



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Diferentes aproximaciones para determinar la evapotranspiración real de *Espeletia hartwegiana* en páramos de Colombia

Andrea Marisela Ruiz Páez

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias

Departamento de Ciencias Forestales

Posgrado en Bosques y Conservación Ambiental

Medellín, Colombia

2019

Diferentes aproximaciones para determinar la evapotranspiración real de *Espeletia hartwegiana* en páramos de Colombia

Andrea Marisela Ruiz Páez

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Bosques y Conservación Ambiental

Director:

Prof. Conrado Tobón Marín, PhD

Línea de Investigación:

Ecohidrología de Ecosistemas de Alta Montaña

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias

Departamento de Ciencias Forestales

Posgrado en Bosques y Conservación Ambiental

Medellín, Colombia

2019

*...yo soy la lluvia
la música del aire
el acuífero cantando transparencia
yo soy el riachuelo
el tejido
la puntada que ata el cerro con el mar.*

Juan Guillermo Sánchez

Agradecimientos

A aquellas personas e instituciones que han contribuido con la meta de mi maestría, el profesor Conrado Tobón Marín, director de esta investigación por el seguimiento y supervisión de todo el proceso durante estos años, a Colciencias y sus programas de apoyo a la investigación en el proyecto “Impacto de la desaparición de los glaciares sobre el funcionamiento ecohidrológico de los ecosistemas de páramo en Colombia” y estímulos a la investigación “Jóvenes investigadores”, por brindarme la oportunidad de iniciar mi investigación, al grupo de investigación “Hidrología y Modelación de Ecosistemas” por su apoyo y orientación. Igualmente agradezco las sugerencias y comentarios de los profesores Guillermo Vásquez Velásquez y María Helena Gutiérrez Lagoueyte, también doy las gracias a la familia Bustos, guías del páramo de Romerales, por acompañar mi trabajo en campo y acogerme en su hogar, asimismo un agradecimiento especial a mi familia por su apoyo, ánimo y cariño. A todos ellos, muchas gracias.

Resumen

Diferentes aproximaciones para determinar la evapotranspiración real de *Espeletia hartwegiana* en páramos de Colombia

En el presente estudio se compararon tres métodos para determinar la evapotranspiración real de *Espeletia hartwegiana* Sch. Bip. ex Cuatrec., especie representativa del páramo de Romerales (PNN Nevados), localizado en el departamento del Quindío, Colombia. Se calculó evapotranspiración en lámina de agua (mm) mediante: i) la aproximación del balance de energía de acuerdo con Penman-Monteith PM, ii) cambios en el balance de agua a través de humedad volumétrica del suelo HV y iii) flujo de savia por método de pulso de calor HRM en individuos de *Espeletia hartwegiana*. Para esto se calcularon los valores de la evapotranspiración por los diferentes métodos y se compararon los resultados obtenidos, se aplicó correlación de Spearman y pruebas no paramétricas entre los resultados. Finalmente se formularon ecuaciones lineales de calibración del método PM usando valores de evapotranspiración por método de pulso de calor HRM. Los resultados indican que los métodos estudiados presentan valores de evapotranspiración real con distribución homogénea principalmente en los datos de 6 a 18 horas, asimismo se presenta alta correlación entre los (PM-HV y PM-HRM) y baja correlación de HV-HRM a pesar de estar ubicados en compartimentos contiguos. De acuerdo con la baja tasa de evapotranspiración tomada directamente de la vegetación y con la media por debajo de la media Penman-Monteith, se deduce que el método pulso de calor HRM tiene un nivel de confiabilidad para estimar la evapotranspiración real de *E. hartwegiana*. Por lo tanto se generó una ecuación para ajustar el método de PM, de tal manera que futuras investigaciones puedan utilizar dicho método ajustado, para una determinación más aproximada de la evapotranspiración real, especialmente en ecosistemas de páramo.

Palabras clave: Penman-Monteith, Humedad volumétrica, pulso de calor HRM, *Espeletia hartwegiana*, páramo andino.

Abstract

Different approaches to determine the real evapotranspiration of *Espeletia hartwegiana* in paramos of Colombia

In the present study three methods were compared to determine the real evapotranspiration of *Espeletia hartwegiana* Sch. Bip. ex Cuatrec., a representative species of Romerales paramo (PNN Nevados), located in the department of Quindío, Colombia. Evapotranspiration (mm) was calculated by: i) the energy balance according to Penman- Monteith PM, ii) changes in the soil water balance through volumetric soil moisture measurements SM and iii) sap flow by HRM heat pulse method in *Espeletia hartwegiana* individuals. To do so, evapotranspiration values were calculated by the different methods and the results obtained were compared between them; Spearman correlation and nonparametric tests were applied between the results. Finally, linear calibrations of the PM method were formulated using evapotranspiration values by HRM heat pulse method. The results indicate that the methods studied present values of real evapotranspiration with homogeneous distribution mainly in the data from 6 to 18 hours, likewise high correlation is presented between (PM-SM and PM-HRM) and low correlation of SM-HRM, despite being located in adjacent compartments. According to the low rate of evapotranspiration taken directly from the vegetation through the HRM method, and with the average Penman-Monteith, it follows that the HRM heat pulse method has a reliability level to estimate the real evapotranspiration of *E. hartwegiana*. Therefore, an equation was generated to adjust the PM method, so that future research can use this adjusted method, for a more accurate determination of real evapotranspiration, especially in paramo ecosystems.

Key words: Penman-Monteith, soil water balance, HRM heat pulse, *Espeletia hartwegiana*, Andean paramo.

Contenido

	Pág.
Resumen.....	IX
Lista de figuras.....	XIII
Lista de tablas.....	XIV
Lista de Símbolos y abreviaturas.....	1
Introducción.....	3
1. Planteamiento del problema.....	8
1.1 Problemática identificada.....	8
1.2 Objetivo General.....	10
1.3 Objetivos Especificos.....	10
2. Marco referencial.....	11
2.1 Páramos.....	11
2.2 Evapotranspiración.....	12
2.3 Balance de Energía.....	14
2.4 Resistencia de superficie.....	15
2.5 Determinación de evapotranspiración por el método de Penman-Monteith....	16
2.6 Aproximación para determinar evapotranspiración por el método Humedad volumétrica del suelo.....	17
2.7 Determinación de la evapotranspiración por el método de pulso de calor (HRM).....	19
3. Metodología.....	21
3.1 Localización de la zona de estudio.....	21
3.2 Clima.....	22
3.3 Suelo.....	22
3.4 Vegetación.....	23
3.5 Métodos.....	24
3.5.1 Medición de variables climáticas y aplicación del método Penman-Monteith .	24
3.5.2 Medición de la Humedad volumétrica del suelo.....	27
3.5.3 Medición del flujo de savia por pulso de calor HRM.....	29
3.6 Análisis estadísticos.....	31

4.	Resultados y discusión.....	32
4.1	Estimaciones de evapotranspiración a partir de Penman- Monteith, Humedad volumétrica y pulso de calor HRM	32
4.2	Análisis correlacional de los métodos	37
4.3	Análisis de confiabilidad entre los métodos de evapotranspiración.....	32
4.4	Ajuste para calibrar datos de evapotranspiración.	42
4.5	Discusión.....	43
5.	Conclusiones y recomendaciones	50
5.1	Conclusiones	50
5.2	Recomendaciones	51
6.	Bibliografía	53

Lista de figuras

	Pág.
Figura 1: Sitio de estudio en el páramo de Romerales, cuenca de la quebrada Cardenas, Quindío.....	21
Figura 2: Estación de medición de evapotranspiración usando balance de energía por el método de Penman-Monteith y estación de flujo de savia en <i>Espeletia hartwegiana</i> , mediante mediciones de pulso de calor en el xilema.....	25
Figura 3: Estación de medición de la Humedad del suelo con la técnica de TDR a tres profundidades diferentes, dentro de la zona de raíces de la Espeletia.	28
Figura 4: Evapotranspiración de la vegetación por los métodos Penman-Monteith, Humedad volumétrica y pulso de calor HRM (mm/10min) durante el período de estudio.	34
Figura 5: Comparación de métodos de evapotranspiración (mm/10min) en doce horas de cada día con radiación solar (kW/m ²).....	37
Figura 6: Comparación de la media entre métodos Penman-Monteith, Humedad volumétrica y pulso de calor HRM (mm).....	41
Figura 7: Regresión lineal entre método Penman-Monteith y pulso de calor HRM.....	42

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 1: Variables y ecuaciones de los métodos de evapotranspiración Penman-Monteith, Humedad volumétrica en el suelo y pulso de calor HRM.	26
Tabla 2: Estadísticos de la media y desviación estándar de los valores de evapotranspiración por los métodos Penman-Monteith, pulso de calor HRM y Humedad volumétrica.....	35
Tabla 3: Media y desviación estándar de los métodos de evapotranspiración durante un día.....	36
Tabla 4: Valores de correlación de Spearman en los métodos de evapotranspiración.....	38
Tabla 5: Valor p de pruebas no paramétricas.....	39

Lista de Símbolos y abreviaturas

Símbolos con letras latinas

Símbolo	Término	Unidad SI
c_p	calor específico	[MJ kg ⁻¹ °C ⁻¹]
d	desplazamiento de una corriente de aire	[m]
e_s	presión de vapor a saturación para un período determinado	[kPa]
e_a	presión real de vapor	[kPa]
$e_s - e_a$	déficit de presión de vapor con respecto a la saturación	[kPa]
ET	evapotranspiración	[mm día ⁻¹]
ET_r	evapotranspiración real o actual	[mm día ⁻¹]
ET_o	evapotranspiración del cultivo de referencia	[mm día ⁻¹]
ET_c	evapotranspiración del cultivo bajo condiciones estándar	[mm día ⁻¹]
ET_{caj}	evapotranspiración del cultivo bajo condiciones no-estándar	[mm día ⁻¹]
H	calor sensible	[MJ m ⁻² día ⁻¹]
HR	Humedad relativa	[%]
h	altura del cultivo	[m]
k	constante de von Karman	[0,41]

Símbolo	Término	Unidad SI
P	presión atmosférica	[kPa]
R_n	radiación neta	[kJ m ⁻² s ⁻¹]
r_a	resistencia aerodinámica	[s m ⁻¹]
r_s	resistencia del cultivo o resistencia superficial (total)	[s m ⁻¹]
T	temperatura del aire	[°C]
u_2	velocidad del viento a 2 m sobre la superficie del suelo	[m s ⁻¹]
u_z	velocidad del viento a una altura z m sobre la superficie del suelo	[m s ⁻¹]
z	altura de medición del viento	[m]
z_o	altura de la rugosidad para la transferencia de calor sensible desde la superficie	[m]
γ	constante psicométrica	[kPa °C ⁻¹]
Δ	pendiente de la curva de presión de vapor a saturación	[kPa °C ⁻¹]
λ	calor latente de vaporización	[MJ kg ⁻¹]
λET	flujo de calor latente	[MJ m ⁻² día ⁻¹]
ρ_a	densidad media del aire	[kg m ⁻³]
ρ_w	densidad del agua	[kg m ⁻³]

Introducción

La evapotranspiración (ET) es la combinación de dos procesos (Transpiración y evaporación del agua desde el dosel) por los que el agua en estado líquido sale a través de la superficie del suelo por evaporación o mediante estructuras de una planta (usualmente estomas) por transpiración de la vegetación (Allen, Pereira, Raes, & Smith, 2006). Teniendo en cuenta que la evapotranspiración contribuye con el mayor porcentaje de agua que sale de la superficie terrestre hacia la atmósfera (Chow, V., Maidment, D., Mays, 1994), se ha puesto gran interés en conocer las tasas de evapotranspiración de diferentes tipos de vegetación en el mundo, ya que es una variables involucrada en la comprensión de los sistemas ecohidrológicos y los modelos atmosféricos (Oglesby & Gutowski, 2005). En la agricultura y en plantaciones forestales, la determinación de la evapotranspiración permite cuantificar el agua utilizada por dicha vegetación y por ende conocer las prácticas de gestión de agua y planificación de recursos hídricos; el tema es igualmente importante para los estudios sobre ambientes naturales, donde la evapotranspiración sirve como un indicador de la vegetación del ecosistema y la dinámica hidráulica, además es un aspecto crítico en los modelos climáticos (Allen, Pereira, Howell, & Jensen, 2011a); Kool et al., 2014; Ershadi, McCabe, Evans, & Wood, 2015).

Durante el estudio de la evapotranspiración se han otorgado diferentes denominaciones para comprender este proceso. Por un lado se conoce por el nombre de evapotranspiración en condiciones estándar (ET_c) a la salida de agua de superficies vegetales con buenas condiciones hídricas y de nutrientes a nivel del suelo que presentan máxima producción de acuerdo a óptimas condiciones climáticas (Allen et al., 2006). En el caso que la vegetación tenga limitaciones en el abastecimiento de agua o de nutrientes en el suelo se denomina evapotranspiración en condiciones no estándar (ET_{cn}) o

evapotranspiración real (ET_r), donde se tiene en cuenta la posible fluctuación de las condiciones del suelo e incluso de manejo del cultivo (Allen et al., 2006). Cuando se disponen de parámetros fisiológicos y aerodinámicos de cultivos específicos y se conoce la condición de humedad del suelo, se calcula la evapotranspiración de una superficie o cultivo de referencia (ET_0) donde se manejan coeficientes de cultivo previamente establecidos (Allen et al., 2006).

Las aproximaciones más usadas para calcular la evapotranspiración real son las que abordan el balance de energía de la superficie de la vegetación. El modelo de balance de energía propuesto por Penman en 1948 se refiere al equilibrio que se mantiene entre la energía de radiación neta (R_n) y calor sensible (H) con las salidas de energía procedentes de suelo (G) y de la vegetación (λET). En este sentido se toman datos meteorológicos como radiación solar, temperatura del aire, presión de vapor y velocidad del viento para encontrar el flujo de calor latente λET .

Si bien el balance de energía solo tiene en cuenta flujos de energía vertical, en 1965 Monteith demuestra que la naturaleza de la superficie foliar afecta la transferencia de energía y la salida de agua de los sistemas vegetales por eso incluye mecanismos de resistencia aerodinámica al modelo Penman. En este nuevo modelo (Penman-Monteith), se consideran las siguientes variables: (Δ) pendiente de presión de saturación, (R_n) radiación neta en la superficie, (P) densidad de aire, (p_c) el calor específico del aire seco, (e_s) presión de vapor de saturación del aire a cierta altura por encima de la superficie, (e) presión de vapor del aire y (r_s/r_a) resistencias de superficie (Allen et al., 2006).

Otra aproximación para determinar la evapotranspiración real con base en balance de energía, es la relación de Bowen, método que consiste en medir los gradientes de temperatura y presión de vapor cerca de la superficie sin tener en cuenta características de la superficie vegetal. En estas circunstancias no se requiere datos aerodinámicos, pero demanda coeficientes de calor sensible además de radiación neta, flujo de calor del suelo, calor específico y densidad del aire que toma a partir de termopares aéreos y

placas de flujo de calor en el suelo para el cálculo de evapotranspiración real (Allen et al., 2011a).

