

Universidad de los Andes

Facultad de Ciencias

Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas

Postgrado en Ecología Tropical

**COMPLEJIDAD Y RESPUESTA FUNCIONAL DE LA VEGETACIÓN DE PÁRAMO A  
LO LARGO DE GRADIENTES ALTITUDINALES.**

**Trabajo presentado ante la Universidad de Los Andes como requisito parcial para optar  
al grado de Doctor en Ecología Tropical**

**PABLO ENRIQUE ALVIZU DIAZ**

TUTOR: MARIO R. FARIÑAS

CO-TUTOR: FERMIN RADA

JURADOS:

AURA AZÓCAR

VALERIO DE PATTA PILLAR

KLAUS JAFFE

**MÉRIDA – VENEZUELA**

**SEPTIEMBRE 2004**

# 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 la **TESIS DOCTORAL** presentada por **Pablo Enrique Alvizu Díaz** para optar al título de *Doctor en Ecología Tropical* y que se titula:

**"Complejidad y Respuesta Funcional de la Vegetación de Páramo a lo largo de Gradientes Altitudinales"**.

Hacemos constar que hoy 07 de septiembre de 2004, a las 10:00 a.m, nos constituimos como jurado, siendo presidente del mismo el Dr. Mario Fariñas. Luego de considerar las observaciones de cada miembro del jurado, autorizamos la presentación pública de la tesis. Seguidamente a las 10:30 am. Se dio curso al acto público de sustentación de esta Tesis en el Auditorium de la Facultad de Arquitectura. Una vez concluida la presentación, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere y seguidamente su presidente invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. Una vez concluida la sustentación, el jurado procedió a su deliberación final y concluyó que:

**SE APRUEBA LA TESIS DOCTORAL PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACIÓN.**

  
Dr. Mario Fariñas  
Tutor

  
Dr. Valerio Pillar  
Jurado



  
Dra. Aura Azócar  
Jurado

  
Dr. Fermin Rada  
Co-Tutor

  
Dr. Klaus Jaffe  
Jurado

## Resumen

El problema central de este trabajo es analizar la relación entre el funcionamiento y la diversidad del sistema páramo, donde los cambios que ocurren a lo largo de gradientes altitudinales pueden utilizarse a modo de laboratorio natural, con el fin de establecer los probables efectos de la pérdida de especies, consecuencia de un aumento de la temperatura, sobre dicha relación. El acercamiento a este problema se hizo a través de la integración de la idea de grupos funcionales, con algunos aspectos de la estructura y la complejidad de un sistema ecológico y sus componentes a distintos niveles y escalas de detalle. Este trabajo se llevó a cabo en el estado Mérida (Venezuela) a lo largo de dos gradientes altitudinales, que incluyen los pisos altitudinales andino y altiandino. Cada uno de estos gradientes está ubicado en vertientes diferentes: el primero en la vertiente Lago de Maracaibo (tetraestacional) y el segundo en la vertiente llanera (biestacional).

Los resultados principales del presente trabajo podemos resumirlos en los siguientes puntos:

- El sistema presenta cambios importantes en la riqueza, la complejidad y la composición florística, no así en la relación numérica entre las proporciones o frecuencias de las especies, por lo que dentro de nuestro “laboratorio natural” existe una variable que está controlada como es la estructura numérica. El índice de composición florística es similar en los extremos de ambos gradientes recorriendo trayectorias diferentes a medida que ascendemos en altitud. El intervalo altitudinal en el cual se encuentra la mayor diferencia entre dichas trayectorias, coincide con la disminución abrupta del número de especies, la complejidad y la entropía.
- El presente trabajo cuantifica y apoya la descripción señalada por Monasterio (1980) con respecto al patrón espacial de los pisos andino y altiandino y le agrega el hecho de que en la transición entre ambos pisos, existe una confluencia de los patrones y procesos que definen ambos pisos, es por ello que podemos pensar en estos dos “cinturones” como unidades dinámicas cuya transición se expresa a altitudes diferentes dependiendo de influencia del régimen de precipitación.
- Con respecto a la frecuencia de temperaturas congelantes, los gradientes presentan diferencias espaciales y temporales. Por otra parte, dentro de los parches de vegetación se establece un efecto “aislante” que permite que la frecuencia de temperaturas congelantes desaparezca o se reduzca de manera significativa.
- Los resultados del presente estudio apoyan la hipótesis acerca de la baja estabilidad funcional del páramo propuesta por Azócar et al (2000), si se analiza en términos de número de especies, sin embargo, a nivel de comunidades, la importancia de las distintas respuestas encontradas para cada forma de vida y dentro de cada forma de vida cambia a lo largo del gradiente altitudinal.
- La mayoría de las especies tienen “equivalentes funcionales” en términos de respuesta, dentro de las especies poco frecuentes para la parte baja del gradiente, por lo que de manera preliminar podemos afirmar que la hipótesis planteada por Walker (1999) acerca de la relación en términos funcionales entre las especies muy frecuentes y poco frecuentes se cumple en el páramo andino, no así en altiandino donde en muchos casos la única especie, por ejemplo de las rosetas caulescentes es *E. timotensis*.
- Existen diversos ejes de “variación funcional” donde el tamaño de los individuos, que a su vez puede relacionarse con un tipo particular de microclima, es una de las características principales que “definen” el ámbito de respuesta o la diversidad funcional de los grupos establecidos. Esto apoya la hipótesis planteada por Azócar et al (1988) y luego puesta a prueba por Squeo et al (1991) y Rada et al (1992) donde para este tipo de sistema, las variaciones ambientales, entre el aire y el

suelo son determinantes en el tipo de respuesta encontrada en las diferentes especies en términos térmicos.

- Con respecto al efecto del calentamiento global sobre la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento del sistema páramo, el presente trabajo predice una probable disminución de la diversidad funcional del sistema consecuencia de la pérdida de especies de intervalo y amplitud restringido(a). Las especies más afectadas están contenidas dentro de las formas de vida rosetas caulescentes y arbustos, cuyas especies son las de mayor peso tanto en términos de frecuencia, así como en aspectos relacionados con la diversidad de respuestas: los arbustos por las variaciones dentro del grupo y las rosetas caulescentes que establecen diferencias importantes entre el páramo andino y el altiandino.

## Contenido

### Capítulo I: Introducción y Planteamiento del Problema

Biodiversidad, Grupos Funcionales y Función del Ecosistema.....	1
El sistema páramo.....	8
Planteamiento del problema.....	14
Objetivos.....	14
Área de estudio.....	15

### Capítulo II: Complejidad vs Diversidad: algunos aspectos teóricos

Diversidad.....	17
Complejidad y Geometría Fractal.....	18
Entropía Espacial.....	22

### Capítulo III: Análisis de la complejidad, la diversidad y el patrón espacial de la vegetación de páramo

#### Introducción

Riqueza de Especies a lo largo de Gradientes Altitudinales.....	23
Gradientes Altitudinales en la Montaña Tropical.....	25
Hipótesis.....	26
Objetivos.....	26
<b>Métodos de muestreo, tipo de datos y análisis</b>	
Método de muestro y tipo de datos.....	27
Análisis de los datos.....	28

Complejidad, Diversidad y Composición Florística.....	28
Dimensión Fractal y Patrón Espacial.....	31
<b>Resultados</b>	
Complejidad, Diversidad y Composición Florística.....	33
Patrón Espacial de la Vegetación de Páramo a dos escalas: Especies y Comunidades....	40
Riqueza, Comportamiento Ecológico y Endemismo de Especies.....	42
Discusión.....	44

## **Capítulo IV: Análisis temporal y espacial de la temperatura y la humedad relativa en el páramo**

Los Andes Tropicales y el Páramo.....	48
Objetivos.....	50
<b>Métodos de muestreo, tipo de datos y análisis</b>	
Métodos de muestreo y tipo de datos.....	51
Análisis de los datos.....	53
Promedio diario, diurno o nocturno de la variable.....	53
Frecuencia de eventos.....	54
Resultados y Discusión.....	56
Conclusiones.....	61

## **Capítulo V: Cambios en la Respuesta Funcional de la Vegetación de Paramo a lo largo de Gradientes Altitudinales**

Grupos Funcionales, Funcionamiento y Diversidad.....	63
Efecto del Calentamiento Global en la Alta Montaña.....	66
Hipótesis.....	68

<b>Objetivos.....</b>	<b>69</b>
<b>Método de muestreo, tipo de datos y análisis</b>	
<b>Métodos de muestreo.....</b>	<b>69</b>
Area foliar específica y porcentaje de agua en la hoja.....	71
Potencial hídrico a mediodía y punto de pérdida de turgor.....	71
Asimilación de CO <sub>2</sub> .....	71
Capacidad de sobreenfriamiento.....	72
<b>Tipo de datos y análisis.....</b>	<b>73</b>
Frecuencia de especies y/o formas de vida por altitud.....	73
Atributos a nivel de individuo o variables ecofisiológicas.....	75
<b>Consecuencias de la pérdida de diversidad o cambios en la composición de especies.....</b>	<b>76</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>78</b>
<b>Respuesta funcional a lo largo de gradientes ambientales.....</b>	<b>78</b>
Respuesta a las temperaturas congelantes.....	83
Respuestas al estrés hídrico.....	85
<b>Comportamiento ecológico de las especies y pérdida de diversidad consecuencia de un probable calentamiento global.....</b>	<b>90</b>
<b>Discusión y consideraciones finales.....</b>	<b>103</b>

## **Bibliografía**

<b>Bibliografía.....</b>	<b>106</b>
--------------------------	------------

## Índice de Figuras

Figura I-1. Hipótesis iniciales que exponen la relación entre los procesos ecosistémicos y la Biodiversidad.....	2
Figura I-2. Aspecto general de los gradientes estudiados.....	16
Figura III-a. Ejemplo gráfico del aumento de la ventana de observación para una línea de UM contiguas.....	28
Figura III-b. Secuencia de cómo a partir de la serie espacial que contiene todas las matrices del muestreo se subdivide para posteriores análisis.....	30
Figura III-c. Ejemplo de series espaciales del índice de composición florística para distintas ventanas de observación.....	31
Figura III-1. Número de especies con respecto a la altitud para cada uno de los gradientes altitudinales analizados.....	33
Figura III-2. Cambios en la complejidad total ( $L(S)$ ) con respecto a la altitud para cada uno de los gradientes analizados.....	34
Figura III-3. Cambios en la entropía ( $H(S)$ ) con respecto a la altitud para cada uno de los gradientes analizados.....	34
Figura III-4. Relación entre la Dimensión fractal del índice de composición florística y la altitud para los gradientes analizados.....	36
Figura III-5. Variación de la complejidad estructural ( $\Delta(S)$ ) con respecto a la altitud para los gradientes analizados.....	37
Figura III-6. Índice de composición florística de la vegetación con respecto a la altitud para los gradientes analizados.....	37
Figura III-7. Comportamiento de la entropía para ambos gradientes con respecto al orden $\alpha$ .....	38
Figura III-8. Comportamiento del cociente número de especies y más infinito de Hill, con respecto a la altitud.....	38
Figura III-9. Patrón espacial de la composición florística para ambos gradientes.....	40
Figura III-10. Dimensión fractal de la repartición ( $D_e$ ) para ambos gradientes.....	41
Figura III-11. Entropía espacial para ambos gradientes.....	41

Figura III-12. Número de especies endémicas para cada gradiente.....	43
Figura III-13. Índice de composición florística de especies endémicas a lo largo de ambos gradientes.....	44
Figura IV-1. Series de tiempo a ser utilizadas (a) temperatura en un lugar despejado y dentro de un parche de vegetación, (b) humedad relativa en un lugar despejado...	52
Figura IV-2. Promedio de la humedad relativa diaria para los 130 días de muestreo en las diferentes altitudes.....	53
Figura IV-3. Diferencias entre la precipitación total anual y el promedio de los últimos 30 años para la estación meteorológica Mucuchíes, Edo. Mérida.....	56
Figura IV-4. Frecuencia de temperaturas nocturnas por debajo de los 0 °C a lo largo de ambos gradientes altitudinales fuera de los parches de vegetación para los períodos de sequía y lluvias.....	57
Figura IV-5. Frecuencia de temperaturas nocturnas por debajo de los 0 °C a lo largo de ambos gradientes altitudinales dentro de los parches de vegetación para los períodos de sequía y lluvias.....	58
Figura IV-6. Frecuencia de temperaturas nocturnas por debajo de los -6°C a lo largo de ambos gradientes altitudinales fuera de los parches de vegetación para los períodos de sequía y lluvias.....	59
Figura IV-7. Frecuencia de temperaturas diurnas por encima de los 30 °C a lo largo de ambos gradientes altitudinales dentro y fuera de los parches de vegetación para los períodos de sequía y lluvias.....	60
Figura IV-8. Frecuencia de valores de humedad relativa por encima del 80% a lo largo de ambos gradientes altitudinales fuera de los parches de vegetación para los períodos de sequía y lluvias.....	61
Figura V-1. Frecuencia de distintas formas de vida a lo largo de los gradientes altitudinales analizados.....	78
Figura V-2. Capacidad de sobreenfriamiento para distintas especies agrupadas por formas de vida.....	79
Figura V-3. Potencial hídrico a mediodía y punto de pérdida de turgor para distintas especies agrupadas por formas de vida, para las épocas seca y húmeda.....	80

Figura V-4. Tasas de asimilación máxima para distintas especies agrupadas por formas de vida, para las épocas seca y húmeda.....	82
Figura V-5. Area foliar específica (AFE) para las distintas especies agrupadas por formas de vida.....	82
Figura V-6. Porcentaje de agua en la hoja para las distintas especies agrupadas por formas de vida...	84
Figura V-7. Capacidad de sobreenfriamiento con respecto a la altitud...	85
Figura V-8. Variación del número de especies con alta o baja capacidad de sobreenfriamiento a lo largo de los gradientes altitudinales PB y PG.....	86
Figura V-9. Número de especies con respecto a la altitud para cada uno de los gradientes altitudinales analizados.....	87
Figura V-10. Variación del número de especies con estrategias de evasión o tolerancia al estrés hídrico a lo largo de los gradientes PB y PG.....	89
Figura V-11. Proporción de especies utilizadas por forma de vida para las variables analizadas a nivel de individuo.....	89
Figura V-12. Distribución altitudinal de las diferentes especies determinadas para el presente trabajo.....	92
Figura V-13. Mediana e intervalo del 25% y 75% de los valores de las amplitudes altitudinales para cada forma de vida.....	94
Figura V-14. Mediana e intervalo del 25% y 75% de los valores de los intervalos altitudinales para cada forma de vida.....	95
Figura V-15. Análisis de clasificación a partir de las amplitudes e intervalos por gradiente para cada especie.....	95
Figura V-16. Valores promedio y error estándar para los grupos establecidos a partir del análisis de clasificación.....	97
Figura V-17. Frecuencia de las distintas formas de vida después de los “experimentos”.....	98
Figura V-18. Coeficiente de variación de la diferencia de la complejidad estructural entre la comunidad natural y el tercer experimento para las distintas formas de vida....	99

Figura V-19. Coeficiente de variación de la diferencia de la complejidad total y la entropía entre la comunidad natural y el tercer experimento para las distintas formas de vida..100

Figura V-20. Relación ente la capacidad de sobreenfriamiento, la altitud y el tamaño y/o endemismo de distintas especies del páramo en Venezuela.....102

## Indice de Tablas

Tabla II-1. Ejemplo de cómo se obtienen los códigos que describen cada uno de los componentes.....	21
Tabla III-I. Algunos trabajos recientes que exploran la variación de la riqueza de especies al largo de gradientes ambientales.....	24
Tabla III-2. Nombres, formas de vida a la cual pertenecen, endemismo y código de referencia para las especies identificadas en el presente estudio.....	42
Tabla IV-1. Descripción de variables.....	52
Tabla V-1. Especies utilizadas para el presente trabajo, forma de vida a la cual pertenecen y autores de los cuales se obtuvo información.....	73
Tabla V-2. Número de especies por forma de vida para cada una de las variables estudiadas en el presente trabajo.....	90
Tabla V-3. Nombres, código de referencia y forma de vida a la cual pertenecen para las especies identificadas en el presente trabajo.....	93
Tabla V-4. Orden creciente del promedio de las amplitudes y los intervalos para los distintos grupos obtenidos del análisis de clasificación.....	96

## Anexos

Nota: los anexos no estan impresos en papel, favor revisarlos en el Disco Compacto.

Anexo III-1. Familias, intervalo altitudinal a la cual se encontraron y/o reportado en la literatura de las especies determinadas en el presente estudio.

Anexo IV-1. Series temporales del promedio diario diurno de humedad relativa para cada una de las altitudes de los gradientes Piedras Blancas y Pico Gavilán.

Anexo V-1. Autores, especies, valores de las variables e intervalo altitudinal de los estudios, así como, en el caso de regresiones lineales, los valores de  $R^2$  y nivel de significancia para cada uno de los parámetros.

Anexo V-2. Detalles de la estadística de los resultados obtenidos, n muestrales, grados de libertad y métodos utilizados.

Anexo V-3. Especies eliminadas por gradiente para los distintos experimentos de extinción local de especies.

*La cosa está en hallarlo a usted  
el día menos pensado, en cualquier sitio,  
casualmente, donde usted y yo  
podamos ver a cuatro manos los alrededores.  
La cosa está en lo improbable,  
en lo difícil, en lo imposible.  
La cosa ésta allí mismo, donde no debería estar:  
un paso más allá que el largo de las manos.*

*La cosa está en que un día  
haya tiempo para todo:  
para hablarnos sin apuros,  
para compartir rocíos,  
para ser fin de semana como si vivir  
fuera tiempo libre, espacio para estar.  
La cosa está en las cosas  
que yo sé y usted no sabe,  
y en las cosas que usted sabe,  
y yo no sé todavía,  
y en los sueños que nos faltan para realizar  
nuestros sueños que son de canción.*

*La cosa ésta en no enloquecer,  
en no aceptar, en preguntar  
para que sirven todos los juguetes  
que nos han dado guerra desarmándolos y armándolos.  
La cosa esta en que no queda  
remedio inteligente que no sea  
usar las piezas que hay en los rompe-caminos,  
e ir tirando por ahora, aunque más allá  
persistamos en crear nuestra canción  
con las piezas que queramos construir  
que serán iguales.*

*Silvio Rodríguez*

**Este trabajo esta dedicado a la vida, que nos ha dado y como digo yo:**

**gracias a “Chucho”, la virgen, los ángeles y el universo.... nos  
seguirá dando... cosas lindas**

**..... bueno, aunque .... a veces unos “golpecitos” por no usar el  
término que debería, siempre son buenos para el crecimiento del alma.**

**para ti “Rico”, “Pa´” o “Enrique”, como te llamo a veces,  
siempre allí, cerquita, ayudándome a que la mesa quede mas pulida y  
perfecta,**

**GRACIAS por endurecerme el carácter y ayudarme a ser hombre y  
padre.... y por ese amor profundo y constante que guardo y he aprendido  
a cultivar,  
para enseñarlo y transmitírselo a mis hijos.  
; a ver si cambiamos el mundo!**

**para a esa mae´ eterna inmensa y amada que es mi CHICHA,  
tu que siempre impulsas mis sueños y mi vida con ese “amor”...**

**sé que algún día, esa energía que sólo tienen las madres y  
mujeres  
arreglará este mundo lleno de tristezas y egoismos  
GRACIAS por tu esperanza, tu amor y por siempre confiar  
en mí**

**Pa´ mi negra y mi luna,**

**lo más sencillo, rico, lindo y profundo que me ha pasado en  
mi vida.**



A LA ¡¡¡¡¡SALA DE ESTUDIANTES!!!!!! A pesar de parecer “ser” sólo un lugar físico, se convirtió para mi y muchos estudiantes en una institución!!!!

Las máquinas, los seminarios, las discusiones, la pulida de las presentaciones GRACIAS!!!!, creo que tener un espacio como ese, HACE la diferencia.

### Ahora si... la gente:

Es infinito el número de personas a las cuales agradecerles, si asumimos que cualquier cosa que nos ocurre en la vida puede estar “conectada” hasta con eventos de vidas anteriores.... Pero bueno: limitémonos a algunos años atrás solamente...

*Un cuentito antes... bueno, en realidad una experiencia:*

*Hace como 25 años, estaba yo comiéndome un chocolate escondido, cuando apareció mi hermano “pepe” (el maraco de la casa):*

*Pepe: Pablo... ¿Sabías que es mas rico compartir el chocolate que comértelo solo?*

*Pablo: (en pensamiento) que va a saber este carajito...*

*Pablo: ah!!! Si pepula (como le digo a veces yo a Pepe), voy a practicarlo....*

*Efectivamente, desde ese día casi siempre sólo me como un pedazo del chocolate (cuando hay otras personas, claro), y mi “hermanito” tenía razón,*

*ese pedacito que le queda a uno, después de compartir,*

*es supremamente rico....*

Del pasado no-merideño me gustaría agradecerle a Freddy Losada, Omar Arenas, Antonio Vivas, Klaus Jaffé y Marisol Aguilera. Cada uno, o hizo algo o marcó mi manera de trabajar, GRACIAS POR TODO.

A mis “mejores” amigos (aunque mi pana Milko se burle y diga que eso sólo era en el bachillerato... Valois, Andreína, Lorenzo, Inti y Gustavo... y a los descubiertos más tarde (menos años pero igual de intensa la “cosa”): Leo (Negro), Luis Daniel, Andrés (Rojas y Puig), Enrique, el “chino”, Susan, Rapha, Alvaro y Marjorie... a uds. no se les agradece, se les cultiva...

A los “marcadores” como marca de tinta china, indeleble o herraje caliente, marcas de por vida: *Omar Arenas, Juan, Mario y Aura*. Aquí guardo todos sus consejos, y espero aplicarlos al nivel que siempre veo en ustedes. Mas allá de unas gracias, un gran abrazo.

A los jurados y tutores, sus sugerencias cambiaron muchísimo este trabajo, y modestia aparte, creo mejoró muchísimo... Mario Fariñas, Fermín Rada, Aura Azócar, Valério de Patta Pillar y Klaus Jaffe.... y por cierto, al Prof. Zdravko Baruch, que participó como jurado en el proyecto de tesis e hizo grandes aportes.

De nuevo a “RICAS” gracias por todas esas “discusiones” y sugerencias...

*Y de aquí para abajo.... La cosa se va a poner muuuuuuuuy cursi así que voy a resumir y a ponerme parco, porsia: en orden de aparición... con algunos errores producto de los mismos años...*

Luis Daniel, por aquí comenzaste a “pulular” y nada más y nada menos que a vivir conmigo !!! Gracias hermano, y disculpa los regañones.... Gracias por ser una referencia diaria de competencia y discusión, de ética y lealtad.

Daniel, Maribel, Holanda, Marcela, Andrés y Susan... compañeros de las mil y una discusiones en la maestría, Gracias.

Gustaviño, entre el espanto y la ternura, la poesía y la ciencia, la matemáticas y la biología, un abrazo...

“al Fariñas” ese “co... de m” que siempre, siempre media hora después, tenía la razón... y la sigue teniendo.... Gracias por el “rejo” y el dulce, por los infinitos regalos académicos y personales, un gran abrazo Fariñas!!!

“al Férmin” como lo llama la negra (en realidad creo que es su esposa quien le cambia el acento de la **i** a la **e**)... ejemplo de humildad y trabajo profundo, gracias co-tutor... nos vemos en las publicaciones !!!!

A los cinco fantásticos Marjorie, Rapha, Alvaro, July y Belkys, ¡qué grupo formaron!, que rico poder compartir, por lo menos un poquito de esa magia que los movía.... Definitivamente no hay nada como compartir....

Al ALITO (Alex) y la CORO (Coromoto), toda la paciencia, fuerza y ganas de trabajar en el campo aquí tienen una “hijita”..... Gracias por, desde las discusiones para definir la distancia entre líneas, hasta la mística y ganas de trabajar. Con gente como ustedes las cosas quedan BIEN HECHAS!!.

A todos esos “panas” que también fueron al campo: Rapha, Alvaro, Leo “Blanco”, Miguel, Benito... Gracias ¡mis panas!

Y a los amigos nuevos, Eulogio y Leo Blanco su apoyo fue “particularmente especial” en esta recta final, un abrazo..... y, si Leo,.... los datos son homocedásticos.....

A mi familia grande, y la chiquitica, la Luna y la Negra..... infinita paciencia y amor queda regada(o) por todas partes con sus cariñitos y detalles, deberían dejar que uno firmara estas cosas y colocara otros nombres, yo pondría al farañas, al rada, a mi negra y a mi luna.

Los quiero siempre, P.

Bueno, y si el águila y el venao no me hubiesen cuidado, otro cuento les contaría

***Gracias al Páramo y las Nevadas***

## **Capítulo I: Introducción y planteamiento del problema**

### **Biodiversidad, Grupos Funcionales y Función del Ecosistema**

La pregunta de cómo la biodiversidad determina la función del ecosistema ha llevado a un conjunto de hipótesis y experimentos que intentan responder esta inquietud (Naeem 1998, Tilman 1999, Loreau 2000, Kinzig et al 2001, Loreau et al 2001, Loreau 2003, Petchey et al 2004). La figura I-1, muestra un resumen de las diferentes hipótesis que relacionan los procesos ecosistémicos y la biodiversidad. Los puntos negros en cada uno de los seis gráficos representan dos estados de particular interés en la relación entre el funcionamiento del ecosistema y la biodiversidad: el primero, cercano a cero muestra que en el caso de no existir biodiversidad, no existe funcionamiento (p. Ej. producción); el segundo es el nivel natural de biodiversidad para cualquier sistema, donde existe una cantidad predecible de funcionamiento. En los seis casos la pregunta central es: ¿Cómo es la trayectoria del funcionamiento para determinada variación en la biodiversidad después del segundo punto? y en el caso de la extinción de especies, ¿Cuál es el comportamiento a la izquierda del segundo punto? (Naeem et al 2002).

El desarrollo de la investigación de la relación entre biodiversidad y funcionamiento, frecuentemente utiliza la terminología asociada con las hipótesis mostradas en la figura I-1, donde la hipótesis de redundancia, se refiere a una trayectoria asintótica, donde a partir de determinado número de especies, no “aumenta o varía” el número de procesos ecosistémicos, ya que las especies que se agregan al sistema cumplen funciones similares a las anteriores; en el caso de la lineal, a medida que aumenta el número de especies, ocurre lo mismo con los procesos ecosistémicos; en la idiosincrásica, la tendencia no es clara, y más bien depende del “tipo” de especies involucradas; para aquella de especies claves, vamos a analizarla en el caso de la extinción de especies, a partir de la extinción de un número determinado de especies, la trayectoria entre las dos características disminuye de manera marcada, explicado por un “tipo”

particular de especies que son determinantes en el funcionamiento; la discontinua muestra que no existe necesariamente una relación entre los dos aspectos, al menos predecible en términos lineales y la hipótesis de los “remaches”, refleja una noción similar a la de redundancia, en este caso se plantea una analogía entre las especies y los “remaches de un avión” donde la pérdida de algunas no necesariamente se traduce en el hecho de que el sistema deje de funcionar (Naeem et al 2002).

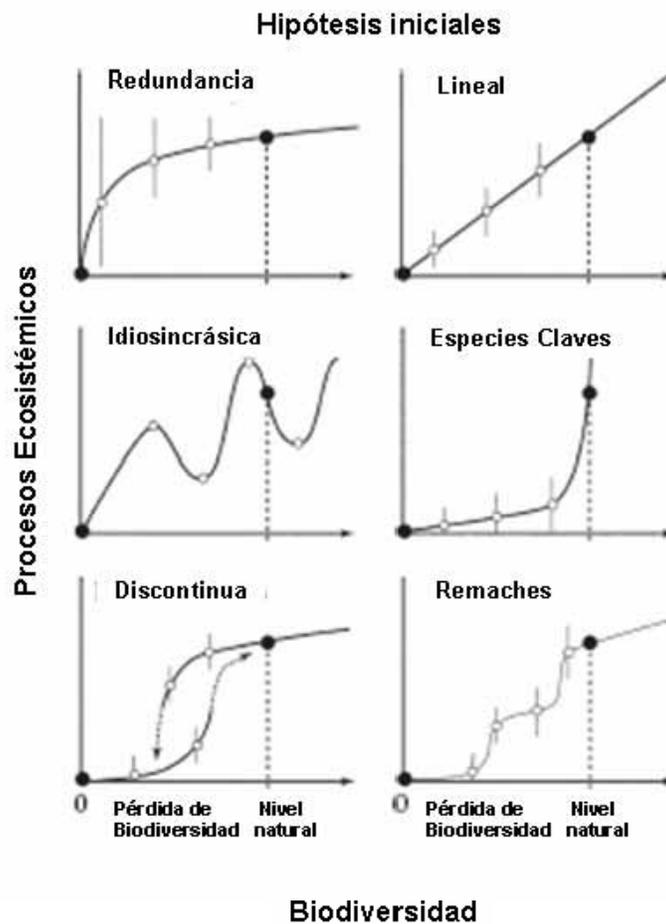


Figura I-1. Hipótesis iniciales que exponen la relación entre los procesos ecosistémicos y la Biodiversidad (Tomado de Naeem et al 2002).

Se ha encontrado que distintos aspectos de la diversidad (Tilman 1999, Loreau 2000, Cottingham et al 2001), la composición de especies (Hooper y Vitousek 1997, Sankaran y McNaughton 1999, Tilman 1999, Wardle et al 2000, Mikola et al 2002, Sheu et al 2002), así

como la escala temporal (Cottingham et al 2001) y espacial (Chase y Leibold 2002), son algunos de los factores de los cuales depende el papel funcional de la biodiversidad (Chapin et al 1998, Schwartz et al 2000, Chapin et al 2000, Hughes y Petchey 2001, Petchey et al 2004).

Cuando la variación de la diversidad de especies está en relación con las fluctuaciones ambientales, el impacto de estos cambios de diversidad sobre el funcionamiento del ecosistema es secundario respecto al efecto directo de los cambios ambientales, lo que no es aplicable a la pérdida masiva de especies que es lo que se predice para el futuro (Loreau 2000); otros autores, en cambio, plantean que es la diversidad la que juega un papel principal en esta relación (Tilman 1999, Cottingham et al 2001). La diferencia entre los argumentos, puede explicarse a través de la escala temporal del efecto, en el primer caso el argumento se refiere a efectos en una escala temporal amplia (long term effects, Loreau 2000) y en el segundo a una escala de tiempo inmediata (short term effects, Tilman 1999, Cottingham et al 2001).

El significado funcional de la biodiversidad es la suposición básica detrás de la cual se sustenta la importancia de comprender la pérdida de la misma, sin embargo, la mayoría de las evidencias que apoyan esta idea se basa en relacionar el número de especies con la biomasa de la comunidad o productividad. En la actualidad, la importancia de diferentes “tipos” de especies, más que su número está tomando mayor fuerza dentro de esta aproximación (Walker y Landridge 2002). En general, se puede afirmar, que la biodiversidad actúa como:

- una “protección biológica” (biological insurance) contra los efectos disruptivos de las fluctuaciones ambientales sobre el funcionamiento del ecosistema (Chapin y Körner 1996, Yachi y Loreau 1999, Loreau 2000),
- una “barrera” ante la entrada de especies invasoras consecuencia de la pérdida de la misma (Kennedy et al 2002).
- una propiedad que aumenta la “confiabilidad” del ecosistema (ecosystem reliability), a través de la redundancia de especies (Naeem 1998).

Para precedir la distribución futura de las especies, así como su efecto sobre el ecosistema y los procesos globales, es necesario comprender cómo cambia el patrón de éstas considerando su abundancia y respuesta a cambios ambientales o regímenes de disturbio, es por ello que la determinación de grupos funcionales adquiere mayor utilidad, en la medida que los grupos establecidos reflejan tanto la respuesta a factores ambientales, como el efecto sobre procesos ecosistémicos de las especies que lo conforman (Chapin et al 1996).

Walker et al (1999) proponen que las especies más abundantes contribuyen a la función del ecosistema mientras que, aquellas poco abundantes contribuyen a la resiliencia del mismo; un gran número de especies, que en conjunto forman un pequeño porcentaje de la biomasa vegetal o la cobertura, son equivalentes funcionales de las especies dominantes, pero con requerimientos y tolerancias ambientales diferentes. Algunas especies poco frecuentes, pertenecen al mismo grupo funcional que aquellas dominantes, desde el punto de vista de la función que cumplen dentro del ecosistema, pero pertenecen a grupos funcionales diferentes, en cuanto a su respuesta frente al ambiente. Por otro lado, si se distingue la diversidad de tipo funcional de aquella relacionada con la diversidad de especies dentro de un grupo funcional, esto permite identificar de manera más precisa el tipo de diferencias funcionales que son críticas para explicar el efecto de la biodiversidad sobre los procesos ecosistémicos (Tilman et al 1997, Lavorel et al 1998, Loreau 2000). Por ejemplo, Medina y Huber (1992) establecen el significado funcional de las especies, partiendo de la diversidad de las mismas y agrupándolas por formas de vida. Para dichos grupos establecen distintos aspectos funcionales dependiendo de su diversidad de respuestas fisiológicas, eficiencia en el uso de agua y características fenológicas.

Esta variación de la idea de la redundancia de especies planteada por Walker et al (1999), puede estudiarse a lo largo de gradientes ambientales, de manera de ver cómo el cambio de la respuesta de una especie se traduce en la variación de aspectos relacionados con su rol funcional dentro de la comunidad (Wellnitz y Poff 2001). Información relacionada con la

abundancia relativa de las especies, sus aspectos funcionales y su actividad, son vitales, ya que, cómo la biota afecta el funcionamiento del ecosistema está altamente relacionada con estos tres factores (Loreau 2003), por lo que el impacto de la pérdida de especies en los ecosistemas debe ser evaluada basándose en patrones naturales de la abundancia de especies que reflejen la contribución de éstas a los procesos ecosistémicos (Smith y Knapp 2003).

En la medida en que la diversidad aumenta, esto se refleja también en un incremento de la estabilidad del ecosistema, sin embargo esta relación no depende de manera directa de la diversidad sino de la existencia, dentro de la comunidad, de especies o grupos funcionales cuya respuesta sea diferente (Huston 1997, McCann 2000).

La función es una característica difícil de definir o clasificar, ya que se modifica dependiendo de las condiciones de diferentes factores ambientales a los cuales están sometidas las plantas.

Estos cambios de la respuesta de las plantas, ocurren a través de la modificación de funciones como economía hídrica, metabolismo y tasa de reproducción, las cuales implican, muchas veces, cambios en la forma. Una de las maneras más sencillas de aproximarse a una clasificación de grupos funcionales es a través de una clasificación estructural - funcional, de manera de utilizar atributos estructurales que permitan sustituir aquellos funcionales (Box 1996).

La identificación de los aspectos claves que afectan determinadas funciones del ecosistema es un primer paso en la comprensión de cómo la biodiversidad afecta el funcionamiento del ecosistema; estos aspectos pueden variar y dependen de numerosos factores como la temperatura, condiciones hídricas del suelo, precipitación, disponibilidad de nutrientes y disturbios (Loreau 2003). La comprensión de la interacción entre los procesos ecosistémicos y el ambiente, siempre está modelada por limitaciones de la estructura resultado del análisis a diferentes niveles de organización (Shugart 1996).

Los grupos funcionales, así como las especies que los constituyen, son la unidad básica de acción y reacción de la dinámica de la vegetación a cambios en las condiciones ambientales.

En el contexto del cambio global, los grupos funcionales pueden construirse para describir dos aspectos:

- el efecto de las especies sobre el ambiente y la función de dichas especies en el ecosistema y
- la respuesta individual y de las poblaciones de la especie a limitantes ambientales.

La construcción de grupos tomando en cuenta los primeros dos aspectos, determina la ocurrencia y tasa de los procesos ecológicos, sin embargo, los grupos establecidos a partir de dichos factores no explican aspectos relacionados con la respuesta al cambio ambiental, lo que puede abordarse con el tercer aspecto, es por ello que es esencial que los grupos funcionales establecidos tomen en cuenta una combinación de estos tres aspectos (Skarpe 1996).

El estudio de los grupos funcionales ha ganado mucha atención, debido a que permite establecer un puente entre la ecofisiología vegetal y los procesos a nivel de comunidades y ecosistemas (Lacroix y Abbadie 1998). Esto representa una herramienta muy útil para el estudio de la respuesta de la vegetación natural como consecuencia de los acelerados cambios en el uso de la tierra, el clima y la composición atmosférica, ya que estas variables pueden alterar la composición de los grupos funcionales y en consecuencia el funcionamiento del ecosistema (Díaz y Cabido 1997, Díaz et al 1999). Sin embargo, uno de los mayores problemas del estudio de las relaciones entre la diversidad biológica y la función del ecosistema es la escala, ya que los ecosistemas son heterogéneos y las comunidades son muy variables en el espacio y el tiempo (Lacroix y Abbadie 1998).

Una de las mayores limitantes en la predicción de respuestas de la vegetación a cambios atmosféricos es la complejidad de las interacciones entre las plantas y su ambiente biótico y abiótico, sin embargo, los grupos funcionales permiten establecer conexiones entre las especies y la vegetación si se toman en cuenta los procesos a escala ecosistémica, entendiéndose los grupos funcionales como un conjunto de elementos, a cualquier nivel de organización, que comparten características estructurales y/o funcionales (Körner 1994).

Por otra parte, ya que la diversidad y la complejidad, están íntimamente relacionadas con el disturbio a diversas escalas (Mc Intyre et al. 1999), Pillar (1999) y Pillar y Sosinski (2003), desarrollaron un método cuantitativo que permite, a partir de características a nivel de individuo, frecuencia de las especies y variables ambientales, determinar grupos funcionales, tomando en cuenta características a nivel de comunidades y variables ambientales.

El establecimiento de los grupos funcionales puede abordarse de dos formas: de manera inductiva, donde los grupos funcionales son el resultado de un conjunto de observaciones o experimentos, y de una manera deductiva, donde los grupos funcionales provienen de una comprensión de los procesos que son críticos en el funcionamiento de la vegetación (Woodward y Wolfgang 1996).

Woodward et al (1997) y Woodward y Kelly (1997), señalan algunos atributos de importancia para la predicción de la respuesta de plantas y vegetación como son: características ecofisiológicas relacionadas con el estrés hídrico, mecanismos de dispersión y respuestas en el ciclo de vida a cambios en la temperatura, entre otros.

En plantas, existe un conjunto de correlaciones entre atributos de las especies que permiten inferir aspectos relacionados con la función, por ejemplo el área foliar específica esta altamente correlacionada con la tasa relativa de crecimiento, la tasa máxima de asimilación, la cantidad de nitrógeno y longevidad de las hojas (Weiher et al. 1999).

La clasificación funcional generalmente puede separarse en dos grupos: En el primero se pretende investigar el efecto de las especies sobre las propiedades del ecosistema, y en el segundo, se busca estudiar la respuesta de las especies ante cambios en el ambiente, ya sea de disturbios, disponibilidad de recursos o cambios climáticos (Chapin et al 1996, Walker et al 1999, Lavorel y Garnier 2001, 2002). Esta distinción entre grupos funcionales “efecto o respuesta”, es análoga a la separación establecida para el concepto de nicho (Leibold 1995), donde un nicho funcional involucra el efecto que la especie puede tener sobre la dinámica de la comunidad o el ecosistema y el hábitat del nicho que abarca los parámetros necesarios para la

supervivencia de la especie; la mayoría de los trabajos que relacionan biodiversidad y funcionamiento del ecosistema se han centrado en el efecto más que en la respuesta (Hooper et al 2002).

### **El sistema páramo**

Los Andes Tropicales presentan un conjunto de variaciones ambientales a diferentes escalas espacio-temporales y grados de complejidad. Estas variaciones abarcan desde gradientes altitéricos (Sarmiento 1986a,b) y distintos regímenes de precipitación (Monasterio y Reyes 1980, Sarmiento 1986a,b), hasta oscilaciones glaciales e interglaciares (Schubert 1976,1980, Van Der Hammen 1979, Van Der Hammen y Cleef 1986, Salgado-Laboriau 1980,1986).

Si nos desplazamos a la escala de miles de años, los ambientes de alta montaña tropical han estado sujetos a una serie de fluctuaciones climáticas, resultado de las oscilaciones glaciales e interglaciares (Monasterio y Sarmiento 1991). Estas fluctuaciones han generado una serie de desplazamientos de la vegetación que son un factor importante en términos de biogeografía y especiación (Van Der Hammen 1979), ya que el aislamiento de las diferentes poblaciones en las áreas de páramo se hizo más pronunciado durante los períodos interglaciares, mientras que los períodos glaciales ofrecieron grandes posibilidades para la migración y el intercambio de especies (Van der Hammen y Cleef 1986).

