

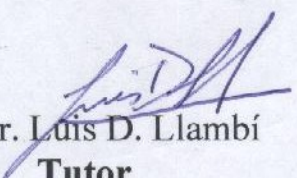
VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de Los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el **Trabajo de Grado de Maestría** presentado por **Yolanda Karina Cáceres Castellanos**, realizada bajo la tutoría del Dr. **Luis D. Llambí** y presentada como requisito para optar al grado de **Magister Scientiae en Ecología Tropical** que se titula:

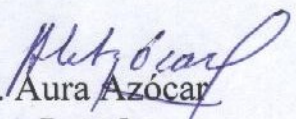
“Relaciones espaciales y mecanismos de interacción entre un arbusto dominante (*Hypericum laricifolium*) y otras especies de plantas en el páramo altiandino”

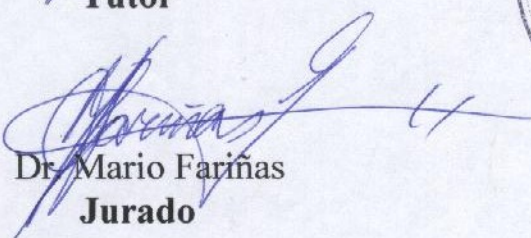
Hacen constar lo siguiente:

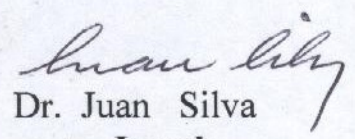
PRIMERO: que hoy 20 de junio de 2011 a las 3:00 p.m., nos constituimos como jurado en el salón A-08 de la Facultad de Ciencias, siendo el Presidente del Jurado el Dr. Luis D. Llambí. **SEGUNDO:** a continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 3:15 p.m. de este mismo día, se dio curso al Acto Público de sustentación del Trabajo de Grado de Maestría presentada a requerimiento del jurado en el A-08 de la Facultad de Ciencias. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el Trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el Trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación y discusión, el jurado procedió a su deliberación final y decidió aprobar el Trabajo de Grado de Maestría con mención Honorífica.


Dr. Luis D. Llambí
Tutor




Dra. Aura Azócar
Jurado


Dr. Mario Fariñas
Jurado


Dr. Juan Silva
Jurado



Universidad de Los Andes
Facultad de Ciencias
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE)
Posgrado de Ecología Tropical

Relaciones espaciales y mecanismos de interacción entre un arbusto dominante (*Hypericum laricifolium*) y otras especies de plantas en el páramo Altiandino.

Tesista: Yolanda Cáceres.
Tutor: Luis D. Llambí
Co-tutor: Fermín Rada

Trabajo Especial de Maestría en Ecología Tropical.

Mayo 2011

**Esta Tesis de Maestría fue financiada por:
Fundación Gran Mariscal de Ayacucho**



Y el por el:

**Consejo de Desarrollo Científico Humanístico,
Tecnológico y de las Artes (CDCHTA)**



Código de proyecto: N° C-1684-09-01-EM.

Dedicatoria:

... A Yolanda, Gilberto, Yese, Lili,
Yoli, Yeni, Duancito, Duan.

Mi familia, mi todo.

Agradecimientos:

A **Lohengrin Cavieres**, mi amistad y admiración. Gracias por iniciarme "en grande" en el mundo de las interacciones planta-planta. ¡Nostalgia y recuerdos de Coyhaique-2009!

A mis tutores:

A **Luis D. Llambí**, por tu constante entusiasmo y valiosas observaciones siempre ayudando a encaminar mis ideas. Entre "El antojo", el campo y la Uni ...aprendí un mundo. Ha sido un placer conocerte y trabajar contigo tutorcito.

A **Fermin Rada**, por brindarme tu conocimiento y amistad; tienes la habilidad de hacer que hasta lo más difícil parezca lo más sencillo. Gracias por apoyarme durante el largo camino que ha sido mi carrera.

A mis amigos:

A **Jorge, Mariale, Aura, Kala, Eloy, Yeli, Sami, Hannah, Anita, Wei, Roman, Will** alias "Todofino", **Maya, Diana, Beto, Gabo, Rose, Roci**. En cada uno de ustedes siempre encontré las mejores palabras de aliento, las risas más duraderas, los abrazos más fuertes y las rumbas más divertidas. ¡Que lindos momentos!

A **Miguelindo** por alegrar mis días. Tan lejos y a la vez tan cerca.

A toda la familia del ICAE:

A **Los Profes, Nancita, Ida, Julia, Zulay y Francis** gracias por estar siempre cuando más les necesité.

A los técnicos de campo **Williams y Jhony** sin ustedes los datos seguirían con las maticas, gracias por aguantar conmigo el frío y el sol de Piedras Blancas.

Índice general

Capítulo 1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Marco Teórico General.....	2
1.1.1 Ecología de comunidades e interacciones bióticas: viejos paradigmas y nuevas tendencias.....	2
1.1.2 Modelos ecológicos y Fuerzas de interacción.....	5
1.1.3 SGH: Conceptualización del Estrés y las interacciones planta-planta.....	7
1.2 Alta montaña tropical como ambiente extremo.....	9
1.2.1 Páramo Altiandino.....	10
1.2.2 Antecedentes de investigación sobre interacciones planta-planta en entornos de alta montaña.....	12
1.2.3 Hipótesis y Objetivos.....	14
1.3 Área de estudio.....	15
1.3.1 <i>Hypericum laricifolium</i> JUESS (<i>Clusiaceae</i>).....	19
1.4 Estructura de la Tesis.....	20
Capítulo 2. RELACIONES ESPACIALES INTRA E INTERESPECÍFICAS DEL ARBUSTO <i>Hypericum lacifolium</i>: ANÁLISIS ESTRUCTURAL A MESO Y MICRO ESCALA.....	22
2.1 Introducción.....	22
2.2 Métodos.....	25
2.2.1 Recolección de datos.....	25
2.2.2 Cuantificación de la estructura espacial local (meso escala).....	26
2.2.3 Cuantificación de la estructura espacial local (micro escala).....	28
2.2.4 Índices integrados.....	29
2.2.5 Análisis estadísticos.....	30
2.3 Resultados.....	30
2.3.1 Densidad y estructura poblacional de <i>H. laricifolium</i>	30
2.3.2 Estructura espacial de <i>H. laricifolium</i> (Meso escala).....	31
2.3.3 Interacción con factores topográficos.....	32
2.3.4 Estructura espacial de conoespecíficos de otras especies en el estrato emergente: (Meso escala).....	34
2.3.5 Relaciones espaciales entre <i>H. laricifolium</i> y otras especies codominantes del estrato emergente	36
2.3.6 Estructura espacial (Micro Escala).....	38
2.3.7 Análisis Multivariado.....	43
2.4 Discusión.....	47

2.4.1 Análisis a Meso-escala.....	47
2.4.2 Análisis a Micro-escala.....	52
Capítulo 3. CONDICIONES MICROAMBIENTALES ASOCIADAS A LOS ARBUSTOS DE <i>Hypericum laricifolium</i> Y SUS CONSECUENCIAS EN EL DESEMPEÑO ECOFISIOLÓGICO DE OTRAS ESPECIES HERBÁCEAS.....	58
3.1 Introducción.....	58
3.2 Métodos.....	61
3.2.1 Recolección de datos.....	61
3.2.2 Caracterización microambiental.....	61
3.2.3 Indicadores de desempeño de potenciales beneficiarios.....	62
3.3 Resultados.....	65
3.3.1 Microambiente.....	65
3.3.2 Potencial hídrico foliar.....	71
3.3.3 Área foliar y área foliar específica.....	74
3.3.4 Propiedades espectrales.....	75
3.3.5 Indicios de fotoprotección.....	77
3.3.6. Fotoinhibición.....	78
3.4 Discusión.....	78
3.4.1 Microclima.....	79
3.4.2. Parámetros de Desempeño.....	81
Capítulo 4. CONSIDERACIONES FINALES Y PERSPECTIVAS DE INVESTIGACIÓN.....	87
4.1 Estructura de las comunidades en el páramo Altiandino: Meso y microescala.....	87
4.2 Mecanismos de interacción.....	90
4.3. Cambio climático e interacciones planta-planta.....	92
REFERENCIAS.....	95
ANEXOS.....	108

Indice de Tablas

Capítulo 1. INTRODUCCIÓN

Capítulo 2. RELACIONES ESPACIALES INTRA E INTERESPECÍFICAS DEL ARBUSTO *Hypericum lacifolium*: ANÁLISIS ESTRUCTURAL A MESO Y MICRO ESCALA

Tabla 2.1 Coordenadas, pendiente, altura y exposición de las parcelas en el área de estudio..... 26

Tabla 2.2 Densidad promedio (m^{-2}) de adultos ($>30cm$) y juveniles ($<30cm$) y densidad total de *H. laricifolium* para cada parcela y en conjunto..... 31

Tabla 2.3 Estructura espacial local de las especies codominantes con respecto a *H. laricifolium* en cada una de las parcelas de muestreo..... 36

Tabla 3.1 Resumen de la caracterización microclimática realizada para micrositios ubicados dentro de la copa de *H. laricifolium* (D) y aquellos correspondientes a aéreas abiertas equivalentes (F)... 69

Capítulo 3. CONDICIONES MICROAMBIENTALES ASOCIADAS A LOS ARBUSTOS DE *Hypericum laricifolium* Y SUS CONSECUENCIAS EN EL DESEMPEÑO ECOFISIOLÓGICO DE OTRAS ESPECIES HERBÁCEAS

Tabla 3.2 Análisis físico-químico del suelo efectuado a partir de muestras compuestas colectadas en las diferentes parcelas dentro (D) y fuera (F) de la copa de *H. laricifolium* 71

Capítulo 4. CONSIDERACIONES FINALES Y PERSPECTIVAS DE INVESTIGACIÓN REFERENCIAS

ANEXOS

Índice de Figuras

Capítulo 1. INTRODUCCIÓN

- Figura 1.1** Aspecto general de la vegetación de Piedras Blancas, Sierra Nevada de la Culata, Mérida (a). Mapa correspondiente a dicho sector, señalándose la ubicación específica de las parcelas de muestreo (b)..... 18
- Figura 1.2** Climadiagrama de la estación climática "Pico El Águila" (adaptado de Monasterio y Reyes 1980). Promedio anual de temperatura (°C) y precipitación (mm)..... 19

Capítulo 2. RELACIONES ESPACIALES INTRA E INTERESPECÍFICAS DEL ARBUSTO *Hypericum lacifolium*: ANÁLISIS ESTRUCTURAL A MESO Y MICRO ESCALA

- Figura 2.1** Esquema del diseño experimental empleado para la determinación de los patrones de distribución espacial a meso (a) y micro escala (b) en la especie arbustiva *H. laricifolium* (potencial facilitador)..... 29
- Figura 2.2** Mapas espaciales de densidad representativos para individuos de *H. laricifolium* adultos (a), juveniles (b), poblacional (c) y de rocas como elemento microtopográfico (d)..... 32
- Figura 2.3** Funciones de covarianza promedio (línea continua) para *H. laricifolium*. Autocovarianza de adultos y juveniles (a y b respectivamente) y covarianza cruzada entre ambos estadios (c)..... 33
- Figura 2.4** Funciones de covarianza cruzada (línea continua) representativas del tipo de interacción encontrado entre individuos adultos de *H. laricifolium* vs. Rocas 34
- Figura 2.5** Funciones de autocovarianza (línea continua) representativas para el resto de las especies codominantes con *H. laricifolium* en el estrato emergente de la vegetación..... 35
- Figura 2.6** Funciones de covarianza cruzada (línea continua) representativas del tipo de interacción encontrado entre individuos de *H. laricifolium* vs. otras especies co-dominantes del estrato emergente 37
- Figura 2.7** Porcentaje de cobertura de las diferentes especies encontradas dentro (D) y fuera (F) de la copa de *H. laricifolium*..... 40
- Figura 2.8** Porcentaje de cobertura de las diferentes especies encontradas dentro (D) y fuera (F) de la copa de *H. laricifolium*..... 41
- Figura 2.9** Porcentaje de Cobertura (a) y Riqueza (b) calculadas para cada una de las parcelas de estudio..... 42
- Figura 2.10** Equitabilidad (a) e Índice de diversidad de Shannon (b) calculados para cada una de las parcelas de estudio..... 43
- Figura 2.11** Análisis de correspondencia linealizado (DCA) en función de la abundancia relativa de especies vegetales determinadas a partir de los muestreos dentro y fuera de la copa de *H. laricifolium*..... 45
- Figura 2. 12** Análisis de correspondencia linealizado (DCA) en función del total de especies vegetales identificadas a partir de los muestreos dentro y fuera de la copa de *H. laricifolium*. Las especies que no muestran preferencia

entre micrositios son representadas por círculos amarillos discontinuos....	46
Capítulo 3. CONDICIONES MICROAMBIENTALES ASOCIADAS A LOS ARBUSTOS DE <i>Hypericum laricifolium</i> Y SUS CONSECUENCIAS EN EL DESEMPEÑO ECOFISIOLÓGICO DE OTRAS ESPECIES HERBÁCEAS	
Figura 3.1 Ciclo diario representativo del comportamiento entre micrositios mostrado por las diferentes variables en la época seca: (a) temperatura del aire a nivel de suelo, (b) radiación total, (c) humedad relativa de aire y (d) contenido de agua en suelo (-5 cm).....	67
Figura 3.2 Ciclo diario representativo del comportamiento entre micrositios mostrado por las diferentes variables en la época húmeda: (a) temperatura del aire a nivel de suelo, (b) radiación total, (c) humedad relativa de aire y (d) contenido de agua en suelo (-5 cm).....	68
Figura 3.2 Valores promedio de potencial hídrico foliar (Ψ_L) registrados entre las 10 a.m. y 12 p.m. para las diferentes especies consideradas dentro (D) y fuera (F) de la copa de <i>H. laricifolium</i> . Datos correspondientes a la época seca (a); datos correspondientes a la época húmeda durante un día despejado (b) y durante un día nublado (b').....	73
Figura 3.3 Valores de Área foliar (a) y área foliar específica (b) determinados para 5 especies creciendo dentro y fuera de la copa de <i>H. laricifolium</i>	74
Figura 3.4 Propiedades espectrales determinadas para muestras foliares de individuos creciendo asociados a la copa de <i>H. laricifolium</i> (D) y en áreas adyacentes fuera del mismo (F).....	76
Figura 3.5 Proporción de hojas que mostraron acumulación de pigmentos asociados a la fotoprotección en muestras colectadas dentro de la copa de <i>H. laricifolium</i> (D) y en áreas abiertas adyacentes (F).....	77
Figura 3.6 Valores del parámetro F_v/F_m determinado para muestras foliares de individuos ubicados dentro de la copa de <i>H. laricifolium</i> (D) y en áreas abiertas adyacentes (F).	78
Capítulo 4. CONSIDERACIONES FINALES Y PERSPECTIVAS DE INVESTIGACIÓN	
REFERENCIAS	
ANEXOS	

Abstract

Since 1950's plant communities have been widely regarded as largely individualistic, with the distribution of species being determined by their responses to the abiotic environment and modified by competition. Although positive relations between species seem to have been underestimated in community ecology, co-occurrence of both positive and negative processes and its net balance has generated substantial recent research focused on plant-plant interactions, exploring in detail the way in which they control the structure and function of communities and the mechanisms by which they take place.

To link spatial patterns and ecological processes determining final outcome of plant interactions, first we analyzed the distribution of a dominant sclerophyllous shrub at two different scales (meso and microscale) in a tropical high mountain environment. Then we estimated local physical changes produced by the shrub and their consequences for understory species performance. Performance was measured as ecophysiological responses of plants naturally occurring in two contrasting habitats: under the canopy of the dominant shrub (*H. laricifolium*), and open interspaces. We found important scale and environmental heterogeneity related implications when trying to determine the occurrence of positive interactions. Shrubs and most of their understory vegetation were significantly aggregated (with few exceptions ranging from neutral to negative associations). Furthermore, plant cover, plant richness, equitability and local diversity were higher in shrub-associated microsites than in open interspaces. The mechanisms responsible for this facilitative effect seem to be related with changes in soil properties and microclimatic amelioration attributed to shrub's architecture. Nonetheless, our performance measurements suggest that the net outcome of interactions is highly contingent of functional identity the species involved and the main restrictions of the ecological system.

Facilitation, by inducing variations in the performance may play a major role in the demography and dynamics of plant of populations in tropical alpine habitats like Desert Páramo.

Resumen

Desde hace aproximadamente 50 años, la teoría ecológica asociada a comunidades vegetales ha tenido un enfoque profundamente individualista; con la distribución de especies siendo determinada por sus respuestas al entorno abiótico y modificadas por la competencia. Aunque las relaciones positivas entre especies han quedado en segundo plano dentro de la ecología de comunidades; la co-ocurrencia de procesos positivos y negativos y su balance neto han generado investigación sustancial reciente enfocada en las interacciones planta-planta, explorando en detalle la manera que éstas controlan la estructura y función de las comunidades y los mecanismos a través de los cuales tienen lugar.

En función de relacionar patrones y mecanismos que determina el balance neto de las interacciones, hemos analizado primeramente la estructura espacial de un arbusto esclerófilo dominante a dos escalas diferentes (meso y micro escala) en un ambiente de alta montaña tropical. Luego, se estimaron los cambios físicos locales producidos por los mismos y sus consecuencias para el desempeño de las especies asociadas. El desempeño fue medido como las respuestas fisiológicas de plantas presentes naturalmente en dos microhábitats contrastantes: Bajo la copa de *H. laricifolium* e interespacios abiertos.

Encontramos importantes implicaciones relacionadas con la escala y la heterogeneidad ambiental cuando se trata de determinar la ocurrencia de interacciones positivas. Los arbustos y la mayoría de las especies consideradas mostraron una significativa asociación positiva (con algunas excepciones que variaron entre asociaciones neutras y negativas). Además, la cobertura vegetal, riqueza, equitabilidad y diversidad local fueron mayores bajo la copa de los arbustos que en interespacios abiertos. Los mecanismos responsables de tal efecto facilitante parecen estar relacionados con cambios en las propiedades del suelo y las condiciones microclimáticas atribuidas a la arquitectura de los arbustos.

Sin embargo, nuestras mediciones de desempeño sugieren que el balance neto de las interacciones es altamente dependiente de la identidad funcional de las especies involucradas y de las principales restricciones abióticas del sistema ecológico.

La facilitación que induce variaciones en el desempeño de los individuos, puede jugar un rol preponderante en la demografía y las dinámicas de las poblaciones vegetales presentes en ambientes de alta montaña tropical como el Páramo Desértico.

Capítulo 1. INTRODUCCIÓN

En este capítulo realizamos una síntesis de algunos aspectos del desarrollo conceptual de la teoría ecológica de comunidades, haciendo énfasis en la teoría de competencia y sus limitaciones; a su vez, se discute el resurgimiento del interés por las interacciones positivas no-tróficas de facilitación que ocurren entre organismos fisiológicamente independientes y que son mediadas por el entorno abiótico o a través de otros organismos. Se discuten las implicaciones que tiene la inclusión de estas interacciones en la teoría ecológica clásica con ejemplos que nos dan una idea del tipo de problemas conceptuales que surgen en el proceso. Seguidamente, se hace alusión al modelo que conceptualiza la relación entre el estrés y las interacciones planta-planta: La Hipótesis del Gradiente de Estrés (o SGH por sus siglas en inglés), que representa una de las bases teóricas fundamentales en la que enmarca ésta tesis. Se presenta luego una visión resumida de las características ecológicas de los ambientes de alta montaña tropical, resaltando lo necesario que resulta el estudio del rol de las interacciones planta-planta (en particular de la facilitación) como fuerzas estructurantes de las comunidades, en función de entender aspectos ecológicos como el mantenimiento de la biodiversidad, funcionamiento ecosistémico e impactos del cambio global sobre estos ambientes. Finalmente, se describen los antecedentes de investigación dirigidos a problemas relacionados a la estructura espacial local, dinámica de comunidades e interacciones bióticas en el páramo y se presentan los objetivos y la estructura de la tesis.

1.1 Marco Teórico General:

1.1.1 Ecología de comunidades e interacciones bióticas: viejos paradigmas y nuevas tendencias.

El cambio en los paradigmas centrales de la ecología está ligado a la convivencia de interpretaciones teóricas contrapuestas que generan continuos debates (Graham y Dayton 2002). Sin embargo, la existencia de controversias prolongadas no necesariamente implica una inmadurez disciplinar. Un caso interesante de lo anterior lo constituye el desarrollo de un debate de primera magnitud en ecología como el referido a la importancia de la competencia como factor determinante en la estructuración de comunidades naturales (Núñez y Núñez 2006).

Desde mediados del siglo pasado, cuando la ecología se consolidaba como ciencia experimental, imperaban ideas de un mundo natural direccionado por el conflicto y la necesidad, asociadas a un contexto cultural y filosófico particular, influenciado por las ideas sobre la evolución y la lucha por la existencia de Darwin (Barbour 1996). Sobre tales ideas se fueron consolidando los consensos fundamentales de la incipiente ciencia, lo que terminó por sesgar definitivamente la dirección e interpretación de las investigaciones posteriores (Bruno *et al.* 2003). Entre dichos “acuerdos” se encontraba el reconocimiento de la competencia como fuerza principal en la estructuración de las comunidades naturales; afirmación que a su vez sentó las bases para un complejo entramado teórico del que se desprenden teorías tan relevantes como el principio de exclusión competitiva (Lotka 1932, Gause 1934). Éste establece que dos especies no pueden ocupar el mismo nicho ecológico. Sin embargo, bajo este punto de vista los ecólogos interpretaron la competencia como un proceso que limitaba la coexistencia y la diversidad específica, razón por la que surgieron nuevas teorías, que aunque firmemente relacionadas con el principio de exclusión competitiva, constituyeron valiosos intentos para definir y explicar las condiciones en las que se promueve la coexistencia y se mantiene la diversidad, teniendo a la complejidad de hábitats y la inestabilidad de los sistemas como principales agentes. Por ejemplo: la teoría de la repartición espacio–temporal del nicho (Hutchinson 1957, Parrish y Bazzaz 1976, Cody 1986), la Regla 1,3 (Hutchinson 1959), la teoría de

jerarquías competitivas y la teoría de estrategias adaptativas en ambientes heterogéneos en su disponibilidad de recursos limitantes (Tilman 1988), las ideas sobre el papel de los disturbios en la generación de micro-hábitats libres de competencia (McNaughton 1985) entre otras.

La influencia de éstos y de muchos otros trabajos alineados fue enorme, ya que durante el siglo pasado contribuyeron a modelar los fundamentos empíricos y teóricos de la ecología (Boucher 1985). Así, muchos de los estudios mecanísticos en ecología de comunidades enfatizaron la importancia de la competencia, depredación, perturbaciones físicas y estrés fisiológico como estructurantes de la comunidad. El resultado es que la teoría actual da un énfasis posiblemente desproporcionado a los procesos negativos y los factores abióticos como reguladores de la coexistencia entre especies y la dinámica de poblaciones y comunidades, ignorando la naturaleza multifacética de la dinámica de interacciones entre especies.

Más recientemente varios investigadores han resaltado la importancia de la inclusión de las interacciones positivas como la facilitación en las teorías y modelos de la ecología poblacional y de comunidades (Callaway 1995, 1997, Bruno *et al.* 2003, Brooker *et al.* 2008). Después de todo, este tipo de interacciones positivas son de carácter ubicuo: yacen en la raíz de fenómenos evolutivos tan diversos como el origen de las células eucariotas, la radiación adaptativa de las angiospermas, la evolución de los arrecifes coralinos, entre otros. (Begon *et al.* 2006). Ciertamente, una revisión profunda resulta necesaria en aras de alcanzar un entendimiento más preciso de las comunidades naturales en términos estructurales y funcionales, lo que a su vez conllevará a la formulación de estrategias más acertadas de conservación frente a las crecientes amenazas antrópicas actuales. Sin embargo, tal empresa no resulta sencilla pues básicamente implica cambiar muchas de las predicciones básicas y el desafío de paradigmas centrales en la ecología (Michalet *et al.* 2006).

A pesar de la primacía histórica de la competencia, la concepción de que las interacciones positivas son importantes como procesos a nivel de comunidades está muy lejos de ser nueva. Algunos de los primeros naturalistas incluyendo a Aristóteles, ya eran

conscientes de la existencia del mutualismo (Boucher 1985), mientras que algunos de los fundadores de la ecología como F. Clements (1874-1945) asignaban a la facilitación un papel clave en explicar la dinámica sucesional de las comunidades de plantas.

Una gran cantidad de evidencia experimental sobre interacciones interespecíficas positivas ha sido acumulada durante los últimos 15 años, pues el hecho de que diferentes especies de plantas puedan beneficiarse entre ellas al crecer juntas ha atraído la atención de un número creciente de ecólogos. Así ha surgido con ello un renovado interés por las interacciones positivas y en especial por la facilitación, de la que se ha comprobado para una amplia variedad de hábitats fuertes efectos en: el fitness individual, distribución de poblaciones y tasas de crecimiento, composición de especies y biodiversidad, en la dinámica de comunidades a escala de paisaje (Jones *et al.* 1997, Stachowicz 2001) e incluso, implicaciones a nivel histórico global sobre los patrones de la biodiversidad (Valiente-Manuet *et al.* 2006).

En el caso particular de las plantas, la propuesta de modelos tradicionales radica en que los recursos limitantes por los que siempre compiten, también son siempre los mismos (i.e. agua, nutrientes, luz, espacio o polinizadores) lo que dificulta la interpretación de los mecanismos que promueven la coexistencia a través de la segregación de nichos. Esto ha llevado a proponer que la coexistencia debe estar asociada a procesos como la segregación espacial inter-específica. Sin embargo, los efectos de la facilitación difieren mucho con respecto a los competitivos; un vecino puede también proveer beneficios de forma directa (i.e. sombra, temperatura y humedad más favorables, mayor disponibilidad de nutrientes y oxígeno en el suelo) o indirecta (i.e. eliminación de competidores, disuasión de predadores, microbiota edáfica asociada, incremento en las visitas de polinizadores) (Callaway 1995). Esta amplia lista de factores biofísicos potencialmente limitantes que los vecinos pueden modificar favorablemente sugiere que tal regulación de las condiciones bióticas y abióticas en la vecindad de las plantas, mediada por otras plantas, no es un rasgo idiosincrático de ciertas comunidades sino más bien un fenómeno generalizado (Bertness y Callaway 1994).

De ahí que hoy en día existe un notable contraste entre un conjunto de teorías que intentan explicar la coexistencia en el contexto de la competencia interespecífica por recursos limitados y comunes para todas las plantas; y lo que las interacciones positivas suponen: promoción de la coexistencia e incremento de la biodiversidad comunitaria (Callaway y Pugnaire 1999). En todo caso, se tiene claro que ambos efectos, positivos y negativos co-ocurren, afectan diferentes variables y cambian dependiendo de la escala espacio-temporal y el momento en el ciclo de vida de las plantas considerado. Así, el efecto neto de una planta sobre otra estará determinado por el balance de diferentes mecanismos en determinadas condiciones físicas y bióticas (Armas y Pugnaire 2005).

1.1.2 Modelos ecológicos y Fuerzas de interacción

Modelos fundamentales en ecología hacen predicciones acerca de cómo la fuerza de la competencia o los efectos negativos en general varían en gradientes ambientales de estrés o disponibilidad de recursos. Como se mencionó, es necesario modificar tales modelos para incorporar las interacciones positivas, pero la naturaleza compuesta de las interacciones entre especies dificultan la validación empírica de los mismos porque en la mayoría de los experimentos solo mide la fuerza de la interacción neta en lugar de ambos componentes de la interacción (i.e. positivos y negativos) (Bruno *et al.* 2003). Gracias precisamente a tales intentos de reconsideración, se han identificado problemas conceptuales claves, aquí algunos ejemplos:

- Cuando se incorpora la facilitación al concepto de nicho, se reconocen los procesos que pueden aumentar la amplitud del nicho fundamental y además mitigar los efectos de factores que lo restringen. Por lo tanto, bajo facilitación, el nicho realizado de una planta puede ser de hecho más amplio que el nicho fundamental (Higashi 1993).
- La teoría del continuo (cuya base empírica son los análisis de gradientes), asume que las especies están dispuestas independientemente en un continuo a lo largo de gradientes ambientales. Pero tales "continuos" son solo patrones correlativos y no identifican los procesos que los determinan, por lo

tanto no se descarta la existencia de relaciones de interdependencia entre especies en las comunidades. En caso de ser aceptado cierto grado de interdependencia tradicionalmente se asume que las interacciones deben ser similares a lo largo de todo el gradiente; cuando por el contrario se ha demostrado que prácticamente todos los tipos de interacciones varían en su naturaleza e intensidad con cambios en el entorno abiótico (Callaway 1997).

- La relación entre densidad poblacional y fitness individual no es necesariamente negativa, desde que uno de los resultados más importantes y evaluados de la facilitación correlaciona positivamente la supervivencia con la densidad poblacional (Wilson y Agnew 1992, Bertness y Leonard 1997, Bertnes *et al.* 1999). En otras palabras, la densidad tiene potenciales efectos negativos y positivos que varían a lo largo de gradientes bióticos y abióticos.

- Las interacciones positivas pueden cambiar el carácter fundamental de la relación diversidad – invasividad de negativa a positiva, cuando en ambientes particularmente estresantes donde la modificación de hábitats es una fuerza estructural importante, las especies residentes pueden facilitar en lugar de competir con los colonizadores o invasores (Richardson *et al.* 2000).

Aunque estas ideas han generado cambios sustanciales en nuestras perspectivas sobre las causas y los efectos de diversos fenómenos ecológicos concretos, se sigue teniendo una comprensión limitada de los factores que determinan la importancia y la intensidad relativa de los diferentes tipos de interacciones entre especies a diferentes escalas espaciales y temporales. En tal sentido, la idea es continuar tratando de generar reglas simples pero a su vez genéricas que ayuden a determinar dónde y cuándo las mismas constituyen procesos claves (Brooker 2006). Precisamente, la **Hipótesis del Gradiente de Estrés** (a partir de ahora **SGH**, por sus siglas en inglés) fue concebida apuntando a dicho objetivo.

1.1.3 SGH: Conceptualización del Estrés y las interacciones planta-planta

El término estrés pertenece a esa clase de términos conceptuales generales que aplican a un amplio rango de situaciones, por lo que su uso puede llegar a ser muy relativo y parecer impreciso (Weiher 2004). Consecuentemente, ha sido utilizado libremente por los ecólogos para describir las circunstancias abióticas relativas que afectan negativamente a las especies y las comunidades (Grime 1977). En todo caso, para evitar confusiones hay varios aspectos fundamentales sobre los cuales se debe prestar atención cuando se habla de estrés en un sentido ecológico:

- Lo que para una especie puede ser estresante para otras es ideal, dadas las diferencias adaptativas a entornos particulares. Una definición simple y universal que ayuda a este respecto, es la que ofrece Grime (1977) en términos de productividad: Estrés es el nivel de un factor ambiental que reduce la tasa de producción de biomasa por debajo de su nivel óptimo o potencial.

Por lo tanto, las limitaciones en la disponibilidad de recursos y las condiciones ambientales sub-óptimas son formas de estrés (es de esperar que prácticamente todos los individuos de todas las especies estén sometidos a este tipo de estrés casi todo el tiempo)

- El estrés existe a lo largo de un continuo. Un estrés mínimo probablemente no es importante para la distribución de las plantas y sus abundancias relativas dado que la mayoría está adaptada a sobrevivir y reproducirse en ciertos rangos de disponibilidad de recursos y condiciones. Un estrés es realmente importante, cuando es lo suficientemente extremo como para limitar la presencia de las especies en una comunidad o causar cambios en las abundancias relativas de las especies (Weiher 2004).
- Es fundamental diferenciar los procesos que ocurren a diferentes niveles i.e. individuo y comunidad. Los individuos tienen limitaciones de crecimiento, las comunidades no; razón por la cual las comunidades bióticas pueden ser clasificadas en muchas maneras por el tipo de hábitats en que generalmente

ocurren (i.e. vegetación alpina). Sin embargo, el que una especie particular dentro de una comunidad este o no limitada no puede inferirse partiendo de tal clasificación (Lortie *et al.* 2004).

- El “fitness” nunca es perfecto.

No sin controversia, (ver Korner 2003; Lortie *et al.* 2004 y Weiher 2004), definir y entender los efectos del estrés ha sido sumamente útil para predecir la intensidad e importancia de las interacciones planta-planta a lo largo de gradientes ambientales y por ende para estimar la importancia relativa de los factores que estructuran las comunidades vegetales (Lortie y Callaway 2006). La SGH es un modelo conceptual general, que predice que la frecuencia de las interacciones de facilitación y competencia variarán inversamente a lo largo de gradientes de estreses abióticos, siendo la facilitación más común en condiciones de mayor estrés que con respecto a condiciones abióticas menos limitantes; estando dicha correlación basada en limitaciones fisiológicas fundamentales (Maestre *et al.* 2005).

En consonancia con el planteamiento de Grime relativo a la intensidad de la competencia en gradientes de estrés, los partidarios de la SGH consideran que cuando los factores **no-recursos** como la temperatura, viento y perturbaciones a nivel de suelo son menos limitantes para el crecimiento, permiten a las plantas desarrollarse hasta el punto en el cual su desempeño y reproducción están seriamente limitados por recursos. En ambientes considerados más extremos, la temperatura, vientos, alta radiación o inestabilidad de suelos pueden limitar el crecimiento en mayor medida que la disponibilidad de recursos. En consecuencia, la más mínima atenuación del estrés severo por un vecino puede resultar en un efecto positivo más que en un perjuicio (Callaway *et al.* 2002).

En otras palabras, bajo condiciones físicas menos extremas que permiten una rápida adquisición de recursos, la competencia es frecuentemente más intensa que en condiciones abióticamente estresantes (Kikvidze 1993, Bertness y Hacker 1994, Kikvidze 1996), donde se espera que incluso un mínimo mejoramiento del factor más limitante

proporcionado por plantas vecinas probablemente favorezca más el crecimiento que la competencia por recursos con los mismos vecinos (Brooker y Callaghan 1998, Callaway *et al.* 2002, Tirado y Pugnaire 2005).

