EFECTO DE LAS HELADAS NOCTURNAS SOBRE EL CRECIMIENTO Y PRODUCCIÓN DE BIOMASA FOLIAR EN *Espeletia petiolata* Cuatrec. EN UN PÁRAMO COLOMBIANO

KATERINE PACHECO PÉREZ

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS

UNIVERSIDAD DE PAMPLONA

PAMPLONA, N.S – COLOMBIA

2025

EFECTO DE LAS HELADAS NOCTURNAS SOBRE EL CRECIMIENTO Y PRODUCCIÓN DE BIOMASA FOLIAR EN *Espeletia petiolata* Cuatrec. EN UN PÁRAMO COLOMBIANO

KATERINE PACHECO PÉREZ

TRABAJO DE GRADO PRESENTADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGA

DIRECTOR:

BIÓL. JIMMY ERNEY REYES VELASCO

Grupo de Investigación en Biología Vegetal (GIBV)

UNIVERSIDAD DE PAMPLONA

CODIRECTOR:

Dr. MIGUEL ANTONIO MURCIA RODRÍGUEZ

Grupo de Investigación en Biología Vegetal (GIBV)

UNIVERSIDAD DE PAMPLONA

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

UNIVERSIDAD DE PAMPLONA

FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

PAMPLONA, NORTE DE SANTANDER, COLOMBIA

2025

DEDICATORIA

A mi familia,

a mis padres Luis Emiro Pacheco Melo y Rubiela Pérez Pérez,

a mis hermanos Leonardo**,** Osneider y Laura Camila Pacheco Pérez,

mi fuerza, mi refugio y mi inspiración constante en este caminar llamado vida.

Gracias por ser mi raíz, mi amor y mi más grande motivación.

¡O todo o nada!

-Clare Crockett

AGRADECIMIENTOS

A Dios, por ser mi guía, mi fortaleza e inspiración en los momentos de claridad.

A mi director, Biol. Jimmy Reyes, mi más sincero agradecimiento y especial reconocimiento de este trabajo de investigación. Por su paciencia, fe inquebrantable en este viaje investigativo; por el apoyo en campo, donde el pasar de las horas fueron congelantes. Por su conocimiento científico, oportuno planteamiento de problema y respuesta a los análisis estadísticos.

A mi codirector, él Dr. Miguel Antonio Murcia por su valioso aporte en la investigación y formación académica. Mis sinceros agradecimientos por el suministro de equipos digitales de laboratorio y campo.

Al Dr. Fermín Rada por su disposición y horas de atención brindada en cada detalle del manuscrito y recomendaciones en este trabajo de investigación. En especial, por su sencillez, que hizo de cada encuentro un espacio de aprendizaje generoso.

Al Dr. Alberto Burquez por sus valiosas observaciones, aportes y mirada crítica que enriquecieron este trabajo significativamente.

A la docente, MS.c Patricia Ochoa, por confiar en la iniciativa para presentar como trabajo de aula en la asignatura de fisiología vegetal.

Al docente, MS.c Luis Roberto Sánchez por su colaboración en la identificación de la especie de estudio.

A la Dra. Francisca Ely por sus ideas aportadas al trabajo de investigación y su conocimiento científico.

Al Dr. Orlando Rangel, por todas las observaciones en el XII Congreso Colombiano Botánica en Popayán y apreciaciones que enriquecieron esta investigación.

A la gerente propietaria del Rincón de Comagüeta, Luz Marina Valderrama: Estoy muy agradecida por toda la hospitalidad, el cariño y el apoyo que me brindó durante mis dos años de trabajo en campo, no solo a mí, sino con cada auxiliar de campo de esta investigación. Cada detalle hizo que mi llegada al Páramo de Almorzadero fuera mucho más cálida y agradable.

A los estudiantes del Grupo de Investigación en Biología Vegetal de la Universidad de Pamplona, en especial a Paola Cuasquer, y las gemelas Villamizar por su ayuda en campo.

A mi padre, Luis Emiro Pacheco quien ha sido mi apoyo constante y sincero a lo largo de mi formación como bióloga. Gracias por creer en mí, por su confianza inquebrantable y por estar siempre presente, impulsándome a seguir adelante. Su inconfundible frase "¡hágale, usted puede!" me ha traído hasta aquí, a culminar este proyecto de investigación.

A mi madre, Rubiela Pérez por ser mi fortaleza, apoyo incondicional, la pieza esencial que sostiene nuestra familia. Gracias mamá.

A mis hermanos, Leonardo, por su invaluable ayuda (la azulita), Osneider por su ayuda en campo, y mi hermanita Laura. Compañeros inquebrantables en este camino de vida, no hay palabras suficientes para expresar todo lo que han hecho por mí, pero sí un infinito agradecimiento.

A la familia Pallares Santiago por su apoyo desinteresado desde la distancia.

A mis grandes amigas, Elizabeth, por su respaldo en mi formación universitaria y colecta de datos en esta investigación, Anyira y Salomé, por su apoyo, valiosa compañía y colaboración en campo, y a Yurley, por su incondicional y desinteresado apoyo emocional desde la distancia.

A mis primas, Anyuri, por su apoyo y compañía en los inicios de mi formación universitaria y a Carolina, por su generosidad y suministro del *hardware* para culminar la escritura de este trabajo de investigación.

A todas las personas que hicieron parte de esta trayectoria en mi vida profesional, mis sinceros agradecimientos.

A las personas especiales que siempre aportan lo mejor su vida para inspirar nuevas generaciones.

Agradecimiento especial al páramo de Almorzadero y los habitantes de Presidente.

A la Universidad de Pamplona por mi formación profesional

¡Mil gracias por todo!

CONTENIDO

I. RESUMEN 1

II. INTRODUCCIÓN 2

2.1 Planteamiento del problema 2

2.2 Justificación 6

2.3 Marco teórico 8

III. OBJETIVOS 13

3.1 Objetivo general 13

3.2 Objetivos específicos 13

IV. MATERIALES Y MÉTODOS 13

4.1 Área de estudio 13

4.2 Especie de estudio 16

4.2.1 *Espeletia petiolata* 16

4.3 Datos meteorológicos 17

4.4 Toma de muestras y datos 17

4.5 Rasgos morfofuncionales 20

4.6 Fenología foliar 21

4.7 Análisis estadísticos 21

V. RESULTADOS 22

5. Variables meteorológicas 22

5.1. Temperatura 22
5.2 Humedad relativa 22
5.3 Intensidad lumínica 23
5.4 Comparación de los métodos de medición del área foliar 25
5.5 Modelos para la estimación de la masa seca y la biomasa foliar 26
5.6 Comparación de la densidad de pubescencia foliar en tres estados de desarrollo foliar 28
5.7 Modelación de efectos mixtos de la expansión y fenología foliar en *E. petiolata* 29
5.7.1 Estimación del área foliar en función de los efectos aleatorios (individuos) 30
5.8 Comportamiento de la biomasa foliar a través del tiempo 32
5.9 Producción de biomasa foliar 34
5.10 Correlación de las variables morfofuncionales 35
5.10.1 Mayo 2023 36
5.10.2 Septiembre 2023 37
5.10.3 Diciembre 2023 38
5.10.4 Marzo 2024 39
5.10.5 Mayo 2024 40
5.10.6 Septiembre 2024 41
5.10.7 Noviembre 2024 42
VI. DISCUSIÓN 42
6. Variables meteorológicas 43
6.1 Métodos de medición del área foliar 44
7. Rasgos morfofuncionales 44
7.1. Pubescencia foliar 45

8. Fenología foliar 45

9. Biomasa foliar 47

10. Productividad primaria foliar 49

VII. CONCLUSIONES 51

VIII. RECOMENDACIONES 51

REFERENCIAS 53

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Heladas en el Páramo de Presidente, Chitagá-Colombia. A. Congelamiento de la Cascada de Comagüeta. B. Formación de escarcha en la superficie del suelo del Páramo de Almorzadero. 5

Figura 2. Clorosis y renovación de la roseta en un individuo de *E. petiolata* después del periodo de heladas (abril del 2023), nótese la compartimentación de la roseta en hojas en transición a la necromasa y hojas en activo crecimiento (de un color más blanca)..... 6

Figura 3. Mapa de ubicación del páramo de Presidente. 14

Figura 4. Panorámica del área de ubicación de la población de *E. petiolata* en el páramo de Presidente. 15

Figura 5. Clima de Chitagá, Norte de Santander - Colombia. **A.** Temperatura. **B.** Precipitación. 15

Figura 6. Individuo de *E. petiolata* en etapa de floración (mayo 2024), ubicado en la zona de estudio..... 16

Figura 7. Instalación de las microestaciones meteorológicas HOBO (agosto del 2024). 17

Figura 8. Morfometría foliar, marcaje de los individuos y medición de *E. petiolata*..... 19

Figura 9. Extracción de la pubescencia foliar de *E. petiolata.* **A.** Masa foliar. **B.** Separación de la pubescencia y hoja de *E. petiolata.* **C**. Masa de la pubescencia. **D.** y **E.** Masa seca foliar sin pubescencia. 19

Figura 10. Comportamiento de las variables meteorológicas en el páramo de Presidente (3440 m s.n. m.). Ciclos diarios del 7 agosto hasta 3 de septiembre del 2024. 23

Figura 11. Comportamiento de las variables meteorológicas en el páramo de Presidente (3440 m s.n. m.). Ciclos diarios del 2 diciembre 2024 hasta 27 de febrero 2025..... 24

Figura 12. Comparación de los métodos de medición del área foliar 2/3(L*A), ¾(L*A) y fotocopia para la estimación del área foliar y densidades para los métodos de estimación del área foliar (P. Valor > 0.05). A. Diagrama de caja y bigotes (boxplot). B. Densidades en 2D..... 26

Figura 13. Modelo para la estimación de masa seca foliar y la biomasa foliar. (validaciones en Anexos 4 y 7).. 27

Figura 14. Comparación de los rasgos morfofuncionales foliares en *E. petiolata* antes y después de las heladas..... 28

Figura 15. Comparación de la densidad de pubescencia foliar en tres estados de desarrollo, juvenil, en desarrollo y hojas desarrolladas. 29

Figura 16. Modelo de efectos mixtos en la fenología foliar de *E. petiolata*. Área foliar medida aproximadamente a cada mes, desde mayo 2024 hasta noviembre 2024. 30

Figura 17. Comparaciones por individuo de la fenología foliar. Validaciones de los modelos. 31

Figura 18. Expansión foliar de *E. petiolata* a través del tiempo. **A.** 11 días (6 Jun 24). **B.** 60 días (6 Ago 24). **C.** 120 días (14 Oct 24). **D.** 163 días (17 Nov 24), presencia de clorosis y necrosis. **E.** 193 días (20 Dic). **F.** 237 (2 Feb 2025).. 32

Figura 19. Comportamiento de la biomasa foliar de *E. petiolata*: noviembre 2022-noviembre 2024. 33

Figura 20. Individuo de *E. petiolata* a través del tiempo. A. Noviembre 2022. B. Abril 2023. C. Mayo 2023. D. Septiembre 2023. E. Diciembre 2023. F. Marzo 2024. G. 28 de Marzo 2024. H. Abril 2024. I. Mayo. J. Septiembre 2024. 34

Figura 21. Relación entre el tiempo y la biomasa foliar de *E. petiolata*: Noviembre 2022 a noviembre 2024. Estimación de la productividad primaria foliar de *E. petiolata*: Productividad primaria foliar=130.52 g/m2.año. 35

Figura 22. Matriz de correlaciones de Pearson de las variables morfofuncionales y ecológicas de mayo 2023. 36

Figura 23. Matriz de correlaciones de Pearson de las variables morfofuncionales y ecológicas de septiembre 2023. 37

Figura 24. Matriz de correlaciones de Pearson de las variables morfofuncionales y ecológicas de diciembre 2023. 38

Figura 25. Matriz de correlaciones de Pearson de las variables morfofuncionales y ecológicas de marzo 2024. 39

Figura 26. Matriz de correlaciones de Pearson de las variables morfofuncionales y ecológicas de mayo 2024. 40

Figura 27. Matriz de correlaciones de Pearson de las variables morfofuncionales y ecológicas de septiembre 2024. 41

Figura 28. Matriz de correlaciones de Pearson de las variables morfofuncionales, noviembre 2024. 42

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. *Mínimas, máximos absolutos, promedios; mínimas, máximos promedios de T°, HR% e intensidad de luz en lum/ ft².* 24

Tabla 2. *Intervalos de intensidad de luz, lum/ft².* 25

Tabla 3. *Rasgos morfofuncionales.* 27

SIGLAS

AC: Altura del caule

AFprom: Área foliar promedio

AFT: Área foliar total

Amáx: Ancho máximo

Aprom: Ancho promedio

AT: Altura total

BF: Biomasa foliar

CC: Crecimiento del caule

CO: Cobertura

IAF: Índice de área foliar

IBF: Incremento de biomasa foliar

IMSF: Incremento de masa seca foliar

Lmáx: Largo máximo

Lprom: Largo promedio

LR: Longitud de la roseta

MST: Masa seca total

NH: Número de hojas

PBF: Producción de biomasa foliar

I. RESUMEN

El género *Espeletia* (frailejones), se distingue por su adaptación en las altas montañas de Los Andes suramericanos. Cumplen un papel clave en la regulación del ciclo del agua y la captura de carbono. Las fuertes oscilaciones de la temperatura son un factor limitante que podría comprometer su crecimiento y desarrollo. Se modeló el crecimiento y la producción de biomasa foliar de *Espeletia petiolata* en el páramo de Presidente (3440 m s.n.m., Chitagá-Colombia), mediante el seguimiento no destructivo de 32 individuos desde noviembre de 2022 hasta noviembre de 2024. Se registraron las variables meteorológicas (temperatura, humedad relativa, intensidad lumínica) y se midieron las variables morfológicas, funcionales y ecológicas (área foliar, índice de área foliar y biomasa foliar) a través del tiempo. La biomasa foliar se estimó a través del método no destructivo 2/3(L*A), utilizando una regresión potencial (R^2=0.9787, $P<0.05$) entre área y masa seca foliar. El análisis de las variables meteorológicas reveló fluctuaciones extremas de temperatura, humedad relativa y luminosidad entre diciembre y enero, indicando periodos de alta probabilidad de heladas nocturnas. La expansión foliar máxima se observó alrededor de los 73 días, y la máxima clorosis por área foliar se registró a los 237 días. Los rasgos morfofuncionales fueron significativamente diferentes en relación con el estado fenológico y la estacionalidad hídrica; sin embargo, la fenología foliar no afectó la densidad de la pubescencia foliar. Las heladas nocturnas exhibieron efectos significativos en la producción de biomasa foliar, además de mayor presencia de clorosis en mayo. La productividad primaria foliar fue de 130.52 g/m².año. *E. petiolata* exhibió una renovación de la roseta después de las heladas, además, una inhibición de crecimiento en los periodos de mayores fluctuaciones térmicas. Este último hallazgo representa el primer caso documentado de inhibición de crecimiento en el género *Espeletia* y en plantas de la alta montaña de los páramos colombianos.

II. INTRODUCCIÓN

2.1 Planteamiento del problema

Los páramos son ecosistemas montañosos que se encuentran en el piso altitudinal de montañas tropicales. La región de vida paramuna se sitúa entre el margen superior del bosque andino y el límite inferior de las nieves perpetuas, se distribuye a lo largo de las montañas centroamericanas de Costa Rica y Panamá, así como en los sistemas andinos de Venezuela, Colombia y Ecuador, alcanzando incluso algunas zonas en Perú (Pinto, 2009). En América, las altitudes de este ecosistema, oscilan entre los 3000 y 4800 m s.n.m, abarcando un área aproximada de 35,000 km^2. En el caso de Colombia, esta área clasificada como páramos es de alrededor de 14,000 km^2 (Díaz-Granados *et al.,* 2005).

Estos ecosistemas se caracterizan por una serie de condiciones particulares, entre estas, fuerte oscilaciones de la temperatura provocada por la alta radiación durante el día, mientras que por la noche pueden descender significativamente, llegando a estar por debajo de 0 °C, lo que provoca heladas nocturnas que podrían impactar negativamente la fisiología y la productividad de la vegetación. Este fenómeno meteorológico junto con la alta radiación incidente, alta demanda evaporativa del aire y la estacionalidad hídrica marcada son considerados factores limitantes que influyen en la dinámica, estructura y comportamiento de las comunidades vegetales y sus especies (Capacho, 2016; Cuatrecasas, 1968; Monasterio, 1980).

En cuanto a la precipitación, los páramos pueden clasificarse en diferentes categorías: pluviales, con precipitaciones superiores a 4400 mm; superhúmedos, con 3000 – 4000 mm; húmedos, con 1800 – 3000 mm; y secos, <1200 mm (Rangel Churio, 2000).

Las bioformas típicas y comunes en los páramos incluyen pajonales, matorrales, herbazales acaulescentes, arbustos esclerófilos, plantas en cojines y rosetas caule y

acaulescentes. Estos grupos se componen principalmente por frailejonales del género de *Espeletia*, pajonales de *Calamagrostis* y bosques achaparrados de *Polylepis*. Estas plantas han desarrollado adaptaciones específicas para sobrevivir en un entorno donde la temperatura y la humedad pueden variar considerablemente (Romoleroux *et al.*, 2003).

Los páramos proporcionan importantes servicios ecosistémicos, funcionan como reservorios de agua, regulando el ciclo hidrológico y nutriendo los ríos, además actúan como sumideros de carbono contribuyendo a la mitigación del cambio climático (Madriñán *et al.*, 2013). Los páramos son considerados puntos calientes de biodiversidad debido a su alta concentración de especies endémicas y únicas. Estos ecosistemas han experimentado transformaciones significativas a lo largo del tiempo, influenciadas por factores naturales y actividades humanas (Ojeda *et al.*, 2015).

Las plantas de páramo presentan características morfofisiológicas que les permiten soportar las fuertes oscilaciones de las variables ambientales de la alta montaña. Un ejemplo de plantas muy bien adaptadas a este ecosistema son los frailejones, plantas del género *Espeletia* con historia evolutiva y rasgos funcionales que les permiten sobrevivir, dominar y almacenar grandes cantidades de agua y biomasa en los páramos (Reyes *et al.*, 2024, Pouchon *et al.*, 2018). A pesar de su notable capacidad de almacenamiento de biomasa, estas plantas podrían ser susceptibles a los fenómenos meteorológicos extremos y a variaciones de las variables edáficas, por ejemplo, las propiedades del suelo podrían afectar la dinámica del crecimiento y desarrollo de *Espeletia* (Cárdenas, 2018).

En el Complejo de Páramos de Almorzadero se encuentra el páramo de la vereda Presidente, que se distribuye desde los 3200 a 4500 m s.n.m., se caracteriza por la presencia de una gran cantidad de lagunas, entre estas la Laguna de Comagüeta, un sector de subpáramo frágil

y vulnerable a los efectos antropogénicos y perturbaciones ambientales, por lo que monitorear su vegetación es fundamental para determinar el efecto de los fenómenos meteorológicos extremos que se han vuelto más frecuentes debido al cambio climático global, además de promover estrategias de conservación a largo plazo para este ecosistema y la comunidad biótica (Capacho, 2016).

Durante los periodos de bajas temperaturas se registraron heladas nocturnas a finales de 2022 e inicio del de 2023, así como en 2024 y 2025 en el Complejo de Páramos de Almorzadero. Las temperaturas descendieron por debajo de 0°C, provocando heladas en los cuerpos hídricos (Fig. 1 A) y formando escarcha en la superficie del suelo y la vegetación (Fig. 1 B). Aunque la literatura reporta heladas en el páramo, estas no son frecuentes por debajo de los 4000 m s.n.m. y cuando se presentan, tienen una duración de unas cuantas horas (Buytaert *et al.*, 2012). El congelamiento nocturno de la cascada Comagüeta y la Laguna sugiere que las plantas pudieron haber experimentado estrés hídrico y térmico por las fuertes fluctuaciones de las variables meteorológicas marcadas por la temporada seca. *Espeletia petiolata* Cuatrec., roseta caulescente altamente distribuida en el páramo de Presidente, evidenció una compartimentación en dos estratos en abril de 2023 y abril de 2024 (Fig. 2): el primer estrato estuvo compuesto por hojas en estado de transición a la necromasa foliar junto con hojas de baja área foliar que no se desarrollaron completamente (juveniles previas a las heladas) y el segundo estrato compuesto por hojas juveniles en desarrollo y activo crecimiento.

