



INFORME DEL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE LA
FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
PARA CONSIDERAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO DE LA
BACHILLER

MORA NOGUERA MARÍA DE LOS ÁNGELES

En Mérida a los 13 días del mes de Octubre del año 2016, a las 9:00 a.m. se reunieron los Profesores: Luis Daniel Llambí (tutor), Lirey Ramírez (cotutora), Samuel Segnini y María Marcano de la Facultad de Ciencias, miembros del jurado nombrado por el Consejo de la Facultad de Ciencias, para revisar el Trabajo Especial de Grado sobre el tema: "Efecto de una roseta gigante (*Coespeletia timotensis* Cuatr.) sobre las condiciones microambientales y la estructura de la comunidad en el Páramo Altiandino", que presentó la Bachiller: María de los Ángeles Mora Noguera, titular de la Cédula de Identidad N° V018797878, para optar al título de:

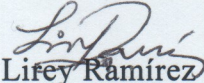
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

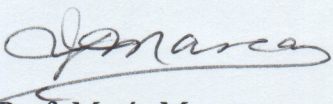
en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes. Acto seguido se procedió a oír la exposición que sobre el tema arriba mencionado realizó la Bachiller: María de los Ángeles Mora Noguera.

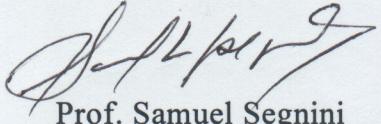
Después del correspondiente interrogatorio, el Jurado procedió a deliberar sobre la calificación del trabajo sometido a su consideración.

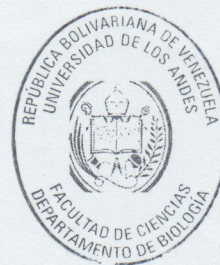
Finalmente el Jurado lo declaró APROBADO con la Calificación de VEINTE (20) PUNTOS. Y recomendado para su publicación.


Prof. Luis Daniel Llambí
Tutor


Lirey Ramírez
Cotutora


Prof. María Marcano


Prof. Samuel Segnini



DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA



Universidad de los Andes

Facultad de Ciencias

Departamento de Biología

Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE)



Trabajo Especial de Grado

EFFECTO DE UNA ROSETA GIGANTE (*Coespeletia timotensis* Cuatr.) SOBRE LAS CONDICIONES MICROAMBIENTALES Y LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD EN EL PÁRAMO ALTIANDINO.

Estudiante:

Br. María de los Ángeles Mora

Tutor:

Dr. Luis D. Llambí

Co-tutor:

Lic. Lirey Ramírez

Mérida, Octubre 2016

Dedicada a todos los dioses y a la eterna madre “La Pachamama”

Y en honor a Hilda, Alicia y Olga....

... mis ángeles guardianes.

RESUMEN

Se ha evidenciado que las rosetas gigantes modifican y mejoran el microambiente inmediato en el ecosistema altamente estresante de Páramo Altiandino. Sin embargo, ningún estudio previo ha valorado las posibles consecuencias de estos cambios sobre la estructura de la comunidad vegetal. El principal objetivo de este trabajo fue evaluar cómo la roseta dominante *Coespeletia timotensis* (Cuatr.) influencia los patrones de asociación espacial de otras plantas a través de la generación de condiciones microambientales favorables. Se escogieron tres laderas de muestreo a una altitud de 4300 m.s.n.m en el Páramo Piedras Blancas en Mérida Venezuela. Para determinar el efecto de la presencia de las rosetas sobre la materia orgánica del suelo (MOS) y humedad relativa en suelo (CRH), en cada ladera se escogieron 10 individuos al azar y se tomaron muestras de 5 a 10 cm de profundidad del suelo, al Norte y al Sur de cada roseta seleccionada y 10 muestras en áreas abiertas y se determinaron el CRH con el método gravimétrico y la MOS con el método de ignición. Para evaluar la temperatura del suelo, se instalaron 3 termómetros a dos centímetros de profundidad del suelo al Este y Oeste dentro y fuera de la influencia de tres individuos de *C. timotensis*. Para determinar los cambios en la estructura de la comunidad, se escogieron al azar 40 individuos de *C. timotensis* con una altura mayor a 50 cm. En relación al frailejón se establecieron microparcels de 0,4m² en las 4 orientaciones: Norte, Sur, Este y Oeste y sus correspondientes pares en áreas abiertas. Se registraron las especies presentes y su porcentaje de abundancia. Se realizó un análisis coordenadas principales (PCO), se determinó la riqueza total y la riqueza y la diversidad local dentro y fuera de la influencia de *C. timotensis*, se realizaron gráficos de rangos de abundancias y se estimó el Índice de Interacción Relativo entre especies (RII). Encontramos que la MOS aumenta entre el 70 y 100% bajo la influencia de *C. timotensis* sin diferencias en relación a la orientación. La amplitud térmica diaria se atenúa bajo la influencia de la roseta disminuyendo 7,3 °C las máximas y aumentando 1,4 °C las mínimas. No se encontraron evidencias claras sobre cambios en la CRH entre las situaciones de muestreo. Los resultados de estructura comunitaria indican que existen diferencias significativas en cuanto a la composición y estructura de la comunidad generadas por la presencia de la roseta. El PCO muestra dos grupos florísticamente diferentes, la comunidad asociada a *C. timotensis* que es más homogénea y la comunidad establecida fuera de la influencia con mayor recambio de especies. Se encontraron diferencias muy marcadas en la riqueza, diversidad y abundancia local de las especies, siendo evidentemente mayor dentro de la influencia de la roseta. El RII indica predominancia en las asociaciones positivas y neutras entre *C. timotensis* y otras especies, la mayoría de formas de vida tipo herbáceas erectas, arbustos y cojines; dentro de ellas *Castilleja*, *sp. A. tolucensis*, *Azorella spp.*, *O. glanduliferus*, *S. wedglacialis* y *L. longipenicillatus*. Nuestros resultados son una clara evidencia que *C. timotensis* es un ingeniero ecosistémico, que modifica la estructura de la comunidad de plantas del Páramo Altiandino en Piedras Blancas.

TABLA DE CONTENIDO

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN

1.1 Marco conceptual	
1.1.1 El estudio de las interacciones entre plantas	1
1.1.2 Interacciones negativas y positivas entre especies	1
1.1.3 Interacciones entre plantas sobre la estructura de las comunidades	3
1.1.4 Interacciones entre plantas en ecosistemas de baja productividad	3
1.2 Contexto ambiental del trabajo	5
1.2.1 Los ambientes de la alta montaña tropical y el páramo altiandino	5
1.3 Antecedentes en los Andes tropicales	6
1.4 Preguntas de investigación	7

CAPÍTULO II. JUSTIFICACIÓN, HIPÓTESIS y OBJETIVOS

2.1 Justificación	8
2.2 Hipótesis	8
2.3 Objetivos	8
2.3.1 Objetivos general	8
2.3.2 Objetivos específicos	8

CAPÍTULO III. METODOLOGÍA

3.1 Área de estudio	9
3.2 Especie Focal <i>Coespeletia timotensis</i> (<u>Cuatrec.</u>) <u>Cuatrec</u>	9
3.3 Diseño de muestreo	10
3.3.1 Recolección de datos	10
3.3.2 Medición de variables ambientales	10
3.3.2.1 Temperatura del suelo	10
3.3.2.2 Humedad relativa y materia orgánica del suelo	11
3.3.3 Muestreo de vegetación	11
3.3.3.1 Cobertura y densidad de la especie focal	11
3.3.3.2 Cobertura de las especies de la comunidad	11
3.4 Análisis de datos	13
3.4.1 Análisis de variables microambientales	13
3.4.2 Organización de los datos florísticos	13
3.4.3 Eficiencia del muestreo	
3.4.4 Cobertura y densidad de <i>Coespeletia timotensis</i>	14
3.4.5 Composición taxonómica de especies asociadas a <i>C. timotensis</i>	14
3.4.6 Composición florística Dentro y Fuera de la influencia de <i>C. timotensis</i>	14
3.4.7 Patrones de abundancias de las especies	14
3.4.8 Riqueza y diversidad local de especies	14
3.4.9 Análisis de riqueza, diversidad y cobertura local de las especies	15
3.4.10 Índice de interacción relativa	15
3.4.11 Pruebas estadísticas	16

CAPÍTULO IV. RESULTADOS

4.1 Variables microambientales	17
4.2 Estructura de la comunidad	21
4.2.1 Densidad y cobertura de <i>C. timotensis</i>	21
4.2.2 Composición taxonómica de especies asociadas a <i>C. timotensis</i>	21
4.2.3 Composición florística Dentro y Fuera de la influencia de <i>C. timotensis</i>	22
4.2.4 Diagramas de rango de abundancias	28
4.2.5 Asociación entre <i>C. timotensis</i> y las demás especies de las comunidad	32
4.2.7 Riqueza, diversidad y abundancia local de las especies – Factor situación	38
4.2.8 Riqueza, diversidad y abundancia de especies – Factor orientación	40

CAPITULO V	46
5.1 Variables microambientales	46
5.2 Variables de estructura de la comunidad	50
5.3 Limitaciones de la investigación	56
5.4 Futuras investigaciones	56
LITERATURA CITADA	57

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Filtros y procesos para el establecimiento de una comunidad de plantas. Modificado de Lortie <i>et al.</i> (2004)	4
Figura 2. Ubicación de las laderas de muestreo 1(L1), 2 (L2) y 3 (L3).	10
Figura 3. . Ubicación de microparcels dentro y fuera de la influencia de la roseta gigante.	13
Figura 4. Estimación de cobertura visual en las microparcels de muestreo.	14
Figura 5. Ciclos diarios de temperatura del suelo (2cm de profundidad) en las situaciones dentro versus fuera de la influencia de la roseta. Tres días despejados y tres días nublados al final de la época de lluvia (finales de Nov. 2015) en el Páramo Piedras Blancas.	18
Figura 6. Comportamiento de la materia orgánica del suelo (2cm de profundidad) en las situaciones dentro y fuera de la influencia de <i>C. timotensis</i> en tres laderas del Páramo Piedras Blancas. El asterisco indica diferencias significativas.	29
Figura 7. Comportamiento de la materia orgánica del suelo (2cm de profundidad) en las orientación Norte y Sur dentro de la influencia de <i>C. timotensis</i> en tres laderas en el Páramo Piedras Blancas.	20
Figura 8. Contenido relativo de humedad del suelo (2cm de profundidad) dentro y fuera de la influencia de <i>C. timotensis</i> en tres laderas del Páramo Piedras Blancas.	21
Figura 9. Contenido relativo de humedad del suelo (2cm de profundidad) en las orientación Norte y Sur dentro de la influencia de <i>C. timotensis</i> en tres laderas en el Páramo Piedras Blancas.	21
Figura 10. Ordenación de las unidades muestréales de las tres laderas estudiadas utilizando un análisis de coordenadas principales (PCO) a partir de la matriz de cobertura por especie en las dos situaciones de muestreo (Dentro y fuera de la influencia del frailejón) en el Páramo Piedras Blancas.	23
Figura 11. Ordenación de las unidades de muestra de acuerdo al porcentaje de cobertura de especies utilizando un análisis de coordenadas principales (PCO) para las dos situaciones de muestreo (Dentro y fuera de la influencia del frailejón) en la ladera de muestreo 1 en el Páramo Piedras	24
Figura 12. Ordenación de las unidades de muestra de acuerdo al porcentaje de cobertura de especies utilizando un análisis de coordenadas principales (PCO) para las dos situaciones de muestreo (Dentro y fuera de la influencia del frailejón) en la ladera de muestreo 2 en el Páramo Piedras Blancas	24
Figura 13. Ordenación de las unidades de muestra de acuerdo al porcentaje de cobertura de especies utilizando un análisis de coordenadas principales (PCO) para las dos situaciones de muestreo (Dentro y fuera de la influencia del frailejón) en la ladera de muestreo 3 en el	25

Páramo Piedras Blancas.

Figura 14. Ordenación de las unidades de muestra de acuerdo al porcentaje de cobertura de especies utilizando un análisis de coordenadas principales (PCO) para las cuatro situaciones de muestreo según las orientaciones (norte, sur, este y oeste) en la ladera de muestreo 1 en el Páramo Piedras Blancas. 25

Figura 15. Ordenación de las unidades de muestra de acuerdo al porcentaje de cobertura de especies utilizando un análisis de coordenadas principales (PCO) para las cuatro situaciones de muestreo según las orientaciones (norte, sur, este y oeste) en la ladera de muestreo 2 en el Páramo Piedras Blancas. 26

Figura 16. Ordenación de las unidades de muestra de acuerdo al porcentaje de cobertura de especies utilizando un análisis de coordenadas principales (PCO) para las cuatro situaciones de muestreo según las orientaciones (norte, sur, este y oeste) en la ladera de muestreo 3 en el Páramo Piedras Blancas. 27

Figura 17. Cobertura de las diferentes especies de plantas vasculares encontradas dentro (D, barras negras) y fuera (F, barras grises) de la influencia de *Coespeletia timotensis*. Ladera 1. El asterisco sobre la barra indica un índice de interacción RII positivo, significativamente diferente de cero, el doble asterisco indica índice de interacción RII negativo significativamente diferente de cero (intervalo de confianza de 95%). 29

Figura 18. Cobertura de las diferentes especies encontradas dentro (D, barras negras) y fuera (F, barras grises) de la influencia de *Coespeletia timotensis*. Ladera 2. El asterisco sobre la barra indica un índice de interacción RII positivo, significativamente diferente de cero, el doble asterisco indica índice de interacción RII negativo significativamente diferente de cero (intervalo de confianza de 95%). 30

Figura 19. Cobertura de las diferentes especies encontradas dentro (D, barras negras) y fuera (F, barras grises) de la influencia de *Coespeletia timotensis*. Ladera 3. El asterisco sobre la barra indica un índice de interacción RII positivo, significativamente diferente de cero, el doble asterisco indica índice de interacción RII negativo significativamente diferente de cero (intervalo de confianza de 95%). 31

Figura 20. RII por especies en la ladera de muestreo 1 en el páramo altoandino (Media e intervalo de confianza del 95%) 33

Figura 21. RII por especies en la ladera de muestreo 2 en el páramo altoandino (Media e intervalo del 95% de confianza). 34

Figura 22. RII por especies en la ladera de muestreo 3 en el páramo altoandino (Media e intervalo del 95% de confianza). 35

Figura 23. Curvas de saturación de especies (Mao Tao) en las situaciones dentro y fuera de la influencia de la roseta en la ladera de muestreo 2. Las barras de error corresponden a las desviaciones estándar correspondientes a los valores de Mao tao y para la riqueza total estimada según el índice de Chao 2 37

Figura 24. Valores promedios estimados de Riqueza (a), Diversidad de Shannon (b) y cobertura total de plantas vasculares (c) para el factor situación en las tres laderas de muestreo. *Indica diferencias significativas para el factor situación local (PERMANOVA), $\alpha=0,05$). 39

Figura 25. Riqueza de especies promedio y error estándar de cada orientación (norte sur este y oeste) definidas por la situación de estudio dentro de la influencia de *C. timotensis* en tres laderas de muestreo en el Páramo Piedras Blancas. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (test *post hoc*, $\alpha = 0,05$) 40

Figura 26. Diversidad (Shannon) de especies promedio y error estándar de cada orientación (norte sur este y oeste) definidas por la situación de estudio dentro de la influencia de *C. timotensis* en tres laderas de muestreo en el Páramo Piedras Blancas. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (test *post hoc*, $\alpha = 0,05$) 41

Figura 27. Cobertura total promedio de especies y error estándar de cada orientación (norte sur este y oeste) definidas por la situación de estudio dentro de la influencia de *C. timotensis* en tres laderas de muestreo en el Páramo Piedras Blancas. No hubo diferencias significativas entre orientaciones en las áreas bajo la influencia de la roseta (PERMANOVA). 41

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Tipos principales de interacciones entre especies (y entre organismos) (Modificado de Barbour <i>et al.</i> , 1998).	2
Tabla 2. Características de las laderas muestreadas	11
Tabla 3. Número de réplicas de muestreo por ladera	13
Tabla 4. Caracterización de la temperatura en los microsítios ubicados al Este y al Oeste dentro de la influencia de <i>C. timotensis</i> y en sus correspondientes pares muestrales en áreas abiertas.	19
Tabla 5. Porcentaje cobertura de <i>C. timotensis</i> en las tres laderas de muestreo	22
Tabla 6. Densidad por clases de tamaño de individuos de <i>C. timotensis</i> en las tres laderas de muestreo	22
Tabla 7. Riqueza de especies dentro y fuera de la influencia de <i>C. timotensis</i> en las tres laderas muestreadas.	36
Tabla 8. Aumento porcentual dentro de la influencia del frailejón, en relación a las áreas abiertas, de las tres variables medidas de estructura de comunidad.	39
Tabla 9. Lista de especies presencia y ausencia en las tres laderas muestreadas y en la situación dentro y fuera de la influencia de <i>C. timotensis</i> .	42

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN

1.1 Marco conceptual

1.1.1 El estudio de las interacciones entre plantas

Las comunidades de plantas son conjuntos de poblaciones de especies que coexisten espacial y temporalmente. La ecología de comunidades busca entender la manera en que los grupos de especies se distribuyen en la naturaleza y la manera en que estos grupos pueden estar influenciados por su entorno abiótico y biótico (Begon *et al.*, 2006). Frederick Clements (1916) interpretaba las comunidades como “super-organismos”, donde las especies están completamente interrelacionadas y la presencia o ausencia de unas especies afectan la presencia de otras. Por su parte, Henry Gleason (1939) pensaba a la comunidad con un enfoque individualista, donde la vegetación de un área es el resultado del establecimiento aleatorio de las especies y sus respuestas adaptativas individuales a las condiciones ambientales. Sin embargo, en las últimas dos décadas, los ecólogos han venido planteando que ninguna de las dos posiciones clásicas por separado representan la realidad de la diversidad de comunidades que se observan en la naturaleza. Hoy en día los ecólogos reconocen que el ensamblaje de las comunidades es el resultado tanto de las adaptaciones individuales de las especies de plantas a los factores ambientales limitantes como de las interacciones positivas y negativas entre especies (Lortie *et al.*, 2004; Callaway y Walker, 1997).

Las interacciones ecológicas han sido reconocidas como procesos fundamentales para la ecología y evolución desde la época de Charles Darwin, quien enfatizó la competencia como mecanismo fundamental de la selección natural y fue probablemente uno de los primeros en dar una atención considerable al mutualismo (Bruno *et al.*, 2003). A pesar de la gran cantidad de información disponible sobre la historia natural de las relaciones mutualistas, o bien las relaciones con efectos positivos para las especies involucradas, estas interacciones no tenían gran importancia en la ecología de la mayor parte del siglo XX y no se exploraron las relaciones y los vínculos estrechos entre las diferentes formas de interacciones inter-específicas (Bronstein, 2009; Bruno *et al.*, 2003). Para esta época existió un sesgo hacia el estudio de la competencia y la depredación, como lo demuestran las investigaciones que dieron lugar a: los modelos matemáticos de competencia y de depredador-presa 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; Lortie *et al.*, 2004). El nicho fundamental propuesto por Hutchinson, es definido como el rango total de condiciones ambientales bajo las cuales una especie puede sobrevivir si se encuentra libre de interferencias con otras especies (Begon *et al.*, 2006; Bruno *et al.*, 2003). Las interacciones que han sido tomadas en cuenta para definir el nicho realizado de una especie, han sido aquellas de efecto negativo como la competencia y la depredación, por lo que es de esperar que el nicho realizado resulte de menor amplitud que el fundamental (Bruno *et al.*, 2003).

No obstante, es importante resaltar que las interacciones positivas han venido tomando protagonismo dentro de la ecología de comunidades, pues es a partir de mediados de la década de los años 80 que el campo del mutualismo florece realmente (Bronstein, 2009); en las últimas décadas, se ha reconocido que el nicho realizado puede superar en amplitud al nicho fundamental, ya que a través de mecanismos de facilitación una primera planta (facilitador) permite que otra segunda planta (beneficiaria) sea capaz de explotar un “hipervolumen” mayor que el esperado por sus capacidades fisiológicas para colonizar un ambiente determinado (Bruno *et al.*, 2003; Michalet *et al.*, 2006).

1.1.2 Interacciones negativas y positivas entre especies

Las interacciones que se han descrito hasta ahora se clasifican mediante símbolos que expresan el efecto o resultado que experimentan las especies relacionadas en la interacción. Así encontramos relaciones positivas, negativas y neutras. Por ejemplo, cuando ambas especies se benefician de la interacción ésta se denomina mutualismo (+,+), mientras que si el efecto es negativo para una especie y positivo para otra la interacción se denomina, dependiendo del caso, parasitismo, herbivoría o depredación (+,-) (Tabla 1) (Barbour *et al.*, 1998).

En relación a las interacciones positivas, se han propuesto términos como el de facilitación, el cual tiende a solaparse y/o confundirse con casos de mutualismo. Bronstein (2009) define ambas situaciones; la facilitación son todas las interacciones positivas, es decir, aquellas que son beneficiosas para, al menos, uno de los socios, independientemente de cuál sea el efecto sobre la segunda especie; en tanto que el mutualismo es el subconjunto de aquellas interacciones que son beneficiosas (en términos de crecimiento, sobrevivencia o reproducción) para ambas partes.

En este trabajo, se utilizó esta definición de la facilitación, pero en un sentido menos amplio. Así, consideramos que la facilitación se restringe a interacciones locales entre vecinos, e interacciones netamente entre plantas y/o especies de un mismo nivel trófico (Bronstein, 2009). Desde este punto de vista, la facilitación se puede dar a través de diversos procesos como: a) mejora de microclima, b) aumento de disponibilidad de recursos, c) protección frente a la herbivoría, entre otros (Callaway y Walker, 1997; Bronstein, 2009; Stachowicz, 2001).

Dentro de esta gama de mecanismos, la mejora del microambiente y el aumento de la disponibilidad de recursos se enmarcan dentro de lo que se denomina “ingeniería ecosistémica”. En consecuencia, un ingeniero ecosistémico se refiere a aquellos organismos que directa o indirectamente controlan la disponibilidad de recursos, como agua o materia orgánica en el suelo, para otros organismos por cambios en las condiciones abióticas. Dentro de esta definición también se incluyen aquellos organismos que atenúan la severidad ambiental, por ejemplo, disminuyendo la alta radiación a través del sombreado (Jones *et al.* 1997; Ramírez *et al.*, 2015). En consecuencia, una especie que funciona como ingeniero ecosistémico puede facilitar el establecimiento de otras especies afectando, entonces, la riqueza y la diversidad de una comunidad (Ramírez *et al.* 2015).

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 de que la interacción sea el resultado de dos especies que utilizan el mismo recurso limitante, se denomina “competencia por recursos”; pero 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).

Si bien es cierto que en la investigación generalmente la balanza ha estado inclinada hacia la competencia o interacciones negativas como fuerzas principales en la estructuración de las comunidades naturales, la idea sobre las relaciones positivas entre plantas tampoco es nueva. Sin embargo, es en las últimas dos décadas cuando ha despertado mayor interés el estudio del papel que juegan las interacciones positivas entre especies en el ensamblaje de una comunidad y así poder dar un concepto más equilibrado de comunidad y de cuáles son los procesos que la forman (Callaway, 1998; Brooker, 2006; Lortie *et al.*, 2004)

Tabla 1. Tipos principales de interacciones entre especies y entre organismos (Modificado de Barbour *et al.*, 1998).

	Positiva (+)	Neutra (0)	Negativa (-)
Positiva (+)	Mutualismo	Comensalismo	Depredación, Herbivoría, Parasitismo
Neutra (0)	Comensalismo	Neutralismo	Amensalismo
Negativa (-)	Depredación, etc.	Amensalismo	Competencia

Lortie *et al.* (2004) plantean una nueva visión integrada de las comunidades en la que tanto las interacciones negativas como positivas entre especies toman un rol importante en el establecimiento, estructura y dinámica de las comunidades y donde estas interacciones varían en su naturaleza y en su intensidad a lo largo de gradientes de severidad ambiental.

Según esta visión, el ensamblaje de las comunidades vegetales está condicionado a una serie de procesos (Begon *et al.*, 2006; Lortie *et al.*, 2004; Callaway y Walker, 1997; Jones *et al.*, 1997) como los siguientes:

- Dispersión y colonización, relacionados con procesos históricos y geográficos que determinan que especies vegetales pueden llegar a un sitio determinado.
- Respuesta de las especies a las condiciones abióticas que, como la adaptación y tolerancia de las especies frente a factores limitantes, determinan cuales especies pueden sobrevivir en ese sitio.
- Interacciones bióticas tanto positivas, negativas y neutras, directas e indirectas entre plantas, e interacciones con otros organismos, que determinan que especies de plantas pueden mantenerse dada la presencia de estos otros organismos.

Estos procesos pueden ser visualizados esquemáticamente como una serie de filtros que tienen que “superar” un conjunto de especies hasta que logran el establecimiento y permanencia en un sitio determinado (Lortie *et al.*, 2004) (Figura 1).

Se puede decir entonces, que las interacciones entre poblaciones de especies son tan importantes en el ensamblaje de una comunidad como lo son las capacidades individuales de cada especie integrante. Por lo tanto, lo que se observa como comunidad, es la integración de muchos factores, desde aquellos propios del individuo hasta el resultado neto de las interacciones que ocurren simultáneamente entre especies, tanto positivas como negativas y neutras (Jones *et al.*, 1997; Brooker, 2006).

1.1.3 Interacciones entre plantas sobre la composición y estructura en las comunidades

Las interacciones bióticas tienen importantes efectos en la estructura de las comunidades. Por tanto, al observar una comunidad, los patrones espaciales que presentan las poblaciones de especies que la componen pueden ser evidencia del balance total de las relaciones positivas y negativas intra e interespecíficas que están sucediendo dentro de la misma.

Por ejemplo, al observar comunidades de plantas en localidades de alto estrés ambiental, el establecimiento de una primera especie pionera puede mejorar las condiciones para el establecimiento de una segunda, a través de mecanismos de facilitación como el sombreado, que permite la atenuación de las altas radiaciones en zonas de alta montaña (Gascoigne *et al.*, 2005; Bueno y Llambí 2015), determinando así un patrón de asociación positivo entre ambas especies, es decir, un patrón donde ambas especies se observarían frecuentemente juntas.

En comunidades de plantas, en contraste con las comunidades animales, estos patrones de asociación pueden ser observados con más claridad debido a que cada individuo ocupa un lugar fijo en el espacio, lo que implica que todos los organismos viven en un hábitat espacialmente estructurado y subdividido (Tilman, 1994). Se pueden diferenciar dos tipos de asociaciones entre especies según su causa: 1) las “coincidencias ecológicas”, en las cuales un grupo de plantas de diferentes especies crecen juntas o separadas debido a requerimientos o capacidades eco-fisiológicas similares o divergentes, respectivamente; y 2) la “asociación por influencia”, que implica que individuos de una especie modifican el microambiente local, afectando el establecimiento de individuos de otras especies, es decir, teniendo un efecto directo en la ocurrencia conjunta de las especies. Estos efectos pueden ser tanto negativos (ej. competencia por recursos compartidos) como positivos (ej. atenuación microclimática).

Las interacciones planta-planta representan una importante influencia en la composición de las comunidades vegetales que conforman un ecosistema. Estas afectan la riqueza y diversidad de dicha comunidad. Algunos autores encuentran una fuerte relación entre el balance de las interacciones y la riqueza de especies. Por ejemplo, Cavieres y Badano (2009), en varias comunidades de plantas altoandinas a lo largo de Chile reportan que, la presencia de la forma de vida de cojín aumenta la riqueza de especies en todo el ámbito de la comunidad, mostrando una riqueza de especies mucho mayor dentro de los cojines que fuera de los mismos.

1.1.4 Interacciones entre plantas en ecosistemas de baja productividad y la hipótesis de gradiente de estrés

Berness y Callaway (1994) propusieron la llamada hipótesis del gradiente de estrés que predice que en ecosistemas de baja productividad, que resulta de una mayor severidad ambiental por estrés abiótico, la facilitación tiene una mayor importancia relativa en la estructuración y ensamblaje de la comunidad a través de aminoramiento de tal estrés; por ejemplo, la amortiguación de cambios drásticos en la temperatura diaria a través de sombreado que pueda ofrecer una especie arbustiva. En comparación a lo que ocurre inversamente en ecosistemas de condiciones abióticas más benignas y donde la productividad vegetal es mayor y la estructura y el ensamble de la comunidad están principalmente condicionados por relaciones de competencia por recursos como nutrientes del suelo.

Explícitamente la hipótesis del gradiente de estrés plantea que las interacciones positivas deberían ser particularmente frecuentes en comunidades que se desarrollan en un ambiente de alto estrés físico y/o de alta presión por consumidores (ej. herbivoría), a través de atenuaciones del estrés debido a factores limitantes del tipo “no-recursos”, como la alta radiación o las variaciones de temperatura, o la protección de la herbivoría, por ejemplo, asociación de plantas muy palatables con otras menos palatables que pueden servir como defensa.