1.2 Alta montaña tropical como ambiente extremo

Se denomina trópico frío, a las regiones que dentro de los trópicos ocurren entre el límite superior de bosque continuo (usualmente entre los 3.500 – 3.900 m) y el límite superior de vida vegetal (usualmente entre los 4.600 – 4.900 m) (Rundel *et al.* 1994). En estos ambientes el clima es fundamentalmente gobernado por dos circunstancias geográficas: baja latitudes en conjunto con altas elevaciones lo que implica; en primer lugar, una constancia climática anual (las variaciones térmicas de mes a mes son inconspicuas) con marcados ciclos circadianos que constituyen la pulsación ambiental más característica y de mayor relevancia. En segundo lugar, las altas elevaciones provocan baja presión y temperatura del aire e intensa radiación pero también alta nubosidad lo que puede complicar los patrones de incidencia de radiación (Hedberg 1964).

Factores como la humedad relativa muestran una variación diaria regular inversamente correlacionada con la temperatura del aire. La dinámica espacio temporal de la precipitación es bastante peculiar para cada montaña pues depende directamente de las condiciones topográficas, exposición y orientación de las mismas; sin embargo es posible detectar ciertas tendencias generales como son los incrementos de precipitación desde bajas a medianas altitudes (rangos asociados a bosques montanos húmedos) y una disminución significativa hacia la cimas, con patrones estacionales notables; intensas lluvias alternando con meses casi completamente secos (Sarmiento 1986).

El acertado aforismo “Invierno cada noche y verano cada día” (Hedberg 1964), describe concretamente la ocurrencia de heladas nocturnas seguidas de altas temperaturas diurnas, lo que representa el estrés más significativo al que están sujetas las plantas que viven en estos ambientes; otros factores estresores no menos importantes son la limitada disponibilidad hídrica y de nutrientes, y sustratos inestables. En este

sentido, son muchas las consecuencias ecológicas en el componente biótico. Primero, la persistencia de temperaturas bajas hace necesarias las adaptaciones al frío para poder sobrevivir. Segundo, tales adaptaciones deben ser permanentes ya que no existe una temporada de crecimiento definida (en contraste con alta montaña templada) dado que el congelamiento puede ocurrir en cualquier noche del año, especialmente sobre los 4000 m. Tercero, al menos durante los periodos lluviosos, la insolación generalmente es muy baja y la asimilación y el crecimiento de las plantas puede verse limitado por insuficiencia de luz y temperaturas subóptimas (Sarmiento 1986). Sin embargo, especialmente en las mañanas y en la temporada seca, los niveles de radiación son de los más altos registrados a nivel mundial, lo que constituye un factor de estrés por exceso de energía radiante para el aparato fotosintético.

1.2.1 Páramo Altiandino

En los Andes del norte, el páramo Altiandino es uno de los dos pisos ecológicos establecidos por Monasterio (1980) dentro de los páramos de Venezuela. Éste sistema comprende los páramos entre 4.000 - 4.700 m, cota donde comienza el sistema glacial y por encima de la cual no existe continuidad entre las sierras lo que imprime su carácter insular. Los procesos geomorfogenéticos involucrados en el modelado de estas áreas datan del cuaternario y operaron en ciclos diarios que dejaron huellas de escultura y erosión glacial (i.e. valles glaciales, valles colgantes, escalones rocosos, circos, aristas, rocas aborregadas). El clima periglacial intenso del Altiandino se caracteriza por presentar ciclos diarios de congelamiento y de descongelamiento, determinantes directos de los procesos de soliflucción en el suelo manteniendo constantes las condiciones de estrés en los hábitats edáficos, no solo por el efecto de las bajas temperaturas sino porque la inestabilidad del sustrato determina fuertemente el establecimiento y desarrollo de plántulas (Monasterio 1979).

En este piso altitudinal se presentan tres formaciones vegetales importantes: el desierto periglacial, el páramo desértico y el bosque altiandino. Fisionómicamente, el páramo desértico (nuestro caso de estudio) consta de un tipo de vegetación dominante

dividida en dos estratos: el rosetal-arbustal constituido por rosetas caulescentes gigantes y arbustos esclerófilos (achaparrados), y a nivel de suelo donde se encuentran las plantas con forma de crecimiento en cojín, graminoides y hierbas cuya cobertura es muy discontinua, dejando extensas superficies de suelo desnudo mantenidas por la acción del congelamiento (Azócar y Rada 2006). Como se mencionó, las presiones selectivas generadas sobre las plantas bajo este peculiar contexto ambiental claramente han determinado toda una variedad de adaptaciones morfofisiológicas únicas. Ciertamente, una de las formas de vida mejor adaptadas a tales condiciones (y que consideramos en esta investigación como potencial facilitadora en estos ambientes) son los arbustos esclerófilos.

Numerosos estudios realizados en otros ecosistemas (Tewksbury y Lloyd 2001, Moro *et al.* 1997, Pugnaire *et al.* 1996, entre otros) han demostrado que la arquitectura arbustiva permite generar condiciones microclimáticas menos severas que mitigan los efectos negativos del ambiente circundante y propician la persistencia de otras especies bajo su copa, al reducir, por ejemplo, el rango de variación de la radiación y temperaturas extremas además de mejorar la disponibilidad de agua y nutrientes.

Uno de los enfoques más ampliamente usados para determinar la frecuencia de interacciones positivas en hábitats adversos ha sido el estudio de **asociaciones espaciales**, sobre todo para abordar procesos de facilitación ligados a formas arbóreas (Tirado *et al.* 2003, Tewksbury y Lloyd 2001, Haase *et al.* 1996). Si bien, la detección de una asociación espacial positiva entre especies se ha tomado como evidencia para demostrar interacciones positivas de facilitación, ésta es una suposición con ciertas limitaciones ya que existen mecanismos alternativos compatibles con estos patrones: por ejemplo, requerimientos ambientales similares entre especies en ambientes heterogéneos que contribuyan a explicar su asociación espacial. Por tal razón, en ésta investigación consideramos que los estudios direccionados a entender el rol de la facilitación en ambientes extremos además de abordar las relaciones espaciales locales entre especies, deben también estar complementados con algún tipo de estimación del desempeño de las especies beneficiarias (e.g. sobrevivencia, crecimiento, reproducción,

variables ecofisiológicas) en función de dilucidar los mecanismos y factores ambientales que median las interacciones entre especies (Brooker *et al.* 2008).

Así mismo, partimos de que los mecanismos positivos actúan de manera simultánea con los mecanismos competitivos, y el efecto neto de una especie sobre otra dependerá de que mecanismo sea el más importante en un ambiente y momento dado (Callaway y Pugnaire 1999). Entonces, si el efecto neto de la interacción entre especies en condiciones extremas es positivo, este pudiera ser inferido analizando los patrones espaciales de distribución de las especies en conjunto con análisis comparativos empíricos que evidencien la variación en el desempeño de los individuos en diferentes situaciones (presencia o ausencia del benefactor en la vecindad inmediata de las especies beneficiarias).

1.2.2 Antecedentes de investigación sobre interacciones planta-planta en entornos de alta montaña

El páramo altiandino efectivamente constituye un ambiente extremo en términos de su baja productividad primaria; sin embargo, a pesar de que hoy en día se cuenta con una caracterización muy completa de las zonas de alta montaña tropical y en especial de ambientes de páramo, no existen estudios previos cuyo objetivo explícito sea caracterizar y entender qué tipo de interacciones pueden estar influenciando la estructura de las comunidades y la distribución espacial del componente biótico, su dinámica temporal y mucho menos a establecer el rol de las interacciones y en particular de la facilitación en el mantenimiento de la biodiversidad o en la vulnerabilidad de estos ambientes ante los efectos del cambio global.

A este respecto, sólo algunos estudios previos han abordado problemas relacionados a la estructura espacial local, dinámica de comunidades e interacciones bióticas en el páramo. Entre ellos resaltan los de Pérez (1992, 1995) donde se encuentra una modificación importante en las propiedades fisicoquímicas del suelo inmediato a los individuos de rosetas del género *Espeletia*; la adición lenta pero continua de materia orgánica al caer la hojarasca se sugiere como un mecanismo con efectos potencialmente

positivos para el establecimiento de individuos conoespecíficos y heteroespecíficos. También se encuentran los estudios de Smith (1980, 1981) sobre interacciones locales entre individuos de *Espeletia*, donde la evidencia experimental indica que la competencia intraespecífica puede modificar sustancialmente las tasas de crecimiento y supervivencia sobre todo en periodos secos. Sin embargo, al mismo tiempo describe un efecto nodriza pues al remover experimentalmente los adultos, el crecimiento y supervivencia de los juveniles se ve notablemente afectado especialmente en sitios más húmedos y con altas densidades poblacionales.

Por otro lado, Ramsay (2001), en el páramo Ecuatoriano, analizó el efecto de las interacciones locales interespecíficas sobre la dinámica de recuperación de la vegetación bajo regímenes de quema, mientras que Llambí *et al.* (2004) estudiaron los cambios en la estructura espacial local durante el establecimiento de *Espeletia schultzii* en parcelas en sucesión secundaria en el páramo en Venezuela, evidenciando un incremento en la complejidad estructural a lo largo de la sucesión, siendo este proceso altamente modulado por las condiciones bióticas y abióticas locales donde las plantas de encuentran. Estos autores resaltan la importancia de fenómenos como la dispersión local y la mortalidad denso-dependiente por competencia intra e interespecífica en la explicación de los cambios en las relaciones espaciales locales.

Más recientemente, Kleier y Lambirinos (2005) abordan la importancia del efecto nodriza en diferentes especies (*Polylepis tarapacana*, *Festuca orthophylla*, *Parastephia lepidophylla*, y *Tephrocactus ignescens*) del ecosistema tropical alpino Puna, encontrando que todas ellas son facilitadas de manera diferencial tanto por agentes bióticos como por abióticos (i.e. rocas). Bader (2007) con un enfoque experimental estudió el establecimiento de leñosas en el "treeline" tropical de Ecuador reportando que las plántulas muestran una fuerte dependencia del efecto facilitador mediado por el sombreado de la copa de otras leñosas y las gramíneas del páramo. Similarmente, Puentes (2010) presenta un análisis descriptivo de los patrones espaciales a micro escala y posibles mecanismos de establecimiento en leñosas del "treeline" andino venezolano donde se identificaron micrositios favorables para juveniles de una especie leñosa

pionera (*Diplostephium venezuelense*), los cuales difieren de la estructura de la comunidad vegetal promedio del entorno. Nuevamente se sugiere un mecanismo de facilitación a través del mejoramiento en la disponibilidad hídrica por parte de otras especies de plantas vasculares asociadas positivamente con los juveniles leñosos (entre las que figura *H. laricifolium*), además de posibles efectos alelopáticos inducidos por plantas no vasculares (fundamentalmente musgos), las cuales mostraron una clara segregación espacial con los juveniles leñosos. En resumen, los resultados de éstos dos últimos trabajos sugieren que las interacciones locales bióticas, tanto de interferencia o competencia como de facilitación, pudieran ser importantes en regular la dinámica de establecimiento de las pocas leñosas del bosque capaces de establecerse en el páramo, y por lo tanto, regular la dinámica de éste notable límite ecológico en condiciones de alta montaña tropical.

1.2.3 Hipótesis y Objetivos:

Hipótesis

- Si en ambientes de baja productividad como los que caracterizan al páramo desértico son dominantes las interacciones positivas entre especies y la estructura espacial local es un reflejo de la naturaleza de estas interacciones, se espera encontrar una asociación espacial local positiva entre arbustos de *Hypericum laricifolium* y otras especies de plantas.
- Si *Hypericum laricifolium* tiene un efecto de facilitación sobre otras especies de plantas del páramo desértico, al comparar las condiciones ambientales bajo y fuera de la copa esperamos encontrar condiciones abióticas más favorables desde el punto de vista de la disponibilidad de nutrientes, niveles de radiación incidente, disponibilidad de agua y regímenes térmicos en la vecindad de este arbusto. Tal efecto debería corresponderse además, con una mejora en el desempeño ecofisiológico de las potenciales especies beneficiarias de la interacción.

Objetivo general:

Evaluar las relaciones espaciales locales y los mecanismos de interacción interespecífica entre un arbusto dominante (*Hypericum laricifolium*) y otras especies de plantas en el páramo desértico de la Cordillera de Mérida.

Objetivos específicos:

- Determinar la estructura poblacional y distribución espacial de *Hypericum laricifolium* en áreas en que el estrato superior de la vegetación es dominada por esta especie.
- Determinar la cobertura de plantas conespecíficas y heteroespecíficas y la diversidad de especies en la vecindad inmediata (bajo la copa) de *Hypericum laricifolium* y compararla con la cobertura y diversidad de especies promedio en el área de estudio.
- Caracterizar las condiciones abióticas (microclima, suelo) bajo la copa del potencial facilitador y fuera de la misma.
- Evaluar cambios en el desempeño ecofisiológico y características morfológicas foliares (potencial hídrico, área foliar, área foliar específica, fotoprotección, fotoinhibición de la fotosíntesis, propiedades espectrales de las hojas) de algunas de las especies ocupando microsítios asociados a la copa del potencial benefactor y microsítios en interespacios abiertos.

1.3 Área de estudio

Piedras Blancas, ubicado en la parte nororiental de la Sierra de la Culata en Los Andes venezolanos, es el extremo seco del páramo Altiandino donde el rango vertical de ésta franja se extiende desde los 4.000 a los 4.765 m (la altura más elevada de sus cumbres) (Monasterio 1980).

Siendo uno de los páramos más altos en Venezuela, las temperaturas pueden caer bajo cero en cualquier noche del año. La temperatura media anual esta cerca de 3 °C, con una diferencia de solo 2.7 °C entre el más frío y el mes más cálido. Por otro lado, son muy

marcadas las fluctuaciones térmicas diarias que se experimentan en estos páramos donde la temperatura del aire presenta máximos de hasta 25 °C, y mínimas de hasta -10 °C (Pérez 1984). La temperatura mínima promedio anual fue de -0.02 de acuerdo al reporte de Goldstein *et al.* (1985). La insolación y la radiación que llegan a la superficie del suelo alcanzan sus picos anuales durante la época seca, cuando el cielo está casi permanentemente despejado. La precipitación anual es de aproximadamente 800 mm cayendo principalmente entre finales de Abril y comienzos de Diciembre, esto corresponde a un Clima Tropical de Alta Montaña con régimen unimodal (Figura 1.2).

El Páramo Desértico es una de las tres formaciones vegetales del piso Altiandino muy bien descritas por Monasterio (1979). El tipo de vegetación predominante es abierto, donde coexisten rosetas gigantes del género *Espeletia*, arbustos (e.g. *Hypericum*, *Hinterhubera*), cojines (e.g. *Arenaria*, *Aciachne*, *Azorella*, *Lucilia*). En particular, las comunidades seleccionadas para nuestro estudio se caracterizaron por presentar una asociación del tipo rosetal-arbustal (que no aparece descrito en los registros originales del páramo Altiandino) pues el estrato emergente fue especialmente dominado por *H. laricifolium*, acompañado por diferentes rosetas caulescentes (e.g. *E. shultzii*, *E. spicata*, *E. timotensis*). Otras especies presentes fueron *Lupinus meridanus*, *Castilleja fissifolia*, *Senecio formosus*, *Hinterubera imbricata*. En el estrato rasante estaban presentes rosetas acaules como *Hipochoeris setosus*, *Belloa longifolia*, *Oenothera epilembiifolia*, *Lucilia venezuelensis* y cojines del género *Aciachne* y *Arenaria* entre otras especies cuya presencia y densidades eran variables entre sitios.

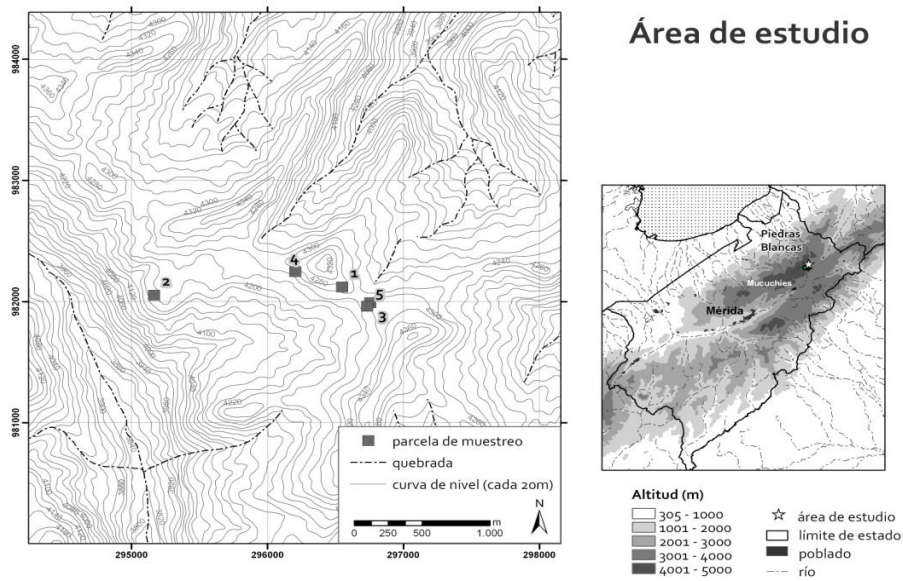
Las áreas de muestro se ubicaron en 4 sitios (Figura 1.1) todos orientados en dirección sur-oeste y con pendientes intermedias (entre 30-40%). Dado que el modelado glacial y periglacial domina los paisajes; los hábitats de las comunidades seleccionadas variaron en algunos detalles topográficos, pues la importante heterogeneidad ambiental a nivel de relieve y sustrato es ineludible. En todo caso, los cuatro sitios de muestreo estuvieron ubicados en zonas altas del valle recubiertas por depósitos de ladera y en algunos casos estuvieron presentes formas de erosión tales como las paredes de los circos, valles glaciales recubiertos por material coluvial producto del desgaste y

fragmentación de aristas y agujas de las altas cumbres por congelamiento nocturno (Monasterio 1979).

Aquí, los suelos se han desarrollado sobre rocas ígneas y metamórficas, perteneciendo principalmente a los órdenes Inceptisoles, Entisoles e Histosoles. Son generalmente superficiales, tienen bajo contenido de materia orgánica y una textura gruesa con alto porcentaje de grava y arena. La fracción mineral fina es fundamentalmente Silicio con muy poca arcilla; la abundancia de partículas de dicho elemento puede ser consecuencia de la meteorización mecánica de los granos de suelo por las recurrentes heladas. Dado su escaso contenido de arcilla tienen muy poca capacidad para acumular cationes (Pérez 1995).



(a)



(b)

Figura 1.1 Aspecto general de la vegetación de Piedras Blancas, Sierra Nevada de la Culata, Mérida (a). Mapa correspondiente a dicho sector, señalándose la ubicación específica de las parcelas de muestreo (b).

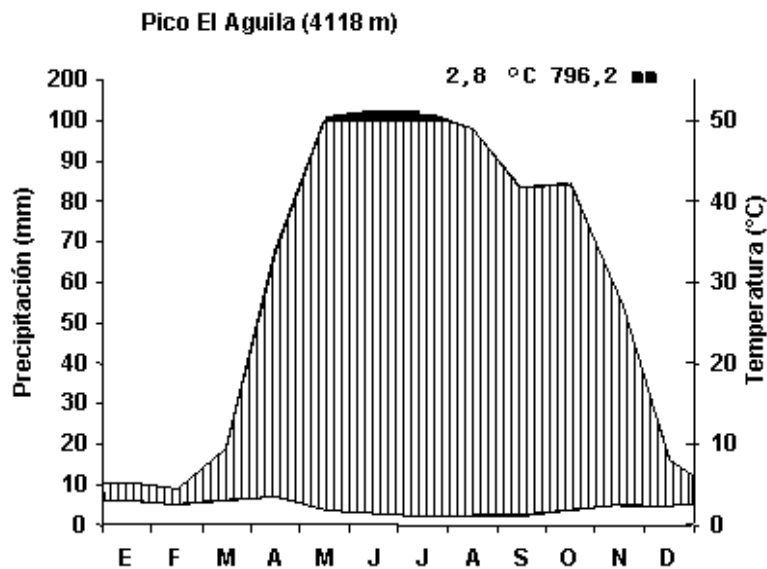


Figura 1.2 Climadiagrama de la estación climática “Pico El Águila” (adaptado de Monasterio y Reyes 1980). Promedio anual de temperatura (°C) y precipitación (mm). Meses húmedos indicados con barras verticales y meses con precipitación mayor a 100 mm en negro.

1.3.1 *Hypericum laricifolium* JUSS (Clusiaceae):

Hypericum es un género que incluye cerca de 460 especies, de distribución casi cosmopolita excepto por las zonas árticas, desérticas y la mayoría de las tierras bajas en los trópicos.

Hypericum laricifolium es un arbusto esclerófilo de hábito siempre verde con una amplia distribución en los páramos de la cordillera de Mérida, así como en Colombia y Ecuador (Luteyn 1999). Al igual que otros arbustos esclerófilos se sabe que invierte alta cantidad de recursos en la formación de biomasa estructural no asimilatoria; sus hojas verdes y tallos con corteza exfoliante constituyen los compartimientos más importantes en la acumulación y retención de nutrientes llegando a representar un 35 y 31 % respectivamente del nitrógeno total de la planta (Berbesi 1990).

Presenta copas densas y redondeadas, con hojas micrófilas, opuestas, decusadas y sésiles. Crece en sitios expuestos y presenta alta afinidad por suelos orgánicos bien drenados (Fariñas *et al.* 2008). También es una especie dominante en áreas en etapas avanzadas de sucesión secundaria (Sarmiento *et al.* 2003). Su biovolumen cambia notablemente con la elevación, haciéndose más compactos a mayores altitudes (Robson

1990); en términos mecanísticos es descrita como tolerante al estrés hídrico (Rada 1993), y evasora al estrés térmico por congelamiento (Squeo *et al.* 1991). Su rango de distribución altitudinal en Los Andes Venezolanos va desde 2.200 a 4.300 m (Briceño y Morillo 2002). Es una de las especies dominantes en las formaciones vegetales de rosetal-arbustal características del piso Andino en Venezuela (Monasterio 1980).

1.4 Estructura de la Tesis:

Capítulo 2: Relaciones espaciales intra e interespecíficas del arbusto *Hypericum lacifolium* a dos escalas de análisis

En el capítulo 2 se describe en primer lugar, la estructura poblacional y distribución espacial del potencial facilitador *Hypericum laricifolium* y de otras especies del mismo estrato (e.g. *Castilleja fissifolia*, *Monticalia imbricata*, *Espeletia spicata*, *Espeletia schultzi*). Esto nos permitió evaluar las relaciones espaciales del potencial facilitador con sus conespecíficos y con otras especies presentes en el estrato superior de la vegetación. Así mismo, nos permitió detectar la posible existencia de parches de sitios favorables para esta especie en cuanto a la disponibilidad de recursos que puedan enmascarar el efecto facilitador que nos interesa evaluar. En segundo lugar, utilizando el enfoque del “punto de vista de la planta” (Turkington y Harper 1979) realizamos un análisis a una escala lo suficientemente fina como para detectar las relaciones espaciales entre *H. laricifolium* y otras especies en su vecindad local, siendo esta la escala en la que los individuos viven e interactúan. Partimos de la idea de que las relaciones espaciales locales entre conspecíficos e heteroespecíficos modulan el carácter y la intensidad de las interacciones planta-planta (e.g. facilitación y competencia, Llambí *et al.* 2004). Así, este capítulo provee una base descriptiva necesaria para desarrollar un entendimiento más orientado a los mecanismos y factores ambientales que median las interacciones planta-planta y que por lo tanto tiene implicaciones en la estructura y funcionamiento del ecosistema, tema que posteriormente se profundiza en el capítulo 3.

Capítulo 3: Condiciones microambientales asociadas a arbustos de *Hypericum laricifolium* y sus consecuencias en el desempeño ecofisiológico de otras especies herbáceas.

Cuando se trata de estudiar el juego local entre facilitación y competencia en comunidades vegetales es de particular interés la conducción de estudios empíricos en situaciones en donde incluso los propios facilitadores puedan estar limitados, tales como los extremos de un gradiente de severidad ambiental. Se debería también tratar caracterizar las condiciones abióticas e identificar los factores ambientales afectados por el potencial facilitador (para proveer un entendimiento mecanístico de las relaciones de interacción), y evaluar diferentes variables de desempeño de las especies potencialmente beneficiarias de la interacción (e.g. supervivencia, crecimiento, estatus fisiológico) lo que permite realizar seguimientos de las interacciones multiespecíficas, de los mecanismos mediante los cuales operan y probar la influencia relativa de diferentes factores de estrés en ellas. Consecuentemente, en el capítulo 3 se asume un enfoque ecofisiológico multifactorial donde se evalúan las respuestas de varias especies asociadas positiva, neutra y negativamente a la copa de un arbusto esclerófilo como *Hypericum laricifolium*. De entrada, se considera que si bien la disminución del estrés fisiológico debido al sombreado de la copa, la menor oscilación térmica, el incremento en la disponibilidad hídrica y de nutrientes pudieran ser mecanismos promotores de facilitación por parte del arbusto, es también posible que para otras especies tales modificaciones suponen una limitación (ej. especies heliófilas dependientes de altos niveles de radiación) o simplemente no tienen repercusión alguna.

Capítulo IV: Consideraciones generales y perspectivas de investigación.

En este capítulo se consideran las implicaciones de desarrollar una perspectiva integrada entre patrones y mecanismos para contribuir a entender el rol de las interacciones positivas en la estructura y dinámica de comunidades en Alta montaña tropical. Así mismo, discutimos las limitaciones encontradas con la estrategia de investigación empleada y líneas claves que consideramos deberían abordarse en futuras investigaciones.

Capítulo 2. RELACIONES ESPACIALES INTRA E INTERESPECÍFICAS DEL ARBUSTO *Hypericum lacifolium*: ANÁLISIS ESTRUCTURAL A MESO Y MICRO ESCALA.

2.1 Introducción:

En comunidades naturales la estructura espacial es la norma y no la excepción (Law *et al.* 2002). Así que dos temas esencialmente interconectados en Ecología son: el desarrollo y mantenimiento de patrones espacio-temporales y las consecuencias que dichos patrones tienen en los diversos niveles de organización (Dale 1999). A este respecto, los análisis de estructura espacial tienen en su haber un historial bastante amplio dentro de ésta ciencia. Por largo tiempo predominaron los tradicionales análisis estático-descriptivos de la intensidad y escala de los patrones espaciales, que en años recientes han dado paso a una perspectiva centrada en la planta y orientada a entender cómo los patrones espaciales modifican procesos ecológicos claves como la interacción entre especies. Así, se ha comenzado a interpretar a la estructura espacial de la vegetación no como simples patrones a ser explicados, sino como un elemento central para comprender la dinámica poblacional y de comunidades (Llambí 2002). Un ejemplo claro que ilustra las implicaciones de esta nueva concepción lo constituye la noción de que el problema “patrones ecológicos” es inseparable del problema “generación y mantenimiento de la diversidad” a través de la coexistencia entre especies pues ningún ambiente es completamente homogéneo en términos bióticos y abióticos. Pero ¿cuán diferente deben ser los recursos (en tiempo y espacio) para sostener un determinado número de especies? (Levin 1992). Esta pregunta es trascendental en la ecología de comunidades e involucra directamente dos conceptos de especial interés en esta investigación: la escala y las interacciones entre especies.

Todos los sistemas ecológicos exhiben heterogeneidad e irregularidad las cuales se manifiestan a diferentes escalas; en consecuencia la habilidad de detectar patrones y tendencias varía enormemente en función de la escala de análisis (Wiens 1989), pudiendo abarcar desde la vecindad individual de una planta (centímetros o menos) a un paisaje complejo (kilómetros o más). En otras palabras, la escala de investigación determina el rango de patrones y procesos que pueden ser detectados (Leibold *et al.* 2004, Lortie y Callaway 2005).

En la actualidad se reconoce ampliamente que los análisis de la estructura espacial a escala fina tienen profundas implicaciones a nivel poblacional y de comunidades; las plantas interaccionan primordialmente con sus vecinos más cercanos mientras que los individuos fuera de su vecindad inmediata probablemente no tienen un efecto significativo sobre los procesos de interacción que ocurren sobre (ej. sombreadamiento) y bajo el suelo (captura de agua y de nutrientes). La fuerza directriz responsable de tal influencia, resulta del acoplamiento existente entre las tasas vitales (i.e. crecimiento, muerte, producción de semillas entre otros) y la estructura espacial local (Law *et al.* 2003; Llambí *et al.* 2004). Es decir, los individuos de diferentes especies en una comunidad no responden a un promedio de densidad espacial comunitaria, sino a la composición biótica y abiótica de una vecindad (el denominado “punto de vista de la planta”) (Turkington y Harper 1979, Purves y Law 2002).

En este sentido, estudios teóricos (e.g. Bolker y Pascala 1997, Law *et al.* 2003) y experimentales (e.g. Rees *et al.* 1996, Stoll y Prati 2001) han demostrado que las relaciones espaciales entre conspecíficos y heteroespecíficos modulan considerablemente la fuerza de las interacciones entre plantas (e.g. competencia y facilitación), mientras que estas interacciones a su vez modifican las relaciones espaciales entre ellas. Por lo tanto, se espera que la reciprocidad local entre la estructura espacial y las interacciones planta-planta tenga profundas repercusiones en la dinámica y estructura de las comunidades (Llambí *et al.* 2004).

En particular, se ha demostrado que en ambientes severos, tales como altas montañas y zonas áridas los patrones de distribución espacial se correlacionan

ajustadamente con las interacciones específicas (Kikvidze *et al.* 2005). En general, los patrones regulares surgen mediante interacciones negativas como la competencia por el uso exclusivo de recursos edáficos (agua y nutrientes). Por el contrario, el tipo de distribución agregada ha sido considerada como evidencia de interacción positiva entre las especies espacialmente asociadas (Haase *et al.* 1997, Eccles *et al.* 1999).

Dado que las interacciones positivas y negativas operan de forma simultánea en las comunidades vegetales (Callaway y Walker 1997, Holzapfel y Mahall 1999; Pugnaire y Luque 2001) a nivel de comunidades se asume por ende la co-ocurrencia de patrones espaciales positivos y negativos. Es probable que aquellos procesos más relevantes que dan forma a la estructura de la comunidad dejen rastros observables en los arreglos espaciales (Dale 1999). Por lo tanto, es posible utilizar los análisis de patrones espaciales con el fin de generar hipótesis comprobables acerca de los procesos que determinan la estructura de la comunidad. Esta es la estrategia utilizada en este capítulo.

Sin embargo, “existen muchos caminos a Roma”. Se debe tener en cuenta que la heterogeneidad ambiental está implícita en el escenario ecológico donde tiene lugar las interacciones, y en teoría pueden existir muchos mecanismos concebibles que pueden generar cualquier juego de patrones; por ejemplo la coexistencia de dos especies puede ser el resultado de que ambas comparten los requerimientos locales en cuanto microhábitats y no que sea el resultado de una interacción directa entre ellas. En la práctica, es necesario contar con evidencia adicional empírica o experimental que permita distinguir entre los mecanismos o procesos ecológicos responsables de los patrones observados a escalas determinadas (ver capítulo III). Esta lección es según Levin (1992), elemental al momento de estudiar la formación de patrones ecológicos.

En el presente capítulo examinamos los patrones de distribución y relaciones espaciales entre el arbusto esclerófilo *H. laricifolium* JUSS *Clusiaceae* y otras especies herbáceas. Debido a la aparentemente fuerte variación en los patrones de distribución y relaciones espaciales dentro y entre especies a diferentes escalas espaciales se hizo necesario aplicar diseños de muestreo y técnicas de análisis que nos permitieran detectar patrones a diferentes escalas. En este sentido, mediante funciones de covarianza radial

no centralizadas (que permiten cuantificar los patrones espaciales de covariación entre observaciones a diferentes distancias), se estudiaron los patrones de distribución espacial a meso escala (hasta decenas de m²) entre el arbusto, plantas conespecíficas y heteroespecíficas codominantes del estrato emergente. Así mismo, se evaluó a micro escala (el punto de vista de la planta), la asociación espacial entre el arbusto y la vegetación inmediata bajo su copa mediante una serie estructurada de muestreos pareados, lo que nos permite comparar los patrones de la comunidad inmediatamente bajo la copa del arbusto con los de la comunidad promedio presente en el área de estudio.

2.2 Métodos:

2.2.1 Recolección de datos:

Fueron establecidas 4 parcelas en lugares relativamente cercanos entre sí, dentro de la localidad de Piedras Blancas, seleccionando comunidades vegetales en las que *Hypericum laricifolium* fuera particularmente abundante y dominante en el estrato emergente de la vegetación (Tabla 2.1).

Una retícula cuadrada (Figura 2.1a) de 20 x 20 m, que comprende a su vez 20 x 20 celdas cuadradas (dimensión de cada celda: 1 x 1 m), fue colocada al azar en cada parcela, siempre con un eje perpendicular a la dirección principal de la pendiente (sur-oeste). Dentro de cada celda fue registrada la densidad de *H. laricifolium* y del resto de especies que también ocupan el estrato emergente (e.g. *Castilleja fissifolia*, rosetas del género *Espeletia*, *Monticalia imbricata* entre otras), así como también la presencia de rocas superficiales. Éste muestreo fue llevado a cabo entre Septiembre y Octubre (temporada húmeda) del año 2009.

Tabla 2.1 Coordenadas, pendiente, altura y exposición de las parcelas en el área de estudio.

Parcela N°	UTM (m)	Pendiente (%)	Altura (Exposición) (m)
(P1)	0296322; 0981769	41,2	4284 (SO)
(P2)	0294964; 0981697	31,3	4220 (SO)
(P3)	0296546; 0981640	30,6	4278 (SO)
(P4)	0296537; 0981589	35,8	4267 (SO)

En el caso de *H. laricifolium*, dentro de cada celda se contaron los individuos pertenecientes a dos clases de tamaño: grandes (>30 cm) y pequeños (<30 cm), a cada uno de los cuales se les midió además de la altura y el diámetro de copa. Se consideró que un individuo estaba dentro de una celda cuando el punto central de la copa estaba contenido en ella.

El criterio para estimar la cobertura de rocas en cada celda se basó en una estimación visual, asignando valores entre 0 y 4; dividiendo imaginariamente cada celda en 4 cuartos, si un cuadrante estaba cubierto en más de un 50% por clastos (de 25cm de diámetro mínimo) se le asignó un valor de 1. De este modo, a las celdas en que los 4 cuadrantes estaban cubiertas de rocas se les asignó un valor de 4.