Estas observaciones plantean preguntas sobre el impacto de las heladas en el ecosistema y sobre los mecanismos de adaptación de *E. petiolata* para resistir las fuertes fluctuaciones de las variables meteorológicas en temporada seca.

A través de esta investigación se plantean las siguientes preguntas:

¿Las heladas nocturnas ejercen un efecto en la producción de biomasa foliar en la población de *E. petiolata*? ¿La producción de biomasa foliar a lo largo del tiempo se mantiene constante?

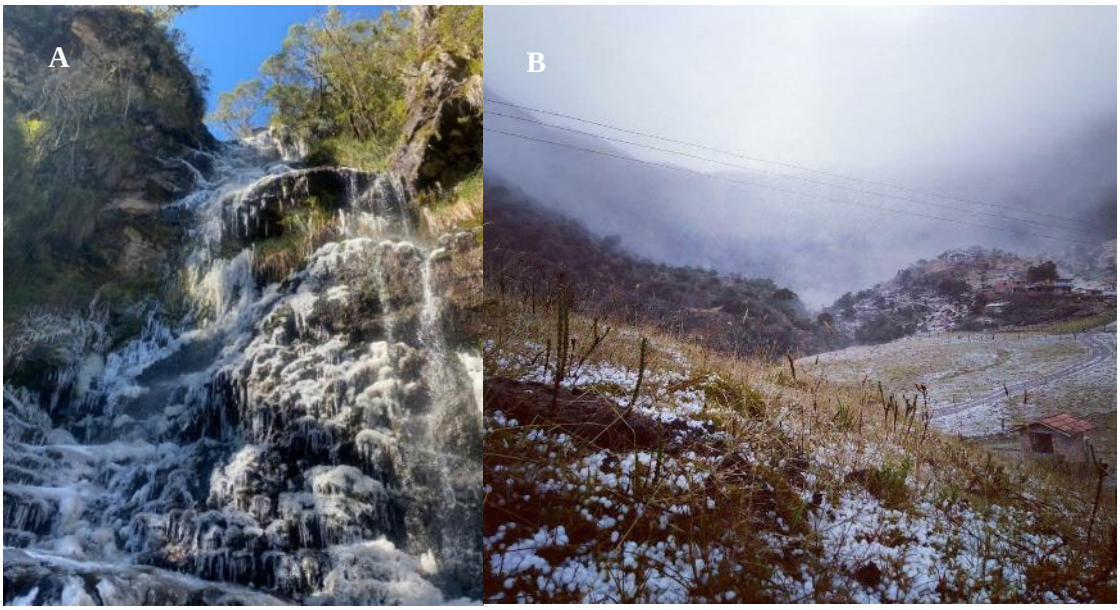


Figura 1. Heladas en el Páramo de Presidente, Chitagá-Colombia. A. Congelamiento de la Cascada de Comagüeta. B. Formación de escarcha en la superficie del suelo del Páramo de Almorzadero.



Figura 2. Clorosis y renovación de la roseta en un individuo de *E. petiolata* después del periodo de heladas (abril del 2023), nótese la compartimentación de la roseta en hojas en transición a la necromasa y hojas en activo crecimiento (de un color más blanca).

2.2 Justificación

El páramo alberga diversidad de formas de crecimiento eficientes en la acumulación de biomasa, incluyendo rosetas caulescentes y acaulescentes, macollas, cojines y arbustos esclerófilos. Esta variedad no solo subraya la notable capacidad del ecosistema para actuar como un sumidero de carbono, sino también su función crucial en el almacenamiento y regulación del recurso hídrico por los componentes estructurales y funcionales de la vegetación (Rangel Churio, 2000; Pinto, 2009; Cárdenas, 2016), lo que resalta la necesidad de aplicar medidas de conservación al ecosistema y la comunidad vegetal para contribuir a la regulación hídrica y el cambio climático global (Buytaert *et al.,* 2005).

Los frailejones son una de las formas de crecimiento más importantes de los páramos andinos, gracias a su capacidad de capturar carbono y almacenar agua, además tienen gran significado en la estructura trófica debido a que mantienen de manera efectiva procesos

ecológicos como el ciclo del agua, ciclado de nutrientes, flujo de energía desde productores primarios hacia los consumidores y, en general, enriquecen los bienes y servicios que ofrece el ecosistema (Salinas *et al.*, 2013).

El género *Espeletia* es un complejo de más de 140 especies (Marávez, 2019) todas ellas endémicas de los páramos del norte de Sud América. Por su abundancia y prominencia en la vegetación, las *Espeletias* constituyen un componente clave del ecosistema de páramo. Estas plantas son de gran interés debido a la abundancia y singular crecimiento de sus rosetas. La evolución de *Espeletia* se remonta a un ancestro con morfología de roseta, que existió hace aproximadamente 2.3 millones de años, un periodo que coincide con el levantamiento final de los Andes del Norte (Pouchon *et al.,* 2018).

Estas plantas contribuyen con una considerable cantidad de biomasa en pie a la vegetación de los páramos andinos. Por esta razón, determinar la tasa de crecimiento (absoluta y relativa) y la producción de biomasa permite entender la tasa de acumulación de carbono en sus compartimientos estructurales y funcionales (Carrillo, 2011).

La actividad ganadera afecta a la población del género *Espeletia*, el pastoreo intensivo genera un pisoteo continuo por parte del ganado, lo que provoca una pérdida gradual en el incremento en macollas de gramíneas y crecimiento de frailejones, por consiguiente, la pérdida de biomasa (Sánchez, 2004).

Diversas actividades humanas amenazan el páramo de Almorzadero, donde se distribuye la población de *E. petiolata*, principalmente la expansión de la agricultura y ganadería. Por esta razón es muy importante realizar estudios con enfoques ecológicos que demuestren la importancia de proteger y conservar las poblaciones de esta especie para mantener la dinámica y

la funcionalidad de este ecosistema, garantizar su sobrevivencia y la continuidad de los servicios ecosistémicos que proporcionan a las poblaciones humanas (Capacho, 2016).

2.3 Marco teórico

El páramo es un ecosistema de alta montaña que se encuentra en las regiones tropicales y subtropicales de América del Sur y Central, principalmente en la Cordillera de los Andes (Cuatrecasas, 1958).

Según la topografía, los límites altitudinales del páramo no son precisos, ya que varían según su ubicación en la cordillera de Los Andes. Generalmente, se extienden desde los 3,200 m expandiéndose hasta una línea de 4500 – 4700 m s.n.m., sin embargo, en Venezuela, se puede encontrar bosque paramero a partir de los 2800 m s.n.m., mientras que, en Colombia, la vegetación de páramo se presenta desde los 2400 m s.n.m., como es el caso de una población de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. en la Laguna de Borrero (Cuatrecasas, 1958; Londoño *et al.*, 2014, Villamizar *et al*, 2024).

Las condiciones climáticas particulares de los páramos, entre las que podemos mencionar las fuertes oscilaciones térmicas diarias, alta radiación solar, heladas nocturnas, baja presión atmosférica, deposición de agua por rocío, neblina, llovizna frecuentes y fuertes vientos componen factores que influyen en la dinámica, estructura y comportamiento de las comunidades vegetales. Estas condiciones ambientales extremas provocan que solo las especies que están bien adaptadas al ecosistema puedan prosperar y colonizar su territorio (Cuatrecasas, 1968; Baruch & Smith, 1979; Monasterio, 1980; Díaz-Granados *et al.*, 2005).

Según Cuatrecasas (1989), los páramos andinos presentan cambios bruscos de temperaturas, humedad y vientos fuertes. Tales características pueden provocar heladas

nocturnas en determinadas épocas del año, lo que podría provocar estrés hídrico y térmico a nivel de atmosfera y suelo en la comunidad vegetal (Fariñas & Monasterio, 2017; Rada *et al.*, 1987).

Debido al clima de alta montaña tropical, ubicado entre el grupo templado húmedo de montaña (Cfb) según la clasificación de Koppen (Knoche, 1942), y al contexto geológico, caracterizado por el vulcanismo que ha dado lugar a una gran variedad de suelos y condiciones topográficas, los ecosistemas de páramo presentan tasas de producción primaria relativamente elevadas en comparación con las montañas templadas (Vargas *et al.*, 2016). Sin embargo, los suelos podrían ejercer efectos en las plantas debido a su acidez, capacidad de retención hídrica, contenido de nutrientes, almacenamiento de carbono y otras actividades físicas, químicas y biológicas (Estupiñán *et al.*, 2009).

Las plantas en los páramos presentan estrategias adaptativas que les permiten enfrentar la alta radiación solar, fuertes fluctuaciones de temperatura, suelos pobres en nutrientes, y estrés hídrico, entre otras variables que podrían afectar su fisiología. Algunas de las características anatómicas y morfológicas de la vegetación de páramo son: formación de rosetas que regulan la incidencia de la radiación solar en ciertas hojas en diferentes horas del día, optimizando la capacidad de recibir la radiación fotosintéticamente absorbible, hojas pubescentes y estomas hundidos en criptas estomáticas que ayudan a regular la pérdida de agua por transpiración, caule con una médula que reserva grandes cantidades de agua y nutrientes, banco de hojas marcescentes que permite mantener el suelo húmedo, almacena carbono y aísla el caule de las bajas temperaturas (Reyes *et al.*, 2022; Murcia, 2001; Hernández & Murcia, 1992; Monasterio, 1980; Roth, 1973).

Las temperaturas congelantes nocturnas pueden tener un impacto significativo en la fisiología de las plantas, afectando la capacidad fotosintética diurna. Germino y Smith (2000)

demostraron que *Caltha leptosepala* DC. acumula más escarcha debido a sus hojas grandes y horizontales que *Erythronium grandiflorum* Pursh. que presenta hojas verticales y espaciadas. Esta acumulación retrasa el calentamiento diurno y reduce la fotosíntesis en *C. leptosepala* tras heladas nocturnas. *E. grandiflorum*, con menos escarcha y mejor orientación foliar, no se vio tan afectada.

El género *Espeletia,* presenta rosetas gigantes generalmente caulescentes, con características asociadas a su presencia en la transición bosque altoandino-páramo (Pouchon, *et al.,* 2018). De hecho, las formas de rosetas están relacionadas con la disponibilidad de niebla y su captura por la alta superficie de las hojas de la roseta (Martorell y Ezcurra, 2002). Las rosetas, el manto de hojas marcescentes, el caule y la médula caulinar (reserva de agua y nutrientes), son características estructurales y funcionales de los frailejones que les permite tolerar las condiciones extremas del ecosistema, aislándolos térmicamente de las fluctuaciones diarias y estacionales de temperatura y favoreciendo la regulación hídrica. Otros rasgos funcionales que favorecen la distribución en este ecosistema son: la pubescencia foliar que permite aumentar la reflectancia de la radiación solar y las criptas estomáticas que amortiguan las fuertes oscilaciones de las variables ambientales en el compartimiento estomático, además, algunas especies presentan un mecanismo de sobreenfriamiento de tejidos foliares, que permiten la resistencia al congelamiento frente a las heladas nocturnas (Baruch & Smith, 1979; Rada, *et al.,* 1987; Sánchez, 2004; Reyes *et al.,* 2022).

La agrupación de las hojas marcescentes (necromasa foliar) adheridas al tallo actúan como protección a otros tejidos del tallo, incluyendo su médula caulinar. Según Murcia (2001), en *Espeletia hartwegiana* Sch. Bip. ex Cuatrec., a 4300 m de altitud, esta necromasa foliar protege el tejido meristemático de las bajas temperaturas de aire.

Smith (1974) y Hedberg (1964) estudiaron la relación de los movimientos nictinásticos con la protección del meristemo apical, ya que los movimientos en dirección vertical de las hojas protegen el tejido de crecimiento de las heladas nocturnas provocadas por las bajas temperaturas en las noches despejadas (González, 1998).

Dentro de los mecanismos al congelamiento en plantas de páramo, Rada *et al*., (2019) describe que presentan mecanismos de resistencia de las plantas frente a las condiciones estresantes se dividen en tolerancia y evitación. La tolerancia presenta mecanismo cuando las plantas tienden a evitar la formación de hielo en el espacio intercelular mediante el aumento de la concentración de solutos se le define el mecanismo de evitación, Mientras que cuando las plantas pueden soportar la formación de hielo en el espacio intercelular, el mecanismo se define como tolerancia.

Se ha documentado los mecanismos de resistencia a las heladas de *Polylepis sericea* Wedd e *Hypericum laricifolium* Juess, tales como sobreenfriamiento tisular y la protección estructural, mientras que las hierbas y gramíneas, como *Senecio formosus* Kunth y *Castilleja fissifolia* L.F., exhiben tanto tolerancia al congelamiento como mecanismos de evitación (Squeo *et al.,* 1991).

Rada *et al.,* (2019) indican que, en los páramos, las plantas emplean diferentes mecanismos de resistencia al congelamiento según las condiciones ambientales. En ambientes menos extremos, predominan los mecanismos de evasión, en contraste, en condiciones más severas, la supervivencia se basa principalmente en la tolerancia a la congelación. Además, el estudio señala que la resistencia al congelamiento tiende a aumentar con la altitud, y que las temperaturas que causan lesiones en las plantas siempre están por debajo de las temperaturas mínimas registradas en las diversas elevaciones del páramo venezolano.

En *Espeletia,* se ha encontrado que su principal mecanismo es la evitación al congelamiento, utilizando sobreenfriamiento en hojas y estructuras protectoras, como hojas marcescentes para resguardar la médula del tallo y movimientos nictinásticos para proteger los brotes apicales (Baruch & Smith 1979, Rada *et al,* 1985). Esto sugiere que, a diferencia de otras plantas del páramo, los frailejones dependen exclusivamente de la evitación para sobrevivir en condiciones de frío extremo (Cárdenas 2018, Rada *et al*., 2019).

Según Cárdenas (2018), a pesar de las limitaciones impuestas por el entorno de los páramos, las plantas de *Espeletia* pueden alcanzar un crecimiento notable. Estudios recientes indican que las tasas de crecimiento en altura de estas plantas varían significativamente, oscilando entre 0,2 y 14,8 cm/año. En *E. hartwegiana,* las tasas de crecimiento en altura promedio oscilan entre 3,8 y 6,9 cm/año.

Rada *et al.,* (1992) demuestra que las plantas tienen comportamientos fotosintéticos diferentes, *Hypericum laricoides* Gleas. realiza la fotosíntesis a temperaturas menores en comparación con las plantas del nivel del suelo como *Calandrinia acaulis* Kunth. *y Hypochoeris setosus* Hieron. La dinámica de sucesión en los campos abandonados revela patrones de producción de biomasa que pueden ser más rápidos durante las etapas iniciales de la sucesión. En particular, las especies como *Lupinus meridanus* O. Moritz., que actúan como especies pioneras, pueden aumentar la disponibilidad de nitrógeno en el suelo y facilitar el establecimiento de otras especies más lentas para crecer, contribuyendo así al aumento general de la biomasa en el ecosistema (Sarmiento *et al.,* 2003).

En cuanto al crecimiento y producción de biomasa de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl., Vargas *et al.,* (2003) proponen que los individuos más grandes compensan la disminución en las tasas de crecimiento relativa con una mayor producción y renovación de

hojas juveniles, lo que les otorga una mayor tasa fotosintética y, por consiguiente, una mayor probabilidad de sobrevivir en áreas recolonizadas por pastos exóticos altamente competitivos.

III. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general

Determinar la tasa de crecimiento y producción de biomasa foliar de *E. petiolata* en respuesta a las heladas nocturnas en el páramo de Presidente, Chitagá-Colombia (Nov 2022-Nov 2024).

3.2 Objetivos específicos

- Caracterizar las variables meteorológicas (humedad relativa, temperatura y luminosidad) del páramo de Presidente, Chitagá-Colombia.

- Estimar la tasa de expansión y fenología foliar de *E. petiolata* en páramo de Presidente.

- Modelar la productividad primaria foliar de *E. petiolata* en el páramo de Presidente: noviembre 2022 - noviembre 2024.

- Relacionar la producción de biomasa foliar y la morfometría de *E. petiolata* en el páramo de Presidente.

- Determinar el efecto de las heladas nocturnas sobre la tasa de crecimiento y producción de biomasa en *E. petiolata.*

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Área de estudio

El sitio de estudio está ubicado en la zona de frontera entre los departamentos de Santander y Norte de Santander en Colombia (3440 m s.n.m., 7°00’31”N 72°41’01”W) en el Páramo de Presidente, que pertenece al Complejo de Páramo de Almorzadero vía Chitagá-Cerrito (Fig. 3). La zona está constituida por varias especies de plantas herbazales, matorrales,

arbustales, árboles y rosetas caulescentes, esta forma de crecimiento de roseta está distribuida desde la ecotonía bosque altoandino-páramo hasta el superpáramo por encima de 4300 m s.n.m. (Fig. 4).

La región presenta un clima de alta montaña tropical entre C (probablemente intermedio entre el clima templado húmedo de montaña, Cfbi y el clima ecuatorial de montaña, Csbi) y en las mayores elevaciones existen climas tipo E (el típico clima de tundra alpina, ETH,) de la clasificación climática de Köppen (Knoche, 1942). En la zona de estudio las menores temperaturas ocurren durante diciembre y enero y estas bajas temperaturas coinciden con la época de menor precipitación pluvial (Fig. 5).

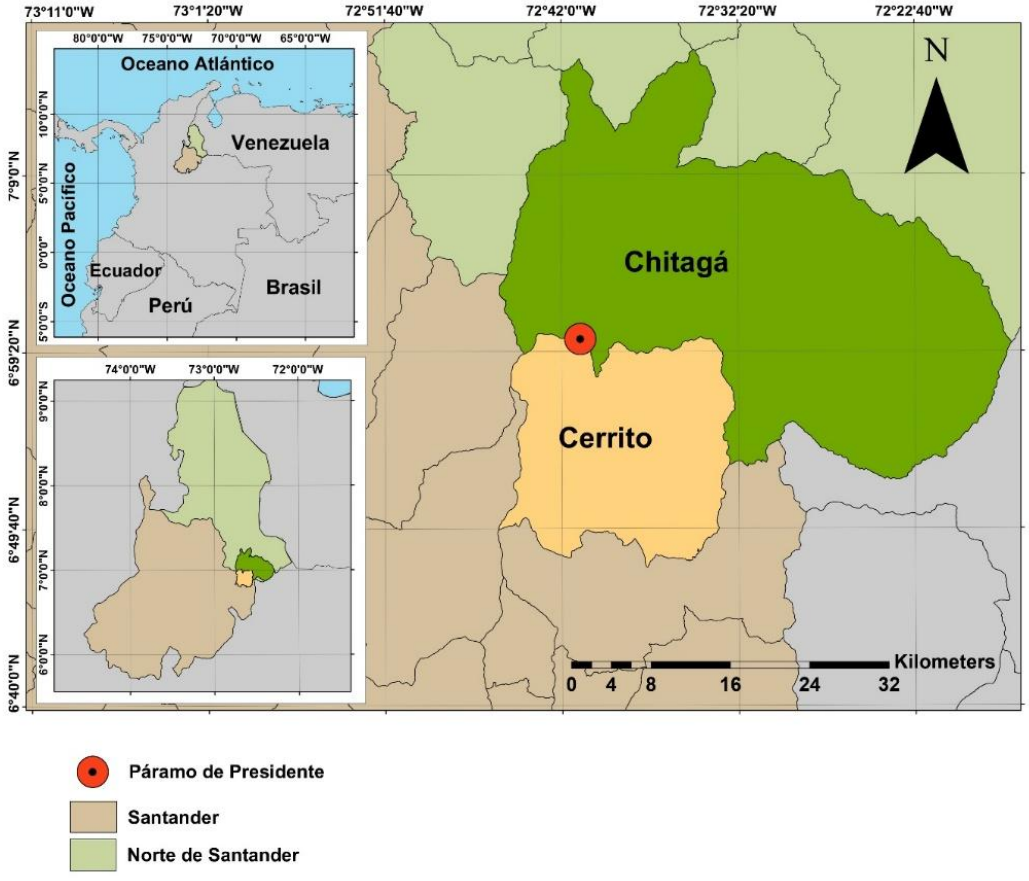


Figura 3. Mapa de ubicación del páramo de Presidente.