Por otro lado la correlación de Eddy mide flujos verticales de calor sensible en la zona de turbulencia, por encima de la vegetación. Por lo tanto en este método se usan sensores de respuesta rápida, radiómetros y placas de flujo de calor que miden densidad del aire, presión atmosférica, desviación de humedad y velocidad del viento con el fin de establecer calor latente, calor sensible y dióxido de carbono que hacen parte de la turbulencia que se describe sobre la vegetación. Aquí se deben realizar mediciones y correcciones en el mismo punto para el adecuado muestreo de la capa límite (Allen, Pereira, Howell, & Jensen, 2011b).

Con base en lo anterior es evidente que los principales métodos de evapotranspiración se centran en el flujo de energía de la atmósfera e integran pocas características de las plantas. Hasta el momento los métodos que estiman evapotranspiración tienen en cuenta lo que sucede a nivel de la atmósfera o a nivel del suelo por separado pero ninguno reconoce el papel de la planta como conducto primario de retorno de agua a la atmósfera y a su vez se desprecian los mecanismos de control de uso de agua que ésta ejerce sobre el ciclo hidrológico (Asbjornsen et al., 2011). Esta situación puede generar datos de evapotranspiración poco reales o aproximados a las plantas; mientras no se evalué el flujo de agua que transita por todos los compartimentos involucrados en la salida de agua por evapotranspiración, es decir suelo, planta y atmósfera (Hultine, Williams, Burgess, & Keefer, 2003; Scholz et al., 2007; Xu & Singh, 2005; Jacobsen, Pratt, Davis, & Ewers, 2008).

Teniendo en cuenta que la dinámica hidrológica de suelo tiene un efecto directo sobre el flujo hidrológico de la vegetación (Jothityangkoon, Sivapalan, & Viney, 2000), se pueden realizar mediciones directas en ese compartimento (Tobon, Bruijnzeel, Frumau, & Calvo-Alvarado, 2010). Actualmente los estudios de humedad gravimétrica en el de suelo

permiten registrar el contenido de agua basados en reflectancia de ondas que viajan a través de dispositivos metálicos llamados Dominio del tiempo por reflectometría (Time Domain Reflectometry, TDR), que se ubican a diferentes profundidades del suelo. Estas mediciones se hacen en el lugar y de manera continua en el tiempo, mostrando cambios en la cantidad de disposición de agua en minutos, horas y días con la ventaja de examinar los registros en campo y realizar la calibración de las mediciones de TDR en laboratorio (Tobón, 1999; Allen et al., 2011b).

Asimismo, existen otros métodos que permiten medir directamente en el tallo de las plantas el flujo de savia. Uno de esos métodos se fundamenta en un pulso de calor (HRM), en el cual se registran pulsos de calor que se mueven por conducción y convección en la corriente del xilema en el tallo o rama de la planta. Para emitir el calor y recibir los cambios de temperatura se ubican dos sensores de temperatura, uno corriente arriba y otro corriente debajo de un calentador ubicado en la mitad, a una distancia de 0,006 m entre tales dispositivos. El calentador emite ondas de calor cada unidad de tiempo seleccionada y los sensores miden la difusión de esta onda a través del flujo de savia. Una vez se tienen registros de temperatura de los sensores se aplican fórmulas para encontrar la velocidad de conducción y el flujo de agua por área en el individuo (Burgess et al., 2001; Eller, Lima, & Oliveira, 2013).

Si bien la cuantificación de evapotranspiración se hace frecuentemente para cultivos agrícolas con gran precisión, de los sistemas naturales existe poca información (Allen et al., 2011b). En el caso de sistemas naturales como los páramos se presenta poca información de la tasa de evapotranspiración real con la cual se pueda conocer el funcionamiento hidrológico de tales ecosistemas (Buytaert et al., 2006; Tobón, 2009). Del mismo modo no se ha estudiado la evapotranspiración real por métodos diferentes del balance de energía de Penman-Monteith, como tampoco se ha investigado la vegetación de los páramos andinos por lo tanto hay información dispersa o desactualizada en relación a la evapotranspiración real (Buytaert et al., 2006; Tobón, 2009).

De acuerdo con lo anterior, este estudio tiene como objetivo determinar la evapotranspiración real de la *Espeletia hartwegiana* Sch. Bip. ex Cuatrec., en el páramo de Romerales (Quindío, Colombia), llevando a cabo una comparación entre tres métodos o aproximaciones: Balance de energía a través de Penman- Monteith (PM), balance hídrico en la zona de raíces, por medio de la Humedad volumétrica del suelo (HV) y el método de flujo de savia a través del tronco de la Espeletia, por medio de mediciones de pulso de calor (HRM), con equipos automáticos ubicados a una altura de 2 metros sobre la superficie (PM), en zona de raíces (HV) y el tallo de las plantas (HRM), respectivamente. Por medio de la determinación de la media y la desviación estándar, se analiza la variabilidad de cada método, también se aplica correlación Spearman para explorar la asociación entre los métodos y de esa manera se proponen aproximaciones para determinar la evapotranspiración real con un mayor nivel de confiabilidad a las condiciones de *Espeletia hartwegiana*, además se ofrecen ecuaciones lineales que permitan calibrar valores de evapotranspiración real en vegetación del páramo.

1. Planteamiento del problema

1.1 Problemática identificada

La evapotranspiración contribuye con el mayor porcentaje de agua que sale de la superficie terrestre hacia la atmósfera por lo tanto se ha puesto gran interés en conocer las tasas de evapotranspiración ya que permite comprender modelos atmosféricos, hidrológicos y eco-hidrológicos (Chow, V., Maidment, D., Mays, 1994; Otles & Gutowski, 2005; Asbjornsen et al., 2011). Para cuantificar la evapotranspiración se han propuesto métodos indirectos que se centran en los principios de energía a nivel de la atmósfera sobre la vegetación (balance de energía). Por ejemplo el balance de energía propuesto por Penman-Monteith (1965), el cual es uno de los métodos indirectos más usados y combina la transferencia de energía con principios aerodinámicos de resistencia de superficie para estimar el flujo de calor latente, el cual está determinado principalmente por variables climatológicas como humedad, radiación neta, temperatura del aire, presión de vapor de saturación del aire y velocidad del viento (Ershadi et al., 2015).

Teniendo en cuenta que los métodos indirectos establecen la transferencia de energía a nivel de la atmósfera circundante de la vegetación se reportan errores en el cálculo de la evapotranspiración real. Aunque los métodos basados en el balance de energía Penman-Monteith se consideran precisos para calcular la evapotranspiración, se producen errores en el cálculo de la evapotranspiración real en vegetación dispersa de acuerdo a la ausencia de estabilidad atmosférica, cálculo inexacto de la pendiente de la curva de presión de vapor y emisión de radiación de onda larga, así como subestimación de la temperatura de superficie (Otles & Gutowski, 2005; Dhungel, R., Allen, R., Trezza, R. & Robison, 2014). En este sentido los valores de evapotranspiración encontrados mediante el balance de energía PM y otros métodos basados en parámetros climáticos tienden a generalizar características de la estructura de la vegetación o bien son poco prácticos para el caso de bosques y vegetación natural donde la distribución espacial de las

variables climatológicas es heterogénea y la arquitectura es compleja de acuerdo a las interacciones de la estructura de las plantas con el entorno (Daudet, Le Roux, Sinoquet, & Adam, 1999).

La evapotranspiración real no solo depende de las características de la atmósfera sino que integra algunas características de la vegetación y el contenido de agua en el suelo. La dificultad en hallar un valor más real de la evapotranspiración con los métodos tradicionales se debe a la falta de medición de compartimentos de la planta. Hasta el momento los métodos que se usan tienen en cuenta lo que sucede a nivel de la atmósfera o a nivel del suelo por separado, pero ninguno reconoce el papel de la planta como conducto primario de retorno de agua a la atmósfera y a su vez se desprecian los mecanismos de control de uso de agua que ésta ejerce sobre el ciclo hidrológico (Asbjornsen et al., 2011).

De esta manera es pertinente ampliar la información de evapotranspiración actual de vegetación representativa como *Espeletia hartwegiana*. La implementación de diferentes métodos para calcular la evapotranspiración actual de *Espeletia hartwegiana* permite comprender el uso de agua por compartimentos y a su vez permite identificar la relación que tienen los valores de evapotranspiración a nivel del suelo con el de tallos y cada uno de estos con la atmósfera circundante.

Adicionalmente, la cuantificación de evapotranspiración real en los ecosistemas de páramo es relevante ya que existe muy poca información al respecto. A pesar que los páramos son ecosistemas con alto rendimiento hídrico por la capacidad de autorregular la entrada y la salida de agua a partir de características particulares de su suelo, vegetación y clima (Hofstede, Pool, & Mena, 2003), la información sobre evapotranspiración es poca y está basada esencialmente en la aproximación del método PM (Tobón, 2009); por lo tanto es pertinente robustecer la generación de nuevo conocimiento sobre el funcionamiento hidrológico de estos ecosistemas.

Dada la importancia de calcular la evapotranspiración para ecosistemas de páramo, con la presente investigación se planteó las siguientes preguntas de investigación:

¿Cómo se relacionan los valores de evapotranspiración calculados por los métodos Penman-Monteith, Humedad volumétrica del suelo y pulso de calor HRM medidos en *Espeletia hartwegiana* en el páramo de Romerales?

¿Cuál es el nivel de confiabilidad de los métodos Penman-Monteith, Humedad volumétrica del suelo y pulso de calor HRM para calcular la evapotranspiración real en *Espeletia hartwegiana*?

1.2 Objetivo General

Determinar la evapotranspiración real en *Espeletia hartwegiana*, mediante la aplicación y comparación de tres métodos diferentes: Penman-Monteith, Humedad volumétrica del suelo y pulso de calor en el páramo de Romerales.

1.3 Objetivos Específicos

1. Caracterizar la evapotranspiración de *Espeletia hartwegiana* por medio de los métodos balance de energía Penman-Monteith, Humedad volumétrica del suelo y Pulso de calor, HRM.
2. Identificar las relaciones entre los valores de la evapotranspiración real determinados por tres métodos diferentes, en *Espeletia hartwegiana*.
3. Proponer los métodos de mayor nivel de confiabilidad para determinar la evapotranspiración real de la vegetación en ecosistemas de páramo, específicamente de *Espeletia hartwegiana*.

2. Marco referencial

2.1 Páramos

Los páramos andinos son ecosistemas distribuidos en el neotrópico con gran variedad de lagos, turberas y pastizales mezclados con matorrales y bosques de baja estatura. Ellos cubren las partes superiores de los Andes, aproximadamente a 8° latitud Norte y 11° latitud Sur, entre aproximadamente 3000 m y 4500 m de altitud (Hofstede et al., 2003; Buytaert et al., 2006).

Estos ecosistemas forman una franja discontinua entre la Cordillera de Mérida en Venezuela y la depresión de Huancabamba al norte de Perú. Hay otros páramos separados, uno en Costa Rica y otro en Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia (Hofstede et al., 2003). En todos ellos se pueden reconocer temperaturas entre -11 y 25 ° C, valores de precipitación desde 700 mm hasta 3000 mm e incluso 6000 mm/año, altos niveles de radiación UV, fuertes vientos, baja evapotranspiración y presión atmosférica así como presencia de fuertes heladas (Hofstede et al., 2003). También se encuentran biomas similares en otros continentes, por ejemplo hay pastizales tropicales alpinos en África en un cinturón que se extiende desde Etiopía, Uganda, Kenia, Tanzania y Suráfrica mientras en Nueva Guinea e Indonesia hay menor número de éstos pastizales sobre las montañas; la similitud de estos biomas con los páramos neotropicales es el aislamiento y las especies presentes pues corresponden familias como Poaceae, Asteraceae y Ericaceae (Hofstede et al., 2003; Buytaert et al., 2006).

En el caso de los páramos Colombianos corresponden a zonas de vida por encima de los 3000 msnm. Ellos se caracterizan por ser más extensos e interconectados ente si, generalmente se ubican desde el límite superior del bosque andino y el límite inferior de los glaciares e incluso bordes de nieve. Su clima es frío y el relieve es modelado por

acumulación y retiro de las masas glaciares. Predomina una vegetación herbácea y de pajonales que pueden llegar a formar bosques bajos donde sobresalen los frailejones como vegetación representativa del lugar, así mismo se presentan humedales, ríos, quebradas, arroyos, turberas, pantanos, lagos y lagunas. Comprende tres franjas en orden ascendente: el subpáramo, el páramo propiamente dicho y el superpáramo (Baptiste & Ruggiero, 2011).

Los páramos son ecosistemas capaces de autorregular la entrada y la salida de agua a partir de características particulares de su suelo, vegetación y clima (Hofstede et al., 2003). El suelo, normalmente de origen volcánico, aporta minerales que definen una estructura de alta porosidad, y la lenta transformación de materia orgánica de acuerdo a las bajas temperaturas, esto permite la acumulación de carbono y la formación de complejos órgano-minerales estables donde se retiene el agua y las plantas pueden absorber los nutrientes, manteniendo así sus poblaciones (Bruijnzeel, 2004; Buytaert et al., 2006). La forma de crecimiento y las características de la vegetación paramuna no solo intercepta y dirige agua hacia el suelo sino que mantiene una baja evapotranspiración, regulando el uso y la demanda del agua (Cárdenas, 2016); en este sentido se genera una provisión de agua que sostiene el sistema hidrológico dando lugar a ríos, represas y lagunas donde finalmente la población se abastece del recurso hídrico. En palabras de Bruijnzeel (2004) estos ecosistemas actúan como una "esponja" llenándose de agua durante los períodos lluviosos y liberarla uniformemente durante períodos secos.

2.2 Evapotranspiración

El agua se evapora de una variedad de superficies, tales como lagos, ríos, caminos, suelos y vegetación mojada a partir de energía proporcionada por radiación solar directa y, en menor grado, la temperatura ambiente del aire. A medida que ocurre la evaporación, el aire circundante se satura y el proceso se vuelve lento hasta detenerse cuando el vapor circundante no se transfiere a la atmósfera y permanece alrededor de la

hoja, la tasa de recambio de este aire saturado por un aire más seco depende de la velocidad del viento (Allen et al., 2006).

En las plantas, la evaporación de agua es simultánea al proceso de transpiración por lo tanto se prefiere usar el término evapotranspiración (ET). El agua es succionada desde el xilema a las paredes celulares del mesófilo, donde se evapora a través de los estomas, el vapor se difunde en la capa estacionaria de aire de la superficie externa de la hoja a la vez que el CO₂ difunde en sentido opuesto a favor de del gradiente de concentración (Taiz, L. & Zeiger, 2006). El agua se mueve por esta ruta transportando nutrientes desde el suelo y en algunos casos facilitando la refrigeración de las hojas cuando se encuentran a alta temperatura (Larcher, 2003).

En la evapotranspiración real de la vegetación se combina eventos físicos y fisiológicos. Cuando la radiación solar genera un aumento en la temperatura del aire y la humedad atmosférica es baja, se presenta una disminución de presión de vapor a nivel de la atmósfera que demanda vapor del interior de la hoja y genera el movimiento ascendente de agua por el xilema hacia el exterior de la hoja; en ese sentido la salida de agua por evapotranspiración real se compensa con la entrada de agua a través de las raíces se considera que el flujo de agua entre planta y atmósfera responde a la transferencia de energía entre tales compartimentos (Allen et al., 2006).