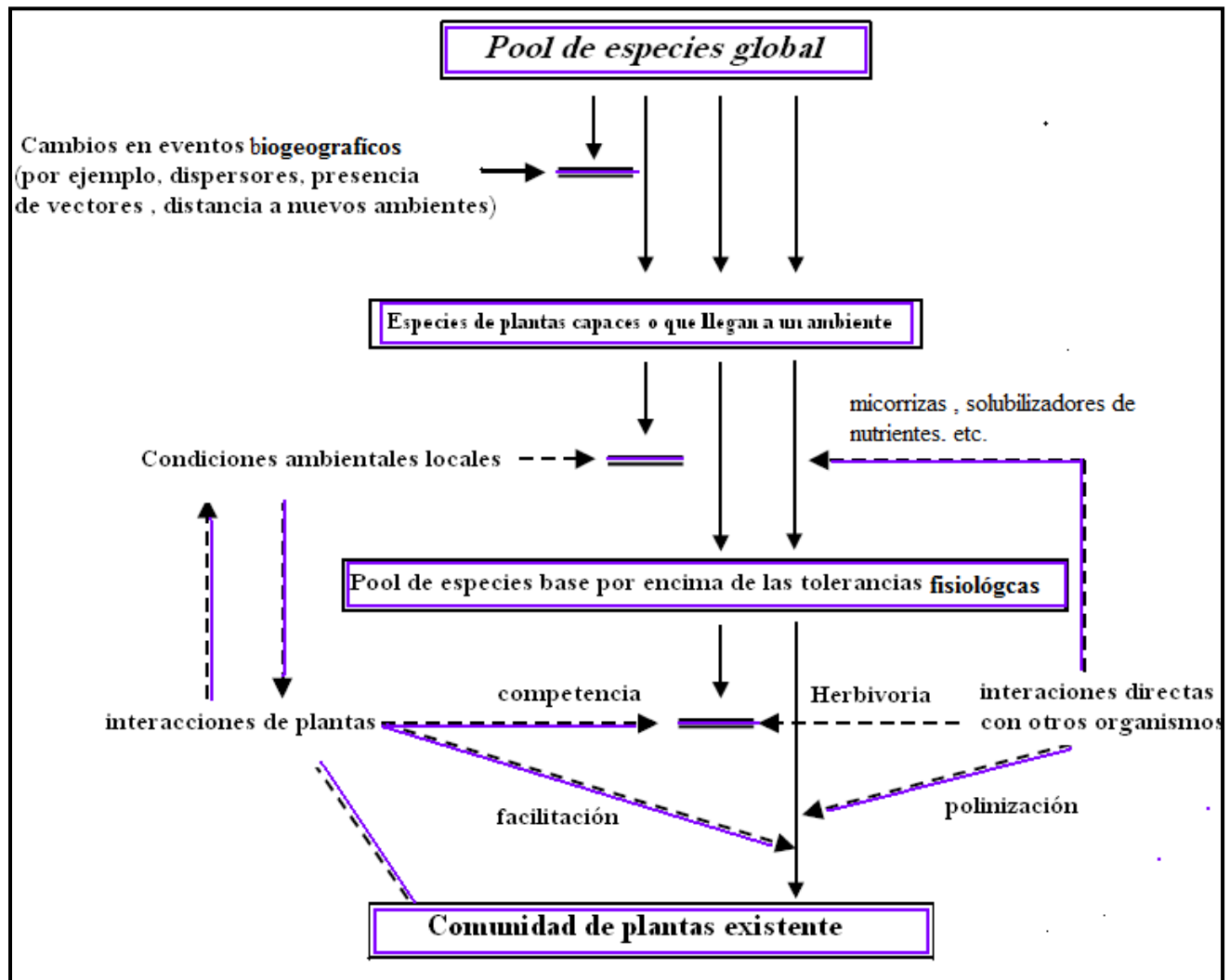


Figura 1. Filtros y procesos para el establecimiento de una comunidad de plantas. Modificado de Lortie *et al.* (2004).

Este tipo de procesos han sido muy estudiados en ambientes extremos como los desiertos y las zonas de alta montaña extratropical o templadas, mientras que en zonas de alta montaña tropical como los Páramos, ha recibido poca atención (Anthelme *et al.* 2012). Sin embargo, en los últimos 5 años en el Páramo Altiano Piedras Blancas de Mérida -Venezuela, se ha venido desarrollando una línea de investigación enfocada en estudiar los mecanismos y procesos relacionados a las asociaciones entre especies de formas de vida (potenciales ingenieros ecosistémicos) de cojín y arbusto y el resto de las especies de la comunidad vegetal de estos ecosistemas. Debido a esto y a que el páramo altiando es un ecosistema de baja cobertura vegetal pero de alta diversidad en cada parche de vegetación y queremos aportar al conocimiento de cómo las interacciones contribuyen a esta alta diversidad, en el presente trabajo nos propusimos trabajar en el Páramo Altiano de Piedras Blancas en Mérida-Vzla, tomando como especie focal a la roseta gigante *Coespeletia timotensis*.

A continuación describimos las características ambientales de este tipo de ecosistema para luego discutir los antecedentes de investigación disponibles sobre las interacciones entre plantas en la alta montaña tropical Andina.

1.2 Contexto ambiental del trabajo

1.2.1 Los ambientes de la alta montaña tropical y el Páramo altiandino.

Los sistemas montañosos abarcan 20% de la superficie terrestre mundial. Las montañas que presentan una extensión altitudinal amplia exhiben un claro gradiente térmico como característica fundamental, donde las más bajas temperaturas se presentan en las cumbres más altas. Esta disminución de la temperatura se debe al descenso de la presión atmosférica y de la densidad del aire consecuencia del ascenso de la altitud (Azócar y Rada, 2006).

Las altas montañas tropicales están representadas por aquellas zonas por encima de la línea de árboles (*treeline*), entre 23°26' N y 23°26' S (Smith y Young, 1987; Nagy y Grabherr, 2009 y Anthelme *et al.*, 2012). El límite altitudinal inferior de los ecosistemas de alta montaña tropical se encuentra entre los 2.800 m y 3.900 m.s.n.m. aunque en algunas islas tropicales este límite puede llegar a los 2.000 m.s.n.m. (Anthelme *et al.*, 2012). El límite altitudinal superior se encuentra en los 4.600 m.s.n.m. incluso se puede extender hasta los 5.000 m.s.n.m. (Smith y Young, 1987; Anthelme *et al.*, 2012). En los Andes Tropicales los ecosistemas por encima de la línea continua de los bosques se denominan páramos. En Venezuela, el páramo se ubica aproximadamente a partir de los 3000 m.s.n.m. (Ataroff y Sarmiento 2004) y la cota de 4.000 m.s.n.m. representa el ecotono entre el páramo andino y el altiandino, ambiente en el que se realizó el presente estudio.

Entre las características del páramo altiandino tenemos la ritmicidad de la temperatura, que se hace importante cuando se consideran las variaciones diarias en contraste a las variaciones o estacionalidad anual (Anthelme *et al.*, 2012; Azócar y Rada, 2006), haciéndose aún más severa a medida que se aumenta en altitud. Esta diferencia térmica diaria en la superficie del suelo puede ir desde 45 °C en un día despejado, hasta los -4 °C en una noche fría con una amplitud de más de 50°C. A su vez, la variabilidad térmica es mayor durante la época seca (en aquellas zonas donde hay una estacionalidad hídrica marcada) y es menos intensa en la época de lluvia, lo que demuestra una relación entre las variaciones de amplitud térmica diaria con respecto a la estacionalidad anual que presentan las precipitaciones (Azócar y Rada, 2006).

A pesar de la complejidad climática, es posible describir patrones claros de precipitación en los páramos venezolanos. En la parte central de la Cordillera de Mérida, orientada hacia el Lago de Maracaibo, se observa una estacionalidad marcada, observándose un patrón bi-estacional por encima de los 3.000 m.s.n.m; este patrón es el que presenta nuestra área de estudio. Los meses climáticamente más secos van de diciembre a marzo mientras que entre mayo y octubre son los meses de mayor precipitación (76% de las lluvias) (Monasterio, 1979b).

La alta elevación en la que se encuentran estos ecosistemas repercute también en la radiación incidente, la cual muestra en todos los sistemas de alta montaña una tendencia a aumentar en intensidad según el aumento altitudinal. Así mismo, la fracción ultravioleta presenta un marcado patrón de aumento con la elevación (Azócar y Rada, 2006), siendo esto particularmente importante en los Páramos Altiandinos, pues en estos ecosistemas se desarrolla la vegetación que alcanza las mayores altitudes, representando un importante estrés físico adicional para las plantas (Anthelme *et al.*, 2012; Azócar y Rada, 2006). Otro factor que se vuelve limitante para el desarrollo de las plantas en estos ecosistemas, es la disminución de la presión parcial de gases como el CO₂ y el O₂, los cuales disminuyen también con el aumento de la altitud (Azócar y Rada, 2006).

Estos ecosistemas también se caracterizan por el modelado del relieve que se ha generado por la marcada influencia glacial, pudiéndose observar en las huellas de erosión glacial escalones rocosos, valles colgantes, circos, aristas, rocas aborregadas, etc. (Monasterio, 1979b). Por tanto, en muchas zonas se comparte la característica de pendientes pronunciadas, lo que genera fuerte variación del

hábitat a escala local o heterogeneidad espacial a modo de mosaico de condiciones. Además, en este escenario de laderas intersectadas por valles, la influencia de la exposición se manifiesta en los contrastes producidos entre las laderas que miran al Este o al Oeste mediante diferencias en insolación y radiación incidente. Las pendientes con exposición Este muestran mayores temperaturas durante todo el año que las expuestas hacia el Oeste, debido a que las mañanas por lo general son más soleadas y las tardes nubladas (Azócar y Rada, 2006).

Finalmente, existe una gran influencia actual del clima periglacial tropical que se caracteriza por ciclos casi diarios de congelamiento-descongelamiento en la superficie del suelo. Esto representa un impacto fundamental que condiciona una alta movilidad de las partículas y fragmentos que modelan superficialmente el sustrato. En consecuencia, en estos suelos es común la estructuración de bandas, polígonos, círculos, redes de suelos estriados, microescalones, etc. (Monasterio 1979b). La sumatoria de estos procesos afecta el microambiente, haciendo que los Páramos Altiandinos sean ecosistemas con suelos de muy baja disponibilidad de agua y muy pocos nutrientes. Además la soliflucción, o movilidad del suelo, expone a las plantas a fuerzas mecánicas que no permiten el fácil establecimiento de las mismas (Azócar y Rada, 2006; Monasterio, 1979b).

La permanente severidad ambiental de este piso constituye una barrera que determina el establecimiento de la flora en esta franja, influenciando la estructura vertical y horizontal de la vegetación, distribuyéndola en mosaicos con grandes espacios de suelo descubierto o cubierto por rocas, derrubios y gravas, que varía entre el 50% y el 90% en cobertura según el sitio (Monasterio, 1979b).

Es importante resaltar que estos ecosistemas, por estar en el límite superior altitudinal del crecimiento vegetal, son altamente vulnerables al cambio global climático como el calentamiento global. Por esto y por el limitado conocimiento disponible sobre el papel de las interacciones planta-planta sobre la estructura de la comunidad en ambientes de alta montaña tropical, nos propusimos la realización del presente trabajo en el páramo altiandino Piedras Blancas, tomando como especie focal *Coespeletia timotensis*, una especie de rosetas gigante que domina los rosetales de estos páramos desérticos.

1.3 Antecedentes en los Andes Tropicales

Anthelme *et al.* (2011) corroboran a nivel comunitario las predicciones de la hipótesis de gradiente de estrés (SGH), con la transición de efectos competitivos o neutrales a efectos netos de facilitación mediados por cojines a medida que aumenta la elevación en una localidad de los Andes Ecuatorianos. Estos autores atribuyen la facilitación a una mejora en el contenido de agua y contenido de nutrientes en suelo debajo de los cojines de *Azorella aretioides* (Anthelme *et al.*, 2011).

En el caso de los Páramos Venezolanos, Smith (1981) demuestra un efecto nodriza intra-específico entre individuos adultos de *Espeletia schultzii* sobre juveniles de la misma especie, y reporta que los adultos de *E. schultzii* en algunas poblaciones parecen proteger a los juveniles (reduciendo de esta manera las tasas de mortalidad) sobre todo en sitios húmedos con altas densidades poblacionales. Sin embargo, este autor señala que en otras poblaciones la mortalidad en juveniles aumenta con la proximidad de los adultos por el aumento de la competencia intraespecífica, sobre todo en periodos de sequía (Smith, 1981).

Cáceres *et al.* (2015), sugieren 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. Por su parte, Ramírez *et al.* (2015) analizaron el papel del mismo arbusto como ingeniero ecosistémico a dos altitudes (3.715 y 4.300 m.s.n.m.) comparando las temperaturas de la superficie del

suelo, el contenido de agua y de materia orgánica del suelo Dentro y Fuera de la copa. Los resultados sugieren que *H. laricifolium* amortigua las oscilaciones de temperatura y aumenta la humedad y el contenido de materia orgánica en el suelo. Ramírez *et al.* (2015) también reportan que mientras las herbáceas asociadas positivamente mostraron una mejoría en su estado hídrico cuando crecen bajo la copa del arbusto, las especies con los potenciales hídricos más bajos y mayor tolerancia al estrés hídrico son gramíneas que a su vez se encuentra asociadas negativamente con el arbusto (Ramírez *et al.*, 2015).

En cuanto al papel de otras formas de vidas, varios trabajos sugieren que las rosetas gigantes como *Coespeletia timotensis* son de las formas de crecimiento más exitosas en estos ambientes, resaltando la gran biomasa que acumulan (Pérez, 1992; Pérez, 1991). Así mismo, proponen que estas plantas pudiesen jugar un papel modificador de su hábitat inmediato, a través de la incorporación de materia orgánica al suelo y de un aumento de la disponibilidad de agua en suelo. También se reporta la atenuación de los drásticos cambios diarios de temperatura del suelo, sumado a la atenuación del efecto por las heladas y la actividad de las agujas de hielo (Pérez, 1992, 1991, Pérez, 1989; Smith, 1980, 1981). Igualmente se ha señalado, aunque no se cuenta con información cuantitativa al respecto, que *C. Timotesis* pudiera presentar asociaciones espaciales positivas con otras especies como hierbas, cojines y pequeños arbustos (Smith, 1981). En este sentido, Azócar y Monasterio (1980) sugieren una aparente falta de competencia inter-específica en estos ambientes de páramo desértico, pero no ofrecen evidencia para evaluar esta hipótesis, de modo que no existen estudios previos donde el foco central sea el estudio cuantitativo de las interacciones entre las rosetas gigantes con otras especies de la comunidad del páramo altiandino.

1.4 Preguntas de investigación

En base en lo descrito anteriormente se plantean las siguientes preguntas de investigación:

1. ¿La presencia de *Coespeletia timotensis* produce un aumento de la materia orgánica y disponibilidad de agua en suelo y atenúa la amplitud de los cambios térmicos en el microambiente inmediato a la roseta gigante?
2. ¿Los cambios ambientales generados por la presencia de *Coespeletia timotensis*, influyen a su vez la composición y estructura de la comunidad vegetal asociada a estas rosetas dominantes?

CAPÍTULO II. JUSTIFICACIÓN, HIPÓTESIS y OBJETIVOS

2.1 Justificación

En las últimas décadas se ha dado un gran interés por la conservación y preservación de los ecosistemas y la diversidad biológica en ambientes de alta montaña. Este interés ha estado acompañado por la suma de esfuerzos de los ecólogos alpinos en estudiar los patrones y procesos que estructuran las comunidades vegetales. En particular, en los páramos Venezolanos, son muchos los trabajos con diferentes enfoques desarrollados para este fin en las últimas décadas (Llambí *et al.* 2013). Sin embargo, existen pocos estudios cuantitativos sobre las interacciones planta-planta y su papel sobre la estructura y diversidad de las comunidades. Los estudios disponibles se han enfocado en el análisis del papel de un arbusto esclerófilo dominante (*Hypericum laricifolium*) como ingeniero ecosistémico en el páramo desértico (Cáceres *et al.* 2015; Ramirez *et al.* 2015). Sin embargo, el efecto sobre la estructura comunitaria de otras formas de vida dominantes como las rosetas gigantes no ha sido estudiado, aun cuando sabemos que estas pueden modificar las condiciones micro-ambientales en su vecindad inmediata (Pérez, 1992). Este estudio pretende realizar una contribución a comprender parte de los procesos que se desarrollan en condiciones únicas de la alta montaña tropical relacionados con la presencia (o ausencia) de estas rosetas gigantes y que permiten el mantenimiento de la diversidad vegetal en estos ambientes extremos de baja productividad pero alta diversidad y gran endemismo. Específicamente, en este trabajo se propone un estudio cuantitativo de las interacciones planta-planta en torno a las rosetas gigantes de *Coespeletia timotensis*, donde se estudia la influencia de estas rosetas sobre algunas variables de su microambiente inmediato y los efectos que esto trae como consecuencia en la estructura de la comunidad vegetal donde se desarrolla.

A su vez, es importante resaltar que este tipo de estudios pueden servir de base para el diseño de estrategias de conservación que partan de la identificación y protección de especies clave que juegan un papel como ingenieros ecosistémicos en estos ecosistemas únicos en el planeta.

2.2 Hipótesis

Dado que *C. timotensis* es una especie con una alta acumulación de biomasa aérea y gran longevidad, se espera que los individuos de esta especie modifiquen las condiciones microambientales en su vecindad inmediata, atenuando la variabilidad térmica y aumentando el contenido de materia orgánica así como la disponibilidad de agua del suelo, lo que debe determinar cambios en la estructura local de la comunidad de plantas con relación a las zonas no influenciadas por los individuos de esta especie.

2.3 Objetivos

2.3.1 Objetivo General:

Estudiar los cambios generados por la presencia de rosetas gigantes de *Coespeletia timotensis* sobre variables microambientales en el suelo y sobre la estructura de la comunidad vegetal asociada en un páramo altiandino en Mérida, Venezuela.

2.3.2 Objetivos específicos:

- 1- Comparar la temperatura superficial del suelo, el contenido de materia orgánica y la humedad del suelo entre zonas Fuera y Dentro de la influencia de *C. timotensis*.
- 2- Comparar los patrones de abundancia de las plantas vasculares en la vecindad inmediata de *C. timotensis* versus en zonas Fuera de su influencia.
- 3- Comparar la riqueza y diversidad de plantas vasculares en la vecindad inmediata de *C. timotensis* y zonas Fuera de su influencia.

CAPÍTULO III. METODOLOGÍA

3.1 Área de estudio

El estudio se desarrolló en una localidad ubicada en el noreste de la Sierra la Culata, dentro del Páramo de Piedras Blancas, a una altitud aproximada de 4.300 m.s.n.m. lo que corresponde al Páramo Altiano. Esta zona ha sido descrita como un páramo seco (Monasterio 1980) (Figura 2) en la que la precipitación muestra un patrón unimodal con menos de 800 mm de precipitación anual (Azócar y Rada, 2006) y con una fuerte estacionalidad. En la estación seca (diciembre a marzo), la precipitación media mensual es menor a 20 mm y en la de lluvias (mayo a agosto) la media mensual es mayor a 100 mm. La precipitación ocurre principalmente en forma de lluvia, aunque la nieve y el granizo son frecuentes, especialmente durante la temporada de lluvias; la capa de nieve es discontinua y delgada (<4 cm), y por lo general se derrite dentro de las 24 horas siguientes (Pérez, 1991). Debido a su altitud y posición casi ecuatorial, este páramo experimenta amplias fluctuaciones térmicas diarias. Las temperaturas del aire durante la estación seca frecuentemente alcanza de 15 a 23 ° C en los días claros, y durante la noche oscila entre - 5 y - 11 ° C (Azócar y Rada, 2006). La amplitud térmica es de aproximadamente 50°C en la superficie del suelo y 17°C a 10 cm profundidad (Monasterio, 1986). Esta amplitud térmica diaria se reduce sustancialmente en la temporada de lluvias, debido a la cobertura de nubes persistentes. En promedio, más de 325 ciclos de congelación / descongelación diarias ocurren anualmente en el área de estudio; esto permite la formación repetida de agujas de hielo que afectan fuertemente a las capas superficiales del suelo (Pérez, 1995; Azócar y Rada, 2006).

Con respecto a los suelos en el páramo, los Entisoles, Inceptisoles e Histosoles son los suelos presentes en la zona de estudio. Hay zonas de derrubios rocosos, zonas saturadas de humedad, pequeñas lagunas de origen glaciar y llanuras de inundación con suelos húmicos Cryaquents y Typic o TerricCryosaprists. La mayoría de los suelos son poco profundos y ácidos, tienen una textura gruesa, con un alto porcentaje de grava y arena, y un bajo contenido de materia orgánica (Pérez, 1995).

Fisionómicamente, el Páramo desértico es un rosetal alto y abierto que consta de dos estratos: el más alto entre 1 y 3 metros de altura y 5% a 30% de cobertura, formado exclusivamente por rosetas caulescentes siempre verdes pertenecientes al complejo *Espeletia*. El segundo estrato se encuentra a ras del suelo, sobrepasándolo escasos centímetros. Es también de gran discontinuidad con coberturas entre 2% y 40% de la superficie. Sus formas de vida más importantes son plantas en cojines densos y achatados las cuales tienen a desarrollar una forma circular. Las especies más importantes de este estrato pertenecen a los géneros, *Azorella*, *Arenaria*, *Aciachne*, *Lucilia*, *Montia* y otras; todas perennes siempre verdes. En este segundo estrato también son frecuentes las formas de vida en roseta acaule de porte pequeño siempre verde pertenecientes a los géneros: *Hypochoeris*, *Calandrinia*, *Oenothera*, *Malcatrum*, *Draba*, etc. (Monasterio, 1979b). Otras formas de vida presentes incluyen las hierbas erectas (e.g. *Senecio wedglacialis*) y postradas (e.g. especies del género *Geranium* o *Lachemilla*), los arbustos esclerófilos (e.g. *Hypericum laricifolium*) y varias especies de gramíneas de pequeño porte (e.g. *Agrostis breviculmis*).

3.2 Especie Focal: *Coespeletia timotensis* (Cuatrec.) Cuatrec Este estudio se desarrolló en torno a la planta *Coespeletia timotensis* (Asteraceae, Heliantheae, subtribu Espeletiinae), una de las especies de rosetas gigantes que crecen a mayor altitud, siendo la especie más abundante en la zona de estudio.

En Venezuela, las especies con forma de crecimiento en roseta más conocidas son: *Espeletia schultzei*, con la mayor amplitud altitudinal, *Ruilopezia flocosa*, *Ruilopezia lindei*, *R. otropurpurea*, *Coespeletia thyrsoformis*, *E. Coespeletia moritziana*, *C. spicata*, *Coespeletia timotensis* y las formas de crecimiento arbóreo, *E. humboldtii* y *Libanothammus neerifolia* (Azócar y Rada, 2006). Estas plantas se caracterizan por ser rosetas de hojas grandes apoyadas por tallos no ramificados o poco ramificados.

Las hojas inmaduras forman un brote denso alrededor del meristema apical, en tanto que las hojas muertas son a menudo persistentes, formando un cilindro grueso alrededor del tallo (Smith, 1981).

El complejo *Espeletia* es endémico de los Andes de Venezuela, Colombia y norte de Ecuador, representado por al menos 140 especies, de las cuales 67 se presentan en Venezuela (Díaz Granados, 2012). La mayoría de las especies del complejo *Espeletia* se encuentran en el páramo entre los 2.700 m a 4.600 m de altitud aproximadamente. En esta investigación se escogió como objeto de estudio a la roseta gigante *Coespeletia timotensis*, especie que domina el Páramo Desértico. Según Smith (1980) estas formas de vida pueden tener un importante papel moderador de las condiciones microambientales, como la fijación y acuñación del suelo móvil formando pequeñas plataformas o microterrazas, como sucede con *C. timotensis* en muchas de las laderas escarpadas donde esta especie logra establecerse.

Aunque la mayoría de las especies del complejo *Espeletia* presentan reproducción vegetativa, *C. timotensis* se reproduce solamente por semillas. La fase reproductiva dura hasta 22 meses y comienza a mediados de septiembre con el inicio del proceso de elongación del eje de inflorescencia, pasando por la maduración de la misma hasta la dispersión de semillas a través del viento. Así, el calendario reproductivo de esta especie no sigue un ciclo anual sino que se extienden sobre un período más largo (Aristiguieta et al., 1965).

En Piedras Blancas, los individuos de *C. timotensis* alcanzan una altura máxima de 3,5 m (Pérez, 1992), creciendo a un ritmo de aprox. 15 mm/año (Monasterio, 1986). Para esta tasa de crecimiento las plantas más altas deben tener una edad cercana a los 250 años, lapso en el que se ha producido una gran acumulación de materia orgánica en el suelo cercano a las plantas. Además, *C. timotensis* tiene una gruesa capa de hojas secas y muertas (10 a 30 cm de ancho) que permanecen unidas a un delgado tallo leñoso (<10 a 12 cm). Esta necromasa se libera lentamente al suelo como follaje seco persistente que se rompe gradualmente y se desprende en trozos pequeños jugando un papel importante en la pedogénesis en los sustratos gruesos del alto páramo (Pérez, 1989). Estas hojas muertas comprenden casi el 75% de la biomasa total de la planta (Fariñas y Monasterio, 1988).



Figura 2. Ubicación de las laderas de muestreo 1 (L1), 2 (L2) y 3 (L3).

3.3 Diseño de muestreo

3.3.1 Recolección de datos

En el área de estudio se seleccionaron tres sitios distanciados más de 1 km con laderas con orientación Norte-Sur donde se realizaron los muestreos (Fig. 2) con altitudes y pendientes similares (Tabla 2) en las que *C. timotensis* fuese particularmente dominante. Se definió la orientación de ladera Norte- Sur con el fin de separar los efectos de pendiente (Norte- Sur) sobre las variables microambientales humedad y materia orgánica del suelo, de los efectos de sombreado (este-oeste) que pueda tener la roseta sobre su alrededor. Una vez definidas las laderas de muestreo, en cada una de ellas se escogieron al azar cuarenta individuos con una altura de su tallo mayor a los 50 cm. Para la escogencia de las cuarenta rosetas muestreadas se midieron y marcaron cincuenta individuos. De estos cincuenta individuos se escogieron al azar los 40 individuos, a través de un sorteo sin reemplazo.

Tabla 2. Características de las laderas muestreadas

Ladera	Altitud (m.s.n.m.)	Coordenadas (UT 19P)	Pendiente (grados)
1	4250	X: 0294495 / Y: 0982756	20-25
2	4330	X: 0295061 / Y: 0980500	20-25
3	4368	X: 0294233 / Y:0983528	10 - 17

3.3.2 Medición de variables ambientales

3.3.2.1 Temperatura del suelo: en cada ladera de muestreo y para tres de los individuos seleccionados al azar se definieron tres situaciones o tratamientos; dos ubicadas Dentro la influencia de la roseta: a) a 15-20 cm de la base de una roseta de *C. timotensis*, al Este de la misma; b) a 15-20 cm de la roseta al Oeste de la misma; y c) Fuera de la influencia directa de la roseta, a una distancia mínima de 2 metros, para evitar sesgos en el análisis por la posible influencia de la roseta a través de sus raíces que tienen longitudes desde 14 a 58 cm (Pérez, 1991); y máximo 3 metros para, en ese caso, evitar incluir sesgos en el análisis relacionados a la heterogeneidad espacial.

En cada situación de muestreo se instalaron sensores térmicos Tidbit v2 para medir temperatura a -2 cm de profundidad del suelo, con la finalidad de constatar si existe un efecto de atenuación de la variabilidad térmica, a través de la sombra que genera la roseta, la cual varía con la posición del sol en el día. Se instalaron tres sensores réplica en cada situación. Estos sensores registraron la temperatura cada 10 minutos durante cuatro semanas al final de la época húmeda (del 13/11/15 al 13/12/15).

3.3.2.2 Humedad relativa en suelo (CRH) y materia orgánica del suelo (MOS): en cada una de las laderas de muestreo, se escogieron al azar 10 individuos de *C. timotensis*. Para cada individuo seleccionado, se tomaron muestras de suelo entre 5 y 10 cm de profundidad, descartando la hojarasca y material orgánico más superficial, para determinar su CRH y MOS en las situaciones Dentro y Fuera de la influencia de la roseta. Puesto que el valor de estas dos variables micro ambientales puede variar en función de la pendiente y en función del efecto estabilizador de la roseta, las muestras se tomaron en las orientaciones Norte y Sur que coinciden a la ubicación ladera arriba y ladera abajo de la roseta Dentro de la zona inmediata al frailejón (10-20 cm de su base). Así mismo, se tomaron muestras pareadas Fuera de la influencia de la roseta, entre 2 y 3 metros de distancia del tronco de la roseta. De modo que en cada ladera de estudio, se tomaron un total de 40 muestras: 20 al Nortede la roseta: 10 Dentro y 10 Fuera de su influencia inmediata; y 20 al Sur de la roseta: 10 Dentro y 10 Fuera de su influencia (Figura 3).

