

UNIVERSIDAD PERUANA CAYETANO HEREDIA

FACULTAD DE CIENCIAS Y FILOSOFÍA

“ALBERTO CAZORLA TALLER”



**“VARIACIONES ECOFISIOLÓGICAS DE LA PLANTA
ENDÉMICA ANUAL *Cistanthe paniculata* (MONTIACEAE)
ASOCIADAS AL GRADIENTE DE HUMEDAD EN LA
RESERVA NACIONAL DE LACHAY (LIMA-PERÚ).”**

TESIS

PARA OBTAR EL TÍTULO PROFESIONAL DE:

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

AUTOR:

Henry José De La Cruz Carbajal

Lima-Perú
2016

ASESOR:

Dr. Wilfredo Antonio Gonzales Lozada

JURADO CALIFICADOR

PRESIDENTE: Dr. Raúl Loayza Muro

SECRETARIO: MSc. Luis Rossi Mayo

VOCAL: Lic. Camilo Díaz Santibañez

DEDICATORIA

A mi pequeña hermana, quién me ayudó a entender que “solo con obstáculos en nuestro camino, podemos disfrutar lo que hemos logrado”.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco a mis padres por su apoyo incondicional durante esta parte académica-profesional de mi vida. No existen palabras sino sendas muestras de gratitud hacia ellos.

Agradezco sinceramente a mi amigo y asesor de tesis, Dr. Wilfredo Antonio Gonzales Lozada, por su confianza, esfuerzo, paciencia y dedicación. Sus conocimientos, consejos y apoyo, son parte esencial en esta etapa de mi formación como investigador.

Agradezco a las autoridades de la Reserva Nacional de Lachay por permitir y facilitar el ingreso al área de estudio (Resolución Jefatural N° 002-2015-SERNANP-DGANP-JEF), especialmente a los biólogos Miguel Angel Antonio Astocaza y Dilmar Claros Maquera, quiénes facilitaron la comunicación y gestión para realizar la investigación dentro de la reserva.

Agradezco a los bachilleres y estudiantes de Biología: Alonso Vigil, Jossy Salinas, Leonardo Gaspar y Daniela Bermúdez, por el apoyo durante la exploración, diseño y ejecución del presente trabajo de investigación.

ÍNDICE

I.	Introducción.....	1
II.	Hipótesis	5
III.	Objetivos	5
IV.	Materiales y Métodos	
	1. Sitio de estudio	6
	2. Material Vegetal.....	7
	3. Diseño de Estudio	8
	4. Análisis de datos	14
V.	Resultados	
	1. Suelo	15
	2. Planta	15
	3. Relación entre la salida reproductiva y los atributos de la planta	17
VI.	Discusión.....	33
VII.	Conclusiones	39
VIII.	Referencias Bibliográficas	40
IX.	Anexos.....	46

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa geográfico de la Reserva Nacional de Lachay.

Figura 2. Especie vegetal *Cistanthe paniculata* (R. & P.) Carolin ex Hershkovitz.

Figura 3. Mapa geográfico de los 5 sitios de estudio en la Reserva Nacional de Lachay.

Figura 4. Ubicación de los 5 sitios indicando la altitud y la distancia en relación al sitio de menor elevación.

Figura 5. Variación del porcentaje de humedad, materia orgánica y conductividad eléctrica del suelo durante setiembre, octubre y noviembre (2014).

Figura 6. Relación entre el porcentaje de humedad y las variables: porcentaje de materia orgánica y conductividad eléctrica. Evaluación durante setiembre de 2014. Se reporta promedio \pm EE.

Figura 7. Comparación de los atributos morfológicos: altura, número de hojas, grosor de las hojas (GH) y densidad estomática (DE) de *C. paniculata* durante setiembre, octubre y noviembre de 2014 en los 5 sitios de estudio. El GH solo fue evaluado en noviembre y la DE no fue evaluada en setiembre. Se muestra el promedio \pm 1EE.

Figura 8. Comparación de los atributos fisiológicos: eficiencia fotosintética (Fv/Fm), área foliar específica (SLA) e índice estomático (IE) de *C. paniculata* durante setiembre, octubre y noviembre de 2014 en los 5 sitios de estudio. El IE no fue evaluado en setiembre. Se muestra el promedio \pm 1EE.

Figura 9. Comparación de los atributos bioquímicos: clorofilas totales, carotenoides, capacidad antioxidante (CA) y betacianinas de *C. paniculata* durante octubre y noviembre de 2014 en los 5 sitios de estudio. La CA y betacianinas solo fueron evaluados en noviembre. Se muestra el promedio \pm 1EE.

Figura 10. Comparación de los atributos reproductivos de *C. paniculata*: (a) número de estructuras reproductivas e (b) índice de maduración durante octubre y noviembre de 2014 en los 5 sitios de estudio. Se muestra el promedio \pm 1EE.

Figura 11. Relación entre el número de estructuras reproductivas de *C. paniculata* y las variables: altura y número de hojas. Evaluación durante octubre de 2014. Se muestra la tendencia lineal (línea negra) y el intervalo de confianza al 95% (líneas azules).

Figura 12. Relación entre el número de estructuras reproductivas de *C. paniculata* y las variables: altura, número de hojas, Fv/Fm (eficiencia fotosintética) y SLA (área foliar específica). Evaluación durante noviembre de 2014. Se muestra la tendencia lineal (línea negra) y el intervalo de confianza al 95% (líneas azules).

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Georeferenciación de los sitios de estudio y cobertura de *C. paniculata* y musgo. Se muestra el promedio (± 1 EE). Octubre 2014.

Tabla 2. Variables del suelo de los sitios estudiados durante setiembre, octubre y noviembre (2014). Se muestra el porcentaje de humedad, pH, conductividad eléctrica (C.E) y el porcentaje de materia orgánica (M.O). En cada período, se realizó un ANOVA de una vía para cada variable. Se muestra el promedio (± 1 EE).

Tabla 3. Comparación de los atributos de *C. paniculata* de los 5 sitios de estudio durante setiembre de 2014. Se realizó un ANOVA de una vía para cada variable. Se muestra el promedio (± 1 EE).

Tabla 4. Comparación de los atributos de *C. paniculata* de los 5 sitios de estudio durante octubre de 2014. IE: índice estomático, DE: densidad estomática, SLA: Área foliar específica, Fv/Fm: Eficiencia fotosintética. Se realizó un ANOVA de una vía para cada variable. Se muestra el promedio (± 1 EE).

Tabla 5. Comparación de los atributos de la planta *C. paniculata* en los 5 sitios de estudio durante noviembre de 2014. IE: índice estomático, DE: densidad estomática. SLA: Área foliar específica, Fv/Fm: Eficiencia fotosintética. Se realizó un ANOVA de una vía para cada variable. Se muestra el promedio (± 1 EE).

Tabla 6. Número de estructuras reproductivas de la planta *C. paniculata* entre los 5 sitios de estudio durante octubre y noviembre (2014). **a:** Análisis de Varianza de dos vías (factores: sitio y salida). **b:** ANOVA de una vía (factor: sitio) por cada salida. Se muestra el promedio (± 1 EE).

Tabla 7. Modelo lineal general del número de estructuras reproductivas de la planta *C. paniculata* en función de las variables anatómicas-morfológicas-funcionales y del sitio de estudio en la Reserva Nacional de Lachay. Se muestra el porcentaje de la varianza explicada por el modelo R^2 .

Tabla 8. Resumen de resultados del comportamiento espacial y temporal de las variables de *C. paniculata*.

RESUMEN

La heterogeneidad ambiental afecta el desempeño biológico de las plantas. Diversos estudios evidencian el ajuste de rasgos fenotípicos a la heterogeneidad ambiental inter-poblacional, pero poco se ha estudiado sobre el ajuste fenotípico a nivel intra-poblacional. La herbácea *Cistanthe paniculata* crece en diversas lomas peruanas, desde el frente costero oeste (suelos secos) hacia el este (suelos con mayor humedad asociada a la elevación de la loma). Aquí, investigamos los cambios fenotípicos de *C. paniculata* a lo largo de su distribución durante su crecimiento y reproducción, en la Reserva Nacional de Lachay. Evaluamos variables morfológicas (altura, número y grosor de hojas y densidad estomática), fisiológicas (área foliar específica [SLA, specific leaf area], eficiencia fotosintética e índice estomático), bioquímicas (clorofilas, carotenoides, capacidad antioxidante y betacianinas) y reproductivas (salida reproductiva e índice de madurez). Se evaluaron 5 sitios a lo largo de su rango de distribución altitudinal en un transecto de 3 km (este-oeste), durante setiembre, octubre y noviembre de 2014. Simultáneamente, caracterizamos el suelo (porcentaje de humedad, pH, conductividad eléctrica y porcentaje de materia orgánica). Respecto al suelo, todas las variables registraron cambios espaciales y temporales (excepto el pH). La humedad y la materia orgánica incrementaron con la altitud y decrecieron a lo largo de la estación, mientras que la salinidad tuvo el patrón opuesto. En relación a la planta, si bien las variables estudiadas registraron diferencias espaciales y temporales (excepto espacial: la capacidad antioxidante, temporal: índice estomático), solo el SLA incrementó con la altitud evidenciando gradiente. Durante el período más húmedo las plantas mostraron fenotipos similares. A medida que se desecaban los suelos, si bien incrementó la altura, número de hojas y número de estructuras reproductivas, el desempeño ecofisiológico se redujo. En los sitios más bajos y secos las plantas tuvieron una reproducción temprana, en el sitio más elevado el menor desempeño reproductivo y en los sitios intermedios ocurrió el mejor desempeño ecofisiológico. La salida reproductiva se asoció positivamente con la altura de la planta, número de hojas, y la eficiencia fotosintética, pero negativamente al SLA. En conclusión, la especie *C. paniculata* muestra cambios asociados al incremento de la humedad del suelo, teniendo su mejor desempeño biológico en zonas intermedias de su distribución altitudinal.

PALABRAS CLAVES: Lomas, gradiente, ecofisiología, estrés, endemismo, C. paniculata

ABSTRACT

Environmental heterogeneity affects the biological performance of the plants. Several studies show setting phenotypic traits to environmental heterogeneity inter-population, but few has been studied about the phenotypic fit intra-population level. The herbaceous *Cistanthe paniculata* grows in several Peruvian hills from the waterfront west (dry soil) to the east (soils with higher humidity associated with the elevation of the hill). Here, we investigate the phenotypic changes of *C. paniculata* along distribution during their growth and reproduction in Lachay. We evaluate, morphological variables (height, number and thickness of leaves and stomatal density), physiological (specific leaf area [SLA], photosynthetic efficiency and stomatal index), biochemical (total chlorophylls, carotenoids, antioxidant capacity and betacyanins) and reproductive (reproductive output and index maturity). Five sites along the altitudinal distribution range were evaluated in a transect 3 km (east-west), during the months of September, October and November 2014. Simultaneously, we characterize the soil (moisture, pH, conductivity electrical and percentage of organic matter). Relative to the ground, all variables recorded spatial and temporal changes (except pH). Moisture and organic matter increased with altitude and decreased along the season, while the salinity had the opposite pattern. In relation to the plant, although the variables studied recorded spatial and temporal differences (spatial except: antioxidant capacity, temporal: stomatal index), only SLA increased with altitude showing gradient. During the wettest period plants they showed similar phenotypes features. As soils desiccate, although increased height, number of leaves and number of reproductive structures, ecophysiological performance declined. In the lower and dry sites the plants had an early reproduction, in the highest place the lower reproductive performance and intermediate sites occurred ecophysiological the best performance. Reproductive output was positively associated with plant height, leaf number, and photosynthetic efficiency, but negatively to SLA. In conclusion, the species *C. paniculata* shows changes associated with increased soil moisture, having its best biological performance in intermediate areas of their altitudinal distribution.

KEYWORDS: *lomas, gradient, physiology, stress, endemism, C. paniculata*

I. INTRODUCCIÓN

A lo largo de su distribución geográfica, las poblaciones de plantas experimentan variaciones en las condiciones ambientales abióticas y bióticas, que pueden influir en su supervivencia, crecimiento o reproducción [López et al 2010]. Está ampliamente documentado que condiciones ambientales, como la temperatura, salinidad, luz o nutrientes, pueden variar temporal y espacialmente entre las poblaciones de plantas [Hopkins et al 2009; Dillon et al 2012; Schob et al 2013; Miatto et al 2016]. Frente a estas variaciones ambientales, las plantas pueden responder a través de ajustes en su morfología, fisiología o bioquímica para lograr un mejor desempeño biológico [Taiz et al 2006; Hopkins et al 2009; Anjum et al 2011].

Uno de los factores ambientales que influencia la persistencia de las poblaciones de plantas es la disponibilidad hídrica [Taiz et al 2006; Jaleel et al 2009; Hopkins et al 2009]. Estudios previos reportan que frente a cambios en la disponibilidad de agua, las plantas pueden mostrar mecanismos que les permiten sobrevivir y reproducirse. Estos mecanismos se agrupan en tres categorías: (1) **Escape al ambiente inhóspito**. Se ajusta el ciclo biológico de la planta a temporadas donde la disponibilidad de agua es mayor, a través de un rápido crecimiento, rápida producción de semillas o acortando el período de madurez reproductiva de la planta. (2) **Evasión de la deshidratación**. Se trata de minimizar la tasa de transpiración; por ejemplo, a través del control estomático, alargamiento de raíces, crecimiento de tricomas o reduciendo en área foliar; de este modo se permite un crecimiento normal durante temporadas de sequía. (3) **Tolerancia a la deshidratación**. Donde bajo condiciones extremas, se inactiva el metabolismo, induciendo la dormancia o latencia de semillas, hasta que las condiciones hídricas sean más favorables [Hopkins et al 2009; Verslues & Juenger 2011].

Variaciones en el fenotipo de la planta ante la restricción hídrica

Considerando que la disponibilidad hídrica puede ser variable espacial y temporalmente, las plantas pueden ajustar sus rasgos fenotípicos (morfología, fenología, fisiología y bioquímica), de modo que puedan evadir la deshidratación o escapar de las condiciones ambientales más severas [Taiz et al 2006; Anjum et al 2011].

A nivel morfológico, la reducción del número y tamaño de hojas permitiría minimizar la evapotranspiración y la exposición a la alta radiación [Anjum et al 2011]. Por otro lado, la densidad estomática ha sido considerada relevante para el control del intercambio gaseoso en la superficie de la hoja. La reducción de la densidad estomática permitiría minimizar la pérdida de agua por transpiración [Carlson et al 2005].