Figura 4. Panorámica del área de ubicación de la población de *E. petiolata* en el páramo de Presidente.

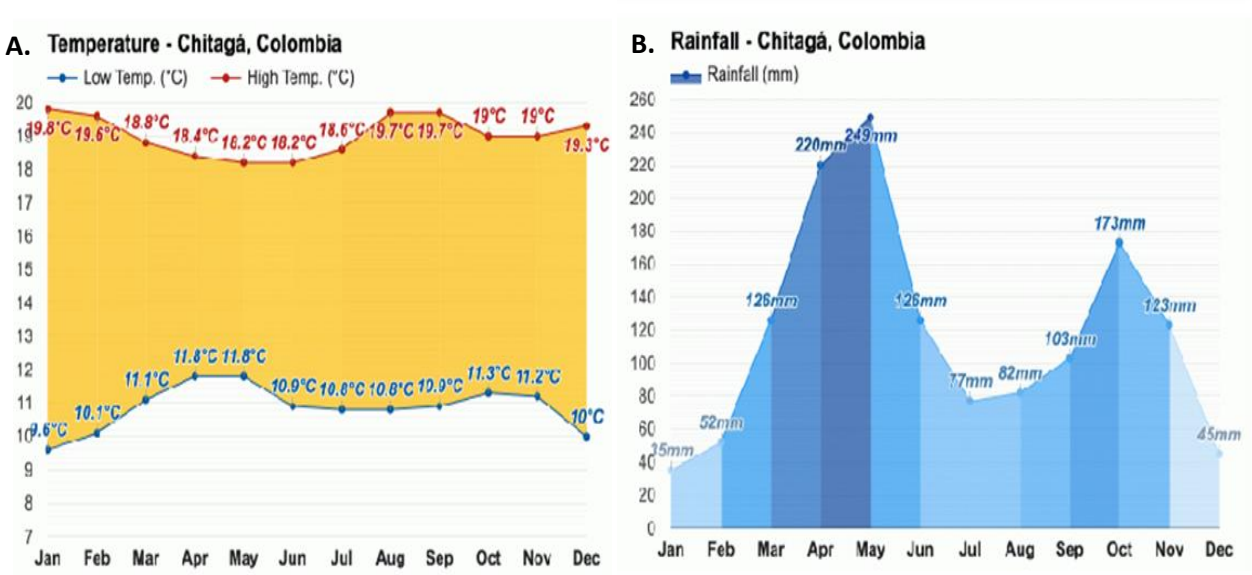


Figura 5. Clima de Chitagá, Norte de Santander - Colombia. **A.** Temperatura. **B.** Precipitación.

4.2 Especie de estudio

4.2.1 *Espeletia petiolata*

Esta especie presenta forma de roseta caulescente, con una altura de hasta un metro en estado adulto. Las hojas suelen ser coriáceas, alargadas, lanceoladas, atenuadas en el ápice y la base formando un corto pseudopecíolo. Las hojas pueden alcanzar un tamaño de 61,3 cm de largo y hasta 8,4 cm de ancho. Las inflorescencias comúnmente están conformadas por grupos de cinco a 20 capítulos florales, cada cabezuela tiene un diámetro de hasta 4-5 cm, además un caule cubierto por hojas marcescentes (Fig. 6), descripción por Cuatrecasas (1996). En el área de estudio se encuentra asociada a especies matorrales de *Hypericum* y en etapas juveniles con gramíneas (Díaz & Rodríguez, 2023).



Figura 6. Individuo de *E. petiolata* en etapa de floración (mayo 2024), ubicado en la zona de estudio.

4.3 Datos meteorológicos

Para la caracterización de las variables meteorológicas se midió la temperatura del aire, humedad relativa y luminosidad cada 5 minutos mediante la instalación de dos sensores (HOBO, Onset) a una altura de 2 metros, en dos microestaciones en el área de estudio (Fig. 7) del 7 de agosto al 3 de septiembre del 2024 y 2 de diciembre del 2024 al 27 de febrero 2025.



Figura 7. Instalación de las microestaciones meteorológicas HOBO (agosto del 2024).

4.4 Toma de muestras y datos

Se colectó una hoja de diferentes tamaños de cada uno de los 50 individuos y se les midió el máximo largo (Lmax) y ancho foliar (Amax), se almacenaron en bolsas herméticas para evitar la pérdida del agua por transpiración, se pesaron en una balanza analítica (marca Sartorius), se introdujeron en un horno a aproximadamente 60 °C durante 72 h para deshidratarlas y se midió la masa seca foliar (Fig. 8 A).

Se estimó el área foliar mediante 3 métodos, los métodos no destructivos 2/3(Lmax*Amax), 3/4(Lmax*Amax) (Montgomery, 1911) y el método destructivo de la silueta, que consistió en relacionar la masa de la silueta fotocopiada de la hoja y la masa de un cm^2 (Fig. 8 B, C y D) mediante una regla matemática de tres simple (Reyes *et al.*, 2022).

Se realizó un monitoreo de la morfometría, el índice de área foliar y la biomasa foliar a través del tiempo, basado en los métodos de Reyes *et al.*, (2022). Se marcaron 32 individuos de *E. petiolata* a los que se les delimitó los compartimientos de las hojas vigorosas (adultas desarrolladas) y banco de hojas juveniles según Murcia y Mora-Osejo (2003) marcando las hojas mediante cintas de polipropileno (Fig. 8 E). Debido al crecimiento, transición biomasa-necromasa y renovación foliar, se marcó de nuevo el banco de hojas juveniles y se midieron los largos y los anchos máximos foliares de todas las hojas de la roseta en 7 periodos de tiempo para estimar la biomasa foliar y la producción de biomasa foliar.



Figura 8. Morfometría foliar, marcaje de los individuos y medición de *E. petiolata.* **A.** Variación morfométrica foliar (Fotocopia). **B.** Medición de la masa de la silueta. **C.** Deshidratación de hojas. **D.** Medición de la masa seca foliar. **E**. Etiquetado. **F.** Medición de máxima longitud foliar (Lmax), máximo ancho foliar (Amax) de todas las hojas del banco de hojas adultas desarrolladas.

Se eligieron 5 individuos de *E. petiolata* diferentes a los 32 tomados inicialmente y de cada uno se recolectaron tres hojas, que correspondían a diferentes etapas de crecimiento: juvenil, en crecimiento y adultas desarrolladas, a cada hoja se le midió la masa fresca (Fig. 9 A). Posteriormente, con hojillas de afeitar se retiró la pubescencia, (Fig. 9 B), y se midió su masa. Ambas fracciones, de pubescencia (Fig. 9 C) y hoja depilada, fueron sometidas a secado en horno a 60 °C durante tres días. Finalizado el secado (Fig. 9 D), se realizó nuevamente la medición de la masa en seco (Fig. 9 E).

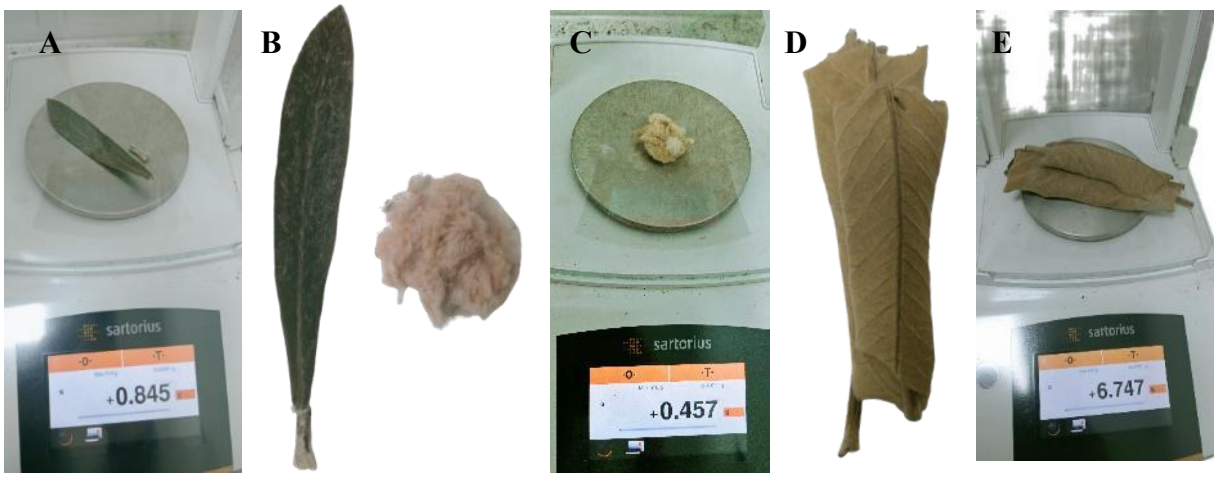


Figura 9. Extracción de la pubescencia foliar de *E. petiolata.* **A.** Masa foliar. **B.** Separación de la pubescencia y hoja de *E. petiolata.* **C**. Masa de la pubescencia. **D.** y **E.** Masa seca foliar sin pubescencia.

4.5 Rasgos morfofuncionales

Se calcularon los índices morfofuncionales usados en Berdugo-Lattke, (2020) y propuestos por Veneklaas (1985), densidad de pubescencia, el índice de área foliar, la biomasa foliar y el incremento de biomasa foliar según las siguientes fórmulas:

Contenido hídrico foliar:

$$\text{CHF} = Masa\ humeda\ (g) - Masa\ seca\ (g)$$

Porcentaje hídrico foliar:

$$\%\ \text{HF} = \frac{Contenido\ hídrico\ foliar\ (g)}{Masa\ humeda\ (g)} * 100$$

Densidad de la pubescencia foliar:

$$\text{DPF} = \frac{Masa\ seca\ pubescencia\ foliar\ (g)}{Área\ foliar\ (cm^2)}$$

Área foliar específica:

$$\text{AFE} = \frac{Área\ foliar\ (cm^2)}{Masa\ seca\ (g)}$$

Índice de área foliar:

$$\text{IAF} = \frac{Área\ foliar\ de\ la\ roseta\ (m^2)}{Cobertura\ (m^2)}$$

Biomasa foliar:

$$\text{BF} = \frac{Masa\ seca\ foliar\ de\ la\ roseta\ (g)}{Cobertura\ (m^2)}$$

Incremento de biomasa foliar:

$$\text{IBF} = Biomasa\ foliar + transición\ necromasa - Biomasa\ foliar\ medición\ anterior$$

4.6 Fenología foliar

Se marcaron 3 hojas juveniles de cada uno de los individuos previamente etiquetados y se procedió a medir el área foliar aproximadamente cada mes con el método 2/3(Lmax*Amax), para estimar la expansión y la fenología foliar desde mayo hasta noviembre del 2024.

4.7 Análisis estadísticos

Se compararon los métodos de medición del área foliar mediante un ANOVA, para determinar la eficiencia de los métodos no destructivos en el cálculo del crecimiento en términos de área foliar. Las variables morfofuncionales antes y después de las heladas fueron comparadas con t de Student y t de Welch. Además, la densidad de la pubescencia en función de la etapa de desarrollo y la biomasa foliar en función del tiempo fueron comparadas con ANOVA. Los análisis comparativos se representaron mediante un diagrama de cajas y bigotes, con una densidad de espejo que representó la distribución de probabilidad de las variables dependientes. Se realizó un diagrama de densidad en dos dimensiones para determinar la precisión de los métodos de medición del área foliar en la estimación de la masa seca foliar y un modelo de regresión potencial de la masa seca en función del área foliar para estimar la biomasa foliar.

La expansión foliar y la biomasa foliar fueron modelados mediante una regresión lineal de efectos mixtos, debido a la autocorrelación de los datos dados por las medidas repetidas en individuos, utilizando el tiempo como efecto fijo y los individuos como efecto aleatorio. La ecuación permitió estimar la tasa de crecimiento y la productividad primaria foliar de la población de frailejones. Se calculó el índice de correlación de Pearson, para determinar relaciones significativas de la producción de biomasa foliar con variables morfométricas.

V. RESULTADOS

5. Variables meteorológicas

Las variables meteorológicas evidenciaron una menor variabilidad entre agosto y septiembre del 2024, sin embargo, se presentaron fuertes oscilaciones entre el periodo de diciembre del 2024 a enero del 2025.

5.1. Temperatura

El periodo agosto-septiembre del 2024 fue el más estable con rangos menores de oscilaciones de la temperatura y menor probabilidad de valores por fuera del rango 4-26°C (Fig. 10). Sin embargo, el mes de diciembre del 2024 exhibió el mayor rango oscilatorio de temperatura (0-31°C), con mayor probabilidad de valores alrededor de 0°C, no obstante, a mediados de enero del 2025 se evidenció valores por debajo de 0°C, con mayor probabilidad de heladas nocturnas (Fig. 11). El mes de febrero de 2025 fue menos variable que los dos meses anteriores, debido al inicio de la temporada húmeda (Tabla 1, Anexo 1).

5.2 Humedad relativa

En agosto del 2024, se observó mayor estabilidad en la humedad relativa, con una baja amplitud de la variación diaria y una mayor probabilidad de valores cercanos a 100% (Tabla 1, Fig. 10). En diciembre del 2024 las oscilaciones diarias aumentaron, sin embargo, hubo una tendencia a la disminución hacia finales de mes. En enero del 2025 se registró la mayor probabilidad de valores por debajo de 10% y la variación para este mes fue menor, debido al desplazamiento de la variable hacia valores con humedad del aire bajos, asimismo, los periodos diurnos y nocturnos con menor humedad en comparación con el resto del periodo estudiado. Finalmente, en febrero del 2025, la humedad relativa se estabilizó nuevamente, coincidiendo con el inicio de la temporada húmeda (Tabla 1, Fig. 11, anexo 2).

5.3 Intensidad lumínica

El análisis de la intensidad lumínica al mediodía reveló variaciones a lo largo del periodo estudiado. Se observaron los menores valores de intensidad lumínica máxima en agosto (Fig. 10). En contraste, diciembre y enero presentaron los valores máximos de intensidad lumínica durante este periodo, lo que concuerda con una disminución de la humedad relativa. Finalmente, febrero mostró la menor frecuencia de eventos de alta intensidad lumínica al mediodía (Tabla 2, Fig. 11).

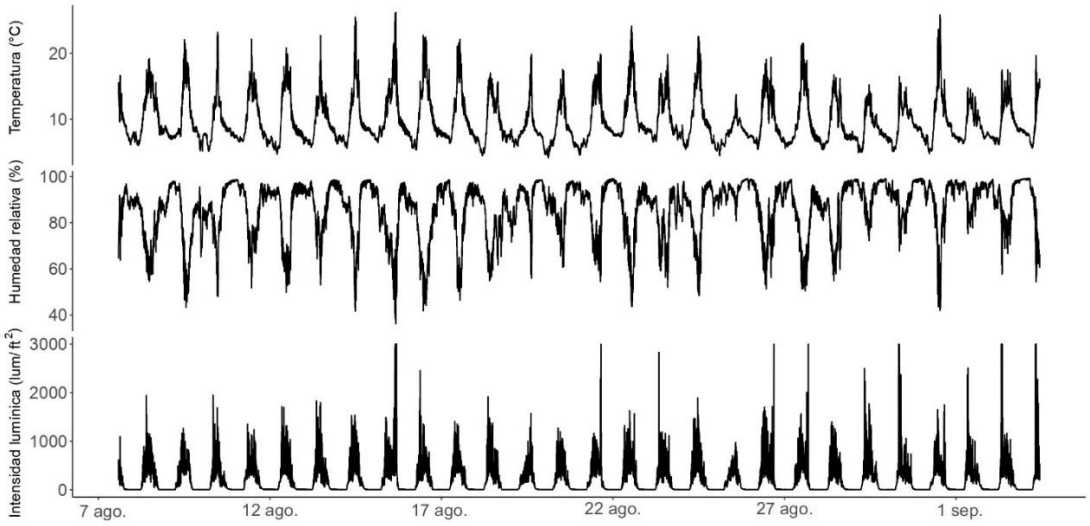


Figura 10. Comportamiento de las variables meteorológicas en el páramo de Presidente (3440 m s.n. m.). Ciclos diarios del 7 agosto hasta 3 de septiembre del 2024.

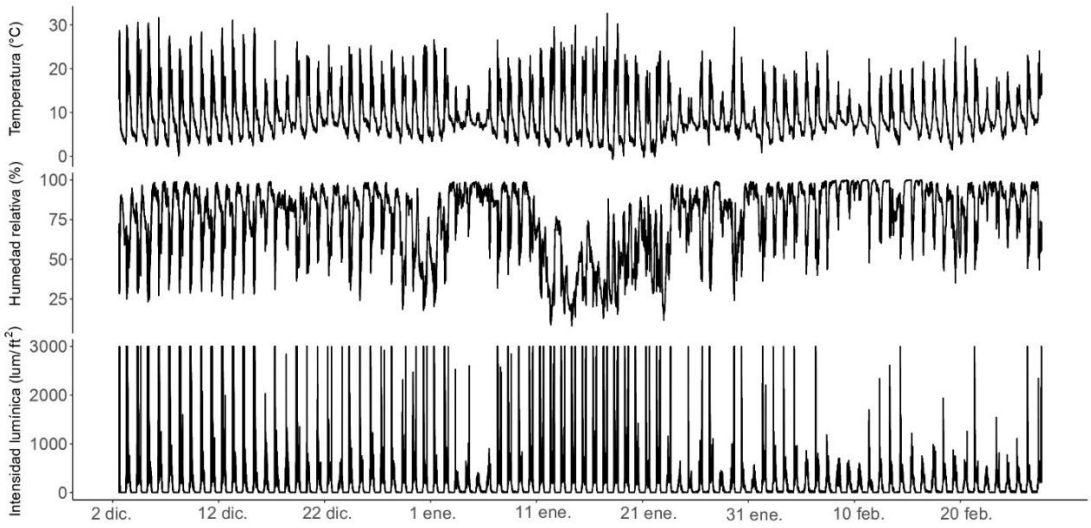


Figura 11. Comportamiento de las variables meteorológicas en el páramo de Presidente (3440 m s.n. m.). Ciclos diarios del 2 diciembre 2024 hasta 27 de febrero 2025.

Tabla 1. *Mínimas, máximos absolutos, promedios; mínimas, máximos promedios de T°, HR% e intensidad de luz en lum/ ft².*

Fecha		**T°**	**HR, %**	**Intensidad de luz, lum/ft²**
Agosto 2024	**Mín abs**	4.14	36.178	5.5
	Máx abs	26.20	99.15	2998.9
	Prom	9.62	85.43	309.83
	Mín prom	5.49	62.48	6
	Máx prom	18.98	97.60	1692.5
Diciembre 2024	**Mín abs**	0.079	17.69	5.5
	Máx abs	31.66	98.98	2998.9
	Prom	-0.17	17.23	599.57
	Mín prom	3.71	42.78	12.62
	Máx prom	20.96	93.62	2961.72
Enero 2025	**Mín abs**	-0.73	7.94	5.5
	Máx abs	32.63	99.14	2998.9
	Prom	-0.64	11.94	461.17
	Mín prom	3.26	43.30	8.95
	Máx prom	20.05	92.03	2583.55
Febrero 2025	**Mín abs**	0.79	35.03	5.5
	Máx abs	27.06	100	2998.9
	Prom	0.16	28.55	328.73
	Mín prom	4.11	55.89	10.57
	Máx prom	18.75	98.36	1803.31

Tabla 2. *Intervalos de intensidad de luz, lum/ft².*

Intensidad de luz, lum/ft²									
Hora	**Ago**	**Dic**	**En**	**Feb**	**Hora**	**Ago**	**Dic**	**En**	**Feb**
06:00 a 06:55 am	100.33	215.83	41.63	41.88	**03:00 a 03:55 pm**	358.32	590.44	554.95	241.58
07:00 a 07:55 am	243.29	418.91	712.31	518.59	**04:00 a 04: 55 pm**	216.21	327.53	421.06	122.88
08:00 a 08:55 am	553.94	478.98	935.42	578.14	**05:00 a 05: 55 pm**	69.21	233.44	32.34	58.44
					06:00 a 06: 55 pm	12.26	232.03	10.49	36.96

5.4 Comparación de los métodos de medición del área foliar

Los métodos de medición de área foliar no exhibieron diferencias estadísticamente significativas (ANOVA, P-valor > 0.05), sin embargo, el método de mayor precisión fue el de la fotocopia (99.08 ± 10.47 cm^2) (Fig. 12 A), no obstante, al ser un método destructivo imposibilitó la obtención de datos de incremento de área foliar de la roseta. El método no destructivo ¾(L*A) fue el más disperso (127.29 ± 13.15 cm^2), mientras que el método de 2/3(L*A) exhibió una dispersión similar al de la fotocopia (111.31 ± 11.66 cm^2), al ser un método no destructivo, se escogió para monitorear la biomasa foliar en función del tiempo sin afectar la población de estudio. La distribución en 2D (Fig. 12 B) evidenció patrones similares a los antes mencionados, demostrando que los 3 métodos de medición de área foliar son eficientes para estimar la masa seca foliar de la población de *E. petiolata*.

