1	8,711	8,755	8,994	0,239
F2	8,38	8,437	8,679	0,242
F3	8,492	8,588	8,796	0,208
		Peso Máximo		0,229

5. DISCUSIÓN

En general los contenidos de humedad de *Hypnum amabile* son bajos en el páramo, con respecto al bosque alto andino y sub-páramo, ya que solo aumento 3,2 veces su peso fresco, mostrando que la neblina y el rocío de la madrugada no lo llevan a alcanzar el máximo valor registrado para esta especie que llega a alcanzar 18 veces su peso fresco durante la rehidratación hecha en laboratorio. Por otra parte, el bosque alto andino y el sub-paramo registraron los contenidos de humedad más altos con respecto al paramo, alcanzando en promedio 9,45 veces más su contenido de humedad, pero en relación al máximo contenido registrado en laboratorio éste fue 2,6 veces más bajo.

En el bosque alto andino y sub-páramo, los factores en la época seca que contribuyen principalmente, como fuente hídrica, es la humedad que queda atrapada en el soto bosque, ya que en estos sitios la radiación ultravioleta no penetra al interior del bosque, gracias a la presencia de un dosel y a la velocidad del viento que disminuye gracias a la altura de la vegetación, manteniendo una temperatura baja, haciendo que la humedad relativa sea alta e hidrate a las colonias de *Hypnum amabile* durante todo el día. A diferencia del páramo, en este ecosistema en la época seca, los factores que contribuyen principalmente como fuente de agua para las colonias de *Hypnum amabile* son el vapor de agua presente en el aire, la niebla y el rocío en las madrugadas, pero las condiciones meteorológicas en este sitio son bastante extremas, ya que la radiación ultravioleta llega directamente a cada una de las colonias, la temperatura del aire aumenta y la velocidad del viento es alta, haciendo que el contenido hídrico disminuya considerablemente. Adicionalmente, un factor que ayudó a aumentar el contenido hídrico externo capilar de las colonias, el rocío del páramo, formado en horas de la madrugada durante la mitad de la temporada seca, el periodo más intenso de sequía, esas pequeñas gotas de agua se convierten en la reserva para afrontar las fuertes condiciones meteorológicas en el día

Los factores que causan estrés hídrico en *Hypnum amabile* durante la temporada seca, es la falta de disponibilidad de agua que proviene de la lluvia, la escasez de agua en el aire a las horas del mediodía, mostrando valores bajos de la humedad relativa y temperaturas altas del aire. En estudios descriptivos asociados a la toma de agua, se describió *Pleurozium schreberi* (Montenegro, 2004), trabajo realizado en el páramo de Chingaza, allí se describieron factores similares a la deshidratación ocurrida en el presente estudio con *Hypnum amabile* a nivel de páramo.

Se comprueba que *Hypnum amabile* es un musgo típicamente poiquilohídrico y ectohídrico, presenta facilidad para absorber agua cuando no se encuentra disponible y poder perderla por evaporación cuando el ambiente del medio es seco; el individuo presentó la misma tendencia de la humedad relativa, indicando que la velocidad de rehidratación disminuye a medida que aumenta el gradiente altitudinal;

sin embargo, en el páramo el contenido hídrico siempre es bajo, pero una vez aumenta la humedad relativa en la horas de la noche y madrugada, la velocidad de rehidratación se dispara aumentando significativamente.

Los bosques altoandinos y el sub páramo son ecosistemas hídricos estables, ya que las plantas vasculares toman el agua sin problema la mayor parte del año, a diferencia del páramo que es considerado un ecosistema xerofítico por la dificultad de la toma de agua de las plantas vasculares; sin embargo, los musgos por su condición poiquilohídrica cuando llega la temporada seca se enfrentan a estrés igualmente cuando llega la temporada hídrica húmeda, así debe esperarse que *Hypnum amabile* tenga una fisiología característica tanto para las diferentes temporadas hídricas como para la resistencia a las variables de cada ecosistema en donde habita, dándole así una plasticidad fenotípica funcional a esta especie, generando adaptaciones fisiológicas en cada proceso para tolerar altos y bajos potenciales hídricos por periodos prolongados de tiempo.

La diferencia de temperatura entre el medio y la colonia puede ser una adaptación de los individuos para no deshidratarse, ya que las colonias mantuvieron una temperatura interna constante en cada una de las franjas y durante las horas de más baja temperatura del ambiente, la temperatura interna de la colonia fue igual o mayor a la temperatura del aire, todo con el fin de evitar una rápida deshidratación de la parte fotosintética del individuo y facilitar el metabolismo en las horas en donde la humedad relativa es baja y la intensidad lumínica es alta.

Hypnum amabile presenta plantas extensas, no alcanzan una altura significativa, el hecho de ser una colonia o población con un hábito en forma de tapiz, su crecimiento es horizontal densamente entrelazado, esto hace que sea muy importante para la acumulación de agua, como podemos observar, la franja alto andina (2800m-2900m-3000m) el contenido de humedad de la base es 3.8 veces más que el ápice; en la franja del sub-páramo (3000m - 3100m – 3200) el contenido de humedad de la base con respecto al ápice es de 3.5 veces más, mientras que en el páramo (3200 - 3300 – 3400) el contenido de humedad de la base es 2.5 veces más que el ápice, (Fig. 35); además, este tipo de crecimiento se realiza encima de porciones de gametofito que van muriendo, dejando en la superficie del suelo y la base de árboles, arbustos y macollas gran cantidad de materia orgánica en proceso de descomposición, favoreciendo la retención de agua del suelo sobre el que habitan los individuos. Los filidios al formar filas en espiral tanto en el caulidio como en la rama, además de ser fuertemente curvado y girando hacia un lado formando pliegues (falcado – falcado secundado), les permite formar espacios o canales capilares, ya que al ser plantas pequeñas y horizontales se les facilita el transporte de agua por este medio, a nivel morfológico, solo los filidios son significativos en el transporte de agua.