2.2.2 Cuantificación de la estructura espacial local (meso escala):

Utilizando un enfoque similar al del análisis espacial de autocorrelación, se examinó la covarianza espacial dentro de cada set de datos obtenidos utilizando la retícula de 20x20 celdas. Al examinar sets de observaciones distribuidas en una retícula de celdas, una relación espacial positiva implica que las observaciones realizadas en celdas a una distancia dada serán más similares que lo esperado al azar (Dale 1999). En nuestro caso, la estructura espacial a meso escala para cada retícula fue estimada utilizando una función de covarianza radial no centralizada; que mide la co-variación entre pares de observaciones a una distancia radial dada. Esta función está estrechamente relacionada a otras medidas centradas en plantas frecuentemente

utilizadas en la literatura ecológica, con el detalle de ser más simple en términos matemáticos (Llambí *et al.* 2004).

La función de covarianza se define de la siguiente manera: considerando una retícula subdividida en K celdas; en cada una de las cuales han sido tomadas medidas correspondientes a dos variables denominadas i y j (las variables podrían ser número de individuos de una o más especies, pero igualmente podrían ser propiedades del componente abiótico). En la retícula subdividida en K celdas, se denota el $p_{ik}(x)$ como el valor que toma la variable i en la celda x con coordenadas cartesianas (x_1, x_2) , y $p_{jk}(x+\xi)$ como el valor que toma j en la celda $x+\xi$ con coordenadas cartesianas $(x_1+\xi_1, x_2+\xi_2)$. La covarianza de i y j con un desplazamiento radial r es definida como (Llambí *et al.* 2004):

$$C_{ijk}(r) = \frac{1}{|S_r|} \sum_{x \in S_r} p_{ik}(x) \cdot p_{jk}(x + \xi) \quad \text{Ecuación 1}$$

$$\text{Aquí, } S_r = \{(x, x + \xi) : r \leq |\xi| < r + \delta r\} \text{ y } |\xi| = \sqrt{\xi_1^2 + \xi_2^2}.$$

S_r es por lo tanto, el conjunto de todos los pares de celdas separadas por distancias radiales entre r y $r+\delta r$, donde δr es tomada como 1 m, la dimensión lineal de una celda única en este estudio; el subíndice k no es utilizado aquí porque todas las retículas (réplicas) tienen la misma talla y forma. $|S_r|$ es el número de pares de celda dentro S_r . Si $i=j$, la ecuación 1 define una autocovarianza para la variable i ; si $i \neq j$, la ecuación 1 define una covarianza cruzada entre las variables i y j .

Una medida adimensional de la estructura espacial puede ser obtenida al dividir la función de covarianza por su valor esperado $E[C_{ijk}(r)]$ bajo condiciones de azar total. El valor esperado es aproximadamente el producto del promedio espacial de i y j en una retícula k (PurvesyLaw 2002). Para obtener el promedio de estos sobre todas las retículas replicadas, se utilizó el estadístico:

$$\bar{C}_{ij}(r) = \sum_k C_{ijk}(r) / \sum_k E[C_{ijk}(r)] \quad \text{Ecuación 2}$$

El cual no está sesgado, por diferencias de las densidades entre las celdas (Purves y Law 2002). Un valor de este estadístico cercano a la unidad implica que los valores de i y j están distribuidos cerca de sus valores promedios espaciales a una distancia r ; un valor por encima de 1 implica que tanto i como j tienden a tomar valores más grandes a una distancia r (i.e. hay agregación espacial); un valor menor a 1 implica que grandes valores de i están asociados con valores pequeños de j a una distancia r (i.e. hay agregación espacial). Para probar si el estadístico $\bar{C}_{ij}(r)$ presenta una desviación significativa con respecto al azar (i.e. del valor 1) se siguió un procedimiento Monte Carlo, aleatorizando independientemente los valores de cada celda 1000 veces (ver detalles en Llambí *et al.* 2004).

2.2.3 Cuantificación de la estructura espacial local (micro escala):

En cada parcela de estudio, fueron marcados 40 individuos de *H. laricifolium* cuyo diámetro de copa midiera entre 50 y 100 cm; para posteriormente seleccionar 20 al azar. Luego, en cada individuo se definió una unidad muestral circular de 80 cm de diámetro para cubrir las inmediaciones del tallo (Figura 2.1b).

Dentro del área ocupada por cada "anillo" se determinó el número de especies de plantas vasculares presentes. Así mismo, se determinó la cobertura de plantas heteroespecíficas y conespecíficas, además de la cobertura de copa, suelo desnudo y rocas. La cobertura fue determinada utilizando el método del cuadrado puntual (Greig-Smith 1983), el cual consistió en colocar verticalmente una varilla delgada de 1 m de largo en puntos seleccionados al azar dentro del área para registrar el número de contactos de cada una de las especies con la misma (60 puntos de muestreo).

Dado el carácter pareado del muestreo, fuera de cada individuo se colocaba una segunda unidad de muestreo circular idéntica a una distancia mínima de 1 m en dirección al alzar (i.e. entre N, S, E, O, NE, NO, SE, SO) determinándose también la riqueza total de plantas vasculares así como la cobertura de las diferentes especies, y la cobertura de rocas y suelo desnudo. Éste muestreo fue llevado a cabo entre Noviembre del 2009 y Febrero del 2010 (final de temporada húmeda y comienzo de la seca).

2.2.4 Índices Integrados: Para evaluar la influencia de los arbustos sobre otros importantes atributos de la comunidad, se calculó dentro y fuera de la copa de *H. laricifolium*: la cobertura total de plantas, la riqueza de especies, el índice de equitabilidad J y el índice de diversidad de Shannon. Tales cálculos se realizaron para cada una de las parcelas de muestreo, utilizando el programa PAST versión 2.00 (Hammer *et al.* 2001).

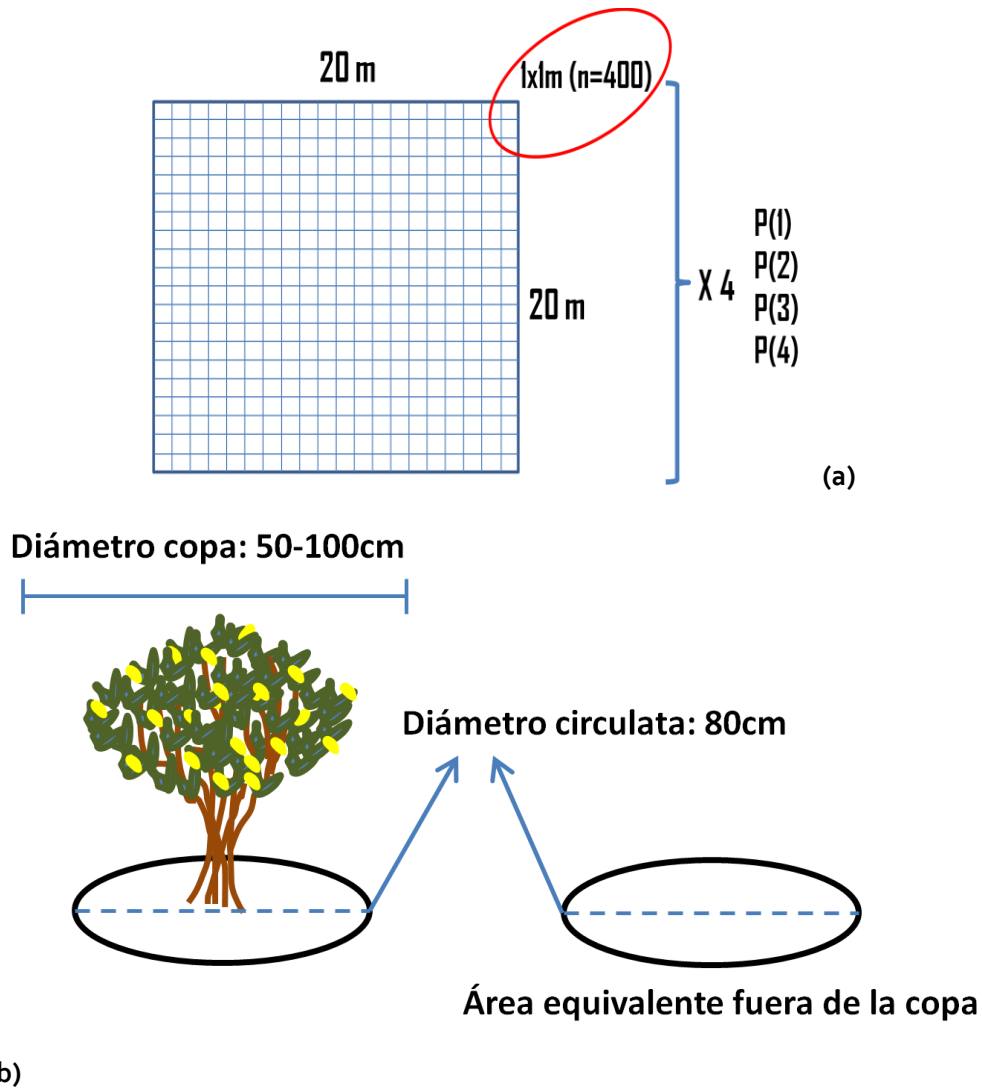


Figura 2.1 Esquema del diseño experimental empleado para la determinación de los patrones de distribución espacial a meso (a) y micro escala (b) en la especie arbustiva *H. laricifolium* (potencial facilitador).

2.2.5 Análisis estadísticos:

El análisis comparativo de cobertura de rocas, suelo y de especies a nivel de microescala se realizó mediante una prueba t pareada de muestras dependientes, que contrasta los datos obtenidos en la vecindad inmediata de los individuos (bajo la copa) de *H. laricifolium* con los datos obtenidos en puntos adyacentes en dirección aleatoria (fuera de la copa).

Para una evaluación integrada de los cambios en la estructura de la comunidad entre las parcelas fuera y bajo la copa se llevaron a cabo Análisis de Correspondencia Linearizados (ACL por sus siglas en inglés) para lo cual se construyeron en cada parcela estudiada las matrices correspondientes con la cobertura de las especies *versus* los sitios muestreados con las unidades de muestreo circulares (dentro y fuera de la copa de *H. laricifolium*). Éste análisis fue realizado con el programa CANOCO 4.02 (Ter Braak y Smilauer 1999). Este análisis permitió comparar la estructura de la comunidad en la vecindad inmediata de *H. laricifolium* con la estructura comunitaria en áreas equivalentes fuera del mismo.

2.3 Resultados:

2.3.1 Densidad y estructura poblacional de *H. laricifolium*:

Como es usual en el páramo desértico, las densidades de las diferentes especies presentaron valores relativamente bajos (Tabla 2.2). En este caso, los arbustos adultos muestran una variabilidad mayor entre parcelas (de un orden de magnitud), mientras que los juveniles tienden a ser un poco más abundantes. De acuerdo, a lo que pudo observarse en campo, muchos de los individuos considerados como juveniles, eran en realidad rebrotes de origen vegetativo apiñados bajo la copa de los adultos, lo que puede explicar su mayor densidad. Además, esta última acotación puede confirmarse más adelante en los análisis espaciales donde se evidencian los altos niveles de agregación que muestran ambas clases de individuos entre sí. Si bien las parcelas seleccionadas presentaban la misma exposición y pendientes similares, es muy probable que existiera variabilidad en condiciones locales menos evidentes a nivel de suelo y de microrelieve entre parcelas; lo

que posiblemente explique el hecho de que la densidad por clases de tamaño y la densidad total de individuos también fue variable entre parcelas.

Tabla 2.2 Densidad promedio (m^{-2}) de adultos ($>30cm$) y juveniles ($<30cm$) y densidad total de *H. laricifolium* para cada parcela y en conjunto. Números entre paréntesis representan el error estándar. Diferencias entre estadios no fueron significativas (Mann-Whitney test $p = 0,248$)

Parcela	Adultos (m^{-2})	Juveniles (m^{-2})	Total (m^{-2})
P1	0,33	0,29	0,62
P2	0,26	0,54	0,79
P3	0,08	0,27	0,37
P4	0,05	0,16	0,22
	0,18 (0,08)	0,32 (0,09)	0,50 (0,15)

2.3.2 Estructura espacial de *H. laricifolium*: (Meso escala):

Los mapas espaciales de densidad a meso escala presentados a continuación en la Figura 2.2, son ejemplos ilustrativos que nos dan una idea más tangible de las tendencias encontradas en la estructura espacial de: (a) adultos, (b) juveniles, (c) densidad total y (d) cobertura de rocas.

La estructura espacial fue cuantificada mediante el uso de funciones de covarianza radial. La Figura 2.3 presenta los resultados promedio de tales funciones para las cuatro parcelas, que reflejan la agregación espacial significativa que exhiben individuos adultos y juveniles del arbusto. Así mismo, el promedio de la covarianza cruzada entre ambos estadios muestra altos niveles de agregación a cortas distancias. La agregación es mostrada por los picos en los valores de C_{ii} (Autocovarianza) y C_{ij} (Covarianza cruzada) por encima de 1. La escala de agregación significativa se interpreta como la distancia en la cual la función cruza el límite del intervalo de confianza de Monte Carlo (95%). Se observó entonces, que la agregación en adultos y juveniles ocurre aproximadamente a una escala de entre 4-5 m. Igualmente los valores de covarianza cruzada promedio entre

Adultos vs. Juveniles son significativamente superiores a 1 hasta los 3,5 m, relación que luego se invierte por encima de los 7 m (sugiriendo segregación espacial a esta escala).

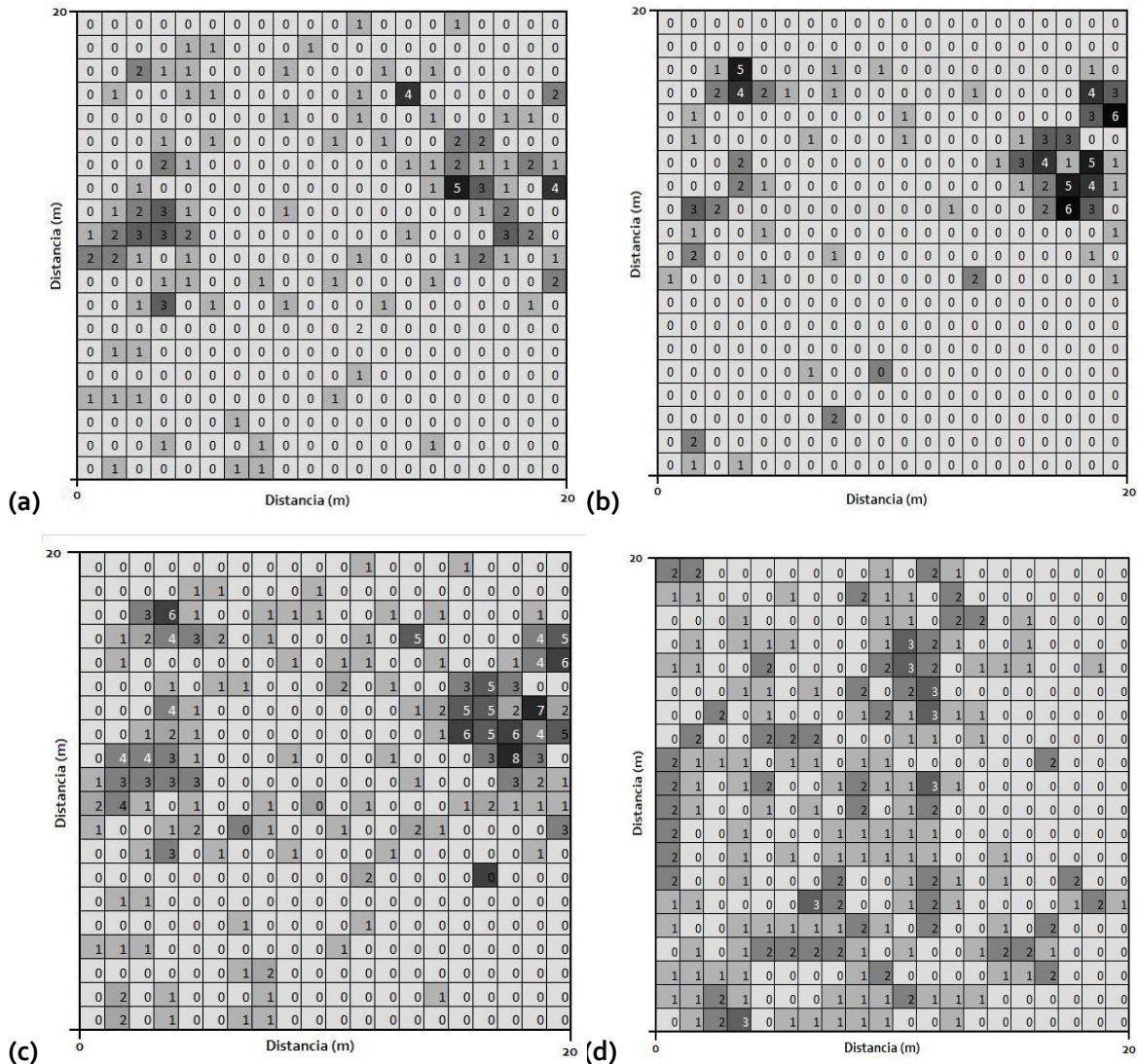


Figura 2.2 Mapas espaciales de densidad representativos para individuos de *H. laricifolium* adultos (a), juveniles (b), poblacional (c) y de rocas como elemento microtopográfico (d). Números y colores van acorde con la magnitud de la densidad, en las cuadratas cada celda mide 1m x 1m.

2.3.3 Interacción con factores topográficos:

Se tomó en cuenta también la posible interacción espacial existente entre la cobertura de rocas e individuos de *H. laricifolium*, considerando la capacidad de dicho factor como modificador de condiciones microambientales (ej. modificación local de la

amplitud térmica). En este sentido, no se encontraron asociaciones espaciales consistentes de adultos y juveniles con las rocas, siendo en algunos casos de tipo agregado a muy cortas distancias y en otros al azar. Los gráficos respectivos para las tendencias en el caso de los adultos en cada parcela se presentan en la Figura 2.4.

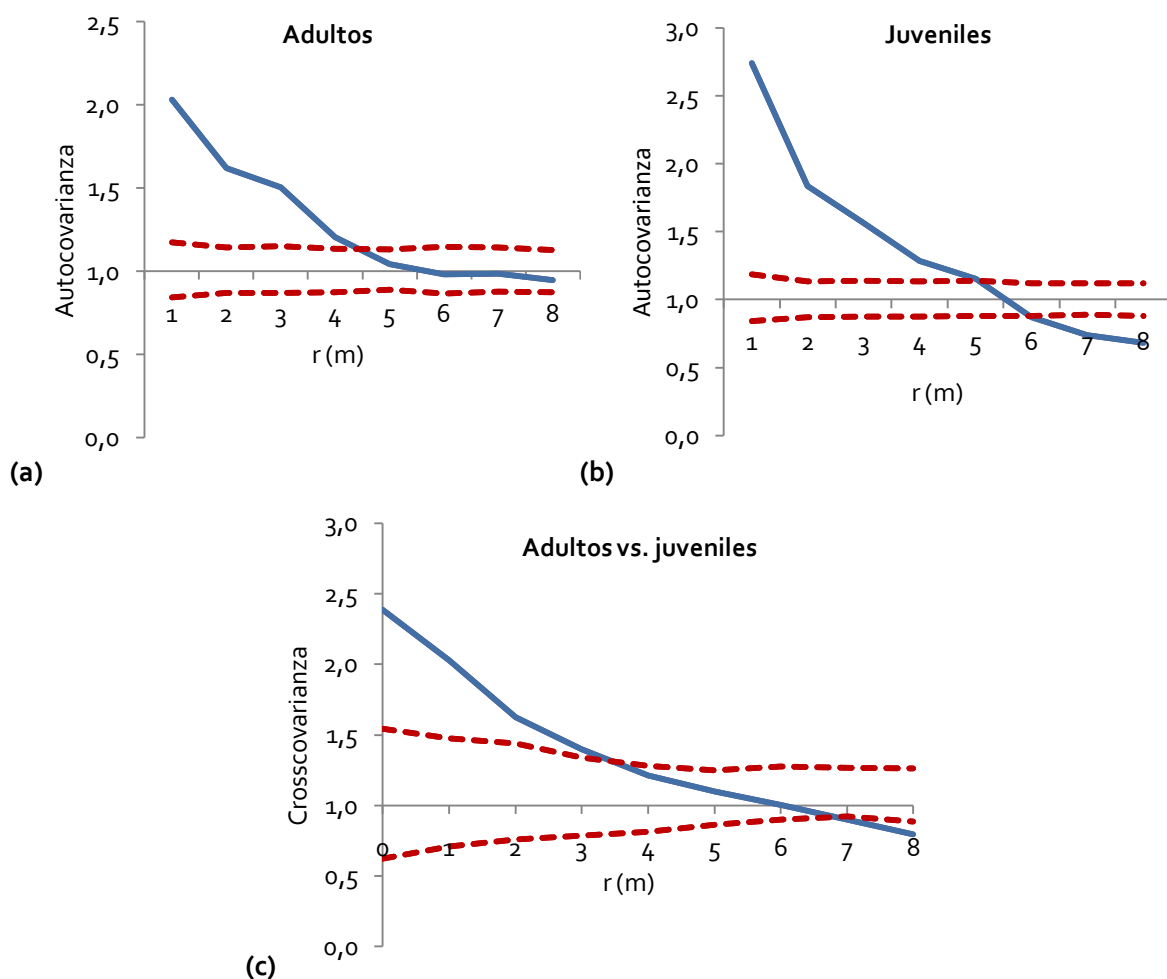


Figura 2.3 Funciones de covarianza promedio (línea continua) para *H. laricifolium* en función de la distancia radial r con límites de 95% de confianza (líneas punteadas). Autocovarianza de adultos y juveniles (a y b respectivamente) y covarianza cruzada entre ambos estadios (c)

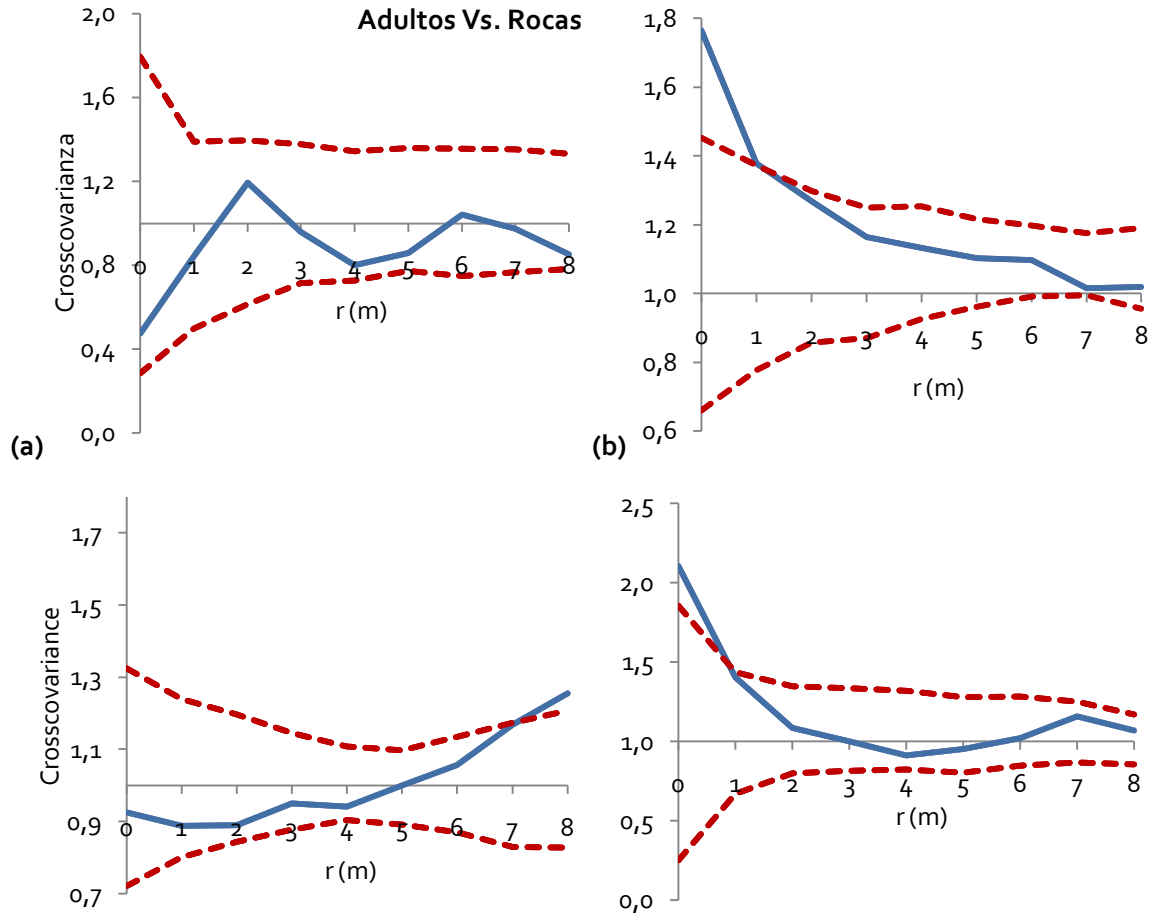


Figura 2.4 Funciones de covarianza cruzada (línea continua) representativas del tipo de interacción encontrado entre individuos adultos de *H. laricifolium* vs. Rocas en función de la distancia radial r con límites de 95% de confianza (líneas punteadas). (a) Al azar en P₁ y P₄, (b) agregada en P₂ y P₃.

2.3.4 Estructura espacial de conespecíficos de otras especies en el estrato emergente: (Meso escala)

Entre las especies codominantes del estrato emergente estuvieron: *Espeletia shultzii*, *Monticalia imbricatifolia*, *Blackiella bartsifolia*, *Espeletia spicata*, *Castilleja fissifolia*, *Oxylobus granduliferus*, *Lupinus eromonomos*, entre otras. Al igual que *H. laricifolium*, en todas las parcelas éstas especies mostraron patrones de distribución espacial intraespecífica altamente agregada, cada una con diferentes intensidades y a escalas que son igual o más amplias a las mostradas anteriormente. Como se discute más adelante, el predominio de este patrón de distribución en todas las especies puede revelar ciertas

características claves respecto a la heterogeneidad ambiental local y la importancia de la escala de análisis para el estudio de las interacciones bióticas.

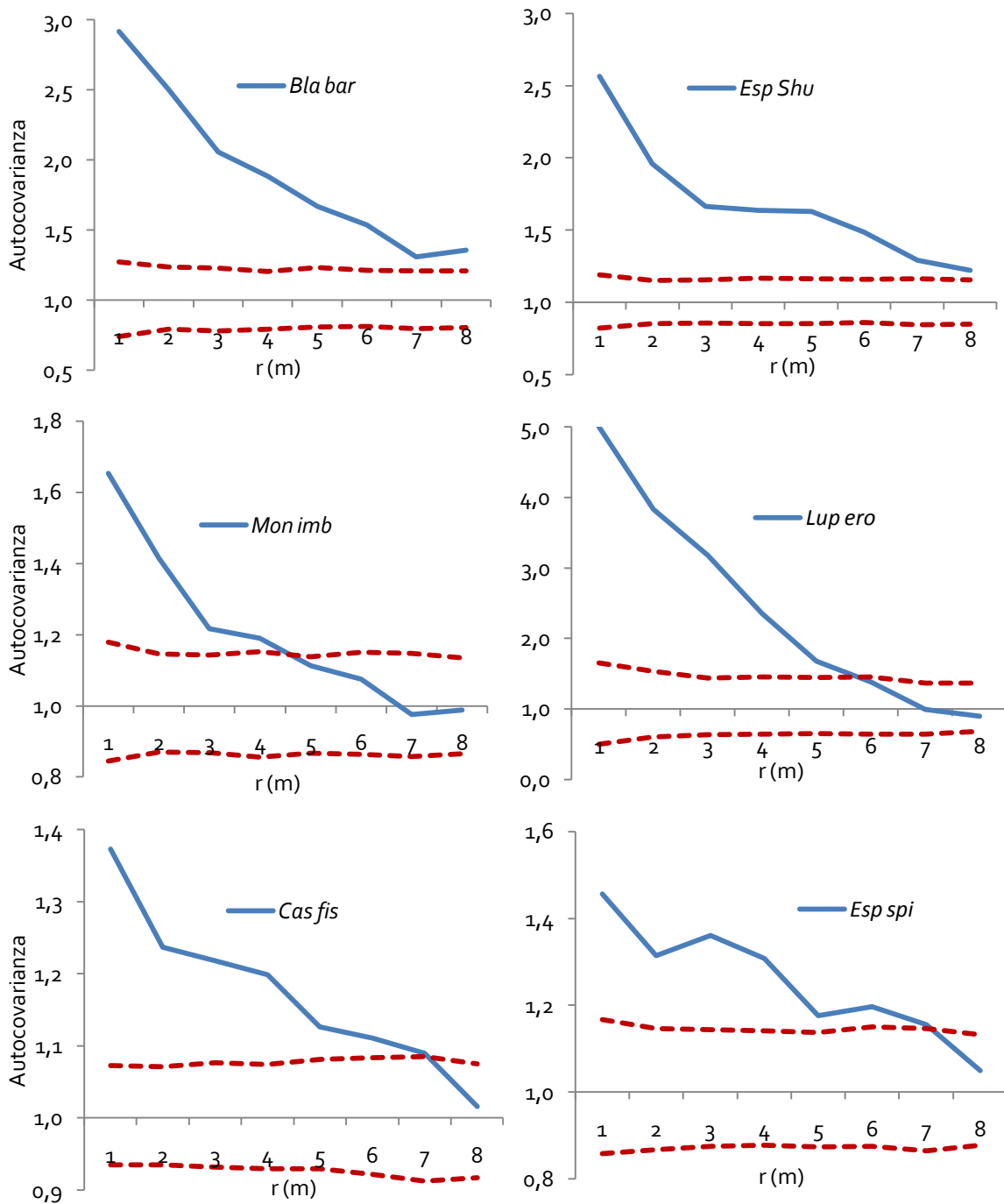


Figura 2.5 Funciones de autocovarianza (línea continua) representativas para el resto de las especies codominantes con *H. laricifolium* en el estrato emergente de la vegetación en función de la distancia radial r con límites de 95% de confianza (líneas punteadas).

2.3.5 Relaciones espaciales entre *H. laricifolium* y otras especies codominantes del estrato emergente:

Al evaluar si existían patrones de segregación o agregación espacial entre *H. laricifolium* y otras especies co-dominantes mediante funciones de covarianza cruzada, se encontraron patrones consistentes en algunos casos (Tabla 2.3). Por ejemplo, *Castilleja fissifolia* muestra generalmente una asociación espacial positiva con los arbustos, mientras que *Monticalia imbricatifolia* en todos los casos mostró independencia espacial con respecto a los mismos. Para otras especies, los resultados no fueron consistentes entre las 4 parcelas de estudio, siendo evidente la variabilidad de las respuestas entre sitios.

Es necesario recalcar que la composición y el número de especies en el estrato emergente fue variable entre las comunidades seleccionadas, es decir entre parcelas: P1 (4 especies); P2 (8); P3 (7); P4 (9). Es interesante que ninguna de las especies consideradas mostraron patrones de segregación espacial interespecífica (con respecto a *H. laricifolium*) entre los 0 y 8 m (Figura 2.6).

Tabla 2.3 Estructura espacial local de las especies codominantes con respecto a *H. laricifolium* en cada una de las parcelas de muestreo. Aleatoria (Al.) y Agregada (Ag.)

Especies	P1	P2	P3	P4
<i>Esp shu</i>	-	Ag.	-	Al.
<i>Oxy gra</i>	-	Ag.	-	-
<i>Bla bar</i>	Ag.	-	-	-
<i>Mon imb</i>	Al.	Al.	Al.	Al.
<i>Cas fis</i>	-	Ag.	Ag.	Ag.
<i>Esp spi</i>	-	-	Al.	-
<i>Lup ero</i>	-	-	Al.	Al.

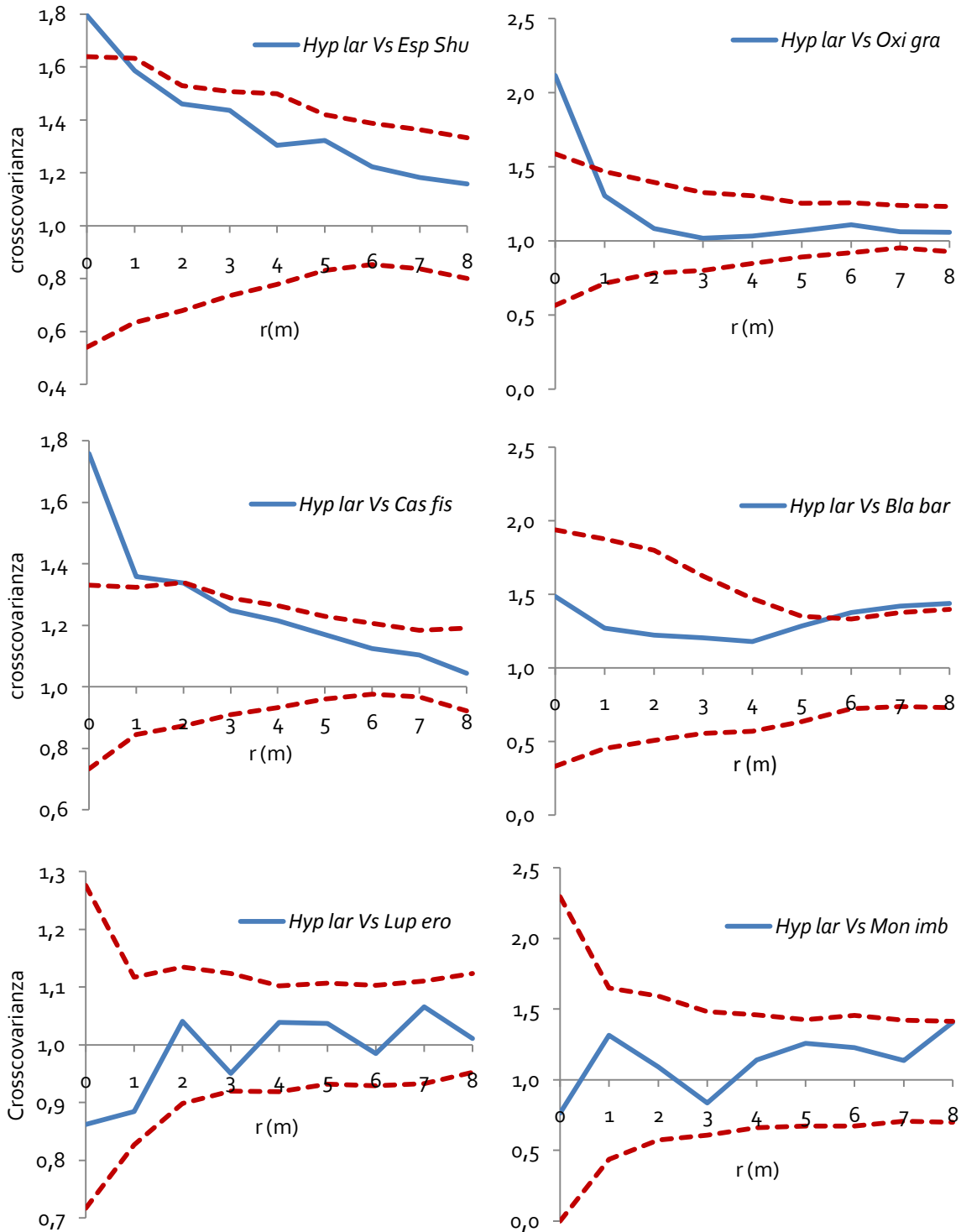


Figura 2.6 Funciones de covarianza cruzada (línea continua) representativas del tipo de interacción encontrado entre individuos de *H. laricifolium* vs. otras especies co-dominantes del estrato emergente en función de la distancia radial r con límites de 95% de confianza (líneas punteadas).

