



Universidad de los Andes  
Facultad de Ciencias  
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas  
Postgrado en Ecología Tropical

Trabajo de Grado de Maestría

INTERACCIONES ENTRE UN ARBUSTO DOMINANTE (*Hypericum laricifolium*.  
Juss) Y OTRAS ESPECIES DE PLANTAS EN EL PÁRAMO ANDINO Y  
ALTIANDINO

Autor: Lic. Lirey A. Ramírez R.

Tutor: Dr. Luís D. Llambí C.

Co-Tutor: Dr. Fermín Rada R

Mérida, Enero de 2013.

## VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el **TRABAJO DE GRADO DE MAESTRÍA** presentado por **Lirey Aysen Ramírez Ramírez**, realizada bajo la tutoría del Dr. **Luis Daniel Llambí** y Cotutoría del Dr. **Fermín Rada** presentada como requisito para optar al Grado de **MAGISTER SCIENTIAE EN ECOLOGÍA TROPICAL** y que se titula:

**“INTERACCIONES ENTRE UN ARBUSTO DOMINANTE (*Hypericum laricifolium*. JUSS) Y OTRAS ESPECIES DE PLANTAS EN EL PÁRAMO ANDINO Y ALTIANDINO.”**

Hacen constar lo siguiente:

**PRIMERO:** que hoy 16 de enero del 2013 a las 2:00 p.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo el Presidente del Jurado el Dr. Luis Daniel Llambí. **SEGUNDO:** a continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 3:00 p.m. de éste mismo día, se dio curso al Acto Público de sustentación del Trabajo de Grado presentado a requerimiento del jurado en el Salón A-08 de la Facultad de Ciencias. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el Trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el Trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido al acto de presentación, el jurado procedió a su deliberación final y decidió aprobar el **Trabajo de Grado de Maestría con Mención Publicación.**

Dr. Luis Daniel Llambí  
**Tutor**

Dr. Carlos García Núñez  
**Jurado**



Dra. Teresa Schwarzkopf  
**Jurado**

Dr. Mario Fariñas  
**Jurado**

Este trabajo fue financiado por el CDCHTA  
a través del proyecto E-1769-12-01-EM

*A mis padres, Justina y Vicente.*

*Con todo mi amor.*

## AGRADECIMIENTOS

Una meta más alcanzada con la ayuda de muchos... Espero no se escape nadie, de antemano... ¡Dios les pague!

A Dios, fuente de sabiduría y amor infinito... Gracias por cada día y por jamás abandonarme.

A mis Padres: Justina y Vicente, mi hermana Noelia y mi sobrino Christopher, por creer en mí siempre, por todo el amor, la paciencia y el apoyo incondicional. Este logro es de ustedes. Los amo infinitamente.

A Luis Daniel, a ti que más que un excelente tutor eres mi amigo, gracias infinitas por acompañarme en este hermoso reto, por entenderme y soportarme... ¡ya son dos tesis juntos...!!!!.

A Fermín, por su contagioso optimismo, su confianza y todas sus enseñanzas. Ser tu estudiante es un honor... ¡Mil Gracias Profe!!

Al Postgrado en Ecología Tropical por abrirme sus puertas y recibirme con sus brazos abiertos.

A todos los profesores del ICAE, aprender ecología con ustedes, ¡no tiene precio!!!

A mis compañeros del PET, cohorte 2010-2012, por los buenos y no tan buenos momentos, de ustedes aprendí muchísimo, especialmente a Raquel y Hugo, porque más que compañeros son mis amigos, gracias por escucharme y compartir su amistad... ¡Ustedes valen oro!

Al grupo de Ecología Animal "A" y su linda gente, gracias por cada café y demás... Especialmente a Yely, ¡Dios te pague amiga!

A Jhonny, Williams y Jhonny Murillo, por el apoyo en campo y la ayuda en todo momento, a Zulay por el apoyo en el laboratorio.

A todos mis amigos, por estar a mi lado de alguna manera y soportar los días buenos y los malos, María, Raquel, Yely, Rafa, Carla, Sabri, Jesús, Vania, Karelys... Gracias por cada conversación, café, rumba etc, etc... ¡Mi gente, los quiero mucho!!

A la música... el lenguaje universal, gracias por ser mi eterna compañera.

A mi querido páramo, por el sol, el viento y esos hermosos días azules. ¡Qué fortuna es trabajar en tus montañas!

## RESUMEN

Es ampliamente conocido que dentro de la dinámica de las comunidades vegetales existen interacciones entre sus individuos, tanto positivas como negativas. Las interacciones positivas entre plantas, donde una de las especies se beneficia de los efectos que provoca otra especie en su vecindad biótica o abiótica, son un ejemplo de relaciones mutualistas obligadas, pero también pueden ocurrir facultativamente. La alta montaña tropical ha sido caracterizada como una zona de rigurosidad climática, por presentar una gran amplitud térmica diurna, altos niveles de radiación y condiciones de estrés hídrico estacional, razón por la cual las especies que habitan en estos ambientes han adquirido adaptaciones y/o mecanismos que les permiten sobrevivir en estas áreas. En el Páramo Desértico en los Andes Venezolano, Cáceres (2011) encontró evidencia que sugiere la existencia de procesos de facilitación mediada por *Hypericum laricifolium*, al reportar asociaciones espaciales positivas significativas entre este arbusto y algunas especies de herbáceas de este ecosistema.

En nuestro trabajo se realizó una caracterización ambiental de dos sitios de páramo andino y altiandino, con la finalidad de identificar un aumento en la severidad ambiental, manifestada a través del aumento de estrés hídrico y térmico entre estos dos ecosistemas; a su vez se describió el efecto que produce el arbusto paramero *Hypericum laricifolium* en el microambiente bajo su copa en las dos altitudes de muestreo y se evaluaron las asociaciones espaciales entre este arbusto y las comunidades de páramo andino y altiandino, de manera de comprobar si existe un aumento de la importancia de las asociaciones espaciales locales positivas entre el páramo andino y altiandino, vinculado al incremento de la severidad ambiental. Adicionalmente se describieron los cambios que genera la influencia de *H. laricifolium* sobre el estatus hídrico de algunas de las especies que se encuentran asociadas positiva y negativamente a su copa.

Nuestros resultados indican que tanto en zonas de páramo andino como en el altiandino se experimentan condiciones microambientales que pueden ser consideradas

severas para las especies de plantas que hacen vida en estos ecosistemas. De la misma manera encontramos que el arbusto *H. laricifolium* altera notoriamente el microambiente bajo su copa, aunque no tiene el mismo efecto sobre las variables ambientales en las dos localidades. Por otro lado, en ambos ambientes reportamos asociaciones tanto positivas como negativas entre *H. laricifolium* y otras especies, aunque existe una prevalencia de las asociaciones positivas. También detectamos diferencias claras entre las comunidades establecidas bajo la copa del arbusto y fuera de su influencia, en términos de riqueza, diversidad, abundancia y composición florística. Finalmente, encontramos que los individuos de especies asociadas positivamente al arbusto establecidos bajo su copa presentan una mejora del estatus hídrico, mientras que no existen diferencias entre el estatus hídrico de los individuos establecidos bajo y fuera de la copa del arbusto en especies con asociación negativa con el arbusto. Nuestros resultados permiten describir al arbusto *H. laricifolium* como un posible ingeniero ecosistémico de ambientes de alta montaña tropical, ya que tiene la capacidad de modular su vecindad inmediata y conformar parches de hábitat favorables para el establecimiento de otras especies de planta en los que las condiciones medioambientales y de recursos difieren de las áreas abiertas.



## INDICE

CAPITULO I.....	1
1.-INTRODUCCIÓN.....	1
2.- MARCO TEÓRICO.....	1
2.1 INTERACCIONES ENTRE ORGANISMOS: DEFINICION, TIPOS E IMPORTANCIA EVOLUTIVA.....	1
2.2 COMUNIDADES VEGETALES E INTERACCIONES POSITIVAS ENTRE PLANTAS: FACILITACIÓN Y SU IMPORTANCIA ECOLÓGICA.....	3
2.3 ECOSISTEMAS DE ALTA MONTAÑA TROPICAL: EL PARAMO ANDINO Y ALTIANDINO.....	9
3.- ANTECEDENTES DE INVESTIGACIÓN.....	12
4.-ÁREA DE ESTUDIO.....	14
5.- ESPECIE EN ESTUDIO:.....	14
5.- PREGUNTAS DE INVESTIGACION, HIPÓTESIS Y OBJETIVOS.....	15
HIPÓTESIS.....	16
OBJETIVOS.....	16
6.- BIBLIOGRAFIA.....	18
CAPITULO II	
VARIACIONES MICROAMBIENTALES ENTRE ÁREAS ABIERTAS Y BAJO LA INFLUENCIA DEL ARBUSTO <i>Hypericum laricifolium</i> Juss EN EL PÁRAMO ANDINO Y ALTIANDINO.....	22
1.- INTRODUCCION.....	22
2.- MARCO TEÓRICO.....	22

2.1- FACILITACIÓN Y CLIMA.....	23
2.2- CONDICIONES AMBIENTALES EN EL ECOSISTEMA PÁRAMO.....	26
c. Radiación.....	30
d. Suelos: Contenido de Materia Orgánica y Nutrientes.....	30
3.- ANTECEDENTES DE INVESTIGACIÓN: Relación Microambiente-Vegetación En Los Andes Tropicales.....	31
4.- METODOLOGIA.....	34
4.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	34
4.2 MÉTODOS.....	35
4.3 ANÁLISIS DE LOS DATOS.....	38
5.- RESULTADOS .....	39
5.1 CARACTERIZACIÓN MICROCLIMÁTICA .....	39
5.2 CONTENIDO DE HUMEDAD EN EL SUELO.....	48
5.3 CONTENIDO DE MATERIA ORGÁNICA .....	49
6.- DISCUSIÓN .....	50
6.2 HUMEDAD RELATIVA DEL AIRE.....	51
6.3 RADIACIÓN.....	52
6.4 CONTENIDO RELATIVO DE HUMEDAD EN EL SUELO.....	53
6.5 CONTENIDO DE MATERIA ORGÁNICA DEL SUELO.....	53

### CAPITULO III.

ASOCIACIONES ESPACIALES ENTRE EL ARBUSTO <i>Hypericum laricifolium</i> Juss Y OTRAS ESPECIES DE PÁRAMO ANDINO Y ALTIANDINO .....	60
--	----

1.- INTRODUCCIÓN.....	60
2.- MARCO TEÓRICO.....	60

2.1 COMPETENCIA Y FACILITACIÓN: CO-OCURRENCIA EN COMUNIDADES .....	60
2.2 ESTRUCTURA ESPACIAL EN COMUNIDADES VEGETALES .....	62
2.3 FACILITACION Y SUS CONSECUENCIAS A NIVEL COMUNITARIO .....	65
2.4 HIPOTESIS DEL GRADIENTE DE ESTRÉS: SGH.....	66
3.- ANTECEDENTES DE INVESTIGACIÓN .....	67
4.- METODOLOGÍA.....	67
4.1 MUESTREO:.....	67
4.2 ANÁLISIS DE DATOS.....	69
4.2.5 Índice de Interacción .....	71
4.3 Análisis Estadísticos.....	73
5.- RESULTADOS .....	75
5.1 RIQUEZA DE ESPECIES:.....	75
5.2 CURVAS DE SATURACIÓN DE ESPECIES .....	76
5.3 DIVERSIDAD DE ESPECIES.....	82
5.4 BIOVOLUMEN TOTAL .....	83
5.5 ÍNDICE DE INTERACCIÓN A NIVEL COMUNITARIO.....	84
5.6 DENSIDADES TOTALES .....	86
5.7 PATRONES DE ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES .....	87
5.8 INDICE DE INTERACCIÓN POR ESPECIE .....	97
5.9 ANÁLISIS MULTIVARIADOS.....	103
6.- DISCUSION .....	107
6.1 EFECTOS DE <i>H. laricifolium</i> A NIVEL COMUNITARIO: Riqueza, Diversidad y Abundancia de las especies.....	108

6.2 ANÁLISIS ESPECIE-ESPECÍFICO: RELACIONES POSITIVAS Y NEGATIVAS ENTRE <i>H. laricifolium</i> Y OTRAS ESPECIES DE PÁRAMO ANDINO Y ALTIANDINO .....	111
6.3 ANÁLISIS GLOBALES .....	114
6.4 INTERACCIONES INTERESPECIFICAS ENTRE <i>H. laricifolium</i> Y OTRAS ESPECIES: IMPLICACIONES EN EL ESTUDIO DE INTERACCIONES PLANTA-PLANTA EN LA ALTA MONTAÑA TROPICAL.....	115
7.- BIBLIOGRAFIA.....	116

#### CAPITULO IV

VARIACION DEL ESTATUS HÍDRICO DE PLANTAS ASOCIADAS AL ARBUSTO DOMINANTE <i>Hypericum laricifolium</i> Juss: Diferencias entre especies asociadas positiva y negativamente.....	121
--	-----

1.- INTRODUCCIÓN .....	121
2.- MARCO TEORICO .....	121
3. ANTECEDENTES DE INVESTIGACIÓN.....	124
4.- METODOLOGÍA.....	125

4.1 DETERMINACIÓN DE POTENCIAL HÍDRICO MINIMO EN CAMPO( $\Psi_{1min}$ ).....	125
4.2 COMPONENTES DEL POTENCIAL HIDRICO.....	126
4.3 ANÁLISIS DE LOS DATOS.....	128
5. RESULTADOS.....	129
5.1 POTENCIALES HÍDRICOS EN CAMPO.....	129
5.2 COMPONENTES DEL POTENCIAL HÍDRICO.....	130
6. DISCUSION.....	134
7. BIBLIOGRAFIA .....	142

CAPITULO V .....	145
CONCLUSIONES GENERALES .....	145
5.1 CONCLUSIONES GENERALES.....	145
5.2 LIMITACIONES DE LA INVESTIGACIÓN .....	149
5.3 FUTURAS INVESTIGACIONES.....	150

## INDICE DE FIGURAS

### CAPITULO II

Figura 2.1. Ubicación relativa de los sitios de muestreo.....	36
Figura 2.2 Ubicación de las microestaciones climáticas bajo arbusto (A) y fuera de arbusto (B) en uno de los sitios de estudio .....	37
Figura 2.3. Temperatura (°C): Promedio (A), Máxima (B) y Mínima (C) diaria para la época seca en las dos altitudes de muestreo para las situaciones fuera de arbusto (FA) y bajo arbusto (BA).....	42
Figura 2.4. Porcentaje de humedad relativa: Promedio (A), Máxima (B) y Mínima (C) diaria para la época seca en las dos altitudes de muestreo para las situaciones fuera de arbusto (FA) y bajo arbusto (BA).....	44
Figura 2.5. Radiación: Promedio (A) y Máxima (B) diaria ( $W.m^{-2}$ ) para la época seca en las dos altitudes de muestreo para las situaciones fuera de arbusto (FA) y bajo arbusto (BA).....	45

Figura 2.6. Curso diario para un día típico despejado (1) y nublado (2) de la estación seca, para las variables temperatura del aire (A), humedad relativa (B) y radiación (C) en las dos altitudes de muestreo para las situaciones fuera de arbusto (FA) y bajo arbusto (BA)..... 47

Figura 2.7. Contenido relativo de humedad en el suelo (%) para las situaciones bajo arbusto (BA) y fuera arbusto (FA) en las dos altitudes de muestreo..... 48

Figura 2.8- Contenido de materia orgánica en el suelo (%) para las situaciones bajo arbusto (BA) y fuera arbusto (FA) en las dos altitudes de muestreo..... 49

### CAPITULO III

Figura 3.1 Riqueza promedio de especies en las comunidades establecidas bajo y fuera de la influencia del arbusto *H. laricifolium* en los tres sitios de las 2 altitudes en estudio..... 76

Figura 3.2 Curvas de saturación de especies para las comunidades asociadas a la copa del arbusto *H. laricifolium* y en áreas fuera de la influencia del arbusto en las dos altitudes de muestreo..... 79

Figura 3.3 Curvas de saturación de especies de las comunidades bajo y fuera del arbusto *H. laricifolium* en los tres sitios muestreados a 3715 m..... 80

Figura 3.4. Curvas de saturación de especies de las comunidades bajo y fuera del arbusto *H. laricifolium* en los tres sitios muestreados a 4300 m..... 81

Figura 3.5. Índice de diversidad de Shannon promedio en las comunidades establecidas bajo y fuera de la influencia del arbusto <i>H. laricifolium</i> para los tres sitios de cada una de las altitudes en estudio.....	82
Figura 3.6. Biovolumen total de las especies en zonas bajo y fuera de la influencia del arbusto <i>H. laricifolium</i> en todos los sitios muestreados.....	83
Figura 3.7 RII global para los sitios muestreados en páramo andino y altiandino....	85
Figura 3.8 Densidad de individuos en zonas bajo y fuera de la influencia del arbusto <i>H. laricifolium</i> en los tres sitios de muestreo en ambas altitudes .....	86
Figura 3.9. Biovolumen promedio y densidad de individuos en las comunidades de áreas bajo el arbusto <i>H. laricifolium</i> (BA) y áreas abiertas (FA) muestreadas en el Sitio 1 de páramo andino.....	88
Figura 3.10. Biovolumen promedio y densidad de individuos en las comunidades de áreas bajo el arbusto <i>H. laricifolium</i> (BA) y áreas abiertas (FA) muestreadas en el Sitio 2 de páramo andino.....	90
Figura 3.11. Biovolumen promedio y densidad de individuos en las comunidades de áreas bajo el arbusto <i>H. laricifolium</i> (BA) y áreas abiertas (FA) muestreadas en el Sitio 3 de páramo andino. ....	92
Figura 3.12. Biovolumen promedio y densidad de individuos en las comunidades de áreas bajo el arbusto <i>H. laricifolium</i> (BA) y áreas abiertas (FA) muestreadas en el Sitio 1 de páramo altiandino.....	94
Figura 3.13. Biovolumen promedio y densidad de individuos en las comunidades de áreas bajo el arbusto <i>H. laricifolium</i> (BA) y áreas abiertas (FA) muestreadas en el	

Sitio 2 de páramo altiandino.....	95
Figura 3.14. Biovolumen promedio y densidad de individuos en las comunidades de áreas bajo el arbusto <i>H. laricifolium</i> (BA) y áreas abiertas (FA) muestreadas en el Sitio 3 de páramo altiandino. ....	96
Figura 3.15. Índice de interacción para las especies registradas en páramo andino..	99
Figura 3.16 Índice de interacción para las especies registradas en páramo altiandino.....	101
Figura 3.17 MDS para los valores de Biovolumen de las 120 parcelas muestreadas....	103
Figura 3.18. MDS del biovolumen total para parcelas bajo arbusto (símbolos rellenos) y fuera de arbusto (símbolos vacíos) en cada uno de los sitios estudiados.....	106

#### CAPITULO IV

Figura 4.1. Potenciales hídricos mínimos para las 7 especies en estudio.....	129
Figura 4.2. Potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor( $\Psi_{TLP}$ ) para las 7 especies en estudio. ....	131

#### CAPITULO V

Figura 5.1 Resumen esquematizado de los resultados obtenidos .....	148
--	-----



## INDICE DE TABLAS

### CAPITULO I

Tabla 1.1 Tipos principales de interacciones entre especies .....	2
---	---

### CAPITULO II

Tabla 2. 1. Descripción de los sitios de muestreo.....	35
--	----

Tabla 2.2 Resumen de las variables microclimáticas medidas durante la estación seca en las situaciones Bajo Arbusto y Fuera Arbusto en las dos altitudes en estudio. ....	40
---	----

### CAPITULO 3

Tabla 3.1. Riqueza total y número de especies exclusivas de áreas bajo y fuera de la influencia del arbusto <i>H. laricifolium</i> en las dos altitudes muestreadas.....	74
--	----

Tabla 3.2 PERMANOVA multivariado a partir del biovolumen de las especies.....	104
---	-----

Tabla 3.3 Test Post Hoc para la interacción entre los factores Sitio*Situación del PERMANOVA multivariado a partir del biovolumen de las especies.....	104
--	-----

### CAPITULO IV

Tabla 4.1 Especies asociadas al arbusto <i>H. laricifolium</i> utilizadas en los análisis ecofisiológicos .....	126
---	-----

Tabla 4.2 Potencial osmótico de saturación para las 6 especies en estudio.....	132
--	-----

Tabla 4.3 Contenido de agua en el punto de pérdida de turgor para las 6 especies estudiadas.....	133
Tabla 4.4 Módulo de elasticidad para las 6 especies en estudio.....	134

## CAPITULO I

### 1.-INTRODUCCIÓN

Este capítulo presenta una breve revisión de las bases teóricas que enmarcan este trabajo. Inicialmente se discute acerca de interacciones entre organismos, sus tipos y la importancia que dichas interacciones tienen sobre la evolución de las especies. Luego nos enfocamos en las interacciones positivas entre plantas definiéndolas y discutiendo su importancia dentro de la teoría ecológica. Seguidamente se realiza una revisión general sobre el páramo andino y altiandino como marco ambiental para la evaluación de los patrones de asociación espacial entre plantas, como base para interpretar las interacciones interespecíficas que se desarrollan en las comunidades vegetales en estos ecosistemas de la alta montaña tropical. De igual manera, se incluyen algunos antecedentes claves en esta investigación y finalmente se describe brevemente el área de estudio y se plantean las hipótesis y objetivos de este trabajo.

### 2.- MARCO TEÓRICO

#### 2.1 INTERACCIONES ENTRE ORGANISMOS: DEFINICION, TIPOS E IMPORTANCIA EVOLUTIVA

Ninguna especie vive aislada; la actividad de cualquier organismo produce cambios en el ambiente donde vive, ya sea al alterar las condiciones, o al adicionar o extraer recursos que podrían ser usados por otros organismos. Adicionalmente, las especies interactúan entre sí cuando un individuo “entra” en la vida del otro (Begon *et al.*, 2006). Existe toda una nomenclatura simbólica, así como la terminología para caracterizar el efecto que tiene una especie sobre otra cuando interactúan. Por ejemplo, cuando ambas especies se benefician la interacción se denomina mutualismo (+,+), mientras que si el efecto es negativo para ambas especies se llama competencia (-,-). Todas las posibles combinaciones (positivas, negativas y neutras) se resumen en la siguiente tabla (Barbour *et al.*, 1998):

Tabla 1.1 Tipos principales de interacciones entre especies (Modificado de Barbour *et al.*, 1998)

	+	0	-
+	Mutualismo	Comensalismo	Depredación, Herbivoría, Parasitismo
0	Comensalismo	Neutralismo	Amensalismo
-	Depredación, etc..	Amensalismo	Competencia

En interacciones entre plantas existen algunas variaciones de los términos; si la interacción resulta en un incremento en el crecimiento y desarrollo de la planta, es llamada facilitación. Esta interacción surge cuando una especie modifica las condiciones ambientales en su vecindad inmediata, haciendo el ambiente más favorable de manera que una segunda especie resulta favorecida. La facilitación bien puede ser un tipo de mutualismo (+,+) si la especie facilitadora obtiene algún beneficio, o de comensalismo (+,0) cuando solo se beneficia la especie asociada al facilitador. Por su parte, las interacciones negativas ocurren cuando una o las dos especies disminuyen su crecimiento, desempeño o capacidad reproductiva en presencia de la otra. Aunque el término competencia es frecuentemente usado, este no describe el mecanismo como tal, en el caso que la interacción sea el resultado de dos especies que utilizan el mismo recurso limitante, se denomina “competencia por recursos”, ahora bien, si una especie adiciona una sustancia a su vecindad que afecta el crecimiento de otra especie, la interacción negativa se refiere como “competencia por interferencia” (Hull, 2008).

Existen tres propiedades biológicas fundamentales de las interacciones entre especies que actúan por encima del nivel de comunidades (en el nivel de paisajes): 1) Las interacciones pueden mostrar selección de mosaicos, es decir que diferentes caracteres pueden ser favorecidos por selección natural en diferentes comunidades. 2) Pueden existir *hotspots* de coevolución (regiones donde la selección recíproca verdadera actúa en el proceso

de interacción) dentro de una matriz o a lo largo de un gradiente de *coldspots* y 3) el panorama genético en el cual una interacción ocurre puede estar en constante cambio a través de flujo genético, deriva génica aleatoria y extinciones locales de poblaciones. Estas propiedades sugieren que: a) las interacciones entre especies probablemente se desarrollan en un flujo continuo y que evolucionan de diferentes maneras en diferentes poblaciones y b) que unos pocos rasgos coevolutivos podrían expandirse a lo largo del rango geográfico de las especies que interactúan (Thompson, 1999).

Las interacciones ecológicas son cruciales para comprender tanto la ecología como la evolución de los organismos (Gómez *et al.*, 2010). Gran parte de la diversificación de la vida en el planeta ha sido resultado del simple hecho que casi todas las especies interactúan unas con otras para sobrevivir y reproducirse. Es por ello que la evolución no se circunscribe solo a la evolución de las especies *per se*, sino a la evolución de las múltiples formas en que las especies interaccionan. De la misma manera como el proceso evolutivo ha producido millones de especies, también ha producido millones de interacciones entre especies, conformando la trama de la vida llamada por Darwin la “ribera enmarañada” (Medel *et al.*, 2009). Debido a que los rasgos fenotípicos que regulan las interacciones entre especies son, básicamente un legado de sus ancestros, es ampliamente asumido que las interacciones ecológicas son filogenéticamente conservadas, es decir que especies estrechamente relacionadas se asocian con especies similares (Gómez *et al.*, 2010). La historia de la evolución es fundamentalmente una historia de la evolución de las interacciones entre especies; la mayoría de los seres vivos se encuentran relacionados de tal manera que requieren de una combinación de su propia maquinaria genética y la de una o más especies para poder sobrevivir y reproducirse; por ejemplo, muchas plantas se extinguirían rápidamente sin sus polinizadores (Thompson, 1999)

## 2.2 COMUNIDADES VEGETALES E INTERACCIONES POSITIVAS ENTRE PLANTAS: FACILITACIÓN Y SU IMPORTANCIA ECOLÓGICA

Una comunidad es un conjunto de especies que ocurren juntas en un espacio y tiempo (Begon *et al.*, 2006). Nuestra percepción de la organización de las comunidades vegetales ha

sido históricamente afectada por la dicotomía de la clasificación individualista vs holística de las comunidades: Clements (1916) describe a las comunidades vegetales como un supraorganismo; mientras que Gleason (1926) argumenta que las comunidades de plantas son “escasamente una unidad de vegetación, una mera coincidencia”. Sin embargo, para la mayoría de los ecólogos ninguna de estas perspectivas permite realizar una comprensión moderna de la visión de las comunidades vegetales. Lortie *et al.* (2004) afirman que es necesario reconsiderar una teoría de comunidades que incorpore las interacciones entre especies tanto positivas como negativas. Las implicaciones de re-analizar el individualismo en las comunidades de plantas va más allá de una discusión académica; si las comunidades de plantas son menos individualistas de lo que se ha pensado hasta ahora, las implicaciones para la conservación son profundas: la interdependencia entre poblaciones de plantas significa que la pérdida de alguna especie podría tener un efecto *negativo* importante en otras especies (Callaway, 2007).

Las interacciones ecológicas entre especies han sido consideradas centrales para comprender la evolución biológica y el mantenimiento de la diversidad en el planeta. Históricamente son las interacciones competitivas las que han tomado el papel principal en la explicación de la coexistencia de las especies. La visión de un mundo natural estructurado por el conflicto y la competencia ha dominado la ecología y ha sido apoyada por muchos ecólogos influyentes, siendo este paradigma atribuible a Darwin, quien supuso a la denso-dependencia como la conexión lógica del mecanismo universal de selección natural (Valiente-Banuet *et al.*, 2009), dentro de los ejemplos más resaltantes de esta corriente se incluye el modelo matemático de competencia de Lotka y Volterra, el principio de exclusión competitiva de Gause y los trabajos sobre el nicho fundamental y realizado de Hutchinson y MacArthur (Bruno *et al.*, 2003). El énfasis en estudios sobre competencia en plantas ha sido exagerado debido, en parte, a los estudios de interacciones entre plantas en invernaderos. Si bien es cierto que para aislar cierto mecanismo es necesario trabajar bajo condiciones controladas, estos estudios muestran casi siempre competencia. Esto puede ser porque las condiciones en invernaderos tienden a ser tan benignas que los vecinos no

producen un efecto real en las condiciones tal como sucede en el mundo real (Callaway, 2007).

Ahora bien, es ampliamente conocido que dentro de la dinámica de las comunidades vegetales existen interacciones entre sus individuos, tanto positivas como negativas. Por un lado, las plantas compiten por luz, nutrientes, espacio, agua, etc., pero al mismo tiempo pueden beneficiarse unas a otras disminuyendo el impacto de los herbívoros, mitigando el exceso de radiación mediante el efecto de sombreado o induciendo una mayor disponibilidad de agua y recursos en su vecindad a través de la acumulación de nutrientes, relaciones con microorganismos y micorrizas, etc. (Callaway *et al.*, 2002; Brooker *et al.*, 2008). Dodds & Henebry (1996) basados en modelos de simulación de comunidades, encuentran que las interacciones positivas entre especies son igualmente importantes que las competitivas en una comunidad mientras se consideren un mayor número de especies y de conexiones. Así mismo, indican que especies con interacciones mutualistas (+/+) y comensalistas (0/+) presentan mayor sobrevivencia que la proporción esperada al compararlas con especies con interacciones competitivas (-/-) o amensalistas (0, -), las cuales tienden a la extinción (Dodds & Henebry, 1996).

Las interacciones positivas pueden ocurrir cuando uno de los organismos modifica el ambiente local, haciéndolo más favorable para otro, ya sea directamente (por reducción de estrés térmico, hídrico o de nutrientes a través de sombreado o simbiosis con micorrizas) o indirectamente (tal como disminución de competidores o al disuadir a los depredadores). Los procesos de facilitación ejemplifican procesos coevolutivos y relaciones mutualistas obligatorias, pero también pueden incluir interacciones facultativas o estocásticas (Bruno *et al.*, 2003). “Si la presencia de unas especies es crucial para la sobrevivencia y funcionamiento de otras especies entonces las comunidades formadas por estas interacciones no encajan dentro de la definición clásica de entidad individualista” (Choler *et al.*, 2001)

Pero, ¿Qué es facilitación? Es importante tener cuidado al usar este término, ya que hay quienes lo perciben como si una planta tratara de “trabar amistad” con su vecino (que podría ser un competidor). La palabra “facilitación” no se refiere a esto; este término

describe un proceso y no un propósito. Las interacciones positivas entre plantas se producen gracias a “benefactores” con características que producen efectos en la vecindad biótica o abiótica, que otros organismos pueden aprovechar (Callaway, 2007)

Bruno *et al.* (2003) definen a la facilitación como un proceso que ocurre entre organismos, en el cual al menos uno de los participantes se beneficia, y ninguno de los implicados en la interacción se ve afectado. Tales interacciones son consideradas como mutualistas cuando ambas especies obtienen un beneficio (Bruno *et al.*, 2003). Las interacciones positivas puede ser directas (el efecto de una especie sobre otra) o indirectas, si requieren una especie intermediaria para que ocurra (Callaway, 2007). Los beneficiarios son generalmente más dependientes de facilitadores cuando son jóvenes que cuando son maduros, y como beneficiarios maduros, estos podrían incluso competir con sus antiguos benefactores. Es por esto que el efecto modulador del estrés abiótico en la importancia de las interacciones positivas y negativas puede variar de acuerdo al estadio de vida (Callaway *et al.*, 1998). Los procesos de facilitación pueden determinar patrones espaciales en las comunidades, promover la coexistencia, aumentar la productividad y diversidad y modificar significativamente la estructura y dinámica de la comunidad. Así mismo estos procesos parecen ser un componente fundamental en los procesos de sucesión y regeneración de nichos (Callaway, 1997).

A continuación discutimos la importancia de los procesos de facilitación en algunos aspectos claves de la dinámica de las comunidades vegetales:

### 2.2.1.- Facilitación y Patrones Espaciales

Los patrones espaciales que se evidencian en la vegetación, son creados por la combinación de interacciones positivas y negativas intra e inter-específicas y su relación con cambios en las condiciones ambientales a diferentes escalas espaciales; por ejemplo: a micro-escala, por la facilitación a través de sombreado y aumento de la permeabilidad del suelo por las raíces, y a mayor escala competencia por agua (Gascoigne *et al.*, 2005). En lugares de severidad ambiental como las zonas áridas (McAuliffe, 1984; Larrea y Soriano, 2006) se han observado patrones de asociación espacial positiva entre plántulas de una



especie y adultos de otras especies referido como “síndrome de planta nodriza” (Niering *et al.*, 1963 en Callaway, 1995), en donde una planta beneficia el establecimiento de otra planta mediante atenuación de algún estrés severo (térmico, hídrico o lumínico).

### 2.2.2.- Facilitación y La Teoría De Nicho

La idea de nicho fue redefinida por Hutchinson (1957) cuando distingue entre nicho fundamental y nicho realizado, definiendo el nicho fundamental como el rango de condiciones ambientales con las cuales una especie puede vivir indefinidamente en ausencia de interacciones interespecíficas negativas (competencia, depredación y parasitismo), mientras que el nicho realizado corresponde al espacio físico al que se restringe una especie luego de la exclusión por competidores y otros enemigos. Este concepto de nicho asume de manera implícita que las especies vecinas generan impactos negativos hacia las otras e incluye el llamado *principio* de exclusión competitiva. Sin embargo, incorporar los procesos de facilitación dentro de la teoría de nicho lleva a la aparente paradoja de que la dimensión espacial del nicho realizado de una especie puede ser incluso mayor que el rango espacial predicho por el nicho fundamental (Bruno *et al.*, 2003)

### 2.2.3.- Facilitación y Diversidad de Especies

Las interacciones planta-planta juegan un importante rol en la composición de las comunidades de plantas que conforman un ecosistema. Estas interacciones tienen un impacto tanto para la riqueza y diversidad de dicha comunidad, así como en la estructura del hábitat y en la disponibilidad de recursos (Brooker, 2006). Kikvidze *et al.* (2005) encuentran una fuerte relación entre patrones espaciales interespecíficos y la riqueza de especies. En zonas donde las interacciones planta-planta son importantes (bien sea positivas o negativas) se encontró una mayor riqueza de especies, mientras que en lugares con interacciones débiles la riqueza de especies fue menor que el promedio.

#### 2.2.4.- *Facilitación y Especies Clave (Ingenieros Ecosistémicos)*

El término “Ingenieros Ecosistémicos” describe a aquellos organismos capaces de crear, mantener o destruir el hábitat de otras especies al modular el entorno; estas especies conforman parches de hábitat donde las condiciones medioambientales y de recursos difieren del entorno no modificado (Badano & Cavieres, 2006). Aunque muchas de estas especies clave han sido consideradas como “dominantes competitivas” que pueden excluir otras especies, al proveer hábitat a numerosas especies de menor tamaño, su efecto neto en la diversidad de especies puede en realidad ser positivo. Este hecho tiene importantes implicaciones en predicciones basadas en teorías como la exclusión competitiva y la hipótesis sobre el disturbio intermedio (Bruno *et al.*, 2003)

#### 2.2.5.- *Facilitación y Sucesión*

Para que una sucesión primaria o secundaria ocurra, debe suceder un proceso de sustitución de especies o de cambio direccional en sus abundancias relativas. Uno de los mecanismos de sustitución que se han propuesto es el de facilitación entre especies a lo largo del gradiente sucesional, lo que lleva a un cambio temporal en la composición florística de la comunidad (Zamora *et al.*, 2004). Bertness & Callaway (1994) mencionan la importancia de interacciones positivas durante los procesos sucesionales, incluso en comunidades dominadas por interacciones competitivas. Luego de un disturbio, las especies que colonizan son aquellas capaces de soportar mayores niveles de estrés ambiental (por ejemplo alta radiación, altas demandas evaporativas), las cuales a su vez podrían ser capaces de atenuar el microambiente de la zona de disturbio, ejerciendo de esta manera un efecto positivo en las especies colonizadoras tardías (Bertness & Callaway, 1994)

#### 2.2.6.- *Facilitación y Densidades Poblacionales*

Tradicionalmente se ha enfatizado el efecto negativo de la alta densidad poblacional; sin embargo en algunos ambientes extremos tales como ambientes marinos salobres, desiertos y comunidades alpinas, una alta densidad en juveniles y adultos puede incrementar el crecimiento y la supervivencia, esto por atenuación de factores ambientales

estresantes como bajas temperaturas o radiación. Es evidente que existen tanto costos como beneficios de vivir en altas o bajas densidades poblacionales. Es por ello que el balance neto entre costo-beneficio va a depender al menos parcialmente del grado de estrés medioambiental al que se ven expuestas las poblaciones (Bruno *et al.*, 2003). El grado de estrés ambiental puede ser importante en entender porqué las interacciones positivas no son evidentes en todas las interacciones plantas-planta en ambientes severos, ya que por ejemplo, en algunas situaciones el factor limitante no se ve aliviado a través de la presencia física de otra planta (Brooker & Callaghan, 1998).

### 2.2.7.- Facilitación en Gradientes Ambientales

Parece existir una relación activa entre la severidad ambiental externa y la dirección ya sea positiva o negativa en la interacción planta-planta. Por ejemplo, en ambientes alpinos las interacciones positivas entre plantas tienden a incrementar con la altitud como resultado de un incremento en la severidad ambiental (Cavieres *et al.*, 2006). Observaciones sobre las interacciones entre organismos en ambientes estresantes condujeron a Bertness y Callaway (1994) a plantear como hipótesis que la importancia relativa entre los procesos de competencia y facilitación puede variar inversamente a lo largo de gradientes de estrés. Mediante la “hipótesis del gradiente de estrés” se conceptualiza la relación entre estrés medioambiental y la importancia relativa de interacciones positivas y negativas entre plantas; ésta hipótesis predice que en condiciones ambientales benignas el efecto neto negativo o competitivo va a prevalecer, mientras que en ambientes más severos en cuanto a sus condiciones abióticas se hace más importante el efecto positivo o facilitación (Bertness & Callaway 1994; ver también Callaway *et al.*, 1997, Brooker & Callaghan, 1998). Las interacciones positivas entre plantas parecen ser comunes particularmente en ambientes secos, donde el sombreado, la conservación de humedad en el suelo y la acreción de nutrientes parecen ser los principales mecanismos de facilitación (Pugnaire *et al.*, 2004).

## 2.3 ECOSISTEMAS DE ALTA MONTAÑA TROPICAL: EL PARAMO ANDINO Y ALTIANDINO

El páramo constituye uno de los principales ecosistemas de la alta montaña neotropical. Geográficamente se ubica en el Norte de la Cordillera de Los Andes, a lo largo de cuatro

países de América del Sur: Venezuela, Colombia, Ecuador y Norte de Perú, ocupando las altas cordilleras Andinas por encima de los 3000 msnm. Latitudinalmente se extiende desde los 11°N en el macizo de Santa Marta en Colombia hasta los 8°S en Perú (Monasterio, 1980a). Entre las características climáticas comunes entre los páramos se encuentran: alta radiación solar, disminución de la presión de saturación de vapor de agua y grandes oscilaciones diarias de la temperatura del aire y del suelo en sus capas superiores; encontrándose que la intensidad de estos factores incrementa a medida que aumenta la altitud (Azócar & Rada, 2006).

Ahondando en las características climáticas, el ecosistema páramo presenta una serie de peculiaridades debido por una parte a su condición tropical y por otra a su ubicación a altas elevaciones. Los ecosistemas del trópico, a diferencia de los que se encuentran en áreas templadas, se caracterizan por presentar una relativa constancia a lo largo del año de la radiación solar incidente, que trae como consecuencia temperaturas medias prácticamente constantes durante todo el año. Estos patrones confieren a los ambientes tropicales la clasificación de “remarcablemente constantes” (Sarmiento, 1986). Ahora bien, en contraste con la poca variabilidad en los ciclos anuales, la presencia de una alta variabilidad en los ciclos diurnos es una de las principales características del clima de la alta montaña tropical. Esta variabilidad se observa principalmente en fluctuaciones térmicas diurnas, descrito por Hedberg (1964) como “verano en el día e invierno en la noche”, con temperaturas medias anuales de 10°C a 3000 msnm y alcanzando incluso temperaturas congelantes en algunos meses de la estación seca a partir de ciertas altitudes (Sarmiento, 1986; Körner, 1999).

Si bien todas las montañas tropicales comparten estas características de oscilaciones térmicas, desde el punto de vista hídrico los páramos presentan una gran variabilidad, tanto en regímenes de precipitación como en condiciones de humedad (Monasterio, 1980a; Sarmiento 1986); dicha variabilidad depende de la orientación, altitud y elevación total de cada sistema montañoso. Se ha encontrado que en zonas influenciadas por los vientos alisios existe una clara estacionalidad unimodal en la precipitación anual, mientras que otras vertientes influenciadas por el patrón ecuatorial presentan patrones bimodales de precipitación. Sarmiento (1986) señala como una situación peculiar el valle alto del Rio

Chama (donde se encuentra nuestra área de estudio) que se encuentra influenciado por el clima seco del bolsón semiárido de Mucuchíes, siendo la zona climáticamente más árida de la alta montaña en Venezuela. De hecho, el total anual de precipitación varía de 800 mm a menos de 600 mm con un patrón unimodal en donde caen menos de 25 mm durante los cuatro meses de la estación seca (Sarmiento, 1986).

### 2.3.1 Zonificación del Ecosistema Páramo

La vegetación de la alta montaña tropical varía en función de la altitud, distribuyéndose en patrones de bandas o cinturones de vegetación, o bien presentando distribuciones en mosaico o en gradientes ecológicos en el mismo piso altitudinal (Monasterio, 1980c). Esta característica ha permitido la zonificación del ecosistema páramo en pisos altitudinales, de las cuales la división más aceptada es la de Cuatrecasas (1958) en subpáramo, páramo y superpáramo (Hofstede, 2003) y la de Monasterio (1980), (la más utilizada en Venezuela) de páramo subandino, andino y altiandino, con sus respectivas formaciones vegetales bosque paramero, pastizal paramero, pajonal paramero, páramo de rosetal y arbustal, bosque altimontano, páramo desértico y desierto periglacial (Monasterio 1980c). La extensión altitudinal de cada uno de los pisos va a estar determinada por el patrón de precipitación al que se encuentre sometido la región que ocupa, por lo que dicha extensión varía intensamente entre vertientes secas y húmedas.

En Venezuela, Monasterio (1980c) fija la cota de 4000 m como el límite aproximado entre los pisos altiandino y andino, tomando como elementos de delimitación las huellas de los eventos glaciales Cuaternarios, y la morfogénesis periglacial producto del clima actual. Así mismo, el grado de cobertura de la vegetación y el porcentaje de suelo desnudo se incluyen dentro de los elementos que separan estos dos pisos ecológicos.

El piso andino ocupa una franja altitudinal relativamente ancha, su límite inferior se ubica entre 2800 a 3000 m mientras que su límite superior lo constituye el contacto con el páramo altiandino. Este piso presenta una alta heterogeneidad abiótica, determinada climáticamente por la presencia de gradientes hídricos y térmicos, así como la estacionalidad de las lluvias lo cual genera una alta diversidad de hábitats. Las diversas formaciones vegetales de este piso presentan diversos estratos y una ausencia casi total de

suelo desnudo. Por su parte, el piso altiandino se puede definir como una región morfoclimática caracterizada por rasgos actuales de clima periglacial intenso y un modelado producto del clima glacial pasado. Estos fenómenos periglaciales intensos constituyen un filtro importante para la colonización y la estructuración vertical de la vegetación. Las formaciones vegetales presentes en este piso, como lo son el páramo desértico, el desierto periglacial y los bosques de *Polylepis sericea* presentan estructuras altamente especializadas, que les han permitido adaptarse en este medio de estrés constante (Monasterio, 1980c).

### 3.- ANTECEDENTES DE INVESTIGACIÓN

Desde finales de los años 80, un gran número de revisiones e investigaciones se han realizado en un intento de refinar el rol teórico de las interacciones positivas en las comunidades de plantas (Callaway, 2007); sin embargo, para nuestro propósito se mencionarán solo algunos trabajos realizados en ambientes contrastantes. En la zona extratropical existen algunos estudios acerca de interacciones planta-planta a lo largo de gradientes ambientales. Choler *et al.* (2001) encuentran variaciones en el tipo de interacción planta-planta a lo largo de un gradiente ambiental, encontrando competencia en zonas bajas y facilitación en zonas altas de un gradiente altitudinal en los Alpes franceses. Estos autores sugieren que los cambios en las interacciones pueden alterar el nicho fundamental de especies con poca tolerancia al estrés vía facilitación y disminuyendo la de especies más tolerantes al estrés vía competencia (Choler *et al.*, 2001). Kikvidze *et al.* (2005) en un trabajo en zonas de alta montaña en el Hemisferio Norte encontraron que sitios con climas relativamente benignos presentaron mayor cantidad de biomasa vegetal, interacciones competitivas más fuertes (patrón segregado) y reducción de parches intraespecíficos. Por su parte, sitios con climas más fríos presentaron menor cantidad de biomasa, y en estos sitios se observó una alta proporción de las especies beneficiadas por sus vecinos (facilitación), llevando esto a una distribución agregada de las plantas. Estos resultados apoyan la hipótesis de que el estrés abiótico y la productividad modulan la fuerza y naturaleza de las interacciones entre especies (Kikvidze *et al.*, 2005). En Ecuador, Anthelme *et al.* (2011) corroboran la hipótesis del gradiente de estrés, al encontrar cambios en el tipo

de interacción entre el cojín *Azorella aretioides* y las comunidades asociadas. Estos autores encuentran efectos competitivos a neutros a 4400 y 4550 m y efectos facilitativos a 4700 m. En este caso, la asociación positiva parece ser causa del aumento en contenido de humedad y nutrientes bajo la influencia del cojín (Anthelme *et al.*, 2011)

En Venezuela, Larrea & Soriano (2006) estudiaron el rol de tres especies arbóreas leguminosas como plantas nodrizas de cactus columnares en un enclave semiárido en los Andes, encontrando resultados que sugieren que las especies de cactus *Stenocereus griseus* y *Cereus repandus* requieren de plantas nodriza para su establecimiento (Larrea & Soriano, 2006). En la alta montaña tropical venezolana se han realizado algunos trabajos acerca de interacciones planta-planta. Smith (1981) encuentra que adultos del género *Espeletia* en algunas poblaciones parecen proteger a los juveniles (reduciendo de esta manera las tasas de mortalidad) sobre todo en sitios húmedos y con altas densidades poblacionales. Sin embargo, este autor reporta que en otras poblaciones la mortalidad en juveniles aumenta con la proximidad de los adultos, esto por el aumento de la competencia intraespecífica sobre todo en periodos de sequía (Smith, 1981). Pérez (1992) encuentra que individuos del género *Espeletia* modifican las condiciones fisicoquímicas del suelo en su vecindad inmediata, mediante la adición lenta de necromasa, lo que sugiere que podría actuar como un mecanismo positivo en el establecimiento de individuos conespecíficos y heteroespecíficos. Llambi *et al.* (2004) analizaron cambios en la estructura espacial local en poblaciones de *Espeletia schultzii* en parcelas con diferentes estados de sucesión en el páramo de Gavidia, encontrando un aumento en la complejidad estructural a lo largo de la sucesión; siendo este proceso modulado por las condiciones bióticas y abióticas de la vecindad de las plantas.