En la medida que los glaciares comenzaron a retroceder, quedaron expuestas grandes áreas donde, a pesar de existir un suelo rocoso con poca materia orgánica, comenzó una rápida colonización por parte de la flora que ocupaba alturas menores. La región de Mucubají (entre 3500 y 3900 msnm), durante la última glaciación estaba bajo hielo, pero a  $12.650 \pm 130$  A.P. ya estaba cubierta por una vegetación similar a la del páramo altiandino (Salgado-Laboriau 1979), por lo que se puede asumir que a medida que el glacial se fue retirando, la vegetación del altiandino fue colonizando el espacio dejado por el glacial (Salgado-Laboriau 1986). Esto último nos hace pensar en los gradientes altitudinales de los andes, no sólo como ejes de variación de restricciones ambientales impuestas por el clima periglacial, o variaciones en los regímenes de

precipitación, sino además como un eje temporal, donde el sistema va colonizando a medida que el glacial se retira, por lo que estamos en presencia de un gradiente de madurez, donde a medida que ascendemos en altitud, el sistema es más joven. Dicho de una manera metafórica:

***“ascender por la montaña sería equivalente a retroceder en el tiempo”.*** (Fariñas com. pers.)

Estos gradientes altitudinales-temporales, presentan diferencias interesantes si comparamos los Andes venezolanos centrales (Páramo de La Culata y Mucubají) y surorientales versus los Andes noroccidentales (Páramo de Piedras Blancas) (Schubert 1976, 1980). La línea de nieves perpetuas durante la glaciación Mérida (pleistoceno tardío) se encontraba a aproximadamente 3500 msnm en los Andes centrales y surorientales y a aproximadamente 4000 msnm en la parte noroccidental; por lo tanto, la zona periglacial durante el máximo avance glacial del pleistoceno tardío, probablemente llegó a los 2400 msnm en los Andes venezolanos surorientales y a 2900 msnm en la parte noroccidental de los mismos (Schubert 1976, 1980); en otras palabras, los gradientes altitudinales, pueden no sólo presentar diferencias en la temperatura, precipitación y números de días con heladas, sino también para una misma altitud, dos páramos dispuestos en vertientes donde el glacial alcanzó altitudes diferentes, no necesariamente presentan el mismo grado de madurez.

El páramo se ha visto afectado por gran cantidad de fluctuaciones climáticas en los últimos 130.000 años, en los que el límite de las nieves perpetuas y el bosque han variado sustancialmente, este ecosistema constituye una transición ecológica entre estos dos límites, cuya extensión ha variado en diversas épocas (Lauer 1979).

Las precipitaciones están en otra escala espacio-temporal, presentando patrones más complejos, con una amplia variabilidad entre diferentes cordones montañosos en función de su orientación, altitud, elevación total, etc. En relación directa con los gradientes altitudinales de precipitación y de temperatura está la ocurrencia de heladas, la que no sólo determina un límite ecológico de primera magnitud sino que establece así mismo, la existencia de períodos libres

de heladas que serían equivalentes a las estaciones de crecimiento de las zonas templadas (Monasterio y Reyes 1980, Sarmiento 1986b).

Si establecemos la escala temporal entre años y días, el páramo presenta tres características predominantes como son las bajas temperaturas, la gran variabilidad térmica de los ciclos diarios en contraste con los ciclos estacionales y períodos de heladas nocturnas (Cuatrecasas 1968, Vareschi 1970, Monasterio 1980, 1986, Baruch 1982, Sarmiento 1986b). En términos ecológicos, la frecuencia de heladas nocturnas determina el límite para las formas de vida adaptadas a temperaturas cálidas (Sarmiento 1986a,b, Rundel 1994), constituyendo un filtro para la colonización por parte de la flora (Monasterio 1980, Azócar et al 1988, Körner 1999).

El gradiente más evidente que puede observarse en los Andes Tropicales es el altitérico representado por una disminución de la temperatura próxima a los  $0,6^{\circ}\text{C}$  por cada 100 m de elevación. La consecuencia directa de esto es la distribución de las especies y de las formaciones vegetales dentro de límites altitudinales más o menos precisos, pero contra lo que pudiera esperarse, esta variación altitudinal ecológica, lejos de ser continua como el gradiente térmico, forma cinturones o pisos separados por características estructurales y funcionales determinadas probablemente por umbrales críticos en las temperaturas. Si bien muchos de estos límites están determinados por una combinación de factores ambientales que inciden sobre el balance hídrico, térmico y fotosintético, la temperatura juega siempre un papel de primer orden (Sarmiento 1986b).

El estudio de la respuesta a lo largo de gradientes altitudinales de comunidades vegetales, presenta la facilidad de trabajar con cambios ambientales de gran magnitud en distancias relativamente cortas (Baruch 1984, Díaz y Cabido 1997). En el área de la ecofisiología, a lo largo de gradientes altitudinales en los páramos de Venezuela, se han realizado diversos trabajos, entre otros podemos citar:

- Baruch (1982) determinó el contenido de energía y cenizas de 65 especies agrupándolas en 5 formas de vida, encontrando diferencias entre formas de vida y el contenido de energía para diferentes órganos analizados (raíces, hojas, flores y frutos).
- Goldstein et al (1984), trabajaron con el género *Espeletia*, encontrando una respuesta especie-específica, en su capacidad de almacenar agua, que es función de la limitación en la disponibilidad de agua en el suelo (determinada por la temperatura).
- Goldstein et al (1985) analizaron la capacidad de sobreenfriamiento de distintas especies del género *Espeletia*, encontrando que el punto de inicio del congelamiento se hace más negativo en la medida que se asciende en un gradiente altitudinal entre 2850 y 4200 msnm y la tasa de cambio de esta capacidad de sobreenfriamiento es similar al gradiente altitérico señalado por Sarmiento 1986b (0,6 °C por cada 100 m en altitud).
- Rada et al (1987) estudian el sobreenfriamiento y la temperatura de daño en cuatro poblaciones de *E. schultzi*, encontrando, que ambas variables disminuyen a medida que se incrementa la altitud.
- Squeo et al (1991), analizaron la relación entre la temperatura de congelamiento y el tamaño de la planta, encontrando una relación lineal entre estas dos variables.
- Briceño (1992) estudia diversas características ecofisiológicas de dos especies del género *Lupinus*, encontrando variaciones importantes de algunos de los parámetros analizados, de los cuales el aumento de la capacidad de sobreenfriamiento a lo largo de un gradiente altitudinal, es de particular interés para el presente trabajo.
- Rada et al (1992) estudian en varias formas de vida, rosetas acaules (*Calandrinia acaulis* e *Hipochoeris setosus*), un arbusto (*Hypericum laricoides*) y una roseta gigante (*E. schultzi*), la relación entre la fotosíntesis neta y la temperatura de la hoja, encontrando que cada especie responde al microclima en el cual se desarrolla, así, para la roseta gigante y el arbusto la temperatura óptima de fotosíntesis disminuye a medida que incrementa la altitud; en las rosetas acaules se observaron dos tendencias: en la

primera, la temperatura óptima de fotosíntesis aumentó al incrementar la altitud mientras que en la segunda especie no mostró diferencias entre altitudes. Estas tendencias están relacionadas con las variaciones de la temperatura del aire y del suelo.

- Rada et al (1998) estudiaron el intercambio de gases en *Espeletia schultzii* encontrando diferencias significativas en las tasas de asimilación, cuyos valores disminuyen a medida que ascendemos entre los 2950 msnm y los 4200 msnm.
- Cabrera et al (1998) comparan el efecto de la temperatura en la fotosíntesis de *Acaena cylindrostachya* y *Senecio formosus* encontrando resultados similares a los reportados por Rada et al (1998).
- Rada y Azócar (2001), a partir de distintos trabajos realizados a lo largo de gradientes altitudinales plantean que existe un gradiente de tolerancia al estrés hídrico donde las rosetas acaules son la forma de vida más tolerante y las rosetas caulescentes las menos tolerantes.
- Márquez (2002) estudió en gramíneas las rutas metabólicas y los mecanismos de resistencia a bajas temperaturas en un gradiente altitudinal entre los 2500 y 4200 msnm encontrando que, en el caso de las rutas metabólicas, hay un predominio de especies C3 hacia las partes altas del gradiente, mientras que las especies C4 están restringidas a las partes más bajas. Con respecto a los mecanismos de resistencia, todas las especies presentaron una baja capacidad de sobreenfriamiento, pero temperaturas de daño del tejido foliar muy negativas.

En el contexto del calentamiento global, las proyecciones bioclimáticas asumen cambios graduales a una tasa lenta. Los procesos post glaciales, en líneas generales, cumplen con este tipo de proyecciones. Sin embargo, el efecto invernadero puede cambiar la temperatura global de manera muy rápida en términos de décadas (Orlóci 1994). Si el calentamiento global se presenta a la tasa que predice el IPCC (2001)<sup>1</sup> (entre 1,4 °C y 5,8 °C cada 100 años), esto

---

<sup>1</sup> IPCC (2001) Intergovernmental Panel on Climate Change. 2001. Third Assessment Report. – Climate Change. <http://www.ipcc.ch>

equivale a una tasa entre 22 y 93 veces más de la estimada para los últimos ocho milenios (0,0625 °C cada 100 años) (Orlóci 2001). Esto implica que las variaciones climáticas señaladas anteriormente para la alta montaña tropical se agudizarían, y probablemente las distintas oscilaciones señaladas podrían ocurrir a una tasa mucho mayor que aquella a la cual la vegetación de páramo ha respondido en los últimos miles de años.

Rundel et al (1994), señalan que virtualmente no existen trabajos del impacto potencial del cambio climático en la vegetación de la alta montaña tropical. Azócar et al (2000), resumen distintos aspectos que llevan a una primera aproximación de grupos funcionales y el efecto que sobre estos puede tener un cambio climático. Los autores señalan que para el caso particular del ecosistema páramo, debido a la respuesta idéntica a los estreses hídrico y térmico de los grupos definidos por ellos, un cambio en las condiciones ambientales afectaría por igual a todos los constituyentes del sistema, por lo que el páramo no presenta a este nivel una estabilidad funcional.

## **Planteamiento del problema**

El problema central de este trabajo es analizar la relación entre el funcionamiento y la diversidad del sistema páramo, donde los cambios que ocurren a lo largo de gradientes altitudinales pueden utilizarse a modo de laboratorio natural, con el fin de establecer los probables efectos de la pérdida de especies, consecuencia de un aumento de la temperatura, sobre dicha relación.

El acercamiento a este problema se hizo a través de la integración de la idea de grupos funcionales (Walker et al 1999, Lavorel y Garnier 2002, Walker y Landridge 2002), con algunos aspectos de la estructura y la complejidad de un sistema ecológico y sus componentes a distintos niveles y escalas de detalle.

El establecimiento de las relaciones entre los aspectos mencionados anteriormente (estructura y complejidad) y aquellos relacionados con el funcionamiento del sistema (establecidos a través de grupos funcionales), permite analizar las posibles consecuencias que puedan tener sobre el funcionamiento del ecosistema páramo la pérdida o cambios en la composición y/o diversidad de la vegetación.

## **Objetivos**

El presente trabajo tiene por objetivo establecer una conexión entre aspectos funcionales y estructurales del sistema páramo. Para cumplir con este objetivo se plantearon los siguientes objetivos específicos:

- Determinar la variación de la composición florística, la estructura y la complejidad de la vegetación a lo largo de gradientes altitudinales.
- Analizar distintas características relacionadas con filtros ambientales como las temperaturas congelantes y el efecto de la época de sequía, a lo largo de gradientes altitudinales.

- A partir de aspectos ecofisiológicos, establecer diferencias y similitudes entre las especies y/o formas de vida, que permitan definir aspectos funcionales del sistema, relacionados con la respuesta del mismo a cambios ambientales.
- Integrar los aspectos mencionados en los objetivos anteriores, de manera de plantear y analizar las probables respuestas funcionales de este sistema a lo largo de gradientes altitudinales, así como el efecto de la pérdida de diversidad o cambios en la composición de la vegetación, consecuencia de un aumento de temperatura.

### **Área de estudio**

El presente trabajo se llevó a cabo en el estado Mérida (Venezuela) a lo largo de dos gradientes altitudinales, Piedras Blancas (**PB**) y Pico Gavilán (**PG**) (Fig. I-2), que abarcan 350 metros en altitud (**PB** entre 4.000 y 4.350 msnm y **PG** entre 3.870 y 4.230 msnm). Cada uno de estos gradientes está ubicado en vertientes diferentes: Piedras Blancas en la vertiente Lago de Maracaibo y Pico Gavilán en la vertiente llanera. La vertiente lacustre presenta un régimen de precipitación bimodal a diferencia de la llanera, que presenta un régimen unimodal.

Los gradientes altitudinales del presente trabajo, incluyen dos pisos altitudinales definidos por Monasterio (1980): el altiandino y el andino. El límite entre estos pisos ecológicamente delimitados, puede establecerse a partir del nivel del clima periglacial, que dependiendo de la cantidad de precipitaciones, está definido entre los 3800 y 4300 msnm. Hacia abajo se encuentra el piso Andino y el Altiandino hacia las cumbres (Monasterio 1980, 1986). No existe información precisa para cada uno de los gradientes del presente trabajo, de dónde está este límite.

El páramo desértico, constituye la formación vegetal más representativa del piso altiandino que interdigitada con el desierto periglacial, forman una cubierta discontinua en la cual prevalecen grandes áreas de substrato desnudo (Monasterio 1980, 1986); en el presente trabajo estas dos formaciones vegetales (páramo desértico y desierto periglacial) serán englobadas bajo el

nombre de páramo altiandino. Por otro lado, el piso andino ocupa una franja altitudinal relativamente ancha, cuyo límite inferior son los 2000 msnm.

Las diversas formaciones del Andino tienen como carácter común la presencia de diversos estratos, así como la ausencia total de suelo desnudo, que como señalamos caracteriza a las formaciones del altiandino. La transición más importante al pasar del andino al altiandino, es la aparición abrupta de grandes superficies de suelo desnudo (Monasterio 1980).

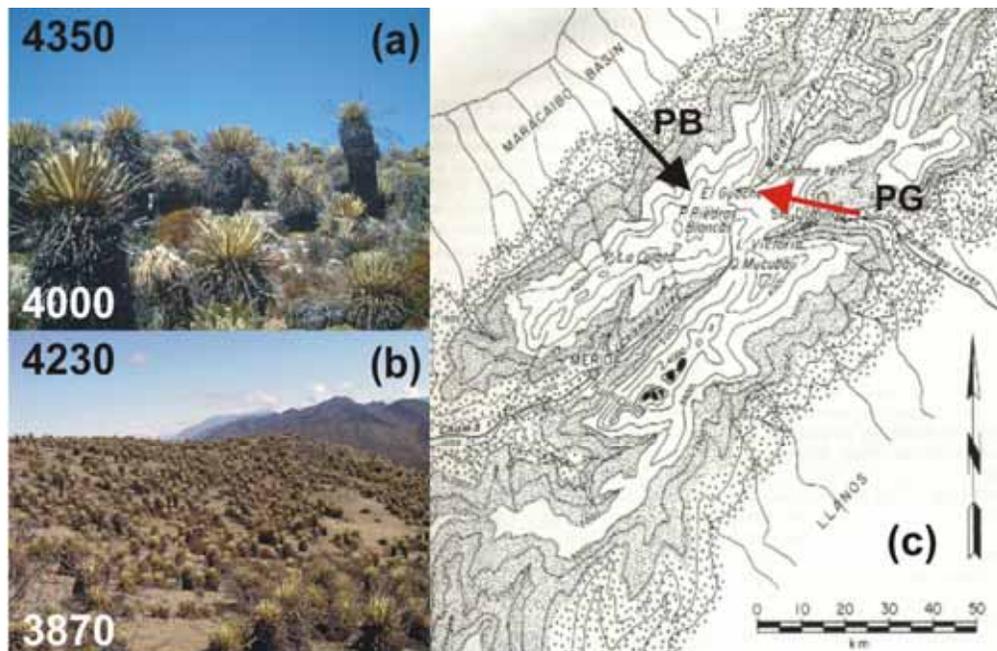
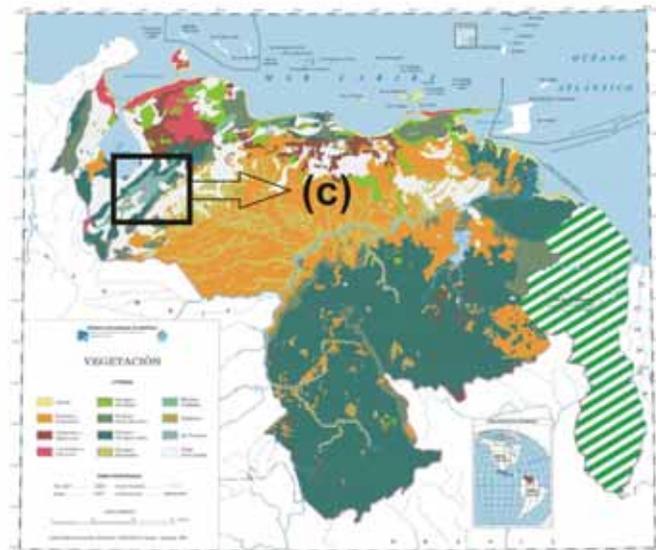


Figura I-2. Aspecto general de los gradientes estudiados (a y b) PB=Piedras Blancas, PG = Pico Gavilán. Los números representan los límites altitudinales de cada gradiente (msnm). Disposición de los lugares con respecto a las vertientes llanera y lacustre (c) Mapa tomado de Salgado Labouriau 1986



## **Capítulo II: Complejidad vs Diversidad: algunos aspectos teóricos**

### **Diversidad**

La biodiversidad puede definirse como la integración de la variabilidad biológica a lo largo de todas las escalas, desde la genética, pasando por las especies y los ecosistemas (Walker 1992), hasta el nivel de unidades de paisaje (Schulze y Mooney 1994). Si al ámbito señalado por estos autores, le agregamos una idea de Huston (1997) en la cual expone que la diversidad es la quinta esencia de los fenómenos ecológicos, por ser el resultado neto de las complejas interacciones entre los procesos biológicos, evolutivos, biogeográficos y físicos, tenemos un marco conceptual que nos habla del origen y campo de acción de la diversidad, sin embargo, el estudio de la diversidad se ha desarrollado alrededor de dos conceptos básicos: la riqueza de especies y la distribución del número de individuos de cada especie (Pielou 1975, Engen 1979, Solem 1979, Walker 1989, Orlóci 2001).

Por otro lado, Huston (1994) plantea otra escala para la diversidad, que toma en cuenta los grupos funcionales, así como el número de especies que representa cada grupo. Esta “determinación” agrega a nuestro concepto no–definido, un aspecto importante como es la función. Solbrig (1994) expone un conjunto de trabajos donde se relacionan características de especies vegetales a diferentes escalas (ecofisiológicas y poblacionales) con el funcionamiento del ecosistema. No está clara la relación entre cambios en la estructura y los procesos ecológicos, sin embargo cambios en la diversidad estructural, se traducen en cambios en la composición y funcionamiento de la misma (Mladenoff et al 1993).

Entrando en el terreno operativo, podemos señalar que la mayoría de los índices de diversidad (Shannon, Simpson y Números de Hill), son casos particulares de una medida de entropía ( $H(S)$ ), planteada por Renyi en 1961. En términos generales,  $H(S)$  es el valor medio de la información por símbolo suministrada por una fuente ( $S$ ), o el valor medio de la incertidumbre de un observador antes de conocer el símbolo que sale de dicha fuente (Abramson 1980). Según

Hinegardner y Engelberg (1983), la entropía, en el sentido mecánico estadístico, mide la desviación del orden, la redundancia o la predictibilidad. Este término tiene diversas maneras de abordarlo operacionalmente. En nuestro caso nos interesan las cuantificaciones relacionadas con la teoría de la información. Existe un “espacio conceptual” donde lo señalado por los autores antes citados converge: “la probabilidad de ocurrencia de un evento determinado”, determinada, ya sea, por la incertidumbre o por el desorden. El presente trabajo utiliza para el cálculo de la entropía, la fórmula desarrollada por Renyi:

$$H_{\alpha}(S) = \frac{1}{1-\alpha} \log_2 \sum_{i=1}^q p_i^{\alpha}$$

donde **H(S)** es la medida de entropía de determinado sistema (entendiéndose S como la fuente de esta entropía, por ejemplo una comunidad);  $\alpha$  es el orden de la entropía; y  $p_i$  es la proporción del componente  $i$  en un conjunto de  $q$  componentes.

En nuestro caso, **H(S)** es una medida de diversidad, calculada para  $q$  especies, donde cada una tiene una frecuencia  $p_i$  dentro de una determinada comunidad.  $\alpha$  es una medida del “peso” que dentro de la suma de las proporciones, aumenta la importancia de las especies cuya frecuencia numérica es alta cuando el  $\alpha$  tiende a infinito.

Se utiliza esta expresión, debido a su relación con algunos índices de diversidad que se utilizan en ecología; es importante resaltar que la entropía y la diversidad no son conceptos equivalentes, debido a que las formas de medición de la entropía pueden utilizarse como medidas de diversidad, pero no así la relación inversa (Patil y Taillie 1979).

### **Complejidad y Geometría Fractal**

La complejidad es una característica que define a la mayoría de los sistemas ecológicos (Anand 2000, Bossomaier y Green 2000) y una de las mayores expresiones de ésta podemos observarla en la interacción entre los diferentes niveles de organización (Allen y Starr 1988). Algunos autores señalan que la utilización de diferentes escalas permite una mejor

comprensión de estos sistemas (Margalef 1963, Allen y Starr 1988, May 1989, Jorgensen et al 1992, Levin 1992).

En el campo de la ecología son incontables los trabajos que se refieren o “evocan” el término complejidad, pero en realidad son pocos los que se “abocan” en intentar definirlo o cuantificarlo (ver Hinegardner y Engelberg 1983, Philips 1985, Glenn-Mann 1995a Anand y Orlóci 1996, 2000, Bar-Yam 1997, Orlóci 2001, Alados et al 2003). De acuerdo con Hinegardner y Engelberg (1983), la complejidad se define como:

*“Mínima descripción necesaria de los componentes del sistema”.*

Esta definición, no sólo es sencilla, sino que permite hacer operacional el concepto como podemos verlo en los trabajos de Anand y Orlóci (1996, 2000) y Orlóci 2000. Otros autores (Glenn-Mann 1995b, Bar-Yam 1997, Feixas et al 1999) utilizan esta misma definición (cuyo origen se remonta a la complejidad algorítmica desarrollada en los años 60 de manera independiente por Kolmogorov, Chaitin y Solomonoff (Standish 2001) y señalan la importancia que puede tener en la cuantificación el nivel de detalle de la descripción.

Frecuentemente, el concepto de entropía ha sido usado como punto de inicio para el estudio de la complejidad, pero desde el punto de vista de la complejidad estadística, la entropía no es una medida adecuada de la complejidad de un sistema, a pesar de estar íntimamente relacionada con la complejidad, ya que por entropía se entiende una medida que estima la incertidumbre de un sistema, sin embargo, ésta no permite “capturar” patrones y correlaciones dentro de la estructura de un sistema (Feixas et al 1999).

Se han planteado diversas maneras de cuantificar la complejidad, muchas de ellas, como por ejemplo, los índices de diversidad, confunden medidas relacionadas con la estructura de la comunidad o el número de especies, con complejidad. Otras, como es el caso de distintos índices relacionados con la geometría fractal se acercan de manera más directa a una cuantificación de la misma (ver por ejemplo, Krummel et al 1987, Palmer 1988, Kenkel y Walker

1993, Bascompte y Vila 1997, Jelinek et al 1998, Alados y Weber 1999, Bai-Lian 2000, Borda de Agua et al 2002, Despland 2003 entre otros); por otra parte, algunas medidas relacionadas con la geometría fractal, permiten estimar la complejidad de un sistema independientemente de la escala de observación (Alados et al 2003), de hecho, cambios en la dimensión fractal indican variaciones importantes en el proceso que genera el patrón espacial de las especies de plantas (Krummel et al 1987, Li 2000, Alados et al 2003), así como medidas del grado de regresión de una sucesión vegetal (Alados et al 2003).

El uso de distintos métodos relacionados con la geometría fractal, ha permitido entender y en mayor grado, describir los patrones espaciales y temporales que se observan en la naturaleza (Li 2000, Halley et al 2004); aunque muchos fenómenos naturales muestran grados de auto similitud sobre varias escalas espaciales, existen otros que parecen estar estructuradas y tener sus niveles de variabilidad a escalas particulares. La estimación de la Dimensión fractal ( $D$ ) puede ser útil para separar escalas de variación que se supone provienen de procesos naturales (Burrough 1983). La geometría fractal integra conceptos de escala espacial, dependencia a la escala y complejidad (Kenkel y Walker 1993).

Anand y Orlóci (1996, 2000) desarrollaron una manera de cuantificar la complejidad a partir de lo que ellos definen como complejidad estructural ( $\Delta(S)$ ) que es la diferencia entre la complejidad total ( $L(S)$ ) (conocida en teoría de la información como longitud media del código de transmisión de un mensaje (Abramson 1980)) y la cantidad de entropía ( $H(S)$ ), tomada de la entropía generalizada o entropía de Renyi 1961.

$$\Delta(S) = L(S) - H(S)$$

La complejidad estructural ( $\Delta(S)$ ) de Anand y Orloci<sup>1</sup> podemos entenderla como la cantidad de información necesaria para describir la relación numérica entre las frecuencias de las especies que conforman una comunidad. Estamos “extrayendo” a la información que describe la totalidad

---

<sup>1</sup> Hago la acotación “complejidad estructural de” debido a que existen otros autores que utilizan este término con otras implicaciones, por ejemplo Kelaher 2003

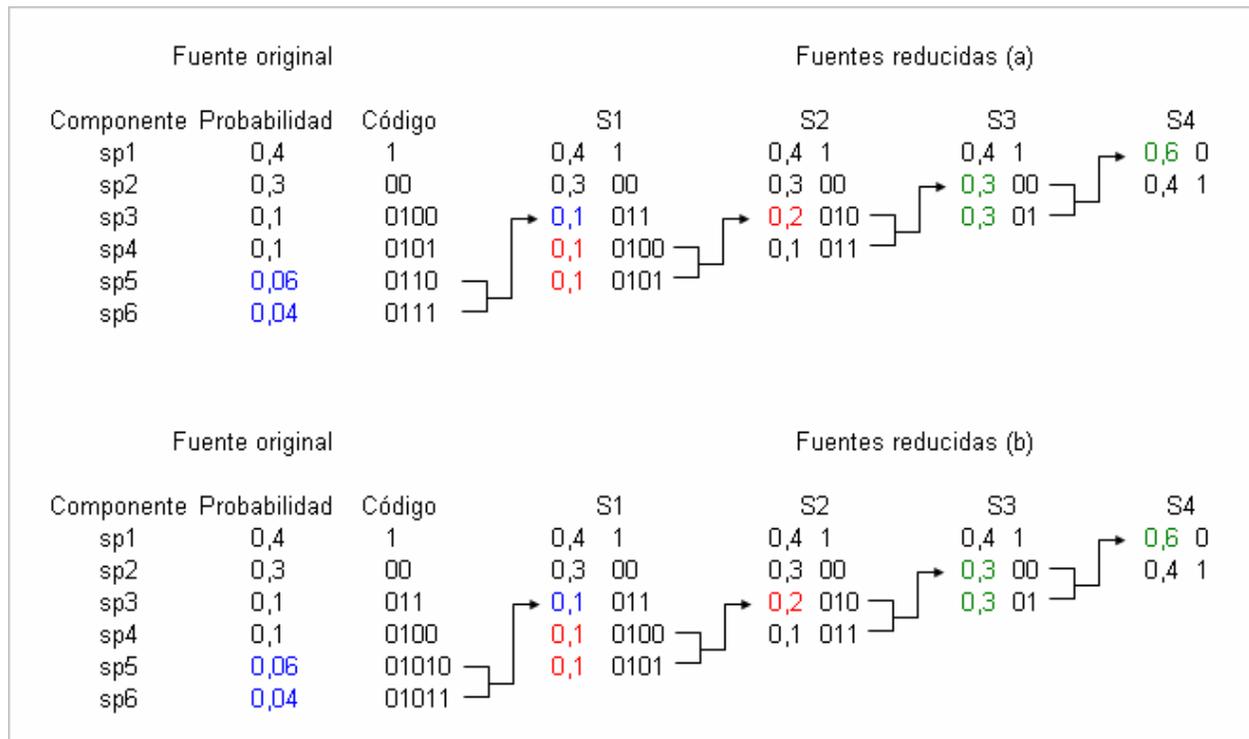
del sistema (L(S)), aquella asociada sólo su estructura, por lo que la información restante está asociada con la descripción de dicha estructura.

La complejidad total (L(S)) es la sumatoria del producto de cada una de las proporciones de los componentes del sistema a describir ( $p_i$ ) por la longitud promedio del código para describir dicho componente ( $l_i$ ):

$$L(S) = \sum_{i=1}^n p_i \times l_i$$

La longitud del código ( $l_i$ ) se obtiene a través del método de codificación de Huffman (Abramson 1980, Press et al 1997). En la tabla II-1, se muestra un ejemplo de cómo se obtienen dichos códigos (tomado de Abramson 1980):

Tabla II-1. Ejemplo de cómo se obtienen los códigos que describen cada uno de los componentes, en nuestro caso especies. Las flechas representan las proporciones que se suman hasta reducir el vector de 6 especies a 2.



En los casos (a) y (b) las longitudes de código correspondiente para cada componente o especie serían 1,2,4,4,4,4 para (a) y 1,2,3,4,5,5 para (b).

Si calculamos la complejidad total en estos casos:

$$L(a) = 1(0,4) + 2(0,3) + 4(0,1) + 4(0,1) + 4(0,06) + 4(0,04) = 2,2$$

$$L(b) = 1(0,4) + 2(0,3) + 3(0,1) + 4(0,1) + 5(0,06) + 5(0,04) = 2,2$$

Las longitudes medias son idénticas. Existe un hecho importante a resaltar acerca de estos códigos: son irreductibles o compactos, por lo que, en promedio la longitud obtenida es la mínima posible (Abramson 1980).

### **Entropía Espacial**

El patrón espacial de las especies es el resultado de diferentes procesos como dispersión de semillas, competencia interespecífica, disturbios, herbivoría o heterogeneidad ambiental que operan a diferentes escalas (Weigand y Moloney 2004).

La repartición de presencias y ausencias de una especie a lo largo de unidades muestrales contiguas, tiene un conjunto de atributos que permiten describir cómo está dispuesta dicha especie. La cascada de información es un método que permite obtener información de estos atributos, que consideran los siguientes eventos: lugar dónde se inician las presencias, dónde finalizan, número de presencias (frecuencia) y finalmente, el número y tipo de grupos que se forman entre las presencias y las ausencias. Todos estos eventos en conjunto permiten “extraer” de la información asociada con la frecuencia de la especie, aspectos relacionados sólo con su repartición espacial; este conjunto de eventos recibe el nombre de entropía espacial. La diferencia entre el valor de entropía espacial y la entropía total o de la frecuencia se conoce como entropía residual (Fariñas 1985, Fariñas y Godron en preparación).

### **Capítulo III: Análisis de la complejidad, la diversidad y el patrón espacial de la vegetación de páramo a lo largo de dos gradientes altitudinales**

#### **Riqueza de especies a lo largo de gradientes altitudinales**

La variación de la riqueza de especies a lo largo de gradientes altitudinales o latitudinales es una de las generalizaciones relacionadas a patrones ecológicos mejor documentadas (Huston 1994, Rahbek 1997, Kelt 1999, Lomolino 2001, Sanders 2002, Grytnes 2003, Jones et al 2003, Zapata et al. 2003, entre otros). Existen por lo menos dos grandes tendencias que intentan describir el patrón espacial de la riqueza de especies a lo largo de dichos gradientes. La primera de ellas señala que la riqueza disminuye a medida que se asciende en altitud o en latitud, y la segunda plantea que existe un número máximo de especies en la parte media de cualquier gradiente ambiental. Para cada una de estas tendencias se han planteado diversas hipótesis. En el caso de la disminución de la riqueza (Stevens 1989, 1992), la regla de Rapoport ha sido las más discutida y puesta a prueba. Por otro lado, para la existencia de un máximo de riqueza (Colwell y Hurt 1994, Colwell y Lees 2000), la hipótesis del efecto del dominio-medio está en la misma escala de importancia que la anterior. Es por ello que cómo y por qué varía la riqueza de especies a lo largo de gradientes altitudinales sigue siendo una controversia (Kessler et al. 2001, McCoy 2002, Grytnes 2003).

Un número importante de trabajos exploran este tema y abarcan distintos taxa como vertebrados, macroinvertebrados, plantas vasculares, briofitas y pteridofitas (Tabla III-I). En general para el 47 % de los casos existe un óptimo de riqueza, así como un 37 % de estos trabajos muestran una disminución de la misma a medida que se asciende en altitud o en latitud.

La disposición de los intervalos altitudinales es uno de los argumentos utilizados para explicar el patrón de riqueza encontrado por las hipótesis planteadas. En el caso de la regla de Rapoport, un aumento en la longitud del intervalo altitudinal de las especies está relacionado con una “variación menor” de aspectos ambientales lo que permite explicar la mayor riqueza en el

trópico o en las bajas altitudes. En el caso de la segunda hipótesis, se plantea que la existencia de una barrera ambiental establece una acumulación de los óptimos de las especies hacia la parte media del gradiente analizado, lo que explica una mayor proporción de especies en la mitad del gradiente.

Tabla III-I. Algunos trabajos recientes que exploran la variación de la riqueza de especies a lo largo de gradientes ambientales.

Taxa	Tipo	Intervalo	Tendencia	Autores
Briofitas e Invertebrados	A (4)	250 1250	D(2) M(1) ST(1)	Andrew et. al. 2003
Geometrid moths	A	1040 2677	I	Brehm 2003
Coleoptera	A	900 2271	I	Romero y Avila 2000
Hormigas	A	0 4000	M	Sanders 2002
Hormigas	A	1000 2500	I	Sanders et.al 2003
Termitas	A	1680 2140	M	Donovan et. al. 2002
Plantas vasculares	A	100 1500	M	Bhattarai y Vetaas 2003
Plantas vasculares	A(7)	0 2060	M(5) D(2)	Grytnes 2003
Plantas vasculares	A	0 6000	M	Grytnes y Vetaas 2002
Plantas vasculares	A(4)	550 1200	D(4)	Mark et. al 2001
Plantas vasculares	A y L	20 1450	D	Ohlemuller y Wilson 2000
Plantas vasculares	A	1500 2500	D	Vasquez y Givnish 1998
Plantas vasculares	A	1400-3700	M	Wang et al 2002
Plantas acuáticas	A	0 850	D	Jones et.al. 2003
Gramineas C <sub>4</sub> <sup>a</sup> y C <sub>3</sub> <sup>b</sup>	A	350 2100	D(a) I(b)	Cabido et.al. 1997
Plantas Todas <sup>c</sup> y endémicas <sup>d</sup>	A		M(c) D(d)	Kessler 2002
Plantas Todas <sup>e</sup> y endémicas <sup>f</sup>	A	1000 5000	D(e) M(f)	Vetaas y Grytnes 2002
Pteridofitas	A	760 4500	M	Hemp 2002
Pteridofitas <sup>n</sup> Bromeliaceas <sup>o</sup> y Aves <sup>p</sup>	A		I(n) D(o) M (p)	Kessler et.al 2001
Aves	L		M	Koleff y Gaston 2001
Mamíferos verano <sup>g</sup> e invierno <sup>h</sup>	A	255 1295	ST(g) M(h)	Kelt 1999
Mamíferos	A	300 2700	M	Heaney 2001
Mamíferos	A	700 3200	M	Nor 2001
Mamíferos	A	1300 3700	M	Rickart 2001
Mamíferos	A	66 2667	M	Shepherd y Kelt 1999.
Mamíferos <sup>i</sup> y aves <sup>j</sup>	A	720 2450	D(i) M(j)	Goodman 2001
Marsupiales y roedores	L		ST	Johnson 1998
Ofidios	L		M	Reed 2003
Peces	A	0 -4900	D	Smith y Brown 2002
Roedores <sup>k</sup> y quirópteros <sup>m</sup>	A	640 3000	M(k) D/M(m)	Sanchez-Cordero 2001

Tipo= Tipo de gradiente analizado A= Altitudinal, L= Latitudinal, entre paréntesis, después de la letra (A o L), se muestra el número de gradientes analizados en el trabajo.

Intervalo= intervalo altitudinal en msnm, empleado en el trabajo.

Tendencia= patrón de riqueza encontrado a lo largo de cada gradiente M= máximo, D= disminución en el número de especies, I= incremento en el número de especies, ST= sin tendencia. Si la letra (M,D,I o ST) está acompañada de un número entre paréntesis, este corresponde al número de gradientes para el cual se encontró dicha tendencia

En aquellos casos donde por trabajo, se analizaron varios taxa, o se encontraron diferentes tendencias, se colocaron letras minúsculas para los taxa y las tendencias (a,b,c, etc...).

## **Gradientes altitudinales en la montaña tropical**

Existen al menos tres trabajos de particular interés para el presente análisis: El primero (Vetaas y Grytnes 2002) en las montañas del Himalayas entre los 1000 y 5000 msnm muestra una disminución en la riqueza de especies, a medida que se asciende en altitud, pero, si se toman en cuenta sólo las especies endémicas, éstas presentan un máximo a 3000 msnm. Un segundo trabajo en Ecuador, entre los 3100 y 4800 msnm (Sklénar y Ramsay 2001) muestra una disminución de la riqueza y un aumento en la diversidad, al igual que el tercer trabajo realizado en Venezuela, entre los 2900 y 4120 msnm (Baruch 1984), donde se muestra un aumento de la diversidad a medida que se asciende en altitud. Trabajos preliminares a lo largo de un gradiente altitudinal de páramo en Venezuela (Alvizu et al 2001, Fariñas et al 2001), muestran que la diversidad disminuye con la altitud entre los 3700 y 4100 msnm.

Por otra parte Monasterio (1980), describe diferencias marcadas en la cobertura de la vegetación para los pisos altitudinales que abarca el presente trabajo, donde el límite entre estos pisos ecológicamente delimitados, puede establecerse a partir del nivel del clima periglacial, que dependiendo de la cantidad de precipitaciones, está definido entre los 3800 y 4300 msnm. Hacia abajo se encuentra el piso Andino y el Altiandino hacia las cumbres (Monasterio 1980, 1986). No existe información precisa para cada uno de los gradientes del presente trabajo, de dónde está dicho límite.

El páramo desértico, constituye la formación vegetal más representativa del piso altiandino que interdigitada con el desierto periglacial, forman una cubierta discontinua en la cual prevalecen grandes áreas de substrato desnudo (Monasterio 1980, 1986); en el presente trabajo estas dos formaciones vegetales (páramo desértico y desierto periglacial) serán englobadas bajo el nombre de páramo altiandino. Por otro lado, el piso andino ocupa una franja altitudinal relativamente ancha, cuyo límite inferior son los 2000 msnm.

Las diversas formaciones del Andino tienen como carácter común la presencia de diversos estratos, así como la ausencia total de suelo desnudo, que como señalamos caracteriza a las

formaciones del altiandino. La transición más importante al pasar del andino al altiandino, es la aparición abrupta de grandes superficies de suelo desnudo (Monasterio 1980).

### **Hipótesis y Objetivos**

La integración de aspectos espaciales con otros parámetros relacionados con la estructura de las comunidades como la diversidad y la complejidad va a permitirnos entender y explicar el patrón de riqueza de especies encontrado a lo largo de gradientes altitudinales.

#### **Hipótesis**

- A medida que se asciende en el gradiente altitudinal, esperamos encontrar una disminución de la complejidad, la diversidad y la riqueza de especies, como consecuencia de que el clima periglacial se hace más extremo.
- En los gradientes bajo estudio, existen al menos dos patrones espaciales: el primero, conformado por parches de vegetación dispuestos en una matriz de suelo desnudo, y el segundo, un mosaico sin suelo desnudo donde los parches se fusionan hasta desaparecer (Monasterio 1980). El ecotono o interfaz entre estos dos patrones presentará entonces la mayor complejidad, debido a que es en ese punto donde convergen los procesos y los patrones de ambos pisos altitudinales.

#### **Objetivos**

Para poner a prueba las hipótesis señaladas, se plantearon los siguientes objetivos:

- Analizar los cambios de riqueza, diversidad y complejidad, relacionadas con la estructura y la descripción de la vegetación de páramo a lo largo de dos gradientes altitudinales,
- Describir el patrón espacial de la vegetación de páramo para los dos gradientes muestreados.

## **Método de muestreo, tipo de datos y análisis**

### **Método de muestro y tipo de datos**

El presente trabajo se llevó a cabo en el estado Mérida (Venezuela) a lo largo de dos gradientes altitudinales, Piedras Blancas (**PB**) y Pico Gavián (**PG**), que abarcan 350 metros en altitud. (**PB** entre 4000 y 4350 msnm. y **PG** entre 3.870 y 4.230 msnm.). En estos gradientes, se ubicaron líneas de 128 unidades muestrales contiguas (**UM**), de 0,25 m<sup>2</sup>, dispuestas de manera perpendicular a la pendiente. Para el gradiente **PG**, las líneas están dispuestas, en promedio, cada 20 m en altitud (19 líneas) y en el segundo gradiente (**PB**) cada 25 m (15 líneas). Todas las líneas presentan exposición Sur Este (036°).