2.3.6 Estructura espacial (Micro escala):

El análisis comparativo de la cobertura de especies a nivel de microescala se realizó utilizando una prueba t pareada, contrastando los datos de cobertura obtenidos en la vecindad inmediata de los individuos de *H. laricifolium* (bajo la copa) con los datos obtenidos en puntos adyacentes (fuera de la copa). Tales resultados se muestran para cada parcela en las figuras 2.7 y 2.8.

La cobertura de conspecíficos fue en todos los casos significativamente mayor bajo la copa que fuera de la misma, en concordancia con la distribución altamente agregada entre adultos y juveniles del arbusto que se reporta en los resultados anteriores a nivel de meso escala. Las especies vegetales arbustivas con estrategias clonales de reproducción forman generalmente patrones agregados.

Con respecto a la cobertura de los heteroespecíficos son varias las especies que mantienen una asociación espacial positiva con *H. laricifolium* (especies cuya cobertura es significativamente mayor bajo la copa que fuera de la misma, ubicadas a la izquierda de las figuras 2.7 y 2.8). Sin embargo, también pueden identificarse un grupo de especies donde la cobertura promedio observada resultó mayor fuera de la copa del arbusto (barras a la derecha) y otras donde no se observan diferencias significativas (barras en el centro).

Aunque no en todos los casos se consiguieron diferencias significativas entre las dos situaciones (fuera y dentro de la copa), puede notarse que los patrones de asociación positiva y negativa entre las especies y la copa de *H. laricifolium* son bastante consistentes entre los 4 sitios de estudio. En el grupo de especies que tienden a mostrar una asociación positiva con el arbusto están *Castilleja fissifolia*, *Monticalia imbricatifolia*, *Lucilia venezuelensis*, *Senecio formosus* y *Agrostis toluscensis*.

Rumex acetosella y *Aciachne pulvinata* tienden a ser más frecuentes fuera de la copa de *H. laricifolium*. Por otro lado, *Hypochoeris setosus*, *Oenothera epilebiifolia*, *Calamagrostis heterophylla*, *Belloa longifolia* y *Geranium multiceps* son especies cuya cobertura es similar en ambas situaciones.

Otros parámetros referentes a la cobertura total, riqueza, equitabilidad y diversidad de las comunidades estudiadas fuera y dentro de la copa de *H. laricifolium* se ilustran en las figuras 2.9 y 2.10. La riqueza de especies resultó mayor bajo la copa de los arbustos que fuera de la misma en 3 de las 4 parcelas. En cuanto a la cobertura total de plantas se observa el mismo patrón en tres de las cuatro parcelas, con diferencias significativas únicamente en P₁, P₂ y P₄.

La equitabilidad en la abundancia relativa de las especies tendió a ser mayor dentro de la copa de *H. laricifolium* sólo P₂ y P₄. Finalmente, se presentan los índices de diversidad Shannon calculados en cada parcela, siendo sin excepción significativamente mayores la diversidad en los micrositios asociados que en los no asociados a la copa del potencial facilitador.

En éstos últimos resultados relativos a los atributos estimados para cada comunidad es interesante hacer énfasis en los casos donde no se obtuvo diferencias significativas lo que pudiera deberse nuevamente al efecto de la heterogeneidad ambiental que a ésta escala también estaría teniendo una influencia notable aumentando la dificultad de evaluar la magnitud real de los efectos generados a nivel de comunidades por la sola presencia de los arbustos.

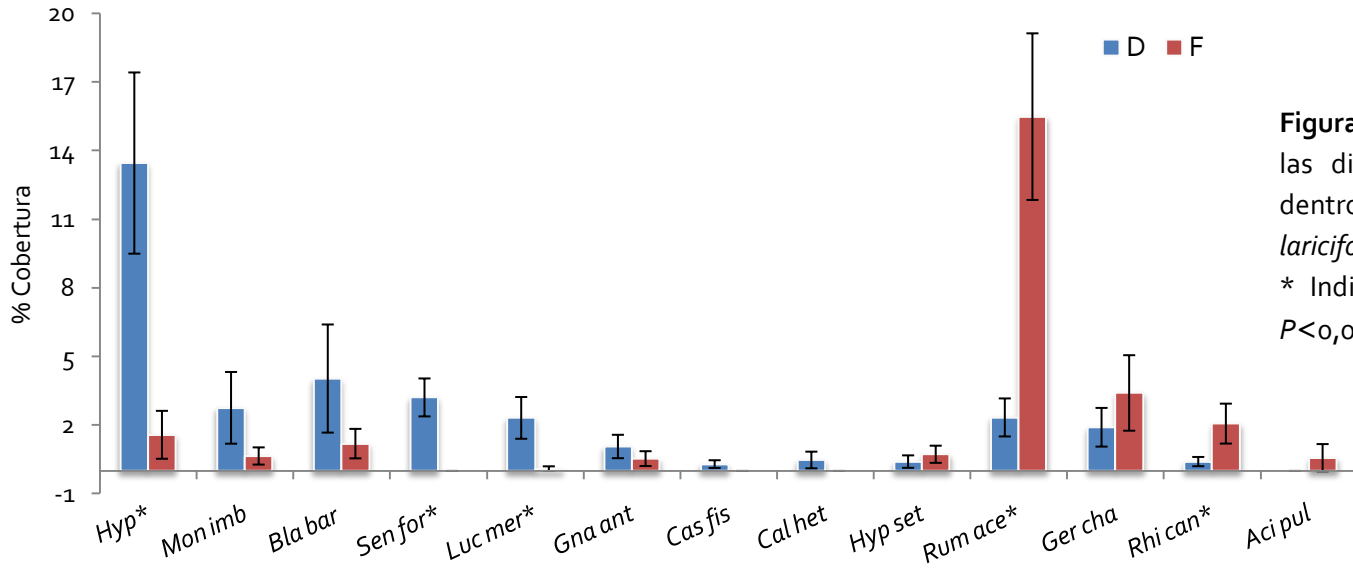
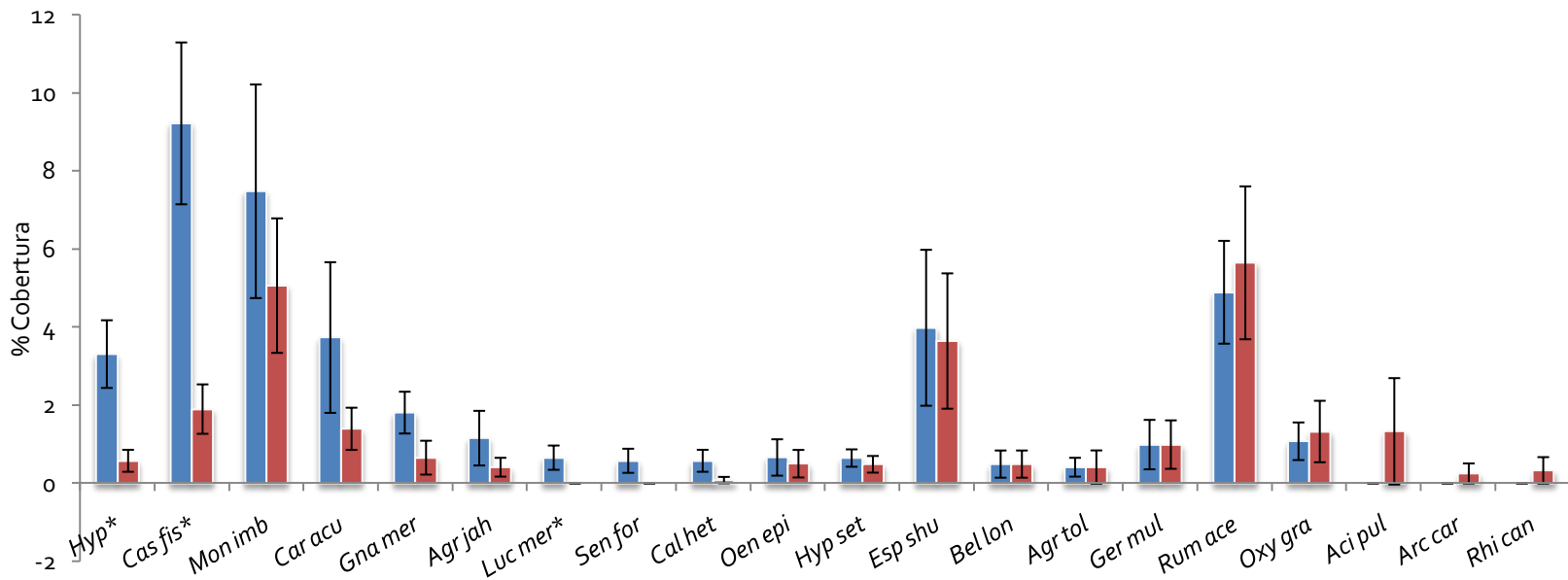
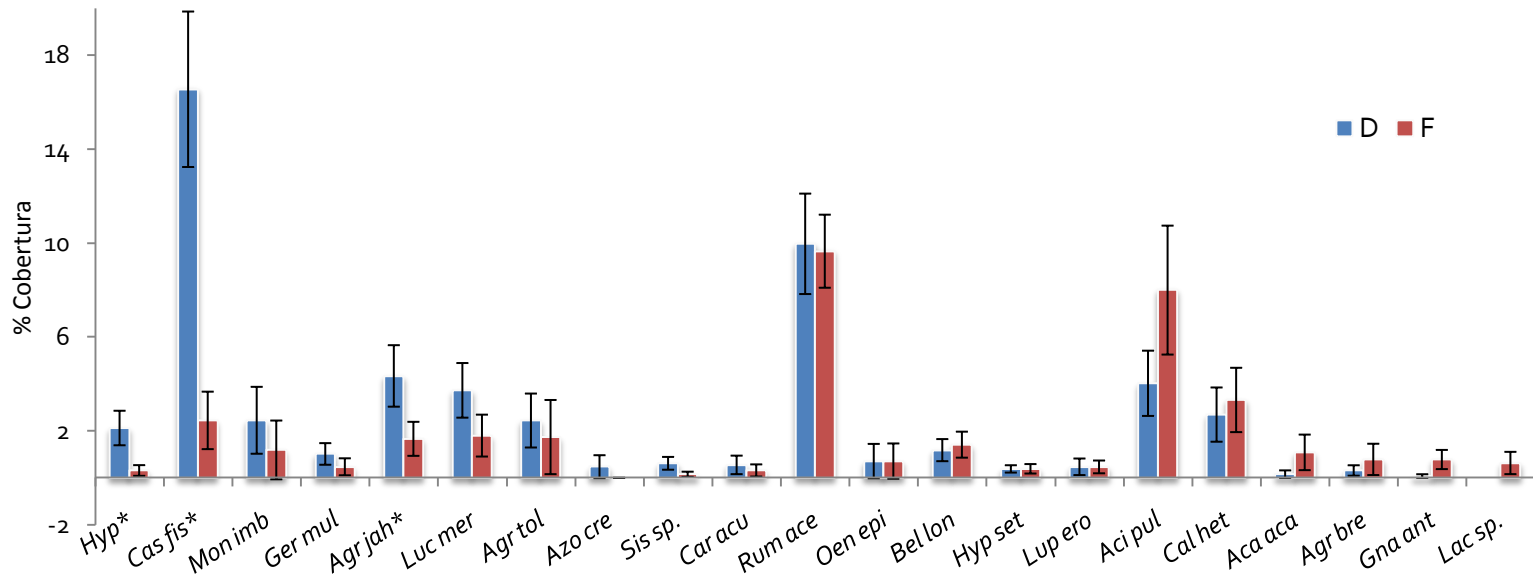


Figura 2.7 Porcentaje de cobertura de las diferentes especies encontradas dentro (D) y fuera (F) de la copa de *H. laricifolium*. Parcela 1 (a); Parcela 2(b). * Indica diferencias significativas en $P < 0,05$.

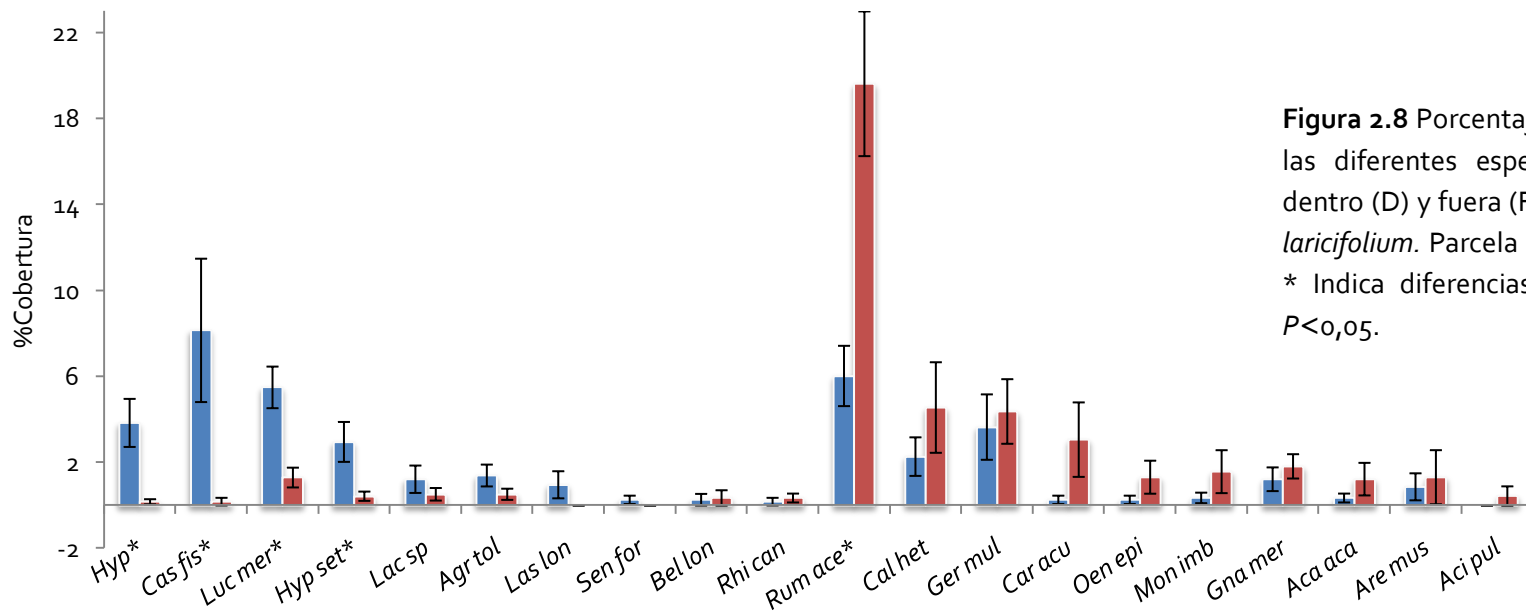
(a)



(b)



(a)



(b)

Figura 2.8 Porcentaje de cobertura de las diferentes especies encontradas dentro (D) y fuera (F) de la copa de *H. laricifolium*. Parcela 3 (a); Parcela 4(b). * Indica diferencias significativas en $P < 0,05$.

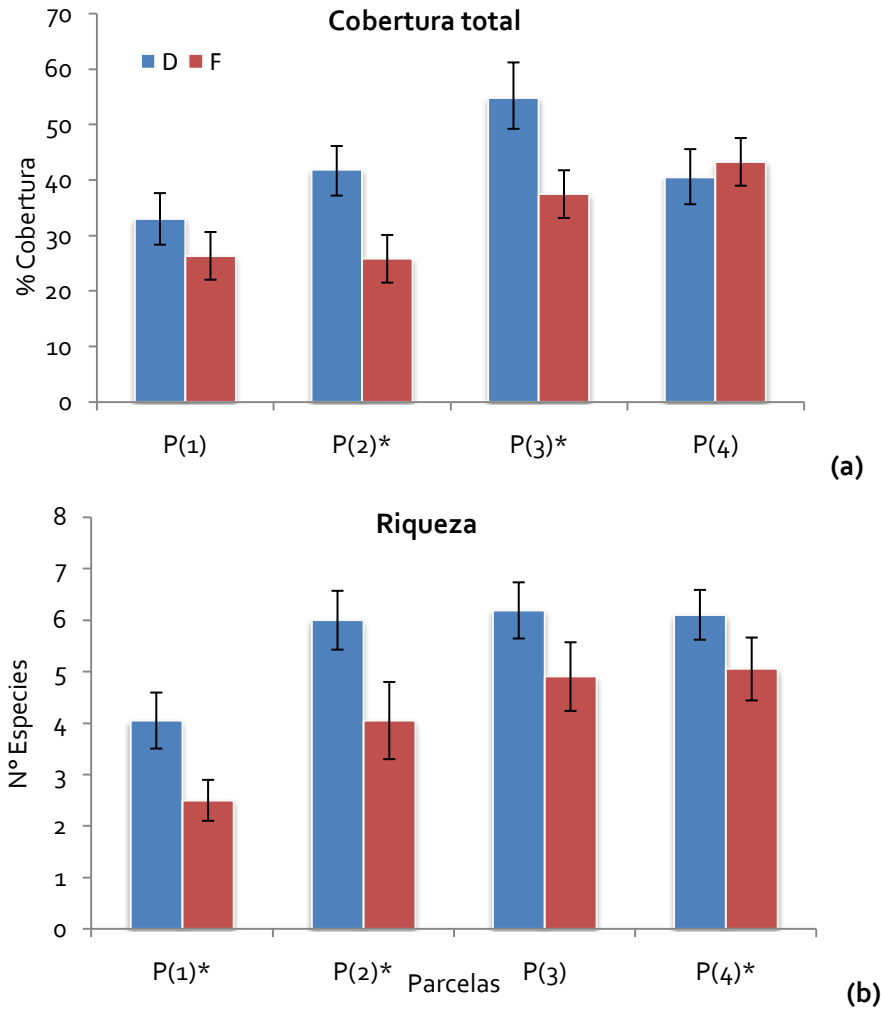


Figura 2.9 Porcentaje de Cobertura (a) y Riqueza (b) estimadas para cada una de las parcelas de estudio. *Indica diferencias significativas entre micrositos: dentro (D) y fuera (F) de la copa de *H. laricifolium*.

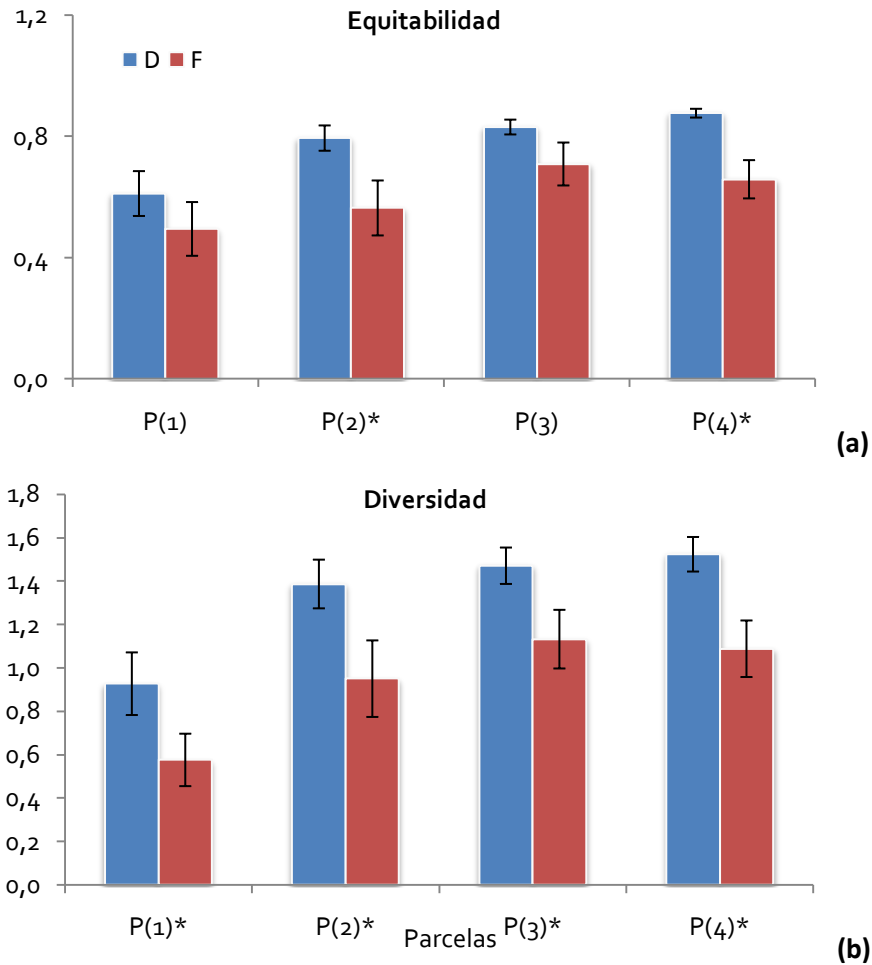
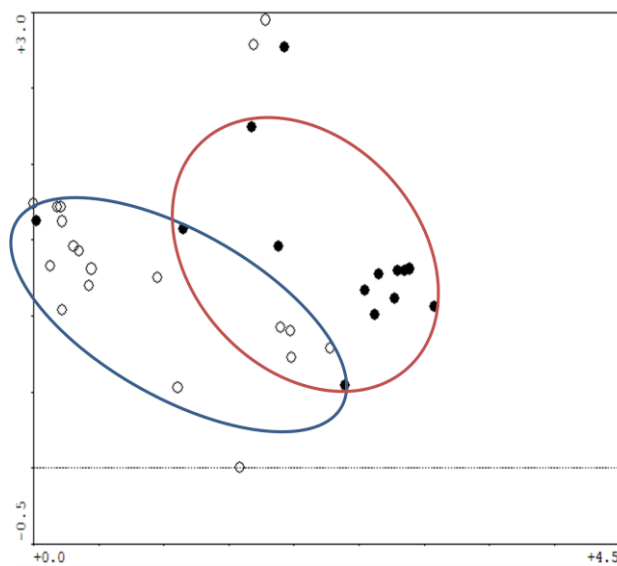


Figura 2.10 Equitabilidad (a) e Índice de diversidad de Shannon (b) calculados para cada una de las parcelas de estudio. *Indica diferencias significativas entre micrositios: dentro (D) y fuera (F) de la copa de *H. laricifolium*.

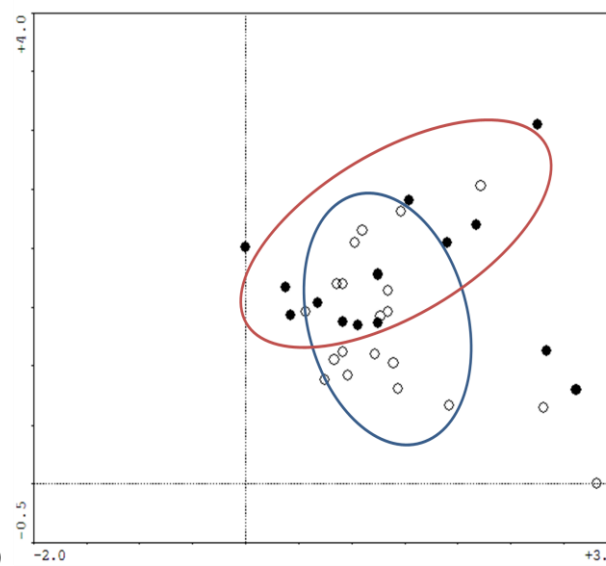
2.3.7 Análisis Multivariado:

Los diagramas de ordenación (ACL) nos muestran como a partir de los datos de cobertura de las especies obtenidos en los cuatro puntos de estudio pueden diferenciarse dos grupos de puntos, precisamente condicionados por los micrositios dentro y fuera de la copa de *H. laricifolium* (Figura 2.11). Sin embargo, las diferencias en la estructura de la comunidad en los anillos de muestreo dentro y fuera de la copa del arbusto es más clara en las parcelas 1 y 4. Las zonas de convergencia entre las nubes de puntos están relacionadas a la presencia de especies que no muestran ninguna "preferencia" aparente entre micrositios, razón por la que en algunos casos se hace menos evidente la

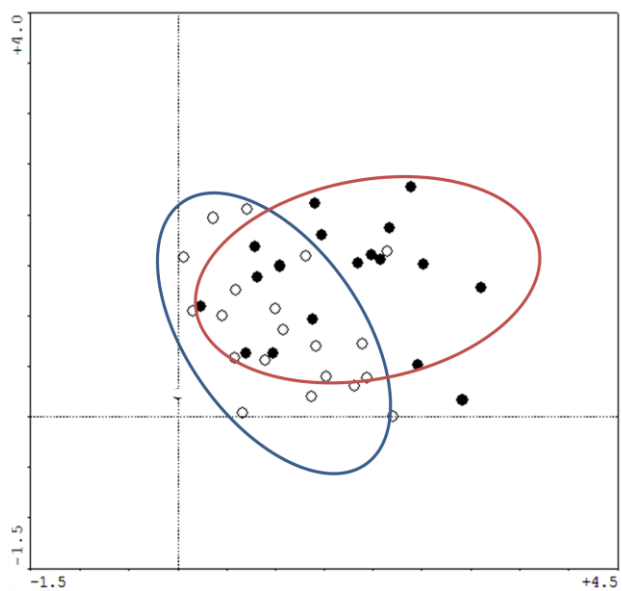
diferenciación de dichos grupos. En cuanto al diagrama de ordenación de las especies (Figura 2.12) aquellas que tienden a estar asociadas a la copa (ver figuras 7 y 8) se presentan con círculos azules en el análisis multivariado mientras que las que se observan con mayor cobertura fuera de la copa se presentan con círculos rojos (las que aparentemente no muestran preferencia alguna entre micrositios se presentan con círculos punteados amarillos). De este modo, es posible observar que la distribución de las especies clasificadas así no es aleatoria en el diagrama de ordenación, sino que las especies tienden a estar agrupadas en diferentes sectores del plano en función de su relación espacial con *H. laricifolium*.



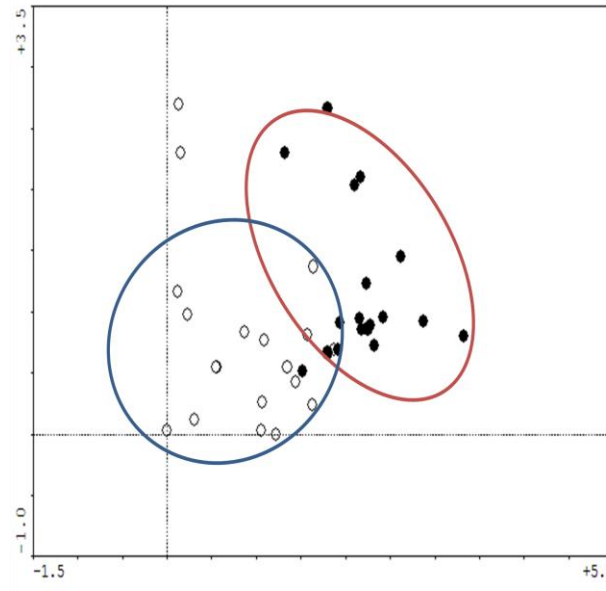
(a)



(b)



(c)



(d)

Figura 2. 11 Análisis de correspondencia linealizado (DCA) en función de la abundancia relativa de especies vegetales determinadas a partir de los muestreos dentro (símbolos vacíos- anillo azul) y fuera de la copa (símbolos llenos- anillo rojo) de *H. laricifolium*. (a) P1 primer y segundo eje (25.0 y 38.3 % de varianza) (b) P2 primer y segundo eje (17.4 y 25.3 % de varianza) (c) P3 primer y segundo eje (15.3 y 25.5 % de varianza) (d) P4 primer y segundo eje (13.8 y 24.3 % de varianza)

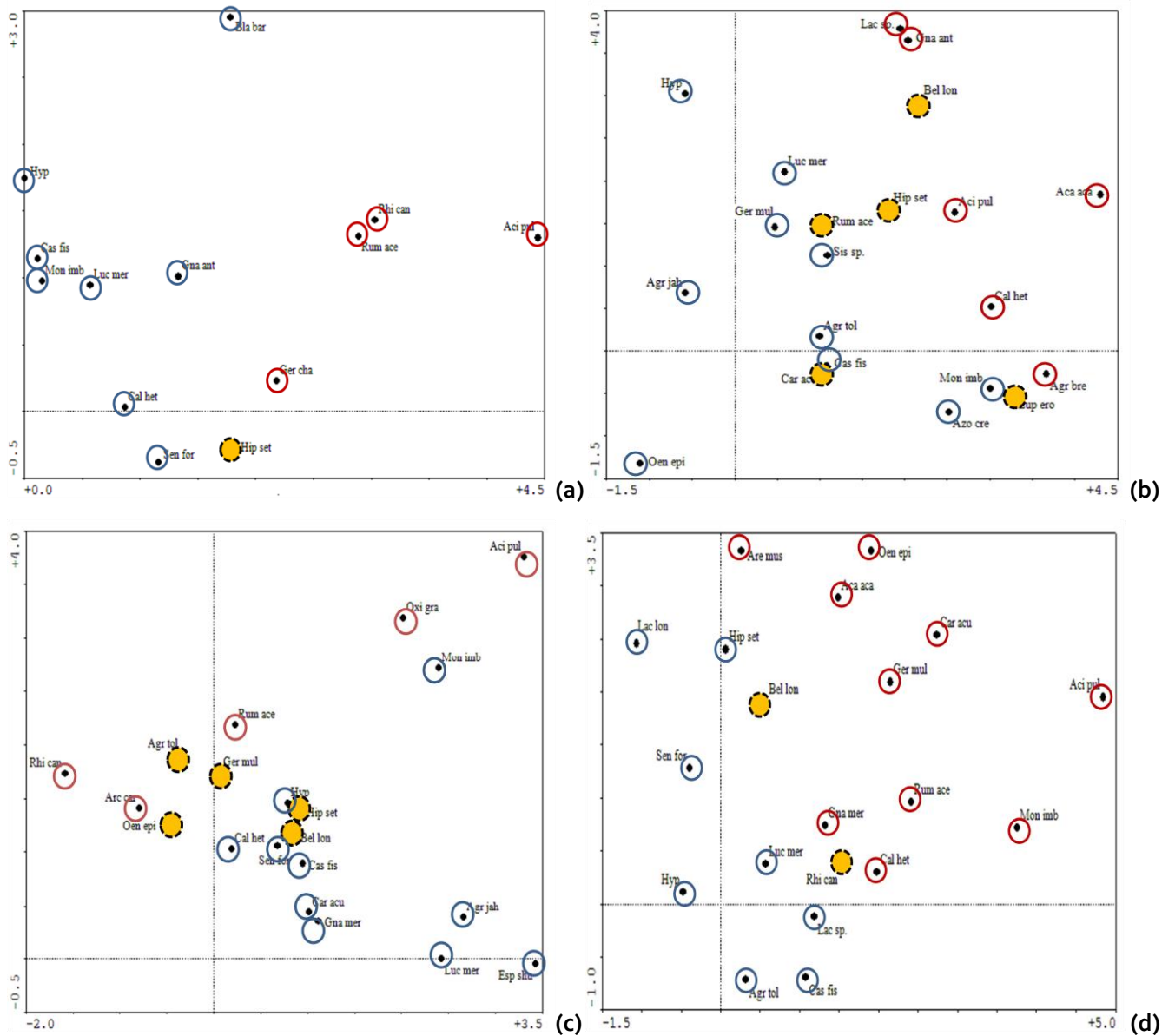


Figura 2. 12 Análisis de correspondencia linealizado (DCA) en función del total de especies vegetales identificadas a partir de los muestreos dentro (anillos azules) y fuera de la copa (anillos rojos) de *H. laricifolium*. Las especies que no muestran preferencia entre micrositios son representadas por círculos amarillos discontinuos.

2.4 Discusión

Existe un grupo de factores causantes de los distintos patrones que pueden observarse a nivel espacial; éstos pueden ser clasificados a grandes rasgos en tres categorías: (1) Morfológicos basados en el tamaño y patrón de propagación de las especies, (2) Factores ambientales que son por sí mismos espacialmente heterogéneos, (3) Fitosociológicos que implican que el arreglo espacial de una especie afecte la ocurrencia de otra mediante su interacción (Kershaw 1964). En función de nuestros resultados, discutiremos la posible influencia de éstos factores, que sin duda operan a diferentes escalas.

2.4.1 Análisis a Meso-escala: La escala en estudios ecológicos es algo de suma importancia: un cambio en la resolución implica que una mayor proporción de la heterogeneidad del sistema pueda salir a relucir o sea completamente ignorada. Pensando en ello, la primera serie de análisis realizados a meso escala nos permitió generar un diagnóstico preliminar detallado tanto de la ecología poblacional como del entorno biótico y abiótico en el que se encuentra inmersa la especie aquí considerada como facilitadora. Contar con éste tipo de información luego de una primera fase descriptiva fue determinante para prever importantes implicaciones que debían ser cuidadosamente consideradas a microescala; por ejemplo, al encontrar de manera consistente fuerte agregación espacial de los conoespecíficos de *H. laricifolium* a una escala de 4-5 m se intentó corregir posibles efectos enmascarantes de la facilitación al muestrear en áreas abiertas inmediatamente fuera de los arbustos (muestras pareadas) en lugar de al azar. Esto como una manera de descartar en primer lugar; que la presencia de *H. laricifolium* esté asociada a micrositios ambientalmente más favorables en términos edáficos y que el resto de las especies asociadas estén respondiendo a esta heterogeneidad de condiciones ambientales y no al efecto directo de su cobertura. Y en segundo lugar, que la presencia de otras especies del estrato emergente (también agregadas a esa misma escala) causaran confusión acerca de los efectos realmente atribuibles al arbusto.