Fariñas *et al.* (2008), encontraron que el arbusto *H. laricifolium* es dominante en zonas con buen drenaje en el valle fluvio-glacial de Mucubají. Estos autores mediante el método de los perfiles ecológicos encuentran que dicho arbusto presenta asociaciones estadísticamente significativas con 16 de 38 especies, de las cuales 13 fueron positivas y 3 negativas. Puentes (2010) presenta un análisis de los patrones de establecimiento de dos especies leñosas en el treeline de los Andes Venezolanos, encontrando que el

establecimiento de *Diplosteghium venezuelense* pudiera depender de micrositios favorables asociados a variaciones locales en la cobertura de la vegetación y la presencia de rocas. En este trabajo se sugiere como hipótesis un mecanismo de facilitación a través de la atenuación de la severidad hídrica por parte de otras especies de plantas asociadas con los juveniles de *D. venezuelense* (Puentes, 2010). En el Páramo de Piedras Blancas, Cáceres (2011) sugiere la existencia de procesos de facilitación mediada por el arbusto esclerófilo *Hypericum laricifolium*, al encontrar una asociación positiva significativa entre la cobertura de este arbusto y la riqueza y diversidad local de plantas que forman parte de la comunidad del páramo altiandino. En cuanto a los mecanismos involucrados en el proceso de interacción, sus resultados sugieren que el sombreado proporcionado por *H. laricifolium* podría constituir un mecanismo clave de facilitación en ambientes de Páramo Altiandino, esto mediante atenuación de la severidad hídrica que constituye uno de los estresores más importantes en estas zonas de alta montaña (Cáceres, 2011).

#### 4.-ÁREA DE ESTUDIO

Esta investigación fue realizada en dos localidades con altitudes diferentes, ubicadas en la porción nororiental de la Sierra la Culata, en la vía hacia el Páramo de Piedras Blancas: una de ellas en el páramo andino (3715 m) y la otra en el páramo altiandino (4300 m). Esta zona está descrita por Monasterio (1980c) como un gradiente altitudinal seco. Ambos sitios tienen como características en común la presencia de poblaciones importantes del arbusto *H. laricifolium* ubicadas en zonas de laderas alejadas de derrubios (Ver Capítulo II para una descripción ambiental más detallada del área de estudio)

#### 5.- ESPECIE EN ESTUDIO:

*Hypericum laricifolium* Juss. (Hypericaceae) es un arbusto esclerófilo de amplia distribución en los páramos de la Cordillera de Mérida, y constituye una de las especies más abundantes en los páramos. Presenta copas densas y redondeadas, con hojas micrófilas, opuestas, decusadas y sésiles. Su rango de distribución altitudinal en los Andes Venezolanos va desde 2.200 a 4.300 m. Este arbusto en la mayoría de los casos integra las formaciones



vegetales rosetal-arbustal y el arbustal-rosetal, que son muy comunes en el páramo andino, sobre todo en áreas de ladera con buen drenaje (Fariñas *et al*, 2008).

## 5.- PREGUNTAS DE INVESTIGACION, HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

En los ecosistemas de alta montaña tropical, y específicamente en los páramos venezolanos, se sabe muy poco acerca de las interacciones planta-planta que ocurren en las comunidades vegetales que se distribuyen en los diferentes pisos altitudinales que conforman este importante ecosistema. Es por ello que a partir del antecedente de Cáceres (2011) nos planteamos las siguientes preguntas de investigación:

- I. A partir de la evidencia presentada por diferentes autores sobre la severidad ambiental imperante en la alta montaña tropical, específicamente en ambientes de páramo altiandino, surge la pregunta: ¿Es posible identificar un aumento en la severidad ambiental, manifestada a través del aumento de estrés hídrico (disminución de la disponibilidad de agua en el suelo y humedad relativa del aire) y térmico (amplitud térmica a nivel del suelo), entre dos sitios ubicados en el páramo andino y altiandino?
- II. Partiendo de la premisa de que un patrón espacial interespecífico segregado pudiera corresponder a mecanismos de interacción competitiva, mientras que un patrón espacial agregado sugiere interacciones facilitativas, nos preguntamos: ¿Es posible detectar una variación en las relaciones espaciales entre el arbusto *Hypericum laricifolium* y otras especies presentes en dos sitios ubicados en el páramo andino y altiandino, que indique cambios en el balance neto de las interacciones interespecíficas en las que participa este arbusto?
- III. ¿Experimentan las plantas asociadas positivamente al arbusto condiciones microambientales más favorables que a su vez les permiten mantener un mejor estatus hídrico que implique la atenuación del estrés hídrico por parte del arbusto facilitador?

Para dar respuesta a estas preguntas nos planteamos las siguientes hipótesis y objetivos:

## HIPÓTESIS

Partiendo de estas bases teóricas y de los antecedentes de investigación, nos planteamos las siguientes hipótesis de trabajo:

- I. Al comparar las relaciones espaciales locales entre *H. laricifolium* y otras especies de plantas entre sitios en el páramo andino y altiandino, se observará un aumento de la importancia de las interacciones espaciales locales positivas en el páramo altiandino, vinculado al incremento de la severidad ambiental en este ecosistema.
- II. El aumento en la importancia de las relaciones espaciales positivas con otras especies al comparar el páramo altiandino con el andino estará asociado a un mayor efecto de facilitación del arbusto sobre las mismas en el páramo altiandino. Esto se evidenciará a través de una atenuación más marcada de las condiciones microambientales estresantes bajo la copa del arbusto y en una mejora en el estatus hídrico de las especies asociadas positivamente con el mismo.

## OBJETIVOS

### Objetivo general

- ✓ Evaluar los mecanismos de interacción entre el arbusto *Hypericum laricifolium* y otras especies de plantas en dos sitios ubicados en el páramo andino y altiandino en la Cordillera de Mérida.

### Objetivos específicos

- ✓ Evaluar la variación de la severidad ambiental en dos sitios ubicados en el páramo andino y altiandino, a través de cambios en la radiación incidente, humedad relativa del aire, disponibilidad de agua en el suelo y amplitud térmica cerca de la superficie del suelo.
- ✓ Determinar los cambios en las condiciones microambientales vinculadas con el estrés hídrico y térmico inducidos por la cobertura del arbusto *H. laricifolium*.

- ✓ Describir las relaciones espaciales locales entre el arbusto *H. laricifolium* y otras especies de plantas en zonas de páramo andino y altiandino.
- ✓ Determinar el efecto de la cobertura del arbusto *H. laricifolium* sobre el estatus hídrico de otras especies con diferentes patrones de asociación espacial con el arbusto.

## 6.- BIBLIOGRAFIA

1. Azócar, A y F. Rada. 2006. **Ecofisiología de Plantas de Páramo**. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
2. Anthelme, F., Buendia, B., Mazoyer, C. y O.Dangles.2012. **Unexpected mechanisms sustain the stress gradient hypothesis in a tropical alpine environment**. *Journal of Vegetation Science*. 23:62-72.
3. Badano, E. y L. Cavieres. 2006. **Ecosystem engineering across ecosystems: do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity?***Journal of Biogeography*. 33: 304-313.
4. Barbour, M., Burk, J., Pitts, W., Gilliam, F., y M. Schwartz. 1998. **Terrestrial plant ecology**. 3<sup>rd</sup> Ed. Benjamin/Cummings. 635 pp.
5. Begon, M., Townsend, C.R. y J. L. Harper. 2006. **Ecology, from individuals to ecosystems**. 4<sup>th</sup> Ed. Blackwell Publishing. 714 pp.
6. Bertness, M. y R. Callaway. 1994. **Positive interactions in communities**.*Trends in Ecology and Evolution*. 9 (5): 190-193.
7. Brooker, R., y T. Callaghan. 1998. **The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: A model**. *Oikos*. 81(1):196-207.
8. Brooker, R. 2006. **Plant-plant interactions and environmental change**. *New Phytologist*. 171: 271-284.
9. Brooker, R., Maestre, F., Callaway, R., Lortie, C., Cavieres, L., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Sylvain D., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan M., Touzard, B. y Michalet R. 2008. **Facilitation in plant communities: the past, the present and the future**. *Journal of Ecology*. 96: 18-34.
10. Bruno, J., Stachowicz, J. y M. Bertness. 2003. **Inclusion of facilitation into ecological theory**. *Trends in Ecology and Evolution*. 18 (3): 119-125.
11. Cáceres, Y. 2011. **Relaciones espaciales y mecanismos de interacción entre un arbusto dominante (*Hypericum laricifolium*) y otras especies de plantas en el páramo Altiano**. Trabajo de

- Grado de Maestría. Postgrado en Ecología Tropical. Universidad de los Andes.
12. Callaway, R.M. 1995. **Positive interactions among plants.** *Botanical Review.* 61 (4):306-349.
  13. Callaway, R.M. 1997. **Positive interactions in plant community and the individualistic-continuum concept.** *Oecologia.* 112: 143-149.
  14. Callaway, R.M. 1998. **Competition and facilitation on elevation gradients in subalpine forests of the Northern Rocky Mountains, USA.** *Oikos.* 82 (3): 561-573
  15. Callaway, R.M, Brooker, R.W, Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F., Newingham, B., Aschehoug, E., Armas, C., Kikodze, D y Cook, B. 2002. **Positive interactions among alpine plants increase with stress.** *Nature.* 417: 844- 848
  16. Callaway, R.M. 2007. **Positive interactions and interdependence in plant communities.** Springer Verlag, Dordrecht. 415 p.
  17. Cavieres, L., Badano, E., Sierra- Almeida, A., Gómez-González, S. y M. Molina-Montenegro. 2006. **Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of Central Chile.** *New Phytologist.* 169 (1): 59-69.
  18. Choler, P., Michalet, R. y R. Callaway. 2001. **Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities.** *Ecology.* 82 (12): 3295-3308.
  19. Doods, W. y G. Henebry. 1996. **The effect of density dependence on community structure.** *EcologicalModelling.* 93: 33-42.
  20. Fariñas, M.R., Lázaro, N., y M. Monasterio. 2008. **Ecología comparada de *Hypericum laricifolium* Juss. y de *H. juniperinum* Kunth. en el valle fluvio-glacial del Páramo de Mucubají. Mérida. Venezuela. ECOTRÓPICOS.** 21 (2): 75-88.
  21. Gascoigne, J.C., Beadman, H.A., Saurel, C., y M.J. Kaiser. 2005. **Density dependence, spatial scale and patterning in sessile biota.** *Oecología.* 145 (3): 371-381.
  22. Gómez, J., Verdú, M. y F. Perfectti. 2010. **Ecological interactions are evolutionarily conserved across the entire tree of life.** *Nature.* 465: 918-922.
  23. Hofstede, R. 2003. **Los páramos en el mundo: su diversidad y sus**

- habitantes. En: Hofstede, R., Segarra, P. y Mena, P. (Eds.) 2003. Los páramos del mundo. Proyecto Atlas Mundial de los Páramos. Global Peatland Initiative/NC-IUNC/EcoCiencia. Quito Ecuador.
24. Hull, J.C. 2008. **Plant Ecology**. Elsevier. Pag 2818-2824.
25. Kikvidze, Z., Pugnaire, F., Brooker, R., Choler, P., Lortie, C., Michalet, R. y R. Callaway. 2005. **Linking patterns and processes in alpine plant communities: a global study**. *Ecology*. 86 (6):1395-1400.
26. Körner, C. 1999. **Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems**. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
27. Larrea D, y P. Soriano. 2006. **Spatial associations, size-distance relationships and population structure of two dominant life forms in a semiarid enclave of the Venezuelan Andes**. *Plant Ecology*. 186:137-149.
28. Llambí, L.D., Law, R. y A. Hodge. 2004. **Temporal changes in local spatial structure of late-successional species: establishment of Andean caulescent rosette plant**. *Journal of Ecology*. 92 (1): 122- 131.
29. Lortie, C., Brooker, R., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. y R. Callaway. 2004. **Rethinking plant community theory**. *OIKOS*. 107 (2): 433-438.
30. Medel, R., Aizen, M & R. Zamora (Ed). **Ecología y evolución de interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones**. Editorial Universitaria. Santiago de Chile, Chile. 400 pp
31. McAuliffe, J. R. 1984. **Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of Sahuaros**. *Oecología*. 64 (3): 319-321.
32. Monasterio, M. 1980a. **Los Páramos Andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidad con otras regiones andinas**. En: Monasterio, M. (Ed): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Editorial de la Universidad de los Andes. Mérida, pp. 15-17
33. Monasterio, M. 1980c. **Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela**. En: Monasterio, M. (Ed). *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 93-158.
34. Pérez, F. 1992. **The influence of organic matter addition by caulescent Andean**

- rosettes on surficial soil properties. *Geoderma*. 54: 151-171.
35. Pugnaire, F.I., Armas, C. y F. Valladares. 2004. Soil as a mediator in plant-plant-interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science*. 15: 85-92.
36. Puentes, J. 2010. Patrones y mecanismos de establecimiento de dos especies leñosas en la transición entre el bosque paramero y el paramo en los Andes Tropicales. Trabajo de Grado de Maestría en Ecología Tropical. ICAE. ULA. Mérida, Venezuela.
37. Sarmiento, G. 1986. Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier, F., Monasterio, M. (Eds): *High Altitude Tropical Biogeography*, OxfordUniversity Press, Oxford, pp. 11-45
38. Smith, A. 1981. Growth and population dynamics of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Smithsonian Institution Press*. Vol. 48. 49 pag. Washington. USA
39. Thompson, J. N. 1999. The evolution of species interactions. *Science*. 284: 2116-2119
40. Valiente-Banuet, A., Baraza, E., Zamora, R. y M. Verdú. 2009. Interacciones positivas planta-planta, reglas de ensamblaje y la conservación de la diversidad. En: Medel, R., Aizen, M & R. Zamora (Ed). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*. Editorial Universitaria. Santiago de Chile, Chile. 400 pp
41. Zamora, R., García-Fayos, P. y L. Gómez-Aparicio. 2004. Las interacciones planta-planta y planta-animal en el contexto de la sucesión ecológica. En: Valladares, F. 2004 (Ed). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A. Madrid, España. Pag. 371-393.
- Interacciones entre plantas en la alta montaña tropical*

## CAPITULO II

VARIACIONES MICROAMBIENTALES ENTRE ÁREAS ABIERTAS Y BAJO LA INFLUENCIA DEL ARBUSTO *Hypericum laricifolium* Juss EN EL PÁRAMO ANDINO Y ALTIANDINO.

## 1.- INTRODUCCION

En este capítulo se realizará una descripción ambiental detallada de los dos ambientes de páramo estudiados, incluyendo las variaciones microambientales inducidas por la presencia del arbusto *H. laricifolium*. Inicialmente presentamos un marco teórico donde se resume la relación entre facilitación y ambiente y los principales mecanismos de facilitación directa. Seguidamente se describe el ecosistema páramo desde el punto de vista ambiental, incluyendo una caracterización de las variables temperatura, precipitación, radiación y contenido de materia orgánica del suelo y se mencionan algunos trabajos sobre la relación microambiente-vegetación que se han realizado en el páramo venezolano. Luego se mostrarán los resultados obtenidos a partir de mediciones del microambiente encontrado en áreas bajo la copa del arbusto *H. laricifolium* y en áreas fuera de la influencia del mismo, realizando a su vez una comparación de estos microambientes en sitios ubicados en dos ecosistemas contrastantes como lo son el páramo andino y altiandino.

## 2.- MARCO TEÓRICO

Una de las ideas más aceptadas acerca del rol de las interacciones positivas en la naturaleza es que éstas prevalecen bajo condiciones físicas severas, cuando una de las especies implicadas disminuye la posibilidad de que la otra especie se vea limitada por un factor de estrés físico (Bertness & Hacker, 1994). Las especies de plantas pueden facilitar a otras directamente al atenuar características medioambientales severas, modificar el sustrato o incrementar la disponibilidad de un recurso (*facilitación directa*). También pueden actuar de manera indirecta al eliminar potenciales competidores, favorecer el organismos



benefactores como bacterias del suelo, micorrizas o polinizadores, o al proveer protección contra la herbivoría (*facilitación indirecta*) (Callaway, 1995). Sin embargo, la atenuación directa del microhábitat por parte de la planta nodriza es la vía más común a través de la cual una especie facilita el establecimiento, crecimiento y supervivencia de otra especie (Callaway, 2007). En ambientes alpinos, el mejoramiento de hábitat producido por una planta normalmente se asocia a la mitigación de algunos estresores de tipo no-recursos (temperatura, viento) mientras que en ambientes áridos la facilitación entre plantas suele ocurrir por la mitigación de estresores asociados a recursos (contenido de agua en suelo, nutrientes etc.) (Maestre *et al.*, 2009).

## 2.1- FACILITACIÓN Y CLIMA

Como resultado del énfasis que se le ha dado a la importancia de especies facilitadoras sobre la atenuación física, biótica o al stress, gran número de autores han sugerido que las interacciones positivas podrían tener un mayor impacto en ambientes severos, donde las especies facilitadoras podrían mejorar condiciones que beneficiarían a otras (Bertness & Callaway, 1994, Bertness & Leonard, 1997, Bruno *et al.*, 2003). Existen una serie de estudios a nivel global que documentan interacciones positivas planta-planta en zonas de altas elevaciones o con climas severos: Los Alpes (Choler *et al.*, 2001), Los Andes Chilenos (Cavieres *et al.*, 2002), los Andes Ecuatorianos (Anthelme *et al.*, 2011), ambientes semiáridos en América Central (Valiente-Banuet, 1991), sistemas montañosos en Norteamérica (Callaway *et al.*, 2002) entre otros; estos estudios sugieren variaciones microclimáticas específicas como mecanismo modulador de las interacciones planta-planta.

Los factores bióticos, tales como las interacciones entre especies, junto con los abióticos, tales como el clima o las características del suelo, afectan tanto la estructura como el funcionamiento de las comunidades; sin embargo, la importancia relativa de ambos factores para la dinámica de las comunidades que se desarrollan en hábitats contrastantes en cuanto a severidad y productividad está muy lejos de ser clara (Klanderud, 2005). A pesar de que comúnmente se asocia el aumento de las interacciones positivas en ambientes

extremos con una mejora en las condiciones microambientales, aún siguen siendo vagos los conceptos de “severidad ambiental” y “productividad” (Kikvidze *et al.*, 2011).

Ahora bien, definir severidad ambiental puede ser más complicado de lo que parece. La determinación de qué constituyen condiciones ambientales severas podría ser sesgada, ya que para las plantas que han evolucionado bajo estas condiciones estas condiciones pueden incluso resultar óptimas para su desempeño. Es por ello que es necesario ser cautelosos en la caracterización de ambientes y microambientes de manera de poder distinguir entre aquellas comunidades en las que su microclima es altamente influenciado por las especies presentes (por ej. plantas nodrizas que permiten que se experimenten condiciones relativamente benignas) y aquellas que presentan condiciones benignas principalmente debido a los factores abióticos (en las que las plantas nodrizas tenderían a jugar un papel menos importante) (Hacker & Gaines, 1997).

### 2.2.1 Mecanismos De Facilitación Directa:

#### a. SOMBREADO: Atenuación de Temperatura y Radiación

La sombra que provee el dosel de la vegetación del estrato superior o la copa de una planta puede proteger a especies más pequeñas o plántulas de temperaturas extremas, pérdida de agua durante la apertura estomática y fotoinhibición por exceso de radiación (Callaway & Pugnaire, 1999). Dentro de los beneficios del sombreado aportado por la copa se incluye: el mantenimiento de los tejidos de la planta por debajo del rango de temperaturas letales, la disminución de los costos por respiración, la reducción del déficit de presión de vapor (DPV) entre los tejidos de la planta y el aire que los rodea al incrementar la humedad ambiental y al disminuir la diferencia de temperatura entre los tejidos de la planta y el aire (Callaway, 2007). Otra manera de facilitación por sombreado ocurre en ambientes costeros, donde la sombra reduce la evaporación de agua del suelo, manteniendo de este modo menor salinidad en el suelo bajo el dosel que en suelos expuestos a la radiación directa (Bertness & Hacker, 1994).

*b. INTERCEPCIÓN DE LA COPA (O “DOSEL”): Aumento del Contenido Relativo de Humedad*

Generalmente las plantas tienden a competir por el agua en el suelo. Sin embargo existen ejemplos de interacciones facilitativas donde se demuestra que la disponibilidad de agua para ciertas especies mejora con la presencia de otras, sobre todo en ambientes semiáridos (Callaway, 1995). Por ejemplo, en las sabanas africanas, Maranga (1984) encuentra que el potencial hídrico de algunas gramíneas es más favorable bajo la copa de *Acacia tortilis* que en áreas abiertas (Maranga, 1984 en Callaway, 1995). Por una parte, el sombreado proporcionado por la copa incrementa la humedad del suelo debido a la disminución de la demanda evaporativa (Callaway & Pugnaire, 1999). Por otro lado, existe una variedad de estudios que muestran que la entrada de agua o la humedad del suelo son mayores alrededor del dosel de los árboles, donde la humedad del aire es interceptada y condensada. Igualmente, en ambientes de bosques nublados se ha demostrado que al remover la copa de los árboles la entrada de agua por intercepción de neblina declina. Estas evidencias sugieren que el dosel o la copa de un árbol puede facilitar a sus vecinos al crear hábitats con mayor disponibilidad de agua (Callaway, 2007).

*c. NUTRIENTES DEL SUELO: Incorporación de Materia Orgánica y Nutrientes*

Existen muchos estudios que registran una mayor cantidad de nutrientes en suelos directamente bajo doseles que en áreas adyacentes con una menor cobertura vegetal. Este enriquecimiento de los suelos bajo el dosel puede ocurrir como resultado del proceso de “*nutrient pumping*”, en el cual especies perennes con un amplio sistema radicular toman nutrientes de zonas más profundas del perfil del suelo (no disponibles para especies herbáceas con pequeñas raíces) y los depositan en el suelo a través de la hojarasca. Por otro lado, el enriquecimiento de suelos puede ocurrir indirectamente vía fijación de nitrógeno (Callaway, 1995). La mayoría de los reportes de mejoramiento de los suelos mediada por doseles perennes proviene de sabanas y ambientes semiáridos, donde existe una clara demarcación entre microhábitats bajo dosel y áreas abiertas (Callaway & Pugnaire, 1999). En estos casos, las características del suelo, así como la cantidad de nutrientes varía entre áreas bajo el dosel y áreas abiertas, presentando diferencias sustanciales debido a

deposición de hojarasca que conllevan a un mayor desarrollo de contenido de materia orgánica en los suelos bajo el dosel que en suelos de áreas abiertas (Callaway, 2007).

## 2.2- CONDICIONES AMBIENTALES EN EL ECOSISTEMA PÁRAMO

La alta montaña, al igual que las zonas desérticas, es uno de los ambientes donde la vida está dominada por la severidad climática. Dicha severidad ha jugado un rol principal en la selección y evolución de los taxa alpinos (Körner, 1999). En la alta montaña tropical, factores como la alta radiación solar, disminución de la presión de saturación de vapor de agua, grandes oscilaciones diarias de temperatura del aire y del suelo en sus capas superiores, tienden a incrementar en severidad a medida que se asciende en altitud (Azócar & Rada, 2006). Esta variabilidad medioambiental es la que hace de la alta montaña tropical un lugar extremo para vivir.

Los dos sitios que constituyen el área de estudio de este trabajo se encuentran en dos pisos altitudinales diferenciados como lo son el páramo andino y el páramo altiandino, por lo que al describir a continuación las variables ambientales que se consideran como determinantes en la dinámica ambiental de la alta montaña tropical, se procurará establecer las diferencias que existen entre ambos pisos altitudinales en términos de cada una de ellas:

### a. *Temperatura*

Es bien conocido que el llamado enfriamiento adiabático de la temperatura atmosférica con la altitud varía entre medias de 0.8°C por 100 m de altitud para zonas costeras o en montañas de islas, hasta 0.4°C por 100 m en zonas más continentales. Sin embargo, una disminución de 0.6°C por 100 m parece ser el mejor estimado para zonas templadas y tropicales (Körner, 1999). Este gradiente de temperatura determina la presencia de cinturones térmicos o zonas bioclimáticas, como las descritas por Cuatrecasas (1958) y más recientemente Monasterio (1980) y Ataroff y Sarmiento (2003).

Los ambientes de páramo andino más bajos caracterizados por climas fríos, con una temperatura media entre los 10 y 7°C, presentan un número relativamente pequeño de días con heladas, y si bien estuvieron sometidos a un clima periglacial en el pasado reciente,

actualmente los procesos de soliflucción son escasos, lo que da como resultado suelos con una mejor estructura y con mayores coberturas vegetales (Monasterio, 1980). A medida que se asciende en altitud, en localidades con 5 a 3°C de temperatura media anual, se comienza a encontrar condiciones de clima periglacial activo, mientras que los climas periglaciales intensos se hacen sentir por encima de los 4000 m a 4300 m, en el páramo antiandino, donde se registran temperaturas medias anuales de aproximadamente 3°C. En estas áreas de clima periglacial activo se producen ciclos repetitivos de congelamiento-descongelamiento que condicionan una alta movilidad de partículas y fragmentos del suelo, a la vez que modelan superficialmente el sustrato (Monasterio, 1980). Estos procesos mantienen el hábitat edáfico del altiandino en condiciones de estrés diario, no solo por las consecuencias biológicas de las bajas temperaturas sino por la inestabilidad de los suelos (Monasterio, 1979).

Las oscilaciones térmicas diarias constituyen una característica determinante del clima en la alta montaña. En cualquier área del paramo la amplitud de las oscilaciones diarias de temperatura cerca del suelo está determinada por la cubierta de nubes y por el contenido de humedad en el suelo (Azócar & Fariñas, 2003). En época seca, la ausencia de nubes permite la pérdida de una mayor cantidad de calor durante la noche favoreciendo el enfriamiento del aire y del suelo, llegando a registrarse temperaturas por debajo de los 0°C, mientras que en la mañana la carencia de nubes promueve un rápido incremento de la temperatura, por lo que en un periodo de 24 horas el rango de oscilación puede ser de 22 a 30°C (Azócar & Rada, 2006).

A nivel microclimático la pérdida de calor por radiación determina un gradiente de temperaturas desde la superficie del suelo (Azócar & Rada, 2006). Se ha descrito que la magnitud de las fluctuaciones diarias de temperatura disminuye al incrementar la altura del suelo, principalmente como resultado de la moderación en las temperaturas máximas registradas (Pfitsch, 1988; Monasterio & Lamotte, 1989; Meinzer *et al.*, 1994), de tal manera que las formas de vida que crecen muy cerca del suelo, enfrentan diariamente los efectos fisiológicos de las bajas temperaturas nocturnas (como la reducción de la corriente citoplasmática que influye directamente en el suministro de energía a través de los procesos

respiratorios) (Larcher, 1995) y las altas temperaturas diurnas registradas en la superficie del suelo. Estas altas temperaturas pueden producir sobrecalentamiento y por lo tanto efectos negativos sobre el intercambio de gases, el desempeño metabólico y el balance hídrico de las plantas, ya que a temperaturas foliares muy altas la planta debe transpirar para disminuir la temperatura y de esta manera evitar daño de su aparato fotosintético, lo que resulta en una mayor pérdida de agua (Azocar & Rada, 2006).

Esto lleva a concluir que las plantas que crecen a nivel de suelo están sometidas a un estrés térmico tanto por bajas como por altas temperaturas, en comparación con las que crecen alejadas del mismo; dicho estrés térmico podría constituir un filtro durante el establecimiento de plántulas y para la supervivencia de adultos en formas de vida que crecen cerca del suelo (ej. Rosetas acaules, hierbas rastreras, etc.) (Azócar & Rada, 2006).

#### *b. Precipitación*

En la alta montaña tropical el gradiente hídrico es uno de los determinantes en la distribución de zonas de vida. Este gradiente, impuesto principalmente por el patrón de precipitaciones, muestra un patrón espacial de variación más marcado que la temperatura en las montañas tropicales, ya que la lluvia depende fuertemente de las condiciones geográficas precisas de cada montaña (Sarmiento, 1986). Lauer (1976) analiza patrones de precipitación a lo largo de laderas en regiones montañosas tropicales. Sus datos muestran como regla general que la cantidad de precipitación incrementa desde bajas altitudes hasta un máximo en altitudes medias, que corresponden a la ocurrencia de selvas nubladas, y luego disminuye hacia altas elevaciones (Lauer, 1976 en Sarmiento, 1986). La gran importancia del dúo temperatura-precipitación, así como su variación en el gradiente de altitud en las altas elevaciones tropicales, se ve reflejada en la ocurrencia de heladas; fenómeno determinante para el establecimiento, sobrevivencia y reproducción de las especies que habitan estos ecosistemas de montaña, así como en la formación de patrones espaciales particulares en las comunidades vegetales que hacen vida en estas áreas (Sarmiento, 1986). Otro factor de gran importancia lo constituye la variación en la disponibilidad hídrica en el gradiente altitudinal. Körner (1999) reporta para zonas extratropicales que existe una reducción altitudinal en la relación

evaporación/precipitación, lo que implica en muchos casos que el suministro de agua para las plantas depende de buena manera de la estructura del suelo, lo que a su vez depende de la profundidad y contenido de materia orgánica del suelo que presente el horizonte superficial (Körner, 1999). Ahora bien, sabiendo que los patrones de precipitación en sistemas montañosos son extremadamente variables, se puede asumir que en zonas con patrones estacionales, la poca disponibilidad de agua en ciertos momentos del año podría constituir un estresor importante para las comunidades establecidas en estas áreas.

En el páramo altiandino y específicamente en el sector Pico el Águila, Monasterio (1986) describe una estacionalidad hídrica importante. En esta localidad, las estaciones seca y húmeda son altamente contrastantes, presentando durante la época seca (Diciembre a Marzo) una cantidad de precipitación acumulada que representa solo el 8% del total anual, lo que contrasta con los meses más húmedos (Mayo a Octubre) donde se concentran el 76% del total anual de precipitación (Monasterio, 1986). De igual manera, las nevadas son comunes, particularmente durante la estación húmeda, aunque raramente persisten mas de unas pocas horas (Sarmiento, 1986). Tal como se menciona en el capítulo introductorio, el valle alto del Río Chama (donde se encuentran los sitios de muestreo de esta investigación) presentan una situación particular en términos hídricos, ya que al estar influenciado por el clima del bolsón semiárido de Mucuchíes, es la zona climáticamente más árida de la alta montaña en Venezuela (Sarmiento, 1986). Aunque no contamos con estaciones pluviométricas en ninguno de nuestros sitios de estudios, Monasterio & Reyes (1980) presentan climadiagramas de 2 localidades del valle alto del Río Chama, cercanas a nuestros sitios, donde se muestra una disminución altitudinal de la precipitación anual: 833 mm a 3870 m (Estación Páramo de Mucuchies) y 798 mm a 4118 m (Estación Pico el Águila). Estos valores nos llevan a pensar que si bien parece existir una disminución de la precipitación entre nuestros sitios de páramo andino y altiandino, en general ambos lugares son bastante secos.

c. *Radiación*

La cantidad de radiación que recibe la superficie terrestre depende de factores como la altitud y las condiciones atmosféricas y se encuentra directamente relacionada con variables ambientales como la nubosidad, neblina, exposición, etc. Estas características hacen que la radiación incidente sea altamente variable entre localidades y hábitats (Monasterio & Reyes, 1980). Por una parte, los flujos de radiación solar incrementan con la altitud, pero al mismo tiempo la frecuencia de nubes locales se intensifica, de manera que no se encuentra un patrón general de cambio con la altitud (Azócar & Rada, 2006).

En la época húmeda, donde la nubosidad es mayor, las entradas de radiación son menores así como la pérdida de calor por radiación de onda larga; en la época seca, prevalecen las características opuestas (Sarmiento, 1986). La exposición, por su parte, juega un papel fundamental en la cantidad de radiación incidente. Monasterio & Reyes (1980) señalan que en la cuenca alta del Río Chama aquellas vertientes que miran al SE reciben radiación desde tempranas horas, antes que el cielo se cubra de nubes, trayendo como consecuencia que estas sean las vertientes más secas. Por otro lado las laderas con exposición NO reciben menor cantidad de radiación, ya que el sol logra alcanzarlas en la tarde, cuando el cielo está cubierto de nubes. Estas laderas son mucho más húmedas (Monasterio & Reyes, 1980).

d. *Suelos: Contenido de Materia Orgánica y Nutrientes*

Körner (1999) enfatiza que en grandes áreas ubicadas en las zonas alpinas se encuentran suelos no estructurados, que son regularmente disturbados por heladas, erosión y movimientos de masa. Aun así, estos suelos son habitables para un gran número de especies pioneras y organismos del suelo. En cuanto a cantidades de materia orgánica del suelo en estas áreas, este autor indica un incremento a bajas altitudes, alcanzando picos en las zonas de bosques de montaña y extendiéndose algunas veces a las zonas bajas del piso alpino. Sin embargo, a mayores altitudes, la materia orgánica disminuye y alcanza valores cercanos a cero en sustratos sin vegetación. La reducción del *pool* de materia orgánica del suelo en la zona altiandina, (con ciertas variaciones locales) es una consecuencia de la reducción de la cobertura de la vegetación, profundidad de la capa de



raíces en el suelo, reducción de la producción de biomasa anual y que generalmente son suelos muy jóvenes (Körner, 1999). En los andes venezolanos, Coûteaux *et al.* (2002) reportan una clara disminución en el porcentaje de carbono total del suelo con el incremento de la altitud en la transición entre el páramo andino y altiandino (Coûteaux *et al.*, 2002).

En general, los suelos del piso andino son húmicos, negros o marrón oscuros, ácidos y con bajos contenidos de nutrientes y en algunas áreas, principalmente en la vertiente más húmeda, presentan alto contenido de materia orgánica (Azócar & Rada, 2006). En este piso altitudinal los suelos dominantes son Entisoles e Inceptisoles, aunque también se pueden conseguir Histosoles (Malagón, 1982). A medida que se incrementa en altitud el fenómeno de congelamiento comienza a jugar un papel central en la formación de los suelos. En estas zonas aumenta el contenido de rocas y arena, existe una menor producción de materia orgánica y se comienzan a encontrar suelos esqueléticos, rocosos y poco profundos típicos del piso altiandino (Azócar & Rada, 2006). Malagón (1982) analizando un sector en Pico el Águila (páramo de Piedras Blancas) reporta un manto móvil de solifusión de unos 7 cm de profundidad, lo cual, junto con la presencia de afloramientos rocosos y la formación de agujas de hielo entre otros factores, determina muy baja estabilidad de la estructura de los suelos; debido a la presencia de un horizonte B de tipo estructural, resultado de la acción de los procesos periglaciales, este autor clasifica a los suelos de estas áreas principalmente como Inceptisoles (Malagón, 1982).

### 3.- ANTECEDENTES DE INVESTIGACIÓN: Relación Microambiente-Vegetación En Los Andes Tropicales

Existen muchos estudios sobre las estrategias a través de las cuales diferentes formas de vida modifican de alguna manera su microambiente. Sin embargo, solo algunos de ellos examinan el efecto que tienen estas estrategias en la modulación de las interacciones planta-planta en la alta montaña tropical (Anthelme & Dangles, 2012).

En nuestra área de estudio existen trabajos que han analizado la relación vegetación-microambiente, aunque solo en algunos casos se asocia directamente los

cambios microambientales con interacciones entre especies. Pfitsch (1988), en el Páramo de Piedras Blancas, relaciona el patrón espacial de distribución de las especies *Draba chionophilla* y *D. arbuscula* con diferencias microambientales a pequeña escala. Este autor encuentra que *D. chionophilla* ocurre en áreas abiertas donde el suelo se ve afectado por procesos de solifluxión recurrentes, en las cuales existe baja cobertura y riqueza de especies, mientras que *D. arbuscula*, así como otras especies de arbustos crecen preferencialmente en afloramientos rocosos, donde a su vez la cobertura y riqueza de especies es mayor. En cuanto a las variaciones térmicas microclimáticas, este autor reporta que las temperaturas mínimas de la superficie del suelo son 2 a 4°C mayores en los afloramientos rocosos que en áreas abiertas, donde registra temperaturas que pueden inhibir la absorción del agua (0 a 3°C). Desde el punto de vista hídrico, encuentra una disminución en el potencial hídrico del suelo en la zona de raíces de *D. arbuscula* durante la estación seca, indicando que el déficit estacional de contenido de humedad en el suelo puede ser un factor limitante importante en zonas de afloramientos rocosos. Este autor concluye que la diversidad de ambientes en el páramo altiandino da como resultado una heterogeneidad microespacial en términos de temperaturas extremas y contenido de agua en el suelo (Pfitsch, 1988).

Pérez (1989) estudió el efecto de la roseta gigante *Coespeletia timotensis* sobre las temperaturas de suelo y aire en un sector del Páramo de Piedras Blancas, encontrando que las temperaturas mínimas en áreas bajo la influencia de la roseta son 4.7 a 7°C mayores que en áreas abiertas y las temperaturas mínimas de suelo (a 20 cm de profundidad) son 2.4 a 4.2°C mayores bajo las plantas. Este autor concluye que las alteraciones microclimáticas producidas por las rosetas gigantes podrían tener implicaciones importantes en el establecimiento y sobrevivencia de plántulas en estos ambientes de páramo extremo (Pérez, 1989). En el mismo sector, Pérez (1992) analiza el efecto de la adición de materia orgánica a los suelos por parte de las rosetas *C. timotensis* y *Espeletia semiglobulata*, encontrando que el contenido de MOS fue entre 36 a 52% mayor bajo las rosetas que en áreas adyacentes abiertas. Debido a estas variaciones en la materia orgánica se encontraron diferencias bruscas en algunas propiedades físico-químicas del suelo como: color (oscuro

bajo las plantas), densidad aparente (menor bajo las plantas), porosidad y capacidad de campo (ambas aumentan con la presencia de rosetas). Por su parte la capacidad de intercambio catiónico, contenido de N, P y bases intercambiables fueron considerablemente mayores bajo las rosetas. El autor concluye que la pedogénesis en ambientes extremos de páramo es significativamente afectada por la adición de hojarasca (Pérez, 1992).

Goldstein *et al.* (1994) encuentran que las temperaturas extremas son mucho menos pronunciadas dentro de los bosques de *Polylepis sericea* que en áreas adyacentes de páramo abierto. Estos autores reportan temperaturas mínimas dentro de los bosques de *P. sericea* hasta 1.5°C mayores y temperaturas máximas hasta 3°C por debajo de lo encontrado en zonas abiertas dominadas por rosetas caulescentes. Como conclusión, consideran que los bosques de *P. sericea* (encontrados normalmente cerca de grandes afloramientos rocosos) pueden ser descritos como refugios térmicos donde las temperaturas congelantes son mucho menos frecuentes que en zonas de páramo abierto, incluso en altitudes mayores a 4500 m (Goldstein *et al.*, 1994)

Alvizu (2004) en un gradiente entre los 4000 y 4300 m en el Páramo de Piedras Blancas encuentra que los parches de vegetación ejercen un efecto “aislante” comparados con áreas despejadas, en términos de la frecuencia de ocurrencia de temperaturas congelantes. En este trabajo se describe que en la parte baja del gradiente existe una disminución de la frecuencia de temperaturas menores a 0°C del 80% entre parches y áreas despejadas mientras que en la parte superior de gradiente la disminución es de un 40%, lo que lo lleva a concluir que la “eficiencia” de la capacidad aislante del parche de vegetación disminuye con la altitud (Alvizu, 2004).

Llambí *et al.* (2004) analizaron cambios en la estructura espacial local en poblaciones de *Espeletia schultzii* en parcelas con diferentes estados de sucesión en el páramo de Gavidia, encontrando un aumento en la complejidad estructural a lo largo de la sucesión modulado por las condiciones bióticas y abióticas de la vecindad de las plantas. La disposición espacial en relación a los factores abióticos fue más evidente en el páramo

maduro, donde se encontró que los adultos de *E. schultzei* ocurren principalmente en laderas pronunciadas y en suelo con poca cobertura de rocas (Llambí *et al.*, 2004).

Cáceres (2011) realizó una caracterización del microclima en áreas bajo la influencia del arbusto *H. laricifolium* y en áreas abiertas encontrando que los valores de radiación, humedad relativa y temperatura del aire y contenido de agua en suelo difieren a lo largo de ciclos diarios entre ambas situaciones. Para la variable radiación reporta entradas totales menores bajo el arbusto, con máximos menos extremos que los que se observan fuera del mismo. En el caso de la temperatura y humedad relativa del aire observa una amplitud de oscilación menor bajo la protección de la copa de los arbustos. En cuanto al contenido de humedad en el suelo encuentra valores mayores bajo la cobertura del arbusto que fuera del mismo.

#### 4.- METODOLOGIA

##### 4.1 ÁREA DE ESTUDIO

Este trabajo fue realizado en dos sitios ubicados en las adyacencias de la vía hacia el Páramo de Piedras Blancas (Ver Figura 2.1 y Tabla 2.1). Uno de los sitios estaba ubicado en el páramo andino (Alt. 1), y el otro en el páramo altiandino (Alt.2), en zonas de laderas con alta dominancia del arbusto *H. laricifolium*. En cada una de las altitudes se establecieron dos SITUACIONES de muestreo: una denominada Bajo Arbusto (BA), que corresponde a zonas ubicadas bajo la influencia del arbusto *H. laricifolium* y la otra llamada Fuera de Arbusto (FA), ubicada en lugares escogidos al azar que no se encuentran bajo la copa del arbusto.

Tabla 2. 1. Descripción de los sitios de muestreo.

Sitio	Altitud (msnm)	Unidad Ecológica	Exposición	Coordenadas
1	3715 m	Páramo Andino	Sur Este	N 8° 50' 36" W 70°50'59"
2	4300 m	PáramoAltiandino	Sur	N 8° 51' 07" W 70°50'04"

## 4.2 MÉTODOS

### 4.2.1 Caracterización Microclimática

En cada altitud, y para las situaciones BA y FA se instaló una estación microclimática con sensores para medir las siguientes variables ambientales: temperatura del aire (HOBO S-TMB-M002 12 Bit), humedad relativa del aire (HOBO S-THB-M002) y radiación (HOBO S-LIB-M003), con la finalidad de constatar si existe un efecto de atenuación por parte de la copa del arbusto sobre el microclima del área. Cada grupo de sensores para una situación determinada fue instalado dentro de una micro caseta protectora de plástico blanco, con lo cual los sensores se ubicaron a aproximadamente 10 cm del suelo (Ver Figura 2.2).

De esta manera se evitaron errores de medición debidos a sobrecalentamiento de los sensores al recibir radiación directa o al contacto con objetos que absorban energía durante el día y re-irradien durante la noche, por ejemplo rocas pequeñas.

Estos sensores registraron el valor de la variable a medir cada 10 minutos durante las 24 horas del día. Cada valor fue almacenado en un data-logger (HOBO H21-002 Data Logger) para luego ser descargado y procesado en el laboratorio. Se obtuvieron registros de la estación seca entre los meses de Febrero y Marzo de 2012 (41 días de registro).

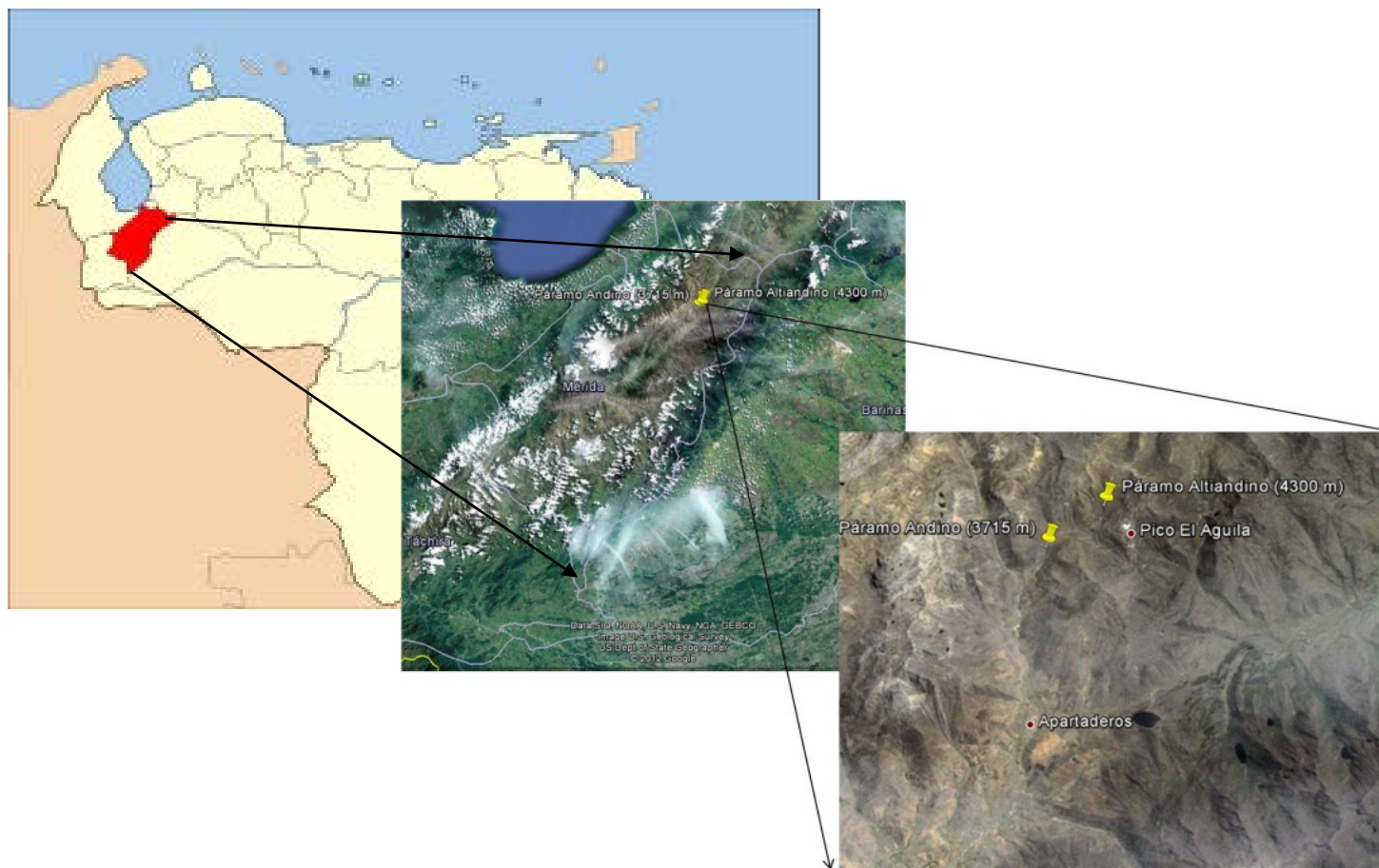
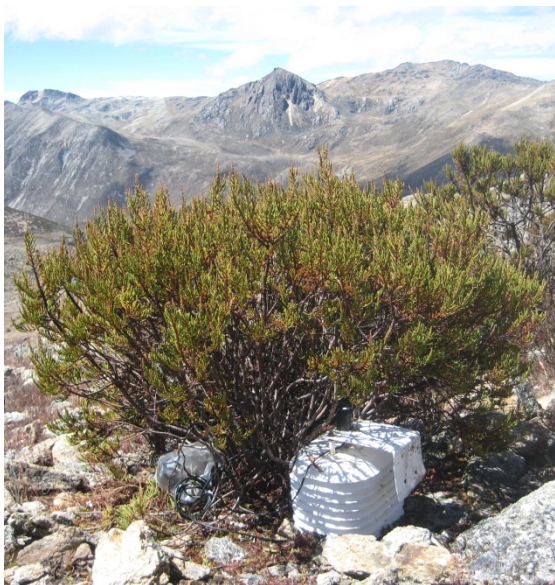


Figura 2.1. Ubicación relativa de los sitios de muestreo (Tomado de Google Earth® Versión 6.2)

A)



B)



Figura 2.2 Ubicación de las microestaciones climáticas bajo arbusto (A) y fuera de arbusto (B) en uno de los sitios de estudio (Foto: H. Martínez).

#### 4.2.2 Determinación de Contenido Relativo de Humedad (CRH) en el Suelo

En cada una de las altitudes y para las dos situaciones de muestreo se tomaron muestras de suelo de 5 a 10 cm de profundidad para realizar medidas de contenido de agua en suelo mediante el método gravimétrico, que consiste en calcular el porcentaje de agua en la muestra a través de la diferencia entre peso húmedo y peso seco. Para cada altitud, se realizaron 5 réplicas pareadas por situación, escogiendo al azar el arbusto y el área fuera de la copa a una distancia no mayor de 2 m de las adyacencias del arbusto muestreado.