Con respecto a las características anatómicas, *Hypnum amabile* en corte trasversal y longitudinal del caulidio, exhibió de 2 a 4 hileras de células pequeñas de paredes gruesas ubicadas en la corteza y células centrales grandes de paredes delgadas (2

veces más grandes que las corticales). Estas paredes gruesas facilitan el transporte vía apoplástica en los caulidios; además, al no presentar cutícula la corteza, el agua entra y sale a lo largo de todo el caulidio por esta misma vía. Esta adaptación se ve más reflejada en los individuos del páramo, al tener paredes de las células centrales y corticales 1.5 veces más grandes que las presentes en los individuos del Bosque altoandino y el sub-páramo, esta estrategia les permite un flujo de agua más rápido por todo el caulidio, ya que la evapotranspiración en el páramo es más fuerte con respecto a los otros ecosistemas y la pérdida de agua es más alta. El filidio de *Hypnum amabile* presenta costa corta y bifurcada, células alares grandes, infladas y ovals, asociadas al almacenamiento y reservas de agua, caracteres anatómicos que toman y conservan el agua que queda canalizado en los espacios capilares entre el filidio y el caulidio; además, las paredes celulares de la hoja, al ser enteras y gruesas, facilitan la entrada de agua de dichos espacios a todo el filidio por la vía apoplástica.

Las estrategias adaptativas producidas en el citoplasma que presenta *Hypnum amabile*, éste presenta modificaciones importantes a partir de la vacuola y el cloroplasto, la vacuola que es el compartimiento relacionado a la conservación de agua dentro del citosol, en momentos de fuerte deshidratación, se fragmenta en varias vacuolas pequeñas, las cuales se vuelven a unir una vez llega la rehidratación, recuperando el tamaño original. Este proceso que se estudió en *Tortula ruralis* (Chen *et al.* 2002, Noailles 1978), es una estrategia adaptativa para individuos tolerantes a la deshidratación. Por otra parte, observamos cambios en el cloroplasto: los individuos del bosque andino y los del sub-páramo, presentan una coloración verde, ya que no hay exceso de radiación ultravioleta en los sitios, esto hace que el musgo sintetice clorofila, ya que no hay un déficit hídrico alto, a diferencia de los individuos del páramo que presentaron un color amarillo, reflejando una síntesis de xantofilas, entonces se denominan homoio-clorofílicos a todos los briofitos poiquilohídricos, en el cual las estructuras de clorofila se degradan durante la desecación (Tuba *et al.*, 1998). Los briofitos que se consideran poiquilo-clorofílicos, tienen la ventaja de reducir el estrés de irradiación para prevenir el daño foto-oxidativo en el estado desecado, los briofitos poiquilo-clorofílicos están equipados con mecanismos altamente eficientes de disipación de energía, el color amarillo (expresión de xantofilas) protege al musgo de las alta radiación; además, al presentar un forma endurecida y de vernación, esta estrategia lo protege de las altas temperaturas (Proctor *et al.*, 2007).

6. CONCLUSIONES

- La tendencia del comportamiento diario de la Humedad Relativa, en las franjas altitudinales de la cuenca del río Pamplonita, difieren significativamente, por lo tanto, las colonias de *Hypnum amabile* están sometidas a microambientes altamente contrastantes.

- La tendencia del comportamiento diario del contenido de humedad de *Hypnum amabile* está relacionado directamente con la variación de la humedad relativa. Sin embargo, las colonias que crecen en el bioma paramuno se pueden recargar solo si la humedad relativa del aire está completamente saturada (100%) y las temperaturas del aire son las más bajas.
- En época seca, la velocidad del recambio hídrico de *Hypnum amabile* disminuye o desacelera a medida que aumenta el gradiente altitudinal.
- *Hypnum amabile* es un musgo poiquilo-hídrico y poiquilo-clorofílico.
- *Hypnum amabile* modifica sus estructuras morfo-anatómicas para hacer frente a las presiones selectivas del ambiente, por lo tanto sobrevive a deficiencias hídricas prolongadas

7. BIBLIOGRAFÍA

Alpert P, Oliver M. 2002. Drying without dying. In: Black M, Pritchard H (eds) Desiccation and survival in plants: drying without dying. CABI, Wallingford, 3–43.

Alpert P. 2000. The discovery, scope, and puzzle of desiccation tolerance in plants. *Plant Ecology* 151: 5–17.

Bernal. R., S. Gradstein y M. Celis. 2016. Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Universidad Nacional de Colombia (Sede Bogotá). Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales. p 1500.

Churchill. S y E. Linares. 1995. Prodrómus Bryologiae Novo-Granatensis: Introducción a la flora de musgos de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. Museo de Historia Natural. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.

Colbert, J. T. 1979. Spatial relations of stem hydroids to branch hydroids in four pleurocarpous mosses. *Proc. Iowa Acad. Sci.* 86(4): 145-148.

Crum, H. A. 2001. Structural Diversity of Bryophytes. The University of Michigan Herbarium, Ann Arbor, Michigan, p 379.

Edwards, D., Axe, L., and Duckett, J. G. 2003. Diversity in conducting cells in early land plants and comparisons with extant bryophytes. *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 297-347.

Elbert, W., Weber, B. Budel, B, Andreae MO. Poschl, U. 2009). Microbiotic crusts on soil, rock and plants: neglected major players in the global cycles of carbon and nitrogen. *Biogeosci Discuss.* 6: 6983–7015.

Eric F. Lambina., B.L. Turnerb, Geista, Helmut J. 2001. The causes of land-use and land-cover change: Moving beyond the myths. *Global Environmental Change* 11(4): 261–69.

Etter A., Andrade A, Amaya P. 2015. Estado de los ecosistemas colombianos: una aplicación de la metodología de lista roja de ecosistemas - UICN. Bogotá - Colombia. p 108. .

Evert RF. 2006. *Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*, 3th edn. New Jersey: John Wiley and Sons, Inc.

Frey, W., Gossow, R. & Kürschner, H. 1990. Verteilungsmuster von Lebensformen, wasserleitenden und wasserspeichernden Strukturen in epiphytischen Moosgesellschaften am Mt. Kinabalu (Nord Borneo). *Nova Hedwigia* 51: 87-119.

Frey, W., Kürschner, H., Seifert, U.H. 1995. Life strategies of epiphytic bryophytes of tropical lowland and montane forests, ericaceous woodlands and the dendrodenecio subpáramo of the eastern Congo Basin. *Trop. Bryol.* 11: 129-149.

