

**COMPARACIÓN DE LOS RASGOS FUNCIONALES DE PLANTAS VASCULARES EN
TRES MICROHÁBITATS DENTRO DE UN ÁREA DE REGENERACIÓN NATURAL
EN ZONAS DE PÁRAMO DEL SANTUARIO DE FLORA Y FAUNA GALERAS.**

MARÍA CAMILA ENRÍQUEZ PAZ.

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO
2019

**COMPARACIÓN DE LOS RASGOS FUNCIONALES DE PLANTAS VASCULARES EN
TRES MICROHÁBITATS DENTRO DE UN ÁREA DE REGENERACIÓN NATURAL
EN ZONAS DE PÁRAMO DEL SANTUARIO DE FLORA Y FAUNA GALERAS.**

Estudiante de pregrado:

María Camila Enríquez Paz.

Asesoras:

**María Elena Solarte Cruz
Ph. D. Ciencias Biológicas**

**Marian Cabrera Pantoja
Ph. D. Ecología Funcional de la Dinámica del Ecosistema**

UNIVERSIDAD DE NARIÑO

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS

PROGRAMA DE BIOLOGÍA

SAN JUAN DE PASTO

2019

“Las ideas y conclusiones aportados en el trabajo de grado, son responsabilidad exclusiva de los autores”

Artículo 1° del acuerdo N° 324 de octubre 11 de 1966 emanado por el Honorable Consejo Directivo de la Universidad de Nariño.

Nota de aceptación

Directoras:

María Elena Solarte Cruz Ph.D.

Marian Cabrera Pantoja Ph. D.

Jurados:

Viviana Samboní M.Sc.

Wilson Ramírez Ph.D.

San Juan de Pasto, 03 de septiembre del 2019

AGRADECIMIENTOS

A Dios por ser el pilar de mi vida

A la Universidad de Nariño y al Programa de Biología por darme la oportunidad de capacitarme como profesional

Al grupo de Investigación de Biología de Páramos y Ecosistemas Andinos de la Universidad de Nariño, por apoyarme en esta investigación y por el préstamo de equipos.

A la colaboración de Parques Naturales que contribuyeron con el desarrollo de la investigación.

Al Centro de Estudios Ambientales - CEA por financiar este proyecto

A mis asesoras María Elena Solarte Cruz y Marian Cabrera Pantoja por todos los conocimientos que me brindaron, por la dedicación y el apoyo en cada fase de este proyecto.

A mis jurados Viviana Samboní y Wilson Ramírez, por las correcciones, sugerencias y grandes aportes a la investigación.

A mis profesores por los conocimientos que me brindaron a lo largo de los semestres y por motivarme a diario a amar mi carrera.

A todos mis compañeros que hicieron parte de este hermoso proceso de aprendizaje y experiencias.

A Wilmer Navarrete por su apoyo incondicional y por formar parte de cada fase del proyecto.

A mi increíble familia, a mi razón, mi hermana y a mis dos vidas, mi padre y mi madre, gracias por acompañarme a campo y por formar parte de todo este proceso, dándome apoyo y consintiéndome.

RESUMEN

Los continuos cambios en el uso del suelo conllevan al deterioro de los servicios ecosistémicos, por ello surge la necesidad de regenerar áreas que estaban sujetas a diferentes perturbaciones. Diversos estudios se han direccionado a conocer el número de interacciones o el valor de los rasgos de las plantas dentro de una comunidad. Un tipo de interacción que contribuye a los procesos de regeneración es la facilitación, donde una especie enfermera crea condiciones favorables, reduciendo las limitaciones ambientales y permitiendo la supervivencia de otras especies a su alrededor. En este estudio se evaluó la variación de los rasgos funcionales foliares, radicales, vegetativos y fisiológicos de plantas vasculares, consideradas como especies de interés (EI) y su interacción con las especies asociadas (EA) en los microhábitats Cimas, Pendientes y CRelictos, dentro de zonas de regeneración en el páramo del Santuario de Flora y Fauna Galeras, con el fin de proponer especies para el establecimiento de procesos de regeneración. Los resultados reflejan, como algunos rasgos relacionados con el crecimiento y el desempeño, se asocian de forma diferencial a las EI, cambiando su expresión en cada microhábitat; los atributos más sensibles fueron la cobertura aérea (CoA), altura máxima (Almax), quenching no fotoquímico (NPQ) y la eficiencia fotoquímica máxima (Fv/Fm). En la caracterización de cada microhábitat se encontraron diferencias en la temperatura ambiental entre Cimas y CRelictos, así como diferencias relacionadas con la abundancia relativa de las especies asociadas entre Pendiente y CRelictos. Respecto a los rasgos estudiados para las EA se encontraron variaciones en su expresión en cada microhábitat, permitiendo establecer qué rasgos como la Almax y el área foliar específica (SLA) pueden verse influenciados por la asociación a cada EI. *Hypericum laricifolium*, presento elevados valores de CoA y Almax, rasgos relacionados con características de facilitación, además, el establecimiento de esta especie se

puede ver favorecido por la incorporación de una matriz de *Lachemilla mutisii* y *Eryngium humile*.