Las muestras fueron tomadas simultáneamente para ambas altitudes en un día despejado en horas cercanas al mediodía en época seca.

#### 4.2.3 *Determinación De Contenido De Materia Orgánica Del Suelo (MOS)*

En cada una de las altitudes y para ambas situaciones (bajo y fuera del arbusto) se tomaron muestras de suelo entre 2 y 7 cm de profundidad para la determinación de contenido de materia orgánica del suelo. Al igual que en el caso anterior se realizaron 5 réplicas pareadas por situación, escogiendo al azar el arbusto y el área fuera de la copa a muestrear, a una distancia no mayor de 2 m de las adyacencias del arbusto muestreado. La determinación del contenido de MOS se realizó a través de la diferencia de peso entre una muestra de suelo seca y el peso de las cenizas una vez sometida dicha muestra a incineración

### 4.3 ANÁLISIS DE LOS DATOS

#### 4.3.1 *Caracterización Microclimática:*

Se realizaron cálculos del valor máximo, mínimo y promedio de cada variable, con su respectivo coeficiente de variación, para cada día y para el periodo de medición completo. De la misma manera se determinaron los valores máximos y mínimos absolutos. Finalmente se escogieron dos días “típicos”, uno correspondiente a un día despejado y otro a un día nublado. Todos estos análisis se realizaron para ambas situaciones de muestreo (BA y FA) en ambas altitudes en estudio (Alt1 y Alt2).

#### 4.3.2 *Contenido Relativo de Humedad y Materia Orgánica en el Suelo*

Para estos dos conjuntos de datos se realizó un análisis de varianza para determinar la existencia de diferencia estadísticas significativas entre las situaciones de muestreo (BA y FA) y entre altitudes de muestreo (Alt1 y Alt2). Para esto se utilizó un análisis de varianza por permutaciones (PERMANOVA) de dos vías (Anderson *et al.*, 2008) definiendo la altitud y la situación de muestreo como factores fijos.



## 5.- RESULTADOS

### 5.1 CARACTERIZACIÓN MICROCLIMÁTICA

La Tabla 2.2 presenta un resumen de los valores promedios, máximos y mínimos promedios y máximos y mínimos absolutos de las tres variables que se utilizaron en la descripción microclimática. Se incluye una comparación entre las situaciones fuera y bajo la copa del arbusto *H. laricifolium* en ambas altitudes de muestreo.

Desde el punto de vista térmico en áreas abiertas (fuera del arbusto) se observa una disminución general de los valores de T comparando las dos altitudes. Es notable como las temperaturas mínimas absolutas en el páramo altiandino son más bajas que en el páramo andino, a pesar que al comparar las mínimas promedio la diferencia es menos pronunciada. Por su parte, las temperaturas máximas promedio disminuyen entre las dos altitudes, y se observa como la diferencia entre las máximas absolutas es mucho mayor que entre las máximas promedio. Esto da cuenta de la alta variabilidad que existe entre los valores diarios muestreados, que se ve reflejada en el coeficiente de variación.

En cuanto a las diferencias de temperaturas entre áreas bajo *H. laricifolium* y áreas abiertas, en general se observa una atenuación de éstas bajo el arbusto. En el caso de las temperaturas máximas promedio y absoluta los valores son mayores en áreas abiertas; las temperaturas mínimas promedios también son más extremas (más negativas) fuera del arbusto que bajo la copa de éste. Ambas diferencias son más marcadas en el páramo andino que en el altiandino. El comportamiento de las mínimas absolutas se invierte en ambos altitudes (los valores más negativos se registraron bajo la copa del arbusto), sin embargo este es un valor puntual que aparentemente corresponde a un evento de helada en toda la zona.

Por otro lado, la temperatura promedio en el páramo altiandino presenta un valor mayor bajo el arbusto que fuera de él, mientras que en el páramo andino la tendencia se invierte. Las mayores amplitudes térmicas fueron registradas en áreas abiertas de páramo andino.

Tabla 2.2 Resumen de las variables microclimáticas medidas durante la estación seca en las situaciones Bajo Arbusto y Fuera Arbusto en las dos altitudes en estudio. (Entre paréntesis se presenta el coeficiente de variación (%))

		Páramo Andino (3715 m)		Páramo Altiandino (4300 m)	
		Fuera Arbusto	Bajo Arbusto	Fuera Arbusto	Bajo Arbusto
Temperatura (T) (°C)	Promedio (Prom)	7,32 (15,58)	7,07 (15,46)	3,83 (27,96)	4,10 (25,30)
	Max Promedio (max)	22,32 (15,53)	19,14 (14,60)	14,21 (18,46)	13,53 (18,78)
	Max. Absoluta (Max)	27,91	23,63	19,81	19,04
	Min Promedio (min)	-1,53 (145,53)	-1,44 (174,44)	-2,71 (73,82)	-2,03 (98,81)
	Min. Absoluta (Min)	-5,81	-6,31	-7,33	-7,85
Humedad Relativa (HR) (%)	Promedio (Prom)	53,61 (60,53)	56,92 (41,13)	55,51 (50,10)	55,30 (50,10)
	Max Promedio (max)	82,55 (84,45)	86,04 (24,97)	86,12 (29,50)	85,18 (29,63)
	Max. Absoluta (Max)	98,25	100	100	100
	Min Promedio (min)	20,81 (37,67)	26,21 (77,27)	27,98 (83,04)	28,29 (83,64)
	Min. Absoluta (Min)	3,75	5,75	3,25	3,25
Radiación Solar (W.m <sup>2</sup> )	Promedio (Prom)	436,73 (27,58)	106,20 (25,79)	478,52 (148,92)	141,71 (42,86)
	Max Promedio (max)	1157,66 (10,25)	772,63 (36,62)	1207,21 (141,56)	803,51 (270,38)
	Max. Absoluta (Max)	1276,9	1069,4	1276,9	1203,1

En términos hídricos para las áreas abiertas se observa que, sorpresivamente, el páramo altiandino presenta valores mayores en la humedad relativa promedio, máxima promedio y absoluta y mínima promedio y solo el valor mínimo absoluto es menor a 4300 m que a 3715 m, sin embargo la variabilidad entre días, medida a través del coeficiente de variación, que en algunos casos alcanza valores de 84.5% nos hace pensar que no es posible aseverar que existe una diferencia clara entre las dos altitudes. Al observar si existe alguna influencia de la copa del arbusto sobre los valores de humedad registrados, vemos que en zonas de páramo andino se observa cierta atenuación de esta variable por parte del arbusto, con un aumento de la humedad en áreas bajo la copa, a pesar que las diferencias no son mayores de 5% de HR, para el valor promedio, máximo y mínimo promedio. En el caso del páramo altiandino las diferencias entre ambas situaciones son prácticamente nulas. Los valores de radiación registrados en áreas abiertas fueron mayores en el páramo altiandino que en el andino, tanto los promedios como los máximos promedios de radiación. El valor máximo absoluto corresponde con el máximo que es capaz de registrar el sensor. En cuanto a la atenuación de la radiación por parte de la copa del arbusto facilitador, observamos como en ambas altitudes los valores de radiación promedio, máximo promedio y absoluto son bastante menores en áreas bajo la influencia del arbusto con respecto a las áreas abiertas.

La figura 2.3 presenta los valores diarios de temperatura promedio ( $T_{prom}$ ), temperatura máxima ( $T_{max}$ ) y temperatura mínima ( $T_{min}$ ) en las dos altitudes muestreadas y en situaciones bajo copa y fuera de copa del arbusto. En cuanto a la  $T_{prom}$  (Fig.2.3 A) se observa que, tal como lo esperado, los valores son menores en el páramo altiandino respecto al páramo andino. De la misma manera, al comparar entre situaciones de muestreo, vemos como los valores tienden a ser menores bajo el arbusto que en áreas abiertas, aunque ambas curvas son muy similares, sobre todo a 4300 m. Sin embargo, a pesar que la tendencia se mantiene a 3715 m, en algunos días la temperatura promedio bajo arbusto es mayor que fuera.

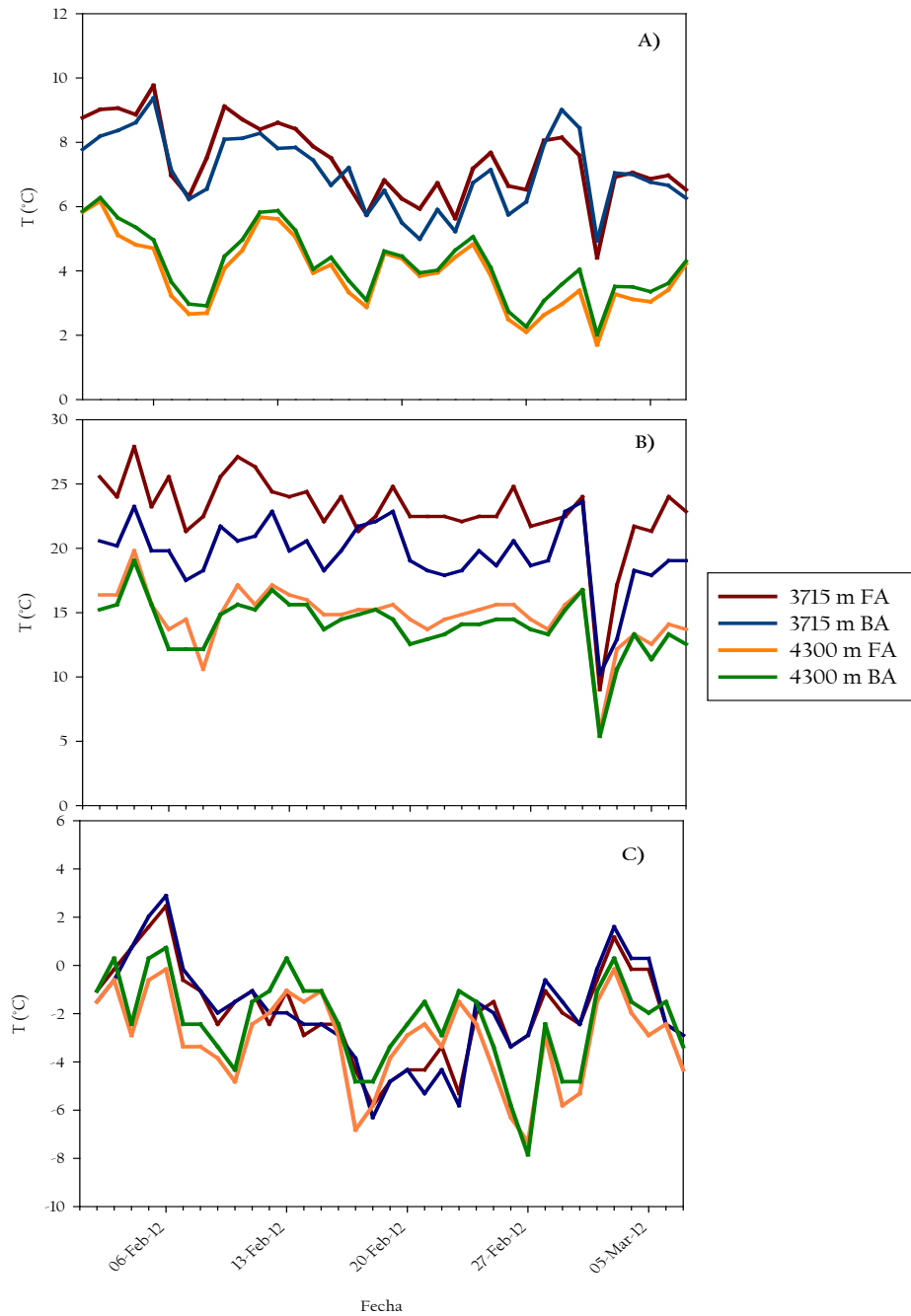


Figura 2.3. Temperatura (°C): Promedio (A), Máxima (B) y Mínima (C) diaria para la época seca en las dos altitudes de muestreo para las situaciones fuera de arbusto (FA) y bajo arbusto (BA).

Por su parte, la  $T_{\max}$  diaria (Fig.2.3 B) presenta un patrón similar a la  $T$  promedio, aunque en el páramo andino se observan diferencias mayores durante casi todos los días entre el valor en áreas abiertas y bajo el arbusto, (donde la  $T_{\max}$  es menor) mientras que a 4300 m las curvas son muy similares y prácticamente se solapan. Para los valores de  $T_{\min}$  (Fig. 2.3 C) el comportamiento general muestra que éstas son más extremas fuera del arbusto. En el gráfico se observa que hacia mediados del mes de Febrero, las temperaturas se hacen notablemente menores, y desde el 15 de febrero hasta el 2 de marzo en ambas altitudes y situaciones de muestreo los valores registrados son menores a  $0^{\circ}\text{C}$ . Este lapso coincide con las temperaturas promedios y máximas más bajas registradas. En este gráfico también se observa que algunos días la temperatura mínima es menor en páramo andino que en altiandino.

La figura 2.4 presenta los valores de humedad relativa promedio ( $HR_{\text{prom}}$ ), humedad relativa máxima ( $HR_{\max}$ ) y humedad relativa mínima ( $HR_{\min}$ ) para los 41 días de registro en ambas altitudes de trabajo y para las dos situaciones de muestreo. La  $HR_{\text{prom}}$  (Fig. 2.4 A) es altamente variable en todas las situaciones muestreadas. Si observamos al principio y al final del registro (principios de Febrero y principios de Marzo), encontramos valores promedios muy cercanos al 100%, mientras que hacia mediados del mes de Febrero los promedios toman valores cercanos al 10%. En general no se observan diferencias ni entre altitudes ni entre situaciones de muestreo, e incluso en algunos días las curvas se solapan; sólo hacia los valores más extremos registrados se observan leves diferencias entre altitudes. La  $HR_{\max}$  diaria (Fig. 2.4 B) presenta menor variabilidad en los datos.

En la mayoría de los días se registran valores cercanos al 100%, exceptuando en dos momentos donde las mediciones disminuyen drásticamente. En general se ve como los valores son un poco mayores en el páramo altiandino, aunque esta tendencia se invierte claramente en uno de los momentos de valores de  $HR_{\max}$  muy bajos, en donde se registraron menores valores de  $HR_{\max}$  a 4300m. En cuanto a las diferencias entre áreas abiertas y áreas bajo arbusto, prácticamente no existe ninguna diferencia, y de hecho a 4300 m ambas curvas se solapan. Los valores de  $HR_{\min}$  registrados (Fig. 2.4 C) son altamente variables, encontrándose valores entre 10% y 90% de humedad relativa mínima. Al igual que en los

casos anteriores no se observan diferencias apreciables entre ambas altitudes y las curvas de áreas BA y FA se comportan idénticamente.

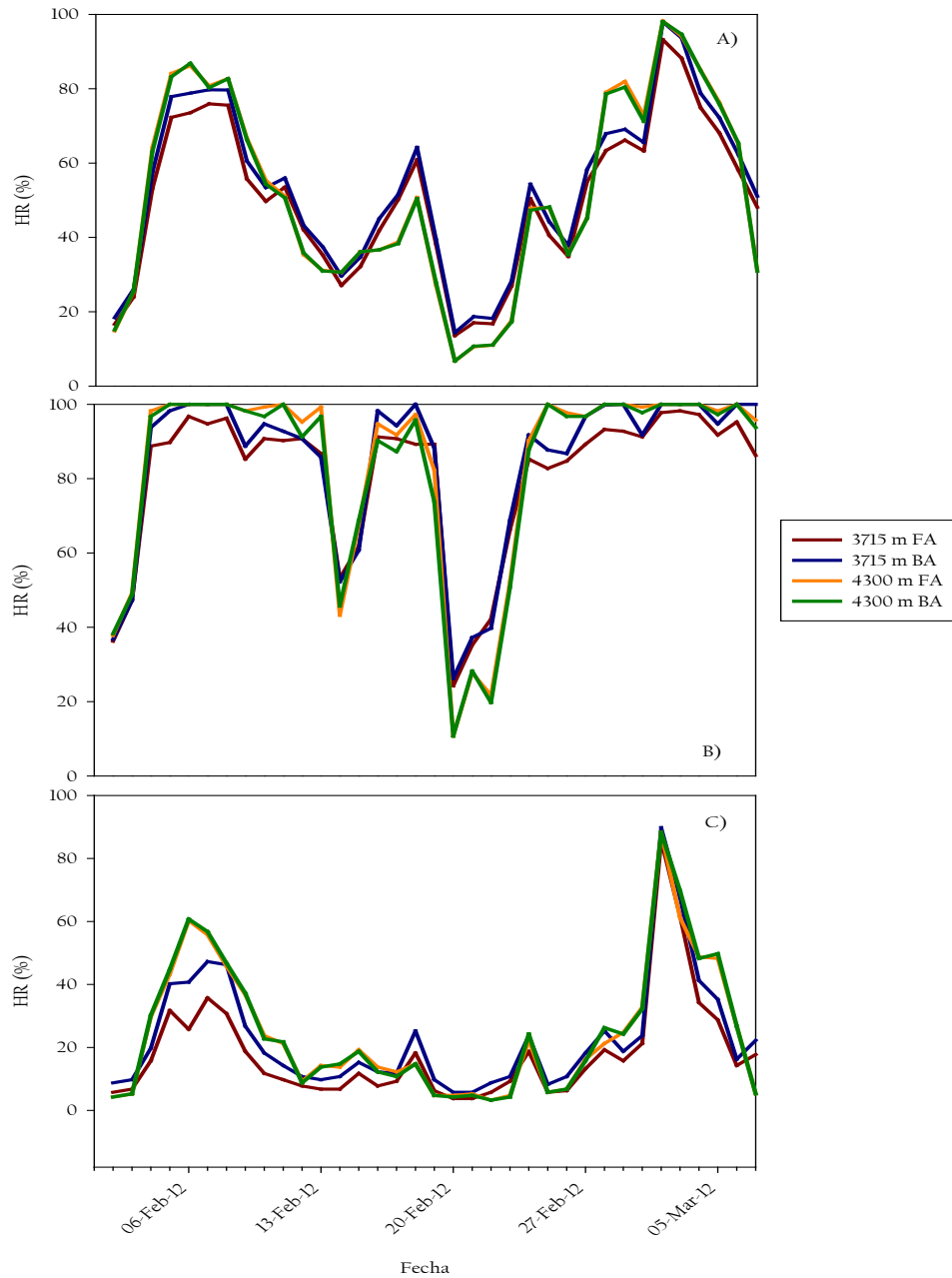


Figura 2.4. Porcentaje de humedad relativa: Promedio (A), Máxima (B) y Mínima (C) diaria para la época seca en las dos altitudes de muestreo para las situaciones fuera de arbusto (FA) y bajo arbusto (BA)

En la figura 2.5 se presenta los valores diarios de radiación promedio ( $\text{Rad}_{\text{prom}}$ ) y radiación máxima ( $\text{Rad}_{\text{max}}$ ) para las zonas de páramo andino y altiandino en áreas fuera y bajo la influencia del arbusto focal. Las diferencias de  $\text{Rad}_{\text{prom}}$  (Fig. 2.5 A) entre ambas situaciones de muestreo es drástica, hecho que se cumple en ambas altitudes. Vemos que solo en uno de los días estas diferencias se hacen mínimas. Por su parte, se observa que a 4300 m siempre se registraron valores mayores de radiación que a 3715 m, incluyendo ambas situaciones de muestreo. En general observamos una amplia variabilidad en los valores encontrados. La  $\text{Rad}_{\text{max}}$  registrada (Fig. 2.5 B) es igualmente variable, sobre todo para las áreas bajo arbusto en ambas altitudes. Al igual que los valores promedio, siempre se registraron radiaciones máximas mayores en áreas abiertas y en este caso, no se observa mayor diferencia entre áreas abiertas de páramo andino y altiandino.

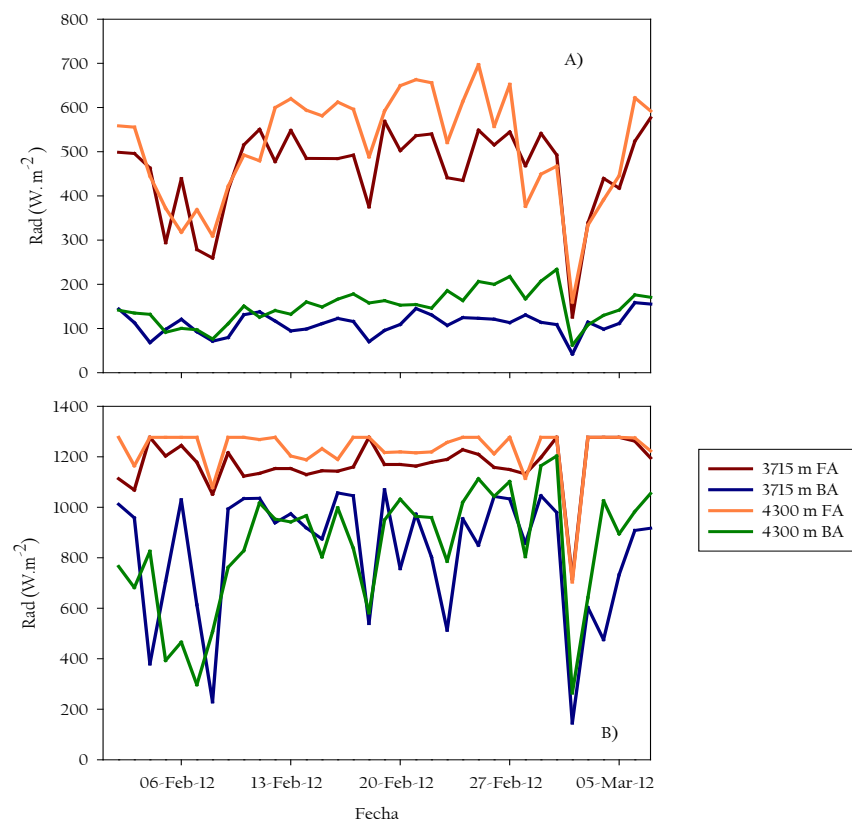


Figura 2.5. Radiación: Promedio (A) y Máxima (B) diaria ( $\text{W.m}^{-2}$ ) para la época seca en las dos altitudes de muestreo para las situaciones fuera de arbusto (FA) y bajo arbusto (BA)

*Cursos Diarios: Diferencias Entre Un Día Despejado Y Un Día Nublado*

En la figura 2.6 se presentan cursos diarios para dos días “típicos” de estación seca: un día despejado y un día nublado. Estos cursos se realizaron para cada una de las variables en ambas altitudes de muestreo y para las dos situaciones (BA y FA). La tendencia de la temperatura entre un día despejado (Fig. 2.6- 1A) y un día nublado (Fig. 2.6- 2A) es claramente diferente. A pesar que en ambas se observa un aumento hacia el mediodía, en el día despejado la amplitud térmica es mucho mayor que en el día nublado; alcanzando valores mínimos de  $-5^{\circ}\text{C}$  y máximos de  $23^{\circ}\text{C}$  aprox. en áreas fuera del arbusto a 3715 m en el día despejado. De la misma manera, las diferencias entre ambas altitudes se hacen más conspicuas en el día despejado, mientras que en el día nublado, ambas altitudes son más similares térmicamente. Por otro lado, las diferencias entre áreas abiertas y bajo arbusto se amplifican en el día despejado, sobre todo a 3715 m, mientras que para el día nublado las curvas de ambas situaciones son muy similares.

Las diferencias de la humedad relativa entre un día despejado (Fig. 2.6 1B) y un día nublado (Fig. 2.6 2B) son drásticas, obviamente. Vemos que para el día despejado la HR alcanza valores muy bajos, sobre todo en horas del mediodía, esto se observa sobre todo a 3715 m, ya que a 4300 m, los valores se mantienen muy bajos y constantes durante todo el día. Por su parte, en el día nublado se alcanzan valores cercanos al 100 % en horas nocturnas y solo se observa un descenso de la humedad en horas de mediodía. Este patrón se repite en ambas altitudes. Tal como se mencionó anteriormente, en esta variable no se observan diferencias contrastantes entre áreas bajo arbusto y fuera arbusto.

De la misma manera, las diferencias entre radiación incidente en un día despejado (Fig. 2.6 1C) y un día nublado (Fig. 2.6 2C) son claramente contrastantes. En el día despejado se observa como para las áreas abiertas en ambas altitudes se alcanza un pico máximo en horas de mediodía, y se registran valores altos durante prácticamente todo el día (los picos hacia valores mínimos son pocos). Por su parte, en áreas bajo arbusto, a pesar que se alcanzan ciertos picos de radiación, los valores son muchísimo más bajos que en áreas abiertas. En el caso de un día nublado se registran valores menores tanto en áreas abiertas como bajo arbusto en ambas altitudes, y para la situación FA la gráfica muestra un patrón



muy irregular, con muchos altibajos a lo largo del día. En este caso, la radiación registrada BA es menor o similar con la registrada FA.

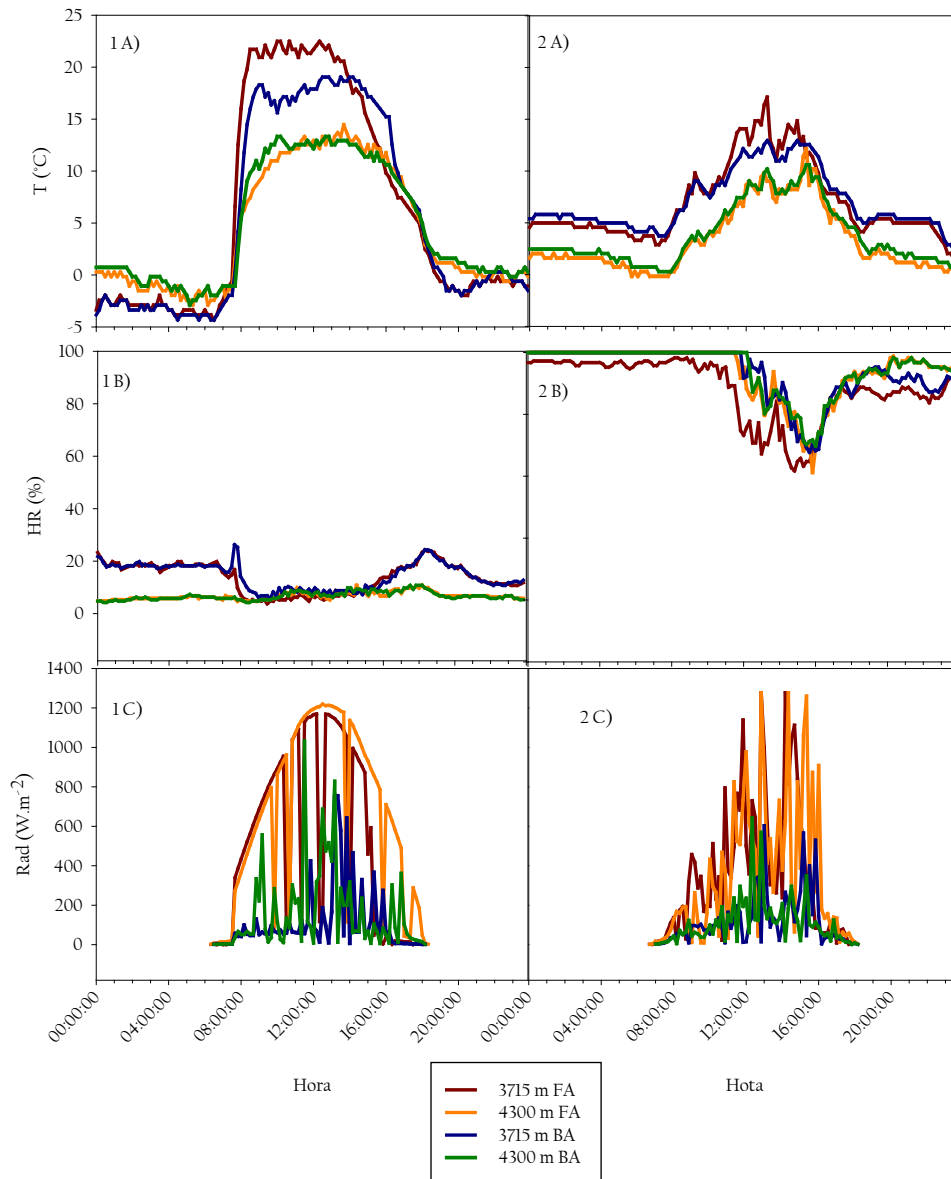


Figura 2.6. Curso diario para un día típico despejado (1) y nublado (2) de la estación seca, para las variables temperatura del aire (A), humedad relativa (B) y radiación (C) en las dos altitudes de muestreo para las situaciones fuera de arbusto (FA) y bajo arbusto (BA)

## 5.2 CONTENIDO DE HUMEDAD EN EL SUELO

La figura 2.7 muestra el contenido relativo de humedad (CRH) del suelo en áreas abiertas y bajo la copa del arbusto *H. laricifolium* en ambas altitudes de muestreo. En general se observan CRH muy bajos en todas las situaciones, ya que en ningún caso supera el 10% de agua en el suelo. Por otro lado, se observa claramente que el CRH es significativamente menor en áreas fuera del arbusto que bajo la copa del arbusto, hecho que se repite en ambas altitudes, llegando a alcanzar valores mínimos de 2% de CRH en suelos fuera del arbusto a 3715 m. En cuanto a las diferencias de CRH entre el páramo andino y altiandino, se encontró que a 4300 m el CRH es significativamente mayor que a 3715 m, diferencia que se intensifica al comparar las áreas abiertas en ambas altitudes, con 2% a 3715 m vs. 6% a 4300 m.

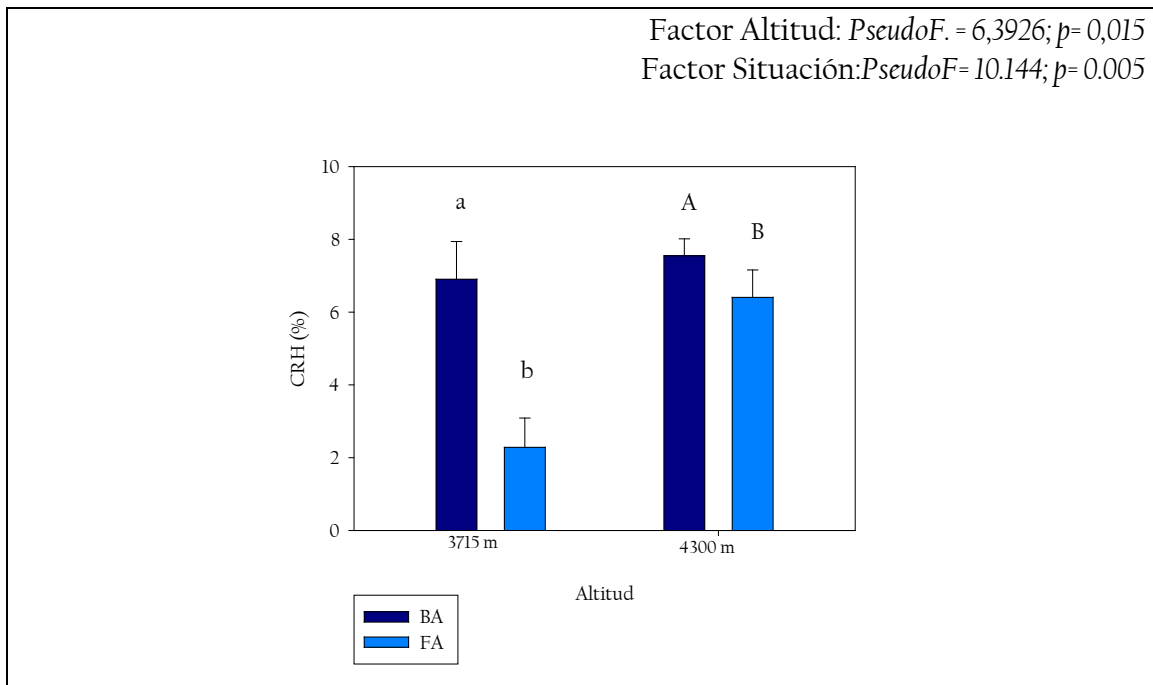


Figura 2.7. Contenido relativo de humedad en el suelo (%) para las situaciones bajo arbusto (BA) y fuera arbusto (FA) en las dos altitudes de muestreo. (Mayúsculas y minúsculas indican diferencias estadísticas entre altitudes. Letras diferentes indica diferencias estadísticas entre situaciones)

5.3 CONTENIDO DE MATERIA ORGÁNICA

En la figura 2.8 se muestran los resultados obtenidos del contenido de materia orgánica en el suelo (MOS) en zonas de páramo andino y altiandino en áreas abiertas y bajo la copa del arbusto. Inicialmente llama la atención los valores relativamente bajos de MOS en estos suelos. Así mismo, se observó una disminución estadísticamente significativa en el contenido de MOS con el aumento de la altitud. Por otro lado, vemos que existe un efecto significativo del arbusto sobre el contenido de MOS, ya que consistentemente los valores son mayores en la situación bajo arbusto en ambas altitudes.

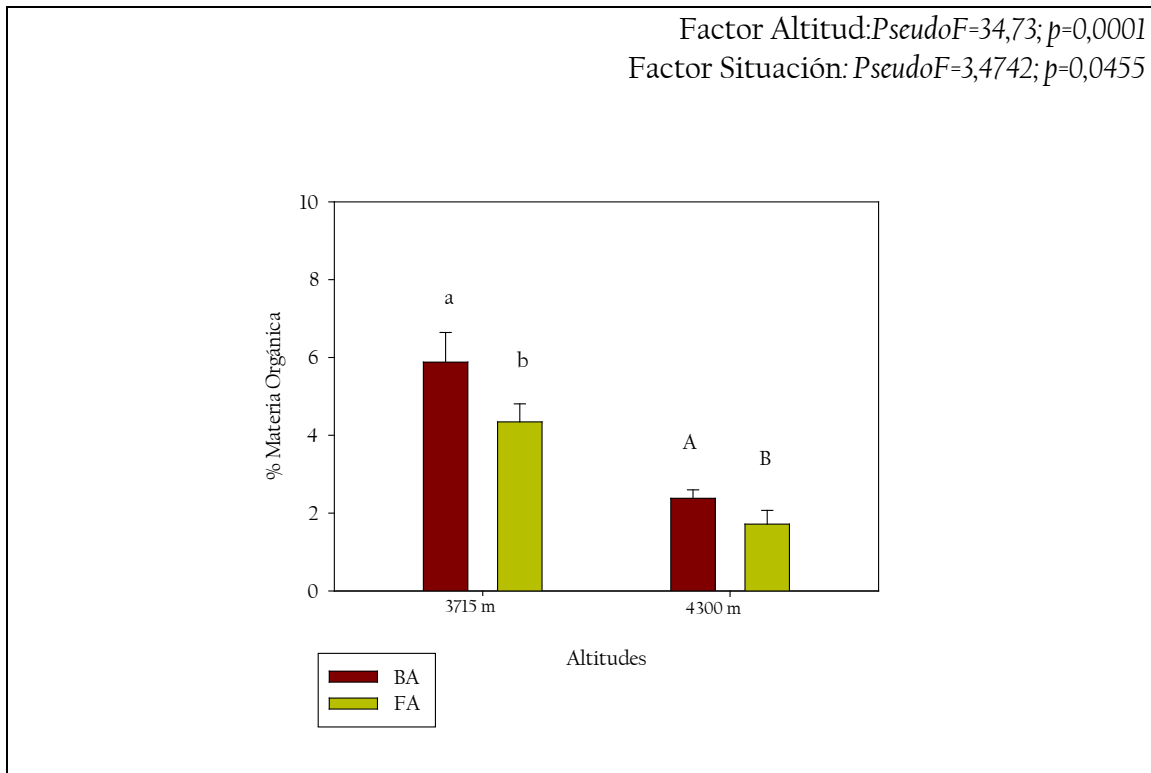


Figura 2.8- Contenido de materia orgánica en el suelo (%) para las situaciones bajo arbusto (BA) y fuera arbusto (FA) en las dos altitudes de muestreo. (Mayúsculas y minúsculas indican diferencias estadísticas entre altitudes. Letras diferentes indica diferencias estadísticas entre situaciones)

## 6.- DISCUSIÓN

Mientras que las características macroclimáticas de temperatura, precipitación y nevadas determinan patrones generales de la distribución de la vegetación en la alta montaña tropical, son las características microclimáticas y los gradientes los principales responsables del establecimiento, crecimiento y sobrevivencia de los individuos de las especies de plantas (Rundel, 1994). Si bien en este trabajo de investigación no pretendía realizar una caracterización exhaustiva del clima en ambientes de páramo andino y altiandino, era necesario describir las variaciones que la copa del arbusto *H. laricifolium* produce sobre el microclima de los ambientes donde se establece, de manera de obtener indicios que apunten hacia las posibles causas de las asociaciones espaciales entre este arbusto y otras especies herbáceas con las que comparte su hábitat (ver Capítulo III). A continuación discutiremos brevemente los resultados obtenidos para cada una de las variables utilizadas en esta descripción ambiental:

### 6.1 TEMPERATURA

Si consideramos que para la alta montaña tropical el enfriamiento adiabático hace que la temperatura disminuya  $0,6^{\circ}\text{C}$  por cada 100 m de altitud que se asciende (Körner, 1999), se espera que entre nuestros dos sitios de muestreo, que presentan una diferencia de 585 m de altitud, la temperatura disminuya  $3,51^{\circ}\text{C}$  en áreas abiertas. Este valor coincide con la disminución de temperatura observada ( $3,49^{\circ}\text{C}$ ). Adicionalmente, el hecho de que las temperaturas en general fueron menores en el páramo altiandino que en el andino nos indica que estos ambientes son más severos térmicamente, tal como ha sido descrito ampliamente por otros autores (Monasterio, 1980; Sarmiento, 1986; Azócar & Fariñas, 2003).

Una de nuestras preguntas de investigación pretendía responder si es posible identificar un aumento en la severidad ambiental entre el páramo andino y altiandino, manifestada a través del aumento de la amplitud térmica a nivel de suelo. En nuestros resultados encontramos que, contrario a lo esperado, la amplitud de las temperaturas es mayor en áreas abiertas de páramo andino que en altiandino. Sin embargo, es muy importante acotar que, para asegurar la correcta medición de las variables, nuestros

sensores fueron ubicados dentro de casetas protectoras, por lo que las medidas se hicieron a 10 cm del suelo aprox. y tal como ha sido reportado por varios autores la pérdida de calor por radiación determina a escala microclimática un gradiente de disminución de temperaturas desde la superficie del suelo (Azócar & Rada, 2006; Pfitsch, 1988; Monasterio & Lamotte, 1989; Meinzer *et al.*, 1994), por ejemplo Monasterio (1986) reporta en el páramo de Piedras Blancas una amplitud térmica de 50°C en la superficie del suelo y 17°C a 10 cm del suelo (Monasterio, 1986). Por su parte, Azócar y Monasterio (1979) reportan en un arbustal-rosetal del páramo de Mucubají, una oscilación térmica de 20°C a 10 cm del suelo en un día despejado y con alta irradiación.

Al comparar áreas abiertas con áreas bajo la copa de *H. laricifolium* encontramos que, efectivamente el arbusto realiza una ligera modificación de la temperatura al disminuir los valores extremos, es decir, bajo su influencia las T máximas son menores que en áreas abiertas y las T mínimas son menos negativas comparadas con los valores registrados fuera del arbusto, lo que sugiere que en general los individuos asociados espacialmente al arbusto podrían experimentar temperaturas mínimas y máximas ligeramente menos extremas que aquellos que se establecen en el ambiente promedio. Cáceres (2011) en el páramo altiandino, describe una amplitud de oscilación térmica menor bajo la protección de la copa de los arbustos, así mismo indica que las áreas bajo la copa de *H. laricifolium* fueron más frescos con diferencias de hasta 3° por debajo de las temperaturas registradas en áreas abiertas. En nuestro caso las diferencias entre áreas abiertas y bajo la copa no son tan marcadas como para llevarnos a creer que en este caso la asociación espacial está relacionada exclusivamente con atenuación térmica, la cual ha sido descrita como una de las principales responsables de las interacciones positivas entre especies de ambientes alpinos (Callaway & Pugnaire, 1995; Maestre *et al.*, 2009).

## 6.2 HUMEDAD RELATIVA DEL AIRE

El valle alto del Rio Chama ha sido clasificado por Sarmiento (1986) como el ambiente de páramo más árido de la alta montaña en Venezuela y esto se ratifica al encontrar días donde se registró una humedad relativa de 3% en páramo altiandino. Sin embargo, no encontramos una tendencia clara al comparar la humedad del aire entre áreas de páramo

andino y altiandino. Este resultado podría asociarse a dos factores: en primer lugar, en la localidad Pico el Águila (a 4118 m), Sarmiento (1986) indica que existen variaciones rápidas de la nubosidad durante el día, lo cual podría contribuir con mediciones puntuales de mayor humedad relativa del aire. Nuestra localidad de páramo altiandino no escapa a este patrón de nubosidad, y esto se puede constatar cuando se observan los ciclos diarios de radiación. Otro factor que puede influir en este resultado es el hecho que el sitio ubicado a 3715 m podría estar influenciado por bolsón semiárido de Mucuchies, en el cual según Monasterio & Reyes (1980) la precipitación anual disminuye de 833 mm a 3870 m (Estación Páramo de Mucuchíes) a 630 mm a 3156 m (Estación San Rafael de Mucuchies).

En contraste con lo encontrado por Cáceres (2011), quien describe un aumento de los valores de humedad relativa bajo la influencia del arbusto *H. laricifolium* así como una disminución de las oscilaciones diarias de humedad relativa en el páramo altiandino, nuestros resultados para esta altitud no muestran grandes diferencias entre áreas abiertas y bajo el arbusto. La diferencia entre nuestros datos y los reportados por esta autora podrían estar relacionados al efecto producido por la protección de los sensores que realizamos en nuestro trabajo, el cual ha sido mencionado con anterioridad. Ahora bien, en el páramo andino si encontramos un leve aumento de la humedad relativa bajo la copa de *H. laricifolium*. Este aumento en la humedad relativa en sitios bajo la influencia del arbusto, aunados a la disminución de las temperaturas que se experimentan en estas áreas podrían implicar una disminución en la demanda evaporativa bajo la copa, lo cual se traduciría en una mejora del estatus hídrico de los individuos asociados al arbusto *H. laricifolium*.

### 6.3 RADIACIÓN

En la alta montaña tropical, la radiación solar incidente tiende a incrementar con la altitud, (Azócar & Rada, 2006). En nuestros resultados se encuentran evidencias que concuerdan con lo expuesto en la literatura, ya que las diferencias entre la radiación promedio entre ambas altitudes es importante, siendo mayor a 4300 m. Adicionalmente, y tal como lo reporta Cáceres (2011), las diferencias entre la radiación bajo el arbusto *H. laricifolium* y en áreas abiertas es drástica en ambas altitudes, lo cual nos da indicios que la atenuación microambiental realizada por este arbusto se asocia con el sombreado del suelo,

al reducir la radiación promedio y máxima bajo su copa. Esto pudiera a su vez reducir las demandas evaporativas en el microambiente bajo la copa y problemas asociados con la fotoinhibición de la fotosíntesis o el calentamiento excesivo del tejido foliar.

#### 6.4 CONTENIDO RELATIVO DE HUMEDAD EN EL SUELO

En ambientes semiáridos se ha descrito como la presencia de una especie aumenta la disponibilidad de agua en el suelo (Callaway, 1995), ya sea por intercepción de neblina por parte de la copa o el dosel (Callaway, 2007) o al disminuir la demanda evaporativa bajo la copa (Callaway & Pugnaire, 1999). Nuestros resultados muestran como el arbusto *H.laricifolium* aumenta significativamente el contenido de agua en el suelo durante la época de menor disponibilidad (época seca). Estos resultados concuerdan con lo descrito por Cáceres (2011) quien utilizando sensores TDR encuentra valores mayores de contenido de agua en el suelo bajo la cobertura del arbusto que fuera del mismo. De manera sorprendente, se encontraron valores mayores (con diferencias estadísticas significativas) de esta variable en páramo altiandino que en andino. No obstante, como ya expresó anteriormente, la cercanía de la localidad a 3715 m al bolsón semiárido de Mucuchíes podría haber influido en este resultado. Otro factor que también podría influir en este resultado es la existencia de una mayor cobertura vegetal en el páramo andino con respecto al altiandino, lo cual traería como consecuencia una mayor pérdida de agua por transpiración en este sitio de páramo andino.

#### 6.5 CONTENIDO DE MATERIA ORGÁNICA DEL SUELO

En la alta montaña venezolana se ha reportado una disminución del porcentaje de carbono total en el suelo entre la transición entre los pisos andino y altiandino (Coûteaux *et al.*, 2002). Esta tendencia se repite en otras zonas alpinas donde se reporta una reducción del pool de materia orgánica del suelo como una consecuencia de la reducción de la cobertura de la vegetación, entre otras causas (Körner, 1999). Nuestros resultados concuerdan con este patrón, ya que reportamos valores de materia orgánica que disminuyen significativamente entre el páramo andino y altiandino. El contenido de materia orgánica encontrado se consideraba bastante bajo si lo comparamos con lo reportado por otros autores: 11,1% en áreas de páramo andino en la localidad de Gavidia (en

los primeros 20 cm de profundidad) (Llambí & Sarmiento, 1997); 28,2% en el páramo de Mucubají (de 0 a 10 cm de profundidad) (Fariñas & Monaterio, 1980). Sin embargo, nuestros resultados son similares a otros reportes del área de Piedras Blancas (por ej. Pérez, (1991) reporta 2% de materia orgánica en los primeros 5 cm de profundidad).

Por otro lado, observamos valores significativamente mayores de MOS en las áreas bajo la influencia del arbusto *H. laricifolium*, resultado que se asemeja a lo reportado por Pérez (1992) quien encuentra mayores contenidos de MOS en áreas bajo la influencia de las rosetas *C. timotensis* y *E. semiglobulata*, y quien concluye que la adición de hojarasca al suelo por parte de la vegetación podría ser determinante en la pedogénesis en ambientes de páramo altiandino.

A manera de síntesis podemos decir que los resultados obtenidos no permitieron observar un aumento de la severidad climática entre el páramo andino y altiandino, sino que en ambos sitios se experimentan condiciones ambientales extremas, aunque en cada sitio dicha severidad viene determinada por diferentes variables. Por un lado encontramos que el páramo altiandino presenta valores más extremos que el páramo andino en términos de la cantidad de radiación incidente (mayor a 4300 m que a 3715 m) y en cuanto al contenido de materia orgánica del suelo (menor porcentaje a 4300 m que a 3715 m). Sin embargo, el sitio de páramo andino pareciera tener condiciones más limitantes en términos de contenido de agua en el suelo (menores que a 4300 m), temperaturas máximas (promedios y absolutas mayores a 3715 m que a 4300 m) y humedad relativa del aire (máximas y mínimas promedios menores a 3715 m que a 4300 m).

Por otro lado, nuestro trabajo encontró evidencias claras que indican que *H. laricifolium* modifica notoriamente el microambiente bajo su copa tanto en ambientes de páramo andino como en altiandino. Sin embargo, el efecto generado por la copa puede verse más acentuado en una u otra variable dependiendo de la localidad; por ejemplo en el páramo andino se encontraron mayores diferencias entre áreas abiertas y bajo la influencia del arbusto en términos de humedad del aire, a la vez que se experimenta una menor amplitud térmica bajo la copa, mientras que en el páramo altiandino en ambientes bajo la copa del arbusto se observó una mayor disminución de la radiación incidente, a la vez que se



observan mayores diferencias del contenido de materia orgánica y de agua en el suelo en áreas abiertas y bajo la influencia de *H. laricifolium* comparadas con las reportadas en páramo andino. Este resultado es llamativo y de hecho podría implicar cambios en el mecanismo a través del cual *H. laricifolium* ejerce un efecto facilitador entre comunidades de páramo andino y altitandino.