Gechev, T.S., van Breusegem, F., Stone, J.M., Denev, I. y Laloi, C. (2006). Reactive oxygen species as signals that modulate plant stress responses and programmed cell death. *BioEssays* 28: 1091-1101.

Gill, S.S. y Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 48: 909-930.

Glime, J. M. 2017. Water Relations: Movement. Chapt. 7-2. En: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology*, Vol. 1. *Physiological Ecology*.

Green TGA, Lange OL (1994) Photosynthesis in poikilohydric plants: a comparison of lichens and bryophytes. In: Schulze E-D, Caldwell MC (eds) *Ecophysiology of photosynthesis*. *Ecological Studies*. Springer, Berlin, 319–341.

Halliwell B. 2007. Biochemistry of oxidative stress. *Biochem Soc Trans.* 35: 1147–1150.

Héban, C. 1977. *The Conducting Tissues of Bryophytes*. J. Cramer, Lehre, Germany, p 157.

Holdridge, L. R. 2002. Páramos y Ecosistemas Alto Andinos de Colombia en *Condiciones HotSpot & Global Climatic Tensor*. ed. Carlos Castaño Uribe. Capítulo 10: *Cambio Global y los Ecosistemas de Alta Montaña en Colombia* (1): 163-165

Holzwarth AR, Muller MG, Reus M, Nowazyk M, Saner J, Rogner M. 2006. Kinetics and mechanism of electron transfer in intact photosystem II and in the isolated reaction center pheophytin is the primary electron acceptor. *Proc Nat Acad Sci USA* 103: 6895–6900.

Hsiao T.C. (1973). Plants Responses to water stres. *Plant Physiology*. 24: 519–570.

Jimenez, J. de la C., Moreno, L. P., & Magnitskiy, S. (2012). Respuesta de las plantas a estres por inundacion. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 6(1): 96–109.

Kappen L, Valladares F (2007). Opportunistic growth and desiccation tolerance: the ecological success of poikilohydrous autotrophs. In: Pugnaire F, Valladares F (eds) *Functional plant ecology*, 2nd edn. CRC/Taylor and Francis Group, Boca Raton/London, 7–65.

L.C. Montenegro. 2011. Caracterización de algunos aspectos fisiológicos y bioquímicos del musgo *Pleurozium schreberi* relacionados con su capacidad de tolerancia a la deshidratación (Tesis doctoral). Universidad Nacional, Bogotá, Colombia.

L.C. Montenegro. (2005). Estrategias adaptativas de plantas de páramo y del bosque altoandino en la cordillera Oriental de Colombia. En María Argenis Bonilla (Ed.), *Estrategias adaptativas de plantas de páramo y del bosque altoandino en la cordillera Oriental de Colombia*. (pp. 3–24). Universidad Nacional - Bogotá Colombia.

Lüttge U, Meirelles ST, de Mattos EA. 2008. Strong quenching of chlorophyll fluorescence in the desiccated state in three poikilohydric and homoiochlorophyllous moss species indicates photo-oxidative protection on highly light-exposed rocks of a tropical inselberg. *J Plant Physiol*. 165:172–181.

Larson, D.W. 1987. The absorption and release of water by lichens. *Bibliotheca Lichenologica* 25: 351-360.

Ligrone, R. and Duckett, J. G. 1998. The leafy stems of *Sphagnum* (Bryophyta) contain highly differentiated polarized cells with axial arrays of endoplasmic microtubules. *New Phytol*. 140: 567-579.

Mägdefrau, K. 1982. Life forms of bryophytes. En: A.J.E. Smith. *Bryophyte Ecology*, London, 45-58.

Melvin j. Oliver., J. Velten y B. Mishler. 2005. Desiccation tolerance in bryophytes:

A reflection of the primitive strategy for plant survival in dehydrating habitats?.
Integrative and Comparative Biology. 45(5): 788–99.

Merchán-gaitán, J. B., & Álvarez-herrera, J. G. (2011). municipios de Siachoque , Toca y Pesca (Boyacá) Evaluation of the water retention in mosses of moor of Siachoque , Toca and Pesca (Boyaca). *Ciencias Hortícolas*, 5(2): 295–302.

Oliver M., J. Velten y A. Wood. 2000. Bryophytes as experimental models for the study of environmental stress tolerance: *Tortula ruralis* and desiccation-tolerance in mosses. *Plant Ecology* 151: 73–84.

Oliver MJ (2008) Biochemical and molecular mechanisms of desiccation tolerance in bryophytes. in: Goffinet B, Shaw AJ (eds) *Bryophyte biology*. Cambridge University Press, Cambridge, 269–298.

Passioura, J.B.; Fry, S.C. 1992. Turgor and cell expansion: beyond the Lockhart equation. *Australian Journal of Plant Physiology* 19: 565-576.

Peralta-pérez, m. del r., volke-sepúlveda, t.l. 2012. La defensa antioxidante en las plantas: Una herramienta clave para la fitorremediación. *Revista mexicana de ingeniería química*, vol. 11, (1): 75-88.

Proctor M. .2000. The bryophyte paradox: tolerance of desiccation, evasion of drought. *Plant Ecology* 151: 41–49.

Proctor M. 1982. *Physiological Ecology: Water Relations, Light and Temperature Responses*. ed. A. Smith. Chapman and Hall. London, England, 41–49.

Proctor MCF (2008) *Physiological ecology*. In: Goffinet B, Shaw AJ (eds) *Bryophyte biology*. Cambridge University Press, Cambridge, 237–268.

Proctor MCF, Tuba Z (2002) Poikilohydry and homoihydry: antithesis or spectrum of possibilities. *New Phytol* 156:327–349.

Proctor, M. C. F. 1984. Structure and ecological adaptation. En: Dyer, A. F. and Duckett, J. G. (eds.). *The Experimental Biology of Bryophytes*. Academic Press, London, 9-37.

Proctor, M. C. F. 2010. Trait correlations in bryophytes: Exploring an alternative world. *New Phytol.* 185: 1-3.

Proctor, M. C.F. 2000b. Mosses and alternative adaptation to life on land. *New Phytologist*, 148(1): 1–3.

Richards, P. W. 1984. The Ecology of Tropical Forest Bryophytes. En R. M.Shuster (Ed.), *New Manual 01 Bryology*, J. Hattori Bot. Lab., Nichinan, (1): 1233-1270.