Actualmente la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO) propone el modelo Penman-Monteith como el método más preciso para estimar evapotranspiración en plantas tanto en condiciones estándar como en cultivos de referencia (Allen et al., 1998). En condiciones de suelo óptimas o conocidas se establece la evapotranspiración usando el modelo balance de energía Penman-Monteith, el cual determina el flujo de calor latente (λ ET) o la cantidad de agua que se evapora de una

superficie por hora, día, meses e incluso un año en unidades de $[\text{MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}]$ o en milímetros (mm) por unidad de tiempo (Allen et al., 2006).

2.3 Balance de Energía

El balance de energía es la base teórica del método de evapotranspiración planteado por Penman en 1948. Este autor plantea una aproximación algebraica de la transferencia de calor entre vegetación y atmósfera, lo cual indica que la energía que llega a la superficie vegetal debe ser igual a la energía que sale de la superficie en el mismo periodo de tiempo (Snyder & Melo-Abreu, 2010). Desde este principio la energía de radiación calienta el aire y forma un flujo de calor sensible que llega a la vegetación donde ocurre el cambio de estado del agua líquida a vapor de agua y de esa manera el calor sensible pasa a ser calor latente; en el caso contrario de saturación del aire, se reestablece el calor sensible y las moléculas de agua se depositan sobre la superficie por condensación (Snyder & Melo-Abreu, 2010).

En esta perspectiva el balance de energía determina el flujo de agua por evapotranspiración en los vegetales. La transferencia de calor sensible a calor latente entre los vegetales y la atmósfera se puede cuantificar a través de factores climáticos como radiación solar, humedad del aire, déficit de presión de vapor y velocidad del viento ya que estas variables participan en condiciones atmosféricas de baja saturación donde se demanda agua de los vegetales y favorece la evapotranspiración real de las plantas (Allen et al., 2006). Un factor determinante en este intercambio de energía es la capa de aire que rodea a las superficies vegetales también conocida como capa límite que genera un tipo de aislamiento del dosel de la planta e interviene en la transferencia de calor (Snyder & Melo-Abreu, 2010).

2.4 Resistencia de Superficie

La resistencia de superficie o resistencia estomática y resistencia aerodinámica, corresponden a una serie de factores que intervienen en la cantidad de agua que sale por evapotranspiración real en las plantas. La resistencia de superficie es un parámetro propuesto por Monteith para comprender la evapotranspiración real de la vegetación y se identifica como uno de los factores control que ejerce la planta desde sus hojas a la evapotranspiración. Por ejemplo se tiene una resistencia por parte de los estomas en el momento que estos se cierran e impiden la salida de vapor de agua a través de los poros estomáticos, esta se reconoce como resistencia estomática (r_s), por otro lado la naturaleza de la superficie foliar (si es rugosa o no) se considera limitante para la evapotranspiración ya que aumenta la fricción del aire al desplazarse sobre superficies vegetales, por lo cual se le da el nombre de resistencia aerodinámica, (r_a) (Allen et al., 2006; Taiz, L. & Zeiger, 2006).

La resistencia de superficie se relaciona con factores como velocidad del viento para dirigir la evapotranspiración real. La resistencia de superficie con sus componentes resistencia estomatal y/o resistencia aerodinámica ejercen control a la difusión del vapor de agua que sale de las hojas de la vegetación, dependiendo de las condiciones de la capa estacionaria de la hoja y la velocidad del viento, esto quiere decir que cuando el aire que reposa alrededor de la hoja forma una capa estacionaria gruesa es la resistencia aerodinámica que limita la pérdida de vapor de agua, sin embargo cuando la capa estacionaria es delgada y cambia por efectos de la velocidad del viento entonces se reduce la resistencia aerodinámica y la resistencia estomática ejerce el principal control sobre la pérdida de agua desde la hoja (Taiz, L. & Zeiger, 2006). Características anatómicas y morfológicas pueden entrar a generar cambios en el grosor de la capa estacionaria y por lo tanto la resistencia de superficie (Mora-Osejo, L. & Sturm, 1994). Aunque en el balance de energía Penman-Monteith se incluye una ecuación para integrar este tipo de resistencia, en la práctica, normalmente se subestima este parámetro (Oglesby, 1986).

& Gutowski, 2005).

2.5 Determinación de la evapotranspiración por el método de Penman- Monteith

En 1948 Penman propone una ecuación para estimar la tasa de evapotranspiración desde superficies terrestres. Este cálculo se centra en el flujo de calor latente (λE) teniendo en cuenta que sucede un balance de energía entre la energía de radiación neta y calor sensible con salidas de energía procedentes del suelo y vegetación (Allen et al., 2006) lo cual impulsa la evapotranspiración por esto el método de evapotranspiración también recibe el nombre modelo de balance energético.

Más adelante Monteith mejoró el modelo de Penman mediante la inclusión de resistencia de superficie, es decir, incluyendo variables de vegetación al modelo (Monteith, 1965). La resistencia de la superficie combina flujos convectivos provenientes de la superficie de los vegetales y de la capa circundante a los mismos que restringen la salida de aire hacia la atmósfera (Snyder & Melo-Abreu, 2010), en este sentido se incluyen valores de resistencia de la vegetación que logran ajustar la transferencia aerodinámica del método de balance de energía Penman-Monteith (Allen et al., 2006).

Cuando el balance de energía incluye resistencias de superficie funciona como un circuito. De acuerdo con Monteith (1965) la ecuación aerodinámica de transferencia de vapor tiene un comportamiento análogo a la ley de Ohm, donde (e_o) y (e_a) son equivalentes a voltajes o potenciales, (r_a) y (r_s) son equivalentes a resistencias eléctricas en serie, y el flujo de calor latente es análogo a la corriente eléctrica, de manera que siendo un circuito eléctrico lineal, cuando se duplica ($e_o - e_a$) también se duplica λE y en el caso que (r_a) o (r_s) se reduzca a la mitad entonces λE se duplica.

Penman-Monteith, es uno de los métodos más utilizados para calcular evapotranspiración ya que usa parámetros climáticos fácilmente disponibles (Allen et al., 2006). Los parámetros que se requieren en Penman-Monteith son valores climáticos como radiación neta, temperatura del aire, humedad relativa y velocidad del viento, por su parte de la vegetación requiere área foliar y temperatura a nivel de la hoja; todos estos se pueden registrar desde estaciones climáticas con un manejo adecuado.

2.6 Aproximación para determinar evapotranspiración por el método de Humedad volumétrica del suelo

Este método fue propuesto por (Tobón, 1999), mediante el cual se determina la cantidad de agua que hay en el suelo, dentro de la zona de raíces finas de la planta, teniendo en cuenta los cambios espacio-temporales de la humedad; es decir la dinámica de la humedad del suelo. El método de evapotranspiración por humedad volumétrica aplica el principio que las plantas disminuyen su transpiración hasta valores de cero, cuando el suelo está por encima de capacidad de campo (saturación) y cuando alcanza valores de punto de marchitez (suelo seco en campo); en el primer caso, por falta de oxígeno en el suelo y en el segundo, por escasez de agua (Tobón, 1999). Además, cuando el suelo está saturado, ocurren flujos considerables de agua, movidos por el potencial gravimétrico, lo que impide determinar la porción de agua utilizada por las plantas para la evapotranspiración, la cual, bajo estas condiciones de saturación, se espera que sea muy baja a nula (Tobón, 1999). Por el contrario, cuando la humedad del suelo está entre capacidad de campo y punto de marchitez permanente, es decir, agua disponible para las plantas, los flujos verticales y laterales de agua son muy bajos (pequeños flujos de agua bajo condiciones de no saturación) y por ende los cambios de humedad volumétrica en la zona de raíces finas, corresponden a la disminución del agua en el suelo debida a pérdida de agua por evapotranspiración de la vegetación, es decir, al agua que es

tomada por las plantas para sus procesos de transpiración. Para una mayor exactitud, el método requiere que las mediciones de agua en el suelo, en la zona de raíces finas, se haga automáticamente a escalas temporales muy cortas, entre 1 y 10 minutos, y con un alto número de sensores de humedad, instalados alrededor de la zona de raíces finas de la vegetación (Tobón, 1999).

Esta aproximación se fundamenta en principios de flujo de agua bajo condiciones de saturación del suelo (Darcy, 1856) y flujos de agua en condiciones de no saturación (Richards, 1961). Teniendo en cuenta que el suelo de páramo retiene gran cantidad de agua, este puede encontrarse en condiciones cercanas a saturación la mayor parte del tiempo mientras los macroporos eventualmente no están saturados (Cárdenas, 2016); en tales condiciones el cambio de la humedad del suelo corresponde al agua absorbida por la vegetación, mientras cantidades muy pequeñas se pueden perder por flujos no saturados y evaporación por ascenso higroscópico, situaciones que se pueden despreciar si el potencial de evaporación es muy bajo, caso específico de los páramos, por sus condiciones climáticas (Tobón, 2015).

Con base en lo anterior la humedad volumétrica del suelo (mm) se mide por medio de la Técnica de Reflectometría de Dominio Temporal TDR, la cual consta de un reflectómetro (CS616, Campbell Sci.) el cual genera un pulso electromagnético (20 kHz y 1,5 GHz) que se transmite por un cable coaxial hasta sondas ubicadas a diferentes profundidades en el suelo. Una vez ocurre la reflexión de este pulso electromagnético se establece una relación de tiempo con cantidad de agua, ya que en presencia de agua la onda se propaga más lento que cuando hay poca cantidad de la misma, finalmente los registros de la propagación del pulso se almacenan como humedad volumétrica en un datalogger (Robinson, Schaap, Or, & Jones, 2005).

2.7 Determinación de la evapotranspiración por el método de pulso de calor (HRM)

El método de pulso de calor (HRM, por sus siglas en inglés) fue propuesto por Burgess en 2001 y establece la tasa de flujo de savia en la madera de las plantas como flujo de corriente de transpiración de las mismas. El flujo de calor a través del xilema ha sido estudiado por algunas técnicas como Balance de calor (Sakuratani, 1981), pulso de calor por compensación CHPV de Swanson y Whitfield (Kool et al., 2014) y Disipación de calor (Granier, 1987) sin embargo el método de pulso de calor (HRM) calcula bajas tasas de flujo de agua en el xilema a través de la emisión de calor y recepción de la diferencia de temperatura que corresponde a la disipación de energía en el tallo debido a la conducción y convección del pulso de calor en la corriente de transpiración (Burgess et al., 2001).

Por lo tanto a partir de datos de temperatura y tiempo se estima la velocidad de conducción de flujo de savia que equivale a la transpiración de la planta. HRM registra la relación de incremento de temperatura siguiendo la liberación del pulso de calor en puntos equidistantes hacia arriba y abajo del calentador, luego estos datos de temperatura son usados para calcular velocidad de pulso de calor y velocidad de savia siguiendo las ecuaciones propuestas por (Burgess et al., 2001). Para extrapolar estas mediciones de temperatura a flujo de savia, se halla el producto de velocidad de savia y área de sección transversal del xilema, estos resultados se convierten a litros y se obtiene flujo de savia en lámina de agua (mm) (Burgess et al., 2001).

De esta manera el método de pulso de calor (HRM) consta de un calentador y dos agujas colocados sobre tallos o raíces de las plantas a una misma profundidad y distancia. Generalmente se ubican agujas a 0,6 cm corriente arriba y corriente abajo del calentador,

mientras los pulsos de calor se programan desde un datalogger hacia el calentador (Burgess et al., 2001). Entre las ventajas del método de pulso de calor (HRM) es que tiene bajos requerimientos de energía, los datos se almacenan de forma continua en un datalogger además se corrigen errores térmicos y efectos de herida (Burgess et al., 2001; Allen et al., 2011a).

En ese sentido para estimar evapotranspiración real con mayor aproximación a la vegetación se deben aplicar métodos directos en la planta. Actualmente se presentan métodos novedosos que estudian compartimentos de la planta como el tallo a partir del método de relación de calor HRM o se estudia la zona de raíces con el método de Humedad volumétrica. El primero consiste en determinar la velocidad de flujo de agua a partir de la medición continua del flujo de calor que se disipa en la corriente ascendente de agua en el xilema de acuerdo con la convección de un pulso de calor registrado por sensores ubicados en el tallo de las plantas (Burgess et al., 2001); mientras que la aproximación de Humedad volumétrica de la zona de raíces establece la diferencia de contenido de agua a nivel del suelo en un lapso de tiempo, método que esta basado en la reflectancia de ondas que viajan a través de dispositivos metálicos (técnica de reflectometría de dominio comunmente llamada TDR) ubicados a diferentes profundidades del suelo (Tobón, 1999).

3. Metodología

3.1 Localización del sitio de estudio

El páramo de Romerales se localiza sobre la cordillera Central entre los departamentos Quindío y Tolima dentro del Parque Natural Los Nevados. ($4^{\circ} 41' 21,3''$ N $75^{\circ} 25' 01,4''$ W a 3919 msnm). En este páramo se seleccionaron diferentes sitios o parcelas de medición, para evaluar las variables climáticas, la humedad volumétrica del suelo y las mediciones de flujo de savia en *Espeletia hartwegiana*. Para el presente trabajo se seleccionaron los datos de un período de mediciones continuas de seis días mientras el suelo estuvo por debajo de capacidad de campo, en el cual se obtuvieron datos pareados de todas las variables, es decir, se midieron paralelamente las variables climáticas, de humedad del suelo y flujo de savia durante seis días sin lluvia, con mediciones cada 10 minutos.

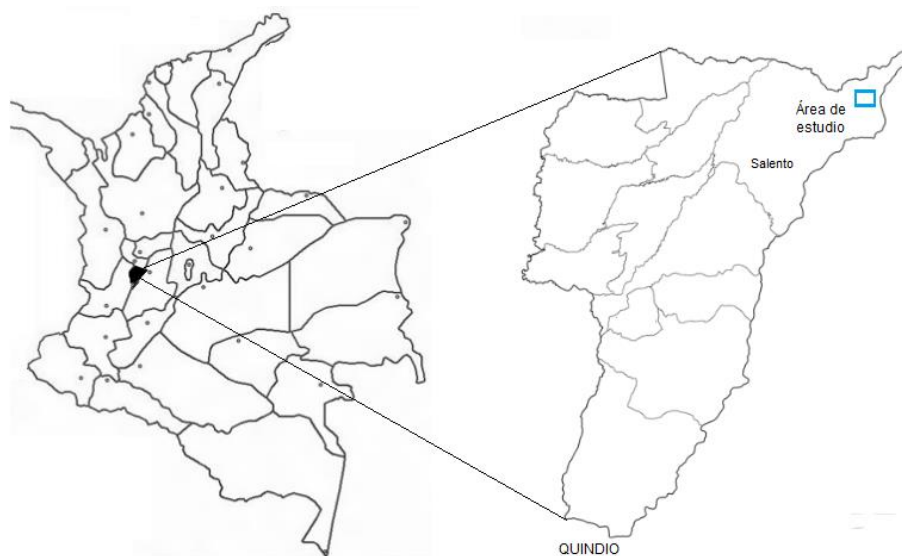


Figura 1. Sitio de estudio en el páramo de Romerales, cuenca de la quebrada Cardenas, Quindío. (Escala 1:10000000, 1: 250000).