Palabras clave: Regeneración, Facilitación, Rasgos funcionales, Microhábitat, Páramo

ABSTRACT

The continuous changes in the use of the land imply the modification of the ecosystem services, so the need arises to regenerate areas that were subject to different disturbances. Several studies have been aimed at knowing the number of interactions or the value of plant traits within a community. One type of interaction that contributes to regeneration processes is facilitation, where a nurse species creates favorable conditions, reducing environmental limitations and threats of survival of other species around it. This study evaluated the variation of the foliar, root, vegetative and physiological functional characteristics of vascular plants, considered as species of interest (IE) and their interaction with the associated species (AE) in the Cima, Pendientes and CRelictos microhabitats, within of regeneration zones in the wasteland of the Galeras Flora and Fauna Sanctuary, in order to propose species for the establishment of regeneration processes. The indicated results, such as some aspects related to growth and performance, are differentially associated with IE, changing their expression in each microhabitat; The most sensitive attributes were air coverage (CoA), maximum height (Almax), non-photochemical cooling (NPQ) and maximum photochemical efficiency (Fv / Fm). In the characterization of each microhabitat there are differences in the environmental temperature between Cimas and CRelictos, as well as differences related to the relative abundance of the associated species between Pendiente and CRelictos. Regarding the traits studied for AE, variations in their expression were found in each microhabitat, which features such as Almax and specific leaf area (SLA) can be influenced by the association with each IE. *Hypericum laricifolium*, with improved CoA and Almax values, aspects related to facilitation characteristics, in addition, the establishment of this species can be favored by the insertion of a matrix of *Lachemilla mutisii* and *Eryngium humile*.

Keywords: Regeneration, Facilitation, Functional traits, Microhábitat, Páramo

TABLA DE CONTENIDO

1	INTRODUCCIÓN	18
2	PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	21
3	JUSTIFICACIÓN	25
4	OBJETIVOS	27
4.1	Objetivo general	27
4.2	Objetivos específicos.....	27
5	MARCO TEÓRICO.....	27
5.1	Regeneración Natural	27
5.2	Selección de especies para procesos de regeneración	31
5.3	Ecosistema de páramo	32
5.3.1	Componentes ambientales de los páramos.....	33
5.3.2	Vegetación de páramo	35
5.3.3	Importancia de los páramos.....	37
5.3.4	Santuario de Flora y Fauna Galeras	38
5.4	Rasgos funcionales y características de facilitación.....	39
5.4.1	Tipos de rasgos funcionales	40
5.4.2	Interacciones en el entorno de regeneración	42
6	MATERIALES Y METODOS	48
6.1	Área de estudio	48

6.2	Selección de microhábitats	49
6.3	Selección de especies.....	51
6.4	Diseño de muestreo	52
6.4.1	Determinación de rasgos funcionales de la especie de interés (EI)	53
6.4.2	Composición y rasgos funcionales de las especies asociadas (EA) a cada especie de interés: 57	
6.5	Análisis estadístico	57
7	RESULTADOS.....	59
7.1	Composición florística.....	59
7.2	Características físicas de los microhábitats	62
7.3	Influencia del microhábitat en los rasgos funcionales de cuatro especies de plantas vasculares (Especies de interés) en áreas de regeneración.....	65
7.3.1	Análisis general para todos los microhábitats y especies de interés	65
7.3.2	Rasgos foliares de las especies de interés	69
7.3.3	Rasgos radiculares de las especies de interés.....	71
7.3.4	Rasgos vegetativos de las especies de interés	72
7.3.5	Rasgos fisiológicos de las especies de interés.....	73
7.3.6	Matriz de correlaciones entre los rasgos funcionales y las variables ambientales (T°C y HR %) para las especies de interés.....	76
7.4	Composición y rasgos funcionales de las especies asociadas (EA)	81

7.5	Abundancias relativas de las especies asociadas para cada microhábitat	82
7.6	Rasgos de las especies asociadas.....	86
8	DISCUSIÓN	93
8.1	Influencia de los microhábitats en los rasgos funcionales de plantas vasculares en áreas de regeneración.	93
8.1.1	Rasgos foliares	94
8.1.2	Rasgos radiculares.....	96
8.1.3	Rasgos Vegetativos	97
8.1.4	Rasgos fisiológicos.....	98
8.2	Influencia de las especies de interés sobre los rasgos funcionales de las especies asociadas en cada microhábitat.	101
	CONCLUSIONES	104
	RECOMENDACIONES	105
	APORTES	105
	REFERENCIAS.....	106
	ANEXOS.....	126

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Zonas de estudio seleccionadas con su respectiva ubicación y variables ambientales promedio registradas durante el estudio. Todas las áreas estudiadas se localizan en la vereda Chorrillo, predio El Cedral. Fuente: Esta investigación.	50
Tabla 2. Especies encontradas en cada microhábitat, abundancia relativa y forma de crecimiento. En negrita se resaltan las especies de interés.	60
Tabla 3. Parámetros fisicoquímicos de muestras de suelo tomadas de los tres microhábitats, en negrita se presentan los valores más altos.	64