Para determinar el contenido de humedad relativa de agua en suelo se siguió 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 esto, cada una de las muestras fueron pesadas (peso fresco) y luego se colocaron en la estufa por 24 horas a 105°C, se sacaron y se dejaron enfriar hasta que alcanzaron la temperatura ambiente para cuando se pesaron nuevamente (peso seco). Adicionalmente haciendo uso de las mismas muestras, se determinó el contenido de MOS a través de la diferencia de peso entre una muestra de suelo seca y el peso de las cenizas después de incinerar las muestras por el método de ignición (La Manna et al., 2007). Para esto, se pesaron 2 g de suelo en crisoles previamente identificados. Los crisoles con las muestras fueron secados en la estufa a una temperatura entre 100 a 105 °C, durante aproximadamente 3 horas. . Luego de secados se dejaron enfriar en una desecadora y se pesaron (peso seco) nuevamente a temperatura ambiente. Finalmente, se calcinaron las muestras en una mufla a 400°C por un lapso de 4 horas, se dejaron enfriar en una desecadora, y se pesaron a temperatura ambiente (peso ceniza). Finalmente, se calcinaron las muestras en una mufla a 400°C por un lapso de 4 horas, se dejaron enfriar en una desecadora, y se pesaron a temperatura ambiente (peso ceniza).

3.3.3 Muestreo de la vegetación

3.3.3.1 Cobertura y densidad de la especie focal

Para estimar la cobertura de las rosetas de *C. timotensis* en cada ladera de muestreo se definieron, con una cinta métrica, 4 transectas de 50 metros cada una, separadas 10 metros entre sí desde la base de la ladera hacia arriba. En cada transecta se registró cuantos centímetros cubría cada roseta que tocaba la cinta métrica sin distinción de tamaño.

Para estimar la densidad de individuos de *C. timotensis* presentes en cada ladera, se establecieron 3 parcelas de 10 m² en la cual se contaron los individuos de *C. timotensis* presentes. Además se determinó el tamaño de cada planta midiendo la altura desde el pie del tallo hasta la punta de las hojas del ápice y se establecieron tres clases de tamaños: menores de 50 cm, entre 50cm y 100 cm de alto y mayores a 100 cm de alto.

3.3.3.2 Cobertura de especies de la comunidad

La cobertura de las especies presentes en la comunidad fue medida de la siguiente manera: en cada ladera de muestreo y para cada uno de los 40 individuos de *C. timotensis* seleccionados al azar, se definieron dos condiciones para la ubicación de las unidades de muestreo, una relacionada con la zona de influencia de la roseta, que denominamos Factor “situación” y otra condición relacionada con la orientación cardinal de la unidad de muestreo respecto a la roseta (factor “orientación”). Para el factor situación consideramos dos niveles: 1) Dentro de la influencia de la roseta, en las inmediaciones del pie de su tronco; y 2) Fuera de la influencia de la misma (de 2 a 3 metros de distancia de la roseta correspondiente). En el caso del factor orientación se ubicaron las unidades de muestreo en cada uno de los puntos cardinales con relación a la roseta y para cada situación (Dentro y Fuera), A fin de muestrear la comunidad alrededor del frailejón en las cuatro orientaciones, en cada situación y orientación, se realizaron muestreos en parcelas semicirculares con un área de 0,38 m², la cual denominaremos microparcelas. Con este procedimiento se generó un área de muestreo radial alrededor del frailejón (Figura 3).

Dentro de cada microparcela se registró la riqueza de especies y porcentaje de cobertura visual de cada una de las especies presentes; obteniéndose en cada ladera 320 microparcelas muestreadas (Tabla 3).

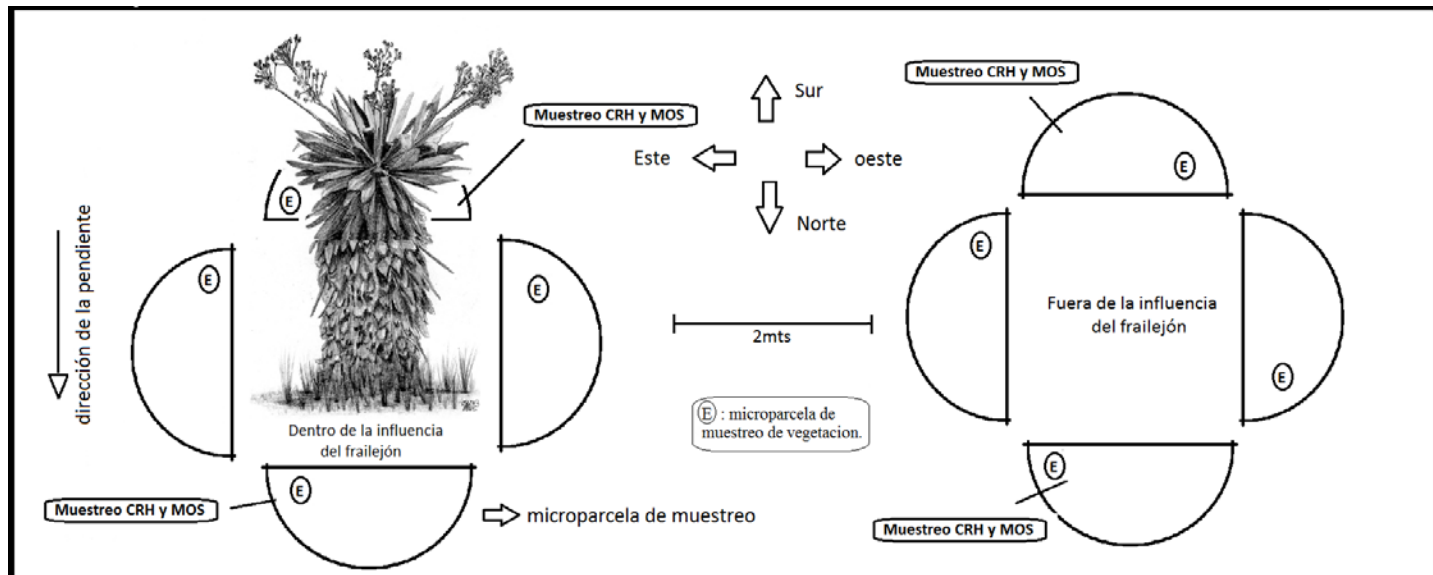


Figura 3. Ubicación de microparcels Dentro y Fuera de la influencia de la roseta gigante.

Tabla 3. Número de réplicas de muestreo por ladera

	Total por ladera	
	Dentro de la influencia de la roseta	Fuera de la influencia de la roseta
Una microparcels por orientación por cada individuo	40 réplicas este 40 réplicas oeste 40 réplicas norte 40 réplicas Sur	40 réplicas Este 40 réplicas Oeste 40 réplicas Norte 40 réplicas Sur

Los muestreos de vegetación se realizaron durante los últimos 15 días del mes de noviembre y los primeros 15 días del mes de Diciembre del 2015 coincidiendo con la transición entre las épocas húmeda y seca; de esta manera, aseguramos que la mayoría de las especies que crecen en estos ambientes fueran muestreadas, ya que al ser esta la época más favorable para el crecimiento y reproducción, garantiza en cierta medida que la mayoría de las especies se encuentren en flor, lo que facilita su determinación taxonómica. Las especies fueron identificadas en campo con ayuda de un especialista en botánica. Se validó la identidad de las mismas y la familia a la que pertenecen haciendo uso de la bibliografía especializada (Morillo, G. y Briceño, B. 2002), y una base de datos botánica en red (www.Theplantlist.org). Para la catalogación según forma de vida, se siguió la clasificación de Ramsay y Oxley (1997).

Estimación de la Cobertura visual

La estimación de la cobertura de cada especie en cada microparcels se hizo visualmente, asignando valores entre 0 y 100 %. Cada microparcels se dividió imaginariamente en 8 partes cuyo % correspondiente es igual a 12,5 % (Figura 4). La superficie de cobertura de cada planta para cada microparcels se obtuvo sumando los porcentajes obtenidos en todas las ocho divisiones.

A partir de este muestreo se determinó la composición, riqueza y diversidad de especies en las comunidades que se desarrollan en la vecindad inmediata de *C. timotensis* y en áreas Fuera de la influencia de la misma.

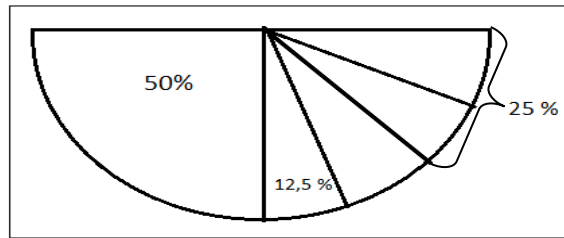


Figura 4. Estimación de la cobertura de las especies en las microparcelas de muestreo.

3.4 Análisis de datos

3.4.1 Análisis de variables microambientales

Los datos de temperatura, se ordenaron en una matriz y se calcularon las mínimas, máximas absolutas y promedios diarios. Para mostrar y analizar los resultados, se promediaron los datos de las tres réplicas en cada situación de muestreo; Dentro: a) Este b) Oeste y c) Fuera). Con estos promedios se realizó un gráfico de línea donde se muestra el comportamiento durante tres días nublados y tres días despejados de esta variable en las tres situaciones.

Los datos de materia orgánica y de contenido de humedad relativa en suelo fueron organizados en una matriz y se estimaron los promedios y desviaciones estándar de cada variable en cada situación definida. Se usó un Permanova para comparar los efectos de la situación y la orientación sobre la cobertura de vegetación.

3.4.2 Eficiencia del muestreo

Para verificar si los esfuerzos de muestreos fueron suficientes para detectar el número total de especies presentes en las laderas estudiadas y estimar el número de especies presentes en cada situación Fuera y Dentro de la influencia de la roseta, se generaron curvas de rarefacción de Mao Tau que estiman el número de especies esperadas a partir de la aleatorización de los registros reales del número de especies obtenidos en el muestreo. A su vez, se determinó el valor del índice de Chao 2, valor que estima el número de especies esperadas (Colwell & Coddington, 1994). Estos análisis se realizaron con el programa Primer + PERMANOVA v.6.

3.4.3 Organización de los datos florísticos

Los datos de porcentaje de abundancia obtenidos del muestreo de los 40 individuos de *C. timotensis* en las tres laderas muestreadas fueron organizados, para la mayoría de los análisis, en una misma matriz (Matriz general), donde las filas corresponden a las especies registradas y las columnas a los datos obtenidos en 960 microparcelas que corresponden a tres laderas (L1, L2 y L3), 40 individuos por ladera, dos situaciones por individuo (Dentro y Fuera) y cuatro orientaciones por situación (Norte, Sur, Este y Oeste). Para los diagramas de rango de abundancias por ladera, las matrices fueron generadas por separado, una para cada ladera, quedando para cada una de estas, una matriz con el listado de especies presentes en 320 microparcelas que corresponden a 40 individuos, dos situaciones por individuo y cuatro orientaciones por situación (Matriz rango abundancia por ladera).

Considerando que el factor orientación (Norte, Sur, este y oeste) está definido por la presencia del frailejón, se construyó una matriz con las especies presentes en 960 microparcelas que corresponden a

tres laderas, 40 individuos por ladera y cuatro orientaciones para la situación “Dentro” (Matriz orientación) para detectar el efecto de la orientación sobre la comunidad vegetal inmediata.

Igualmente, para determinar el efecto del factor situación (Dentro y Fuera) sobre la comunidad vegetal, se promediaron los valores de cobertura de las especies de las cuatro microparcels ubicadas en los puntos cardinales Norte Sur Este y Oeste en cada uno de los 40 individuos muestreados y lo mismo con los pares en áreas abiertas. La matriz especies vs muestras se generó ubicando el listado de las especies en las filas y en las columnas las 40 réplicas que corresponden a los promedios Dentro de la influencia y 40 réplicas Fuera de la influencia (Matriz situación).

3.4.4 Cobertura y densidad de *Coespeletia timotensis*.

La cobertura de *C. timotensis*, en cada ladera, se estimó obteniendo el promedio y la desviación estándar de los porcentajes de cobertura de las cuatro transectas de 50 metros. En el caso de la densidad, se realizó el mismo procedimiento para cada ladera.

3.4.5 Composición florística de especies.

Se generó un listado de especies presentes en las tres laderas muestreadas y se clasificaron según las formas de vidas a las que pertenecen tales especies encontradas en el presente estudio, lo que permitió una interpretación funcional más clara puesto que estas presentan patrones morfológicos con significado adaptativo (Arzac et al. 2011).

3.4.6 Análisis multivariados

Con el fin de hacer un análisis integrado de cambios en la comunidad vegetal con relación al factor situación (Dentro y Fuera de la influencia) y con relación al factor orientación, se realizó un análisis de coordenadas principales (PCO por sus siglas en inglés) con el software PRIMER versión 6.11.15 (Anderson et al., 2008). El PCO es un método que ordena los sitios de muestreo en función de su distancia florística utilizando una técnica similar al Análisis de Componentes Principales, pero que permite usar diferentes medidas de distancia o de similitud florística, y no solo distancia euclidiana, como es el caso del ACP. En nuestro caso se usó el índice de Bray-Curtis como medida de similitud entre las abundancias de las especies en las diferentes unidades de muestreo. Los datos fueron transformados previamente utilizando la raíz cuadrada, para disminuir el peso de las especies muy dominantes en el análisis. Finalmente se realizó una con correlación Spearman con los primeros ejes superior a 0,3, las especies con esta correlación o mayor aparecen en los gráficos de ordenación definiendo cualquier de los grupos.

3.4.7 Patrones de abundancias de las especies

Con el fin de obtener una aproximación inicial al conocimiento de la estructura de la comunidad en cada ladera muestreada y para cada situación, se elaboraron diagramas de rango de abundancias a partir de los datos de cobertura visual que en este caso son un equivalente de estimación de abundancia promedio de cada especie en áreas bajo y Fuera de la rosetas de *C. timotensis* seleccionadas.

3.4.8 Riqueza y diversidad local de las especies

A partir de la matriz general, se generó un listado de presencia-ausencia de especies en cada situación, Dentro de la influencia y Fuera de la influencia de la roseta gigante y a partir de este listado se determinó la riqueza o número de especies para cada situación en las 3 laderas.

Se usó la matriz “situación” para calcular los valores de riqueza (S), diversidad de Shannon (H’), esto se determinó para cada parcela de muestreo, por situación, haciendo uso del programa Primer 6. Este mismo procedimiento se aplicó a la matriz orientación realizó para determinar los valores de estas mismas variables

La riqueza está definida por el número de especies presentes en el lugar de muestreo. La diversidad de Shannon se define como:

$$H' = -\sum_{i=1}^n p_i \log_{10} p_i;$$

$$\text{siendo } p_i = a_i / \sum_{i=1}^n a_i.$$

3.4.9 Análisis de riqueza, diversidad y cobertura local de las especies

Para determinar la influencia de *C. timotensis* sobre los patrones de cobertura, riqueza y diversidad de plantas vasculares en las laderas muestreadas, se sumaron los valores de cobertura de todas las especies en cada parcela, por situación y por orientación. Con los valores de cobertura total por parcelas se generaron dos matrices: (1) por situación y (2) por orientación.

3.4.10 Asociación espacial entre *C. timotensis* y las demás especies de la comunidad.

Una medida de la asociación espacial entre especies de la comunidad y *C. timotensis*, es determinando para cada especie la diferencia de cobertura observada entre las áreas con o sin influencia de *C. timotensis*.

Para la medición de esta asociación espacial se utilizó una modificación del Índice de Interacción Relativa (RII) propuesto por Armas et al (2004), que está definido por la siguiente expresión:

$$RII_{CV} = CV_{dr} - CV_{fr} / CV_{dr} + CV_{fr}$$

Donde CV_{dr} corresponde a la cobertura visual de una especie en particular Dentro de la influencia de la roseta, y CV_{fr} corresponde a la cobertura de la especie en áreas abiertas sin influencia de la roseta.

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

$$RII_{\Sigma CV} = (\Sigma CV_{dr} - \Sigma CV_{fr}) / (\Sigma CV_{dr} + \Sigma CV_{fr})$$

Donde ΣCV_{dr} corresponde a la sumatoria de las coberturas de todas las especies bajo la influencia de la roseta y ΣCV_{fr} es la sumatoria de las coberturas de todas las especies en áreas abiertas.

Los límites del índice RII están entre -1 y +1, con valores positivos indicando una relación espacial positiva entre la especie focal y las demás especies y valores negativos indicando una relación espacial de asociación negativa. Este es un índice lineal, con distribución normal (Armas et al 2004).

3.4.11 Pruebas estadísticas

Para la comparación estadística entre las medidas de las variables respuestas estudiadas, tanto las variables microambientales como las variables de estructura de comunidad, se aplicó un análisis de varianza por permutaciones (PERMANOVA) de una o más vías dependiendo del caso. Cada análisis se realizó haciendo uso de las matrices correspondientes descritas en la sección organización de los datos.

- Para comparar el comportamiento de las diferentes variables en relación a la situación (Dentro vs. Fuera) en todas las laderas en un mismo análisis, se definieron dos factores: 1) Situación (factor fijo de dos niveles, Dentro vs. Fuera); y 2) Ladera (factor aleatorio de 3 niveles, L1, L2 y L3).
- Para comparar las variables en relación a la orientación en las tres laderas se definieron dos factores: 1) Orientación (factor fijo de 4 niveles, Norte, Sur, Este y Oeste); y 2) Ladera.
- Para comparar el efecto del factor Situación (Dentro y Fuera) o el factor Orientación (N, S, E y O) en cada ladera por separado se definió un solo factor fijo en cada caso.
- En el caso de los PERMANOVA para los análisis multivariados, se siguió el mismo procedimiento, se definieron 1 o 2 factores de acuerdo a si se consideraban las laderas individualmente o en conjunto. Estos análisis para comparar la estructura de la comunidad se realizaron usando la matriz de disimilaridad de Bray-Curtis.

Todos los análisis se realizaron con el programa Primer-E 6 versión 6.1.15 y con un $\alpha = 0,05$ y utilizando 9.999 permutaciones en cada caso.

PRUEBAS POST HOC

En los casos en los que hay diferencias significativas entre más de dos grupos se realizaron análisis por pares de niveles de un factor determinado con el fin de determinar cuál grupo es diferente de cual y cuáles son los grupos similares (utilizando Primer 6).

CAPÍTULO IV. RESULTADOS

4.1 VARIABLES MICROAMBIENTALES

En la Figura 5 se muestra el comportamiento de los promedios de temperatura del suelo, a 2cm de profundidad, en las situaciones Dentro de la influencia de la roseta gigante en los puntos cardinales Este y Oeste y Fuera de la influencia de la misma. Igualmente, la misma figura muestra los valores de temperatura de tres días despejados y tres días nublados en el comienzo de la época de sequía en el mes de diciembre del año 2015. Se observan diferencias claras en el comportamiento térmico entre días despejados y nublados: la amplitud térmica es mucho más notoria en los días despejados, las temperaturas bajas y altas llegan a sus extremos, a comienzo de la mañana alrededor de la 7a.m. y alrededor del mediodía respectivamente. Mientras en días nublados disminuye la amplitud térmica. También se puede observar que tanto en días nublados como despejados, la amplitud térmica parece menor bajo la influencia de la roseta y que este efecto se hace más fuerte en la orientación Este. Además, se puede observar que los valores máximos de temperatura parecen menores en el Este mientras que estos se mantienen más altos en la orientación Oeste.

Los valores de temperatura mínimos, máximos y promedios diarios se presentan en la Tabla 4. Las temperaturas mínimas absolutas, llegan a ser menores a cero solo en áreas Fuera de la influencia de la roseta, mientras que tanto en la orientación Este como en la Oeste en las inmediaciones del frailejón éstas se mantienen por encima de cero. En el caso de las temperaturas máximas, las mayores temperaturas se alcanzan en áreas abiertas, con casi 10 grados de diferencia entre la máxima Fuera y la máxima Dentro en la posición cardinal Este. En áreas abiertas la amplitud térmica es hasta 10 grados mayor que en las situaciones Dentro de la influencia de *C. timotensis*.

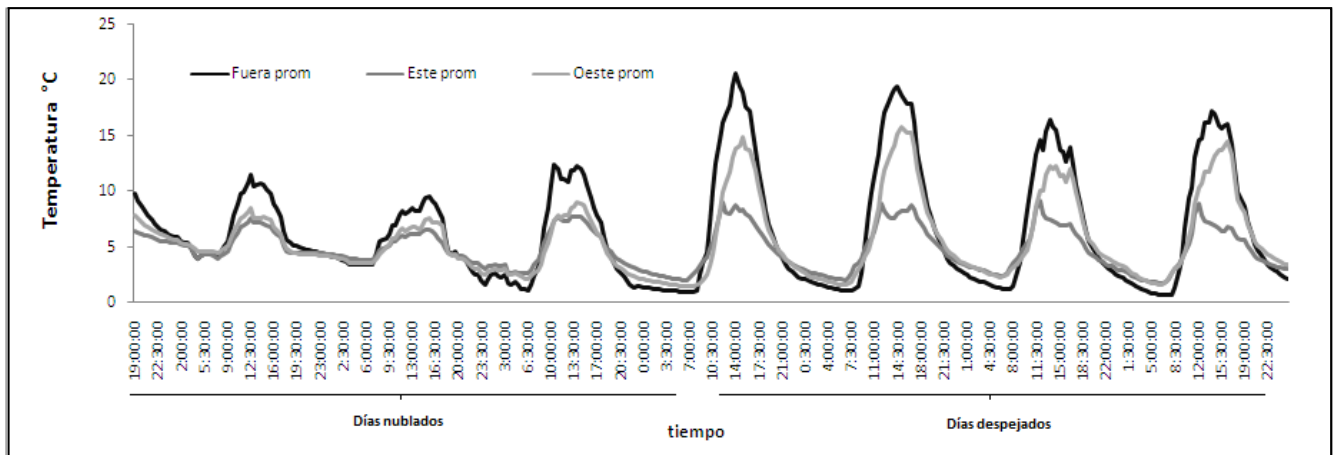


Figura 5. Ciclos diarios de temperatura del suelo (2cm de profundidad) en las situaciones Dentro y Fuera de la influencia de la roseta. Tres días despejados y tres días nublados al final de la época de lluvia (finales de Nov. 2015) en el Páramo Piedras Blancas.

En la Figura 6 se puede observar que la materia orgánica en el suelo es mayor Dentro de la influencia de las rosetas que en áreas abiertas, con diferencias significativas en las laderas 2 y 3. En primera instancia, el PERMAMOVA no mostró diferencias significativas con respecto al factor situación pero sí arrojó diferencias en cuanto al factor ladera e interacción entre factor situación y ladera (factor Ladera; PseudoF= 9,7463 P= 0,0003 y si*la: PseudoF= 3,6783 P= 0,0307). Por tanto se realizó un análisis Post hoc cuyos resultados muestran que en dos de las tres laderas sí hay diferencias significativas (PseudoF: 4,9751 con los siguientes valores de significancia, P=0,0009 para la Ladera 3 y P=0,0279 para la Ladera 2). Por tanto, se puede decir que en la mayoría de las laderas la presencia de las

rosetas de *C. timotensis*, genera un aumento del %MOS. En cuanto al comportamiento de la materia orgánica en función del factor orientación Dentro de la influencia del frailejón, la Figura 7 muestra que no se genera un cambio evidente en esta variable según la orientación en la que se realice el muestreo. Esto implica que aunque la MOS puede variar en función de la situación de muestreo, esta variable se distribuye de igual manera en ambas posiciones cardinales, Norte y Sur (debajo o arriba en dirección de la pendiente respectivamente) cercanos a la roseta.

Tabla 4. Caracterización de la temperatura en los micrositos ubicados al Este y al Oeste Dentro de la influencia de *C. timotensis* y en sus correspondientes pares muestrales en áreas abiertas (Ladera 2).

Temperatura (°C)	Páramo Altiandino 4300 m.s.n.m.		
	FUERA	DENTRO (ESTE)	DENTRO (OESTE)
Promedio	6,91 (0,24)	5,37 (0,37)	5,94 (0,62)
max absoluta	22,88 (1,58)	13,09 (1,53)	17,05 (4,48)
max promedio	16,52 (0,92)	9,21 (1,04)	12,14 (2,22)
min absoluta	-0,26 (0,64)	1,14 (0,39)	0,66 (0,99)
min promedio	1,50 (0,84)	2,91 (0,79)	2,54 (0,81)
Amplitud	15	6,3	9,6

Entre paréntesis se muestra la desviación estándar de cada valor

En cuanto al contenido de humedad relativa del suelo, los gráficos 8 y 9 muestran el comportamiento de esta variable según los factores situación y orientación respectivamente. El PERMANOVA mostró que para la humedad relativa existe interacción entre el factor situación y ladera (si*la: PseudoF=4,4857 P=0,0091), luego el análisis post hoc mostro que sólo en la ladera 3 hay diferencias significativas solo en la una de las tres laderas de muestreo (Figura 8), con un contenido de humedad relativa significativamente mayor bajo la influencia de la roseta (Si: PseudoF=2,4961 P=0,0108) y el resto de las laderas muestran que la humedad en el suelo es la misma tanto Dentro como Fuera de la influencia del frailejón. En cuanto al factor orientación, el análisis estadístico no detecto diferencias significativas, es decir, Dentro de la influencia del frailejón, la humedad relativa es igual para cualquier de los puntos cardinales muestreados (Figura 9).

Aunque las laderas representan un factor aleatorio, cabe resaltar que los valores tanto de materia orgánica como de humedad relativa del suelo entre laderas muestra diferencias, siendo la ladera tres la que contiene mayor materia orgánica y humedad relativa.

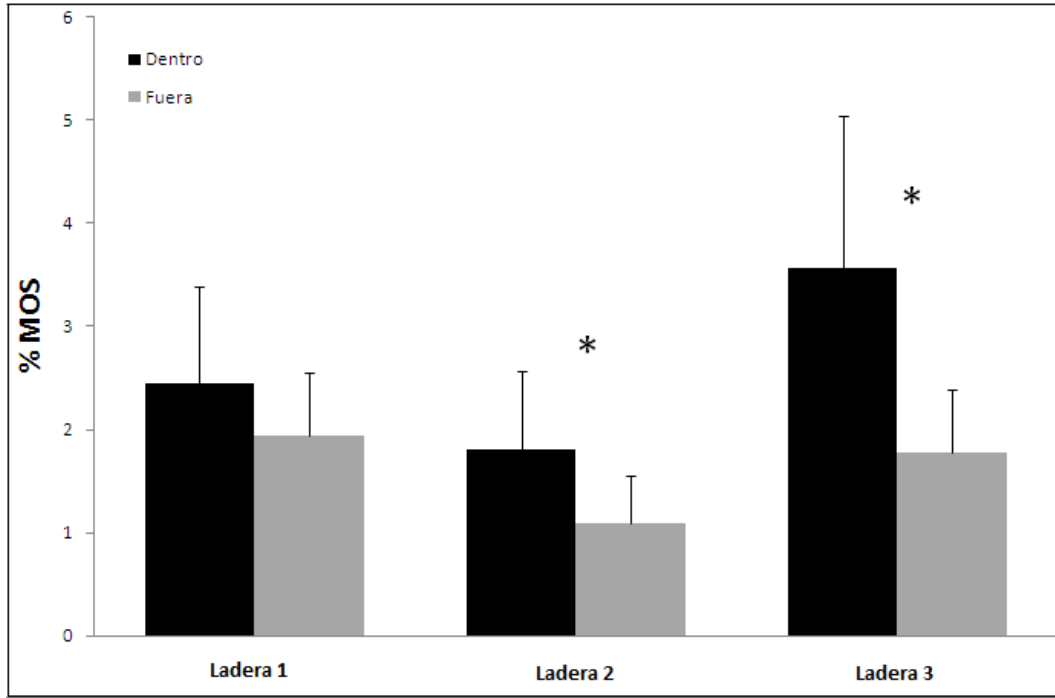


Figura 6. Contenido de materia orgánica del suelo (2cm de profundidad) en las situaciones Dentro y Fuera de la influencia de *C. timotensis* en tres laderas del Páramo Piedras Blancas. El asterisco indica diferencias significativas.

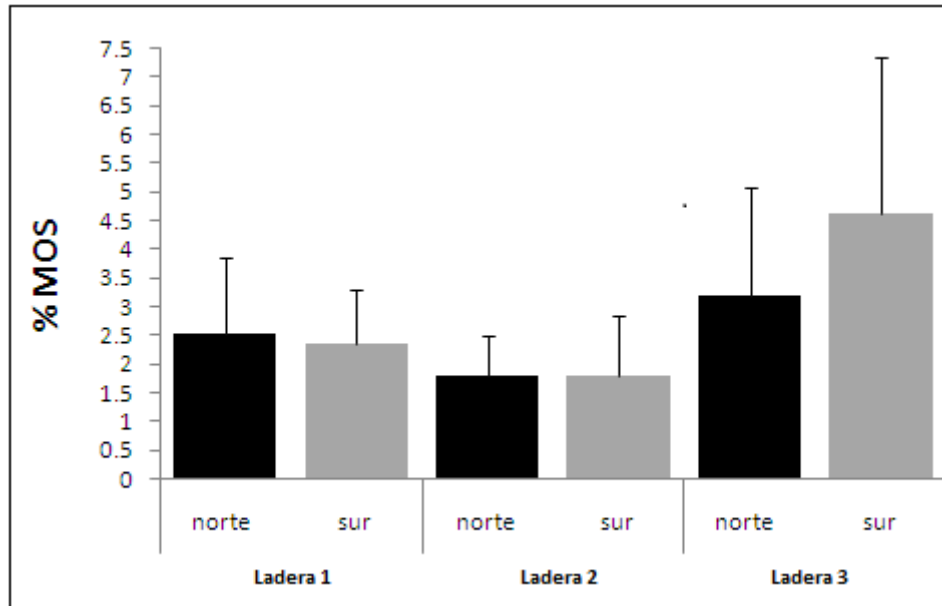


Figura 7. Comportamiento de la materia orgánica del suelo (2cm de profundidad) en las orientación Norte y Sur Dentro de la influencia de *C. timotensis* en tres laderas en el Páramo Piedras Blancas. El asterisco indica diferencias significativas.