Rinalducci, S., Murgiano, L. y Zolla, L. (2008). Redox proteomics: basic principles and future perspectives for the detection of protein oxidation in plants. *Journal of Experimental Botany* 59: 3781-3801.

Rinalducci, S., Murgiano, L. y Zolla, L. (2008). Redox proteomics: basic principles and future perspectives for the detection of protein oxidation in plants. *Journal of Experimental Botany* 59: 3781-3801.

Scagel, E.R., R. J. Bandoni, G. E. Rouse, W. B. Schofield, J. R. Stein & T. M. C. Taylor. 1987. *El Reino Vegetal*. ed. Omega. Capítulo 11: BRIOFITOS, (Musgos, Hépaticas, Antoceros). 2: 311–315.

Scheirer, D. C. 1980. Differentiation of bryophyte conducting tissues: Structure and histochemistry. *Bull. Torrey Bot. Club* 107: 298-307.

Seel, W. E., G. A F Hendry, y J. A. Lee. 1992. The combined effects of desiccation and irradiance on mosses from xeric and hydric habitats. *Journal of Experimental Botany*. 43(253): 1023 –1030.

Seel, W., G. Hendry y J. Lee. 1992. Effects of desiccation on some activated oxygen processing enzymes and anti-oxidants in moss. *Journal of Experimental Botany*. 43(253): 1031-1037.

Sokołowska K, Brysz AM, Zagórska-Marek B. 2013. Spatial pattern of long-distance symplasmic transport and communication in trees. *Plant Signaling and Behavior* 8: e26191.

Sokołowska K, Zagórska-Marek B. 2012. Symplasmic, long-distance transport in xylem and cambial regions in branches of *Acer pseudoplatanus* (Aceraceae) and *Populus tremula* × *P. tremuloides* (Salicaceae). *American Journal of Botany* 99: 1–11.

Sokołowska, K., Turzańska, M., & Nilsson, M. C. (2017). Symplasmic and apoplasmic transport inside feather moss stems of *Pleurozium schreberi* and *Hylocomium splendens*. *Annals of Botany*, 120(5): 805–817.

Sowiński P. 2013. Characteristics of symplasmic transport. In: Sokołowska K, Sowiński P, eds. *Symplasmic transport in vascular plants*. New York: Springer Science+Business Media, 1–40.

Triantaphylides C. y Havaux M. (2009). Singlet oxygen in plants: production, detoxification and signaling. *Trends in Plant Science* 14: 219-228.

Tuba Z., Z. Csintalan y M. C. F. Proctor. 1996. Photosynthetic responses of a moss, *Tortula ruralis* ssp. *ruralis*, and the lichens *Cladonia convoluta* and *C. furcata* to water deficit and short periods of desiccation, and their ecophysiological significance: a baseline study at present-day concentration. *New Phytology* 133(2): 353-361.

Tuba Z, Proctor MCF, Csintalan Z (1998) Ecophysiological responses of homoichlorophyllous and poikilichlorophyllous desiccation tolerant plants: a comparison and an ecological perspective. *Plant Growth Regul* 24: 211–217

Van der Hammen T., Pabón, J. D., Gutiérrez, H., & Alarcón J. C. (2002). El cambio global y los ecosistemas de alta montaña. En: *Páramos y Ecosistemas Altoandinos de Colombia en Condiciones HotSpot & Global Climatic Tensor*, 163-209.

Vásquez, A., Buitrago, A. C. 2011. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. El gran libro de los Páramos. ed. Brigitte LG Baptiste - María Susana Ruggiero. Bogotá, Colombia, 182-185.

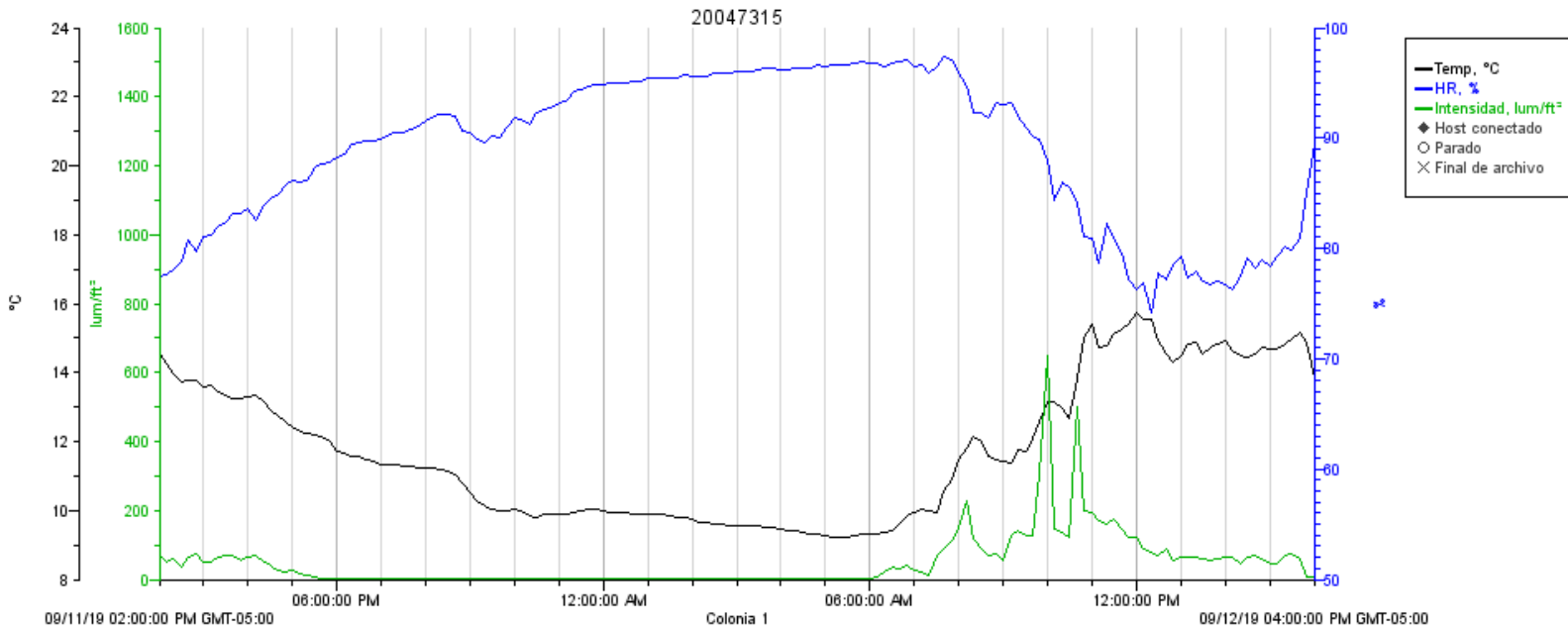
Yelitza Leon Vargas, Stefan Engwald, and Proctor M. C. F. (2006). Microclimate, light adaptation and desiccation tolerance of epiphytic bryophytes in two Venezuelan cloud forests. *Journal of Biogeography*, 33(5): 901–913