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Área de estudio en el Santuario de Flora y Fauna Galeras. Fuente: Google Earth .49
- Figura 2.** Fotografías del área de estudio. A) Cimas, B). Pendiente y C) CRelictos.50
- Figura 3.** Especies de interés seleccionadas en los tres microhábitats del páramo del Santuario de Flora y Fauna Galeras. Fuente: Esta investigación.52
- Figura 4.** Diseño de muestreo para la toma de rasgos funcionales tanto para la especie de interés como para las especies asociadas en cada microhábitat del páramo del Santuario de Flora y Fauna Galeras. Fuente: Esta investigación.52
- Figura 5.** Comparación de temperatura (°C) y humedad relativa (rh%) de los tres microhábitats (desde noviembre 11 de 2018 hasta marzo 10 de 2019). Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre los distintos microhábitats ($\alpha = 0,05$).63
- Figura 6.** Análisis de componentes principales de los rasgos funcionales de las especies de interés en los tres microhábitats.66
- Figura 7.** Análisis de componentes principales de los rasgos funcionales de las especies de interés en el microhábitat de Cimas.67
- Figura 8.** Análisis de componentes principales de los rasgos funcionales de las especies de interés para el microhábitat de Pendiente.68
- Figura 9.** Análisis de componentes principales de los rasgos funcionales de las especies de interés para el microhábitat de CRelictos.69
- Figura 10.** Rasgos foliares de las especies de interés en los tres microhábitats. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre microhábitats y la línea superior diferencias entre las especies de interés ($\alpha = 0.05$).71

Figura 11. Rasgos radiculares de las especies de interés en los tres microhábitats. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre microhábitats y la línea superior diferencias entre las especies de interés ($\alpha = 0.05$).....72

Figura 12. Rasgos vegetativos de las especies de interés en los tres microhábitats. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre microhábitats y la línea superior diferencias entre las especies de interés ($\alpha = 0.05$).....73

Figura 13. Rasgos fisiológicos de las especies de interés en los tres microhábitats. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre microhábitats y la línea superior diferencias entre las especies de interés ($\alpha = 0.05$).....74

Figura 14. Porcentaje de recuperación de Fv/Fm después de la rehidratación y contenido hídrico relativo (CHR) de las especies de interés para cada microhábitat. En gris se presenta a *H. laricifolium* (especie que no pudo ser evaluada mediante este método), en azul se muestran las EI para Cimas, en rojo para Pendiente y en verde para CRelictos.76

Figura 15. Matriz de correlaciones con los coeficientes, entre todos los rasgos funcionales y la temperatura ambiental (T°C) y la humedad relativa (HR %), sin distinguir entre microhábitats. El color y el tamaño del círculo indican la intensidad de la correlación donde círculos más grandes y colores más fuertes representan altas correlaciones.....77

Figura 16. Matriz de correlaciones con los coeficientes, entre todos los rasgos funcionales y la temperatura ambiental (T°C) y la humedad relativa (HR %), para el microhábitat de Cimas. El color y el tamaño del círculo indican la intensidad de la correlación, donde círculos más grandes y colores más fuertes representan altas correlaciones.....78

Figura 17. Matriz de correlaciones con los coeficientes, entre todos los rasgos funcionales y la temperatura ambiental (T°C) y la humedad relativa (HR %), para el microhábitat de Pendiente.

El color y el tamaño del círculo indican la intensidad de la correlación, donde círculos más grandes y colores más fuertes representan altas correlaciones. 79

Figura 18. Matriz de correlaciones con los coeficientes, entre todos los rasgos funcionales y la temperatura ambiental (T°C) y la humedad relativa (HR %), para el microhábitat de CRelictos.

El color y el tamaño del círculo indican la intensidad de la correlación, donde círculos más grandes y colores más fuertes representan altas correlaciones. 80

Figura 19. Formas de crecimiento de las especies asociadas que se presentaron en cada microhábitat 82

Figura 20. Abundancia relativa de las especies asociadas para cada microhábitat *Anthoxanthum odoratum* (A.O), *Bidens andicola* (B.A), *Bromus pitensis* (B.P), *Calamagrostis effusa* (C.E), *Eryngium humile* (E.H), *Geranium diffusum* (G.D), *Halenia weddeliana* (H.W), *Holcus lanatus* (H.L), *Hypericum laricifolium* (Hy.L), *Hypochoeris setosa* (H.S), *Plantago linearis* (P.L), *Lachemilla andina*(L.A), *Lachemilla mutisii* (L.M), *Paspalum bonplandianum* (P.B), *Pernettya prostrata* (P.P), *Taraxacum officinale* (T.O) (Anexo 7)..... 83

Figura 21. Abundancias relativas (%) de las especies asociadas para cada especie de interés en los tres microhábitats 85

Figura 22. Determinación de las diferencias o similitudes entre los tres microhábitats mediante la prueba ANOSIM ($\alpha = 0,005$)..... 86

Figura 23. AF, SLA y CFMS de las especies asociadas (EA) a su correspondiente especie de interés (EI) en el microhábitat de Pendiente. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas para cada especie asociada, puesto que el análisis se realizó por separado para cada EI ($\alpha= 0,05$). 89

Figura 24. AF, SLA y CFMS de las especies asociadas (EA) a su correspondiente especie de interés (EI) en el microhábitat de Pendiente. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas para cada especie asociada, puesto que el análisis se realizó por separado para cada EI ($\alpha= 0,05$).91

Figura 25. AF, SLA y CFMS de las especies asociadas (EA) a su correspondiente especie de interés (EI) en el microhábitat de CRelictos. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas para cada especie asociada, puesto que el análisis se realizó por separado para cada EI ($\alpha= 0,05$).93