Haber evaluado éste tipo de detalles permitió que el diseño de muestreo posterior fuera lo más acertado posible para evaluar de una manera más satisfactoria las relaciones espaciales entre *H. laricifolium* y la vegetación herbácea ubicada fuera y bajo su copa, pues de antemano sabíamos que estos últimos datos nos ofrecerían una medida biológicamente más interpretable de la estructura espacial local en éstas comunidades.

A pesar de que las cuatro comunidades estudiadas están ubicadas dentro de una misma área geográfica, existe una notable variabilidad tanto en la composición como en el número de especies y sus respectivas densidades. Además, es interesante que esta heterogeneidad se refleja también en variaciones en los patrones de asociación espacial interespecíficas encontrados. Esto llama la atención sobre el peligro de derivar conclusiones a partir del estudio de una única localidad y nos muestra que la heterogeneidad ambiental de este páramo desértico puede modificar en gran medida las relaciones espaciales entre especies. Este hecho da cuenta de las particularidades asociadas al páramo desértico caracterizado por una heterogeneidad interna a nivel florístico y ecológico; lo que a su vez, es el reflejo de la heterogeneidad de las condiciones físicas. En nuestra área de estudio, los afloramientos rocosos de las altas cumbres y la diversidad de formas producto del modelado glacial constituyen hábitats diferentes para la vegetación, que generalmente se encuentra formando mosaicos correlacionados con la disposición espacial de los factores del hábitat (i.e. agua, pendiente, sustrato). No en vano se ha identificado a la heterogeneidad ambiental como una de los rasgos más característicos en sistemas de alta montaña tropical (Young y León 2006). Se hace necesario por lo tanto un análisis de cómo varían las condiciones ambientales entre los diferentes sitios estudiados y su posible efecto sobre la densidad de *H. laricifolium* y sus relaciones espaciales con otras especies.

Así mismo, las bajas densidades poblacionales fueron una característica común no solo para ambas clases de tamaño de *H. laricifolium* sino para el resto de las especies codominantes en el estrato emergente. En este sentido, se debe tener presente que el páramo Altiandino es altamente diverso y la cobertura de la vegetación disminuye a lo

largo del gradiente altitudinal siendo común encontrar bajas densidades poblacionales dentro de sus comunidades (Calero y Baruch 1986, Monasterio 1979).

En el trópico la alta diversidad origina de por sí bajas densidades (Condit *et al.* 2000), sin embargo; el condicionante que mejor explica dicha disminución de la cobertura vegetal con el aumento en altitud es la influencia conjunta de factores estresores abióticos propios de la topografía y el clima perigalcial tropical intenso del piso Altandino, que sin duda suponen una limitante en la productividad de las especies que allí hacen vida (Grime 1977). Por otro lado, las bajas densidades poblacionales observadas para las diferentes especies del estrato alto sugieren que la intensidad de la competencia intra e interespecífica debería ser relativamente baja, a menos que esta ocurra dentro de parches con condiciones ambientales más favorables donde las densidades tienden a alcanzar valores mayores.

La agregación encontrada a cortas distancias (entre 0 y 4 m) tanto a nivel de adultos de *Hypericum laricifolium*, como entre éstos con respecto a los juveniles, puede considerarse como un ejemplo clásico de patrones espaciales determinados por factores morfológicos y reproductivos. Los ejemplos más claros de esta categoría provienen de especies con estrategias de crecimiento clonal (Mahdi y Law 1989, Rees 1996, Pacala y Levin 1997, Gough *et al.* 2002). En nuestro caso, la mayoría (si no la totalidad) de individuos de *H. laricifolium* considerados como juveniles en nuestro muestreo eran producto del crecimiento clonal en dicha especie; donde el sistema de rizomas generó rebrotes que emergieron generalmente bajo la copa de la planta madre, lo que con el tiempo resulta en una estructura poblacional donde adultos y "juveniles" desarrollan y mantienen patrones espaciales agregados. En el caso de la agregación espacial entre adultos, es posible que esta esté vinculada también a la ocurrencia de condiciones ambientales heterogéneas que promueven su agregación en sitios más favorables, un aspecto que debe ser analizado en más detalle.

Respecto al hecho de que es predominante la reproducción vegetativa; es importante agregar que la propagación clonal bajo estrés ambiental severo sugiere la permanencia biológica como estrategia. Entre las ventajas para *H. laricifolium* de dicha

característica se encuentra el incremento de la tolerancia al estrés, y una mejor explotación de recursos cuando son espacial y temporalmente heterogéneos (Diggle *et al.* 1998, Peltzer 2002). Adicionalmente, Billings (1987) y Körner (1999) sugieren que a mayores elevaciones la producción periódica de flores y semillas puede ser un modo de propagación riesgoso. Afirman también, que la reproducción vegetativa tiende a aumentar en proporción en gradientes altitudinales, haciéndose mayor o igual con respecto a la sexual hacia el extremo más alto. De hecho, a menores elevaciones *H. laricifolium* se muestra como colonizadora exitosa a través de semillas (Sarmiento L. 2010 com pers.) lo que hace necesaria una revisión más profunda a cerca de la variación en las estrategias reproductivas de ésta especie en el gradiente altitudinal.

Del arreglo espacial altamente agregado que también exhiben las codominantes del estrato emergente (tales como: *Espeletia shultzii*, *Monticalia imbricatifolia*, *Blackiella bartsifolia*, *Espeletia spicata*, *Castilleja fissifolia*, *Oxylobus granduliferus*, *Lupinus eromonomos*), podemos sugerir de acuerdo con lo observado en campo que *C. fissifolia*, y *M. imbricatifolia* pudieran corresponder nuevamente a la categoría de factores morfológicos como responsables de estos patrones pues de hecho, se observó una importante proporción de rebrotes en las inmediaciones de los adultos. Para *E. Shultzii*, Smith (1984) sugiere que la agregación espacial intraespecífica puede estar vinculada a que las semillas son dispersadas a muy cortas distancias (el 90% de las mismas cayeron a menos de 2 m de la planta madre en la zona estudiada por este autor en el páramo andino). Así, es posible que juveniles y adultos terminen desarrollando patrones de agregación espacial. Sin embargo, resulta interesante que en el caso de poblaciones de *E. schultzii* que se establecen en áreas en sucesión secundaria en el páramo andino (Llambí *et al.* 2004), se observa una pérdida de la intensidad de la agregación espacial desde los juveniles que se establecen en parcelas en etapas serales tempranas (fuertemente agregados) y los adultos que logran sobrevivir en etapas serales más avanzadas (distribuidos al azar). Esto sugiere que en este caso, una mayor intensidad de competencia intraespecífica (y de mortalidad denso-dependiente) dentro de los parches

de juveniles pudiera ser responsable de la pérdida de agregación espacial durante el proceso de establecimiento de la especie en áreas perturbadas.

No resulta sencillo establecer con exactitud qué factor específico es el determinante en el resto de los casos, pues cada una de éstas especies tiene una respuesta diferencial en términos de intensidad y escala de agregación entre los 0 y 8 m de distancia. Recordemos la marcada compartimentalización del espacio que describe Monasterio (1979) entre los 4.100 y los 4.300 m., que supone al mismo tiempo un mosaico de diversos hábitats en los que se ve favorecida la agregación. En este sentido, es interesante que no se observa en ninguna de las especies estudiadas el tipo de patrones regulares o de segregación espacial intraespecífica que ha sido reportada para especies dominantes (particularmente de arbustos) en ambientes extremos desérticos y de tundra, y que han sido atribuidos a una competencia intraespecífica intensa por recursos edáficos (ver Chapin *et al.* 1989; Fonteyn y Mahall 1981).

Atendiendo a la disposición espacial de las rocas como elemento microtopográfico de relevancia, sus altos niveles de agregación concuerdan con lo esperado, siendo éste hecho un reflejo más de la mencionada heterogeneidad ambiental. Sin embargo su interacción espacial con individuos adultos de *H. laricifolium* no fue estrictamente positiva. Al no encontrar patrones consistentes se pudo descartar entonces una asociación obligatoria para el establecimiento o crecimiento de la especie con zonas de mayor cobertura rocosa, y al mismo tiempo la posibilidad de un efecto enmascarante de la cobertura rocosa que pudiera generar ruido al momento de evidenciar procesos de facilitación ofrecidos por el arbusto a microescala.

No obstante, en diversas oportunidades se ha reportado para especies de alta montaña tropical una asociación espacial positiva con la presencia de rocas superficiales (Pérez, 1991; 1992, Kleier y Lambrinos 2005, Puentes 2010). Por lo tanto, no se excluye la posibilidad de que ocurran efectos positivos entre rocas y otras especies del Altiandino, pues además de la facilitación por agentes bióticos, los elementos físicos locales también juegan un papel importante en modelar los patrones de las comunidades, particularmente para el establecimiento y éxito de los juveniles.

A partir de las funciones de covarianza cruzada se pudo inferir el tipo de relación espacial existente entre los *H. laricifolium* y otras especies dominantes del estrato emergente. Los patrones variaron de agregados a aleatorios, pero en la mayoría de los casos esas tendencias no se repitieron entre parcelas; ya sea por la baja densidad de las especies o por su ausencia (Tabla 2.2). Sin embargo, llama la atención el caso de *C. fissifolia*, que tendió a mostrar una asociación positiva con *H. laricifolium* en todas las parcelas. La abundancia de *C. fissifolia* bajo la copa del arbusto debe ser tomada en cuenta, ya que pudiera hacer más difusos los efectos facilitadores atribuibles al arbusto en su vecindad inmediata. No obstante, es importante mencionar que bajo las presentes condiciones éstas especies nunca llegaron a igualar en dimensión y cobertura de la copa a los arbustos.

Por otro lado, es interesante que no se observó ningún caso de segregación espacial interespecífica entre las especies co-dominantes en el estrato alto (un proceso conocido como "heteromiopía" y que pudiera permitir la coexistencia entre competidores dominantes (Murrell y Law 2003). Esto sugiere que la competencia interespecífica pudiera no ser un proceso importante para las especies dominantes en este ambiente o que sus efectos pudieran estar siendo enmascarados por una marcada heterogeneidad local en las condiciones abióticas.

2.4.2 Análisis a Micro-escala:

En los resultados presentados hay evidencia sugerente de procesos de facilitación proporcionados por *H. laricifolium* en el Páramo desértico de Los Andes Venezolanos. Nuestra experiencia a microescala sugiere la posibilidad de que las interacciones espaciales positivas entre plantas sean importantes en este ambiente estresante, como determinantes biológicos de la composición y diversidad de las comunidades en el Altandino. Discutiremos a continuación los puntos más relevantes de las diferencias encontradas entre micrositios.

Se considera que la productividad de un sitio, o más concretamente su biomasa, está estrechamente relacionada a la severidad ambiental (e.g. Grime 1973; Michalet *et al.*

2006). Aunque la cobertura vegetal no es un óptimo indicador de la biomasa porque omite la dimensión vertical de la vegetación, es probable que en el caso de la vegetación abierta de alta montaña (que comúnmente es de baja estatura) sí exista una buena correlación. En este sentido, el porcentaje de cobertura de conspecíficos y heteroespecíficos fue consistentemente mayor bajo la copa de los arbustos de *H. laricifolium* que en áreas abiertas equivalentes.

Se ha afirmado que la forma de crecimiento leñosa afecta su microclima principalmente al interceptar la radiación solar, lo que desencadena una serie de efectos en: la disponibilidad hídrica a través de una reducción de la evaporación directa desde el suelo; en los regímenes térmicos reduciendo la amplitud de la variación de temperaturas; en la incorporación de nutrientes a la superficie mediante la producción de hojarasca; y consecuentemente bajo condiciones más húmedas y menos extremas pudiera además favorecerse la tasa de liberación de nutrientes por descomposición. Si bien no conocemos los mecanismos concretos mediante los cuales las plantas asociadas a la copa de *H. laricifolium* pudieran beneficiarse de su cobertura (pero ver capítulo III), ésta serie de cambios mencionados pudieran mejorar las condiciones microambientales en estos ambientes extremos, y por tanto pudieran estar involucradas en que las áreas sombreadas bajo la copa de *H. laricifolium* posiblemente tengan un importante efecto estructurante en las comunidades estudiadas del páramo desértico, causando un incremento en la cobertura y en la diversidad local de especies.

Tales efectos atribuidos a la copa de diferentes especies arbóreas han sido descritos por diversos autores en ecosistemas que van desde dunas costeras y sabanas hasta arbustales mediterráneos y desiertos (e.g. Suzan *et al* 1996, Shumway 2000, TewskburyyLoyd 2001, Pugnaire y Luque 2001, Tirado y Pugnaire 2003). La facilitación mediada por formas de vida arbóreas parece ser un fenómeno crítico en ambientes secos: más de la mitad de los ejemplos demostrados provienen de esos hábitats (Flores y Jurado 2003). Sin duda, el factor hídrico es un limitante fundamental en alta montaña tropical donde las plantas están sometidas a estrés estacional, se encuentran bajo grandes

demandas evaporativas y los rasgos xeromórficos son dominantes en la vegetación (Leuschner 2000).

Pero el efecto facilitador de una especie no solo depende de la magnitud de los cambios microambientales que pueda ejercer sino también del número de especies en el pool regional que responden claramente a esa heterogeneidad biológicamente generada. Consecuentemente, en función de la presencia de los arbustos encontramos una clara diferenciación (a nivel espacial y cualitativo) de 3 grupos de especies: aquellas que ocurren con mayor frecuencia bajo la copa (ej. *Castilleja fisifolia*), otro compuesto por las que aparentemente no muestran "preferencia" alguna entre micrositios, y por último; aquellas que ocurren más frecuentemente en los interespacios abiertos (ej. *Aciachne pulvinata*, *Rumex acetosella*). Éste hecho pudiera reflejar una diversidad de respuestas funcionales que dependerían estrechamente de las estrategias de historia de vida y ecofisiológicas de cada especie. Por ejemplo, *Aciachne pulvinata*, es característica de zonas de páramo abierto y de zonas degradadas por sobrepastoreo. Así mismo, *Rumex acetosella* es una especie invasora exótica tolerante al estrés, característica de zonas abiertas e intervenidas (Sarmiento *et al.* 2003; Molinillo y Monasterio 2006). *R. acetosella* domina las etapas serales tempranas en parcelas agrícolas abandonadas en sucesión secundaria en el Páramo Andino, disminuyendo en abundancia durante el proceso de regeneración. Similarmente, Llambí *et al.* (2004) reportan que la misma se encuentra espacialmente segregada a escala local de individuos adultos de *E. schultzei* en parcelas sucesionales tardías.

Por otro lado, las especies asociadas positivamente con *H. laricifolium* probablemente se encuentran cerca de sus límites de tolerancia fisiológicos en un ecosistema que muy bien pudiera ser considerado como un extremo del gradiente de severidad ambiental existente en los Andes tropicales. Solo para nombrar algunos, Kikvidze (1995); Choler *et al.* (2001) y Cavieres *et al.* (2008), encuentran que la facilitación (i.e. interpretada como fuerte asociación espacial) incrementa con el aumento en la altitud o exposición, siendo particularmente más fuerte para especies cercanas a su límite

superior de distribución. En este sentido la facilitación podría estar promoviendo la expansión de nichos en ambientes severos para estas especies.

No obstante, es interesante mencionar que el caso de *Castilleja fissifolia* reviste cierta complejidad en los términos de nuestra investigación. Si bien es una especie que muestra un claro patrón de asociación espacial positiva con el arbusto, pertenece a un género y a una familia (Orobanchaceae) ampliamente reconocida por su carácter hemiparasítico. Las especies de este grupo tienen la capacidad de establecer conexiones con el sistema vascular de la planta huésped vía haustorios pudiendo parasitar las raíces de una gran variedad de familias de angiospermas de las que se ha comprobado mejoran notablemente su desempeño gracias a la obtención de agua y/o nutrientes así como también de otras sustancias con fines defensivos que disminuyen la herbivoría (Heckard 1962, Adler 2003). En este sentido, es posible que el patrón de asociación positivo aquí encontrado sea el resultado de que las raíces de *C. fissifolia* estén fisiológicamente conectadas con las de *H. laricifolium*. La falta de información acerca de este tipo de interacciones parasíticas es generalizada a pesar de que los botánicos europeos del siglo antepasado fueron los primeros en investigar esta característica en éste grupo de plantas.

Finalmente, una de las preguntas más debatidas por los ecólogos ha sido cómo las interacciones bióticas afectan la diversidad, ya que ésta es mucho más que un indicador descriptor cuantitativo del número de especies: su significancia funcional se relaciona estrechamente con la dinámica, estabilidad y muchas otras propiedades de los ecosistemas. Así, otro aspecto importante a resaltar, son las implicaciones que derivan de encontrar que la presencia del arbusto siempre tuvo efectos positivos en la diversidad de especies, y que tales cambios se correspondieron con efectos positivos en la riqueza, equitabilidad o en ambos.

Podría pensarse que al igual que los cojines en sistemas de alta montaña andina de mayor latitud (Arroyo *et al.* 2003, Badano y Cavieres 2006, Cavieres *et al.* 2007), la forma de vida arbustiva en los Andes del norte posiblemente es capaz de incrementar también la complejidad del paisaje al crear hábitats con un microclima diferente al de áreas abiertas circundantes y tal incremento se corresponde con una mayor diversidad de

plantas vasculares. Farji-Brener *et al.* (2009), trabajando con *Hypericum irazuense* en la alta montaña tropical costarricense, reporta la existencia del efecto nodriza al encontrar en todos los casos mayor cantidad de especies bajo la copa del arbusto que en áreas abiertas adyacentes. Estos autores encuentran además que las tasas evapotranspiratorias son significativamente menores bajo la cobertura de la copa y finalmente muestra evidencia que apoya la SGH, pues el mencionado efecto positivo varió en un gradiente de severidad ambiental según lo postulado. Concluyen resaltando que los arbustos de páramo deberían ser un foco relevante en los esfuerzos de conservación, dados sus trascendentes efectos en la riqueza de especies, pues tal efecto facilitador pudiera tener aplicabilidad en la restauración de ambientes de alta montaña (que sin duda cada vez son más amenazados por agentes del cambio global).

Podemos sugerir entonces que *H. laricifolium* al crear y mantener nuevos hábitats (i.e. mediante cualquiera de los mecanismo que antes sugerimos), pudiera incrementar la diversidad local al modificar la entrada, persistencia o abundancia de especies que de otro modo no estarían presentes en la comunidad o estarían presentes con abundancias menores. Esto se corresponde cabalmente con el concepto de “Ingenieros ecosistémicos” *sensu* Jones *et al.* (1997), lo que al mismo tiempo pudiera indicarnos que estamos frente a una especie clave en la estructura y funcionamiento de las comunidades y del ecosistema.

En resumen; aunque inferir procesos a partir de patrones es generalmente problemático, nuestras sugerencias están en línea con las consideraciones teóricas y evidencias empíricas de que los patrones espaciales a escala fina están recíprocamente interrelacionados con las interacciones bióticas planta-planta (e.g. Purves y Law 2002; Llambí *et al.* 2004; Seabloom *et al.* 2005). En particular, un incremento en la competencia supone segregación espacial entre las especies, mientras que interacciones positivas interespecífica conlleva a una agregación espacial. La evidencia empírica aquí recogida apunta hacia un efecto positivo de la forma de crecimiento arbustivo sobre la riqueza, diversidad y equitabilidad de las comunidades del piso Altiandino.

Por otro lado, se tiene claro el carácter condicional de los procesos de facilitación ya que diferentes factores (e.g. tamaño de benefactor, estadio y hábito de las

beneficiarias, estrés hídrico, radiación, temperaturas) pueden tener efectos independientes sobre parámetros observados (e.g. productividad, diversidad, abundancia, desempeño, distribución) en condiciones diferentes (Tewksbury y Loyd 2001). De ahí la necesidad de considerar múltiples factores cuando se examina la importancia general de cualquier especie facilitadora en la estructuración de las comunidades (Callaway y Walker 1997). Atendiendo a la importancia de esta acotación, veremos en el capítulo III como se aborda una perspectiva más mecanística en función de mejorar nuestra comprensión de los efectos de *H. laricifolium* en la estructuración de las comunidades del Altiandino.

Capítulo 3. CONDICIONES MICROAMBIENTALES ASOCIADAS A LOS ARBUSTOS DE *Hypericum laricifolium* Y SUS CONSECUENCIAS EN EL DESEMPEÑO ECOFISIOLÓGICO DE OTRAS ESPECIES HERBÁCEAS

3.1 Introducción:

Investigaciones recientes revelan que las interacciones positivas (i.e. facilitación) entre especies son determinantes en los procesos estructurantes (e.g. mantenimiento de la diversidad, sucesiones, invasiones, resiliencia y estabilidad de ecosistemas) y la dinámica de comunidades vegetales (Callaway 1997, Callaway y Pugnaire 1999, Gomez-Aparicio *et al.* 2004, Llambí *et al.* 2004, Michalet *et al.* 2006). Enfatizan además, en el hecho de que este tipo de interacciones pueden hacerse más comunes bajo condiciones ambientales demandantes o en otras palabras fisiológicamente estresantes (Bertness y Callaway 1994, Callaway *et al.* 2002, Lortie y Callaway 2006, Brooker *et al.* 2008). De hecho, las interacciones facilitantes han sido demostradas para un amplio rango de ecosistemas, siendo la mayoría de la evidencia procedente de ecosistemas donde las plantas están sometidas a estrés por calor y desecación. Bajo tales condiciones, el establecimiento de nuevas plantas queda usualmente restringido a lugares sombreados bajo la copa de otras plantas (Holmgren *et al.* 1997). En este sentido, los efectos locales de la facilitación han sido bien documentados: las especies benefactoras pueden influenciar el establecimiento, el crecimiento, y las asociaciones espaciales de las beneficiarias mediante una amplia variedad de rutas directas e indirectas que implican de alguna manera el amortiguamiento de los factores estresores potencialmente limitantes.

Por ejemplo, de existir mejores condiciones bajo la copa de los facilitadores, este hecho podría permitir la ocurrencia de las especies más sensibles al estrés ambiental y que ocurren con menos frecuencia en áreas abiertas. Así, si la planta facilitadora modula las condiciones ambientales que son críticas para la persistencia (o al menos afectan la

densidad poblacional) de otras especies vegetales, parece probable que tales facilitadores tendrán un efecto aun mayor en hábitats extremos.

No obstante, las interacciones planta-planta comúnmente involucran tanto efectos positivos como negativos operando simultáneamente y de manera bidireccional, siendo el resultado final el balance neto entre dichos efectos. Éste balance es al mismo tiempo dinámico y puede cambiar dependiendo del estadio de las plantas, o como se mencionó con la intensidad del estrés abiótico en la plano temporal y espacial (Dickie *et al.* 2005).

El análisis de patrones espaciales locales en poblaciones y comunidades de plantas ha sido frecuentemente utilizado como una forma de inferir el resultado neto de las interacciones en la vecindad inmediata de los individuos, siendo la agregación interpretada como resultado de la facilitación y la segregación de la competencia (Callaway 1995; Haase *et al.* 1996). Sin embargo, muchas veces es difícil deducir los procesos subyacentes partiendo de patrones espaciales de las plantas, porque estos resultan de procesos que pueden ser antagonistas o aditivos tales como la dispersión de semillas, interacciones bióticas locales y heterogeneidad ambiental (Escudero *et al.* 2005). Por lo tanto, cuando se trata estudiar el juego local entre facilitación y competencia en comunidades vegetales es de particular interés la conducción de estudios en situaciones en donde incluso los propios facilitadores puedan estar limitados, tales como los extremos de un gradiente de severidad ambiental. Se debería también tratar de caracterizar finamente las condiciones abióticas; de aislar los factores ambientales afectados por el potencial facilitador (para proveer un entendimiento mecanístico de las relaciones de interacción), y evaluar diferentes variables de desempeño (e.g. supervivencia, crecimiento, estatus fisiológico) (Brooker *et al.* 2008). Éste estudio, trata de seguir tales directrices en función de desarrollar un enfoque mecanístico para el estudio de las interacciones entre plantas en el Páramo Altiandino.

En ecosistemas de alta montaña el hecho de que los individuos generan cambios físicos ecológicamente significativos en su entorno inmediato ha sido demostrado por diversos autores. Cavieres *et al.* (2008) caracterizando los cambios microclimáticos

inducidos por dos especies de cojín (*Azorella monantha*; *Laretia acaulis*) en Los Andes centrales de Chile, encuentran que las temperaturas a nivel de suelo son significativamente más favorables dentro de los cojines que en espacios abiertos. Al mismo tiempo la disponibilidad hídrica del sustrato y el contenido de nutrientes como nitrógeno, fósforo y potasio es mayor dentro de los mismos. Farji-Brener *et al.* (2009) en el páramo de Buena Vista, Costa Rica reportan que la sombra creada por los arbustos de *H. irazuenze* reduce significativamente las pérdidas evaporativas de agua en el suelo.

Más concretamente en el páramo de Piedras Blancas, Venezuela; Pérez (1992) describe que la constante adición de hojarasca por parte de rosetas caulescentes (*Coespeletia timotensis* y *Espeletia semiglobulata*) incrementa el contenido de materia orgánica en su perímetro entre un 36 y 52% con respecto al de áreas abiertas adyacentes, y Alvizu (2004) reporta un efecto “aislante” a nivel térmico dentro de parches de vegetación a lo largo de un gradiente altitudinal.

Pero más allá de la evidencia directa que puede ser medida a nivel microambiental, los procesos ecofisiológicos pueden ser también utilizados para cuantificar los efectos en el desempeño de las especies como consecuencia de los cambios en las condiciones microambientales que son generadas por la presencia de la especie focal (e.g. Cavieres *et al.* 2008; 2005). En ambientes de alta montaña tropical los principales ejes de estrés ambiental están asociados con la temperatura, radiación, agua y nutrientes. Por encima de los 4000 m éstos paisajes desérticos presentan suelos oligotróficos, reciben altas entradas de radiación, bajas precipitaciones con una marcada estacionalidad hídrica, presentan amplias fluctuaciones térmicas diarias que pueden exceder los 40°C en el día y alcanzar valores por debajo de 0°C en la noche. Por estas características, las asociaciones entre plantas pueden tener una importante influencia sobre los patrones existentes dentro de una comunidad y en consecuencia se escogieron variables de respuesta que guardan estrecha relación con dichos factores de estrés. El potencial hídrico por ejemplo, sería un reflejo de la disponibilidad hídrica fuera y bajo la copa de los arbustos de *H. laricifolium*. Por otro lado, procesos como la fotoinhibición de la fotosíntesis o la presencia de mecanismos de fotoprotección pudiera reflejar el efecto

de las temperaturas extremas y los regímenes de radiación característicos de ambos tipos de micrositios.

En los Andes tropicales hasta ahora son raros los estudios que examinen con una perspectiva mecanística los efectos de una especie focal sobre otras especies. Mucho menos han evaluado la co-ocurrencia de efectos facilitantes y competitivos mediante el seguimiento de diferentes componentes relativos al desempeño funcional de los individuos. La presente investigación asume un enfoque ecofisiológico multifactorial donde se evalúan las respuestas de varias especies asociadas positiva, neutra y negativamente a la copa de un arbusto esclerófilo como *Hypericum laricifolium*. De entrada, se considera que si bien la disminución del estrés fisiológico proporcionado por la presencia de los arbustos pudiera ser el mecanismo básico promotor de la facilitación, es también posible que para otras especies las modificaciones físicas locales atribuibles a los arbustos suponen una limitación o simplemente no tienen repercusión alguna, hecho que a su vez se correspondería con el tipo de asociación espacial que presentan con el arbusto.

3.2 Métodos:

3.2.1 Recolección de datos:

Fueron establecidas 4 parcelas en lugares relativamente cercanos entre sí, dentro de la localidad de Piedras Blancas, seleccionando comunidades vegetales en las que *Hypericum laricifolium* fuera particularmente abundante.

3.2.2 Caracterización microambiental:

Se evaluaron variables físicas que pueden afectar el crecimiento de las plantas: temperatura a ras de suelo, radiación, humedad relativa del aire y contenido de agua en suelo a -5 cm utilizando un sensor tipo TDR (time-domain reflectometer S-SMC-MOO5) colocado de forma horizontal al suelo. Estas variables fueron medidas simultáneamente bajo la copa de individuos de *H. laricifolium* y en áreas abiertas equivalentes fuera del mismo (>1,5 m del tallo), en función de caracterizar las condiciones microambientales inducidas por los arbustos. Para ello se seleccionaron al azar entre las diferentes parcelas

de estudio un total de 9 individuos instalándose de manera itinerante (por limitaciones en la cantidad de dispositivos) en cada uno: una microestación marca HOBO on set corp. Las medidas fueron llevadas a cabo cada 15 minutos, entre Septiembre del 2009 a Abril del 2010, periodo representativo tanto de la temporada seca como de la húmeda.

Adicionalmente, en cada una de las 4 parcelas réplicas se muestrearon 8 monolitos de suelo (de 5 cm de diámetro por 5 cm de profundidad) provenientes de 4 sitios escogidos al azar dentro y fuera de la copa de *H. laricifolium* respectivamente, que luego fueron mezclados homogéneamente de acuerdo al micrositio (fuera y dentro) para obtener muestras compuestas en cada parcela réplica. Los análisis realizados fueron los siguientes: pH del suelo: Método Potenciómetro; Materia Orgánica: Método Walkey-Black; Fósforo Asimilable: Método Extracción Kart – Bray y Olsen; Bases cambiables: Método Acetato de amonio 1N pH7, como solución extractante. Los análisis se realizaron en el Laboratorio de Suelos de la Escuela de Geografía de la Universidad de Los Andes. Los promedios obtenidos de las 4 muestras compuestas para cada una de las variables edáficas fuera y dentro de la copa se compararon utilizando una prueba t pareada de comparación de medias (siendo los pares las mediciones fuera y dentro de la copa en cada parcela réplica).

3.2.3 Indicadores de desempeño de potenciales beneficiarios:

Se seleccionó al menos una de aquellas especies cuyas relaciones espaciales a microescala (ver capítulo 2) con *H. laricifolium* fueran del tipo: Positiva (*Castilleja fissifolia*; *Senecio formosus*, *Lucilia venezuelensis*), negativa (*Rumex acetosella*; *Aciachne pulvinata*) y neutra (*Belloa longifolia*; *Hypochoeris setosus*). En individuos de dichas especies seleccionados aleatoriamente dentro de las diferentes parcelas de estudio, se analizaron diversos indicadores del desempeño ecofisiológico esperando encontrar bajo la copa de individuos de *H. laricifolium*: potenciales hídricos más favorables, menor escleromorfismo foliar, menor porcentaje de luz reflejado a nivel de hojas, menor fotoprotección y mayor eficiencia fotosintética que con respecto a áreas equivalentes de interespacios abiertos. Concretamente los indicadores estudiados fueron los siguientes:

- **Potencial hídrico foliar:** las medidas se realizaron en muestras foliares durante la estación seca y húmeda entre 10 am y 12 pm, empleando para ello una bomba de presión (Scholander PMS mod 600, Corwallis, Oregon, USA). Para las diferentes especies se tomaron medidas en hojas de 8 individuos ubicados bajo la copa de *H. laricifolium* y 8 individuos ubicados fuera de la copa. Para el análisis de los datos se aplicó estadística no paramétrica: prueba U Mann – Whitney.
- **Área foliar y área foliar específica:** Las medidas se realizaron entre el 2 y 15 de julio de 2010. El material fue colectado en campo y luego trasladado al laboratorio para las determinaciones. Se tomaron 6 réplicas de hojas de cada especie estando ubicadas fuera y dentro de la copa de los arbustos. Cada réplica consistió en 20 hojas seleccionadas al azar, y en base al promedio de cada replica se calculó el valor del área foliar y del área foliar específica y su error estándar. Siguiendo el protocolo para la determinación del área foliar y área foliar específica estandarizado (Garnier *et al.*, 2001), las muestras fueron rehidratadas ya que se ha determinado que pueden presentarse algunas variaciones en el área foliar medido en material no rehidratado. El área foliar fue medida mediante la digitalización de las hojas por medio del programa Irfanview con la ayuda de un escáner modelo Canoscan LiDe 20, a 600 dpi de resolución, posteriormente analizadas con el Software ImageJ de código abierto. Para obtener el peso seco, el material fue llevado a la estufa por 72 horas a 60 °C. Para el análisis de los datos se aplicó estadística no paramétrica: prueba U Mann – Whitney siendo la variable de agrupación el tipo de micrositio.
- **Propiedades espectrales foliares:** Las medidas se realizaron durante la época húmeda (entre el 9 y 17 de junio del 2010). 8 hojas de cada especie ubicadas dentro y fuera de la copa de los arbustos fueron colectadas en campo y transportadas rápidamente al laboratorio en bolsas selladas para evitar su deshidratación. La reflectancia y transmitancia fueron medidas en el espectro de luz de 400 – 850 nm empleando una esfera integradora (LI 1800-12) acoplada a un sensor de radiación, que midió la radiación reflejada desde el área expuesta al interior de la esfera (1,65 cm²). Para cada una de las muestras, la superficie adaxial fue irradiada con la luz de una lámpara halógena de

tungsteno. Medidas similares fueron obtenidas para la intensidad de luz desviada ocasionada por la colimación imperfecta del rayo de la lámpara y para la radiación reflejada por la muestra de referencia (BaSO_4). La reflectancia espectral fue calculada restando la intensidad de luz desviada a las radiaciones reflejadas por la hoja y la referencia, luego dividiendo la radiación reflejada por la hoja entre la radiación reflejada por la referencia. Tal cantidad fue multiplicada por 100 para conseguir unidades de porcentaje. La Transmitancia foliar fue obtenida al iluminar la superficie adaxial de la muestra de manera que la luz pasara a través de la hoja hacia la esfera de integración. La radiación de la referencia blanca se midió mientras la superficie adaxial daba hacia el interior de la esfera. La radiación transmitida fue multiplicada por 100 y luego dividida por la radiación de la referencia en función de tener valores porcentuales. El porcentaje de Absorbancia foliar fue calculado como: $100 - (\text{Reflectancia} + \text{Transmitancia})$ (Knapp y Carter 1998). Para el análisis de los datos se aplicó estadística no paramétrica: prueba U Mann – Whitney.

- **Indicios de fotoprotección:** Partiendo del mismo material vegetal empleado en la determinación de áreas foliares, se estimó para cada una de las 6 muestras de hojas réplicas (con 20 hojas por muestra) la proporción de hojas enrojecidas por acumulación de pigmentos asociados al mecanismo de fotoprotección. Estas estimaciones solo se realizaron en aquellas especies que presentaban dicha propiedad: *Castilleja fissifolia*, *Rumex acetosella*, *Hypochoeris setosus*. Para el análisis de los datos se aplicó estadística no paramétrica: prueba U Mann – Whitney.