3.2 Clima

El clima es caracterizado por bajas temperaturas (0-13°C) y alta humedad relativa (91% en promedio). Otro parámetro como radiación solar presenta valores de 257 (W/m²) en promedio, mientras que la velocidad del viento es de 4 (m/s⁻¹) en promedio y la precipitación es de 1485 mm anual. En este páramo se registran valores significativos de entradas de agua por niebla y llovizna de 60 mm anual, lo cual es una entrada adicional a la recibida por la lluvia, lo que se conoce como precipitación oculta (Cárdenas, 2016).

3.3 Suelo

Los suelos del páramo de Romerales se enmarcan en la historia geológica de la cordillera Central. Durante el Plioceno–Pleistoceno se produjeron eventos volcánicos provenientes del nevado del Quindío, nevado Santa Isabel y cerro Santa Rosa que provocaron deshielo, formación de flujos de lodo y depósitos de material piroclástico que alteraron las formaciones superficiales y contribuyeron a la formación de agregados derivados de ceniza volcánica. En el proceso de meteorización tales sustratos dieron lugar a minerales como alófana y complejos aluminio-hierro Al/Fe que proporcionaron estabilidad de los compuestos húmicos en el horizonte superficial mientras el clima y el tiempo influenciaron la distribución de tamaño de las partículas generando texturas arenosas que corresponden a suelos ligeramente meteorizados de corta edad que se clasifican como Andisoles, Inceptisoles e Histosoles (IGAC, 2014).

A pesar del paso del tiempo desde la agregación de materiales volcánicos, los suelos de las cumbres andinas presentan poca alteración. De acuerdo a características como temperaturas bajas, erosión por viento o hielo, humedad variable y relieve accidentado en los páramos (Hofstede et al., 2003) sus suelos presentan bajas tasas de recambio de

sedimentos además de una lenta descomposición de materiales por parte de los microorganismos generando acumulación de materia orgánica semi-descompuesta que contribuyen al almacenamiento de carbono (Buytaert et al., 2006).

Con base en lo anterior los suelos del páramo de Romerales se caracterizan por tener textura franco-arenosa, alta permeabilidad, perfiles diferenciados en OABC y densidad aparente baja (menor de 0,85 g/cc). El alto contenido de materia orgánica establece una retención de humedad muy alta que disminuye a profundidad de acuerdo a la cantidad de materia orgánica y por la alteración de la alófana a materiales cristalinos. El pH oscila entre 5,0 y 5,5 y cuenta con alta capacidad de intercambio catiónico (IDEAM, 2010).

La elevada reserva de agua que se mantiene en los suelos de los páramos tiene importantes implicaciones hidrológicas. En el horizonte A la materia orgánica interactúa con la fracción mineral (formas Fe Y Al) dando origen a complejos que mejoran el equilibrio entre macro y micro poros y por lo tanto la relación aire-agua en el suelo; en esa perspectiva los suelos cuentan con estructura fuerte y porosa donde hay mayor retención de humedad (a 1500 kPa), conductividad hidráulica y regulación del agua que participa en el ciclo hidrológico (Buytaert et al., 2006).

3.4 Vegetación

La vegetación se compone de una gran variedad de especies endémicas con valor ecológico fundamental representado por arbustos, rosetas y pajonales (IDEAM, 2010). Una de las especies más conspicuas son las plantas del género *Espeletia*, las cuales presentan características hemixeromorfas (Mora-Osejo, L. & Sturm, 1994), la protección de meristemas a bajas temperaturas, la retención de hojas muertas alrededor del tallo, los mecanismos de superenfriamiento y la capacitancia (Goldstein, Meinzer, & Monasterio, 1984; Azocar, A. & Rada, 2006; Rada, García-Núñez, & Ataroff, 2009).

Estudios fisiológicos de algunas especies de frailejón indican que la intensidad de transpiración es baja y está regulada por radiación, temperatura, humedad relativa del aire o los cambios en el grado de saturación de agua del suelo (Cárdenas, 2016). Por otro lado la fluctuación de la transpiración también puede depender de factores endógenos, estructurales y fisiológicos propios de cada especie (Mora-Osejo, L. & Sturm, 1994).

3.5 Métodos

3.5.1 Medición de las variables climáticas y aplicación del método de Penman-Monteith

Dentro del páramo de Romerales, a una altura de 3919 msnm, se instaló una estación pluviométrica y una estación meteorológica (Davis Vantage Pro2) con la cual se midió: precipitación temperatura, humedad relativa del aire, Velocidad y dirección del viento. Déficit de presión de vapor se calculó a partir de Temperatura (grados centígrados) y valores de humedad relativa (%). La estación fue programada para medir las variables cada minuto y registrar datos promedios y totales (precipitación) cada 10 minutos. La estación fue programada para medir las variables cada 10 minutos durante 152 horas (Figura 2).

Con los valores de las variables climáticas de la estación meteorológica se aplicó el modelo de Penman-Monteith para determinar la evapotranspiración de referencia ET_0 . Para el cálculo de evapotranspiración de referencia a partir de balance de energía se usó el modelo de Monteith (1965) con modificaciones en parámetros de radiación neta y resistencia estomatal propuestos por Tobón (2015), de esta manera se calcularon valores de evapotranspiración de referencia en $[MJ\ m^{-2}\ día^{-1}]$, luego fueron transformados a lámina de agua en milímetros (mm) (Tabla 1). Una vez se obtuvieron valores de evapotranspiración cada 10 minutos se agregaron a escalas de 12 y 152 horas.



Figura 2. Estación de medición de evapotranspiración usando balance de energía por el método de Penman-Monteith y estación de flujo de savia en *Espeletia hartwegiana*, mediante mediciones del pulso de calor en el xilema.

Tabla 1. Ecuaciones y variables aplicadas en los métodos para calcular evapotranspiración mediante Penman-Monteith, Humedad volumétrica en el suelo y pulso de calor HRM.

Método	Ecuación	Variables	Autor	
Penman Monteith	$R_n - \lambda ET - H = 0$	<p>λET flujo del calor latente de evaporación [$\text{kJ m}^{-2} \text{s}^{-1}$], R_n flujo de la radiación neta en superficie [$\text{kJ m}^{-2} \text{s}^{-1}$], p densidad atmosférica [kg m^{-3}], c_p calor específico del aire húmedo [$\text{kJ kg}^{-1} \text{°C}^{-1}$], $(e_s - e_a)$ déficit de presión de vapor [kPa], r_s resistencia de la cubierta vegetal [s m^{-1}], r_a resistencia aerodinámica [s m^{-1}], Δ pendiente de la curva de presión de vapor [kPa °C^{-1}], γ constante psicométrica [kPa °C^{-1}], λ calor latente de vaporización [MJ kg^{-1}], T_a temperatura aire [°C], T_{dew} temperatura rocío [°C], d desplazamiento de una corriente de aire tomado como 0,86 [m], z altura de medición del viento [m], z_0 altura de la rugosidad para la transferencia de calor sensible desde la superficie tomada como 0,06 [m], k es la constante de Von Karman (0,41), u velocidad del viento [m s^{-1}] y VPD es déficit de presión [kPa].</p>	Penman - Monteith (1965).	
	$\lambda ET = \frac{\Delta(R_n - G) + p_c c_p \frac{(e_s - e_a)}{r_a}}{\Delta + \gamma \left(1 + \frac{r_s}{r_a}\right)}$			
	$\Delta = 0.200[0.07387 - 0.80172]7 - 0.000116$			
	$e_a = 611 \left[\frac{17.27 * T_a}{273.3 * T_a} \right]$			
Humedad volumétrica	$e_s = 611 \left[\frac{17.27 * T_{dew}}{273.3 * T_{dew}} \right]$	<p>V_i volumen de los recipientes que contienen las muestras de suelo [cm^3], M_s masa del suelo secado al horno (65°C por 48 horas) [g], p_b densidad aparente del suelo [g.cm^{-3}], M_w masa del agua en la muestra de suelo [g], θ_g humedad gravimétrica [cm^3/cm^3], p_w densidad del agua ($1\text{ }25\text{°C}$, igual a 1) [g.cm^{-3}], θ humedad volumétrica [cm^3/cm^3], θ_i humedad volumétrica resultante, z espesor de cada capa de suelo en donde se ubicaron los sensores y L lámina de agua.</p>	Tobón (2015).	
	$r_a = \frac{\left[\ln \left(\frac{z - d}{z_0} \right) \right]^2}{k^2 * u}$			
	$r_s = e^{-43245 - 0.00293R_n + 0.4123T - 0.0284VPD - 0.3246z}$			
	$\rho_b = \frac{M_s}{V_t} = \frac{M_s}{V_s + V_w + V_a}$			
Pulso de calor HRM	$\theta_g = \frac{M_w}{M_s}$	<p>V_h velocidad de pulso de calor [cm/h], k difusividad térmica de la madera [$\text{cm}^2 \text{s}^{-1}$], x distancia del sensor al calentador, v_1 cambio de temperatura del sensor superior, v_2 cambio de temperatura del sensor inferior, V_c velocidad de pulso de calor corregida [cm/h], b c d coeficientes para calcular ancho de la herida sobre la planta, V_s es velocidad de savia [cm/h], p_b densidad de la madera [g/cm^3], p_s densidad del agua [g/cm^3], C_w capacidad de calor específico de la madera [J/kg.°C], C_s capacidad de calor del agua [J/kg °C] y M_c contenido de Humedad [%]</p>	Frumau (2006), Tobón (1999, 2015).	
	$\theta = \frac{M_w}{M_s} \left(\frac{\rho_b}{\rho_w} \right)$			
	$L = \theta_i * z$			
	$V_h = \frac{k}{x} \ln \left(\frac{v_1}{v_2} \right) 3600$			
	$V_c = bV_h + cV_h^2 + dV_h^3$			
	$V_s = \frac{V_c \rho_b (C_w + m_c * C_s)}{\rho_s * C_s}$		Burgess (2001)	

3.5.2 Medición de la Humedad volumétrica del suelo

Cerca de la estación pluviométrica y meteorológica se midió la Humedad volumétrica del suelo, por debajo de la vegetación estudiada. Se seleccionaron cuatro individuos de *Espeletia hartwegiana* con altura entre 1,30 y 1,60 m con buen estado de las hojas y a nivel de su zona de raíces, se instalaron tres sensores de humedad (TDR, Campbell Sci), con el objetivo de establecer la dinámica de la Humedad volumétrica en el suelo dentro de la zona de raíces de cada *Espeletia*. Para esto se cavaron zanjas alrededor de las plantas monitoreadas, donde se instaló horizontalmente cada sensor. Los sensores fueron instalados a 0,10, 0,25 y 0,50 m de profundidad (Figura 3). Los sensores fueron conectados a un datalogger CR1000 (Campbell Sci), el cual se programó para medir los cambios en la humedad del suelo cada minuto y registra los valores promedios cada 10 minutos.

Los valores registrados por los sensores TDR se calibraron en laboratorio, siguiendo el método propuesto por Frumau (2006). El proceso consistió en trasladar los sensores y el suelo en moldes sin alterar el punto de medición, luego en el laboratorio se saturó el suelo y se midió la masa de todo el dispositivo (molde +sensor +sustrato +cableado) cada hora hasta tener una muestra seca, posteriormente este suelo se llevó al horno a 105°C por 48 horas (Frumau, A., Bruijnzeel, L.A & Tobón, 2006). Con los datos finales de masa y peso de la muestra se identificó densidad aparente del suelo (ρ_b), humedad gravimétrica (θ_g) y humedad volumétrica del suelo (θ) usando las ecuaciones de la Tabla 1. A partir del conjunto de datos pareados de humedad por los sensores TDR y los datos de Humedad volumétrica del suelo tomado en laboratorio, se obtuvieron ecuaciones con las cuales se calibraron las mediciones de campo.



Figura 3. Estación de medición de la Humedad del suelo con la técnica de TDR a tres profundidades diferentes, dentro de la zona de raíces de la Espeletia.

Con este conjunto de datos de Humedad por los sensores TDR y el conjunto de datos de Humedad volumétrica tomados en laboratorio se hallaron ecuaciones lineales. Se obtuvieron ecuaciones lineales para cada profundidad, y se reemplazaron valores de x (variable independiente) con los datos de Humedad volumétrica registrados en campo de manera que se consiguieron valores de Humedad volumétrica calibrada para cada profundidad del suelo.

Para conocer el contenido de agua de la zona de raíces disponible por la planta para su transpiración se utilizaron los datos calibrados de Humedad volumétrica que estuvieran entre punto de marchitez permanente y capacidad de campo, lo cual corresponde a valores que no superan el valor de $0,65 \text{ m}^3/\text{m}^3$ de acuerdo con análisis previos de la capacidad de retención de agua estudiados por Cárdenas (2016). En esta perspectiva, las mediciones de contenido de Humedad por debajo de $0,65 \text{ m}^3/\text{m}^3$, se consideraba agua retenida en los poros del suelo que las raíces de las plantas podían usar en su transpiración o agua disponible (E_{t_a}). El registro de datos se mantuvo por 152 horas y contenido de agua que superó el dato de $0,65 \text{ m}^3/\text{m}^3$ no se tuvo en cuenta ya que corresponde a la cantidad de agua que se mueve en el suelo por gravedad y ésta ya no es disponible para las plantas.

Para la determinación de la lámina de agua utilizada en transpiración por cada individuo, se identificó el cambio de contenido de agua con el paso del tiempo. El valor de Humedad volumétrica se consideró balance de agua a nivel del suelo, así que balance de agua del suelo pasados 10 minutos se restó con el valor de balance de agua del suelo inicial, y así sucesivamente con toda la base de datos. El valor de balance de agua del suelo resultante (θ) se multiplicó por el espesor de cada capa de suelo en donde se ubicaron los sensores (z), lo que permitió encontrar la lámina de agua (L en mm) (Tabla 1) usada por cada planta.

3.5.3 Medición del flujo de savia por pulso de calor (HRM)

Se hallaron tasas de transpiración de *E. hartwegiana* aplicando el método de pulso de calor propuesto por Burgess (2001). Se utilizaron agujas de medición de flujo de savia ajustadas a las condiciones de *Espeletia hartwegiana*, es decir de 1,25 cm de largo teniendo en cuenta que el xilema de esta planta es estrecho hacia la parte media y

superior del tallo por aumento de espesor, ascendente, del parénquima acuífero o médula (Mora-Osejo, 2001). De esta manera se instaló una estación de medición de flujo de savia, que disponía de cuatro agujas de pulso de calor HRM con su respectivo calentador por individuo, ubicados en costados opuestos (Hernandez-Santana, Hernandez-Hernandez, Vadeboncoeur, & Asbjornsen, 2015), sobre el tallo de cada individuo de *E. hartwegiana* de acuerdo a las características del xilema, previamente medidas (Cárdenas, 2016); tales sensores se conectaron a un datalogger CR1000 (Campbell Scientific Inc.).