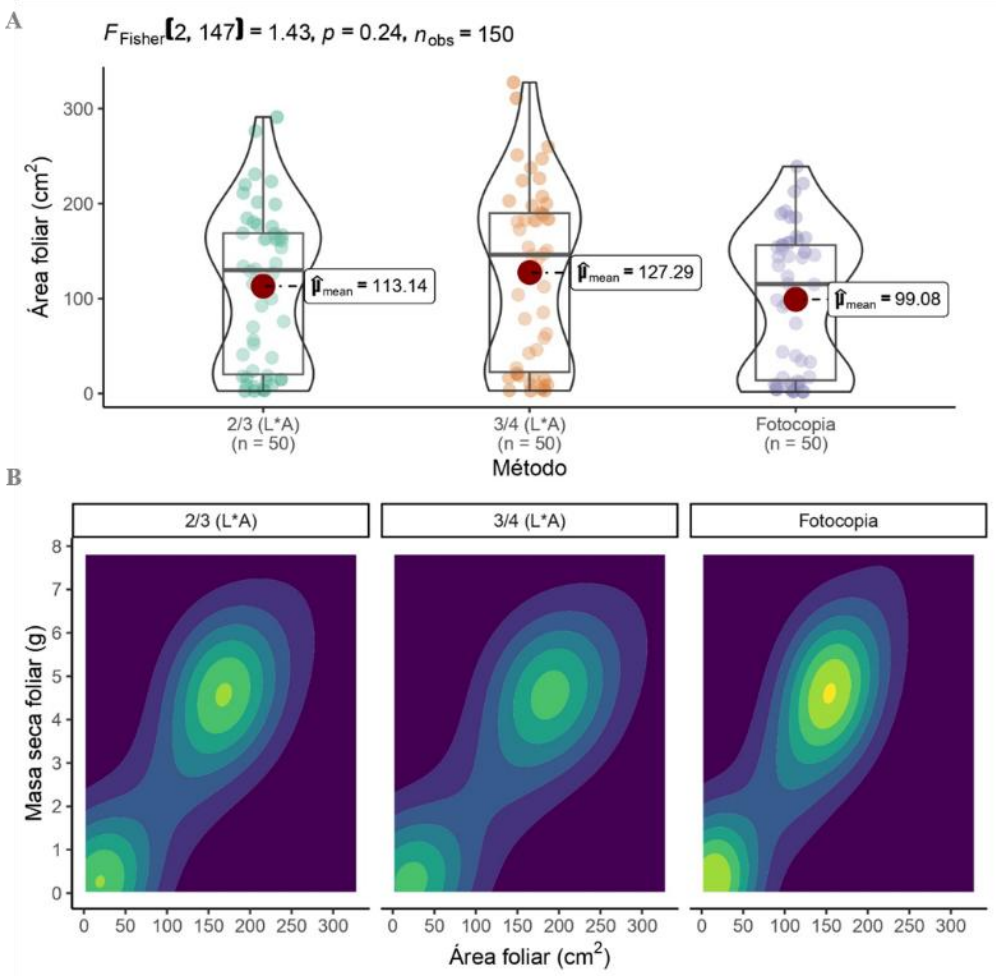


Figura 12. Comparación de los métodos de medición del área foliar 2/3(L*A), ¾(L*A) y fotocopia para la estimación del área foliar y densidades para los métodos de estimación del área foliar (P. Valor > 0.05). A. Diagrama de caja y bigotes (boxplot). B. Densidades en 2D.

5.5 Modelos para la estimación de la masa seca y la biomasa foliar

El modelo que mejor explicó la masa seca foliar en función del área foliar fue el modelo potencial, explicando un 97.9 % de la variabilidad de la variable dependiente (Fig. 13). Este modelo permitió predecir la masa seca foliar de todas las hojas sin la necesidad de extraerlas, para así obtener el valor de la masa seca total de la roseta para cada uno de los individuos y estimar la producción de biomasa foliar.

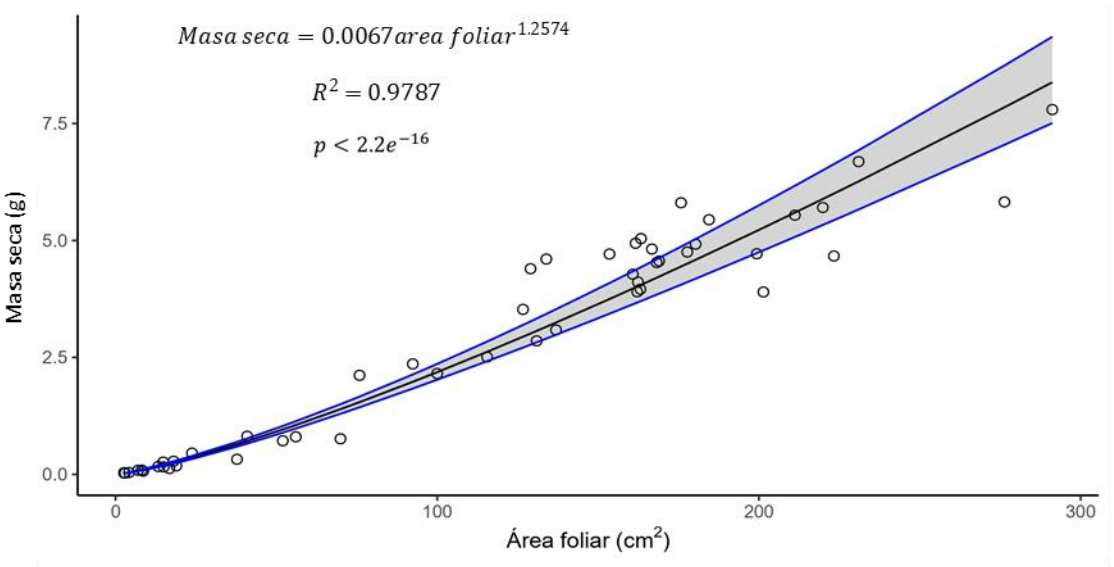


Figura 13. Modelo para la estimación de masa seca foliar y la biomasa foliar. (validaciones en Anexos 4 y 7).

Tabla 3. *Rasgos morfofuncionales.*

Rasgos morfofuncionales	Antes de las heladas	Después de las heladas
Contenido hídrico	6.34 ± 0.80	3.32 ± 0.49
% Hídrico	68.21 ± 0.64	60.79 ± 1.08
Área foliar específica	56.81 ± 3.96	29.26 ± 1.28

Las variables morfofuncionales exhibieron diferencias significativas entre hojas tomadas antes y después de las heladas nocturnas de diciembre y enero (Fig. 14). Las hojas antes de las heladas tendieron a un mayor contenido hídrico, porcentaje hídrico y área foliar específica en contraste con las hojas de marzo, después de los periodos de heladas (Tabla 3).

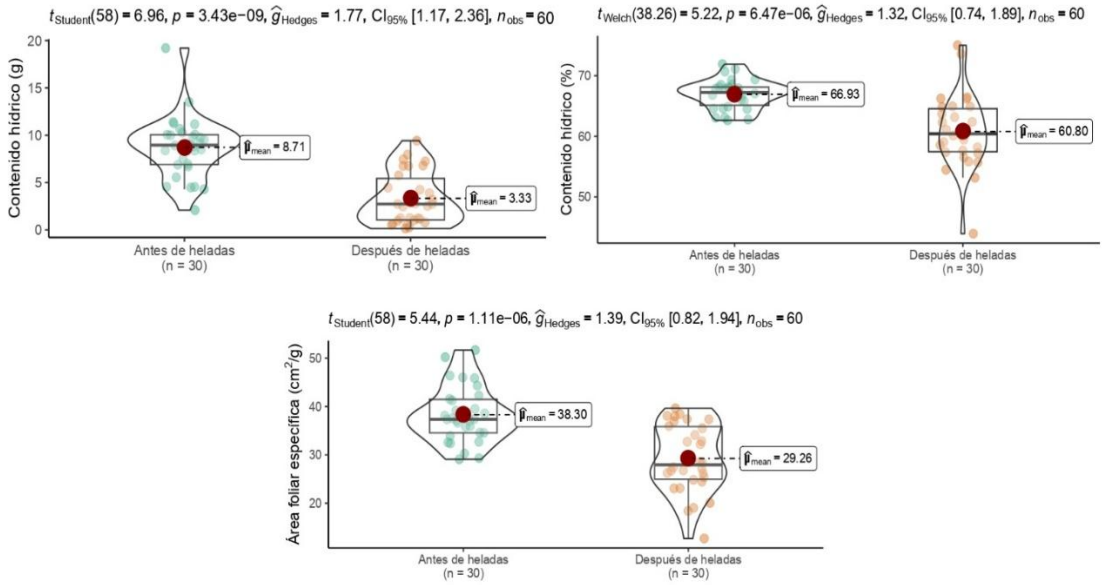


Figura 14. Comparación de los rasgos morfofuncionales foliares en *E. petiolata* antes y después de las heladas.

5.6 Comparación de la densidad de pubescencia foliar en tres estados de desarrollo foliar

La densidad de pubescencia foliar no exhibió diferencias significativas en función de la etapa de desarrollo (Fig. 15), lo que indica que las hojas se desarrollan manteniendo una proporción entre el área foliar y la masa de pubescencia foliar, sin embargo, se observó que después de las heladas las hojas cambiaron de coloración, cabe recalcar que la humedad no pudo medirse con precisión, ya que las hojas y la pubescencia foliar perdieron humedad en el raspado, por lo que no se compararon en este análisis.

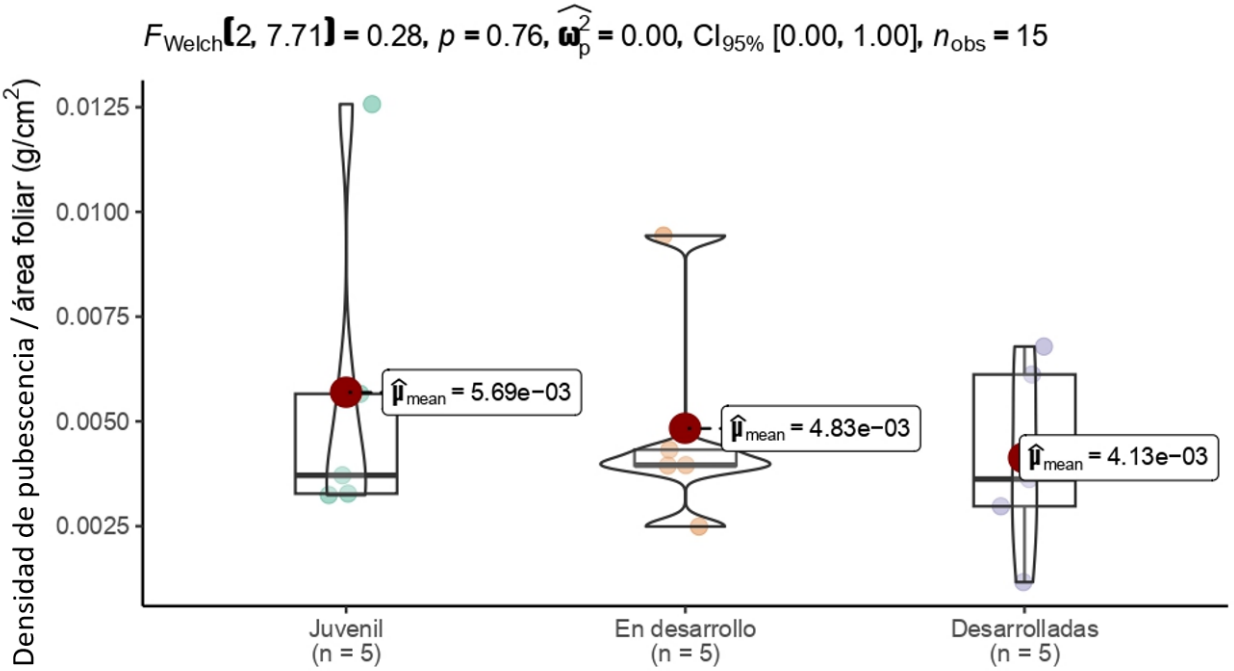


Figura 15. Comparación de la densidad de pubescencia foliar en tres estados de desarrollo, juvenil, en desarrollo y hojas desarrolladas.

5.7 Modelación de efectos mixtos de la expansión y fenología foliar en *E. petiolata*

La mejor línea de ajuste que representó la relación entre el tiempo y el área foliar fue la ecuación de la regresión de efectos mixtos con transformaciones logarítmicas de las variables independiente y dependiente, debido a la estabilización del área foliar a través del tiempo cuando se ha llegado al límite de expansión foliar, lo que converge en una asíntota (Fig. 16). El R^2 marginal indicó una explicación del 69.6% de la variabilidad del área foliar en función del tiempo, mientras que el R^2 condicional nos explicó el 82% de la variabilidad mediante las líneas de tendencia de cada uno de los individuos, demostrando así la importancia de usar este método en estudios con enfoques autocorrelacionados.

El comportamiento de la expansión foliar de los individuos marcados de *E. petiolata* durante el periodo de mayo 2024 a noviembre del 2024 mostró un patrón distintivo. En los

primeros 73 días, se observó una expansión de 118.61 ± 4.87 cm^2. Sin embargo, este crecimiento fue seguido por una disminución no significativa, provocada por la herbivoría foliar, de 114.96 ± 4.85 cm^2 en 105 días. Para los días 140 y 174 el área foliar se mantuvo estable, alcanzando 114.50 ± 4.82 y 114.89 ± 4.94 cm^2, respectivamente, sugiriendo un límite de expansión foliar.

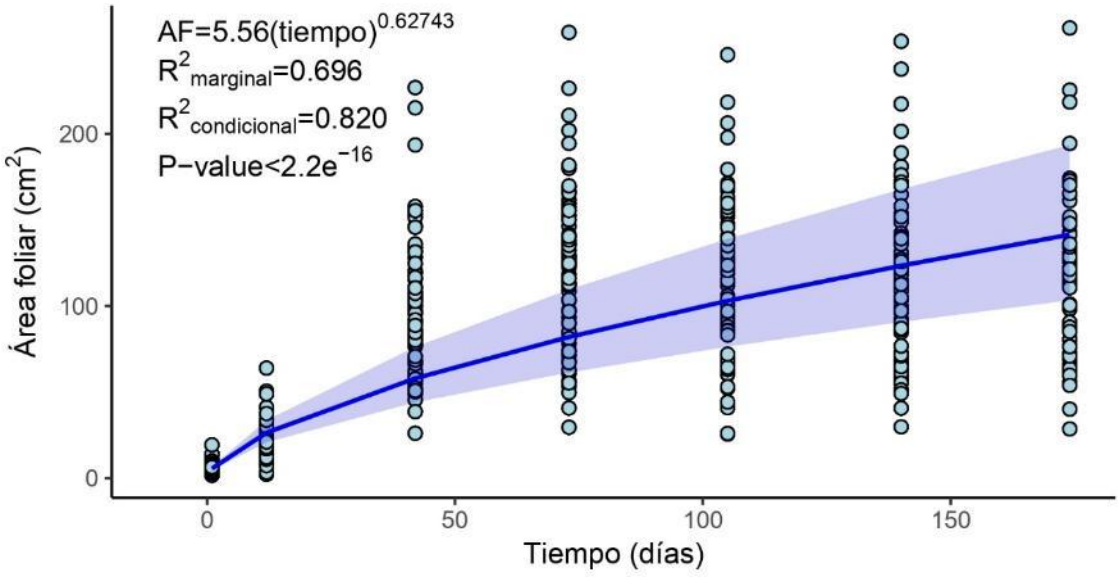


Figura 16. Modelo de efectos mixtos en la fenología foliar de *E. petiolata*. Área foliar medida aproximadamente a cada mes, desde mayo 2024 hasta noviembre 2024.

5.7.1 Estimación del área foliar en función de los efectos aleatorios (individuos)

Según las estimaciones del área foliar en función del tiempo para los individuos se observaron pendientes diferentes para cada individuo, sin embargo, siguió un patrón similar al de los efectos fijos, las hojas se expandieron y luego llegaron a su límite, lo que provocó la asíntota en casi todos los individuos (Fig. 17), cabe recalcar que hay algunos valores faltantes en individuos que murieron en el transcurso del monitoreo del área foliar (Individuos 1 y 22). Alrededor de los 75 días, las hojas de los individuos 5, 7, 11, 12 y 13, se presentó una disminución en la expansión del área foliar, igualmente alrededor del día 100, para las hojas de los individuos 3, 4, 9, 10, 16, 17, 18, 19, 22, 23, 24, 25, 27, 28, 30, 31 y 32. Después del día 75,

presenta una disminución del área foliar para el individuo 6, ya que fue el individuo que más rápido llego al límite de expansión foliar (validaciones en anexo 5).

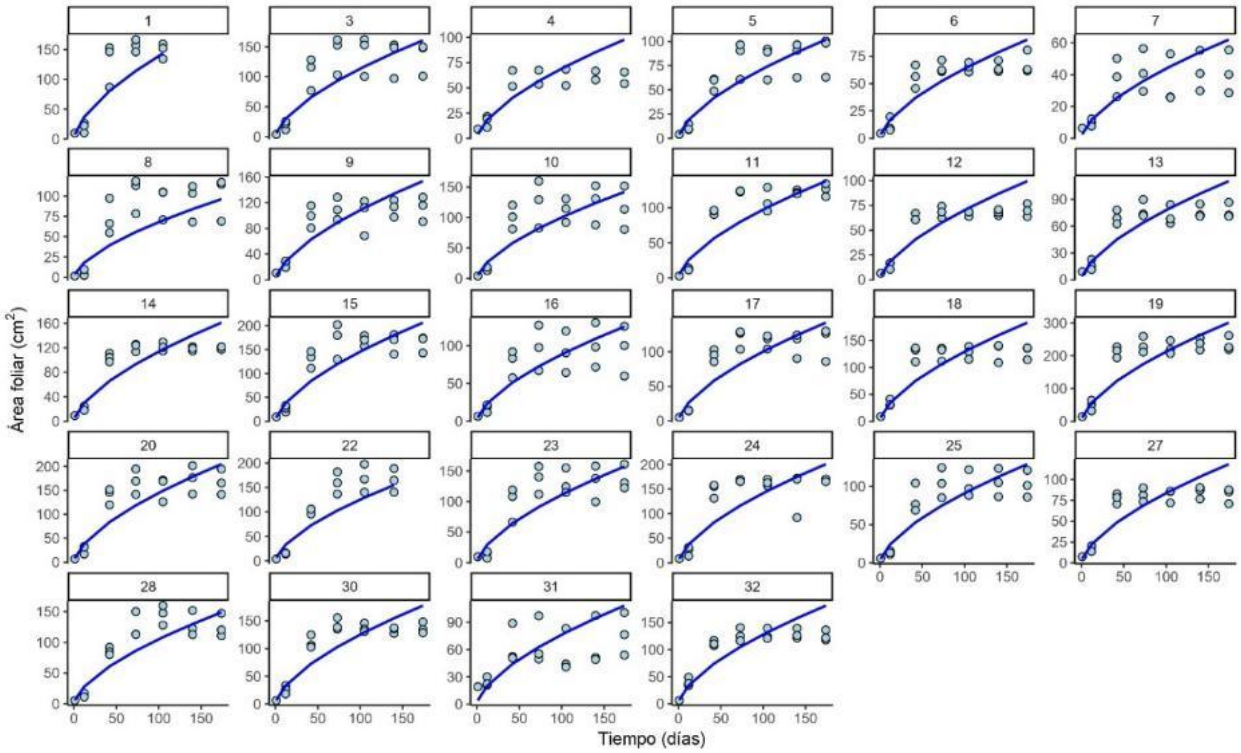


Figura 17. Comparaciones por individuo de la fenología foliar. Validaciones de los modelos.