A nivel de rasgos fisiológicos de la hoja, el área foliar específica (SLA, specific leaf area), la eficiencia fotosintética y el índice estomático son rasgos funcionales frecuentemente asociados al control hídrico y a la ganancia de carbono [Carlson et al 2005; Hopkins et al 2009; Evans et al 2001]. El SLA está fuertemente ligado a la tasa de crecimiento relativo en plantas y al uso de los recursos disponibles. Otros estudios evidencian que el SLA se reduce frente a condiciones de sequía [Vendramini et al 2002; Poorter & Markesteijn 2008]. Por otro lado, la eficiencia fotosintética permite conocer el estado del fotosistema II, y en consecuencia, es una variable informativa sobre el buen desempeño de la planta. Diversos trabajos muestran que el estrés hídrico afecta la maquinaria fotosintética, reduciendo la asimilación de carbono [Zhou et al 2010; Silva et al 2010]. Se esperaría entonces, que tanto la eficiencia fotosintética como el SLA se vean reducidos en ambientes secos. En el caso del índice estomático, ante un escenario de restricción hídrica está reportado el cierre estomático, acompañado de una disminución en la cantidad de estomas, como mecanismo que permite escapar de la deshidratación [Hopkins et al 2009; Hamanishi et al 2012].

A nivel bioquímico, la sequía reduciría la concentración de pigmentos fotosintéticos (clorofilas y carotenoides), que a su vez afectarían la eficiencia fotosintética de las plantas frente a este tipo de estrés [Jaleel et al 2009]. Adicionalmente, cambios en el transporte de electrones durante la fotosíntesis bajo condiciones de sequía, conduce a la formación de radicales libres. En este escenario se espera un incremento de pigmentos con capacidad antioxidante (antocianinas) como respuesta al incremento de radicales libres [Reddy et al 2004].

A nivel fenológico, una de las respuestas frecuentemente observada frente a condiciones de sequía es el adelanto del periodo reproductivo de las plantas [Heschel & Riginos 2005; Franks et al 2007; Franks 2011]. El objetivo de escapar a la temporada de sequía se manifiesta a través de una temprana producción de semillas [Volis et al 2007; Franks

et al 2007]. Si bien puede representar un gasto excesivo de energía, es un ajuste necesario con el fin de incrementar la probabilidad de sobrevivir [Wu et al 2010].

Existen diversos estudios que evidencian los ajustes fenotípicos a nivel inter-poblacional [Li et al 2009; Wu et al 2010; Quezada et al 2014]. Se ha identificado que variaciones en el fenotipo de algunas plantas están asociadas a gradientes climáticas o geográficas, afectando principalmente el proceso fotosintético [*Puya chilensis*, Quezada 2014]. Asimismo, se ha demostrado que tanto el exceso de agua como la restricción hídrica, envuelven numerosas adaptaciones morfológicas, fisiológicas y fenológicas en poblaciones de un mismo género ubicadas en diferentes hábitats [*Mimulus sp.*, Wu 2012]. Sin embargo, existen pocos estudios que hayan indagado sobre el ajuste del fenotipo de la planta frente a gradientes ambientales dentro de un continuo poblacional o intra-poblacional a pequeña escala.

Un ecosistema singular, caracterizado por mostrar un gradiente continuo de humedad a pequeña escala, es el ecosistema de lomas localizado en las costas peruano-chilenas [Dillon et al 2012]. Estos ecosistemas son de alta estacionalidad, propias de la ecorregión Desierto del Pacífico entre Perú y el norte de Chile. A medida que se incrementa la elevación, las laderas orientadas hacia el mar son favorecidas por la condensación de las neblinas traídas por los vientos que soplan del sur y el sudoeste [Brack & Mendiola 2002]. La vegetación de lomas se desarrolla gracias a la condensación de las neblinas atrapadas sobre las laderas orientadas hacia el oeste [Brack & Mendiola 2002]. En esta transición del desierto costero y la formación de loma esta reportada la especie suculenta anual *Cistanthe paniculata* (R. & P.) Carolin ex Hershkovitz [Llëshish et al 2015].

Una de las lomas donde se distribuye esta especie herbácea es la Reserva Nacional de Lachay. Ubicada al norte de la ciudad de Lima; se caracteriza por presentar dos épocas marcadas que son determinadas por la disponibilidad de agua proveniente de las neblinas y sus precipitaciones [Brack & Mendiola 2002]. En la Reserva, la población de *C. paniculata* se distribuye hacia el frente costero, cuyos suelos son arenosos, evidenciando escasa humedad, y se encuentra como única especie. Continúa su distribución poblacional hacia el este de la zona arenosa, donde los suelos se observan más húmedos y la planta se encuentra junto a otras especies herbáceas [observaciones

personales]. La zona que ocupa *C. paniculata* evidencia un notable gradiente de humedad que previamente no ha sido cuantificado.

En esta tesis, evaluamos la variación de los rasgos ecofisiológicos de la especie *C. paniculata* a lo largo de su rango de distribución en la Reserva Nacional de Lachay, asociado a un gradiente de elevación. Específicamente, caracterizamos en el suelo: el porcentaje de humedad, pH, conductividad eléctrica y el porcentaje de materia orgánica. En la planta, evaluamos variables morfológicas (altura de la planta, número y grosor de hojas, densidad estomática y número de estructuras reproductivas [flores y frutos]), fisiológicas (área foliar específica, eficiencia fotosintética e índice estomático), bioquímicas (clorofilas, carotenoides, capacidad antioxidante y betacianinas) y fenológicas. Las evaluaciones se realizaron durante tres meses, que abarcan dos fases del ciclo biológico de la especie: setiembre (crecimiento vegetativo), octubre y noviembre (fase reproductiva). Adicionalmente, evaluamos si el éxito reproductivo de la planta es explicado por las variables fenotípicas funcionales.

Es posible que en esta zona de alta variabilidad en la disponibilidad hídrica, el fenotipo de *C. paniculata* se ajuste al gradiente de humedad presente en su área de distribución. Sin embargo, no hay estudios que indaguen sobre el ajuste fenotípico de *C. paniculata* como respuesta al estrés hídrico a lo largo del gradiente altitudinal.

II. HIPÓTESIS

Siendo el rango de distribución altitudinal de *C. paniculata* variable en su disponibilidad hídrica, entonces podemos encontrar un ajuste en el fenotipo acorde al gradiente ambiental.

III. OBJETIVOS

OBJETIVO PRINCIPAL

Investigar la asociación entre los cambios ambientales (espacial-temporal) y el fenotipo de *C. paniculata* a lo largo de su distribución altitudinal en la Reserva Nacional de Lachay.

OBJETIVOS SECUNDARIOS

1. Evaluar las características del suelo a lo largo del gradiente de elevación.
2. Evaluar el fenotipo (morfológico, fisiológico y bioquímico) de la planta a lo largo del gradiente de elevación.
3. Evaluar la relación entre el fenotipo y la salida reproductiva (número de estructuras reproductivas) de la planta.

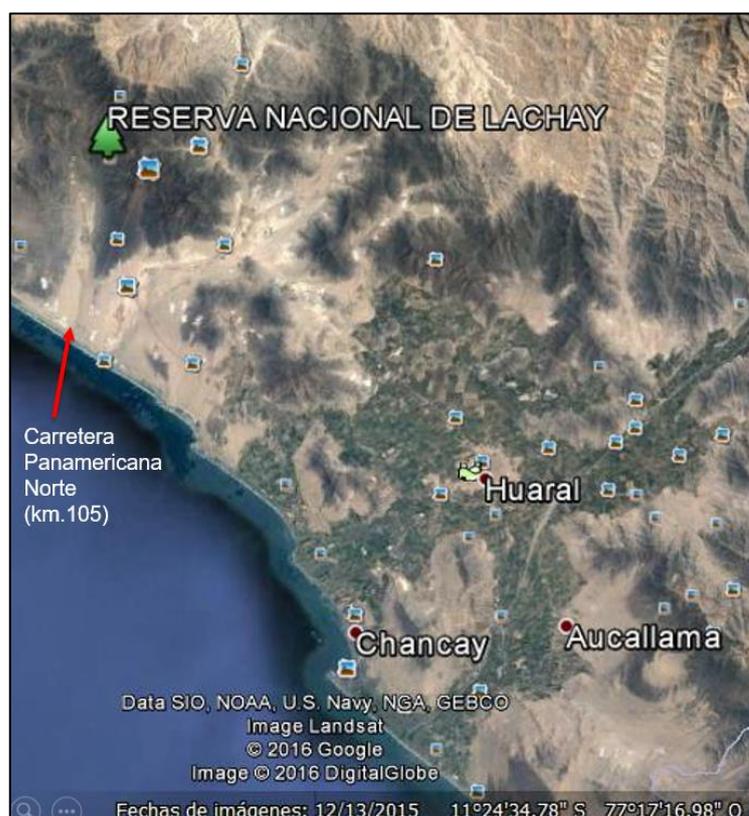
IV. MATERIALES Y MÉTODOS

1. Sitio de estudio

El estudio se realizó en la Reserva Nacional de Lachay al norte de Lima, ubicada entre las provincias de Chancay y Huaral, ecorregión Desierto del Pacífico [Brack & Mendiola 2002], durante los meses de setiembre a noviembre de 2014. La reserva presenta un rango de elevación entre 100 y 750 m.s.n.m. y tiene una extensión de aproximadamente 5070 ha.

La Reserva Nacional de Lachay presenta dos estaciones climatológicas muy marcadas: una estación de invierno entre los meses de junio y octubre, donde la humedad relativa es cercana al 100% y tiene una mayor presencia de vegetación. La otra estación abarca el resto del año, con una humedad relativa entre 70 a 80% y con poca presencia de especies vegetales [Brack & Mendiola 2002].

Figura 1. Mapa geográfico de la Reserva Nacional de Lachay.



2. Material vegetal

La especie vegetal *Cistanthe paniculata* (R. & P.) Carolin ex Hershkovitz [Brako & Zarucchi 1993] pertenece a la familia taxonómica Montiaceae (Sistema de clasificación APG III, Angiosperm Phylogeny Group). Dentro del territorio peruano es conocida como “oreja de perro” o “lengua de perro”. Es una planta anual del tipo herbácea con una altura frecuentemente entre los 15 y 20 cm. Presenta hojas suculentas simples y alternas con borde liso, dispuestas en rosetas. La inflorescencia es racimosa con flores pediceladas, hermafroditas, de color púrpura o violáceo. El período de floración abarca entre setiembre y noviembre. Tiene frutos tipo cápsulas con abundantes semillas pequeñas [Llëshish et al 2015; De Mera 1995].

La especie *C. paniculata* es de origen nativo en Perú con un alto endemismo. Al igual que otras herbáceas podría encontrarse en riesgo por la destrucción de su hábitat. Tiene uso ornamental, y es considerada una especie con muy alta necesidad de conservación. Se ha registrado geográficamente en los departamentos de Áncash, Arequipa, La Libertad, Lima y Tacna. También, en Lomas de Pachacamac, Pacta, Lúcumo, Lachay, Lapa Lapa y San Lorenzo [Llëshish et al 2015]. Las poblaciones de *C. paniculata* crecen en el lado oriental de la loma, ocupando los hábitats rocosos o falda de cerros, quebradas, suelos arenosos y lechos de riachuelos. Generalmente, comparten hábitat con *Nolana humifusa* y *Solanum peruvianum* [Llëshish et al 2015].

En la Reserva Nacional de Lachay, la población de *C. paniculata* se distribuye hacia el frente costero, cuyos suelos son arenosos, evidenciando escasa humedad, y se encuentra como única especie. Continúa su distribución poblacional hacia el este de la zona arenosa, donde los suelos se observan más húmedos y la planta se encuentra junto a otras especies herbáceas [observaciones personales]. La zona que ocupa *C. paniculata* evidencia un notable gradiente de humedad asociado al incremento de la altitud.



Figura 2. Especie vegetal *Cistanthe paniculata* (R. & P.) Carolin ex Hershkovitz.

3. Diseño de estudio

Con el propósito de evaluar la ecofisiología de *C. paniculata* a lo largo del gradiente espacial y temporal, se establecieron 5 sitios de estudio (S1, S2, S3, S4 y S5), en el rango de distribución altitudinal de la especie (aproximadamente 3 km de oeste a este). El sitio S1 es el más elevado y *C. paniculata* está acompañada de otras especies de plantas. Los sitios S2 y S3 son considerados de elevación intermedia en dirección a la costa. Mientras que en los sitios S4 y S5 son los más bajos, y se encuentra únicamente *C. paniculata*. El sitio S5 se localiza cruzando la carretera inmediata a la entrada de la reserva y se registra impacto antropogénico (Tabla 1). Se realizaron 3 evaluaciones durante los meses: setiembre (fase vegetativa), octubre y noviembre (fase reproductiva) de 2014. En cada uno de los 5 sitios, se caracterizó el suelo y la ecofisiología de *C. paniculata*. En relación al suelo, se colectaron las muestras a una profundidad de 5 cm

(3 réplicas, aproximadamente 100 gr en cada sitio). En relación a las plantas, se evaluaron aleatoriamente 20 individuos por cada sitio. Si bien consideramos evaluar atributos morfológicos, fisiológicos, bioquímicos y reproductivos, algunas variables no pudieron ser evaluadas durante los 3 meses, debido a que recién se incorporaron a la evaluación luego de la etapa vegetativa de *C. paniculata*.

Tabla 1. Coordenadas geográficas, altitud y el promedio (± 1 EE) de la cobertura de *C. paniculata* y musgo en los sitios de estudio (Octubre 2014).

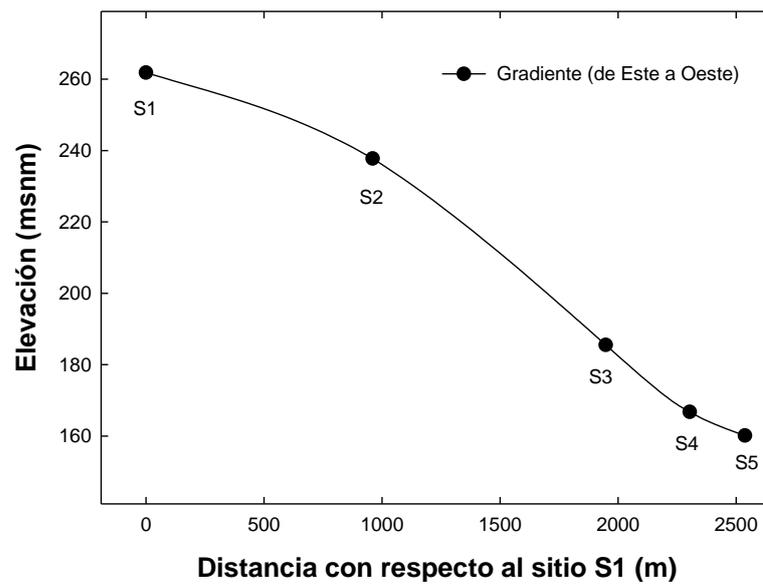
Sitios	Coordenadas		Altitud (msnm)	<i>C. paniculata</i>	Musgus
	S	W		Cobertura (%)	
S1	11° 23.425'	77° 22.826'	262	7.4 \pm 2.5	66.4 \pm 3.1
S2	11° 23.876'	77° 23.056'	238	28.9 \pm 2.5	69.9 \pm 3.1
S3	11° 24.355'	77° 23.285'	186	19.8 \pm 2.5	61.5 \pm 3.1
S4	11° 24.537'	77° 23.346'	167	4.1 \pm 2.5	0
S5	11° 24.662'	77° 23.343'	160	0.9 \pm 2.5	0

En la estimación de la cobertura se utilizó un cuadrante de 50 cm².