En cada una de las 128 **UM** se registró la presencia de las especies. Este tipo de muestreo permite estudiar:

- la repartición espacial de cada especie a lo largo de la línea,
- la frecuencia por línea de cada especie y
- la composición de especies por unidad de muestreo.

Las líneas se colocaron de manera perpendicular a la pendiente, de manera de minimizar el efecto altitudinal y con la intención de obtener información relativa a la repartición espacial de las especies, así como su relación con otras especies para cada altitud. El análisis de la influencia altitudinal se hizo colocando líneas, como se señaló anteriormente cada 20 a 25 metros, en promedio.

El número de **UM** escogidas (128) y el hecho de ser contiguas, se hizo en función de los análisis relacionados con el patrón espacial y la geometría fractal, que se explican con mayor detalle en la sección análisis de datos. Para estos métodos se utiliza el aumento de la ventana de observación; entendiéndose por ventana de observación (**VO**), la superficie de la unidad muestral (**UM**) para la cual se determina la presencia de las especies. En el caso de 128 **UM**, son 128 ventanas de 0,25 m<sup>2</sup>, si aumentamos la **VO** siguiendo una progresión geométrica, la

siguiente ventana de 0,50 m<sup>2</sup> se repite en 64 **UM**, la siguiente de 1,00 m<sup>2</sup> se repite en 32 **UM** y por ultimo se utilizó una **VO** de 2,00 m<sup>2</sup> con 16 **UM** (Fig. III-a).

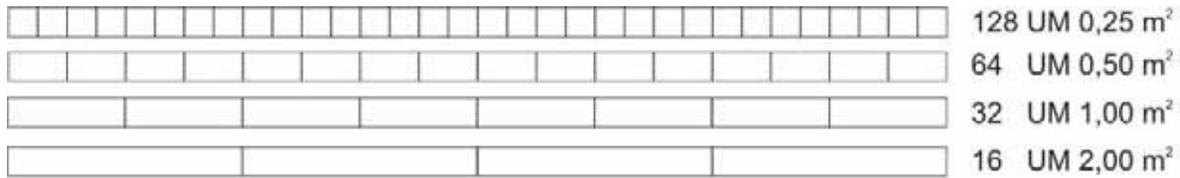


Figura III-a. Ejemplo gráfico del aumento de la ventana de observación para una línea de UM contiguas.

Se utilizaron básicamente dos matrices de datos, para los diferentes análisis realizados en el presente capítulo:

- Aquellas generadas a partir de la presencia-ausencia de cada especie en todas las líneas (34 en total) colocadas en una sola matriz de especies vs. **UM**,
- y en el caso de la frecuencia de cada especie por línea o altitud, se utilizó una matriz de frecuencia de especies vs. líneas o frecuencia de especies vs. altitud que se obtuvo del total de presencias por línea para cada especie.

### Análisis de los datos

La vegetación de páramo se analizó a dos escalas: a nivel de comunidades y de especies. Dentro de los análisis de comunidades se utilizaron tanto las frecuencias de cada especie por altitud, como la repartición espacial de todas las especies en conjunto a lo largo de cada línea de 128 UM; a nivel de especie se estudió la repartición espacial de las mismas a lo largo de las 128 UM.

#### **Complejidad, Diversidad y Composición Florística:**

La complejidad total (**L(S)**), complejidad estructural (**Δ(S)**) y entropía (**H(S)**) se calcularon a partir de la frecuencia de las especies por altitud utilizando el programa MULTIV (Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling v. 2.1.1, Pillar 2001).

La entropía (**H(S)**), se analizó a distintos órdenes (Orlóci 2000), de manera de establecer dos características de la misma:

- el valor al cual se estabiliza (aspecto que es importante en la determinación de  $\Delta(\mathbf{S})$ , y
- la variación de la entropía (con respecto al orden) para cada línea a lo largo de los gradientes altitudinales.

Estos análisis se realizaron con un conjunto de programas elaborados por Orlóci (<http://sites.netscape.net/lorloci/koa>).

El estudio de la estructura numérica de la comunidad<sup>1</sup>, a lo largo de los gradientes altitudinales se analizó a través de la complejidad estructural, la variación del orden de la entropía de Renyi y los números de Hill.

En el caso de los números de Hill, se tomó el cociente entre el número total de especies por altitud (Riqueza ó  $N_0$  de Hill) y el número de especies muy frecuentes (más infinito de Hill,  $N_{+\infty}$ ), ya que esto permite determinar la proporción de especies muy frecuentes, independientemente del número total de especies, de manera de poder comparar esta proporción entre diferentes altitudes, cuya riqueza de especies no necesariamente se mantiene constante.

Como índice de composición florística se utilizaron las coordenadas del primer eje de variación del análisis de correspondencia linealizado (ACL), calculado de dos maneras:

- a partir de las 128 UM x 34 líneas (matriz de presencia-ausencia para todas las líneas en conjunto, o
- utilizando los vectores de frecuencia para cada altitud (matriz de frecuencia de especies vs. altitud).

En el primer caso se obtienen 4352 valores (128 x 34), para cada uno de los ejes del ACL, que se subdividen en 34 series espaciales de 128 UM cada una (Fig. III-b), que corresponden a las 15 y 19 líneas de los gradientes PB y PG, respectivamente. Se hace un análisis en conjunto de todas las líneas, de manera de obtener un intervalo de valores comparables para el índice de composición florística de todas las líneas en ambos gradientes.

---

<sup>1</sup> entendiéndose por estructura numérica cómo es la relación entre las frecuencias de las distintas especies que conforman determinada comunidad.

En el segundo caso, se obtienen 34 valores por eje de variación del ACL, que corresponden a las altitudes a las cuales se hicieron las líneas. Los valores se dividen en dos grupos, correspondientes a cada uno de los gradientes analizados.

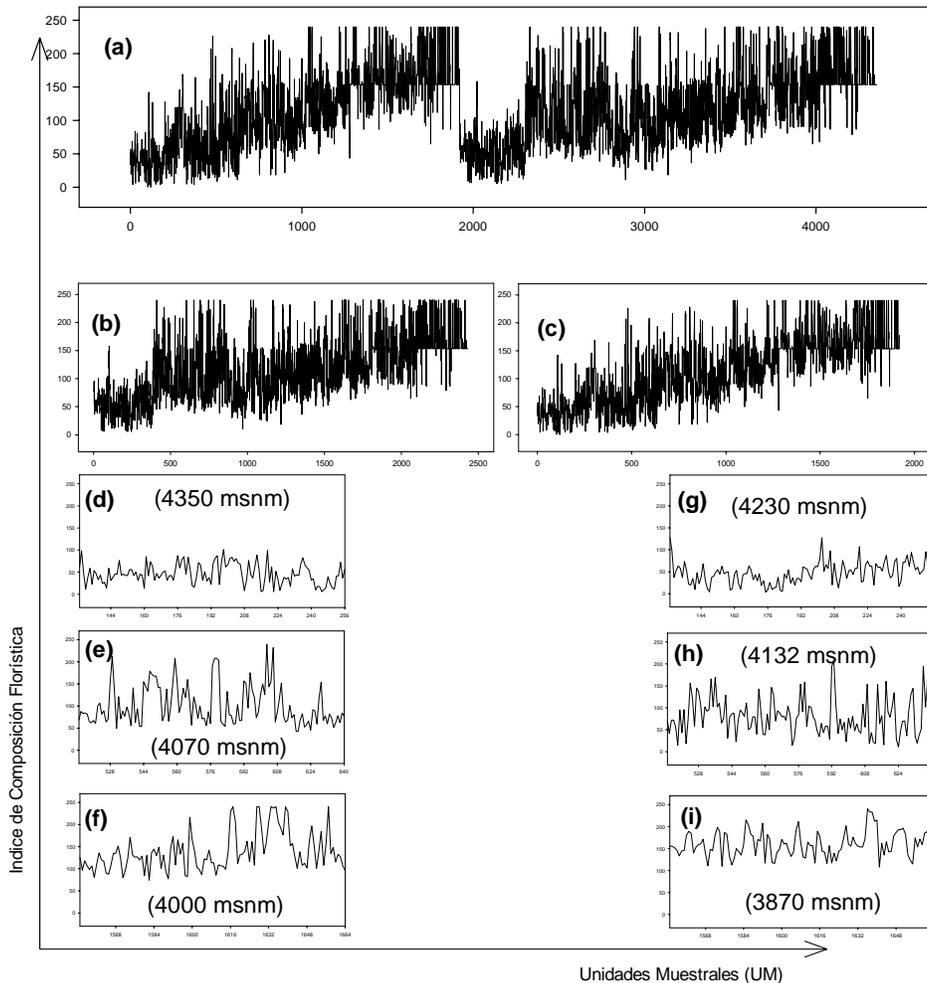


Figura III-b. Secuencia de cómo a partir de la serie espacial que contiene todas las matrices del muestreo (a), se subdivide para posteriores análisis en los gradientes analizados, (b) = Piedras Blancas, (c)=Pico Gavilán, y en cada una de las series espaciales por altitud (figuras de la letra (d) a la (i)).

La utilización de estos dos criterios se debe a que en el primer caso, se analiza el patrón espacial del índice de composición florística a lo largo de las 128 UM para cada una de las altitudes, en el segundo caso, sólo se analiza la variación del índice de composición florística a lo largo del gradiente altitudinal, ya que el patrón espacial que se observa a lo largo de las 128 UM se reduce a la frecuencia de cada especie por altitud.



La pendiente de ambas variables, **Np** y **Lc** vs. **VO** (expresados en escala log-log), es un estimador de la dimensión fractal y se obtiene ajustando los valores obtenidos **Np** y **Lc** vs. **VO** a una regresión lineal. Para diferenciar las distintas estimaciones de **D**, la dimensión fractal de la repartición de especies la llamaremos **De** y la del índice de composición florística **Dc**.

El patrón espacial se analizó a dos escalas al igual que la dimensión fractal:

- La repartición espacial de las especies se utilizaron los datos de presencia ausencia de cada especie por línea. Se analizaron a través del método de cascada de información descrito en el capítulo anterior.
- El índice de composición florística a lo largo de cada línea a partir de la matriz de especies vs. **UM** para una ventana de observación de 0,25 m<sup>2</sup>.

Se generaron intervalos de disposiciones al azar de las reparticiones espaciales por especie para las distintas frecuencias obtenidas de los datos originales. Para ello, dentro cada una de las distintas matrices por altitud se aleatorizaron 1000 veces y se tomaron los valores de dimensión fractal máximos y mínimos. Los valores obtenidos entre los máximos y mínimos se pueden establecer como disposiciones al azar. Este procedimiento se repitió en el caso de la entropía espacial, de manera de conocer, para las distintas frecuencias obtenidas por especie el intervalo de valores o la cantidad de información, en el caso de disposición al azar.

Los datos generados a partir de los distintos análisis mencionados anteriormente, se ajustaron a regresiones logísticas, gaussianas o lineales, para establecer probables tendencias con respecto a la altitud utilizando el programa Sigmaplot v. 8.0.

## Resultados

### Complejidad, Diversidad y composición florística

La figura III-1 muestra la variación del número de especies con respecto a la altitud para ambos gradientes. Existen dos hechos importantes: (a) a partir de determinada altitud, el número de especies disminuye de manera abrupta, y (b) el cambio de pendiente para cada gradiente ocurre a una altitud diferente. Las líneas punteadas representan ajustes a regresiones lineales ( $R^2 = 0,80$   $p < 0,01$  y  $R^2 = 0,91$   $p < 0,01$  para **(PB = Piedras Blancas)** y **(PG = Pico Gavilán)**, respectivamente).

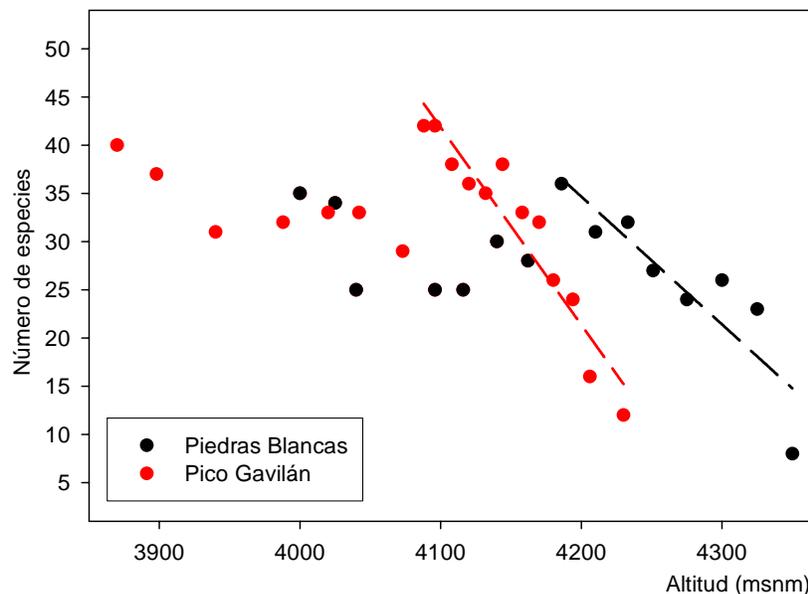


Figura III-1. Número de especies con respecto a la altitud para cada uno de los gradientes altitudinales analizados.

Un comportamiento similar se observa para **L(S)** (Fig. III-2), donde a partir de los 4186 msnm (para **PB**) o 4088 msnm (para **PG**) se observa la disminución abrupta ( $R^2 = 0,78$   $p < 0,01$  y  $R^2 = 0,86$   $p < 0,01$  para  $L(S)_{(PB)}$  y  $L(S)_{(PG)}$ , respectivamente. Sin embargo, y de manera más marcada que la figura anterior, en **PB** la pendiente mostrada por el ajuste es menor, comparada con **PG**. En ambos casos (Fig. III-1 y Fig. III-2), para el ajuste de los datos de **PB** no se tomó en cuenta el último punto a 4350 msnm, porque esta segunda disminución en **PB**, podemos asociarla con la entrada en este gradiente del desierto periglacial, formación vegetal que interdigitada con el

páramo desértico, forman una cubierta discontinua en la cual prevalecen grandes áreas de substrato desnudo (Monasterio 1980, 1986).

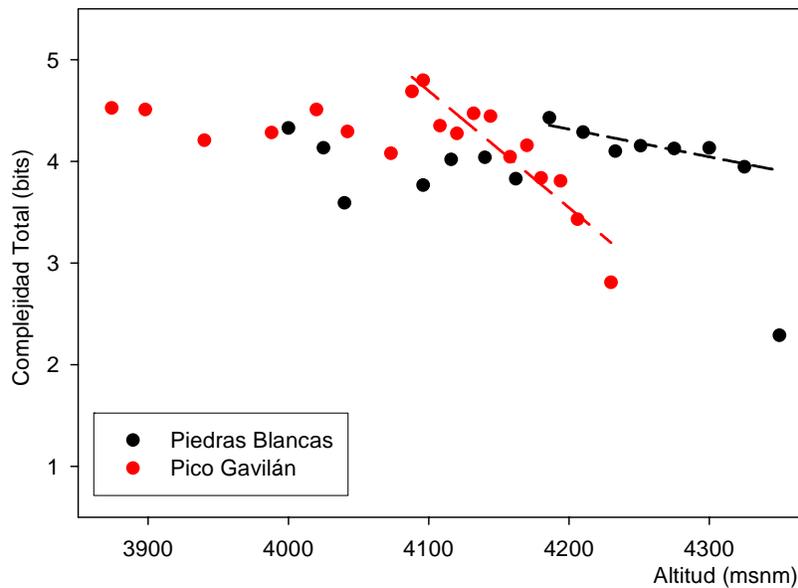


Figura III-2. Cambios en la Complejidad Total (L(S)) con respecto a la altitud para cada uno de los gradientes analizados.

En el caso de **H(S)** (fig. III-3), el comportamiento difiere de aquel de las dos figuras anteriores, sólo se obtuvo una disminución significativa de la entropía para el gradiente **PG** ( $R^2 = 0,83$   $p < 0,01$  para  $H(S)_{(PG)}$ ).

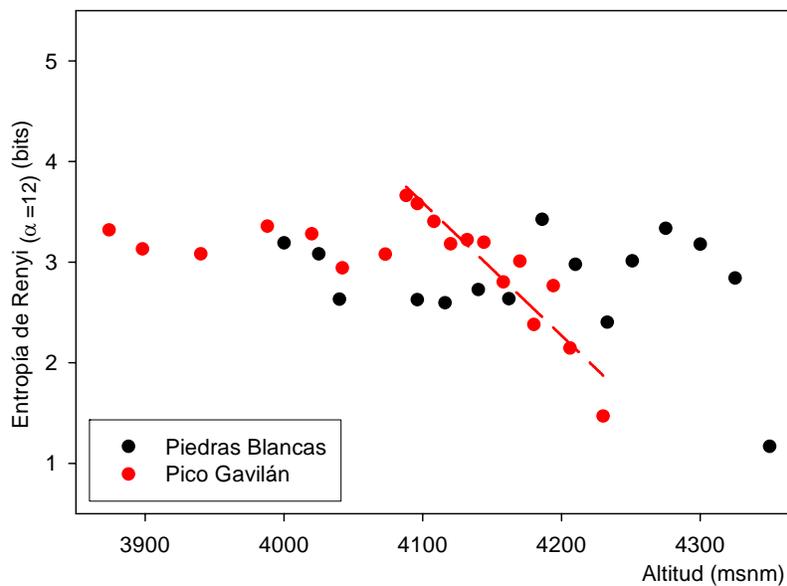


Figura III-3. Cambios en la Entropía (H(S)) con respecto a la altitud para cada uno de los gradientes analizados.

Esto puede explicarse por el hecho de que la entropía es sensible a cambios en la estructura numérica de la comunidad, y como veremos más adelante (Fig.III-8), en el gradiente **PB** existen dos líneas, donde la estructura numérica no sigue el comportamiento de las líneas vecinas.

Para la dimensión fractal del índice de composición florística (**Dc**) (Fig. III-4), existe un valor máximo que podemos asociar con un mayor grado de complejidad. Este índice está tomando en cuenta la frecuencia de las especies y su disposición espacial respecto a las otras especies.

Las curvas corresponden a ajustes a una gaussiana, que permiten estimar un máximo ( $R^2 = 0,80$   $p < 0,01$  y  $R^2 = 0,60$   $p < 0,01$  para  $D_{C(PB)}$  y  $D_{C(PG)}$ , respectivamente), en el caso de **PB** ( $D_{C(PB)}$ ) el valor máximo se encuentra a los 4161 msnm y para **PG** ( $D_{C(PG)}$ ) a los 4025 msnm.

Estos máximos podemos entenderlos como el punto medio de la transición entre el páramo Andino y el Altandino. Si analizamos ambos ajustes a medida que se asciende en altitud, en los lados izquierdos de ambas curvas, la dimensión fractal aumenta, hasta alcanzar un máximo.

Esta primera parte, podemos asociarla con un aumento en la complejidad del patrón espacial, no así en el número de especies que se mantiene relativamente constante (Fig. III-1); en

cambio, del lado derecho de ambos ajustes, donde el valor de dimensión fractal disminuye,

podemos asociarlo con una disminución en el número de especies y no con el patrón espacial

que en este caso está formado por un conjunto de parches que disminuyen en tamaño; en los

máximos confluye el mayor número de especies para cada gradiente, así como una mezcla de

los dos patrones espaciales principales encontrados para ambos gradientes (ver más adelante

Fig. III-10).

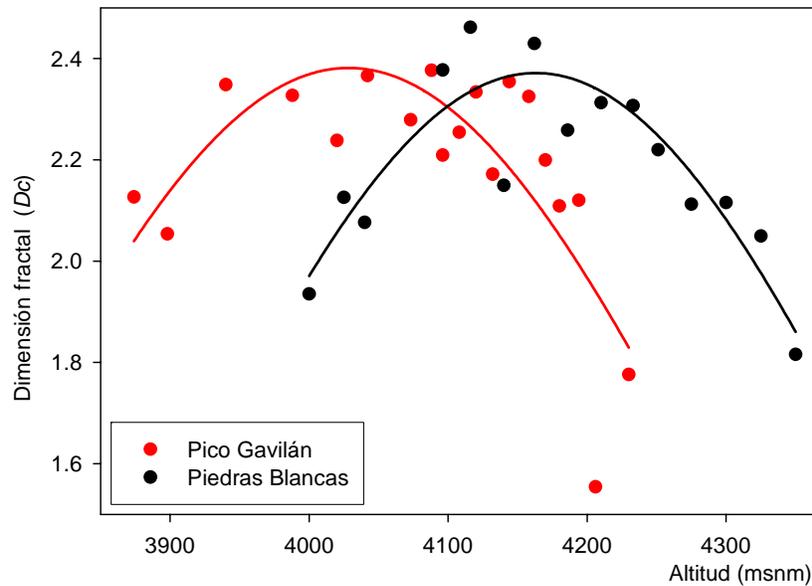


Figura III-4. Relación entre la Dimensión fractal del índice de composición florística ( $D_c$ ) y la altitud para los gradientes analizados.

Esta última medida toma en cuenta relaciones entre diferentes escalas para el índice de composición florística, por lo que se está “capturando” el cambio en el patrón de la estructura (Feizas et al 1999), a lo largo de los gradientes.

La complejidad estructural no presenta ninguna tendencia con respecto a la altitud (fig. III-5), no existe variación en la cantidad de información requerida para explicar la estructura de las comunidades a lo largo de los gradientes analizados, sin embargo, el índice de composición florística (Fig. III-6) cambia en ambos casos de manera significativa ( $R^2_{(PB)} = 0,92$   $p < 0,01$  y  $R^2_{(PG)} = 0,98$   $p < 0,01$  (ajuste a regresión logística en ambos casos), por lo que están cambiando las especies involucradas a lo largo de los gradientes, no así, la estructura numérica de la comunidad. Es importante hacer notar que en los extremos, los gradientes presentan índices de composición florística similares, sin embargo, la trayectoria por la cual ocurre el cambio de un tipo de composición a la otra en cada caso es diferente.

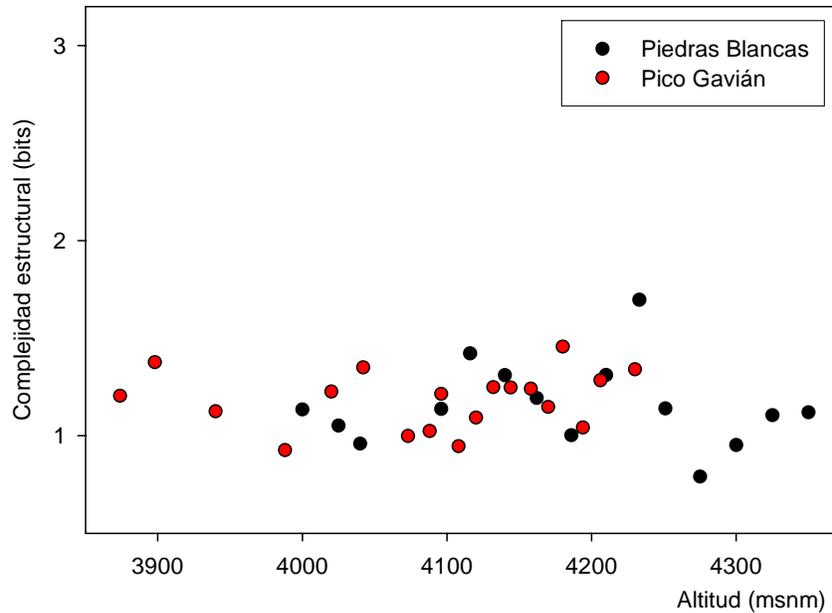


Figura III-5. Variación de la Complejidad Estructural ( $\Delta(S)$ ) con respecto a la altitud para los gradientes analizados.

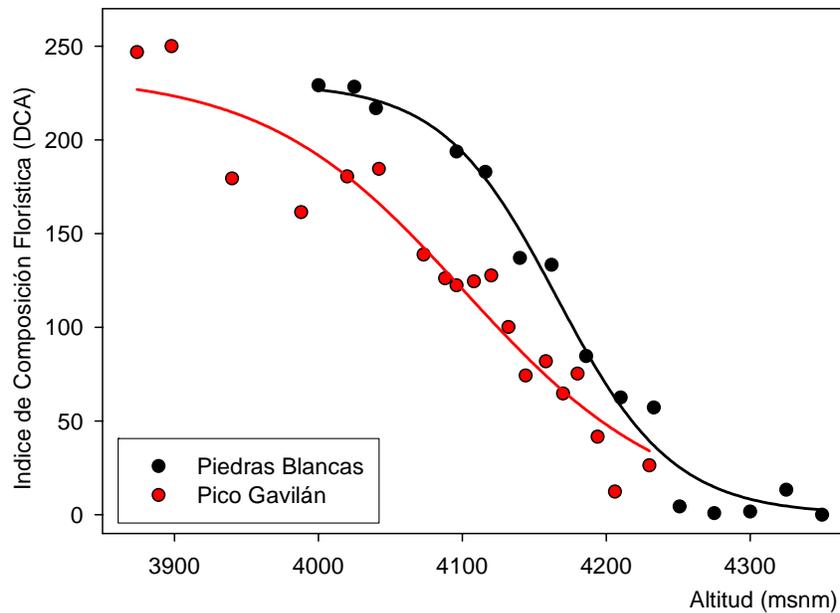


Figura III-6. Índice de composición florística de la vegetación con respecto a la altitud para los gradientes analizados.

El análisis de los distintos grados de la entropía de Renyi (Fig. III-7), en líneas generales muestra la misma tendencia para las distintas altitudes, donde la estabilización del valor de entropía se alcanza en el orden 12. Obsérvese, además, una mayor dispersión entre las líneas en el gradiente **PG**, lo que podría explicarse por diferencias en la manera como disminuye el número de especies a lo largo de ambos gradientes; **PG** disminuye de 43 a 12 especies y **PB**

de 37 a 23 para luego, alcanzar 8 especies en la última línea a 4350msnm, que como señalamos antes está asociada a la entrada de un tipo de vegetación muy particular, como es el desierto periglacial.

Si analizamos la estructura numérica de cada una de estas líneas, tomando el cociente entre el número total de especies por altitud (Riqueza ó No de Hill) y el número de especies muy frecuentes (más infinito de Hill,  $N_{+00}$ ), (Fig. III-8), la relación entre estos dos parámetros se mantiene entre el 19 y 29% a lo largo de ambos gradientes, con excepción de dos puntos para el gradiente **PB**, cuyos valores son de 14 y 36 %. Ambas figuras (III-7 y III-8), apoyan el hecho de no encontrar variaciones en la complejidad estructural con respecto a la altitud.

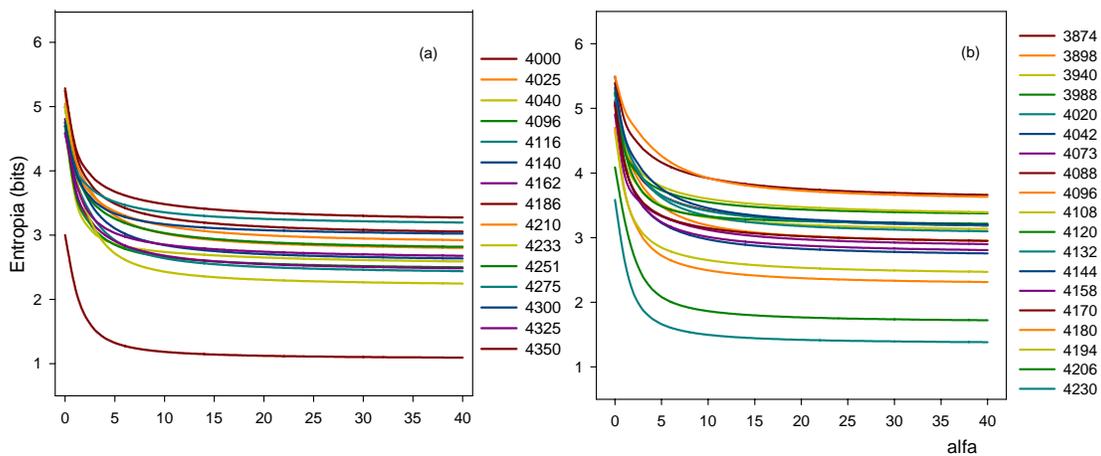


Figura III-7. Comportamiento de la Entropía para ambos gradientes (a) Piedras Blancas, (b) Pico Gavilán. Cada color corresponde a la variación para cada altitud de la entropía con respecto al grado.

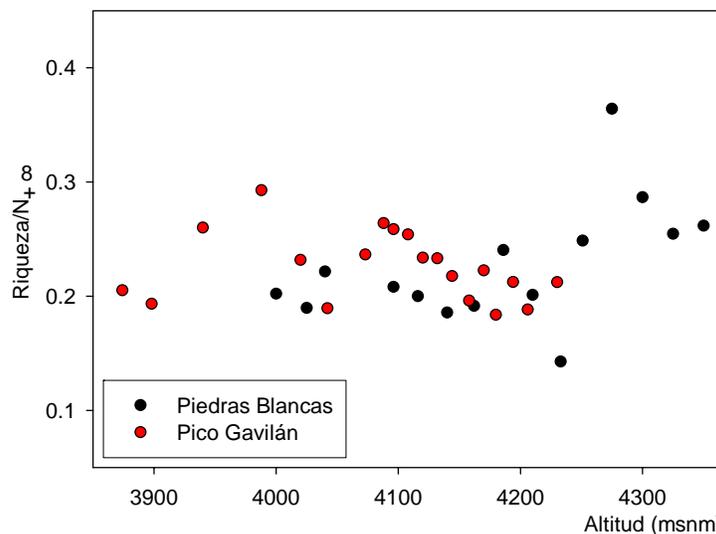


Figura III-8. Comportamiento del cociente número de especies y  $N_{+00}$  de Hill, con respecto a la altitud para ambos gradientes.

Es importante resaltar que el sistema que estamos estudiando presenta cambios importantes en la riqueza, la complejidad y la composición florística, no así en la relación numérica entre las proporciones o frecuencias de las especies, por lo que dentro de nuestro “laboratorio natural” existe una variable que está controlada como es la estructura numérica. Esto facilita el análisis posterior, ya que las relaciones de “dominancia” entre las especies se mantienen constante o con muy poca variación a lo largo del gradiente estudiado.

### Patrón espacial de la vegetación de páramo a dos escalas: especies y comunidades

El patrón espacial es similar en ambos gradientes, y presenta un desplazamiento altitudinal (línea roja punteada), igual al observado para el número de especies, la complejidad total y la entropía (Fig. III-9). Los colores representan distintos valores del índice de composición florística calculado a partir del análisis de correspondencia linearizado (ACL), para una ventana de observación de 0,25 m<sup>2</sup>.

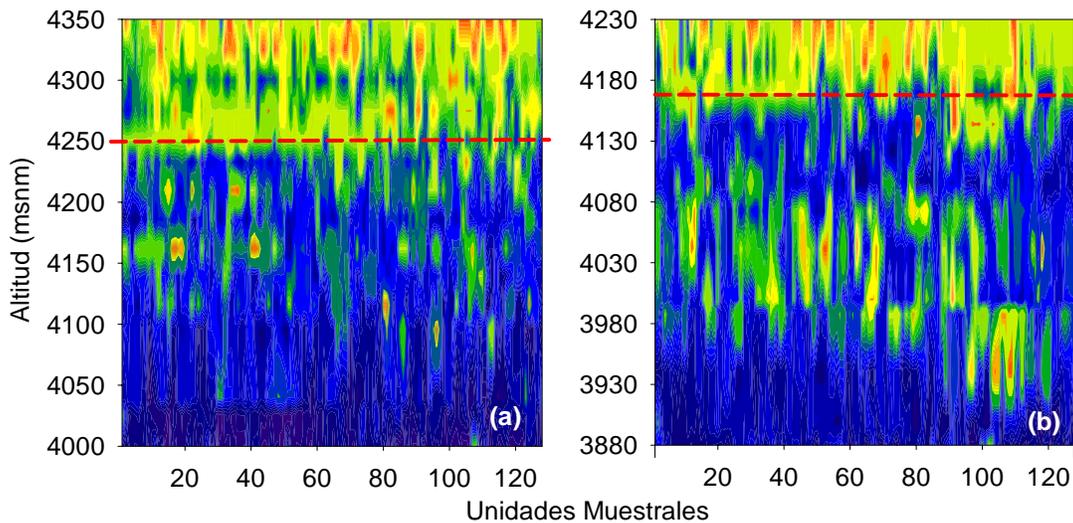


Figura III-9. Patrón espacial de la composición florística para los gradientes Piedras Blancas (a) y Pico Gavilán (b).

Cada color representa diferentes valores del índice de composición florística.

Para esta ventana de observación sobre la línea roja se observan un conjunto de “parches” de color naranja, cuyo índice de composición florística cambia a medida que se desciende a lo largo de ambos gradientes (color verde) hasta llegar a una matriz donde predomina el color azul y no se observan parches “discretos” de determinada composición florística.

En el caso de la repartición espacial de las especies estimado por geometría fractal (**De**), no existe un patrón respecto a la altitud (Fig. III-10a), y si vemos el comportamiento de las distintas estimaciones de **De**, con respecto a la frecuencia, existe una relación logarítmica (Fig. III-10b), por lo que éste no es un buen estimador de complejidad de la repartición espacial si nos interesa analizar características de dicha repartición, independientemente de la frecuencia de la especie; además si observamos los intervalos de confianza para las especies dispuestas

aleatoriamente, según este método, la mayoría de las especies analizadas en el presente estudio están dispuestas al azar (ver número de puntos dentro de las líneas, Fig. III-10b).

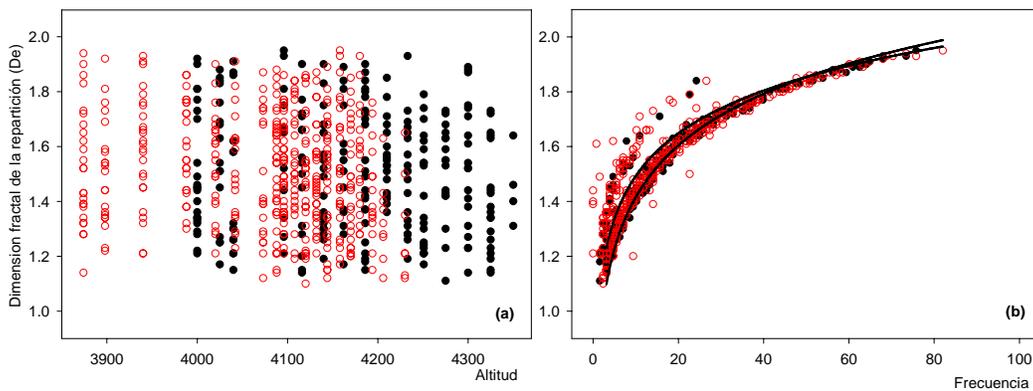


Figura III-10. Dimensión fractal de la repartición (De) para ambos gradientes (PG=rojo, PB=negro), (a) con respecto a la altitud y (b) con respecto a la frecuencia de la especie. El espacio comprendido entre las líneas negras en (b) corresponde a reparticiones al azar.

Si estudiamos el comportamiento de la repartición espacial de las especies, por el método de la cascada de información, tomando el conjunto de eventos asociados con la repartición espacial (entropía espacial, Fig. III-11), tampoco se observa algún tipo de tendencia respecto a la altitud (Fig. III-11a), sin embargo, la tendencia observada con respecto a la frecuencia para la figura anterior en este caso no existe (Fig. III-11b), por lo que esta medida permitiría diferenciar qué especies aportan mayor cantidad de información en términos de su repartición espacial sin una influencia tan marcada como el caso anterior por la frecuencia de la especie. De igual manera, si analizamos la disposición de los valores de ambos gradientes con respecto a aquellos cuya disposición es al azar, encontramos que la mayoría de los valores de la comunidad natural están por encima de aquellos cuya repartición se hizo al azar.

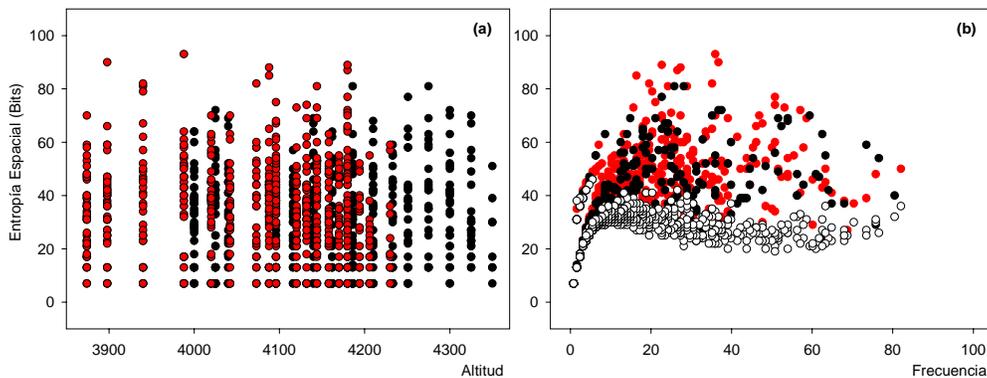


Figura III-11. Entropía espacial para ambos gradientes (PG=rojo, PB=negro), (a) con respecto a la altitud y (b) con respecto a la frecuencia de la especie. Los puntos sin relleno en (b) corresponden a reparticiones al azar de las mismas especies de puntos rellenos.

**Riqueza, comportamiento ecológico y endemismo de especies**

La Tabla III-2 muestra los nombres, forma de vida, endemismo y código de referencia de las especies identificadas para el presente estudio. De un total de 89 especies 21 son endémicas (23,60 %). Para detalles de otras características de las especies (familias, intervalo altitudinal a la cual se encontraron y/o reportado en la literatura, etc..) ver anexo III-1.

Tabla III-2. Nombres, forma de vida a la cual pertenecen, endemismo y código de referencia de las especies identificadas en el presente estudio.