Figura 18. Expansión foliar de *E. petiolata* a través del tiempo. **A.** 11 días (6 Jun 24). **B.** 60 días (6 Ago 24). **C.** 120 días (14 Oct 24). **D.** 163 días (17 Nov 24), presencia de clorosis y necrosis. **E.** 193 días (20 Dic). **F.** 237 (2 Feb 2025).

5.8 Comportamiento de la biomasa foliar a través del tiempo

La biomasa foliar total exhibió diferencias estadísticamente significativas (Anova, P-valor < 2.2e-16) a través del tiempo. La biomasa de noviembre del 2022, septiembre del 2023, diciembre del 2023, marzo del 2024 y septiembre del 2024 no exhibió diferencias significativas,

sin embargo, las diferencias fueron evidentes en los meses de mayo del 2023 y 2024, en los periodos posteriores a las heladas (Fig. 19). Noviembre del 2022 y marzo del 2023, y noviembre 2022 y noviembre 2024 exhibieron diferencias significativas, no obstante, cabe recalcar que las diferencias significativas que se encontraron en la comparación entre estos meses fueron influenciadas por la muerte de los individuos 1, 2, 21 y 26.

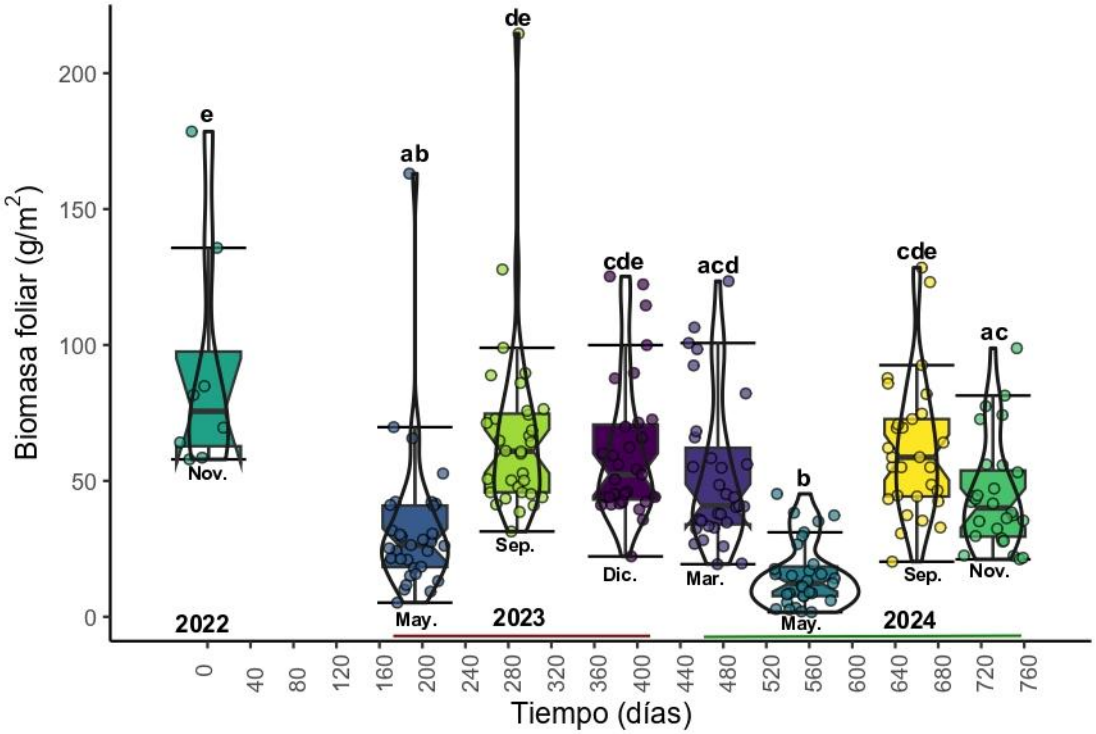


Figura 19. Comportamiento de la biomasa foliar de *E. petiolata*: noviembre 2022-noviembre 2024.

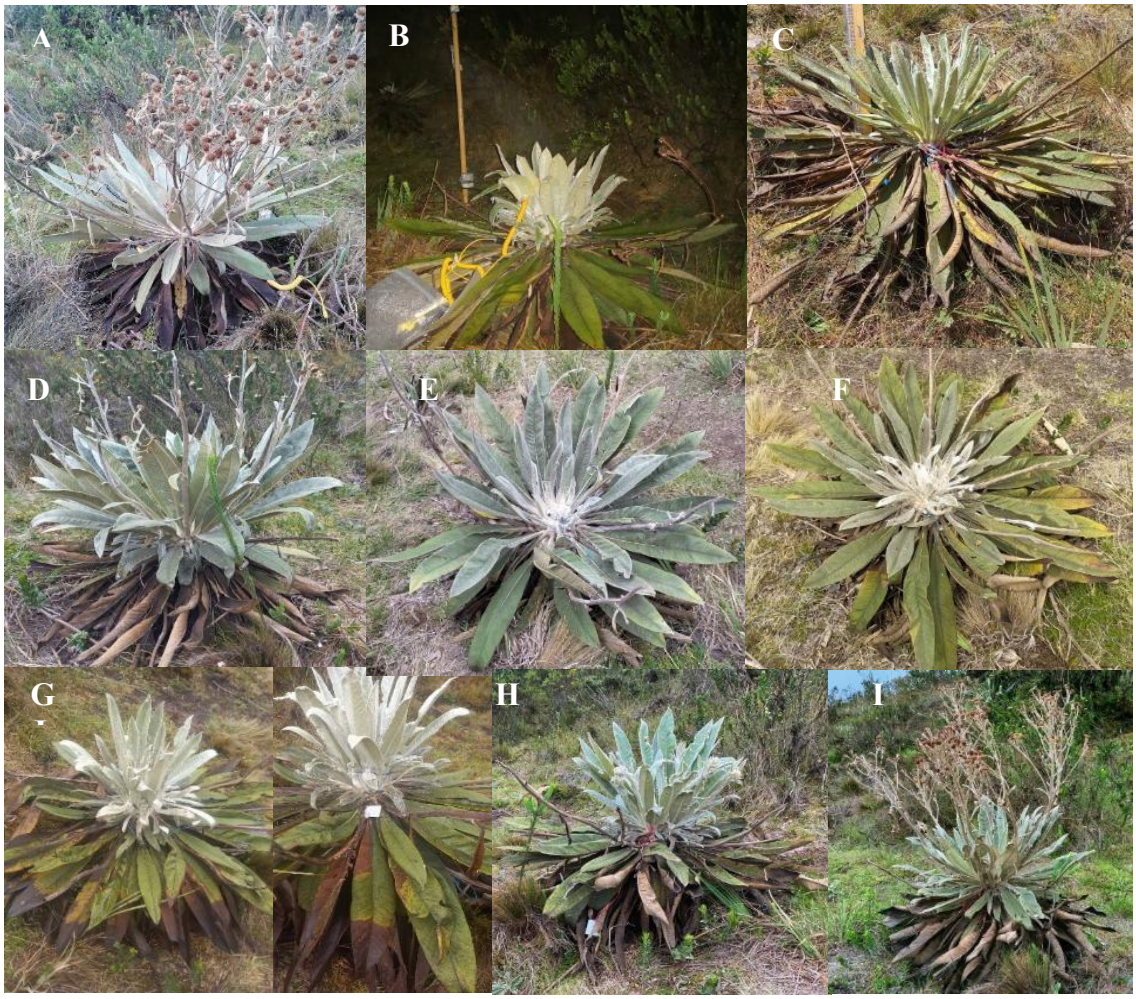


Figura 20. Individuo de *E. petiolata* a través del tiempo. A. Noviembre 2022. B. Abril 2023. C. Mayo 2023. D. Septiembre 2023. E. Diciembre 2023. F. Marzo 2024. G. 28 de Marzo 2024. H. Abril 2024. I. Mayo. J. Septiembre 2024.

5.9 Producción de biomasa foliar

La producción de biomasa foliar disminuyó posterior al periodo de heladas del 2024, a los 475 días, lo que provocó la estabilización de la variable dependiente en este periodo. El modelo utilizado no cumplió con el supuesto de normalidad, lo cual se debe a la incapacidad de modelar los residuales mediante un modelo generalizado. Ninguno de los modelos evaluados cumplió con los supuestos de normalidad. Sin embargo, se cuenta con un número considerable

de datos (mayor a 30), y la desviación de la normalidad no fue extrema, lo que haría que el modelo sea robusto según el teorema del límite central (Fig. 21).

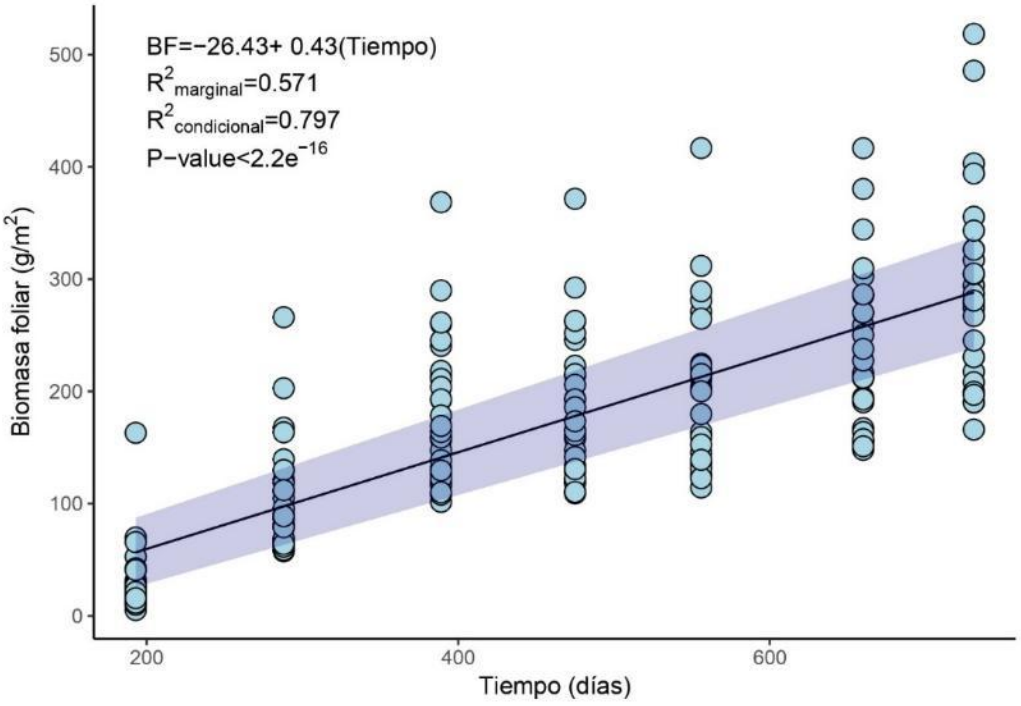


Figura 21. Relación entre el tiempo y la biomasa foliar de *E. petiolata*: Noviembre 2022 a noviembre 2024. Estimación de la productividad primaria foliar de *E. petiolata*: Productividad primaria foliar=130.52 g/m^2.año.

5.10 Correlación de las variables morfofuncionales

En general las correlaciones siempre fueron significativas entre las variables morfométricas foliares y la biomasa foliar, reafirmando la relación determinada en modelos de regresión anteriores.

5.10.1 Mayo 2023

Se observó una correlación fuerte entre la AT y la LR**,** lo que indica una tendencia a que las plantas más altas poseen hojas más largas. Sin embargo, el AFT mostró una correlación muy fuerte con la MST, indicando que estas dos variables estuvieron estrechamente vinculadas. Además, la Aprom presentó correlaciones fuertes con AFT y LR. La MST, la BF y el IBF se usaron para calcular el PBF, razón por la cual los valores de correlación fueron muy altos (Fig. 22), además las variables morfométricas foliares se correlacionaron significativamente, lo que reafirma las relaciones antes descritas en los métodos de medición del área foliar y modelos de regresión.

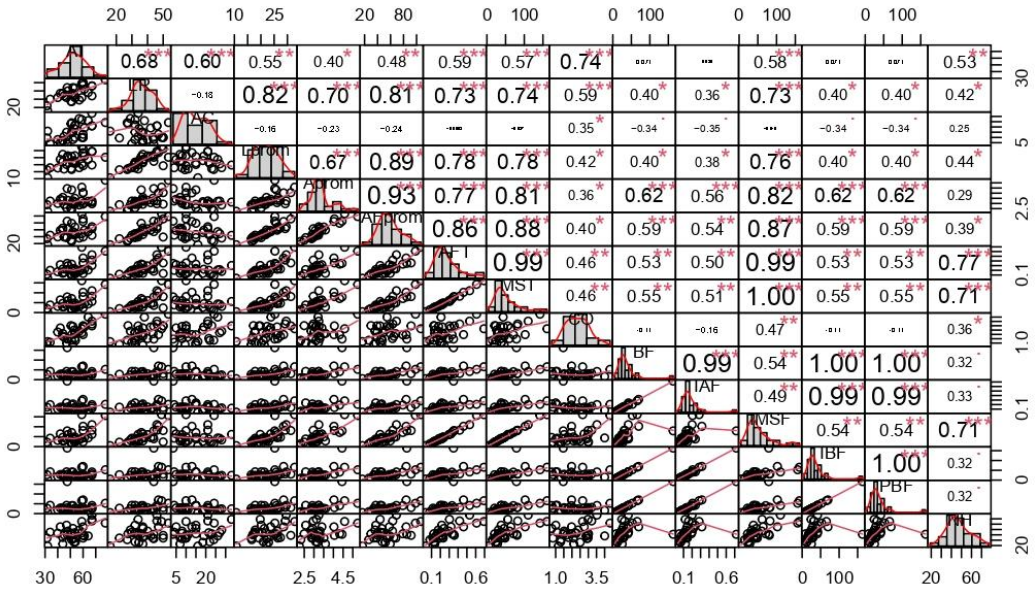


Figura 22. Matriz de correlaciones de Pearson de las variables morfofuncionales y ecológicas de mayo 2023.

5.10.2 Septiembre 2023

Se observó una fuerte correlación entre AT y LR. La AT y IBF presentó una correlación fuerte para el mes de septiembre 2023, con una tendencia a aumentar directamente proporcional con el tamaño de la planta y evidenciando que los individuos más grandes tienden a renovar más rápidamente la biomasa foliar de la roseta (Fig. 23). El IAF, la BF, el IBF y la PBF se correlacionaron entre estas.

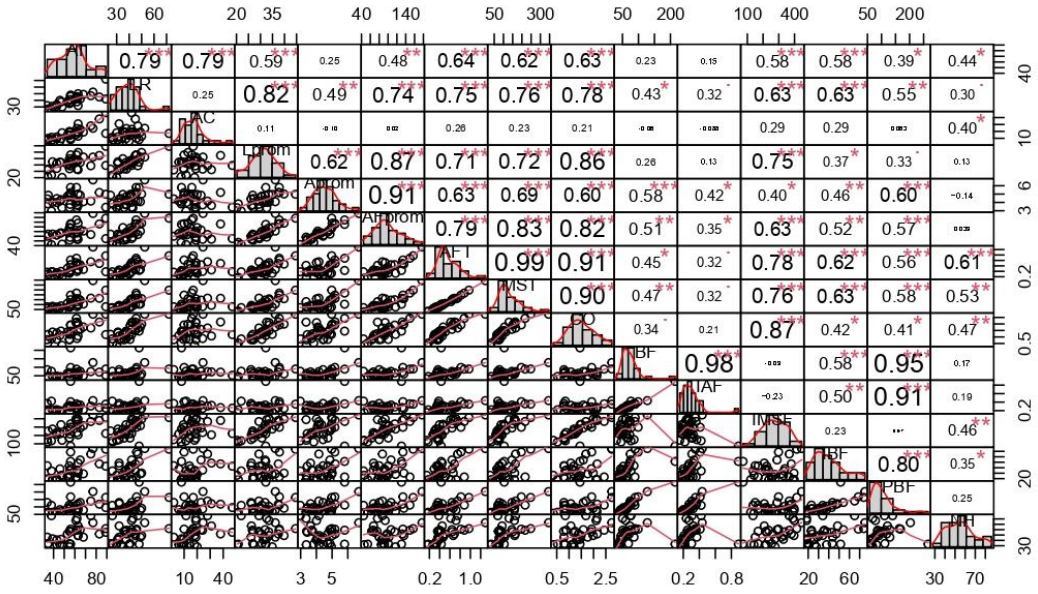


Figura 23. Matriz de correlaciones de Pearson de las variables morfofuncionales y ecológicas de septiembre 2023.

5.10.3 Diciembre 2023

Los coeficientes de correlación fueron muy altos entre AFT y MST, Aprom y AFT, Aprom y AFprom y MST y BFT. Estas relaciones sugieren una fuerte interdependencia entre estas variables. LR e Lprom y AFT y AFprom también presentan asociaciones significativas. Correlaciones moderadas incluyen AFT y NH, BFT e PBF y MST y PBF, lo que, señala la dependencia moderada entre estas variables. La PBF se correlacionó moderadamente con la AT y LR (Fig. 24).

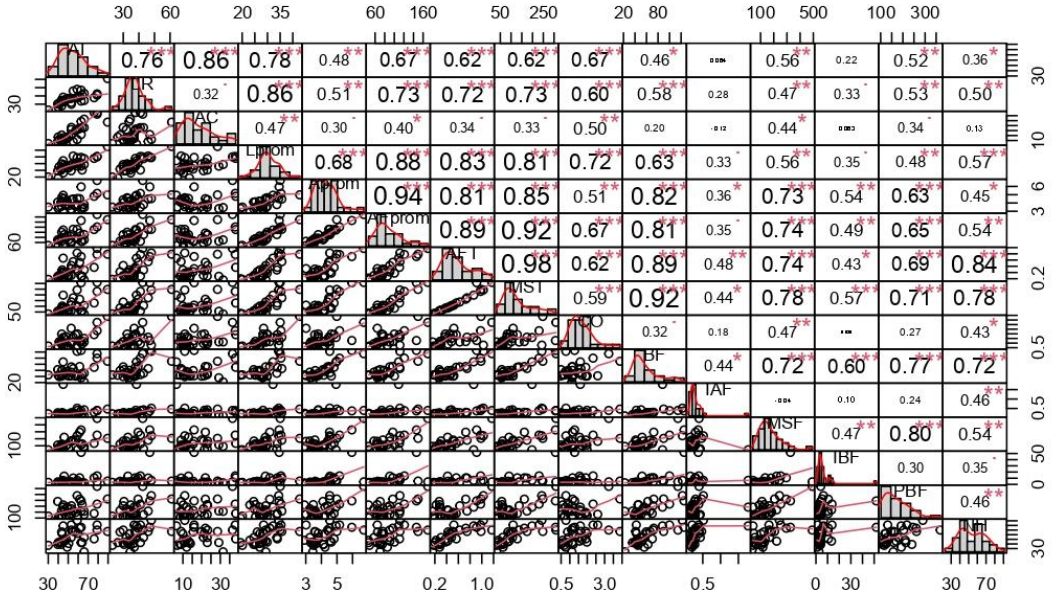


Figura 24. Matriz de correlaciones de Pearson de las variables morfofuncionales y ecológicas de diciembre 2023.

5.10.4 Marzo 2024

Las correlaciones en este periodo se mantuvieron similares a las de diciembre del 2023, debido a que el crecimiento se detuvo en este periodo y por la tanto la IBF fue muy baja (Fig. 25).