Figura 3. Mapa geográfico del área de estudio. Se muestra la ubicación de los 5 sitios de estudios.



Figura 4. Ubicación de los 5 sitios indicando la altitud y la distancia en relación al sitio de mayor elevación.



3.1. Caracterización del suelo

Porcentaje de humedad: Se obtuvo por medio del secado de tierra en la estufa a 40°C durante 72 h. La cantidad de tierra sometida al calor fue 2 gr por cada réplica. Los valores obtenidos fueron reemplazados en la fórmula:

$$\% \text{ humedad} = (\text{peso fresco} - \text{peso seco}) * 100 / \text{peso fresco}.$$

Porcentaje de materia orgánica: Se extrajo 1 gr de la tierra seca obtenida por cada réplica y se sometió a 600°C en la mufla durante 2 h. Se volvió a pesar y los nuevos valores obtenidos se reemplazaron en la siguiente fórmula:

$$\% \text{ materia orgánica} = (\text{peso inicial} - \text{peso postmufla}) * 100 / \text{peso inicial}.$$

Conductividad eléctrica y pH: Se midió el pH y conductividad eléctrica por medio del equipo Combo HI-98130 (Hanna, USA), en una solución de 4 gr de tierra y 40 mL de agua destilada.

3.2. Caracterización de la planta

Las variables densidad estomática, clorofilas totales, carotenoides, número de estructuras reproductivas e índice de madurez fueron evaluadas durante octubre y noviembre, mientras que el grosor de las hojas, capacidad antioxidante y betacianinas fueron únicamente evaluadas en noviembre.

3.2.1. Variables Morfológicas

Evaluación de la planta: Se realizó la medición de la altura de la planta, número de hojas y el grosor de las hojas.

Densidad estomática (DE): Para cuantificar la densidad de estomas, se retiró la capa cuticular del haz. En un portaobjeto, se agregó bálsamo de Canadá, y bajo un cubreobjetos se observó en el microscopio (Primo Star, Zeiss, Alemania) a un aumento de 400X. La DE se obtuvo del cociente entre el número de estomas y área del campo (0.16 mm²).

3.2.2. Variables Fisiológicas

Fluorescencia de la clorofila (Fv/Fm): Este ratio es un parámetro normalizado que permite medir la máxima eficiencia cuántica del fotosistema II en las plantas. Se obtuvo

sometiendo previamente por 5 min a oscuridad el área central de las hojas seleccionadas aleatoriamente. Utilizando un fluorímetro (OS-30P, Opti-Sciences, USA), después de la adaptación a la oscuridad, la hoja se expuso a un pulso de luz modulada de baja intensidad. Siendo demasiado baja para realizar fotosíntesis, pero lo suficiente para excitar la antena pre-fotosintética y cuantificamos la fluorescencia mínima emitida (F_0). Luego se sobrepuso un pulso de luz de alta intensidad para determinar la salida máxima de fluorescencia (F_m) [Maxwell & Johnson 2000]. Finalmente obtuvimos:

$$F_v / F_m = (\text{fluorescencia máxima} - \text{fluorescencia mínima}) / \text{fluorescencia máxima}$$

Área foliar específica (SLA): El área foliar se calculó a partir de la hoja mediante el software ImageTool 3.0. El área foliar específica se obtuvo del cociente entre el área foliar y el peso seco de la hoja. Para ambos parámetros se utilizó la hoja (sin el peciolo) completa o sin daños de ramoneo (mordidas).

Índice estomático (IE): Se obtuvo al contabilizar el número de estomas y células epidérmicas en un campo determinado a un aumento de 100X a través del microscopio. Los valores son reemplazados en la fórmula:

$$IE = (\text{número de estomas} * 100) / (\text{número de células epidérmicas} + \text{número de estomas})$$

3.2.3. Variables Bioquímicas

Para el análisis de estas variables se procedió a triturar discos foliares (10 mm de diámetro), obtenidos de la parte central de cada hoja, en 10 mL de metanol (Sigma-Aldrich, USA) y etanol al 96% (Sigma-Aldrich, USA), respectivamente. Se dejó macerar a 4°C. Luego se centrifugó las muestras a 9250 rpm por 2 min; se recuperó el sobrenadante, se colocó en tubos de Eppendorf y se dejó a 4°C hasta su posterior lectura en microplacas de ELISA.

Concentración de betacianina: Se obtuvo al colocar 200 μ L de cada muestra y tres blancos de 200 μ L de metanol por placa. Se llevó al lector y la absorbancia registrada, a una longitud de onda de 536 nm, fue dividida entre el peso fresco de la hoja (de donde se obtuvo cada disco).

Clorofila a y b, carotenoides: Se obtuvo al colocar 200 μ L de cada muestra y tres blancos de etanol al 96%, por cada placa. Se llevó al lector ELISA y se midió a tres

longitudes de onda: 664, 648 y 470 nm. Finalmente, las absorbancias registradas se reemplazan en las siguientes fórmulas [Lichtenthaler & Buschmann 2001]:

$$Ca = 13.36 A_{664} - 5.19 A_{648}$$

$$Cb = 27.43 A_{648} - 8.12 A_{664}$$

$$C(x+c) = (1000 A_{470} - 2.13 Ca - 97.64 Cb)/209$$

Adicionalmente, se calculó el ratio entre la clorofila a y b en la temporada final.

Capacidad antioxidante:

Se evaluó la capacidad antioxidante de las hojas siguiendo el método descrito por Molyneux. El método consiste en medir la caída de la absorbancia a 517 nm ocasionada por la reducción del compuesto 2,2-difenil-1-picrilhidracilo o DPPH (de color azul-violeta a amarillo) [Molyneux 2004]. Se diluyó 0.0013 gramos de DPPH (Sigma-Aldrich, USA) en 50 mL de metanol.

Se preparó las muestras (100 µL extracto+200 µL DPPH), así como sus respectivos blancos (100 µL extracto+200 µL metanol) y tres patrones (100 µL metanol+200 µL DPPH). El porcentaje de captación de radical libre (%CA) se obtuvo de la siguiente fórmula:

$$(\%CA) = (1 - ((Abs\ muestra - Abs\ blanco) / Abs\ patrón)) * 100.$$

3.2.4. Salida Reproductiva y Fenología

Número de estructuras reproductivas: Se registró el número de flores y de frutos durante los meses octubre y noviembre. No se consideró el mes de setiembre por presentar únicamente yemas en todos los individuos.

Índice de madurez (IM): Para estimar si las plantas alcanzaron su máximo potencial reproductivo, se calculó el porcentaje de flores y frutos con respecto al total de estructuras reproductivas en la temporada, se realizó el cálculo a través de la siguiente fórmula:

$$(IM\%) = 100 * (flores + frutos) / (yemas + flores + frutos)$$

4. Análisis de datos

Para evaluar las variaciones espaciales y temporales en las características del suelo y en el fenotipo (atributos morfológicos, fisiológicos, bioquímicos y reproductivos) de las plantas de *C. paniculata*, se realizaron análisis de varianza de dos vías (ANOVA), tomando como factores los sitios (variable espacial) y las salidas de monitoreo (variable temporal). Posteriormente, se evaluaron las diferencias espaciales durante cada salida a través de ANOVAs de una vía (factor sitio). Para cumplir con los supuestos del ANOVA, se realizó la transformación logaritmo para las variables conductividad eléctrica y número de estructuras reproductivas (salida de noviembre). Las pruebas a posteriori (LSD de Fisher), permitieron comparar los promedios de las variables entre los sitios. En cuanto a las variables relacionadas a salida reproductiva, solamente fueron evaluadas durante octubre y noviembre debido que setiembre coincide con la etapa vegetativa del desarrollo de la planta. Se evaluaron las asociaciones entre las características del suelo a través de correlaciones de Pearson. Del mismo modo se evaluaron las asociaciones entre las características de las plantas. Finalmente, se evaluó el efecto de las variables funcionales y del sitio sobre el éxito reproductivo de *C. paniculata*, a través de un modelo lineal general (GLM). Este modelo se evaluó durante octubre y noviembre. Los análisis fueron implementados mediante el software Statistic 7.0.

V. RESULTADOS

1. Suelo

Encontramos diferencias temporales y espaciales en las características del suelo (Anexo 2). La humedad fue reduciéndose a lo largo de la temporada hasta tener suelos secos durante noviembre (Figura 5). La humedad durante setiembre (12.25% a 7.03%) y octubre (4.16% a 0.66%) fue mayor en los sitios más elevados (Tabla 2, Figura 5). La materia orgánica tuvo un patrón similar al de la humedad: reduciéndose a lo largo de la temporada; siendo en las dos primeras evaluaciones mayor en los sitios más elevados y similar entre los sitios durante noviembre. La salinidad mostro un patrón opuesto al de la materia orgánica, incrementándose a lo largo de la temporada y con mayores concentraciones en los sitios más bajos. Durante la fase de crecimiento vegetativo (setiembre), la humedad se relacionó de manera directa con el % MO e inversa con la salinidad (Figura 6). A lo largo de la temporada, el pH fue alcalino (entre 8.6 y 9.0), y no varió entre los sitios ubicados a lo largo del gradiente de elevación.

2. Planta

Encontramos diferencias temporales y espaciales en las características de la planta, excepto en el índice estomático (solo diferencias espaciales) y densidad estomática (solo diferencias temporales) (Anexo 4).

2.1. Variables Morfológicas

La altura de las plantas incrementó notablemente entre la evaluación en la fase vegetativa (setiembre) y las siguientes evaluaciones durante la reproducción (octubre y noviembre). Durante la fase vegetativa, la baja estatura alcanzada por las plantas correspondió a la roseta (formada por las hojas postradas, típicas de esta especie de suculenta), y no registró diferencias entre sitios. La mayor altura, posteriormente, correspondió a la alcanzada por el tallo reproductivo. Se encontró diferencias entre sitios, siendo las plantas de los sitios intermedios (S3 y S4) los que mostraron las mayores alturas hasta el final de la temporada. El número de hojas fue menor en los sitios más bajos al inicio de la temporada. Este patrón varió durante la reproducción,

registrándose los mayores números en el sitio más bajo durante octubre y los sitios intermedios (S2 y S3) durante el final de la temporada. El grosor de hojas solo fue registrado durante la fase predominante de fructificación, manteniendo una tendencia hacia mayores valores en los sitios intermedios (S2) y diferenciándose en los sitios extremos. La densidad estomática solo mostró diferencias significativas hacia el final de la temporada, siendo mayor en el sitio intermedio (S3).

2.2. Variables Fisiológicas

Durante las tres fases del desarrollo de *C. paniculata*, la eficiencia fotosintética (Fv/Fm) y el área foliar específica (SLA), registraron variaciones significativas entre los sitios evaluados. El Fv/Fm decreció a lo largo de la temporada, siendo el sitio intermedio (S2) donde se registraron los mejores desempeños a lo largo de la temporada, aunque los sitios próximos tuvieron desempeños ligeramente menores. El SLA fue mayor en los sitios más húmedos y elevados de la población (S1 y S2) (Figura 8; Tablas 3b, 4b y 5b). El índice estomático, tendió a menores valores en los sitios más bajos (S4 y S5).

2.3. Variables Bioquímicas

Las clorofilas totales (a y b) registraron una menor concentración hacia el final de la temporada. Si bien durante la fase de floración-fructificación (octubre) no presentaron variaciones significativas entre los sitios; durante la última fase, los sitios intermedios (S2 y S3) tuvieron las concentraciones más elevadas (Tabla 5c). Los pigmentos carotenoides, registraron mayores concentraciones en los sitios intermedios S3 y S4 (Tablas 4c y 5c). Finalmente, la concentración de betacianinas fue mayor en el sitio S1 con respecto al resto de sitios, pero no se evidenció diferencias entre los otros sitios. No se evidenció diferencias en el porcentaje de capacidad antioxidante medido en la fase de fructificación.

2.4. Salida Reproductiva

Encontramos variación espacial y temporal en la salida reproductiva de *C. paniculata*. Detectamos efectos significativos de los sitios estudiados, el mes de evaluación y la

interacción entre ambos factores en la salida reproductiva (Tabla 6). Durante la evaluación de octubre, la salida reproductiva fue incrementándose hacia los sitios más bajos de la loma. Este patrón varió en el monitoreo de noviembre, donde la mayor productividad se registró en el sitio de elevación intermedia (Figura 10a).

2.5. Madurez Reproductiva

Se evidencia que en los sitios más bajos de la loma (S4 y S5) las plantas presentaron los mayores valores del índice de madurez (IM) durante el mes de octubre. Estos valores se mantienen similares hacia noviembre. Mientras que las plantas de los sitios más elevados de la loma (S1, S2, S3) registraron los menores porcentajes de IM en octubre, los cuales se incrementaron en noviembre (Figura 10b).

3. Relación entre atributos de la planta y la salida reproductiva

Durante octubre, encontramos que la salida reproductiva de *C. paniculata* fue afectada significativamente y de modo positivo por la altura de la planta y la cantidad de hojas (Tabla 7a). Además, detectamos diferencias entre los sitios estudiados. Las plantas de los sitios más bajos (S4 y S5), maduraron más temprano y tuvieron al menos el doble de frutos que las plantas de los sitios más elevados (Tabla 6a, Figura 10b). Por otro lado, en noviembre, la salida reproductiva de la planta se relacionó positivamente con la altura de la planta, el número de hojas y la eficiencia fotosintética, y negativamente con el área foliar específica (Tabla 7b). Cabe destacar que a diferencia de octubre, no detectamos efecto del sitio sobre la salida reproductiva (Tabla 6). El sitio intermedio (S3) tuvo la mayor salida reproductiva (aunque no estadísticamente diferente del S2 y S5).