Para calcular los valores de velocidad de flujo de savia, se recogieron datos de temperatura cada 10 minutos durante 6 días, con frecuencia de un dato cada 2 segundos en lugar de promedios. A continuación se aplicaron ecuaciones (Tabla 1) para hallar velocidad de pulso de calor, velocidad de pulso de calor con corrección de herida y velocidad de savia a través de las ecuaciones. Con el ánimo de obtener datos de flujo de savia a nivel de lámina de agua, se transformaron los valores de velocidad de savia a caudal y a litros; finalmente se operó con el área de la copa del individuo dando como resultado flujo de savia o evapotranspiración real en lámina de agua (mm) y estos valores se agregaron a escalas de 12, 24 y 152 horas.

3.6 Análisis estadísticos

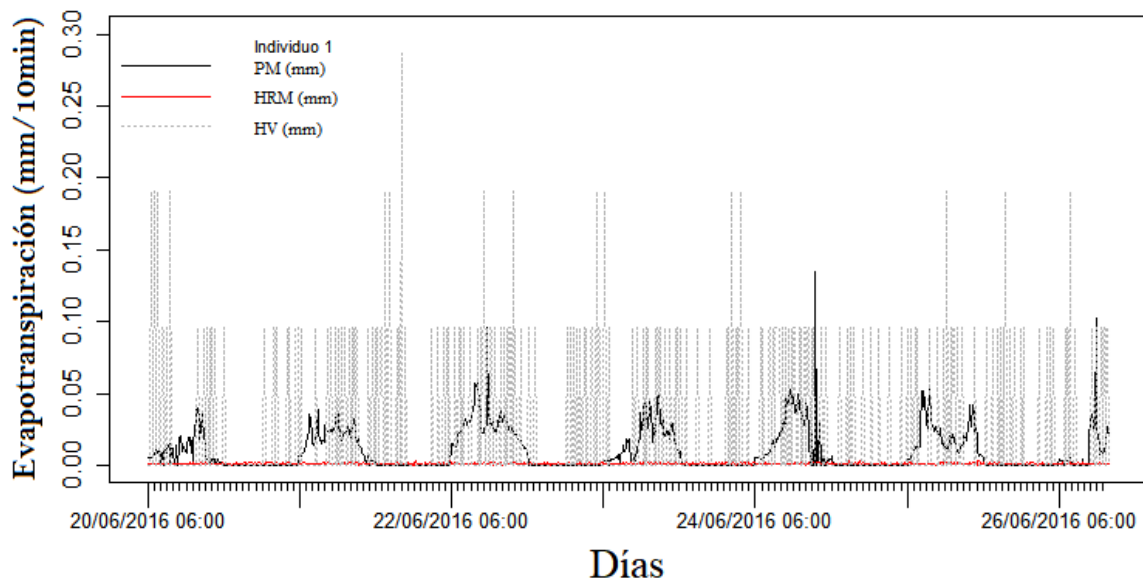
Se realizó un análisis de dispersión donde se calculó la media y la desviación estándar de los datos del método Penman-Monteith, Humedad volumétrica y método de pulso de calor HRM en 152 horas (20-06-16 6:00 am a 25-06-16 2:00 pm) y 12 horas de cada día (6:00 am a 6:00 pm). También se aplicó correlación de Spearman con el ánimo de identificar la relación entre el método Penman-Monteith con el método Humedad volumétrica y con el método pulso de calor HRM, asimismo la relación entre el método Humedad volumétrica con el método pulso de calor HRM; también se incluyeron pruebas de Kolmogorov–Smirnov y otras no paramétricas como Kruskal-Wallis, Wilcox con ajuste de Bonferroni y reacciones extremas de Moses, las cuales permitieron establecer características de la varianza y de esa manera determinar el nivel de confianza entre los métodos de evapotranspiración aplicados.

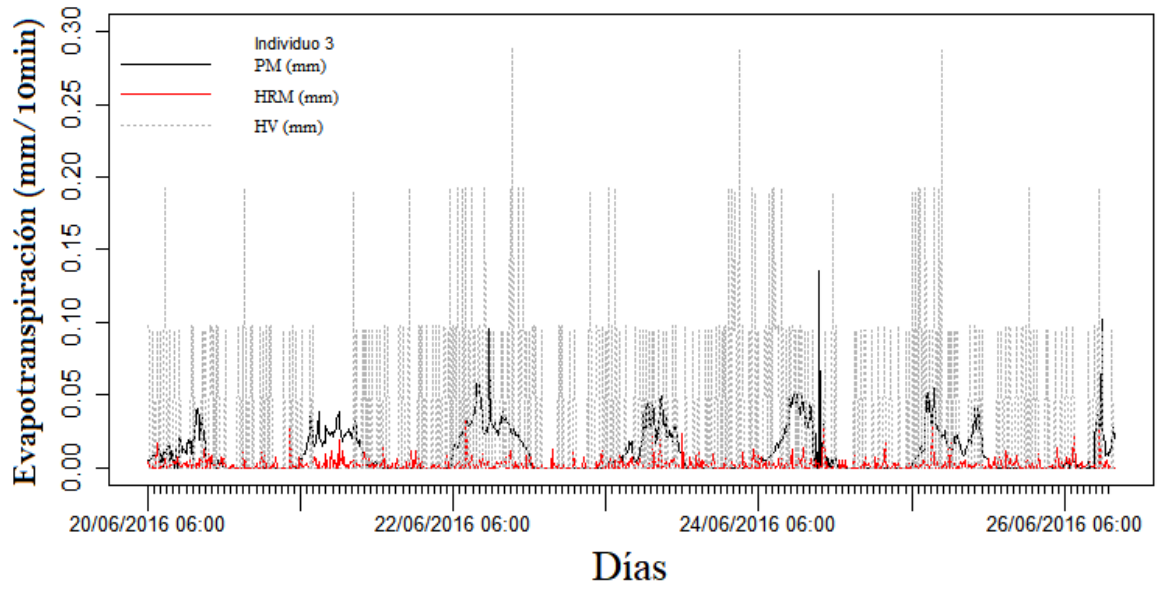
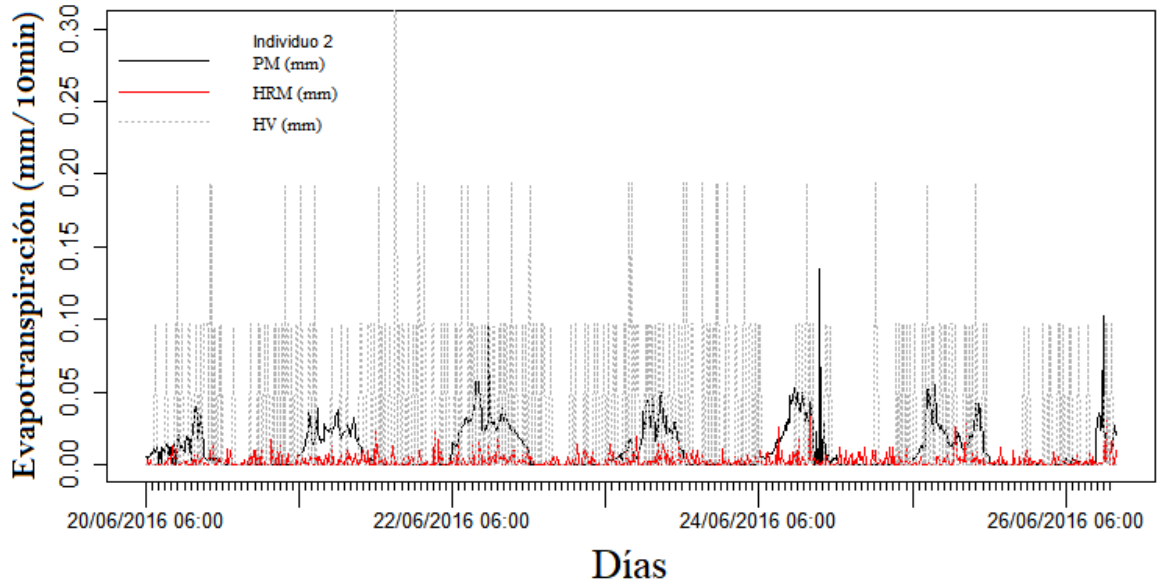
Finalmente se aplica análisis de regresión lineal entre los métodos Penman-Monteith y pulso de calor HRM a fin de identificar una ecuación que permita calibrar valores de evapotranspiración a futuro. Teniendo en cuenta que el método de más amplia aplicación para determinar ET es el método de balance de energía (Penman-Monteith), y que el desempeño del método de evapotranspiración real por pulso de calor HRM para una especie determinada, puede dar valores más aproximados a la realidad, en la medida que toda cantidad de agua que pasa por el xilema, o por lo menos un alto porcentaje, se convierte en transpiración; entonces se propone una ecuación lineal con Penman-Monteith como variable independiente y método de pulso de calor como variable dependiente. En todos los análisis (media, desviación estándar, correlación de Spearman, pruebas no paramétricas y regresión lineal) se usó el programa estadístico SPSS.

4. Resultados y Discusión

4.1 Estimaciones de evapotranspiración a partir de Penman-Monteith, Humedad volumétrica y pulso de calor HRM.

Se presentan los valores de evapotranspiración encontrados por Penman-Monteith (PM), pulso de calor (HRM) y humedad del suelo (HV) durante los días estudiados. Del modelo Penman-Monteith se identifican altos valores hacia el mediodía y en algunas horas de la tarde, por su parte el método HRM revela bajos valores en todas las horas, mientras el método HV muestra altos y bajos valores sin tendencia horaria (Figura 4). El caso de los valores de evapotranspiración alrededor de cero o fuera del promedio, se hallaron principalmente en horas de la noche o bien en el conjunto de 152 horas (datos no mostrados) en contraste de los valores de evapotranspiración con tendencia, que se encontraron de 6:00 am a 6:00 pm o del conjunto de 12 horas.





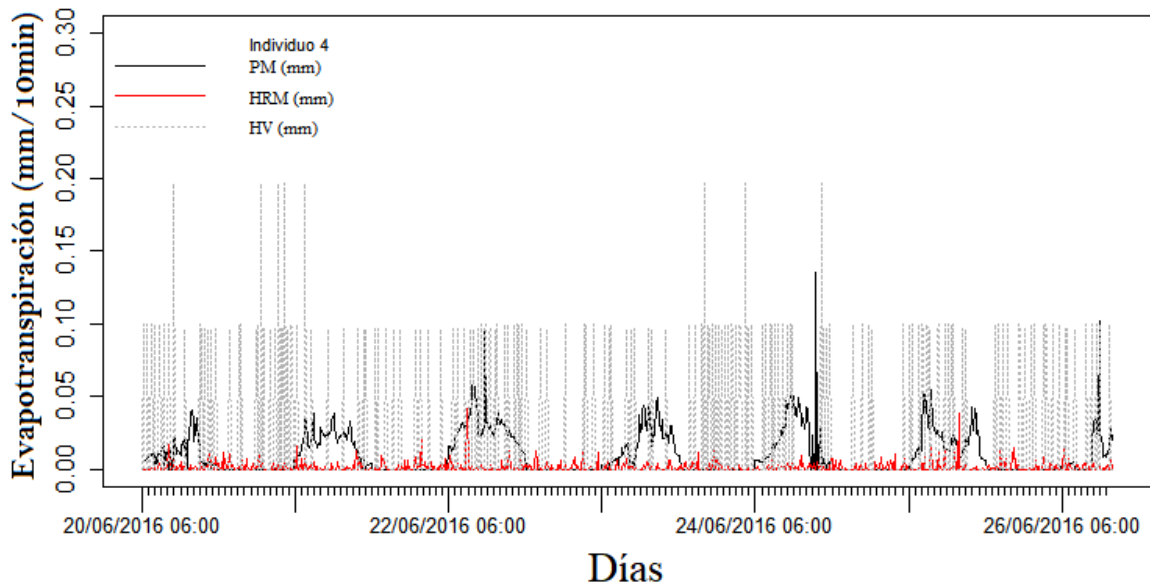


Figura 4. Evapotranspiración de la vegetación (Individuos 1, 2, 3 y 4) por los métodos Penman-Monteith, Humedad volumétrica del suelo y pulso de calor HRM (mm/10min) durante el período de estudio.

Si bien la evapotranspiración por Penman Monteith se asemeja hacia el mediodía del periodo de estudio, del método pulso de calor y humedad del suelo se encontraron otras tendencias. La tasa de evapotranspiración por pulso de calor fue baja, con valores máximos cercanos a 0,04 (mm/10min) (Figura 4), también se aprecia que el individuo 1 tiene la menor tasa de transpiración en comparación de los individuos 2, 3 y 4 de acuerdo a la media de 0,001 mientras en los demás individuos la media fue de 0,002 (Tabla 2). En el caso de la evapotranspiración por humedad del suelo, se observa que la cantidad de lámina de agua que estas plantas pueden usar es alta y puede cambiar súbitamente en el transcurso del día (Figura 4), esto de acuerdo con la semejanza en la disponibilidad de lámina de agua en cada profundidad (0,10, 0,25 y 0,50 m) cuando se esperaría que la lámina de agua fuera menor a mayor profundidad (datos no mostrados).

En la tabla 2 se muestran los valores de la media y desviación estándar de los datos calculados por métodos Penman-Monteith, pulso de calor HRM y Humedad volumétrica por el tiempo de estudio, es decir por 152 horas y por 12 horas que corresponden a 6:00 am y 6:00 pm de cada día de registro. Se observa una alta dispersión en los valores de evapotranspiración real medidos por Humedad volumétrica y por pulso de calor HRM así como en la evapotranspiración de referencia por Penman-Monteith en el periodo de 152 horas, esto con base en que la desviación estándar estuvo por encima de la media en todos los individuos. Sin embargo al limitar la evapotranspiración a 12 horas de cada día, mejoró la dispersión de los datos y los estadísticos de desviación estándar estuvieron por debajo del promedio en la mayoría los casos, incluso para los valores promedio de Humedad volumétrica y pulso de calor HRM entre los individuos evaluados.

Tabla 2. Estadísticos de la media y desviación estándar de los valores de evapotranspiración por los métodos Penman-Monteith, pulso de calor HRM y Humedad volumétrica.

MÉTODO	Penman-Monteith (mm/10min)				Pulso de calor HRM (mm/10min)				Humedad volumétrica (mm/10min)			
	152 h		12 h		152 h		12 h		152 h		12 h	
Conjunto de datos	\bar{X}	S	\bar{X}	S	\bar{X}	S	\bar{X}	S	\bar{X}	S	\bar{X}	S
Sitio de estudio	0,019	0,014	0,009	0,014								
Individuo 1					0,001	0,000	0,001	0,000	0,022	0,044	1,928	0,521
Individuo 2					0,002	0,004	0,002	0,004	0,027	0,050	2,203	0,554
Individuo 3					0,002	0,003	0,002	0,004	0,030	0,053	2,529	0,985
Individuo 4					0,001	0,003	0,001	0,003	0,018	0,040	1,408	0,397
Promedio					0,001	0,001	0,002	0,001	0,024	0,028	0,042	0,047

A partir del conjunto de datos de veinticuatro horas (24 h), se identifica que la media es extrema entre los métodos pulso de calor HRM y Humedad volumétrica. En la Tabla 3 se aprecia que la media del método pulso de calor HRM es menor a la media del método Penman-Monteith y Humedad volumétrica ($\bar{X}_{HRM}=0,283$, $\bar{X}_{PM}=1,546$, $\bar{X}_{HV}=5,700$) tanto en cada uno de los individuos como en el promedio de ellos.