Nombre	FV	Codigo	E	Nombre	FV	Codigo	E
<i>Acaena elongata</i> L.	AR	acaelo		<i>Gamochoaeta americana</i> (Mill.) Wedd	HE	gamoch	
<i>Arcitophyllum nitidum</i> (Kunth) Schldl	AR	arcnit		<i>Geranium chamaense</i> Pittier	HE	gercha	x
<i>Draba arbuscula</i> Hook. F.	AR	draarb	x	<i>Geranium multiceps</i> Turcz.	HE	germul	
<i>Hinterhubera lanuginosa</i> Cuatrec. & Aristeg.	AR	hinabi	x	<i>Geranium venezuelae</i> R. Kunth	HE	gerven	x
<i>Hinterhubera imbricata</i> Cuatrec. & Aristeg.	AR	hinimb	x	<i>Gnaphalium domingense</i> Lam.*	HE	gnaele	
<i>Hypericum juniperinum</i> Kunth	AR	hypjun		<i>Gnaphalium moritzianum</i> (Klatt) V.M. Badillo	HE	gnamor	
<i>Hypericum laricifolium</i> Juss	AR	hyplar		<i>Gamochoaeta paramora</i> (S.F. Blake) Anderb.*	HE	gnapar	
<i>Lachemilla polylepis</i> (Wedd.) Rothm	AR	lacpol		<i>Halenia viridis</i> (Griseb.) Gilg.	HE	halvir	
<i>Monticalia sclerosa</i> (Cuatrec.) C. Jeffrey	AR	monscl		No determinada	HE	hie001	
<i>Oxylobus glanduliferus</i> (Hemsl.) A. Gray	AR	oxygla		No determinada	HE	hie002	
<i>Stachys venezuelana</i> Briq	AR	stachy	x	No determinada	HE	hie002	
<i>Valeriana parviflora</i> (Trevir.) Höck	AR	valpar	x	No determinada	HE	hie003	
<i>Aciachne pulvinata</i> Benth	CO	acipul	x	No determinada	HE	hie004	
<i>Arenaria musciformis</i> Planch. & Triana	CO	aremus		No determinada	HE	hie005	
<i>Azorella julianii</i> Mathias & Constance	CO	azojul	x	<i>Lachemilla moritziana</i> Damm.	HE	lacmor	
<i>Lucilia kunthiana</i> (DC.) Zardini *	CO	lucven		<i>Lachemilla ramosissima</i> (Rothm.) Rothm.	HE	lacram	x
<i>Agrostis breviculmis</i> Hitchc	GR	agrbre		<i>Lasiocephalus longepenicillatus</i> (Sch. Bip. Ex Sandwith.) Cuatrec.	HE	laslon	
<i>Agrostis tolocensis</i> Kunth	GR	agrtol		<i>Lupinus meridanus</i> Moritz ex C.P. Sm	HE	lupinu	x
<i>Agrostis trichoides</i> (Kunth) Roemer & Schultes	GR	agrtri		<i>Lysipomia laciniata</i> A. DC.*	HE	Lyslac	
<i>Calamagrostis pittieri</i> Hackel	GR	calpit		<i>Montia meridensis</i> Friedrich	HE	monmer	
<i>Calamagrostis</i> sp.	GR	calssp		<i>Noticastrum</i> sp	HE	notssp	
<i>Carex</i> sp	GR	carex		<i>Oritrophium</i> sp	HE	orissp	
<i>Cortaderia hapalotricha</i> (Pilg.) Conert	GR	corhap		<i>Oxalis spiralis</i> Ruiz & Pav. ex G. Don	HE	oxaspi	
<i>Festuca fragilis</i> (Lucas) Briceño	GR	fesfra	x	<i>Potentilla heterosepala</i> Fritsch	HE	pothet	
<i>Festuca</i> sp	GR	fesssp		<i>Rumex acetosella</i> L.	HE	rumace	
<i>Festuca tolocensis</i> Kunth	GR	festol		<i>Senecio formosus</i> Kunth	HE	senfor	
no determinada	GR	gra001		<i>Vaccinum</i> sp	HE	vacssp	
no determinada	GR	gra002		<i>Acaena cylindrostachya</i> Ruiz & Pav.	RA	acacyl	
no determinada	GR	gra003		<i>Acaulimalva acaulis</i> (Dombey ex Cav.)	RA	acamal	x
no determinada	GR	gra004		<i>Belloa longifolia</i> (Cuatrec. & Aristeg.) Sagást. & Dillon	RA	bellon	
no determinada	GR	gra005		<i>Belloa radians</i> (Benth.) Sagást. & Dillon	RA	belrad	
<i>Luzula racemosa</i> Desv.	GR	luzrac		<i>Calandrinia acaulis</i> Kunth	RA	calaca	
<i>Muehlenbergia ligularis</i> (Hack.) Hitchc.	GR	muehle		<i>Draba chionophilla</i> S.F. Blake	RA	drachi	x
<i>Nasella mexicana</i> (Hitch.) Pohl	GR	nasmex		<i>Hipochaeris setosa</i> (Wedd.) Rusby	RA	hipset	
<i>Poa pauciflora</i> Roem. & Schult	GR	poapau		<i>Lachemilla verticillata</i> (Field & Gardn)	RA	lacver	
<i>Poa petrosa</i> Swallen	GR	poapet	x	<i>Oenothera epilobiifolia</i> Kunth	RA	oenepi	
<i>Poa</i> sp	GR	poassp		<i>Plantago linearis</i> Kunth	RA	planta	
<i>Sisyrinchium tinctorum</i> Kunth	GR	sistin		<i>Espeletia batata</i> Cuatrec.	RC	espmat	x
<i>Trisetum</i> sp	GR	trispp		<i>Espeletia moritziana</i> (Sch. Bip) Cuatrec.	RC	espmor	x
<i>Vulpia bromoides</i> (L.) Gray	GR	vulbro		<i>Espeletia schultzi</i> Wedd	RC	espsch	x
Asteraceae	HE	ast001		<i>Espeletia spicata</i> (Sch. Bip. Ex Wedd) Cuatrec.	RC	espspi	x
<i>Bidens triplinervia</i> Kunth	HE	bidtri		<i>Espeletia timotensis</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	RC	esptim	x
<i>Blakiella bartsiaefolia</i> (S.F.Blake) Cuatrec.	HE	blakie	x				
<i>Castilleja fissifolia</i> L.F.	HE	casfis					
<i>Coniza</i> sp.	HE	coniza					
<i>Echeverria</i> sp	HE	echeve					
<i>Galium hypocarpium</i> (L.) Endl. Ex Griseb.	HE	galhyp					

FV = Forma de Vida AR= Arbusto, CO= Cojín, GR= Gramínea

HE= Hierba, RA= Roseta acaule, RC = Roseta caulescente

E = Endémica

Si tomamos en cuenta sólo las especies endémicas de cada gradiente (Fig. III -12), existe un máximo a altitudes intermedias para el gradiente **PG** a 4030 msnm (ajuste a gaussiana, línea roja punteada  $R^2=0,60$   $p<0,01$ ). Para el gradiente **PB**, no se encontró un máximo ( $R^2=0,64$   $p<0,01$  (polinomio de tercer grado)). El valor máximo encontrado para el primer gradiente, es muy cercano (4025 msnm) al estimado en la figura III-4, que representa el punto medio de transición entre el Andino y el Altandino.

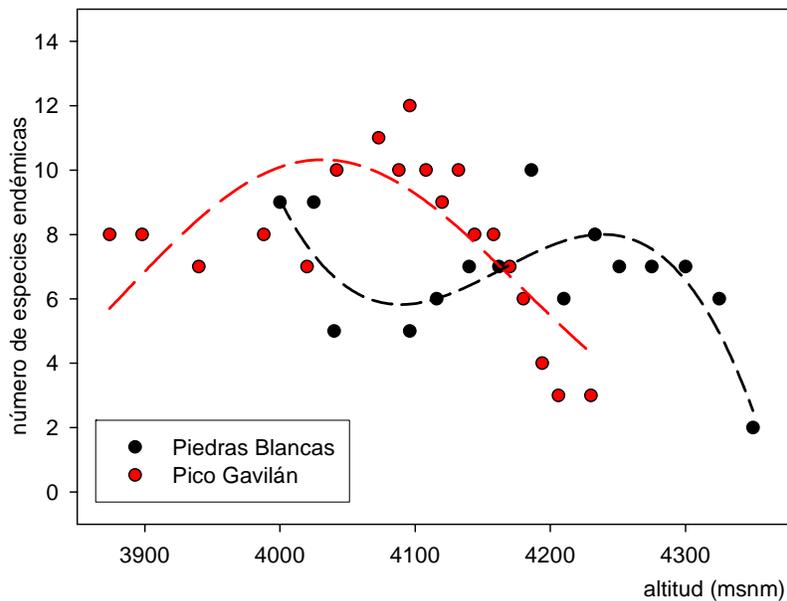


Figura III-12. Número de especies endémicas para cada gradiente.

Por otra parte, vamos a analizar qué ocurre con el índice de composición florística de las especies endémicas a lo largo de ambos gradientes (Fig. III-13), obsérvese que para el gradiente **PG** existe un intervalo donde se mantiene el índice de composición florística constante, no así en **PB** donde el recambio de especies es similar al mostrado en la figura III-6. (**PG**,  $R^2=0,85$   $p<0,01$  (polinomio de tercer grado) y **PB**,  $R^2=0,91$   $p<0,01$  (regresión logística)).

Esto último podría explicar las diferencias encontradas en la figura III-12, donde para un gradiente se encuentra un máximo y para el otro no. La trayectoria y velocidad a la cual cambia el índice de composición florística entre ambos gradientes es diferente, tanto para todas las especies como para aquellas endémicas (Fig. III-6 y Fig. III-13).

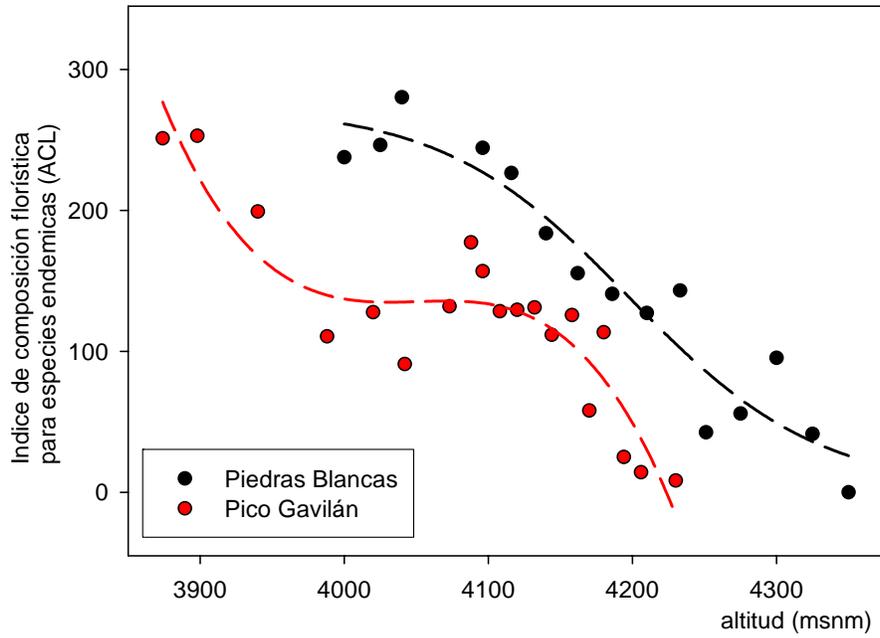


Figura III-13. Índice de composición florística de especies endémicas a lo largo de ambos gradientes.

## Discusión

La variación de la riqueza de especies encontrada en el presente trabajo apoya la hipótesis o regla de rapoport (Stevens 1989, 1992), que señala que existe una disminución del número de especies a medida que se asciende a lo largo de un gradiente altitudinal. Con respecto a los patrones de riqueza encontrados, si lo comparamos con los trabajos de Sklénar y Ramsay 2001 y Baruch 1984, existe un hecho importante que es el área muestreada. Los valores reportados de área por altitud de ambos autores están muy por debajo de los utilizados en el presente trabajo, por lo que probablemente, en ambos casos se subestimó el número de especies para las distintas altitudes a las cuales se realizó el muestreo de vegetación.

Por otra parte, el análisis muestra un conjunto de comunidades cuya estructura numérica no cambia a lo largo del intervalo altitudinal estudiado, a pesar de encontrar características cuya variación presenta una disminución abrupta a partir de determinada altitud como son el número de especies, la complejidad total y la diversidad (en este caso estimada por la entropía de Renyi). Esto es particularmente interesante si pensamos en el problema planteado donde el análisis a lo largo de gradientes altitudinales puede utilizarse a manera de “laboratorio natural”. En el caso del presente trabajo existe una variable “controlada” como es la estructura numérica o “relación de dominancia” entre las especies. Lo que nos permite “eliminar” un probable “tratamiento escondido” como señala Huston 1997, relacionado con aquellos cambios que serían consecuencia de esta estructura numérica.

El índice de composición florística es similar en los extremos de ambos gradientes recorriendo trayectorias diferentes a medida que ascendemos en altitud. Y es justamente donde encontramos la mayor diferencia entre el índice de composición florística de ambos gradientes donde se inician las disminuciones abruptas de los parámetros número de especies, complejidad y entropía. El punto donde para cada gradiente existe el máximo grado de complejidad, estimada por la Dimensión fractal de la composición florística, podría considerarse como la transición entre los pisos andino y altiandino.

El presente trabajo cuantifica y apoya la descripción señalada por Monasterio 1980 con respecto al patrón espacial de los pisos andino y altiandino y le agrega lo señalado en el párrafo anterior, donde en la transición entre ambos pisos existe una confluencia de los patrones y procesos que definen ambos pisos altitudinales, es por ello que podemos pensar en estos dos “cinturones” como unidades dinámicas cuya transición se expresa a altitudes diferentes dependiendo de la influencia del régimen de precipitación. Queda entonces por explorar características como la exposición y gradientes de humedad, de manera de completar lo que se ha señalado son los principales determinantes de la composición de especies para este sistema.

Las diferencias encontradas en el patrón de riqueza de las especies endémicas, son de gran importancia a la hora de interpretar, en términos evolutivos, las relaciones entre diversidad y función en cualquier sistema, ya que su origen está íntimamente relacionado con la historia del sistema o la región donde se encuentran. El presente trabajo muestra diferencias importantes que podemos explicarlas por la influencia del régimen de precipitación que en último caso va a reflejarse en la frecuencia de heladas nocturnas en las épocas de baja precipitación.

Los resultados del presente capítulo pueden resumirse en los siguientes puntos:

- Ambos gradientes presentan una disminución abrupta del número de especies, así como de otros parámetros relacionados con la diversidad y la descripción del sistema como son la entropía y la complejidad. Este punto, podemos asociarlo entonces con la entrada del clima periglacial.
- La estructura numérica de la comunidad se mantiene constante a lo largo del intervalo altitudinal muestreado para ambos gradientes, lo que facilita la interpretación a la hora de establecer relaciones entre funcionamiento y biodiversidad en este sistema
- Existe un punto medio en ambos gradientes, donde confluyen cambios importantes de distintos parámetros como riqueza de especies, complejidad, diversidad y el patrón espacial. Así mismo, este punto está asociado con la máxima complejidad, determinada

por la dimensión fractal de la composición **Dc**, cuya estimación toma en cuenta la riqueza, el patrón espacial y la composición de especies.

- Los extremos de ambos gradientes presentan composiciones florísticas similares, sin embargo, la trayectoria por la que ocurre el cambio de dicha composición es diferente. Este es un hecho importante, ya que la mayor heterogeneidad en estos sistemas vamos a encontrarla justamente en la interfaz o ecotono entre diferentes pisos altitudinales.
- La variación en el patrón de riqueza de especies endémicas a lo largo de ambos gradientes, pueden explicarse por cómo es el recambio de estas especies a lo largo de cada uno de los gradientes, característica que pareciera ser particular para cada uno de los gradientes analizados.

## **Capítulo IV: Análisis temporal y espacial de la temperatura y la humedad relativa en el páramo a lo largo de dos gradientes altitudinales**

### **Los andes tropicales y el páramo**

Los Andes Tropicales presentan un conjunto de variaciones ambientales a diferentes escalas espacio-temporales y grados de complejidad. Estas variaciones abarcan desde gradientes altitéricos (Sarmiento 1986a,b) y distintos regímenes de precipitación (Monasterio y Reyes 1980, Sarmiento 1986a,b), hasta oscilaciones glaciales e interglaciares (Schubert (1976,1980), Van Der Hammen 1979, Van Der Hammen y Cleef 1986, Salgado-Laboriau (1980,1986), Monasterio y Sarmiento 1991).

El gradiente más evidente que puede observarse en los Andes Tropicales es el gradiente altitérico representado por una disminución de la temperatura próxima a los  $0,6^{\circ}\text{C}$  por cada 100 m de elevación (Sarmiento 1986b). La consecuencia directa de esto es la distribución de las especies y de las formaciones vegetales dentro de límites altitudinales más o menos precisos, pero contra lo que pudiera esperarse, esta variación ecológica, lejos de ser continua como el gradiente térmico, forma cinturones o pisos separados por características estructurales y funcionales determinadas probablemente por umbrales críticos en las temperaturas. Si bien muchos de estos límites están determinados por una combinación de factores ambientales que inciden sobre el balance hídrico, térmico y fotosintético, la temperatura juega siempre un papel de primer orden (Sarmiento 1986b).

Las precipitaciones están en otra escala espacio-temporal, presentando patrones más complejos, con una amplia variabilidad entre diferentes cordones montañosos en función de su orientación, altitud, elevación total, etc. En directa relación con los gradientes altitudinales de precipitación y de temperatura está la ocurrencia de heladas, la que no sólo determina un límite ecológico de primera magnitud sino que establece así mismo, la existencia de períodos libres de heladas equivalentes a las estaciones de crecimiento de las zonas templadas (Monasterio y

Reyes 1980, Sarmiento 1986b). En aquellos años donde el aporte de precipitación es mínimo, los regímenes de precipitación bimodal presentan condiciones ecológicas de mayor estrés, comparados con aquellos regímenes de precipitación unimodal, ya que las escasas precipitaciones repartidas en dos picos no alcanzan a constituir ninguna época favorable en el balance hídrico (Monasterio y Reyes 1980).

Si establecemos la escala temporal entre años y días, el páramo presenta tres características predominantes como son las bajas temperaturas, la gran variabilidad térmica de los ciclos diarios en contraste con los ciclos estacionales y períodos de heladas nocturnas (Cuatrecasas 1968, Vareschi 1970, Monasterio 1980, 1986, Baruch 1982, Beck *et al.* 1982, 1984, Calero y Baruch 1986, Sarmiento 1986b, Rundel 1994). En términos ecológicos, la frecuencia de heladas nocturnas determina el límite para las formas de vida adaptadas a temperaturas cálidas (Sarmiento 1986a,b, Rundel 1994), constituyendo un filtro para la colonización de la flora (Monasterio 1980, Azócar *et al.* 1988, Körner 1999). Las heladas son un fenómeno frecuente durante los meses secos y podría representar el factor limitante para el desarrollo de ciertas especies, e incluso, períodos prolongados de heladas pueden influir en la supervivencia de los individuos (Azócar y Monasterio 1980).

Los gradientes altitudinales del presente trabajo, incluyen dos pisos altitudinales definidos por Monasterio (1980): el altiandino y el andino. El límite entre estos pisos ecológicamente delimitados, puede establecerse a partir del nivel del clima periglacial, que dependiendo de la cantidad de precipitaciones, está definido entre los 3800 y 4300 msnm. Hacia abajo se encuentra el piso Andino y el Altiandino hacia las cumbres (Monasterio 1980, 1986). No existe información del intervalo altitudinal donde ocurre la transición entre estos dos pisos altitudinales, para cada uno de los gradientes del presente trabajo.

El páramo desértico, constituye la formación vegetal más representativa del piso altiandino que interdigitada con el desierto periglacial, forman una cubierta discontinua en la cual prevalecen grandes áreas de substrato desnudo (Monasterio 1980, 1986); en el presente trabajo estas dos

formaciones vegetales serán englobadas bajo el nombre de páramo altiandino. Por otro lado, el piso andino ocupa una franja altitudinal relativamente ancha, cuyo límite inferior son los 2000 msnm.

Las diversas formaciones del Andino tienen como carácter común la presencia de diversos estratos, así como la ausencia total de suelo desnudo, que como señalamos caracteriza a las formaciones del altiandino. La transición más importante al pasar del andino al altiandino, es la aparición abrupta de grandes superficies de suelo desnudo (Monasterio 1980).

### **Objetivos**

El presente capítulo estudia las variaciones en el promedio y la frecuencia de distintas características asociadas con la temperatura y la humedad relativa dentro y en el exterior de parches de vegetación, a lo largo de dos gradientes altitudinales entre los 3920 y 4350 msnm, para las épocas seca y húmeda.

Para llevar a cabo esto nos planteamos los siguientes objetivos:

- Caracterizar el comportamiento de la temperatura y la humedad relativa para la época de lluvias y sequía, a lo largo de los gradientes altitudinales estudiados.
- Establecer posibles diferencias en las variaciones de la temperatura y la humedad relativa dentro y en el exterior de parches de vegetación a lo largo de los gradientes ambientales estudiados.

## **Método de muestreo, tipo de datos y análisis**

### **Métodos de muestreo y tipo de datos**

El presente trabajo se llevó a cabo en el estado Mérida (Venezuela) a lo largo de dos gradientes altitudinales, Piedras Blancas (**PB**) y Pico Gavilán (**PG**), que abarcan 350 metros en altitud. (**PB** entre 4000 y 4350 msnm. y **PG** entre 3.870 y 4.230 msnm.).

A lo largo de cada gradiente altitudinal, se colocaron cinco “dataloggers” (**dlg**) tipo Hobo H8 Pro (Onset Co.) cada 70 m en altitud. Este tipo de **dlg** viene en dos modelos diferentes, el primero almacena dos registros independientes de temperatura que pueden separarse 1,50 metros y el segundo mide temperatura y humedad relativa para un mismo sitio.

Todos los **dlg**, se colocaron a cinco centímetros de la superficie del suelo y en el caso de aquellos que registran dos mediciones de temperatura diferentes, la primera se colocó en un sitio despejado (en el exterior de un parche de vegetación), y el segundo dentro de un parche de vegetación (ambos a 5 cm. del suelo). Se escogió esta distancia del suelo, porque es allí donde se han observado las mayores variaciones de temperatura en este sistema (Azócar y Monasterio 1980b).

El intervalo de tiempo de toma de datos por parte de estos dispositivos fue de tres minutos, de manera continua, durante un poco más de cuatro meses (130 días) entre los meses de febrero y junio del año 2003.

La información almacenada en los **dlg** se traduce básicamente a tres series de tiempo (Fig. IV-1): temperatura en lugar despejado (**TD**, Fig. IV-1a), temperatura dentro de un parche de vegetación (**TP**, Fig. IV-1a) y humedad relativa en sitio despejado (**HR**, Fig. IV-1b).

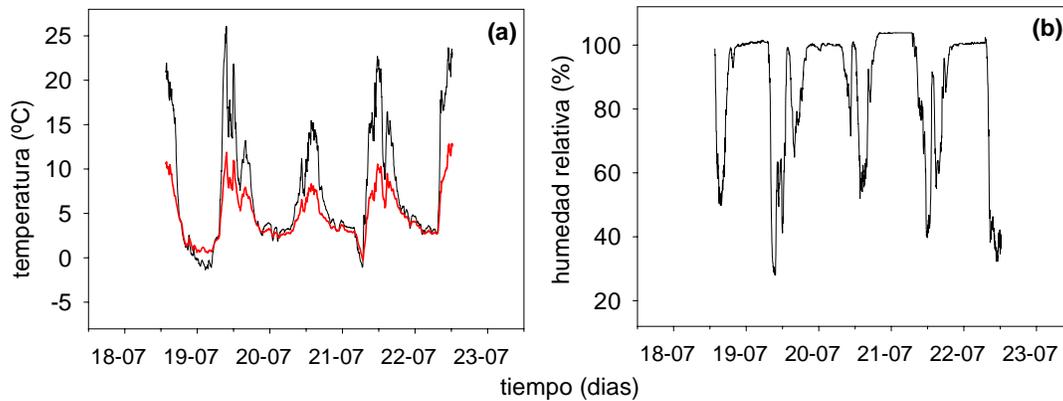


Figura IV-1. Series de tiempo a ser utilizadas en el analisis del presente capítulo. (a) temperatura en un lugar despejado (línea negra) y dentro de un parche de vegetación (línea roja), (b) humedad relativa en un lugar despejado. Los datos corresponden al gradiente Pico Gavilán (4132 msnm).

Estas series de tiempo abarcan espacialmente los lugares donde se hicieron los muestreos de vegetación, de manera de caracterizar ambos gradientes con respecto a las variables ambientales antes señaladas.

Se obtuvo un total de 20 series de tiempo de 130 días continuos con un intervalo, entre mediciones, de 3 minutos. En la tabla IV-1 se muestra un resumen de las altitudes por gradiente y el tipo de datos recolectados.

Tabla IV-1. Descripción de variables

Altitud	Gradiente	Variable
4350	PB	HR - TD
4280	PB	TD - TP
4210	PB	HR - TD
4070	PB	HR - TD
4000	PB	TD - TP
4206	PG	HR - TD
4132	PG	TD - TP
4060	PG	HR - TD
3990	PG	TD - TP
3920	PG	HR - TD

PG = Pico Gavilán, PB = Piedras Blancas  
 T = temperatura (°C), HR = humedad relativa (%)  
 D = Despejado, P = Parches

## Análisis de los datos

La alta variación diaria de las variables estudiadas, nos condujo a separar las series de tiempo en diurnas y nocturnas. Se estableció como intervalo diurno de 7:00 AM a 6:57 PM y nocturno de 7:00 PM a 6:57 AM.

Las series de tiempo obtenidas se analizaron básicamente de dos maneras:

- calculando el promedio diario, diurno o nocturno de la variable,
- determinando la frecuencia diaria de determinado evento (por ejemplo frecuencia de temperaturas por debajo de 0 °C) a lo largo del tiempo.

### ***Promedio diario, diurno o nocturno de la variable:***

Para definir la entrada de la época de lluvias se utilizó el promedio diario diurno de humedad relativa para cada una de las series de tiempo, se estableció la entrada de lluvias el día a partir del cual cambiaba de manera abrupta el promedio de la humedad relativa para todas las series de tiempo. En la siguiente figura (Fig. IV-2) se muestra el día (9 de abril de 2003, día 49) donde ocurre dicho cambio (para cada serie por separado, ver el anexo IV-1).

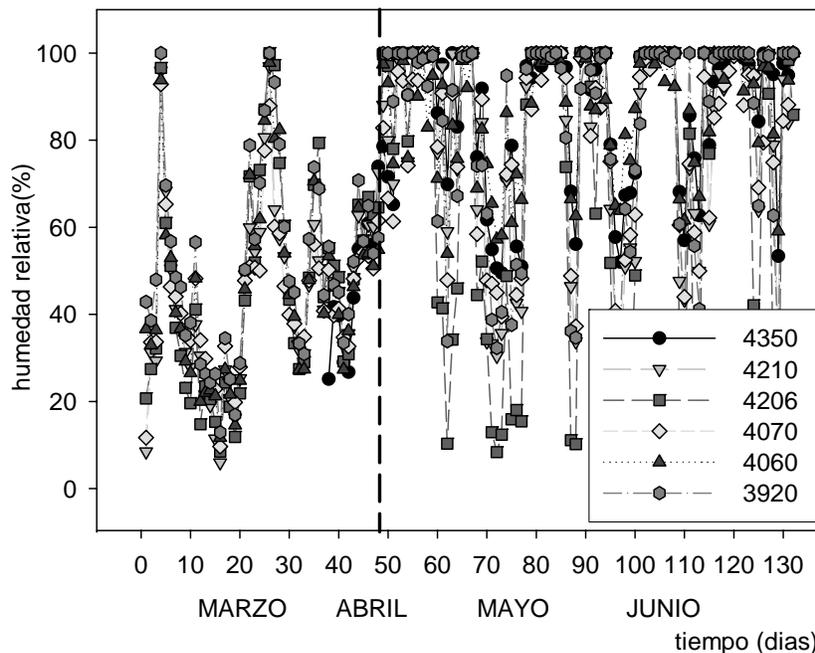


Figura IV-2. Promedio de la humedad relativa diaria para los 130 días de muestreo en las diferentes altitudes.

***Frecuencia de eventos:***

A partir de todas las series de tiempo se determinó la frecuencia de los siguientes eventos:

- temperaturas por debajo de 0 °C y -6 ° (series nocturnas),
- temperaturas por encima de 30°C (series diurnas) y
- humedad relativa mayor al 80% (series diurnas).

La escogencia de los distintos eventos a analizar, se hizo para establecer los probables “niveles de estrés” principalmente térmicos que permitan caracterizar y diferenciar ambos gradientes.

El análisis de frecuencias de temperaturas por debajo de 0 °C, se hizo con la intención de poner a prueba probables diferencias entre gradientes, debido a la naturaleza del patrón de precipitación en cada caso (unimodal vs. bimodal) así como variaciones de éste evento entre épocas y a lo largo de los gradientes altitudinales.

La razón de la utilización de frecuencias de temperaturas por debajo de -6 °C, y por encima de 30 °C, está más relacionada con respuestas a nivel de individuo. La capacidad de sobreenfriamiento, es una variable que para el tejido foliar de las especies de páramo está entre -15,6 °C (Rada et al 1985) y -3,2 °C (Squeo et al 1991). Si tomamos en cuenta sólo los datos reportados para especies del páramo venezolano, que tienen baja capacidad de sobreenfriamiento (Azócar et al 1988, Goldstein et al 1985, Márquez 2002 Rada et al 1987 y Squeo et al 1991), en promedio, el congelamiento para estas especies comienza a -5.34 °C ( $\pm 1,95$ ), por lo que se tomó -6 °C, como temperatura a la cual, al menos para las especies con baja capacidad de sobreenfriamiento, se inicia el congelamiento.

La frecuencia de temperaturas por encima de 30 °C, se escogió como indicador de estrés para altas temperaturas y la humedad relativa mayor al 80%, como una aproximación para establecer probables diferencias entre ambos gradientes con respecto a la humedad del aire.

Para el cálculo de estos “eventos” se colocaron los datos en una tabla dinámica de Excel de manera que sólo mostrara el número de veces por día que ocurría determinado evento. Estos valores de frecuencia diaria permitieron construir superficies de respuesta donde se muestra la

variación espacial y temporal de la variable bajo análisis, con respecto a su frecuencia. La interpolación entre diferentes altitudes se hizo con la mediana de los valores reales; esta estimación arrojó las superficies de respuesta más cercanas a los valores obtenidos por los **dlg**. Para efecto de comparaciones, las figuras se colocaron abarcando intervalos altitudinales iguales (280 m), es por ello que las figuras que muestran parámetros del gradiente **PB** alcanzan valores máximos de 4280 msnm. El comportamiento de las distintas variables entre 4280 y 4350 msnm en el tiempo es similar.

Dado que para cada gradiente sólo se registraron temperaturas dentro de los parches de vegetación para dos altitudes, el análisis de la variación de los eventos señalados se hizo colocando en una sola figura la información relativa a esta variable para ambos gradientes.

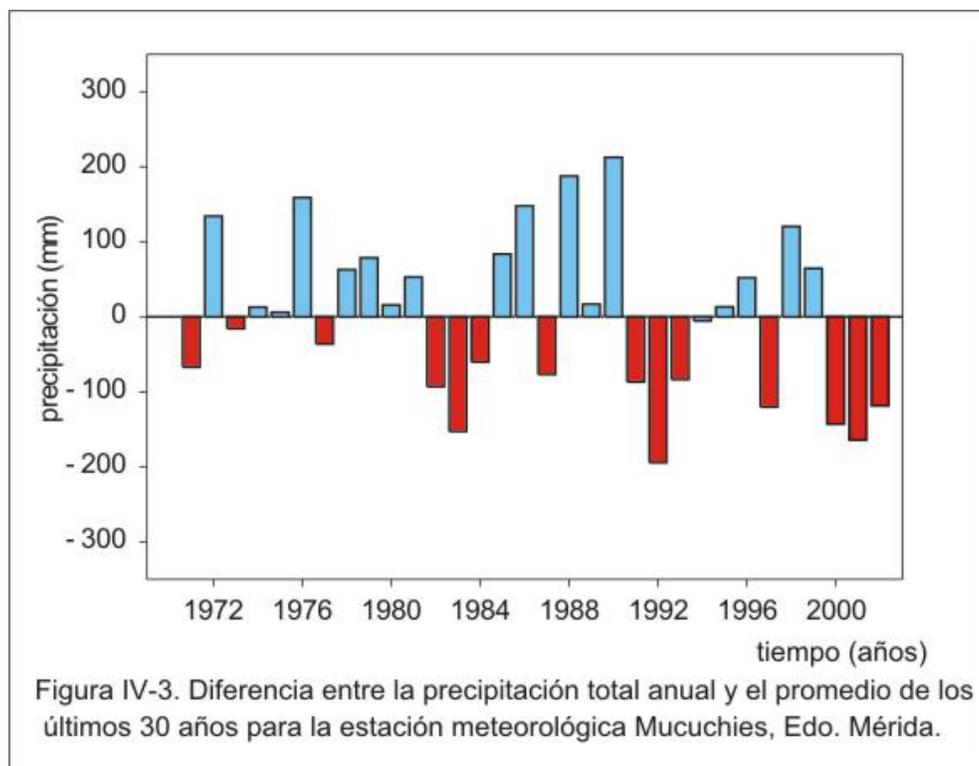
## Resultados y Discusión

Para colocar los datos climáticos del presente capítulo dentro de un contexto temporal más amplio, veamos el comportamiento del patrón de precipitación anual de los últimos 30 años, para la estación climática de Mucuchíes a 3550 msnm.

Se escogió esta estación ya que es la más cercana a los sitios de muestreo para la cual existen datos de precipitación que abarcan el intervalo de tiempo analizado en el presente trabajo.

En la Figura IV-3, podemos observar tres grupos de tres años consecutivos (1982-1984, 1991-1993 y 1999-2003), formados por tres barras rojas consecutivas que corresponden a valores de precipitación por debajo del promedio de los últimos 30 años o “años secos”.

El intervalo de tiempo del presente muestreo (febrero junio 2003), está en el tercer año del tercer ciclo de años secos (tercer año seco del ciclo 2000-2003).



La figura IV-4 muestra la frecuencia de temperaturas nocturnas por debajo de los 0 °C en los sitios despejados (**TD0**), para los gradientes bajo estudio. Cada uno de los gradientes presenta un comportamiento particular, que a su vez permite establecer diferencias importantes entre

ambos. La disminución de **TD0**, como consecuencia de la entrada de la época de lluvias, presenta diferencias importantes: **TD0** disminuye a valores entre 40 y 60%, sin embargo para la mitad superior de **PB**, **TD0** se mantiene oscilando entre 40 y 60%, mientras que en **PG**, **TD0** sigue disminuyendo hasta frecuencias entre 20 y 0 %, donde a partir del día 80 **TD0** disminuye a 0 % y se mantiene de esta forma hasta el final del muestreo, de hecho en la parte superior del gradiente **PB** el valor mínimo alcanzado de **TD0** es 40 %, a diferencia de **PG** que puede alcanzar valores entre 20 y 0 %.

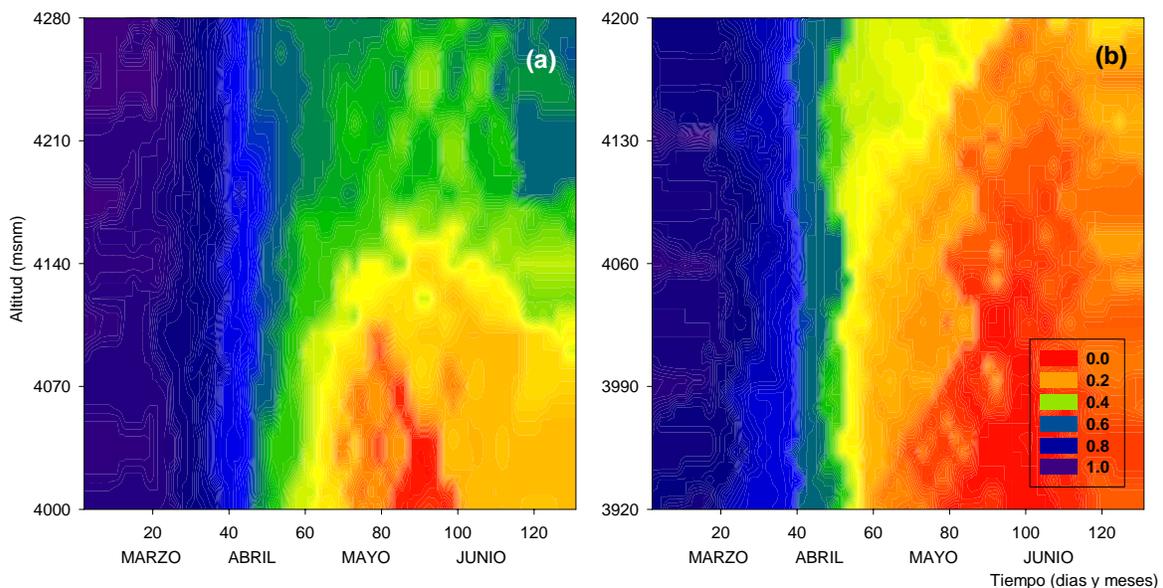


Figura IV-4. Frecuencia de temperaturas nocturnas por debajo de los 0 °C a lo largo de ambos gradientes altitudinales fuera de los parches de vegetación para los períodos de sequía y lluvias. Los colores representan las distintas frecuencias para temperaturas nocturnas por debajo de 0°C. (a) Piedras Blancas, (b) Pico Gavilán.

El hecho de que para la parte alta del gradiente **PB** se mantengan frecuencias de temperaturas congelantes por encima del 40%, podríamos explicarlo porque este gradiente está influenciado por un patrón de precipitación bimodal. La disminución en la precipitación, consecuencia de la segunda estación seca para este gradiente, se ve reflejada en un aumento en la **TD0** al final del intervalo de muestreo (valores de 60 % en la parte alta, Fig. IV-4a).

La figura IV-5 muestra la frecuencia de heladas nocturnas dentro de los parches de vegetación (**TPO**), recuérdese que en este caso los registros de ambos gradientes se colocaron en una sola figura.

Obsérvese como en la parte baja de la figura, ya a partir del día 35 (aun no han entrado las lluvias de manera absoluta) ya no ocurren temperaturas congelantes, este patrón se va diluyendo a medida que ascendemos en altitud, de manera que para la parte alta de esta figura, la **TP0** de 0% se alcanzan a partir de la entrada de lluvias (día 50). Para la época de sequía y entre los 4070 y 4280 msnm, podemos observar **TP0** de 50 % y de 60 y 70 % para la parte más alta (a partir de los 4210 msnm) esto último se restringe a los primeros 35 días, posteriormente **TP0** disminuye a frecuencias de 50%, para esta parte alta.

En la época seca, el efecto “aislante” frente a las temperaturas congelantes de los parches de vegetación presenta diferencias importantes entre la parte alta y baja del gradiente. Obsérvese como la disminución de la frecuencia de temperaturas congelantes, para la parte baja del gradiente es de hasta un 80% de lo que se observa en un lugar despejado. Para la parte alta dicha disminución es de 40%, por lo que podríamos pensar que la “eficiencia” de la capacidad aislante del parche, disminuye a medida que ascendemos.

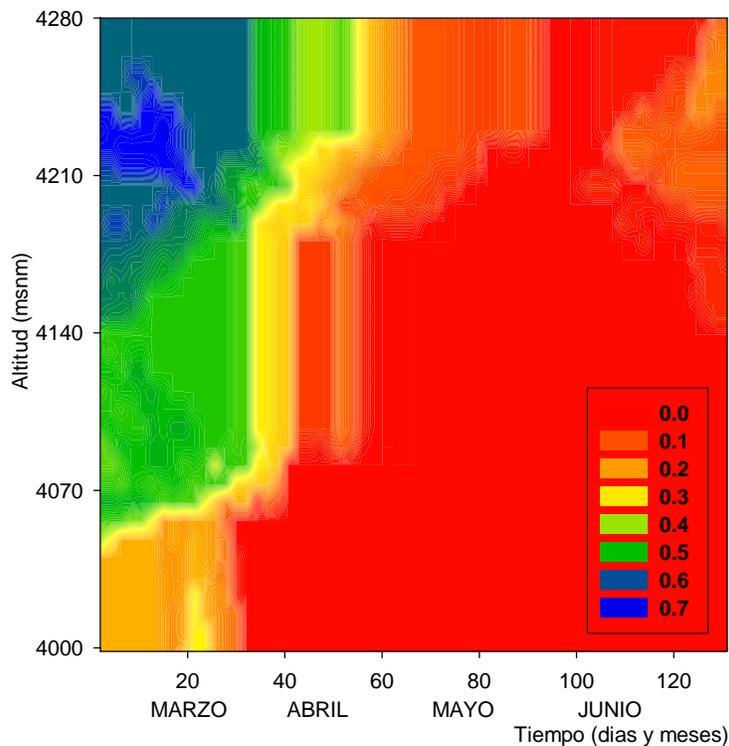


Figura IV-5. Frecuencia de temperaturas nocturnas por debajo de los 0 °C a lo largo de ambos gradientes altitudinales dentro de los parches de vegetación para los períodos de sequía y lluvias. Los colores representan las distintas frecuencias para temperaturas nocturnas por debajo de 0°C.

Para la frecuencia de temperaturas congelantes menores a  $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$  (**T-6**, Fig. IV-6), no se utilizó ningún ajuste a superficies de respuesta, debido a lo aislado de estos eventos, los cuales no ocurrieron dentro de los parches de vegetación (la temp. mínima dentro de los parches de vegetación fue  $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), por lo tanto, no se muestran en la figura.

Para **PB** ocurrieron eventos de este tipo durante 18 días, un primer evento de 5 días consecutivos, con frecuencias de hasta 80% en la parte media y alta de ese gradiente, posteriormente 3 días consecutivos, 5 días consecutivos con un comportamiento similar al señalado en el primer evento y para terminar un evento de 3 días y uno aislado de 2 días en la parte alta del gradiente con **T-6** de hasta 60%.