Tabla 2. Variables del suelo de los sitios estudiados durante setiembre, octubre y noviembre (2014). Se muestra el porcentaje de humedad, pH, conductividad eléctrica (C.E) y el porcentaje de materia orgánica (M.O). En cada período, se realizó un ANOVA de una vía para cada variable. Se muestra el promedio (\pm 1 EE).

a. Setiembre				
Sitio	Humedad (%)	pH	C.E (μ S)	M.O (%)
S1	12.25 \pm 1.0a	8.6 \pm 0.2	74.70 \pm 5.70a	4.36 \pm 0.1a
S2	10.09 \pm 0.4b	8.9 \pm 0.1	62.00 \pm 2.50a	3.71 \pm 0.2b
S3	8.91 \pm 0.9bc	9.0 \pm 0.1	81.30 \pm 23.4a	1.97 \pm 0.2ce
S4	7.64 \pm 0.2c	8.4 \pm 0.2	344.0 \pm 54.9b	2.63 \pm 0.3d
S5	7.03 \pm 0.5c	8.6 \pm 0.1	237.0 \pm 23.1c	2.16 \pm 0.2de
Valores de F				
Sitio	10.04***	2.59 NS	19.03***	29.57***
b. Octubre				
Sitio	Humedad (%)	pH	C.E (μ S)	M.O (%)
S1	4.16 \pm 0.6a	8.3 \pm 0.0	73.70 \pm 11.6	3.04 \pm 0.6ab
S2	2.93 \pm 0.6a	8.7 \pm 0.1	65.70 \pm 1.50	4.28 \pm 1.0b
S3	1.44 \pm 0.5b	8.6 \pm 0.2	125.7 \pm 29.1	1.99 \pm 0.2a
S4	0.62 \pm 0.1b	8.7 \pm 0.1	194.7 \pm 46.4	2.01 \pm 0.3a
S5	0.66 \pm 0.1b	8.7 \pm 0.1	193.0 \pm 87.9	1.93 \pm 0.3a
Valores de F				
Sitio	12.35***	2.34 NS	3.22 [‡]	3.25*
c. Noviembre				
Sitio	Humedad (%)	pH	C.E (μ S)	M.O (%)
S1	0.20 \pm 0.03ab	8.7 \pm 0.2	68.30 \pm 13.7a	2.07 \pm 0.1ac
S2	0.23 \pm 0.02a	9.0 \pm 0.2	112.0 \pm 12.2b	2.33 \pm 0.2a
S3	0.14 \pm 0.02b	8.8 \pm 0.3	181.7 \pm 33.9b	1.69 \pm 0.1b
S4	0.14 \pm 0.01b	8.2 \pm 0.1	528.0 \pm 79.3c	2.13 \pm 0.1ac
S5	0.13 \pm 0.03b	8.9 \pm 0.2	211.0 \pm 88.1b	1.84 \pm 0.1bc
Valores de F				
Sitio	3.77*	2.37 NS	8.41**	5.57*

Letras diferentes en las columnas representan diferencias significativas: ***p<0.0001, **p<0.01, *p<0.05, [‡]p<0.06, NS=no significativo (ANOVA a posteriori LSD).

Figura 5. Variación del porcentaje de humedad, materia orgánica y conductividad eléctrica del suelo durante setiembre, octubre y noviembre (2014).

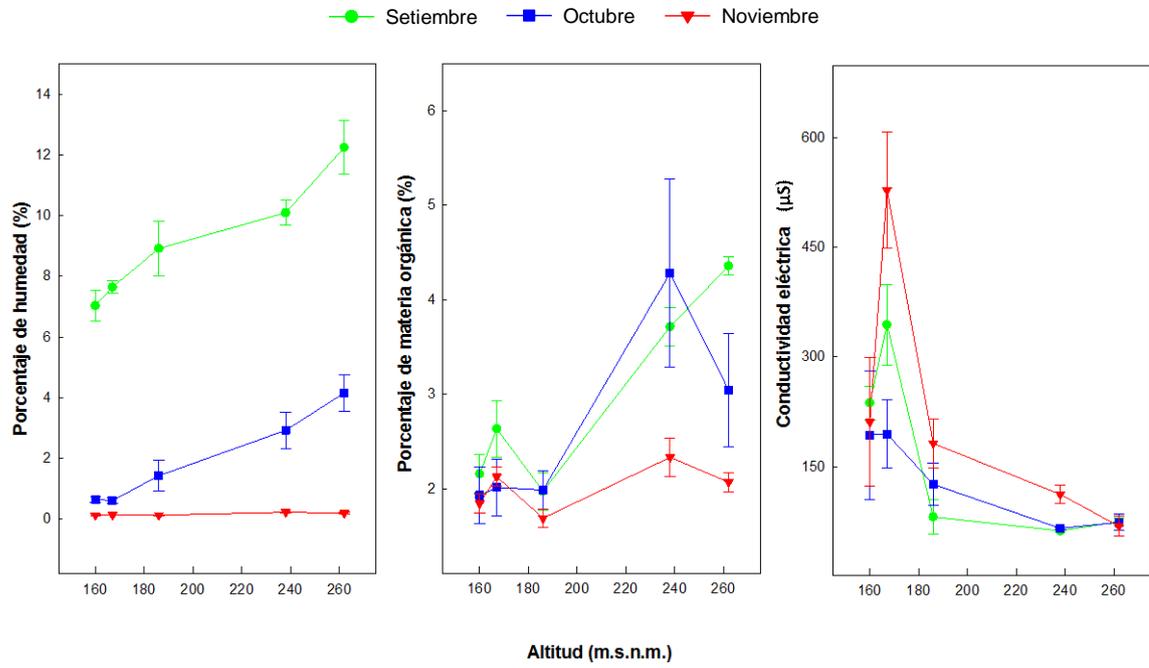


Figura 6. Relación entre el porcentaje de humedad y las variables: porcentaje de materia orgánica y conductividad eléctrica. Evaluación en setiembre de 2014. Se reporta promedio \pm EE.

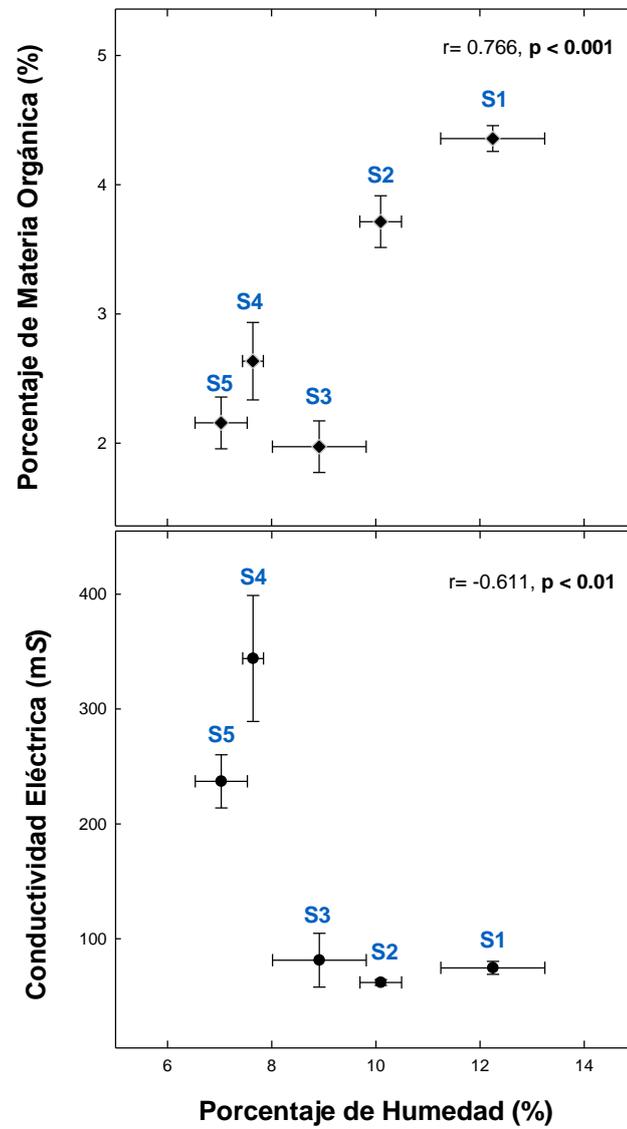


Tabla 3. Comparación de los atributos de *C. paniculata* de los 5 sitios de estudio durante setiembre de 2014. Se realizó un ANOVA de una vía para cada variable. Se muestra el promedio (± 1 EE).

a. Variables Morfológicas		
Sitio	Altura (cm)	Número de hojas
S1	3.71 \pm 0.3	9.10 \pm 0.54ab
S2	3.17 \pm 0.4	9.40 \pm 0.63ab
S3	3.34 \pm 0.5	9.95 \pm 0.70a
S4	4.02 \pm 0.4	8.10 \pm 0.30b
S5	2.97 \pm 0.3	6.95 \pm 0.34bc
Valores de F		
Sitio	1.26 NS	5.11**
b. Variables Fisiológicas		
Sitio	Fv/Fm	SLA (cm².gr⁻¹)
S1	0.837 \pm 0.002ad	125.58 \pm 8.36a
S2	0.845 \pm 0.001b	97.03 \pm 4.83b
S3	0.844 \pm 0.003ab	53.96 \pm 2.35cd
S4	0.835 \pm 0.003d	47.20 \pm 2.06c
S5	0.828 \pm 0.003c	64.65 \pm 2.55d
Valores de F		
Sitio	7.13***	49.46***

SLA: Área foliar específica, Fv/Fm: Eficiencia fotosintética Letras diferentes en las columnas representan diferencias significativas: ***p<0.0001, *p<0.05, NS=no significativo (ANOVA a posteriori LSD).

Tabla 4. Comparación de los atributos de *C. paniculata* de los 5 sitios de estudio durante octubre de 2014. IE: índice estomático, DE: densidad estomática, SLA: área foliar específica, Fv/Fm: eficiencia fotosintética. Se realizó un ANOVA de una vía para cada variable. Se muestra el promedio (± 1 EE).

a. Variables Morfológicas			
Sitio	Altura (cm)	Número de hojas	D.E (estomas.mm ⁻²)
S1	18.55 \pm 0.81ac	10.6 \pm 0.97a	39.69 \pm 3.40
S2	15.82 \pm 0.52b	15.1 \pm 1.32bc	45.00 \pm 4.75
S3	19.98 \pm 1.14a	10.6 \pm 0.63a	42.19 \pm 2.48
S4	18.50 \pm 0.99ab	12.2 \pm 1.08ab	35.63 \pm 5.70
S5	16.95 \pm 1.19bc	17.3 \pm 1.79c	33.75 \pm 1.89
Valores de F			
Sitio	2.78*	5.78**	1.40 NS
b. Variables Fisiológicas			
Sitio	Fv/Fm	SLA (cm ² .gr ⁻¹)	I.E (%)
S1	0.806 \pm 0.005a	77.79 \pm 3.27a	16.73 \pm 0.86a
S2	0.823 \pm 0.005b	80.25 \pm 3.84a	16.98 \pm 0.88a
S3	0.800 \pm 0.002a	56.13 \pm 1.79b	17.03 \pm 0.97a
S4	0.803 \pm 0.003a	61.64 \pm 2.50b	14.64 \pm 1.31ab
S5	0.809 \pm 0.003a	72.66 \pm 3.08a	13.58 \pm 0.74b
Valores de F			
Sitio	5.47**	12.25***	2.64*
c. Variables Bioquímicas			
Sitio	Clorofila (mg.m ²)	Carotenoides (mg.m ²)	
S1	2.81 \pm 0.32	1.10 \pm 0.04a	
S2	4.62 \pm 0.98	1.38 \pm 0.13ad	
S3	4.87 \pm 0.18	1.78 \pm 0.05bc	
S4	4.57 \pm 0.57	1.65 \pm 0.13cd	
S5	3.46 \pm 0.64	1.31 \pm 0.21ad	
Valores de F			
Sitio	2.17 NS	4.48*	

Letras diferentes en las columnas representan diferencias significativas entre los promedios. ***p<0.0001, **p<0.01, *p<0.05, NS=no significativo (ANOVA a posteriori LSD).

Tabla 5. Comparación de los atributos de la planta *C. paniculata* en los 5 sitios de estudio durante noviembre de 2014. IE: índice estomático, DE: densidad estomática. SLA: área foliar específica, Fv/Fm: eficiencia fotosintética. Se realizó un ANOVA de una vía para cada variable. Se muestra el promedio (\pm 1 EE).

a. Variables Morfológicas				
Sitios	Altura (cm)	Número de hojas	Grosor de hojas (mm)	D.E (estomas.mm ⁻²)
S1	20.05 \pm 1.35ac	9.95 \pm 0.77a	2.9 \pm 0.1a	2.74a \pm 2.74a
S2	17.47 \pm 1.95a	16.30 \pm 1.78b	4.3 \pm 0.2b	3.12a \pm 3.12a
S3	26.23 \pm 1.31b	13.75 \pm 1.64bc	3.7 \pm 0.2c	4.00b \pm 4.00b
S4	23.71 \pm 1.53bc	10.10 \pm 1.12ac	3.3 \pm 0.2ac	2.46a \pm 2.46a
S5	20.63 \pm 1.64ac	11.25 \pm 1.19ac	3.5 \pm 0.2c	2.03a \pm 2.03a
Valores de F				
Sitio	4.67**	4.06**	10.75***	2.56*

b. Variables Fisiológicas			
Sitios	Fv/Fm	SLA (cm ² .gr ⁻¹)	IE (%)
S1	0.770 \pm 0.004a	77.45 \pm 2.77a	18.26 \pm 1.07a
S2	0.805 \pm 0.004b	63.18 \pm 2.35b	15.98 \pm 0.86ab
S3	0.791 \pm 0.004c	60.95 \pm 2.07b	18.60 \pm 1.13a
S4	0.786 \pm 0.004c	60.25 \pm 1.88b	16.58 \pm 1.03a
S5	0.784 \pm 0.005c	52.11 \pm 2.03c	13.31 \pm 0.65b
Valores de F			
Sitio	8.67***	16.87***	4.81**

c. Variables Bioquímicas				
Sitios	Clorofila (mg.m ²)	Carotenoides (mg.m ²)	Capacidad antioxidante (%)	Betacianina (Abs.g ⁻¹)
S1	1.80 \pm 0.09a	0.75 \pm 0.03a	93.38 \pm 0.49	0.079 \pm 0.017a
S2	2.49 \pm 0.21b	0.89 \pm 0.05b	92.79 \pm 0.10	0.011 \pm 0.002b
S3	2.45 \pm 0.15bc	0.97 \pm 0.04b	92.84 \pm 0.11	0.022 \pm 0.005b
S4	2.06 \pm 0.12ac	0.93 \pm 0.04b	93.06 \pm 0.20	0.024 \pm 0.004b
S5	2.05 \pm 0.14ac	0.88 \pm 0.05b	93.50 \pm 0.28	0.016 \pm 0.002b
Valores de F				
Sitio	4.44**	3.72**	1.31 NS	11.81***

Letras diferentes en las columnas representan diferencias significativas entre los promedios. ***p<0.0001, **p<0.01, *p<0.05, NS=no significativo (ANOVA a posteriori LSD).

Figura 7. Comparación de los atributos morfológicos: altura, número de hojas, grosor de las hojas (GH) y densidad estomática (DE) de *C. paniculata* durante setiembre, octubre y noviembre de 2014 en los 5 sitios de estudio. El GH solo fue evaluado en noviembre y la DE no fue evaluada en setiembre. Se muestra el promedio \pm 1EE.