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Registro fotográfico de algunas especies identificadas en la composición florística.	126
Anexo 2. Tabla de interpretación de resultados (ICA, Fertilización en diversos cultivos) del Análisis de suelos de la Universidad de Nariño.....	127
Anexo 3. Valor propio de cada rasgo funcional para los dos primeros componentes a nivel general y en cada microhábitat.	127
Anexo 4. Rasgos funcionales de las cuatro especies de interés en el microhábitat de Cimas. Los datos son expresados como media de diez individuos. * Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias ($\alpha = 0.05$)	128
Anexo 5. Rasgos funcionales de las cuatro especies de interés en el microhábitat de Pendiente. Los datos son expresados como media de diez individuos. * Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias ($\alpha = 0.05$).....	129
Anexo 6. Rasgos funcionales de las cuatro especies de interés en el microhábitat de CRelictos. Los datos son expresados como media de diez individuos. * Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias ($\alpha = 0.05$).	129
Anexo 7. Códigos de las especies asociadas que se usaran en las gráficas a lo largo del documento.....	130

1 INTRODUCCIÓN

Los acelerados cambios en el uso del suelo han llevado al deterioro o la pérdida de servicios ecosistémicos, por lo cual en los últimos años se ha incrementado la búsqueda de estrategias que permitan mitigar, restablecer o recobrar las funciones que los ecosistemas prestan (Vargas, 2011; Cabrera & Ramírez, 2014). La regeneración de estas zonas depende entre otros factores del estado en el que se encuentren las zonas aledañas al lugar donde se presentó el disturbio. Las características del paisaje contiguas a la zona intervenida pueden influir de forma positiva o negativa, puesto que si se encuentra cercano a relictos de vegetación, se facilitará la colonización de nuevas especies por la disponibilidad de semillas que brinda el ecosistema sin disturbios (Ehleringer & Sandquist, 2006; Kattan & Naranjo, 2008).

La capacidad de las especies de establecerse en zonas que han sufrido algún tipo de disturbio, puede depender del nivel de tolerancia que éstas posean ante los diferentes factores estresantes que pueden ser bióticos y abióticos (Ehleringer & Sandquist, 2006). En este escenario de regeneración en las fases iniciales, las especies deben sobrepasar diferentes filtros para su establecimiento, entre los que se destacan, las limitaciones para la dispersión, la competencia con especies exóticas y las condiciones ambientales drásticas en relación al ambiente sin disturbios (Hobbs & Norton, 2004; Castellanos, Abril, & López, 2010). Sin embargo, un factor que puede influir de forma positiva, son las interacciones de facilitación, en donde las llamadas plantas enfermeras o ingenieras del ecosistema generan condiciones favorables para la germinación, establecimiento y supervivencia de otras especies (Malatesta, Tardella, Piermarteri, & Catorci, 2016). Otra forma de interacción beneficiosa es la asociación de especies con micorrizas, la cual otorga a las plantas el potencial para movilizar nitrógeno y fósforo del suelo, contribuyendo a la eficacia metabólica de las especies asociadas (Garzón, 2016).

Factores bióticos y abióticos determinan el funcionamiento del ecosistema, por lo cual, en los últimos años se ha direccionado el estudio hacía conocer el número de interacciones, la diversidad funcional, o el valor y el rango de los rasgos en los individuos presentes, puesto que estas características influyen en el papel que pueden jugar los organismos y su respuesta ante un determinado factor ambiental (Hooper & Vitousek, 1997; Díaz & Cabido, 2001; Lavorel & Garnier, 2002). Esta información puede ser utilizada en los escenarios de restauración de un ecosistema, determinando cómo los individuos responden a determinados cambios, identificando que tipo de especies participan en la regeneración natural y definiendo cuales podrán considerarse como candidatas para ser reintroducidas en ambientes sometidos a disturbios con el fin de favorecer los procesos de regeneración (Pywell *et al.*, 2003).

Estudios enfocados en la selección de especies para los procesos de restauración como el de Rojas (2013), en el páramo de Chingaza, en donde se realizó la reubicación de individuos de *Calamagrostis*, encontró que las especies traídas de lugares que poseían condiciones climáticas más adversas se establecieron de forma más eficaz; y el estudio realizado por Ruíz (2015) en bosques de niebla, donde se seleccionó especies potenciales para procesos de restauración, encontró que los mayores valores de área foliar específica fueron los de hierbas y arbustos, considerado un rasgo de especies de crecimiento rápido que generalmente están en las primeras etapas de sucesión aumentando a la disponibilidad de recursos en el suelo a través del aporte de hojarasca. Estas y otras investigaciones (Llambi, Fontaine, Rada, Saugier, & Sarmiento, 2003; Ehleringer & Sandquist, 2006; Cárdenas & Vargas, 2008; Castellanos, Abril, & López, 2010; Fortunel, Fine, & Baraloto, 2012) han evaluado diferentes rasgos funcionales entre los que se destacan rasgos foliares, radicales, fisiológicos y vegetativos, los cuales pueden otorgar una

información cuantificable de la respuesta que determinada especie puede desarrollar en un ecosistema que fue sometido a diferentes tipos y escalas de un disturbio.

En el Santuario de Flora y Fauna Galeras, algunas zonas que ahora pertenecen al parque fueron afectadas por diferentes actividades antrópicas entre las que se destacan la ganadería y la introducción de especies foráneas como el Aliso (*Alnus glutinosa*) y el Pino (*Pinus*); por lo que se ha planteado la necesidad de implementar acciones que aceleren el proceso de regeneración natural iniciado a partir del año 2010, debido a la liberación de los terrenos por parte de doce familias que residían en el lugar. La restauración se inició con el aislamiento de las zonas a regenerar y posteriormente se implementaron núcleos de enriquecimiento en el año 2017, los cuales no mostraron buenos resultados por la alta mortalidad de las especies trasplantadas, hecho que dificultó el proceso de restauración (Cabrera & Ramírez, 2014; PNNC, 2017).