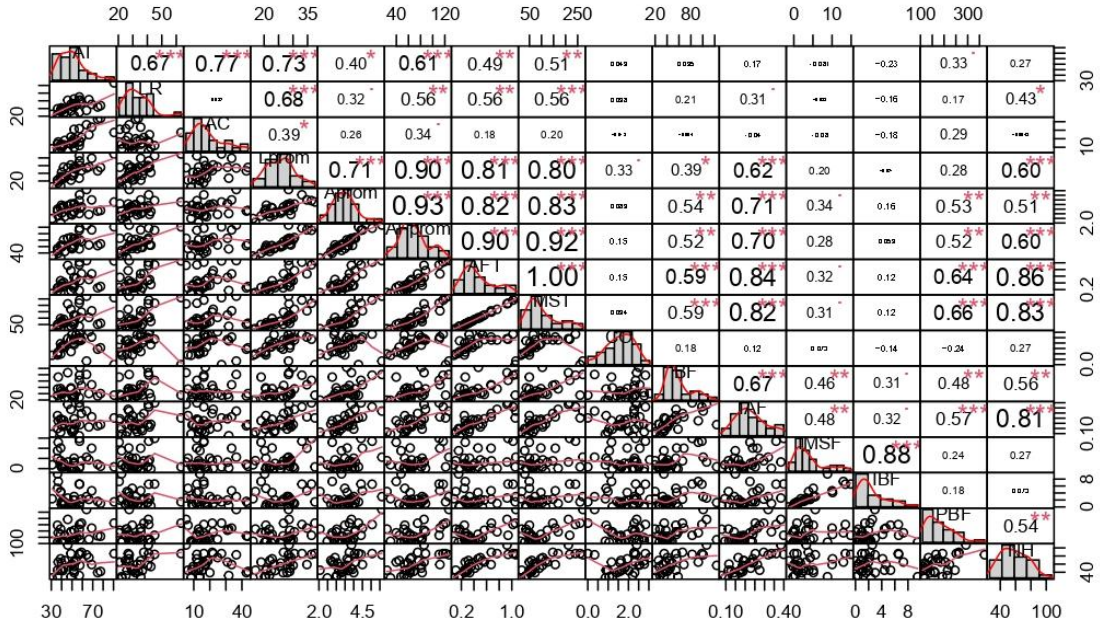


Figura 25. Matriz de correlaciones de Pearson de las variables morfofuncionales y ecológicas de marzo 2024.

5.10.5 Mayo 2024

El IBF se correlacionó moderadamente con LR, que está determinada por los largos foliares. La PBF tuvo una correlación baja con la AT, debido al bajo crecimiento en este periodo (Fig. 26).

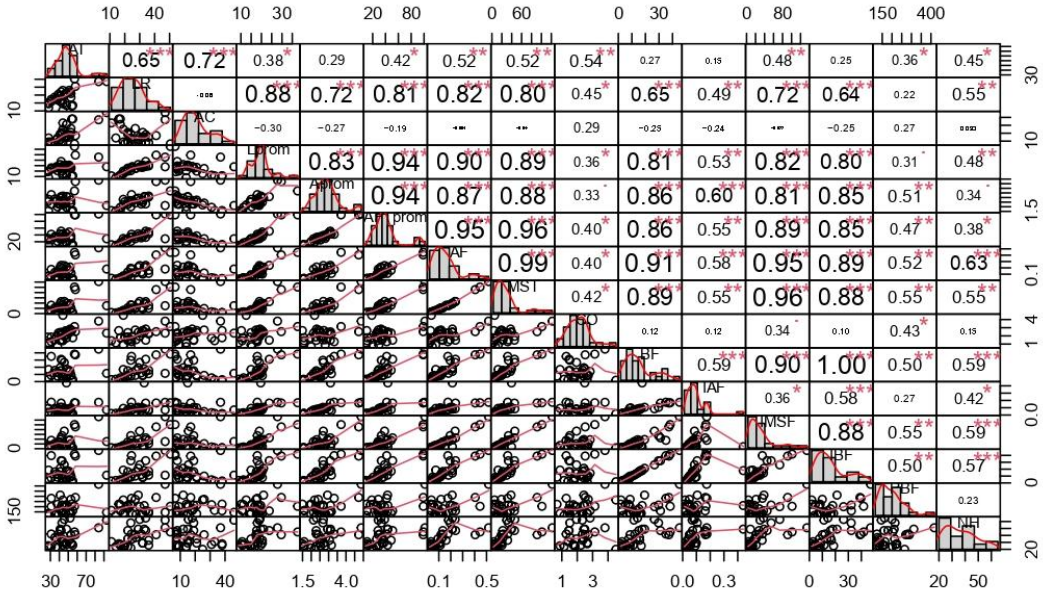


Figura 26. Matriz de correlaciones de Pearson de las variables morfofuncionales y ecológicas de mayo 2024.

5.10.6 Septiembre 2024

Se observó una fuerte correlación positiva entre AFT y MST, lo que indicó que estas variables variaron de manera conjunta. Asimismo, CO y MST presentaron una relación positiva importante, al igual que AFT con CO. A diferencia de septiembre del 2023, aquí no se encontraron correlaciones significativas entre el IBF con la AT y LR, sin embargo, la PBF exhibió una correlación baja con estas dos variables morfométricas (Fig. 27).

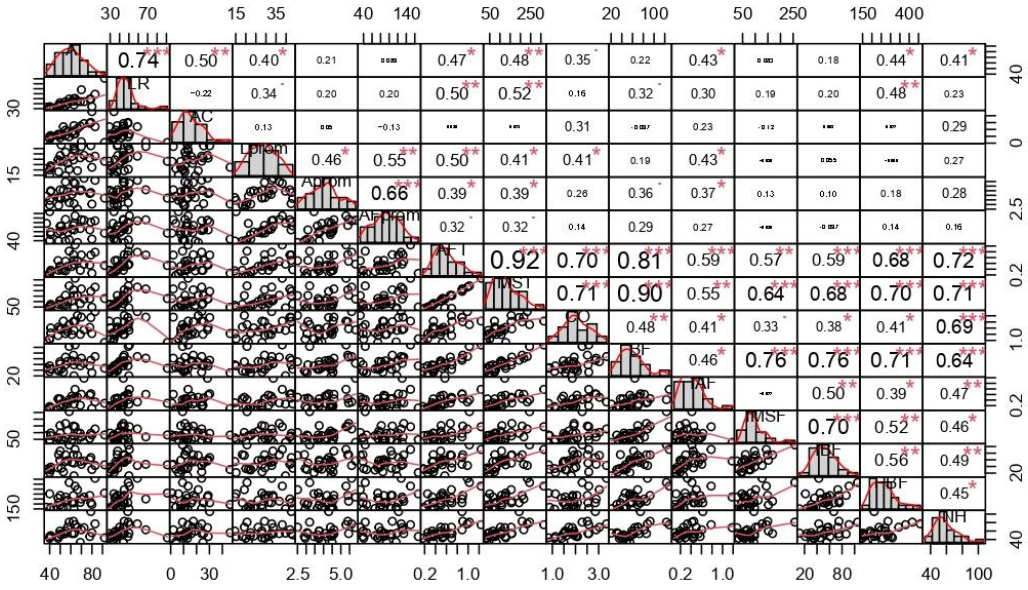


Figura 27. Matriz de correlaciones de Pearson de las variables morfofuncionales y ecológicas de septiembre 2024.

5.10.7 Noviembre 2024

Se destacaron correlaciones fuertes entre BF, IMSF y IBF, así como entre AT y PBF. De manera similar, las relaciones entre AC y AT, así como entre IBF y BF. La PBF se correlacionó significativamente con el CC, sin embargo, esta correlación fue moderada (Fig. 28).

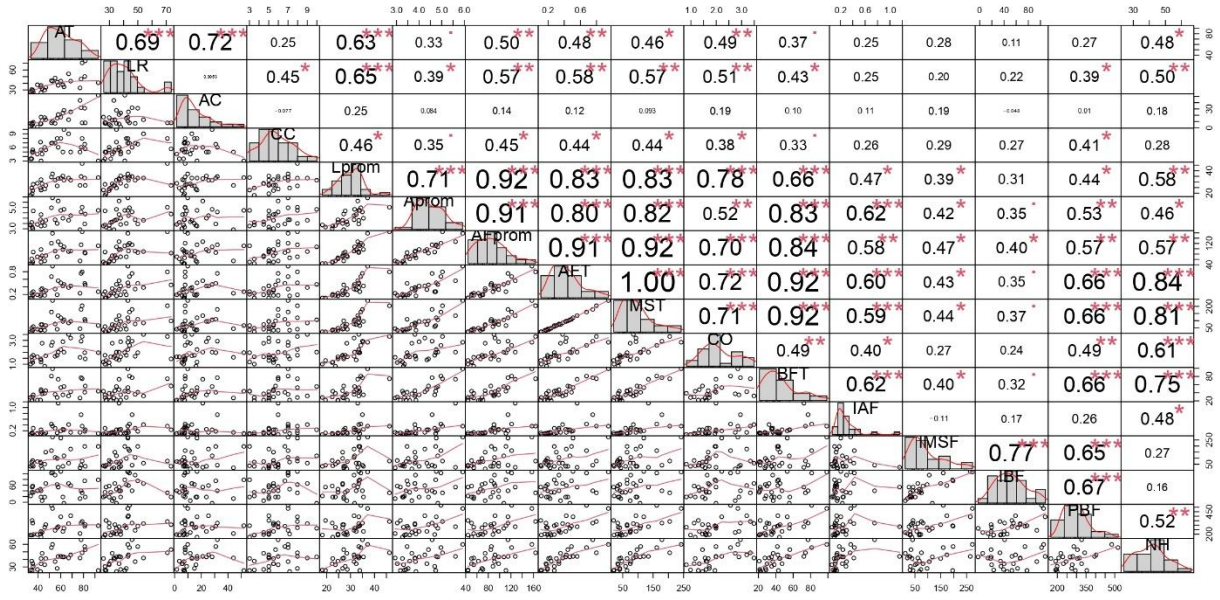


Figura 28. Matriz de correlaciones de Pearson de las variables morfofuncionales, noviembre 2024.

VI. DISCUSIÓN

El patrón estacional de la producción de biomasa foliar en la población de *E. petiolata* en el Páramo de Almorzadero evidenció un mecanismo de adaptación frente a las heladas nocturnas, manifestando como una inhibición de crecimiento en la temporada más extrema y de mayor frecuencia e intensidad de estos eventos meteorológicos.

6. Variables meteorológicas

Los páramos son ecosistemas heterogéneos caracterizados por condiciones ambientales extremas. En particular, las heladas nocturnas constituyen un factor de estrés significativo para la comunidad vegetal del ecosistema (Hofstede *et al.,* 2014).

Durante el periodo de monitoreo, las variables meteorológicas exhibieron un patrón estacional entre el tiempo monitoreado. Las mayores fluctuaciones de temperatura, humedad relativa y luminosidad coincidieron con el inicio de la temporada seca más fuerte del año. Las condiciones más estresantes, caracterizadas por días más despejados, baja humedad relativa y temperaturas diurnas/nocturnas más extremas y mayor probabilidad de heladas se presentaron en el mes de enero. Esto concuerda con literatura (Snyder & Melo (2010); CAR, 2020), que señala que los eventos de heladas nocturnas se presentan más frecuentemente en las noches despejadas y en temporada seca. El rango de temperatura registrado en este estudio fue menor que el reportado para el páramo de García (3350 m s.n.m.), por Reyes *et al.,* (2024); sin embargo, el periodo de medición de este fue bajo y en temporada húmeda. La intensidad lumínica se relaciona de manera inversamente proporcional con la nubosidad, por lo que los periodos de mayor intensidad lumínica en el páramo de Presidente podrían corresponder a días más despejados y, en consecuencia, a una mayor probabilidad de noches igualmente despejadas. Esta condición favorecería la pérdida de calor por radiación, incrementando así el riesgo de ocurrencia de heladas nocturnas. Por el contrario, en los periodos de menor intensidad lumínica, el aumento de la nubosidad diurna limitaría la entrada de luz solar, lo que podría asociarse con una mayor presencia de neblina durante la noche. Esta capa nubosa actuaría como aislante, reteniendo el calor acumulado durante el día y reduciendo la probabilidad de heladas (Granados *et al*., 2005).

Estos datos de las variables meteorológicas son consistentes con los dos periodos de menor precipitación históricamente registrados en Chitagá (diciembre-febrero y julio-septiembre), que corresponden a las dos temporadas secas de la región (Fig. 3).

6.1 Métodos de medición del área foliar

La importancia de utilizar métodos precisos y no destructivos para la medición del área foliar, determina la capacidad de estimar la productividad en plantas vulnerables en el ecosistema de páramo (Ribeiro *et al.*, 2020). En este estudio, el área foliar de *E. petiolata* se determinó mediante el método no destructivo de 2/3(L*A), cuyos resultados son consistentes con los reportados por Reyes et al., (2024). En cuanto a la relación entre el área foliar y la masa seca, la regresión potencial explicó significativamente la relación entre estas variables en *E. standleyana* (Reyes *et al.,* 2022), lo que concuerda con lo encontrado en *E. petiolata*. La regresión potencial es un modelo adecuado para explicar la tasa de acumulación de masa seca foliar en función del área foliar en rosetas caulescentes, un caso típico de la relación alométrica (Reyes *et al.*, 2022).

7. Rasgos morfofuncionales

Los rasgos morfofuncionales analizados exhibieron variaciones significativas en respuesta a los eventos de heladas nocturnas, lo que sugiere una capacidad de retención hídrica y una estabilidad estructural foliar previa. La posterior reducción en el contenido hídrico y el área foliar específica se alinea con el proceso fisiológico de producción de biomasa foliar y la eventual marcescencia de las hojas maduras, contribuyendo a la necromasa.

Patrones similares se han encontrado en especies de páramo. Por ejemplo, Hernández (2021) encontró que *E. santanderensis* exhibe variaciones en sus rasgos morfofuncionales a lo largo de un gradiente altitudinal, con reducciones en el contenido hídrico y el área foliar específica a mayor altitud. De manera similar, (Reyes *et al.*, 2022) Que los suelos rocosos

condicionan a la formación de hojas más esclerófilas, debido a la poca disponibilidad hídrica, mientras que en suelos con mayor contenido de materia orgánica las hojas tienden a ser más higrófilas, gracias a altos contenidos de humedad

7.1. Pubescencia foliar

La pérdida de coloración foliar observada se puede atribuir a una combinación de factores, incluyendo disminución de la densidad de pubescencia asociada al estado fenológico, la presencia de estrés hídrico y la actividad de herbívoros (Burbano-Figueroa *et al.,* 2020), sin embargo, en las etapas de desarrollo y estados fenológicos foliares no se determinaron diferencias significativas en la densidad de pubescencia foliar de *E. petiolata*. Esto indica que la pérdida de coloración podría estar relacionada con una disminución en el contenido hídrico de la hoja y la pubescencia. No se logró determinar la cantidad de agua almacenada en los tricomas debido a la pérdida de agua al extraer la pubescencia foliar. Según González *et al.,* (2015), las hojas de los individuos juveniles de árboles no exhibieron diferencias significativas en la pubescencia foliar, esto concuerda con que las hojas jóvenes de *E. petiolata* no se diferenciaron en la densidad pubescencia entre hojas adultas y juveniles, indicando que la pubescencia, aunque podría actuar como un aislante del meristemo apical, no es la principal y también se hace importante la agrupación de las hojas jóvenes y los primordios foliares.

8. Fenología foliar

El patrón observado en la expansión foliar de *E. petiolata* sugiere una fase inicial de crecimiento que se estabiliza y posteriormente se reduce para el mes de mayo que es cuando ocurre la máxima precipitación y las temperaturas mínimas más altas. Aunque inicialmente se consideró que este comportamiento podría estar relacionado con la herbivoría (Anexo 12. D), como se ha documentado en estudios previos (Buitrago *et al.,* 2015), es importante reconocer

que la expansión foliar también depende de procesos fisiológicos internos que están asociados con el ambiente abiótico. Como lo menciona García *et al.,* (2002), la tasa de formación de primordios foliares en el meristemo apical, la tasa de expansión a partir de la yema apical y la expansión de las nuevas hojas son aspectos cruciales que influyen en la máxima expansión foliar; además, la disminución en la variabilidad del área foliar total a lo largo del tiempo puede estar asociada con la mortalidad de los individuos 1, 2, 21, 22, y 26 lo que indica que, las condiciones de entorno y las interacciones bióticas juegan un papel crucial en la dinámica de crecimiento de esta especie. Este hallazgo es consistente con Buitrago *et al.,* (2015) que describen la disminución del área foliar en *Espeletia paipana* S. Díaz & Pedraza como un fenómeno correlacionado negativamente con la pérdida de pubescencia foliar, la cual se asocia a enfermedades que afectan a la planta, además sugieren que el género *Espeletia* es particularmente vulnerable a la herbivoría lo que provoca una reducción significativa en el área foliar; sin embargo, la relación entre la herbivoría y la disminución del área foliar en *E. petiolata* resalta la importancia de considerar otros factores bióticos y abióticos en la dinámica de crecimiento de esta especie. La pérdida de humedad foliar, puede actuar como un mecanismo de defensa y contribuir regular la vulnerabilidad de los individuos frente a los herbívoros, lo que a su vez impacta negativamente en su capacidad de expansión foliar y recuperación (Buitrago *et al.,* 2015).

Según Núñez (2001) y Kalve *et al.,* (2014), la fenología es un proceso en el que las células de las hojas experimentan una regulación y cambios en su crecimiento para alcanzar su máxima expansión foliar y forma final para cumplir sus diversas funciones; sin embargo, el desarrollo foliar y morfología final de la hoja puede verse afectado por factores climáticos. En el caso de *E. petiolata*, la máxima expansión foliar ocurrió aproximadamente a los 73 días desde el

inicio del crecimiento del primordio foliar (Fig. 18 A). A pesar de este desarrollo óptimo máximo, se empezó a evidenciar en pequeñas zonas de la lámina foliar la aparición de clorosis y necrosis en las hojas en el mes de noviembre (Fig. 18 D). Sin embargo, en febrero del 2025 las zonas de pérdida de coloración fueron más fuerte, lo que indica la muerte del tejido y la transición de estas hojas a la necromasa (Fig. 18 F). Además, se pudo evidenciar que las hojas juveniles, que se formaron antes de las heladas, se vieron afectadas por las bajas temperaturas impidiendo el desarrollo completo de la hoja, quedando de menor área foliar y atrofiadas que el resto de las demás hojas nuevas de mayor área foliar.

9. Biomasa foliar

La disminución de la biomasa foliar en *E. petiolata* para mayo de 2023 y 2024, se corresponde con los menores valores de temperatura, humedad relativa y alta luminosidad, entre los meses de diciembre a enero de lo que podría generar mayor probabilidad de heladas nocturnas. Estas heladas nocturnas, junto a la alta intensidad de radiación, variabilidad en la precipitación, vientos fuertes y baja presión atmosférica durante el periodo anual de crecimiento, desde finales de 2022 hasta inicios de 2023, y posteriormente a finales de 2023 y principios de 2024, han impactado negativamente el desarrollo foliar de la planta, aumentando la transición de biomasa a necromasa foliar debido a la fenología foliar.

Las hojas adultas desarrolladas de *E. petiolata* se mantuvieron vivas aproximadamente hasta el mes de abril, donde se empezó a evidenciar clorosis y necrosis. Este fenómeno podría estar relacionado con una mayor tasa de traslocación de nutrientes, que a su vez podría ser consecuencia de una tasa elevada de renovación foliar y del crecimiento de la roseta. La clorosis de las hojas, se manifiesta como la pérdida de color verde en las hojas, a menudo una muestra de deficiencia de magnesio, como lo describe Guo *et al.,* (2024) en las hojas de los árboles de

pomelo, no obstante, la mayor pérdida de coloración de las hojas en mayo podría deberse al estado fenológico en conjunto con una demanda de nutrientes mayor para renovar la roseta.