En el gradiente **PG** estos eventos ocurrieron un menor número de días (14): un evento en la parte baja del gradiente (4 días, 40%) un segundo evento de 7 días con un máximo de frecuencia en altitudes intermedias de hasta 80% para los últimos dos días y dos eventos aislados de 2 días y 1 día de duración respectivamente, en la parte media y baja del gradiente, con una frecuencia máxima de 40%. En promedio para temperaturas por debajo de  $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$  y  $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$  existen diferencias importantes, no así, entre gradientes:

Gradiente	Días $t < -6\text{ }^{\circ}\text{C}$	Días $t < -10\text{ }^{\circ}\text{C}$	Frecuencia $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$	Frecuencia $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$
PB	$22 \pm 10$	$4 \pm 4$	$41 \pm 4$	$8 \pm 10$
PG	$19 \pm 2$	$3 \pm 4$	$37 \pm 6$	$3 \pm 4$

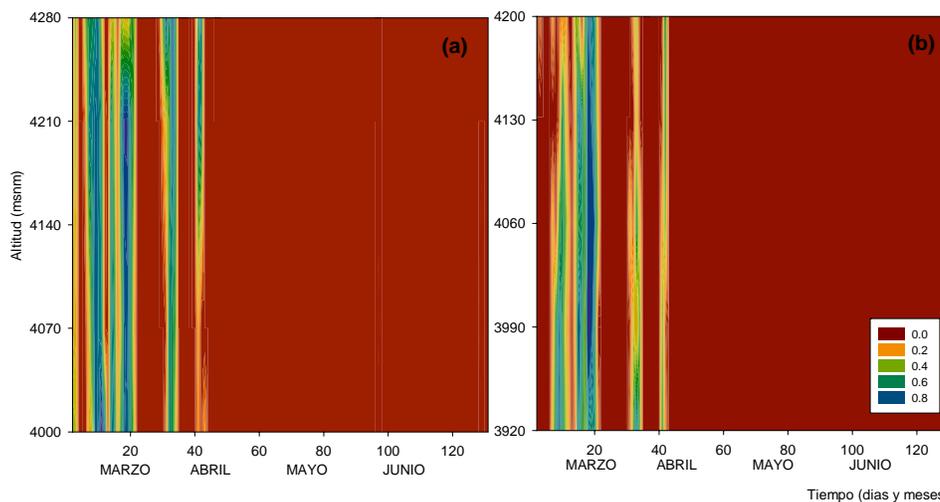


Figura IV-6. Frecuencia de temperaturas nocturnas por debajo de los  $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$  a lo largo de ambos gradientes altitudinales fuera de los parches de vegetación para los períodos de sequía y lluvias. Las tonalidades de grises representan las distintas frecuencias para temperaturas nocturnas por debajo de  $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ . (a) Piedras Blancas, (b) Pico Gavilán.

Para las temperaturas diurnas por encima de los 30 °C (**T30**, Fig. IV 7), tampoco se utilizó ningún tipo de ajuste a superficies de respuesta, por la misma razón de la figura anterior. A pesar de presentar ambos gradientes la misma exposición, en la época de sequía existen eventos aislados para **PB** y sólo a bajas altitudes. Sin embargo, en el gradiente **PG** (Fig. IV-7b), **T30** presenta valores de frecuencia superiores que abarcan mayor cantidad de tiempo y espacio (60 % para **PG**, a lo largo de todo el gradiente, comparado con un máximo de 40% para **PB** de manera muy aislada a 4070 msnm). Estas diferencias, más que estar actuando como un filtro sobre la capacidad de asimilación de CO<sub>2</sub> de las especies (debido a que la temperatura se midió a nivel del suelo, y sólo podría relacionarse con aquellas especies que se encuentran en este estrato), podemos pensar que es una medida indirecta para diferenciar entre cuánta radiación llega a un gradiente con respecto al otro.

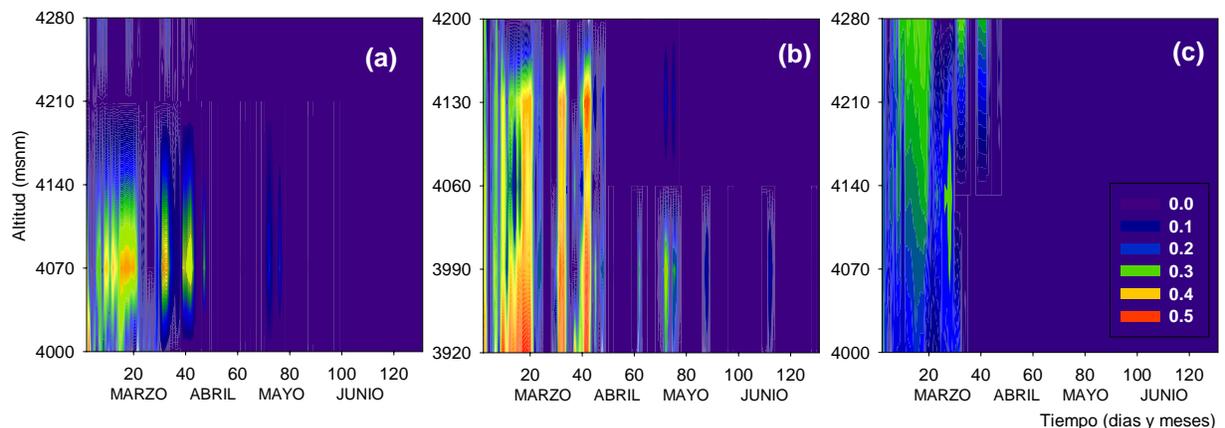


Figura IV-7. Frecuencia de temperaturas diurnas por encima de los 30 °C a lo largo de ambos gradientes altitudinales dentro y fuera de los parches de vegetación para los períodos de sequía y lluvias. Los colores representan las distintas frecuencias para temperaturas diurnas sobre 30°C. (a) Piedras Blancas, fuera parches de vegetación, (b) Pico Gavilán, fuera parches de vegetación, (c) ambos gradientes dentro de los parches

La **T30** dentro de los parches de vegetación (Fig. IV-7c), está restringida a las partes altas de ambos gradientes y con una frecuencia máxima de 30%.

En la época de lluvias raras veces se presentó este tipo de evento (entre 20 y 30 % entre 2 y 5 días aislados para la parte baja de ambos gradientes), y sólo para las mediciones en el exterior de los parches de vegetación.

La humedad relativa por encima del 80% (**HR80**, Fig. IV-8), permite establecer diferencias interesantes entre ambos gradientes; **PB** presenta valores de hasta 100% para grandes

altitudes a finales del muestreo y **PG** presenta este comportamiento pero para altitudes medias y bajas. Por otra parte, **PB** en la época seca fue más seco que **PG**, presentando en los primeros días de muestreo **HR80** de hasta 0 %. Además, podemos observar como para **PB**, el **HR80** de 40% se mantiene hasta días muy cercanos al día 100, en cambio en **PG** estas frecuencias no van mas allá del día 80 en la parte baja del gradiente.

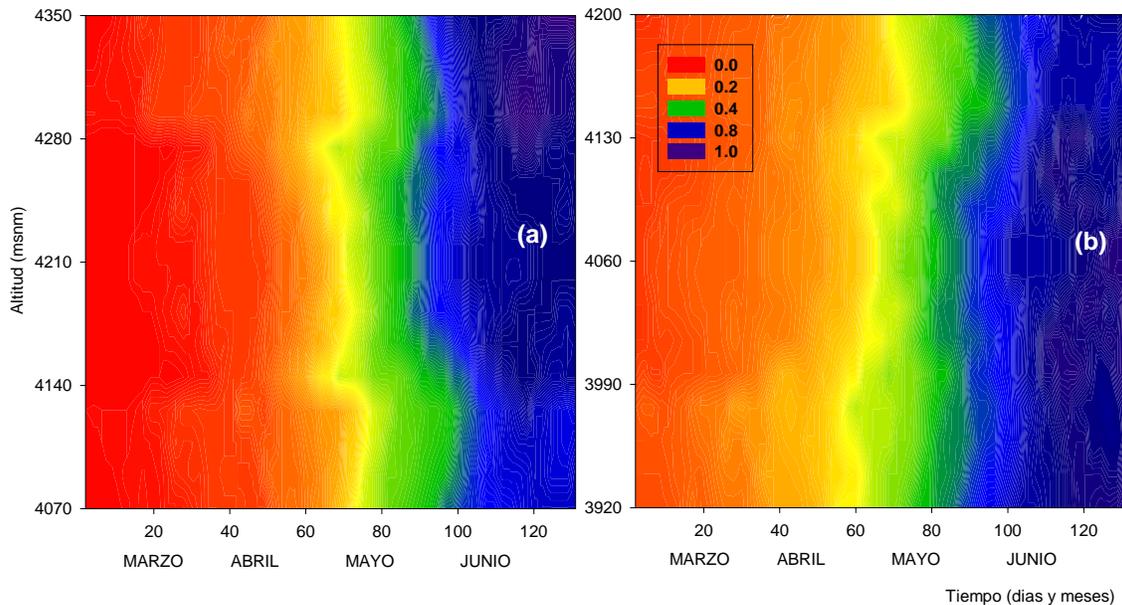


Figura IV-8. Frecuencia de valores de humedad relativa por encima del 80% a lo largo de ambos gradientes altitudinales fuera de los parches de vegetación para los períodos de sequía y lluvias. Los colores representan las distintas frecuencias de valores de humedad relativa por encima del 80%. (a) Piedras Blancas, (b) Pico Gavilán.

## Conclusiones

- Con respecto a la frecuencia de temperaturas por debajo de 0°C, los gradientes presentan diferencias espaciales y temporales:
  - El gradiente **PB** mantiene en su parte alta frecuencias de temperaturas congelantes superiores al 40%.
  - El gradiente **PG**, a finales de la época de lluvia y a lo largo de todo el gradiente no presenta temperaturas congelantes, especialmente para la parte baja del gradiente.
  - Dentro de los parches de vegetación se establece un efecto “aislante” que permite que la frecuencia de temperaturas congelantes alcance valores de cero

% a partir del día 35 (antes de la entrada de la época húmeda), para la parte baja del gradiente y a partir del día 50 (comienzos de la época húmeda) para la parte alta del gradiente.

- El número de días con temperaturas menores o iguales a  $-6^{\circ}\text{C}$ , fueron entre 18 y 14 días para los gradientes **PB** y **PG**, respectivamente.
- La frecuencia de temperaturas sobre los  $30^{\circ}\text{C}$ , abarcó mayor espacio, tiempo y frecuencia en el gradiente **PG** con respecto a **PB**, y principalmente está asociado con la época seca.
- En la época seca **PB** es en general, más seco que **PG** a lo largo de todo el gradiente.
- En la época húmeda **PB** es más húmedo que **PG** en la parte alta.

## **Capítulo V: Cambios en la respuesta funcional de la vegetación de Paramo a lo largo de gradientes altitudinales**

### **Grupos Funcionales, funcionamiento y diversidad**

El interés en la definición de grupos funcionales se ha incrementado con la idea de establecer conexiones entre los patrones y el funcionamiento de los ecosistemas, estudiar las respuestas de la vegetación a disturbios, modelar la dinámica de la vegetación para comprender la relación vegetación-clima (especialmente en el contexto del cambio global) y modelar la dinámica de los ecosistemas de manera de comparar sistemas distantes desde escalas regionales a globales (Medail 1998). Garnier et al 2001 señalan, además, que este concepto es un paso fundamental en la comprensión y predicción de la distribución de especies en ambientes presentes y futuros y para relacionar el funcionamiento de las especies con aquel de los ecosistemas.

Walker et al (1999) proponen que las especies más abundantes contribuyen a la función del ecosistema mientras que, aquellas poco abundantes contribuyen a la resiliencia del mismo; un gran número de especies que en conjunto forman un pequeño porcentaje de la biomasa vegetal o la cobertura, son equivalentes funcionales de las especies dominantes, pero con requerimientos y tolerancias ambientales diferentes. Algunas especies poco frecuentes, pertenecen al mismo grupo funcional que aquellas dominantes, desde el punto de vista de la función que cumplen dentro del ecosistema, pero pertenecen a grupos funcionales diferentes, en cuanto a su respuesta frente al ambiente. Por otro lado, si se distingue la diversidad de tipo funcional de aquella relacionada con la diversidad de especies dentro de un grupo funcional, esto permite identificar de manera más precisa el tipo de diferencias funcionales que son críticas para explicar el efecto de la biodiversidad sobre los procesos ecosistémicos (Tilman et al 1997, Lavorel et al 1998, Loreau 2000).

Esta variación de la idea de la redundancia de especies planteada por Walker et al (1999), puede estudiarse a lo largo de gradientes ambientales, de manera de ver, cómo el cambio de la respuesta de una especie se traduce en la variación de aspectos relacionados con su rol

funcional dentro de la comunidad (Wellnitz y Poff 2001). Información relacionada con la abundancia relativa de las especies, sus aspectos funcionales y su actividad son vitales, ya que, cómo la biota afecta el funcionamiento del ecosistema está altamente relacionada con estos tres factores (Loreau 2003), por lo que el impacto de la pérdida de especies en los ecosistemas debe ser evaluada basándose en patrones naturales de la abundancia de especies que reflejen la contribución de éstas a los procesos ecosistémicos (Smith y Knapp 2003).

El estudio de los grupos funcionales ha ganado mucha atención, debido a que permite establecer un puente entre la ecofisiología vegetal y los procesos a nivel de comunidades y ecosistemas (Lacroix y Abbadie 1998). Esto representa una herramienta muy útil para el estudio de la respuesta de la vegetación natural como consecuencia de los acelerados cambios en el uso de la tierra, el clima y la composición atmosférica, ya que éstas variables pueden alterar la composición de los grupos funcionales y en consecuencia el funcionamiento del ecosistema (Díaz y Cabido 1997; Díaz et al 1999), sin embargo, uno de los mayores problemas del estudio de las relaciones entre la diversidad biológica y la función del ecosistema es la escala, ya que los ecosistemas son heterogéneos y las comunidades son muy variables en el espacio y el tiempo (Lacroix y Abbadie 1998).

Una de las mayores limitantes en la predicción de respuestas de la vegetación a cambios atmosféricos es la complejidad de las interacciones entre las plantas y su ambiente biótico y abiótico, sin embargo, los grupos funcionales permiten establecer conexiones entre las especies y la vegetación si se toman en cuenta los procesos a escala ecosistémica, entendiéndose grupos funcionales como un conjunto de elementos, a cualquier nivel de organización, que comparten un conjunto de características estructurales y/o funcionales (Körner 1994).

La diversidad y la complejidad están íntimamente relacionadas con el disturbio a diversas escalas (Mc Intyre et al. 1999), sin embargo, Pillar (1999) y Pillar y Sosinski (2003), desarrollan un método cuantitativo que a partir de características a nivel de individuo, frecuencia de las

especies y variables ambientales, permite determinar grupos funcionales, de manera de tomar en cuenta en la clasificación o determinación de los grupos funcionales, características a nivel de comunidades y variables ambientales, lo que facilita establecer relaciones entre dichas características.

La clasificación funcional generalmente puede separarse en dos grupos: En el primero se pretende investigar el efecto de las especies sobre las propiedades del ecosistema y en el segundo, se busca estudiar la respuesta de las especies ante cambios en el ambiente, ya sea de disturbios, disponibilidad de recursos o cambios climáticos (Chapin et al 1996, Walker et al 1999, Lavorel y Garnier 2001, 2002). Esta distinción entre grupos funcionales “efecto o respuesta”, es análoga a la separación establecida para el concepto de nicho (Leibold 1995), donde un nicho funcional involucra el efecto que la especie puede tener sobre la dinámica de la comunidad o el ecosistema y el hábitat del nicho que abarca los parámetros necesarios para la supervivencia de la especie; la mayoría de los trabajos que relacionan biodiversidad y funcionamiento del ecosistema se han centrado en el efecto más que en la respuesta (Hooper et al 2002).

El presente trabajo se desarrolla en la alta montaña tropical, donde la frecuencia de heladas nocturnas y la poca disponibilidad de agua son algunos de los filtros determinantes para el desarrollo de la vegetación; por esto vamos a tomar como definición de grupos funcionales, o acercamiento a este concepto, aquel puntualizado por Diaz et al (1999b) donde el disturbio o perturbación tienen un peso importante: “en el contexto del cambio global, los grupos funcionales son un conjunto de plantas que responden de manera similar a las condiciones ambientales y tienen efectos similares en los procesos ecosistémicos dominantes” (Walker 1992, Diaz y Cabido 1997, Gitay y Noble 1997).

En la medida que la diversidad aumenta, esto se refleja también en un incremento de la estabilidad del ecosistema, sin embargo esta relación no depende de manera directa de la

diversidad sino de la existencia dentro de la comunidad, de especies o grupos funcionales cuya respuesta sea diferente (Huston 1997, McCann 2000).

### **Efecto del calentamiento global en la alta montaña**

La evidencia de que el calentamiento global ha afectado distintos aspectos de las comunidades, incluyendo fenología, distribución de especies, dinámica poblacional y propiedades a nivel de comunidades y ecosistemas está en aumento (Jiang y Morin 2004), sin embargo aun no se ha comprendido el rol de la interacción entre las especies sobre la respuesta a cambios ambientales, debido a que los trabajos se han centrado en la respuesta de poblaciones particulares de especies o de todo el ecosistema (Jiang y Kulczycki 2004).

Los ecosistemas de alta montaña, están principalmente controlados por limitantes ambientales y muchas de las especies que en ellos se encuentran, están cercanas a su límite climático de supervivencia. Muchas especies de montaña son intolerantes a la competencia, por lo que especies de rápido crecimiento e intervalo altitudinal y ecológico amplio, se predice van a expandirse a costa de aquellas de lento crecimiento e intervalos restringidos; sin embargo, el efecto del calentamiento global sobre la vegetación de montaña no puede predecirse de manera confiable debido a las interacciones que existen dentro del sistema como un todo (Klanderud y Birks 2003).

Estos sistemas han sido identificados como áreas potencialmente sensibles al cambio climático (Guisan y Theurillat 2000, Dirnböck et al 2003) sin embargo, Rundel et al. (1994), señalan que virtualmente no existen trabajos del impacto potencial del cambio climático en la vegetación de la alta montaña tropical, Azócar et al. 2000, resumen distintos aspectos que llevan a una primera aproximación de grupos funcionales y el efecto que sobre éstos puede tener un cambio climático; los autores señalan que para el caso particular del ecosistema páramo, debido a la respuesta idéntica a los estreses hídrico y térmico de los grupos definidos por ellos, un cambio en las condiciones ambientales afectaría por igual a todos los constituyentes del sistema, por lo que el páramo no presenta a este nivel una estabilidad funcional.

En los alpes de Europa, la temperatura mínima se incrementó en dos grados centígrados en el siglo veinte, especialmente desde 1980 (Dirnböck et al 2003). Se han encontrado indicios del “ascenso” de las especies de plantas en estos ecosistemas (Grabherr et al 1994). Saenz-Elorza et al (2003), encuentran que parches de arbustos han ascendido altitudinalmente, remplazando comunidades de gramíneas; este estudio se realizó en la parte central de España, comparando fotos aéreas de los años 1957 y 1991 en un área de alta montaña (2400 msnm), sin embargo no es sencillo distinguir entre efectos climáticos o del uso de la tierra en este caso.

Según Gottfried et al (1998), dentro de la transición entre la vegetación alpina y nival, el patrón individual de las especies de plantas, así como aquel de las comunidades que éstas constituyen, son quienes probablemente se verían principalmente afectadas por un cambio climático.

Baruch (1979) y Calero y Baruch (1982), señalan que la importancia de la presión selectiva (biótica y abiótica) en el sistema páramo cambia altitudinalmente: en la parte alta (4.100 msnm) hay una predominancia de factores abióticos, donde el ambiente es más extremo y fluctuante, en la medida que descendemos, el ambiente es más estable y moderado y la interacción entre especies juega el papel principal (3.000 msnm). En altitudes intermedias (3.500 msnm) existe una mezcla de ambas presiones selectivas (Calero y Baruch 1982).

En sistemas con niveles altos de estrés abiótico, aunque la abundancia de especies está controlada por factores abióticos, la interacciones de “facilitación<sup>1</sup>” entre especies puede aumentar en importancia relativa con respecto a las interacciones de competencia (Bertness y Callaway 1994, Pugnaire y Luque 2001, Callaway et al 2002, Bruno et al 2003, Schenk et al 2003, Wilby y Shachack 2004).

En el contexto del calentamiento global, las proyecciones bioclimáticas asumen cambios graduales a una tasa lenta. Los procesos post glaciales, en líneas generales, cumplen con este tipo de proyecciones. Sin embargo, el efecto invernadero puede cambiar la temperatura global

---

<sup>1</sup> Facilitación se refiere por ejemplo a: acumulación de nutrientes, protección de herbívoros, disminución del efecto disturbio, microclima, etc...(Callaway et al 2002)

de manera muy rápida en términos de décadas (Orlóci 1994). Si el calentamiento global se presenta a la tasa que predice el IPCC (2001)<sup>2</sup> (entre 1,4 °C y 5,8 °C cada 100 años), esto equivale a una tasa entre 22 y 93 veces más de la estimada para los últimos ocho milenios (0.0625 °C cada 100 años) (Orlóci 2001). Esto implica que las variaciones climáticas señaladas anteriormente para la alta montaña tropical se agudizarían, y probablemente las distintas oscilaciones señaladas podrían ocurrir a una tasa mucho mayor que aquella a la cual la vegetación de páramo ha respondido en los últimos miles de años.

Un aumento en la temperatura mínima absoluta, podría “facilitar” la entrada de especies menos resistentes al estrés de las bajas temperaturas, provenientes de altitudes bajas, sin embargo estas migraciones son impredecibles (Körner 1992).

### **Hipótesis**

La respuesta del ecosistema páramo ante probables cambios en las condiciones ambientales no presenta estabilidad funcional debido a la respuesta idéntica a los estreses hídrico y térmico de los diferentes grupos de dicho sistema (Azócar et al 2000).

El presente capítulo complementa y pone a prueba esta hipótesis, integrando aspectos a nivel de comunidades con los atributos a nivel ecofisiológico, referidos en la bibliografía y generados en este estudio.

Es por ello, que más que una hipótesis, el presente análisis se plantea la pregunta de si tomamos en cuenta las variaciones a lo largo de gradientes altitudinales de la frecuencia de las distintas especies o formas de vida: ¿Siguen cumpliéndose la hipótesis de la baja estabilidad funcional del sistema páramo? Y por otra parte ¿Cómo se ve afectada la respuesta funcional de este sistema, consecuencia de una probable pérdida masiva de especies o resultado de cambios en la composición de las mismas?

---

<sup>2</sup> IPCC (2001) Intergovernmental Panel on Climate Change. 2001. Third Assessment Report. – Climate Change. <http://www.ipcc.ch>

## **Objetivos**

El objetivo de este capítulo es integrar aspectos funcionales y estructurales del sistema páramo, de manera de analizar la respuesta funcional de este sistema a lo largo de gradientes altitudinales y explorar el efecto de la pérdida de diversidad consecuencia de probables cambios abruptos en las condiciones ambientales.

Para cumplir con dicho objetivo general se plantearon los siguientes objetivos específicos:

- Establecer diferencias y similitudes entre las especies y/o formas de vida, a partir de aspectos ecofisiológicos, que permitan definir características funcionales del sistema, relacionadas con la respuesta del mismo a cambios ambientales.
- Integrar la información a nivel de individuo con aquella generada del análisis de la vegetación a nivel de comunidades, de manera de plantear probables respuestas de este sistema a lo largo de gradientes altitudinales, así como qué consecuencias tiene sobre dicha respuesta la pérdida de diversidad o cambios en la composición de especies.

## **Método de muestreo, tipo de datos y análisis**

### **Métodos de muestreo**

El presente trabajo se llevó a cabo en el estado Mérida (Venezuela) a lo largo de dos gradientes altitudinales, Piedras Blancas (**PB**) y Pico Gavilán (**PG**), que abarcan 350 metros en altitud (**PB** entre 4.000 y 4.350 msnm y **PG** entre 3.870 y 4.230 msnm).

Para el análisis a nivel de comunidades, se ubicaron líneas de 128 unidades muestrales contiguas (**UM**), de 0,25 m<sup>2</sup>, dispuestas de manera perpendicular a la pendiente. Para el gradiente **PG**, las líneas están dispuestas, en promedio, cada 20 m en altitud (19 líneas) y en el segundo gradiente (**PB**) cada 25 m (15 líneas). Todas las líneas presentan exposición Sur Este (036°).

En cada una de las 128 **UM** se registró la presencia de las especies para posteriormente estimar su frecuencia absoluta y porcentual por línea o altitud. Las líneas se colocaron de manera perpendicular a la pendiente, de manera de minimizar el efecto altitudinal.

Las frecuencias por altitud por especie se agruparon por forma de vida a través del siguiente procedimiento:

- Antes de sumar las distintas presencias por unidad muestral, se sumaron las presencias de todas las especies pertenecientes a cada forma de vida por unidad muestral.
- Todos los valores que resultaron de la suma de especies por forma de vida, por unidad muestral, se llevaron de nuevo a presencia ausencia. Entonces, se obtiene una matriz con las formas de vida en las columnas y las 128 UM por altitud en las filas.
- Se sumaron el número de presencias en las 128 UM por forma de vida, y este valor, al igual que en el caso del cálculo de la frecuencia de especies, se dividió entre 128 (número de unidades muestrales).

El muestreo de variables a nivel de individuo se hizo a lo largo de los dos gradientes altitudinales y para las épocas de sequía (febrero 2003) y de lluvias (junio 2002 y 2003). Se escogieron un total de trece especies que pertenecían a alguna de las siguientes formas de vida: arbustos (**AR**), cojines (**CO**), gramíneas (**GR**), hierbas (**HE**), rosetas acaules y/o hierbas arrosetadas (**RA**) y rosetas caulescentes (**RC**): *Acaena cylindrostachya* (**RA**), *Azorella julianii* (**CO**), *Castilleja fissifolia* (**HE**), *Cortaderia hapalotricha* (**GR**) *Espeletia moritziana* (**RC**), *Espeletia timotensis* (**RC**), *Hinterhubera lanuginosa* (**AR**), *Hipochaeris setosa* (**RA**), *Hypericum laricifolium* (**AR**), *Monticalia sclerosa* (**AR**), *Potentilla heterosepala* (**HE**), *Senecio formosus* (**HE**) y *Valeriana parviflora* (**AR**). Todas estas especies se estudiaron a 4140 msnm, y para algunas especies, su estudio abarcó altitudes similares a las utilizadas en el análisis a nivel de comunidades (ver anexo V-1). La escogencia de estas especies se hizo tomando en cuenta el hecho de encontrarlas a lo largo de ambos gradientes y abarcando la totalidad de los gradientes analizados.

Esta información, se complementó con aquella generada en trabajos anteriores, por lo que el número de especies por forma de vida utilizado en el presente estudio se basó en al menos tres especies por forma de vida (Tabla V-1). Los casos en los cuales se recolectó información a lo largo de ambos gradientes altitudinales, se muestran en la tabla V-1 bajo el código (2) de referencias.

Las mediciones de las variables ecofisiológicas se hicieron de la siguiente manera:

### ***Área foliar específica y porcentaje de agua en la hoja***

Se escogieron al azar cinco individuos y tres hojas por individuo. Las muestras se llevaron al laboratorio y se les determinó el peso húmedo, para posteriormente medir el área foliar, estas hojas se llevaron a la estufa por 72 horas a 40 °C para posteriormente determinar el peso seco y con ello hacer los cálculos de área foliar específica y porcentaje de agua en la hoja. El área foliar específica se calculó dividiendo la superficie (en mm<sup>2</sup>) de la hoja entre el peso seco de la muestra (en gramos). El porcentaje de agua en la hoja se calculó dividiendo: la diferencia entre el peso fresco y el peso seco entre el peso fresco.

### ***Potencial hídrico a mediodía y punto de pérdida de turgor***

El potencial hídrico a mediodía se determinó en campo para tres hojas de individuos diferentes en horas cercanas al mediodía (entre las 12:00 y 1:30 PM). Estas mediciones se realizaron con la cámara de presión (Bomba de Scholander PMS Mod 600). El punto de pérdida de turgor se estimó utilizando la técnica de curvas presión-volumen (Tyree y Hammel 1972).

### ***Asimilación de CO<sub>2</sub>***

Para las mediciones de asimilación se utilizó un sistema portátil de intercambio de gases. (sistema LCA-4, the Analytical Development Co. Ltd., Hoddesdon, Herts, England). Se tomaron mediciones durante todo el día para obtener valores a diferentes niveles de radiación, y a partir de estas curvas de saturación estimar distintos parámetros como tasa máxima de asimilación

de CO<sub>2</sub>, eficiencia cuántica, punto de compensación entre otros. El presente trabajo utilizó únicamente la tasa máxima de asimilación de CO<sub>2</sub>.

### ***Capacidad de sobreenfriamiento***

A partir de muestras frescas de hojas de cada especie (entre tres y cinco repeticiones) y utilizando un sistema automatizado de adquisición de datos, se colocaron las muestras en tubos de ensayo (una por tubo) con termopares de cobre-constantan, donde se registró la variación de temperatura entre 5 y -20 °C. Posteriormente en una hoja de Excel (el sistema automatizado arroja los datos en formato digital) se determinó la temperatura a la cual comienza la exoterma (capacidad de sobreenfriamiento, ó punto de inicio del congelamiento).

Para algunas especies (ver anexo V-1) se determinó la capacidad de sobreenfriamiento a diferentes altitudes. Se tomaron muestras vegetales, de al menos, cuatro o cinco altitudes diferentes y por altitud, se realizaron de tres a cinco repeticiones por especie.

Tabla V-1. Especies utilizadas para el presente trabajo, forma de vida a la cual pertenecen y autores de los cuales se obtuvo información.

Nombre de la especie	FV	Referencias
<i>Hinterhubera lanuginosa</i> Cuatrec. & Aristeg.	AR	2 16
<i>Hypericum juniperinum</i> Kunth	AR	2
<i>Hypericum laricifolium</i> Juss	AR	2 11 16
<i>Monticalia sclerosa</i> (Cuatrec.) C. Jeffrey	AR	2
<i>Oxylobus glanduliferus</i> (Hemsl.) A. Gray	AR	2
<i>Valeriana parviflora</i> (Trevir.) Höck	AR	2
<i>Arenaria musciformis</i> Planch. & Triana	CO	16
<i>Azorella julianii</i> Mathias & Constance	CO	2 16
<i>Lucilia kunthiana</i> (DC.) Zardini	CO	16
<i>Agrostis breviculmis</i> Hitchc	GR	2 10
<i>Agrostis trichoides</i> (Kunth) Roemer & Schultes	GR	2 10
<i>Cortaderia hapalotricha</i> (Pilg.) Conert	GR	2
<i>Muehlenbergia ligularis</i> (Hack.) Hitchc.	GR	10
<i>Poa petrosa</i> Swallen	GR	2
<i>Castilleja fissifolia</i> L.F.	HE	2 16
<i>Geranium multiceps</i> Turcz.	HE	2 16
<i>Lasiocephalus longepenicillatus</i> (Sch. Bip. Ex Sandwith.) Cuatrec.	HE	2
<i>Lupinus meridanus</i> Moritz ex C.P. Sm	HE	3
<i>Potentilla heterosepala</i> Fritsch	HE	2
<i>Senecio formosus</i> Kunth	HE	2 4 16
<i>Acaena cylindrostachya</i> Ruiz & Pav.	RA	2 4
<i>Acaulimalva acaulis</i> (Dombey ex Cav.)	RA	2
<i>Belloa longifolia</i> (Cuatrec. & Aristeg.) Sagást. & Dillon	RA	2
<i>Belloa radians</i> (Benth.) Sagást. & Dillon	RA	2
<i>Calandrinia acaulis</i> Kunth	RA	2 11 14
<i>Draba chionophilla</i> S.F. Blake	RA	1
<i>Hipochaeris setosa</i> (Wedd.) Rusby	RA	2 11 14
<i>Lachemilla ramosissima</i> (Rothm.) Rothm.	RA	2
<i>Oenothera epilobiifolia</i> Kunth	RA	2
<i>Espeletia moritziana</i> (Sch. Bip) Cuatrec.	RC	2 7 8
<i>Espeletia schultzii</i> Wedd	RC	2 8 11 13 15
<i>Espeletia spicata</i> (Sch. Bip. Ex Wedd) Cuatrec.	RC	5 7 8 9 12
<i>Espeletia timotensis</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	RC	2 6 7 8 9 5 12

<sup>1</sup> Azocar et al 1988  
<sup>2</sup> Alvizu (este trabajo)  
<sup>3</sup> Briceño 1992  
<sup>4</sup> Cabrera et al 1998  
<sup>5</sup> Estrada et al 1991  
<sup>6</sup> Goldstein y Meinzer 1983  
<sup>7</sup> Goldstein et al 1984  
<sup>8</sup> Goldstein et al 1985  
<sup>9</sup> Goldstein et al 1989  
<sup>10</sup> Marquez 2002  
<sup>11</sup> Rada 1993  
<sup>12</sup> Rada et al 1985  
<sup>13</sup> Rada et al 1987  
<sup>14</sup> Rada et al 1992  
<sup>15</sup> Rada et al 1998  
<sup>16</sup> Squeo et al 1991  
 FV=Formas de vida  
 AR=Arbustos  
 CO=Cojines  
 GR=Gramíneas  
 HE=Hierbas  
 RA=Rosetas Acaules  
 RC=Rosetas caulescentes

En el anexo V-1 se amplía la información presentada en la tabla V-1, mostrando los autores, especies, valores de las variables e intervalo altitudinal de los estudios, así como, en el caso de regresiones lineales, los valores de R<sup>2</sup> y nivel de significancia para cada uno de los par.

### **Tipo de datos y análisis**

Se utilizaron básicamente dos tipos de datos: Frecuencia de especies y/o formas de vida por altitud y atributos a nivel de individuo o variables ecofisiológicas.

#### ***Frecuencia de especies y/o formas de vida por altitud***

Para el nivel de comunidades, se analizaron tres características:

- o la frecuencia por forma de vida para las diferentes altitudes muestreadas,

- o la frecuencia de las distintas especies por altitud que se utilizó para estimar el óptimo e intervalo altitudinal de cada especie, mediante el método de promedios ponderados y
- o el número de especies y la estructura numérica dentro de cada forma de vida.

El método de los promedios ponderados se puede utilizar para calcular el valor indicador (VI) de una especie con respecto a una variable ambiental (Ellenberg 1979, ter Braak y Barendregt 1986), el cual se considera una estimación de su óptimo. Para la estimación de los promedios ponderados se calcula el promedio del factor considerando los sitios donde la especie está presente y se pondera por la abundancia de la especie, que puede estar fundamentada en datos de presencia-ausencia (Fariñas 1996). La expresión que permite el cálculo es la siguiente:

$$\widehat{VI}_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^m Ae_{ij} VA_{kj}}{\sum_{j=1}^m Ae_{ij}}, \quad (1)$$

donde  $\widehat{VI}_{ik}$  es el valor indicador (promedio ponderado) de la especie  $i$  para el factor  $k$ .  $Ae_{ij}$  es la abundancia de la especie  $i$  en el sitio  $j$ .  $VA_{kj}$  es el valor de la variable ambiental  $k$  en el sitio  $j$ .  $m$  es el número de unidades de muestreo observadas.

Para estimar la amplitud (desviación estándar) de la especie se utiliza la siguiente expresión:

$$t_{ik} = \sqrt{\frac{\sum_{j=1}^m Ae_{ij} (VA_{kj} - \widehat{VI}_{ik})^2}{\sum_{j=1}^m Ae_{ij}}}, \quad (2)$$

$t_{ik}$  es la amplitud de la especie  $i$  frente al factor  $k$ ,  $Ae_{ij}$  es la abundancia de la especie  $i$  en la parcela  $j$ ,  $VA_{kj}$  es el valor de la variable ambiental  $k$  en la parcela  $j$ ,  $\widehat{VI}_{ik}$  es el VI o promedio ponderado de la especie  $i$  para el factor  $k$  y  $m$  es el número de líneas observadas.

La estructura numérica dentro de cada forma de vida se analizó a través de la complejidad total (**L(S)**), complejidad estructural (**Δ(S)**) y entropía (**H(S)**). Para esto se utilizó el programa MULTIV

(Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling v. 2.1.1, Pillar 2001).

En algunos casos, para el análisis de la relación entre los atributos a nivel de individuo y las características de la comunidad, se empleó la variación en el número de especies asociada con determinados atributos o variables ecofisiológicas a nivel de individuo.

### ***Atributos a nivel de individuo o variables ecofisiológicas***

Los promedios de las variables ecofisiológicas son de al menos 3 especies por forma de vida utilizando los datos reportados por otros autores y/o recolectados en el presente estudio para un intervalo altitudinal entre los 4140 y 4200 msnm; en el caso de existir datos suficientes para una especie (tres o más), que muestre diferencias significativas con respecto a otras especies dentro de una misma forma de vida, el grupo se separó en dos o más poblaciones.

Los atributos a nivel de individuo se analizaron a través de análisis de varianza de una vía, test t o sus equivalentes para el análisis no paramétrico, en el caso de no cumplir con los supuestos de los análisis paramétricos; además características como la potencia del test también se tomaron en cuenta.

Detalles de la estadística de los resultados obtenidos, n muestrales, grados de libertad y métodos utilizados, se muestran en el anexo V-2. En el texto de los resultados sólo se señala si existen diferencias significativas o no. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa SigmaStat for windows v. 3.00 (1992-2003 SPSS Inc., version Demo).

En los casos que fuese necesario, los datos generados de los distintos análisis mencionados anteriormente, se ajustaron a regresiones logísticas, gaussianas o lineales, para establecer probables tendencias con respecto a la altitud utilizando el programa Sigmaplot v. 8.0.

## **Consecuencias de la pérdida de diversidad o cambios en la composición de especies**

El probable efecto de la pérdida de diversidad o cambios en la composición de especies se analizó a través de “experimentos” de extinción local de especies.

La amplitud de cada especie por gradiente, estimada a partir de los promedios ponderados para el factor altitud, así como la diferencia entre la altitud máxima y mínima a la cual se encontró la especie (intervalo altitudinal), se utilizaron para establecer grupos mediante un análisis de clasificación, de manera de obtener diferentes rangos de especies, desde aquellas especies de amplitud e intervalo restringido hasta aquellas con amplitud e intervalo amplio. El análisis de clasificación se hizo con el método de Ward y como medida de distancia la euclidiana relativa.

Se calcularon los promedios de las variables (amplitud e intervalo para cada gradiente) para los grupos establecidos (6) y se ordenaron dichos promedios de menor a mayor. De esta manera se definieron cuatro grupos (I, II, III, IV), el primero con intervalos y amplitudes restringidas y así, en orden creciente de los promedios de ambas variables, hasta el cuarto grupo con intervalos y amplitudes extensas.

Con estos grupos se simularon tres “experimentos”: en el primero se le colocaron ceros en todas las unidades muestrales de la matriz de especies vs. UM a aquellas especies de las cuales se generó el grupo I y así sucesivamente, segundo experimento: grupos I+II y tercer experimento Grupos I+II+III.

Es importante resaltar que el término “extinción local” se debe a que los grupos generados están definidos manteniendo los intervalos y amplitudes de cada gradiente separados, por lo que, en muchos casos, se colocaron “ceros” para determinada especie solo en un gradiente.

Las matrices resultantes para cada experimento, se utilizaron para analizar la estructura numérica dentro de cada forma de vida. Las estimaciones de  $L(S)$ ,  $H(S)$  y  $\Delta(S)$  dentro cada una de las formas de vida por altitud y por experimento, se restaron de su equivalente “forma de

vida control” y con estas diferencias se estimó el coeficiente de variación por gradiente para por forma de vida.

Esto permite analizar dentro de cada forma de vida y entre las formas de vida, el efecto hipotético de la extinción local de especies:

- ¿Afecta por igual la extinción local de especies de intervalo y amplitud altitudinal restringido la estructura numérica de las formas de vida?
- ¿Qué características de la estructura numérica son afectadas?

Valone y Hoffman (2003) estiman la estabilidad de comunidades anuales de plantas, utilizando variables como la variación temporal de abundancia de especies; Wilby y Schachak (2004) utilizan el coeficiente de variación de la abundancia y la riqueza de especies (entre otras cosas), como medida de resiliencia en plantas anuales de un ecosistema árido.

En nuestro caso, de manera análoga, la utilización del coeficiente de variación de  $H(S)$ ,  $L(S)$  y  $\Delta(S)$ , se hace con la intención, de analizar dentro de cada forma de vida, cuál es el efecto de la extinción local de determinadas especies.

Se asume que las especies de amplitud e intervalo altitudinal restringido, serán probablemente, las primeras en extinguirse de manera local.

## Resultados

### Respuesta funcional a lo largo de gradientes ambientales

La figura V-1 muestra la frecuencia de las distintas formas de vida a lo largo de los gradientes analizados. Para ambos gradientes disminuye de manera significativa la frecuencia de arbustos (**AR**), y gramíneas (**GR**); mientras que la de rosetas caulescentes (**RC**) aumenta. La frecuencia de las formas de hierbas (**HE**), rosetas acaules (**RA**) y cojines (**CO**) en general, se mantiene constante.