Esta propuesta busca interrelacionar el desempeño ecofisiológico de las especies que se encuentran en procesos de regeneración natural con las condiciones ambientales y la composición de la vegetación como base para seleccionar, en un futuro, especies potenciales y estrategias de restauración en zonas de páramo que presenten condiciones similares a las del área de estudio. Esto con el fin de contribuir a mejorar las condiciones bióticas y abióticas de zonas que han tenido un cambio de uso del suelo por ampliación de la frontera agrícola y la ganadería.

De esta manera se busca mitigar los efectos que puedan conllevar a la pérdida de los servicios ecosistémicos del páramo que benefician al ser humano, entre los que se destacan la regulación hídrica, la fijación de carbono atmosférico en el suelo, control del cambio climático, alta biodiversidad y tasas de endemismo principalmente (Cabrera & Ramírez, 2014; Hofstede et al., 2014; Osorio, 2016).

Por esa razón, identificar qué especies pueden ser consideradas como dinamizadoras del ecosistema que puedan ser incluidas dentro de las estrategias de restauración es fundamental (Ávila, 2014; Castro *et al.*, 2016). Además, la inclusión de herramientas de la ecofisiología y la caracterización de rasgos funcionales de las plantas relacionados con el mantenimiento de las especies a largo plazo (Alcazar & Ramirez, 2011), permitirá diseñar y ejecutar planes de restauración en el Santuario. Así mismo, aporta a la comprensión de factores que determinan los procesos de recuperación en páramos, puesto que el funcionamiento ecosistémico no depende necesariamente del número de especies, si no de sus rasgos funcionales y sus interacciones (Fernández F. , 2007; Díaz & Cabido, 2001). Por tal razón este estudio pretende responder la siguiente pregunta de investigación; ¿Cómo varían los rasgos funcionales foliares, radicales, vegetativos y fisiológicos de especies de plantas vasculares en diferentes microhábitats en áreas de regeneración en el páramo del Santuario de Flora y Fauna Galeras?. Para esto se ha propuesto el siguiente objetivo general: evaluar las características funcionales de plantas vasculares en los diferentes microhábitats en áreas de regeneración como una base para proponer especies con potencial para regenerar.

2 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

La restauración ecológica ha sido considerada un mecanismo que busca reparar y recomponer ecosistemas que han sido degradados, dañados o destruidos, esto se realiza mediante procesos dirigidos y acciones específicas que ayudan a que el ecosistema alterado recupere su estado inicial o al menos recobre parte de sus procesos y funciones ecológicas (Kattan & Naranjo, 2008). El proceso de recuperación que llevan a cabo los ecosistemas por sí solos cuando no existen o se eliminan los diferentes tensionantes (actividades o acciones puntuales que generan estrés en el ecosistema) se ha denominado regeneración natural. Sin embargo, en condiciones

naturales, las especies también deben afrontar otro tipo de factores estresantes, los cuales pueden ser generados por la competencia con otras especies nativas o introducidas, así como también factores climáticos adversos o cambiantes que pueden afectar el proceso de sucesión natural. La regeneración natural se ha implementado en algunos casos como una estrategia de la restauración ecológica, que se puede llevar a cabo de forma más efectiva en áreas donde el disturbio no ha sido tan severo y están rodeados de sistemas saludables que pueden brindar semillas y contribuir con factores ambientales beneficiosos (Vargas, 2011; Cabrera & Ramírez, 2014).

La recuperación de un sistema degradado está determinada por diferentes factores como el tipo, magnitud y frecuencia del disturbio al que fueron sometidos anteriormente; cambios en el microclima superficial y subterráneo, la estructura y nutrientes del suelo y las condiciones en las que se encuentran las zonas aledañas a los sitios afectados, los cuales pueden influir de forma positiva o negativa en la dinámica del ecosistema (Ehleringer & Sandquist, 2006; Kattan & Naranjo, 2008; Cabrera & Ramírez, 2014). Un factor que puede influir de forma beneficiosa en los procesos de regeneración son las relaciones de facilitación entre las plantas, las cuales se ha definido como interacciones positivas, donde las especies facilitadoras crean microhábitats favorables para que ciertos individuos se beneficien de esta transformación y con ello puedan germinar, establecerse y sobrevivir (Soliveres *et al.*, 2014; Malatesta, Tardella, Piermarteri, & Catorci, 2016). Algunas características de las plantas que se han vinculado con la facilitación pueden relacionarse con incrementos en las tasas de crecimiento, competencia, con la producción abundante de semillas de fácil dispersión (Anthelme, Cavieres, & Dangles, 2014; Gómez & Vargas, 2011) y con la simbiosis en las raíces con micorrizas; las cuales aportan al mejoramiento de las condiciones fisicoquímicas del suelo y favorecen el crecimiento e incremento de la calidad

nutricional, lo que les permite ser más tolerantes a condiciones adversas (Guerra, 2008; Barea, 2002).