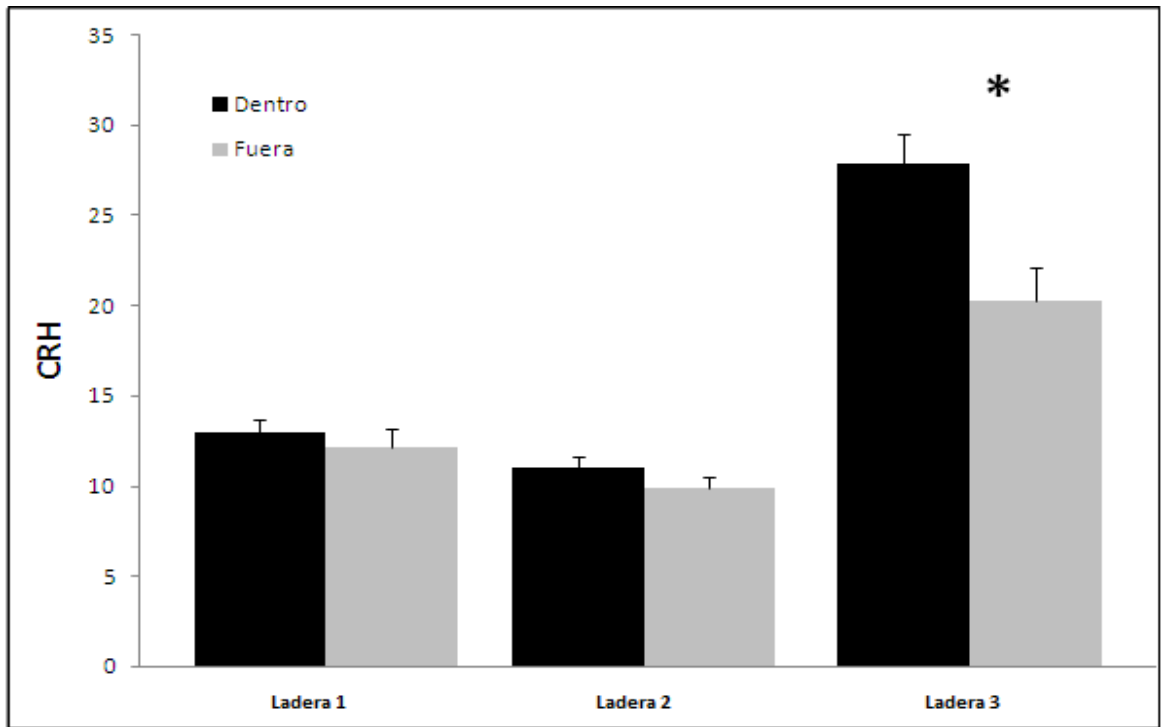


Figura 8. Contenido relativo de humedad del suelo (2cm de profundidad) Dentro y Fuera de la influencia de *C. timotensis* en tres laderas del Páramo Piedras Blancas

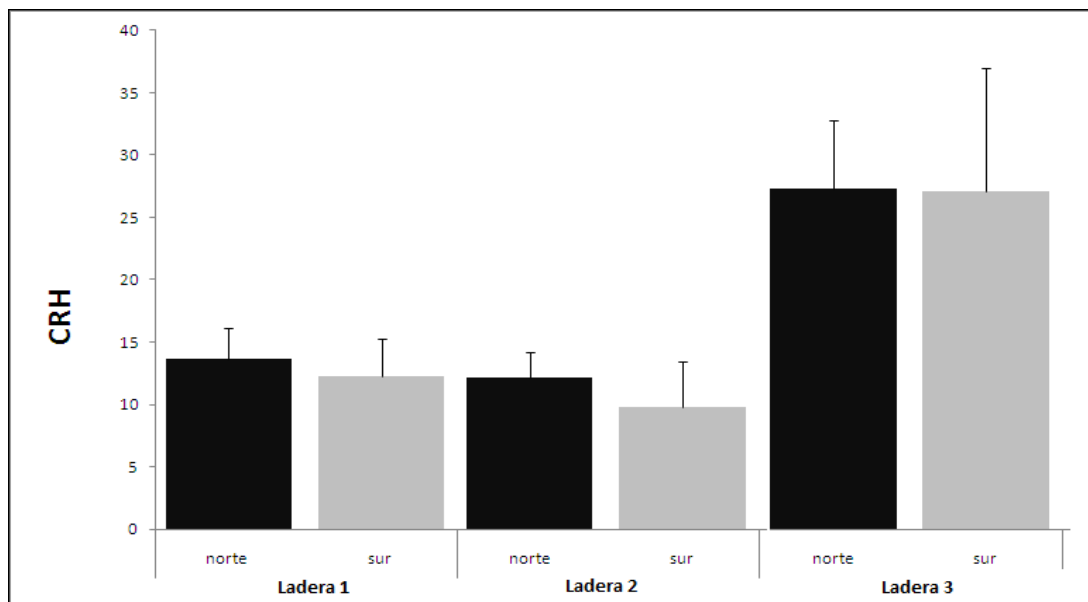


Figura 9. Contenido relativo de humedad del suelo (2cm de profundidad) en las orientación Norte y Sur Dentro de la influencia de *C. timotensis* en tres laderas en el Páramo Piedras Blancas. El asterisco indica diferencias significativas.

4.2 Estructura de la comunidad

4.2.1 Densidad y cobertura de *C. timotensis*

En las tablas 5 y 6 podemos observar los valores de cobertura y densidad encontrados para la especie focal de este estudio. Como se puede apreciar en dichas tablas los valores de porcentaje de cobertura se encuentran entre 6 y 12 % dependiendo de la ladera, valores que se ubican dentro de los rangos

presentados en muchos de los trabajos donde se describen los rosetales del páramo altoandino. Cabe destacar que entre las tres laderas muestreadas, la ladera 3 es la que muestra una mayor cobertura de la especie.

En el caso de la densidad podemos observar que la clase más joven, desde pequeñas plántulas hasta 50 cm de altura, son las que dominan en todas las laderas con mayor número de individuos que oscilan entre 2 y 8 individuos por metro cuadrado. En comparación a esta clase de menor talla, pareciera que la clase intermedia tienden a presentar una cantidad intermedia de individuos en comparación con la clase de mayor tamaño o de individuos de mayor edad cuya representación es más baja que las clases anteriores.

Tabla 5. Porcentaje cobertura de *C. timotensis* en las tres laderas de muestreo

	Ladera 1	Ladera 2	Ladera 3
% Cobertura	8,225	6,225	12,3
Desviación estandar	2,30	2,36	5,09

Tabla 6. Densidad por clases de tamaño de individuos de *C. timotensis* en las tres laderas de muestreo

	Densidad (individuos/ mts²)		
	Ladera 1	Ladera 2	Ladera 3
0-50cm	4	1,9	8,4
50cm - 1m	0,9	0,8	2,5
Mayor a 1m	0,5	1	0,9

4.2.2 Eficiencia del muestreo

En la Figura 23 se presentan las curvas de saturación de especies para las comunidades que se desarrollan en áreas Dentro y Fuera de la influencia de la roseta gigante *C. timotensis*.

En estas observamos que en general los valores esperados del índice de Chao 2 están un poco por encima de las curvas de acumulación de especies observadas (Mao Tau). Esto indica que se requiere un esfuerzo mayor de muestreo en cada comunidad para alcanzar la saturación en la curva de acumulación. Sin embargo, en muchos casos se observa que la riqueza total observada está dentro del intervalo de confianza de Chao 2, indicando que el muestreo se aproxima al valor máximo esperado para la riqueza. Además podemos ver que los valores de riqueza esperada y observa son más cercanos en las comunidades que están áreas abiertas, mientras que en las comunidades que están bajo la influencia del frailejón estos valores están menos cercanos.

Por otra parte, es importante resaltar que estos resultados muestran como en el Páramo altoandino la comunidad de especies asociada a la roseta gigante presenta un mayor número de especies que la comunidad establecida en áreas abiertas (Tabla 7). Este patrón que se repite en las tres laderas estudiadas, permitiendo generalizar la aseveración de que Dentro de la influencia de la roseta gigante hay un aumento de la riqueza de especies.

Tabla 7. Riqueza de especies Dentro y Fuera de la influencia de *C. timotensis* en las tres laderas muestreadas.

Ladera	Riqueza observada Dentro	Riqueza observada Fuera
1	37	33
2	36	32
3	32	26

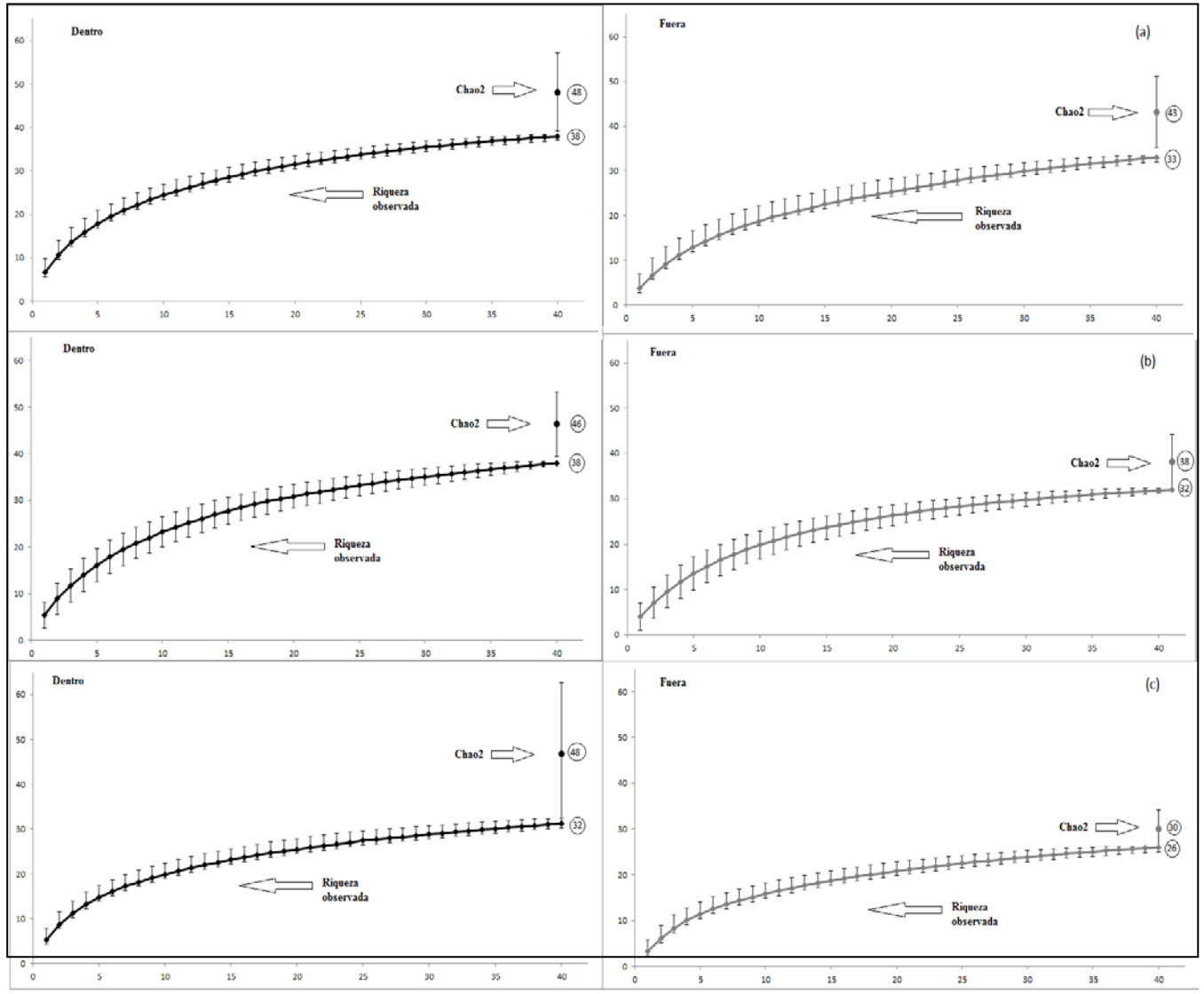


Figura 10. Curvas de saturación de especies (Mao Tao) en las situaciones Dentro y Fuera de la influencia de la roseta en la ladera de muestreo 2. Las barras de error corresponden a las desviaciones estándar correspondientes a los valores de Mao tao y para la riqueza total estimada según el índice de Chao 2.

4.2.3 Composición taxonómica de especies asociadas a *C. timotensis*

En las tres laderas de muestreo se registró un total de 56 especies (Tabla 9). De estas especies el 42 % pertenecen a la familia Compositae y 11% a la familia Poacea, el resto de las especies representan con porcentajes mucho menores a varias familias ,2% de especies por familia, entre las que se encuentran:

Caryophyllaceae, Orobanchaceae, Portulacaceae, Crassulaceae, Geraniaceae, Brassicaceae, Rubiácea, Gentianaceae, Hypericaceae, Juncaceae, Portulacácea, Onagraceae, Polygonaceae e Iricaceae.

Luego, en este listado, podemos observar que, 23 son especies comunes para las tres laderas, 14 son comunes en dos de las tres laderas y 7 solo fueron muestreadas en la ladera 1, 7 en la ladera 2 y 5 en la ladera 3. También se puede ver que en las laderas muestreadas están presentes 6 de las 8 formas de vida reportadas para los ecosistemas de Paramo por Ramsay and Oxley (1997). De estas, el grupo más representativo es el de las hierbas erectas, con el 49 % de las especies, seguidas de los arbustos y las hierbas postradas, cada una con el 19% de especies. Luego se encuentran los cojines con el 4,5 % del total de especies y las rosetas acaules con 5.6%.

4.2.4 Composición florística Dentro y Fuera de la influencia de *C. timotensis*

Las Figuras 12, 13 y 14 muestran los gráficos del análisis del factor situación en cada ladera por separado y la figura 11 muestra el análisis realizado para las 3 laderas en conjunto.

Cuando se realiza el análisis sobre las tres laderas en conjunto, el PERMANOVA muestra diferencias significativas respecto al factor situación (Pseudo F= 5,4466 P=0,0001) y también respecto a la interacción ladera|situación (PseudoF=1,5796; P=0,0409). Al hacer el análisis *post hoc*, se determinó que en dos de las tres laderas hay diferencias significativas entre las situaciones Dentro y Fuera.

Para mejor visualización de las diferencias en la composición florística según el factor Situación, se realizó un análisis multivariado por ladera. Al hacer este análisis, en efecto, se puede visualizar mejor la influencia de la presencia de la roseta sobre la comunidad vegetal, los PERMANOVAS arrojaron valores de $p < 0,05$ en las laderas 1 y 3 (La1: PseudoF=5.6594 P=0,0001 ; La2: PseudoF= 1.5217 P=0,0918 y La3: PseudoF=3,7157 P=0,0001) para tal efecto sobre la similaridad entre las comunidades Dentro versus Fuera de la influencia.

Es importante resaltar que en la figura 11 pueden observarse las diferencias entre laderas, y aunque pudiera interpretarse que la composición florística es similar para las 3 laderas, debido a la alta superposición de las muestras en el diagrama, el PERMANOVA indica que hay diferencias significativas en la composición florística entre las tres laderas muestreadas (factor aleatorio) (Pseudo F= 7,4141; P=0,0001). Sin embargo, el ordenamiento gráfico muestra que las laderas 1 y 2 son relativamente más similares entre sí, posiblemente por ser las más cercanas en términos geográficos.

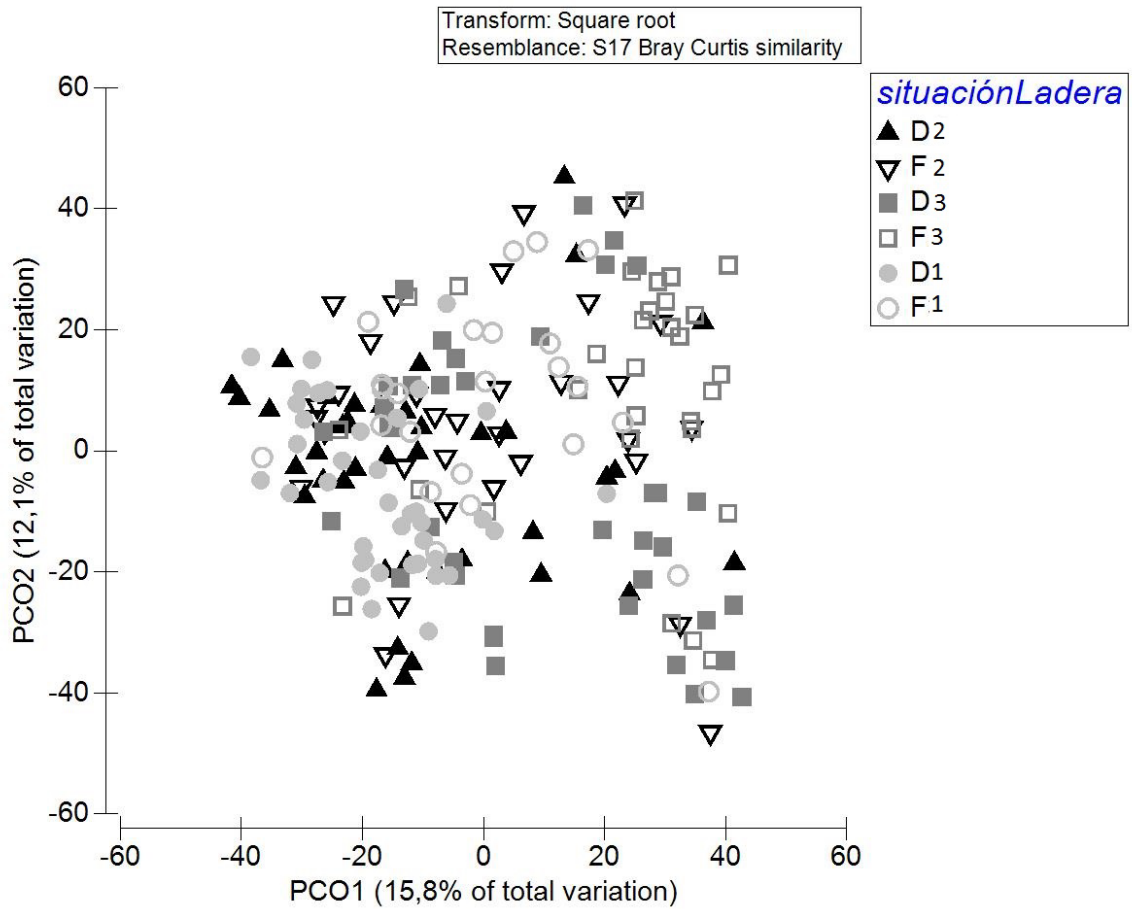


Figura 11. Ordenación de las unidades muestrales de las tres laderas estudiadas utilizando un análisis de coordenadas principales (PCO) a partir de la matriz de cobertura por especie en las dos situaciones de muestreo (Dentro y Fuera) en el Páramo Piedras Blancas.

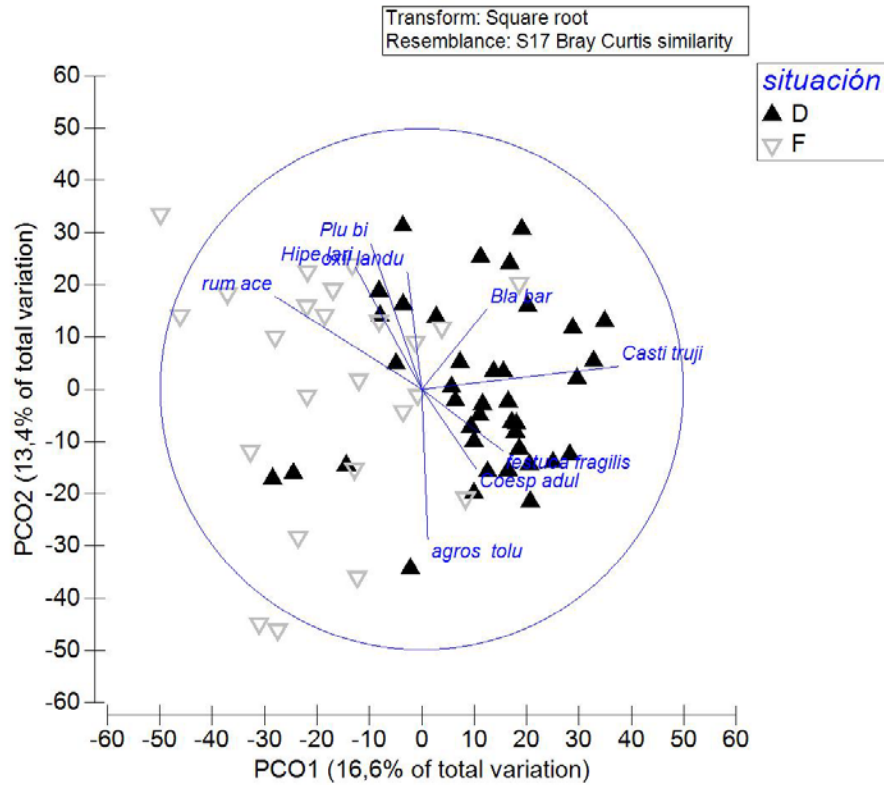


Figura 12. Ordenación de las unidades de muestra de acuerdo al porcentaje de cobertura de especies utilizando un análisis de coordenadas principales (PCO) para las dos situaciones de muestreo (Dentro y Fuera de la influencia del frailejón) en la ladera de muestreo 1 en el Páramo Piedras Blancas.

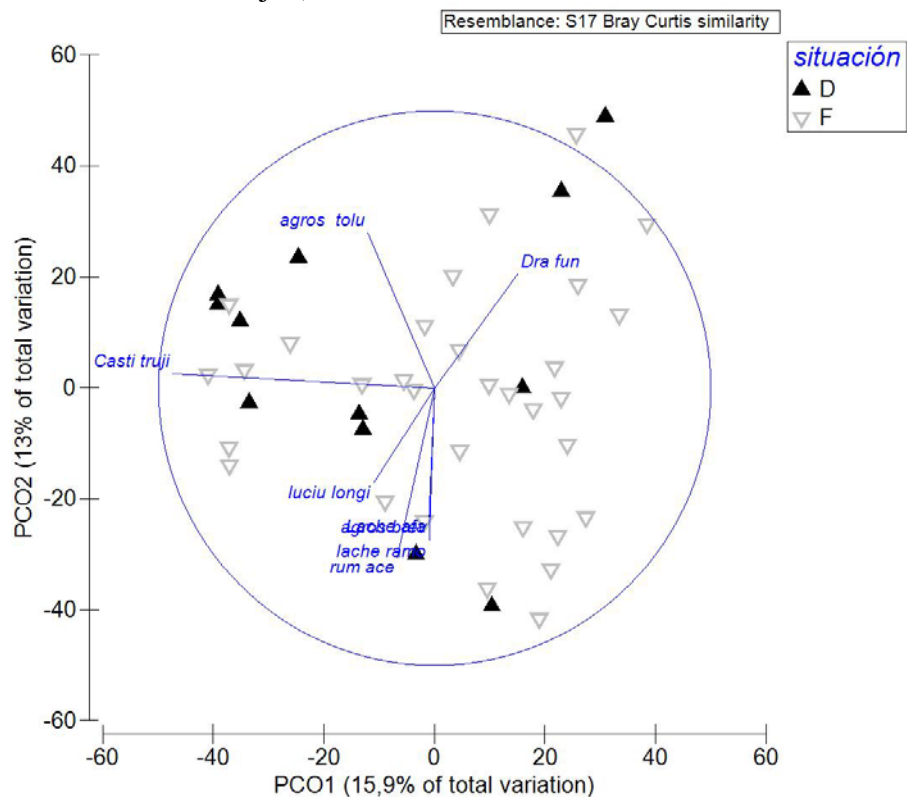


Figura 13. Ordenación de las unidades de muestra de acuerdo al porcentaje de cobertura de especies utilizando un análisis de coordenadas principales (PCO) para las dos situaciones de muestreo (Dentro y Fuera de la influencia del frailejón) en la ladera de muestreo 2 en el Páramo Piedras Blancas.

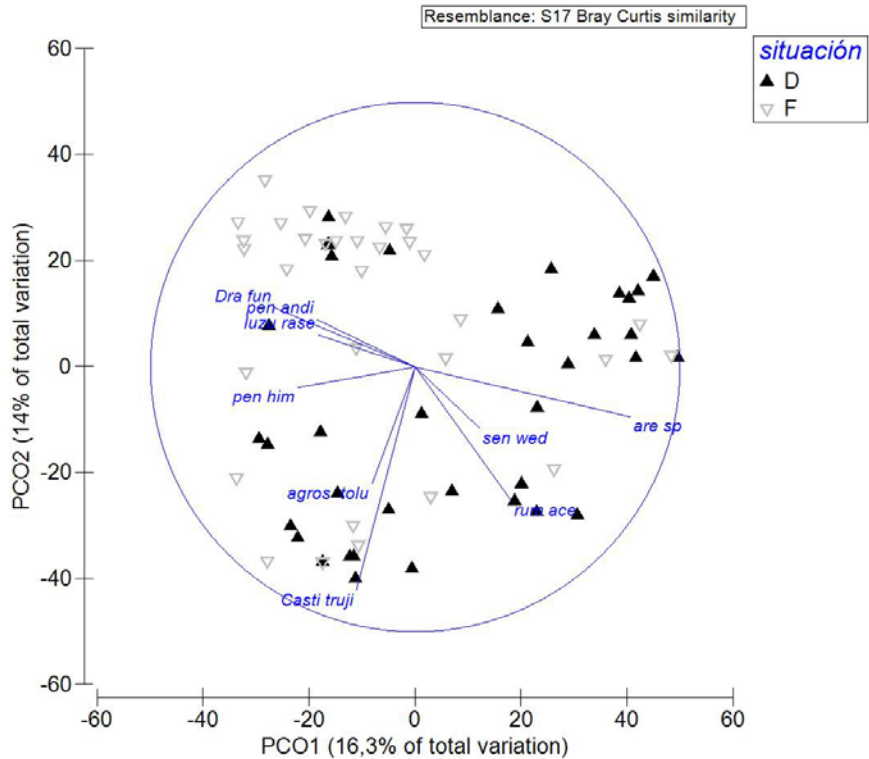


Figura 14. Ordenación de las unidades de muestra de acuerdo al porcentaje de cobertura de especies utilizando un análisis de coordenadas principales (PCO) para las dos situaciones de muestreo (Dentro y Fuera de la influencia del frailejón) en la ladera de muestreo 3 en el Páramo Piedras Blancas.

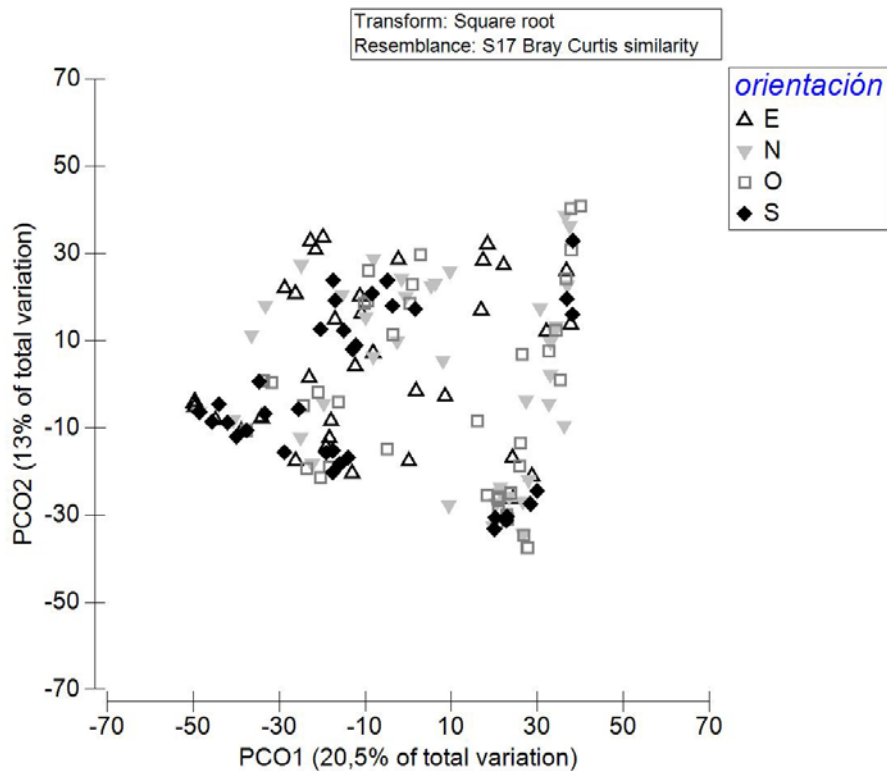


Figura 15. Ordenación de las unidades de muestra de acuerdo al porcentaje de cobertura de especies utilizando un análisis de coordenadas principales (PCO) para el factor orientación (N, S, E y O) en la ladera de muestreo 1 en el Páramo Piedras Blancas.