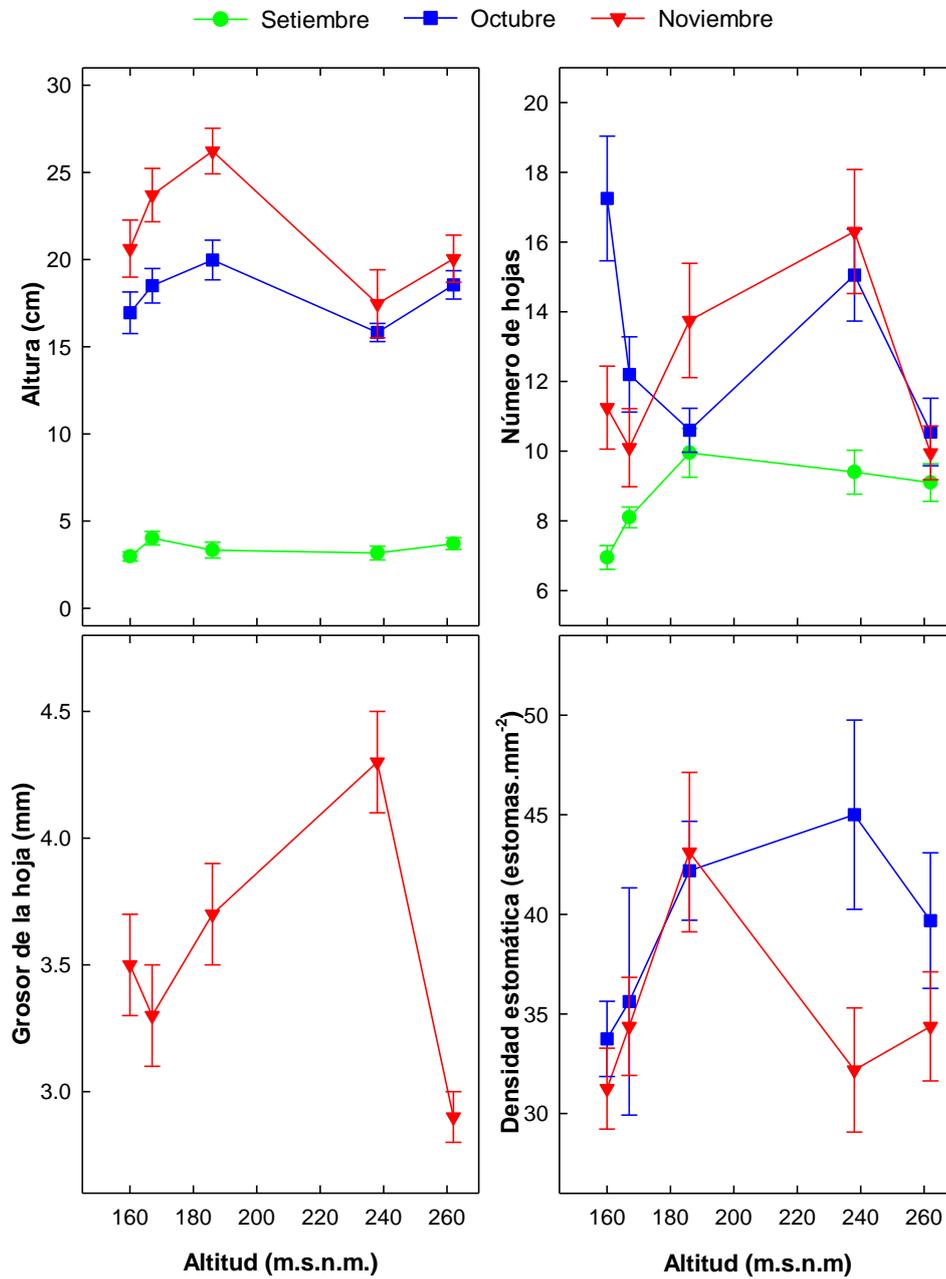


Figura 8. Comparación de los atributos fisiológicos: eficiencia fotosintética (Fv/Fm), área foliar específica (SLA) e índice estomático (IE) de *C. paniculata* durante setiembre, octubre y noviembre de 2014 en los 5 sitios de estudio. El IE no fue evaluado en setiembre. Se muestra el promedio \pm 1EE.

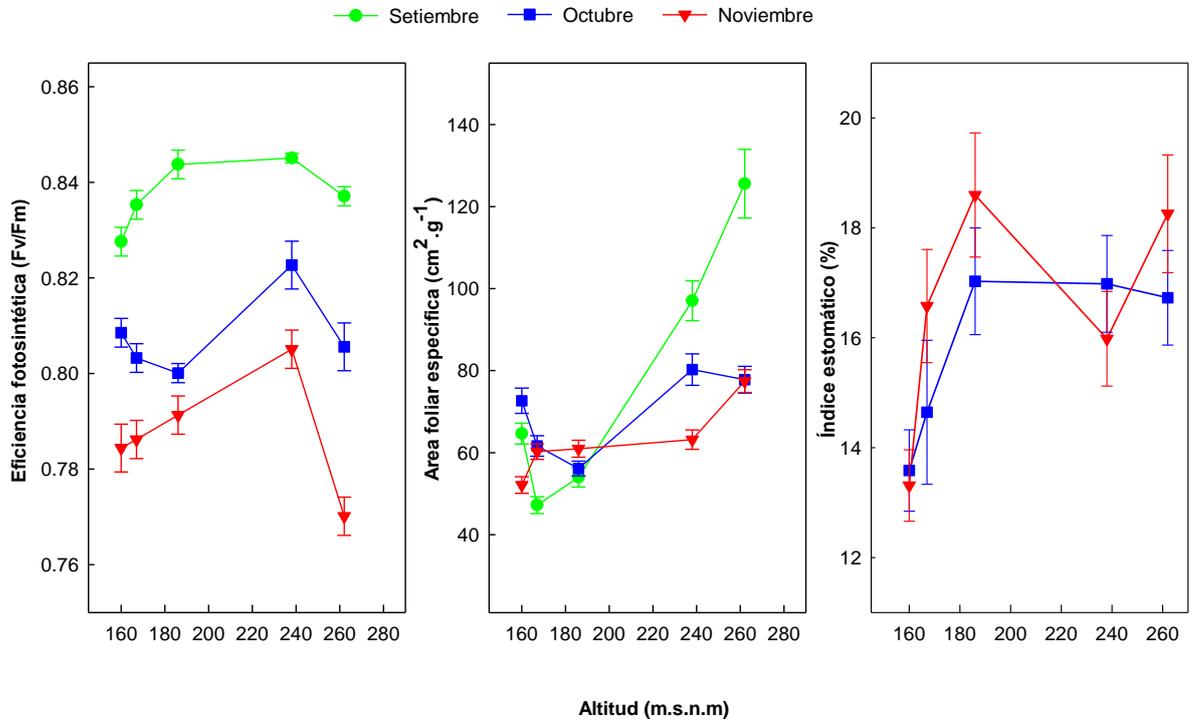


Figura 9. Comparación de los atributos bioquímicos: clorofilas totales, carotenoides, capacidad antioxidante (CA) y betacianinas de *C. paniculata* durante octubre y noviembre de 2014 en los 5 sitios de estudio. La CA y betacianinas solo fueron evaluados en noviembre. Se muestra el promedio \pm 1EE.

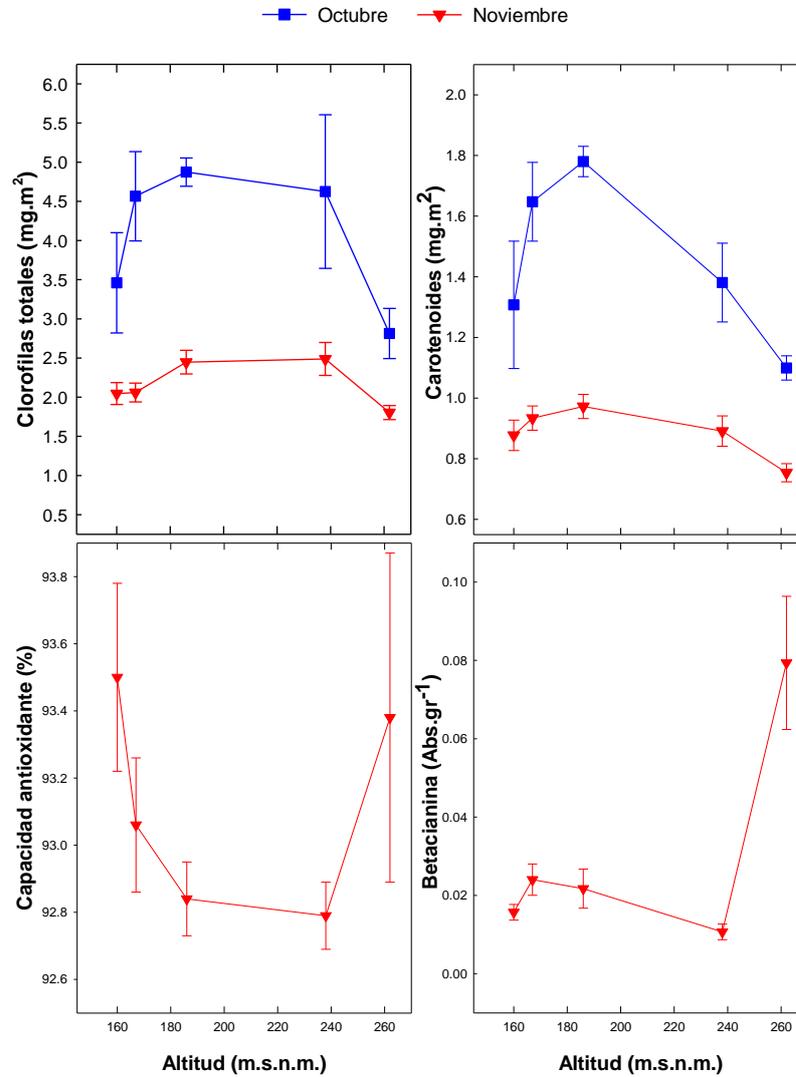


Tabla 6. Número de estructuras reproductivas de la planta *C. paniculata* entre los 5 sitios de estudio, registrados durante los meses de octubre y noviembre (2014). **a:** Análisis de Varianza de dos vías (factores: sitio y salida). **b:** ANOVA de una vía (factor: sitio) por cada salida. Se muestra el promedio (\pm 1 EE).

a.

	Df	MS	F	<i>p</i>
Mes	1	1120.70	14.65	<0.001
Sitio	4	787.36	10.29	<0.001
Mes*Sitio	4	260.57	3.41	0.01
Error	186	76.51		

b.

Sitio	Octubre	Noviembre
S1	4.17 \pm 0.62a	10.45 \pm 1.49a
S2	10.00 \pm 0.87b	16.11 \pm 2.46ab
S3	11.85 \pm 0.85b	23.25 \pm 3.55b
S4	15.70 \pm 1.1c	14.85 \pm 1.55ac
S5	18.80 \pm 1.82c	18.90 \pm 3.03bc
Valores de F		
Sitio	23.08***	4.87**

a: Valores significativos se muestran en negrita. **b:** Letras diferentes en las columnas representan diferencias significativas entre los promedios. *** $p < 0.0001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, NS=no significativo (ANOVA a posteriori LSD).

Figura 10. Comparación de los atributos reproductivos de *C. paniculata*: (a) número de estructuras reproductivas e (b) índice de maduración durante octubre y noviembre de 2014 en los 5 sitios de estudio. Se muestra el promedio \pm 1EE.

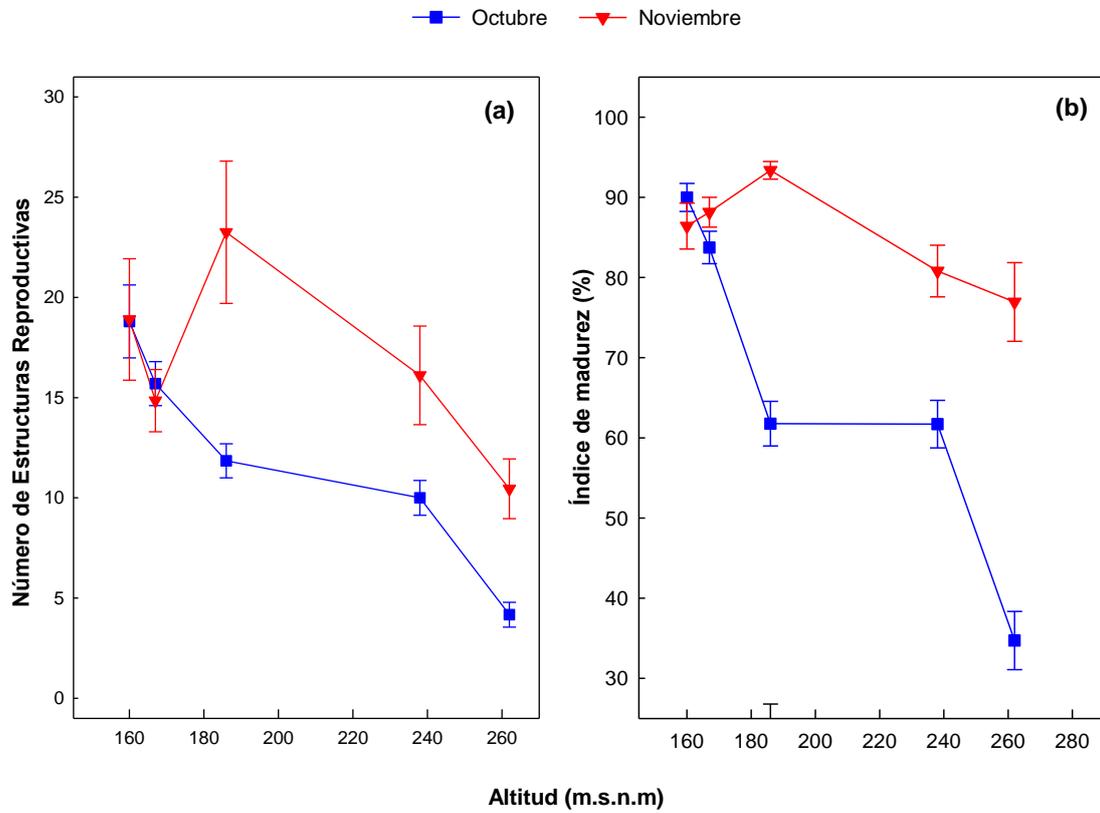


Tabla 7. Modelo lineal general del número de estructuras reproductivas de la planta *C. paniculata* en función de las variables anatómicas-morfológicas-funcionales y del sitio de estudio en la Reserva Nacional de Lachay. Se muestra el porcentaje de la varianza explicada por el modelo R^2 .

a. Octubre

	Df	MS	F	p
Altura	1	388.85	20.15	< 0.001
Número de hojas	1	156.32	8.10	0.006
Fv/Fm	1	0.86	0.04	0.833
SLA	1	0.96	0.05	0.824
Índice estomático	1	18.61	0.96	0.329
Sitio	4	390.12	20.21	< 0.001
Error	88	19.30		
$R^2 = 66\%$				

b. Noviembre

	Df	MS	F	p
Altura	1	3.283	17.182	< 0.001
Número de hojas	1	1.091	5.710	< 0.001
Grosor de hoja	1	0.424	2.221	0.14
Fv/Fm	1	1.066	5.579	0.02
SLA	1	1.196	6.260	0.01
Índice estomático	1	0.002	0.008	0.93
Betacianinas	1	0.104	0.546	0.46
Clorofila (a+b)	1	0.346	1.812	0.18
Sitio	4	0.271	1.417	0.24
Error	85	0.191		
$R^2 = 54\%$				

Figura 11. Relación entre el número de estructuras reproductivas de *C. paniculata* y las variables: altura y número de hojas. Evaluación en octubre de 2014. Se muestra la tendencia lineal (línea negra) y el intervalo de confianza al 95% (líneas azules).