Zinth W, Kaiser W. 1993. Time-resolved spectroscopy of the primary electron transfer in reaction centres of *Rhodobacter sphaeroides* and *Rhodospseudomonas viridis*. In: Deisenhofer J, Norris JR (ed) *The photosynthetic reaction centre*. Academic, San Diego, CA, 71–88.

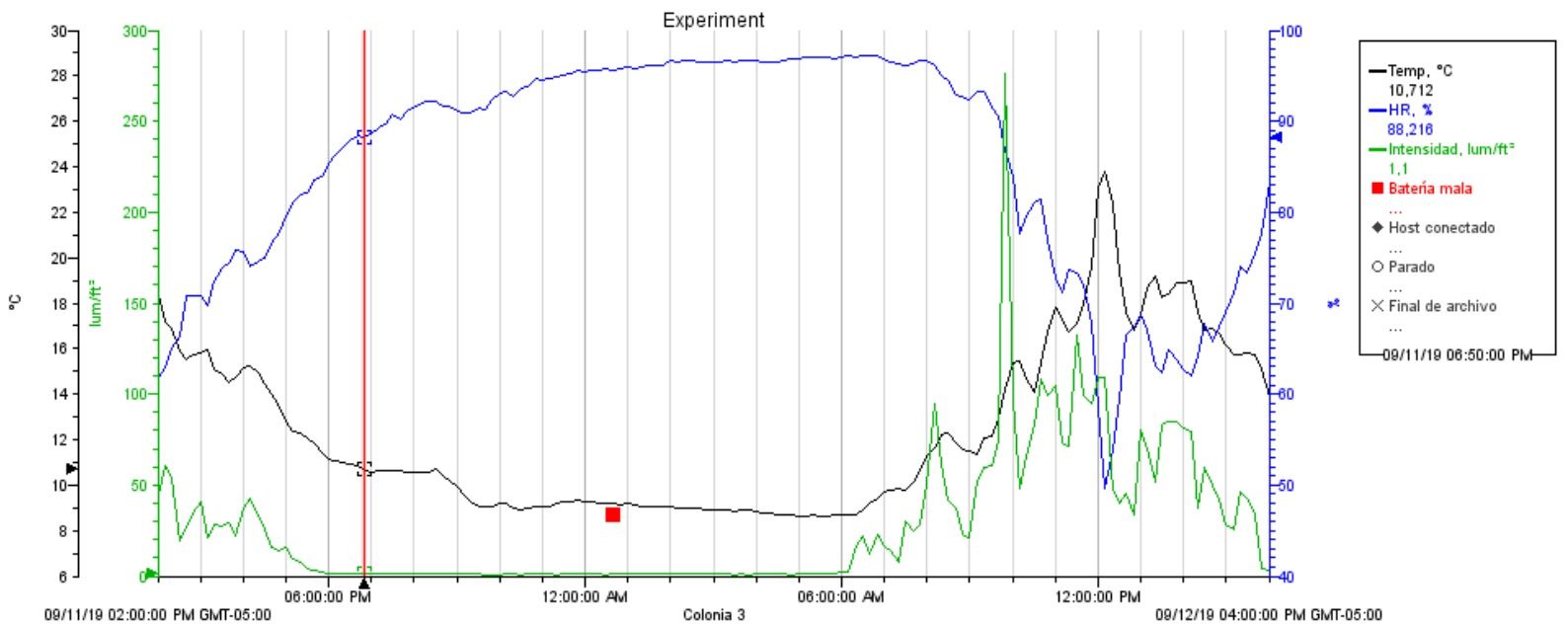
ANEXOS

Anexo A. Graficas variables meteorológicas HOBOS.