Es importante señalar que en los gráficos de cada ladera por separado (12,13 y 14), también se puede observar cuáles son las especies de mayor importancia en la separación de los dos grupos florísticos (Dentro y Fuera de la influencia de la roseta) según la ladera. En las figuras sólo se muestran los vectores de las especies con correlación Spearman con los primeros ejes superior a 0,3. Podemos observar que hay especies que están presentes en la comunidad de plantas en las tres laderas en lo que define al grupo de la comunidad vegetal dentro de la influencia del frailejón; estas son: *Castilleja sp.* y *Agrostis tolucensis*. El conjunto de especies que definen el grupo Fuera de la influencia de la especie focal es más heterogéneo por ladera.

Por otra parte, en las figuras 15, 16 y 17 podremos observar un análisis de los cambios en la composición florística según el factor orientación. En estas tres figuras se hace difícil distinguir una separación florística según este factor, sin embargo en la ladera 1 (Figura 15) se logra ver una discriminación entre grupos de muestras, siendo más evidente el caso de las muestras pertenecientes a la orientación Sur, las cuales muestran una agregación entre ellas a diferencia del resto de las orientaciones. Estos resultados fueron corroborados a través de un Permanova, obteniéndose que, tal como lo muestran las figuras, solo en la ladera 1 hay diferencias significativas en cuanto a la separación de grupos según el factor orientación con un PseudoF = 1,9766 y un p = 0,0024. Al hacerse el análisis *Post Hoc*, se encontró que las orientaciones Norte y Oeste son iguales y a su vez estas son diferentes a las orientaciones Este y Sur, que entre si son iguales. Generándose dos grupos, Norte-Oeste por un lado y Este-Sur por el otro.

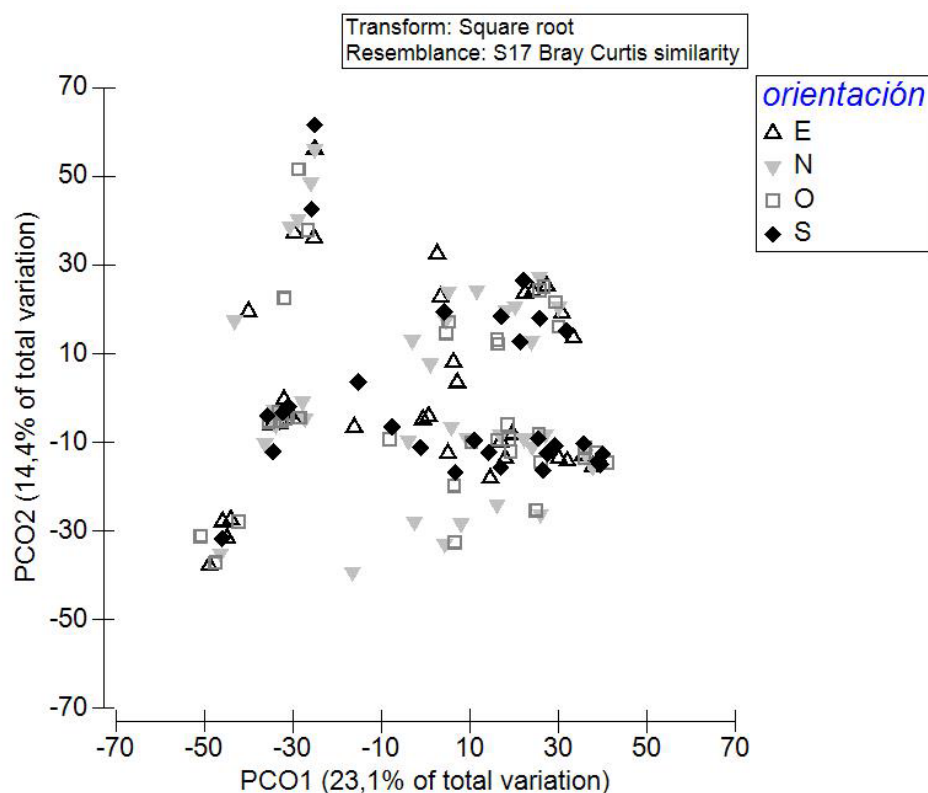


Figura 16. Ordenación de las unidades de muestra de acuerdo al porcentaje de cobertura de especies utilizando un análisis de coordenadas principales (PCO) para las cuatro orientaciones (Norte, Sur, Este y Oeste) en la ladera de muestreo 2 en el Páramo Piedras Blancas.

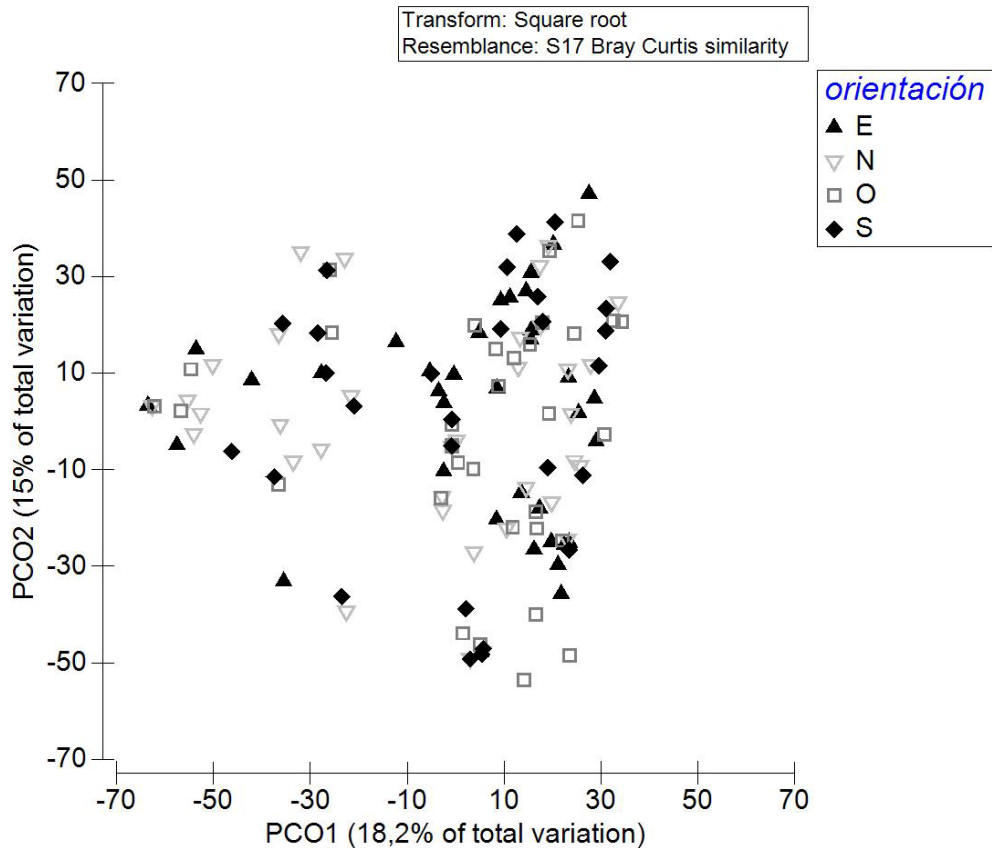


Figura 17. Ordenación de las unidades de muestra de acuerdo al porcentaje de cobertura de especies utilizando un análisis de coordenadas principales (PCO) para las cuatro situaciones de muestreo según las orientaciones (Norte, Sur, Este y Oeste) en la ladera de muestreo 3 en el Páramo Piedras Blancas.

4.2.5 Diagramas de rango de abundancia

Los diagramas de rango de abundancia se realizaron a partir de los datos de cobertura promedio de cada especie medidas en campo en áreas Dentro de la influencia de la roseta *C. timotensis* y en áreas abiertas (figuras 18, 19, y 20). En estas figuras puede observarse que los rosetales del páramo altiandino son comunidades heterogéneas con la dominancia de algunas especies y el resto de especies con bajas abundancias o especies raras.

En relación al objetivo de este trabajo, en estas figuras se puede ver que la mayoría de las especies dominantes aparecen en ambas situaciones de muestreo, mientras que las especies que aparecen solo Fuera o Dentro de la influencia de la roseta, presentan bajas coberturas.

Es importante resaltar que las especies dominantes si bien aparecen en ambas situaciones, muestran coberturas significativamente más altas Dentro de la influencia del frailejón. Tal es el caso de la especie *Castilleja sp.* cuya cobertura en las tres laderas de muestreo aumenta significativamente con la presencia de las rosetas, llegando a quintuplicar su cobertura Dentro de la influencia en comparación a su cobertura en áreas abiertas (Fig. 18).

En detalle, en la ladera 1 (Figura 18); 7 especies de las más abundantes tienen cobertura significativamente mayor Dentro de la influencia de la roseta, estas especies son: *Castilleja sp.*, *Agrostis toluensis*, *Azorella sp.*, *Arenaria sp.*, *Oxylobus glanduliferus*, *Pentacalia imbricatifolia* y *Lasiocephalus longipenicillatus*, luego 4 especies de coberturas intermedias a bajas, también aumentan

significativamente la Abundancia Dentro de la influencia: *Blakiella bartsiifolia*, *Calamagrostis heterophylla*, *Festuca fragilis*, *Hinterhubera ericoides*. y solo *Oenothera epilobiifolia*, una especie muy poco abundante, presenta su cobertura significativamente mayor en áreas abiertas.

En la ladera 2 (Figura 19), de las especies dominantes, 6 presentan coberturas significativamente mayores Dentro de la influencia de la roseta: *Castilleja sp.*, *Agrostis tolucensi*, *Azorella sp*, *Arenaria sp*, *Senecio wedglacialis*, *Hipericum laricifolium*. De las especies de abundancia intermedia a baja, 4 presentan coberturas significativamente mayores Dentro de la influencia; *Lasiocephalus longipenicillatus*, *Oxylobus glanduliferus*, *Gnaphalium elegans* y *Gnaphalium meridanum* y dos de las especies de coberturas bajas muestran mayor abundancia en áreas abiertas; *Agrostis breviculmis* y *Luzula racemosa*.

En la ladera 3 (Figura 20), con diferencias significativas, 7 de las especies dominantes aumentan la cobertura creciendo bajo la influencia del frailejón; *Castilleja sp.*, *Agrostis tolucensi*, *Arenaria sp*, *Senecio wedglacialis*, *Trisetum irazuense* y *Mona meridensis*. Y dos de las especies de baja abundancia también muestran mayor cobertura Dentro, *Lachemilla aphanoides* y *Luciliocline longifolia*. En comparación con las laderas anteriores, en esta ladera no se encontraron especies con coberturas significativamente mayores Fuera de la influencia de *C. timotensis*.

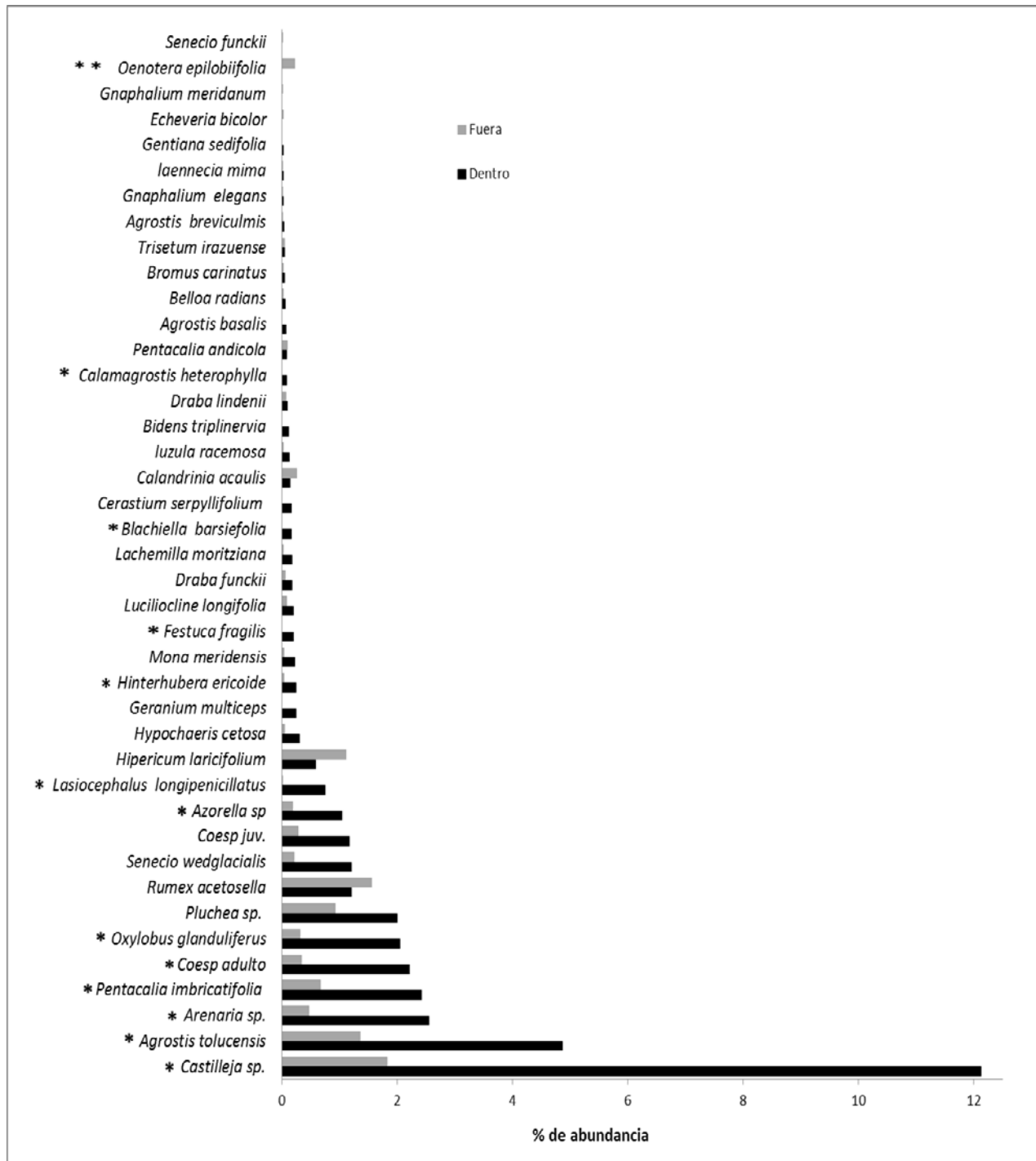


Figura 18. Abundancias de las diferentes especies encontradas Dentro (D, barras negras) y Fuera (F, barras grises) de la influencia de *Coespeletia timotensis*. Ladera 1. El asterisco sobre la barra indica un índice de interacción RII positivo, significativamente diferente de cero, el doble asterisco indica índice de interacción RII negativo significativamente diferente de cero (intervalo de confianza de 95%).

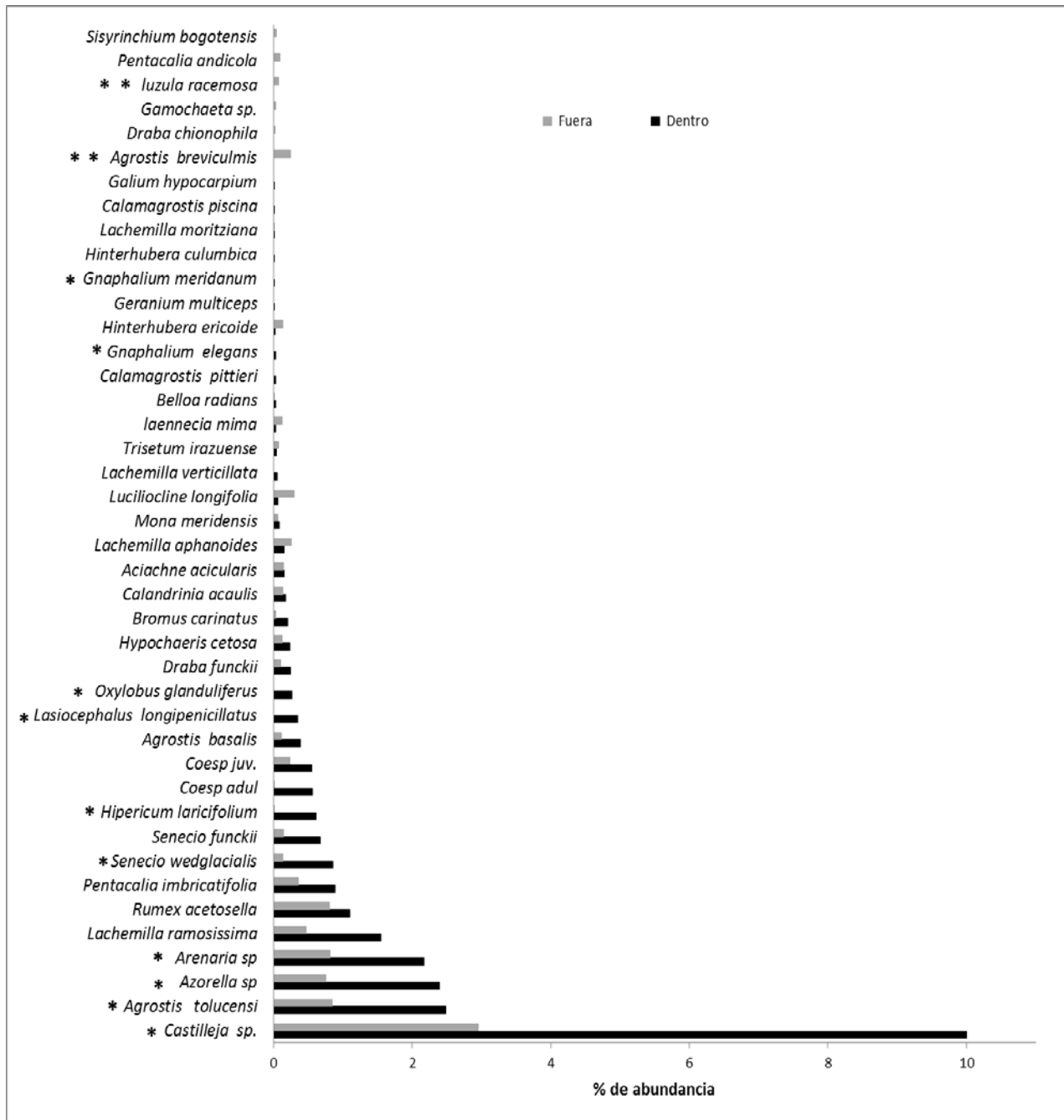


Figura 19. Abundancia de las diferentes especies encontradas Dentro (D, barras negras) y Fuera (F, barras grises) de la influencia de *Coespeletia timotensis*. Ladera 2. El asterisco sobre la barra indica un índice de interacción RII positivo, significativamente diferente de cero, el doble asterisco indica índice de interacción RII negativo significativamente diferente de cero (intervalo de confianza de 95%).

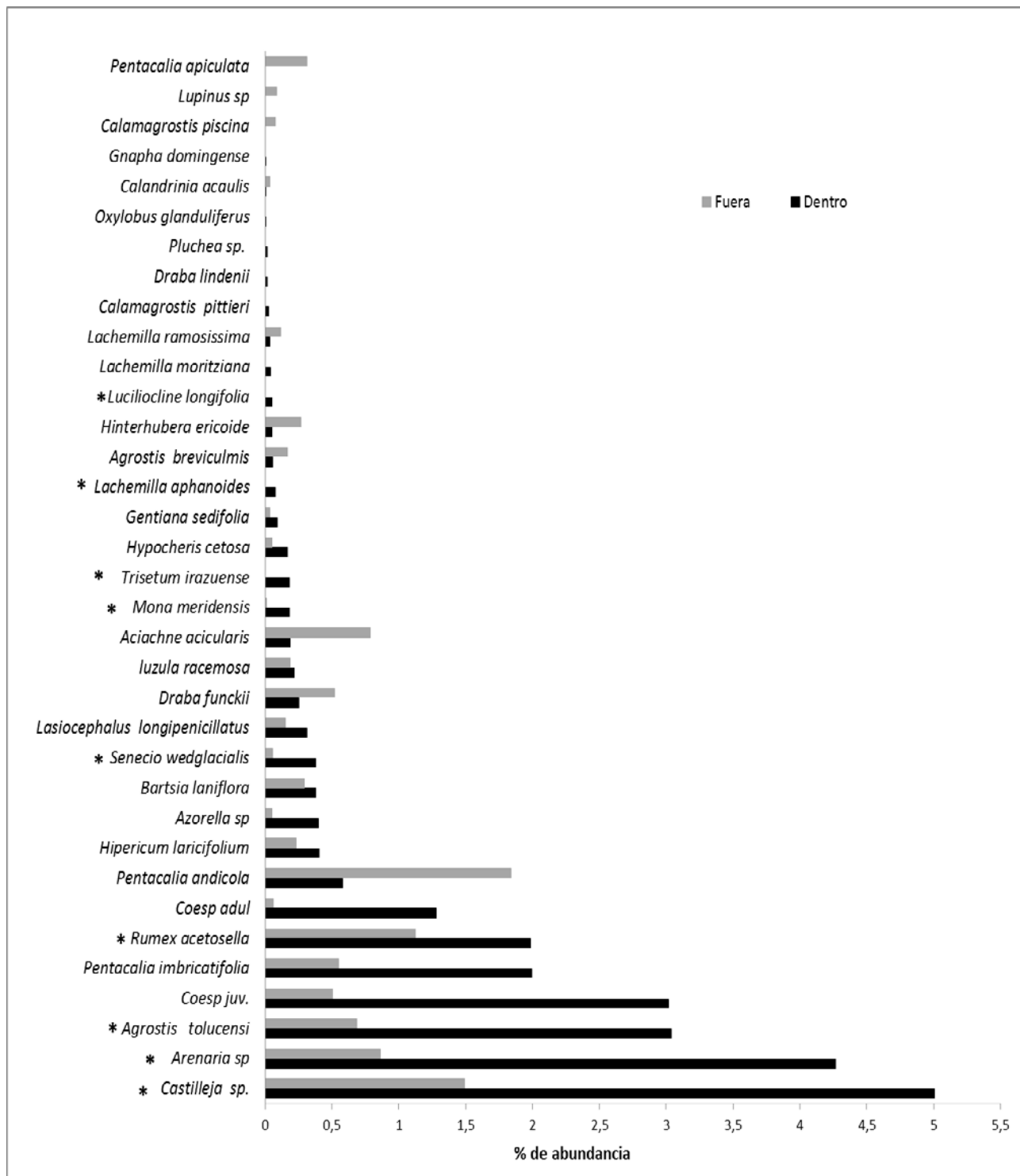


Figura 20. Abundancia de las diferentes especies encontradas Dentro (D, barras negras) y Fuera (F, barras grises) de la influencia de *Coespeletia timotensis*. Ladera 3. El asterisco sobre la barra indica un índice de interacción RII positivo, significativamente diferente de cero, el doble asterisco indica índice de interacción RII negativo significativamente diferente de cero (intervalo de confianza de 95%).

4.2.6 Asociación espacial entre *C. timotensis* y las demás especies de la comunidad.

Las figuras 21, 22 y 23 presentan los valores del índice de interacción relativa (RII) calculado a partir de la cobertura total de las especies registrada en áreas Dentro y Fuera de la influencia de *C. timotensis* en las tres laderas de muestreo. En las tres laderas se puede apreciar que varias especies presentan un valor de RII positivo con intervalos de confianza por encima de cero, lo que indica una asociación positiva de las especies con la roseta gigante, en estos casos, se presume que aquellas especies que muestran un valor del RII igual a 1 (o muy cercano a 1) se encuentran bajo relaciones de facilitación. En las tres laderas también se pueden observar especies con valores positivos o negativos pero con intervalos de confianza muy amplios, lo cual implica una alta variabilidad en el índice parcela a parcela y dificulta su interpretación, sin embargo, de modo especulativo, se puede asumir que el total entre las asociaciones negativas y positivas que establecen estas especies con la especie focal es neutral. Igualmente, se puede observar que hay especies con valores de RII iguales a cero lo que indica una relación neutral con la especie focal. Además, en menor medida podemos observar en dos de las tres laderas (L1 y L2) que hay especies con RII iguales a -1 con intervalo de confianza del 95% sin incluir al cero lo cual permite tomar el valor como expresión de establecimiento de competencia entre las especies y *C. timotensis*.

En detalle, en la ladera de muestreo 1 (Figura 21), de las 41 especies encontradas, 8 solo aparecen en una de las cuarenta réplicas, por tanto fueron excluidas del gráfico pues se hace difícil interpretar resultados con un $N = 1$. De las 33 restantes, 12 tienen un RII mayor a cero cuyo intervalo de confianza no incluye el cero, lo cual implica que hay efectos positivos de la especie focal sobre las especies asociadas, estas especie son: *Castilleja sp.*, *A. tolucensis*, *Arenaria sp.*, *P. imbricatifolia*, *C. timotensis* (individuos adultos), *O. glanduliferus*, *Azorella sp.*, *L. longipenicillatus*, *H. ericoides*, *F. fragilis*, *B. barsieifolia* y *C. heterophylla*. De estas 12, *C. heterophylla*, *B. barsieifolia* y *fragilis* tienen RII igual a +1 y *L. longipenicillatus*, *Azorella sp.* y *H. ericoides* presentan RII muy cercano a +1, valor máximo positivo del índice que implica que las especies se encuentran bajo relaciones de facilitación. El resto de las especies con índices positivos o negativos pero cuyos intervalos de confianza son muy amplios pueden asumirse que son especies con una asociación neutral. En el caso de las especies con RII iguales a -1 y con intervalos de confianza dentro de los límites esperados, que en esta ladera lo presenta solo la especie *Oenotera epilobiifolia*, podría decirse que esta especie se encuentra en competencia con *C. timotensis*, sin embargo esta es una especie de muy baja cobertura por lo que no es fácil hacer tal conclusión.

En la ladera 2, de las 42 especies encontradas, 9 solo aparecen en una de las cuarenta réplicas (Figura 22). De las 33 restantes, 9 tienen un RII mayor a cero cuyo intervalo de confianza no incluye el cero, lo cual implica que hay efectos positivos de la especie focal sobre las especies asociadas, estas especie son: *Castilleja sp.*, *A. tolucensis*, *Arenaria sp.*, *Azorella sp.*, *S. weglacialis*, *H. laricifolium*, *O. glanduliferus*, *G. elegans* y *G. meridanum*. De estas 9, *L. longipenicillatus*, *O. glanduliferus*, *G. elegans* y *G. meridanum* tienen RII igual a +1 y *H. laricifolium*, *S. wedglacialis* y *M. meridensis* presentan RII muy cercano a +1, valor máximo positivo del índice que implica que las especies se encuentran bajo relaciones de facilitación. El resto de las especies con índices positivos o negativos pero cuyos intervalos de confianza son muy amplios pueden asumirse que son especies con una asociación neutral. En el caso de las especies con RII iguales a -1 y con intervalos de confianza dentro de los límites esperados, que en esta ladera lo presentan solo las especies *A. breviculmis*, *L. racemosa* de las cuales podría decirse que se encuentran en competencia con *C. timotensis*, sin embargo, tal como en la ladera 1, estas son especies de muy baja cobertura por lo que no es fácil hacer tal conclusión.

En la ladera 3, de 35 especies encontradas, 9 solo aparecen en una de las cuarenta réplicas (Figura 23). De las 26 restantes, 9 tienen un RII mayor a cero cuyo intervalo de confianza no incluye el cero, estas especie son: *Castilleja sp.*, *A. toluensis*, *T. irazuense*, *Arenaria sp.*, *S. wedglacialis*, *R. acetosella*, *M. meridensis*, *L. aphanoides* y *L. longifolia*. De las cuales *T. irazuense*, *L. aphanoides* y *L. longifolia* tienen RII igual a +1 y *S. wedglacialis*, *Arenaria sp* y *M. meridensis* presentan RII muy cercano a +1, valor máximo positivo del índice que implica que las especies se encuentran bajo relaciones de facilitación. El resto de las especies con índices positivos o negativos pero cuyos intervalos de confianza son muy amplios pueden asumirse que son especies con una asociación neutral. En esta ladera no hubo especies con RII -1 o cercanos a este valor por tanto se puede decir que ninguna de las especies está bajo mecanismos de competencia con las rosetas gigantes. Además, es importante e interesante resaltar que para las tres la mayoría de las especies con asociaciones claramente positivas son especies de abundancia dominante lo cual le da al análisis una mayor confiabilidad al momento de sacar conclusiones.

Con estos resultados y al observar el índice global por ladera (Figura 24), es evidente que la mayoría de las asociaciones establecidas entre la roseta y las demás especies de la comunidad son en su mayoría de tipo positivas y neutras.

Por otra parte es interesante resaltar que en las tres laderas, la mayoría de las especies asociadas son tipo arbustos y hierbas erectas, donde están incluidas algunas graminoides como *A. toluensis*, y además de los tres cojines encontrados al menos dos de estos están asociadas positivamente.