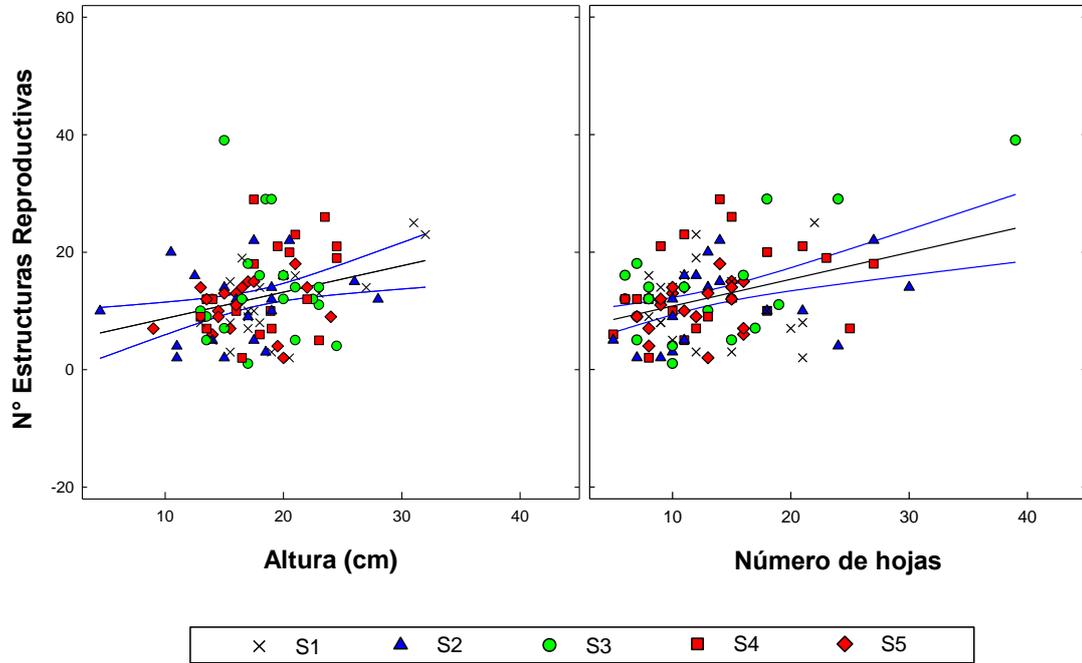


Figura 12. Relación entre el número de estructuras reproductivas de *C. paniculata* y las variables: altura, número de hojas, Fv/Fm (eficiencia fotosintética) y SLA (área foliar específica). Evaluación de noviembre 2014. Se muestra la tendencia lineal (línea negra) y en intervalo de confianza al 95% (líneas azules).

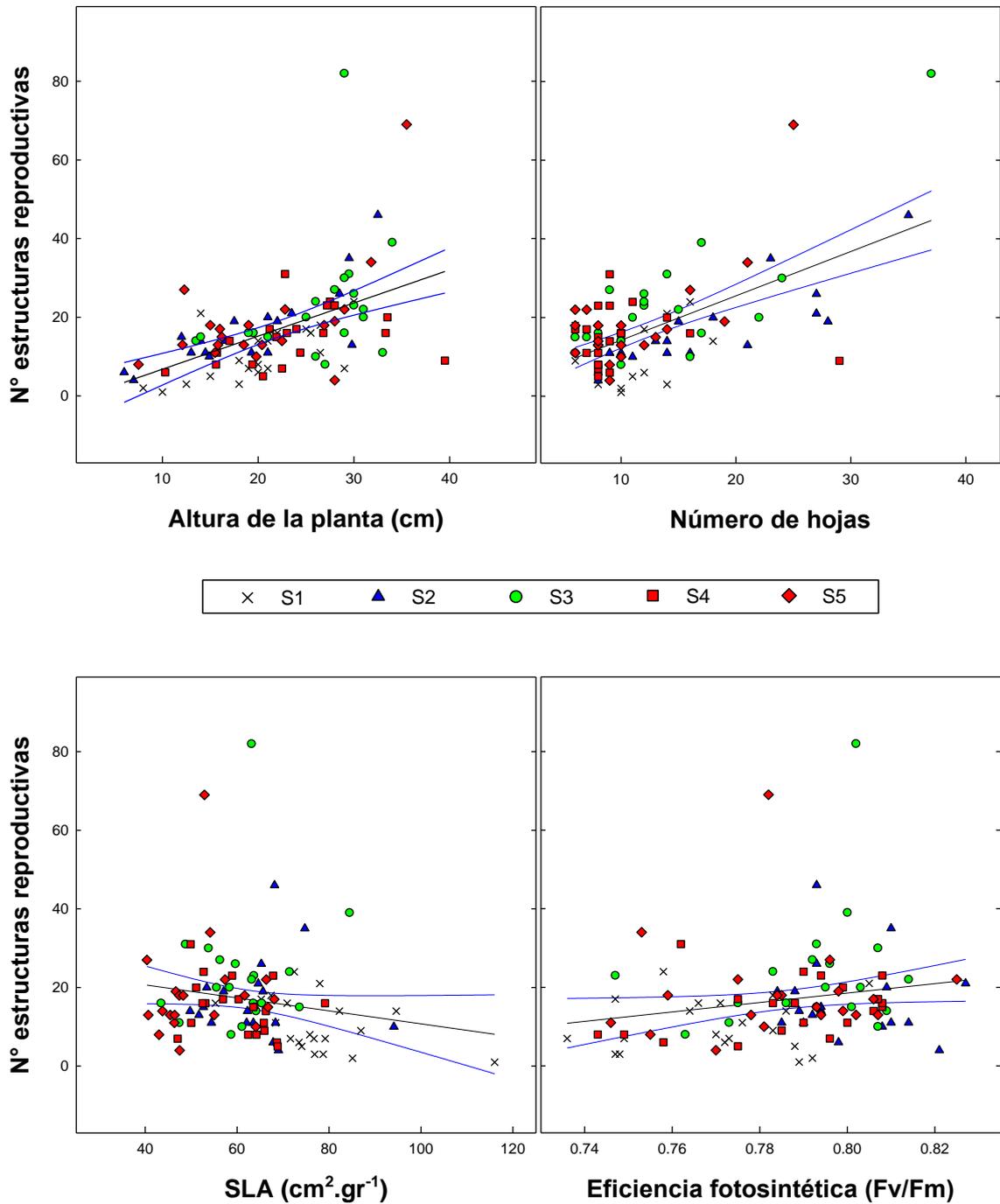


Tabla 8. Resumen de resultados del comportamiento espacial y temporal de las variables de *C. paniculata*

Atributo	Diferencias entre sitios	Gradiente espacial	Mayor promedio	Gradiente temporal	Dirección	N° evaluaciones
Planta						
Altura	Si	No	S3, S4	Si	I	3
Número de hojas	Si	No	S3, S2	Si	I	3
Grosor de hojas	Si	No	S2	---	---	1
Densidad estomática	Si	No	S3	Si	R	2
Fv/Fm	Si	No	S2	Si	R	3
SLA	Si	Si	S1	Si	R	3
índice estomático	Si	No	S1, S2, S3, S4	No	---	2
Clorofilas (a+b)	Si	No	S2, S3	Si	R	2
Carotenoides	Si	No	S2, S3, S4, S5	Si	R	2
Capacidad antioxidantes	No	---	---	---	---	1
Betacianinas	Si	No	S1	---	---	1
Estructuras reproductivas	Si	No	S2, S3, S5	Si	I	2
Suelo						
Humedad	Si	Si	S1, S2	Si	R	3
Materia Orgánica	Si	Si	S1, S2	Si	R	3
Conductividad Eléctrica	Si	Si	S4, S5	Si	I	3
pH	No	---	---	No	---	3

*Diferencias entre sitios al menos en el mes de Noviembre

**I: Incrementar, R: Reducir.

VI. DISCUSIÓN

Cambios espaciales y temporales en las características del suelo

Las condiciones del suelo de la loma donde crece *C. paniculata* mostraron un claro gradiente espacial y temporal. Espacialmente, los sitios bajos fueron más secos, salinos y pobres en materia orgánica comparados con los sitios más elevados (Figura 5). Temporalmente, la humedad y la materia orgánica fueron reduciéndose drásticamente, desapareciendo sustancialmente las diferencias entre sitios al final del periodo. Las condiciones ambientales características de las lomas costeras se deben a los vientos fríos provenientes del océano que arrastran la neblina hacia las laderas oeste de las estribaciones andinas, donde quedan atrapadas y precipitan, humedeciendo los suelos de las laderas [Dillon et al 2012]. La humedad de las lomas durante los meses fríos del año contrasta con el entorno árido de la costa. Las partes más elevadas de las lomas son más húmedas y oscuras que las partes bajas, debido a la neblina, que funcionaría como una barrera reflejando los rayos solares incidentes [Dillon et al 2012]. Estas condiciones ambientales también fueron registradas en las Lomas de Lachay durante la temporada del desarrollo biológico de *C. paniculata*. En ese mismo sentido, gradualmente se registró la reducción de la humedad hacia el final de la temporada fenológica de la planta (noviembre) como ocurre en otras lomas costeras peruanas [i.e. Las Lomas de Atiquipa - Jiménez et al 2012; Sotomayor et al 2008]. Si bien se ha estudiado estas variaciones climáticas a lo largo de otras lomas, no hemos registrado ningún estudio que indague sobre el rango altitudinal de alguna especie vegetal de estos ecosistemas. Nuestro trabajo es el primero en evaluar de forma detallada la variación espacial y temporal de las condiciones del suelo a lo largo del rango de distribución altitudinal de *C. paniculata*, una especie de suculenta presente en diversas lomas de la costa peruana [Llësh et al 2015]. Las variaciones a una pequeña escala (espacial y temporal) son poco estudiadas, y es en esta escala donde registramos cambios marcados de humedad, materia orgánica y salinidad del suelo a lo largo del rango de distribución altitudinal de la planta, que influyen su desempeño biológico.

Cambios espaciales y temporales de los rasgos morfológicos, fisiológicos y bioquímicos en las plantas de *C. paniculata*

Si bien registramos diferencias significativas entre sitios en casi todos los rasgos estudiados (excepto en la capacidad antioxidante), únicamente el área foliar específica (SLA) evidenció un patrón de gradiente altitudinal (Tabla 8). El SLA aumentó en la misma dirección que incrementaron la humedad y la materia orgánica en los suelos de los sitios estudiados. Recordando que una característica propia de las lomas costeras es que los lugares de mayor elevación (hacia el oeste), tienen mayor humedad y menor disponibilidad de luz que los sitios más bajos, fue predecible el mayor SLA en los sitios más elevados. Diversos estudios han documentado que el SLA se asocia positivamente con el gradiente de humedad [Vendramini et al 2002; Schob et al 2013; López-Iglesias et al 2014] y de modo negativo con el gradiente de luminosidad [Sims et al 1994; Evans et al 2001; Craine et al 2005; Baltzer et al 2007]. Las plantas en suelos con baja disponibilidad hídrica y alta radiación tienden a reducir su área foliar e incrementar su grosor para disminuir la pérdida de agua, mientras que en lugares de baja luminosidad (y sin restricción hídrica) las hojas tienden a incrementar el área foliar para maximizar la superficie de captura de luz y la ganancia de carbono [Vendramini et al 2002; Craine et al 2005; Valladares et al 2008].

Hacia el final de la temporada (noviembre), la mayoría de los rasgos de la planta mostraron sus mayores promedios en los sitios intermedios S2 y S3 (Tabla 8). Aquí tenemos las variables morfológicas (altura, número de hojas, grosor y densidad estomática), fisiológicas (F_v/F_m) y bioquímicas (clorofilas totales). Estos resultados sugirieron que los extremos de la distribución de *C. paniculata* representaron ambientes más estresantes que los sitios intermedios. Si bien al inicio de la temporada (setiembre), la humedad a lo largo del gradiente de distribución de la planta fue superior al 7%, durante el resto del periodo de crecimiento y reproducción (octubre y noviembre), los sitios más bajos (S4 y S5) registraron humedades menores a 1%. Estudios previos han establecido que suelos con humedad por debajo del 3% conducen a la planta al punto de marchitez. Se ha postulado que el agua retenida por el suelo es tan escasa que la planta ya no puede absorberla, reduciendo el flujo de agua y carbono [Reverter et al 2010]. Esta dificultad de extraer agua es debido al potencial mátrico en el suelo, cuya presión negativa se opone a la expulsión del agua, siendo su valor más negativo en suelos más

secos [Ehlers et al 2016]. Sin embargo, es presumible que plantas que han evolucionado en estas condiciones, evidencien mecanismos a nivel fenológico, morfológico o metabólico que les permite adaptarse a estos ambientes [Rambal et al 2003; Van Kleunen et al 2005]. Las especies vegetales del tipo suculentas como *C. paniculata* son comunes en ambientes secos [Hopkins et al 2009]. Las hojas de las suculentas almacenan un alto contenido de agua combinado con una elástica pared celular que previene la deshidratación [Ripley et al 2013]. Adicionalmente, presentan con frecuencia una fotosíntesis tipo CAM - Metabolismo Ácido Crasuláceas - un mecanismo fotosintético que optimiza el uso del agua y es muy frecuente en plantas de ecosistemas desérticos [Ripley et al 2013; Herrera et al 2009]. En ese sentido, la escasa disponibilidad hídrica en los sitios bajos limitaría la presencia de diversas especies de plantas (presentes en las zonas más altas), pero no la distribución de *C. paniculata*. Si bien la sequía de los sitios bajos afectaría en parte el desempeño fisiológico y bioquímico de *C. paniculata* es la única especie que se encuentra en ellos.