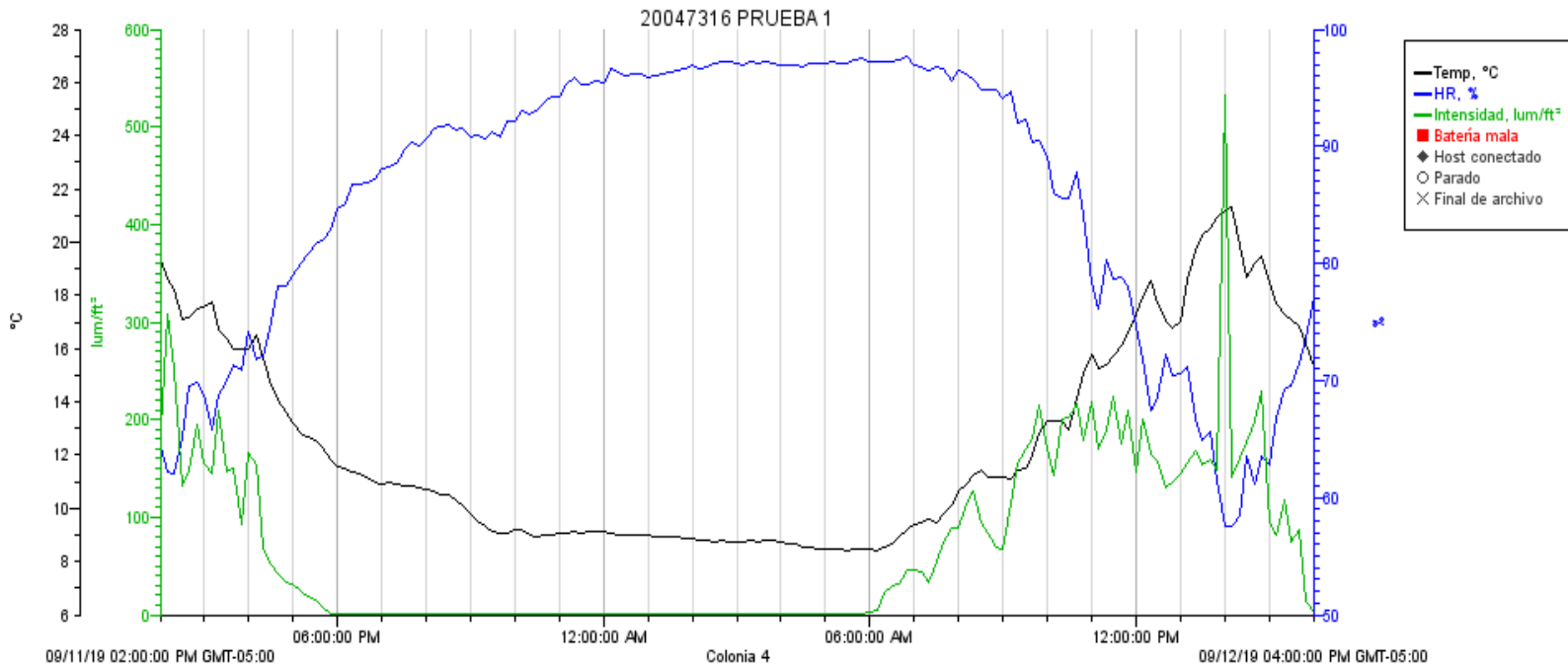
COLONIA UNO



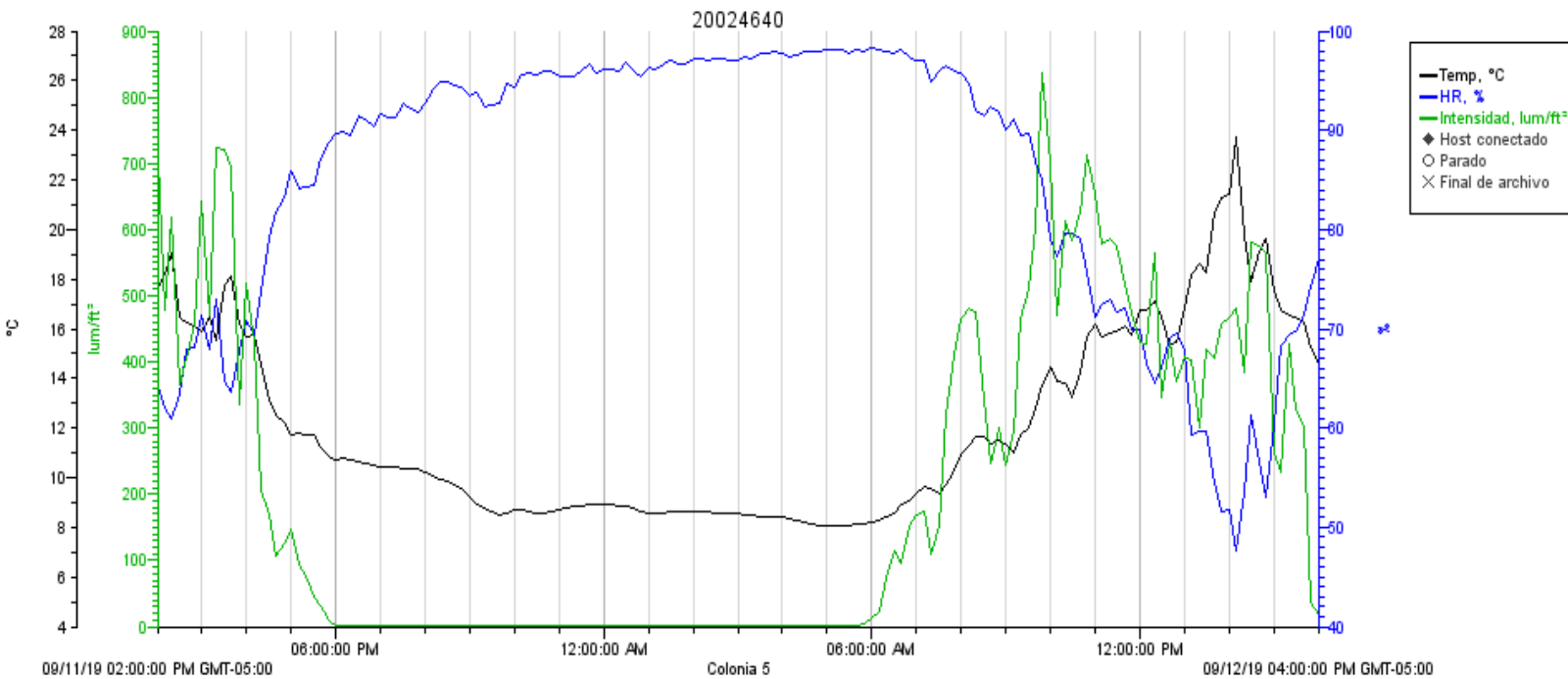
COLONIA TRES



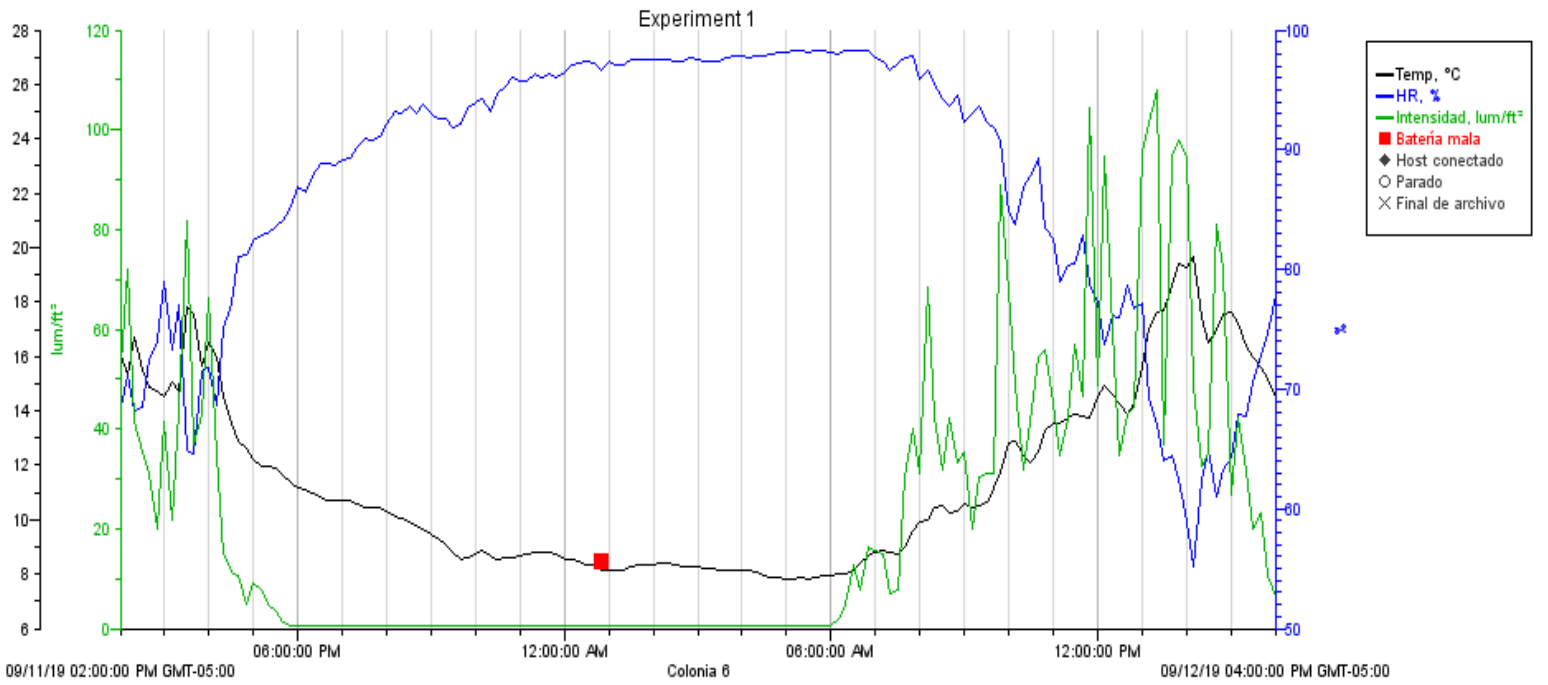
COLONIA CUATRO



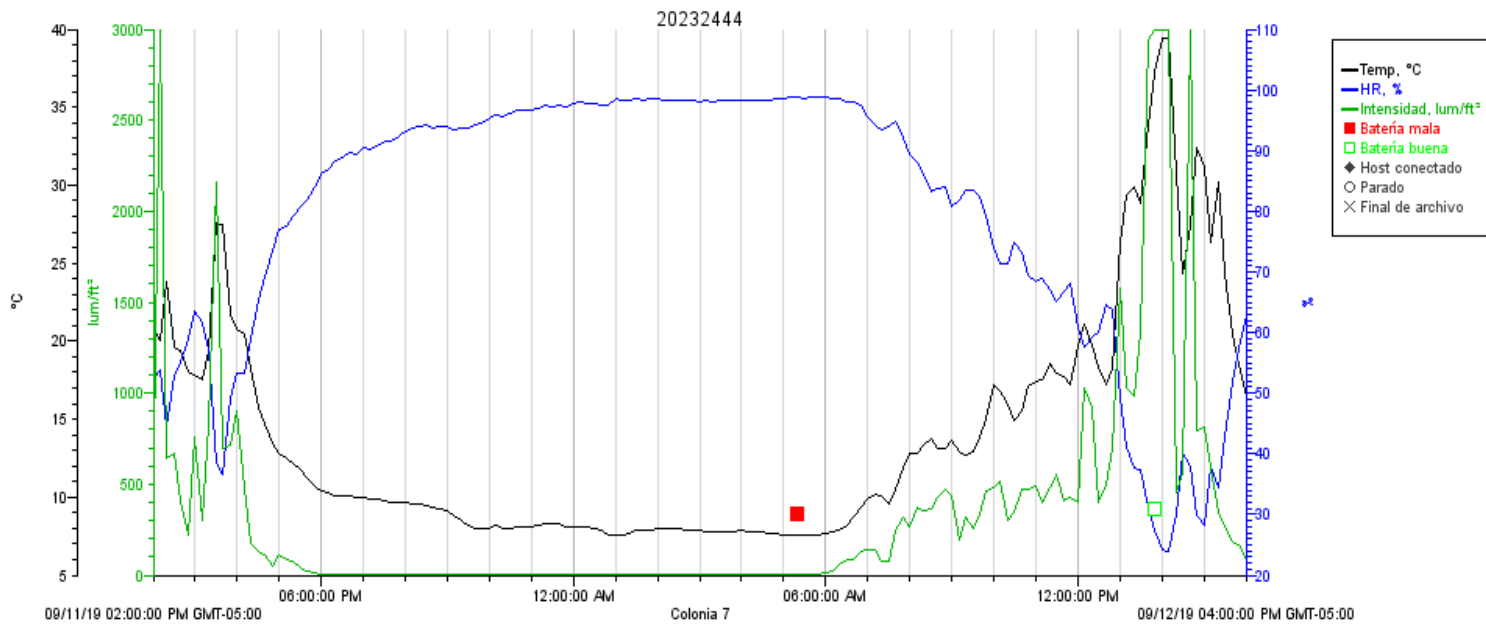
COLONIA CINCO



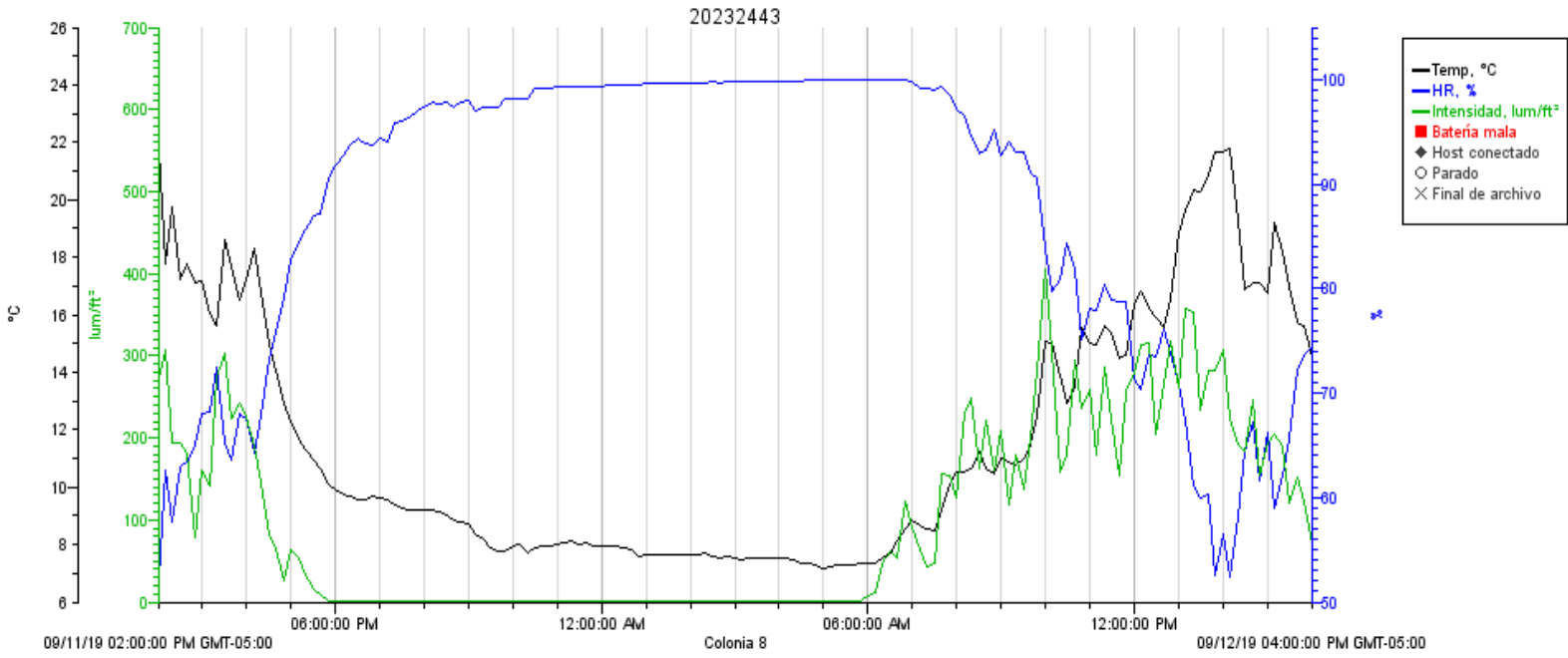