Tabla 3. Media y desviación estándar de los métodos de evapotranspiración durante un día.

	Penman-Monteith (mm/día)		Pulso de calor HRM (mm/día)		Humedad volumétrica (mm/día)	
	\bar{X}	S	\bar{X}	S	\bar{X}	S
Sitio de estudio	1,546	0,300				
Individuo 1			0,227	0,004	4,725	0,854
Individuo 2			0,391	0,037	6,588	1,622
Individuo 3						
Individuo 4			0,300	0,019	7,553	2,120
			0,212	0,044	3,933	0,807
Promedio individuos			0,283	0,004	5,700	0,576

También se describen las tendencias de los valores de evapotranspiración calculados por Penman-Monteith y método pulso de calor con radiación solar. Los valores de radiación solar y evapotranspiración por Penman-Monteith fueron altos alrededor del mediodía, mientras los valores de radiación solar con evapotranspiración por pulso de calor HRM presentaron comportamiento inverso a las 12 m, por ejemplo se observaron bajas tasas de evapotranspiración por pulso de calor y valores máximos de radiación solar; esta tendencia se aprecia en la Figura 5 y mediante correlación Spearman (R_{n-PM} Rho = 0,60 y R_{n-HRM} Rho = -0,48). Finalmente, en el caso del método Humedad del suelo HV no se encontró tendencia con radiación solar.

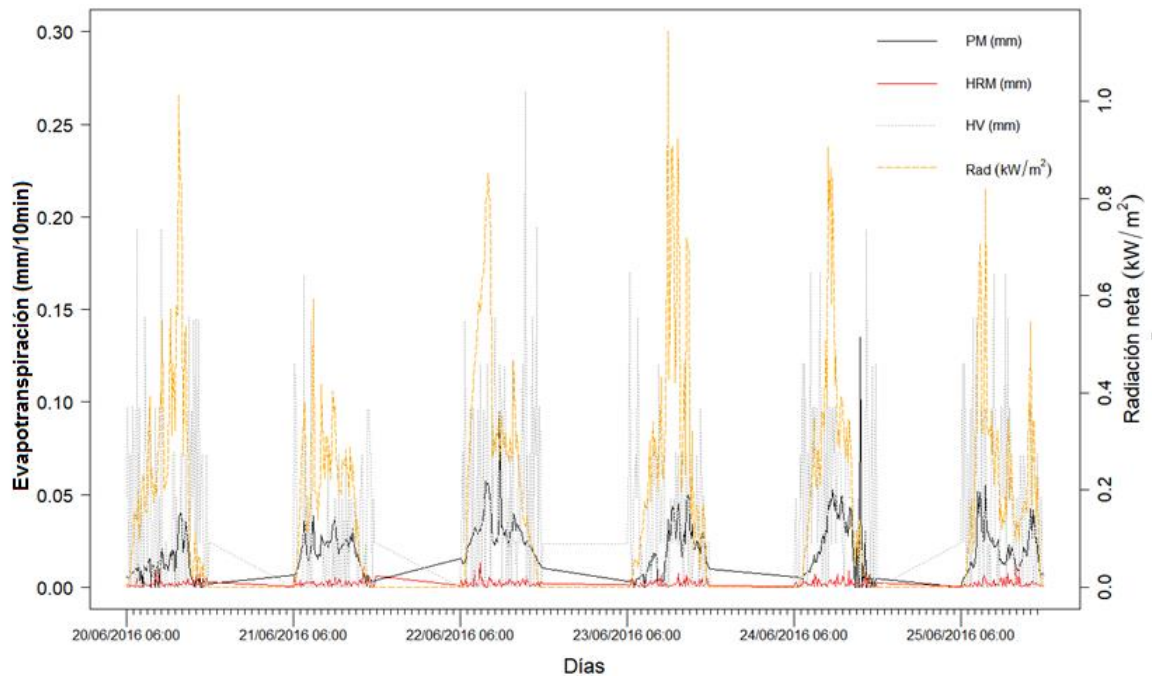


Figura 5. Comparación de métodos de evapotranspiración (mm/10min) en doce horas de cada día con radiación solar (kW/m^2).

4.2 Análisis correlacional de los modelos

Se aplicó correlación de Spearman entre método pulso de calor con Humedad volumétrica, método de pulso de calor con Penman-Monteith y método Humedad volumétrica con Penman-Monteith; sus resultados se resumen en la Tabla 4.

Tabla 4. Valores de correlación de Spearman en los métodos de evapotranspiración.

Modelo ET (mm)	Spearman
HV-HRM	0,37
PM-HRM	0,71
PM-HV	0,82

El valor del coeficiente Spearman de los métodos de evapotranspiración por Humedad volumétrica del suelo y pulso de calor HRM, no fue significativo ($Rho = 0,37$). Este resultado indica ausencia de relación lineal entre el método Humedad volumétrica y el método pulso de calor HRM a pesar de ser métodos directos y estar ubicados en compartimentos contiguos (suelo-planta).

En el caso de la correlación de métodos evapotranspiración real por Humedad volumétrica con Penman-Monteith y el método de pulso de calor con Penman-Monteith se presenta una relación lineal. Los resultados de correlación de Spearman indican correlaciones positivas entre valores de los métodos Humedad volumétrica y pulso de calor con el balance de energía Penman-Monteith ($Rho = 0,82$ y $0,71$) (Tabla 4); de lo cual se infiere que los compartimentos suelo y planta se relacionan positivamente con la atmósfera.

4.3 Análisis de confiabilidad entre los métodos de evapotranspiración

Para determinar el nivel de confiabilidad de los métodos de evapotranspiración evaluados, se aplicaron algunas pruebas de bondad de ajuste. En primer lugar con la prueba de normalidad Kolmogorov Smirnov se comprobó que los datos no se ajustan a una distribución normal ($p < 2,2e^{-16}$); de esta manera un análisis de varianza mediante ANOVA es inadecuado puesto que se incumple el supuesto de normalidad.

Teniendo en cuenta que los datos de evapotranspiración por los métodos Penman-Monteith, Humedad volumétrica y pulso de calor HRM no son normales, se analizaron diferencias entre las medias y la varianza mediante estadística no-paramétrica. Inicialmente, la prueba Kruskal-Walis reveló que hay diferencias en la media entre los diferentes métodos de evapotranspiración ($p < 2,2e^{-16}$) (Tabla 5).

Tabla 5. Valor p de pruebas no paramétricas

Prueba	Valor P
Kruskal-Walis	$< 2.2e^{-16}$
Wilcox con ajuste de Bonferroni	PM-HRM: $< 2e^{-16}$ PM-HV: 0,00039 HV-HRM: $1,1 e^{-10}$

Reacciones extremas de Moses	PM-HRM:< 2,2e ⁻¹⁶ PM-HV: 0,004 HV-HRM:< 2,2e ⁻¹⁶
------------------------------------	--

Para ver qué tan significativa fue la diferencia de la media entre métodos de evapotranspiración, se empleó la comparación por pares mediante la prueba de Wilcoxon con ajuste de Bonferroni. De esta prueba se obtuvo que las diferencias entre la media de cada método de evapotranspiración evaluado son significativas al 5% y 1% de acuerdo a los valores PM-HRM (< 2e⁻¹⁶), PM-HV (0,00039), HV-HRM (1, 1e⁻¹⁰) (Tabla 5).

También se empleó la prueba de reacciones extremas de Moses para examinar la diferencia en el grado de dispersión entre los métodos de evapotranspiración. De acuerdo a los valores p de la Tabla 5, se demuestra que la dispersión de los modelos PM-HRM, PM-HV y HV-HRM difieren significativamente (5%).

Por último se presenta la Figura 6 donde se compara la media de cada método de evapotranspiración. Teniendo en cuenta que la media del método Penman-Monteith corresponde a la evapotranspiración de referencia, se puede considerar que la media que lo interseca o le supera, tiende a sobreestimar los valores de evapotranspiración de *Espeletia hartwegiana*, como es el caso del método Humedad volumétrica del suelo. Por lo tanto, con la ubicación de la media HRM por debajo de la media Penman-Monteith se considera que el método pulso de calor HRM puede hacer un cálculo aproximado a la evapotranspiración real de esa vegetación.

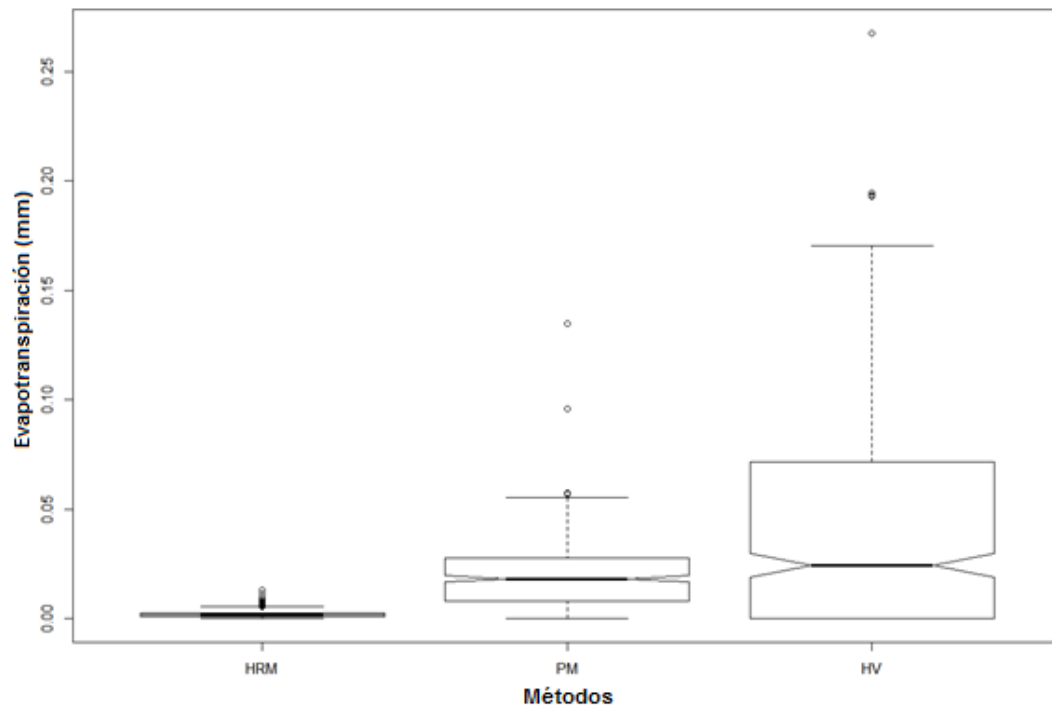


Figura 6. Comparación de la media entre métodos Penman-Monteith, Humedad volumétrica y pulso de calor HRM (mm/10min).

Esta diferencia significativa en la media y dispersión se considera heterogeneidad de varianza de los métodos de evapotranspiración Penman-Monteith, Humedad volumétrica y pulso de calor HRM en *Espeletia hartwegiana*. Sin embargo se puede contemplar un nivel de confianza sobre el método HRM, ya que la media HRM es menor a la media Penman-Monteith, además porque la diferencia entre la dispersión del modelo PM-HRM, puede representar la distancia entre la evapotranspiración real de la vegetación con la evapotranspiración de referencia.

4.4 Ajuste para calibrar datos de evapotranspiración

Se compararon los resultados entre los métodos del balance de energía Penman-Monteith y pulso de calor HRM, encontrándose una regresión lineal entre los valores, con resultados altamente significativos ($r^2 = 0,83$) (Figura 7).

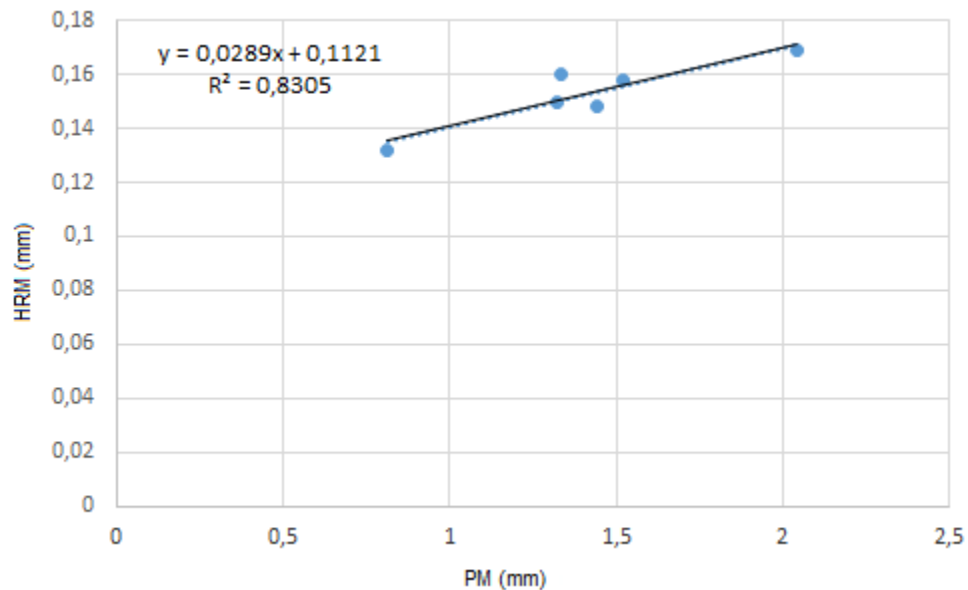


Figura 7. Regresión lineal entre método Penman-Monteith y pulso de calor HRM.

Una de las ventajas de haber determinado evapotranspiración por los tres métodos, es poder generar una ecuación de calibración de los valores de evapotranspiración encontrados por métodos indirectos, como Penman-Monteith, el cual es más ampliamente utilizado para determinar la evapotranspiración de referencia, y transformarla a evapotranspiración real. En este caso, se utilizó el método de mayor confiabilidad, como es el de pulso de calor HRM, para dicha calibración. Por lo tanto a partir de los datos de evapotranspiración determinados por el método HRM (como variable dependiente), y por el método de PM (como variable independiente), se obtuvo

la ecuación de calibración, $0,0289X + 0,1121$ con alto valor de significancia ($r^2 = 0,83$). Por lo tanto se espera que esta ecuación permita el ajuste de datos de evapotranspiración de referencia (Penman-Monteith) a valores de ET_r en estudios posteriores, para este tipo de vegetación en ecosistemas de páramo andino.

4.5 Discusión

Los valores de evapotranspiración a partir del método tradicional Penman-Monteith mostraron tendencias diferentes entre datos de 24 a 12 horas. En primer lugar se apreciaron valores máximos al medio día que tiene que ver con el aumento de la radiación solar y la influencia que esta variable ejerce sobre el intercambio de energía y flujo de calor entre la atmósfera de la vegetación de estudio (Allen et al., 2006). Teniendo en cuenta esta variable, se observó menor fluctuación en los valores de evapotranspiración de referencia en las horas 6:00 am a 6:00 pm que representó menor dispersión en ese conjunto de datos de 12 horas, esto tiene que ver con la ausencia de valores cero en aquellas horas de cada día.