Complementariamente, el sitio más elevado (S1) registró el menor desempeño en rasgos fisiológicos y bioquímicos (F_v/F_m , clorofilas totales y carotenoides). Al menos tres posibles razones explicarían que este sitio puede ser considerado estresante para esta especie de suculenta: **(1) La baja disponibilidad de luz.** La abundante neblina que ocasiona mayor humedad en el sitio S1, no permite una adecuada recepción de luz en las hojas, limitando el proceso fotosintético. Con limitada disponibilidad de luz, disminuye la producción de los pigmentos fotosintéticos (clorofilas y carotenoides), afectando a su vez la eficiencia fotosintética [Evans et al 2001; Valladares et al 2008; Anjum et al 2011; Carlson et al 2015], tal como evidenciamos en este estudio. Adicionalmente, se ha reportado que el ratio entre clorofila a y clorofila b nos permite clasificar a las especies como adaptadas a la sombra (ratio 2.0 a 2.5), o adaptadas a la luz (ratio 3.2 a 3.5) [Hopkins et al. 2009]. En *C. paniculata* registramos un ratio mayor a 3.5 (Anexo 5), lo que nos permite considerarla como una especie adaptada a la luz [Hopkins et al 2009]. Este resultado reforzaría la idea que los lugares sombríos pueden representar ambientes más estresantes para *C. paniculata* que los sitios bajos áridos, pero con mayor disponibilidad lumínica y en los cuales las especies de suculentas pueden mostrar diversos mecanismos adaptativos [Ripley et al 2013; Herrera et al 2009]. **(2) Presencia de otras plantas compitiendo por luz.** A diferencia de *C. paniculata*, otras especies típicas de la loma [Llësh et al 2015], muestran crecimiento

de su follaje tanto horizontal (i.e. *Nolana spp.*) como vertical (i.e. *Nicotiana sp.*, *Urtica sp.*). Estas estrategias de crecimiento logran una mejor captura de luz y limitarían la adquisición de luz de las plantas vecinas con follaje en roseta al ras del suelo [Onoda et al 2014], como es el caso de *C. paniculata*. **(3) La presencia de patógenos.** La baja luminosidad y alta humedad del sitio S1 representarían condiciones favorables para el ataque por patógenos [Roberts et al 2006; Ballaré et al 2014]. Las hojas en roseta de *C. paniculata* podrían ser fácilmente infectadas debido a la disposición próxima al suelo. Particularmente, en el sitio más alto se observó predominantes puntos rojos en las hojas, pudiendo ser evidencia del ataque de patógenos (observaciones personales, ver anexo 5). Un mecanismo de respuesta a estos factores de estrés en plantas es la elicitación [Cao et al 2012]. Esto implica la inducción de metabolitos secundarios, como las betacianinas, posibles metabolitos secundarios asociados a respuestas defensivas de la planta [Zhao et al 2010]. En las plantas de *C. paniculata* del sitio S1 se registró los niveles más altos de betacianinas en comparación con los otros sitios, sugiriendo que las plantas en este sitio sufrieron el ataque de patógenos y respondieron induciendo una mayor concentración de betacianinas.

En cuanto a los cambios temporales, si bien se evidenció un incremento de la altura y el follaje de las plantas (propios del crecimiento de la planta), se registró una reducción de los rasgos morfológicos (densidad estomática), fisiológicos (SLA y Fv/Fm) y bioquímicos (clorofilas y carotenoides) asociados con la desecación del suelo de la loma. Estas modificaciones en los rasgos funcionales de la planta, le permitiría tolerar la restricción hídrica hacia el final de la temporada y evitar mayores efectos negativos sobre su desempeño. Si bien la sequía redujo la actividad fotosintética (a través de una reducción de la concentración de pigmentos y la eficiencia fotosintética), la reducción del SLA y de la densidad estomática permitirían mejorar el uso eficiente del agua [Vendramini et al 2002; Hopkins et al 2009; Wu et al 2010].

En relación al desempeño reproductivo de *C. paniculata* se observó que las plantas de los sitios más bajos lograron su madurez reproductiva más temprano (octubre) en comparación con los sitios más elevados (Figura 10b). Los sitios de elevación intermedia S2 y S3 lograron equiparar el nivel de madurez reproductiva de los sitios bajos hacia el final de la temporada (noviembre, Figura 10a). Existe evidencia que el florecimiento temprano es una respuesta adaptativa a la sequía en plantas anuales

[Heschel & Riginos 2005; Sherrard & Maherali 2006; Franks et al 2007; Wu et al 2010; Franks 2011] y perennes de vida corta [Anderson et al 2012]. Este florecimiento temprano puede favorecer el escape de las plantas a las condiciones más severas de sequía, como se ha visto en otras especies [Caruso et al 2006; Volis et al 2007; Franks et al 2007]. Cabe resaltar que en el sitio más elevado (S1), si bien *C. paniculata* incrementó su madurez reproductiva hacia el final de la temporada, no alcanzó a equiparar el nivel alcanzado por los sitios bajos o intermedios. Este mismo patrón se observó para la salida reproductiva (promedio de flores más frutos): mientras que los sitios bajos alcanzaron la mayor salida reproductiva más temprano, los sitios intermedios equipararon estos niveles al final de la temporada. El menor desempeño reproductivo de *C. paniculata* en el sitio más elevado puede ser explicado por las condiciones de estrés que representó este sitio y que afectó de manera muy marcada los rasgos fisiológicos y bioquímicos de las plantas con respecto al resto de sitios estudiados.

Relación entre atributos de la planta y la salida reproductiva de *C. paniculata*

A través de nuestro estudio hemos registrado que el efecto de algunos atributos morfológicos de *C. paniculata* sobre su salida reproductiva fue consistente a lo largo de toda temporada reproductiva (positivo: altura, número de hojas, Tabla 7a y b), mientras que otros rasgos fisiológicos solo la afectaron hacia el final del período de evaluación (positivo: eficiencia fotosintética, y negativo: SLA). Adicionalmente, solo en octubre se registró el efecto del sitio sobre el número de estructuras reproductivas (Tabla 7a). La pérdida de la influencia del sitio sobre la salida reproductiva de *C. paniculata*, hacia el final de la temporada, puede estar asociada a la similitud de las condiciones del suelo entre los sitios, tomando en cuenta que en la evaluación final, todos los sitios tuvieron suelos igualmente secos (Figura 5).

En relación a los atributos morfológicos, los resultados muestran una evidente influencia del tamaño y número de hojas sobre el número de estructuras reproductivas en la planta. Está documentada la relación entre la altura y desempeño reproductivo en especies vegetales [Stocklin & Favre 1994; MacIntosh 2002]. Es muy frecuente encontrar una relación positiva entre ambos atributos, [*Stenocereus thurberi*,

Bustamante & Búrquez 2008; *Ferocactus sp.*, MacIntosh 2002; excepto *Lotus corniculatus*, Ollerton & Lack 1998], especialmente cuando existe una alta disponibilidad de recursos. Los rasgos morfológicos asociados a las hojas (como número, longitud y densidad), favorecerían la producción de flores y frutos debido a la mayor asimilación de agua y nutrientes en el suelo, que generan un mejor desarrollo vegetativo en plantas, previo a su etapa reproductiva [Morrow & Darrow 1940; Valencia et al 2016].

En relación a los atributos fisiológicos, en concordancia con nuestros resultados, otros estudios han reportado la relación positiva entre la eficiencia fotosintética y el desempeño reproductivo en otras especies vegetales, considerándose a esta variable fisiológica como un buen indicador del desempeño en plantas [*Taraxacum officinale*; Molina et al 2013].

En relación al SLA, el hallazgo de una relación negativa con la salida reproductiva puede ser explicado por una hipótesis funcional sobre ambientes con baja y alta disponibilidad de agua [Etterson 2004]. Hojas más esclerófitas (bajo SLA), evitan que las plantas pierdan excesiva agua, de ese modo mantienen la actividad fotosintética y la ganancia de carbono en un período de tiempo más prolongado [Reich et al 1999; Poorter et al 2009]. Para un cierto número de hojas, las hojas más largas incrementan el área fotosintética, la cual podría incrementar la ganancia de carbono cuando la disponibilidad de agua es alta [Dudley 1996].

VII. CONCLUSIONES

1. Los parámetros del suelo evidenciaron una gradiente espacial y temporal. Con la altitud, la humedad y materia orgánica aumentaron y la salinidad se redujo. Con el transcurso de los meses, la humedad y materia orgánica se redujeron en todo el rango de distribución.
2. Los atributos de *C. paniculata* mostraron una variación espacial y temporal, pero solo el área foliar específica, evidenció gradiente altitudinal, incrementándose con la elevación (más humedad y menos luz).
3. Los extremos de la distribución de *C. paniculata* representarían condiciones estresantes. Sin embargo, su menor desempeño reproductivo fue en el sitio más elevado (S1), donde experimentó una baja luminosidad y la presencia de posibles competidores y patógenos.
4. Hubo asociación entre rasgos morfológicos (altura y número de hojas de la planta) y fisiológicos (eficiencia fotosintética y área foliar específica), con la salida reproductiva de *C. paniculata*.
5. Se evidenció una asociación entre las variaciones en los rasgos de la planta *C. paniculata* (morfológicos, fisiológicos, bioquímicos y reproductivos) y el gradiente de humedad (disponibilidad hídrica en el suelo) en la loma.

VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Anderson, J. T., Inouye, D. W., McKinney, A. M., Colautti, R. I., & Mitchell-Olds, T. (2012). Phenotypic plasticity and adaptive evolution contribute to advancing flowering phenology in response to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279(1743), 3843-3852.
2. Anjum, S. A., Xie, X. Y., Wang, L. C., Saleem, M. F., Man, C., & Lei, W. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6(9), 2026-2032.
3. Ballaré, C. L. (2014). Light regulation of plant defense. *Annual review of plant biology*, 65, 335-363.
4. Baltzer, J. L., & Thomas, S. C. (2007). Determinants of whole-plant light requirements in Bornean rain forest tree saplings. *Journal of Ecology*, 95(6), 1208-1221.
5. Brack, A., & Mendiola, C. (2002). Perú Ecológico. Capítulo 8: El Desierto y las Lomas costeras.
6. Brako, L., & Zarucchi, J. L. (1993). Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Peru. Missouri Botanical Garden.
7. Bustamante, E., & Búrquez, A. (2008). Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*). *Annals of botany*, 102(6), 1019-1030.
8. Cao, S., Liu, T., Jiang, Y., He, S., Harrison, D. K., & Joyce, D. C. (2012). The effects of host defence elicitors on betacyanin accumulation in *Amaranthus mangostanus* seedlings. *Food chemistry*, 134(4), 1715-1718.
9. Carlson, J. E., Adams, C. A., & Holsinger, K. E. (2015). Intraspecific variation in stomatal traits, leaf traits and physiology reflects adaptation along aridity gradients in a South African shrub. *Annals of botany*.
10. Caruso, C. M. (2006). Plasticity of inflorescence traits in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae) in response to soil water availability. *American Journal of Botany*, 93(4), 531-538.
11. Craine, J. M., & Reich, P. B. (2005). Leaf-level light compensation points in shade-tolerant woody seedlings. *New Phytologist*, 166(3), 710-713.

12. De Mera, A. G. (1995). Una nueva especie de *Cistanthe* (Portulacaceae) del Perú. In *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 53(2), 252-254.
13. Dillon, M., Leiva-González, S., Zapata-Cruz, M., Lezama-Asencio, P., & Quipuscoa-Silvestre, V. (2011). Floristic checklist of the Peruvian lomas formations. *Arnaldoa*, 18(1), 07-32.
14. Dudley, S. A. (1996). Differing selection on plant physiological traits in response to environmental water availability: a test of adaptive hypotheses. *Evolution*, 92-102.
15. Ehlers, W., & Goss, M. (2016). Water dynamics in plant production. 26-30.
16. Etterson, J. R. (2004). Evolutionary potential of *Chamaecrista fasciculata* in relation to climate change. I. Clinal patterns of selection along an environmental gradient in the Great Plains. *Evolution*, 58(7), 1446-1456.
17. Evans, J., & Poorter, H. (2001). Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment*, 24(8), 755-767.
18. Franks, S. J. (2011). Plasticity and evolution in drought avoidance and escape in the annual plant *Brassica rapa*. *New Phytologist*, 190(1), 249-257.
19. Franks, S. J., Sim, S., & Weis, A. E. (2007). Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(4), 1278-1282.
20. Hamanishi, E. T., Thomas, B. R., & Campbell, M. M. (2012). Drought induces alterations in the stomatal development program in *Populus*. *Journal of experimental botany*.
21. Herrera, A. (2009). Crassulacean acid metabolism and fitness under water deficit stress: if not for carbon gain, what is facultative CAM good for? *Annals of Botany*, 103(4), 645-653.
22. Heschel, M. S., & Riginos, C. (2005). Mechanisms of selection for drought stress tolerance and avoidance in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany*, 92(1), 37-44.
23. Hopkins, W. G. H., & Norman, P. A. (2004). Introduction to plant physiology.
24. Jaleel, C. A., Manivannan, P. A. R. A. M. A. S. I. V. A. M., Wahid, A., Farooq, M., Al-Juburi, H. J., Somasundaram, R. A. M. A. M. U. R. T. H. Y., & Panneerselvam, R. (2009). Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and

- pigments composition. *International Journal Agriculture of Biology*, 11(1), 100-105.
25. Jiménez, P., Villegas, L., Villasantec, F., Talaverad, C., & Ortega, A. (2012). Las Lomas de Atiquipa: agua en el desierto.
 26. Li, Z., & Yu, D. (2009). Factors affecting leaf morphology: a case study of *Ranunculus natans* CA Mey. (Ranunculaceae) in the arid zone of northwest China. *Ecological research*, 24(6), 1323-1333.
 27. Lichtenthaler, H. K., & Buschmann, C. (2001). Chlorophylls and carotenoids: Measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. *Current protocols in food analytical chemistry*.
 28. Llellish M., J. Odar & H. Trinidad (2015). Guía de Flora de las Lomas de Lima. Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre. Lima, Perú.
 29. López, R., Climent, J., & Gil, L. (2010). Intraspecific variation and plasticity in growth and foliar morphology along a climate gradient in the Canary Island pine. *Trees*, 24(2), 343-350.
 30. Lopez-Iglesias, B., Villar, R., & Poorter, L. (2014). Functional traits predict drought performance and distribution of Mediterranean woody species. *Acta Oecologica*, 56, 10-18.
 31. Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of experimental botany*, 51(345), 659-668.
 32. McIntosh, M. E. (2002). Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology*, 159(1), 1-13.
 33. Miatto, R. C., Wright, I. J., & Batalha, M. A. (2016). Relationships between soil nutrient status and nutrient-related leaf traits in Brazilian cerrado and seasonal forest communities. *Plant and Soil*, 1-21.
 34. Molina-Montenegro, M. A., Salgado-Luarte, C., Oses, R., & Torres-Díaz, C. (2013). Is physiological performance a good predictor for fitness? Insights from an invasive plant species. *PloS one*, 8(10)
 35. Molyneux, P. (2004). The use of the stable free radical diphenylpicrylhydrazyl (DPPH) for estimating antioxidant activity. *Journal Science Technology*, 26(2), 211-219.