Debido a que los procesos de regeneración son muy dinámicos y, tanto los factores bióticos como los abióticos están interactuando y cambiando continuamente, los rasgos funcionales al ser atributos o características morfológicas, fisiológicas, bioquímicas, estructurales o fenológicas otorgan una información cuantificable que permiten entender y explicar la respuesta adaptativa de las plantas con su ambiente (Díaz & Cabido, 2001; Sandel, Corbin, & Krupa, 2011; Salgado, 2016). Por lo cual estudiar los rasgos funcionales contribuye a determinar el por qué las plantas toleran ciertas condiciones tensionantes, la capacidad que éstas poseen para establecerse, reproducirse y crecer en un lugar determinado, además de predecir como las especies que se incorporaron en el entorno perturbado podrían responder a los procesos de restauración tratando de determinar el balance entre competencia y facilitación (Sandel, Corbin, & Krupa, 2011), donde especies fenotípicamente similares tienen a competir por los mismos nichos (Valiente & Verdú, 2013).

Son escasos los estudios que abordan el tema de las respuestas de rasgos funcionales específicos para condiciones ambientales cambiantes en los páramos. El estudio realizado por Avila (2014) en el parque natural Chingaza se encontró que plantaciones rasantes de *Lupinus* fueron las más efectivas para el control de gramíneas exóticas. Por otro lado Llambi *et al.*, (2003) evaluaron rasgos ecofisiológicos de especies de plantas en etapas de sucesión temprana y reportaron que estas poseían una mayor tasa fotosintética y área foliar específica, siendo estos rasgos los vinculados al rápido crecimiento de las especies. Otro estudio realizado por Ruiz (2015) reportó altos valores de área foliar específica en hierbas y arbustos, sugiriendo a estas formas de vida como potenciales para procesos de restauración.

Uno de los parques naturales en el cual tiempo atrás se iniciaron procesos de restauración es el Santuario de Flora y Fauna Galeras, donde en los últimos años incorporó al área de conservación una serie de lotes que habían sido ocupados por la comunidad y sometidos anteriormente a ganadería y procesos de reforestación con especies foráneas (PNNC, 2013). Estas áreas que hacen parte del corregimiento El Chorrillo en el predio El Cedral han sido objeto de conservación desde el año 2010 y se han implementado acciones que buscan acelerar los procesos de regeneración, inicialmente con el aislamiento físico del área y posteriormente con la implementación de núcleos de enriquecimiento (PNNC, 2017), no obstante estos métodos no fueron del todo eficientes dentro de la zona. La eliminación de tensionantes ha generado un proceso de regeneración natural que se caracteriza por presentar una vegetación con asociaciones de arbustos, y gramíneas producto de actividades ganaderas. Por otro lado, la pendiente del terreno, los suelos escarpados, las bajas temperaturas, la mínima presencia de relictos de bosque y de páramo, y la alta capacidad de colonización de gramíneas se convierten en factores limitantes que hacen que este proceso de regeneración espontánea no sea eficiente (PNNC, 2013).

Los rasgos ecofisiológicos, como la tasa de transporte de electrones y el área foliar específica entre otros rasgos foliares, vegetativos y radiculares, han sido reportados como buenos indicadores al momento de escoger las especies adecuadas para acelerar los procesos de regeneración (Llambi, Fontaine, Rada, Saugier, & Sarmiento, 2003; Ehleringer & Sandquist, 2006; Castro et al., 2016) esto debido a que genera información acerca de las estrategias adaptativas que posee cada organismo y la forma cómo se relacionan y transforman el ambiente en el que se encuentran con su actividad. Sobre la base de lo planteado anteriormente el estudio de los rasgos funcionales de las plantas en áreas de regeneración puede ser una estrategia útil

para monitorear y seleccionar especies que puedan tener potencial para procesos de restauración en un futuro. Estas estrategias pueden ser implementadas en ecosistemas de páramo, puesto que, a pesar de la gran importancia que estos poseen en la regulación y almacenamiento de agua, en algunas áreas aún siguen degradados por actividades antrópicas. Por tal razón, este estudio considera la evaluación de especies potencialmente facilitadoras, la cuantificación de sus rasgos funcionales y la evaluación de especies como una alternativa que contribuirá a determinar la capacidad de colonización y competencia con las especies que dominan los paisajes modificados, características que resultan útiles para acelerar los procesos de regeneración en el predio El Cedral, del Santuario de Flora y Fauna Galeras.

De acuerdo a lo anterior se plantea la siguiente pregunta de investigación.

¿Cómo varían los rasgos funcionales foliares, radicales, vegetativos y fisiológicos de especies de plantas vasculares en diferentes microhábitats en áreas de regeneración en el páramo del Santuario de Flora y Fauna Galeras?

3 JUSTIFICACIÓN

Las acciones de restauración en los páramos son urgentes, puesto que éstos ofrecen importantes funciones ecológicas y servicios ecosistémicos como la capacidad de fijar el carbono atmosférico en el suelo, contribuyen al control del cambio climático y poseen una alta biodiversidad, pero el valor más destacable que aportan los páramos está relacionado con la regulación hídrica, debido a que la vegetación de porte bajo de los ecosistemas paramunos ayuda a la captación y regulación del agua proveniente de la condensación del recurso hídrico en estas zonas y junto a la vegetación de porte arbustivo se da el mantenimiento, protección y recarga de acuíferos (Cabrera & Ramírez, 2014; Garavito, 2015; Osorio, 2016).