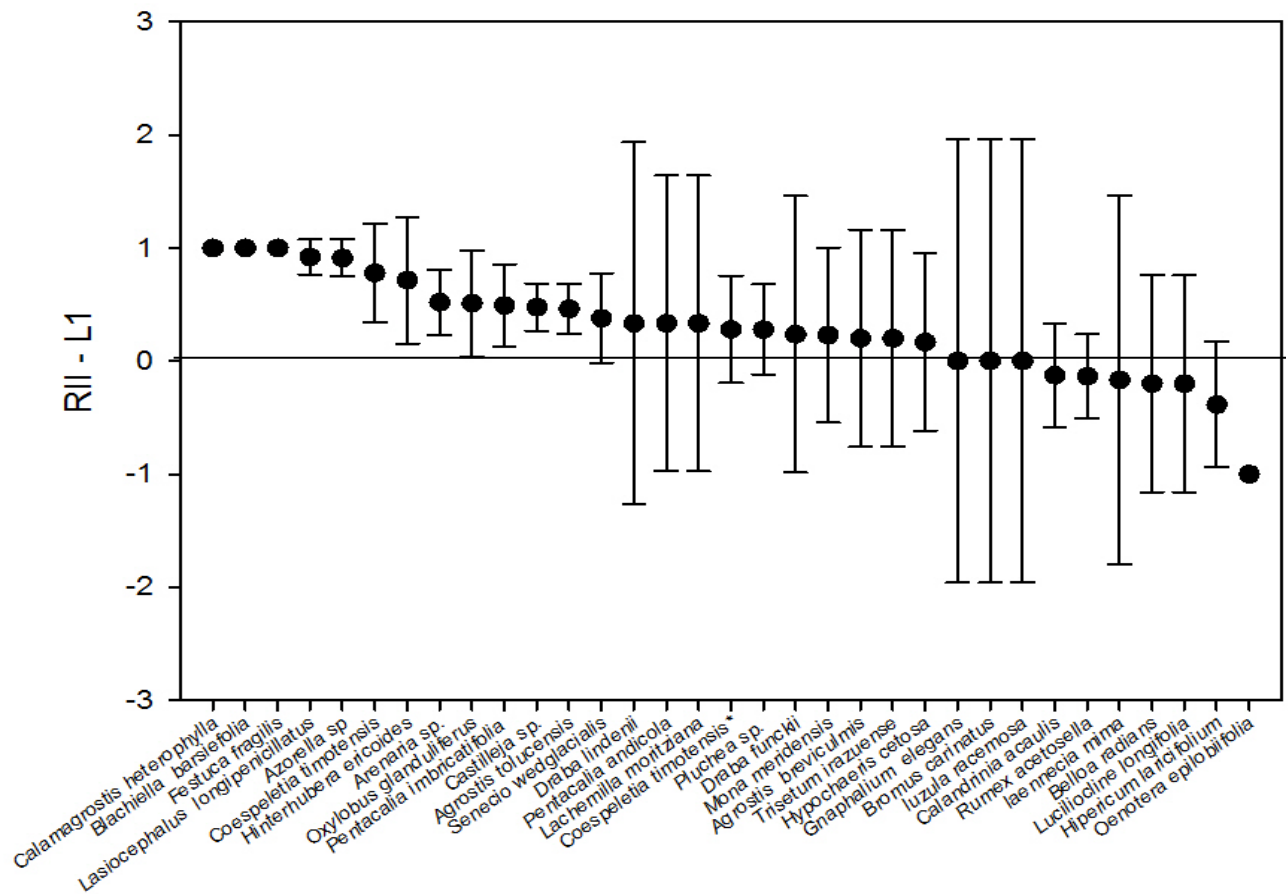


Figura 21. RII por especies en la ladera de muestreo 1 en el páramo altiandino (Media e intervalo de confianza del 95%).

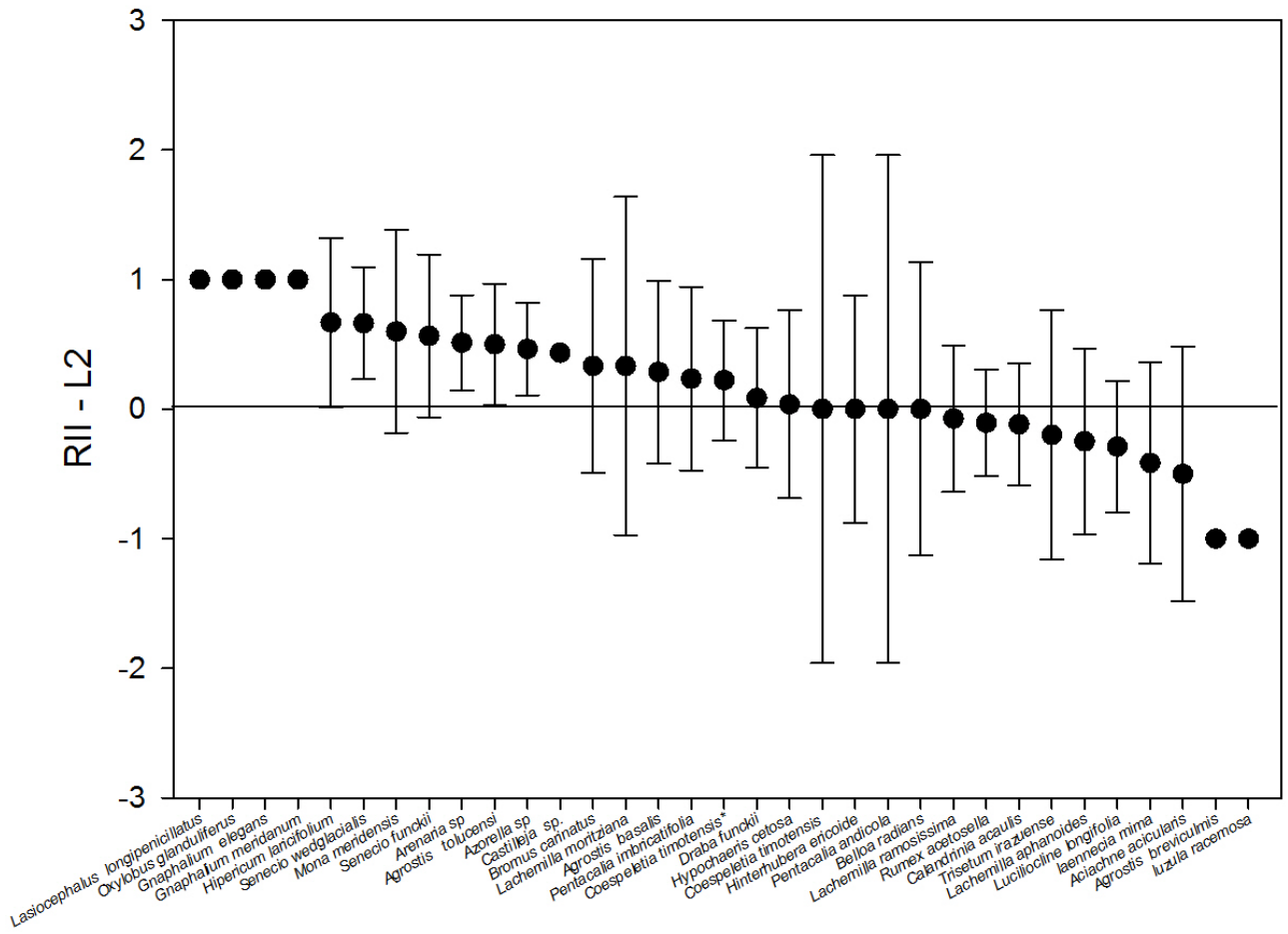


Figura 22. RII por especies en la ladera de muestreo 2 en el páramo altiandino (Media e intervalo del 95% de confianza).

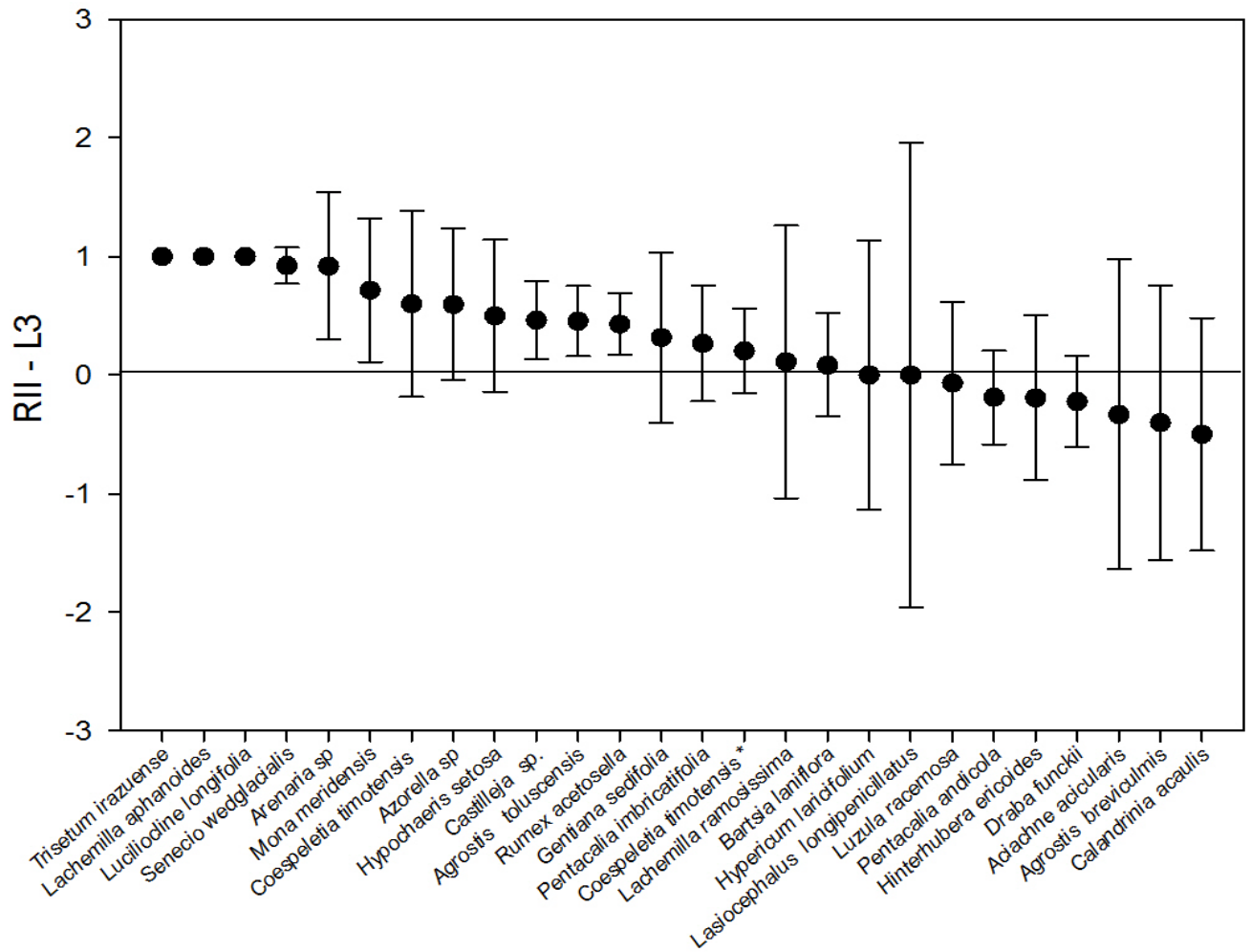


Figura 23. RII por especies en la ladera de muestreo 3 en el páramo altiandino (Media e intervalo del 95% de confianza).

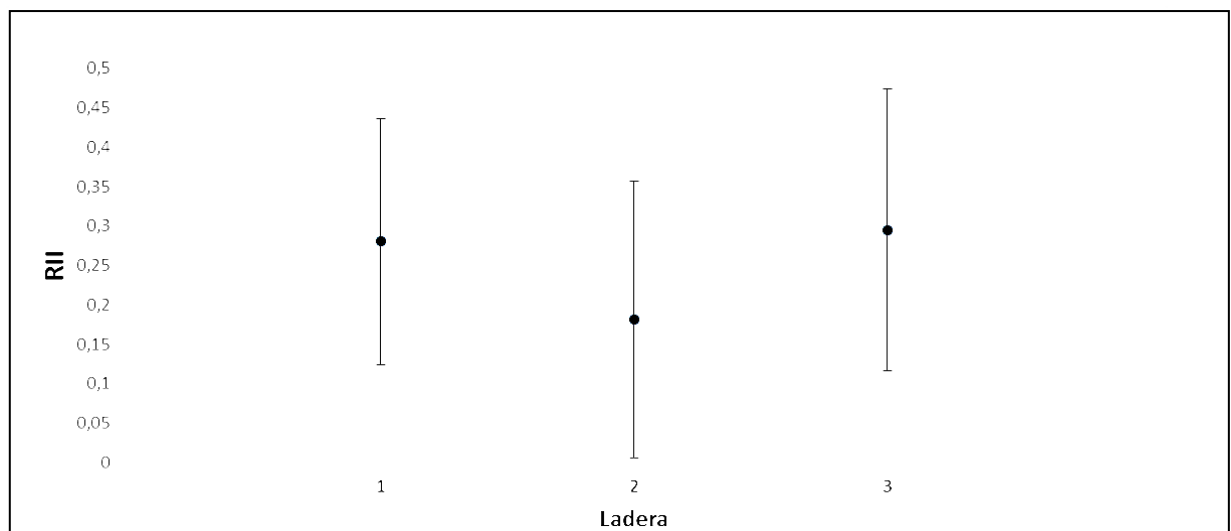
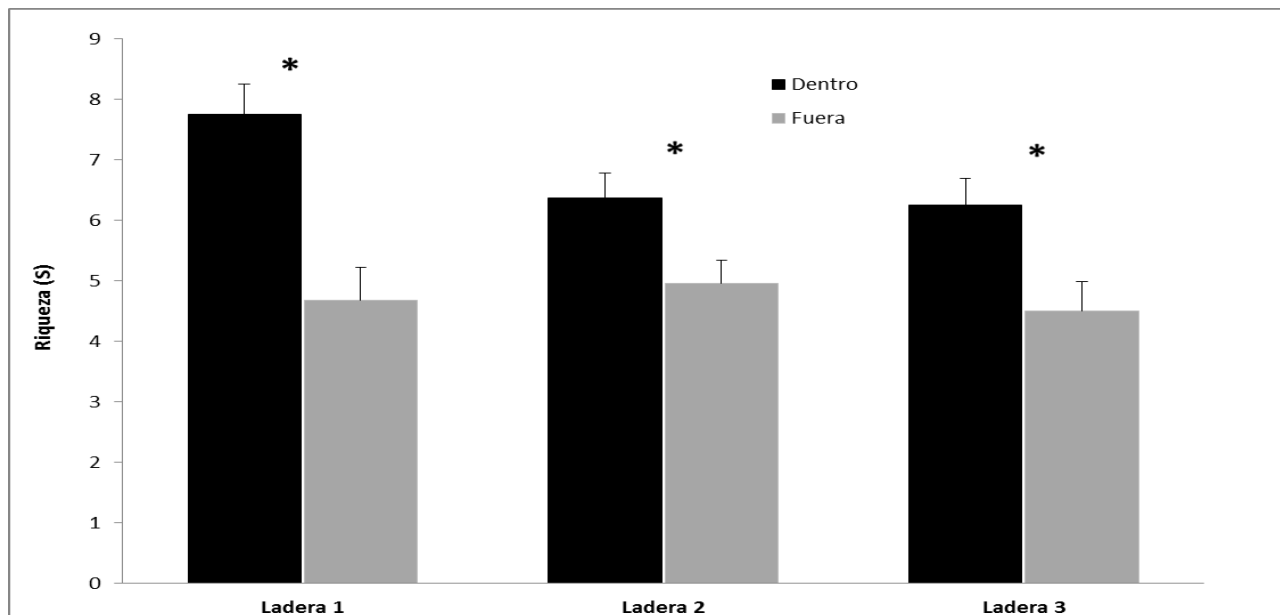


Figura 24. Índice de interacción global por ladera.

4.2.7 Riqueza, diversidad y cobertura local de las especies – Factor situación

En cuanto a riqueza y diversidad local promedio de las comunidades estudiadas en las situaciones Fuera y Dentro de la influencia de la roseta gigante, los resultados se ilustran en las figuras 25a y 25b. Puede observarse que la riqueza promedio de especies resultó mayor Dentro de la influencia de la roseta que Fuera de la misma en las 3 laderas, el análisis permanova arrojó diferencias significativas en cuanto al factor situación y no hubo interacción entre el factor ladera|situación (factor Si: PseudoF= 23,687; $p= 0,04$). En cuanto a la diversidad, el índice de Shannon (H') calculados en cada ladera, también muestran que hay mayor diversidad en la situación Dentro de la influencia de *C. timotensis*, en este caso el permanova también arrojó diferencias significativas en relación al factor situación y no hubo interacción ladera|situación (Factor si: PseudoF=19,249; $p= 0,04$). En relación a la cobertura promedio total de la vegetación, se puede observar en la Figura 25c la misma tendencia que muestran las variables anteriores, mayor cobertura Dentro de la influencia en contraste a la que presentan las áreas abiertas, con diferencias significativas en el factor situación y sin interacción ladera|situación (Factor si: PseudoF= 43,407; $p = 0,0231$). Este efecto causado por la presencia de la roseta es más fuerte en esta variable en comparación con la riqueza y la diversidad (Tabla 8)



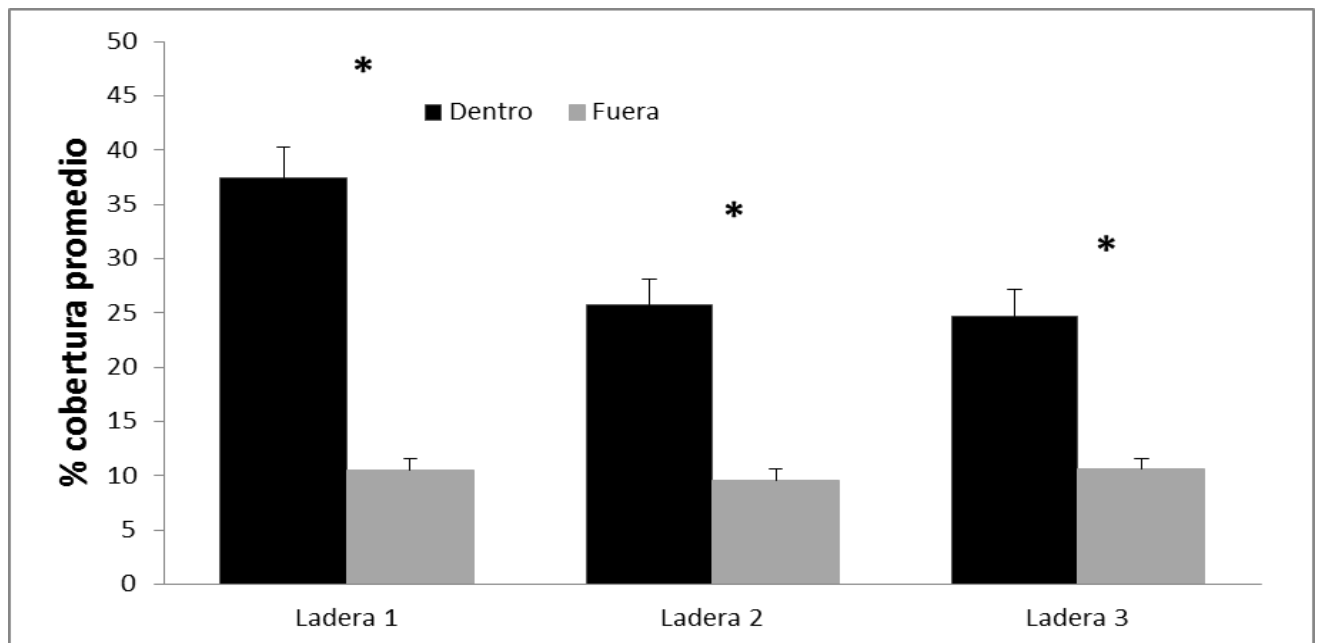
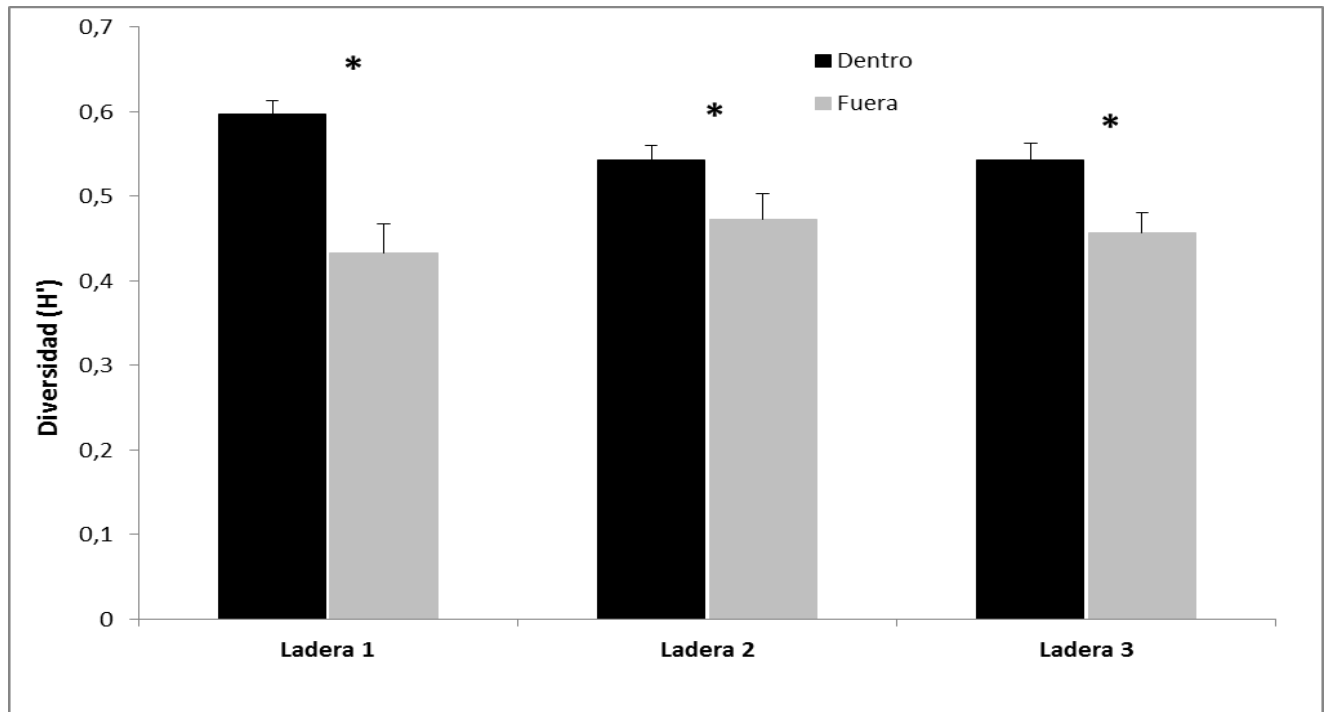


Figura 25. Valores promedio estimados de Riqueza (a), Diversidad de Shannon (b) y cobertura total de plantas vasculares (c) para el factor situación en las tres laderas de muestreo. *Indica diferencias significativas para el factor situación local (PERMANOVA), $\alpha=0,05$.

Tabla 8. Aumento porcentual Dentro de la influencia del frailejón, en relación a las áreas abiertas, de las tres variables medidas de estructura de comunidad

Riqueza (%)	Diversidad (%)	Cobertura (%)
65,77	38,00	20,95
28,78	14,81	168,69
38,88	18,94	66,98

4.2.8 Riqueza, diversidad y cobertura de las especies- Factor Orientación

En relación a los parámetros de riqueza y diversidad de las comunidades estudiadas en las cuatro orientaciones (Norte, Sur, Este y Oeste) Dentro de la influencia de la roseta, los resultados se ilustran en las figuras 26, 27 y 28. Las orientaciones Norte y Este son las que muestran mayores valores de las variables. Es interesante resaltar que este mismo patrón se mantiene en las tres laderas de muestreo, y el mismo comportamiento lo obtenemos cuando analizamos el índice de diversidad de Shannon (H'), resultados que se ilustran en la figura 26.

Las diferencias mostradas en las figuras 26 y 27 fueron corroboradas con PERMANOVA, obteniendo para ambas variables, que el efecto de la orientación es estadísticamente significativo (para riqueza pseudoF= 7,9 y $p < 0,05$ y para diversidad pseudoF= 17,545 y $p < 0,01$). Es importante resaltar que en los PERMANOVAS realizados para las variables riqueza y diversidad se obtuvo una diferencia significativa entre laderas (para riqueza pseudoF=9,81 y $p = 0,0002$ y para diversidad pseudoF=8,06 y $p = 0,0003$ pero la interacción de los efectos orientación ladera no fue significativa.

Por otra parte, en la Figura 28 podemos observar que a pesar de que los valores de cobertura promedio Dentro de la influencia de la roseta pareciera presentar diferencias entre orientaciones, el análisis PERMANOVA no arrojó diferencias significativas entre estas; tampoco se observó en el análisis interacción entre el efecto orientación y la laderas (factor Or: PseudoF=0,84375 $P = 0,5$; Or1La: PseudoF=0,45634 $P = 0,8464$). Por lo que se puede decir que el aumento de cobertura vegetal debido a la presencia del frailejón se da homogéneamente alrededor del mismo.