Asimismo los resultados del método Penman-Monteith fueron consistentes con los valores reportados por (Torres, 2017), (Hofstede, 1995) y otros autores. Del método Penman-Monteith se obtuvo un valor promedio de 1,54 mm al día lo cual corresponde con los valores de evapotranspiración de referencia reportados por Buytaert (2006) con tasa promedio diaria de 1,47 mm/día, con los estudios de Hofstede (1995) con valores entre 0,8 y 1,5 mm/día, y con los estudios de Torres (2017) con valores entre 0,07 y 1,68 mm/ día, todos llevados a cabo en páramos andinos y aplicando Penman-Monteith (Allen, Pereira, Raes, & Smith, 1998). Sin embargo los valores de evapotranspiración de referencia de este estudio son notablemente inferiores de los datos registrados por Córdova (2015) en un páramo (3979 msnm) al sur de Ecuador, con valores mínimo y máximo de 0,62 y 4,56 mm por día. La diferencia en los resultados de evapotranspiración Penman Monteith es probable para sitios de estudio de gran altura, no solo porque se asumen datos estándar de albedo como un cultivo hipotético de pasto verde y sin

limitaciones de agua que dan lugar a datos elevados o sobreestimación de la evapotranspiración de cultivo de referencia (Allen et al., 2006, (Córdova, Carrillo-Rojas, Crespo, Wilcox, & Célleri, 2015), sino también puede haber diferencia en los datos reportados por Penman Monteith a causa del error en el cálculo de presión de vapor de saturación (García, Raes, Allen, & Herbas, 2004) de acuerdo a las condiciones de alta humedad de los páramos.

En el caso del método de evapotranspiración Humedad volumétrica del suelo, se encontró alta dispersión en la lámina de agua (mm) a nivel de perfil. Se observó alta tasa de evapotranspiración teniendo en cuenta que la lámina de agua fue similar permitiendo el uso de agua de todas las profundidades, la anterior interpretación es consistente con los hallazgos informados por Tobón e Hincapié (2012) donde los suelos presentaron alta humedad en la profundidad, lo cual pudo estar asociada al potencial gravitacional que controla el flujo de agua, mientras el gradiente matricial tendió a ser bajo, este resultado también sugiere la presencia de mesoporos (2–200 mm) y microporos (<2 mm) en profundidad en comparación con la dominancia de macroporos (> 200 mm) y microporos cerca de la superficie de acuerdo con Tobón (2010); también es factible que estas plantas puedan absorber agua de una o dos profundidades e incluso aleatoriamente entre estas, de acuerdo con lo reportado por Kruijne (1994) donde otra vegetación de estudio tiene la habilidad para extraer humedad del suelo en diferentes proporciones y condiciones. Sin embargo la relación lineal entre tasas de humedad del suelo y evapotranspiración por Penman-Monteith del presente estudio difieren de los resultados reportados por Cholpankulov (2008) donde se comparan los mismos métodos y dan coeficiente de determinación cercano a 1, la explicación de la diferencia entre los dos estudios está en el uso de datos simulados frente a datos observados que conllevan a predecir condiciones estándar de la dinámica de humedad del suelo por lo tanto alejadas de las características del suelo estudiado y el uso del agua en el área.

De otro lado los valores de transpiración por pulso de calor del presente estudio mostraron diferencias entre los individuos estudiados. El individuo 1 presentó menor tasa de evapotranspiración que los demás individuos, esta tendencia puede explicarse con la

etapa de desarrollo. Los individuos juveniles presentan menos volumen de parénquima en el tallo lo que indica que tienen menor contenido de agua almacenada en el mismo, con lo cual tienen menos posibilidad de amortiguar las fluctuaciones en el estado hídrico de las hojas (Azocar, A. y Rada, 2006), por lo tanto se puede decir que la baja tasa de evapotranspiración del individuo 1 corresponde con la evapotranspiración de un individuo juvenil con flujo de agua procedente del suelo y no del agua almacenada en el tallo. En el caso de los individuos 2, 3 y 4, estos se consideran adultos y de acuerdo con una mayor tasa de evapotranspiración (Figura 4), se puede decir que hay mayor volumen de parénquima por lo tanto en aquellos individuos se transporta agua hacia las hojas a partir del suelo y parénquima del tallo (Goldstein et al., 1984; Scholz et al., 2007).

Este registro de flujo de savia o evapotranspiración en *E. hartwegiana* fue similar a los reportados para otras especies arbustivas de alta montaña. De un lado Skelton (2013) aplicó el método pulso de calor HRM sobre *Protea repens* y *Erica monsoniana* y encontró valores de velocidad de savia entre 0 a 9 Vs cm/h⁻¹; Cárdenas (2016) también implementó el método de pulso de calor HRM en *Espeletia hartwegiana* y encontró valores de velocidad de savia entre 0 y 10 Vs cm/h⁻¹. Los anteriores resultados son similares con los valores de evapotranspiración real por HRM en *Espeletia hartwegiana* del presente estudio, puesto que se encontraron valores de velocidad de savia de 0 a 12 Vs cm/ h⁻¹ (datos no mostrados) previos al cálculo de lámina de agua (mm) y; algunas de las razones de la semejanza de los patrones observados con Cárdenas (2016) tiene que ver con el uso de agujas pequeñas (1,3 cm) y valores específicos para (pb) densidad de la madera [g/cm³], (C_w) capacidad de calor específico de la madera [J/kg°C], y (M_c) contenido de humedad [%] en las ecuaciones del método de pulso de calor según (Burgess et al., 2001).

Por otra parte al momento de comparar las tasas de evapotranspiración con variables del clima, se destacó una baja tasa de evapotranspiración por el método pulso de calor HRM con los valores más altos de radiación solar, al mediodía. Se mostraron valores alrededor de cero con el método pulso de calor HRM además de correlación negativa entre método

pulso de calor HRM y radiación neta (Figura 5). La disminución en la transpiración en el género *Espeletia* al mediodía ya ha sido reportada por Meinzer (1985); asimismo los estudios de Goldstein (1998) y Rada (2009) reportan la disminución en la tasa de transpiración de *Ficus insípida* y *Clusia multiflora* hacia el mediodía, respectivamente. La baja tasa de transpiración al mediodía sucede por control estomático de acuerdo al estrés hídrico del medio día, del día o en temporada seca que resulta en la disminución en la tasa de evapotranspiración y asimilación de carbono (Rada et al., 2009).

De acuerdo con el coeficiente Spearman se demostró que los métodos pulso de calor y Humedad volumétrica del suelo no tienen correlación positiva a pesar de estar sobre compartimentos contiguos. Una posible explicación a la ausencia de correlación entre los anteriores métodos es que la corriente de transpiración en la planta se puede mantener del agua almacenada en hojas y tallo sin mover la columna de agua del xilema a nivel de las raíces (Schymanski, S., Or, D. & Zwieniecki, 2013), lo que implica que *Espeletia* no usa únicamente el agua del suelo sino también a partir de parénquima o médula y hojas (Goldstein et al., 1984; Scholz et al., 2007). Finalmente, la correlación positiva entre el balance de energía Penman-Monteith con el pulso de calor y balance de agua del suelo del suelo se debe a que el método de balance de energía reúne factores climatológicos que inciden en la transpiración de esta planta y en ese sentido al representar las condiciones de la atmósfera actúa demandando agua desde el vegetal y de esta manera determina la transpiración de la planta (Scholz et al., 2007; Kool et al., 2014).

Con respecto al nivel de confiabilidad, del método de balance de energía Penman-Monteith, se aprecian elevadas tasas de evapotranspiración de *Espeletia hartwegiana*. En primer lugar, el balance de energía Penman-Monteith se calcula con base a radiación solar, temperatura, presión de vapor y velocidad del viento pero hace falta integrar variables de la planta como temperatura y presión de vapor a nivel de la hoja para describir adecuadamente los procesos térmicos de la capa límite (Ogles & Gutowski, 2005; Dhungel, R., Allen, R., Trezza, R. & Robison, 2014), acerca de las hojas también se ha reportado que la pubescencia en *Espeletia* tiende a aumentar el espesor de la capa límite y la resistencia a la transferencia de calor convectivo y latente por lo cual se

modifica el balance de energía (Meinzer, F. & Goldstein, 1985). Por último, en el caso de los ecosistemas de gran altitud se han descrito inconsistencias acerca de la estimación de presión de vapor y radiación neta de acuerdo con la presencia de niebla y alta humedad, lo que conlleva a subestimar el término aerodinámico (García et al., 2004; Córdova et al., 2015).

De otro lado, la aproximación de evapotranspiración por humedad volumétrica del suelo no se considera una opción altamente confiable para calcular evapotranspiración real en las condiciones ambientales de los ecosistemas de páramo andino, donde *E. hartwegiana* es característica, por varias razones. Lo primero es que al permanecer el suelo con contenidos de humedad muy cercanos a capacidad de campo, parte de los macro y mesoporos del suelo estén llenos de agua y por lo tanto es muy probable que se presenten flujos de agua vertical y horizontal en el perfil del suelo (Tobón, Bruijnzeel, Frumau, & Calvo-Alvarado, 2010; Hincapié, E. & Tobón, 2012). Estos flujos de agua, no medidos en esta investigación, son tomados como agua absorbida por las plantas y por ende conllevan a sobreestimar los valores de la evapotranspiración por este método. Asimismo, se ha descrito que suelos altamente orgánicos exhiben procesos de expansión y contracción dependiendo de las condiciones de humedad del suelo (Buytaert & Beven, 2011) y pueden desarrollar una extensa red de grietas y tuberías (Holden, Evans, Burt, & Horton, 2006) que evidencian incidencia de flujo no saturado en la zona de raíces de *E. hartwegiana*; en estas circunstancias, no toda la lámina de agua bajo esta vegetación es disponible para la transpiración de las plantas y parte de esta puede perderse por flujos de agua entre los horizontes del perfil de suelo.

En el caso del método de pulso de calor HRM, se lograron estimar bajas tasas de evapotranspiración y la media estuvo debajo de la media del método Penman-Monteith. Se estimaron bajas tasas de evapotranspiración directamente sobre el tallo de *Espeletia hartwegiana* con valores por debajo del método de balance de energía Penman-Monteith y en relación a lo reportado para las condiciones de *Espeletia* y zona de páramo (Cárdenas, 2016) estos resultados se deben a algunos factores: uno de ellos es la baja

dimensión del tallo de *Espeletia* y con ello un área de xilema (14,65 cm²) relativamente estrecha que transporta agua a velocidades muy diferentes de la vegetación leñosa y de otras latitudes. Otro de los factores es el clima ya que se mantienen condiciones de alta Humedad y niebla junto a radiación solar y velocidad del viento donde hay menor tasa de flujo de savia (Goldstein et al., 1984; Mora-Osejo, L. & Sturm, 1994; (Fermin Rada, Azocar, Gonzalez, & Briceao, 1997; Buytaert et al., 2006).

Si bien, el método de pulso de calor es aproximado a las condiciones de *Espeletia hartwegiana*, es posible que estas mediciones no tengan en cuenta el flujo de redistribución de agua entre xilema y compartimentos de almacenamiento. Aunque el xilema de estas plantas se considera el conducto principal de ascenso de agua en la planta, se han reportado compartimentos de almacenamiento de agua en el tallo y las hojas de *Espeletia* donde ocurre redistribución de agua con el xilema mediante conexiones hidráulicas difusas, de manera que el agua almacenada en parénquima o médula satisface la corriente de transpiración y se vuelve a recargar a partir de agua del suelo (Goldstein et al., 1984; Goldstein et al., 1998), por lo cual se puede esperar que la evapotranspiración actual suceda desde una mezcla de agua almacenada y agua proveniente del suelo; por lo tanto con el análisis de evapotranspiración por pulso de calor HRM del presente estudio, se podría llegar a subestimar esta dinámica de redistribución de agua en *Espeletia hartwegiana* o también se puede registrar con bastante aproximación el movimiento de agua por el continuo xilema-médula.

De lo anterior se plantea que los métodos Penman-Monteith y Humedad volumétrica tienden a sobreestimar la evapotranspiración real de *Espeletia hartwegiana* mientras el método pulso de calor HRM ofrece tasas de evapotranspiración coherentes con las condiciones de la vegetación y de forma directa. El método Penman-mostró una tasa de evapotranspiración alta y generó incertidumbre por la falta de integración de variables como temperatura, presión de vapor y pubescencia a nivel de la hoja en el cálculo de la evapotranspiración; frente al método humedad volumétrica del suelo se observó alta dispersión tanto en el conjunto de datos de 152 y 12 h, además los flujos de agua verticales u horizontales que circulan por grietas mientras el suelo estuvo cerca de

capacidad de campo, mostraron que no toda el agua en la zona de raíces, es disponible como lámina de agua o transpiración de *E. hartwegiana*. Sin embargo a partir del método HRM, se observó baja dispersión de los datos en 12 h de cada día, la media estuvo por debajo de la evapotranspiración de referencia Penman-Monteith y se registró baja tasa de evapotranspiración; esto demuestra que la medición directa del xilema corresponde a la cantidad de agua que se dirige a los estomas y de ahí a la atmósfera a través de transpiración, por lo que esta poca cantidad de agua es realmente usada por la planta así que el método pulso de calor HRM tiene alto nivel de confiabilidad ya que es la aproximación directa que puede representar la evapotranspiración real de *Espeletia hartwegiana*.

A partir de los valores de evapotranspiración por pulso de calor en *E. hartwegiana*, se establecieron ecuaciones de calibración a partir de sus mediciones. Con los valores de evapotranspiración por pulso de calor se calcularon ecuaciones lineales con coeficiente de determinación cercano a uno, así que desde estos valores calibrados se espera generar mayor aproximación del cálculo de la evapotranspiración real a las condiciones de la vegetación de páramo lo cual contribuye al conocimiento del funcionamiento hidrológico de tales ecosistemas.

5. Conclusiones y recomendaciones

5.1 Conclusiones

Los valores de evapotranspiración por los métodos de balance de energía Penman-Monteith, Humedad volumétrica y pulso de calor HRM indican heterogeneidad en la varianza en cada compartimento del sistema suelo-planta-atmósfera, mostrando a dos métodos en puntos extremos, por un lado esta Penman-Monteith con elevadas tasas de evapotranspiración de referencia y del otro lado, el método pulso de calor HRM con bajas tasas de flujo de agua, este último siendo más aproximado al estimar directamente del xilema y con baja dispersión de los datos, la evapotranspiración real en *Espeletia hartwegiana*.

A partir de los valores de evapotranspiración por el método pulso de calor se identificaron diferencias en las tasas de flujo de savia por altura entre individuos además de disminución en la salida de agua hacia el mediodía, lo que permite inferir que existen diferentes mecanismos de regulación o amortiguación de evapotranspiración en *Espeletia hartwegiana*.

Con el método del balance de energía Penman-Monteith se generan incertidumbres en el cálculo de la evapotranspiración no solo por las elevadas tasas de evapotranspiración sino por la falta de integración de variables como temperatura, presión de nivel de la hoja y pubescencia que pueden modificar la capa límite y por lo tanto las condiciones para el balance de energía de superficie de la vegetación, así que estos valores de evapotranspiración de referencia podrían estar sobreestimando la evapotranspiración real de *Espeletia hartwegiana*.