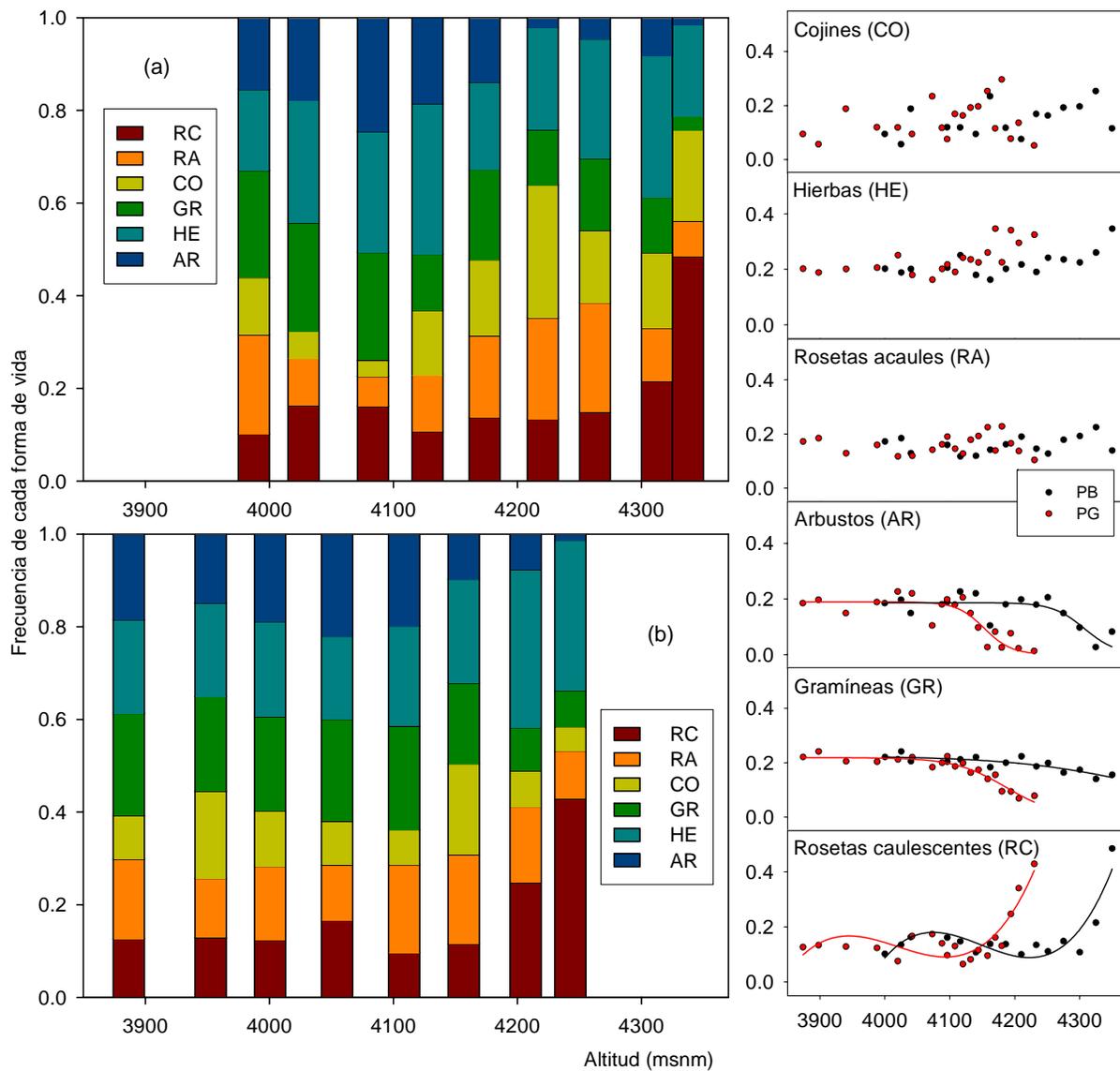


Figura V-1. Frecuencia de distintas formas de vida a lo largo de los gradientes altitudinales analizados. (a) Piedras Blancas, (b) Pico Gavilán. RC=Roseta caulescente, RA=Roseta acaulescente, CO=Cojines, GR=Gramíneas, HE= Hierbas Erectas, AR=Arbustos.

A partir de estas seis formas de vida, vamos a analizar la respuesta a temperaturas congelantes y al estrés hídrico a través de los atributos: capacidad de sobreenfriamiento, punto de pérdida de turgor, y potencial hídrico al mediodía, tasa de asimilación máxima de CO<sub>2</sub>, área foliar específica y porcentaje de agua en la hoja.

A través de la capacidad de sobreenfriamiento para la época húmeda (Fig. V-2), podemos establecer tres grupos, el primero formado por **RA**, **HE**, y **CO** (baja capacidad de sobreenfriamiento), el segundo por **RC** (alta capacidad de sobreenfriamiento) y un grupo intermedio, **AR** y **GR** que comparten especies para los dos grupos anteriores. Todos aquellos promedios que tocan la línea punteada no presentan diferencias significativas en su capacidad de sobreenfriamiento, por otro lado, *H. lanuginosa* (**AR**), *O. glanduliferus* (**AR**), *P. petrosa* (**GR**) y *C. hapalotricha* (**GR**), presentaron, en promedio, una capacidad de sobreenfriamiento significativamente diferente del resto de las especies de la forma de vida a la cual pertenecían pero iguales a la forma de vida **RC** (-12,65 -11,33 -11,13 -10,32 °C respectivamente).

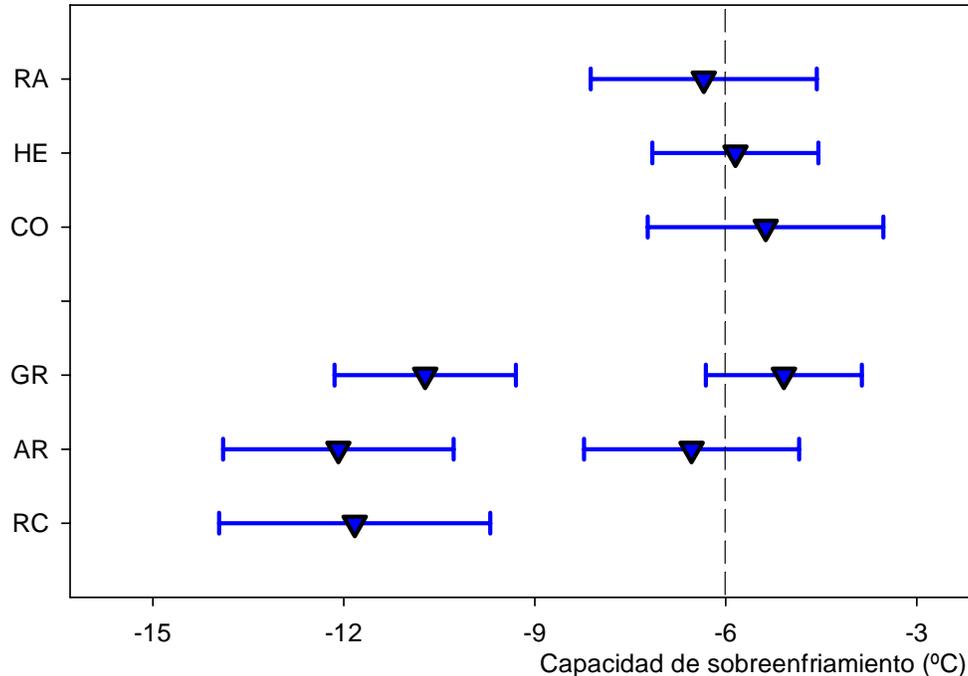


Figura V-2. Capacidad de sobreenfriamiento para distintas especies agrupadas por formas de vida. Los promedios corresponden a datos entre 4140 y 4200 msnm\*. RA=Roseta acaule, HE=Hierbas Erectas, GR=Gramíneas, CO=Cojines, RC=Roseta caulescente, AR=Arbustos.\*(en el caso de existir más de un promedio por forma de vida, este corresponde a alguna especie significativamente diferente).

La figura V-3, muestra los valores de potencial hídrico a mediodía para las épocas seca y húmeda, así como el punto de pérdida de turgor en la época seca. Se utilizan las dos épocas para mostrar el efecto entre épocas y el punto de pérdida de turgor en la época seca (como dato más extremo), para establecer dentro de la respuesta de cada forma de vida qué grupo presenta potenciales hídricos al mediodía por debajo o por encima de este valor de pérdida de turgor.

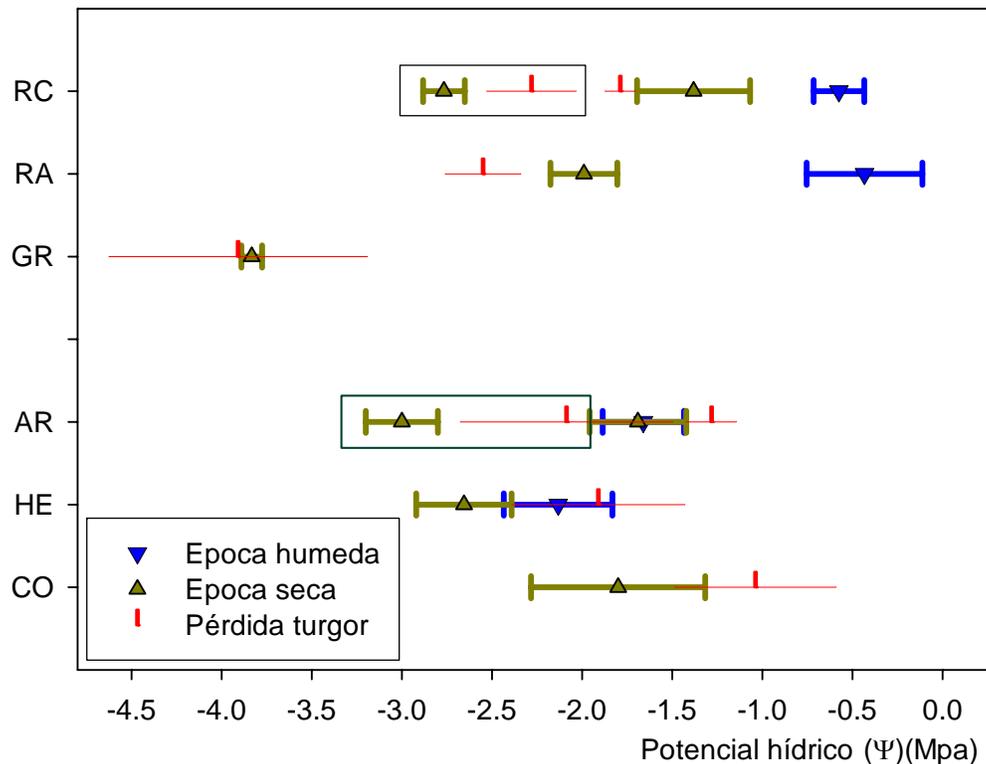


Figura V-3. Potencial hídrico a mediodía y punto de pérdida de turgor para distintas especies agrupadas por formas de vida\*, para las épocas seca y húmeda. Los promedios corresponden a datos tomados a 4140 msnm. \*(los recuadros negros corresponden a promedios de una especie diferente significativamente del resto del las especies de determinada forma de vida).

Los grupos que se forman son más complejos que en la figura anterior, ya que tanto para los arbustos como las rosetas caulescentes existe al menos una especie cuyo comportamiento, si comparamos el punto de pérdida de turgor ( $\Psi_0$ ) con el potencial hídrico al mediodía ( $\Psi_m$ ), es diferente al resto del grupo:

- Las **RC** presentan una especie (*E. moritziana*), cuyo valor de  $\Psi_m$  esta por debajo del  $\Psi_0$  y es significativamente diferente. El resto de las especies (*E. timotensis*, *E. spicata*, *E. schultzi*), presentan, en promedio,  $\Psi_m$  por encima del punto de pérdida de turgor y diferentes significativamente entre épocas y con respecto al  $\Psi_0$ . Esta diferencia es explicada por Goldstein et al (1894): *E. moritziana* presenta una menor cantidad de agua en su médula comparada con *E. timotensis* y *E. spicata*.
- Las **RA** (*A. cylindrostachia*, *C. acaulis*, *H. setosa*) presentan  $\Psi_m$ , por encima del  $\Psi_0$ . Entre épocas y con respecto al punto de pérdida de turgor, las diferencias son significativas.
- Para una especie de **AR** (*H. lanuginosa*) y los **CO** (*A. julianii*), los  $\Psi_m$  están por debajo del  $\Psi_0$ , en todos los casos hay diferencias significativas entre el  $\Psi_m$  (época seca) y  $\Psi_0$ , para *H. lanuginosa* y *A. julianii* no se recolectaron datos en la época húmeda.
- Las **HE** (*C. fissifolia*, *P. heterosepala* y *S. formosus*), no presentan diferencias en sus  $\Psi_m$  entre épocas así como el resto de las especies de **AR** (*H. laricifolium*, *M. sclerosa* y *V. parviflora*). Por otra parte, en ambas formas de vida, al igual que en el caso anterior, y el  $\Psi_m$  de la época seca está por debajo del  $\Psi_0$  y son significativamente diferentes.
- En las **GR** (*C. hapalotricha*), no se encontraron diferencias entre el  $\Psi_m$  en la época seca y el  $\Psi_0$ .

La figura V-4 muestra los promedios de tasas de asimilación máxima de CO<sub>2</sub> (**AMAX**) para las seis formas de vida establecidas. Obsérvese como existen dos grupos: aquellas afectadas de manera significativa entre las épocas seca y húmeda (**RA**) y otro grupo donde no se presentaron estas diferencias entre épocas (**RC**, **AR** y **HE**); para **CO** y **GR**, sólo se obtuvo información de la época seca.

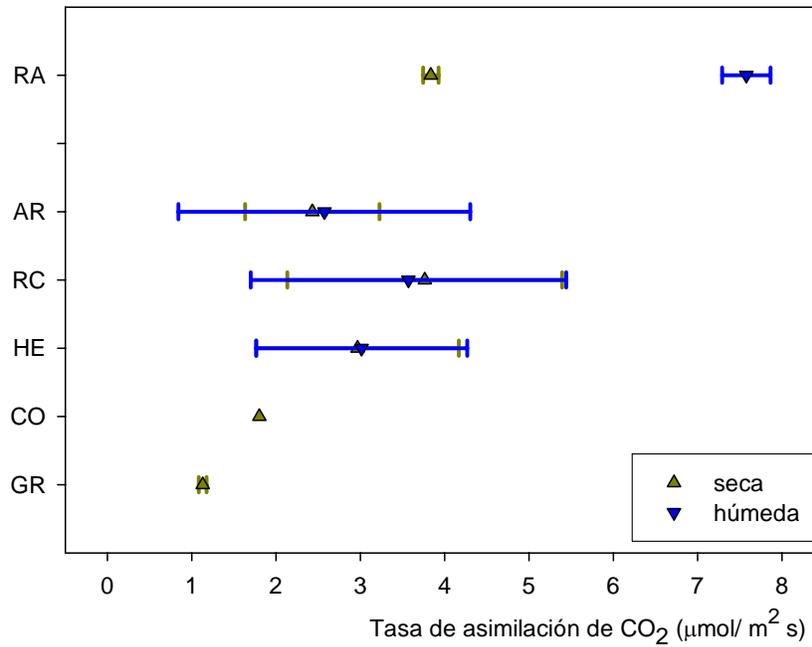


Figura V-4. Tasas de asimilación máxima para distintas especies agrupadas por formas de vida, para las épocas seca y húmeda.

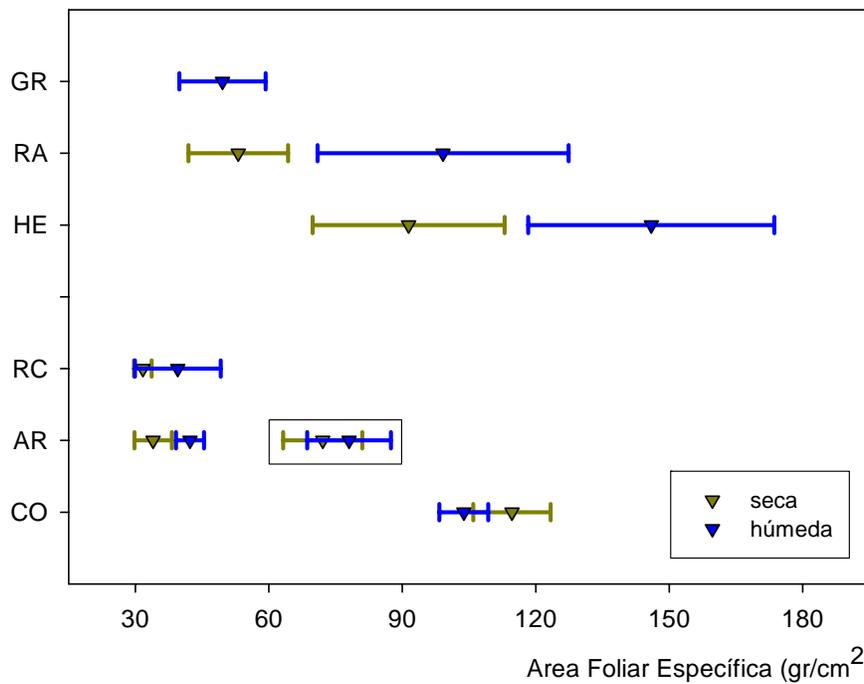


Figura V-5. Área foliar específica (AFE) para las distintas especies agrupadas por formas de vida. Los promedios corresponden a datos entre 4200 y 4140 msnm. Los promedios y barras de error encerradas en un cuadrado negro corresponden a especies o a una especie diferente significativamente del resto del grupo dentro de determinada forma de vida.

El área foliar específica (**AFE**, Fig. V-5) permite separar dos grupos: el primero formado por aquellas formas de vida que presentan diferencias entre épocas en su **AFE** (**RA** y **HE**) y un

segundo donde no se encontraron diferencias significativas del **AFE** entre épocas (**RC**, **AR** y **CO**); en el caso de las **GR** sólo se recolectaron datos en la época húmeda. En el caso particular de los **AR** existen dos sub-grupos; el primero (encerrado en recuadro) formado por *H. lanuginosa*, *H. laricifolium* y *M. sclerosa*, que no presenta diferencias significativas en el **AFE** entre épocas; no así el segundo, representado por *V. parviflora*, donde si existen diferencias significativas entre épocas.

Para el porcentaje de agua en la hoja (**%AH**, Fig.V-6), existen tres formas de vida que presentan comportamientos entre épocas que es importante resaltar antes de definir “grupos” como en los casos anteriores.

- Las **RC** presentan diferencias significativas que separan el **%AH** de *E. moritziana*, en la época seca, del resto de las **RC** (*E schultzi* y *E timotensis*), sin embargo para este segundo sub-grupo no hay diferencias entre las épocas seca y húmeda.
- Las **HE** se separan en dos sub-grupos y para cada uno de ellos existen diferencias significativas entre épocas.
- En los **AR** se repite el patrón de las **HE**: se separan en dos sub-grupos, pero el **%AH** de *M. sclerosa* es significativamente diferente del resto de las especies de esta forma de vida (*H. lanuginosa*, *H. laricifolium* y *V. parviflora*) y al igual que para las **HE**, en cada uno de los sub-grupos, existen diferencias significativas entre épocas para el **%AH**.

Las **RA** presentan diferencias significativas entre épocas, por otra parte, al igual que en la figura anterior (V-5), para las **GR** no se tienen datos de la época seca, sin embargo, gran cantidad de especies de gramíneas pierden su parte aérea en la época seca o no están presentes, por lo que podríamos pensar que esta forma de vida podría colocarse dentro de los grupos cuyos parámetros varían significativamente entre estaciones. Los **CO** no presentaron diferencias significativas en el **%AH** entre épocas.

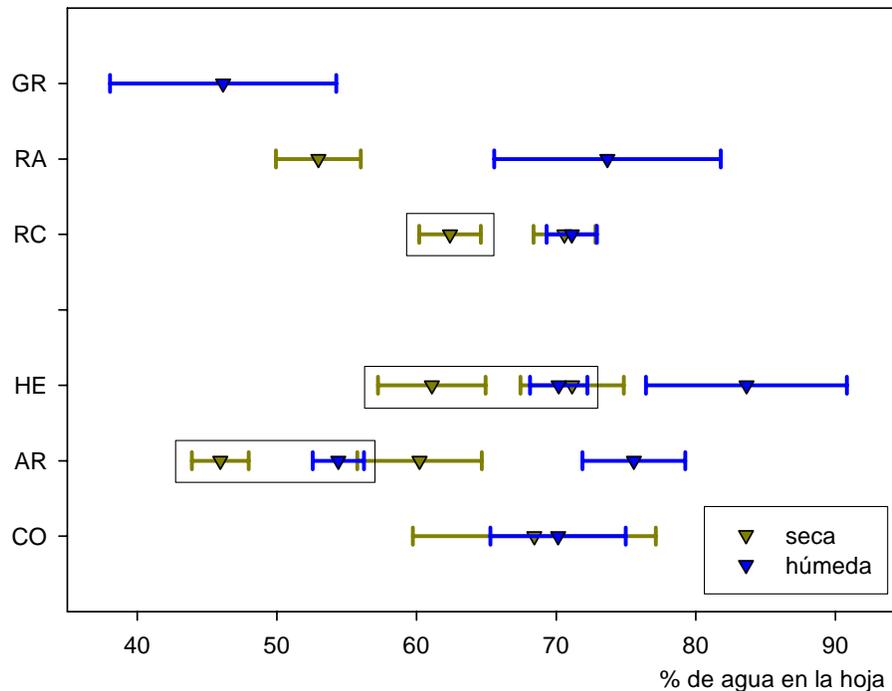


Figura V-6. Porcentaje de agua en la hoja para las distintas especies agrupadas por formas de vida. Los promedios corresponden a datos ente 4140 y 4200 msnm. Los promedios y barras de error encerradas en un cuadrado negro corresponden a especies o a una especie diferente significativamente del resto del grupo dentro de determinada forma de vida.

Es importante acotar que no se están tomando en cuenta variaciones de los parámetros ecofisiológicos con respecto a la altitud, que en algunos casos cambia de manera significativa; peej. la tasa de asimilación máxima de CO<sub>2</sub> y el punto de sobreenfriamiento puede variar de manera significativa con la altitud, en algunas especies (Briceño 1992, Cabrera et al 1998, Goldstein et al 1985, Rada 1987,1992,1998), como se muestra en la Figura V-7, donde para algunas de las especies utilizadas en el presente capítulo se determinó la capacidad de sobreenfriamiento a lo largo de un gradiente ambiental entre los 3900 y 4200 msnm.

Obsérvese como en la parte izquierda de la figura todas las especies presentan una disminución de la capacidad de sobreenfriamiento, a medida que se asciende en el gradiente; estas especies pertenecen a las formas de vida **AR**, **CO** y **RA**. En el lado derecho de la figura se muestran tres especies y dos géneros cuya capacidad de sobreenfriamiento aumenta (se hace mas negativa) a medida que se asciende en el gradiente altitudinal y pertenecen a las formas de vida **RC** y **HE**.

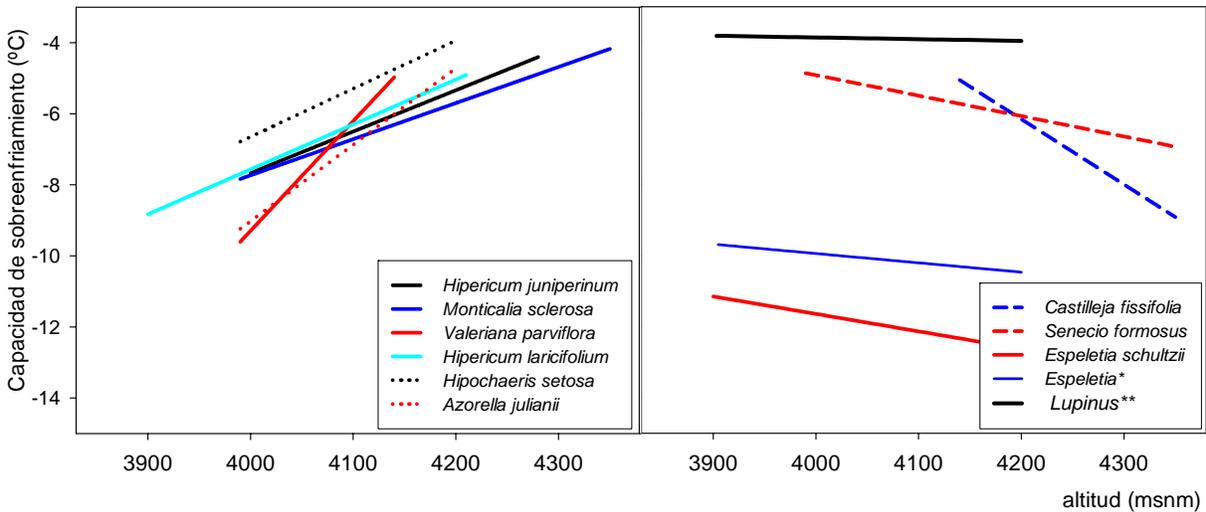


Figura V-7. Capacidad de sobreenfriamiento con respecto a la altitud para algunas de las especies analizadas en el presente estudio. Los datos de *E schultzii* son de Rada et al 1987.\* Datos de Goldstein et al 1985 (varias especies del género *Espeletia*), \*\* Datos de Briceño 1992 (dos especies del género *Lupinus*).

En este caso sólo se determinó capacidad de sobreenfriamiento, es importante para definir el tipo de estrategia en estas especies, hacer determinaciones de la temperatura de daño, de manera de establecer para estas especies cuales están tolerando o evadiendo las temperaturas congelantes de este sistema.

Ahora analicemos las distintas estrategias en conjunto y tomando en cuenta los cambios de la frecuencia de cada forma de vida y/o número de especies a lo largo del gradiente altitudinal:

### **Respuesta a las temperaturas congelantes:**

A medida que se asciende en altitud la respuesta de especies y/o formas de vida con temperaturas de sobreenfriamiento más negativas gana mayor importancia, por el aumento de la frecuencia de la forma de vida **RC** (cuyo promedio de temperatura de sobreenfriamiento es  $(-11.83 \text{ °C} \pm 2,1)$ ).

Sin embargo como pudimos observar en la figura V-7, la mayoría de las especies analizadas (diez especies de quince, tomando en cuenta las especies utilizadas para los géneros *Espeletia* y *Lupinus*) presentan baja capacidad de sobreenfriamiento, ya sea por una disminución de

dicha capacidad a medida que se asciende altitudinalmente (Fig. V-7 izq.) o en el caso que ésta aumentase (Fig. V-7 der), la capacidad de sobreenfriamiento alcanza como máximo valores de  $-8.9\text{ }^{\circ}\text{C}$  (para *C. fissifolia*).

Si sólo se toma en cuenta la riqueza (Fig. V-8), el número de especies que presentan baja capacidad de sobreenfriamiento es mayor, que aquellas con valores similares a la forma de vida **RC** (género *Espeletia*, *H. lanuginosa*, *O. glanduliferus*, *P. petrosa* y *C. hapalotricha*).

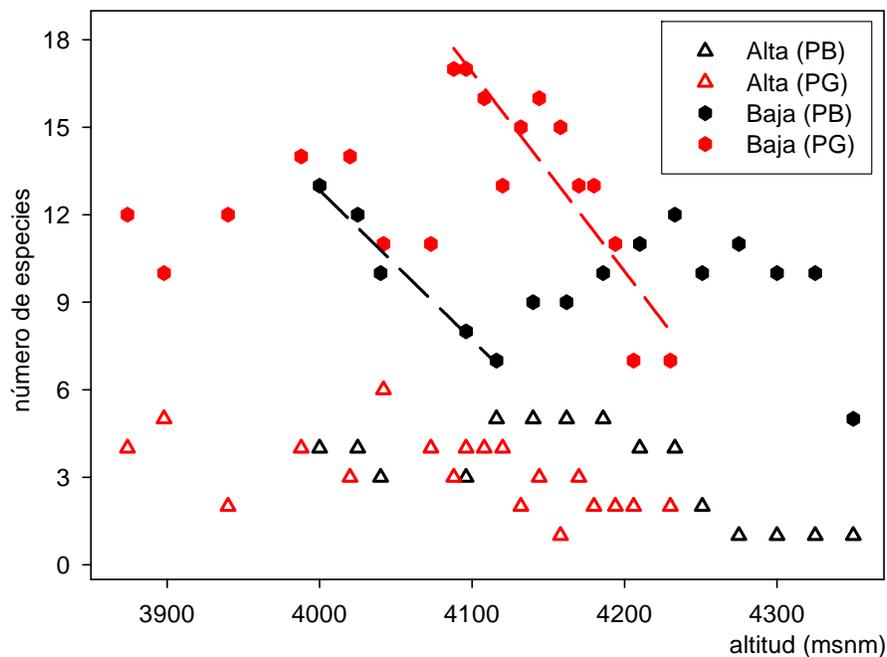


Figura V-8. Variación del número de especies con alta o baja capacidad de sobreenfriamiento a lo largo de los gradientes altitudinales PB y PG.

Por otra parte, en la figura V-8 se observa una disminución abrupta en el número de especies con baja capacidad de sobreenfriamiento, a partir de los 4100 msnm (línea roja,  $R^2 = 0,79$   $p < 0,01$ ), para el gradiente **PG**, y para las primeras 5 altitudes (4000 a 4116 msnm) en el caso de **PB** (línea negra,  $R^2 = 0,97$   $p < 0,01$ ). Sin embargo, si se toman en cuenta todas las especies encontradas, la disminución abrupta también se observa en ambos gradientes (Fig. V-9  $R^2 = 0,80$   $p < 0,01$  y  $R^2 = 0,91$   $p < 0,01$  para **PB** y **PG**, respectivamente), pero, en el caso de **PB** la disminución para el número de especies totales ocurre mucho a una altitud mayor (4186 msnm).

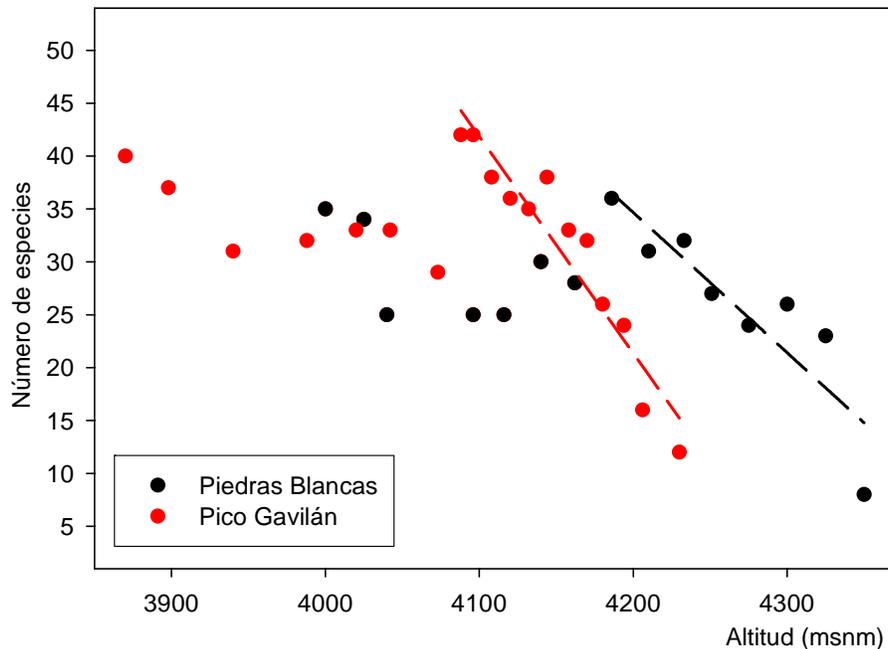


Figura V-9. Número de especies con respecto a la altitud para cada uno de los gradientes altitudinales analizados.

El hecho de encontrar esta diferencia entre las dos figuras anteriores, nos hace pensar que la respuesta al estrés térmico no necesariamente sigue el mismo patrón cuando las condiciones ambientales son diferentes. Recordemos que en el gradiente **PB** la frecuencia de temperaturas congelantes nocturnas se mantiene, en la parte alta, siempre por encima del 40%, a diferencia de **PG** donde una vez entrada la época húmeda, estos valores de frecuencia disminuyen hasta 0%.

En términos del número de especies, la baja capacidad de sobreenfriamiento es más importante a lo largo de ambos gradientes, sin embargo, si se toma en cuenta la frecuencia de especies, la forma de vida **RC** es quien tiene mayor peso, por lo que en la parte alta del gradiente una alta capacidad de sobreenfriamiento es la estrategia de mayor peso.

### **Respuestas al estrés hídrico:**

La forma de vida que aumenta su frecuencia a lo largo del gradiente altitudinal (**RC**), presenta estrategias de evasión a la sequía y no se encontraron cambios significativos entre épocas, en las **AMAX**, del **AFE** o **%AH** (con excepción de *E. moritziana*).

Todas las demás especies y/o formas de vida (menos las **RA**), ya sea que mantienen su frecuencia (**HE** y **CO**) o la disminuyen (**AR** y **GR**), están tolerando la sequía, presentando valores de punto de pérdida de turgor por debajo del potencial hídrico a mediodía en la época seca (**HE**, **AR**, **CO**) o muy cercanos al mismo (**GR**).

**AR** y **HE** comparten dos características: no presentan diferencias significativas entre sus **AMAX**, y el **%AH** entre épocas es diferente, sin embargo en la mayoría de los **AR** los **AFE** no varían entre épocas, no así para el caso de los **HE** donde si existe una diferencia entre épocas para el **AFE**.

El caso de las **RA** es interesante, porque al igual que las **RC** evaden la sequía, si lo vemos en función del comportamiento de sus potenciales hídricos al mediodía entre épocas y con respecto al punto de pérdida de turgor (Fig. V-3), sin embargo, la estrategia pareciera ser diferente ya que en este grupo si se observan diferencias significativas entre los valores de **AMAX** entre épocas, así como aquel del **AFE** y el **%AH**.

Si hacemos un análisis similar al expuesto para el estrés térmico (Fig. V-10), observamos que en términos de número de especies, la tolerancia al estrés hídrico, está representada por un mayor número de especies a lo largo de ambos gradientes. El hecho de no encontrar diferencias en el número de especies tan marcadas como en el caso anterior, se debe a que se utilizaron un menor número de especies para las variables relacionadas con potencial hídrico. Sin embargo, se observa la misma tendencia que para la figura anterior, sólo para el gradiente **PG** (disminución abrupta del número de especies a partir de los 4100 msnm (línea roja,  $R^2 = 0,60$   $p < 0,01$ )). Para el gradiente **PB**, sólo se observa una disminución importante en el número de especies tolerantes a dos altitudes, 4250 y 4350 msnm.

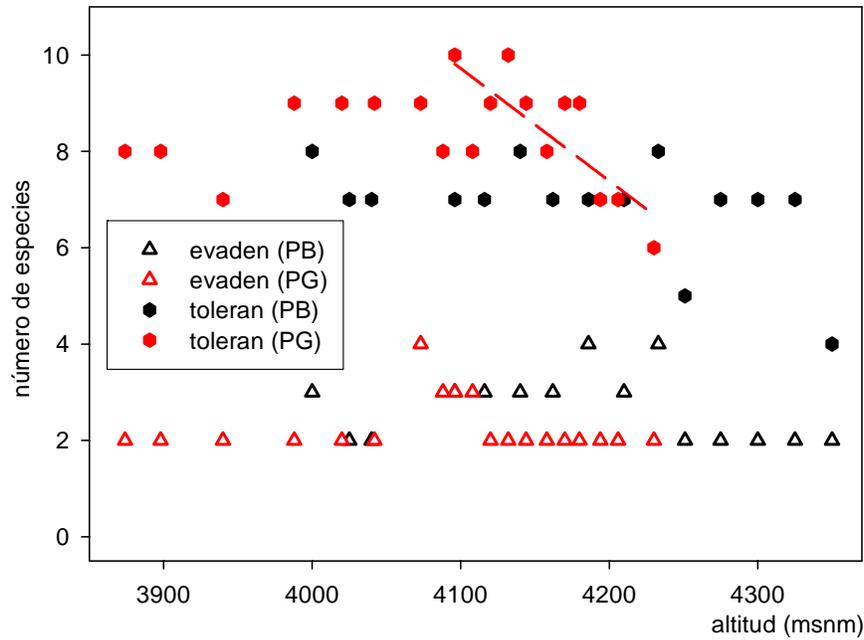


Figura V-10. Variación del número de especies con estrategias de evasión o tolerancia al estrés hídrico a lo largo de los gradientes PB y PG.

La siguiente figura muestra cuánta información se ha recolectado para las especies que conforman cada forma de vida, lo que puede ser una variable importante a la hora de establecer generalizaciones acerca de la respuesta funcional estos grupos (Fig. V-11).

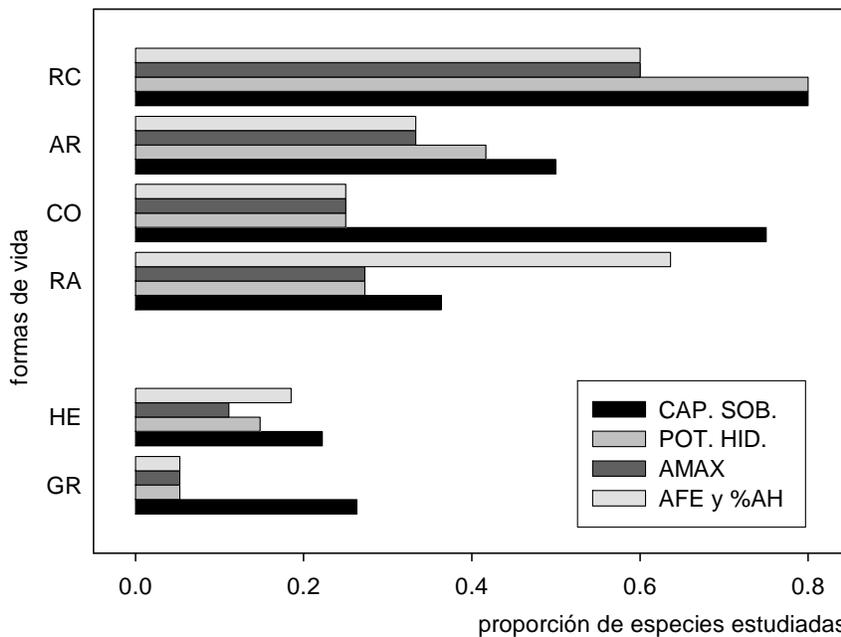


Figura V-11. Proporción de especies utilizadas por forma de vida para las variables analizadas a nivel de individuo. CAP. SOB.= Capacidad de sobreenfriamiento, POT. HID. = Potencial hídrico, AMAX= Asimilación máxima de CO<sub>2</sub>, AFE y %AH= Área foliar específica y porcentaje de agua en la hoja.

Los grupos **RC**, **AR**, son los más estudiados, seguidos por **CO** y **RA**. Para las **HE** se utilizaron entre 3 y seis especies para analizar la respuesta al estrés hídrico y térmico, lo que en términos estadísticos permite hacer una primera aproximación, sin embargo, tanto para esta forma de vida como para la de las **GR**, el número de especies determinadas a lo largo de ambos gradientes es de 27 y 33 respectivamente, por lo que, en estos casos sería necesario obtener información de un mayor número de especies para que las conclusiones que se generen estén al menos en el orden de las otras formas de vida.

En el caso particular de las gramíneas, Márquez 2002 estudia la respuesta a temperaturas congelantes de 12 especies de gramíneas, encontrando que todas presentan baja capacidad de sobreenfriamiento.

Las variaciones y relaciones entre los atributos podemos resumirlos en la Tabla V-2:

Tabla V-2. Numero de especies por forma de vida para cada una de las variables estudiadas en el presente trabajo.

FV	CAP. SOB.		POT. HID. ESTRAT.		AMAX EFECTO		AFE EFECTO		%AH EFECTO	
	BAJA	ALTA	TOL	EVA	SI	NO	SI	NO	SI	NO
AR	4	2	5			4	1	3	4	
CO	3		1					1	1	
GR	3	2	1				1		1	
HE	6		4			3	5		5	
RA	4			3	3		7		7	
RC		4	1	3		3		3	1	2
Total	20	8	12	6	3	10	14	7	19	2

FV= Forma de vida, AR= Arbustos, CO=Cojines, GR=Gramíneas, HE=Hierbas  
 RA=Rosetas acaules, RC=Rosetas caulescentes.  
 CAP. SOB.=Capacidad de sobreenfriamiento, POT. HID.=Potencial hídrico  
 AMAX=tasa maxima de asimilación de CO<sub>2</sub>, AFE=Area foliar específica,  
 %AH= Porcentaje de agua en la hoja, EFECTO SI/NO=Se refiere a variación significativa de la variable entre las épocas húmeda y seca.

Basándose en este análisis, podemos señalar que en la parte baja de los gradientes existe una combinación de estrategias de evasión y tolerancia al estrés hídrico así como una combinación de alta y baja capacidad de sobreenfriamiento, con probablemente una tendencia a una mayor proporción de estrategias tolerantes al estrés hídrico y baja capacidad de sobreenfriamiento. En la parte alta del gradiente, una alta capacidad de sobreenfriamiento y la evasión al estrés hídrico son las estrategias principales, explicadas por el aumento de la frecuencia de las

especies asociadas a la forma de vida **RC**, sin embargo, en términos de número de especies, las estrategias señaladas para la parte baja del gradiente (tolerancia al estrés hídrico y baja capacidad de sobreenfriamiento) tienen mayor peso a lo largo del intervalo altitudinal estudiado en el presente trabajo.