7.- BIBLIOGRAFIA

1. Alvizu, P. 2004. **Complejidad y respuesta funcional de la vegetación de páramo a lo largo de gradientes altitudinales.** Trabajo de Grado de Doctorado en Ecología Tropical. ICAE. ULA. Mérida, Venezuela.
2. Anderson, M.J., Gorley R.N y K.R Clarke. 2008. **PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods.** PRIMER-E. Plymouth, U.K. 217 pp.
3. Anthelme, F., Buendía, B., Mazoyer, C. y O. Dangles. 2011. **Unexpected mechanisms sustain the stress gradient hypothesis in a tropical alpine environment.** *Journal of Vegetation Science.* 23:62-72.
4. Anthelme, F. y O. Dangles 2012. **Plant-plant interactions in tropical alpine environments.** *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics.* 14: 363-372.
5. Ataroff, M y L. Sarmiento 2003. **Diversidad en los Andes de Venezuela. I. Mapa de Unidades Ecológicas de l Estado Mérida CD-ROM.** Ediciones ICAE. ULA. Mérida, Venezuela.
6. Azócar, A. y M. Fariñas. 2003. **Páramos.** En: Aguilera, M., Azócar, A., González-Jiménez, E. (Eds): *Biodiversidad en Venezuela. Tomo II.* FONACIT-Fundación Polar, Caracas, pp. 716-733.
7. Azócar, A y F. Rada. 2006. **Ecofisiología de Plantas de Páramo.** Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
8. Azócar, A. y M. Monasterio. 1979. **Variabilidad ambiental en el Páramo de Mucubají.** En: Salgado-Labouriau, M.L. (Ed). *El medio ambiente páramo.* Ediciones CIET-IVIC/ MAB- UNESCO. Caracas. 148-159
9. Bertness, M. y R. Callaway. 1994. **Positive interactions in communities.** *Trends in Ecology and Evolution.* 9 (5): 190-193.
10. Bertness, M. y S. Hacker. 1994. **Physical stress and positive associations among marsh plants.** *The American Naturalist.* Vol. 144. Nro 3. Pp 363-372
11. Bertness, M. y G. Leonard, 1997. **The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats.** *Ecology.* 78. (7): 1976-1989.

12. Bruno, J., Stachowicz, J. y M. Bertness. 2003. **Inclusion of facilitation into ecological theory.** Trends in Ecology and Evolution. 18 (3): 119-125.
13. Cáceres, Y. 2011. **Relaciones espaciales y mecanismos de interacción entre un arbusto dominante (*Hypericum laricifolium* Juss) y otras especies de plantas en el páramo Altandino.** Trabajo de Grado de Maestría. Postgrado en Ecología Tropical. Universidad de los Andes.
14. Callaway, R.M. 1995. **Positive interactions among plants.** Botanical Review. 61 (4): 306-349.
15. Callaway, R. M. & F. I. Pugnaire. 1999. **Facilitation in plant communities.** En: Pugnaire, F. I. y Valladares, F. (Eds), Handbook of functional plant ecology. Marcel Dekker, Pp. 623-648.
16. Callaway, R.M, Brooker, R.W, Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F., Newingham, B., Aschhoug, E., Armas, C., Kikodze, D y Cook, B. 2002. **Positive interactions among alpine plants increase with stress.** Nature. 417: 844- 848
17. Callaway, R.M. 2007. **Positive interactions and interdependence in plant communities.** Springer.
18. Cavieres, L., Arroyo, M., Peñaloza, A., Molina-Montenegro, M y C. Torres. 2002. **Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes.** Journal of Vegetation Science.13: 547-554.
19. Choler, P., Michalet, R. y R.M. Callaway. 2001. **Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities.** Ecology.82 (12): 3295-3308.
20. Coûteaux, M.M., Sarmiento, L., Bottner, P., Acevedo, D. y Thiéry, J.M. 2002. **Decomposition of standard plant material along an altitudinal transect (65-3968 m) in the tropical Andes.** Soil Biology & Biochemistry.34: 69-78.
21. Cuatrecasas, J. 1958. **Aspectos de la vegetación natural de Colombia.** Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. 10(40): 221-264.
22. Fariñas, M. y M. Monasterio. 1980. **La vegetación del páramo de Mucubají. Análisis de ordenamiento y su interpretación ecológica.** En: Monasterio, M. (Ed). Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 264-307.

23. Goldstein G., Meinzer F.C y F. Rada. 1994. Environmental biology of a tropical treeline species, *Polylepis sericea*. Cap 7. En: Rundel, P.W., Smith, A.P., Meinzer, F.C. (Eds). Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 129-149.
24. Hacker, S. & S. Gaines, 1997. Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology*. 78 (7): 1990-2003.
25. Kikvidze, Z., Michalet, R., Brooker, R., Cavieres, L., Lortie, C., Pugnaire, I. y R.M. Callaway. 2011. Climatic drivers of plant-plant interactions and diversity in alpine communities. *Alpine Botany*. 121: 63-70.
26. Klanderud, K. 2005. Climate change effects on species interactions in an alpine plant community. *Journal of Ecology*. 93 (1): 127-137
27. Körner, C. 1999. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer-Verlag. Berlin. Germany.
28. Llambí, L.D., Law, R. y A. Hodge. 2004. Temporal changes in local spatial structure of late-successional species: establishment of Andean caulescent rosette plant. *Journal of Ecology*. 92 (1): 122- 131.
29. Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. 3ra Edición. Springer. Berlin. 506 pag.
30. Maestre, F., Callaway, R.M, Valladares, F. y C. Lortie. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*. 97: 199-205.
31. Malagón, D. 1982. Evolución de los suelos en el páramo andino. CIDIAT. Mérida, Venezuela.
32. Meinzer, F.C., Goldstein, G. y F. Rada. 1994. Páramo microclimate and leaf termal balance of Andean giant rosette plants. En: Rundel, P.W., Smith, A.P., Meinzer, F.C. (Eds). Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 45-59.
33. Monasterio, M. 1979. El Páramo Desértico en el altiandino de Venezuela. En: Salgado-Labouriau, M.L. (Ed). El Medio Ambiente Páramo. Ediciones del CIET-IVIC/MAB-UNESCO. Caracas. Pp. 117-146.
34. Monasterio, M. 1980. Los Páramos Andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidad con otras regiones andinas. En:

- Monasterio, M. (Ed): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de Los Andes. Mérida, pp. 15-27.
35. Monasterio, M. y S. Reyes. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes Venezolanos. En: Monasterio (Ed). Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos, Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 47-91
36. Monasterio, M. 1986. Adaptive strategies of *Espeletia* in the Andean desert paramo. En: Vuilleumier, F., Monasterio, M. (Eds): High Altitude Tropical Biogeography, Oxford University Press, Oxford. Pp 49-80.
37. Monasterio, M. & M. Lamotte. 1989. Les populations d'*Espeletia timotensis* dans le Páramo Désertico des Andes du Venezuela. Rev. Ecol. (Terre et Vie). 44: 301-327.
38. Pérez, F. 1989. Some effects of giant Andean stem-rosettes on ground microclimate, and their ecological significance. International Journal of Biometeorology. 33: 131-135.
39. Pérez, F.L. 1991. Soil moisture and the distribution of giant Andean rosettes on talus slopes of a desert paramo. Climate Research. 1: 217-231.
40. Pérez, F. 1992. The influence of organic matter addition by caulescent Andean rosettes on superficial soil properties. Geoderma. 54: 151-171.
41. Pfitsch, W. 1988. Microenvironment and the distribution of two species of *Draba* (Brassicaceae) in a Venezuelan Paramo. Arctic and Alpine Research. 20 (3): 333-341.
42. Rundel, P.W. 1994. Tropical alpine climates. En: Rundel, P.W., Smith, A.P., Meinzer, F.C. (Eds). Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 21-44
43. Sarmiento, G. 1986. Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier, F., Monasterio, M. (Eds): High Altitude Tropical Biogeography, Oxford University Press, Oxford, pp. 11-45
44. Valiente-Banuet, A., Bolongaro-Crevenna, A., Briones, O., Ezcurra, E., Rosas, M., Nuñez, H., Barnard, G. y E. Vazquez. Spatial relationships between Cacti and Nurse Shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. Journal of Vegetation Science. 2(1): 15-20.

## CAPITULO III.

ASOCIACIONES ESPACIALES ENTRE EL ARBUSTO *Hypericum laricifolium* Juss Y  
OTRAS ESPECIES DE PÁRAMO ANDINO Y ALTIANDINO

## 1.- INTRODUCCIÓN

En este capítulo se presentará un análisis comparativo de la estructura de abundancia de las especies que conforman las comunidades asociadas a la copa del arbusto *H. laricifolium* y las de áreas abiertas fuera de su influencia, así como la identidad de las especies asociadas al arbusto focal. Inicialmente se plantea un marco conceptual que incluye la importancia de la facilitación en la estructuración de comunidades vegetales; su co-ocurrencia con procesos competitivos y el análisis de la asociación entre especies y los patrones espaciales para la descripción de procesos facilitativos y competitivos. Luego se presentan algunos antecedentes de investigación y los diferentes métodos usados para la descripción de las comunidades de páramo andino y altiandino estudiadas. Finalmente se discuten las implicaciones de nuestros resultados en el conocimiento de las interacciones planta-planta en la alta montaña tropical.

## 2.- MARCO TEÓRICO

## 2.1 COMPETENCIA Y FACILITACIÓN: CO-OCURRENCIA EN COMUNIDADES

A pesar de que la importancia de la competencia en moldear las comunidades vegetales ha sido comprobada, muchas comunidades revelan un cierto grado de agregación de diferentes especies a diferentes escalas espaciales, implicando efectos de facilitación (Hasse, 2001). Combinaciones complejas de interacciones positivas y negativas que actúan simultáneamente parecen ser muy comunes en la naturaleza, tanto en comunidades de plantas herbáceas como en sistemas boscosos; de la misma manera ocurren a nivel poblacional, entre individuos de diferentes estadios de vida. Dentro de los factores que

determinan este balance entre interacciones positivas y negativas se han incluido: estadio de vida, densidad de individuos, fisiología de las especies, estrés abiótico, entre otros (Callaway & Walker, 1997). A continuación se describen brevemente estos factores:

- Estadio de Vida: algunas especies que comienzan su vida siendo beneficiadas por plantas nodriza se transforman al madurar en especies competidoras de su antigua benefactora, llegando incluso a aumentar la mortalidad de las especies nodriza (McAuliffe, 1984)
- Densidad de individuos: en procesos de sucesión, parches de especies colonizadoras generalmente inhiben el establecimiento de especies tardías, mientras que individuos aislados de especies colonizadoras tienen un efecto neutro, e incluso positivo en el establecimiento de las especies tardías. Altas densidades de individuos pueden evitar la colonización o generar competencia con los colonizadores tardíos, pero a su vez pueden atenuar ambientes extremos, estabilizar suelos e incrementar el contenido de materia orgánica, nutrientes y agua en el suelo (Walker, 1994).
- Fisiología de las especies: Holmgren *et al.* (1997) desarrollaron un modelo que trata de explicar la relación competencia vs. facilitación partiendo de las respuestas de las planta a diferentes grados de estrés hídrico y lumínico y al efecto de la copa o dosel de las especies nodriza sobre la luz y la humedad del suelo. En resumen, estos autores argumentan que en ambientes méxicos las limitaciones de luz bajo el dosel superan las limitaciones por humedad, por lo que en estos ambientes la interacción neta tiende a ser negativa. Por otro lado, en hábitats más xéricos las limitaciones hídricas son mucho más importantes que las lumínicas, razón por la cual las especies nodrizas generan un efecto neto positivo en los individuos que se establecen bajo su copa (Holmgren *et al.*, 1997).
- Estrés abiótico: el hábitat bajo la copa de arbustos y árboles (típicas especies nodriza) generalmente es un buen lugar para el crecimiento de otras plantas, esto en ambientes extremos donde los beneficios que aporta la cobertura de la copa superan los efectos competitivos con el arbusto en cuestión. El balance

final de la interacción de las plantas bajo y fuera de la copa va a depender de cómo las especies modifican su microambiente, lo cual podría incluir cambios en la dinámica de nutrientes y la disponibilidad de agua. Estos procesos determinarían si el efecto predominante bajo la copa es positivo o negativo (Pugnaire *et al.*, 2004)

Investigaciones realizadas en las últimas décadas indican que los mecanismos de facilitación y competencia operan simultáneamente en las comunidades y que su importancia cambia a medida que las condiciones abióticas varían (Bertness & Callaway, 1994; Callaway, 1998).

## 2.2 ESTRUCTURA ESPACIAL EN COMUNIDADES VEGETALES

### 2.2.1 Asociación entre especies

Debido a que cada individuo ocupa un punto en el espacio, existen diferencias ineludibles entre la composición biótica del hábitat sitio a sitio, producto de procesos como colonización y mortalidad. El hecho de que cada individuo es un organismo discreto y en el caso de las plantas, sésil, implica que todos los organismos viven en un hábitat espacialmente estructurado y subdividido (Tilman, 1994). La asociación entre especies puede ser clasificada según su causa: las coincidencias ecológicas se refieren a los casos en que plantas de diferentes especies crecen muy juntas o separadas debido a requerimientos o capacidades ecológicas similares o divergentes. Otra causa de asociación espacial entre especies (referida como asociación influenciada) implica que individuos de una especie modifican el medioambiente de modo que tienen un efecto directo en la ocurrencia de la otra especie. Mecanismos como enriquecimiento de suelos, atenuación microclimática, protección contra la herbivoría entre otros, hacen posible que especies establecidas en la vecindad del potencial facilitador aumenten sus probabilidades de sobrevivencia y tengan un mayor crecimiento, formando de esta manera parches de vegetación (Dale, 1999; Tirado & Pugnaire, 2005).



### 2.2.2 El punto de vista de la planta

En cualquier hábitat, un organismo tiene mayores probabilidades de interactuar con sus vecinos, que con aquellos que se encuentran más distantes. Esto se cumple especialmente en organismos sésiles como invertebrados marinos, corales y por supuesto plantas terrestres (Tilman, 1994). La mayoría de las interacciones importantes entre plantas son extremadamente locales; los individuos de las diferentes especies presentes en una comunidad solo tienen la posibilidad de interactuar con aquellos que se encuentran en su vecindad inmediata, llamados también “vecinos de primer orden” (Crawley, 1997). La existencia de estructura espacial tiene profundas implicaciones en la ecología de las plantas, ya que estas interactúan primordialmente con sus vecinos más cercanos, los cuales generan efectos tanto en zona aérea (a través del sombreado) como en las áreas subterránea (mediante competencia por toma de nutrientes y agua). De allí la importancia de evaluar las condiciones abióticas y bióticas en la vecindad inmediata de los individuos, el llamado “punto de vista de la planta”, ya que los individuos fuera de esta vecindad tiene muy poco efecto en los procesos de interacción (Law *et al.*, 2002; Llambí *et al.*, 2004).

### 2.2.3 Patrones espaciales e interacciones entre especies

Los ecólogos examinan el patrón espacial de las especies o ensamblajes con la finalidad de entender los mecanismos que controlan su distribución. Actualmente se reconoce que la distribución de las especies es el resultado de la acción combinada de varias fuerzas, algunas externas y otras intrínsecas de la comunidad. Según el modelo de control ambiental (Whittaker, 1956; Bray & Curtis, 1957; Hutchinson, 1957 en Legendre & Legendre, 1998) las características ambientales son las fuerzas externas que controlan la distribución entre especies. Las fuerzas internas, por su parte, se asocian principalmente con las dinámicas poblacionales o las interacciones *top-down* y *botton-up* dentro de la comunidad (Legendre & Legendre, 1998)

Debido a la variedad de interacciones entre organismos, es de esperar que la ubicación entre estos sea de alguna manera dependiente entre sí. La agregación entre especies es encontrada a cualquier escala espacial, desde micrómetros hasta escalas continentales. Los patrones agregados pueden resultar de la heterogeneidad ambiental, de manera que

organismos de la misma especie se encuentren cercanos en áreas con condiciones favorables; adicionalmente, procesos como la reproducción vegetativa pueden llevar a patrones agregados (Legendre & Legendre, 1998; Dale, 1999). Por otro lado, estos patrones de distribución espacial agregados pueden sugerir asociaciones positivas entre dos especies o estadios de vida, mientras que patrones regulares o segregados, implicaría que probablemente exista un efecto de competencia. La interpretación de un patrón por sí mismo no puede indicarnos con propiedad qué procesos intervienen en la estructuración de una comunidad, pero puede ser útil para determinar en primer lugar, si existe una estructura comunitaria y para generar hipótesis del porqué de dicha estructura (Silvertown & Wilson, 1994). Evidencias como las presentadas por Purves & Law (2002) y Llambí *et al.* (2004) sugieren que, a pesar de que la atribución de patrones a procesos tiende a ser problemática, existe una relación entre los patrones espaciales a pequeña escala y las interacciones entre plantas (Dullinger *et al.*, 2007).

Los patrones espaciales con los que se distribuyen las plantas son importantes por su influencia en las dinámicas comunitarias, tanto en las interacciones planta- planta (como competencia o facilitación) como en las interacciones entre plantas con otros organismos como herbívoros, polinizadores o patógenos. La importancia de la asociación de especies en los patrones espaciales de la vegetación es obvia: si el patrón espacial de una especie puede afectar el de las especies asociadas a esta (ya sea positiva o negativamente), esto afectará el patrón de toda la vegetación (Dale, 1999)

Particularmente, en comunidades bajo condiciones demandantes, donde las plantas tienden a distribuirse en parches de vegetación dentro de una matriz de suelo desnudo, los patrones de agregación a manera de parches han sido tomados como evidencia de interacciones positivas entre especies (Tirado & Pugnaire, 2005). Sin embargo, los patrones espaciales en las comunidades pueden no solo atribuirse a las interacciones entre especie, ya que mosaicos de microhábitat (micrositios favorables) y procesos de dispersión pueden interferir y confundir los patrones producidos por las interacciones interespecíficas (Dullinger *et al.*, 2007)

### 2.3 FACILITACION Y SUS CONSECUENCIAS A NIVEL COMUNITARIO

Un grupo de procesos con un gran potencial para controlar la diversidad de las especies son las interacciones positivas directas, que incrementan el fitness individual promedio de al menos una de las especies involucradas en la interacción, sin que existan efectos negativos en la otra especie involucrada, interacciones que pueden ser mutualismo simple (+,+) o comensalismo (+,0). Una manera directa en que las interacciones positivas pueden incrementar la diversidad de especies es cuando la presencia física de una especie produce o mantiene un microhabitat que de otra manera no existiría (llamados “ingenieros autogénicos”). Por ejemplo, los árboles proveen sitios para nidos de aves, colmenas de abejas, epífitas y líquenes. Otra manera directa en que las interacciones positivas aumentan la diversidad de especies es al facilitar el establecimiento de una especie luego de un disturbio (incluso cuando ha sido removida por completo de la comunidad); esto puede ocurrir al aumentar la tasa de reclutamiento, establecimiento o crecimiento de la especie recolonizadora (Jones *et al.*, 1994; Hacker & Gaines, 1997; Cavieres & Badano, 2009)

Los estudios que dan un papel importante a la facilitación a nivel comunitario han comparado la diversidad de especies que crecen bajo la especie focal (facilitador potencial) con la diversidad en áreas fuera de su influencia y han reportado resultados contrastantes. La mayoría de estas investigaciones reporta un aumento de la riqueza de especies bajo la influencia del facilitador comparado con áreas abiertas (Badano *et al.* 2005; Tewksbury & Lloyd, 2001; Tirado & Pugnaire, 2005). Otras investigaciones reportan que la riqueza bajo la influencia de la planta nodriza es similar o menor que la encontrada fuera de esta (Gutierrez *et al.*, 1993; Pugnaire *et al.*, 2004) indicando que los efectos de facilitación de algunas especies no generan necesariamente mayor riqueza bajo la influencia de la nodriza; sin embargo, facilitadores y sus áreas alternativas (áreas abiertas) son parte de la misma comunidad, de manera que, incluso si la planta facilitadora alberga menor cantidad de especies que las áreas abiertas, si la nodriza permite la persistencia de alguna especie que de otra manera no estaría en la comunidad (facilitación obligatoria) entonces el efecto de facilitación estaría generando un incremento neto en la diversidad de especies de toda la comunidad (Cavieres & Badano, 2009)

Las interacciones positivas pueden incrementar la diversidad de las especies de dos maneras: i) facilitando directamente especies que probablemente no sobrevivirían normalmente bajo altos niveles de estrés por disturbio físico o depredación y ii) creando indirectamente nuevas redes de interacción bajo ambientes con grados intermedios de severidad o depredación (Hacker & Gaines, 1997; Michalet *et al.*, 2006). Resultados obtenidos por Tewksbury & Lloyd (2001) sugieren que el efecto de las plantas nodrizas sobre la comunidad es altamente dependiente del nivel de estrés abiótico y del grado de atenuación que provee la copa (dosel) de la nodriza. La importancia de las interacciones positivas en la estructuración de las comunidades de plantas podría depender de la interacciones entre múltiples gradientes de estrés y la estructura de especies dominantes que provean de alguna manera alivio a dichos estresores (Tewksbury & Lloyd, 2001).

#### 2.4 HIPOTESIS DEL GRADIENTE DE ESTRÉS: SGH

Bertness & Callaway (1994) en su trabajo “*Positive interactions in communities*” conceptualizan la SGH de la siguiente manera: “Las interacciones positivas deberían ser particularmente comunes en comunidades desarrolladas bajo altos niveles de estrés físico y en comunidades con altas presiones de consumo. En hábitats intermedios donde el ambiente físico es relativamente benigno y la presión de consumo es menos severa, las interacciones positivas deberían ser escasas, trayendo como resultado que las interacciones competitivas sean las encargadas de la estructura de dichas comunidades”.

La SGH ha sido ampliamente apoyada en la literatura (Hacker & Gaines, 1997; Choler *et al.*, 2001; Holzapfel *et al.*, 2006; Anthelme *et al.*, 2011, etc.). Estudios recientes sugieren que el cambio en el tipo de interacción a lo largo de gradientes de severidad se encuentra asociado a cambios en algunas propiedades comunitarias, particularmente al arreglo espacial de las especies a microescala (Kikvidze *et al.*, 2005; Tirado & Pugnaire, 2005). Sin embargo, existen investigaciones que demuestran que esta hipótesis no siempre se cumple, que los efectos de facilitación pueden decrecer o cesar en zonas de estrés severo (Michalet *et al.*, 2006), que la magnitud y la dirección de la interacción puede cambiar de acuerdo a la ontogenia de las especies que interactúan (Miriti, 2006) y que la transición competencia-facilitación depende de las características de las especies que se están

estudiando, la naturaleza del gradiente de estrés involucrado y la medida de desempeño abundancia de las plantas que se utilice (Maestre *et al.*, 2009). Por lo tanto, es difícil concluir si la incertidumbre que rodea la SGH es resultado del análisis utilizado (experimental vs. descriptivo) la escala a la cual se examina el proceso (local vs. regional o continental) o el tipo de gradiente de severidad usado (recursos vs. no recurso ó temporal vs. espacial) (Brooker *et al.*, 2008).

### 3.- ANTECEDENTES DE INVESTIGACIÓN

Los principales antecedentes de esta investigación han sido descritos en los Capítulos I y II. Sin embargo, es necesario resaltar que a pesar de que existen muchos estudios que documentan la importancia del balance facilitación – competencia en sitios con diferentes grados de severidad ambiental, estos estudios se han enfocado principalmente en interacciones especie-específicas, mientras que existen muy pocos intentos de examinar explícitamente el efecto de una planta nodriza sobre la estructura comunitaria (Tewksbury & Lloyd, 2001), tal como se realizará en la presente investigación. Por otra parte, en la alta montaña tropical existen muy pocos trabajos que se enfoquen explícitamente en interacciones entre especies, y menos aun en el papel de las interacciones positivas planta-planta. Anthelme y Dangles (2012) realizan una revisión de las publicaciones que incluyen en su discusión interacciones planta-planta en la alta montaña tropical a nivel mundial, encontrando solo 16 publicaciones. Claramente existe un desbalance entre la escasez de trabajos sobre este tema realizados en el trópico y la gran gama de investigaciones realizadas en la zona extratropical.

### 4.- METODOLOGÍA

#### 4.1 MUESTREO:

En las dos altitudes en estudio se escogieron 3 sitios réplicas para la evaluación de la estructura espacial local. En cada uno de los sitios de realizaron muestreos para determinar

si existían diferencias entre las comunidades asociadas al arbusto y las distribuidas en áreas abiertas. Este muestreo tiene como finalidad determinar el tipo de asociación que existe entre las especies presentes en las comunidades vegetales encontradas en ambas altitudes con el arbusto *H. laricifolium*, ya sean asociaciones positivas, negativas o neutras.

Para cada uno de los tres sitios réplica se realizaron muestreos con microparcels circulares de 1 m de diámetro. Se escogieron 20 microparcels pareadas, 10 de las cuales se ubicaron bajo la influencia del arbusto *H. laricifolium* (situación Bajo Arbusto) y 10 de ellas en áreas sin influencia del arbusto (situación Fuera Arbusto) ubicadas al azar a una distancia no mayor de 1 m de la microparcela bajo el arbusto correspondiente. La escogencia de parcelas pareadas tiene como finalidad realizar el muestreo dentro de un mismo parche de vegetación, de manera de ubicar las parcelas en lugar con condiciones ambientales similares, para que en caso de detectar diferencias entre las comunidades muestreadas bajo y fuera del arbusto, estas puedan ser atribuidas a la presencia del arbusto y no a la heterogeneidad ambiental a escala del sitio.

Para la escogencia de los diez arbustos a utilizar para la situación Bajo Arbusto en cada uno de los sitios réplica se midieron y marcaron veinte arbustos con un rango de tamaño entre los 50 y 100 cm de alto y los 60 y 100 cm de diámetro de copa, de manera de estandarizar el tamaño de individuos a muestrear en ambas altitudes. De estos veinte individuos se escogieron diez arbustos al azar, a través de un sorteo sin remplazo.

En cada parcela circular se realizaron dos tipos de muestreos:

*Densidad de Individuos*: se realizó un conteo del número total de individuos de todas las especies, para la determinación de la densidad de individuos por especie. Esta medida se realizó en formas de vidas que permiten separar individuos claramente, excluyendo de esta manera a las gramíneas en macolla y los cojines.

*Biovolumen de las especies*: Adicionalmente, y como un segundo estimador de la abundancia de las especies se usó una modificación del método del cuadrado puntual (Greig-Smith, 1983) que permite calcular el biovolumen de cada especie (un estimador de la biomasa) a través de una varilla subdividida en secciones de 5 cm y contabilizando el

número de secciones que toca la especie en cada punto de muestreo (Sarmiento & Llambí, 2011). Se utilizaron 25 puntos de muestreo al azar por microparcela circular.

A partir de ambos muestreos fue posible determinar la estructura de abundancias, riqueza y diversidad de especies en las comunidades que se desarrollan en la vecindad inmediata de *H. laricifolium* y en áreas sin influencia del mismo.

## 4.2 ANÁLISIS DE DATOS

### 4.2.1 Riqueza de Especies

A partir de la lista de especies en cada una de las parcelas se determinó la riqueza total de especies en ambas situaciones de muestreo. Luego se calculó la riqueza promedio de las dos situaciones de muestreo en los 3 sitios réplicas a 3715 m y a 4300 m. Para esto, además de considerar la abundancia de cada especie, se realizó un listado de todas las especies presentes en cada micro-parcela circular.

### 4.2.2 Curvas de Acumulación de Especies

Una curva de acumulación de especies es una gráfica del número de especies observadas como función de alguna medida del esfuerzo de muestreo requerido para observarlas (Colwell & Coddington, 1994). Estas curvas se construyen con la finalidad de ver si el esfuerzo de muestreo realizado fue suficiente para obtener el número total de especies presentes en la comunidad (En este caso la unidad de muestreo es la microparcela de 1 m<sup>2</sup>).

Inicialmente se realizaron curvas de saturación de especies de la comunidad asociada a la copa del arbusto *H. laricifolium* (Bajo Arbusto) y de la comunidad de áreas abiertas (Fuera Arbusto) separando las dos altitudes de muestreo (juntando las 30 microparcelas de cada situación de muestreo). Luego, se realizaron las curvas de cada sitio réplica, separando de igual manera las comunidades bajo y fuera del arbusto.

La acumulación secuencial de individuos en un set de muestras produce una curva de acumulación de especies, la cual no es una curva “suave” debido a variaciones espaciales

o a efectos estocásticos. Es por esto que adicional a las curvas de acumulación reales es común usar curvas de rarefacción que producen una curva suave que estima el número de especies al aleatorizar los datos reales obtenidos en el muestreo (Colwell *et al.*, 2004). En este caso se realizaron curvas de rarefacción de Mao Tau. Por otro lado se calculó del estimador Jackknife de primer orden, el cual es un estimador no paramétrico de riqueza de especies (Colwell & Coddington, 1994). Estos análisis se realizaron utilizando el programa ESTIMATES, versión 7.5.

#### 4.2.3 Diversidad de Especies

A partir de la matriz de biovolumen de las especies\*, se calculó la diversidad de especies en cada parcela, utilizando el índice de diversidad de Shannon, aplicando la siguiente fórmula:

$$H' = - \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i$$

\*A las especies que por su baja abundancia no fueron detectadas con los 25 puntos de muestreo, pero que si se contaron en el censo de densidad de individuos se les asignó un biovolumen de 0.02 que es menor al valor mínimo detectado en el muestreo (0.04).

Una vez obtenido este valor se procedió a calcular la diversidad promedio por sitio para las comunidades bajo el arbusto *H. laricifolium* y las de áreas abiertas.

#### 4.2.4 Patrones de Abundancia de las Especies

Para los tres sitios de muestreo en cada una de las altitudes, se realizaron dos tipos de gráficos de los patrones de abundancia de las especies: un gráfico de la densidad promedio de cada especie en áreas bajo el arbusto *H. laricifolium* y en áreas abiertas y otro gráfico del biovolumen promedio de cada especie en áreas bajo el arbusto y fuera del arbusto.



#### 4.2.5 Índice de Interacción

La medida de interacción entre dos especies se deriva típicamente de diferencias entre el crecimiento de individuos aislados vs. individuos creciendo junto con la especie con la cual interactúan. Dicha interacción puede ser medida a partir de diferentes atributos que indiquen crecimiento o reproducción. Armas *et al.* (2004) formularon un índice (RII), con la finalidad de medir la intensidad relativa de la interacción entre plantas, definido de la siguiente manera:

$$RII = \frac{Bw - Bo}{Bw + Bo}$$

Donde  $Bw$  corresponde a la biomasa observada cuando un individuo crece con otra planta y  $Bo$  corresponde a la biomasa de la especie creciendo en ausencia de interacción (Armas *et al.*, 2004).

Debido a que nuestro estudio no es especie- específico sino que evalúa las interacciones entre el arbusto *H. laricifolium* y toda la comunidad de especies creciendo bajo su influencia, lo cual hace trabajoso conocer la biomasa de cada uno de los individuos presentes en las 120 parcelas muestreadas (sería necesario cosechar cada individuo una vez realizado el muestreo) utilizamos el valor de biovolumen como un indicador del crecimiento de los individuos presentes en la comunidad. Dado esto, realizamos una modificación del RII, y calculamos un índice de interacción definido de la siguiente manera:

$$RII_{BV} = \frac{BV_{ba} - BV_{fa}}{BV_{ba} + BV_{fa}}$$

Donde  $BV_{ba}$  corresponde al biovolumen de la especie bajo la influencia del arbusto, y  $BV_{fa}$  corresponde al biovolumen de la especie en áreas abiertas (fuera de la influencia del arbusto). Otros autores proponen adaptaciones del índice, definido originalmente para biomasa, utilizando medidas de abundancia diferentes (ej. cobertura, densidad, etc.).

Adicionalmente realizamos el cálculo del índice de interacción para toda la comunidad, a partir de la siguiente ecuación:

$$RII_{\Sigma BV} = \frac{\Sigma BV_{ba} - \Sigma BV_{fa}}{\Sigma BV_{ba} + \Sigma BV_{fa}}$$

Donde  $\Sigma BV_{ba}$  corresponde a la sumatoria del biovolumen de las especies bajo la influencia del arbusto y  $\Sigma BV_{fa}$  es la sumatoria del biovolumen de las especies en áreas abiertas. El RII es un índice de fácil interpretación, con límites definidos (-1, +1); es simétrico alrededor de 0, con valores absolutos idéntico para competencia y facilitación; es un índice lineal, con distribución relativamente normal (Armas *et al.*, 2004)

#### 4.2.6 Análisis Multivariados: N-MDS

El N-MDS (*Nonmetric MultiDimensional Scaling*) es un método de ordenación en que los objetos con disimilaridades mayores se muestran lo más alejados en el espacio de ordenación y los objetos similares cercanos unos a otros (los objetos son parcelas en nuestro caso y su similaridad se determina a partir de un índice de distancia florística, bien sea de presencia-ausencia o tomando en cuenta las diferencias en abundancias entre especies en cada una de las parcelas u objetos comparados). En este método la preservación exacta de las distancias en el espacio multidimensional no es importante, sino se prioriza la representación de los objetos en un pequeño y específico número de dimensiones, usualmente dos o tres (Legendre & Legendre, 1998). El propósito de un MDS es construir un “mapa” de la *configuración* de las muestras en un número específico de dimensiones, que pretende satisfacer las condiciones impuestas por la matriz de similaridad utilizada (Clarke & Warwick, 2001).

Dentro de las ventajas de utilizar un N-MDS como método de ordenación se pueden enumerar: 1.- Es conceptualmente simple, 2.- No es necesario eliminar especies (ej. especies raras), 3.- Se basa en información relevante del muestreo, ya que al trabajar con una matriz de similaridad y no con la matriz original, el investigador puede utilizar el índice de similaridad mas adecuado para sus datos (flexibilidad). En esta investigación se realizaron MDS's a partir de una matriz de similaridad obtenidas de la matriz del biovolumen de las especies para todos los sitios estudiados. En este caso se utilizó como índice de similaridad el índice de Bray-Curtis el cual tiene un rango entre 0 y 1, donde los valores de 0

corresponden a réplicas que son completamente iguales, mientras que los valores de 1 resultan de replicas completamente disimilares. Esta distancia es muy apropiada para datos de abundancia de especies debido a que ignora aquellas variables con ausencias compartidas (Clarke & Warwick, 2001; Quinn & Keough, 2002). Finalmente, este método de ordenación no impone suposiciones en cuanto a la respuesta de las especies a lo largo de gradientes. Por ejemplo, la suposición de una respuesta gaussiana impuesta por el Análisis de Correspondencia Linearizado (ACL), pudiera no ser apropiada en nuestro caso en que queremos comparar abundancias en dos situaciones contrastantes (fuera y dentro de la copa del arbusto focal).

#### 4.3 Análisis Estadísticos

El análisis de varianza por permutaciones o PERMANOVA es un método estadístico flexible, ya que permite al investigador escoger la medida de similaridad a utilizar, dependiendo de la hipótesis biológica que quiere poner a prueba (en los casos en que se utiliza para datos multivariados). Adicionalmente, es un análisis robusto, ya que no realiza suposiciones sobre la distribución de las variables, es decir, no asume normalidad de los datos, sino que usa permutaciones realizadas sobre la matriz de similaridad para obtener una distribución simulada de la F (pseudo-F) y los correspondientes valores de  $p$  (Anderson *et al.*, 2008).

##### 4.3.1 PERMANOVAS univariados

Para comprobar la existencia de diferencias significativas entre las comunidades muestreadas en términos de riqueza, diversidad, biovolumen total y densidad total se realizaron análisis de varianza por permutaciones (PERMANOVA) de tres factores: factor 1 (fijo): Altitud (3715 m y 4300 m); factor 2 (aleatorio y anidado a factor 1): Sitio (1, 2, 3 en ambas altitudes) y factor 3 (fijo): Situación (bajo arbusto y fuera de arbusto). En el caso que alguna de las interacciones fuera estadísticamente significativa se realizaron análisis por pares (*Pair-wise Test*) de los factores cuya interacción fuera significativa.

#### 4.3.2 PERMANOVA multivariado

Con la finalidad de evaluar si existen diferencias estadísticas entre las comunidades muestreadas en las dos altitudes, diferencias entre sitios y si existe diferencias entre la comunidad asociada a la copa de *H. laricifolium* y la muestreada en áreas abiertas se realizó un PERMANOVA multivariado de tres factores: factor 1 (fijo): Altitud (3715 m y 4300 m); factor 2 (aleatorio y anidado a factor 1): Sitio (1,2, 3 en ambas altitudes) y factor 3 (fijo): Situación (bajo arbusto y fuera de arbusto). Este análisis se realizó a partir de una matriz de similaridad de Bray-Curtis generada de la matriz de biovolumen de todas las especies muestreadas en cada una de las microparcels.

#### 4.3.3 PERMDISP

Se realizó una prueba de la homogeneidad de dispersiones multivariada (PERMDISP) para determinar si existen diferencias estadísticas intragrupalas (entre parcelas de la misma situación) Este test es un complemento del análisis de varianza por permutaciones

Estos análisis fueron realizados con el programa PERMANOVA + for PRIMER Versión 6.0 (Anderson *et al.*, 2008).

#### 4.3.4 Pruebas T pareadas

Para determinar la significancia estadística de las asociaciones espaciales entre las diferentes especies y el arbusto *H. laricifolium* se realizaron pruebas de t para muestras pareadas, donde los pares corresponden a las 10 microparcels bajo arbusto vs. las 10 microparcels en áreas abiertas. Estos análisis se realizaron especie a especie para cada sitio de las dos altitudes. Las pruebas fueron realizadas con el programa SPSS Versión 17.0

Debido al bajo número de réplicas por sitio de muestreo, lo cual disminuye la potencia de los análisis estadísticos, se tomaron tres niveles de significancia:  $\leq 0,1$ = significativo (\*);  $\leq 0,05$ = muy significativo (\*\*);  $\leq 0,01$ = altamente significativo (\*\*\*).

## 5.- RESULTADOS

### 5.1 RIQUEZA DE ESPECIES:

Tabla 3.1. Riqueza total, número de especies comunes y exclusivas de áreas bajo y fuera de la influencia del arbusto *H. laricifolium* y en las dos altitudes muestreadas.

Altitud (m)	Riqueza Total	Exclusivas		Comunes
		Bajo Arbusto	Fuera Arbusto	
3715	45	10	3	32
4300	38	3	6	29

La tabla 3.1 presenta el número total de especies registradas en las dos altitudes de muestreo. En esta se observa que en ambientes de páramo andino se encontraron un mayor número de especies que en zonas de páramo altiandino; además se encontró que a 3715 m, el número de especies exclusivas de áreas bajo la copa de *H. laricifolium* es mayor que las especies exclusivas de áreas abiertas, mientras que en páramo altiandino esta tendencia se invierte (Para conocer la identidad de las especies ver Anexo 1).

La figura 3.1 presenta la riqueza promedio de las especies en áreas bajo la influencia del arbusto *H. laricifolium* y en áreas abiertas en ambientes de páramo andino y altiandino. A 3715 m se observa que consistentemente en los tres sitios la riqueza promedio es mayor bajo la copa del arbusto que en áreas abiertas; mientras que a 4300 m esta tendencia ocurre en dos de los tres sitios muestreados, en ambas altitudes estas diferencias entre situación de muestreo son estadísticamente significativas. Es importante hacer notar el mayor número de especies promedio se encuentra en los sitios ubicados en el páramo andino, mientras que encontramos valores muy bajos de número de especies en el páramo altiandino aunque dichas diferencias entre altitud no son significativas estadísticamente. Por su parte se encontraron diferencias estadísticas entre los sitios de muestreo.

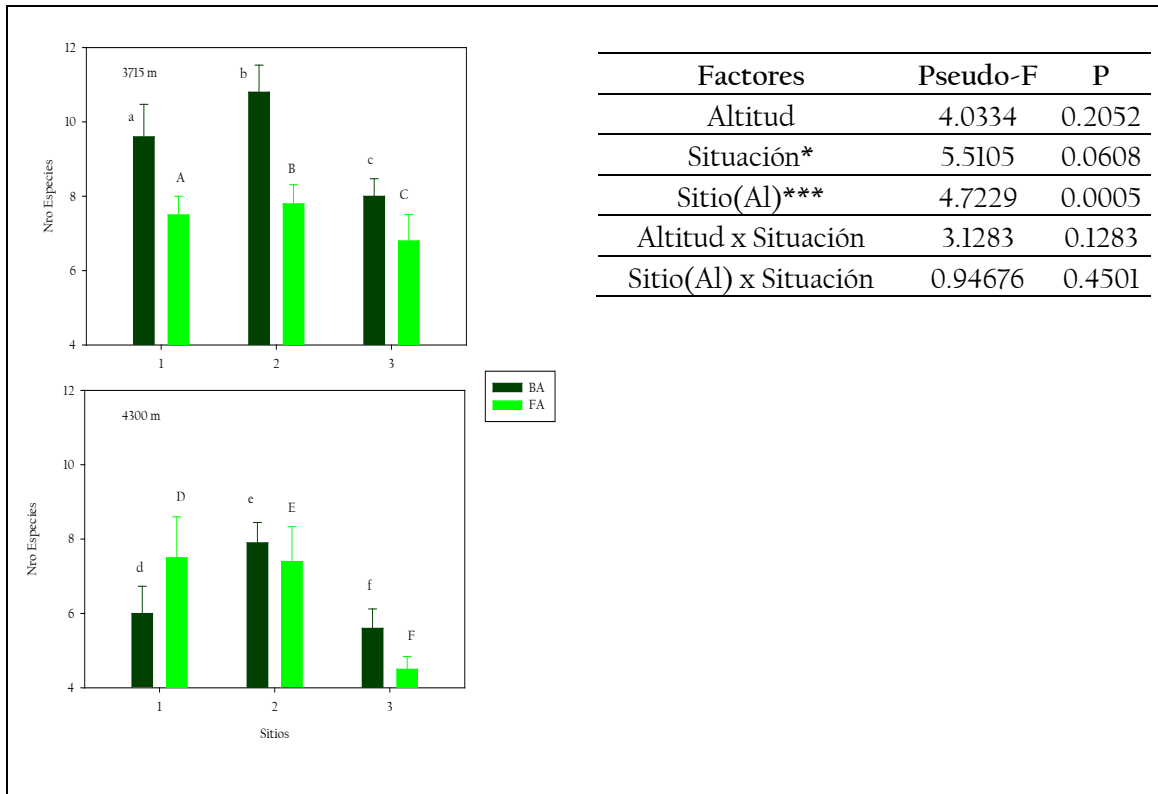


Figura 3.1 Riqueza promedio de especies en las comunidades establecidas bajo y fuera de la influencia del arbusto *H. laricifolium* en los tres sitios de las 2 altitudes en estudio (Letras diferentes: diferencias estadísticas entre sitios; mayúsculas y minúsculas: diferencias estadísticas entre situación; barras de error: error estándar).

### 5.2 CURVAS DE SATURACIÓN DE ESPECIES

La figura 3.2 presenta curvas de saturación de especies para las comunidades que se desarrollan en áreas bajo el arbusto *H. laricifolium* y en áreas abiertas en las dos altitudes en estudio. En estas observamos que tanto en áreas bajo y fuera de la influencia del arbusto en ambientes de páramo andino y altiandinos curvas de acumulación de especies aleatorizadas (Mao Tau) y las curvas reales alcanzan una asíntota, indicándonos que el esfuerzo de muestreo fue suficiente para muestrear completamente la composición de especies en ambos tipos de hábitat y en ambas altitudes de muestreo. Así mismo, al

comparar los valores de riqueza de especies ( $S$ ) y del estimador de riqueza Jackknife se observa que no existen diferencias entre ambos valores, lo cual es un indicativo de que el muestreo realizado fue efectivo. Llama la atención que en ambientes de páramo andino la comunidad de especies asociada al arbusto *H. laricifolium* presenta un mayor número de especies (42 spp) que la comunidad establecida en áreas abiertas (35 spp), mientras que este patrón se invierte en los sitios de páramo altiandino muestreados, donde se registraron en total 31 especies en áreas bajo la influencia de la copa de *H. laricifolium* y 34 especies en áreas abiertas. Debido a que en la mayoría de los análisis estadísticos realizados se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre sitios de una misma altitud, se decidió realizar curvas de acumulación de especies para cada uno de los sitios muestreados.

En la figura 3.3 se presentan las curvas de saturación de especies para los tres sitios de páramo andino. En estase observa que aunque el patrón de mayor riqueza en comunidades bajo la copa del arbusto que en áreas abiertas es consistente en los tres sitios, existen algunas diferencias entre estos.

En el Sitio 1 la curva real y la aleatorizada (Mao Tau) apenas alcanzan la asíntota, indicando que es posible que en este sitio no se haya muestreado la totalidad de las especies. Cuando se comparan la riqueza real ( $S$ ) con la estimada (Jackknife), encontramos que bajo el arbusto los valores son idénticos, y fuera del arbusto la riqueza estimada es un poco mayor que la riqueza real.

En el Sitio 2, la curva de acumulación correspondiente a la comunidad bajo la influencia del arbusto no alcanza la asíntota (ni la real ni la aleatorizada) y, cuando se comparan la riqueza real con la estimada se ve como, efectivamente, el número de especies muestreadas es menor que el número estimado, lo cual nos indica que en esta comunidad en particular, el muestreo no fue suficiente para capturar la riqueza total de la comunidad.

Por su parte, la curva correspondiente a zonas fuera de la copa del arbusto si alcanza la asíntota, tanto la curva real como la aleatorizada, y la riqueza real es muy similar

a la riqueza estimada, lo cual indica que para esta comunidad el muestreo fue suficientemente exhaustivo.

Finalmente en el Sitio 3, las curvas de acumulación de ambas situaciones de muestreo alcanzaron la asíntota, y los valores de riqueza real y estimada son exactamente iguales, indicando que en este sitio se logró muestrear la totalidad de las especies presentes. Aunque, tal como se mencionó anteriormente, en los tres sitios se encontró un mayor número de especies bajo la copa de *H. laricifolium* que en áreas fuera de su influencia, resulta interesante como la riqueza de los tres sitios en áreas abiertas es muy similar, mientras que el número de especies de comunidades bajo la copa es variable entre sitios.

La figura 3.4 muestra las curvas de acumulación de especies para los tres sitios muestreados en ambientes de páramo altiandino. Para los tres sitios de este ambiente el muestreo realizado fue suficiente para registrar la composición de especies de las comunidades que se desarrollan bajo la copa del arbusto y de áreas abiertas fuera de la influencia de *H. laricifolium*, ya que en todos los casos tanto la curva real como la curva aleatorizada (Mao Tau) alcanzan su asíntota.