El método de humedad volumétrica permitió examinar la cantidad de agua usada por *Espeletia hartwegiana*, directamente de la zona de raíces; sin embargo los potenciales flujos de agua del suelo, cuando la humedad está cercana a capacidad de campo, podrían generar una sobreestimación de la ET calculada por este método, por lo que se espera un bajo nivel de confiabilidad con este método para calcular la evapotranspiración real de *E. hartwegiana*.

A través del método de pulso de calor HRM se identificaron bajas tasas de evapotranspiración, con una baja dispersión de los datos. Debido a que las mediciones en este caso se hacen directamente en el xilema de *Espeletia hartwegiana* se considera que el método pulso de calor HRM es la aproximación más cercana de la evapotranspiración real de *E. hartwegiana*.

Los valores de evapotranspiración por pulso de calor HRM permitieron generar ecuaciones de calibración con alto nivel de significancia para lograr ajustar de valores de evapotranspiración Penman-Monteith en estudios posteriores.

5.2 Recomendaciones

Se recomienda comparar los valores de evapotranspiración por método pulso de calor HRM del presente estudio con porómetro y medición de conductancia estomatal como proponen estudios de Meinzer (Meinzer, F. & Goldstein, 1985; Meinzer, James, Goldstein, & Woodruff, 2003; Meinzer et al., 2013).

La determinación de evapotranspiración real de *E. hartwegiana* contribuye con el conocimiento de una de las plantas más representativas de los páramos andinos, pero es importante ampliar la estimación de evapotranspiración real de otros tipos de vegetación presentes en estos ecosistemas para comprender como se integran la diversidad de biotipos en el balance de agua de los páramos.

6. Bibliografía

- Allen, R. G., Pereira, L. S., Howell, T. A., & Jensen, M. E. (2011a). Evapotranspiration information reporting: I. Factors governing measurement accuracy. *Agricultural Water Management*, 98(6), pp 899–920. <http://doi.org/10.1016/j.agwat.2010.12.015>
- Allen, R. G., Pereira, L. S., Howell, T. A., & Jensen, M. E. (2011b). Evapotranspiration information reporting: II. Recommended documentation. *Agricultural Water Management*, 98(6), pp 921–929. <http://doi.org/10.1016/j.agwat.2010.12.016>
- Allen, R. G., Pereira, L. S., Raes, D., & Smith, M. (2006). *Evapotranspiración del cultivo Guías para la determinación de los requerimientos de agua de los cultivos. Estudio FAO Riego y Drenaje*. <http://doi.org/M-56>
- Asbjornsen, H., Goldsmith, G. R., Alvarado-Barrientos, M. S., Rebel, K., Van Osch, F. P., Rietkerk, M., ... Dawson, T. E. (2011). Ecohydrological advances and applications in plant-water relations research: a review. *Journal of Plant Ecology*, 4(1-2), pp 3–22. <http://doi.org/10.1093/jpe/rtr005>
- Azocar, A. & Rada, F. (2006). Ecofisiología de plantas de páramo. *Instituto de Ciencias Ambientales Y Ecológicas ICAE. Mérida, Venezuela*.
- Baptiste, B., & Ruggiero, M. S. (2011). *El gran libro de los Páramos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt*.
- Bruijnzeel, L. A. (2004). Hydrological functions of tropical forests: not seeing the soil for the trees? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 104(1), pp 185–228. <http://doi.org/10.1016/j.agee.2004.01.015>
- Burgess, S., Adams, M., Turner, N., Beverly, C., Ong, C., Khan, A., & Bleby, T. (2001). An improved heat pulse method to measure low and reverse rates of sap flow in woody plants. *Tree Physiology*, 21, pp 589–598.
- Buytaert, W., & Beven, K. (2011). Models as multiple working hypotheses: Hydrological simulation of tropical alpine wetlands. *Hydrological Processes*, 25(11), pp 1784–1799. <http://doi.org/10.1002/hyp.7936>
- Buytaert, W., Céleri, R., De Bièvre, B., Cisneros, F., Wyseure, G., Deckers, J., & Hofstede, R. (2006). Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *Earth-Science Reviews*, 79(1-2), pp 53–72. <http://doi.org/10.1016/j.earscirev.2006.06.002>
- Cárdenas, M. (2016). *Ecohydrology of páramos in Colombia: Vulnerability to climate change and land use*. Tesis para la obtención de grado de: Doctora en Ingeniería - Recursos Hidráulicos: Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Cholpankulov, O. P. Inchenkova, P. P. A. L. S. P. (2008). Cotton Irrigation Scheduling In Central Asia: Model Calibration And Validation With Consideration Of Groundwater Contribution. *Irrig. and Drain*, 57, pp 516–532.
- Chow, V., Maidment, D. & Mays, L. (1994). *Hidrología aplicada*. (Ed. Mac Graw H).
- Córdova, M., Carrillo-Rojas, G., Crespo, P., Wilcox, B., & Céleri, R. (2015). Evaluation of the Penman-Monteith (FAO 56 PM) Method for Calculating Reference Evapotranspiration Using Limited Data. *Mountain Research and Development*, 35(3), pp 230–239. <http://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-14-0024.1>
- Darcy, H. (1856). Determination des lois d'écoulement de l'eau à travers le sable. Ed. Les Fontaines Publiques de La Ville de Dijon. pp 590-594.
- Daudet, F. A., Le Roux, X., Sinoquet, H., & Adam, B. (1999). Wind speed and leaf boundary layer conductance variation within tree crown consequences on leaf-to-atmosphere coupling and tree functions. *Agricultural and Forest Meteorology*, 97(3),

- pp 171–185. [http://doi.org/10.1016/S0168-1923\(99\)00079-9](http://doi.org/10.1016/S0168-1923(99)00079-9)
- Dhungel, R., Allen, R., Trezza, R. & Robison, C. (2014). Comparison of Latent Heat Flux Using Aerodynamic Methods and Using the Penman–Monteith Method with Satellite-Based Surface Energy Balance. *Journal Remote Sens* 6, pp 8844–8877.
- Eller, C. B., Lima, A. L., & Oliveira, R. S. (2013). Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *New Phytologist*, 199(1), pp 151–162. <http://doi.org/10.1111/nph.12248>
- Ershadi, A., McCabe, M. F., Evans, J. P., & Wood, E. F. (2015). Impact of model structure and parameterization on Penman-Monteith type evaporation models. *Journal of Hydrology*, 525, pp 521–535. <http://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2015.04.008>
- Frumau, A., Bruijnzeel, L.A & Tobón, C. (2006). Hydrological measurement protocol for montane cloud forest. Annex 2, Final Technical Report DFID-FRProject R7991. Vrije Universiteit, Amsterdam, p 105.
- Garcia, M., Raes, D., Allen, R., & Herbas, C. (2004). Dynamics of reference evapotranspiration in the Bolivian highlands (Altiplano). *Agricultural and Forest Meteorology*, 125(1-2), pp 67–82. <http://doi.org/10.1016/j.agrformet.2004.03.005>
- Goldstein, G., Meinzer, F., & Monasterio, M. (1984). The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant, Cell & Environment*, 7(3), pp 179–186. <http://doi.org/10.1111/1365-3040.ep11614612>
- Goldstein, G., Andrade, J. L., Meinzer, F. C., Holbrook, N. M., Cavelier, J., Jackson, P., & Celis, A. (1998). Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment*, 21(4), pp 397–406. <http://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1998.00273.x>
- Granier, A. (1987). Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology*, 3(4), pp 309–320. <http://doi.org/10.1093/treephys/3.4.309>
- Hernandez-Santana, V., Hernandez-Hernandez, A., Vadeboncoeur, M. A., & Asbjornsen, H. (2015). Scaling from single-point sap velocity measurements to stand transpiration in a multispecies deciduous forest: uncertainty sources, stand structure effect, and future scenarios. *Canadian Journal of Forest Research*, 45(11), pp 1489–1497. <http://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0009>
- Hincapié, E. & Tobón, C. (2012). Caracterización de las propiedades hidrofísicas de los andisoles en condiciones de ladera. *Rev. Suelos Ecuatoriales* 3, pp 67–68.
- Hofstede, R. (1995). The effects of grazing and burning on soil and plant nutrient concentrations in Colombian páramo grasslands. *Plant and Soil*, 173(1), pp 111–132. <http://doi.org/10.1007/BF00155524>
- Hofstede, R., Pool, S., & Mena, P. (2003). Los páramos del Mundo. *Proyecto Atlas Mundial de Los Páramos*.
- Holden, J., Evans, M. G., Burt, T. P., & Horton, M. (2006). Impact of Land Drainage on Peatland Hydrology. *Journal of Environment Quality*, 35(5), p 1764. <http://doi.org/10.2134/jeq2005.0477>
- Hultine, K. R., Williams, D. G., Burgess, S. S. O., & Keefer, T. O. (2003). Contrasting patterns of hydraulic redistribution in three desert phreatophytes. *Oecologia*, 135(2), pp 167–175. <http://doi.org/10.1007/s00442-002-1165-4>
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, IDEAM (1999). *El Macizo Colombiano y su área de Influencia*. Bogotá, D. C. Retrieved from <http://documentacion.ideam.gov.co/openbiblio/bvirtual/005192/macizo/pdf/Capitulo5.pdf>

- Instituto Geográfico Agustín Codazzi, IGAC. (2014). *Estudio semidetallado de suelos y zonificación de tierras. Departamento del Quindío. Escala: 1:25.000*. Bogotá, D. C.
- Jacobsen, A. L., Pratt, R. B., Davis, S. D., & Ewers, F. W. (2008). Comparative community physiology: Nonconvergence in water relations among three semi-arid shrub communities. *New Phytologist*, 180(1), pp 100–113. <http://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02554.x>
- Jothityangkoon, C., Sivapalan, M., & Viney, N. R. (2000). Tests of a space-time model of daily rainfall in southwestern Australia based on nonhomogeneous random cascades. *Water Resources Research*, 36(1), pp 267–284. <http://doi.org/10.1029/1999WR900253>
- Kruijne, R. (1994). *Drainage principles and applications: Soil Conditions*. Wageningen, Alterra, ILRL Publications, 16. pp 1125.
- Kool, D., Agam, N., Lazarovitch, N., Heitman, J. L., Sauer, T. J., & Ben-Gal, A. (2014). A review of approaches for evapotranspiration partitioning. *Agricultural and Forest Meteorology*, 184, pp 56–70. <http://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.09.003>
- Larcher, W. (2003). *Physiological plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. (Ed. Springer).
- Meinzer, F. C., James, S. A., Goldstein, G., & Woodruff, D. (2003). Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell and Environment*, 26(7), pp 1147–1155. <http://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01039.x>
- Meinzer, F. C., Woodruff, D. R., Eissenstat, D. M., Lin, H. S., Adams, T. S., & McCulloh, K. A. (2013). Above-and belowground controls on water use by trees of different wood types in an eastern US deciduous forest. *Tree Physiology*, 33(4), pp 345–356. <http://doi.org/10.1093/treephys/tpt012>
- Meinzer, F. & Goldstein, G. (1985). Some Consequences of Leaf Pubescence in the Andean Giant Rosette Plant *Espeletia timotensis*. *Ecology*, 66, pp 512–520.
- Monteith, J. L. (1965). *Evaporation and the environment: The State and Movement of Water in Living Organisms*. XIXth Symposium of the Society for Experimental Biology, Swansea. Cambridge, UK: Cambridge University Press., pp 205–234.
- Mora-Osejo, L. E. (2001). Contribuciones al estudio comparativo de la conductancia y de la transpiración foliar de especies de plantas del páramo, *Colección Jorge Álvarez Lleras*. (Ed. Guadalupe Ltd) Bogotá.
- Mora-Osejo, L. & Sturm, H. (1994). *Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino cordillera oriental de Colombia: La regulación de la transpiración momentánea en plantas del páramo por factores endógenos y ambientales*. Tomo I. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.
- Otles, Z., & Gutowski, W. J. (2005). Atmospheric stability effects on Penman-Monteith evapotranspiration estimates. *Pure and Applied Geophysics*, 162(11), pp 2239–2254. <http://doi.org/10.1007/s00024-005-2713-8>
- Penman, H.L. (1948). Natural evaporation from open water, bare and grass. *Royal Society of London* 193, pp 120–145.
- Rada, F., García-Núñez, C., & Ataroff, M. (2009). Leaf Gas Exchange in Canopy Species of a Venezuelan Cloud Forest. *Biotropica*, 41(6), pp 659–664. <http://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00537.x>
- Richards, L. A. (1961). Advances in soil physics. In Seventh Int. Congr. Of Soil Sci., Madison, Wisconsin., pp 67–69.
- Robinson, D. A., Schaap, M. G., Or, D., & Jones, S. B. (2005). On the effective

- measurement frequency of time domain reflectometry in dispersive and nonconductive dielectric materials, *Water Resources Research* 41, pp 1–9. <http://doi.org/10.1029/2004WR003816>
- Sakuratani, T. (1981). A Heat Balance Method for Measuring Water Flux in the Stem of Intact Plants. *J. Agr. Met.*, 37(1964), pp 9–17. <http://doi.org/10.2480/agrmet.37.9>
- Scholz, F. G., Bucci, S. J., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Franco, A. C., & Miralles-Wilhelm, F. (2007). Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant, Cell and Environment*, 30(2), pp 236–248. <http://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01623.x>
- Schymanski, S., Or, D. & Zwieniecki, M. (2013). Stomatal control and leaf thermal and hydraulic capacitances under rapid environmental fluctuations. *PLoS ONE* 8, p 1.
- Snyder, R., & Melo-Abreu, J. De. (2010). Mecanismos de transferencia de energía. *Protección Contra Las Heladas: Fundamentos, Práctica y Economía*. pp 45–71. Retrieved from <http://www.fao.org/docrep/012/y7223s/y7223s04.pdf>
- Taiz, L. & Zeiger, E. (2006). Fisiología vegetal., *Universita*.
- Tobón, C. (1999). *Monitoring and modeling hydrological fluxes in support of nutrient cycling studies in Amazonian rain forest ecosystems*. The Tropenbos Foundation - III. - (Tropenbos Series; 17). Wageningen, the Netherlands.
- Tobón, C. (2009). Los bosques andinos y el agua. Serie investigación y sistematización #4 Programa Regional ECOBONA – INTERCOOPERATION, CONDESAN. Quito Retrieved from http://www.bosquesandinos.info/ECOBONA/Bosques_final-web.pdf
- Tobón, C., Bruijnzeel, L. A., Frumau, K. F. A., & Calvo-Alvarado, J. C. (2010). Changes in soil physical properties after conversion of tropical montane cloud forest to pasture in northern. *Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management*, pp 502–515. <http://doi.org/10.1017/CBO9780511778384.054>
- Tobón, C. (2015). *Los bosques de la Amazonia Colombiana: Ecohidrología y Ciclos Biogeoquímicos*. Ed. Universidad Nacional de Colombia.
- Torres, S. (2016). *Parámetros de Control de la Dinámica Hidrológica del Páramo en Artesana – Ecuador*. Tesis para la obtención de grado de: Magister en Bosques y Conservación Ambiental. Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Xu, C., & Singh, V. P. (2005). Evaluation of three complementary relationship evapotranspiration models by water balance approach to estimate actual regional evapotranspiration in different climatic regions, *Journal of Hydrology* 308, pp 105–121. <http://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2004.10.024>