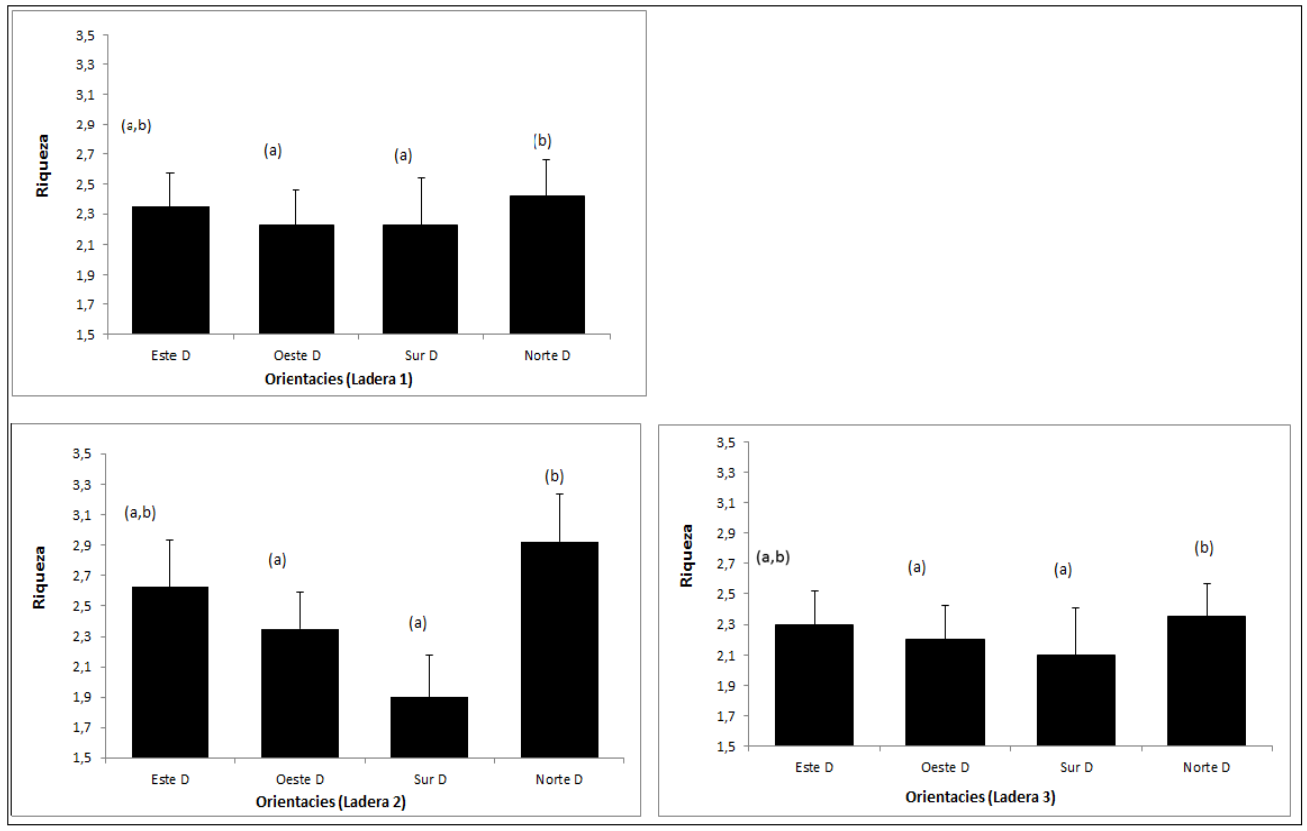


Figura 26 Riqueza de especies promedio y error estándar de cada orientación (Norte Sur Este y Oeste) definidas por la situación de estudio Dentro de la influencia de *C. timotensis* en tres laderas de muestreo en el Páramo Piedras Blancas. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (test *post hoc*, $\alpha = 0,05$)

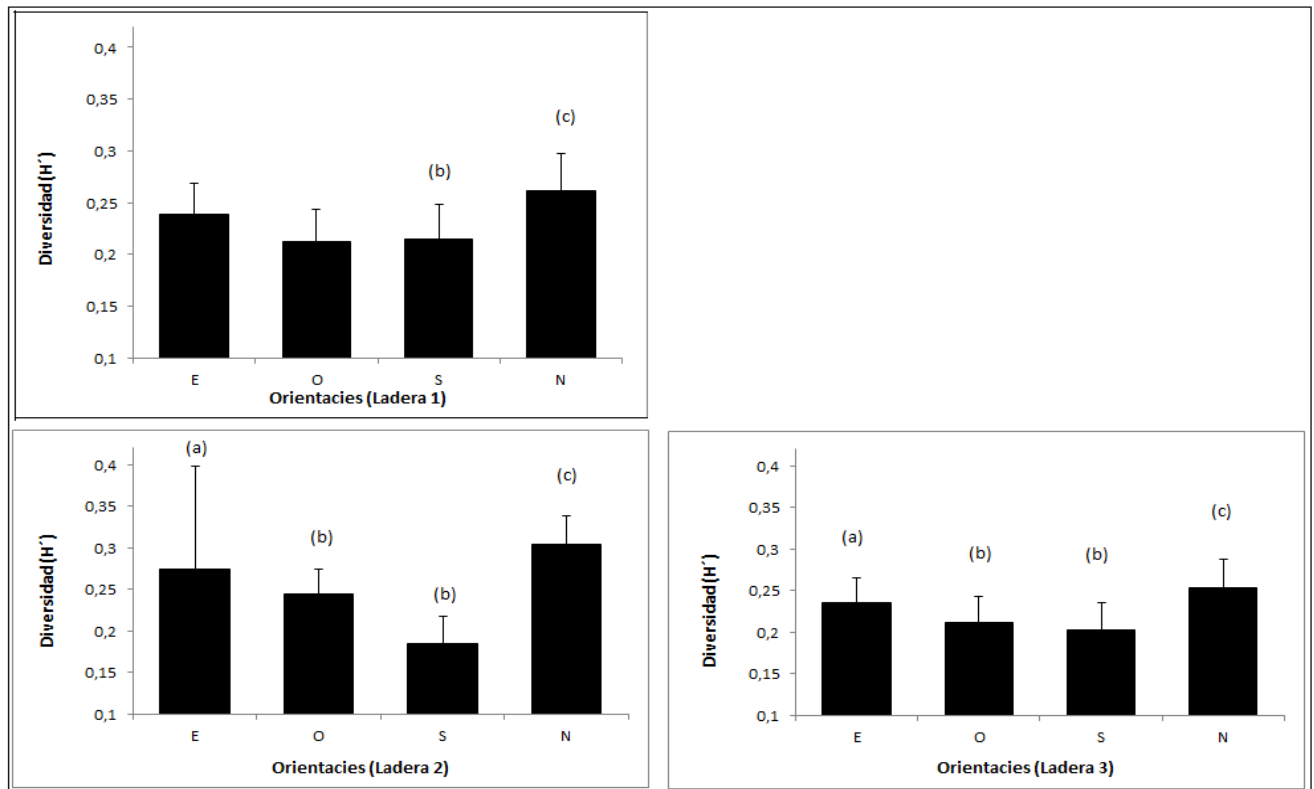


Figura 27. Diversidad (Shannon) de especies promedio y error estándar de cada orientación (Norte Sur Este y Oeste) definidas por la situación de estudio Dentro de la influencia de *C. timotensis* en tres laderas de muestreo en el Páramo Piedras Blancas. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (test post hoc, $\alpha = 0,05$)

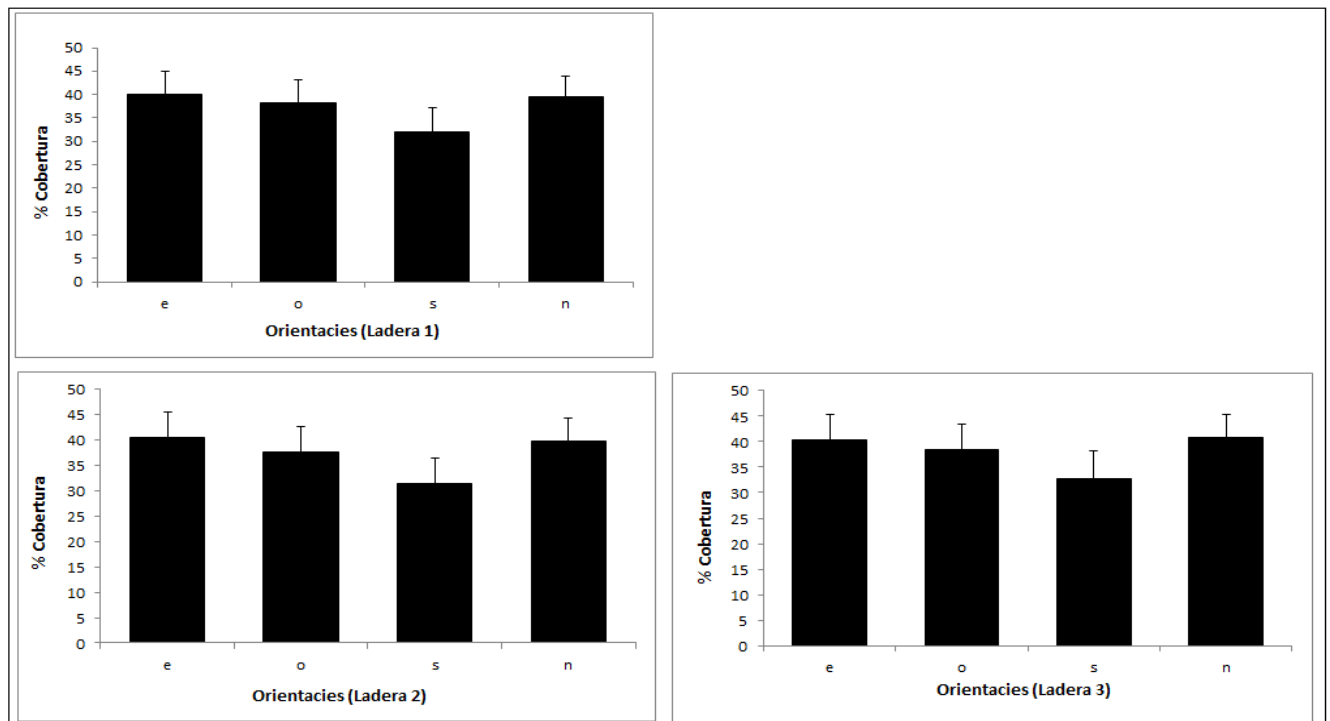


Figura 28. Cobertura total promedio de especies y error estándar de cada orientación (Norte Sur Este y Oeste) definidas por la situación de estudio Dentro de la influencia de *C. timotensis* en tres laderas de

muestreo en el Páramo Piedras Blancas. No hubo diferencias significativas entre orientaciones en las áreas bajo la influencia de la roseta (PERMANOVA).

Tabla 9. Lista de especies presencia (1) y ausencia (0) en las tres laderas muestreadas y en la situación Dentro y Fuera de la influencia de *C. timotensis*.

Nombre de las especies	Familia Botánica	Forma de vida	En ladera 1		En ladera 2		En ladera 3	
			D	F	D	F	D	F
<i>Aciachne acicularis</i>	Poaceae	Cojín	0	0	1	1	1	1
<i>agrostis basalis</i>	Poaceae	Hierba erecta	1	0	1	1	0	0
<i>Agrostis breviculmis</i>	Poaceae	Hierba erecta	1	1		1	1	1
<i>Agrostis toluensis</i>	Poaceae	Hierba erecta	1	1	1	1	1	1
<i>Arenaria sp.</i>	Caryophyllaceae	Cojín	1	1	1	1	1	1
<i>Azorella sp.</i>	Apiaceae	Cojín	1	1	1	1	1	1
<i>Bartsia laniflora</i>	Orobanchaceae	Hierba erecta	0	0	0	0	1	1
<i>Belloa radians</i>	Compositae	Roseta acaule	1	1	1	1	0	0
<i>Bidens triplinervia</i>	Compositae	Hierba postrada	1	0	0	0	0	0
<i>Blakiella bartsiiifolia</i>	Compositae	Hierba erecta	1	0	0	0	0	0
<i>Bromus carinatus</i>	Poaceae	Hierba erecta	1	1	1	1	0	0
<i>Calamagrostis pittieri</i>	Poaceae	Hierba erecta	0	0	1	0	1	0
<i>Calamagrostis heterophylla</i>	Poaceae	Hierba erecta	1	0	0	0	0	0
<i>Calamagrostis pissina</i>	Poaceae	Hierba erecta	0	0	1	0	0	1
<i>Calandrinia acaulis</i>	Potulacaceae	Roseta acaule	1	1	1	1	1	1
<i>Castilleja sp</i>	Orobanchaceae	Arbusto	1	1	1	1	1	1
<i>Cerastium serpyllifolium</i>	Caryophymaceae	Arbusto	1	0	0	0	0	0
<i>Coespeletia timotensis</i>	Compositae	Roseta gigante	1	1	1	1	1	1
<i>Coespeletia timotensis</i> *	Compositae	Roseta gigante	1	1	1	1	1	1
<i>Draba chionophila</i>	Brassicaceae	Hierba postrada	0	0	0	1	0	0
<i>Draba fuckii</i>	Brassicaceae	Arbusto	1	1	1	1	1	1
<i>Draba lindenii</i>	Brassicaceae	Hierba erecta	1	1	0	0	1	0
<i>Echeveria bicolor</i>	Ccrassulaceae	Roseta acaule	0	1	0	0	0	0
<i>Festuca fragilis</i>	Poaceae	Hierba erecta	1	0	0	0	0	0
<i>Galium hypocarpium</i>	Rubiaceae	Hierba postrada	0	0	1	0	0	0
<i>Gamocheta sp.</i>		Hierba erecta	0	0	0	1	0	0
<i>Gentiana sedifolia</i>	Gentianaceae	Hierba erecta	1	0	0	0	1	1
<i>Geranium multiceps</i>	Geraniaceae	Hierba postrada	1	0	1	0	0	0
<i>Gnaphalium elegans</i>	Compositae	Hierba erecta	1	1	1	0	0	0
<i>Gnaphalium</i>	Compositae	Hierba erecta	0	0	0	0	1	0

<i>domingense</i>								
<i>Gnaphalium meridanum</i>	Compositae	Hierba erecta	0	1	1	0	0	0
<i>Hinterhubera culumbica</i>	Compositae	Hierba erecta	0	0	1	0	0	0
<i>Hinterhubera ericoides</i>	Compositae	Hierba erecta	1	1	1	1	1	1
<i>Hypericum laricifolium</i>	Hypericaeae	Arbusto	1	1	1	1	1	1
<i>Hypochaeris setosa</i>	Compositae	Roseta acaule	1	1	1	1	1	1
<i>Lachemilla aphanoides</i>	Familia en revisión	Hierba postrada	0	0	1	1	1	0
<i>Lachemilla moritziana</i>	Familia en revisión	Hierba postrada	1	1	1	1	1	0
<i>Lachemilla ramosissima</i>	Familia en revisión	Hierba postrada	0	0	1	1	1	1
<i>Lachemilla verticillata</i>	Familia en revisión	Arbusto	0	0	1	0	0	0
<i>Laennecia mima</i>	Compositae	Hierba erecta	1	1	1	1	1	1
<i>Lasiocephalus longipenicillatus</i>	Compositae	Arbusto	1	1	1	0	1	1
<i>Luciliocline longifolia</i>	Compositae	Hierba postrada	1	1	1	1	1	0
<i>Lupinus sp.</i>		Arbusto	0	0	0	0	0	1
<i>Luzula racemosa</i>	Juncaceae	Hierba postrada	1	1		1	1	1
<i>Mona meridensis</i>	Portulacaceae	Cojin	1	1	1	1	1	1
<i>Oenothera epilobiifolia</i>	Onagraceae	Hierba postrada	0	1	0	0	0	0
<i>Oxylobus glanduliferus</i>	Compositae	Arbusto	1	1	1	0	1	0
<i>Pentacalia andicola</i>	Compositae	Arbusto	1	1		1	0	0
<i>Pentacalia apiculataa</i>	Compositae	Arbusto	0	0	0	0	0	1
<i>Pentacalia imbricatifolia</i>	Compositae	Arbusto	1	1	1	1	1	1
<i>Pluchea sp.</i>		Hierba erecta	1	0	0	0	1	0
<i>Rumex acetosella</i>	Polygonaceae	Hierba postrada	1	1	1	1	1	1
<i>Senecio funkii</i>	Compositae	Hierba erecta	0	1	1	1	0	0

<i>Senecio wedglacialis</i>	Compositae	Hierba erecta	1	1	1	1	1	1
<i>Sisyrinchium bogotense</i>	Iridaceae	Hierba erecta	0	0	0	1	0	0
<i>Trisetum irazuense</i>	Poaceae	Hierba erecta	1	1	1	1	1	0

- En la lista el * sobre *Coespeletia timotensis*, indica la población de individuos menos a 50cm de altura.

CAPÍTULO V. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El objetivo de este estudio fue evaluar los efectos generados por la presencia de las rosetas gigantes pertenecientes a la especie *Coespeletia timotensis* sobre la comunidad de plantas del páramo altiandino. Con este fin, nos planteamos analizar los cambios generados en variables microambientales y variables de estructura de la comunidad a causa de la presencia de dichas rosetas. Adicionalmente, se evaluaron las asociaciones espaciales entre *C. timotensis* y el resto de las especies vegetales que coexisten en la comunidad donde se realizó el estudio.

En general, los resultados de este estudio parecen mostrar que la presencia de rosetas gigantes de *C. timotensis* mejora alguna de las características ambientales, estudiadas en este trabajo, que limitan el establecimiento y desarrollo de las plantas en comunidades de páramo altiandino. A su vez, la presencia de esta roseta repercute en un aumento de la riqueza, diversidad y cobertura local de especies vegetales de estos ecosistemas.

Variables microambientales

La gran mayoría de los trabajos realizados en los páramos altiandinos describen estos ambientes como ecosistemas de alta severidad ambiental. Las características más relevantes en cuanto al estrés a los que están sometidas las plantas son los marcados cambios diarios de temperatura, la baja disponibilidad de agua, los efectos causados por la soliflucción y los bajos contenidos de materia orgánica y nutrientes (Monasterio 1980; Pérez, 1992).

En cuanto a la temperatura del suelo nuestros resultados indican que la presencia de la roseta cambia su comportamiento diario, disminuyendo la amplitud térmica marcadamente, tanto en días despejados como en días nublados cuando la amplitud térmica es menor. El efecto de las rosetas es más pronunciado sobre la variación de las temperaturas máximas (7,3 °C) que sobre la variación en las mínimas (1,4 °C). Estos resultados son similares a los de otros trabajos donde también se reporta una disminución de la variabilidad térmica bajo la influencia de rosetas gigantes en el páramo desértico (Pérez 1987, 1989). En un trabajo realizado con rosetas caulescentes en cumbres montañosas de Hawái (2500 m), también se reporta que estas tienen un efecto amortiguador del estrés por temperatura, disminuyendo significativamente las temperaturas máximas registradas (Pérez, 2001).

Al observar los valores mínimos de temperatura superficial del suelo podemos ver que bajo la influencia de la roseta los valores no llegan a ser negativos, a diferencia de lo que ocurre en áreas abiertas, donde las mínimas absolutas observadas fueron de -0.26 °C. Esto puede ser de importancia ecológica debido a que el daño a las plantas por la formación de agujas de hielo en el suelo se da a temperaturas menores de -2 °C (Pérez, 1987, 1989). A su vez, esto pudiera significar que durante las primeras horas de la mañana, el agua estaría en mayor disponibilidad para ser absorbida por otras plantas cerca de las rosetas, disminuyendo también el movimiento del sustrato por congelamiento y descongelamiento del mismo (Pérez, 1987).

En nuestra zona de estudio Ramírez *et al.* (2015) y Cáceres *et al.* (2015) reportan que la amplitud térmica en la superficie del suelo también disminuye significativamente bajo la copa del arbusto *Hypericum laricifolium*. De nuevo, los efectos son más marcados en las temperaturas máximas que en las mínimas. En ambos trabajos, los autores demuestran que bajo la copa del arbusto *H. laricifolium*,

existen además menores intensidades de radiación, oscilaciones diarias menos severas de humedad relativa del aire y una mayor disponibilidad de agua en el suelo.

En otro estudio realizado con cojines en Ecuador (4400 a 4700 m.s.n.m.), Anthelme *et al.* (2011) comparan temperaturas mínimas Dentro y Fuera de la influencia de *Azorella aretioides*, encontrando que estas son más negativas Dentro de la influencia del cojín, a diferencia del aumento de las mínimas observado por nosotros en el caso de las rosetas gigantes. Estos autores concluyen que los efectos favorables de los cojines sobre el microambiente están más relacionados con cambios en la disponibilidad de recursos (nutrientes y agua) que con los efectos sobre la temperatura. En el trabajo realizado por Hupp *et al.* (en prensa), donde se evalúa el efecto de dos especies de cojines en el Páramo de Piedras Blancas se evidencia que estos cojines, especialmente en el caso *Arenaria musciformis*, generan una clara disminución sobre las temperaturas máximas pero no de las mínimas.

Por lo tanto, al comparar los diferentes estudios disponibles en la alta montaña tropical, es aparente que formas de vida en que los adultos alcanzan un mayor altura sobre el suelo y que producen sombra (rosetas gigantes y arbustos), generan un efecto de amortiguación de la temperatura tanto en las máximas como en las mínimas, aunque con mayor intensidad en las máximas. Sin embargo, las formas de cojín que crecen más cerca del suelo, tienen un efecto marcado solo en las máximas.

En este estudio, también se analizó el efecto sobre la temperatura de áreas con diferente orientación respecto a la roseta. Aunque, tal efecto es relativamente independiente de la orientación en áreas bajo la influencia de la roseta, es decir, al Este u al Oeste de la misma, es interesante resaltar que en días despejados, cuando la amplitud térmica diaria es más extrema, es al Este donde se tiene mayor efecto de amortiguación, especialmente las máximas, mientras que la amortiguación de la amplitud térmica al Oeste de la roseta es menor.

Al analizar detalladamente el comportamiento diario de la temperatura, se observa que los picos más altos de temperatura están sucediendo cerca de la una de la tarde, una vez que la radiación directa incide más fuertemente sobre el lado Oeste de las rosetas. Las máximas térmicas al Este de la roseta ocurre más temprano (11:30 am) y alcanzan valores más bajos.

En relación a la materia orgánica del suelo (MOS), está bien documentado que las rosetas gigantes como *C. timotensis* proporcionan un suministro constante de necromasa al suelo, lo que puede inducir un incremento de la materia orgánica cerca de la base de la roseta (Pérez 1992, 1995, 1996). Nuestros resultados apoyan esta idea. En dos de las tres laderas muestreadas la MOS resultó mayor Dentro de la influencia de *C. timotensis* en comparación con las áreas abiertas. Pérez (1992) afirma que aparte del aporte directo de necromasa generado por las rosetas gigantes, uno de los factores que pudiera inducir un aumento de MOS cerca de las rosetas es la protección del efecto de erosión superficial del viento.

Por otra parte, es interesante que la cobertura y densidad de las rosetas gigantes parece estar positivamente relacionadas con los mayores valores de MOS Dentro de la influencia de las rosetas, siendo la ladera 3 donde se observan los máximos para ambas variables. Esto sugiere que existen diferencias en la productividad de estos sitios, o al menos de condiciones favorables para el desarrollo de *Coespeletia timotensis*.

En cuanto al efecto orientación de los sitios de muestreo respecto a la roseta (ladera arriba vs. ladera abajo), no se encontraron diferencias significativas en relación a la materia orgánica. Es decir, el balance entre la incorporación de materia orgánica al suelo por parte de la roseta y su pérdida por erosión o lavado parece resultar en valores homogéneos alrededor de los individuos de *C. timotensis*.

Es bien sabido que la incorporación de materia orgánica al suelo modifica las propiedades físicas y químicas del suelo (Pérez 1992; Sarmiento 1986; Malangón 1984) por lo que es de esperarse que el incremento asociado a las rosetas en la materia orgánica tenga repercusiones en el contenido de humedad relativa del suelo, al generar una mayor capacidad de acumulación de agua en el suelo. No obstante, en los resultados obtenidos para CRH sólo se obtuvieron diferencias significativas en el porcentaje de humedad relativa Dentro y Fuera de la influencia del frailejón en uno de los sitios de estudio (ladera 3). Es interesante que este sitio es el de menor pendiente de los 3 estudiados (Tabla 2).

En los sitios de mayor pendiente, se pudiese estar diluyendo el efecto del incremento de materia orgánica sobre el porcentaje de humedad relativa a través de una mayor escorrentía (Pérez 1992), o una mayor transpiración por parte de las rosetas. El porcentaje de contenido relativo de humedad tampoco presentó diferencias significativas en cuanto a la orientación de los sitios de muestreo respecto a la pendiente (por encima y por debajo de la influencia de la roseta).

Pérez (1992 y 1995), también reporta que debajo de la roseta, los suelos presentan texturas más finas, lo que aumenta la capacidad de retención de agua. Estas diferencias también pudieran deberse a condiciones del suelo previas al establecimiento de las rosetas (heterogeneidad espacial). Por tanto, en estudios posteriores con este enfoque, pudieran incluirse muestreos de textura entre laderas y en ambas situaciones (Dentro y Fuera de la roseta). También sería interesante comparar los valores de MOS y otras propiedades edáficas en rosetas de diferente tamaño (ej. juveniles vs. adultos o entre especies diferentes de rosetas caulescentes), lo que permitiría analizar si las rosetas tienden a crecer preferencialmente en sitios favorables o por el contrario, son las rosetas mismas al crecer las que modifican favorablemente las condiciones del sitio (Callaway, 2007).

Los valores de MOS en áreas abiertas en el presente estudio, son bastante similares a los que reporta Pérez (1991) para el Páramo Piedras Blancas a 4.400 m.s.n.m. donde el porcentaje de MOS se encuentran alrededor de 2 % en áreas abiertas, y con un aumento del 36 y 52% bajo las rosetas (*Coespeletia timotensis* y *Espeletia semiglobulata*). En este trabajo los resultados de MOS en áreas abiertas oscilan entre el 1 y 2% pero el aumento es del 70 % y 100 % en las zonas bajo la influencia de las rosetas, en las laderas 2 y 3 respectivamente.

Ramírez *et al.* (2015) reportan en Piedras Blancas que la materia orgánica se encuentra alrededor del 2% en áreas abiertas y aumenta a 3% bajo la copa de arbustos de *H. laricifolium*, y el porcentaje de humedad relativa es de 6% en áreas abiertas y 8% bajo la copa del arbusto. En el trabajo realizado por Hupp *et al.* (en prensa) en Piedras Blancas, en el cual se comparan los efectos de dos especies de cojines, *Arenaria julianii* y *Azorella musciformis*, sólo *A. juliannii* tuvo un efecto positivo en el contenido de agua del suelo (un aumento en promedio del 21% bajo los cojines), mientras que ambas especies de cojines aumentaron la materia orgánica del suelo bajo su influencia sin diferencias significativas de MOS entre las dos especies. Los autores sugieren que estos efectos especie-específicos podrían estar relacionados con las diferencias en la morfología de los cojines (Hupp *et al.* en prensa).

Otro estudio realizado con cojines de *Azorella aretioides* por Anthelme *et al.* (2011) en Ecuador, en un ecosistema ligeramente más húmedo (1.000mm anuales), reporta porcentajes de MOS de alrededor del 7% en áreas abiertas con un aumento del 30% bajo los cojines. En cuanto al contenido de humedad relativa, los resultados sugieren un aumento en relación a la presencia de la especie focal (Anthelme *et al.* 2011). En los Andes centrales de Chile también se ha mostrado una reducción global de las temperaturas del suelo, un aumento de la humedad del suelo, aumento de la materia orgánica y nitrógeno del suelo, asociados a la presencia de cojines de *Azorella* (Cavieres *et al* 2008).

En síntesis, al comparar las situaciones Dentro y Fuera de la influencia de las especies focales de diferentes formas de vida, se puede decir que tanto las rosetas gigantes como los cojines y los arbustos pueden mejorar la disponibilidad de recursos (agua, materia orgánica y nutrientes) y amortiguar el estrés por no-recursos (ej. temperatura). Sin embargo, podría decirse que el aumento de la materia orgánica del suelo es mayor por parte de las rosetas gigantes en comparación con lo encontrado en los demás trabajos cuyas especies focales pertenecen a formas de vida arbustiva y cojines. Todo esto sugiere que dependiendo de la forma de vida del ingeniero ecosistémico, el mecanismo de mejoramiento del microhabitat puede variar, trayendo como consecuencia una heterogeneidad en cuanto a las asociaciones que se establecen entre las especies y las plantas nodrizas. Estas diferencias pudieran estar asociadas a diferencias en los requerimientos ecofisiológicos de los “beneficiarios” en relación a las condiciones que ofrece cada uno de los ingenieros ecosistémicos. Todo esto pudiera contribuir a promover la diversidad de la vegetación en estos ambientes extremos, al aumentar por efectos bióticos la heterogeneidad ambiental y de nichos disponibles.

Incluso Dentro de una misma forma de vida como las rosetas gigantes, puede haber variaciones del efecto de mejoramiento del microhabitat entre las diferentes especies que coexisten en la comunidad. El tipo de materia orgánica que se incorpora al suelo puede variar en función de la especie, por lo que la velocidad de descomposición y cantidad de material incorporado al sustrato también puede variar (Young y Peacock, 1992). Así mismo, hay estudios que reportan que en ecosistemas de Páramo altiandino, algunas rosetas están mejor adaptadas a desarrollarse en áreas abiertas donde las condiciones son las más extremas y otras rosetas tienden a crecer asociadas a rocas o cojines, quienes le proporcionan un microhabitat menos extremo en cuanto a la estabilidad del sustrato, contenido de humedad y valores de temperatura (Pérez 1987).

Hupp *et al.* (en prensa) sugieren que la naturaleza especie–específica de los efectos microambientales y de las interacciones planta-planta resultantes en la alta montaña tropical pueden contribuir a explicar la alta diversidad vegetal observada en estos ecosistemas. Esto se debe a que diferentes especies Dentro de una misma forma de vida pueden tener efectos diferentes sobre los microambientes (generando una mayor diversidad ambiental), modificando a su vez de diferente manera la estructura de la comunidad y las jerarquías competitivas locales, promoviendo a su vez la coexistencia entre especies.

Variables de estructura de la comunidad

Como se pudo constatar en la sección anterior, existen cambios en el microambiente asociados a la presencia de las rosetas gigantes. Estos cambios representan un aminoramiento del estrés por varios de los factores característicos de la severidad ambiental que enfrentan el pool de especies de la comunidad para la colonización y consecuente crecimiento y desarrollo en estos hábitats. Así, estas “islas” de condiciones favorables asociadas a las rosetas pudieran a su vez generar parches de mayor cobertura y diversidad de plantas.

En cuanto a los porcentajes de cobertura y densidad de *C. timotensis*, los valores obtenidos oscilan entre el 6 y 12 % de cobertura y entre 1,4 y 3,4 individuos, mayores a 50 cm de altura, por m⁻² (ver tabla 7). Las demás especies de plantas en la comunidad muestran una cobertura Fuera de la influencia de la roseta cercana al 10% y entre el 20 y 40% Dentro de la influencia de la misma. Estos resultados son comparables con los de otros trabajos que describen los rosetales del páramo altiandino como ecosistemas dominados por las rosetas gigantes en un primer estrato, acompañadas en un segundo estrato por una gran diversidad de otras especies, ambos estratos con bajas densidades y coberturas y una gran proporción del suelo desnudo (Monasterio, 1989; Smith, 1996; Pérez, 1992). Por otro lado, la mayoría de las especies encontradas se agrupan, como era de esperarse, en las familias reportadas como las más abundantes en el páramo altiandino; 42 % pertenecen a la familia Compositae y 11% a la familia Poacea. El resto de las especies están distribuidas entre 15 familias más. Es bien sabido que la familia Compositae presenta una alta diversidad en el páramo. Esto se relaciona con su rápida diversificación y expansión en todos los ecosistemas terrestres, que ha sido atribuida a la eficiencia en el proceso de polinización y a su gran capacidad reproductiva.

El diagrama del análisis multivariado para los tres sitios de trabajo muestra alta superposición de las muestras, lo que pudiese interpretarse como una evidencia de una cierta homogeneidad florística. Sin embargo, existen diferencias estadísticamente significativas en la similaridad de Bray-Curtis entre los sitios estudiados, lo que sugiere cambios en la composición florística y estructura de abundancias de las especies entre laderas. Estos resultados apoyan la idea de que estos son ecosistemas con una alta heterogeneidad espacial. Dicha heterogeneidad se ve reflejada entonces tanto en el mosaico de factores y condiciones ambientales, como en la composición florística y la estructura de abundancias de las especies (Cáceres *et al.*, 2014). A su vez, esto llama la atención sobre el peligro de generar conclusiones a partir de estudios realizados en una única localidad; incluir más de una ladera como factor aleatorio de muestreo es una estrategia clave para evitar sesgos debidos a las condiciones de variabilidad espacial y ambiental. En relación a esto, varios autores han confirmado la idea de que las interacciones entre especies están influenciadas por las condiciones ambientales; en consecuencia, la heterogeneidad ambiental del páramo altiandino puede modificar en gran medida, las relaciones espaciales entre especies (Cáceres *et al.*, 2014; Cavieres y Badano 2009; Young y PeackocK, 1992).