En la actualidad, los cambios en el uso del suelo de los páramos han llevado a un deterioro de los servicios ecosistémicos, esto puede traer consigo, además de procesos de extinción locales una alteración en la oferta hídrica. Por lo tanto, son importantes los procesos de recuperación de los ecosistemas degradados, con el fin de mitigar la pérdida de funciones ecosistémicas y, de esta manera mantener las características ecológicas, regular las actividades productivas y mantener la provisión y regulación de los servicios y bienes del ecosistema. La planificación y el diseño de estrategias de restauración podrían partir de entender las respuestas ecofisiológicas, morfológicas y estructurales de las plantas a través del estudio de las condiciones microambientales, la composición de la vegetación de la zona y del estudio de sus rasgos funcionales (Sandel, Corbin, & Krupa, 2011; Cabrera & Ramírez, 2014).

Entender la dinámica de la regeneración natural puede facilitar los procesos de restauración, ya que contribuye a diseñar estrategias dirigidas y específicas para los diferentes microhábitats que se presentan en nuevos escenarios ecológicos, en el caso de este estudio, de los predios del páramo del Santuario de Flora y Fauna Galeras, en el cual, se ha llevado un proceso de restauración que inició con el aislamiento de áreas anteriormente sometidas a procesos de ganadería y que en los últimos años han estado en regeneración natural; sin embargo dadas las condiciones limitantes de los terrenos (la pendiente, los suelos escarpados, las bajas temperaturas y la mínima presencia de relictos de bosque y páramo) este proceso se ha visto condicionado (PNNC, 2017), por lo que es necesario llevar a cabo otro tipo de estrategias, como la restauración dirigida.

Por esa razón, identificar qué especies pueden ser consideradas como dinamizadoras del ecosistema y puedan ser incluidas dentro de las estrategias de restauración es fundamental (Ávila, 2014; Castro *et al.*, 2016). Además, la inclusión de herramientas de la ecofisiología y la

caracterización de rasgos funcionales de las plantas relacionados con el mantenimiento de las especies a largo plazo (Alcazar & Ramirez, 2011) permitirá diseñar y ejecutar planes de restauración en áreas degradadas del Santuario. Así mismo aporta a la comprensión de factores que determinan los procesos de recuperación en esta zona del páramo, puesto que el funcionamiento ecosistémico no depende necesariamente del número de especies, si no de los rasgos funcionales de las especies presentes y sus interacciones (Fernández R. , 2003; Díaz & Cabido, 2001).

4 OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

- Evaluar las características funcionales de las plantas vasculares en los diferentes microhábitats en áreas de regeneración en el páramo del Santuario de Flora y Fauna Galeras como una base para proponer especies con potencial para regeneración.

4.2 Objetivos específicos

- Determinar cómo influyen los diferentes microhábitats de la zona en los rasgos funcionales de especies de plantas vasculares en áreas de regeneración.
- Proponer especies de plantas vasculares con potencial para el establecimiento de procesos de regeneración a mediano y largo plazo de acuerdo a sus rasgos funcionales.

5 MARCO TEÓRICO

5.1 Regeneración Natural

La ecología de la restauración, basada en la teoría de sucesión ecológica, tiene en cuenta las interacciones de los siguientes componentes; la composición, estructura y funcionamiento de las comunidades y busca asistir o aportar al restablecimiento de un ecosistema que ha sido sometido a diferentes grados de perturbación (Vargas, 2007; Cabrera & Ramírez, 2014). La restauración se

nutre de la sucesión ecológica y las reglas del ensamble de comunidades, los cuales son enfoques ecológicos que contribuyen al entendimiento de los diferentes procesos que se llevan a cabo en estos sistemas (Temperton & Hobbs, 2004).

La sucesión ecológica ha sido definida como los cambios que se generan en un ecosistema en largos periodos de tiempo, después que éste ha sido afectado con respecto a su estructura, composición y función, por factores como fuertes lluvias, deslizamientos, erupciones volcánicas o por disturbios generados por actividades antrópicas (Martínez & García, 2007; Kattan & Naranjo, 2008; Cabrera & Ramírez, 2014). Los cambios que se desarrollan pueden ir desde el incremento y producción de biomasa hasta el aumento en la longitud de las cadenas tróficas y con ello, un mayor número de especies y diversidad de las mismas (Walker, 2005), por lo que la sucesión es considerada un proceso de auto-organización o auto-recuperación de un ecosistema mediante un cambio directo de la composición de especies y fisionomía vegetal de la zona con el paso del tiempo (Margalef, 1991; Finegan, 1984).

Este proceso dinámico, por el cual se incorporan nuevos individuos a la población reproductora a medida que otros desaparecen, sin la influencia humana, también es llamado regeneración natural y las especies que hacen parte de esta transformación condicionan en gran medida los procesos iniciales a nivel de ecosistema y la historia vital de los organismos (Jones, Lawton, & Schachak, 1994), trayendo consecuencias significativas desde el punto de vista del mantenimiento de su capacidad productiva y de la conservación de los ecosistemas, así como de la diversidad biológica asociada (Díaz, Campos, & Pulido, 1997). Por ende resulta de gran importancia el planteamiento de proyectos de restauración, para que de esta manera se pueda ayudar o asistir al ecosistema a iniciar, acelerar y direccionar la recuperación en sus diferentes fases, y superar las barreras a la regeneración y a las dinámicas naturales (Vargas, 2007).