Las variaciones encontradas en el patrón de estas estrategias, consecuencia de la respuesta de estos grupos a las limitantes ambientales (frecuencia de temperaturas congelantes nocturnas y baja precipitación), permiten definir aspectos importantes de la respuesta funcional de la vegetación de páramo:

- Los resultados del presente estudio apoyan la hipótesis acerca de la baja estabilidad funcional del paramo (Azócar et al 2000), si se analiza en términos de número de especies, sin embargo, los patrones encontrados para riqueza de especies utilizando los atributos capacidad de sobreenfriamiento y potencial hídrico a lo largo de ambos gradientes, muestran que la respuesta no es idéntica, por lo que en este contexto no necesariamente existe una baja estabilidad funcional.
- Si lo señalado en el párrafo anterior, se lleva a un nivel de comunidades, donde se está tomando en cuenta la riqueza, la frecuencia y el índice de composición florística de la vegetación, la importancia de las distintas respuestas encontradas para cada forma de vida y dentro de cada forma de vida cambia a lo largo del gradiente altitudinal, lo que nos hace pensar en patrones de respuesta diferentes si comparamos el paramo andino y el altiandino. Estos patrones de respuesta podemos explicarlos a través de dos ejes de variación: el aumento en la importancia de las rosetas caulescentes en el altiandino, lo que se traduce en un mayor peso de la alta capacidad de sobreenfriamiento y la evasión a la sequía y en un segundo eje, en otra escala, en el andino existe una mayor diversidad dentro de cada una de las formas de vida, donde particularmente para el caso de los arbustos, existen tanto especies con baja como alta capacidad de sobreenfriamiento.

## Comportamiento ecológico de las especies y pérdida de diversidad consecuencia de un probable calentamiento global

La figura V-12 muestra el óptimo altitudinal, amplitud e intervalo altitudinal de las distintas especies determinadas en el presente estudio para los gradientes **PG** (Fig. V-12a) y **PB** (Fig. V-12b).

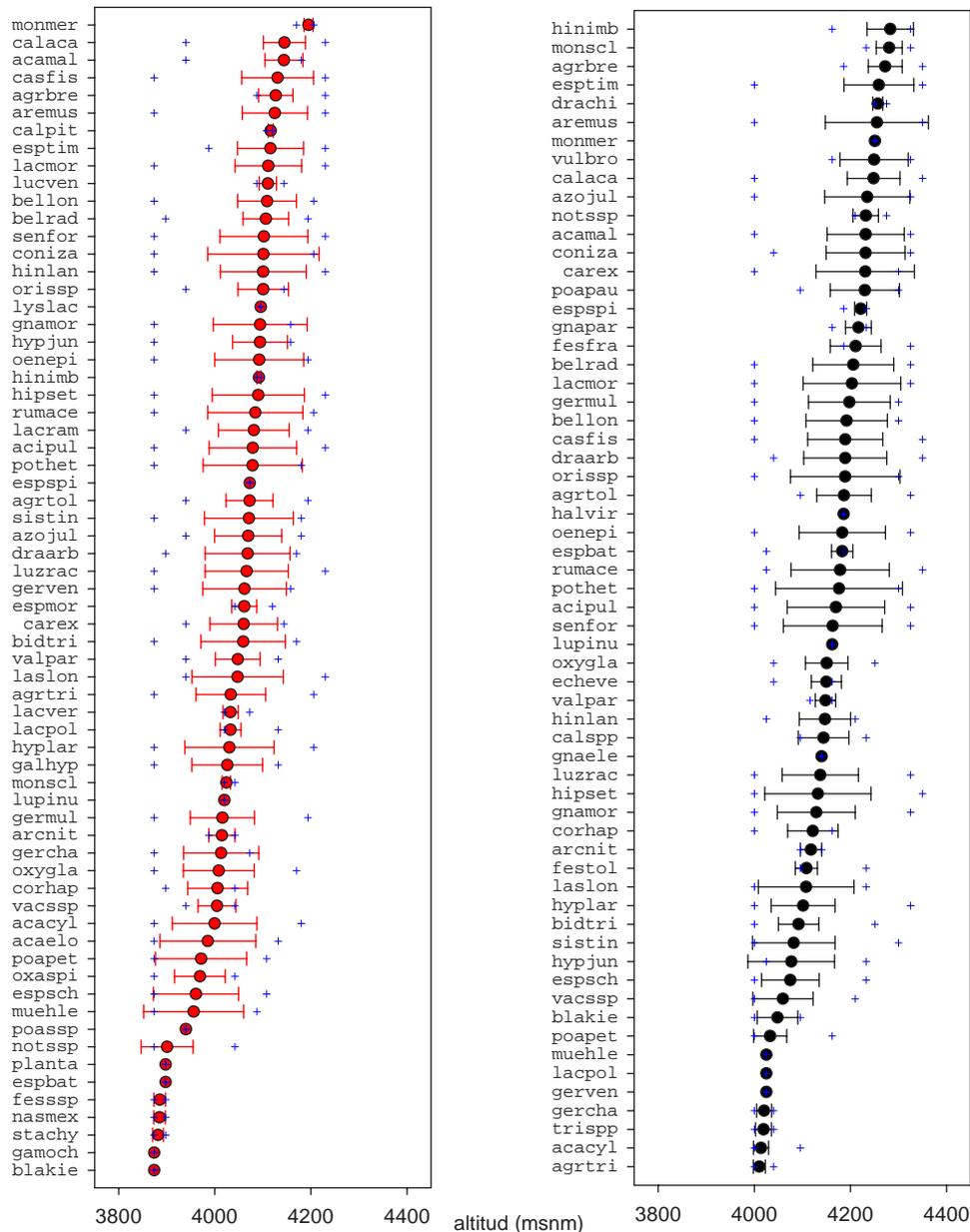


Figura V-12. Distribución altitudinal de las diferentes especies determinadas para el presente trabajo. PG=(rojo), PB=(negro), los círculos corresponden a los óptimos altitudinales estimados por el método de promedios ponderados (pp), las barras de error son la amplitud estimada por pp y las cruces azules corresponden a la mínima y máxima altitud a la cual la especie fue registrada (intervalo altitudinal). Los nombres a los cuales equivalen los códigos se muestran en la tabla V-3.

Tabla V-3. Nombres, forma de vida a la cual pertenecen y código de referencia de las especies identificadas en el presente estudio.

Nombre	Codigo	FV	Nombre	Codigo	FV
<i>Acaena elongata</i>	acaelo	AR	<i>Galium hypocarpium</i>	galhyp	HE
<i>Arcitophyllum nitidum</i>	arcnit	AR	<i>Gamochoaeta americana</i>	gamoch	HE
<i>Draba arbuscula</i>	draarb	AR	<i>Geranium chamaense</i>	gercha	HE
<i>Hinterhubera lanuginosa</i>	hinabi	AR	<i>Geranium multiceps</i>	germul	HE
<i>Hinterhubera imbricata</i>	hinimb	AR	<i>Geranium venezuelae</i>	gerven	HE
<i>Hypericum juniperinum</i>	hypjun	AR	<i>Gnaphalium domingense</i>	gnaele	HE
<i>Hypericum laricifolium</i>	hyplar	AR	<i>Gnaphalium moritzianum</i>	gnamor	HE
<i>Lachemilla polylepis</i>	lacpol	AR	<i>Gamochoaeta paramora</i>	gnapar	HE
<i>Monticalia sclerosa</i>	monscl	AR	<i>Halenia viridis</i>	halvir	HE
<i>Oxylobus glanduliferus</i>	oxygla	AR	<i>Lachemilla moritziana</i>	lacmor	HE
<i>Stachys venezuelana</i>	stachy	AR	<i>Lachemilla ramosissima</i>	lacram	HE
<i>Valeriana parviflora</i>	valpar	AR	<i>Lasiocephalus longepenicillatus</i>	laslon	HE
<i>Acicahne pulvinata</i>	acipul	CO	<i>Lupinus meridanus</i>	lupinu	HE
<i>Arenaria musciformis</i>	aremus	CO	<i>Lysipomia laciniata</i>	Lyslac	HE
<i>Azorella julianii</i>	azojul	CO	<i>Montia meridensis</i>	monmer	HE
<i>Lucilia kunthiana</i>	lucven	CO	<i>Noticastrum</i> sp	notssp	HE
<i>Agrostis breviculmis</i>	agrbre	GR	<i>Oritrophium</i> sp	orissp	HE
<i>Agrostis toluensis</i>	agrtol	GR	<i>Oxalis spiralis</i>	oxaspi	HE
<i>Agrostis trichoides</i>	agrtri	GR	<i>Potentilla heterosepala</i>	pothet	HE
<i>Calamagrostis pittieri</i>	calpit	GR	<i>Rumex acetosella</i>	rumace	HE
<i>Calamagrostis</i> sp.	calssp	GR	<i>Senecio formosus</i>	senfor	HE
<i>Carex</i> sp	carex	GR	<i>Vaccinum</i> sp	vacssp	HE
<i>Cortaderia hapalotricha</i>	corhap	GR	<i>Acaena cylindrostachya</i>	acacyl	RA
<i>Festuca fragilis</i>	fesfra	GR	<i>Acaulimalva acaulis</i>	acamal	RA
<i>Festuca</i> sp	fesssp	GR	<i>Belloa longifolia</i>	bellon	RA
<i>Festuca toluensis</i>	festol	GR	<i>Belloa radians</i>	belrad	RA
<i>Luzula racemosa</i>	luzrac	GR	<i>Calandrinia acaulis</i>	calaca	RA
<i>Muehlenbergia ligularis</i>	muehle	GR	<i>Draba chionophilla</i>	drachi	RA
<i>Nasella mexicana</i>	nasmex	GR	<i>Hipochaeris setosa</i>	hipset	RA
<i>Poa pauciflora</i>	poapau	GR	<i>Lachemilla verticillata</i>	lacver	RA
<i>Poa petrosa</i>	poapet	GR	<i>Oenothera epilobiifolia</i>	oenepi	RA
<i>Poa</i> sp	poassp	GR	<i>Plantago linearis</i>	planta	RA
<i>Sisyrinchium tinctorum</i>	sistin	GR	<i>Espeletia batata</i>	espbat	RC
<i>Trisetum</i> sp	trispp	GR	<i>Espeletia moritziana</i>	espmor	RC
<i>Vulpia bromoides</i>	vulbro	GR	<i>Espeletia schultzei</i>	espsch	RC
Asteraceae	ast001	HE	<i>Espeletia spicata</i>	espspi	RC
<i>Bidens triplinervia</i>	bidtri	HE	<i>Espeletia timotensis</i>	esptim	RC
<i>Blakieella bartsiaefolia</i>	blakie	HE			
<i>Castilleja fissifolia</i>	casfis	HE	FV = Forma de Vida AR= Arbusto, CO= Cojín,		
<i>Coniza</i> sp.	coniza	HE	GR= Gramínea, HE= Hierba,		
<i>Echeverria</i> sp	echeve	HE	RA= Roseta acaule, RC = Roseta caulescente		

Obsérvese cómo las especies con intervalo y amplitud restringido(a) se encuentran dispuestas de manera dispersa a lo largo de ambos gradientes, sin embargo existen seis o siete especies por gradiente, de intervalo muy restringido, en la parte baja de ambos, lo cual puede ser un efecto del sesgo muestral hacia los extremos del gradiente.

Por otra parte, no existen diferencias significativas entre la variación de la amplitud altitudinal por forma de vida para cada gradiente (Fig. V-13).

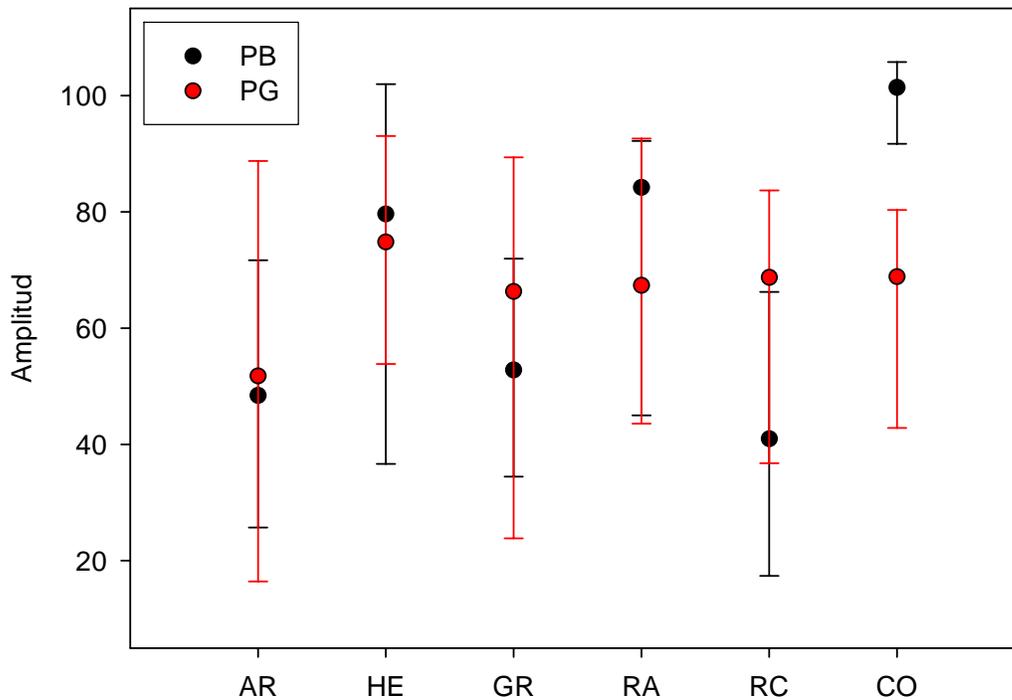


Figura V-13. Mediana e intervalo del 25% y 75% de los valores de las amplitudes altitudinales para cada forma de vida por gradiente.

Esto es importante, ya que, para generar hipótesis acerca del efecto de la pérdida de especies, si vamos a eliminar aquellas de intervalo y amplitud restringido(a), es necesario saber a priori si existe alguna relación entre el intervalo altitudinal y la forma de vida.

En el caso de los **CO**, las diferencias tan marcadas en la mediana y el 25% y 75% de la amplitud entre gradientes, se explican porque este grupo está limitado a cuatro especies, de las cuales tres tienen amplitudes grandes (en promedio:  $86,6 \pm 6,6$  metros), pero en **PG**, existe una especie más cuya amplitud es muy restringida (*Lucilia kunthiana*, 17.8 metros).

Si analizamos qué ocurre con los intervalos altitudinales por forma de vida para ambos gradientes, tampoco hay diferencias significativas entre ellos (Fig. V-14).

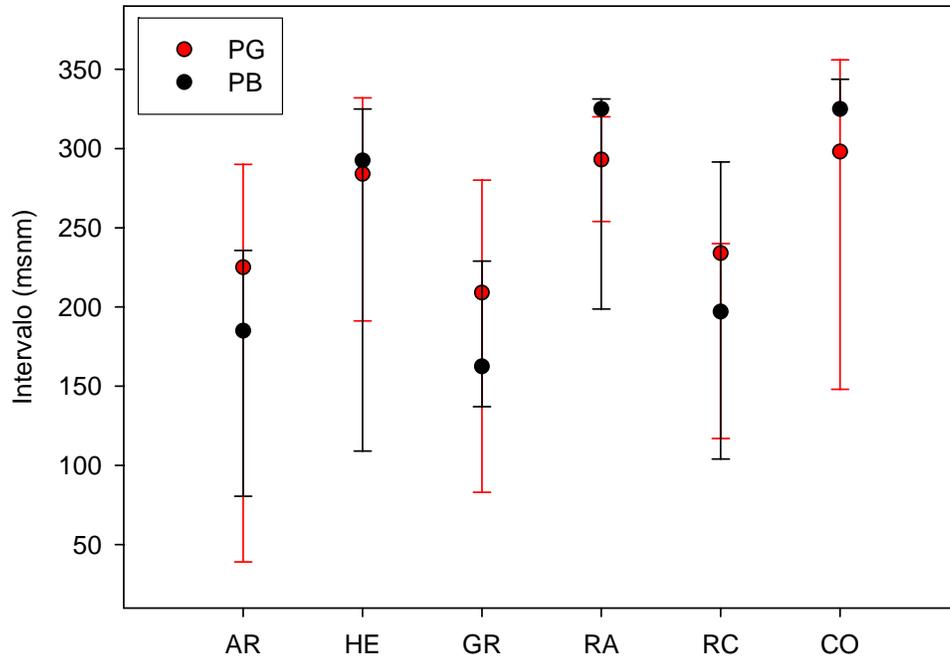


Figura V-14. Mediana e intervalo del 25% y 75% de los valores de las intervalos altitudinales para cada forma de vida por gradiente.

La figura V-15 muestra el dendrograma resultado del análisis de la amplitud y el intervalo por gradientes para cada una de las especies.

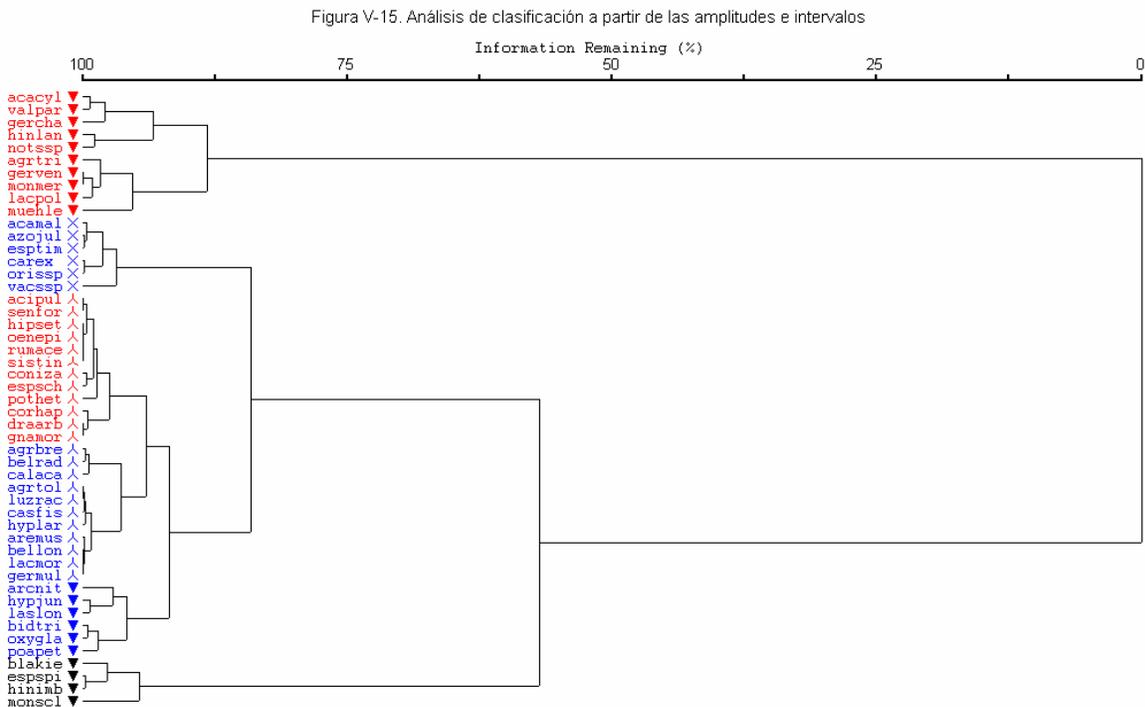


Figura V-15. Análisis de clasificación a partir de las amplitudes e intervalos por gradiente para cada especie. Los símbolos y colores muestran los seis grupos.

Para cada uno de estos 6 grupos, se estimó el promedio y desviación estándar y se colocaron en orden creciente de amplitud e intervalo por gradiente (Tabla V-4).

Tabla V-4. Orden creciente del promedio de las amplitudes y los intervalos para los distintos grupos obtenidos del análisis de clasificación.

El número en negrillas corresponde a los grupos del dendrograma ("D"); **PB** se refiere al promedio para el gradiente Piedras Blancas y **PG** para Pico Gavilán.

Grupos "E", son los nuevos grupos "experimento" obtenidos al ordenar el promedio de las amplitudes e intervalos de los grupos "D".

Los valores entre paréntesis corresponden a la desviación estándar.

Grupos "D"	Grupos "E"	Promedio de la Amplitud		Promedio del Intervalo	
<b>2PG</b>	I	<b>2</b>	3(4)	<b>2</b>	8(10)
<b>1PB, 2PB</b>	II	<b>1</b>	15(17)	<b>1</b>	47(58)
		<b>2</b>	33(16)	<b>2</b>	100(48)
<b>1PG, 3PG, 4PB</b>	III	<b>4</b>	55(32)	<b>4</b>	185(75)
		<b>3</b>	57(15)	<b>3</b>	205(54)
		<b>1</b>	63(18)	<b>1</b>	220(101)
<b>3PB, 4PG, 5PB, 5PG, 6PB, 6PG</b>	IV	<b>5</b>	65(31)	<b>4</b>	242(95)
		<b>4</b>	73(27)	<b>6</b>	297(52)
		<b>5</b>	76(21)	<b>6</b>	300(62)
		<b>3</b>	87(19)	<b>3</b>	302(49)
		<b>6</b>	91(22)	<b>5</b>	304(58)
		<b>6</b>	93(12)	<b>5</b>	308(64)

Esto permitió establecer cuatro grupos a partir de los cuales se hicieron tres "experimentos" de probables especies que se extinguirían localmente, cambiándolas a "ausentes" en la matriz original de 128 UM. Por ejemplo (ver en detalle las especies por gradiente en el anexo V-3), la eliminación de una especie perteneciente a determinado grupo podía ocurrir en un gradiente y en otro no.

Los promedios de intervalos y amplitudes de estos cuatro grupos se exponen en la figura V-16. Existen diferencias significativas entre todos los grupos, (analizando intervalos y amplitudes por separado) menos entre I y II.

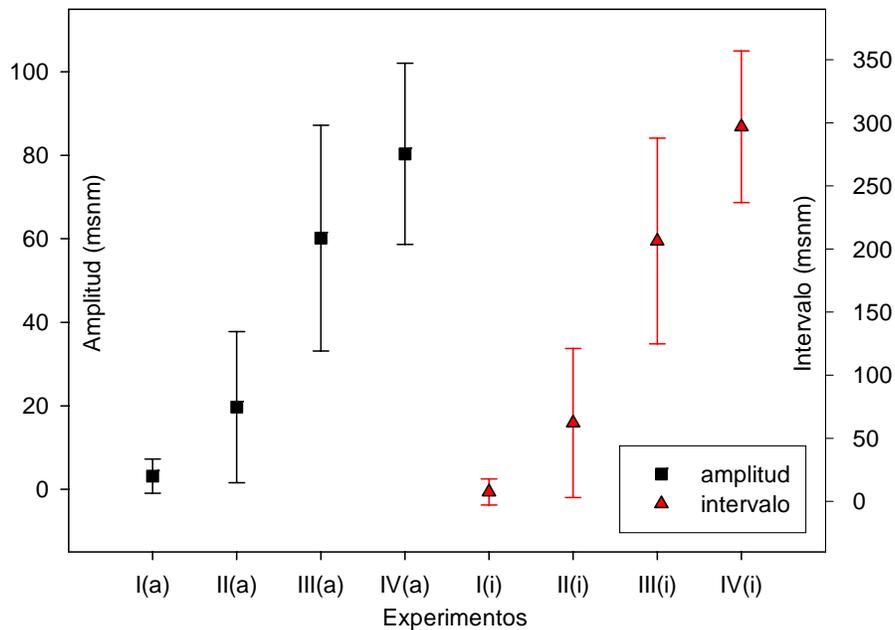


Figura V-16. Valores promedio y error estándar para los grupos establecidos a partir del análisis de clasificación. (a)= amplitud, (i)= intervalo.

Al eliminar las especies (por gradiente) de los grupos I, I+II y I+II+III, únicamente se observan cambios importantes en el tercer experimento (I+II+III) (Fig. V-17 a, b,c), para la frecuencia de las **RC** y **HE** en **PG** y **AR** en **PB**.

En las **RC(a)**, la frecuencia disminuye a partir de una de 4120 msnm alcanzando valores iguales a cero. Las **HE (b)**, aumentan en frecuencia a partir de los 4170 y en el caso de las **AR (c)** la frecuencia, mantienen un patrón similar a la comunidad natural, sin embargo su frecuencia alcanza valores cercanos e iguales a cero a partir de los 4233 msnm.

Si analizamos por gradiente, el coeficiente de variación (**CV**) de la diferencia entre la complejidad estructural ( $\Delta(S)$ ) de la comunidad natural y el tercer experimento, para cada forma de vida (Fig. V-18), se observa una tendencia interesante donde el grupo con las mayores variaciones de **CV** son las **RC** y aquellas con la menor variación son las **CO**. En la parte superior, siguiendo a las **RC**, están **AR** y **HE**, cuyo orden se intercambia entre gradientes; posteriormente están **RA** y **GR**, con valores similares a **CO**, y al igual que el caso anterior para **AR** y **HE**, se invierten su orden entre gradientes.

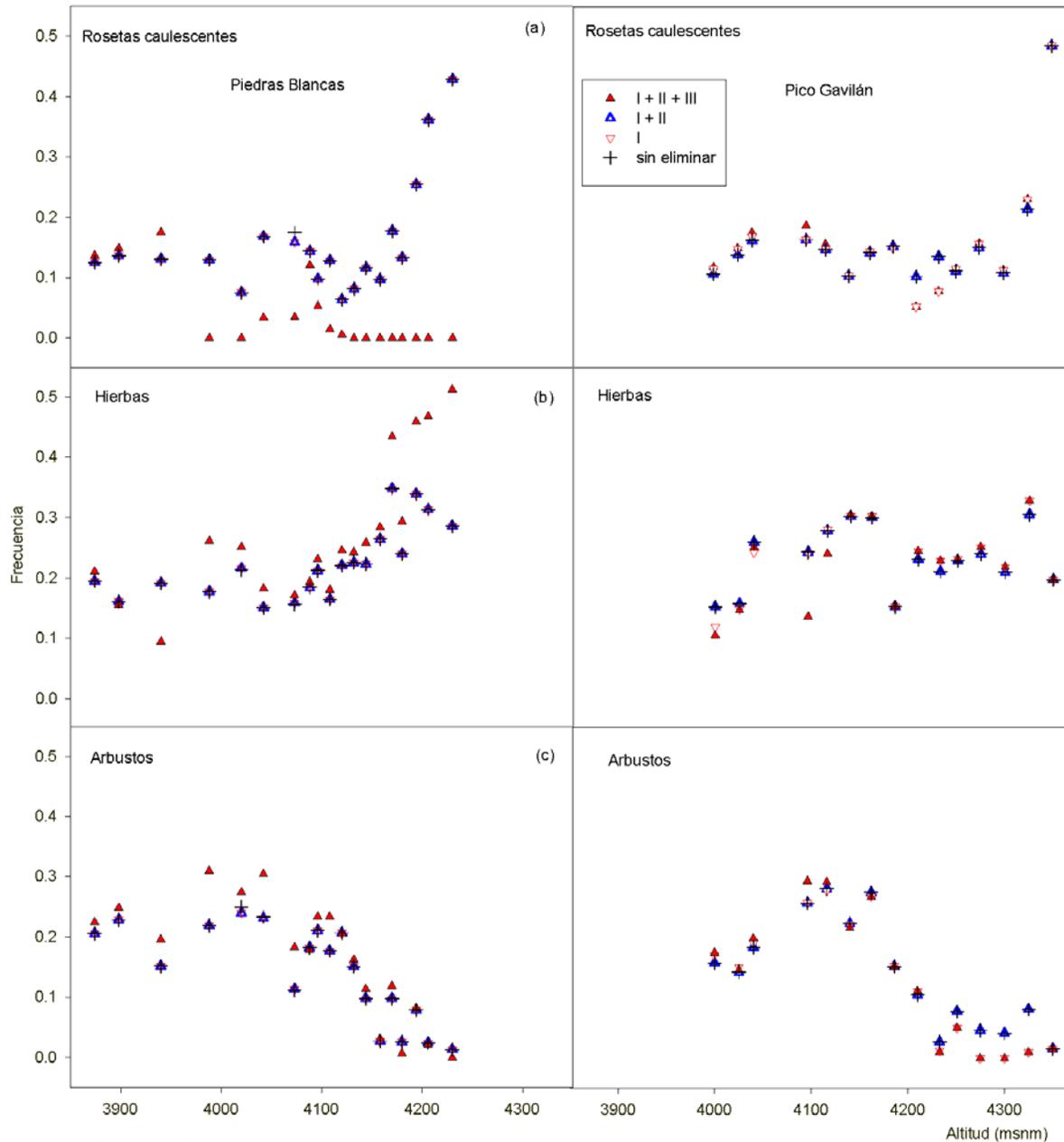


Figura V-17. Frecuencia por altitud de las diferentes formas de vida para los experimentos de extinción local de especies.

Esta tendencia es interesante, si analizamos el orden que presentan las especies en la figura 18 en términos de su altura, capacidad de sobreenfriamiento y respuesta al estrés hídrico.

Las formas de vida de la parte superior (**RC**, **AR** y **HE**), todas están “despegadas” del suelo (sus tamaños están en un intervalo entre 50 y 200 centímetros de altura), además en términos térmicos, **RC** está en un extremo con la mayor capacidad de sobreenfriamiento, seguida por las

**AR**, donde tenemos especies con alta y baja capacidad de sobreenfriamiento, y por último **HE**, cuya capacidad de sobreenfriamiento es baja. En términos hídricos las **RC** son evasoras y **AR** y **HE**, tolerantes al estrés hídrico, comparten la característica de no presentar diferencias en sus **AMAX** entre épocas. En orden de tamaño, en general estas formas de vida siguen la secuencia **RC, AR y HE**.

Para las otras tres formas de vida **GR, RA y CO**, ocurre una tendencia similar al primer caso, podemos establecer un “gradiente respuesta” en términos térmicos: **GR** en ambos extremos de gradiente térmico, presenta especies con alta y baja capacidad de sobreenfriamiento y en el medio **RA** seguida por **CO**. En orden de tamaño las GR son las de mayor altura, seguidas por las **RA** y **CO** que están muy cercanas al suelo. En términos hídricos en este caso no hay una tendencia tan clara como en las tres formas de vida anteriores.

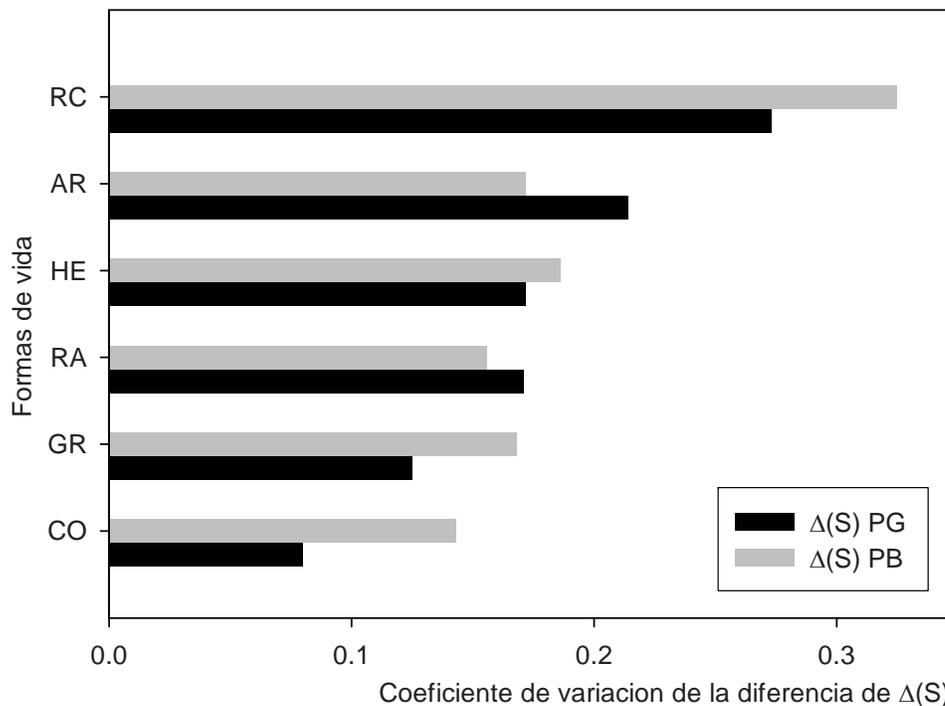


Figura V-18. Coeficiente de variación de la diferencia de la complejidad estructural entre la comunidad natural y el tercer experimento para las distintas formas de vida.

En términos de la mayor variación de la diferencia entre la comunidad natural y el tercer experimento para  $\Delta(S)$ , las **RC** estarían afectadas en mayor grado por una extinción local de las especies de amplitud e intervalo restringido, seguidas por **AR** en el gradiente **PG** y **HE** en el

gradiente **PB**. Esto llevaría a una disminución de la diversidad de respuestas funcionales que se expuso en la primera parte de los resultados, especialmente por la reducción en el aporte de las rosetas caulescentes y los arbustos, los primeros un grupo evasor del estrés hídrico y de alta capacidad de sobreenfriamiento, y el segundo, tolerante a la sequía, pero con diversidad de respuestas de alta y baja capacidad de sobreenfriamiento.

El coeficiente de variación de la diferencia de la entropía (H(S)) y la complejidad total (L(S)) entre la comunidad natural y el tercer experimento para las distintas formas de vida (Fig. V-19), muestra otros aspectos consecuencia de la extinción local de especies:

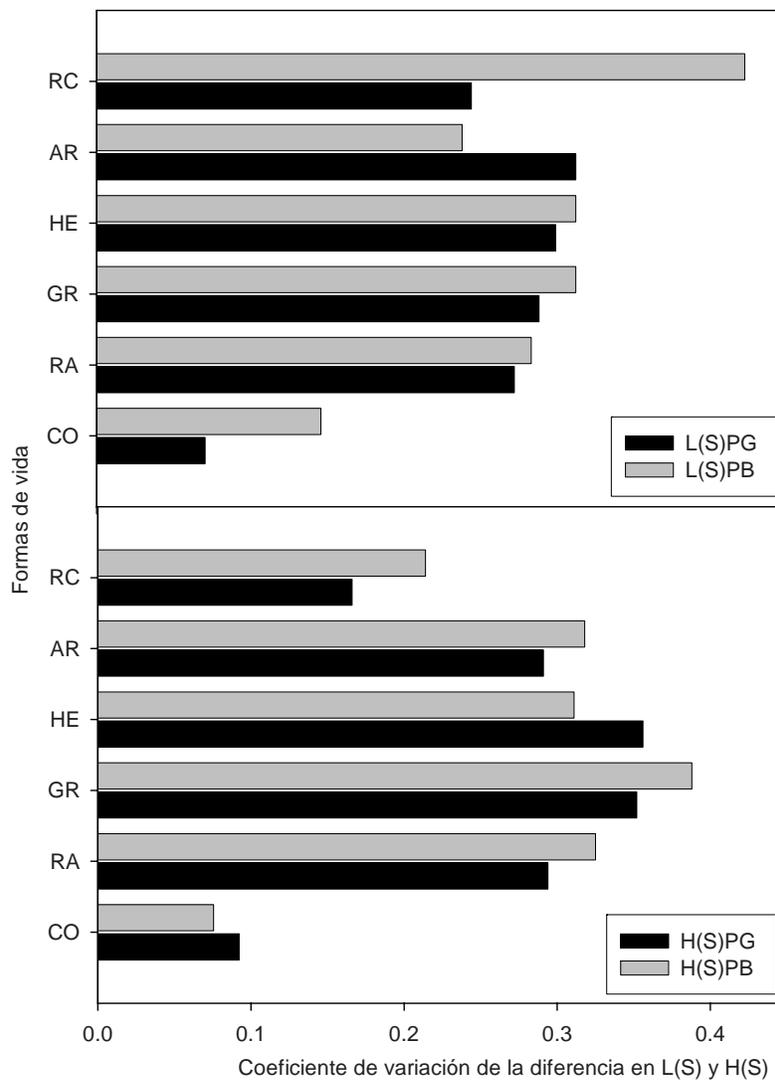


Figura V-19. Coeficiente de variación de la diferencia de la entropía y la complejidad total entre la comunidad natural y el tercer experimento para las distintas formas de vida.

- Las **RC**, para el gradiente **PB**, presentan las mayores variaciones en la complejidad total y las **CO** las menores, el resto de las formas de vida, con excepción de los **AR** para el gradiente **PB** y **RC** para el gradiente **PG**, presentan valores del coeficiente de variación de la diferencia para **L(S)** entre la comunidad natural y el tercer experimento similares.
- Las **GR** muestran el mayor coeficiente de variación de la diferencia entre la comunidad natural y el tercer experimento para **H(S)** en el gradiente **PB** y los **CO** el menor valor de esta variable para ambos gradientes. Las **RC**, presentan valores intermedios entre **CO** y el resto de las formas de vida (**AR**, **HE** y **RA**), cuyos valores son similares.

En otras palabras, la diversidad (**H(S)**), de las **GR** y la complejidad total (**L(S)**) de las **RC** para el gradiente **PB**, son los aspectos donde se observa el mayor efecto de la extinción local de especies, si lo comparamos con el resto de las formas de vida.

En los gradientes estudiados hay un total de 89 especies de las cuales 21 son endémicas (23,60 %). Al aplicar el experimento de extinción local, 26 especies desaparecerían y 11 de éstas son endémicas.

Si al análisis de la figura V-18 y V-19 le agregamos cuales especies son endémicas (**E**), en el caso de las **RC**, 100% de las especies son **E** y de 6 especies 2 desaparecerían, en los **AR** de 12 especies (42% **E**) desaparecen 8 y de éstas 3 son **E**, en **HE** de 34 especies (12% **E**) 9 desaparecen y 3 son **E**, para **GR** de 24 especies (8% **E**) 4 desaparecerían y una es **E**, para **RA** de 10 especies (20% **E**) 2 desaparecerían y una es **E** y en el caso de las **CO** de 4 especies (40% **E**) sólo una no **E** desaparece.

El gradiente de extinción de especies de amplitud e intervalo restringido entonces tiene tres ejes de importancia: tamaño de las plantas, endemismo y capacidad de sobreenfriamiento, donde la forma de vida (**RC**) con tamaños entre 60 y 200 centímetros, alta capacidad de sobreenfriamiento, **E** del 100% y son el grupo más afectado, seguido por los **AR**, (40-150cm), donde existen especies con alta y baja capacidad de sobreenfriamiento y un grado de **E** del 42% y así hasta los **CO**, con baja capacidad de sobreenfriamiento y 40% de **E**.

En la figura V-20 se muestra un ejemplo de la integración señalada en el párrafo anterior: obsérvese como la superficie de respuesta se hace menos uniforme a medida que disminuye el tamaño de las plantas y/o el endemismo, lo que podemos asociar con una mayor diversidad funcional en términos de respuestas de las especies con respecto a su capacidad de sobreenfriamiento a lo largo de gradientes altitudinales. Esta figura permite entonces llevarnos a la hipótesis de que no sólo existe una diferencia en términos de la respuesta, debido a los cambios en términos de comunidades entre las formas de vida, sino que además, a lo largo del gradiente altitudinal analizado, la repuesta al estrés térmico se hace más diversa en la medida que las especies están mas cercanas al suelo y/o la proporción de endemismo disminuye.

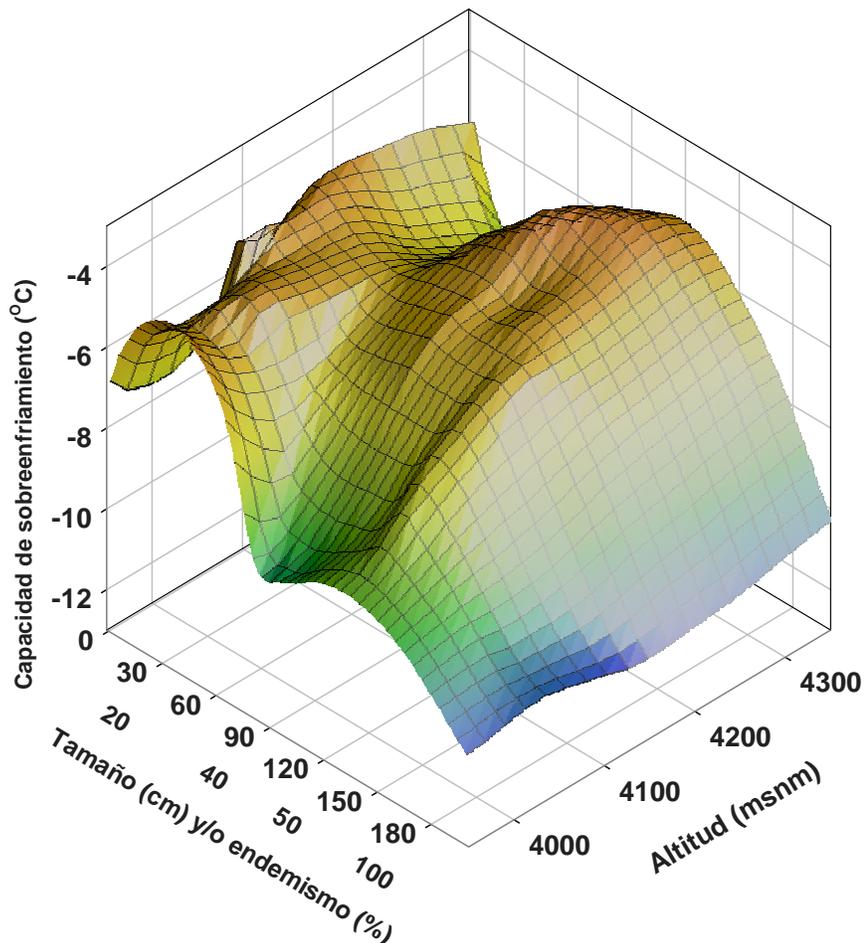


Figura V-20. Relación entre la capacidad de sobreenfriamiento, la altitud y el tamaño y/o endemismo de distintas especies del páramo en Venezuela

## Discusión y consideraciones finales

En la introducción se plantearon seis hipótesis alrededor de las cuales se intenta explicar la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas; los resultados del presente trabajo señalan que probablemente la relación entre estas dos características en el ecosistema Páramo es del tipo Idiosincrática, ya que a pesar de la disminución abrupta del número de especies a partir de determinada altitud, dentro de este sistema entra en juego “el tipo” de especies, lo que permite establecer diferencias importantes en la respuesta funcional entre el Páramo Andino y el Altiandino.