En cuanto a los análisis multivariados para cada ladera de estudio, se pueden observar dos grupos de microparcels que corresponden a las comunidades ubicadas Fuera y Dentro de la influencia de las rosetas, sugiriendo que hay una variación en la composición florística y estructura de abundancias de las especies causada por la presencia de los individuos de *C. timotensis*. El trabajo de Cáceres *et al.* (2014) en Piedras Blancas, muestra en los análisis multivariados una separación similar de las microparcels estudiadas bajo y fuera de la copa de la especie focal (*H. laricifolium*). En la separación de los dos grupos, hay especies como *Castilleja sp.* y *A. toluensis* que en las tres laderas de muestreo forman

parte de las especies que definen a la comunidad bajo la influencia de la roseta. Esta consistencia no se observa con especies que definen la comunidad que se establece en áreas abierta. Esto lleva a pensar que las comunidades asociadas a las rosetas gigantes pudieran ser más homogéneas en cuanto a su composición en comparación con las comunidades de áreas abiertas.

Cuando analizamos los índices relativos de interacción (RII) y diagramas de rangos de abundancia se observa que la especie focal modifica los patrones de abundancia locales de las demás plantas vasculares de la comunidad. La mayoría de las especies aparecen tanto Fuera como Dentro de la influencia de la roseta. Sin embargo, es muy importante el hecho de que muchas de las especies de la comunidad aumentan significativamente su cobertura Dentro de la influencia, y entre 9 y 12 especies de las más abundantes en cada ladera de estudio, muestran un RII positivo (el intervalo de 95% de confianza no incluye el cero) con los individuos de *C. timotensis*. De estas *C. heterophylla*, *B. barsifolia*, *F. fragilis*, *L. longipenicillatus*, *O. glanduliferus*, *G. elegans*, *G. meridanum*, *T. irazuense*, *L. aphanoides* y *L. longifolia*, muestran un RII igual a +1 lo que indica una asociación estricta con la roseta. Estas son todas especies con muy baja abundancia en la comunidad, por lo que es de esperar que también se encuentren Fuera de la influencia de la roseta pero que sus bajas coberturas impliquen que no llegan a ser incluidas en los muestreos. A su vez, los resultados muestran que las especies con abundancias intermedias en su mayoría establecen relaciones espaciales neutrales con los individuos de *C. timotensis*. Además, algunas de las especies con muy baja cobertura muestran RII negativos y en tres casos puntuales muestran una asociación negativa significativa (el intervalo de confianza del 95% no incluye el cero). Sin embargo, en estos últimos casos de valores del RII de -1, las especies involucradas son especies raras, lo que complica la interpretación de tales asociaciones (al ser especies para las que se requiere un muestreo muy amplio para determinar con certeza sus patrones de asociación especial con la especie focal). Es importante resaltar que incluso varias especies de muy baja abundancia aparecieron solo en una de las réplicas, por lo cual fueron excluidas en los análisis de asociación. En estudios previos con este mismo enfoque se reporta también que no hay evidencia clara de asociaciones estrictas entre diferentes especies de la comunidad y la especie focal. Tal es el caso del reciente trabajo de Hubb *et al.* (en prensa) en el Páramo Piedras Blancas, en el cual los autores reportan no haber encontrado asociaciones estrictas pero si encuentran que varias especies muestran RII positivo con las dos especies focales de cojín. En la misma área de estudio, Cáceres *et al.* (2014) analizan los efectos de un arbusto dominante, *H. laricifolium*, reportando un aumento de la riqueza local promedio bajo los arbustos pero sin evidencias de especies estrictamente asociadas con estos. En los páramos de Ecuador, Anthelme *et al.* (2011) encontraron también varias especies con asociaciones positivas con cojines de *Azorella*, pero la mayoría de las especies estaban presentes tanto Dentro como Fuera de los cojines.

Entre las especies que mostraron un RII positivo (95% de confianza no incluye el cero) con la roseta en al menos una de las laderas tenemos: a) las hierbas erectas *Castilleja sp.*, *O. glanduliferus*, *B. bartsifolia*, *S. wedglacialis*, *H. ericoides*, *M. meridensis*, *L. aphanoides*, *L. longifolia*, *L. longipenicillatus*, *G. elegans* y *G. meridanum*; b) las gramíneas *A. toluensis*, *C. heterophylla*, *F. fragilis*, y *T. irazuense*; c) los arbustos *P. imbricatifolia* e *H. laricifolium*; y d) los cojines *Azorella julianii* y *Arenaria spp.* Las otras especies con formas de vida como rosetas acaules y hierbas postradas mostraron asociaciones neutrales o RII menores a cero. Es interesante resaltar que la mayor proporción de especies asociadas positivamente son hierbas erectas, lo cual pudiese deberse a que son una forma

de vida no exclusiva de ambientes de paramo altiandino y no presentan adaptaciones tan evidentes al mismo. Por tanto, se pudiese pensar que estas especies se ven especialmente beneficiadas por la presencia de los ingenieros ecosistémicos. Por otro lado, el que formas de vida que crecen muy cerca del sustrato como las hierbas prostradas y las rosetas acaules no se incluyan entre las especies favorecidas por la presencia de las rosetas gigantes sugiere que estas formas de vida pudieran ser más tolerantes a las condiciones particularmente estresantes que ocurren cerca de la superficie del suelo en el páramo altiandino (con las oscilaciones térmicas más marcadas), siendo menos dependientes de la facilitación para su crecimiento y desarrollo.

Los patrones encontrados para los Andes tropicales contrastan con estudios de altas montañas extratropicales, donde muchas especies son estrictamente dependientes de plantas con forma de vida de cojines, que a su vez aumentan significativamente la riqueza global de la comunidad vegetal (Cavieres *et al.*, 2014; Cavieres y Badano 2009). Hupp *et al.* (en prensa) sugieren la hipótesis de que estas diferencias se deben a que en las altas montañas tropicales muchas de las especies potencialmente beneficiarias son plantas perennes, de crecimiento lento y continuo durante el año, con una gran capacidad de resistencia a los factores limitantes en el páramo. Por tanto, pudieran ser plantas menos dependientes de interacciones estrictas de facilitación para su desarrollo y persistencia en estos ecosistemas. Por el contrario, en ambientes alpinos templados, donde la estación de crecimiento es muy corta, muchas especies son de crecimiento rápido y se ven beneficiadas al crecer cerca de un ingeniero ecosistémico.

De la lista de especies asociadas positivamente a la roseta gigante, *Castilleja sp.*, *A. toluensis* y *Arenaria spp.*, presentan consistentemente una relación positiva con *C. timotensis* en las tres laderas de muestreo. A su vez, *Azorella julianii*, *O. glanduliferus*, *S. wedglacialis* y *L. longipenicillatus* están asociadas positivamente en dos de las tres laderas (en la tercera ladera la tendencia es de asociación positiva pero con el intervalo de confianza que incluye marginalmente al cero). Esto es muy interesante puesto que los cojines *Azorella julianii* y *Arenaria sp.* también pudieran considerarse especies de ingenieros ecosistémicos, lo cual deja abiertas algunas interrogantes: ¿quién beneficia a quién? ¿El beneficio es mutuo?

Otros caso interesante es el de las hierba erectas *Castilleja sp.* y *S. wedglacialis*, ambas muy abundantes en la comunidad de estudio y que también están asociadas positivamente con el arbusto *H. laricifolium* (Cáceres *et al.*, 2014; Ramírez *et al.*, 2015). *Castilleja sp.*, la especie que muestra mayor abundancia de todas, puede comportarse como una hemiparásita, por lo que el efecto positivo sobre su abundancia pudiera deberse a esto (Cáceres *et al.*, 2014). En contraste, esta especie tiene una relación neutral con las especies dominantes de cojines (Hupp *et al.* en prensa).

Por otro lado *A. toluensis*, la especie que sigue en importancia de abundancia a *Castilleja spp.* es del grupo de las Poaceae y de la tribu Aveneae (Marquez, 2002). Las especies de esta tribu han sido propuestas como un buen grupo taxonómico para la evaluación de cambios climáticos en la alta montaña ya que son especies muy sensibles a perturbaciones y a cambios tanto térmicos como hídricos (Sarmiento, 1989). A pesar de que las especies pertenecientes a esta tribu están reportadas como plantas bien adaptadas a las condiciones frías, ya sea en la alta montaña o en zonas templadas, es interesante que *A. toluensis* este asociada positivamente en las tres laderas a las rosetas gigantes, ya

que es una gramínea con mecanismo fotosintético C3, especies capaces de invadir lugares más altos, por ende más fríos. Por el contrario, *A. breviculmis*, una gramínea muy cercana taxonómicamente, tiende a ser más abundante en áreas abiertas; en el trabajo de Hupp *et al.* (en prensa), es reportada como una especie que presenta asociaciones positivas consistentes con los cojines. Esto sugiere que estas dos especies cercanas en términos evolutivos, pudieran mostrar una segregación espacial de sus nichos que promueva su coexistencia, beneficiándose de diferentes ingenieros ecosistémicos (rosetas caulescentes vs. cojines).

También es importante destacar que en el presente trabajo aparecen un gran número de especies asociadas positivamente con la roseta gigante *C. timotensis* (de 9 a 12 especies), en contraste con el trabajo de Cáceres *et al.* (2014) quienes reportan un número menor de especies asociadas positivamente con los arbustos de *H. laricifolium* (entre 2 y 3 en cada uno de los 4 sitios estudiados por estos autores). Así mismo, es importante enfatizar que la roseta gigante aumenta significativamente la abundancia de varias especies, pero no tiene efectos negativos claros. Es decir, hay un predominio de las interacciones de facilitación y neutrales pero no de competencia. Esto apoya lo planteado en trabajos previos sobre la hipótesis del gradiente de estrés, donde se sugiere que en un gradiente de severidad ambiental, las relaciones de competencia por recursos pudiesen disminuir en importancia en relación con la facilitación a través del aminoramiento del estrés (Anthelme y Dangles 2012). Por tanto, si el área de estudio de este trabajo está ubicada en el extremo del gradiente severidad ambiental de los Páramos Andinos, las predicciones de esta hipótesis llevarían a esperar un predominio de mecanismos de facilitación.

En concordancia con el predominio de asociaciones positivas, en las tres laderas se encontró un aumento de la riqueza, diversidad y cobertura promedio local de especies Dentro de la influencia de los individuos de *C. timotensis*. Las curvas de acumulación de especies Dentro y fuera de la influencia de la roseta indican que el muestreo fue suficiente para estimar la riqueza total de especies en cada situación. Aunque el efecto varía en intensidad según la ladera, estas curvas muestran que la riqueza total aumenta Dentro de la influencia de las rosetas gigantes en las tres laderas de muestreo. Sin embargo, al comparar con otros trabajos en alta montaña extratropical como en Cavieres *et al.* (2014), podemos decir que en estos ambientes templados las curvas de acumulación de especies están mucho más distanciadas entre las dos situaciones comparadas, Dentro y Fuera de la influencia del ingeniero ecosistémico. Por lo que se podría afirmar que el efecto claro en el aumento de la riqueza, más que a nivel comunitario, está dado a nivel local, al igual que el efecto sobre la diversidad y la cobertura de la vegetación. Al comparar el incremento de la riqueza, diversidad y cobertura promedio local a causa de la presencia de las rosetas gigantes, con lo reportado por Cáceres *et al.*, (2014) en que se analiza el efecto de *H. laricifolium*, es evidente que este efecto es más marcado con las rosetas para la cobertura promedio local de plantas. En el caso de la riqueza y diversidad local, ambas formas de vida parecen tener efectos positivos similares.

El hecho de que la riqueza promedio local dentro de la influencia de la roseta es marcadamente mayor que en áreas abiertas y que la riqueza total tiene a ser más similar Dentro y Fuera, pudiera reforzar la hipótesis planteada en relación a los resultados del análisis multivariado donde se indica que los individuos de *C. timotensis* muestran un efecto homogeneizador en la comunidad local asociada, mientras que en las comunidades de áreas abiertas el recambio de especies entre las microparcels

réplicas parece ser mayor. Esto explicaría que las rosetas aumenten localmente la riqueza, pero que un mayor recambio de especies en las áreas abiertas resulte en valores similares de riqueza total a escala de la comunidad (Cáceres *et al.*, 2014).

En cuanto a los resultados del factor orientación, observamos que hay diferencias significativas en cuanto a la riqueza y diversidad promedio, mostrando los valores más altos de ambas variables en la orientación Norte (por debajo de las rosetas en relación con la pendiente) y en la orientación Este. Como vimos en los resultados de las variables microambientales, las rosetas modifican el porcentaje de materia orgánica de manera homogénea a su alrededor pero las temperaturas máximas son amortiguada mucho más en la orientación Este. En el caso del aumento de riqueza y diversidad en la orientación Norte pudiésemos especular que la vegetación está respondiendo a efectos generados por las rosetas sobre la estabilidad de sustrato (Smith, 1980; Pérez, 1996, 1992).

En la literatura no hay trabajos previos donde se analice los efectos causados por la presencia de las rosetas gigantes sobre la estructura local de la comunidad en la alta montaña tropical. Sin embargo, un estudio realizado en altas montañas de Kenia (Young y Peacock, 1992), reporta la existencia de una dinámica compleja entre el desarrollo, crecimiento y senescencia de rosetas gigantes de la especie *Senecio keniodendron* y variaciones en la composición de la comunidad vegetal. En este trabajo se demostró que durante el ciclo de crecimiento y senescencia de estas rosetas aparecen y desaparecen especies según sea el caso; luego de la senescencia de *S. keniodendron* el estrato bajo de la vegetación es dominado por *Festuca pilgeri* y *Helichrysum sp.*; mientras que cuando hay adultos bien desarrollados de *S. keniodendron* que forman dosel más o menos continuo dominan gramíneas de *Alchemilla*. Por tanto, estos autores enfatizan la importancia de la conservación de esta especie, ya que la desaparición de la misma acarrearía importantes efectos en la composición de la comunidad vegetal (Young y Peacock 1992).

C. timotensis pertenece a una forma de vida única de la alta montaña tropical a nivel mundial, las rosetas caulescentes gigantes, siendo un ejemplo emblemático de convergencia evolutiva (Hedberg y Hedberg 1979). En estos ecosistemas, caracterizados por una vegetación de alta diversidad y altos valores de endemismo, esta forma de vida parece tener un gran éxito, especialmente en las difíciles condiciones del páramo altiandino, en donde son las plantas que tienen una mayor biomasa y cobertura. En trabajos anteriores ya se había propuesto que estas rosetas gigantes modifican marcadamente las condiciones microambientales en su vecindad inmediata (ej. Pérez 1995). Sin embargo, en este estudio se demuestra por primera vez que las rosetas gigantes aumentan también marcadamente la cobertura local y diversidad de otras plantas y que existen muchas especies asociadas positivamente a la presencia de estos ingenieros ecosistémicos. Por tanto, se puede decir que estas plantas juegan un papel clave en la estructuración de las comunidades del páramo altiandino, actuando como especies facilitadoras. Esto sugiere que la conservación de las rosetas gigantes de los Andes tropicales no solo es importante por ser especies endémicas, con estrategias adaptativas únicas en los ambientes alpinos a nivel mundial, sino por el fuerte efecto que tienen sobre la estructura y diversidad de las comunidades vegetales del páramo altiandino.

En estudios futuros sería clave analizar a mayor profundidad cuales mecanismos median estos efectos positivos de las rosetas gigantes, por lo que la realización de este trabajo sería el punto de partida de futuras investigaciones donde se puedan incluir algunos factores que puedan aportar más herramientas en la comprensión de la compleja dinámica de las interacciones entre la roseta y las demás especies de la comunidad. En particular, en relación a las señales que nos dan los resultados obtenidos en cuanto la mayor riqueza y diversidad en la orientación Norte posiblemente relacionado al rol que cumplen las rosetas como estabilizadoras del sustrato, sería interesante comparar el movimiento del suelo por solifluxión Dentro y Fuera de la influencia de la roseta. También sería importante analizar el efecto de las rosetas sobre otras variables microambientales como la radiación incidente y la velocidad del viento, textura del suelo, nutrientes disponibles, velocidad de descomposición de la materia orgánica, entre otros.

Así mismo, sería interesante realizar estudios comparativos entre los diferentes efectos sobre tales variables microambientales y de estructura de comunidad por efecto de la presencia de otras especies con la misma forma de vida presentes en estos ambientes (ej. *Coespeletia spicata*, *Coespeletia moritziana*), así como incorporar un análisis del cambio en el efecto de las rosetas gigantes en diferentes clases de edades/tamaños. De la misma manera, es importante fortalecer estos estudios, con análisis ecofisiológicos sobre las plantas que muestran claras asociaciones espaciales, tanto positivas como neutra y negativas, con las rosetas (como los realizados con *H. laricifolium* por Ramírez et al., 2015).

En los ecosistemas de la alta montaña tropical hay una gran diversidad de formas de vida que pueden actuar como ingenieros ecosistémicos, posiblemente favoreciendo a través de distintos mecanismos a las otras especies que coexisten en la comunidad (Ramírez et al. 2015). Esto plantea como un tema clave para futuros estudios el analizar cómo los efectos de plantas nodrizas de diferentes formas de vida se complementan en una misma comunidad. Finalmente, sería muy interesante evaluar la hipótesis del gradiente de estrés (Bertness y Callaway 1994), tomando como forma de vida focal a las rosetas gigantes, debido a la evidencia de los efectos generados por estas formas de vida son aparentemente más marcados que los de otras formas de crecimiento en la alta montaña tropical.

CONCLUSIONES

1. La roseta gigante *Coespeletia timotensis* genera cambios significativos en variables microambientales claves para el establecimiento y desarrollo de las plantas, disminuyendo la amplitud térmica a nivel de la superficie del suelo (con cambios más marcados en las temperaturas máximas) y generando un aumento significativo de la materia orgánica. Sin embargo, no observamos efectos consistentes entre sitios de las rosetas sobre la humedad relativa del suelo.
2. Este efecto positivo de *C. timotensis* sobre las condiciones microambientales, está asociado a cambios significativos en la estructura de la comunidad, aumentando la riqueza, diversidad y cobertura local de la vegetación en su vecindad inmediata y modificando los patrones de abundancia de otras especies en la comunidad.
3. Existe un fuerte predominio de asociaciones espaciales positivas y neutras entre las plantas vasculares de la comunidad estudiada y los individuos de *C. timotensis*, mientras que no se observaron

especies con patrones claros de asociación negativa con esta roseta gigante. Entre las especies con asociaciones espaciales positivas las más frecuentes fueron hierbas erectas y gramíneas, seguidas de arbustos y cojines.

4. El efecto generado por la presencia de las rosetas gigantes parece estar asociado a factores que varían con la exposición u orientación en la que se encuentren las demás especies, en relación los individuos de *C. timotensis*. Específicamente se observó un aumento de la riqueza y la diversidad local de las especies en las orientaciones Norte y Este cercanas a las rosetas.

5. En virtud de todo lo anterior, podemos concluir que *C. timotensis* actúa como un ingeniero ecosistémico en el páramo altiandino en Venezuela, siendo una especie clave en la estructuración de las comunidades de la alta montaña tropical.

LITERATURA CITADA

- Armas, C., Ordiales, R., y F. Pugnaire. 2004. **Measuring plant interactions: a new comparative index.** *Ecology* . 85(10):2682-2686.
- 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
- Arzac, A., Chacón, E., Llambi, L.D., Dulhste, R. 2011. **Distribución de formas de vida de plantas en el límite superior del ecotono bosque páramo en los andes tropicales.** *Ecotrópicos*
- Anthelme, F. y Dangles, O. 2012. **Plant–plant interactions in tropical alpine environments.** *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics.* 14: 363-372.
- Anthelme, F., Buendia, B., Mazoyer, C. y Dangles, O. 2011. **Unexpected mechanisms sustain the stress gradient hypothesis in a tropical alpine environment.** *Journal of Vegetation Science.* 23:62-72.
- Aristiguieta, L. 1965. **Compositae. Flora de Venezuela.** (1):1-483. Caracas: Instituto Botánico.
- Ataroff, M. y Sarmiento, L. 2004. **Las unidades ecológicas de los Andes de Venezuela.** En: La Marca, E., Soriano, P. (eds). *Reptiles de Los Andes de Venezuela.* Fundación Polar, Codepre-ULA, Fundacite-Mérida. Biogeos: 9-26.
- Azócar, A. y M. Monasterio. 1980. **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
- Azócar, A. y Rada, F. 2006. **Ecofisiología de Plantas de Páramo.** Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- Barbour, M., Burk, J., Pitts, W., Gilliam, F., y Schwartz, M. 1998. **Terrestrial plant ecology.** 3rd Ed. Benjamin/Cummings. 635 pp.
- Begon, M., Townsend, C.R. y Harper. J. 2006 4th Ed. Blackwell Publishing. 714 pp.
- Bertness, M. y Callaway, R. M. 1994. **Positive interactions in communities.** *Trends in Ecology and Evolution.* 9 (5): 190-193.
- Bueno, A., Llambí, L.D. 2015. **Facilitation and edge effects influence vegetation regeneration in old-fields at the tropical Andean forest line.** *Applied Vegetation Science.* 18: 613–623
- Brooker, R. 2006. **Plant–plant interactions and environmental change.** *New Phytologist,* 171: 271–289
- Bronstein, J. 2009. **The evolution of facilitation and mutualism.** *Journal of Ecology.* 97, 1160–1170.
- Bruno, J., Stachowicz, J. y Bertness, M. 2003. **Inclusion of facilitation into ecological .** 2. 3-11.
- Cáceres, Y. 2015. **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.

Cavieres, L.A., Brooker, R., Butterfield, B., Cook, B., Kikvidze, Z., Lortie, C., Michalet, R., Pugnaire, F., Schöb, C., Xiao, S., Anthelme, F., Björk, R., Dickinson, K., Cranston, B., Gavilán, R., Gutiérrez-Girón, A., Kanka, R., Maalouf, J.P., Mark, F., Noroozi, J., Parajuli, R., Phoenix, G., Reid, A., Ridenour, W., Rixen, C., Wipf, S., Zhao, L., Escudero, A., Zaitchik, B., Lingua, E., Aschehoug, E., Callaway, R. 2014. **Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity.** *Ecology Letters*. 17 : 193–202.

Cavieres, L.A., Badano, E.I. 2009. **Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level?** *Journal of Ecology*. 97:1181–119.

Cavieres, L.A., Quiroz, C.L., Molina, M.A. 2008. **Facilitation of the non-native *Taraxacum officinale* by native nurse cushion species in the high Andes of central Chile: are there differences between nurses.** *Functional Ecology* . 22 :148–15.

Cavieres, L.A., Quiroz, C.L., Molina, M.A. 2005. **Nurse effect of the native cushion plant *Azorella montha* on the invasive non-native *Taraxacum officinale* in the high-Andes of central Chile.** *Perspective in Plant Ecology, Evolution and Systematics*.7:217-226.

Callaway, R.M. 2007. **Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities.** Springer. 5.2-10.

Callaway, R. Kikvidze, Z., Pugnaire, F., Brooker, R., Choler, P., Lortie, C. y Michalet, R. (2005). **Linking patterns and processes in alpine plant communities: a global study.** *Ecology*.86 (6): 1395-1400.

Colwell R. & J.A. Coddington. 1994. **Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation.** *Phyl. Trans. R. Soc. Lond.* 345: 101-118.

Clements, F. E. 1916. **Plant succession.** Carnegie Institute Washington Publication #242.

Cuatrecasas, J. 1954. **Distribution of the Genus *Espeletia*.** VIII Congress International de Botanique, 6: 131-132.

Fariñas, M., Monasterio, M. 1988. **La vegetación del páramo Mucubaji y su interpretación ecológica.** En: M Monasterio (ed) *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos* pp. 263-308 Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida-Venezuela.

Gascoigne, J.C., Beadman, H.A., Saurel, C., y Kaiser, M. 2005. **Density dependence, spatial scale and patterning in sessile biota.** *Oecología*. 145 (3): 371-381.

Gleason, H. A. 1926. **The individualistic concept of plant association.** *Bull. Torrey Bot. Club* 53: 7-26.

Hull, J.C. 2008. **Plant Ecology.** Elsevier. Pag 2818-2824.

Hupp, N., Llambí, L.D., Callaway, R. y Ramírez, L. **Species-specific effects of cushion plants on microhabitat and community structure in the alpine tropical Andes.** En prensa

Jacobsen, D., Dangles, O., 2012. **Environmental harshness and global richness patterns in glacier-fed streams.** Glob. Ecol. Biogeogr. Early View 21: 647–656.

Jones, C., Lawton, J. y Shachak, M. 1997. **Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers.** Ecology, 78:1946–1957.

Körner, C., 2003. **Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems**, 2nd ed. Springer-Verlag.

Leuschner, C., 2000. **Are high elevations in tropical mountains arid environments for plants?** Ecology 81, 1425–1436.

Llambi, L., Law, R. y Hogde, A. 2004. **Temporal changes in local spatial structure of late-successional species: establishment of an Andean caulescent rosette plant.** Journal of Ecology. 92:122–131.

Lortie, C., Brooker, R., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. y Callaway, R. 2004. **Rethinking plant community theory.** OIKOS. 107 (2): 433-438.

Luteyn, J.L. 1999. **Páramos. A Checklist of Plant Diversity Geographical Distribution and Botanical Literature.** Garden Press, New York Bot.

Malagón, D. 1984. **Los suelos de las regiones paramunas de Colombia y Venezuela.** Resumen ampliado.

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. Magister Scientiae. 4-11.

Michalet, R., Brooker, R., Cavieres, L., Kikvidze, Z., Lortie, C., Pugnaire, F., Valiente-Banuet, A., Callaway, R. 2006. **Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities?** Ecology Letters. 9: 767–773.

Monasterio, M. 1979a. **Las formaciones vegetales de los Páramos de Venezuela.** En M. Monasterio (Ed.): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes Mérida, Venezuela.

Monasterio, M. 1979b. **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.

Monasterio, M. 1980. **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.

Morillo, G. y Briceño, B. 2002. **Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledóneas (Magnoliopsida).** Acta Botánica Venezuéllica. 25. 5-46

- Morillo, G. y Briceño, B. 2002. Catálogo **abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte II. Dicotiledóneas (Magnoliopsida)**. Acta Botánica Venezolánica. 25. 1-46
- Nagy, L. y Grabherr, G., 2009. **The Biology of Alpine Habitats**. Oxford Univ. Press. (4). 10-23.
- Pérez, F.L. 2001. **Geocological alteration of surface soils by the Hawaiian silversword (*Argyroxiphium sandwicense* DC.) in Haleakala's crater, Maui**. Plant Ecology 157:213–231.
- Pérez, F.L. 1996. **The effects of giant Andean rosettes on surface soils along a high paramo toposequence**. GeoJournal 40.3: 283-298.
- Pérez, F.L. 1995. **Plant-induced spatial patterns of surface soil properties near caulescent Andean rosettes**. Geoderma 68: 101-121.
- Pérez, F.L. 1992. **The influence of organic matter addition by caulescent Andean rosettes on superficial soil properties**. Geoderma 54:151–171.
- 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.
- Pérez, F.L. 1989. **Some effects of giant Andean stem-rosettes on ground microclimate, and their ecological significance**. International Journal of Biometeorology. 33: 131-135.
- Pérez, F.L. 1987. **Needle-ice activity and the distribution of stem-rosette species in a venezuelan paramo**. Arctic and Alpine Research, Vol. 19, 2. 135-153
- Ramírez, L. Rada, F. y Llambí, L.D. 2015. **Linking patterns and processes through ecosystem engineering: effects of shrubs on microhabitat and water status of associated plants in the high tropical Andes**. Plant Ecology. 216(2):213-225.
- Ramsay, P.M. y Oxley, E.R.B. 1997. The growth form composition of plant communities in the ecuadorian páramos. Plant Ecology 131: 173–192.
- Sarmiento, G. 1989. **Los principales gradientes ecoclimáticos en los Andes tropicales. En: Ecología de tierras altas**. 47-64. Anales del IV Congreso Latinoamericano de Botánica. Medellín, Colombia.
- Smith. A. P. 1996. **The Paradox of Plant Height in an Andean Giant Rosette Species**. Journal of Ecology, 68:63-73.
- Smith, A.P. y Young, T.P. 1987. **Tropical alpine plant ecology**. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18:137–158.
- Smith. A. P. 1981. **Growth and population dynamics of Espeletia (Compositae) in the Venezuelan Andes**. Smithsonian. Contr. Bot. 48: 1-45
- Stachowicz, J. 2001. **Mutualism, facilitation and the structure of ecological communities**. Bioscience, 51:235–246.
- Tilman, D. 1994. **Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats**. Ecology. Vol. 75, No. 1.216.
- Tirado R. y Pugnaire, F. 2005. **Community structure and positive interactions in constraining environments**. OIKOS. 111: 437-444.

Young, T.P y Peacock, M.M. 1992.**Giant Senecios and Alpine Vegetation of Mount Kenya**. The journal of Ecology. 80.1.141-148.