Así mismo en todos los casos la riqueza real y la riqueza estimada son idénticas. Es interesante destacar que en el Sitio 1 y 2 las comunidades de áreas abiertas presentan una mayor riqueza de especies comparadas con las establecidas bajo el arbusto: 20 vs. 14 especies en el Sitio 1 y 24 vs. 20 especies en el Sitio 2 respectivamente. En el sitio 3 esta tendencia se invierte, aunque los valores de riqueza en ambas situaciones son muy similares (17 spp. bajo arbusto y 16 spp. fuera del arbusto)



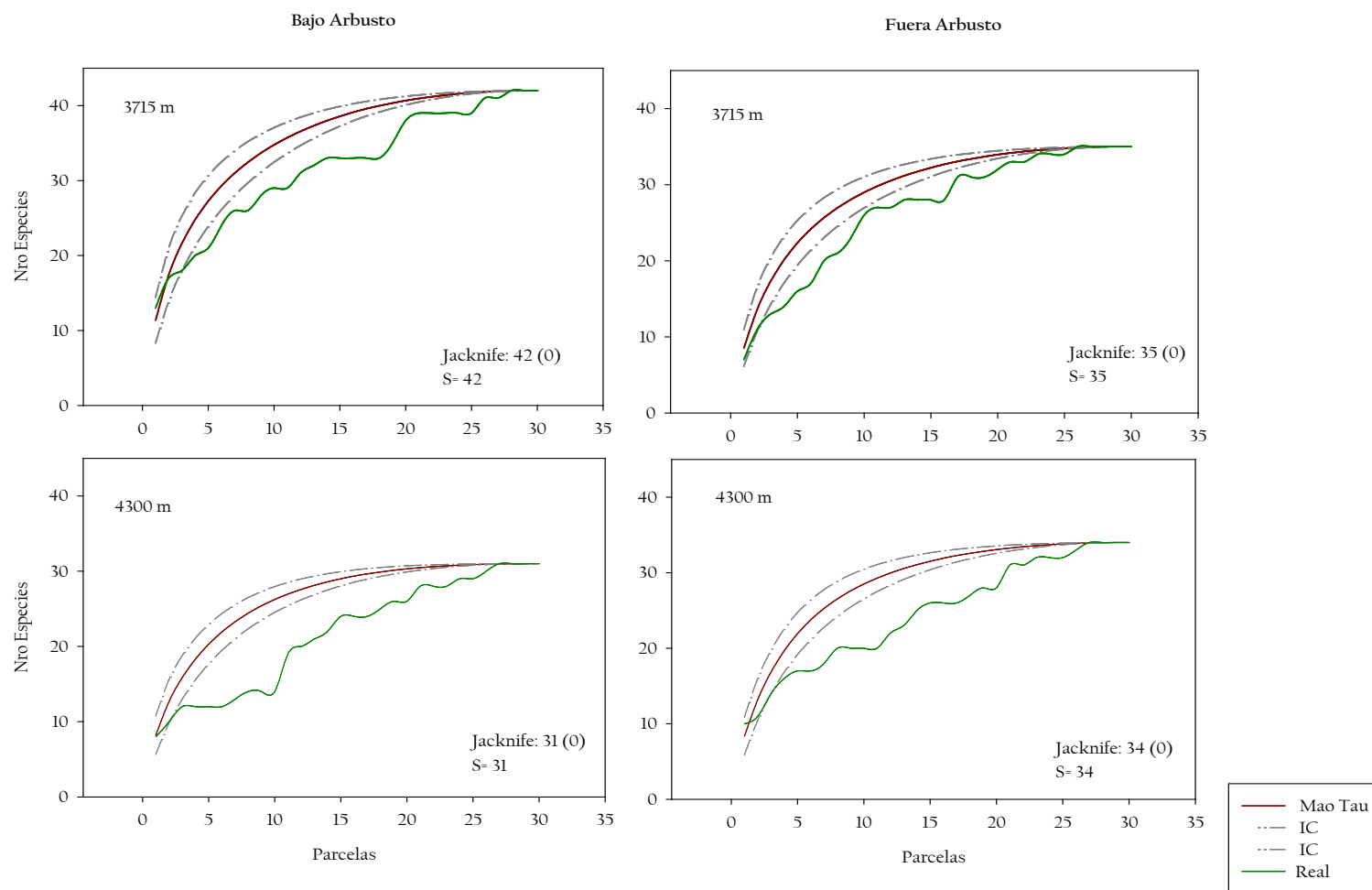


Figura 3.2 Curvas de saturación de especies para las comunidades asociadas a la copa del arbusto *H. laricifolium* y en áreas fuera de la influencia del arbusto en las dos altitudes de muestreo

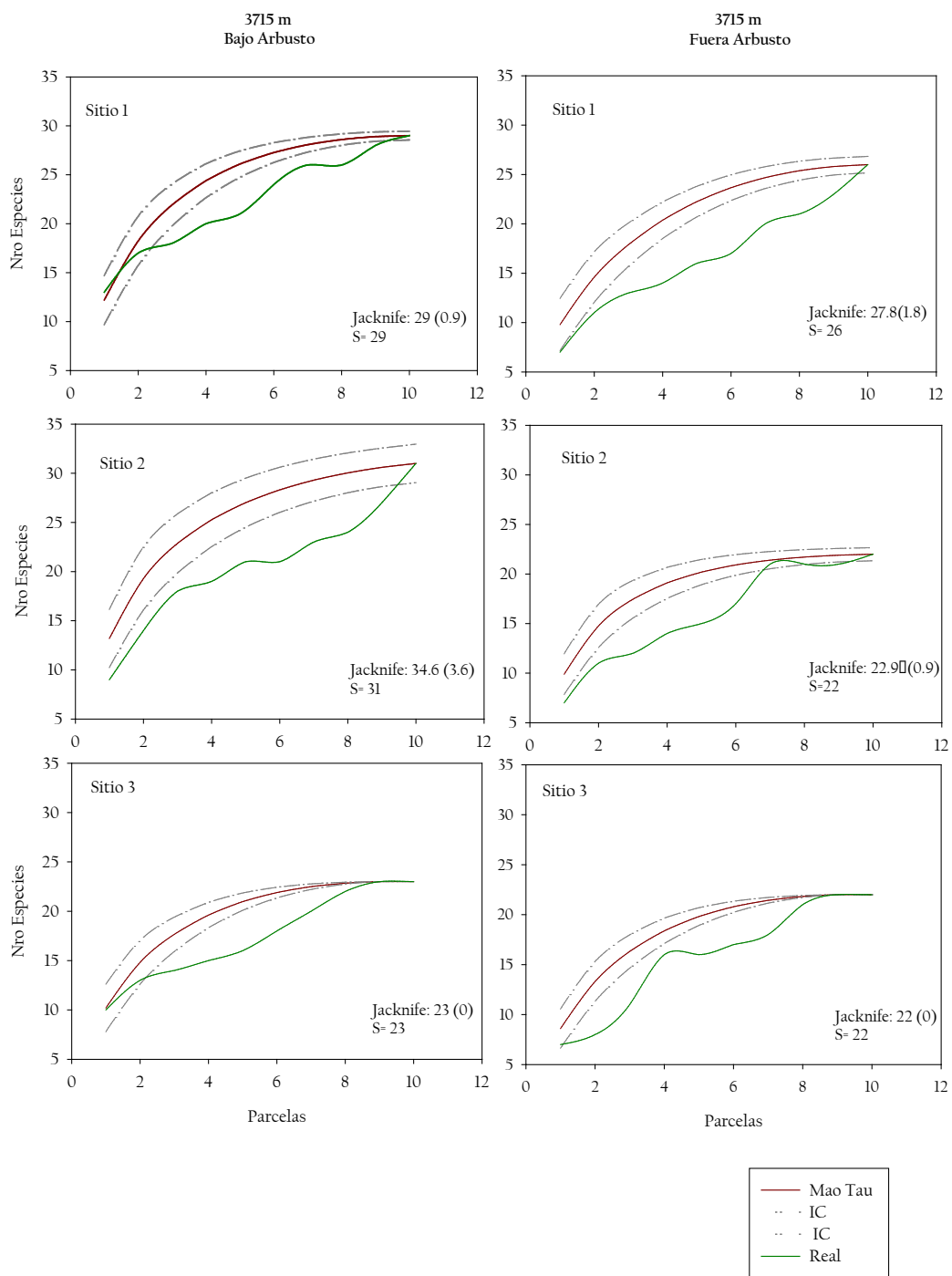


Figura 3.3 Curvas de saturación de especies de las comunidades bajo y fuera del arbusto *H. laricifolium* en los tres sitios muestreados a 3715 m.

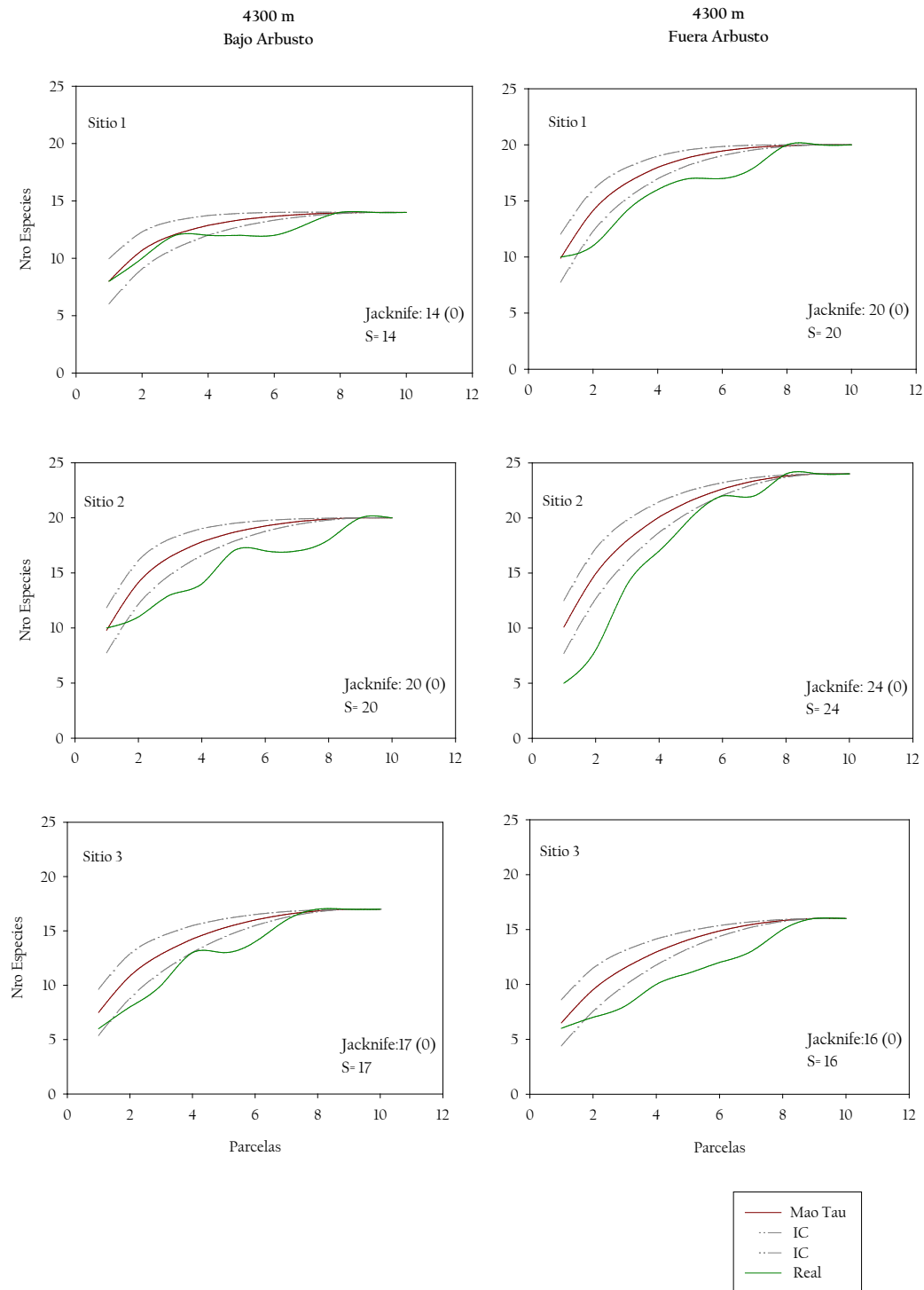


Figura 3.4. Curvas de saturación de especies de las comunidades bajo y fuera del arbusto *H. laricifolium* en los tres sitios muestreados a 4300 m.

5.3 DIVERSIDAD DE ESPECIES

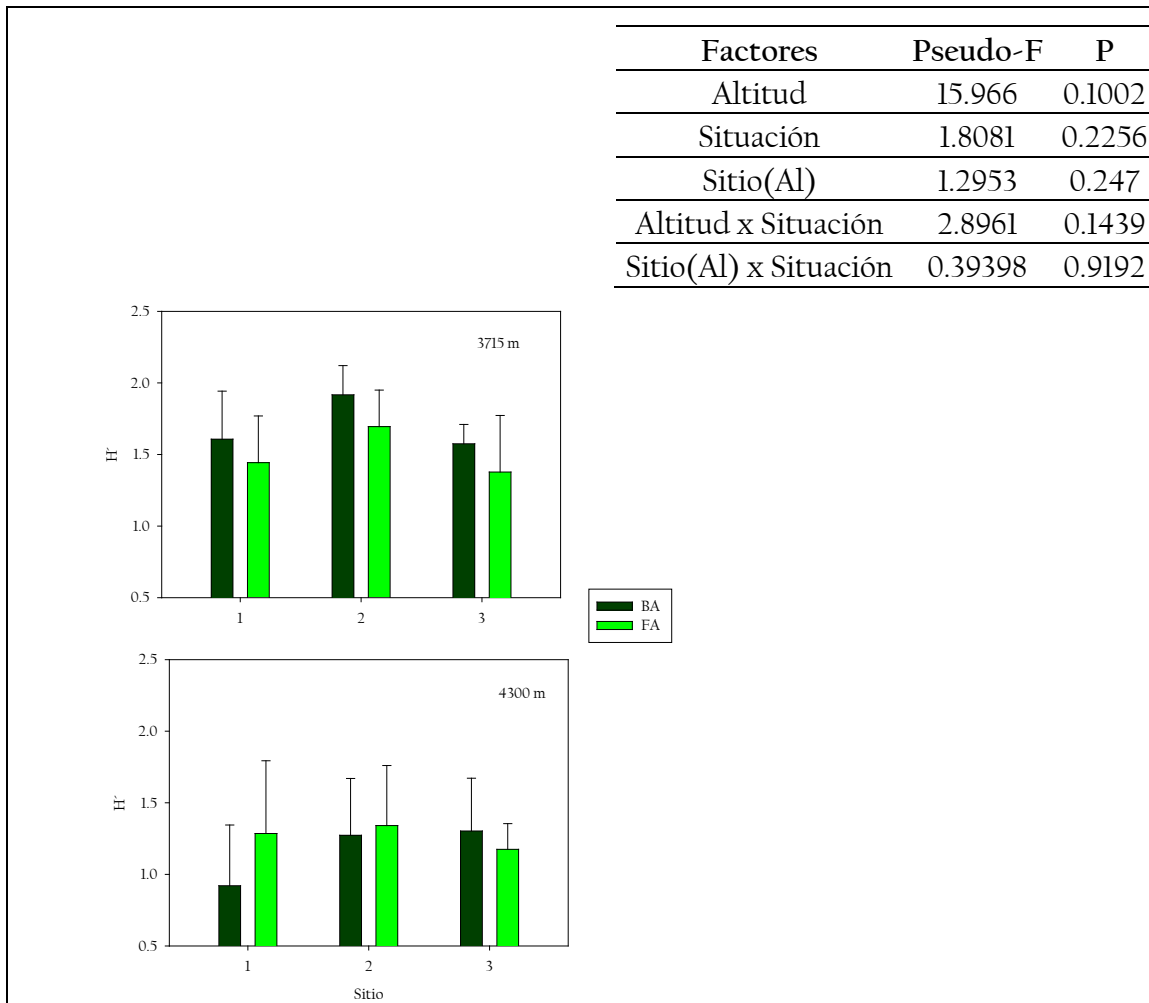


Figura 3.5. Índice de diversidad de Shannon promedio en las comunidades establecidas bajo y fuera de la influencia del arbusto *H. laricifolium* para los tres sitios de cada una de las altitudes en estudio. (Barrar de error: Error estándar)

La figura 3.5 presenta la diversidad promedio en cada uno de los sitios muestreados en áreas abiertas y bajo la copa de *H. laricifolium*. En esta figura podemos observar como no existen diferencias significativas en términos de diversidad entre las dos altitudes de muestreo, de la misma manera no se encontraron diferencias significativas entre la diversidad en áreas bajo el arbusto y en áreas abiertas.

5.4 BIOVOLUMEN TOTAL

La figura 3.6 presenta el biovolumen total de las especies encontradas en zonas bajo la influencia del arbusto y en áreas abiertas en todos los sitios muestreados. Esta muestra valores relativamente similares de biovolumen en ambos ambientes de páramo muestreados. En general observamos los valores de biovolumen son mayores bajo la copa del arbusto que en áreas abierta y esto se cumple para todos los sitios. En el páramo andino se observa una disminución desde el sitio 1 al 3.

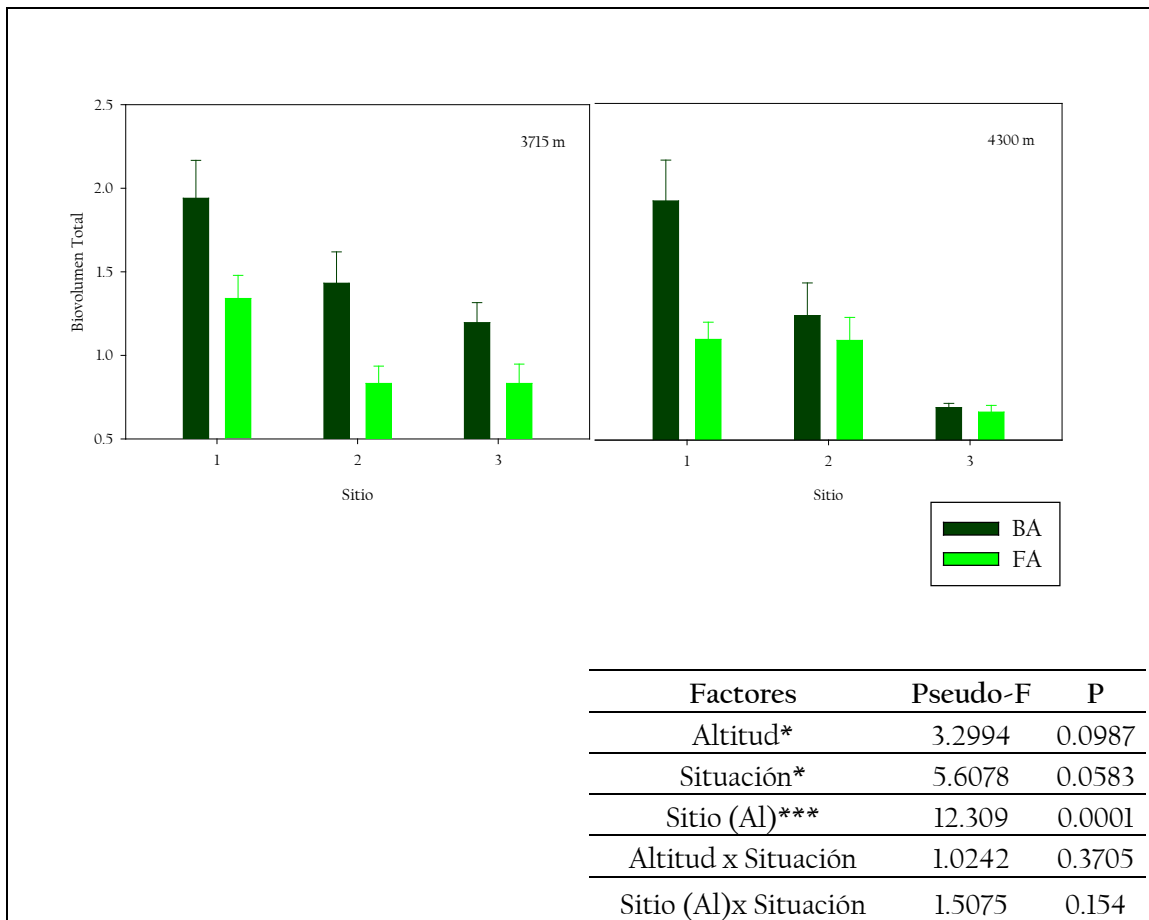


Figura 3.6. Biovolumen total de las especies en zonas bajo y fuera de la influencia del arbusto *H. laricifolium* en todos los sitios muestreados (Barras de Error: Error Estándar)

En el páramo altiandino sin embargo, las diferencias entre sitios son más marcadas. Observamos como en el sitio 1 las diferencias bajo y fuera del arbusto son grandes, y los

valores de biovolumen son comparables con los encontrados en el páramo andino. Por su parte, en el sitio 2 el biovolumen disminuye y las diferencias entre situación se hacen menores, mientras que en el sitio 3 los valores de biovolumen encontrados son muy bajos y prácticamente no se aprecian diferencias entre áreas abiertas y bajo la influencia del arbusto. El PERMANOVA realizado muestra que las grandes diferencias entre sitios son estadísticamente significativas ( $p= 0.0001$ ), así mismo existen diferencias significativas entre el biovolumen total registrado bajo la copa del arbusto y en áreas abiertas ( $p=0.0583$ ) y entre los valores registrados en páramo andino y altiandino ( $p= 0.0987$ )

### 5.5 ÍNDICE DE INTERACCIÓN A NIVEL COMUNITARIO

La figura 3.7 presenta los resultados obtenidos del RII calculado a partir del biovolumen total registrado en áreas bajo la influencia del arbusto y en áreas abiertas en páramo andino y altiandino, adicionalmente se presenta el intervalo de confianza del 95% como parámetro estadístico (de modo que si el intervalo de confianza no incluye al 0, se puede asumir una asociación significativamente positiva o negativa, según sea el caso). A 3715 m se puede apreciar que en los tres sitios se obtuvo un valor promedio de RII positivo de los tres sitios ubicados en esta altitud, solo los intervalos de confianza del sitio 3 se ubican por debajo de la línea de 0, indicando que existen algunas parcelas que alcanzan valores negativos del índice en este sitio. Estos resultados nos indican predominancia de interacciones positivas entre el arbusto *H. laricifolium* y las especies establecidas en su vecindad.

En el páramo altiandino la variabilidad entre los tres sitios de muestreo es notoria. En las comunidades del sitio 1 las interacciones prevalentes entre el arbusto *H. laricifolium* y las especies son claramente positivas; en el sitio 2 existe una amplia variabilidad de los datos y el valor promedio del RII es muy cercano a 0, sin embargo, se observa que existen tanto interacciones positivas como negativas entre las especies de estas comunidades y el arbusto focal. En el sitio 3, se obtuvo una menor variabilidad del índice y su promedio es mayor a 0, lo cual indica que la mayoría de las interacciones entre las especies y el arbusto *H. laricifolium* son positivas.

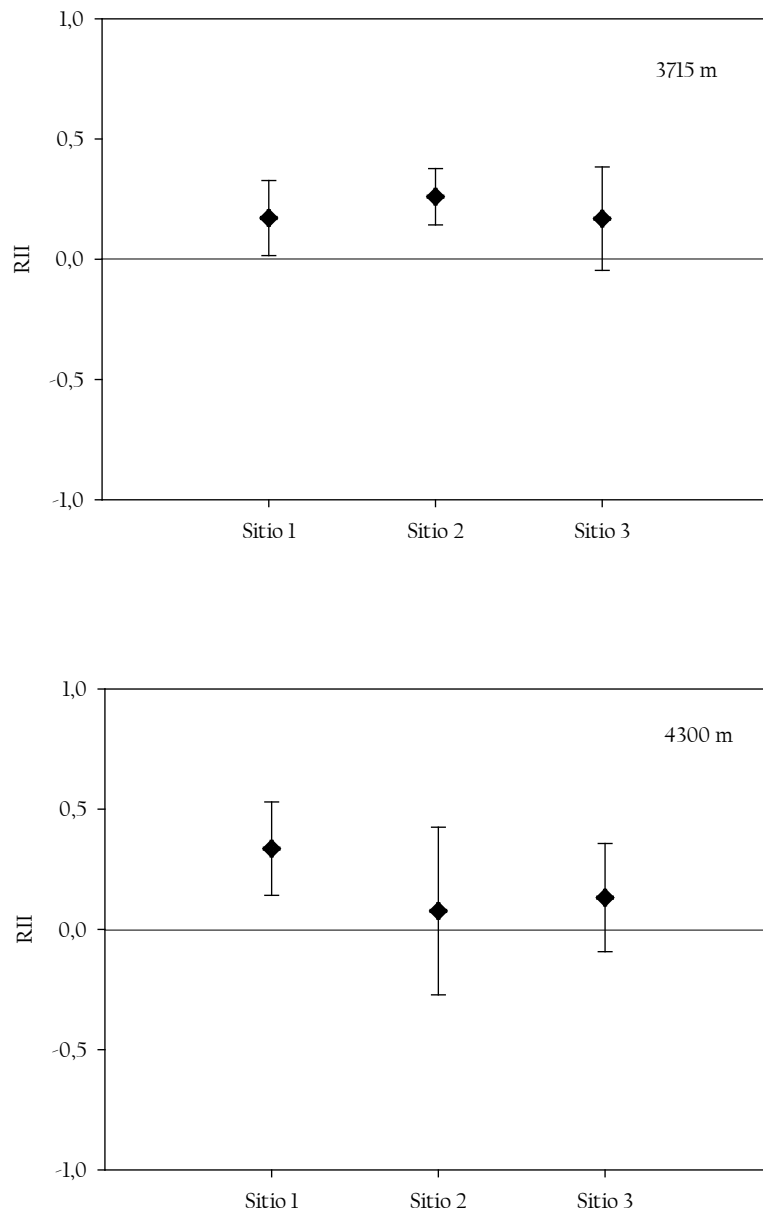


Figura 3.7 RII global para los sitios muestreados en páramo andino y altiandino.  
(Media e intervalo del 95% de confianza).

5.6 DENSIDADES TOTALES

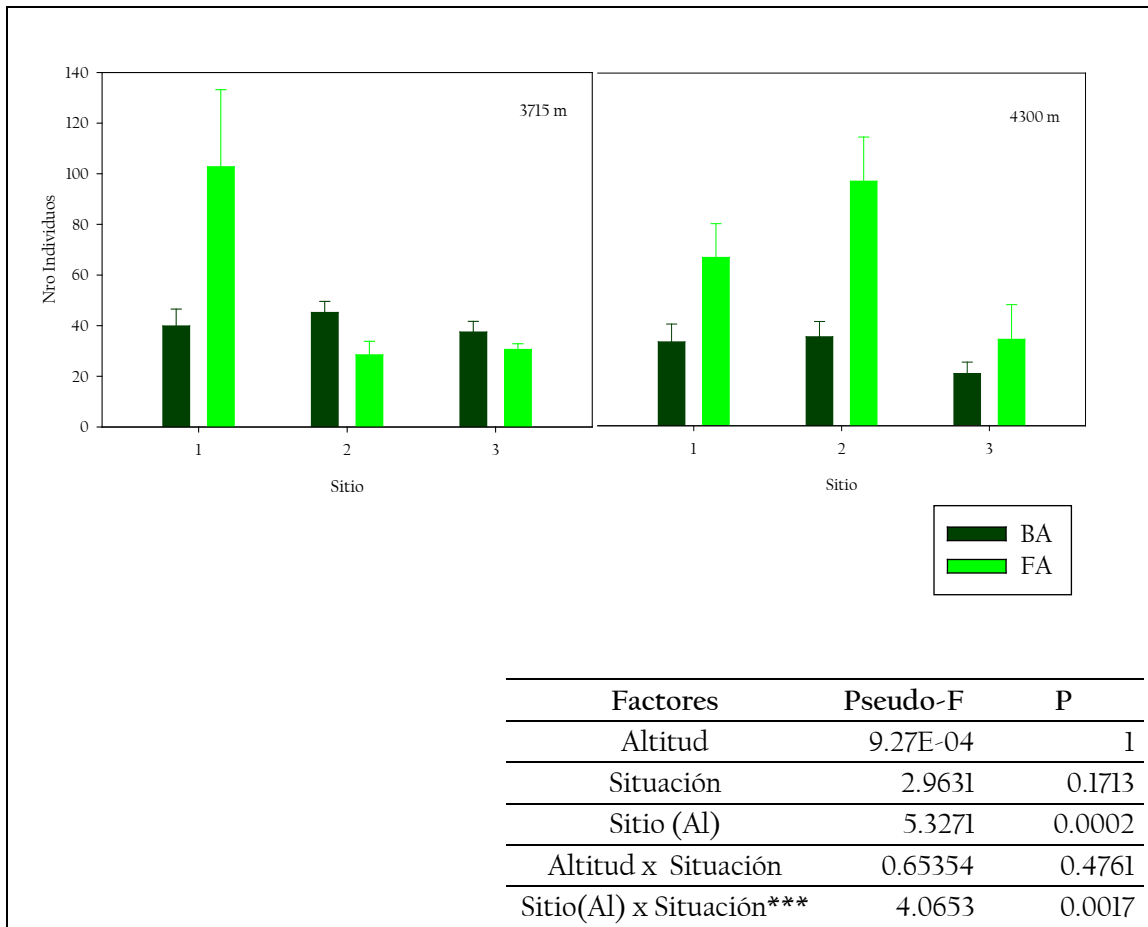


Figura 3.8 Densidad de individuos en zonas bajo y fuera de la influencia del arbusto *H. laricifolium* en los tres sitios de muestreo en ambas altitudes (Barra de Error: Error estándar)

La figura 3.8 presenta los resultados de densidad de individuos en zonas bajo la copa del arbusto y en áreas abiertas para los sitios muestreados en ambas altitudes. Sorpresivamente encontramos que en 4 de los 6 sitios la densidad de individuos es mayor fuera de la copa del arbusto que bajo su influencia, lo cual invierte las tendencias encontradas con el otro estimador de abundancia utilizado (biovolumen). En el sitio 1 del páramo andino vemos como el número de individuos es mucho mayor en áreas abiertas que bajo el arbusto, mientras que en los otros dos sitios esta tendencia se invierte, aunque las

*Interacciones entre plantas en la alta montaña tropical*



diferencias entre situaciones no son tan dramáticas como en el sitio 1. Por su parte en los tres sitios del páramo altiandino consistentemente se encuentran mayor número de individuos en áreas abiertas que bajo la copa de *H. laricifolium*. El PERMANOVA realizado reportó que la interacción entre los factores Sitio x Situación es significativo, razón por la cual para este estimador se separaron por sitios los análisis de comunidades que se presentarán en los siguientes apartados.

### 5.7 PATRONES DE ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES

A continuación se presentará un análisis detallado de los patrones de abundancia de las especies establecidas en áreas bajo la influencia de la copa de *H. laricifolium* y áreas abiertas fuera de la copa del arbusto en los tres sitios de páramo andino y altiandino muestreados. Puesto que la influencia del arbusto *H. laricifolium* sobre desempeño de las comunidades resultó diferir de acuerdo al indicador de abundancia usado, se decidió presentar para cada sitio el patrón de abundancia de las especies encontrado según el biovolumen de las especies y la densidad de individuos de las especies.

#### 5.7.1 Páramo Andino:

En las figuras 3.9, 3.10 y 3.11 se presentan los patrones de abundancias de las especies encontradas en los tres sitios de páramo andino muestreados. Si observamos en detalle la gráfica, es apreciable como la mayoría de las especies registradas se encuentran tanto bajo la copa del arbusto como en áreas abiertas, aunque 6 de estas solo se registraron fuera de la copa del arbusto y 6 especies solo se muestrearon en áreas bajo la influencia del arbusto; la mayoría de estas especies presentan bajas abundancias (excepto por *Acaena elongata* y *Noticastrum marginatum*).

La especie más abundante en áreas bajo la copa del arbusto es *Rumex acetosella*. De las especies registradas bajo la copa *A. elongata* ( $t= 2.5384, p=0.0317$ ), *Nasella linearifolia* ( $t=2.424; p=0.03$ ) y *Stevia lucida* ( $t= 2.6161, p= 0.0279$ ) se encuentran positivamente asociadas al arbusto. Por su parte, *Vulpia myuros* que registró las mayores abundancias en áreas abiertas presenta asociación negativa con *H. laricifolium* ( $t= 4.5120, p= 0.0014$ ).

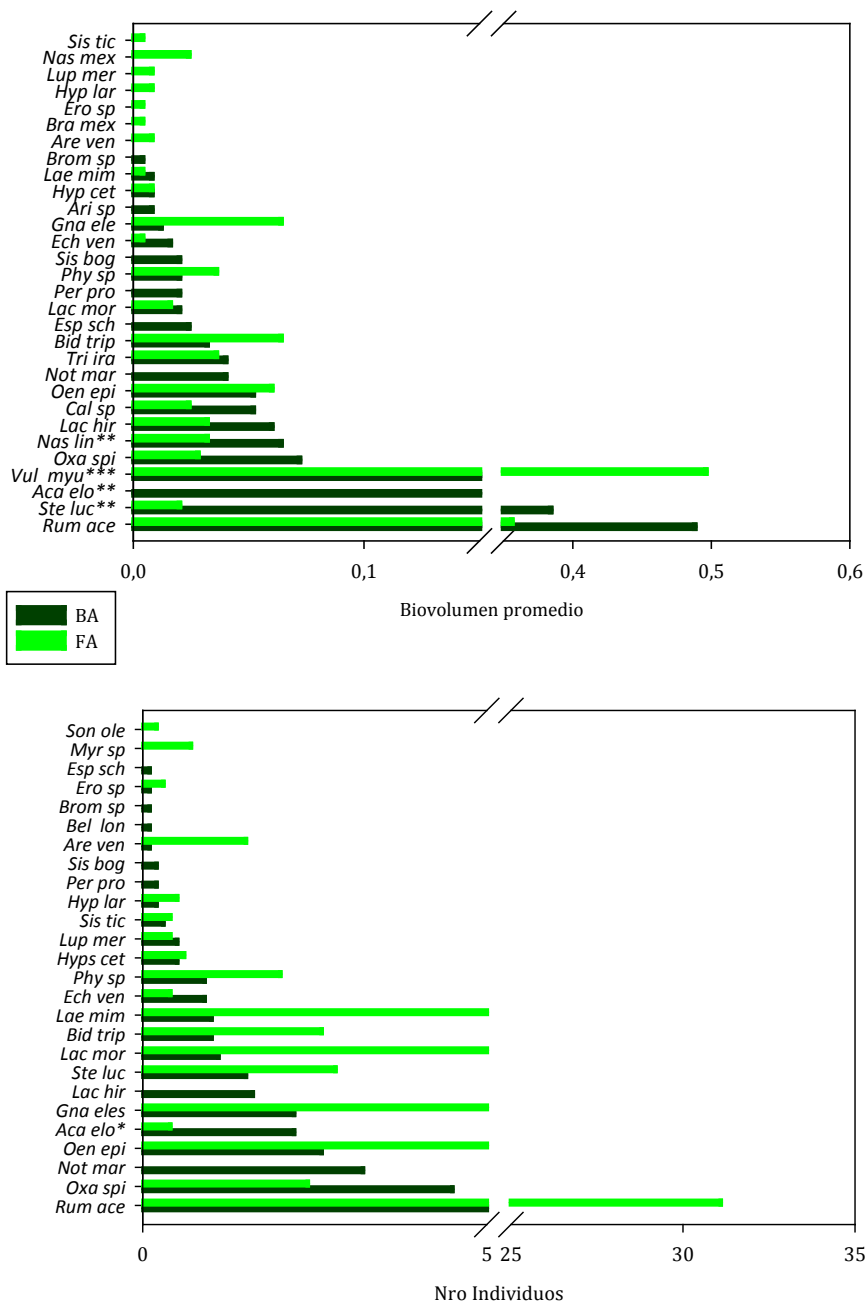


Figura 3.9. Biovolumen promedio y densidad de individuos en las comunidades de áreas bajo el arbusto *H. laricifolium* (BA) y áreas abiertas (FA) muestreadas en el Sitio I de páramo andino.

(Abreviaturas en el Anexo I)

Al analizar el patrón de abundancias según la densidad de individuos observamos que 7 especies fueron censadas únicamente en áreas bajo la influencia de *H. laricifolium*, mientras que sólo dos fueron registradas únicamente en áreas abiertas. La especie *R. acetosella* presenta la mayor abundancia en ambos hábitats muestreados, aunque, contrario a lo encontrado según el biovolumen, se registraron un mayor número de individuos en áreas abiertas que bajo la copa del arbusto. Según este indicador la especie *A. elongataes* la única que presenta una asociación estadística positiva al arbusto ( $t= 3.5151, p= 0.0065$ ).

En el Sitio 2 las especies *S. lucida* ( $t=1.682; p= 0.100$ ), *R. acetosella* ( $t= 2.023; p= 0.063$ ) y *N. marginatum* ( $t=1.892; p= 0.063$ ) son las especies más abundantes de áreas bajo la influencia del arbusto *H. laricifolium*, y presentan asociación estadística positiva con éste. Por su parte la especie *V. myuros* es la especie con mayor abundancia en áreas abiertas, y a su vez presenta asociación estadística negativa con el arbusto ( $t= 3.5764; p= 0.0059$ ). En este sitio, 7 especies se registraron sólo en áreas bajo la copa del arbusto mientras que sólo 4 especies fueron muestreadas únicamente en la situación fuera de arbusto. Según la densidad de individuos las especie *N. marginatum* ( $t= 2.5381; p = 0.0318$ ) y *R. acetosella* ( $t=2.143; p= 0.061$ ) presentan asociación estadística positiva con el arbusto y a su vez son las especies con mayores abundancias bajo la copa de *H. laricifolium*. En áreas abiertas, *Bidens tripinervia* resultó ser la especie con mayor número de individuos aunque no presentó una asociación con el arbusto. Según este indicador 9 de las especies fueron censadas únicamente en la situación bajo arbusto, mientras que sólo 2 de estas fueron registradas exclusivamente en áreas abiertas.

En el sitio 3 de páramo andino la especie *S. lucida* presenta una asociación estadística positiva con el arbusto ( $t=1.947; p= 0.0083$ ). Las especies *A. elongata* y *S. lucida* son las especies con mayor abundancia en ambientes bajo la copa del arbusto, mientras que en áreas abiertas la especie *R. acetosella* es la de mayor abundancia. Por su parte 4 especies se encontraron exclusivamente en áreas bajo la influencia de *H. laricifolium*, mientras que 5 especies solo se registraron en áreas abiertas.

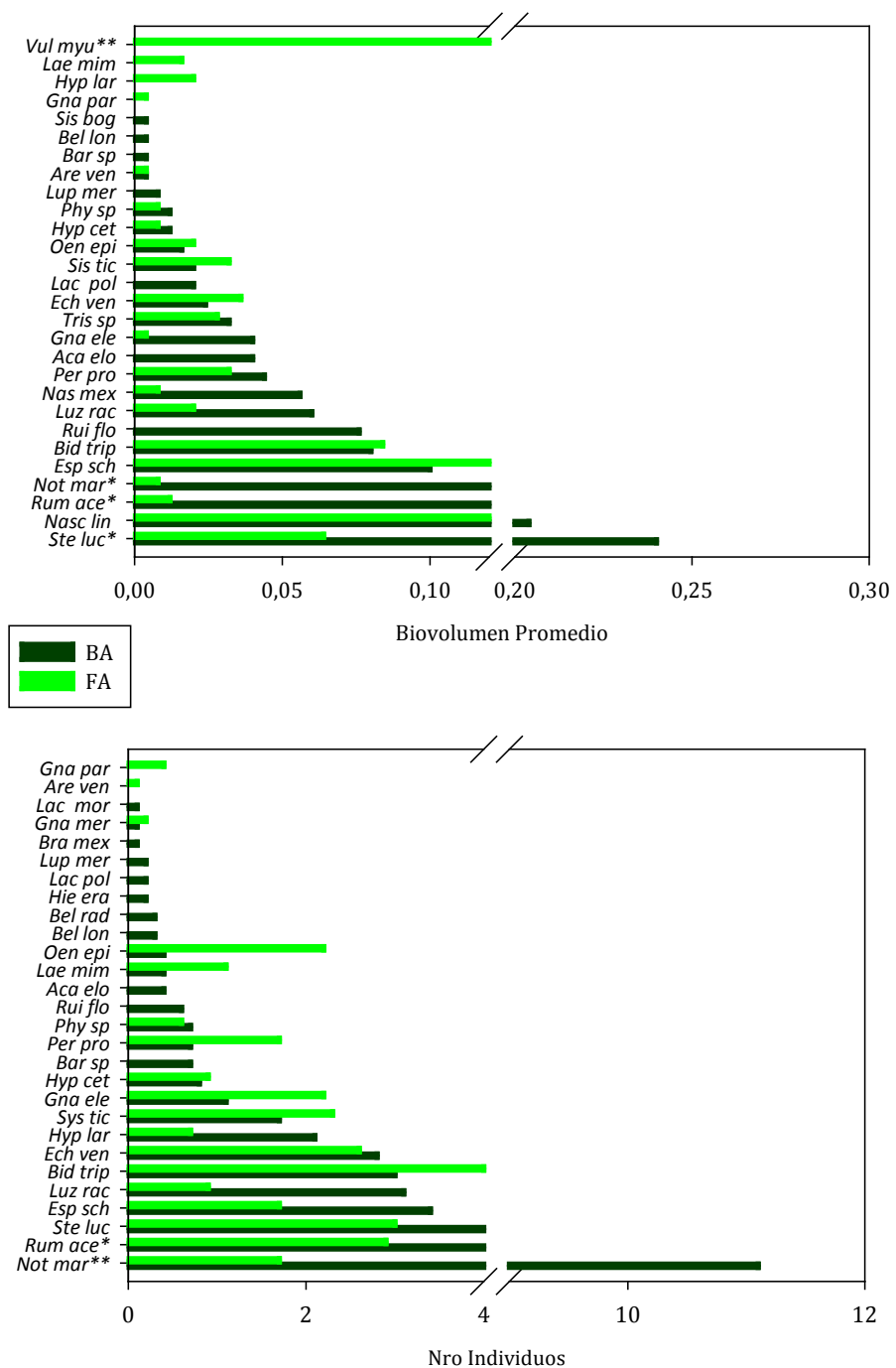


Figura 3.10. Biovolumen promedio y densidad de individuos en las comunidades de áreas bajo el arbusto *H. laricifolium* (BA) y áreas abiertas (FA) muestreadas en el Sitio 2 de páramo andino. (Abreviaturas en el Anexo 1)

Según la densidad de individuos en este sitio *R. acetosella* es la especie de mayor abundancia en ambos ambientes muestreados, mientras que *N. marginatum*, *S. lucida* y *A. elongata* tienen presentadas altas abundancias en áreas bajo la copa del arbusto, de las cuales solo *A. elongata* presentó una asociación estadísticamente significativa con el arbusto ( $t=3.0512$ ;  $p=0.0137$ ). Finalmente, sólo 2 especies se censaron en áreas bajo la influencia de *H. laricifolium*, mientras que 4 de estas fueron registradas únicamente en la situación fuera de arbusto.

A manera de síntesis se puede decir que en todos los sitios muestreados fueron reportadas asociaciones espaciales estadísticamente significativas de al menos una especie con el arbusto *H. laricifolium* y en general la dirección de dichas asociaciones tiende a ser positivas en los tres sitios de muestreo, indicando prevalencia de procesos de facilitación por parte del arbusto focal en áreas de páramo andino. En general, la especie *R. acetosella* es la de mayor abundancia tanto en áreas abiertas como en áreas bajo la influencia de la copa de *H. laricifolium*. Por su parte, al evaluar las asociaciones espaciales en términos de biovolumen y densidad encontramos que, estadísticamente hablando, las especies *R. acetosella*, *S. lucida*, *N. marginatum*, *N. linearifolia* y *A. elongata* presentaron una asociación positiva al arbusto, mientras que la gramínea *V. myuros* se asocia negativamente al arbusto.

### 5.7.2 Páramo Altiandino

Los patrones de abundancia de las especies encontradas en ambientes de páramo altiandino se muestran en las figuras 3.12, 3.13 y 3.14. En términos de biovolumen en el sitio 1, la especie *Castilleja fissifolia* presentó la mayor abundancia en comunidades bajo la copa de arbusto, y presenta una asociación estadística positiva con el arbusto ( $t=4.2636$ ;  $p=0.0020$ ). Otras especies como *Monticalia imbricatifolia*, *Agrostis toluensis* y *Belloa radians* también presentan un mayor biovolumen en áreas bajo la copa que fuera de ella.

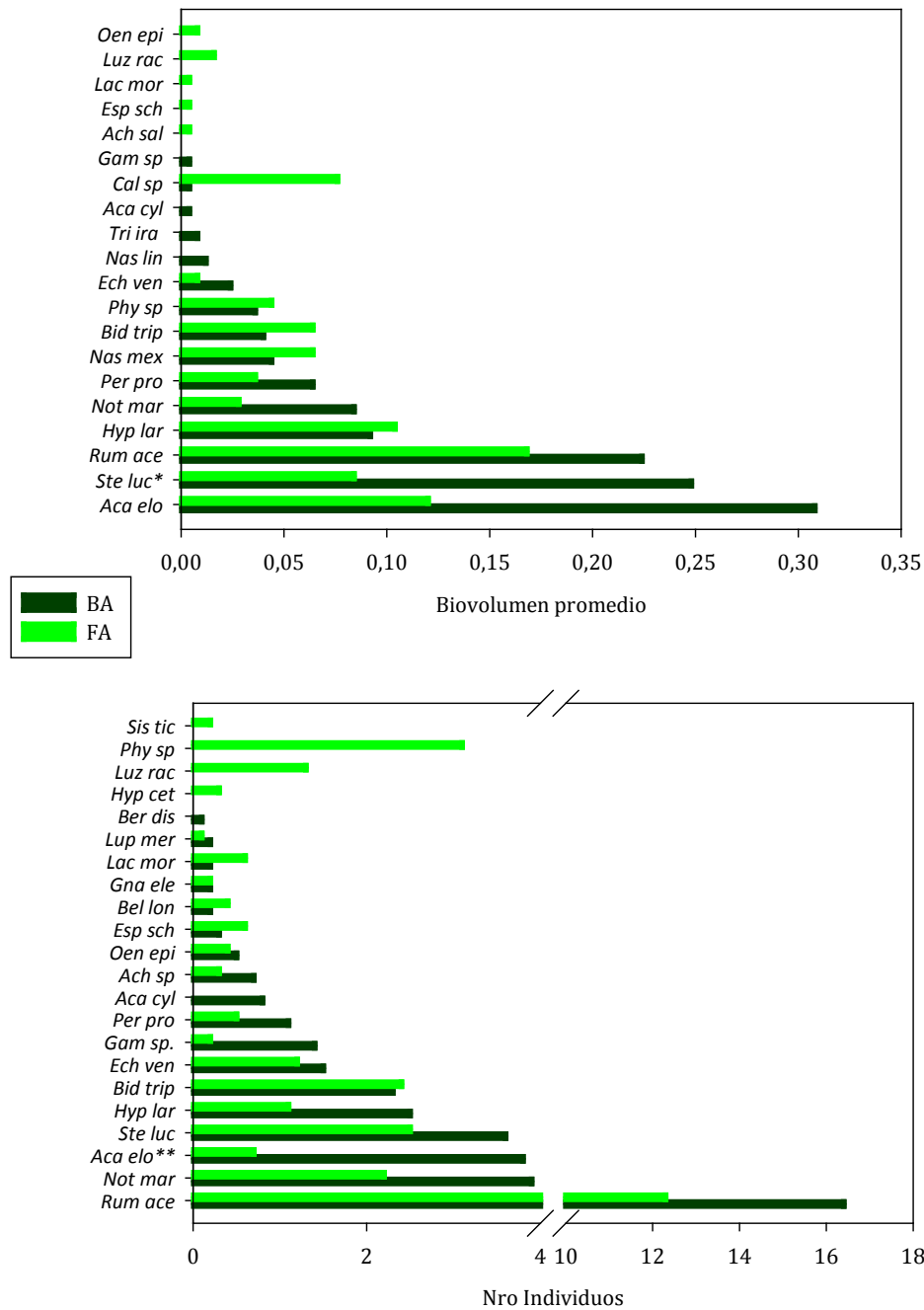


Figura 3.II. Biovolumen promedio y densidad de individuos en las comunidades de áreas bajo el arbusto *H. laricifolium* (BA) y áreas abiertas (FA) muestreadas en el Sitio 3 de páramo andino.  
(Abreviaturas en el Anexo 1)

En áreas abiertas el cojín *Aciachne acicularis* y *R. acetosella* son las especies con los mayores valores de abundancia. De estas dos especies, *A. acicularis* presentó asociación negativa significativa con el arbusto ( $t= 2.5628$ ;  $p= 0.0305$ ). En este caso 6 de las especies de la comunidad se registraron exclusivamente en áreas fuera de la influencia de la copa de *H. laricifolium* y solo 1 especie (los juveniles del arbusto focal) fue muestreada exclusivamente bajo la copa de éste.

En términos de densidad también encontramos que algunas de las especies se encuentran asociadas positivamente al arbusto; por ejemplo *M. imbricatifolia* ( $t= 2.2435$ ;  $p= 0.0500$ ) y *C. fissifolia* ( $t= 2.5122$ ;  $p = 0.0331$ ) presentan asociación positiva y estadísticamente significativa con *H. laricifolium*. De otras especies como *Belloa longifolia* y *E. schultzii* se registraron igualmente un mayor número de individuos bajo la copa, sin embargo su asociación no es estadísticamente significativa.