- **Fotoinhibición (fluorescencia de la clorofila a):** Medidas hechas en 10 muestras foliares de cada especie ubicadas en ambos micrositios durante la temporada húmeda (entre el 8 y 24 de Junio de 2010) teniendo en cuenta la relación F_v/F_m (Fluorescencia variable/ fluorescencia máxima) obtenida mediante un fluorímetro PAM2100.

Las hojas se tomaron en campo y se adaptaron a la oscuridad cubriéndolas con papel aluminio, con el fin de oxidar los centros de reacción. Inmediatamente, se transportaron al laboratorio, donde se comenzó aplicando un curso de luz modulada (en hojas adaptadas a la oscuridad) de muy baja intensidad. Así, se obtiene el valor de la

fluorescencia mínima (F_o) justo cuando todos los centros de reacción están abiertos (totalmente oxidados). Seguidamente, se aplica un pulso de luz saturante y se toma la medida del parámetro de fluorescencia máxima (F_m), el cual refleja el cierre momentáneo de todos los centros de reacción y por ende una restricción en el transporte de electrones, ocurriendo que la energía se disipa en forma de fluorescencia. La diferencia entre F_m y F_o constituye la fluorescencia variable F_v . El parámetro F_v/F_m , es la medición del rendimiento cuántico del Fotosistema II, y expresa el estado fisiológico del aparato fotosintético en las hojas, permitiendo estimar el grado de fotoinhibición en las plantas (bajo condiciones óptimas después de tener las hojas adaptadas a la oscuridad) este cociente asume valores óptimos cercanos a 0,83 para muchas especies de plantas (Björman y Demming 1987, Johnson *et al.* 1993). Generalmente, valores significativamente por debajo de 0,83 son indicadores de que la planta ha sido expuesta a estrés resultante en **fotoinhibición**. Para el análisis de los datos se aplicó estadística no paramétrica: prueba U Mann – Whitney.

3.3 Resultados:

3.3.1 Microambiente:

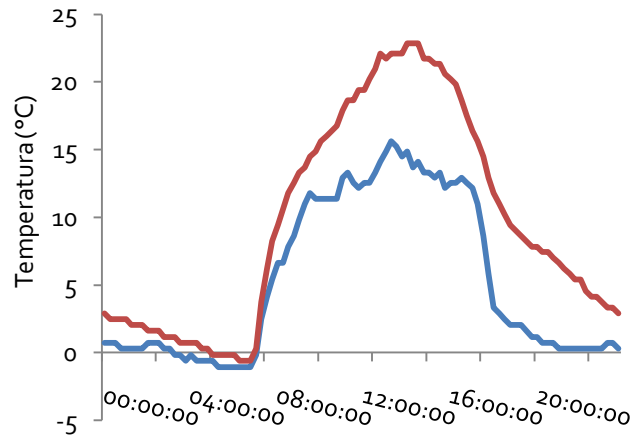
La caracterización microambiental realizada tanto en sitios bajo la copa de *H. laricifolium* como en áreas equivalentes de interespacios abiertos reveló que en efecto existe una modificación importante de las condiciones físicas sujeta precisamente a la presencia de los arbustos. En las Figura 3.1-3.2 presentamos el comportamiento de diferentes variables a lo largo de un curso diario representativo durante la época seca y la época húmeda. Como se puede observar, las condiciones a nivel de radiación, humedad relativa, temperatura del aire y contenido de agua en suelo difieren a lo largo de ciclos diarios entre ambas situaciones. Es evidente que bajo la copa la entrada total de radiación fue menor, con máximos menos extremos que los que se observan fuera del mismo. En el caso de la temperatura y humedad relativa del aire se observó una amplitud de oscilación menor bajo la protección de la copa de los arbustos. Por otro lado, el contenido de agua en los primeros 5 cm del suelo también fue mayor bajo la cobertura de la copa que fuera de la misma. Es importante mencionar que dichas gráficas son solo ejemplos

representativos presentados para una mejor visualización de lo que ocurren entre micrositios. No obstante, un resumen completo de los registros itinerantes obtenidos desde septiembre 2009 hasta abril de 2010 en 9 individuos diferentes y sus equivalentes áreas abiertas se ofrece en la Tabla 3.1 En esta tabla se presentan, para las mismas variables, los valores máximos y mínimos absolutos obtenidos para cada período de medición, así como los promedios y su respectiva desviación estándar.

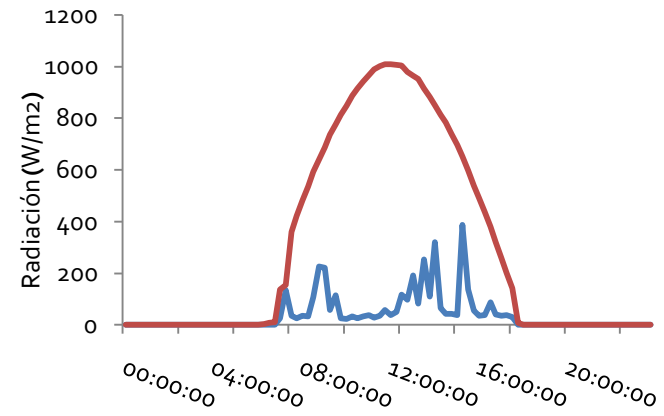
Los micrositios bajo la copa fueron en promedio más frescos con diferencias de hasta 3 grados por debajo de las temperaturas prevalecientes en los interespacios abiertos. Más interesante aun es el contraste existente en los valores máximos y mínimos que ocurren en cada micrositio, siendo hasta de 15 °C la diferencia en los primeros y de 2 °C en los últimos.

A nivel de radiación ocurren los efectos más dramáticos pues como se esperaba, el sombreado que genera la copa de los arbustos atenuó el promedio en casi un 80% (porcentaje calculado como la proporción que representa la radiación promedio alcanzada bajo la copa con respecto a la de micrositios abiertos). Consecuentemente, la disponibilidad hídrica en el suelo y las condiciones de humedad relativa cambiaron también en este mismo sentido, siendo mayor el contenido de agua en el suelo y las humedades relativas mínimas bajo la copa de los arbustos. En la siguiente sección argumentaremos a fondo la significancia fisiológica de estas diferencias.

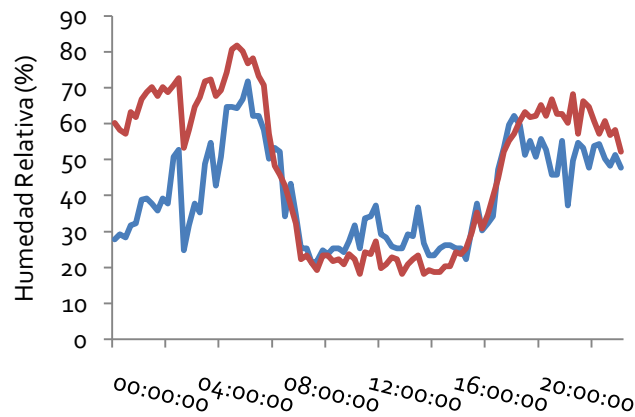
Por otro lado, el resultado de los análisis físico-químicos en muestras de suelo se presenta en la Tabla 3.2. Al comparar los valores promedios de las parcelas obtenidos para ambos micrositios solo se encontraron diferencias significativas con un $p < 0,05$ a nivel de pH y contenido de Mg. Sin embargo, las tendencias que prevalecen apuntan a que la disponibilidad de nutrientes y el contenido de materia orgánica es mayor gracias a la presencia de los arbustos.



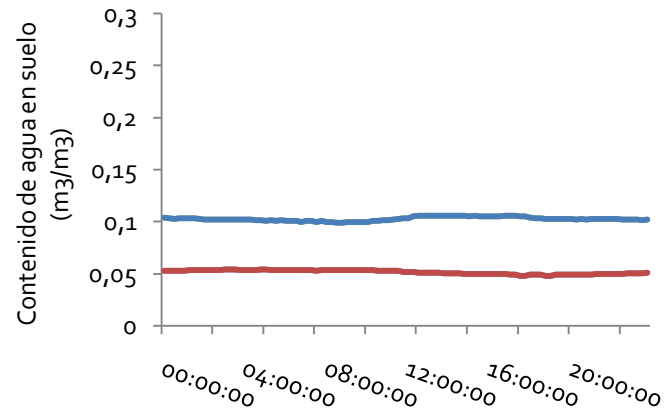
(a)



(b)

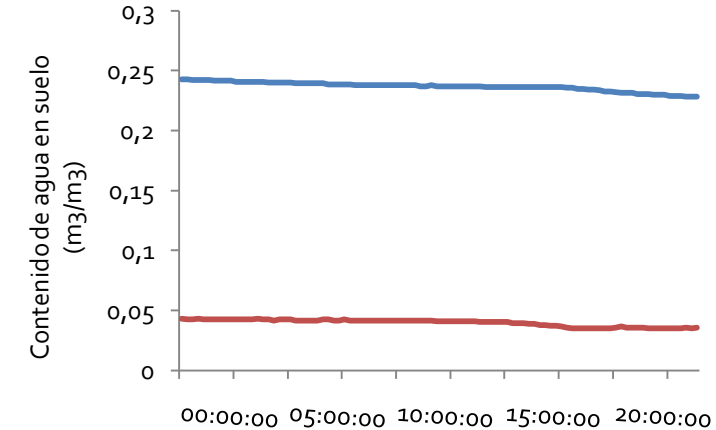
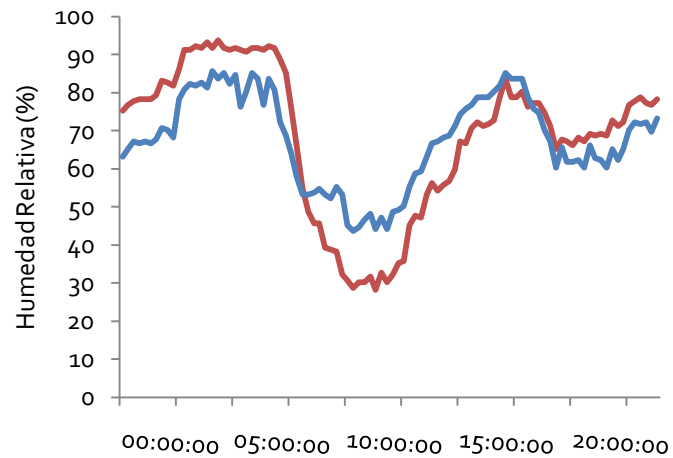
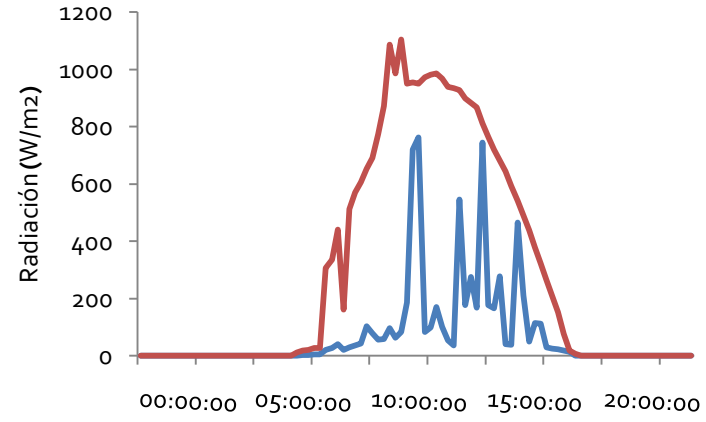
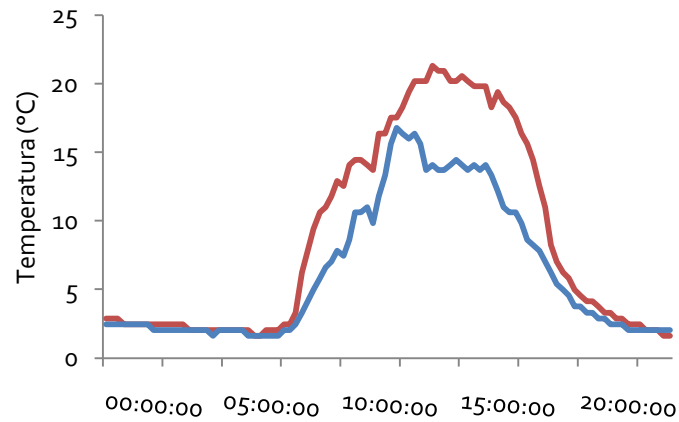


(c)



(d)

Figura 3.1 Ciclo diario representativo del comportamiento entre micrositos mostrado por las diferentes variables en la época seca: (a) temperatura del aire a nivel de suelo, (b) radiación total, (c) humedad relativa de aire y (d) contenido de agua en suelo (-5 cm). Micrositos fuera de la copa (—); micrositos bajo la copa (—) de *H.laricifolium*.



(a)

(b)

(c)

(d)

Figura 3.2 Ciclo diario representativo del comportamiento entre micrositios mostrado por las diferentes variables en la época húmeda: (a) temperatura del aire a nivel de suelo, (b) radiación total, (c) humedad relativa de aire y (d) contenido de agua en suelo (-5 cm). Micrositios fuera de la copa (—); micrositios bajo la copa (—) de *H.laricifolium*.

Tabla 3.1 Resumen de la caracterización microclimática realizada para micrositios ubicados dentro de la copa de *H. laricifolium* (D) y aquellos correspondientes a aéreas abiertas equivalentes (F). Medidas itinerantes en diferentes individuos (N=9) realizadas durante 8 meses en diferentes periodos (N° de días). Valores máximos (max); mínimos (min) y promedios (desviación estándar) (Prom (DE)).

	Temperatura del aire a o m (°C)						Radiación (w/m ²) (Entre 9 a.m. - 4 p.m.)						N° días	Meses
	D			F			D			F				
N	max	min	Prom(DE)	max	Min	Prom(DE)	max	min	Prom(DE)	max	Min	Prom(DE)		
P(3)1	15,6	0,7	5,5(3,8)	23,6	-1,1	3,5(4,0)	310,6	18,1	89,4(45,7)	1276,9	125,6	508,9(292,2)	5	Sep
P(1)1	15,6	-1,5	3,7(3,4)	31,1	-2,4	6,4(6,0)	314,4	1,9	46,1(38,0)	1276,9	10,6	345,5(301,6)	19	Oct-Nov
P(2)1	16,4	-0,2	5,8(3,6)	21,0	-1,5	5,4(4,6)	-	-	-	-	-	-	11	Nov
P(2)2	24,8	-3,4	5,7(6,4)	33,6	-4,3	5,8(8,3)	-	-	-	-	-	-	34	Nov-Dic
P(4)1	26,3	-2,4	5,2(5,3)	28,3	-1,1	8,3(6,6)	510,6	4,4	74,6(78,5)	1276,9	36,9	624,8(326,7)	34	Nov-Dic
P(2)3	25,9	-3,3	5,2(6,7)	27,1	-5,3	5,4(7,6)	-	-	-	-	-	-	26	Dic-Ene
P(3)2	-	-	-	-	-	-	854,4	6,9	124,9(129,7)	1276,9	38,1	675,0(267,6)	27	Dic-Ene
P(4)2	28,7	-2,9	6,7(5,6)	35,3	-3,4	9,5(8,9)	985,6	1,9	158,0(171,0)	1276,9	11,9	517,3(332,8)	59	Feb-Abr
P(4)3	25,6	-2,9	6,1(5,6)	40,6	-4,8	9,6(9,9)	-	-	-	-	-	-	59	Feb-Abr

N	Humedad relativa del aire a 0 m (%)						Contenido de agua en suelo a -5 cm (m ³ /m ³)						N° días	Meses
	D			F			D			F				
	max	min	Prom(DE)	max	Min	Prom(DE)	max	min	Prom(DE)	max	min	Prom(DE)		
P(3)1	100,8	64,8	92,0(8,5)	100,8	44,3	85,5(11,5)	-	-	-	-	-	-	5	Sep
P(1)1	96,8	41,3	84,5(12,2)	100,8	18,3	79,6(19,0)	0,03	-0,04	-0,01(0,01)	-0,08	-0,13	-0,12(0,01)	19	Oct-Nov
P(2)1	99,3	40,8	88,7(11,2)	99,3	36,3	89,2(13,4)	0,11	0,07	0,09(0,01)	0,12	0,04	0,06(0,01)	11	Nov
P(2)2	100,8	8,8	68,5(25,5)	100,8	7,3	69,9(26,1)	0,23	0,06	0,09(0,03)	0,16	0,03	0,06(0,02)	34	Nov-Dic
P(4)1	96,3	7,8	69,7(23,2)	100,8	7,8	67,4(25,8)	0,25	0,07	0,12(0,03)	0,11	0,004	0,03(0,02)	34	Nov-Dic
P(2)3	99,3	8,8	57,6 (23,8)	100,8	5,3	51,0(29,5)	0,13	0,08	0,10(0,01)	0,07	0,02	0,05(0,01)	26	Dic-Ene
P(3)2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	27	Dic-Ene
P(4)2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	59	Feb-Abr
P(4)3	-	-	-	-	-	-	0,3	0,04	0,1(0,1)	0,04	-0,1	-0,05(0,04)	59	Feb-Abr

Tabla 3.2 Análisis físico-químico del suelo efectuado a partir de muestras compuestas colectadas en las diferentes parcelas dentro (D) y fuera (F) de la copa de *H. laricifolium*. pH: Acidez, MO: materia orgánica, P: Fósforo, Na: Sodio, K: Potasio, Ca: Calcio, Mg: Magnesio. *Indica diferencias significativas en $p < 0,05$.

		P(1)	P(2)	P(3)	P(4)	Prom	
pH	D	4,98	4,97	4,77	4,87	*4,9±0,1	
	F	5,24	5,26	4,97	5,27	5,2±0,1	
MO(%)	D	5,21	5,61	5,82	4,60	5,31±0,3	
	F	5,10	3,68	4,34	4,13	4,31±0,3	
P	D	13,3	1,4	4,2	3,5	5,6±3,0	
	F	4,9	2,8	2,8	4,9	3,9±0,7	
Bases cambiables (meq/100g)	Na	D	0,02	0,07	0,02	0,09	0,1±0,02
		F	0,04	0,04	0,04	0,07	0,1±0,01
	K	D	0,54	0,49	0,50	0,50	0,6±0,01
		F	0,59	0,36	0,52	0,55	0,6±0,06
	Ca	D	2,33	0,4	1,1	2,4	1,6±0,6
		F	2,85	0,08	1,18	1,35	1,4±0,7
	Mg	D	0,53	0,08	0,16	0,25	*0,3±0,1
		F	0,41	0,04	0,12	0,16	0,2±0,1

3.3.2 Potencial hídrico foliar:

Los valores de potencial hídrico foliar obtenidos tanto en época seca como en época húmeda se presentan en las figuras a, b y b' de la Figura 3.3.

Una vez más al contrastar entre micrositios el valor de esta variable, durante la época seca fue evidente que la mayoría de las especies muestran potenciales significativamente más favorables estando bajo la copa de *H. laricifolium* que fuera de la misma. *H. setosus* tiene esta misma tendencia pero sin significancia estadística. La excepción en esta ocasión la hace *C. fissifolia*, especie que contrario a lo esperado presentó un estatus hídrico menos favorable bajo la copa del arbusto.

Con respecto a la época húmeda es interesante notar cómo pueden llegar a cambiar las relaciones observadas no solo en términos estacionales sino también en términos diarios. Lo que primero resalta, es que en general los valores alcanzados no llegaron a ser tan negativos con respecto a los observados en época seca. En segundo lugar, al detallar el gráfico b (condiciones características de un día despejado) nuevamente se encuentra una tendencia generalizada en la respuesta de las especies, reflejando potenciales hídricos más cercanos a cero cuando ocupan lugares asociados a la copa del potencial benefactor. Solo en *Belloa longifolia* las diferencias no fueron estadísticamente significativas. Por otro lado, en la gráfica b' (bajo condiciones características de un día nublado) los efectos del micrositio parecieran hacerse menos importantes pues a pesar de que la tendencia persiste, los potenciales en todas las especies fueron más positivos y las diferencias dejaron de ser significativas. La excepción: *Aciachne pulvinata*.

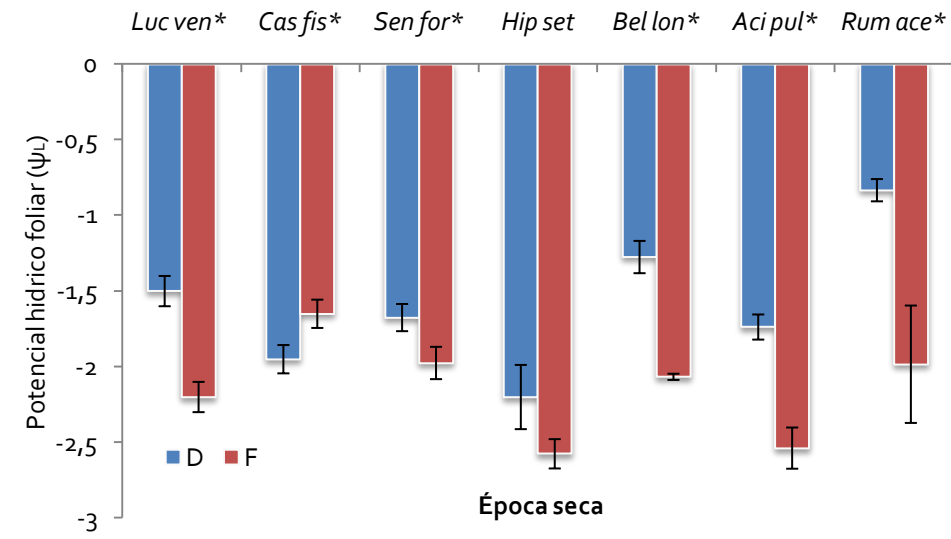
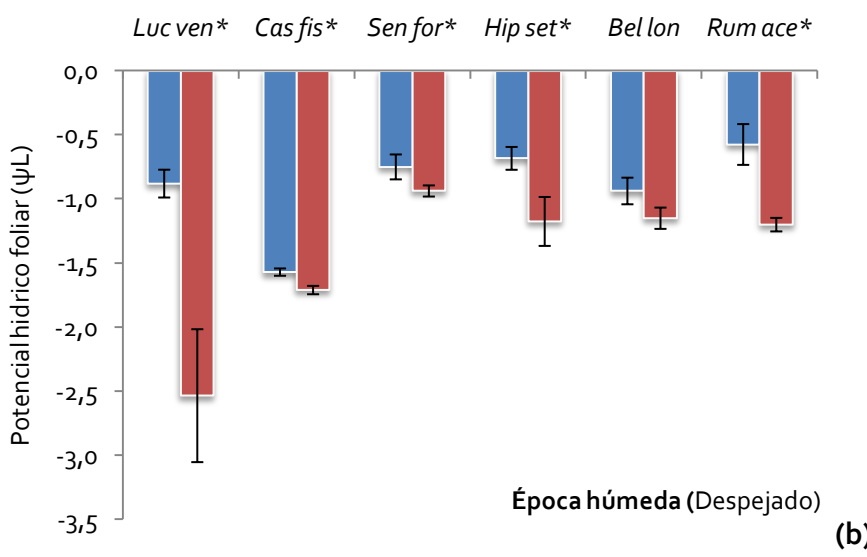
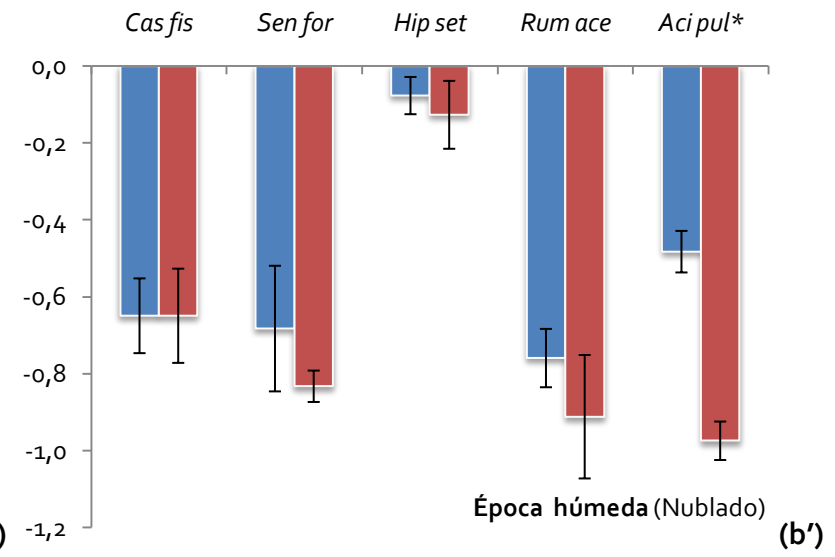


Figura 3.3 Valores promedio de potencial hídrico foliar (Ψ_L) registrados entre las 10 a.m. y 12 p.m. para las diferentes especies consideradas dentro (D) y fuera (F) de la copa de *H. laricifolium*. Datos correspondientes a la época seca (a); datos correspondientes a la época húmeda durante un día despejado (b) y durante un día nublado (b'). *Indica diferencias significativas en $p < 0,05$.



(a)



(b)

(b')

3.3.3 Área foliar y área foliar específica:

Ambas variables fueron estimadas 5 especies. El área foliar de *C. fissifolia*, *S. formosus* y *H. setosus* presentó diferencias significativas entre micrositios siendo mayor en los puntos asociados a la copa de los arbustos, mientras que *B. longifolia* y *R. acetosella* aparentemente no responden ajustando la extensión de su lamina foliar a pesar de lo contrastantes que pueden llegar a ser las condiciones como anteriormente se evidenció. Con respecto al área foliar específica la tendencia dominante entre las especies sugiere que las hojas son más gruesas fuera de la copa, a excepción de *B. longifolia* que muestra un patrón opuesto al mencionado (Figura 3.4).

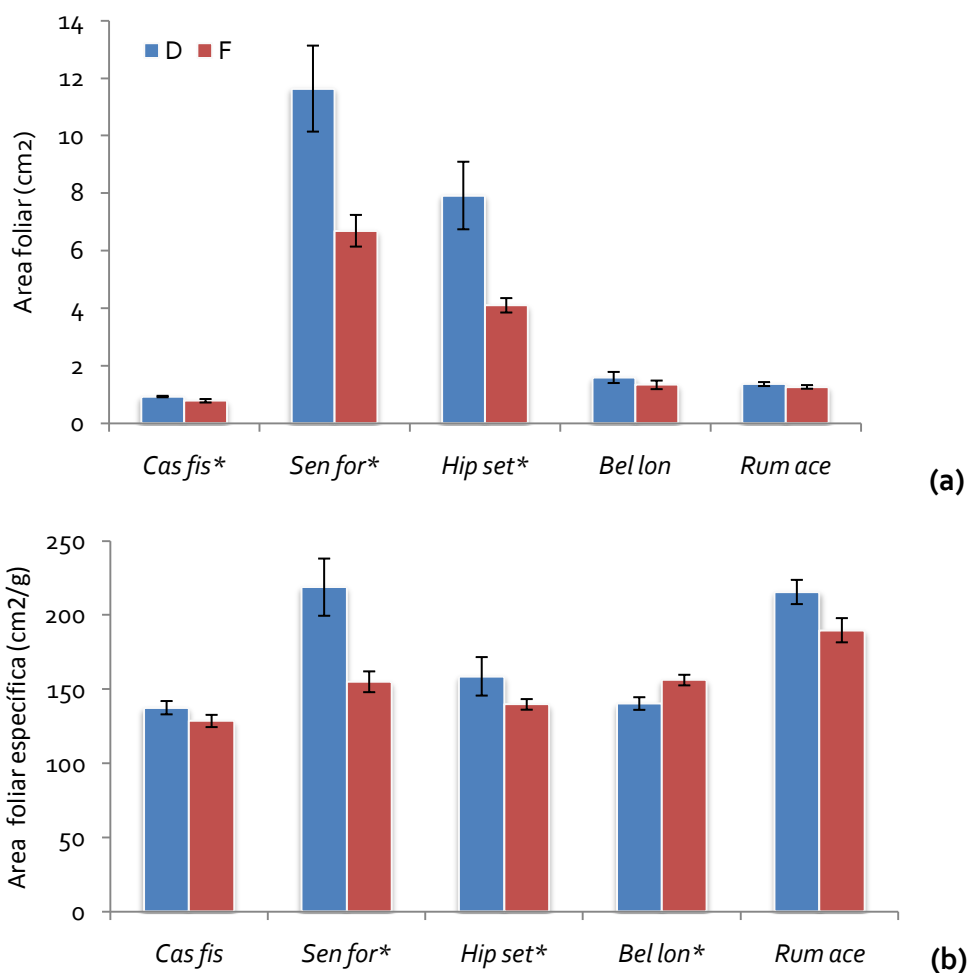


Figura 3.4 Valores de Área foliar (a) y área foliar específica (b) determinados para 5 especies creciendo dentro y fuera de la copa de *H. laricifolium*. *Indica diferencias significativas en $p < 0,05$.

3.3.4 Propiedades espectrales:

Se conoce que entre el 85 y el 90% de la radiación fotosintéticamente activa es absorbida por las hojas, el resto es reflejado en la superficie foliar o transmitido a través de ellas. En este sentido, la Figura 3.5 muestra para 4 especies el contraste de dichas propiedades entre micrositios, que como se evidencio difieren ampliamente en la cantidad de radiación incidente.

Contrario a lo esperado estas mediciones no arrojaron patrones que pudieran ser generalizados entre micrositios; sin embargo, algunas observaciones son interesantes teniendo en cuenta el tipo de asociación de las especies con respecto a la copa. En términos de reflectancia. *B. longifolia* (con hojas pubescentes) es la especie con valores más altos y al igual que *R. acetosella* tiende a reflejar un mayor porcentaje de radiación creciendo en espacios abiertos. *S. formosus* aparentemente no muestra una respuesta específica en función del micrositio. Al mismo tiempo, *S. formosus*, y *H. setosus* tienden a transmitir menor porcentaje de radiación estando fuera de la copa y *R. acetosella* no presenta diferencias entre micrositios, tales patrones se corresponden estrechamente con los valores encontrados en el grosor de la lámina foliar (la transmitancia generalmente guarda una relación inversa con dicha característica). Finalmente, son también *R. acetosella* y *B. longifolia* las especies cuya capacidad de absorbanca a nivel foliar fue significativamente mayor bajo la copa.

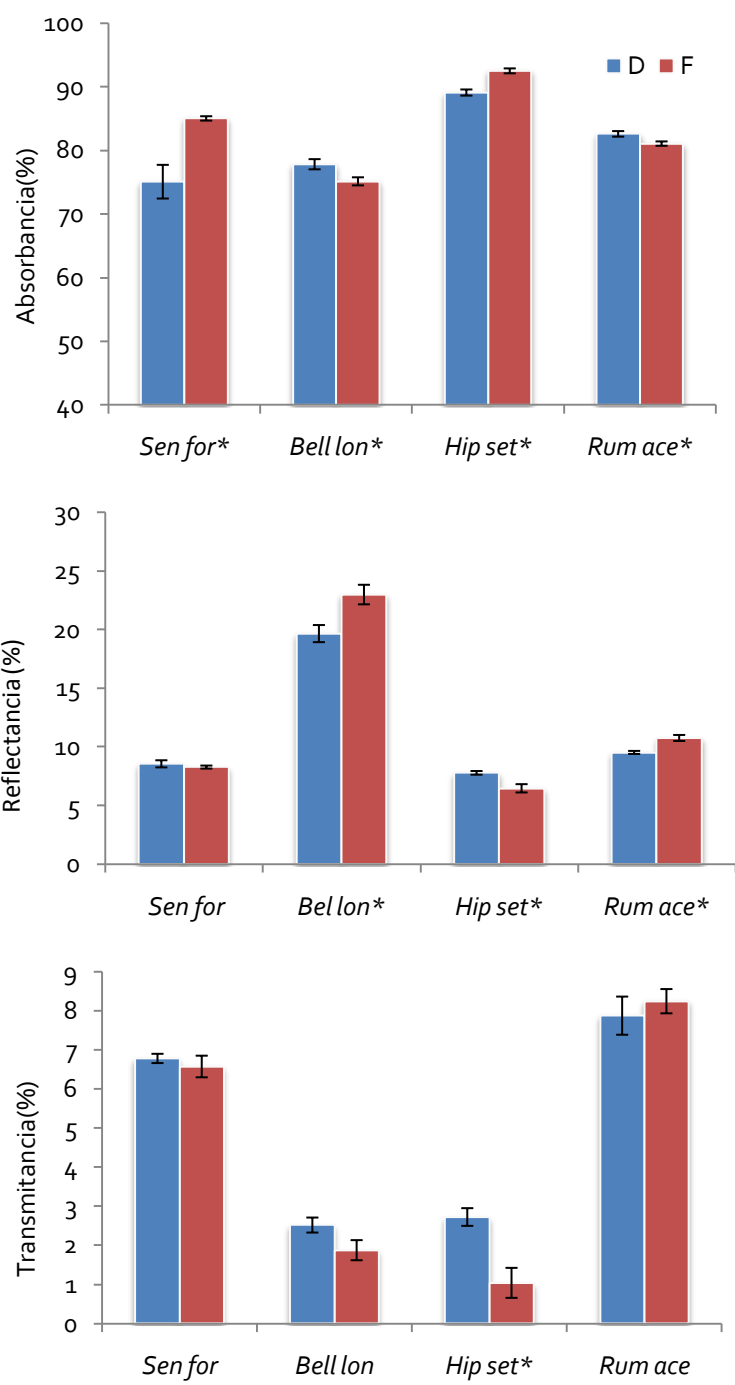


Figura 3.5 Propiedades espectrales determinadas para muestras foliares de individuos creciendo asociados a la copa de *H. laricifolium* (D) y en áreas adyacentes fuera del mismo (F). *Indica diferencias significativas en $p < 0,05$.

3.3.5 Indicios de fotoprotección:

Complejas rutas bioquímicas conllevan a la acumulación de pigmentos fotoprotectores (i.e. antocianinas) a nivel foliar en las plantas como respuesta a los altos niveles de radiación o al estrés hídrico, lo que se manifiesta generalmente con una coloración rojiza en las hojas. En nuestro caso, solo tres de las especies consideradas presentaban esta estrategia, y los cambios en los niveles de pigmentación entre micrositios fueron visualmente perceptibles en campo. La cuantificación de dichos cambios se presenta en la Figura 3.6. En correspondencia con la disminución en la entrada de radiación a causa de la intercepción de la copa de los arbustos (Figuras 3.1-3.2, Tabla 3.1) solo una pequeña proporción (menos del 27%) de las hojas de individuos que crecían en estos sitios mostraron una coloración rojiza característica de pigmentos fotoprotectores. Por el contrario, esta proporción aumento significativamente (entre 50-55%) en individuos habitando los interespacios abiertos con altos niveles de radiación incidente.