Las hojas de *E. petiolata* podrían ser resistentes a las bajas temperaturas; sin embargo, la planta detiene su crecimiento entre los meses de diciembre y marzo de cada año. Este patrón sugiere que, quizás a pesar de su resistencia, las hojas podrían verse afectadas por la incapacidad de evadir las bajas temperaturas, razón por la cual la planta induciría la renovación de su roseta desde hojas nuevas después de las heladas nocturnas y así evitaría invertir en hojas con posibles afectaciones, además el estrés hídrico de la temporada seca podría afectar el transporte de agua y nutrientes de las hojas jóvenes antes de las heladas afectando su desarrollo fenológico. Según el estudio de Tombesi *et al.*, (2018), las bajas temperaturas nocturnas pueden inhibir la fotosíntesis y afectar la translocación de carbohidratos, lo que podría llegar a limitar el crecimiento de las plantas. Así *E. petiolata* comienza a renovar la roseta a partir de los primordios foliares, mientras que las hojas jóvenes detuvieron su crecimiento y se vieron afectadas para desarrollarse completamente, sin embargo, las hojas adultas desarrolladas podrían ser funcionales y, por lo tanto, permitir la producción después de los periodos con condiciones más extremas.

Este hallazgo sugiere que la planta posiblemente desarrolló mecanismos adaptativos que les permiten resistir condiciones climáticas por fuera del rango estacional diario. En el contexto del fenómeno del sobreenfriamiento, Rada *et al.*, (1987) describen la notable capacidad de *Espeletia schultzii* Wedd para tolerar temperaturas congelantes, lo que sugiere que este fenómeno provocaría que las células puedan regular el congelamiento a partir de un aumento de la concentración solutos, lo que les permite resistir temperaturas que a menudo descienden hasta -10°C. *E. petiolata* al parecer, puede resistir las temperaturas alrededor de -1°C y según la fenología las hojas adultas desarrolladas no se ven afectada en el páramo de Presidente a 3440 m

s.n.m. Además, la biomasa de las hojas juveniles podría proporcionar un aislamiento térmico al meristemo apical como lo reportado por Murcia & Mora-Osejo (2003), quienes señalaron este mecanismo en otras especies del género.

En este caso, se evidenció que los individuos de *E. petiolata* presentaron una tasa de transición de biomasa a necromasa mayor para mayo 2023 y 2024 evidenciado por clorosis y necrosis foliar gradual relacionado con el estado fenológico de las hojas, lo que podría contribuir a una reducción de la tasa fotosintética (Snyder & Melo, 2010).

Recalcando que existe poca información sobre la resistencia y tolerancia de las heladas nocturnas en *Espeletia*, se esperaba que las hojas juveniles, ubicadas en la región periférica del ápice del vástago, contribuyeran a una mayor productividad. Sin embargo, las heladas posiblemente afectaron los primordios foliares, lo que llevó a una atrofia del banco de hojas juveniles y a la suspensión de su crecimiento (Anexo 12 C). Este fenómeno podría resultar en deshidratación celular y pérdida de turgencia, como sugieren Vogg *et al.,* (1997) en su estudio sobre *Pinus sylvestris* L.

Además, las resistencias de las plantas ante el cambio de temperatura durante la época seca pueden causar daños significativos, como señala Neuner (2014), los cuales no solo afectan la supervivencia de las especies vegetales, sino que pueden llevar a la muerte de las mismas. Esto se evidencia en el comportamiento de la biomasa foliar desde noviembre de 2022 hasta septiembre del 2023.

10. Productividad primaria foliar

La producción de biomasa foliar acumulada de *E. petiolata* en el páramo de Almorzadero (3440 m s.n.m.) llegó a (130.52 g/m². año), se evidenció un comportamiento estacional con una acumulación de biomasa constante entre mayo 2023 y diciembre de 2023. Sin embargo, entre

diciembre y marzo de 2024, la productividad primaria foliar experimentó una estabilización significativa a causa de las bajas temperaturas y periodos de heladas registradas por las variables meteorológicas en la temporada de sequía. A partir de marzo de 2024, la producción de biomasa foliar retomó su patrón de acumulación hasta diciembre de 2024. El meristemo apical y los primordios foliares de *E. petiolata* podrían haberse protegido por hojas juveniles, lo que concuerda con la recuperación funcional de la población en un período de siete meses tras las bajas temperaturas en nuestro estudio (Monasterio & Sarmiento 1976; Murcia 2001).

Comparando con otras especies, *Espeletia conglomerata* A.C. Sm. (3640 m s.n.m.) mostró una mayor producción de biomasa foliar (1271.73 g/m².año). Por otro lado, una población *E. brassicoidea* (2640 m s.n.m.) expuesta a incendios en el páramo de Fontibón perdió su biomasa foliar por incineración, sin embargo, la especie mostró una recuperación rápida (1033.22 g/m². año), regenerando la roseta con menor inversión en masa seca foliar, indicando una estrategia de inversión en hojas de expansión acelerada para restaurar la función fotosintética (Reyes *et al.*, 2024). Esto sugiere que en condiciones sin estrés y con influencia de incendios las especies pueden mantener una producción de biomasa foliar significativamente superior.

E. petiolata mantuvo un equilibrio entre biomasa foliar, resistencia estructural e inhibición de crecimiento durante la temporada seca y los períodos de mayor probabilidad de heladas nocturnas. Esto sugiere un nuevo mecanismo de resistencia a heladas en el género *Espeletia* y posiblemente el primer caso documentado de inhibición de crecimiento en plantas de páramo.

11. Correlaciones entre la producción de biomasa foliar y la morfometría

En los periodos de septiembre y diciembre - marzo el IBF se correlacionó moderadamente con la altura del caule, esto concuerda con los valores encontrados en *Espeletia*

hartwegiana Cuatrec. en el páramo de Anaime (Jaramillo, 2014), además el crecimiento longitudinal del caule se correlacionó significativamente con el PBF, lo que indica que los individuos de talla mayor producen mayor biomasa foliar a través del tiempo, sin embargo, se requieren estudios más exhaustivos sobre estas relaciones para probar la dependencia renovación foliar y altura de la roseta.

VII. CONCLUSIONES

La producción de biomasa foliar exhibió un patrón estacional marcado frente a los fenómenos meteorológicos. Los periodos de mayor probabilidad de heladas nocturnas, provocaron una inhibición de crecimiento y, por lo tanto, una disminución del incremento de biomasa foliar, mientras que en el inicio de la temporada húmeda se activaron los mecanismos de crecimiento permitiendo la renovación de la roseta y una producción primaria foliar de 130.52 g/m^2.año.

Las evidencias demuestran que *E. petiolata* utiliza como mecanismo de resistencia a las heladas una inhibición de crecimiento provocada por las variables meteorológicas estresantes en temporada seca.

VIII. RECOMENDACIONES

Realizar estudios complementarios para probar la capacidad de renovación de la roseta en función de la altura total de los individuos.

Determinar la tasa de traslocación de nutrientes después de los periodos de heladas, para explicar la mayor incidencia de clorosis en las hojas en transición biomasa necromasa en mayo.

Estudiar los efectos de las heladas nocturnas en el intercambio de gases, tasas fotosintéticas, transpiración y su relación con la inhibición de crecimiento.

Establecer un monitoreo a largo plazo para comparar el impacto del cambio climático en la frecuencia e intensidad de las heladas en la población de *E. petiolata.*

Profundizar en el estudio de las interacciones bióticas, de la herbivoría y la incidencia de enfermedades de *E. petiolata* ante las heladas nocturnas.

Monitorear la fenología de las hojas sin desarrollo máximo posterior a las heladas nocturnas.

REFERENCIAS

Baruch, Z., & Smith, A. P. (1979). Morphological and physiological correlates of niche breadth in two species of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. Oecologia, 38(1), 71– 82. https://doi.org/10.1007/BF00347825.

Berdugo Lattke, M. L. (2020). "Patrones morfoecológicos a nivel foliar representativos de las series ecológicas hídrica y topográfica de Colombia." Universidad Nacional de Colombia.

Buitrago, S., Vanegas, L., & Ramos, C. (2015). Pérdida de pubescencia foliar y sus efectos fisiológicos en *Espeletia paipana* (Asterales, Asteraceae), en el departamento de Boyacá-Colombia. *Revista de Biología Tropical*, *63*(3). Universidad de Costa Rica.

Burbano-Figueroa, O., Galindez-Chicaíza, E., Benítez-Arteaga, A. J., Alvarez Coral, A. V., Florez Casanova, C. A., Betancourth-García, C. A., Salazar-González, C., David-Figueroa, A., & Lagos Mora, L. E. (2020). Declive y muerte de los frailejones en los ecosistemas alpinos de los Andes del Norte: Modelo Conceptual.

Buytaert W., G. Wyseure, B. De Bièvre and J. Deckers. (2005). The effect of land-use changes on the hydrological behaviour of Histic Andosols in south Ecuador. Hydrological Processes 19: 3985-3997.

Capacho, D. I (2016) La vegetación de los humedales altoandinos del sector Presidente, páramo Almorzadero. Norte de Santander, Colombia.

CAR, (2020). Informe del registro e impactos de heladas en el territorio car durante enero de 2020. Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca - CAR Dirección de Recursos Naturales - DRN Centro Regional de Monitoreo Hidrológico y del Clima.

Cárdenas, MF, Tobón, C., Rock, B. N., & del Valle, J. I. (2018). Ecofisiología de frailejones (*Espeletia* spp.) y su contribución al funcionamiento hidrológico de los ecosistemas de páramo. Plant Ecol 219, 185–198. https://doi.org/10.1007/s11258-017-0787-x

Carrillo, S. A. V. (2011). Evaluación de tasas de crecimiento de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. en tres elevaciones en el Parque Nacional Natural Chingaza. 27.

Cuatrecasas, J. (1989). Frailejón típico de la vegetación en los páramos andinos. En: Pérez Arbelaezia. Vol. II, No. 8. Bogotá.

Cuatrecasas, J. (1996). Clave provisional de las especies del género *Espeletiopsis* Cuatrec. (Espeletiinae, Compositae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 54: 370-377.

Cuatrecasas, J. 1958. Aspecto de la vegetación natural de Colombia. Rey. Acad. Col. Cienc. Ex. física Naturales 10(40): 221-264. Bogotá.

Cuatrecasas, J. 1968. Paramo Vegetation and its life forms. En: Geoecologi of the Mountainous regions of the tropical Americas. Coll. Geogr. 9: 163- 189.

Díaz-Granados Ortiz, Mario A., Navarrete González, Juan D., & Suárez López, Tatiana. (2005). Páramos: Hidrosistemas Sensibles. Revista de Ingeniería, (22), 64-75. Retrieved April 05, 2024, from.

Díaz-Piedrahita, S., B.V. Rodríguez-Cabeza (2013). Nuevas especies colombianas de *Espeletiopsis* Cuatrec. y de *Espeletia* Mutis ex Humb. & Bonpl. (Asteraceae, Heliantheae, Espeletiinae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. 34 (133): 441-454, 2010. ISSN 0370-3908.

Estupiñán, L. H., Gómez, J. E., Barrantes, V. J., & Limas, L. F. (2009). Efecto de actividades agropecuarias en las características del suelo en el páramo el Granizo, (Cundinamarca - Colombia).

Fariñas, M., & Monasterio, M. (2017). Ecología de *Espeletia schulzii* Wedd (Asteraceae) en el Valle fluvioglacial del páramo de Mucubají, Mérida, Venezuela. Actualidades Biológicas.

G. Vogg, R. Heim, J. Hansen, C. Shafer, E. Beck (1997). Frost hardening and photosynthetic performance of Scots pine (*Pinus sylvestris L.)* needles. I. Seasonal changes in the photosynthetic apparatus and its function. Planta (1998) 204: 193-200. Springer-Verlag.

García, P. A., & López C. (2002). Temperatura base y tasa de extensión foliar del maíz. Revista Fitotecnia Mexicana, vol. 25, núm. 4, octubre-diciembre, 2002, pp. 381-386 Sociedad Mexicana de Fitogenética, A.C. Chapingo, México

Germino, M. J., & Smith, W. K. (2000). Relative importance of microhabitat, plant form and photosynthetic physiology to carbon gain in two alpine herbs. *Oecologia*, *123*(3), 372–381.

González- Rebeles. G., (2015). Comparación de atributos funcionales foliares entre árboles jóvenes y adultos del bosque tropical caducifolio.

González, J. A. 1988. Movimientos nictinásticos en *Pachylaena atriplicifolia* (Compositae) y algunas consideraciones ecológicas.

Guo, J., Li, X., Wang, Y., Hu, W., Zhang, L., Luo, Z., Xu, H., & Chen, L. (2024). Magnesium deficiency induced leaf chlorosis affects plant growth, mineral concentration and fruit quality in field pomelo trees. *Journal Of Agriculture And Food Research*, *18*, 101338. https://doi.org/10.1016/j.jafr.2024.101338

Hedberg, O. 1964. Features of Afroalpine plant ecology. Acta Phytogeogr. Suec. *49*,-144.

Hernández, D. A. (2001). Variación Morfofuncional en *Espeletia santanderensis* A.C. Sm. en Respuesta a Condiciones Ambientales a lo largo de un gradiente Altitudinal en un Páramo de Colombia

Hernández, M. L. & Murcia, M. A. (1992). Estimación de la productividad primaria neta de *Espeletia grandiflora* H & B y de *Pinus patula* Schl. y Cham. en el páramo "El Granizo" región de Monserrate Cundinamarca-Colombia. Universidad Nacional de Colombia.

Jaramillo V, A. M. (2014). Modelos alométricos para estimar biomasa aérea del frailejón (*Espeletia hartwegiana* Cuatrecasas) del Páramo de Anaime, Cajamarca, Tolima, Colombia. Repositorio Institucional.

Kalve, S., De Vos, D., & Beemster, G. T. S. (2014). Leaf development: a cellular perspective. Frontiers In Plant Science, 5. https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00362

Knoche, W. (1942). Nuevo método de clasificación climática. *Bulletin of the American Meteorological Society*, *23*, 357-372.

Kozlowski, T. T., P. J. Kramer y S. G. Pallardy. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press., Toronto

Larcher, W. 1995. Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups. SpringerVerlag, Berlin-Heidelberg.

Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York.

Londoño, C., Cleef, A., & Madrinán, S. (2014). Angiosperm flora and biogeography of the paramo region of Colombia, Northern Andes. Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 209(2), 81–87. https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.11.006

Madriñán S, Cortés AJ y Richardson JE (2013) Páramo es el punto crítico de biodiversidad más fresco y de más rápida evolución del mundo. Frente. Genet. 4 :192. doi:10.3389/fgene.2013.00192

Martorell, C. y Ezcurra, E. 2002. Rosette scrub occurrence and fog availability in arid mountains of Mexico. *Journal of Vegetation Science* 13: 651-662

Mavárez, J., (2019). A Taxonomic Revision of *Espeletia* (Asteraceae). The Venezuelan Radiation", Harvard Papers in Botany 24(2), 131-244. https://doi.org/10.3100/hpib.v24iss2.2019.n8

Monasterio, M. (1980). Los páramos andinos como región natural. In Características biogeográficas generales y afinidad con otras regiones andinas. Universidad de los Andes.

Monasterio, M., & Sarmiento, G. (1976). Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography*, *3*(4), 325-356.

Montgomery, E. G. (1911). Correlation studies of corn. Nebraska. *Agr.Esp*, *24*.

Murcia M. A, Mora L. E (2003) Aislamiento térmico del manto de hojas de Espeletiinae de Colombia de 445 bioforma caulirrosula. Revista Acad Colomb Cienc Exact Fís Nat 27:535-552, 2003. ISSN 0370- 3908.

Murcia, M. A. (2001). Aislamiento térmico resultante de la bioforma Caulirrósula de Espeletia spp en los páramos de Monserrate, Chingaza, Ocetá, Nevado del Tolima y Nevado del Ruiz.

Neuner, G. (2014). Frost resistance in alpine woody plants. *Frontiers In Plant Science*, *5*. https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00654

Núñez, M. V. (2001). Estructura poblacional y fenología de *Espeletia argentea* H. & B. en campos cultivados del páramo de Cruz verde (Cundinamarca, Colombia).

Ojeda-Luna, T., Eguiguren, P., & Aguirre, N. (2015). Parte II Biodiversidad del páramo: pasado, presente y futuro. *Cambio climático y Biodiversidad: Estudio de caso de los páramos del Parque Nacional Podocarpus, Ecuador*, 19.

Pinto, Z. J. (2009). La vegetación de la región de vida paramuna colombiana: Con especial referencia a la cordillera Occidental y los páramos del norte de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C., Colombia.

Pouchon, C., Fernández, A., Nassar, J. M., Boyer, F., Aubert, S., Lavergne, S., & Mavárez, J. (2018). Phylogenomic analysis of the explosive adaptive radiation of the Espeletia complex (Asteraceae) in the tropical Andes. Systematic Biology, 67(6), 1041–1060. https://doi.org/10.1093/sysbio/syy022

Rada F, Goldstein G, Azocar A, Torres F. (1987). Supercooling along an Altitudinal Gradient in *Espeletia schultzii*, a Caulescent Giant Rosette Species.

Rada F, J Gonzales, A. Azocar, B. Briceño, R. Jaimez (1992) Net photosynthesis-leaf temperature relations in plant species with different height along an altitudinal gradient Acta (Ecología) 13 (5), 535-542.

Rada, F, Goldstein, G., Azocar, A., & Meinzer, F. (1985). Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. Plant, Cell & Environment, 8(7), 501–507. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1985.tb01685.x

Rada, F., Azócar, A., & García-Núñez, C. (2019). Plant functional diversity in tropical Andean páramos. *Plant Ecology & Diversity*, *12*(6), 539–553. https://doi-org.unipamplona.basesdedatosezproxy.com/10.1080/17550874.2019.1674396

Rangel-Ch, J. O. (2000). La región paramuna y franja aledaña en Colombia. *Colombia diversidad biótica III: La región de vida paramuna. Universidad Nacional de Colombia. Editorial Unibiblos, Bogotá DC. Colombia*, 1-23.

Reyes, J. E. (2022). Morfoanatomía y biomasa foliar de *Espeletia standleyana* A.C.Sm. y *Espeletiopsis santanderensis* A.C.Sm. Cuatrec. en un páramo del nororiente colombiano.

Reyes, J. E., Pacheco, P. K., Villamizar, Y., Rojas, L., Prieto, D., Jaimes, J., Murcia, M., Rada, F., Ochoa, P. (2024). Producción de biomasa foliar, respuestas anatómicas, morfofuncionales y reproductivas de *Espeletia* spp. en los páramos del nororiente colombiano. *Memorias VII Congreso Internacional del medio ambiente y desarrollo sostenible*, (pág. 2). Pamplona-Norte de Santander.

Ribeiro, J. E. da S., Coêlho, E. dos S., Figueiredo, F. R. A., & Melo, M. F. (2020). Método no destructivo para estimar el área foliar de *Erythroxylum pauferrense* (Erythroxylaceae) a partir de las dimensiones lineales de las láminas foliares. *Acta Botánica Mexicana*, (127). https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1717

Romoleroux, K., Muriel, P., Sklenář, P., Ulloa-Ulluoa, C., Espinel, D., & Romoleroux, C. (2023). La flora de los páramos ecuatorianos: orígenes, diversidad y endemismo. *Los páramos del Ecuador. Pasado, presente y futuro*, 104-125.

Roth, I. (1973). Anatomía de las hojas de plantas de los páramos venezolanos 2. *Espeletia* (Compositae). Acta Botánica Venezuélica, 8, 281–310.

Salinas, C.; Fuentes, L. S.; Hernández, L. 2013. Caracterización de los lepidópteros fitófagos asociados a la herbivoría de frailejones en la microcuenca de la quebrada Calostros del Parque Nacional Natural Chingaza. Revista Mutis 3 (1): 1-22.

Sánchez Andrade, A. (2004). Análisis morfométrico y demográfico de *Espeletia pycnophylla* Cuatrecasa, en un gradiente altitudinal provincia de Carchi-Ecuador. Uniandes.

Sarmiento, L., Llambí, LD, Escalona, A., & Marquez, N. (2003). Patrones de vegetación, tasas de regeneración y divergencia en una sucesión de campos antiguos de los altos Andes tropicales. *Plant Ecology*, *166*, 145-156.

Shith, A. P. 1974. Bud temperatura in relation to nyctinastic leaf movement in an Andean Giant rosette plant. Biotropica *6* (4):263-266.