La especie *R. acetosella* tiene una alta abundancia bajo la copa del arbusto y a su vez es la especie con mayor abundancia en áreas abiertas, lo que dio como resultado una asociación negativa significativa con el arbusto ( $t= -4.2694$ ;  $p= 0.0020$ ); las otras especies asociadas negativamente al arbusto focal en este sitio fueron *B. radians* ( $t= 2.9832$ ;  $p= 0.0153$ ), *Gnaphalium elegans* ( $t= 2.3753$ ;  $p= 0.0415$ ) y *Hypochaeris cetoza* ( $t=-3.2796$ ;  $p= 0.0095$ ). Estas especies junto con otras 5 se registraron exclusivamente en áreas fuera de influencia de la copa de *H. laricifolium*.

En términos de biovolumen de las especies el sitio 2 de páramo altiandino encontramos que la especie *C. Fissifolia* es la de mayor abundancia en ambientes bajo la influencia de *H. laricifolium* y presenta una asociación estadística significativa ( $t=1,897$ ;  $p= 0,063$ ). *R. acetosella* es la especie más abundante en áreas abiertas, presentando una asociación estadística negativa con el arbusto ( $t= -3.1608$ ;  $p= 0.0115$ ). *M. imbricatifolia*, *B. triplinervia*, *H. laricifolium* (juveniles) y *Senecio formosus* se registraron únicamente en áreas bajo el arbusto, aunque exceptuando la primera de ellas, estas especies presentan abundancias muy bajas. Por su parte 5 especies se muestrearon solo en áreas abiertas.

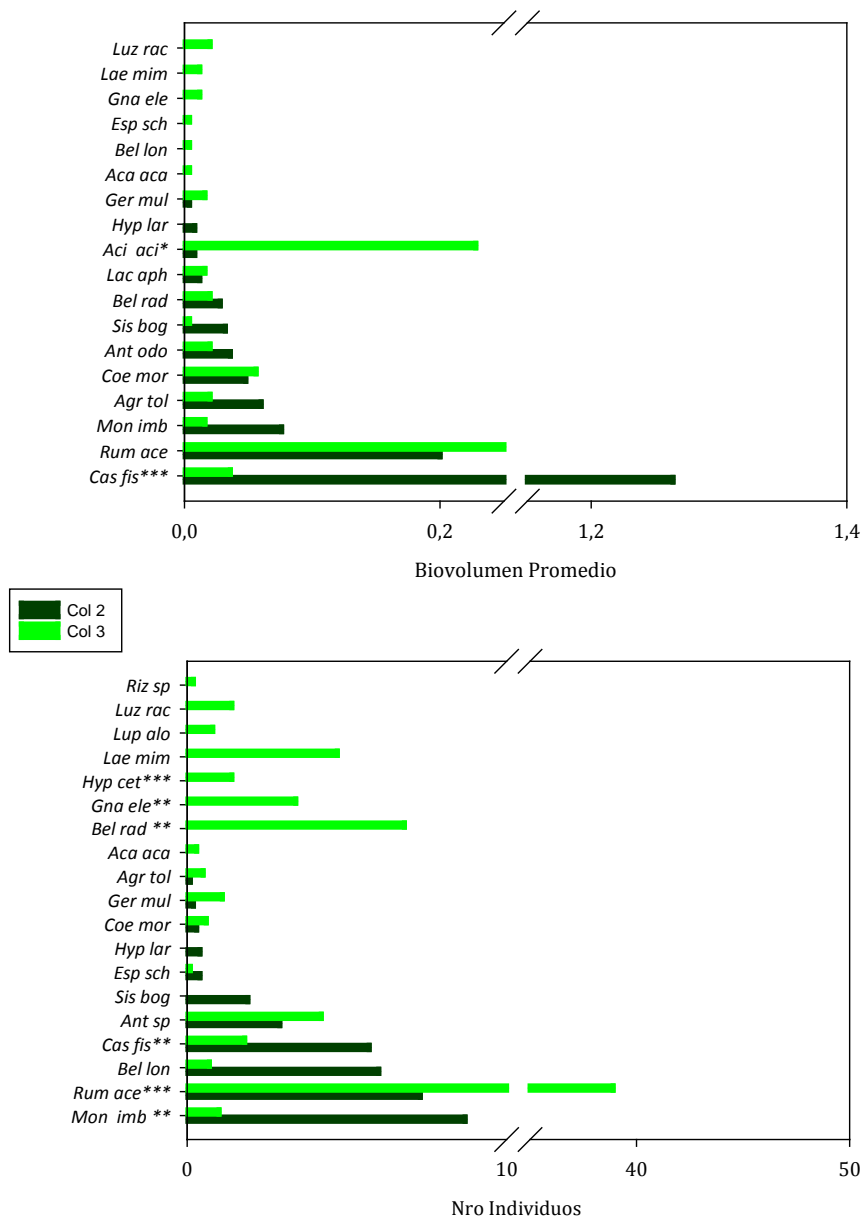


Figura 3.12. Biovolumen promedio y densidad de individuos en las comunidades de áreas bajo el arbusto *H. laricifolium* (BA) y áreas abiertas (FA) muestreadas en el Sitio 1 de páramo altiandino. (Abreviaturas en el Anexo 1)

Cuando analizamos las densidades de individuos obtenidas en este sitio observamos que varias especies tienen un mayor número de individuos en hábitats bajo la influencia del arbusto, de las cuales *B. radians* ( $t=2,244$ ;  $p= 0,053$ ), *B. longifolia* ( $t= 2.2242$ ;  $p= 0.0501$ ), *C.fissifolia* ( $t= -3.0229$ ;  $p= 0.0144$ ) y *H. laricifolium* ( $t= 2.4379$ ;  $p= 0.0374$ ) presentan una



asociación positiva estadísticamente significativa al arbusto. De las especies con mayor número de individuos en áreas abiertas *R. acetosella* ( $t=-6.4326$ ;  $p= 0.0001$ ), *G. elegans* ( $t=2.2201$ ;  $p= 0,031$ ) y *Laennecia mima* ( $t= 2.2795$ ;  $p= 0.0485$ ) registraron una asociación negativa significativa con el arbusto. En este sitio 5 especies fueron censadas únicamente en estas áreas abiertas.

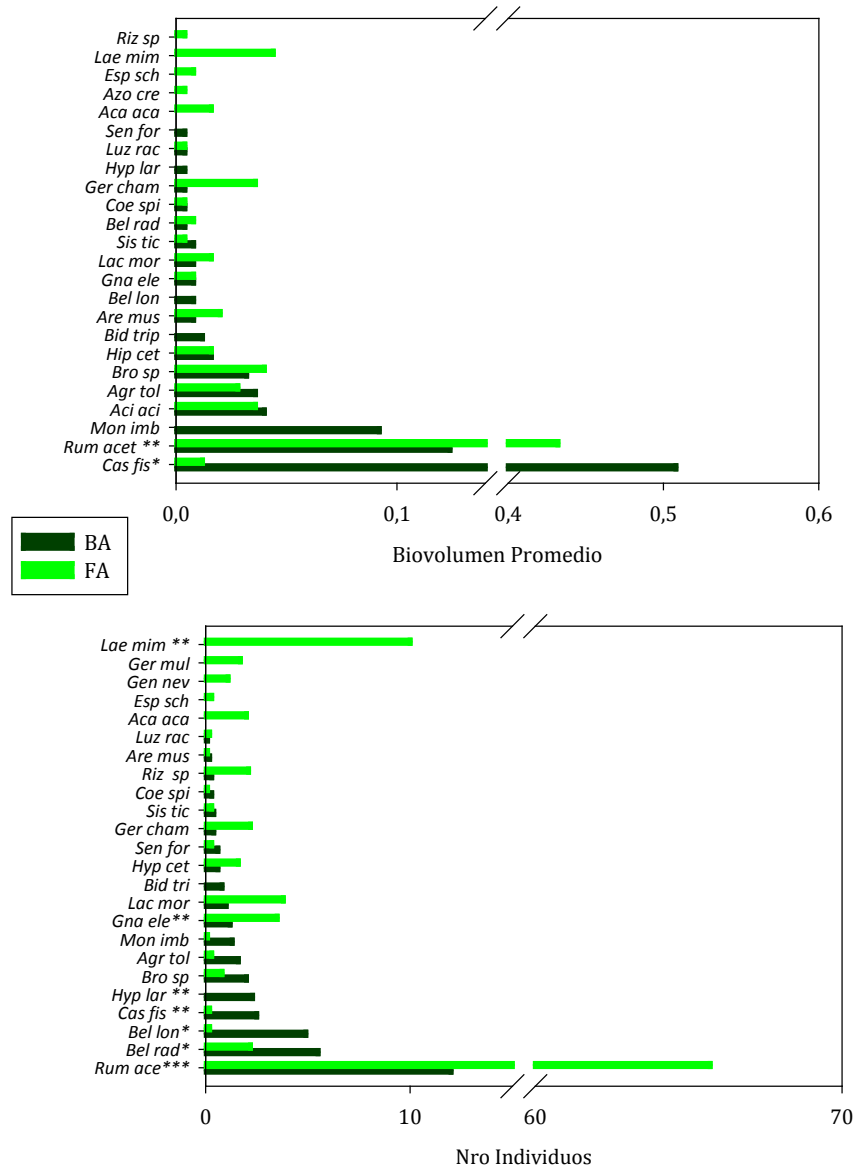


Figura 3.13. Biovolumen promedio y densidad de individuos en las comunidades de áreas bajo el arbusto *H. laricifolium* (BA) y áreas abiertas (FA) muestreadas en el Sitio 2 de páramo altiandino. (Abreviaturas en el Anexo 1)

En cuanto a biovolumen de las especies en el sitio 3 de páramo altiandino, 7 de las especies reportadas solo se encontraron bajo la copa del arbusto; de estas sólo *B. radians* ( $t=2.248$ ;  $p=0,051$ ) presentó una asociación positiva estadísticamente significativa con *H. laricifolium*. Por su parte, de las especies registradas en áreas abiertas, sólo *R. acetosella* presentó una asociación negativa ( $t= -2.5879$ ;  $p=0.0293$ ), mientras que otras 5 especies fueron muestreadas únicamente en áreas abiertas.

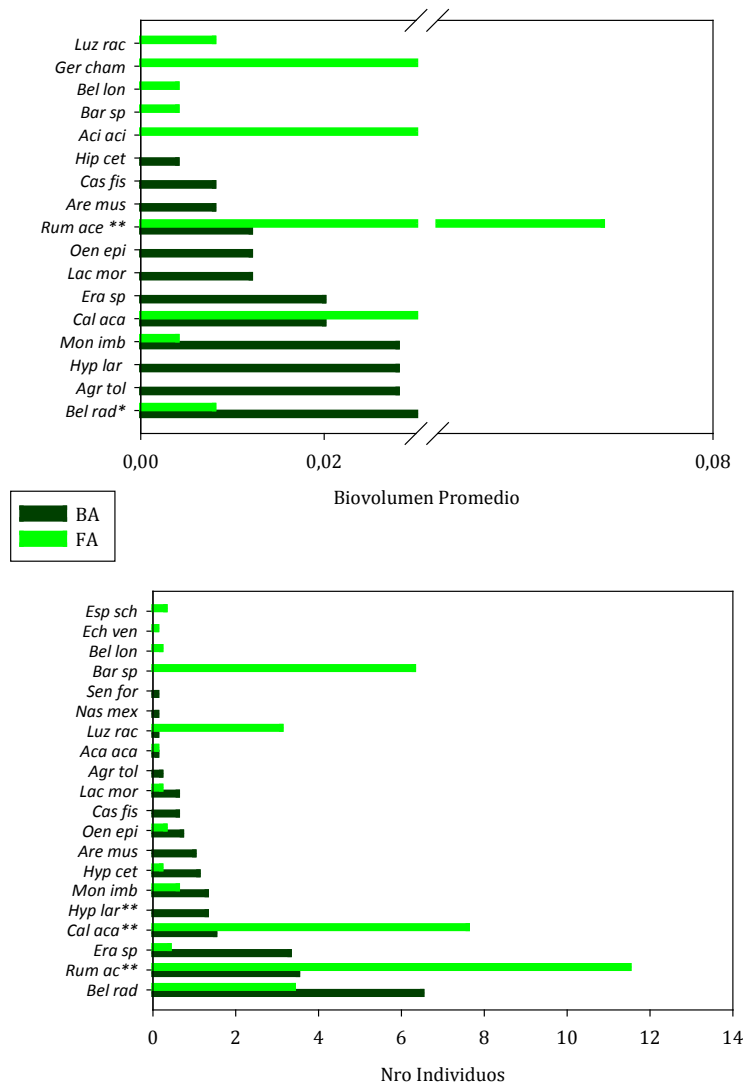


Figura 3.14. Biovolumen promedio y densidad de individuos en las comunidades de áreas bajo el arbusto *H. laricifolium* (BA) y áreas abiertas (FA) muestreadas en el Sitio 3 de páramo altiandino. (Abreviaturas en el Anexo 1)

Partiendo de los valores de densidad de individuos, se observó que 6 de las especies presentan mayor número de individuos bajo la copa del arbusto. De estas solo los juveniles de *H. laricifolium* presentaron asociación estadística con el arbusto focal ( $t= 2.4140$ ;  $p= 0.0389$ ). En cuanto a las especies establecidas en áreas abiertas, *Calandrinia acaule* ( $t= -2.5453$ ;  $p= 0.0314$ ) y *R. acetosella* ( $t= -2.5910$ ,  $p= 0.0291$ ) presentaron asociación negativa significativa con el arbusto; mientras que otras 4 especies solo se registraron en ambientes fuera de la influencia del arbusto.

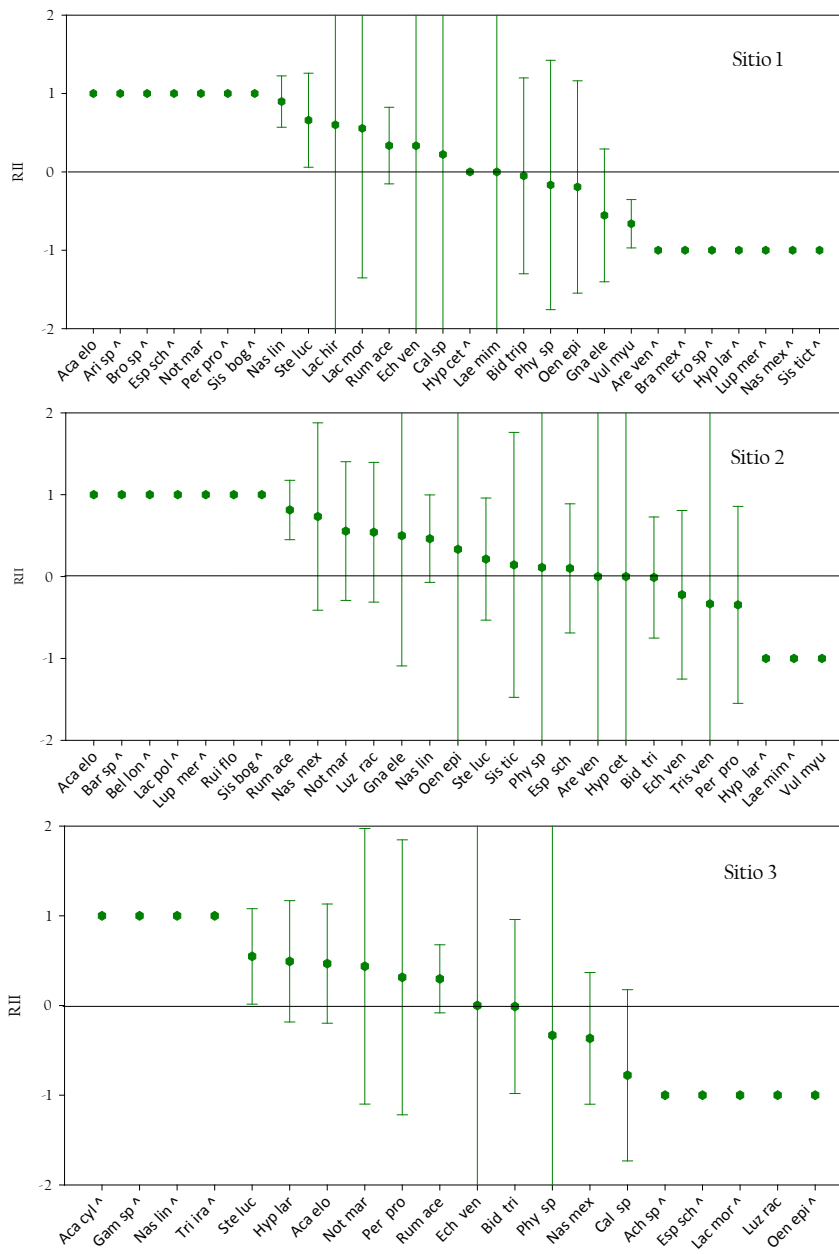
A manera de resumen podemos decir que en los tres sitios de páramo altiandino muestreados fueron reportadas asociaciones espaciales entre *H. laricifolium* y algunas de las especies que conforman estas comunidades, encontrándose que la identidad de las especies asociadas (positiva o negativamente) al arbusto varía entre sitios. Entre las especies con asociación espacial estadísticamente significativa encontramos a *C. fissifolia*, *M. imbricatifolia*, *B. radians* y *B. longifolia* asociadas positivamente y *A. acicularis* y *R. acetosella* asociadas negativamente. Estos resultados se obtuvieron al analizar ambos indicadores de abundancia. Finalmente, vale resaltar la asociación positiva de los juveniles de *H. laricifolium* bajo la copa del arbusto en dos de los tres sitios.

### 5.8 INDICE DE INTERACCIÓN POR ESPECIE

Antes de realizar el análisis detallado de los resultados obtenidos del índice de interacción es importante hacer una distinción, y es que en cada uno de los sitios muestreados, tanto en ambientes de páramo andino como en páramo altiandino, existen especies que sólo se registraron en una de las 10 microparcels (aquellas que tienen el símbolo ^ al lado de la abreviatura) ya sea en áreas bajo el arbusto (lo que resulta en un  $RII=1$ ) o en áreas abiertas ( $RII=-1$ ), razón por la cual la mayoría de los puntos en la gráfica no presentan la barra de error. Se asume que la alta heterogeneidad entre réplicas es la responsable de este resultado. Para los siguientes análisis nos concentraremos en las especies que fueron registradas en más de una réplica.

La figura 3.15 presenta los resultados del índice de interacción para cada una de las especies registradas a 3715 m en los tres sitios de muestreo. En el sitio 1, de las 28 especies reportadas 13 fueron registradas solo en una de las parcelas. De las 15 especies restantes, se obtuvo un valor positivo del RII para 9 especies, 1 especie tiene un RII= 0 y 5 especies presentan un RII negativo. De las especies con un RII positivo *A. elongata* y *N. marginatum* tienen valores igual a 1, que es el límite máximo del índice e implica facilitación; otras especies como *N. linearifolia*, *S. lucida* y *R. acetosella* tienen mayores a 0, lo cual se puede interpretar como efecto positivo del arbusto sobre estas dos especies. Las restantes especies con valores positivos presentan límites de confianza muy amplios, que alcanzan valores negativos, lo cual implica una alta variabilidad en el índice parcela a parcela y dificulta su interpretación; tal es el caso de *Lachemilla hirta*, *Lachemilla moritziana*, *Echeveria venezuelana* y *Calamagrostis sp.* La especie *L. mimia* presenta un índice de interacción igual a 0, sin embargo sus límites de confianza es tan amplio que no es posible ninguna interpretación. De las especies con valores de RII negativos, *V. myuros* y *G. elegans* presentan valores negativos con sus límites de confianza dentro del rango esperado, sugiriendo que estas especies se encuentran en competencia con el arbusto *H. laricifolium*. Las 4 especies restantes presentan valores de RII muy variables.

En el sitio 2, 7 de las 27 especies se registraron solo en una de las réplicas. De las 20 especies restantes, 13 resultaron con un RII positivo, 3 especies tienen un RII neutro, y 4 especies tienen valores negativos. En este sitio, *A. elongata*, *Ruilopezia flocosa*, *R. acetosella*, *N. marginatum* y *N. linearifolia* presentan un RII igual o muy cercano a +1, indicando efectos de facilitación del arbusto *H. laricifolium* sobre estas especies. Las 8 especies restantes con índice de interacción positivo presentan intervalos de confianza muy amplios, lo cual indica respuestas diferentes de la especie entre las réplicas de este sitio, resultado encontrado también para las dos especies con RII igual a 0 y para tres de las especies con RII negativo. Al igual que en el sitio 1, la gramínea *V. myuros* presenta un RII igual a -1, lo cual implicaría un efecto competitivo entre esta especie y el arbusto *H. laricifolium*.



Las especies con el símbolo ^ sólo se registraron en una de las réplicas, es por ello que no presentan barra de error

Figura 3.15. Índice de interacción para las especies registradas en páramo andino; las barras de error corresponden al intervalo de 95% de confianza. (Abreviaturas en el Anexo 1).

En el sitio 3 de ambientes de páramo andino, de las 20 especies registradas, 8 se muestrearon en solo una de las réplicas. En este sitio 6 especies presentaron un RII positivo de las cuales *S. lucida*, *A. elongata*, *H. laricifolium* y *R. acetosella* mantiene sus límites de confianza dentro del rango positivo de la gráfica indicando un efecto positivo del arbusto focal sobre ellas. Las especies *E. venezolana* y *B. triplinervia*, especies que presentan valores alrededor de 0, tienen una alta variabilidad. Finalmente, en este sitio 4 de las especies encontradas tienen valores negativos del índice de interacción, dentro de estas se encuentran *L. racemosa*, *Nasella mexicana* y *Calamagrostis sp.*, especies que presentan un RII= -1, lo cual indica un efecto competitivo del arbusto sobre estas.

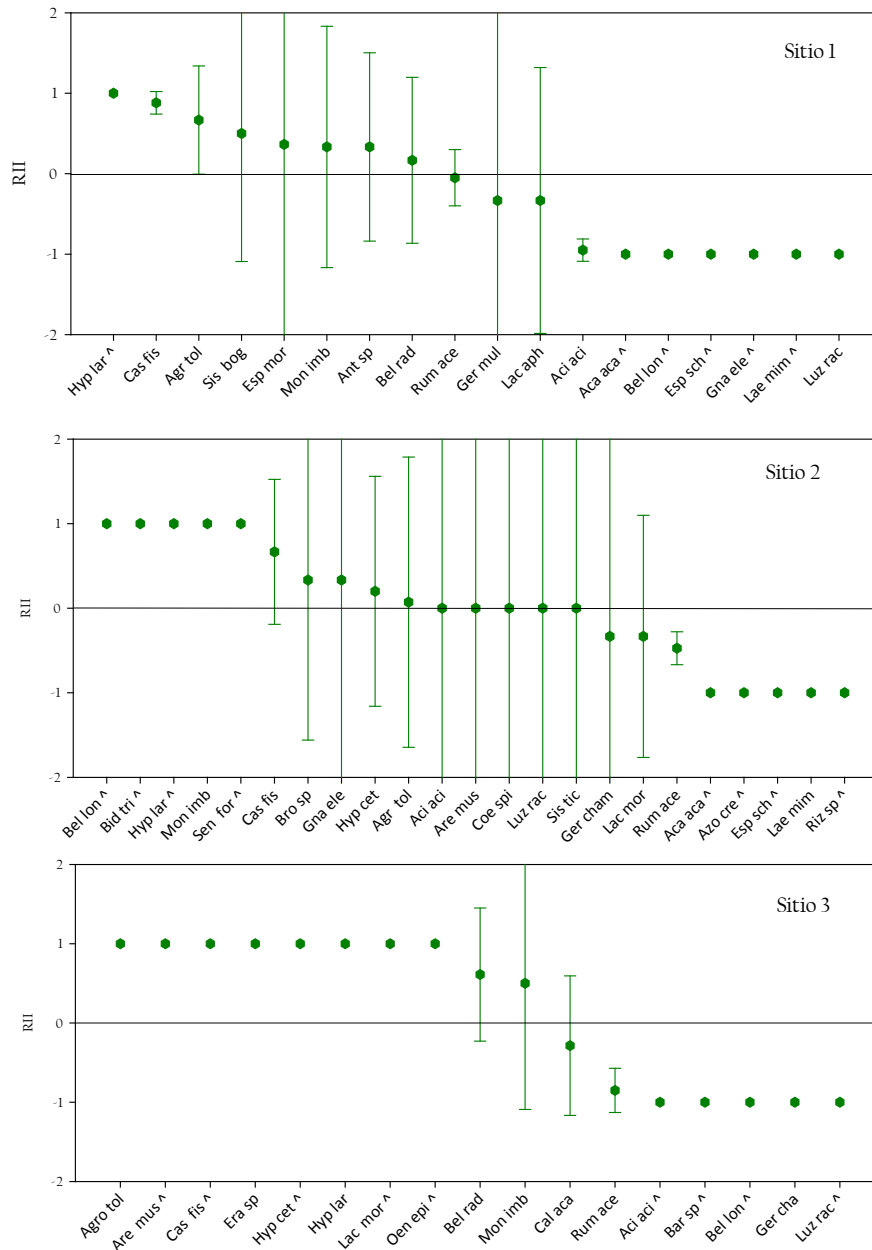
A manera de síntesis se puede decir, que si bien en ambientes de páramo andino las interacciones positivas son las más comunes, también existe una proporción de las especies establecidas en estas comunidades que interactúan de manera negativa con el arbusto *H. laricifolium*; dentro de las especies que presentan un RII mayor a 0, indicando efectos positivos del arbusto, tenemos: *A. elongata*, *N. marginatum*, *S. lucida*, *R. acetosella*, mientras que dentro de las especies con RII negativo encontramos a *V. myuros*, *N. mexicana* y *L. racemosa*.

En la figura 3.16 se presentan los resultados del índice de interacción para las especies encontradas en los tres sitios de páramo altiandino muestreados. En el sitio 1, 6 de las especies se registraron en solo una de las réplicas de muestreo

De las restantes 12 especies, 7 obtuvieron un valor positivo del RII, de las cuales *C. fissifolia* y *Agrostis toluencensis* son quienes presentan valores más altos del índice, dando claros indicios de efectos de facilitación de *H. laricifolium* sobre ambas especies. Las restantes 5 especies tienen valores de RII más cercanos a 0 y con alta variabilidad entre réplicas, dentro de las cuales se encuentran *Sisyrinchium bogotensis*, *Coespeletia moritziana*, *M. imbricatifolia* y *B. radians*.

De las 5 especies con valores de RII negativo, *A. acicularis* y *L. racemosa* presentan valores más negativos del índice de interacción indicando en este caso un efecto competitivo entre estas especies y el arbusto focal. Otras especies como *R. acetosella*,

*Geranium multiceps* y *Lachemilla aphanoides* tienen valores negativos pero muy cercanos a 0 y con amplios límites de confianza lo cual complica su interpretación.



Las especies con el símbolo ^ sólo se registraron en una de las 10 replicas, es por ello que no presentan barra de error

Figura 3.16 Índice de interacción para las especies registradas en páramo altiandino; las barras de error corresponden al intervalo de 95% de confianza.

(Abreviaturas en el Anexo 1)

En el sitio 2 de páramo altiandino llama la atención como la mayoría de las especies obtuvieron un valor de RII alrededor de 0, con amplios intervalos de confianza; dentro de este grupo de 11 especies se encuentran *Bromus sp.*, *G. elegans*, *H. cetosa*, *A. toluensis*, *A. acicularis*, *Arenaria musciforme*, *Coespeletia spicata*, *L. racemosa*, *Sisyrinchium tictorium*, *Geranium chamaense* y *L. moritziana*. Ahora bien, *M. imbricatifolia* junto con *C. fissifolia* presentan valores positivos del índice, implicando de esta manera un efecto positivo del arbusto *H. laricifolium* sobre estas especies. Por su parte *R. acetosella* y *Laennecia mima* presentaron valores de RII negativos, indicando una interacción competitiva con el arbusto. Las restantes 8 especies presentes solo se registraron en una de las 20 microparcelas realizadas en el sitio.

El sitio 3 de páramo altiandino presentó los valores más bajos de riqueza de especies, y de las 17 especies registradas 9 se muestrearon en solo una de las réplicas. De las restantes, *A. toluensis*, *Eragrostis sp.*, *H. laricifolium* y *B. radians* presentan valores de RII muy cercanos a 1, lo cual indica una interacción positiva entre estas especies y el arbusto focal. Por su parte, las especies *R. acetosella* y *G. chamaense* obtuvieron valores del índice de interacción muy cercanos a -1 indicando en este caso interacciones competitivas entre estas especies y *H. laricifolium*. Las restantes especies registradas presentan valores de RII cercanos a 0 y con una alta variabilidad, tal es el caso de *B. radians*, *M. imbricatifolia* y *Calandrinia acaule*.

A manera de resumen, en estos ambientes de páramo altiandino se encontró una alta variabilidad de los resultados obtenidos del RII, sin embargo en todos los sitios de esta altitud se registraron ambos tipos de interacciones (positivas y negativas) entre las diferentes especies y el arbusto focal. Dentro de las especies con RII positivo (que implica procesos facilitativos) encontramos *C. fissifolia*, *M. imbricatifolia*, *B. radians*, juveniles de *H. laricifolium* y gramíneas como *A. toluensis* y *Eragrostis sp.* Las especies *A. acicularis*, *R. acetosella*, *L. racemosa*, *G. chamaense* y *L. mima* tienen valores de RII negativo indicando procesos de competencia con el arbusto *H. laricifolium*.



## 5.9 ANÁLISIS MULTIVARIADOS

## 5.9.1 Biovolumen Total

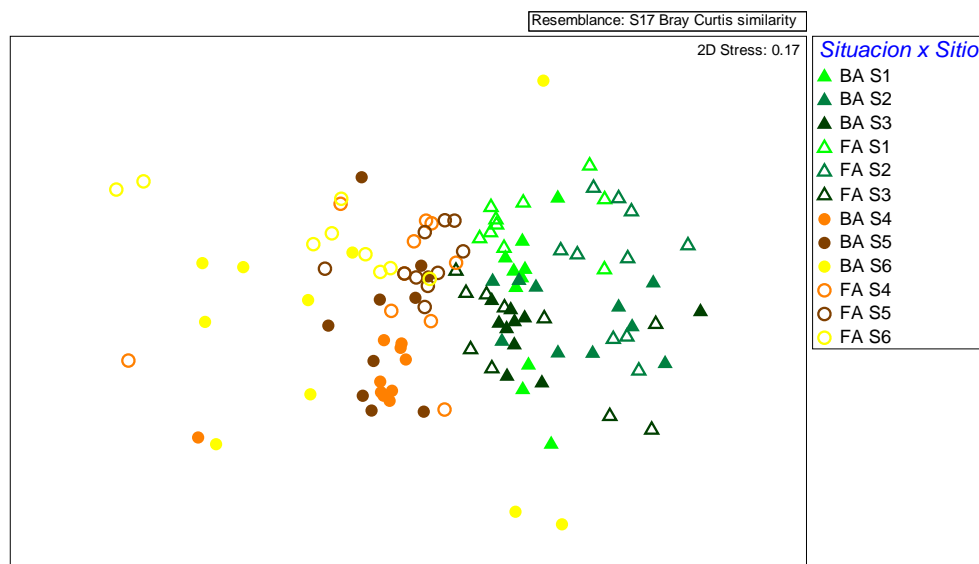


Figura 3.17 MDS para los valores de Biovolumen de las 120 parcelas muestreadas. (BA bajo arbusto, FA fuera de arbusto, S1,S2 y S3 sitios a 3715 m, S4,S5 y S6 sitios a 4300 m)

En la figura 3.17 se puede apreciar el MDS global del biovolumen de las especies. En este se observa una clara separación de las parcelas ubicadas en páramo andino (triángulos) y las parcelas de páramo altiandino (círculos) lo cual nos indica diferencias claras en la composición florística entre estos ambientes. Adicionalmente se puede observar una alta heterogeneidad entre parcelas ubicadas en el mismo sitio de una altitud (símbolos del mismo color) esto sobre todo en ambientes de páramo andino. En cuanto a las diferencias entre parcelas de áreas bajo la influencia de *H. laricifolium* y áreas abiertas (símbolos llenos vs. vacíos), la alta heterogeneidad no permite detectar patrones claros, sin embargo, en el páramo andino las parcelas bajo arbusto y fuera de arbusto tienden a mezclarse, mientras que en páramo altiandino la mayoría de las parcelas fuera de arbusto de los tres sitios se agrupan, mientras que las parcelas bajo arbusto se encuentran dispersas en un sector del gráfico. La medida del stress en un MDS indica la distorsión del MDS con respecto a la

realidad. Un valor de stress < 0.2 indica una buena aproximación del MDS con respecto a la realidad (Clarke & Warwick. 2001)

Adicional a este MDS se realizó un PERMANOVA multivariado para comprobar diferencias estadísticas entre las diferentes comunidades en las dos situaciones de muestreo (bajo y fuera del arbusto), entre los sitios réplicas a una misma altitud y entre las dos altitudes (3715 m y 4300 m) (Ver tabla 3.2). En este análisis se obtuvo que la interacción entre los factores sitio y situación es altamente significativo, de manera que no en todos los sitios de muestreos existen diferencias significativas entre situación.

Tabla 3.2 PERMANOVA multivariado a partir del biovolumen de las especies.

Factor	Pseudo-F	P(perm)
Altitud	34.038	0.0166
Situación	29.983	0.0532
Sitio (Al)	54.311	0.0001
Altitud*Sitio	3.482	0.0398
Sitio (Al)*Situación(***)	17.785	0.0002

Debido a este resultado se realizó un Test *Post Hoc* para determinar sitio a sitio la existencia de diferencias entre las comunidades establecidas en las situaciones de muestreo, estos resultados se presentan en la tabla 3.3.

Tabla 3.3 Test *Post Hoc* para la interacción entre los factores Sitio\*Situación del PERMANOVA multivariado a partir del biovolumen de las especies

Altitud	Sitio	Situación	<i>t</i>	<i>p</i> (perm)
	1(***)	BA Vs. FA	19.805	0.0004
3715 m	2(***)	BA Vs. FA	17.323	0.0006
	3	BA Vs. FA	0.7475	0.8147
	1(***)	BA Vs. FA	24.383	0.0002
4300 m	2(***)	BA Vs. FA	16.798	0.0062
	3(***)	BA Vs. FA	17.172	0.0015

En este test se encontró que en dos de los tres sitios de páramo andino y en los tres sitios de páramo altiandino existen diferencias altamente significativas entre situaciones, es decir que las comunidades establecidas bajo la copa del arbusto y las de áreas abiertas son diferentes estadísticamente hablando. Estas diferencias originadas por variaciones en la composición florística entre las comunidades establecidas en las dos situaciones de muestreo o en el patrón de abundancia de las especies, dado por los cambios de biovolumen (el estimador de abundancia usado en este análisis) entre los individuos de las especies que se desarrollan tanto bajo la influencia del arbusto como en espacios abiertos fuera de la influencia del mismo.

### 5.9.2 Biovolumen por sitio

En la figura 3.18 se muestran los MDS de las parcelas bajo el arbusto y fuera de arbusto para cada uno de los sitios de muestreo en las dos altitudes. En los tres sitios de páramo andino (Fig. 3.18 A, B y C) se encontró una alta dispersión entre las parcelas de la misma situación. En cada uno de los sitios es posible hacer cierta separación entre las parcelas bajo arbusto y fuera de arbusto, indicando que la composición de especies entre ambos tipos de hábitats difiere, lo cual se corrobora con lo obtenido en el PERMANOVA multivariado. Por otro lado en ambientes de páramo altiandino, específicamente en el sitio 1 (Fig. 3.18 D) se observa que las parcelas bajo arbusto presentan mayor similaridad entre ellas, mientras que las parcelas de áreas abiertas muestran una alta dispersión. En el sitio 2 (Fig. 3.18 E) se invierte este patrón, es decir las parcelas de áreas abiertas presentan mayor similaridad que las muestreadas bajo la copa de *H. laricifolium*. Finalmente en el sitio 3 de páramo altiandino (Fig. 3.18 F) el grupo de parcelas fuera de arbusto se encuentra menos disperso en el gráfico, comparado con las parcelas de áreas bajo la copa del arbusto. Sin embargo, a pesar de que existen diferencias entre el comportamiento de las microparcelas sitio a sitio, en esta altitud se detectaron diferencias altamente significativas entre las dos situaciones de muestreo. El análisis de las dispersiones no mostró diferencias significativas entre las varianzas para ninguno de los sitios (resultados no mostrados), lo cual implica que las diferencias detectadas en el PERMANOVA se deben exclusivamente a la ubicación de las microparcelas en el espacio multivariado.

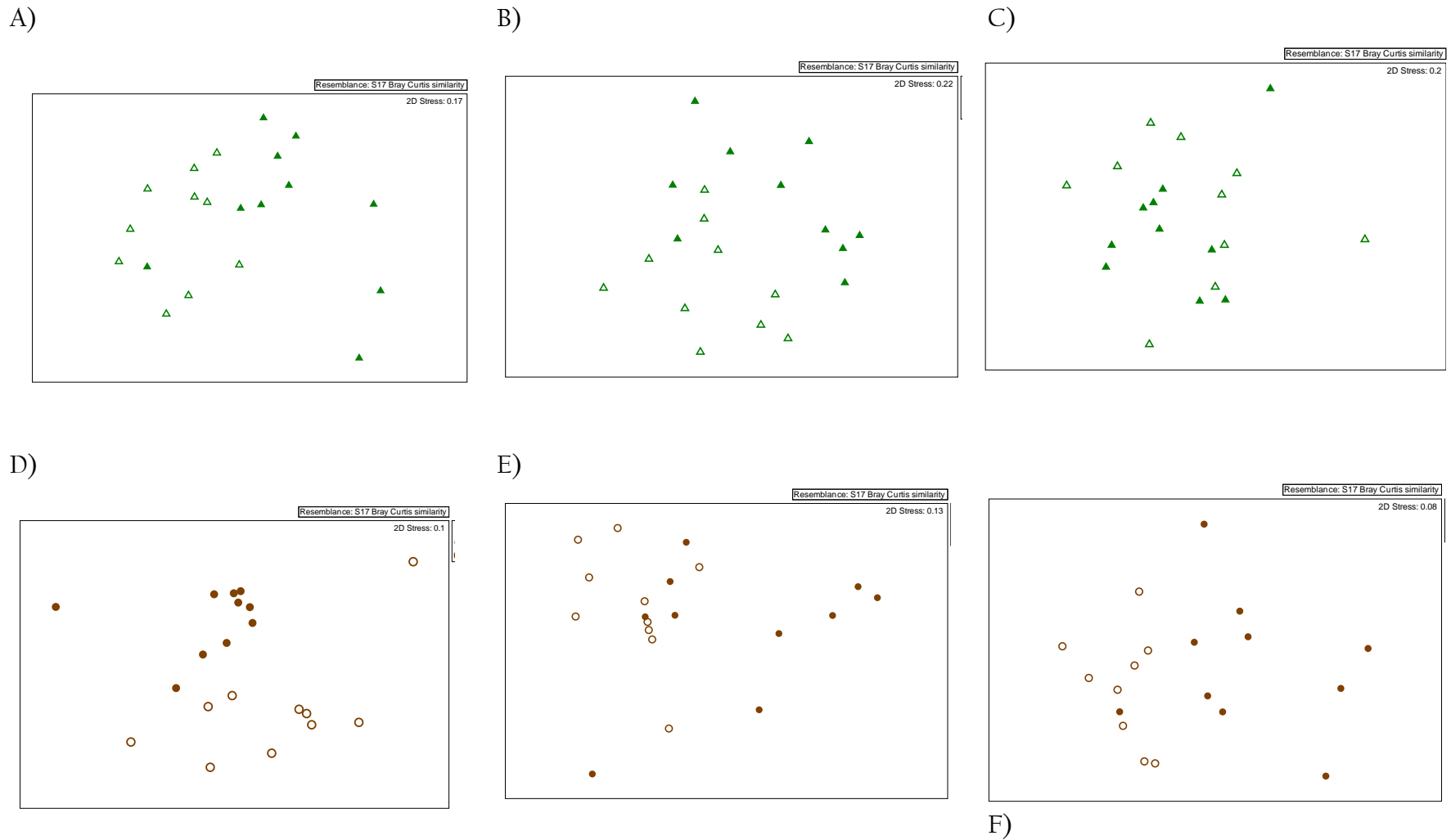


Figura 3.18. MDS del biovolumen total para parcelas bajo arbusto (símbolos rellenos) y fuera de arbusto (símbolos vacíos) en cada uno de los sitios estudiados: 3715 m: (A) Sitio 1 (B) Sitio 2 (C) Sitio 3. 4300 m (D) Sitio 1 (E) Sitio 2 (F) Sitio 3.

## 6.- DISCUSION

Los efectos de las interacciones interespecíficas en áreas de baja productividad, tales como comunidades de plantas de zonas alpinas y árticas con altos niveles de estrés abiótico han sido altamente debatidos. Bajo tales condiciones, los procesos competitivos podrían tener un rol muy importante en las dinámicas poblacionales o individuales, debido a que los recursos o las condiciones ambientales son limitantes. Alternativamente, los procesos facilitativos podrían tener un papel más importante que la competencia en hábitats severos ambientalmente debido a que la vegetación atenúa el ambiente físico y de esta manera mejora la sobrevivencia, crecimiento y reproducción de los individuos (Klanderud & Totland, 2005). Los estudios de asociación espacial no son tan poderosos como la evidencia experimental, pero estos proveen importantes pistas de la importancia de las interacciones positivas vs interacciones negativas en comunidades de plantas (Callaway, 2007). Experimentos de remoción conducidos en comunidades de plantas alpinas para examinar la conexión entre patrones espaciales e interacciones entre especies han encontrado que asociaciones espaciales negativas no necesariamente apuntan hacia interacciones competitivas, pero asociaciones espaciales positivas implican facilitación en la gran mayoría de los casos (Choler *et al.*, 2001). Sin embargo, es importante aclarar que existe la posibilidad de que los patrones de asociación entre especies detectados sean resultado de eventos estocásticos durante el establecimiento de las diferencias especies, y su coexistencia en estas comunidades sea producto del azar. De igual manera, no se puede descartar la existencia de micrositios favorables para el establecimiento de individuos de muchas diferentes especies que comparten requerimientos ambientales similares, que generen patrones agregados de distribución, independientemente de que exista una interacción efectiva entre las especies.

En esta investigación se trató de evaluar si existe un efecto del arbusto paramero *H.laricifolium* sobre algunas propiedades de las comunidades vegetales establecidas en ambientes de páramo andino y altiandino; adicionalmente pretendemos evaluar si existen cambios de algunas de estas propiedades entre las comunidades establecidas en estos dos ambientes. A continuación se discutirán los resultados obtenidos de los análisis

comunitarios realizados, comenzando por un análisis global de los resultados de riqueza, diversidad de especies y densidad de individuos y biovolumen como estimadores de la abundancia de las especies presentes. Seguidamente se presentará los resultados obtenidos de la composición florística y el patrón de abundancia de las especies de cada comunidad incluyendo las asociaciones positivas y negativas encontradas entre las diferentes especies y el arbusto focal. Luego se discutirán brevemente los resultados de los análisis multivariados realizados y finalmente se realizará una breve síntesis sobre la importancia de nuestros resultados en el conocimiento de las interacciones entre plantas en la alta montaña tropical.

#### 6.1 EFECTOS DE *H. laricifolium* A NIVEL COMUNITARIO: Riqueza, Diversidad y Abundancia de las especies.

El efecto del arbusto focal sobre la riqueza y diversidad de las especies fue diferente entre comunidades de páramo andino y altiandino. A 3715 m encontramos una mayor riqueza y diversidad en áreas bajo la influencia de la copa de *H. laricifolium*, lo cual es un indicio de que existe un efecto positivo de este arbusto sobre las comunidades establecidas en ambientes de páramo andino; mientras que a 4300 m el efecto del arbusto focal sobre la riqueza y diversidad de las especies no es claro. Al observar el número total de especies vemos que la riqueza es mayor en áreas abiertas que bajo la influencia de *H. laricifolium*, mientras que si analizamos la riqueza promedio y la diversidad, este patrón es dependiente del sitio. La alta variabilidad entre los tres sitios de páramo altiandino evidencia la gran heterogeneidad en ambientes de alta montaña tropical, razón por la cual es necesario ser cuidadosos al momento de hacer generalizaciones sobre los procesos moduladores de las dinámicas comunitarias en estos ambientes. Nuestros resultados en páramo altiandino contrastan con lo encontrado por Cáceres (2011) que reporta aumento de la riqueza y diversidad en áreas bajo la copa de *H. laricifolium*; sin embargo, dado que el número de réplicas y los sitios escogidos son diferentes, no es de extrañar que nuestros resultados sean diferentes. En nuestro caso, un menor número de réplicas por sitio pudo haber resultado en una menor potencia estadística en la evaluación de las diferencias en la riqueza y diversidad fuera y dentro de los arbustos.

El aumento de la riqueza local de especies debido a la presencia de especies nodrizas ha sido documentado en zonas de severidad hídrica (Valiente-Banuet & Escurra, 1997; Callaway & Pugnaire, 1999) y en ambientes de alta montaña (Cavieres *et al.*, 1998; Badano *et al.* 2002; Cavieres & Badano, 2009); sin embargo trabajos realizados en gradientes de severidad ambiental indican que el efecto de la copa de especies arbustivas sobre la riqueza y abundancia de las especies puede variar dependiendo del nivel de estrés hídrico al que se enfrentan las comunidades (Por ejemplo Holzapfel *et al.* (2006) en un gradiente desde áreas méxicas hasta áridas en Israel). Así mismo, se ha reportado que este efecto también varía dependiendo de la historia de vida de las especies: Tewksbury & Lloyd (2001) encuentran en el desierto de Sonora un efecto positivo del arbusto *Olneya tesota* sobre la riqueza de especies perennes, mientras que la riqueza de especies efímeras no varía entre áreas abiertas y bajo la copa del arbusto. Por su parte, Gutiérrez *et al.* (1993) reportan menor riqueza bajo la copa del arbusto *Porlieria chilensis* que en áreas abiertas, aunque la biomasa de las especies bajo la copa fue mayor. Estos autores sugieren que la relación inversa entre producción y riqueza podría ser resultado de la capacidad de las especies dominantes de capitalizar los nutrientes disponibles (incrementados por la influencia del facilitador) lo que lleva al incremento en su biomasa a expensas de otras especies. Este tipo de evidencias nos indican que la respuesta de propiedades como riqueza y diversidad frente a especies potencialmente facilitadoras es dependiente del grado de estrés abiótico al que se encuentra expuesta la comunidad, de la composición florística intrínseca de la comunidad y de la capacidad de la especie nodriza de modular el estrés ambiental.

En cuanto a la variación de la riqueza con el aumento de la altitud, nuestro trabajo reporta un total de 45 especies en páramo andino y 38 especies para ambientes de páramo altiandino. La disminución de la riqueza de especies con el aumento de la altitud ha sido ampliamente reportada, tanto en ambientes extratropicales como en el trópico. Específicamente en gradientes entre páramo andino y altiandino en Venezuela existen trabajos donde se ha reportado la disminución del número de especies a medida que se asciende en altitud (Baruch, 1984; Alvizu, 2004).