Ya que no existe variación a lo largo de ambos gradientes de la estructura numérica de las comunidades, es interesante pensar en el hecho de cómo a pesar de mantenerse la relación de dominancia entre las especies, es el cambio en la composición de las mismas lo que “agrega” diversidad funcional a este sistema. Si analizamos nuestros resultados a la luz de la variación de la hipótesis de redundancia planteada por Walker (1999), en líneas generales, la parte baja de ambos gradientes está dominada por un arbusto (**AR**), *Hypericum laricifolium*, las partes intermedias está dominado por un cojín (**CO**) *Aciachne pulvinata* y un arbusto *H. laricifolium*, y en la parte alta la especie con mayor frecuencia es una roseta caulescente (**RC**) *Espeletia timotensis*; posteriormente dentro de las especies mas frecuentes están para la parte baja *Espeletia schultzii* (**RC**), *Castilleja fissifolia* (hierba, **HE**), *Hipochaeris setosa* (roseta acaule, **RA**) y algunas gramíneas (**GR**) como *Nasella mexicana*, *Festuca tolusensis*, *Agrostis trichoides* y *Luzula racemosa*. En la parte alta de ambos gradientes en segundo lugar, en términos de frecuencia, están *Hipochaeris setosa* (**RA**), *Castilleja fissifolia* (**HE**), *Senecio formosus* (**HE**) y *Rumex acetosella* (**HE**). La mayoría de estas especies tienen sus “equivalentes funcionales” en términos de respuesta, dentro de las especies poco frecuentes para la parte baja del gradiente, por lo que de manera preliminar podemos afirmar que la hipótesis planteada por Walker (1999) acerca de la relación en términos funcionales entre las especies muy frecuentes y poco frecuentes se cumple en el Páramo Andino, no así en la parte alta donde en muchos casos la

única especie, por ejemplo de **RC**, es *E. timotensis*. Sin embargo, al menos en el caso de **HE** y **GR** es importante ampliar el número de especies estudiadas a nivel de individuo, para poder afirmar esta idea de manera más contundente.

Existen diversos ejes de “variación funcional” donde el tamaño de los individuos, que a su vez puede relacionarse con un tipo particular de microclima, es una de las características principales que “definen” el ámbito de respuesta o la diversidad funcional de los grupos establecidos. Esto apoya la hipótesis planteada por Azócar et al (1988) y luego puesta a prueba por Squeo et al (1991) y Rada et al (1992) donde para este tipo de sistema, el gradiente de temperatura que se establece entre el aire y el suelo son determinantes en el tipo de respuesta encontrada en las diferentes especies en términos térmicos. Sin embargo es importante acotar, que dentro de cada forma de vida, especialmente según los resultados de este trabajo para gramíneas y arbustos, existe una diversidad de respuestas, que permitiría agregarle un tercer eje a la relación entre tamaño y capacidad de sobreenfriamiento, que probablemente pueda relacionarse con aspectos hídricos, o en otra escala de análisis, con asociación entre especies. Este último aspecto queda abierto como una gran pregunta a desarrollar, ya que existe un importante número de trabajos que exploran este tema en sistemas con altos niveles de estrés abiótico, encontrando que el papel de la interacción a través de la facilitación aumenta en importancia relativa con respecto a las interacciones de competencia (Bertness y Callaway 1994, Pugnaire y Luque 2001, Callaway et al 2002, Bruno et al 2003, Schenk et al 2003, Wilby y Shachack 2004). En el caso de **RA**, **RC** y **CO**, existe un patrón más “homogéneo” en la respuesta, sin embargo, como se pudo ver para el caso de *E. moritziana*, esta especie no mantiene el patrón general del resto de aquellas de su grupo (**RC**). El caso de las **HE** es aún un gran grupo sin explorar, ya que a pesar de haber encontrado “homogeneidad” de respuestas ecofisiológicas dentro del mismo, abarca un gran número de especies, por lo que creo debe explorarse un número mayor de especies, de manera de “asegurar” la probable homogeneidad dentro del grupo. Este trabajo se limitó a la determinación de capacidad de sobreenfriamiento,

sin embargo para la definición de estrategias de evasión o tolerancia a las temperaturas congelantes, se requiere de la determinación de temperatura de daño. Esta última variable permitiría profundizar mas allá de la respuesta, de manera de permitirnos establecer “estrategias”, con respecto a filtros ambientales como son las temperaturas congelantes.

La aproximación al problema de esta tesis se hizo a través de la idea de Grupos Funcionales, pero ¿Por qué no los definimos?, recordemos la Fig. V-11, que es una medida de la “incertidumbre” dentro de cada forma de vida, con respecto a variables a nivel de individuo. Pienso que cuando se tenga al menos el 50 % de información de cada grupo, podremos entonces “sumergirnos” dentro de un terreno cuantitativo que permita la determinación de grupos funcionales “respuesta”, sin partir a priori de las formas de vida, que sin embargo son una buena aproximación, al menos para entender y acercarnos a los cambios funcionales que pueden encontrarse a lo largo de gradientes altitudinales entre dos pisos altitudinales como son el Páramo andino y altiandino. Por otra parte es necesario medir un conjunto de variables relacionadas con “soft traits”, que permitirán definir grupos funcionales “efecto”, para posteriormente hacer una comparación entre los grupos respuesta y efecto, de manera de analizar los aspectos en los cuales existe solapamiento entre ambas clasificaciones.

Con respecto al efecto del calentamiento global sobre la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento del sistema páramo, el presente trabajo predice una probable disminución de la diversidad funcional del sistema consecuencia de la pérdida de especies de intervalo y amplitud restringido(a). Las especies más afectadas son aquellas que están contenidas dentro de las formas de vida rosetas caulescentes (**RC**) y arbustos (**AR**), cuyas especies son las de mayor peso tanto en términos de frecuencia, así como en aspectos relacionados con la diversidad de respuestas de estos grupos a la vegetación de Páramo: los **AR** por las variaciones dentro del grupo y las **RC** que establece diferencias importantes entre el páramo andino y el altiandino; esto último permite establecer diferencias en términos de diversidad funcional como sugieren Wellnitz y Poff (2001).

***Desprenderse de la realidad***

***para escondernos en alguna esquina o grieta***

***llamada causalidad o azar***

***y así, desnudos, sorprendemos a la señora "R",  
la acorralamos,***

***a ver si nos suelta un pedacito de la tan deseada verdad que perseguimos.***

*... Disfruté tanto tanto cada parte  
y gocé tanto tanto cada todo  
que me duele algo menos cuando partes  
porque aquí te me quedas de algún modo...*

*... Si uno fuera a llorar cuando termina  
no alcanzarán las lágrimas a tanto  
nuestras horas de amor casi divinas  
es mejor despedirlas con un canto...*

Silvio Rodriguez

## Bibliografía

- Abramson N. 1980. Teoría de la información y codificación. Mc Graw Hill. 81-102 pp.
- Alados C.L. y Weber D.N. 1999. Lead effects on the predictability of reproductive behavior in fathead minnows (*Pimephales promelas*): a mathematical model. Environ. Toxicol. Chem. 18:2392–2399.
- Alados C.L., Pueyo Y., Giner M.L., Navarro T., Escos J., Barroso F., Cabezudo B. y Emlen J. M. 2003. Quantitative characterization of the regressive ecological succession by fractal análisis of plant spatial pattern. Ecological Modelling. 163: 1-17.
- Allen T.F.H. y Starr T. B.. 1988. *Hierarchy. Perspective for Ecological Complexity*. The University of Chicago Press, Chicago. 310 pp.
- Alvizu P.E., Fariñas M.R., Erazo C., Azócar A. y Silva J.. 2001 Complejidad de la vegetación en un gradiente altitudinal de los andes venezolanos. IV Escuela Taller Interdisciplinario de Sistemas Complejos Margarita, Venezuela
- Anand M. 2000. The fundamentals of vegetation change-complexity rules. Acta Biotheoretica. 48:1-14.
- Anand M. y Orlóci L. 1996. Complexity in plant communities: The notion and quantification. Journal of Theoretical Biology. 179:179–186.
- Anand M y Orlóci L. 2000. On hierarchical partitioning of an ecological complexity function. Ecological Modelling. 132:51 - 62
- Andrew N.R., Rodgerson L. y Dunlop M. 2003. Variation in invertebrate–bryophyte community structure at different spatial scales along altitudinal gradients. Journal of Biogeography. 30:731–746.
- Azócar A. y Monasterio M. 1980. Caracterización ecológica del clima en el páramo de mucubaji. en: Monasterio M. (ed.). *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Universidad de Los Andes, Mérida. 207-223 pp.
- Azócar A. y Monasterio M. 1980b. Estudio de la variabilidad Meso y Micro climática del páramo de mucubaji. en: Monasterio M. (ed.). *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Universidad de Los Andes, Mérida. 225-262 pp.
- Azócar A., Rada F. y Goldstein G. 1988. Freezing tolerance in *Draba chionophila*, a “miniature” caulescent rosette species. Oecologia. 75: 156-160.
- Azócar A., Rada F. García-Nuñez C. 2000. Aspectos Ecofisiológicos para la conservación de ecosistemas tropicales contrastantes. Boletín de la sociedad de Botánica de México. 65: 89 – 94.
- Bai-Lian L. 2000. Fractal geometry applications in description and analysis of patch patterns and patch dynamics. Ecological Modelling. 132:33-50.
- Baruch Z. 1979. Elevational differentiation in *Espeletia schultzei*, a giant rosette plant in the venezuelan páramos. Ecology 60:85-98.
- Baruch Z. 1982. Patterns of energy content in plants from the Venezuelan paramos. Oecologia. 55:47-52.
- Baruch Z. 1984. Ordination and classification of vegetation along an altitudinal gradient in the Venezuelan páramos. Vegetatio. 55:115- 126
- Bar-Yam Y. 1997. *Dynamics of Complex Systems*. Cambridge, Perseus Press xvi+838
- Bascompte J. y Vila C. 1997. Fractals and search paths in mammals. Landscape Ecology 12: 213-221.
- Beck E., Senser M., Scheibe R., Steiger H. y Pongratz P. 1982. Frost avoidance and freezing tolerance in Afroalpine “giant rosette” plants. Plant, Cell and Environment. 5:215-222.
- Beck E., Schulze E., Senser M. y Scheibe R. 1984. Equilibrium freezing of leaf water and extracellular ice formation in Afroalpine “giant rosette” plants. Planta. 162:276-282.
- Bertness M. y Callaway R. 1994. Positive interactions in communities. Trends in Ecology and Evolution. 9: 191-193.
- Bhattarai K.R. y Vetaas O.R. 2003 Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal.

- Global Ecology & Biogeography. 12:327–340.
- Borda de Agua L., Hubbell S.P. y McAllister M. 2002 Species-Area Curves, Diversity Indices, and species abundance distributions: A multifractal analysis. *American Naturalist* 159(2):138-155.
- Bossomaier T.R.J. y Green, D.G. 2000. *Complex systems*. Cambridge University 413 pp.
- Box E. 1996. Plant functional types and climate at global scale. *Journal of Vegetation Science*. 7(3):309-320
- Brehm G., Sussenbach D. y Fiedler K. 2003 Unique elevational diversity patterns of geometrid moths in an Andean montane rainforest. *Ecography* 26:456–466,
- Briceño B. 1992. Estudios ecofisiológicos de dos especies del género *Lupinus* L. que crecen a lo largo de un gradiente altitudinal en la cuenca del Río Chama. Mérida. Tesis de Maestría Universidad de Los Andes 178 pp.
- Bruno J.F. Stachowicz J.J. y Bertness M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in ecology and evolution*. 18:119-125.
- Burrough P.A. 1983. Multiscale sources of spatial variation in soil. I The application of fractal concepts to nested levels of soil variation. *J. Soil Sci.* 34: 577 – 597.
- Cabido M., Ateca N., Astegiano M.E. y Anton A.M. 1997 Distribution of C3 and C4 grasses along an altitudinal gradient. *Journal of Biogeography*. 24:197-204.
- Cabrera H.M., Rada F. y Cavieres L. 1998. Effects of temperature on photosynthesis of two morphologically contrasting plant species along an altitudinal gradient in the tropical high andes. *Oecologia*. 114:145-152
- 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(3):189-194.
- Callaway R.M., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze A., Lortie C.J., Michaler R., Paolini L., Pugnaire F.I., Newingham B., Aschehoug E.T., Armas C., Kikvidze D y Cook B.J. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*. 417:844-848.
- Chapin F.S.III., Bret-Harte M.S., Hobbie S.E. y Zhong H. 1996. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science*. 7(3):347-358.
- Chapin F.S.III. y Körner C. 1996. Arctic and Alpine Biodiversity: Its Patterns, causes and ecosystem consequences. en: Mooney H.A., Cushman J.H., Medina E., Sala O.E. y Schultze E-D.(eds) *Functional roles of Biodiversity: a global perspective*. SCOPE 55 John Wiley & Sons :7-32 pp.
- Chapin F.S.III, Sala O.E., Burke I.E., Grime J.P, Hooper D.U., Lauenroth W.K., Lombard A., Mooney H.A., Mosier A.R., Naeem S., Pacala S.W., Roy J., Steffen W-I, y Tilman D. 1998. Ecosystem Consequences of Changing Biodiversity: Experimental evidence and a research agenda for the future. *Bioscience*.48(1):45-52.
- Chapin F.S.III, Zavaleta E.S., Eviner V.T., Rosamond L.N., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.U., Lavorel S., Sala O.E., Hobbie S.E., Mack M.C. y Diaz S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*. 405:234-242.
- Chase J.M. y Leibold M.A. 2002. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature*. 416:427-430.
- Colwell R.K. y Hurtt G.C. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *The American Naturalist*. 144: 570–595.
- Colwell R.K. y Lees D.C. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*. 15:70–76.
- Cottingham K.L., Brown B.L. y Lennon J.T. 2001 Biodiversity regulate the temporal variability of ecological systems. *Ecology Letters*. 4:72-85.
- Cuatrecasas J. 1968. Páramo vegetation and its life forms. en: Troll C. (ed.). *Geology of the mountains regions of the tropical Americas*. Proceedings of the UNESCO Mexico Symposium. 163-186 pp.

- Despland E. 2003. Fractal index captures role of vegetation clumping in locust swarming. *Functional Ecology*. 17:315-322.
- Díaz S. y Cabido M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*. 8:463-474.
- Díaz S., Pérez-Harquideguy N., Vendramini F., Basconcelo S., Funes G., Gurvich D., Cabido M., Cornelissen J.H., y Falcuzuk V. 1999. Plant traits as links between ecosystem structure and functioning. V International Rangeland Congress proceedings 2:896-901.
- Díaz S., Cabido M., Zak, M., Martínez-Carretero E y Aranibar, J. 1999b. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of vegetation science*. 10:651-660.
- Dirnböck T., Dullinger S. y Grabherr G. 2003. A regional assessment of climate and land-use change on alpine vegetation. *Journal of Biogeography*. 30: 401-417.
- Donovan S.E., Eggleton P. y Martin A. 2002. Species composition of termites of the Nyika plateau forests, northern Malawi, over an altitudinal gradient. *African Journal of Ecology*. 40:379-385.
- Ellenberg H. 1979. *Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas*. 2ª edición. Scripta Geobotanica 9. Göttingen (con resumen en inglés).
- Engen S. 1979. Some basic concepts of ecological equitability en: Grassle J.F., Patil G.P., Smith, W y Taillie, C. (eds). *Ecological diversity in theory and practice*. Statistical Ecology Series (6): 37 - 50.
- Fariñas M.R. 1985 La estructura horizontal de la vegetación. Análisis crítico metodológico. Trabajo de ascenso. Universidad de los Andes. 292 pp.
- Fariñas M. 1996. Análisis de la vegetación y de sus relaciones con el ambiente mediante métodos multivariantes de ordenamiento. Trabajo de ascenso. Postgrado en Ecología Tropical. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Fariñas, M.R., Erazo C., Silva J.F., y Azócar A. 2001. Diversidad y estructura de la vegetación en un gradiente altitudinal. IV Simposio Internacional de desarrollo sustentable Mérida, Venezuela.
- Fariñas M.R y Godron M. (en preparación). How much entropy generates complexity.
- Feixas M., del Acebo E., Bekaert P. y Sbert M. 1999. An information theory framework for the analysis of scene complexity. *Eurographics* 18(3).
- Garnier E., Laurent G., Bellmann A., Debain S., Berthelot P., Ducout B., Roumet C. y Navas M.-L. 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*. 152:69-83.
- Gitay H y Noble I.R. 1997. What are functional types and how we seek them? en: Smith T. M., Shugart H.H. y Woodward F.I. (eds) *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press. 3-19 pp.
- Glenn-Mann M. 1995a. *El quark y el jaguar*. Tusquets Editores S.A. 413 pp
- Glenn-Mann M. 1995b. What is complexity? *Complexity*. 1(1): 1-6.
- Goldstein G. y Meinzer F. 1983. Influence of insulatin dead leaves and low temperatures on water balance in an Andean giant rosette plant. *Plant, Cell and Environment*, 6: 649-656.
- Goldstein G., Meinzer F. y Monasterio M. 1984. The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant, Cell and Environment*, 7: 179-186.
- 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.
- Goldstein G., Rada F., Canales M. y Zabala O. 1989. Leaf gas exchange of two giant caulescent rosette species. *Acta Oecologica* 10(4): 359-370.
- Goodman S.M. y Rasolonandrasana B.P.N. 2001. Elevational zonation of birds, insectivores, rodents and primates on the slopes of the Andringitra Massif, Madagascar. *Journal of Natural History*. 35:285-305.

- Gottfried M., Pauli H. y Grabbherr G. 1998. Prediction of vegetation patterns at limits of plant life: a new view of the alpine nival ecotone. *Arctic and alpine research*. 30:207-221.
- Grabherr G., Gottfried M., Pauli H. 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature* 369:448.
- Grytnes J.A. 2003. Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography*. 26: 291–300.
- Grytnes J.A. y Vetaas, O.R. 2002 Species Richness and Altitude: A Comparison between Null Models and Interpolated Plant Species Richness along the Himalayan Altitudinal Gradient, Nepal *American Naturalist*. 159(3):294-304.
- Guisan A. y Theurillat J.P. 2000. Assessing alpine plant vulnerability to climate change: a modeling perspective. *Integrated Assessment*. 1:307-320.
- Halley J. M., Hartley S., Kallimanis A. S., Kunin W. E., Lennon J. J. y Sgardelis S. P. 2004 Uses and abuses of fractal methodology in ecology. *Ecology Letters* 7 (3), 254-271.
- Heaney L.R. 2001. Small mammal diversity along elevational gradients in the Philippines: an assessment of patterns and hypotheses *Global Ecology & Biogeography*. 10:15–39.
- Hemp A. 2002. Ecology of the pteridophytes on the southern slopes of Mt. Kilimanjaro. *Plant Ecology*. 159: 211–239.
- Hinegardner R. y Engelberg J. 1983. Biological complexity. *Journal of Theoretical Biology*. 104:7–20.
- Hooper D.U. y Vitousek P.M. 1997 The effect of plant composition and diversity on ecosystem processes *Science* 277:1302-1305.
- Hooper D.U., Solan M., Symstad A. Díaz S., Gessner M.O., Buchmann N., Degrange V., Grime P., Hulot F., Mermillod-Blondin F., Roy J., Spehn E. y van Peer L. 2002 Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. en: Loreau M., Naeem S. y Inchausti P. (eds) *Biodiversity and ecosystem functioning*. Oxford Univ. Press. 195-208 pp.
- Hughes J.B. y Petchey O.L. 2001. Merging perspectives on biodiversity and ecosystem functioning. *Trends in Ecology and Evolution*. 16:222–223.
- Huston M.A. 1994. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press. xix +681 pp.
- Huston M.A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*. 110:449-460.
- Jelinek H. F., Jones C.L. y Warfel M.D. 1998. Is there meaning in Fractal analyses? en: Standish R.S, Henry B, Watt S., Marks R. Stocker R., Green D. Keen S., y Bossomaier T (eds.) *Complex Systems '98. Complexity between the Ecos: from Ecology to Economics* pages 144-149
- Jiang L. y Morin P.J. 2004. Temperature-dependent interactions explain unexpected responses to environmental warming in communities of competitors. *Journal of animal ecology*. 73:569-576.
- Jiang L. y Kulczykcki A. 2004. Competition, predation and species responses to environmental change. *OIKOS*. 106:217-224.
- Johnson C.N. 1998. Rarity in the tropics: latitudinal gradients in distribution and abundance in Australian mammals. *Journal of Animal Ecology*. 67:689-698.
- Jones J.I., Li W. y Maberly S.C. 2003. Area, altitude and aquatic plant diversity. – *Ecography*. 26: 411–420.
- Jorgensen S.E., Patten B.C. y Straskraba M. 1992. Ecosystems emerging: toward an ecology of complex systems in a complex future. *Ecological Modelling*. 62: 1-27
- Kelaker B.P. 2003. Changes in habitat complexity negatively affect diverse gastropod assemblages in coralline algal turf. *Oecologia* 135:431-441.
- Kelt D.A. 1999. Assemblage structure and quantitative habitat relations of small mammals along an ecological gradient in the Colorado desert of southern California. *Ecography*. 22: 659-673.

- Kenkel N.C. y Walker D.J. 1993. Fractals in ecology. *Abstracta Botánica*. 17(1-2):53-70.
- Kennedy T.A., Naeem S., Howe K.M., Knops J.M.H., Tilman D. y Reich P. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*. 417:636-638.
- Kessler M. 2002. The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. *Journal of Biogeography*. 29:1159-1165.
- Kessler M., Hersog S.K., Fjeldsa J. y Bach K. 2001. Species richness and endemism of plant and bird communities analog two gradients of elevation, humidity and land use in the Bolivian Andes. *Diversity & Distributions*. 7:61-77.
- Kinzig A., Pacala, S. P. y Tilman, D. (eds). 2001. *The functional consequences of biodiversity*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA
- Klanderud K. y Birks H.J.B. 2003. Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of norwegian mountain plants. *The holocene* 13(1):1-6.
- Koleff P. y Gaston K.J. 2001. Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. *Ecography*. 24:341-351.
- Körner C. 1992. Response of alpine vegetation to Global Climate Change. *Catena*. 22: 85-96.
- Körner C. 1994. Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups en: Schulze E.-D. y Mooney H.A. (eds). *Biodiversity and Ecosystem function*. Springer Verlag 115-140 pp.
- Körner C. 1999. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer. Germany.
- Krummel J.R., Gardner R.H., Sugihara G., O'Neill R.V. y Coleman P.R. 1987. Landscape patterns in a disturbed environment. *Oikos*. 48: 321-324.
- Lacroix G. y Abbadie L. 1998. Linking biodiversity and ecosystem function: an introduction. *Acta Oecologica* 19(3):189-193.
- Lauer W. 1979. La posición de los páramos en la estructura del paisaje de los andes tropicales. en: M.L. Salgado Laboriau (ed). *El medio Ambiente Páramo*. Ediciones Centro de estudios Avanzados. 29-45 pp.
- Lavorel S. y Garnier E. 2001. Aardvarck to Zyzyxia-functional groups across kingdoms. *New phytologist*. 149:360-364.
- Lavorel S. y Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*. 16: 545-556.
- Leibold M.A. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*. 76(5):1371-1382.
- Levin S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73(6): 1943-1967.
- Li B-L 2000. Fractal geometry applications in description and analysis of patch patterns and patch dynamics. *Ecological Modelling* 132:33-50.
- Lomolino M.V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography*. 10:3-13.
- Loreau M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *OIKOS*. 91: 3-17.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D. y Wardle D.A. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*. 294:804-808.
- Loreau M. 2003. Distangly biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*. 6: 567-579.
- Margalef R. 1963. On certain unifying principles in ecology. *American Naturalist*. 47:357-374.
- Mark A.F., Dickinson K., Allen J., Smith R.y.West C. J. 2001. Vegetation patterns, plant distribution and life forms across the alpine zone in southern Tierra del Fuego, Argentina. *Austral Ecology*. 26:423-440.
- Márquez E. 2002. Distribución altitudinal de gramíneas de páramo como respuesta a las rutas metabólicas y los mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas.

- Tesis de Maestría Universidad de Los Andes, Postgrado en Ecología Tropical Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas 93 pp.
- May R.M. 1989. Levels of organization in ecology en: Charret, J.M. (ed) *Ecological concepts*. Blackwell Scientific Publications. Oxford 339-363 pp.
- Mc Intyre S., Diaz S., Lavorel S y Cramer W. 1999. Plant functional types and disturbance dynamics Introduction. *Journal of Vegetation Science*. 10(5):604-608.
- McCann K.S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405:228-233.
- McCoy, E 2002. The veiled gradient problem in ecology. *OIKOS*. 99(1):189-192.
- Medail F., Roche P. y Taton T. 1998. Functional groups in phytoecology: an application to the study of insolated plant communities in mediterranean France. *Acta Oecologica* 19(3):263-274.
- Medina E. y Huber O. 1992. Biodiversity in savanna ecosystem. en : Solbrig, O. van Emden H. y van Oordt P. (eds). *Biodiversity and Global Change*. IUBS No 8. 137-158 pp.
- Mikola J., Salonen V. y Setälä H. 2002. Studing the effects of plant species richness on ecosystem functioning: does the choice of experimental design matter? *Oecologia*. 133: 594-598.
- Mladenoff D. J, White M.A. y Pastor J. 1993. Comparing spatial unaltered old growth and disturbed forest landscapes. *Ecological Monographs*. 3(2):294-306.
- Monasterio M. 1980. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. en: Monasterio M. (ed.). *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Universidad de Los Andes, Mérida. 93-158 pp.
- Monasterio M. 1986. Adaptative Strategies of Espeletia in the Andean Desert Páramo. In: Vuilleumier F. y Monasterio M. (eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Oxford. 49-80 pp.
- Monasterio M. y Reyes S. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes Venezolanos. en: Monasterio M. (ed.). *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Universidad de Los Andes, Mérida. 47-91 pp.
- Monasterio M. y Sarmiento L. 1991. Adaptative Radiation of *Espeletia* in cold Andean tropics. *Trends in ecology and Evolution*. 6(12):387-391.
- Naeem S. 1998 Species redundancy and ecosystem realibility. *Conservation Biology*. 12(1):39-45.
- Naeem S., Loreau M. y Inchausti P. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework. en: Loreau M., Naeem S. y Inchausti P. (eds) *Biodiversity and ecosystem functioning*. Oxford Univ. Press. 3-17 pp.
- Nor S. Md. 2001. Elevational diversity patterns of small mammals on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia *Global Ecology & Biogeography*. 10:41-62.
- Ohlemuller R. y Wilson J.B. 2000. Vascular species richness along latitudinal and altitudinal gradients: a contribution from New Zealand temperate rainforests. *Ecology Letters*. 3:262-266.
- Orlóci L. 1994. Global warming: the process and its phytoclimatic consequences in temperate and cold zone. *Coenoses*. 9:69-74.
- Orlóci L. 2000. From Order to Causes. A personal view, concerning the principles of syndynamics. Published at the internet address (Version 01.03.17): <<http://sites.netscape.net/lorloci>>
- Orloci L. 2001. Pattern dynamics: an essay concerning principles, techniques and applications. *Community Ecology*. 2(1):1-15.
- Palmer M. 1988. Fractal geometry: a tool for describing spatial patterns of plant communities. *Vegetatio* 75:91-102.
- Patil G.P. y Taillie C. 1979. An overview of diversity. *Communities*. en: Grassle J.F., Patil G.P., Smith W. y Taillie C. (eds) *Ecological diversity in theory and practice*. Statistical Ecology Series vol 6 . 3-27 pp.
- Petchey O., Hector A. y Gaston K.J. 2004 How do diferent measures of funcional diversity perform? *Ecology*. 85(3):847-857.

- Philips J.D. 1985. Measuring complexity of environmental gradients. *Vegetatio* 64:95–102
- Pielou E.C. 1975 *Ecological diversity*. Wiley & Sons, Inc. viii + 165 pp.
- Pillar V. D. 1999. On the identification of optimal plant functional types. *Journal of vegetation Science*. 10:631–640.
- Pillar V.D. 2001. MULTIV Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling Copyright © 2001 by Valério DePatta Pillar Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil
- Pillar V. D. y Sosinski E. 2003. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of vegetation Science*. 14:323–332.
- Press W.H., Teuklosky S.A., Vetterling W.T. y Flannery B.P. 1997. *Numerical recipes in C: The art of scientific Computing*. Cambridge University Press 889-915 pp.
- Pugnaire F.I. y Luque, M.T. 2002. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *OIKOS* 93:42-49.
- Rada F. 1993. Respuesta estomática y asimilación de CO<sub>2</sub> en plantas de distintas formas de vida a lo largo de un gradiente altitudinal en la alta montaña tropical venezolana. Tesis doctoral. Universidad de Los Andes, Postgrado en Ecología Tropical Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. 125 pp.
- Rada F., G. Goldstein, A. Azócar, y F. Meinzer. 1985. Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. *Plant, Cell and Environment* 8: 501-507.
- Rada F., Goldstein G., Azócar A. y Torres F. 1987. Supercooling along an altitudinal gradient in *E. schultzii*, a caulescent giant rosette species. *Journal of Experimental Botany*. 38(188):491-497.
- Rada F., Gonzalez J., Azócar A., Briceño B. y Jaimez R. 1992. Net photosynthesis-leaf relations in plant species with different height along an altitudinal gradient. *Acta Oecologica*. 13(5):535–542.
- Rada F., Azócar A., González J. y Briceño B. 1998. Leaf gas exchange in *Espeletia schultzii*, a giant caulecent rosette species, along an altitudinal gradient in the venezuelan andes. *Acta Oecologica*. 19(1):73-79.
- Rada F y Azócar A. 2001. Relaciones hídricas e intercambio de gases en plantas de distintas formas de vida a lo largo de gradientes altitudinales en los páramos venezolanos. IV Simposio Internacional de Desarrollo Sustentable en los Andes, Mérida Venezuela.
- Rahbek C. 1997. The relationship among area, elevation and regional species richness in neotropical birds. *The American Naturalist*. 149(5):875-902
- Reed R.N. 2003. Interspecific patterns of species richness, geographic range size, and body size among New World venomous snakes. *Ecography*. 26:107–117.
- Rickart E.A. 2001. Elevational diversity gradients, biogeography and the structure of montane mammal communities in the intermountain region of North America *Global Ecology & Biogeography*. 10:77–100.
- Romero-Alcaraz E y Avila J.M. 2000. Effect of elevation and type of habitat on the abundance and diversity of scarabeoid Dung Beetle assemblages in a Mediterranean area from southern iberian peninsula. *Zool. I. Stud.* 39(4): 351-359.
- Rundel P.W. 1994. Tropical alpine climates. en: Rundel P.W., A. Smith y F. Meinzer (eds.). *Tropical alpine environments: plant form and function*. Pp. 21-44. Cambridge University Press, Great Britain.
- Rundel P.W. 1994. Tropical alpine climates. en: Rundel P.W., Smith A. y Meinzer F. (eds.). *Tropical alpine environments: plant form and function*. Cambridge University Press, Great Britain. 21-44 pp.
- Rundel P.W., Meinzer F.C. y Smith A.P. 1994. Tropical alpine ecology: progress and priorities. en: Rundel P.W., Smith A. y Meinzer F. (eds.). *Tropical Alpine Environments: plant form and function*. Cambridge University Press, Great Britain. 355-363 pp.
- Salgado-Laboriau M. L. 1979. Cambios climáticos durante el cuaternario tardío paramero y su correlación con las tierras tropicales calientes en: Salgado Laboriau M.L. (ed) *El medio Ambiente Páramo*

- .Ediciones Centro de estudios Avanzados. 67–78 pp.
- Salgado-Labouriau M.L. 1980. Paleoecología de los Andes venezolanos en: Monasterio M. (ed.). *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Universidad de Los Andes, Mérida. 159-169 pp.
- Salgado-Labouriau M.L. 1986. Late quaternary paleocology of Venezuelan high mountains. en: Vuilleumier F. y M. Monasterio (eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Oxford. 202-217 pp.
- Sanchez-Cordero V. 2001. Elevation gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico *Global Ecology & Biogeography*. 10:63-76.
- Sanders N.J. 2002. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography*. 25:25–32.
- Sanders N.J., Moss L. y Wagner D. 2003. Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. *Global Ecology & Biogeography*. 12:93–102.
- Schenk H.J. Holzapfel C., Hamilton J.G y Mahall B.E. 2003. Spatial ecology of a small desert shrub on adjacent geological substrates. *Journal of Ecology*. 91:383-395.
- Saenz-Elorza M., Dana E.D., González A. Y Sobrino E. 2003. Changes in the high-mountain vegetation of the central Iberian Peninsula as a probable sign of global warming. *Annals of Botany* 92:1-8.
- Sankaran M. y McNaughton S.J. 1999. Determinants of biodiversity regulate compositional stability of communities. *Nature* 401: 691-693.
- Sarmiento G. 1986a. Ecological features of climate in high tropical mountains. *En: Vuilleumier F. y Monasterio M. (eds.). High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press, Oxford. 11-45 pp.
- Sarmiento G. 1986b. Los principales gradientes ecoclimáticos en los Andes tropicales. *Simposio de ecología de tierras altas*. Anales del IV congreso Latinoamericano de Botánica. Vol. I. Colombia. 47-64 pp.
- Schroeder M. 1991. Fractals, Chaos, PowerLaws: Minutes from an infinite paradise. W.H. Freeman & Company. 211-236 pp.
- Schubert C. 1976. Glaciación y morfología periglacial de los andes venezolanos noroccidentales. *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.* 32: 149-178
- Schubert C. 1980. Aspectos geológicos de los Andes Venezolanos en: Monasterio, M. (ed.). *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Universidad de Los Andes, Mérida. 29-46 pp.
- Schulze E.D. y Mooney H.A. 1994. Ecosystem function of biodiversity: A summary. En *Biodiversity and Ecosystem function* (eds. Schulze, E.D. & Mooney, H.A.), Springer, New York, 497-510 pp.
- Schwartz M.W., Brigham C.A., Hoeksema J.D., Lyons K.G., Mills M.H. y van Mantgem P.J. 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia*. 122: 297-305.
- Shepherd U.L. y Kelt. D.A. 1999. Mammalian species richness and morphological complexity along an elevational gradient in the arid south-west. *Journal of Biogeography*. 26:843–855.
- Sheu S., Schlitt N., Tiunov A.V., Newington J.E. y Jones T.H. 2002. Effects of the presence and community composition of earthworms on microbial community functioning. *Oecologia*. 133:254-260.
- Shugart H.H. 1996. The importance of structure in understanding global change. en: Walker B. y Steffen W. (eds) *Global Change an terrestrial ecosystems*. Cambridge University 117-126 pp.
- Skarpe C. 1996. Plant functional types and climate in a southern Africa savanna. *Journal of Vegetation Science*. 7(3):397-404.
- Sklenar P. y Ramsay P.M. 2001. Diversity of zonal páramo plant communities in Ecuador. *Diversity & Distributions*. 7:113–124.
- Smith K.F. y Brown J.H 2002. Patterns of diversity, depth range and body size among pelagic fishes along a gradient of depth. *Global Ecology & Biogeography*. 11:313–322

- Smith M.D y Knapp A.K. 2003. Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters*. 6:509-517.
- Solbrig O.T. 1994. Plant traits and adaptive strategies: their role in ecosystem function en: (Schulze E.-D. y Mooney H.A. (eds.) *Biodiversity and Ecosystem function* Springer Verlag 97–116 pp.
- Solem J.O. 1979. A Comparison of diversity indices in trichoptera communities en: Grassle J.F., Patil G.P., Smith W y Taillie C. (eds) *Ecological diversity in theory and practice*. Statistical Ecology Series vol 6 255 - 267 pp.
- Squeo F., Rada F., Azócar A. y Goldstein, G. 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: Is it equally represented in species with different plant height? *Oecologia*. 86: 378-38.
- Standish R.K. 2001 On complexity and emergence. *Complexity International*. 9:1-6
- Stevens G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range and in the importance of morphology to understanding how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist*.133:240–256.
- Stevens G.C. 1992 The elevational gradient in altitudinal range an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist*.140:893–911.
- ter Braak C. y Barendregt L. 1986. Weighted averaging of species indicator values: its efficiency in environmental calibration. *Mathematical Biosciences*, 78: 57-72.
- ter Braak C. y Looman C. 1986. Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model. *Vegetatio*. 65: 3-11.
- Tilman D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*. 80:1455-1474.
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M. y Sieman E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*. 277:1300-1302.
- Tyree MT y Hammel HT. 1972. The measurement of the turgor pressure and the leaf water relations of plants by pressure bomb technique. *J Exp Bot* 23: 267-282
- Valone T.J. y Hoffman C.D. 2003. Population stability is higher in more diverse annual plant communities. *Ecology Letters*. 6:90-95.
- Van Der Hammen T. 1979. Historia y tolerancia de ecosistemas parameros. en: Salgado Laboriau M.L. (ed). *El medio Ambiente Páramo*. Ediciones Centro de estudios Avanzados. 56–66 pp.
- Van Der Hammen T y Cleef A.M. 1986. Development of high andean páramo flora and vegetation. en: Vuilleumier F. y Monasterio M. (eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Oxford. 153-201 pp.
- Vareschi V. 1970. *Flora de los páramos de Venezuela*. Universidad de Los Andes. Ediciones del Rectorado. Mérida, Venezuela.
- Vasquez J.A. y Givnish T.J. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlan. *Journal of Ecology* 86:999-1020.
- Vetaas O.R. y Grytnes J.A 2002. Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal. *Global Ecology & Biogeography*. 11:291–301.
- Walker B.H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conserv. Biol*. 6:18-23.
- Walker B. Kinzing A. y Langridge J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*. 2: 95–113.
- Walker B. y Langridge J. 2002. Measuring functional diversity in plant communities with mixed life forms: a problem of hard and soft attributes. *Ecosystems*. 5: 529 – 538.
- Walker D. 1989. Diversity and stability. en: Charret, J.M. (ed) *Ecological concepts* Blackwell scientific publications 385 pp.
- Wang G., Zhou G., Yang L. y Li Z. 2002. Distribution, species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slopes

- of Qilianshan Mountains, Gansu, China. *Plant Ecology*. 165:169–181.
- Wardle D.A. Nonner K.L. y Barker G.M. 2000. Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. *OIKOS*. 89:11-23.
- Weiher E., Werf A., Thompson K., Roderick M., Garnier E. y Eriksson O. 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*. 10(5):604-608.
- Wellnitz T. y Poff N.L. 2001. Functional redundancy in heterogeneous environments: implications for conservation. *Ecology Letters*. 4:177-179.
- Wiegand T. y Moloney K.A. 2004. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *OIKOS*. 104:209-229.
- Wilby A. y Shachak M. 2004. Shrubs, granivores and annual plant stability in an arid ecosystem. *OIKOS*. 106:209-216.
- Woodward F.I. y Kelly C.K. 1997. Plant functional types: toward a definition by environmental constraints en: Smith T.M., Shugart H.H. y Woodward F.I. (eds). *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press. 47-65 pp.
- Woodward F.I. y Wolfgang C. 1996. Plant functional types and climatic changes: introduction. *J veg. Sci*. 7(3):306–308
- Woodward F.I., Smith T.M. y Shugart H.H. 1997. Defining plant functional types: the end view en: Smith T.M., Shugart H.H. y Woodward F.I. (eds) *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge Univ. Press. 355-359 pp.
- Yachi S. y Loreau M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci*. 96: 1463-1468.
- Zapata F.A., Gaston K.J. y Chown S.L. 2003. Mid-domain models of species richness gradients: assumptions, methods and evidence *Journal of Animal Ecology*. 72:677–690.