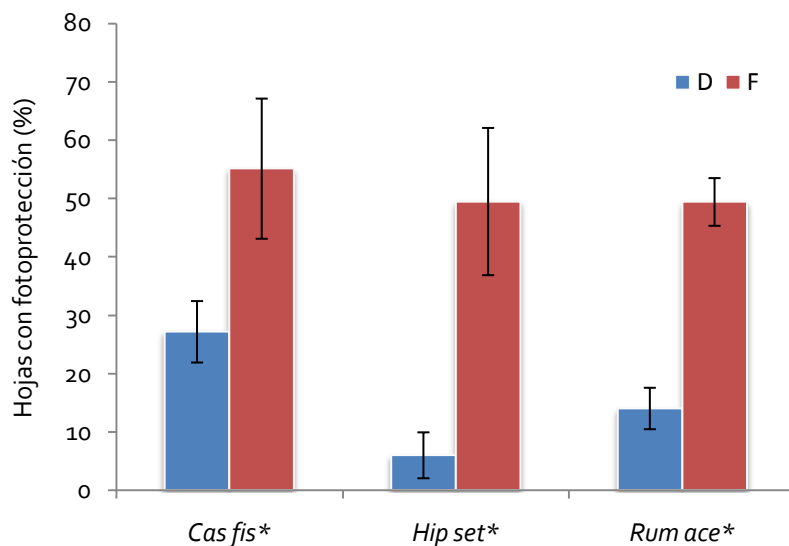


Figura 3.6 Proporción de hojas que mostraron acumulación de pigmentos asociados a la fotoprotección en muestras colectadas dentro de la copa de *H.laricifolium* (D) y en áreas abiertas adyacentes (F). *Indica diferencias significativas en $p < 0,05$.

3.3.6. Fotoinhibición:

Una vez expuestas a excesiva radiación las hojas deben disipar el excedente de energía absorbida de lo contrario el aparato fotosintético terminaría siendo seriamente afectado. Precisamente este tipo de consecuencias se evaluó a través de las mediciones de fluorescencia máxima de la clorofila *a* que se muestran en la Figura 3.7. Los valores de F_v/F_m se mantienen estables y cercanos al umbral de 0,8 en todas las especies indistintamente del micrositio al que están asociadas. *S. formosus* es en todo caso la especie que presenta los valores más bajos que sin embargo no califican como desfavorables (ninguno menor a 0,7) en lo que se refiere a la fotoinhibición.

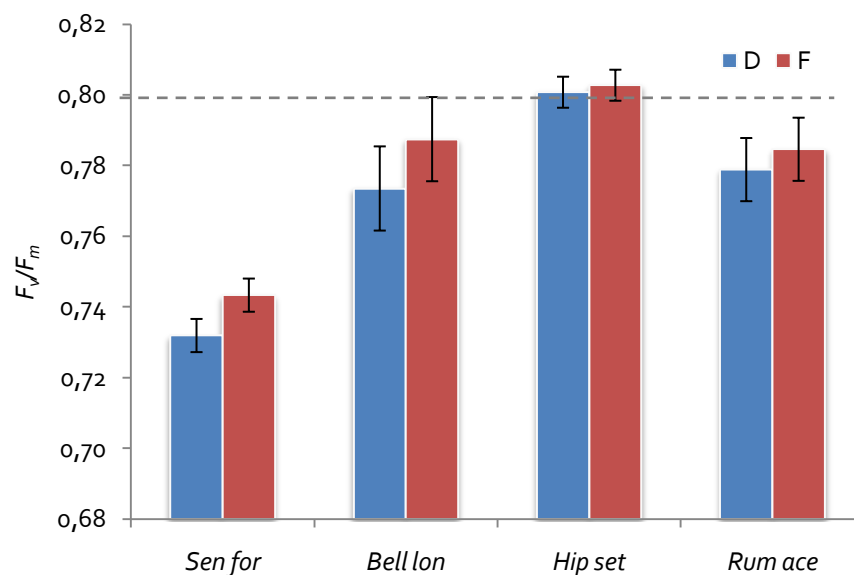


Figura 3.7 Valores del parámetro F_v/F_m determinado para muestras foliares de individuos ubicados dentro de la copa de *H.laricifolium* (D) y en áreas abiertas adyacentes (F). No se encontraron diferencias significativas.

3.4 Discusión

En este estudio hemos encontrado que en comunidades de páramo Altiandino el arbusto *H. laricifolium* ejerce importantes modificaciones físicas locales aéreas y subterráneas que tienen sin duda consecuencias diversas sobre el desempeño de otras especies interactuantes, haciendo que el balance neto de las interacciones dependa

altamente de los rasgos fisiológicos de las plantas y de las características del sistema ecológico.

3.4.1 Microclima:

Casi la totalidad de las investigaciones ecofisiológicas realizadas en los Andes Tropicales resaltan el hecho de que las plantas en éstos ambientes están constantemente sometidas a oscilaciones térmicas considerables, lo que representa un riesgo de desecación por transpiración y pérdida de agua en el suelo a causa de las altas entradas de radiación. Precisamente los arbustos de *H. laricifolium* tienen la capacidad de regular dichos factores de estrés bajo su copa.

Partiendo de la caracterización microambiental realizada sabemos que *H. laricifolium* modifica su vecindad inmediata principalmente al sombrear los suelos; éste “efecto copa” comprende cambios microclimáticos caracterizados por menores niveles de radiación y menores oscilaciones diarias de temperatura y humedad relativa del aire, y consecuentemente menores demandas evaporativas que en áreas abiertas adyacentes (Franco y Nobel 1988, Maestre *et al.* 2003, Gomez-Aparicio *et al.* 2005). Al mismo tiempo, ejerce un “efecto suelo” que involucra la modificación en las propiedades fisicoquímicas del suelo, evidenciándose un aumento en la acidez y Mg. De hecho, en suelos de páramo la acidez está muy asociada con el contenido de materia orgánica (Abreu *et al.* 2008), lo que se corresponde con nuestros resultados de pH donde una mayor acidez dentro de la copa puede ser explicada por la constante incorporación de restos vegetales del arbusto y de las plantas asociadas que al transformarse derivan en ácidos orgánicos. Adicionalmente, la capacidad de intercambio catiónico de estos suelo arenosos con bajo contenido de arcilla depende en buena medida de la materia orgánica en el suelo (Llambí y Sarmiento 1998). Esta evidencia coincide con los reportes de otros trabajos sobre especies leñosas de ecosistemas desérticos (Pugnaire y Hasse 1996, Moro *et al.* 1997, Armas y Puignaire 2005) donde han sido muy bien caracterizados los efectos de nodricismo proporcionados por especies leñosas. Por otro lado, Pérez (1992) en base a sus estudios con rosetas gigantes caulescentes del género *Espeletia*, indica que bajo las

condiciones extremas del páramo periglacial de Piedras Blancas la pedogénesis es significativamente afectada por la adición de hojarasca vegetal.

Cabe destacar que ambos efectos están también interrelacionados ya que las menores radiaciones bajo la copa de los arbustos reducen la temperatura del suelo y las pérdidas evaporativas, mientras que el mayor contenido de materia orgánica mejora la retención de agua en el suelo causando que la humedad y probablemente las tasas de descomposición sean mayores que en los interespacios abiertos (Jofre y Rambal 1993).

Aunque en este estudio no se cuantificó entre micrositios el estrés mecánico por inestabilidad del sustrato, pudiéramos especular que éste tiende a ser menor bajo la copa dado que allí la soliflucción sería menos frecuente no solo por contar con un microclima menos extremo sino también porque el propio sistema radical de los arbustos y el de las otras especies asociadas podrían contribuir a mantener la estructura y estabilidad de los agregados del suelo. La situación sería diferente en áreas abiertas, donde la recurrente formación de cristales de hielo deja notables rastros en la superficie (Pérez 1995).

En síntesis, nuestros resultados sugieren que bajo la copa de los arbustos de *H. laricifolium* existen menores intensidades de radiación, oscilaciones diarias menos severas térmicas y de humedad relativa del aire, menores pérdidas evaporativas y por ende una mayor disponibilidad de agua en el suelo. Esta serie de modificaciones tan importantes pueden ser críticas para que las plántulas de otras especies resistan los marcados períodos de sequía estacional, lo que sugiere que el sombreado podría constituir un mecanismo clave de facilitación en ambientes de páramo Altiandino; escenarios donde la sequía constituye unas de las principales limitantes del sistema.

Así mismo, la modificación de las propiedades edáficas pudiera contribuir también a una mayor sobrevivencia de las plantas reforzando la idea de que los arbustos pueden funcionar como sitios seguros para el establecimiento al crear diferentes microhábitats. En este sentido, la evidencia microambiental *per se* justifica la asociación espacial positiva encontrada con algunas especies herbáceas del páramo Altiandino, que en el Capítulo 2 se reflejó en términos de mayor cobertura vegetal y mayor riqueza y diversidad de especies bajo dosel.

En este punto, es necesario enfatizar la diferencia entre el nivel de estrés absoluto del sistema (estrés medido en términos abióticos) y el nivel de estrés funcional (estrés medido como respuestas especie-específicas) (Gomez-Aparicio *et al.* 2005). Este último es el que abordaremos en la próxima sección y el que nos permitió sugerir hipótesis concretas sobre los procesos funcionales más probables que determinan el balance neto de las interacciones con base previa en las relaciones espaciales encontradas (i.e. positivas, negativas y neutras).

3.4.2. Parámetros de Desempeño:

Los individuos asociados positivamente a la copa de *H. laricifolium* manifestaron una mejora en su desempeño con potenciales hídricos más positivos y algunos mostraron cambios importantes en área foliar, área foliar específica, inversión en fotoprotección y propiedades espectrales de las hojas acorde con las principales diferencias microambientales asociadas a las dos situaciones comparadas. La modificación de éstos componentes estrechamente ligados al fitness de los individuos podría estar directamente relacionada con la influencia de los arbustos en el microclima de su vecindad inmediata, lo que probablemente repercuta en la productividad de las mismas, y es un argumento adicional que puede ser utilizado para explicar lo observado en el capítulo anterior; donde algunas especies mostraron consistentemente mayor cobertura (interpretada como una medida de la productividad) en micrositos asociados a la especie focal.

El efecto hídrico por ejemplo tiene una preponderancia notable. Todos los individuos de las especies consideradas (incluso aquellos que mostraron patrones de asociación espacial negativa y neutra) estando bajo la copa, respondieron positivamente al mostrar valores de potencial hídrico foliar más favorables. A este respecto, es importante agregar que el estatus hídrico de una planta no solo depende de la cantidad de agua disponible en el suelo sino también de las demandas transpiratorias y el estrés térmico (todos ellos factores modificados bajo la copa). En consecuencia, se ha sugerido

que la disponibilidad de agua y la amortiguación de temperaturas extremas mejorarían procesos, principalmente del tipo fisiológico como la fotosíntesis (Kikvidze 1996).

En este sentido, se apoya la idea de que el mejoramiento de las relaciones hídricas bajo la copa de leñosas juega un rol importante en muchos de los casos de facilitación reportados en diversos ecosistemas donde el estrés hídrico es importante (Dawson 1993, Shumway 2000, Armas y Pugnaire 2005). Particularmente, Farji-Brener *et al.* (2009) en un páramo a 3450 m, reportan mayor porcentaje de supervivencia de plantas bajo la copa de arbustos de *H. irazuense* atribuido principalmente a una reducción de la pérdida de agua por evaporación en hasta un 20% con respecto a áreas abiertas.

Por otro lado, nuestros resultados mostraron cambios temporales en la dirección del efecto neto de la presencia de los arbustos con respecto al factor hídrico; pasando de ser positivo a neutro con el cambio de las condiciones dado por la estacionalidad hídrica. Durante la época húmeda (que generalmente es acompañada por condiciones de alta nubosidad) los potenciales hídricos ya no fueron significativamente diferentes para las especies en estudio entre micrositios, apoyando así los modelos que predicen que la importancia de las interacciones positivas incrementa con el estrés abiótico (Bertness y Callaway 1994, Holmgren *et al.* 1997). Por ejemplo hay estudios que muestran que la adición experimental de agua ha aumentado significativamente la supervivencia y crecimiento de plántulas en sitios abiertos (Shumway y Bertness 1992) y que los efectos facilitantes son más fuertes en sitios secos y/o años secos (Belsky 1993, Tewskbury y Loyd 2001, Gomez-Aparicio 2004, Larrea y Soriano 2006). Sin embargo es importante resaltar que para esta regla existen excepciones reportadas (Tielbörger y Cadmon 2000).

La modificación de la radiación incidente por parte de la copa de *H. laricifolium* pudiera ser también un aspecto clave para explicar los patrones espaciales observados. En este sentido, se tiene que la asociación espacial negativa de especies como *Rumex acetosella* y *Aciachne pulvinata* pudiera corresponder con un balance neto negativo de la interacción, a pesar de que el gasto en fotoprotección fue notablemente menor en la primera y que el estatus hídrico de ambas fue considerablemente más favorable bajo la copa de *H. laricifolium*. Es muy probable que el crecimiento y desarrollo de sus poblaciones

sea en alguna medida limitado por la disponibilidad de luz incidente que como se mencionó, se ve disminuida en casi un 80% en comparación con interespacios abiertos; o por la competencia con otras especies que alcanzan coberturas altas bajo la copa en condiciones posiblemente más estables. Es importante recordar que *R. acetosella* alcanza altas abundancias en lugares recientemente intervenidos (Sarmiento *et al.* 2003), mientras que *A. pulvinata* es una gramínea en cojín típica de áreas con evidencia de sobrepastoreo (Molinillo y Monasterio 1997). Otras experiencias han demostrado que aunque sean mejorados otros factores ambientales, la limitación en la disponibilidad de luz bajo la copa o dosel de plantas leñosas puede superar tales beneficios (Franco y Nobel 1988, Forseth *et al.* 2001; Hastwell y Facelli 2003). En nuestro caso, es posible que el efecto neto de facilitación solo se refleje en la estructura espacial de las poblaciones cuando los beneficios de la mejora en las condiciones térmicas y la disponibilidad hídrica exceden el efecto de la limitación de luz o de una mayor competencia interespecífica bajo la copa.

Por el contrario, en especies como *S. formosus* y *L. venezuelensis* que mostraron una asociación espacial positiva consistente con la cobertura del arbusto (así como un estatus hídrico más favorable, una mayor área foliar y área foliar específica) es posible que el efecto de facilitación neta supere los posibles efectos negativos que pudiera generar la cobertura de la copa. Es interesante resaltar que el límite de distribución superior reportado para estas especies es de 4.350 m y 4.400 m respectivamente (Briceño y Morillo 2002), lo que sugiere de que la facilitación mediada por *H. laricifolium* no es de carácter obligatorio. Como ya hemos mencionado, todas las especies estudiadas no son exclusivas de la copa de los arbustos sino que también pueden ser encontradas en espacios abiertos lo que implica que ésta interacción positiva a pesar de no determinar directamente la presencia/ausencia de las especies involucradas, contribuye fundamentalmente en la estructuración y dinámica espacio-temporal de sus poblaciones.

El caso de *C. fissifolia* resulta particularmente interesante. Esta hierba mostró una asociación espacial positiva consistente con la copa de *H. laricifolium*. Sin embargo, el potencial hídrico foliar mostró una respuesta variable siendo significativamente más

favorable bajo la copa solo en días despejados de la época húmeda y no presentó diferencias significativas en el área foliar específica entre individuos dentro y fuera de la copa. La interpretación de los mecanismos implicados en su posible interacción con *H. laricifolium* es dificultada por el hecho de que se ha reportado que la especie puede comportarse como una hemiparásita, presentando haustorios que se conectan con el sistema vascular de sus hospedadores (Heckard 1962). En este sentido, son evidentes los beneficios que pudiera obtener del arbusto en términos hídricos y nutricionales, pero serían necesarios experimentos apropiados para determinar si en el caso del páramo Altandino existe este tipo de relación hemiparasitaria entre ambas especies.

Michalet *et al.* (2007) discuten la complejidad de los efectos de interacción entre especies de plantas. Es muy probable que los efectos positivos y negativos de estas interacciones cambien dependiendo de los niveles de factores limitantes en el sistema y de las estrategias funcionales de las especies interactuantes. Cuando la principal limitante está sobre el suelo (ej. alto déficit de presión de vapor), es más probable que una especie poco tolerante al estrés hídrico sea facilitada por otra especie que sea eficiente en la interceptación de luz. Por el contrario, cuando la principal limitación está por debajo del suelo (baja disponibilidad hídrica en el suelo) es más probable que una especie altamente demandante de agua sea negativamente afectada por vecinos.

En este estudio observamos un efecto significativo de la cobertura de la copa del arbusto sobre la radiación incidente. Así, algunas especies (especialmente aquellas con una asociación espacial positiva y neutra con *H. laricifolium*) respondieron aumentando el área foliar y área foliar específica lo que nos habla de cambios en los patrones de asignación de recursos a nivel de las hojas. Es posible que la combinación de una menor radiación incidente y condiciones hídricas más favorables les permitan a estas plantas el desarrollo de hojas más delgadas y menos esclerófilas lo que les permitiría aumentar su inversión en área foliar fotosintética y disminuir su inversión en mecanismos de resistencia al estrés hídrico o de exceso de radiación (Rada y Azócar 2006).

Otras especies (de asociación espacial neutra y negativa) mostraron cambios en las propiedades espectrales de acuerdo a lo esperado, es decir; una mayor reflectancia y

menor absorbancia fuera de la copa, los que pudiera constituir una adaptación a los altos niveles de radiación característicos del páramo Altiandino. Sólo en tres especies (*C. fissifolia*, *R. acetosella* y *H. setosus*) fue evidente la capacidad de acumular pigmentos fotoprotectores a nivel foliar. Todas ellas mostraron una disminución importante en la proporción de hojas fotoprotegidas bajo la copa del arbusto. Esto puede interpretarse como un indicativo de que en éstas condiciones, de radiación incidente atenuada esta estrategia es menos importante, lo que pudiera permitirles un ahorro energético que puede ser destinado para suplir otras necesidades fisiológicas o simplemente generar y mantener tejidos.

Por último, en ambientes de alta montaña la combinación de alta radiación, déficit hídrico y bajas temperaturas puede inducir fotoinhibición dinámica o crónica en las plantas (Germino y Smith 1999, 2000; Dulhoste 2010). Sin embargo, nuestros resultados no sugieren que existan procesos de fotoinhibición de la fotosíntesis en micrositios abiertos. Esto sugiere que en las especies estudiadas los altos niveles de radiación del páramo no inducen procesos de fotoinhibición (posiblemente debido a la presencia de otros mecanismos adaptativos como la pubescencia, la presencia de pigmentos fotoprotectores, etc), por lo que la sombra generada por la copa del arbusto pudiera no ser determinante desde este punto de vista.

En conclusión, los resultados de este capítulo sugieren que los arbustos de *H. laricifolium*, al ser una de las formas de vida mejor adaptadas al clima extremo de la alta montaña tropical andina (Fariñas *et al.* 2008), y gracias a su baja estatura y forma compacta promueven el desarrollo de un microclima particular bajo su copa. En comunidades dominadas por esta especie numerosas plantas vasculares establecieron interacciones negativas, neutras y positivas con dominancia de las últimas, sobre todo en condiciones de mayor estrés biótico desde el punto de vista hídrico. Por lo tanto, nuestros resultados indican que los arbustos de *H. laricifolium* juegan un rol importante en la estructuración de las comunidades del páramo Altiandino, pudiendo interpretarse a esta especie como un "ingeniero ecológico" (Jones *et al.* 1997).

Finalmente, la heterogeneidad ambiental de origen biótico que genera la cobertura variable de este arbusto esclerófilo pudiera contribuir a generar un gradiente complejo en términos de limitantes ambientales, disponibilidad de recursos y frecuencia de disturbios (ej. soliflucción) que va desde áreas abiertas hasta las zonas bajo la cobertura de la copa. A lo largo de éste gradiente, algunos factores cambiaron favorablemente (variabilidad térmica, disponibilidad de agua, materia orgánica del suelo) lo que pudiera explicar la mayor cobertura, riqueza y diversidad de especies de plantas asociadas a la copa de *H. laricifolium*. Sin embargo, la sombra generada por el arbusto pudiera generar condiciones limitantes para el establecimiento de especies características de ambientes perturbados (ej. *Rumex acetosella*). Así, el efecto neto de estos cambios ambientales inducidos por el arbusto puede depender de la respuesta combinada de las plantas y los diferentes factores involucrados. Por lo tanto, es posible que solo cuando factores como la limitación hídrica, térmica o nutricional impongan barreras críticas para el establecimiento, crecimiento y desarrollo de una especie se hagan evidentes efectos netos de facilitación que resulten determinantes en la distribución de las mismas (Holmgren *et al.* 1997). Para una mejor comprensión de estos mecanismos de interacción planta-planta en el páramo Altiano sería importante analizar a una escala de tiempo más prolongada, parámetros funcionales más detallados de las especies interactuantes (e.g. caracterización del intercambio de gases, determinación de los componentes del potencial hídrico y de los mecanismos de resistencia al factor temperatura entre otros). Así mismo, sería importante complementar nuestros resultados con un análisis experimental del efecto de la remoción de la cobertura generada por el arbusto sobre el desempeño de las especies asociadas a la copa.

Capítulo 4. Consideraciones finales y perspectivas de investigación

En esta última sección se intenta desarrollar una breve interpretación integral de los resultados y alcances de nuestra investigación. Se retoman los aspectos bióticos y abióticos que consideramos influyen de manera más importante la estructura de la comunidad estudiada en el páramo Altiandino al tiempo que se trata de establecer las conclusiones más relevantes que pueden ser extraídas a partir de nuestros resultados. Se exponen también aspectos sobre las lecciones aprendidas y los temas que de acuerdo a nuestra experiencia deberían ser planteados en futuras iniciativas de investigación ubicadas en el contexto de ecología espacial y de comunidades; más específicamente en temas orientados hacia los aspectos mecánicos que subyacen al balance neto de las interacciones planta-planta y sus diversas implicaciones para la vinculación de patrones y procesos.

4.1 Estructura de las comunidades en el páramo Altiandino: Meso y microescala

¿Son importantes las interacciones positivas en ambientes extremos como el páramo Altiandino?, o más concretamente ¿Juegan los arbustos esclerófilos de *H. laricifolium* un papel preponderante en la estructuración de las comunidades del páramo Altiandino y en el mantenimiento de la diversidad?

Tales preguntas constituyeron el punto de partida para la presente investigación, y para encontrar las posibles respuestas estudiamos en primera instancia los patrones espaciales como un fenómeno dependiente de la escala y más importante aún; como un reflejo de la naturaleza de las interacciones.

Así, en el capítulo 2 presentamos resultados que apoyan la idea de que los factores abióticos y sus características particulares (heterogeneidad y severidad) pudieran jugar un rol preponderante en la estructuración de las comunidades del páramo Altiandino. Por ejemplo, el efecto modulador de la heterogeneidad ambiental sobre las interacciones locales entre especies se evidenció no sólo al observar que los patrones de asociación espacial a meso escala entre *H. laricifolium* y otras especies codominantes no fueron consistentes en todas las parcelas, sino también en la variabilidad que de los diversos

atributos de la comunidad que fueron estimados como: la cobertura total, riqueza, y equitabilidad y en las propias variables de desempeño medidas en los individuos. Sin embargo, no pudimos explicar cuáles fueron exactamente las diferencias ambientales existentes entre nuestros sitios de muestreo a las que obedecieron dichas inconsistencias.

Esto nos llama la atención sobre el peligro de derivar conclusiones a partir del estudio de una única localidad (como algunos estudios han hecho hasta ahora e.g. Cavieres *et al.* 2002, Arroyo *et al.* 2003, Farji-Brenner *et al.* 2009); cuando es un hecho que la composición de especies, las densidades poblacionales, las relaciones espaciales, e incluso las respuestas de los individuos pueden variar significativamente en cuestión de metros. Independientemente de que nuestro interés radique en examinar patrones en comunidades bajo condiciones particulares o a lo largo de gradientes; se deberían conducir investigaciones empíricas (observacionales y/o experimentales) en múltiples sitios para así tener una representatividad mayor del amplio rango de variación que muestran las condiciones de la alta montaña, lo que podría permitirnos comenzar a establecer conclusiones más generalizables y al mismo tiempo más confiables.

Por otro lado, el “punto de vista de la planta” desde la perspectiva de *H. laricifolium* sin duda es bastante interesante. Los resultados obtenidos sugieren que las especies asociadas positivamente con *H. laricifolium* dependen de la presencia de ésta como planta focal para un establecimiento inicial, crecimiento y/o supervivencia. Argumentamos en primer lugar que la propia estructura (altamente agregada) de la vegetación con interespacios abiertos es evidencia de dicha dependencia, pues en efecto la presencia del arbusto parece controlar un suiche que muy localmente cambia el suelo con poca cobertura, en suelo cubierto de una vegetación particular (Wilson y Agnew 1992). La segunda evidencia significativa de la importancia de la facilitación como fuerza estructurante en estas comunidades es el aumento bajo la copa del arbusto de la diversidad local y de sus componentes, la equitabilidad y la riqueza. Y por último, la modificación microambiental claramente atribuida a la presencia de los arbustos (capítulo 3). Estos elementos nos conducen al concepto de ingeniero ecosistémico. Según

Jones *et al.* (1997) tales organismos cambian de manera no-trófica la distribución, cantidad o composición de energía y materiales en su entorno abiótico mediante su propia estructura física (ej. copas, troncos, raíces) o artefactos creados (ej. represas construidas por los castores). Evidentemente aquí aplica la primera modalidad. *H. laricifolium* al crear y mantener nuevos hábitats para las especies, pudiera afectar la organización de las comunidades en el páramo Altiandino. La relevancia de estos efectos se hace aún mayor por sus implicaciones para la conservación, ¿Qué ocurriría si esta especie desaparece? ¿En qué medida se verán afectados la biodiversidad y el funcionamiento ecosistémico?

Al igual que en Farji-Brenner *et al.* (2009) nuestros resultados sugieren que los arbustos deberían ser el centro de atención para esfuerzos de conservación dada su incidencia positiva en la riqueza y equitabilidad de especies. De hecho, recientes estudios (ver Padilla y Puganire 2006) resaltan el valor práctico que tienen los efectos facilitantes de los arbustos en proyectos de restauración de hábitats degradados; una posibilidad que en ambientes de alta montaña tropical no debería pasar desapercibida (ver Vargas 2008).

Wright y Jones (2006) aseguran que para comenzar a predecir cómo pueden variar los efectos de ingeniería ecosistémica un primer paso es separar los efectos directos de éstas especies, de las consecuencias sobre el resto de la comunidad. El capítulo 3 se estructuró de acuerdo a éste enfoque al considerar primero cómo esta especie modifica sus condiciones abióticas inmediatas para luego evaluar cómo las otras especies respondieron a tales cambios, lo que nos permitió generar hipótesis a cerca del funcionamiento de las interacciones y su balance neto. Uno de los retos que todavía persiste es el de predecir bajo qué condiciones los efectos de ingeniería ecosistémica proporcionados por los arbustos seguirán siendo sustanciales o no a nivel de comunidades, al tiempo que se logre explicar el por qué de la variación en la magnitud de sus efectos, en otras palabras; entender la dinámica de las interacciones a lo largo de gradientes ambientales y bióticos.

4.2 Mecanismos de interacción:

Si bien nuestro análisis está sujeto a una especie focal (que consideramos cumple con dos premisas fundamentales: es causante de la modificación en las condiciones abióticas observadas, y que tales cambios son los responsables de la alteración de patrones en la comunidad) de ninguna manera asumimos que *H. laricifolium* es el único ingeniero ecosistémico relevante como especie clave, o descartamos la influencia de otros tipos de interacciones (e.g. predación, competencia, parasitismo o mutualismos) en la estructuración de las comunidades dentro de este hábitat. Por el contrario, reiteramos la necesidad de nuevos estudios que apunten a entender y cuantificar en qué medida otras especies y otras interacciones están afectando la estructura y dinámica de las comunidades en el páramo Altandino. De hecho, nuestros resultados muestran que no todas las especies mostraron relaciones espaciales positivas. Los efectos negativos y neutros que fueron encontrados, aportaron información determinante en nuestras interpretaciones a cerca de la importancia de la facilitación y del balance neto de las interacciones.

Así mismo, el caso particular de *C. fissifolia* nos recuerda que la estructura espacial local no siempre es un reflejo de la naturaleza de las mismas (agregación = facilitación; segregación = competencia); lo que puede precipitarnos a conclusiones erróneas. Dicha especie presentó una consistente asociación espacial positiva con *H. laricifolium* pero como se mencionó es posible que este patrón implique procesos de hemiparasitismo en lugar de facilitación. Cabe destacar que a pesar de ser percibidas como poco importantes, este tipo de interacciones también son sumamente frecuentes, estando presentes en casi todos los ecosistemas donde parásitas y hospedadores de manera recíproca generan complejos efectos directos e indirectos (e.g. interferencia con los herbívoros, polinizadores o asociaciones micorrícicas, reducción de recursos disponibles para la reproducción); interviniendo de manera notable en la estructuración de las comunidades (Adler 2003). En este sentido, sería preciso mejorar nuestra comprensión de los aspectos mencionados en un género de extensa distribución geográfica, y más aún; en una especie tan común en los páramos venezolanos a lo largo de un considerable gradiente de

distribución altitudinal que va desde 2.000 hasta los 4.300 m de altitud (Briceño y Morillo 2003).

Todavía queda por definir ¿Qué ocurre bajo la copa con la agregación de especies beneficiarias? De acuerdo con Silvertown y Wilson (1994) estando las beneficiarias también positivamente asociadas entre sí (evidentemente por su tendencia común de no ocurrir en espacios abiertos) indica al mismo tiempo cierto grado de tolerancia frente a las condiciones creadas por otras especies, aunque es imposible descartar la posibilidad de que otras interacciones también operen entre algunas de ellas. Otra interrogante poco abordada en la literatura es la de ¿Qué efectos tienen las especies beneficiarias sobre el arbusto? A medida que las plántulas llegan a la adultez pueden llegar a competir o incluso desplazar al benefactor (Valiente-Banuet *et al.* 1991, Flores-Martinez *et al.* 1994, Gasque y García-Fayos 2004), aunque en algunos casos la planta nodriza continúa beneficiando a los adultos de las especies subordinadas (Tirado y Pugnaire 2003) incluso relaciones mutualísticas pueden desarrollarse entre facilitador y facilitado (Pugnaire *et al.* 1996).

En cualquier caso, el abordaje de éstos aspectos requiere preferiblemente el uso de enfoques experimentales de largo plazo, no solo observacionales sino de manipulación que permitan distinguir los efectos ontogénicos (i.e. estadios de vida: semillas, plántulas, juveniles, adulto pre-reproductivo, adulto reproductivo, adulto senescente) aparte del de los múltiples factores de estrés sobre las interacciones tanto en el estrato aéreo como el subterráneo. Al mismo tiempo, es necesario evaluar la consistencia de éstos efectos a escalas espaciales de mayor magnitud, pues para saber si los arbustos como formas de vida estructurantes tienen efectos positivos sobre diferentes especies beneficiarias en largas proporciones de sus rangos de distribución (que en teoría reflejan tolerancias fisiológicas) una posibilidad de comprobarlo sería el desarrollo de experimentos en el gradiente altitudinal de Los Andes tropicales.

Un aspecto relevante a tener en cuenta en trabajos similares al nuestro, sería el hecho de que la interpretación de la relación entre la severidad ambiental y el éxito de los

individuos depende mucho del parámetro de desempeño que se mide. Por ejemplo, las medidas de eficiencia reproductiva individual dependerán directamente de la cantidad de precipitación, mientras que las medidas de densidad son una función de la disponibilidad de semillas y las tasas de germinación. Por lo tanto, la densidad puede ser mucho más afectada por las precipitaciones de años previos que por la del año en curso (Tielborger y Kadmon 2000). Aunque nuestras medidas de cobertura y respuestas ecofisiológicas nos ayudaron a identificar los mecanismos más probables que están operando entre los individuos interactuantes, estos parámetros son altamente contingentes con respecto a la variabilidad ambiental. El paso siguiente sería la inclusión de otros parámetros fisiológicos que reflejen efectos a una escala de tiempo mayor y que sugieran mecanismos más claros en la respuesta de las especies (i.e. componentes del potencial hídrico), además de otros indicadores de desempeños relacionados a la biomasa, reclutamiento, supervivencia y eficiencia reproductiva que en conjunto nos ayudarán a interpretar de manera más exacta los procesos que ocurren y el rol que juegan los arbustos en estas condiciones.

4.3 Cambio climático e interacciones planta-planta:

Por último, el cambio climático parecer ser un componente clave en cualquier consideración ecológica futura relativa al funcionamiento de ecosistemas y estructura de comunidades naturales. A este respecto, hacemos énfasis en el cambio visible que ha sufrido la vegetación del Páramo Desértico en términos de distribución y composición de especies en las comunidades. Actualmente, sobre los 4.200 m en el estrato emergente la asociación predominante es del tipo rosetal-arbustal en el que *H. laricifolium* y *E. shultzii* constituirían elementos florísticos ascendentes provenientes de un piso altitudinal menor (Hernández 2006), siendo característicos en el Páramo Andino donde su importancia ecológica es superior como componentes de la formación. Este hecho no se corresponde con las principales formaciones descritas en los registros iniciales para esta localidad proporcionados por Monasterio (1979).

De asumir el ascenso altitudinal de *H. larifolium* se abre una nueva dimensión del problema, pues este hecho implica que la dinámica de facilitación que observamos hoy es una interacción de aparición relativamente reciente en estos hábitats ubicados por encima de 4.000 m. Además, podríamos esperar dos situaciones potenciales a futuro: a) si el efecto facilitador incrementa con el estrés abiótico de acuerdo a la SGH; la relevancia de los arbustos como agentes facilitantes sería mayor bajo escenarios de cambio climático frente al aumento de las temperaturas y a la polarización de los patrones de precipitación previstos para sitios de alta montaña (IPCC 2001). b) que los cambios ambientales asociados al calentamiento global *per se* hacen menos restrictivas las condiciones permitiendo la entrada de otras especies características de menores elevaciones por lo que las modificaciones ambientales atribuibles a los arbustos se haría menos importantes como fuerzas estructurantes de la comunidad. Ambas posibilidades son susceptibles al análisis experimental.