El efecto de *H. laricifolium* sobre la abundancia de las especies fue diferencial y dependiente del indicador de abundancia utilizado. El biovolumen de las especies fue consistentemente mayor bajo la copa del arbusto que en áreas abiertas en ambos ambientes muestreados; mientras que los valores de densidad de individuos bajo el arbusto fueron menores que en áreas abiertas en los tres sitios de páramo altiandino y en uno de los páramo andino. Si consideramos el biovolumen como una medida indirecta de la biomasa de las especies, entonces podemos interpretar que bajo la copa del arbusto encontramos un menor número de plantas, pero individuos de mayor tamaño y que este fenómeno se hace más notable en los sitios altiandinos. Es posible que el microhabitat bajo la copa del arbusto provea mejores condiciones fisiológicas a los individuos, lo que se vería traducido en una mayor producción de biomasa de los individuos establecidos bajo el arbusto, a su vez un menor número de individuo en estas áreas podría implicar un aumento en la competencia interespecífica entre los individuos de diferentes especies establecidos bajo el arbusto, ya que sólo unos pocos individuos capitalizan más recursos. Por su parte, un mayor número de individuos en áreas abiertas estaría asociado a procesos de dispersión de las especies o a una mayor cantidad de suelo desnudo disponible para el establecimiento de individuos. Estos resultados coinciden con lo descrito por Cáceres (2011) en el mismo sistema, quien usando la cobertura de las especies como indicador de abundancia encuentra valores mayores de cobertura de conoespecíficos y heteroespecíficos bajo la copa de *H. laricifolium*. No obstante, nuestro trabajo aporta un diferente enfoque al describir estas comunidades con diferentes estimadores de abundancia.

Resultados similares han sido reportados por otros autores, principalmente en ambientes áridos: Gutiérrez *et al.* (1993) en la costa árida chilena encuentran una mayor densidad de plantas en áreas abiertas que bajo el dosel de *P. chilensis*, mientras que la biomasa es similar en ambas situaciones. Holzapfel *et al.* (2006) encuentran un aumento de la biomasa de plantas anuales bajo la copa de especies arbustivas con el aumento de la severidad hídrica entre zonas mésicas y áridas en Israel, mientras que encuentra mayores densidades de individuos en áreas abiertas aportando de esta manera fuertes evidencias que indican que los arbustos alteran la relación del desempeño de las plantas vs productividad a



lo largo de gradientes de recursos (Holzapfel *et al.*, 2006). Resultados como los nuestros enfatizan la importancia de la inclusión de las interacciones de especies en el estudio de procesos comunitarios, tales como la relación diversidad-productividad. A su vez, recalcan la importancia de examinar los procesos de interacción desde diferentes ópticas, ya que dependiendo del indicador utilizado, el efecto de la especie potencialmente facilitadora sobre la comunidad puede cambiar completamente de dirección y podría llevar a conclusiones erróneas sobre la naturaleza de la interacción.

El índice de interacción comunitario calculado demostró una prevalencia de las asociaciones positivas entre *H. laricifolium* y las comunidades establecidas en ambientes de páramo andino y altiandino. Sin embargo, se observa una alta variabilidad entre sitios e incluso dentro del mismo sitio de muestreo, encontrando valores mayores y menores a 0, lo que nos indica variaciones en la dirección de las asociaciones que podrían implicar co-ocurrencia de interacciones competitivas y facilitativas en estos ambientes de alta montaña. Resultados similares fueron reportados por Anthelme *et al.* (2011) en la alta montaña tropical Ecuatoriana.

## 6.2 ANÁLISIS ESPECIE-ESPECÍFICO: RELACIONES POSITIVAS Y NEGATIVAS ENTRE *H. laricifolium* Y OTRAS ESPECIES DE PÁRAMO ANDINO Y ALTIANDINO

Nuestros resultados muestran una co-ocurrencia de asociaciones positivas y negativas entre *H. laricifolium* y las especies que conforman las distintas comunidades de páramo andino y altiandino descritas. Las diferencias en la identidad de las especies asociadas al arbusto focal entre sitios da cuenta de la alta heterogeneidad espacial imperante en estos ecosistemas y a su vez podría indicar que dicha variabilidad espacial modula la intensidad, importancia y dirección de las interacciones planta-planta en ambientes de alta montaña tropical.

De las 45 especies muestreadas a 3715 m, 16% presentaron asociaciones positivas y 11% presentaron asociaciones negativas con el arbusto focal. Las 7 especies con asociaciones espaciales positivas con el arbusto *H. laricifolium* son: *S. lucida*, *N. marginatum*, *R. acetosella*, *A. elongata*, *N. linearifolia*, *R. flocosa* y los juveniles de *H. laricifolium*. Cada una de estas

especies obtuvieron valores de RII muy cercanos o igual a +1 en al menos uno de los 3 sitios de muestreo lo cual se puede interpretar como un efecto de facilitación del arbusto sobre ellas. Por otro lado, las 5 especies con asociaciones espaciales negativas con *H. laricifolium* y un RII cercano a -1, indicativo de competencia entre estas y el arbusto focal son: *V. myuros*, *G. elegans*, *L. racemosa*, *N. mexicana* y *Calamagrostis sp.* Es interesante que las especies con asociaciones positivas con el arbusto pertenecen a formas de vida herbácea o arbustiva, mientras que las especies con asociaciones negativas son principalmente gramíneas. Esta tendencia podría ayudarnos a interpretar los mecanismos que generan dichos patrones de asociación. Holmgren *et al.* (1997) plantean un modelo que visualiza como los patrones de facilitación pueden ser explicados a partir del efecto simultaneo de las especies facilitadoras sobre la radiación incidente y el contenido de humedad del suelo. Estos autores enfatizan el hecho que el dosel de las plantas produce simultáneamente efectos positivos y negativos. Si tomamos en cuenta que las especies de herbáceas son sensibles al déficit hídrico, mientras que las gramíneas requieren altas cantidades de luz, es de esperar entonces que las hierbas se asocien a la copa del arbusto donde se registró un mayor contenido de humedad en el suelo y menor cantidad de radiación incidente, mientras que las gramíneas se vean afectadas por la sombra producida por la copa y de esta manera se produzca una asociación negativa con el arbusto. Esta discusión se ampliará en el siguiente capítulo donde se presentan resultados del estatus fisiológico de algunas de las especies asociadas.

En los sitios de páramo altiandino se registraron un total de 38 especies, de las cuales 16% de las especies se asocian positivamente con *H. laricifolium* y un 21% presentan asociaciones negativas con el arbusto. Las 6 especies con un RII positivo y con asociaciones espaciales positivas son las siguientes: *C. fissifolia*, *M. imbricatifolia*, *A. tolescensis*, *B. longifolia*, *H. laricifolium* (juveniles de la especie focal) y *Eragrostis sp.* Si bien nuestro trabajo se enfoca principalmente en las interacciones interespecíficas que ocurren en estas comunidades, no se puede dejar de lado el hecho que en ambas altitudes estudiadas prevalecen asociaciones positivas entre *H. laricifolium* y sus conespecíficos, lo cual concuerda con lo encontrado por Cáceres (2011), quien encuentra una agregación a cortas distancias (entre 0 y 4 m) entre

adultos de *H. laricifolium* y sus juveniles en páramo altiandino, y lo que se puede considerar como un ejemplo de patrones espaciales determinados por factores morfológicos y reproductivos. Por otro lado, tal como reporta Cáceres (2011), es interesante mencionar la asociación positiva entre *C. fissifolia* e *H. laricifolium* en estos ambientes, ya que esta especie pertenece a las Orobanchaceae, familia reconocida por su capacidad de establecer relaciones de hemiparasitismo al conectarse con el sistema radicular de las especies que parasita, obteniendo nutrientes y agua de éstas (Adler, 2003).

Las 8 especies asociadas negativamente y que registraron valores de RII cercanos a -1 indicando procesos de competencia con *H. laricifolium* son: *A. acicularis*, *R. acetosella*, *G. elegans*, *H. cetosa*, *L. mima*, *L. racemosa*, *C. acaule* y *G. chamaense*. Es interesante como en estos ambientes la interacción entre *H. laricifolium* y *R. acetosella* es negativa, mientras que en páramo andino se asocian positivamente. Esta herbácea perenne, nativa de Eurasia (Zimmerman & Lechowicz, 1982) es la especie con mayor abundancia en todos nuestros sitios de muestreo, lo cual demuestra su amplio éxito como invasora en los páramos venezolanos. “*The Novel Weapons Hypothesis*” plantea que algunas especies invasoras pueden poseer mecanismos alelopáticos, antibióticos o defensas contra la herbivoría que son únicos en las áreas que invaden, características que les confieren ventajas competitivas a estas especies en nuevos hábitats (Callaway & Ridenour, 2004). No obstante, el hecho que *R. acetosella* se encuentre asociada positivamente en páramo andino podría implicar que la variabilidad abiótica producto de gradientes ambientales en estos ecosistemas de alta montaña influye en la naturaleza y dirección de las interacciones planta-planta. Estos cambios en la dirección de la interacción entre especies también se encontraron entre diferentes sitios de muestreo a una misma altitud. Tal es el caso de la interacción *H. laricifolium* y *B. radians*, la cual se asocia negativamente en el sitio 1 de páramo altiandino, y presenta asociación positiva y un RII cercano a 1 en el sitio 3 de esta altitud. Resultados como estos enfatizan la importancia de tomar en cuenta la alta heterogeneidad espacial en estos ambientes y su influencia en la generación de patrones espaciales en la vegetación.

El hecho que la proporción de asociaciones positivas vs. negativas sea mayor en el páramo andino que en el altiandino nos lleva a rechazar la primera de nuestras hipótesis de

investigación la cual planteaba que se observaría un aumento de la importancia de las interacciones espaciales locales positivas en el páramo altiandino, vinculado al incremento de la severidad ambiental en este ecosistema. Este resultado puede estar asociado al hecho de que en ambas altitudes de muestreo fueron detectadas condiciones microambientales que pueden considerarse severas. Por esta misma razón nuestros resultados no aportan evidencia a favor de la hipótesis de gradiente de stress (Bertness & Callaway, 1994) la cual ha sido validada en ambientes alpinos (Callaway *et al.*, 2002) y en otros ambientes tropicales (Anthelme *et al.*, 2011). En este orden de ideas hay evidencias que sugieren que los procesos de facilitación pueden disminuir o desaparecer en ambientes de estrés severo (Michalet, 2006), que la relación competencia-facilitación depende del gradiente de estrés involucrado (Maestre *et al.*, 2009) y que la magnitud y dirección de las interacciones entre plantas puede cambiar de acuerdo a las características de las especies que interactúan (Miriti, 2006; Maestre *et al.*, 2009). Diferencias sutiles pueden causar variabilidad en los resultados de interacciones entre plantas (Dullinger *et al.*, 2007), de allí la importancia de evaluar este tipo de interacciones desde múltiples enfoques y tener en cuenta la heterogeneidad del sistema que se está evaluando como ocurre en este caso.

### 6.3 ANÁLISIS GLOBALES

Los análisis multivariados permitieron observar una clara diferenciación en la estructura de las comunidades de los dos ambientes de alta montaña estudiados. De la misma manera, estos análisis muestran como las comunidades asociadas a la copa de *H. laricifolium* presentan una composición florística distintiva, que difiere de la que se encuentra en áreas abiertas fuera de la influencia del arbusto, tendencia que se hace más explícita en el páramo altiandino. Si bien nuestros resultados confirman la existencia de co-ocurrencia de asociaciones positivas y negativas en ambos ambientes estudiados, dando indicios de que efectivamente facilitación y competencia actúan simultáneamente en la estructuración de estas comunidades, es evidente que existe un pool de especies que consistentemente se encuentran agregadas en la vecindad de *H. laricifolium*, y otras con relaciones espaciales negativas. Es decir, claramente nuestro arbusto modifica la estructura

de la comunidad tanto en el páramo andino como en el altiandino. Por lo tanto, se pudiera pensar en esta especie como un “ingeniero ecosistémico”.

#### 6.4 INTERACCIONES INTERESPECIFICAS ENTRE *H. laricifolium* Y OTRAS ESPECIES: IMPLICACIONES EN EL ESTUDIO DE INTERACCIONES PLANTA-PLANTA EN LA ALTA MONTAÑA TROPICAL

La importancia de las interacciones entre plantas en la estructuración de comunidades vegetales en la alta montaña tropical ha sido poco explorada; un estudio muy reciente realizado en la alta montaña Ecuatoriana reporta principalmente procesos de facilitación en estos ecosistemas (Anthelme *et al.*, 2011). La co-ocurrencia de procesos de facilitación y competencia en ambientes ha sido descrita principalmente en interacciones intraespecíficas en rosetas gigantes (Smith, 1981), es por esto que nuestros resultados de la presencia simultánea de asociaciones positivas y negativas entre *H. laricifolium* y las especies que integran las comunidades de páramo andino y altiandino constituyen un aporte importante en el conocimiento de interacciones planta-planta en ambientes de alta montaña. Adicionalmente la respuesta diferencial del efecto del arbusto focal sobre el biovolumen y la densidad de los individuos en estas comunidades subraya la importancia de incluir análisis poblacionales y ecofisiológicos para una mejor aproximación a la comprensión de los mecanismos que subyacen tras estas interacciones. La alta variabilidad en la estructura de las comunidades y el tipo de asociaciones entre especies encontrada en los diferentes sitios de este estudio demuestra que la heterogeneidad espacial constituye un importante factor modulador de la dirección de las interacciones planta-planta en la alta montaña tropical.

## 7.- BIBLIOGRAFIA

1. Adler, L. 2003. Host species affects herbivory, pollination and reproduction in experiments with parasitic *Castilleja*. *Ecology*. 84 (8). 2083-2091.
2. Alvizu, P. 2004. Complejidad y respuesta funcional de la vegetación de páramo a lo largo de gradientes altitudinales. Tesis de Doctorado en Ecología Tropical. ICAE. ULA. Mérida, Venezuela.
3. Anderson, M.J., Gorley R.N y K.R Clarke. 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods. PRIMER-E. Plymouth, U.K. 217 pp.
4. Anthelme, F., Buendía, B., Mazoyer, C. y O. Dangles. 2011. Unexpected mechanisms sustain the stress gradient hypothesis in a tropical alpine environment. *Journal of Vegetation Science*. 23: 62-72.
5. Anthelme, F. y O. Dangles. 2012. Plant-plant interactions in tropical alpine environments. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 14 (5): 363-372
6. Armas, C., Ordiales, R., y F. Pugnaire. 2004. Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology*. 85 (10): 2682-2686.
7. Badano, E., Molina-Montenegro, M., Quiroz C. y L. Cavieres. 2002. Efectos de la planta en cojín *Oreopolus glacialis* (Rubiaceae) sobre la riqueza y diversidad de especies en una comunidad alto-andina de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*. 75: 757-765.
8. Badano, E., Cavieres, L., Molina-Montenegro, M. y C. Quiroz. 2005. Slope aspect influences plant association patterns in the Mediterranean matorral of central Chile. *Journal of Arid Environment*. 62: 93-108.
9. Baruch, Z. 1984. Ordination and classification of vegetation along an altitudinal gradient in the Venezuelan Páramos. *Vegetatio*: 55 (2): 115-126.
10. Bertness, M. y R. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*. 9 (5): 190-193.
11. Brooker, R., Maestre, F., Callaway, R., Lortie, C., Cavieres, L., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Sylvain D., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F.,

- Quiroz, C., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan M., Touzard, B. y Michalet R. 2008. **Facilitation in plant communities: the past, the present and the future.** *Journal of Ecology*.96: 18-34.
12. Cáceres, Y. 2011. **Relaciones espaciales y mecanismos de interacción entre un arbusto dominante (*Hypericum laricifolium*) y otras especies de plantas en el páramo Altandino.** Trabajo de Grado de Maestría. Postgrado en Ecología Tropical. Universidad de los Andes.
13. Callaway, R.M 1995. **Positive interactions among plants.** *Botanical Review*. 61 (4): 306-349.
14. Callaway, R.M & L.R Walker. 1997. **Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities.** *Ecology*. 78 (7): 1958-1965.
15. Callaway, R.M. 1998. **Competition and facilitation on elevation gradients in subalpine forests of the northern Rocky Mountains, USA.** *Oikos*. 82 (3): 561-573.
16. Callaway, R. M. & F. I. Pugnaire. 1999. **Facilitation in plant communities.** En: Pugnaire, F. I. y Valladares, F. (Eds), *Handbook of functional plant ecology.* Marcel Dekker, Pp. 623-648.
17. Callaway, R.M, Brooker, R.W, Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F., Newingham, B., Aschehoug, E., Armas, C., Kikvidze, D y Cook, B. 2002. **Positive interacciones among alpine plants increase with strees.** *Nature*.417: 844- 84
18. Callaway, R.M. y W.M. Ridenour 2004. **Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability.** *Front. Ecol. Environ*. 2(8): 436-443.
19. Cavieres L. A., PeñalozaA., Papic, A. CyMTambutti. 1998. **Efecto nodriza del cojín *Laretia acaulis* (Umbelliferae) en la zona alto-andina de Chile central.** *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 337-347
20. Cavieres, L. & E. Badano. 2009. **Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level?** *Journal of Ecology*. 97: 1181-1191.
21. Clarke, K.R. & R.M. Warwick. 2001. **Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation.** 2da Edición. PRIMER-E: Plymouth. 177 Pp.

22. Colwell R. & J.A. Coddington. 1994. **Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation.** *Phyl. Trans. R. Soc. Lond. B.* 345: 101-118.
23. Colwell, R.K., Xuan Mao C., y J. Chang. 2004. **Interpolating, extrapolating and comparing incidence-based species accumulation curves.** *Ecology.* 85(10): 2717-2727.
24. Choler, P., Michalet, R. y R. Callaway. 2001. **Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities.** *Ecology.* 82 (12): 3295-3308.
25. Crawley, M.J. 1997. **Life History and Environment.** En: Crawley, M.J (Ed). *Plant Ecology.* Cambridge University Press. UK. 717 Pag.
26. Dale, M. 1999. **Spatial pattern analysis in plant ecology.** Cambridge studies in ecology. U.K. 325 pag.
27. Dullinger, S., Kleinbauer, I., Pauli, H., Gottfried, M., Brooker, R., Nagy, L., Theurillat, J.P, Holten, J.I., Abdalabze, O., Benito, J.L., Borel, J.L., Coldea, G., Ghosn,d., Kanka, R., Merzouki, A., Klettner, C., Moiseev, P., Molau, U., Reiter, K., Rossi, G., Stanisci, A., Tomaselli, M., Unterlugauer, P., Vittoz, P. y G. Grabherr. 2007. **Weak and variable relationships between environmental severity and small-scale co-occurrence in alpine plant communities.** *Journal of Ecology.* 95: 1284-1295.
28. Greig-Smith, P. 1983. **Quantitative plant ecology.** 3ra Edición. Blackwells, Oxford.
29. Gutiérrez, J.R., Meserve, P.L., Contreras, L.C., Vásquez, H. y F.M. Jaksic. 1993. **Spatial distribution of soil nutrients and ephemeral plants underneath and outside the canopy of *Porlieria chilensis* shrubs (Zygophyllaceae) in arid coastal Chile.** *Oecologia.* 95: 374-352.
30. Hacker, S. & S. Gaines, 1997. **Some implications of direct positive interactions for community species diversity.** *Ecology.* 78 (7): 1990-2003.
31. Hasse, P. 2001. **Can isotropy vs. Anisotropy in the spatial association of plant species reveal physical vs. biotic facilitation?** *Journal of Vegetation Science.* 12 (1): 127-136
32. Holmgren, M., Scheffer, M., y M.A. Huston. 1997. **The interplay of facilitation and competition in plant communities.** *Ecology.* 78 (7): 1966- 1975.
33. Holzapfel, C., Tielbörger, K., Parag, H.A., Kigel, J. y M. Sternberg. 2006. **Annual plant-shrub interactions along a aridity**



- gradient. *Basic and Applied Ecology*. 7: 268-279.
34. Jones, C. G., Lawton, J.H., y M. Shachak. 1994. **Organisms as ecosystem engineers**. *Oikos*. 69: 373-386.
35. Klanderud, K. & Ø. Totland. 2005. **The relative importance of neighbours and abiotic environmental conditions for population dynamic parameters of two alpine plant species**. *Journal of Ecology*. 93: 493-501.
36. Kikvidze, Z., Pugnaire, F., Brooker, R., Choler, P., Lortie, C., Michalet, R. y R. Callaway. 2005. **Linking patterns and processes in alpine plant communities: a global study**. *Ecology*. 86 (6): 1395-1400.
37. Law, R., Purves, D.W., Murrell, D.J., y U. Dieckmann. 2002. **Causes and effects of small-scale spatial structure in plant populations**. Interim Report. IR-02-040. Laxenburg, Austria. 28 pag.
38. Llambí, L.D., Law, R. y A. Hodge. 2004. **Temporal changes in local spatial structure of late-successional species: establishment of Andean caulescent rosette plant**. *Journal of Ecology*. 92 (1): 122-131.
39. Legendre, P. & L. Legendre, 1998. **Numerical Ecology**. Elsevier Science. Amsterdam. 870 pag.
40. Maestre, F., Callaway, R.M., Valladares, F. y C. Lortie. 2009. **Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities**. *Journal of Ecology*. 97: 199-205.
41. McAuliffe, J.R. 1984. **Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros**. *Oecología*. 64: 319-321.
42. Michalet, R., Brooker, R.W., Cavieres, L.A., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Pugnaire, F., Valiente-Banuet, A., y R.M Callaway. 2006. **Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities?** *Ecology Letters*. 9: 767-773.
43. Miriti, M. 2006. **Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub**. *Journal of Ecology*. 94: 973-979.
44. Pugnaire, F.I., Armas, C. y F. Valladares. 2004. **Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community**. *Journal of Vegetation Science*. 25: 85-92.
45. Quinn, G. P. y M. J. Keough. 2002. **Experimental design and data analysis for Biologist**. Cambridge University Press. 577 pp.

46. Purves, D.W. y R. Law. 2002. Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant's-eye view. *Journal of Ecology*. 90: 121-129.
47. Sarmiento, L y L.D Llambí, 2011. Regeneración del páramo después de un disturbio agrícola: síntesis de dos décadas de investigaciones en sistemas con descansos largos de la Cordillera de Mérida. En: Herrera, F & Herrera. I. (Ed): La Restauración ecológica en Venezuela. Fundamentos y Experiencias. Ediciones IVIC. Caracas, Venezuela.
48. Silvertown, J. & J.B. Wilson. 1994. Community structure in a desert perennial community. *Ecology*. 75 (2): 409-417.
49. Smith, A. 1981. Growth and population dynamics of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. Smithsonian Institution Press. Vol. 48. 49 pag. Washington. USA.
50. Tewksbury, J. & J. Lloyd. 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia*. 127: 425-434
51. Tirado R. & F. Pugnaire, 2005. Community structure and positive interactions in constraining environments. *OIKOS*. III: 437-444.
52. Tillman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*. 75 (1): 2-16.
53. Valiente-Banuet, A. & E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan valley, México. *Journal of Ecology*. 79: 961-971.
54. Walker, L.R. 1994. Effects of fern thickets on wood and development on landslides in Puerto Rico. *Journal of Vegetation Science*. 5: 525-532.
55. Zimmerman, J.K & M. J. Lechowicz. Response to moisture stress in male and female plants of *Rumex acetosella* L. (Polygonaceae). *Oecologia*. 53: 305-309.

## CAPITULO IV

VARIACION DEL ESTATUS HÍDRICO DE PLANTAS ASOCIADAS AL ARBUSTO DOMINANTE *Hypericum laricifolium* Juss: Diferencias entre especies asociadas positiva y negativamente

## 1.- INTRODUCCIÓN

En este capítulo se presentan los resultados de las relaciones hídricas de algunas de las especies asociadas positiva y negativamente al arbusto *H. laricifolium* en ambientes de páramo andino y altiandino. Inicialmente se describe brevemente la importante relación entre la distribución de las especies y el contenido de agua disponible y se presentan algunas evidencias que ilustran la relación entre mejoramiento de las condiciones hídricas bajo plantas nodrizas y patrones de asociación entre especies. Seguidamente se detalla la metodología utilizada para la descripción de las relaciones hídricas de las especies estudiadas y los resultados obtenidos de estas especies. Finalmente se realiza una breve discusión de los diferentes tipos de respuesta encontrados en individuos de las diferentes especies establecidos en áreas abiertas y bajo la influencia de *H. laricifolium*, tratando de relacionar dichas respuestas con algunos mecanismos que podrían explicar las asociaciones espaciales encontradas en estos dos ambientes de alta montaña tropical.

## 2.- MARCO TEORICO

El contenido de agua disponible en el suelo controla la distribución de plantas desde escalasmicroambientales a continentales. La precipitación y temperatura son los controladores primarios de la distribución de biomas en el mundo, y ambos factores están correlacionados cercanamente con la productividad neta (Hull, 2008). Estudios realizados en ambientes de alta montaña tropical sugieren que las bajas temperaturas y heladas, predominancia de ciclos diarios de temperatura, ciclos diarios de disponibilidad de agua, estacionalidad hídrica y la interacción de factores hídrico-térmicos son los principales factores de estrés determinantes en la actividad metabólica de las plantas de estas áreas (Azócar & Rada, 1993).

Las especies de plantas perennes que habitan ambientes severos se encuentran adaptadas a baja disponibilidad de recursos, disturbios y limitaciones físicas de crecimiento (Dormann & Brooker, 2002); estas especies pueden sobrevivir y mantener su crecimiento en ambientes con baja disponibilidad de agua mediante mecanismos de resistencia a la sequía que pueden ser o bien mecanismos de evasión o de tolerancia a la desecación. Dentro de los mecanismos de evasión se incluye: almacenamiento interno de agua, desplazamiento temporal de la actividad metabólica, control estomático, pérdida de las hojas. Por su parte, entre los mecanismos de tolerancia a la desecación se encuentra el ajuste osmótico, el cual es un mecanismo de aclimatación que permite mantener el turgor y volumen de la célula aun cuando los potenciales hídricos del suelo sean muy negativos; la disminución del contenido de agua en la célula es otro mecanismo de tolerancia, en éste, la remoción de pequeñas cantidades de agua desde células pequeñas (con paredes rígidas) reduce la presión de turgor rápidamente, aumentando la habilidad para extraer agua del suelo a muy bajos potenciales hídricos. En el páramo, los mecanismos de regulación del balance hídrico pueden variar para una misma especie dependiendo de su estadio en el ciclo de vida y del ambiente específico en el que crece y para especies diferentes los mecanismos varían de acuerdo a la forma de crecimiento (Meinzer *et al.*, 1994; Azócar & Rada, 2006).

En hábitats estresantes las interacciones positivas entre especies tienden a ser comunes y a aumentar en importancia (Bertness & Callaway, 1994; Callaway *et al.*, 2002). Existe una gama de estudios que indican que estas interacciones facilitativas son comunes en ambientes alpinos (Choler *et al.*, 2001; Kikvidze *et al.*, 2005), los cuales son reconocidos por presentar condiciones ambientales severas tales como bajas temperaturas, exceso de radiación y sustrato inestable (Körner, 1999).

Holmgren *et al.* (1997) realizan una revisión de ejemplos de interacciones positivas en un variado rango de ecosistemas, que incluyen desiertos, dunas, arbustales mediterráneos, sabanas tropicales entre otros. Estos ejemplos ilustran que el mejoramiento de las relaciones hídricas de las plantas bajo la sombra de especies nodrizas es el mecanismo más común involucrado en los patrones de asociación entre especies, a pesar de que se han reportado otros mecanismos tales como incremento de nutrientes o protección contra la herbivoría bajo la copa de especies facilitadoras. En

general, el microclima bajo los arbustos se caracteriza por bajos niveles de radiación y amplitudes térmicas, lo que lleva a menores demandas evaporativas comparadas con condiciones de áreas abiertas entre arbustos. Adicionalmente, una mayor cobertura de herbáceas y hojarasca tienen el potencial de incrementar el contenido de humedad en el suelo al aumentar la infiltración y disminuir la evaporación desde la superficie del suelo (Holzapfel & Mahall, 1999). Holzapfel *et al.* (2006) al estudiar asociaciones entre arbustos y plantas anuales en zonas áridas sugieren que, al ser el agua el principal factor limitante en estos sistemas, las interacciones positivas encontradas a lo largo de un gradiente de aridez son el resultado de un efecto positivo del arbusto al disminuir el estrés hídrico mediante el sombreado que produce la copa o al mejorar la estructura del suelo y los patrones de infiltración bajo los arbustos. El análisis de los patrones de distribución de la vegetación a lo largo de gradientes ambientales ha sido una larga tradición en la ecología. Sin embargo, estudios que combinen estos patrones con respuestas fisiológicas de los individuos a diferentes factores ambientales son menos comunes (Holmgren, 2000).

Para entender los mecanismos tras el efecto neto de plantas nodriza en el establecimiento, es necesario conocer respuestas combinadas de las plántulas a múltiples factores ambientales, por ejemplo la respuesta de las plantas al efecto combinado de luz y agua, el cual se caracteriza por un *trade-off* entre la tolerancia a la desecación y a la sombra (Holmgren *et al.*, 1997). El estadio de una planta o su tamaño son los indicadores más utilizados para medir su desempeño bajo diferentes condiciones ecológicas, incluyendo la respuesta de la planta a la vecindad. Esta respuesta a las condiciones locales varía desde el establecimiento de la plántula hasta la senescencia (Miriti, 2006). Los experimentos más comunes para investigar los efectos positivos entre plantas incluyen la remoción de la especie potencialmente facilitadora y el posterior monitoreo del crecimiento, sobrevivencia y reproducción de las especies potencialmente involucradas en la interacción. Otras aproximaciones incluyen manipulación de la copa o el sistema radicular del supuesto benefactor, sin remoción de la planta completa. A pesar de que la remoción podría no confirmar el mecanismo activo específico, es una buena manera de distinguir entre efecto biótico y de micrositio, una distinción que es difícil de hacer sin experimentación (Callaway, 2007)

### 3. ANTECEDENTES DE INVESTIGACIÓN

Existen una serie de estudios desarrollados en ambientes áridos donde se han descrito las relaciones hídricas de especies asociadas espacialmente a plantas potencialmente nodrizas. Estos estudios reportan diferentes respuestas de las especies, desde facilitación hasta competencia asociada al contenido de agua disponible en el suelo. Fonteyn & Mahall (1981) en un estudio en el desierto de Mojave para determinar el grado de interferencia entre las especies *Larrea tridentata* y *Ambrosia dumosa* encontraron, al medir potenciales hídricos *pre-dawn*, que existe interferencia (competencia) por agua en sitios con muy baja disponibilidad de agua en el suelo. Barner y Archer (1999) en pastizales y sabanas del sur de Texas al estudiar el comportamiento de algunas especies asociadas a *Prosopis glandulosa* (especie que actúa como planta nodriza de arbustos como *Zanthoxylum fagara* y *Berberis trifoliolata*) encontraron un aumento del contenido de N en hoja y mejores potenciales *pre-dawn* en individuos agrupados bajo la copa de la especie nodriza con respecto a aquellos creciendo fuera de la copa; este resultado se intensificó bajo condiciones de desecación. Forseth *et al.* (2001) en el noreste de Utah examinaron las consecuencias de la asociación de la herbácea perenne *Cryptantha flava* con diferentes arbustos encontrando una reducción de la tasa de fotosíntesis diaria de los individuos bajo los arbustos: estos autores reportaron que el sombreado de los arbustos no reduce la conductancia estomática de ésta herbácea, lo que aunado con temperaturas foliares similares bajo el arbusto y en áreas abiertas resulta en una reducción de la tasa transpiratoria de sólo 20% bajo el arbusto. De la misma manera, reportan que el potencial hídrico de las hojas entre individuos establecidos bajo el arbusto y en áreas abiertas no difiere (Ver también Holzapfel & Mahall (1999); Fernández *et al.* (2006); Pugnaire *et al.* (1996) para otros ejemplos).

En la alta montaña tropical, y específicamente en el páramo desértico, son muy pocos los estudios que involucran explícitamente interacciones planta-planta y la respuesta hídrica de las especies asociadas. Cáceres (2011), en una de nuestras localidades de estudio, encuentra que los individuos de las especies *Lucilia venezuelense*, *Senecio formosus*, *Belloa longifolia*, *Aciachne pulvinata* y *Rumex acetosella*, asociados positivamente al dosel de *H. laricifolium*, manifestaron potenciales hídricos mínimos (a

medio día) más positivos indicando una mejora en su desempeño al encontrarse bajo la copa del arbusto; por su parte, esta autora reporta para la especie *Castilleja fissifolia* el comportamiento contrario (potenciales mínimos más positivos en áreas abiertas).

#### 4.- METODOLOGÍA

##### 4.1 DETERMINACIÓN DE POTENCIAL HÍDRICO MÍNIMO EN CAMPO ( $\Psi_{lmin}$ )

Se realizaron mediciones del potencial hídrico foliar entre las 10:00 y las 12:00 h en individuos de las especies con patrones claros de asociación espacial al arbusto facilitador, en muestras foliares en días despejados durante la estación seca (Enero y Febrero 2012), empleando para ello una bomba de presión (Scholander PMS mod 600, Corwallis, Oregon, USA). Se escogieron las especies con asociación estadística significativa que presentaran las mayores abundancias, utilizando para ello los resultados de las pruebas de t pareadas descritas en el Capítulo III. Las especies que se estudiaron se presentan en la tabla 4.1.

Estas medidas se realizaron en muestras de individuos seleccionados al azar establecidos en zonas bajo la influencia de *H. laricifolium* (Bajo Arbusto) y en áreas abiertas sin la influencia del arbusto (Fuera Arbusto). Para cada una de las especies se realizaron 5 réplicas por situación, aunque en el caso de *V. myurus* solo se encontraron individuos vivos en una de las situaciones de muestreo (Fuera Arbusto). Estos muestreos se realizaron con la finalidad de evaluar el efecto de *H. laricifolium* sobre el desempeño hídrico de las especies asociadas espacialmente a este, en ambientes con diferentes niveles de severidad ambiental.

Tabla 4.1 Especies asociadas al arbusto *H. laricifolium* utilizadas en los análisis ecofisiológicos

Altitud (msnm)	Especies	Forma de vida	Tipo De Asociación
3715 m	<i>Stevia lucida</i>	Arbusto	Positiva
	<i>Noticastrum marginatum</i>	Hierba	Positiva
	<i>Vulpia myuros</i>	Gramínea en Macolla	Negativa
	<i>Rumex acetosella</i>	Hierba	Positiva
4300 m	<i>Castilleja fissifolia</i>	Hierba	Positiva
	<i>Monticalia imbricatifolia</i>	Subfrútice	Positiva
	<i>Aciachne acicularis</i>	Cojín	Negativa
	<i>Rumex acetosella</i>	Hierba	Negativa

#### 4.2 COMPONENTES DEL POTENCIAL HIDRICO

La curva presión-volumen es la técnica comúnmente utilizada para estudiar las relaciones hídricas en plantas (He *et al.*, 2007). En este trabajo se realizaron curvas Presión-Volumen en el laboratorio con individuos de las especies listadas en la tabla 4.1, siguiendo el protocolo expuesto a continuación:

1.- Se colectaron en campo 5 individuos de cada especie por situación de muestreo. Cada individuo se almacenó en un envase o en papel absorbente saturado con agua para evitar la transpiración de las muestras durante el transporte.

2.- Una vez en el laboratorio, se dejaron rehidratar en un lapso de 12 horas en total oscuridad.

3.- Usando una muestra foliar de cada individuo colectado y haciendo uso de una bomba de presión se realizaron mediciones del potencial hídrico e inmediatamente el peso de la muestra foliar para obtener los puntos de la curva; obteniendo entre 10 y 12 puntos por muestra foliar.

4.- Cada muestra se secó en la estufa durante 72 horas para obtener el peso seco.



Una vez obtenido el peso seco se procedió a calcular el contenido de agua extraída (Ro) a través de la ecuación:

$$Ro = \frac{(P(\Psi_{sat}) - P(\Psi_l))}{(P(\Psi_{sat}) - P_s)}$$

Ecuación 4.1

Donde:

P ( $\Psi_{sat}$ ): Peso fresco en el potencial hídrico de saturación

P ( $\Psi_l$ ): Peso fresco a cada potencial hídrico dado

P<sub>s</sub>: Peso seco

A partir de los valores de contenido de agua extraída y el inverso del potencial hídrico se realizaron las curvas, de las cuales se calcularon los siguientes componentes:

Potencial osmótico de saturación ( $\Psi_{sat}$ ): valores positivos de potenciales de saturación benefician la elongación de las células y el crecimiento de la planta, así como otros procesos fisiológicos y fisicoquímicos (He *et al.*, 2007). Este parámetro es utilizado para determinar la capacidad de osmoregulación de la célula (Goldstein, 1989)

Potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ( $\Psi_{TLP}$ ): al igual que el  $\Psi_{sat}$  se utiliza para determinar la capacidad de osmoregulación de los tejidos de la planta. Valores más negativos del  $\Psi_{TLP}$  se considera como una medida de la habilidad de la planta para realizar ajustes osmóticos y de esta manera mantener parcialmente el turgor de sus tejidos (Goldstein, 1989).

Módulo de elasticidad ( $\epsilon_{max}$ ): la capacidad de la célula de perder volumen y por ende la capacidad de disminuir el potencial hídrico antes de alcanzar el punto de pérdida de turgor depende de la elasticidad de la célula, expresada a través del módulo de elasticidad. Una mayor elasticidad de la pared celular se expresa a través de un valor pequeño del módulo (Lambers *et al.*, 2008).

La comparación de los componentes del potencial hídrico con los potenciales hídricos mínimos obtenidos en campo hace posible realizar inferencias sobre el estatus hídrico de la planta. A partir de esta comparación se determinó si existe alguna diferencia en las relaciones hídricas entre individuos establecidos bajo la influencia de la copa de *H. laricifolium* y en áreas abiertas.

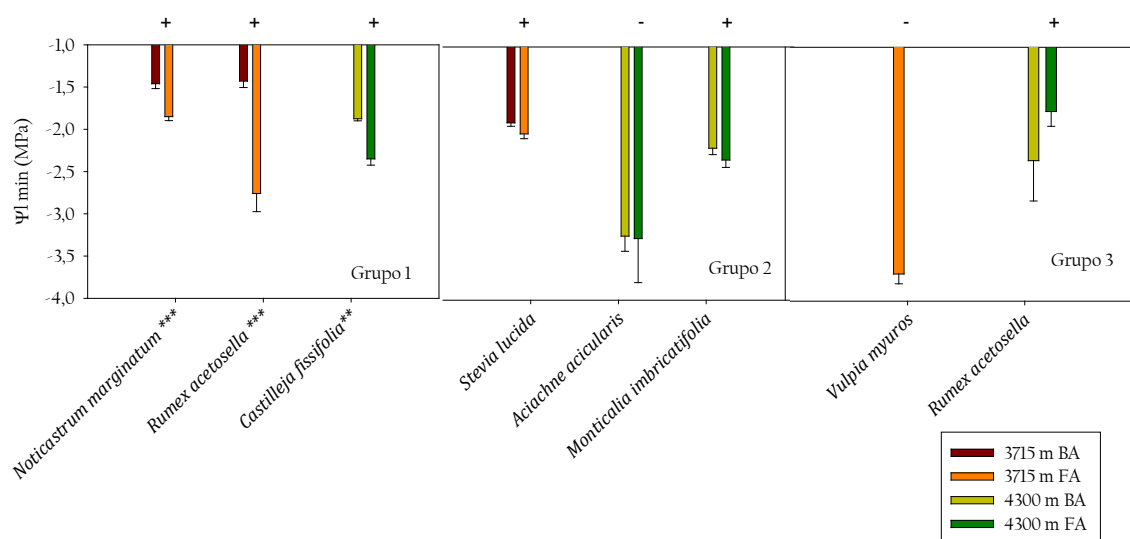
#### 4.3 ANÁLISIS DE LOS DATOS

Se realizaron análisis de varianza por permutaciones (PERMANOVA) de 1 vía utilizando como factor la situación de muestreo (Bajo y fuera del arbusto) para comparar los valores de  $\Psi_{l\ min}$ ,  $\Psi_{sat}$ ,  $\Psi_{TLP}$  y  $\varepsilon_{max}$  obtenidos de individuos establecidos bajo y fuera de la influencia del arbusto. Estos análisis se realizaron con el programa PERMANOVA + for PRIMER Versión 6.0 (Anderson, *et al.* 2008). Con la finalidad de detectar diferencias significativas entre los valores de  $\Psi_{l\ min}$  y  $\Psi_{TLP}$  se realizó una comparación de medias para muestras independientes (Prueba t), utilizando el programa SPSS V. 17.

## 5. RESULTADOS

### 5.1 POTENCIALES HÍDRICOS EN CAMPO

En la figura 4.1 se presentan los  $\Psi_{1 \text{ min}}$  reportados en campo para las 7 especies con mayor abundancia que presentan una asociación clara con el arbusto focal (ya sea positiva o negativa). Estas especies se separaron en tres diferentes grupos partiendo de la respuesta hídrica generada por la asociación con el arbusto *H. laricifolium*.



\*Los signos en el área superior del gráfico indican la dirección de la asociación espacial local de la especie evaluada con *H. laricifolium*

Figura 4.1. Potenciales hídricos mínimos para las 7 especies en estudio (Las barras de error corresponden al error estándar).

El grupo 1, donde encontramos a *N. marginatum* (a 3715 m), *R. acetosella* (a 3715 m) y *C. fissifolia* (a 4300 m), agrupa a las especies con potenciales hídricos mínimos más positivos en ambientes bajo la copa del arbusto focal. Todas estas especies presentan asociación espacial positiva con *H. laricifolium* y en los tres casos la diferencia entre los  $\Psi_{1 \text{ min}}$  en individuos bajo y fuera de la influencia del arbusto es significativa (*N.*

*marginatum* pseudo- $F=27,161$ ;  $p=0,0089$ , *R. acetosella* pseudo-  $F=58.963$ ;  $p=0.0077$  y *C. fissifolia* pseudo- $F=29.87$ ;  $p=0.0166$ ).

El grupo 2 incluye a las especies con  $\Psi_{l\min}$  similares tanto en ambientes bajo la copa del arbusto como en áreas abiertas (no existen diferencias estadísticamente significativas); en éste grupo encontramos dos especies con asociación espacial positiva a *H. laricifolium* que son *S. lucida* y *M. imbricatifolia* y la especie *A. acicularis* que presentó una asociación espacial negativa con el arbusto.

Finalmente en el grupo 3 se ubicaron dos especies con respuestas “particulares”; *V. myuros* que presentó potenciales muy bajos en áreas abiertas, pero que sin embargo nunca fue encontrada en áreas bajo *H. laricifolium*, lo cual nos sugiere efectos competitivos entre estas dos especies. La otra especie de este grupo es *R. acetosella* a 4300 m, especie que cambia la dirección de la asociación de positiva a negativa entre las dos altitudes estudiadas y que además cambia su respuesta desde el punto de vista hídrico; a 4300 m los individuos establecidos fuera de la influencia del arbusto presentan  $\Psi_{l\min}$  más positivos que aquellos individuos bajo la copa de *H. laricifolium* (aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas).

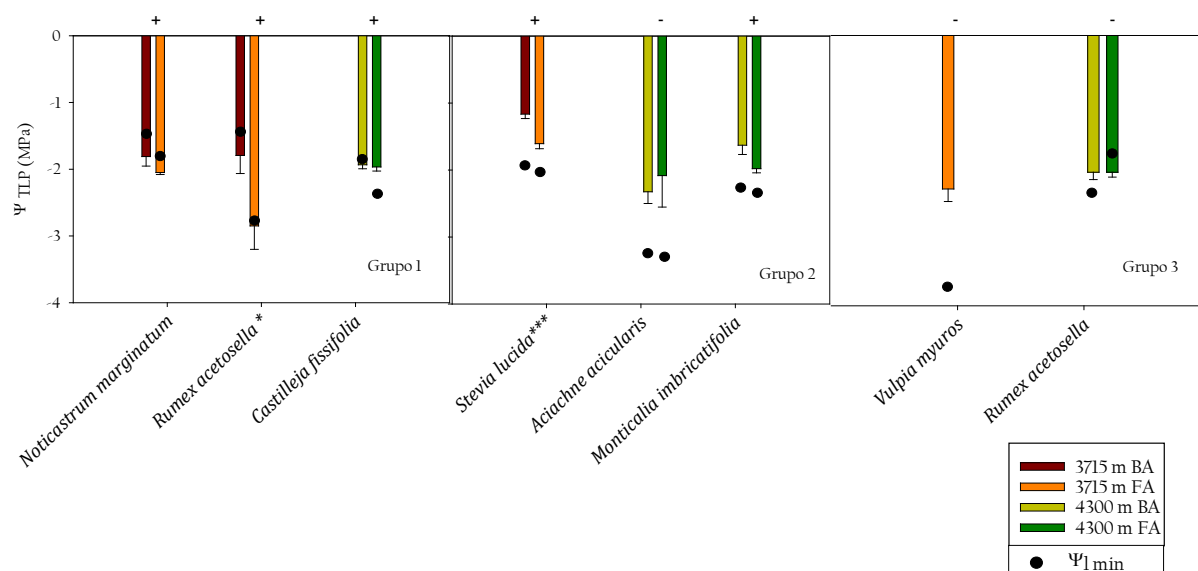
Para facilitar los análisis subsecuentes se utilizarán estos tres grupos de especies.

## 5.2 COMPONENTES DEL POTENCIAL HÍDRICO

### 5.2.1 Potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ( $\Psi_{TLP}$ )

La figura 4.2 presenta los valores de  $\Psi_{TLP}$  obtenidos de las curvas presión volumen (barras) y los  $\Psi_{l\min}$  obtenidos en campo (puntos) para los tres grupos de especies identificados en el apartado anterior. En el grupo 1 se aprecian leves diferencias entre el valor de  $\Psi_{TLP}$  obtenido para los individuos establecidos en áreas bajo la influencia de *H. laricifolium* y áreas abiertas, aunque solo una de estas tres especies (*R. acetosella* a 3715 m) presenta valores diferentes estadísticamente (pseudo- $F=5.6876$ ;  $p=$

0.1005). Adicionalmente se observa que los valores de  $\Psi_{TLP}$  son muy cercanos a los valores de  $\Psi_{1\min}$  (no existen diferencias significativas).



\*Los signos en el área superior del gráfico indican la dirección de la asociación espacial local de la especie evaluada con *H. laricifolium*

Figura 4.2. Potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ( $\Psi_{TLP}$ ) para las 7 especies en estudio. (Se presentan los  $\Psi_{1\min}$  con fines comparativos; las barras de error corresponden al error estándar.)

En el grupo 2, al igual que en el grupo anterior, encontramos algunas diferencias entre los valores de  $\Psi_{TLP}$  de individuos bajo y fuera de la influencia del arbusto. En este caso se encontraron diferencias significativas entre situación de muestreo para individuos de la especie *S. lucida* (*pseudo-F*= 19.184; *p*= 0.0081).

Sin embargo, en este grupo si se observan grandes diferencias entre los valores de  $\Psi_{TLP}$  y  $\Psi_{1\min}$  para las tres especies, las cuales son estadísticamente significativas tanto en individuos establecidos bajo la copa (BA) como en individuos de áreas abiertas

(FA) (*S. lucida*: BA:  $t= 3,145$ ;  $p= 0,012$ . FA:  $t=3,513$ ;  $p= 0,007$ . *A. acicularis*: BA:  $t=2,718$ ;  $p= 0,035$ . FA:  $t=1,527$ ;  $p= 0,107$ . *M. imbricatifolia*: BA: $t= 3,983$ ;  $p= 0,007$ . FA:  $t=2,883$ ;  $p= 0,028$ ).

En el grupo 3, la especie *R. acetosella* (a 4300 m) no presenta diferencias de  $\Psi_{TLP}$  entre las situaciones de muestreo y aunque los valores de  $\Psi_{TLP}$  son ligeramente más positivos que el  $\Psi_{1min}$  no existen diferencias significativas. En el caso de *V. myuros* no fue posible realizar las mediciones correspondientes a individuos establecidos bajo la copa del arbusto, sin embargo al comparar los valores de  $\Psi_{TLP}$  y  $\Psi_{1min}$  vemos como el valor de potencial de campo es significativamente menor que el valor de  $\Psi_{TL}$  ( $t= 5,488$ ;  $p= 0,0001$ ).