Sklenár, P., Jaramillo, R., Wojtasiak, S. S., Meneses, R. I., Muriel, P., & Klimes, A. (2023). Thermal tolerance of tropical and temperate alpine plants suggests that 'mountain passes are not higher in the tropics'. Global Ecology And Biogeography, 32(7), 1073-1086. https://doi.org/10.1111/geb.13678

Snyder, R. L., & Melo-Abreu, J. P. (2010). *Protección contra las heladas: fundamentos, práctica y economía* (Serie FAO sobre el medio ambiente y la gestión de los recursos naturales, N. 10, Vol. 1). FAO.

Squeo, F. A., Rada, F., Azocar, A., & Goldstein, G. (1991). Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: Is it equally represented in species with different plant height? *Oecologia*, *86*(3), 378–382. https://doi.org/10.1007/BF00317604

Suárez, E., Encalada, A. C., Chimbolema, S., Jaramillo, R., Hofstede, R., & Riveros-Iregui, D. A. (2023). On the use of "Alpine" for High-Elevation Tropical Environments. Mountain Research and Development, 43(1). https://doi.org/10.1659/mrd.2022.00024

Tombesi, S., Cincera, I., Frioni, T., Ughini, V., Gatti, M., Palliotti, A., & Poni, S. (2018). Relationship among night temperature, carbohydrate translocation and inhibition of grapevine

leaf photosynthesis. *Environmental And Experimental Botany*, *157*, 293-298. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.10.023

Vargas Cárdenas, O. L. (2016). Distribución altitudinal, papel en los ecosistemas y amenazas de las poblaciones del Género *Espeletia* (Asteraceae) en Colombia. Recuperado de: http://hdl.handle.net/11349/5453.

Vargas, R. O, Pedraza, P. (2003). Parque Nacional Natural de Chingaza 133 (4): 116-140

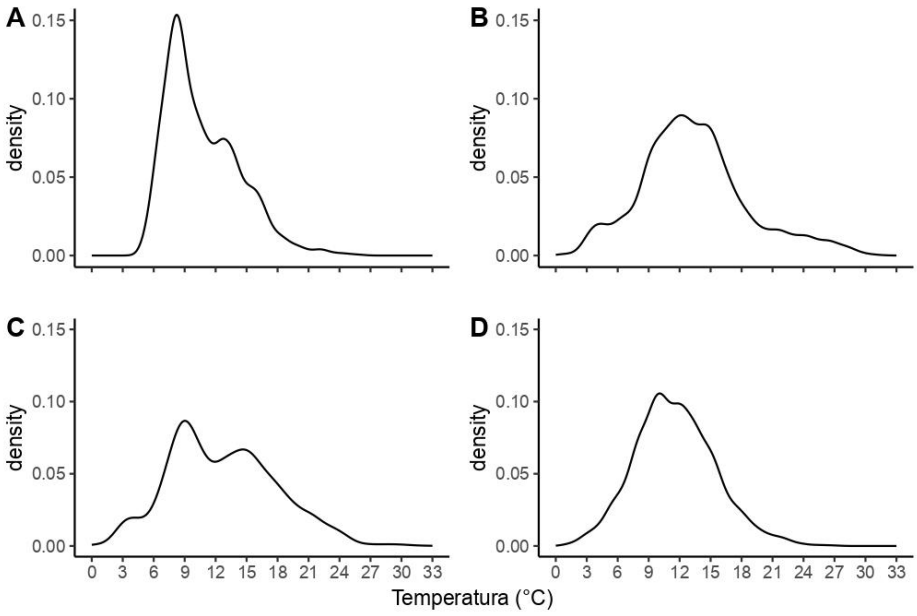
Veneklaas, E. J. (1985). Morphological variation in leaves of trees ecological different tree species from tropical rain forest. University of Utrecht.

Villamizar, A., Reyes, J., Murcia. M, A., Rada, F., Ochoa, P., (2004). Morfología y biomasa foliar de *Espeletia brassicoidea* en la Laguna de Borrero, Pamplonita-Colombia.

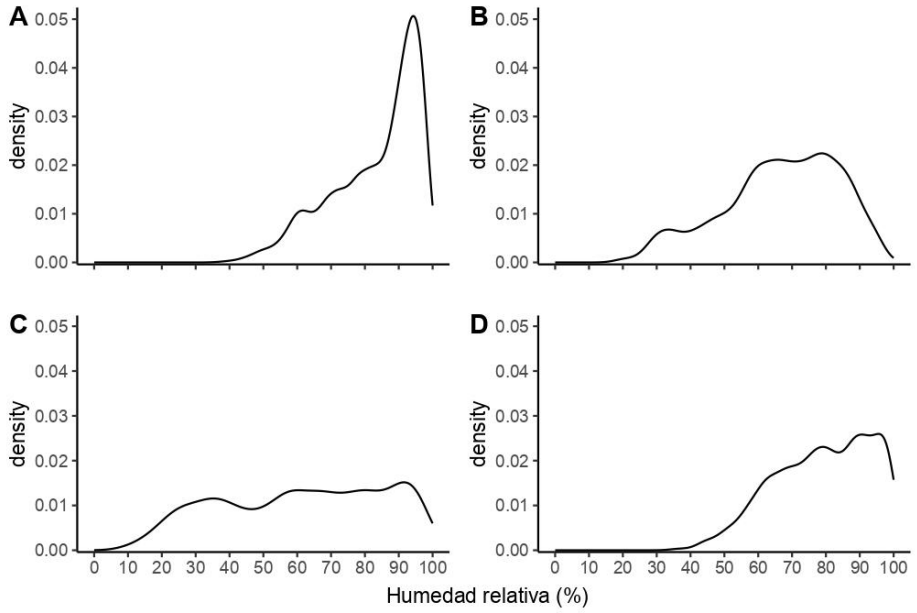
W. Buytaert, R. Célleri, B. De Biévre, F. Cisneros. (2012). Hidrología del páramo andino: propiedades, importancia y vulnerabilidad. Revista Colombia tiene Páramos 2: 8-27.

ANEXOS

Anexo 1. Estimación de la densidad de Kernel (KDE) de la temperatura °C. A. Agosto 2024. B. Diciembre 2024. C. Enero 2025. D. Febrero 2025.

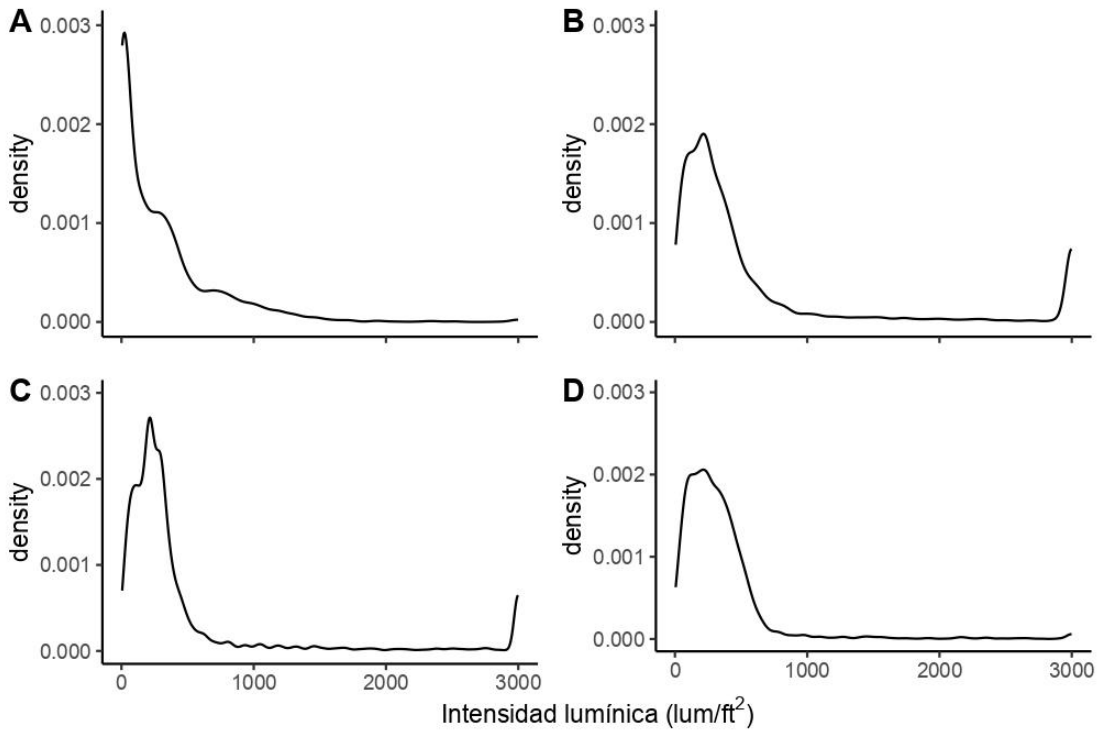


Anexo 2. Estimación de la densidad de Kernel (KDE) Humedad relativa **(%)**. A. Agosto 2024. B. Diciembre 2024. C. Enero 2025. D. Febrero 2025.



Anexo 3. Estimación de la densidad de Kernel (KDE) de la intensidad lumínica (lum/ft²)**.**

A. Agosto 2024. B. Diciembre 2024. C. Enero 2025. D. Febrero 2025.

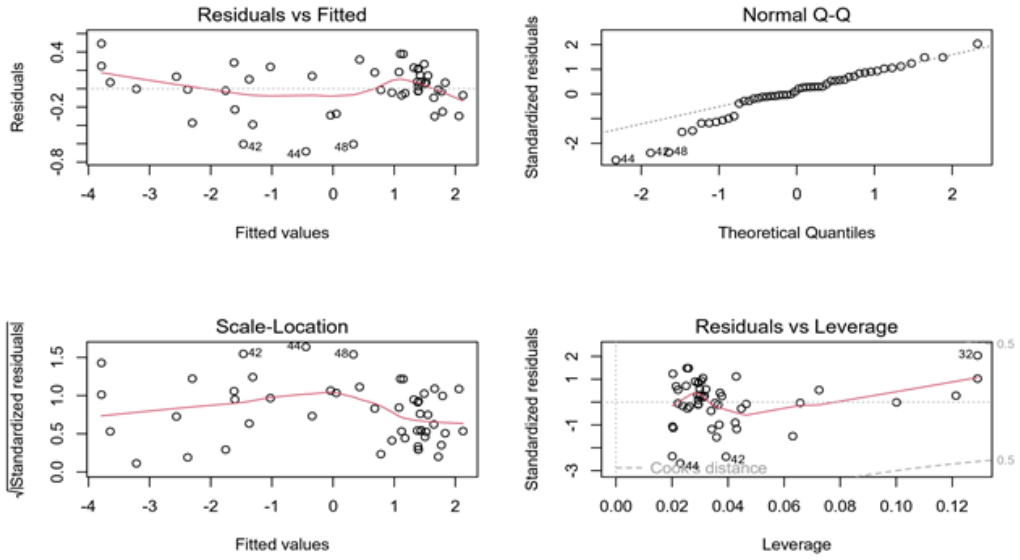


Anexo 4. Parámetros de la estimación de la masa seca en función del área foliar.

Validación del modelo de regresión

Predictors	*Estimates*	*CI*	*P*
(Intercept)	-5.01	-5.24 – -4.77	<0.001
2/3(L*A) [log]	1.26	1.20 – 1.31	<0.001
Observations	50		
R^2 / R^2 adjusted	0.979 / 0.978		

Anexo 5. Validaciones del modelo de regresión. Masa seca en función del área foliar

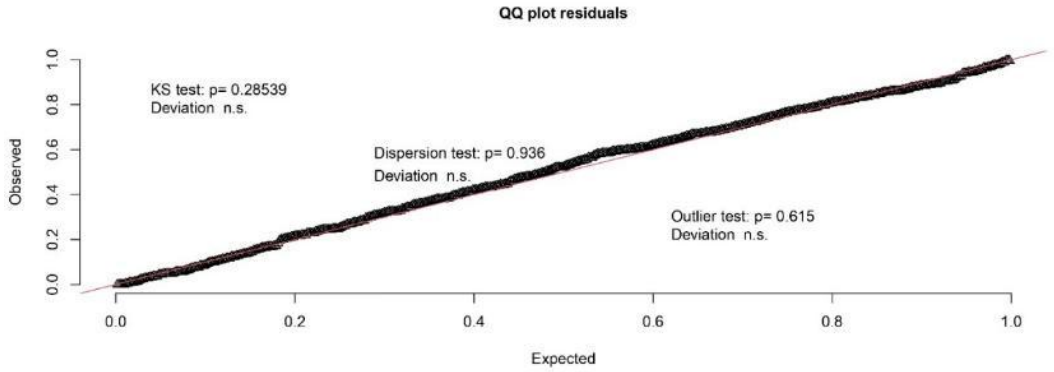


Anexo 6. Pruebas de homocedasticidad y normalidad de los residuales del modelo Masa seca~Área foliar

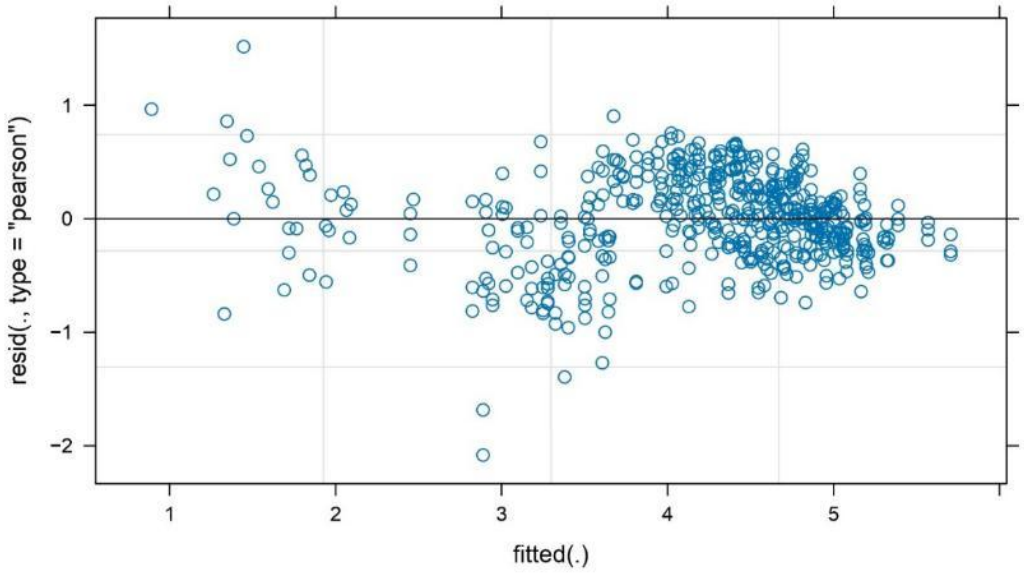
Prueba de homocedasticidad de los residuales del modelo Masa seca~Área foliar	
Prueba	Breusch-Pagan basada en Chi-cuadrado
Estadístico	3.361
P valor	0.0667

Prueba de normalidad de los residuales modelo Masa seca~Área foliar	
Prueba	Kolmogorov-Smirnov
Estadístico	0.1489
P valor	0.1968

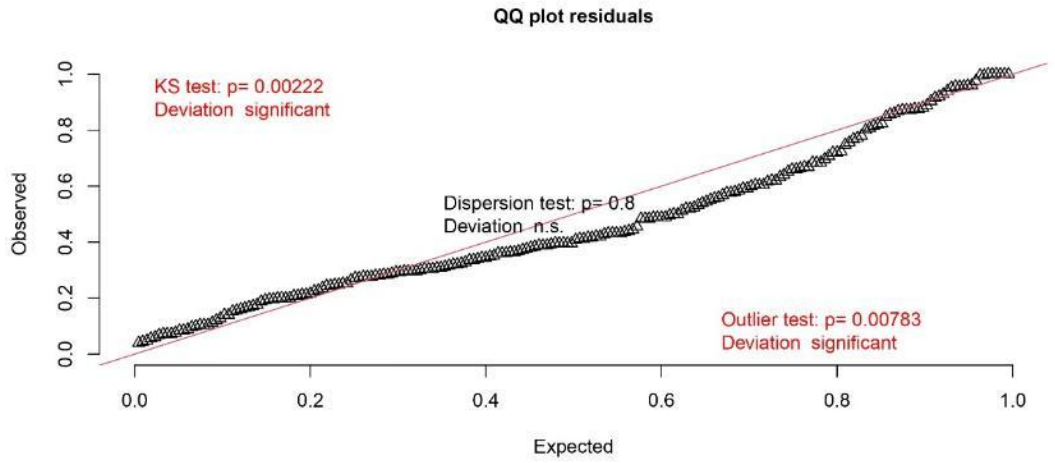
Anexo 7. Prueba de normalidad de residuos del modelo de efectos mixtos de la fenología foliar



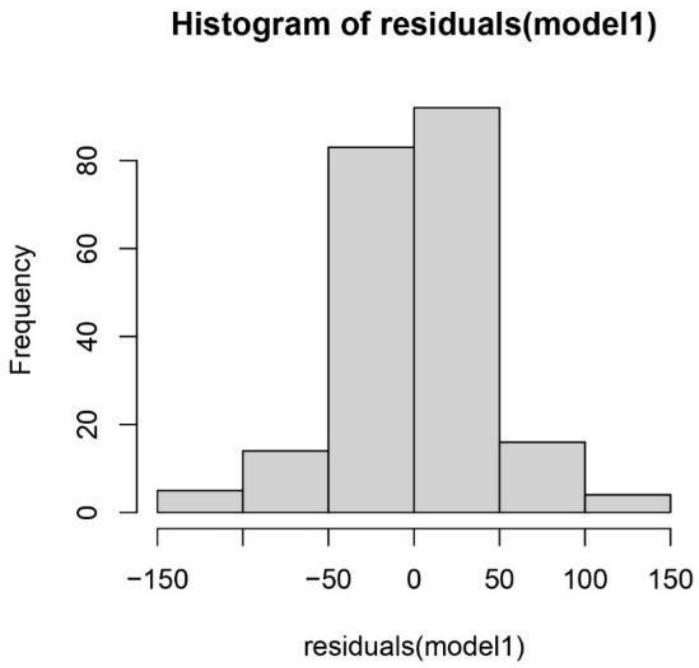
Anexo 8. Homocedasticidad del modelo del área foliar en función del tiempo



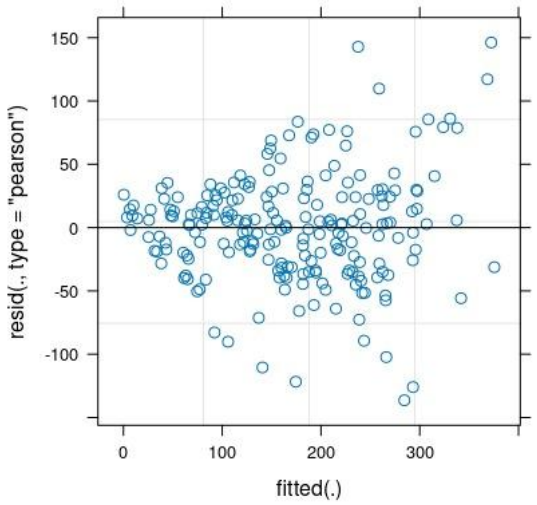
Anexo 9. Validación del modelo de efectos mixtos de la productividad primaria foliar



Anexo 10. Histograma de residuos de producción de biomasa foliar



Anexo 11. Homocedasticidad de producción de biomasa foliar



Anexo 12. Daños foliares de *E. petiolata*. **A** y **B.** Desarrollo incompleto foliar (hojas pequeñas). **C.** Hojas subdesarrolladas (hojas pequeñas atrofiadas). **D.** Herbivoría, **E** y **F.** Daño foliar por la ganadería.



Anexo 13. Efecto de las heladas en *E. petiolata* a través del tiempo A. Páramo de Presidente (junio 2024) B. Complejo lagunar Burgua (Julio 2024) C. Páramo de Presidente (agosto 2022) D. Páramo de Presidente (septiembre 2024).



Anexo 14. *Espeletia funckii*, (Sch.Bip. ex Wedd.) Cuatrec.

Tomada en Silos, Norte de Santander- Colombia (Agosto 2024).