En cualquier caso, se espera que el cambio climático tenga importantes efectos en ambientes de alta montaña pudiendo modificar directamente las condiciones abióticas que influyen el desempeño de las plantas. Pero más crucial que cualquier efecto absoluto sobre una especie particular, son las interrupciones espaciales (distribución) y temporales (fenología) entre las especies interactuantes. Así que el grado en el que el cambio climático esté afectando el funcionamiento ecosistémico depende en buena parte de cómo las interacciones planta-planta son influenciadas (Hegland *et al.* 2009). En muchos casos, evidencia de consecuencias negativas sobre el fitness han sido observadas o predichas a partir de las alteraciones o desaparición de las conexiones funcionales entre especies (Visser y Both 2005). Es preciso entonces para un mejor entendimiento sobre los efectos del cambio climático, enfocar nuestra atención en el hecho de que las interacciones planta-planta pertenecen al grupo de procesos que median las respuestas de los sistemas naturales frente al cambio climático (Bader 2007; Puentes 2010).

Para cerrar, es importante recalcar que la mayoría de la evidencia experimental que hemos citado proviene de ecosistemas desérticos donde es ampliamente reconocido

el efecto nodriza asociado a la arquitectura arbórea y por ello han sido muy bien caracterizados los efectos ecológicos derivados de la presencia de especies leñosas. Hasta donde sabemos, en ecosistemas de alta montaña tropical la cantidad de información sobre este tema en particular es realmente escasa o inexistente. En alta montaña tropical se ha prestado muy poca atención el estudio de los procesos que intervienen en la estructuración de las comunidades y en especial el estudio de las interacciones bióticas tanto planta-planta, como planta-animal.

En este sentido, estamos conscientes de que nuestro estudio es de carácter exploratorio, pero sin embargo constituye un aporte como una primera aproximación de las múltiples interrelaciones ecológicas que implican las interacciones planta-planta. Y básicamente nos confirma que para poder interpretar los patrones y la estructura de la vegetación en estas comunidades, así como la respuesta de las diferentes especies frente a las limitantes ambientales, es preciso tomar en cuenta el papel de las interacciones locales entre especies.

REFERENCIAS

Capítulo I

Armas C. y Pugnaire F. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology*, 93: 978–89.

Azócar A. y Rada F. 2006. *Ecofisiología de plantas de Páramo*. Instituto de Ciencias ambientales y Ecológicas (ICAE) Universidad de Los Andes. Mérida-Venezuela.

Bader M. 2007. Tropical alpine treelines; how ecological processes control vegetation patterning and dynamics. PhD Thesis, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands.

Barbour M. 1996. American ecology and American culture in the 1950's: who led whom?. *Bulletin Ecological Society America*, 77: 44-51.

Begon M., Harper J., Townsend C. 2006. *Ecology: individuals, populations, and communities*. Blackwell Scientific, Oxford UK.

Barbesí N. 1990. Estrategias de asignación de biomasa y nutrientes, en un gradiente sucesional, en plantas del páramo andino. Tesis de grado. Facultad de Ciencias. Mérida: Universidad de los Andes. 148 pag.

Bertness M., G. Leonard, J. Levine, P. Schmidt, A. Ingraham. 1999. Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. *Ecology*, 80: 2711–2726.

Bertness, M. y Leonard H. 1997. The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. *Ecology*, 78: 1976–1989.

Bertness M. y Callaway R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9: 191–193.

Bertness M. y Hacker S. 1994. Physical stress and positive associations among marsh plants. *American Naturalist*, 144: 363–372.

Boucher D. 1985. The idea of mutualism, past and future. In *The Biology of Mutualism: Ecology and Evolution* (Boucher D.H., ed.), pp. 1–27, Oxford University Press.

Briceño B. y Morillo G. 2002, Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledóneas (Magnoliopsida). *Acta Botanica Venezuelica*, 35(1) 1-46.

Brooker R. y Callaghan T. 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81: 196–207.

Brooker R. 2006. Plant–plant interactions and environmental change. *New Phytologist*, 171: 271–289.

Brooker J., Maestre F., Callaway R., Lortie C., Cavieres L., Kunstler G., Liancourt P., Tielboerge K., Travis J., Anthelme F., Armas C., Coll L., Corckete E., Delzon S., Forey E., Kikvidze Z., Olofsson J., Pugnaire F., Quiroz L., Saccone P., Schiffers K., Seifan M., Touzard B. y Michalet R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96:18–34.

Bruno J., Stachowicz J. y Bertness M. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 119–125.

Callaway R. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia*, 112: 143–149.

- Callaway, R. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Reviews*, 61: 306–349.
- Callaway R. y Pugnaire R. 1999. Facilitation in plant communities. *Functional Plant Ecology*.
- Callaway R., Brooker R., Choler P., Kikvidze Z., Lortie C., Michalet R., Paolini L., Pugnaire F., Newingham B., Aschehoug E., Armasq C., Kikodze D. y Cook B. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417:844–848.
- Cody M. 1986. Structural niches in plant communities. In: Diamond J. & Case T.J. (eds.), *Community Ecology*. Harper and Raw, New York, pp 381-405.
- Fariñas M., Lázaro N. y Monasterio M. 2008. Ecología comparada de *Hypericum laricifolium* Juss. y de *H. Juniperinum* Kunt en el valle fluvioglacial del páramo de Mucubají. Merida, Venezuela. *Ecotrópicos*, 21(2) 75-88.
- Gause G. 1934. *The Struggle for existence*. New York: Hafner.
- Graham M. y Dayton P. 2002. On the evolution of ecological ideas: paradigms and scientific progress. *Ecology*, 83: 1481-1489.
- Grime J. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 111: 1169–1194.
- Goldstein G. Rada F. y Azócar A. 1985. Cold hardiness and supercooling along an altitudinal gradient in andean giant rosette species. *Oecologia*, 68: 147-152.
- Haase P., Pugnaire F., Clark S. y Incoll L. 1996. Spatial patterns in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science*, 7: 527-534
- Hedberg O. 1964. Features of afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeographica Suecica*, 49: 1-44.
- Higashi M. 1993. An extension of niche theory for complex interactions. In *Mutualism and Community Organization: Behavioural, Theoretical, and Food-Web Approaches* (Kawanabe, H. *et al.*, eds), pp. 311–322, Oxford University Press.
- Hutchinson G. 1959. Homage to Santa Rosalia; or why are there so many kinds of animals. *The American naturalist*, 93:145-149.
- Hutchinson G. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415–427.
- Jones C., Lawton J. y Shachak M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78: 1946–1957.
- Kikvidze Z. 1996. Neighbour interaction and stability in subalpine meadow communities. *Journal of Vegetation Science*, 7: 41–44.
- Kikvitze Z. 1993. Plant species association in alpine-subnival vegetation patches in the central caucasus. *Journal of vegetation Science*, 4:297-302.
- Kleier C. y Lambirinos J. 2005. The importance of nurse associations for three tropical alpine life forms. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 37 (3) 320-334.
- Körner C. 2003. Limitation and stress – always or never? *Journal of Vegetation Science*, 14: 141-143.
- Llambí L., Law R. y Hodge 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. y Callaway R. 2006. Re-analysis of metaanalysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, 94: 7–16.

Lortie C., Brooker R., Kikvidze Z. y Callaway R. 2004. The value of stress and limitation in an imperfect world: A reply to Körner. *Journal of Vegetation Science*, 15: 577-580

Lotka A. y J. Wash. 1932. The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. *J. Washington Academy of Science*, 22:461-469.

Luteyn J. 1999. Paramos: a check list of plant diversity, geographical distribution and botanical literature. *New York. Memoirs of New York Botanical Garden*, 84:30-38.

Maestre F., Valladares F. y Reynolds J. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, 93: 748-757.

McNaughton S. 1985. Ecology of a grazing ecosystem; The Serengeti. *Ecological Monographs* 55: 259-294. En: Callaway R. and Pugnaire R. 1999. Facilitation in plant communities. *Functional Plant Ecology*.

Michalet R., Brooker R., Cavieres A., Kikvidze Z., Lortie C., Pugnaire F., Valiente-Banuet A. y 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.

Richardson D., Allsop N., D'Antonio C., Milton S. y Rejmánek M. 2000. Plant invasions-the role of mutualisms. *Biological Reviews*, 75: 65-93.

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.

Monasterio M. 1979. El Páramo Desértico en el altiandino de Venezuela. En: Salgado-Labouriau, M.L. (Ed). *El Medio Ambiente Páramo*. Ediciones del CIET-IVIC/MAB-UNESCO. Caracas, pp. 117-146.

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.

Monasterio M. y Reyes S. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes Venezolanos. En: M. Monasterio (Ed): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 47-91.

Moro M., Pugnaire F., Haase P. y Puigdefábregas J. 1997. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Functional Ecology*, 11: 425-431.

Núñez P. y Núñez M. 2006. Controversias en ecología: La competencia interespecífica y la estructuración de comunidades. *Revista de Filosofía A parte Rei* 47.

Parrish J. y Bazzaz F. 1976. Underground niche separation in successional communities. *Ecology*, 57:1281-1288.

Pérez F. 1984. Striated soil in an Andean paramo of Venezuela: its origin and orientation. *Artic and Alpine Research*, 16: 277-289.

Pérez F. 1992. The influence of organic matter addition by caulescent andean rosettes on superficial soil properties. *Geoderma*, 54: 151-171.

- Pérez F. 1995. Planr-induced spacial patterns of surface soil properties near caulescent andean rosettes. *Geoderma*, 68: 101-121.
- Puentes, J. 2010. Patrones y mecanismos de establecimiento de dos especies leñosas en la transición entre el bosque paramero y el páramo en Los Andes Tropicales. Postgrado en Ecología Tropical-ICAE, Mérida, Venezuela. Universidad de Los Andes 138 p.
- Pugnaire F., P. Haase, y J. Puigdefábregas. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77:1420–26.
- Rada, F.1993. Respuesta estomática y Asimilación de CO₂ en plantas de distintas formas de vida a lo largo de un gradiente altitudinal en la alta montaña tropical venezolana. 125 pp. Tesis Doctoral. Posgrado de Ecología Tropical. Universidad de Los Andes.
- Ramsay P. 2001. Páramo vegetation recovery in the first two years alter fire on volcan Chiles, Ecuador. En: Ramsay P. (ed.) *The ecology of volcan Chiles: High Altitude Ecosystems of the Ecuador-Colombia border*. Plymouth: Pebble and Shells. Pp 65-74.
- Richardson D., Allsopp N., D'antonio C., Milton S. y Rejmanek M. 2000. Plant invasions – the role of mutualisms. *Botanical Reviews*, 75: 65–93.
- Robson, N. 1990. Studies in the genus *Hypericum* L. (*Guttiferae*) 8. Section 29. *Brathys* (part 2) and 30. *Trigynobrathys*. *Bulletin of the British Museum*, 20: 1–151.
- Rundel, P. 1994. Tropical Alpine Climates. En: Rundel P., Smith A. y Meinzer F. (Eds.) *Tropicia Alpine Environments: plant form and function*. Cambridge University Press, Great Britain. 21-44 pp.
- Sarmiento L, L. Llambí, A. Escalona y N. Marquez. 2003. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes *Plant Ecology*, 166: 63–74.
- Sarmiento G. 1986. Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier F. and M. Monasterio (eds). *High altitude tropical biogeography*. 11-45. Oxford University Press.
- Smith A. 1980. The Paradox of plant height in an Andean giant rosette species. *Journal of Ecology*, 68:36-75.
- Smith A. 1981. Growth and populations dynamics of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Smithsonian Contributions to Botany*, 48:1-45.
- Squeo F., Rada F., Azócar A. y Goldstein G. 1991. Freezing tolerance avoidance in high tropical Andean plants: Is it equally represented species with different plant height? *Oecologia*, 86(3): 378-382.
- Stachowicz J. 2001. Mutualism, facilitation and the structure of ecological communities. *Bioscience*, 51:235–246.
- Tewksbury J. y Lloyd J. 2001. Positive interactions under nurse-spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia*, 127: 425–434.
- Tilman D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton Monograph Series. Princeton, NJ: Princeton University Press. En: Callaway R. and Pugnaire R. 1999. *Facilitation in plant communities*. *Functional Plant Ecology*.
- Tirado R. y Pugnaire F. 2005. Community structure and positive interactions in constraining Environments. *Oikos*, 111: 437-444.

Tirado R. y Pugnaire F. 2003. Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success. *Oecologia*, 136:296–301.

Turkington R. y Harper J. 1979. The Growth, Distribution and Neighbour Relationships of *Trifolium repens* in a Permanent Pasture: IV. Fine-Scale Biotic Differentiation. *Journal of Ecology*, 67 (1) 245-254.

Valiente-Banuet A., Vital Rumebe A., Verdú M. y Callaway R. 2006. Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 103, 16812–16817.

Wilson J. y Agnew A. 1992. Positive-feedback switches in plant communities. *Advances in Ecological Research*, 23: 263–336.

Weiher E. 2004. Why should we constrain stress and limitation? Why conceptual terms deserve broad definitions. *Journal of Vegetation Science*, 15: 569-571.

Capítulo 2

Adler L. 2003. Host species affects herbivory, pollination, and reproduction in experiments with parasitic *Castilleja*. *Ecology*, 84(8) 2083–2091.

Ashton P., P. Baker, S. Bunyavejchewin, S. Gunatilleke, N. Gunatilleke, S. Hubbell, R. Foster, A. Itoh, J. LaFrankie, H. Lee, E. Losos, N. Manokaran, R. Sukumar y T. Yamakura (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288: 1414–1418.

Badano, E y Cavieres, L. 2006. Ecosystem engineering across ecosystems: do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic

effects on species diversity? *Journal of Biogeography*, 33: 304–313.

Billings W. 1987. Constraints to plant growth, reproduction and establishment in arctic environments. *Arctic Alpine Research*, 19: 357-365.

Bolker, B, y S. Pacala. 1997. Using moment equations to understand stochastically driven spatial pattern formation in ecological systems. *Theoretical Population Biology*, 52:179-197.

Calero, A. y Baruch, Z. 1986. Patterns in altitudinal and seasonal biomass allocation in two contrasting plant life forms from a tropical mountain biome. *Biotropica*, 18: 189-194.

Callaway, Ragan M., and Lawrence R. Walker. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78: 1958-1965.

Cavieres L., Quiroz C. y Molina-Montenegro M. 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: 148–156.

Chapin F., Walker B., Hobbs R., Hooper D., Lawton J., Sala O. y Tilman D. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*, 227: 500–504.

Choler P., Michalet R. y R. Callaway. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Journal of Ecology*, 82: 3295-3308.

Dale . 1999. Spatial pattern analysis in plant ecology. *Cambridge Studies in Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.

Diggle P., Lower S. y Ranker T. 1998. Clonal diversity in alpine populations of *Polygonum viviparum* (Polygonaceae).

International Journal of Plant Sciences, 159: 606–615.

Eccles N., Esler K., y Cowling, R. 1999. Spatial pattern analysis in Namaqualand desert plant communities: evidence for general positive interactions. *Plant Ecology*, 142: 71–85.

Farji-Brener A., F. Chinchilla, A. Magrath, V. Romero, M. Ríos, M. Velilla, J. Serrano y S. Amador-Vargas. 2009. Slope orientation enhances the nurse effect of a paramo shrub, *Hypericum irazuense*. (*Hypericaceae*) in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 25: 331–335.

Fonteyn P. y Mahall, B. 1981. An experimental analysis of structure in a desert plant community. *Journal of Ecology*, 69: 883–896.

Flores J. y Jurado E. 2003. Are nurse–protege interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science*, 14: 911–916.

Gough L., Goldberg D., Hershock C., Pauliukonis N., y Petru M. Investigating the community consequences of competition among clonal plants. *Evolutionary Ecology*, 15 (4-6): 547–563.

Greig-Smith P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. 3rd edn. Oxford: Blackwell Scientific.

Grime J. 1973 Control of species diversity in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management*, 1: 151–167.

Grime J. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111 (982) 1169–1194.

Haase P., Pugnaire F., Clark S. y Incoll, L. 1997. Spatial pattern in *Anthyllis cytisoides* shrubland on abandoned land in

southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science*, 8: 627–634.

Hammer Ø., Harper D. y Ryan P. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologia electronic*, 4 (1) 9.

Heckard L. 1962. Root parasitism in Castilleja. *Botanical Gazette*, 124:21–29.

Holzapfel C. y Mahall B.E. 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. *Ecology*, 80:1747–1761.

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

Kershaw K. 1964. *Quantitative and Dynamic Ecology*. London: Edward Arnold. En: Dale . 1999. Spatial pattern analysis in plant ecology. *Cambridge Studies in Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press. pp 6–7.

Kikvidze Z. 1993. Plant species associations in alpine-subnival vegetation patches in the Central Caucasus. *Journal of Vegetation Science*, 4: 297–302.

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

Kleier C. y Lambirinos J. 2005. The importance of nurse associations for three tropical alpine life forms. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 37 (3) 320–334.

Körner C. 1999. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer, Berlin.

Law R. 2002. Interim Report: Causes and Effects of Small-Scale Spatial Structure in Plant Populations. *Structure*, (July).

- Law R., Murrell D. y Dieckmann U. 2003. Population Growth in Space and Time: Spatial Logistic Equations. *Ecology*, 84(1) 252-262.
- Legendre P., y Fortin M. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80 (2) 107-138.
- Leibold M., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. Chase, M. Hoopes, R. Holt, B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau y A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7) 601-613.
- Leuschner C. 2000. Are high elevations in tropical mountains arid environments for plants? *Ecology*, 81: 1425-1436.
- Levin S. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73(6) 1943.
- Llambí L. 2002. Old-field succession in the high Tropical. Andes: ecophysiology, local spatial interactions and plant community development. PhD thesis, University of York, York.
- Llambí L., Law R. y Hodge 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. y Callaway R. 2006. Re-analysis of meta-analysis: support for the stress gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, 94: 7-16.
- Michalet R., Brooker R., Cavieres L., Kikvidze Z., Lortie C., Pugnaire F., Valiente-Banuet A. y Callaway R. 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*, 9(7) 767-773.
- Monasterio M. 1979. El Páramo Desértico en el altiandino de Venezuela. En: Salgado-Labouriau, M.L. (Ed). *El Medio Ambiente Páramo*. Ediciones del CIET-IVIC/MAB-UNESCO. Caracas, pp. 117-146.
- Molinillo M., Monasterio M. 2006. Vegetation and grazing patterns in andean environments: A comparison of pastoral systems in punas and páramos. In: Spehn, E., Liberman, M., Körner, C. (Eds): *Land use changes and Mountain Biodiversity*. CRC Press LLC, Boca Raton FL, USA. pp. 137-151.
- Murrell D. y R. Law. 2003. Heteromyopia and the spatial coexistence of similar competitors. *Ecology Letters* 6(1) 48-59.
- Pacala S. y Levin S. 1997. Biologically generated spatial pattern and the coexistence of competing species. In D. Tilman and P. Kareiva (eds) *Spatial Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, pp. 204-232.
- Peltzer D. 2002. Does clonal integration improve competitive ability? A test using aspen [(*Populus tremuloides*) Salicaceae] invasion into prairie. *American Journal of Botany*, 89: 494-499.
- Pérez F. 1991. Soil moisture and the distribution of giant Andean rosettes on talus slopes of a desert páramo. *Climate Research*, 1: 217-231.
- Pérez F. 1992. The influence of organic matter addition by caulescent andean rosettes on superficial soil properties. *Geoderma*, 54: 151-171.
- Pugnaire F. y Luque M. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, 93(1) 42-49.
- Purves D. y Law R. 2002. Fine-scale spatial structure in a grassland community:

quantifying the plant's-eye view. *Journal of Ecology*, 90(1) 121-129.

Rees M., Grubb P. y Kelly D. 1996. Quantifying the impact of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of a four-species guild of winter annuals. *American Naturalist*, 147: 1-32.

Sarmiento L., L. Llambí, A. Escalona y N. Marquez. 2003. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes *Plant Ecology*, 166: 63-74.

Seabloom E., Bjornstad O., Bolker B., y Reichman O. 2005. Spatial signature of environmental heterogeneity, dispersal, and competition in successional grasslands. *Ecological Monographs*, 75:199-214.

Shumway S. 2000. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia*, 138-148.

Smith A. 1984. Postdispersal parent-offspring conflict in plants: antecedent and hypothesis from the Andes. *American Naturalist*, 123: 354-370.

Stoll P. y Prati D. 2001. Intraspecific Aggregation Alters Competitive Interactions in Experimental Plant Communities. *Ecology*, 82(2) 319.

Suzán G. y D. Patten. 1996. The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science*, 7: 635-644.

Ter Braak C. y P. Smilauer. 1999. CANOCO for Windows 4.02. Centre for Biometry. Wageningen, The Netherlands.

Tewksbury J. y Lloyd J. 2001. Positive interactions under nurse-spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia*, 127: 425-434.

Tirado R. y Pugnaire F. 2003. Shrub spatial aggregation and consequences for

Reproductive success. *Oecologia*, 136:296-301.

Turkington R., y Harper J. 1979. The growth, distribution and neighbor relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I. Ordination, pattern, and contact. IV. Fine-scale biotic differentiation, *Journal of Ecology*, 67: 207-218, 245-254.

Wiens J. 1989. Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology*, 3(4) 385.

Young K. y B. León. 2006. Tree-line changes along the Andes: implications of spatial patterns and dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 362: 263-272.

Capítulo 3

Abreu Z., L. Llambí y L. Sarmiento. 2009. Sensitivity of Soil Restoration Indicators during Paramo Succession in the High Tropical Andes: Chronosequence and Permanent Plot Approaches. *Restoration Ecology*, 17 (5): 619-627.

Alvizu P. 2004. Complejidad y respuesta funcional de la vegetación de páramo a lo largo de gradientes altitudinales. Tesis doctoral. Posgrado de Ecología Tropical. Universidad de Los andes.

Armas C. y Pugnaire F. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology*, 93: 978-89.

Azócar A. y Rada F. 2006. Ecofisiología de plantas de Páramo. Instituto de Ciencias ambientales y Ecológicas (ICAE) Universidad de Los Andes. Mérida - Venezuela.

Belsky, A., S. Mwonga, R. Amundson, J. Duxbury y A. Ali. 1993. Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high- and low-

rain- fall savannas. *Journal of Applied Ecology*, 30: 143-155.

Bertness M. y Callaway R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9: 191-193.

Björman O. y B. Demming. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence at 77k among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170:489-504.

Briceño B. y Morillo G. 2002. Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledóneas (Magnoliopsida). *Acta Botanica Venezuelica*, 35(1) 1-46.

Brooker J., Maestre F., Callaway R., Lortie C., Cavieres L., Kunstler G., Liancourt P., Tielboerge K., Travis J., Anthelme F., Armas C., Coll L., Corckete E., Delzon S., Forey E., Kikvidze Z., Olofsson J., Pugnaire F., Quiroz L., Saccone P., Schiffers K., Seifan M., Touzard B. y Michalet R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96:18-34.

Callaway, R. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Reviews*, 61: 306-349.

Callaway R. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia*, 112: 143-149.

Callaway R., Brooker R., Choler P., Kikvidze Z., Lortie C., Michalet R., Paolini L., Pugnaire F., Newingham B., Aschehoug E., Armasq C., Kikodze D. y Cook B. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417:844-848.

Callaway R. y Pugnaire R. 1999. Facilitation in plant communities. *Functional Plant Ecology*.

Cavieres L., Quiroz C. y Molina-Montenegro M. 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: 148-156.

Cavieres L., Quiroz C., Molina-Montenegro M., Munoz y Pauchard A. 2005. Nurse effect of the native cushion plant on the invasive non-native in the high-Andes of central Chile. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 7(3), 217-226.

Dawson T. 1993. Hydraulic lift and water use by plants: Implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95:656-574.

Dickie I., Schnitzer S., Reich P., y Hobbie S. 2005. Spatially disjunct effects of co-occurring competition and facilitation. *Ecology Letters*, 8(11) 1191-1200.

Dulhoste R. 2010. Respuestas ecofisiológica de plantas del límite arbóreo (Selva nublada-paramo) al estrés térmico, hídrico, y lumínico en los Andes venezolanos. Tesis de Doctoral. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Departamento de Biología. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.

Escudero A., Romão R., Cruz M. y Maestre F. 2005. Spatial pattern and neighbour effects on *Helianthemum squamatum* seedlings in a Mediterranean gypsum community. *Journal of Vegetation Science*, 16(4) 383.

Fariñas M., Lázaro N. y Monasterio M. 2008. Ecología comparada de *Hypericum laricifolium* Juss. y de *H. Juniperinum* Kunt en el valle fluvio-glacial del páramo de Mucubají. Mérida, Venezuela. *Ecotrópicos*, 21(2) 75-88.

Farji-Brener A., F. Chinchilla, A. Magrach, V. Romero, M. Ríos, M. Velilla, J. Serrano y S. Amador-Vargas. 2009. Slope orientation enhances the nurse effect of a paramo shrub, *Hypericum irazuense*.

(*Hypericaceae*) in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 25: 331-335.

Forseth I., Wait D. y B. Casper. 2001. Shading by shrubs in a desert system reduces the physiological and demographic performance of an associated herbaceous perennial. *Journal of Ecology*, 89: 670-680.

Franco A. y Nobel P. 1988. Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology*, 69: 1731-1740.

Garnier E., Shipley B., Roumet C. y Laurent G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15(5): 688-695.

Germino M. y W. Smith. 1999. Sky exposure, crown architecture, and low temperature photoinhibition in conifer seedlings at alpine treeline. *Plant cell and environment*, 22: 407-415.

Germino M. y W. Smith. 2000. Differences in microsite, plant form, and low-temperature photoinhibition in alpine plants. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 32:388-396.

Gómez-Aparicio L., Gómez J., Zamora R. y Boettinger J. 2005. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 16: 191-198.

Gómez-Aparicio L., Zamora R., Gómez J., Hódar J., Castro J. y Baraza E. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration in Mediterranean ecosystems: a metaanalysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, 14: 1128-1138.

Haase P., Pugnaire F., Clark S. y Incoll L. 1996. Spatial patterns in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science*, 7: 527-534

Hastwell G. y Facelli J. 2003. Differing effects of shade-induced facilitation on growth and survival during the establishment of a chenopod shrub. *Journal of Ecology*, 91: 941-950.

Heckard L. R. 1962. Root parasitism in Castilleja. *Botanical Gazette*, 124:21-29.

Holmgren M., Scheffer M. & y Huston M. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78: 1966-1975.

Joffre R. y Rambal S. 1993. How tree cover influences the water balance of Mediterranean Rangelands. *Ecology*, 74: 570-582.

Johnson G., Young A., Scholes J. y P. Horton. 1993. The dissipation of excess of energy in British plants species. *Plant, cell and environment*, 16:673-679.

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

Kikvidze Z. 1996. Neighbour interaction and stability in subalpine meadow communities. *Journal of Vegetation Science*, 7: 41-44.

Knapp A., y G. Carter. 1998. Variability in leaf optical properties among 26 species from a broad range of habitats. *American Journal of Botany*, 85: 940- 946.

Larrea-Alcázar D. y Soriano P. 2006. Spatial Associations, Size-Distance Relationships and Population Structure of Two Dominant Life Forms in a Semiarid Enclave of the Venezuelan Andes. *Plant Ecology*, 186(1): 137-149.

Llambí L., Law R. y Hodge 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.

- Llambí L. y Sarmiento L. 1998. Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria de los páramos venezolanos. *Ecotrópicos*, 11:1-14.
- Lortie C. y Callaway R. 2006. Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, 94(1): 7-16.
- Maestre F., Bautista S. y Cortina J. 2003. Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84: 3186-3197.
- Michalet R. 2007. Highlighting the multiple drivers of change in interactions along stress gradients. *New Phytologist*, 173: 3-6.
- Michalet R., Brooker R., Cavieres A., Kikvidze Z., Lortie C., Pugnaire F., Valiente-Banuet A. y 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.
- Molinillo M. y M. Monasterio. 1997. Pastoralism in paramo environments practices, forage, and impact on vegetation in the Cordillera of Mérida, Venezuela. *Mountain. Research and Development* 17:3197-211.
- Moro M., Pugnaire F., Haase P., y Puigdefábregas J. 1997. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understory in a semiarid environment. *Functional Ecology*, 11:425-31.
- Pérez F. 1992. The influence of organic matter addition by caulescent andean rosettes on superficial soil properties. *Geoderma*, 54: 151-171.
- Pérez F. 1995. Planr-induced spacial patterns of surface soil properties near caulescent andean rosettes. *Geoderma*, 68: 101-121.
- Pugnaire F., P. Haase, y J. Puigdefábregas. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77:1420-26.
- Sarmiento L., L. Llambí, A. Escalona y N. Marquez. 2003. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes *Plant Ecology*, 166: 63-74.
- Shumway S. 2000. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia*, 138-148.
- Shumway S. y M. Bertness. 1992. Salt stress limitation of seedling recruitment in a salt marsh plant community. *Oecologia*, 92:490-497.
- Tewksbury J. y Lloyd J. 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia*, 127(3):425-434.
- Tielborger K., y Kadmon R. 2000. Temporal Environmental Variation Tips the Balance between Facilitation and Interference in Desert Plants. *Ecology*, 81(6): 1544.

Capítulo 4

Adler L. 2003. Host species affects herbivory, pollination, and reproduction in experiments with parasitic *Castilleja*. *Ecology*, 84(8) 2083-2091.

Arroyo M., Cavieres, L., y Peñaloza A. 2003. Positive associations between the cushion plant *Azorella monantha* (*Apiaceae*) and alpine plant species in the Chilean Patagonian Andes. *Plant Ecology*, 121-129.

Briceño B. y Morillo G. 2002, Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledóneas (Magnoliopsida). *Acta Botanica Venezuelica*, 35(1) 1-46.

- Cavieres L., Arroyo M., Peñaloza A., Molina-Montenegro M., y Torres C. 2002. Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *Journal of Vegetation Science*, 13(4), 547.
- Farji-Brener A., F. Chinchilla, A. Magrach, V. Romero, M. Ríos, M. Velilla, J. Serrano y S. Amador-Vargas. 2009. Slope orientation enhances the nurse effect of a paramo shrub, *Hypericum irazuense*. (*Hypericaceae*) in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 25: 331-335.
- Flores-Martínez A., Ezcurra E. y Sanchez-Colon S. 1994. Effect of *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. *Journal of Ecology*, 82: 325-330.
- Gasque M. y García-Fayos P. 2004. Interaction between *Stipa tenacissima* and *Pinus halepensis*: consequences for reforestation and the dynamics of grass steppes in semi-arid Mediterranean areas. *Forest Ecology and Management*, 189: 251-261.
- Hegland S., Nielsen A., Lázaro A., Bjercknes A., Totland Ø. 2009. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology letters* 12: 184-195.
- Hernández L. 2004. Distribución de seis especies de plantas bajo escenarios de cambio climático por temperatura en un páramo de Mérida. Tesis de Pregrado. Departamento de Biología Universidad de los Andes.
- IPCC: 2001. *Climate Change. The IPCC Third Assessment Report*, Cambridge University Press, Cambridge and New York. Vols. I (The Scientific Basis), II (Impacts, Adaptation, and Vulnerability) and III (Mitigation).
- Jones C., Lawton J. y Shachak M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78: 1946-1957.
- Monasterio M. 1979. El Páramo Desértico en el altiandino de Venezuela. En: Salgado-Labouriau, M.L. (Ed). *El Medio Ambiente Páramo*. Ediciones del CIET-IVIC/MAB-UNESCO. Caracas, pp. 117-146.
- Padilla F. y Pugnaire F. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(4), 196-202.
- Pugnaire F., P. Haase, y J. Puigdefábregas. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77:1420-26.
- Silvertown J. y J. Wilson. 1994. Community Structure in a Desert Perennial Community. *Ecology*, 75(2): 409-417.
- Tielborger K. y Kadmon R. 2000. Temporal Environmental Variation Tips the Balance between Facilitation and Interference in Desert Plants. *Ecology*, 81(6): 1544.
- Tirado R. y Pugnaire F. 2003. Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success. *Oecologia*, 136(2): 296-301.
- Valiente-Banuet A., Vite F. y Zavala-Hurtado J. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science*, 2: 11-14.
- Vargas O. 2008. Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino (El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca). Grupo de Restauración Ecológica. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 372 pp.

Visser M. y Both C. 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B*, 272(25):61–69.

Wilson J. y Agnew A. 1992. Positive-feedback switches in plant communities. *Advances in Ecological Research*, 23: 263–336.

Wright J. y Jones C. 2006. The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: Progress, limitations, and challenges. *BioScience*, 56: 203–209.

Anexos

Anexo 1. Listado de especies identificadas en la presente investigación con el código de referencia respectivo.

<i>Nombre científico</i>	Código
<i>Acaulimalva acaule</i>	Aca aca
<i>Aciachne pulvinata</i>	Aci pul
<i>Agrostis breviculmis</i>	Agr bre
<i>Agrostis jahnii</i>	Agr jan
<i>Agrostis toluensis</i>	Agr tol
<i>Arcytophyllum caracasenum</i>	Arc car
<i>Arenaria musciformis</i>	Are mus
<i>Azorella crenata</i>	Azo lon
<i>Belloa longifolia</i>	Bel lon
<i>Blackiella bartsiaefolia</i>	Bla bar
<i>Calamagrostis heterophylla</i>	Cal het
<i>Carex acutata</i>	Car acu
<i>Castilleja fissifolia</i>	Cas fis
<i>Espeletia shultzii</i>	Esp shu
<i>Espeletia spicata</i>	Esp spi
<i>Geranium chamaense</i>	Ger cha
<i>Geranium multiceps</i>	Ger mul
<i>Gnaphalium antennaroides</i>	Gna ant
<i>Gnaphalium meridensis</i>	Gna mer
<i>Hipochaerix setosus</i>	Hip set
<i>Hypericum laricifolium</i>	Hyp lar
<i>Lachemilla sp.</i>	Lac sp.
<i>Lasiocephalus longepenicillatus</i>	Las lon
<i>Lucilia venezuelensis</i>	Luc ven
<i>Lupinus eromonomos</i>	Lup ero
<i>Monticalia imbricatifolia</i>	Mon imb
<i>Oenothera epilebiifolia</i>	Oen epi
<i>Oxylobus granduliferus</i>	Oxy gra
<i>Rhizocephalum candollei</i>	Rhi can
<i>Rumex acetosella</i>	Rum ace
<i>Senecio formosus</i>	Sen for
<i>Sisyrinchium sp.</i>	Sis sp.