COLONIA SEIS



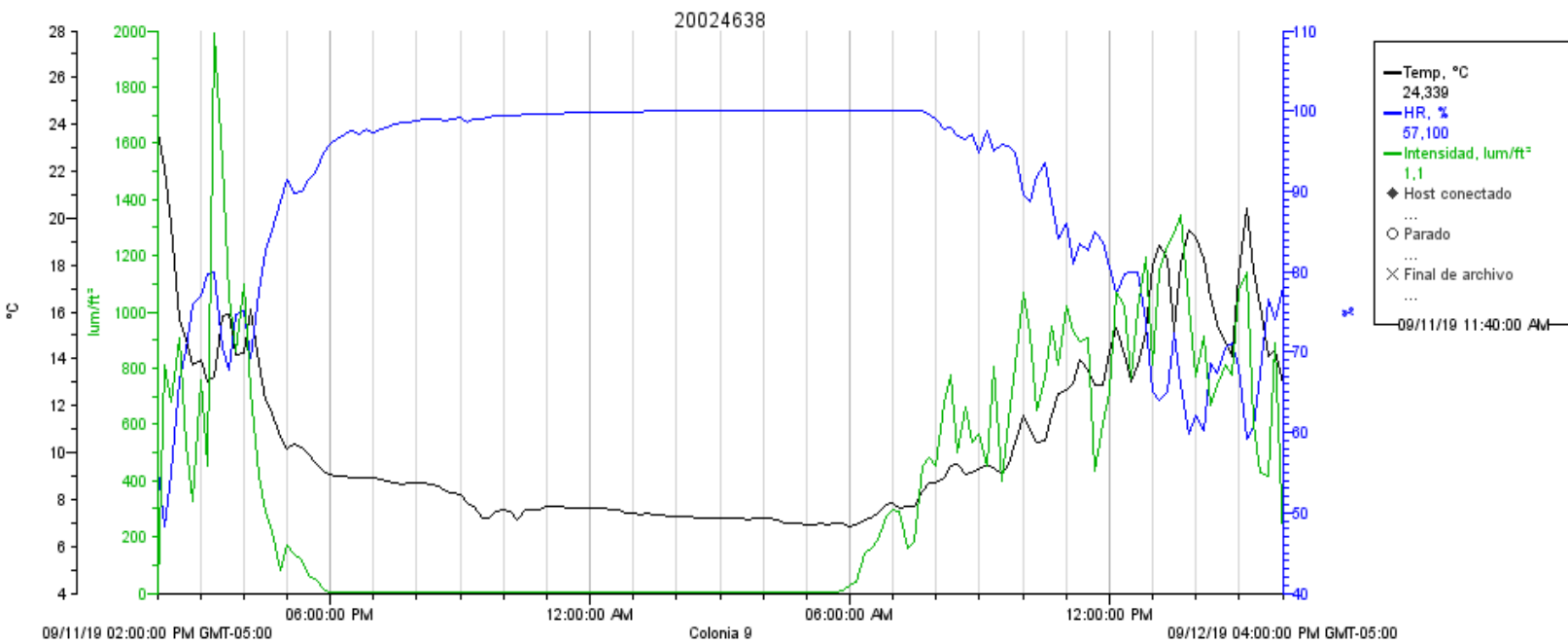
COLONIA SIETE



COLONIA OCHO



COLONIA NUEVE



Anexo B: Tablas de validación relación base y ápice.

ANOVA					
	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Regresión	0,006	2	0,003	95,748	0,000
Residuo	0,001	24	0,000		
Total	0,007	26			
La variable independiente es Altura.					
ANOVA					
	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Regresión	0,021	2	0,011	133,223	0,000
Residuo	0,002	24	0,000		
Total	0,023	26			
La variable independiente es Altura.					