### 5.2.2 Potencial osmótico de saturación ( $\Psi_{sat}$ )

Tabla 4.2 Potencial osmótico de saturación para las 6 especies en estudio  
(Valores de error estándar entre paréntesis).

Especies	$\Psi_{sat}$ (MPa)		Significancia
	BA	FA	
GRUPO 1 <i>N. marginatum</i> <i>R. acetosella</i> (3715 m) <i>C. fissifolia</i>	-1.39 (0,13)	-1,29 (0,12)	NS
	-0,96 (0,05)	-1,30 (0,04)	* (F=28,215 ; p= 0,0983)
	-1.52 (0,12)	-1,46 (0,07)	NS
GRUPO 2 <i>S. lucida</i> <i>A. acicularis</i> <i>M. imbricatifolia</i>	-0,99 (0,07)	-1,25 (0,06)	** (F=5,211; p= 0,0747)
	-1,67 (0,23)	-1,34 (0,44)	NS
	-1,21 (0,16)	-1,27 (0,29)	NS
GRUPO 3 <i>R. acetosella</i> (4300 m)	-1,53 (0,24)	-1,63 (0,12)	NS

¶

La tabla 4.2 presenta los valores de  $\Psi_{sat}$  para 6 de las especies en estudio. En general no se observaron diferencias significativas entre los potenciales de saturación de individuos establecidos bajo la copa de *H. laricifolium* y áreas abiertas, excepto para las especies *R. acetosella* (a 3715 m) y *S. lucida*, especies en las cuales, los  $\Psi_{sat}$  son significativamente menores en individuos de áreas fuera de la influencia del arbusto. En este caso se excluyó a la especie *V. myuros*, debido a que, tal como se comentó anteriormente, no se encontraron individuos bajo la copa de arbusto para realizar las mediciones respectivas.

5.2.3 Contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgor ( $CRH_{TLP}$ )

En la tabla 4.3 se presenta el contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgor para los tres grupos de especies estudiados en ambas altitudes. Aunque no existen diferencias significativas en los individuos establecidos bajo el arbusto vs. fuera del arbusto es posible observar que para la mayoría de las especies (excepto *S. lucida* y *R. acetosella* 4300 m) los contenidos de agua tienden a ser mayores en los individuos bajo la influencia de *H. laricifolium*.

Tabla 4.3 Contenido de agua en el punto de pérdida de turgor para las 6 especies estudiadas (Valores de error estándar entre paréntesis).

	Especies	$CRH_{TLP}$ (%)		Significancia
		BA	FA	
GRUPO 1	<i>N. marginatum</i>	81,6 (31,24)	70,26 (38,22)	NS
	<i>R. acetosella</i> (3715 m)	57,23 (8,52)	48,46 (6,24)	NS
	<i>C. fissifolia</i>	79,17 (2,89)	72,90 (1,88)	NS
GRUPO 2	<i>S. lucida</i>	74,40 (15,67)	85,76 (1,54)	NS
	<i>A. acicularis</i>	70,00 (11,60)	60,07 (3,75)	NS
	<i>M. imbricatifolia</i>	76,93 (6,93)	67,63 (11,97)	NS
GRUPO 3	<i>R. acetosella</i> (4300 m)	77,33 (5,89)	85,86 (3,13)	NS

5.2.4 Módulo de elasticidad ( $\epsilon_{max}$ )

La tabla 4.4 muestra el módulo de elasticidad de las especies estudiadas. Al igual que en el caso anterior no se encontraron diferencias significativas entre los valores obtenidos de individuos establecidos bajo la copa del arbusto y los provenientes de zonas abiertas, aunque es importante resaltar la alta variabilidad de los datos (reflejada en el error estándar de la media). En algunas especies, como por ejemplo *C. fissifolia*, *S. lucida*, y *M. imbricatifolia* los valores de  $\epsilon_{max}$  tienden a ser menores en individuos de áreas abiertas, mientras que, otras especies como *N. marginatum* y *R. acetosella* (a 3715 m) presentan valores muy similares. Por su parte *A. acicularis* y *R. acetosella* (a 4300 m) presentan valores mayores de  $\epsilon_{max}$  en individuos de áreas abiertas.

Tabla 4.4 Módulo de elasticidad para las 6 especies en estudio  
(Valores de error estándar entre paréntesis).

	Especies	$\epsilon_{\max}$		Significancia
		BA	FA	
GRUPO 1	<i>N. marginatum</i>	11,64 (2,03)	10,03 (3,88)	NS
	<i>R. acetosella</i> (3715 m)	5,70 (1,19)	5,50 (1,24)	NS
	<i>C. fissifolia</i>	19,68 (5,47)	10,17 (0,57)	NS
GRUPO 2	<i>S. lucida</i>	51,31 (20,98)	25,14 (5,09)	NS
	<i>A. acicularis</i>	7,28 (2,47)	13,32 (4,81)	NS
	<i>M. imbricatifolia</i>	18,63 (4,52)	10,88 (2,91)	NS
GRUPO 3	<i>R. acetosella</i> (4300 m)	11,53 (5,02)	15,34 (4,92)	NS

## 6. DISCUSION

Las especies arbustivas que habitan zonas áridas son comúnmente moduladoras importantes de la alta heterogeneidad espacial típica de estos sistemas. Esta característica se asocia principalmente con el hecho de que el microhábitat bajo y cerca de la influencia de la copa de los arbustos normalmente varía dramáticamente de las zonas abiertas (Forseth *et al.*, 2001). El desempeño de los individuos que crecen bajo las copas de árboles o arbustos generalmente difiere del de los conoespecíficos que crecen en espacios abiertos adyacentes. En ecosistemas áridos y semiáridos, las plantas típicamente se desempeñan de mejor manera bajo la copa de leñosas (Hastwell & Facelli, 2003); sin embargo, interacciones entre arbustos y otras formas de crecimiento varían desde competencia a facilitación (Fowler, 1986) y la dirección del tipo de interacción generalmente varía con las condiciones ambientales (Callaway, 1997; Holzapfel & Mahall, 1999; Holzapfel *et al.*, 2006).

En este trabajo se realizó la descripción de las relaciones hídricas de algunas de las especies con patrones claros de asociación (tanto positiva como negativa) con el arbusto *H. laricifolium*, especie dominante en ambientes de páramo andino y altiandino. En general encontramos tres patrones de respuesta de las especies que pueden dar cuenta de la heterogeneidad de mecanismos que podrían explicar las asociaciones espaciales entre plantas en la alta montaña tropical:



*Grupo 1:*

En este grupo encontramos tres especies con asociación positiva al arbusto; dos de ellas ubicadas en páramo andino (a 3715 m) que son *N. marginatum* y *R. acetosella* y *C. fissifolia* que fue registrada en páramo altiandino (a 4300 m). Los individuos de estas tres especies asociados a la copa del arbusto presentaron  $\Psi_{1\min}$  más cercanos a 0, lo cual podría indicar una respuesta fisiológica positiva de las especies a la asociación espacial con el arbusto, ya que su estatus hídrico se ve mejorado bajo la influencia del mismo. Por otro lado, al comparar los valores de  $\Psi_{TLP}$  y  $\Psi_{1\min}$  de este grupo de especies, vemos como las diferencias entre estos parámetros son mínimas (no existen diferencias significativas), lo cual nos indica que estas especies se encuentran muy cerca de su punto crítico de funcionamiento y la asociación positiva con el arbusto sería favorable desde el punto de vista fisiológico. Este grupo de especies podrían ser consideradas como especies evasoras del estrés hídrico, ya que mantienen sus potenciales mínimos por encima del potencial de punto de pérdida de turgor; esta característica de evasión se vería entonces más favorecida en aquellos individuos establecidos bajo la copa del arbusto *H. laricifolium*, donde se registraron los valores más positivos de  $\Psi_{TLP}$  y  $\Psi_{1\min}$ .

Es importante acotar que dos de estas especies se ubican en ambientes de páramo andino donde se detectó un aumento significativo del contenido de agua en el suelo en áreas bajo la influencia del arbusto (Ver Fig. 2.7, Cap. II), razón por la cual es muy probable que el mecanismo detrás de la asociación espacial positiva venga dado por la mejora de las condiciones hídricas producida por la copa de *H. laricifolium*. La tercera especie que conforma este grupo es *C. fissifolia*, la cual fue registrada únicamente en ambientes de páramo altiandino donde, si bien se registró un mayor contenido de agua en el suelo comparado con la situación en el páramo andino estudiado (un sitio aparentemente más seco), también se reportó una mejora hídrica en áreas bajo la influencia de *H. laricifolium*.

Existen estudios previos de los aspectos hídricos de las especies que conforman este grupo. La especie *R. acetosella* (Polygonaceae) es una hierba perenne invasora de rápido crecimiento que ha sido estudiada en diferentes contextos dentro de la dinámica de comunidades del páramo venezolano. Esta especie ha sido descrita como dominante

de las primeras etapas de sucesión luego del disturbio agrícola (Sarmiento *et al.*, 2003). En términos hídricos, en ambientes de páramo andino, se han reportado en el Páramo de Gavidia potenciales hídricos mínimos de -1.45 MPa para la época seca y -0.64 MPa para la época húmeda (Llambí *et al.*, 2003). En este mismo sitio, García (2008) reporta valores de  $\Psi_{1\text{min}}$  para *R. acetosella* de -2.13 MPa en época seca y -1.23 MPa en época húmeda. En ambos casos los valores son más positivos que los reportados en este trabajo, aunque es necesario tomar en cuenta que este sitio difiere de nuestra zona de estudio desde el punto de vista hídrico, ya que presenta una mayor entrada de agua por precipitación (~1300 mm de precipitación anual) (Sarmiento, 2000).

La especie *N. marginatum* (Asteraceae), una hierba nativa de hojas sésiles y pubescentes se ha caracterizado como dominante en parcelas de sucesión tardía en el páramo (Sarmiento *et al.*, 2003). Esta especie presenta potenciales hídricos mínimos que varían desde -0.87 MPa en la época húmeda hasta -2.53 MPa en la época seca (Páramo de Gavidia, según García (2008)). En este caso, nuestros resultados de  $\Psi_{1\text{min}}$  son más positivos que los reportados por esta autora para la época seca.

*C. fissifolia* (Orobanchaceae) es una hierba perenne que se distribuye desde los 2000 a 4300 msnm y que es tolerante al congelamiento (Squeo, *et al.*, 1991). Cáceres (2011) reporta en el Páramo de Piedras Blancas potenciales hídricos mínimos de -2.0 MPa en áreas bajo la influencia de *H. laricifolium* y de -1.8 MPa en áreas abiertas (presentando un estatus hídrico menos favorable bajo del arbusto). Estos valores son ligeramente menores a los reportados por nuestro trabajo, aunque en nuestro caso si encontramos una mejora del estatus hídrico en los individuos establecidos bajo la copa del arbusto. García (2008) en ambientes de páramo andino húmedo (Páramo de Gavidia) reporta un  $\Psi_{1\text{min}}$  para *C. fissifolia* de -1.3 MPa en la estación húmeda.

En cuanto a los resultados de potencial hídrico de saturación obtenido para las especies del grupo 1, solo encontramos diferencias significativas entre los valores de individuos de *R. acetosella* establecidos en áreas abiertas vs. áreas bajo la influencia de *H. laricifolium*, siendo más negativos los potenciales de saturación de individuos fuera de la copa del arbusto. Considerando que mientras menor sea el valor del  $\Psi_{\text{sat}}$  mayor es la

habilidad de prevenir la deshidratación de los tejidos (He *et al.*, 2007) es lógico que los individuos que logren establecerse en áreas abiertas, donde las condiciones ambientales son más severas, presenten valores menores de este componente. En las otras dos especies aunque esta tendencia se invierte, los valores son muy similares y no existen diferencias significativas entre ambos potenciales. Los resultados de las otras variables obtenidas de las curvas P-V ( $CHR_{TPL}$  y  $E_{max}$ ) no presentaron diferencias significativas entre los individuos de ambas situaciones de muestreo.

### Grupo 2

En este grupo se reúnen tres especies: *S. lucida* proveniente de ambientes de páramo andino y asociada positivamente a *H. laricifolium*; *M. imbricatifolia*, asociada positivamente al arbusto y *A. acicularis* con asociación negativa con el arbusto, ambas especies muestreadas en páramo altiandino. En este grupo, los individuos de ambas situaciones de muestreo (bajo y fuera de la influencia del arbusto) presentaron valores muy similares de  $\Psi_{lmin}$ . Valores similares de  $\Psi_{lmin}$  en individuos de *A. acicularis* en las dos situaciones de muestreo son explicables, si consideramos por un lado que las especies de gramíneas presentan alta resistencia a la sequía, además que esta especie registró una asociación negativa con el arbusto, que puede estar relacionada con los bajos niveles de radiación que se registran bajo la copa (si se parte de la idea que las gramíneas como forma de vida requieren altas cantidades de radiación incidente para alcanzar sus óptimos fisiológicos, especialmente las que poseen metabolismo C4)

Al comparar los resultados obtenidos de  $\Psi_{lmin}$  y  $\Psi_{TPL}$  en este grupo, observamos que consistentemente en las tres especies, tanto en individuos bajo la copa como en áreas abiertas, el  $\Psi_{TPL}$  es menos negativo (diferencia significativa) que el  $\Psi_{lmin}$  registrado en campo, lo cual implica que estas especies posiblemente estén experimentando un estrés hídrico severo en la época seca, fecha para la cual se realizaron los muestreos. No obstante, la presencia de individuos vivos en este momento nos indica que dichas especies presentan otra clase de adaptaciones fisiológicas que les permitan sobrevivir con potenciales hídricos mínimos por debajo del potencial de pérdida de turgor; es decir, es posible que estas especies presenten alguna estrategia de tolerancia al estrés hídrico. Por otro lado, es necesario considerar si este

estado de estrés hídrico severo les permite a estas especies sobrevivir durante toda la época seca, o si por el contrario, de prolongarse o hacerse muy severa la sequía estas pierdan su biomasa aérea, entrando en un estado de latencia hasta la siguiente estación húmeda. Este comportamiento ha sido registrado en *Hypochaeris setosus* y *Calandrinia acaulis*, dos rosetas acaules de páramo altiandino (Azócar y Rada, 2006). Sería necesario un registro completo del comportamiento hídrico de las especies en estudio durante toda la época seca, para corroborar el tipo de estrategia que presentan.

En la revisión bibliográfica realizada no se encontraron registros de ningún trabajo ecofisiológico para el arbusto *S. lucida* (Asteraceae) el cual ha sido reconocido dentro del grupo de arbustos parameros que conforman comunidades de páramo natural (Sarmiento *et al.*, 2003), aunque también ha sido reportado como dominante en áreas de arbustales degradados en el bolsón semiárido de Mucuchíes (Sarmiento & Smith, 2011).

De la especie *M. imbricatifolia* (Asteraceae) tampoco existen registros anteriores de sus relaciones hídricas, aunque existen algunas datos para el género *Monticalia* (para la especie *M. sclerosa*) de  $\Psi_{l\ min}$  de -1.8 MPa y de  $\Psi_{TLP}$  de -2.2 MPa en Piedras Blancas (Rada, comunicación personal). La especie *A. acicularis* fue descrita por Márquez (2002) como una especie C<sub>3</sub>, adicionalmente se cuenta con algunos datos de  $\Psi_{l\ min}$  de esta especie en Piedras Blancas, donde se reportaron valores de  $\Psi_{l\ min}$  de -2.6 MPa y de  $\Psi_{TLP}$  de -2.2 MPa (Rada, comunicación personal); estos valores son muy similares a los reportados por nuestro trabajo. Por otro lado, al igual que en el grupo 1, los valores de  $\Psi_{sat}$ ,  $CHR_{TLP}$  y  $\epsilon_{max}$  no presentaron un patrón de respuesta claro entre los individuos de ambas situaciones de muestreo.

### Grupo 3

Este grupo, más que juntar especies con respuestas similares, agrupa aquellas especies que presentaron respuestas particulares y no encajaron en ninguno de los dos grupos anteriores. El caso de la gramínea *V. myuros* es interesante de mencionar, ya que esta especie presentó valores muy bajos de  $\Psi_{l\ min}$ , significativamente menores que los de

$\Psi_{TLP}$ . Sin embargo, estos valores corresponden a individuos establecidos en áreas abiertas, ya que, como se ha mencionado anteriormente, no fue posible localizar individuos establecidos bajo la copa de *H. laricifolium* para las mediciones ecofisiológicas; adicionalmente, y como era de esperarse, la asociación entre esta especie y el arbusto focal es negativa (Ver Cap III). Ambos resultados nos sugieren que existe algún efecto competitivo entre estas dos especies, provocado posiblemente por las bajas cantidades de radiación que se experimentan bajo la copa de *H. laricifolium*.

La otra especie que integra este grupo es *R. acetosella* en ambientes de páramo altiandino (a 4300 m). En esta altitud los individuos establecidos en áreas abiertas presentaron valores de  $\Psi_{I\ min}$  más positivos que los individuos bajo la influencia de *H. laricifolium*. Curiosamente, Cáceres (2011) reporta  $\Psi_{I\ min}$  más positivos de individuos de esta especie establecidos bajo la copa. Sin embargo, el hecho de que esta especie cambia la dirección de la asociación con el arbusto de positiva (a 3715 m) a negativa (a 4300 m) nos puede dar indicios de que esta especie se ve afectada de alguna manera bajo la copa de los arbustos a esta altitud. Tal como lo menciona Cáceres (2011), la modificación de la radiación por parte de la copa de *H. laricifolium* pudiera ser también un aspecto clave para explicar los patrones espaciales observados, es decir que para esta especie se vea en alguna medida limitada por la baja disponibilidad de luz incidente bajo el arbusto en estos ambientes de páramo altiandino. El por qué este fenómeno no ocurre en ambientes de páramo andino podría relacionarse al hecho de que este lugar es más estresante hídricamente que los ambientes de páramo altiandino descritos, razón por la cual, en ambientes con mayor estrés hídrico la especie se ve más favorecida bajo el arbusto, donde existen mejores condiciones hídricas, mientras que en ambientes con contenidos de humedad en suelo ligeramente mayores, la especie tiende a ser más exitosa en áreas con mayor radiación. En cualquier caso, la discrepancia entre nuestros resultados y los reportados por Cáceres (2011) para *R. acetosella* y *C. fissifolia* sugieren que también pudiera existir una alta variabilidad espacial y temporal en la respuesta de estas especies que haría necesario realizar seguimientos de más largo plazo incluyendo un número mayor de réplicas. Finalmente, no se encontraron diferencias significativas en

los resultados obtenidos de  $\Psi_{\text{sat}}$ ,  $\text{CHR}_{\text{TLP}}$  y  $\epsilon_{\text{max}}$  entre individuos establecidos bajo y fuera de la influencia de *H. laricifolium*.

En general, nuestro trabajo presenta evidencias a favor de la existencia de diferentes estrategias de resistencia al déficit hídrico en especies con patrones diferenciales de asociación espacial al arbusto *H. laricifolium*. Por un lado, un grupo de especies (asociadas positivamente al arbusto) podrían ser consideradas como evasoras al mostrar  $\Psi_{\text{l min}}$  y  $\Psi_{\text{TLP}}$  muy similares; esta estrategia se ve favorecida en aquellos individuos establecidos bajo la influencia de la copa del arbusto focal (sus potenciales hídricos son más positivos). Por su parte, un segundo grupo de especies estarían presentando mecanismos de tolerancia al estrés hídrico, al presentar  $\Psi_{\text{l min}}$  más negativos que el  $\Psi_{\text{TLP}}$ ; respuesta que no varía entre individuos establecidos bajo y fuera de la influencia de *H. laricifolium*. Esta tendencia se observa principalmente en especies con asociación espacial negativa con el arbusto (por ej. *A. acicularis*).

A manera de síntesis podemos decir que la determinación de las relaciones hídricas de las especies asociadas al arbusto permite sugerir hipótesis sobre algunos de los procesos o mecanismos que podrían estar involucrados en la formación de patrones de asociación espacial; nuestros resultados muestran una mejora del estatus hídrico en algunas de las especies con asociación espacial positiva con el arbusto *H. laricifolium*. Esta respuesta es consistente para las tres especies del grupo 1 y para las dos especies del grupo 2 con asociación positiva al arbusto. Este resultado podría indicar que uno de los mecanismos a través del cual se producen estos patrones espaciales entre las especies viene dado por las variaciones que produce el arbusto focal en el contenido de agua del suelo y la humedad del aire.

Es importante no dejar de lado el hecho de la alta heterogeneidad espacio-temporal existente en estos ecosistemas, razón por la cual sería necesario realizar muestreos en diferentes momentos del año y en diferentes localidades para poder discernir con mayor precisión el tipo de mecanismo asociado a los patrones espaciales observados. Por otro lado es importante aclarar que si bien el estudio de patrones de asociación espacial permite inferir con bastante efectividad interacciones positivas o negativas entre especies, existe la posibilidad que estos patrones de distribución estén

asociados a eventos estocásticos producto de micrositios favorables para el establecimiento de ciertas comunidades.

## 7. BIBLIOGRAFIA

1. Anderson, M.J., Gorley R.N y K.R Clarke. 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods. PRIMER-E. Plymouth, U.K. 217 PP.
2. Azócar, A y F. Rada. 1993. Ecofisiología de plantas de la alta montaña andina. En: Azócar, A. (Ed). 1993. Respuestas Ecofisiológicas de Plantas de Ecosistemas Tropicales. Ediciones del CIELAT. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. Pp 82-110.
3. Azócar, A y F. Rada. 2006. Ecofisiología de Plantas de Páramo. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
4. Barnes, P y S. Archer. 1999. Tree-shrub interactions in a subtropical savanna parkland: competition or facilitation? Journal of Vegetation Science. 10: 525-536.
5. Bertness, M. y R. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. Trends in Ecology and Evolution. 9 (5): 190-193.
6. Cáceres, Y. 2011. Relaciones espaciales y mecanismos de interacción entre un arbusto dominante (*Hypericum laricifolium*) y otras especies de plantas en el páramo Altiandino. Trabajo de Grado de Maestría. Postgrado en Ecología Tropical. Universidad de los Andes.
7. Callaway, R.M. 1997. Positive interactions in plant community and the individualistic-continuum concept. Oecologia. 112: 143-149.
8. Callaway, R.M, Brooker, R.W, Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F., Newingham, B., Aschehoug, E., Armas, C., Kikodze, D y Cook, B. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. Nature. 417: 844- 848.
9. Callaway, R.M. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer.
10. Choler, P., Michalet, R. y R. Callaway. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. Ecology. 82 (12): 3295-3308.
11. Dormann, C.F. y R. W. Brooker, 2002. Facilitation and competition in the high Arctic: The importance of the experimental approach. Acta Oecologica. 23: 297-301.
12. Fernández, M.E., Gvenge, J. E. y T. M. Schlichter. 2006. Growth of *Festuca pallenscens* in silvopastoral systems in Patagonia, Part I: positive balance between competition and facilitation. Agroforestry Systems. 66: 259-269.



13. Fonteyn, R.J. y B.E. Mahall. 1981. An experimental analysis of structure in a desert plant community. *Journal of Ecology*. 69 (3): 883-896.
14. Forseth, I.N., Wait, D.A. y B.B. Casper. 2001. Shading by shrubs in a desert system reduces the physiological and demographic performance of an associated herbaceous perennial. *Journal of Ecology*. 89: 670-680.
15. Fowler, N. 1986. The role of competition in plant communities in Arid and Semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17: 89-110.
16. García, S. 2008. Características adaptativas de especies de gramíneas y hierbas en una sucesión ecológica en el Páramo Andino. Trabajo de Grado de Maestría. Postgrado en Ecología Tropical. Universidad de los Andes.
17. Goldstein, G., Rada, R., Orozco, A., Montilla, M., Zabala, O., Cavelier, J., y A. Azócar. 1989. Mantenimiento del turgor en especies leñosas tropicales: un modelo basado en cambios estacionales de osmolaridad y elasticidad. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*. 27: 37-49.
18. Hastwell, G.T. y J. M. Facelli. 2003. Differing effects of shade-induced facilitation on growth and survival during the establishment of a chenopod shrub. *Journal of Ecology*. 91: 941-950.
19. He, X., Peifang, C., Yubao, G., Jianguo, L., Haitao, W., Pingping, X. y Z. Xu. 2007. Drought resistance of four grasses using pressure-volume curve. *Front. Biol. China*. 2(4): 425-430.
20. Holmgren, M., Scheffer, M., y M.A. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*. 78 (7): 1966-1975.
21. Holmgren, M. 2000. Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: trade-off in tolerance or facilitation? *OIKOS*. 90: 67-78.
22. Holzapfel, C. y B. E. Mahall, 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave desert. *Ecology*. 80(5): 1747-1761.
23. Holzapfel, C., Tielbörger, K., Parag, H.A., Kigel, J. y M. Sternberg. 2006. Annual plant-shrub interactions along aridity gradient. *Basic and Applied Ecology*. 7: 268-279.
24. Hull, J.C. 2008. *Plant Ecology*. Elsevier. 2818-2824
25. Kikvidze, Z., Pugnaire, F., Broker, R., Choler, P., Lortie, C., Michalet, R. y R. Callaway. 2005. Linking patterns and processes in alpine plant communities: a global study. *Ecology*. 86 (6): 1395-1400.

26. Körner, C. 1999. **Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems.** Springer-Verlag, Berlin, Germany.
27. Llambí, L.D., Fontaine, M., Rada, F., Saugier, B. y L. Sarmiento. 2003. **Ecophysiology of dominant plant species during old-field sucesion in a High Tropical Andean ecosystem.** Artic, Antarctic and Alpine Research. 35(4): 447-453.
28. Márquez, E. 2002. **Distribución altitudinal de gramíneas de páramo como respuesta a las rutas metabólicas y los mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas.** Trabajo de Grado de Maestría. Postgrado en Ecología Tropical. Universidad de los Andes.
29. Meinzer, F.C., Goldstein, G. y F. Rada.1994. **Páramo microclimate and leaf termal balance of Andean giant rosette plants.**En: Rundel, P.W., Smith, A.P y F.C. Meinzer (Ed). **Tropical Alpine Environments: Plant form and function.** Cambridge University Press.45-59.
30. Miriti, M. 2006. **Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub.**Journal of Ecology. 94: 973-979
31. Pugnaire, F.I., Haase, P. y J. Puigdefabregas. 1996. **Facilitation between higher plant species in a semiarid environment.** Ecology. 77 (5): 1420-1426.
31. Sarmiento, L. 2000. **Water balance and soil loos under long fallow agricultura in the venezuelan Andes.** Mountain Research And Development. 20 (3): 246-253.
32. Sarmiento, L. Llambí, L.D., Escalona, A. y N. Márquez. 2003. **Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes.** Plant Ecology. 166 (1): 145-156.
33. Sarmiento, L. y J. Smith. 2011. **Degradación de laderas durante el ciclo triguero en los Andes venezolanos y factores que limitan su restauración.** En: Herrera, F. y I. Herrera (Ed). **La restauración ecológica en Venezuela: Fundamentos y experiencias.** Ediciones IVIC. Caracas, Venezuela. Pp. 17-34
34. Squeo, F.A., Rada, F., Azócar, A. y G. Goldstein. 1991. **Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: Is it equally represented in species with different plant height?** Oecologia. 86: 378-

## CAPITULO V

## CONCLUSIONES GENERALES

En esta sección se presentará una síntesis de las conclusiones de nuestra investigación, resaltando la importancia de nuestro trabajo en el conocimiento actual de las interacciones planta-planta en la alta montaña tropical. De igual manera se enumerarán las limitaciones de nuestro trabajo y las recomendaciones y preguntas para futuros trabajos en esta línea de investigación.

## 5.1 CONCLUSIONES GENERALES

- ✓ En ambos ecosistemas estudiados, tanto en páramo andino como en páramo altiandino, se experimentan condiciones microambientales que pueden ser consideradas severas para las especies de plantas establecidas en estos ambientes:

En el páramo andino (comparado con el páramo altiandino) se encontraron menores contenidos de agua en el suelo, mayores temperaturas máximas (promedios y absolutas) y menor humedad relativa del aire (máximas y mínimas promedios).

En el páramo altiandino (comparado con el páramo andino) se reportaron valores mayores de la cantidad de radiación incidente, menores contenidos de materia orgánica del suelo y temperaturas mínimas más extremas.

- ✓ En ambos ambientes estudiados, el arbusto *H. laricifolium* modifica notoriamente el microambiente de su vecindad inmediata. Sin embargo, el arbusto no tiene el mismo efecto sobre las variables ambientales en las dos localidades. El efecto de la copa del arbusto se ve más acentuado en una u otra de las variables en cada localidad:

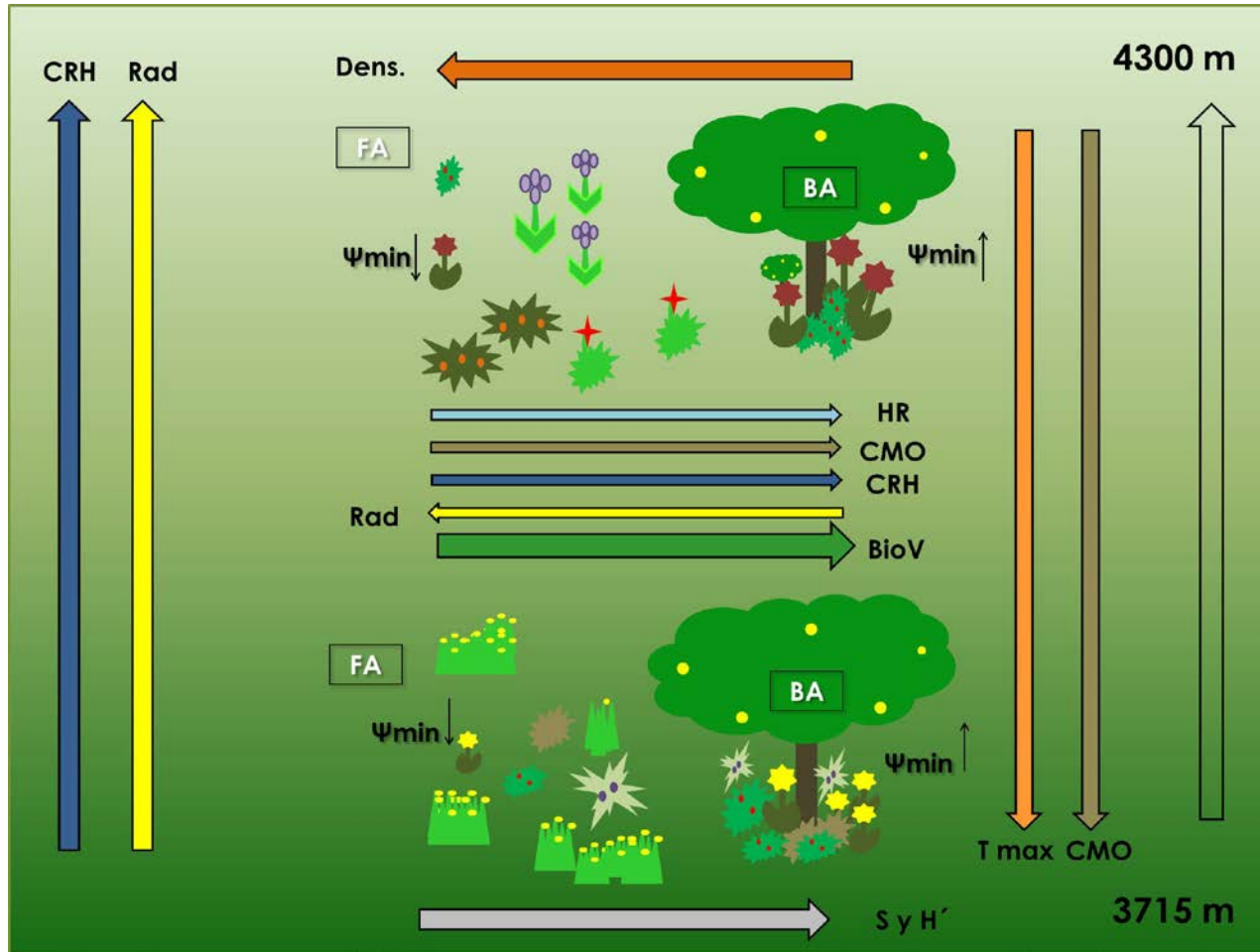
En el páramo andino: se registran temperaturas máximas más atenuadas bajo la copa, así como cambios más drásticos en la MO y el CRH del suelo.

En el páramo altiandino: se experimenta una mayor disminución de la radiación incidente bajo la copa y un efecto más claro de atenuación en las temperaturas mínimas.

- ✓ El arbusto *H. laricifolium* ejerce un efecto importante sobre algunos atributos de las comunidades de plantas: en ambos ambientes la riqueza de especies es mayor en áreas bajo la copa del arbusto.
- ✓ El efecto de *H. laricifolium* sobre la abundancia de las especies varió dependiendo del indicador de abundancia utilizado: el biovolumen de las especies fue siempre mayor bajo la copa del arbusto que en áreas abiertas en ambos ecosistemas en estudio; mientras que los valores de densidad de individuos bajo el arbusto fueron menores que en áreas abiertas en los tres sitios de páramo altiandino y en uno de los de páramo andino.
- ✓ El análisis de asociaciones espaciales entre *H. laricifolium* y las especies de las comunidades vegetales establecidas detectó una co-ocurrencia de asociaciones positivas y negativas en ambos ecosistemas (así como algunas especies que no presentan patrones claros de asociación espacial). Sin embargo, en el páramo andino se observaron un mayor número de asociaciones positivas, mientras que en el páramo altiandino existe un número equivalente de ambos tipos de asociaciones.
- ✓ En los tres sitios de páramo andino se encontraron 7 especies con asociaciones espaciales positivas con el arbusto *H. laricifolium*; estas son: *Stevia lucida*, *Noticastrum marginatum*, *Rumex acetosella*, *Acaena elongata*, *Nasella linearifolia*, *Ruilopezia flocosa* y los juveniles de *H. laricifolium*. Las 5 especies con asociaciones espaciales negativas con *H. laricifolium* en estos ambientes son: *Vulpia myuros*, *Gnaphalium elegans*, *Luzula racemosa*, *Nasella mexicana* y *Calamagrostis sp.*
- ✓ En los tres sitios de páramo altiandino se reportaron 6 especies con asociaciones espaciales positivas con el arbusto: *Castilleja fissifolia*, *Monticalia imbricatifolia*, *Agrostis tolescensis*, *Belloa longifolia*, *Hypericum laricifolium* (juveniles de la especie focal) y *Eragrostis sp.* Las 8 especies asociadas negativamente con *H. laricifolium* son: *Aciachne acicularis*, *Rumex acetosella*, *Gnaphalium elegans*, *Hypochaeris cetosa*, *Laennecia mima*, *Luzula racemosa*, *Calandrinia acaule* y *Geranium chamaense*.

- ✓ Se detectaron diferencias estadísticamente significativas en la estructura de las comunidades asociadas a la copa de *H. laricifolium* en los dos ecosistemas de alta montaña tropical estudiados con respecto a las comunidades establecidas fuera de la influencia del arbusto (tal y como se refleja en los análisis multivariados). Este resultado permite identificar al arbusto *H. laricifolium* como un posible “ingeniero ecosistémico” de ambientes de alta montaña tropical, al ser una especie que parece tener la capacidad de modular el entorno y conformar parches de hábitat donde las condiciones medioambientales y de recursos difieren del entorno.
- ✓ Se encontró que los individuos de las especies con asociación espacial positiva con el arbusto *H. laricifolium* muestran una mejora del estatus hídrico. A partir de este resultado se puede inferir que uno de los mecanismos que generan estos patrones de asociación espacial podría ser el aumento del contenido de agua en el suelo y de humedad relativa del aire y la reducción de la radiación incidente que se experimenta bajo la copa del arbusto.
- ✓ Por otro lado, los resultados pudieran sugerir dos tipos de respuesta al estrés hídrico: siendo todas las especies evasoras encontradas en este estudio, especies asociadas positivamente al arbusto, mientras que las especies tolerantes variaron en cuanto a su patrón de asociación con el arbusto.

En la figura 5.1 se resume esquemáticamente los resultados más resaltantes obtenidos en esta investigación.



Leyenda:

BA: Bajo arbusto

FA: Fuera arbusto

CRH: Contenido relativo de humedad en suelo (%)

Rad: Radiación ( $W \cdot m^{-2}$ )

HR: Humedad relativa (%)

Tmax: Temperatura máxima ( $^{\circ}C$ )

CMO: Contenido de materia orgánica (%)

S y H': Riqueza y diversidad de especies

BioV: Biovolumen total

Dens: Densidad total (Nro. Individuos)

$\Psi_{min}$ : Potencial hídrico en campo (MPa)

El sentido de la flecha indica aumento de la variable.

Figura 5.1 Resumen esquematizado de los resultados obtenidos

## 5.2 LIMITACIONES DE LA INVESTIGACIÓN

- ✓ Debido a la alta heterogeneidad espacial característica de estos ambientes de la alta montaña, habría sido útil realizar un mayor número de replicas en cada uno de los sitios de muestreo, de manera de aumentar la potencia estadística de los análisis de los datos.
- ✓ En las mediciones ecofisiológicas también se detectó una gran variabilidad entre individuos, por lo que habría sido favorable realizar un mayor número de réplicas de cada especie. Adicionalmente el incluir un mayor número de especies de diferentes formas de vida, habría aportado una visión más integral de los diferentes tipos de respuestas hídricas que pueden presentar las especies que conforman estas comunidades en función de su relación espacial con potenciales plantas nodrizas.
- ✓ Es importante tener en cuenta que a pesar de que la evaluación de patrones de asociación espacial permite realizar inferencias sobre posibles fenómenos de facilitación y competencia en las comunidades, una aproximación experimental habría sido la más adecuada para probar la existencia real de interacciones entre plantas; no es posible descartar completamente el que los patrones de distribución detectados sean producto de la presencia de micrositos favorables que promuevan el establecimiento y la coexistencia de especies con requerimientos ambientales similares y no de una modificación de las condiciones inducidas por el arbusto. De la misma manera, es posible que procesos estocásticos vinculados a la dispersión, colonización y supervivencia, tenga una influencia importante sobre los patrones intraespecíficos de distribución de las especies.
- ✓ Debido a que ambas altitudes de muestreo presentaron condiciones ambientales que pueden ser consideradas limitantes en términos de productividad, no fue posible aportar evidencias concluyentes a favor de la hipótesis del gradiente de estrés. En este sentido, una de nuestras limitaciones de trabajo fue la dificultad de detectar un gradiente de aumento de severidad ambiental, tanto por el número de altitudes

estudiadas (solo 2), como por el comportamiento contrastante de diferentes variables asociadas usualmente a la severidad ambiental.

- ✓ Un aspecto clave a considerar, es la evaluación de otros posibles mecanismos que pudieran explicar los patrones de asociación espacial de las especies con el arbusto focal. Entre estos factores podemos mencionar: a) el que el arbusto funcione como trampa o barrera para las semillas, favoreciendo/desfavoreciendo la colonización de otras especies bajo la copa; b) que el arbusto proporcione protección contra la herbivoría bajo su copa; c) que la protección provista por la copa sea determinante en términos de disminuir procesos de fotoinhibición de la fotosíntesis a bajas temperaturas o bajo condiciones de estrés hídrico; d) el efecto del arbusto sobre la disponibilidad de nutrientes, etc.
- ✓ Por otro lado, es importante considerar que muchas de las especies del páramo andino y altoandino presentan una importante inversión en biomasa subterránea (ej. cojines, rosetas acaules, algunos arbustos esclerófilos, etc). Por lo tanto sería interesante evaluar cómo se modifica nuestra visión de las asociaciones espaciales intra- e interespecíficas al tomar en cuenta la biomasa que se encuentra por debajo de la superficie del suelo.

### 5.3 FUTURAS INVESTIGACIONES

La presente investigación constituye una de las primeras exploraciones sobre las interacciones entre plantas en la alta montaña tropical venezolana, por lo que los temas que quedan por explorar son numerosos. Dentro de ellos podemos mencionar:

- 1.- Corroborar la hipótesis del gradiente de estrés, tratando de localizar un gradiente espacial claro de severidad ambiental (ej. localidades a baja altitud y con condiciones hídricas más favorables y localidades a mayor altitud, más secas).
- 2.- Realizar experimentos de remoción de la planta “nodriza”, con la idea de comprobar el efecto de arbustos u otras formas de vida dominantes sobre las comunidades de plantas de los diferentes ecosistemas del páramo.



- 3.- Crecimiento e intercambio de gases de especies asociadas: para profundizar en los posibles mecanismos responsables de los patrones espaciales detectados, sería interesante observar el efecto del arbusto sobre la dinámica de crecimiento y asimilación de carbono, conductividad estomática y otros parámetros fisiológicos de los individuos de especies asociadas.
- 4.- Evaluar interacciones planta-planta utilizando otras especies con diferentes formas de vida, tales como cojines o rosetas gigantes, como especies focales.
- 5.- Determinar la existencia de cambios en la dirección de las interacciones en diferentes estadios de vida, a través de estudios poblacionales a mediano y largo plazo.
- 6.- Evaluar el efecto de las especies potencialmente facilitadas sobre el arbusto focal, así como las interacciones interespecíficas entre las especies asociadas positivamente con el arbusto.

## Anexo I:

Lista total de las especies registradas. Nomenclatura según Briceño y Morillo (2006)

Abreviatura	Nombre científico	Familia	3715 m		4300 m	
			BA	FA	BA	FA
Aca cyl	<i>Acaena cylindrostachya</i> Ruiz & Pav	Rosaceae	✓			
Aca elo	<i>Acaena elongata</i> L.,	Rosaceae	✓	✓		
Aca aca	<i>Acaulimalva acaulis</i> (Dombey ex Cav.) Krapov	Malvaceae			✓	✓
Ací aci	<i>Aciachne acicularis</i> Laegaard	Poaceae			✓	✓
Ach sp	<i>Achyrocline sp.</i> Lees	Asteraceae	✓	✓		
Agro tol	<i>Agrostis tolucensis</i> Kunth	Poaceae			✓	✓
Ant sp	<i>Anthoxanthum sp.</i> L	Poaceae			✓	✓
Are mus	<i>Arenaria musciformis</i> Planch. & Triana	Caryophyllaceae			✓	✓
Are ven	<i>Arenaria venezuelana</i> Briq	Caryophyllaceae	✓	✓		
Ari sp	<i>Aristida sp.</i> L	Poaceae	✓			
Azo cre	<i>Azorella crenata</i> (Ruiz & Pav.) Pers	Apiaceae				✓
Bar sp	<i>Bartsia</i> L	Orobanchaceae	✓			✓
Bel lon	<i>Belloa longifolia</i> (Cuatrec. & Aristeg.) Sagást. & Dillon	Asteraceae	✓	✓	✓	✓
Bel rad	<i>Belloa radians</i> (Benth.) Sagást. & Dillon	Asteraceae	✓		✓	✓
Ber dis	<i>Berberis discolor</i> Turcz.	Berberidaceae	✓			
Bid tri	<i>Bidens triplinervia</i> Kunth	Asteraceae	✓	✓	✓	
Bra mex	<i>Brachypodium mexicanum</i> (Roem. & Schult.)	Poaceae	✓	✓		
Bro sp	<i>Bromus sp.</i> L.	Poaceae	✓	✓		✓
Cal sp	<i>Calamagrostis sp.</i> Adans	Poaceae	✓	✓		
Cal aca	<i>Calandrinia acaulis</i> Kunth	Portulacaceae			✓	✓
Cas fis	<i>Castilleja fissifolia</i> L.f.	Orobanchaceae			✓	✓

Ech ven	<i>Echeveria venezuelensis</i> Rose	Crassulaceae	✓	✓		✓
Era sp	<i>Eragrostis</i> sp. Wolf	Poaceae			✓	✓
Ero sp	<i>Erodium</i> sp. L	Geraniaceae	✓	✓		
Coe mor	<i>Coespeletia moritziana</i> (Sch.Bip.) Cuatrec.	Asteraceae			✓	✓
Esp sch	<i>Espeletia schultzii</i> Wedd	Asteraceae	✓	✓	✓	✓
Coe spi	<i>Coespeletia spicata</i> (Sch.Bip. ex Wedd.) Cuatrec.	Asteraceae			✓	✓
Gam sp	<i>Gamochaeta</i> sp Wedd	Asteraceae	✓	✓		
Gen nev	<i>Gentianella nevadensis</i> (Gilg) Weaver & Rüdemberg	Gentianaceae				✓
Ger cha	<i>Geranium chamaense</i> Pittier	Geraniaceae			✓	✓
Ger mul	<i>Geranium multiceps</i> Turcz.	Geraniaceae			✓	✓
Gna ele	<i>Gnaphalium elegans</i> Kunth	Asteraceae	✓	✓	✓	✓
Gna mer	<i>Gnaphalium meridanum</i> Aristeg	Asteraceae	✓	✓		
Gna par	<i>Gnaphalium paramorum</i> Blake	Asteraceae		✓		
Hie era	<i>Hieracium erianthum</i> Kunth	Asteraceae	✓			
Hyp lar	<i>Hypericum laricifolium</i> Juss	Hypericaceae		✓	✓	✓
Hyp cet	<i>Hypochaeris setosa</i> (Wedd.) Rusby	Asteraceae	✓	✓	✓	✓
Lac aph	<i>Lachemilla aphanoides</i> (Mutis ex L.f.) Rothm	Asteraceae			✓	✓
Lac hir	<i>Lachemilla hirta</i> (L.M.Perry) Rothm	Asteraceae	✓	✓		
Lac mor	<i>Lachemilla moritziana</i> Damm	Asteraceae	✓	✓	✓	✓
Lac pol	<i>Lachemilla polylepis</i> (Wedd.) Rothm	Asteraceae	✓			
Lae mim	<i>Lennechia mima</i> (Blake) Nesson	Asteraceae	✓	✓		✓
Lup alo	<i>Lupinus alopecuroides</i> Desv	Fabaceae				✓
Lup mer	<i>Lupinus meridanus</i> Moritz ex C.P.Sm.,	Fabaceae	✓	✓		
Luz rac	<i>Luzula racemosa</i> Desv	Juncaceae	✓	✓	✓	✓
Myr sp	<i>Myrosmodes</i> Rchb.f.	Orquideaceae		✓		
Mon imb	<i>Monticalia imbricatifolia</i> (Sch.Bip. ex Wedd.) C.Jeffrey	Asteraceae			✓	✓

Nas lin	<i>Nasella linearifolia</i> (E.Fourn.) R.W.	Poaceae	✓	✓		
Nas mex	<i>Nasella mexicana</i> (Hitcch.) R.W.Pohl	Poaceae	✓	✓	✓	
Not mar	<i>Noticastrum marginatum</i> (Kunth) Cuatrec	Asteraceae	✓	✓		
Oen epi	<i>Oenothera epilobiifolia</i> Kunth	Onagraceae	✓	✓	✓	✓
Oxa spi	<i>Oxalis spiralis</i> Ruiz & Pav. ex G.Don	Oxalidaceae	✓	✓		
Per pro	<i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC	Ericaceae	✓	✓		
Phy sp	<i>Phyllanthus</i> spL	Euphorbiaceae	✓	✓		
Riz sp	<i>Rhizocephalum</i> sp. Wedd	Campanulaceae			✓	✓
Rui flo	<i>Ruilopezia floccosa</i> (Standl.) Cuatrec	Asteraceae	✓			
Rum ace	<i>Rumex acetosella</i> L.	Polygonaceae	✓	✓	✓	✓
Sen for	<i>Senecio formosus</i> Kunth	Asteraceae			✓	✓
Son ole	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Asteraceae		✓		
Ste luc	<i>Stevia lucida</i> Lag	Asteraceae	✓	✓		
Sis tic	<i>Sisyrinchium tinctorium</i> Kunth	Iridaceae	✓	✓	✓	✓
Sis bog	<i>Sisyrinchium bogotense</i> Kunth	Iridaceae	✓		✓	✓
Tri ira	<i>Trisetum irazuense</i> (Kuntze) Hitcch.	Poaceae	✓	✓		
Vul myu	<i>Vulpia myuros</i> L	Poaceae	✓	✓		