36. Morrow, E. B., & Darrow, G. M. (1940). Relation of number of leaves in November to number of flowers the following spring in the Blakemore strawberry. *American Society of Horticulture*, 37, 571-573.
37. Ollerton, J., & Lack, A. (1998). Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in shape *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology*, 139(1), 35-47.
38. Onoda, Y., Saluñga, J. B., Akutsu, K., Aiba, S. I., Yahara, T., & Anten, N. P. (2014). Trade-off between light interception efficiency and light use efficiency: implications for species coexistence in one-sided light competition. *Journal of Ecology*, 102(1), 167-175.
39. Poorter, L., & Markesteijn, L. (2008). Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, 40(3), 321-331.
40. Poorter, H., Niinemets, Ü. Poorter, L., Wright, I. J., & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3), 565-588.
41. Quezada, I. M., Zotz, G., & Gianoli, E. (2014). Latitudinal variation in the degree of crassulacean acid metabolism in *Puya chilensis*. *Plant Biology*, 16(4), 848-852.
42. Rambal, S., Ourcival, J. M., Joffre, R., Mouillot, F., Nouvellon, Y., Reichstein, M., & Rocheteau, A. (2003). Drought controls over conductance and assimilation of a Mediterranean evergreen ecosystem: scaling from leaf to canopy. *Global Change Biology*, 9(12), 1813-1824.
43. Reddy, A. R., Chaitanya, K. V., & Vivekanandan, M. (2004). Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of plant physiology*, 161(11), 1189-1202.
44. Reich, P. B., Ellsworth, D. S., Walters, M. B., Vose, J. M., Gresham, C., Volin, J. C., & Bowman, W. D. (1999). Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80(6), 1955-1969.
45. Reverter, B. R., Sánchez-Cañete, E. P., Resco, V., Serrano-Ortiz, P., Oyonarte, C., & Kowalski, A. S. (2010). Analyzing the major drivers of NEE in a Mediterranean alpine shrubland. *Biogeosciences*, 7(9), 2601-2611.
46. Ripley, B. S., Abraham, T., Klak, C., & Cramer, M. D. (2013). How succulent leaves of Aizoaceae avoid mesophyll conductance limitations of photosynthesis and survive drought. *Journal of experimental botany*.

47. Roberts, M. R., & Paul, N. D. (2006). Seduced by the dark side: integrating molecular and ecological perspectives on the influence of light on plant defence against pests and pathogens. *New Phytologist*, *170*(4), 677-699.
48. Schöb, C., Armas, C., Guler, M., Prieto, I., & Pugnaire, F. I. (2013). Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *Journal of Ecology*, *101*(3), 753-762.
49. Sherrard, M. E., & Maherali, H. (2006). The adaptive significance of drought escape in *Avena barbata*, an annual grass. *Evolution*, *60*(12), 2478-2489.
50. Silva, E. D., Ribeiro, R. V., Ferreira-Silva, S. L., Viégas, R. A., & Silveira, J. A. G. (2010). Comparative effects of salinity and water stress on photosynthesis, water relations and growth of *Jatropha curcas* plants. *Journal of Arid Environments*, *74*(10), 1130-1137.
51. Sims, D. A., Gebauer, R. L. E., & Pearcy, R. W. (1994). Scaling sun and shade photosynthetic acclimation of *Alocasia macrorrhiza* to whole-plant performance—II. Simulation of carbon balance and growth at different photon flux densities. *Plant, Cell & Environment*, *17*(8), 889-900.
52. Sotomayor Melo, D. A., & Jiménez Milón, P. (2008). Condiciones meteorológicas y dinámica vegetal del ecosistema costero Lomas de Atiquipa (Caravelí-Arequipa) en el sur del Perú. *Ecología Aplicada*, *7*(1-2), 1-8.
53. Stocklin, J., & Favre, P. (1994). Effects of plant size and morphological constraints on variation in reproductive components in two related species of *Epilobium*. *Journal of Ecology*, *735*-746.
54. Taiz, L., Taiz, E., Zeiger, E., Uhart, S., Uhart, H. & Solanich, F. (2006). Plant physiology.
55. Valencia, E., Méndez, M., Saavedra, N., & Maestre, F. T. (2016). Plant size and leaf area influence phenological and reproductive responses to warming in semiarid Mediterranean species. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *21*, 31-40.
56. Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *237*-257.
57. Van Kleunen, M., & Fischer, M. (2005). Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, *166*(1), 49-60.

58. Vendramini, F., Díaz, S., Gurvich, D. E., Wilson, P. J., Thompson, K., & Hodgson, J. G. (2002). Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, *154*(1), 147-157.
59. Verslues, P. E., & Juenger, T. E. (2011). Drought, metabolites, and Arabidopsis natural variation: a promising combination for understanding adaptation to water-limited environments. *Current opinion in plant biology*, *14*(3), 240-245.
60. Volis, S., Mendlinger, S., & Ward, D. (2002). Differentiation in populations of *Hordeum spontaneum* along a gradient of environmental productivity and predictability: life history and local adaptation. *Biological Journal of the Linnean Society*, *77*(4), 479-490.
61. Wu, C. A., Lowry, D. B., Nutter, L. I., & Willis, J. H. (2010). Natural variation for drought-response traits in the *Mimulus guttatus* species complex. *Oecologia*, *162*(1), 23-33.
62. Zhao, S. Z., Sun, H. Z., Chen, M., & Wang, B. S. (2010). Light-regulated betacyanin accumulation in euhalophyte *Suaeda salsa* calli. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, *102*(1), 99-107.
63. Zhou, H. H., Chen, Y. N., Li, W. H., & Chen, Y. P. (2010). Photosynthesis of *Populus euphratica* in relation to groundwater depths and high temperature in arid environment, northwest China. *Photosynthetica*, *48*(2), 257-268.

IX. ANEXOS

Anexo 1. Matriz de correlación entre las variables del suelo: porcentaje de humedad, conductividad eléctrica (C.E), pH y porcentaje de materia orgánica (M.O). Se muestran el coeficiente de correlación de Pearson (r) y los valores de p .

a. Setiembre

	Humedad	pH	C.E
pH	0.022		
C.E	- 0.611*	- 0.669**	
M.O	0.766**	- 0.085	- 0.39

b. Octubre

	Humedad	pH	C.E
pH	- 0.494		
C.E	- 0.451	- 0.097	
M.O	0.68**	0.126	- 0.462

c. Noviembre

	Humedad	pH	C.E
pH	- 0.022		
C.E	- 0.282	- 0.713**	
M.O	0.59*	- 0.248	0.051

Valores de $*p < 0.05$, $**p < 0.01$, son mostrados en negrita

Anexo 2. Análisis de Varianza de dos vías de los parámetros evaluados en el suelo de los 5 sitios de estudio en la Reserva Nacional de Lachay. Los factores corresponden a los sitios y temporadas evaluadas.

	DF	MS	F	p
Porcentaje de Humedad				
Temporada	2	341.77	547.21	<0.001
Sitio	4	13.30	21.29	<0.001
Temporada x Sitio	8	3.42	5.48	<0.001
Error	30	0.62		
Porcentaje de Materia Orgánica				
Temporada	2	3.56	9.63	<0.001
Sitio	4	4.55	12.33	<0.001
Temporada x Sitio	8	0.98	2.65	0.02
Error	30	0.37		
pH				
Temporada	2	0.06	0.70	0.50
Sitio	4	0.31	3.85	0.01
Temporada x Sitio	8	0.14	1.71	0.14
Error	30	0.08		
Conductividad Eléctrica				
Temporada	2	31362.02	5.14	0.01
Sitio	4	125220.92	20.51	<0.001
Temporada x Sitio	8	15922.19	2.61	0.03
Error	30	6106.58		

Valores significativos son mostrados en negrita

Anexo 3. Matriz de correlación entre las variables de la planta *Cistanthe paniculata*. Se muestran el coeficiente de correlación de Pearson (r) y valores de p.

a. Setiembre

	[1]	[2]	[3]	[4]
Altura [1]				
Diámetro basal [2]	0.33 ***			
Número de hojas [3]	0.48 ***	0.31 ***		
Fv/Fm [4]	-0.02	-0.03	0.10	0.04
SLA [5]	-0.11	-0.12	0.05	0.64 ***

b. Octubre

	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]	[9]
Altura [1]									
Número de hojas [2]	0.00								
Longitud de estomas [3]	0.05	3.00							
Estructuras Reproductivas [4]	0.28 **	0.39 ***	-0.02						
Fv/Fm [5]	-0.21 *	0.19	-0.10	-0.04					
SLA [6]	-0.27 **	0.26 *	0.02	-0.19	0.22 *				
Índice Estomática [7]	-0.03	-0.16	-0.12	-0.27 **	-0.02	0.12			
Densidad Estomática [8]	0.06	-0.05	-0.18	-0.11	0.05	0.03	0.71 ***		
Clorofila (a+b) [9]	0.19	0.01	-0.29	0.28	0.08	-0.21	-0.21	-0.27	
Carotenoides [10]	0.39	0.20	-0.40	0.37	-0.25	-0.34	-0.21	-0.15	0.80 ***

c. Noviembre

	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]	[9]	[10]	[11]	[12]
Altura [1]												
Número de hojas [2]	0.43 ***											
Grosor de hoja [3]	0.29 **	0.30 **										
Longitud del estomas [4]	-0.08	-0.11	-0.25 *									
Estructuras Reproductivas [5]	0.51 ***	0.61 ***	0.21 **	-0.22 *								
Fv/Fm [6]	-0.01	0.21 *	0.33 **	-0.27 **	0.20 *							
SLA [7]	-0.17	0.00	-0.46 ***	0.42 ***	-0.18	-0.06						
Índice estomático [8]	0.01	-0.14	-0.08	0.10	-0.04	0.12	0.21 *					
Densidad estomática [9]	0.04	-0.09	-0.09	-0.15	0.05	0.19	0.11	0.73 ***				
Clorofilas totales [10]	-0.17	0.02	0.10	-0.26 **	-0.06	0.32 **	-0.13	-0.10	0.02			
Carotenoides [11]	-0.12	-0.13	0.01	-0.33 **	-0.10	0.23 *	-0.26 **	-0.11	-0.02	0.80 ***		
Betacianina [12]	-0.18	-0.18	-0.38 ***	0.40 ***	-0.20	-0.20 *	0.40 ***	0.39 ***	0.22 *	-0.12	-0.21 *	
Capacidad antioxidante [13]	-0.02	-0.06	0.04	-0.04	0.03	-0.20 *	-0.10	-0.14	-0.04	-0.09	-0.18	0.14

Valores de * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ son mostrados en negrita

Anexo 4. Análisis de Varianza de dos vías de los principales atributos de *C. paniculata* en los 5 sitios de estudio en la Reserva Nacional de Lachay. Los factores corresponden a los sitios y temporadas evaluadas.

	DF	MS	F	p
Altura				
Temporada	2	9383.78	422.63	<0.001
Sitio	4	138.74	6.25	<0.001
Temporada*Sitio	8	44.38	2.00	0.047
Error	281	22.20		
Número de hojas				
Temporada	2	569.68	23.87	<0.001
Sitio	4	143.14	6.00	<0.001
Temporada*Sitio	8	112.74	4.72	<0.001
Error	281	23.87		
Densidad Estomática				
Temporada	1	987.4	4.07	0.045
Sitio	4	571.1	2.35	0.055
Temporada*Sitio	4	330.9	1.36	0.248
Error	186	242.6		
Fv/Fm				
Temporada	2	0.0660	267.57	<0.001
Sitio	4	0.0031	12.53	<0.001
Temporada*Sitio	8	0.0009	3.60	<0.001
Error	281	0.0002		
SLA				
Temporada	2	5432	22.65	<0.001
Sitio	4	15850	66.10	<0.001
Temporada*Sitio	8	4617	19.25	<0.001
Error	281	240		
Índice Estomático				
Temporada	1	18.53	1.02	0.31
Sitio	4	117.77	6.47	<0.001
Temporada*Sitio	4	26.26	1.44	0.22
Error	186	18.21		
Clorofilas Totales				
Temporada	1	56.22	100.37	<0.001
Sitio	4	3.91	6.98	<0.001
Temporada*Sitio	4	1.26	2.24	0.07
Error	107	0.56		
Carotenoides				
Temporada	1	4.98	121.67	<0.001
Sitio	4	0.35	8.66	<0.001
Temporada*Sitio	4	0.11	2.73	0.03
Error	107	0.04		

Valores significativos son mostrados en negrita.

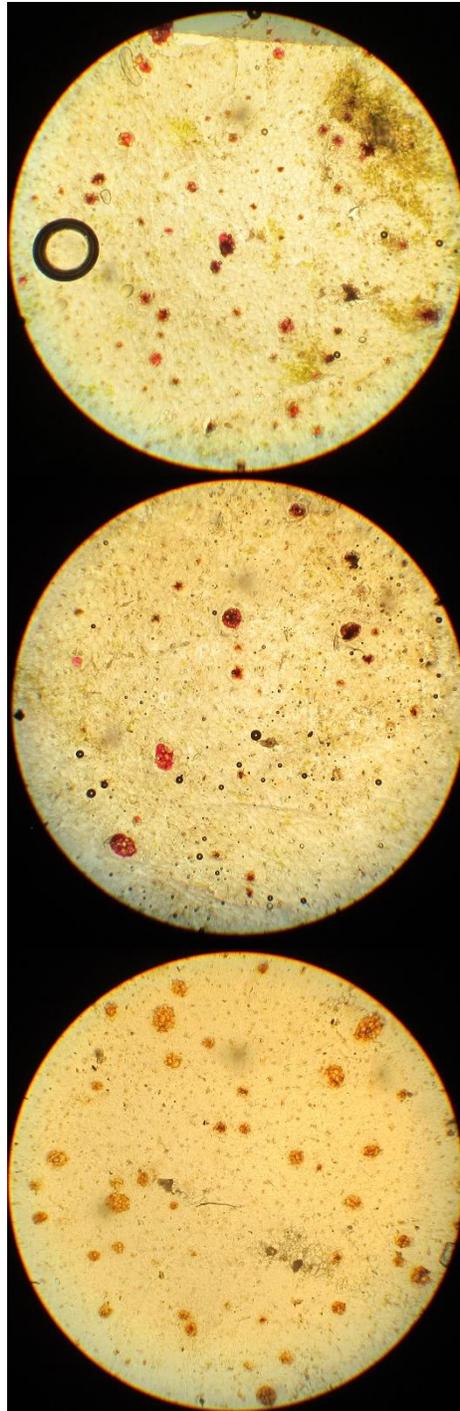
Anexo 5. Comparación del atributo bioquímico clorofila a/b, registrado durante octubre y noviembre (2014) en cinco sitios a lo largo de la distribución de *C. paniculata* Se realizó un ANOVA de una vía para la variable. Se muestra el promedio (± 1 EE). NS=no significativo.

Sitio	Octubre	Noviembre
S1	3.56 \pm 0.14	2.81 \pm 0.32
S2	2.85 \pm 0.31	4.62 \pm 0.98
S3	4.17 \pm 0.20	4.87 \pm 0.18
S4	3.64 \pm 0.50	4.57 \pm 0.57
S5	3.29 \pm 0.15	3.46 \pm 0.64
	Valor de F	
Sitio	2.80 NS	1.28 NS

Anexo 6. Hojas del sitio S1 (más elevado, húmedo y oscuro) en la Reserva. Se muestra la distribución de los puntos rojos sobre el haz.



Anexo 7. Cortes histológicos longitudinales observados a 100X en microscopio, de las hojas de plantas ubicadas en el sitio S1, en la Reserva Nacional de Lachay. Se muestra pigmentos rojos observados a nivel microscópico.



Anexo 8. Relación entre la luminosidad y el porcentaje de humedad registrados a lo largo del área de estudio en Julio de 2016. Se muestra la tendencia (línea negra) y el intervalo de confianza al 95% (líneas azules).