Los cambios que se generan en la regeneración conducen progresivamente hacia una estructura y composición más compleja de las comunidades (Finegan, 1992). Uno de los aspectos que caracteriza a este suceso es el recambio de especies, el cual se da de forma natural después de un disturbio, que por lo general afecta a las comunidades naturales por la eliminación parcial o total de la capa vegetal; sin embargo, pueden existir remanentes orgánicos de las comunidades preexistentes, contribuyendo a que especies con características adecuadas en aspectos como la dispersión de semillas y el establecimiento de plántulas inicialmente (Norden, 2014) puedan establecerse en estas zonas y así, sean capaces de transformar de forma directa el microhábitat en el que se encuentran (Frangi, Arturi, Goya, Vaccaro, & Píccolo, 2005; Cabrera & Ramírez, 2014), para incorporar nuevas especies a la comunidad.

Estas especies se han definido como ingenieras del ecosistema o facilitadoras, debido a que transforman el medio en el que se encuentran a través de procesos endógenos como la densidad del tallo de la planta, altura de la vegetación y el tamaño de la semilla (Liu, Wu, Peng, Zhou, & Bradshaw, 2012), los cuales alteran la estructura de la propia especie ingeniera y generan un impacto positivo en la diversidad vegetal de la zona. Este tipo de especies son capaces de regular la disponibilidad de recursos y provocar cambios en las condiciones bióticas y abióticas a través de la regulación de temperaturas extremas y la modificación de las propiedades del suelo (Jones, Lawton, & Shachak, 1997; Badano, Jones, Cavieres, & Wright, 2006; Malatesta, Tardella, Piermarteri, & Catorci, 2016).

En una interacción de facilitación, las especies ingenieras del ecosistema crean microhábitats favorables para que ciertos individuos se beneficien de la transformación, afectando directamente la distribución de otras especies (Jones, Lawton, & Shachak, 1997; Malatesta, Tardella, Piermarteri, & Catorci, 2016). El desarrollo de las interacciones positivas puede cambiar a lo

largo del proceso de sucesión entre la planta facilitadora y la facilitada, puesto que se ha reportado que progresivamente se convierte en una interacción de competencia en la medida en que la planta beneficiada de esta transformación incrementa su rendimiento (Valiente, Vite, & Zavala, 1991), adicionalmente se propone que la distancia filogenética influye en las relaciones de facilitación y competencia, puesto que las especies que estén más relacionadas filogenéticamente van a competir por nichos similares, pero así mismo tienden a ser fenotípicamente similares (Valiente & Verdú, 2008; Valiente & Verdú, 2013), lo cual contribuye a que las estrategias que se implementen favorezcan a las especies que estén más relacionadas entre sí.

Sin embargo en la capacidad de regeneración de un ecosistema influyen factores bióticos como la diversidad de organismos y abióticos como las condiciones ambientales, físicas y químicas particulares del lugar; donde la cantidad de organismos que lleguen a una determinada zona va depender del mecanismo de dispersión que posean, puesto que ésta es una de las primeras barreras que se presentan en los lugares a regenerar por la ausencia de llegada de propágulos; una vez se supere esta barrera los factores ambientales conforman el segundo filtro que afecta la distribución de las plántulas, agregando un componente estocástico a la regeneración; por último, la abundancia relativa de las especies de plántulas es regulada por diferentes interacciones, entre las que se destacan los mecanismos de facilitación y competencia (Norden, 2014). Debido a que estas circunstancias determinarán la capacidad de las especies de establecerse en sitios específicos, muchas de las actividades de restauración están enfocadas a diseñar estrategias que permitan afrontar estos efectos (Cabrera & Ramírez, 2014).

5.2 Selección de especies para procesos de regeneración

Un aspecto crucial en el estudio de las estrategias de regeneración de cualquier zona, es la selección adecuada de especies para iniciar un proceso de restauración asistida, una forma de selección se basa en sus rasgos funcionales, al ser características morfológicas, fisiológicas, bioquímicas, estructurales o fenológicas de los organismos (Díaz, Ortiz, Navarrete, & Suárez, 2005) juegan un papel fundamental en este proceso, debido que influyen en el comportamiento y desempeño de las especies, y existe una fuerte relación entre la respuesta de los rasgos de las especies y su influencia sobre las condiciones ambientales (Díaz & Cabido, 2001; Díaz *et al.*, 2007; Fernández F. , 2007). Es necesario tener en cuenta que la dinámica de un ecosistema no depende necesariamente de las especies como tal, sino que depende de los rasgos funcionales y sus interacciones (Díaz & Cabido, 2001), puesto que éstos son susceptibles a cambios ambientales, además de impactar sobre el éxito biológico de la especie a través de las relaciones con el crecimiento, reclutamiento y mortalidad (Violle *et al.*, 2007), por lo que no es suficiente realizar un estudio taxonómico para este fin.

Al tratar de comprender cómo las variables ambientales determinan las respectivas características de la vegetación y también, cómo éstas afectan los flujos locales de materia y energía, uno de los criterios para inicial la selección de las especies para los procesos de regeneración asistida, debería ser la abundancia local de la especie en la zona (Pérez *et al.*, 2013). Según Gamier *et al* (2004) se deben tomar especies que colectivamente representen aproximadamente el 80 % de la abundancia relativa acumulada y generalmente en individuos reproductivamente maduros y de aspecto saludable (Pérez *et al.*, 2013). Teniendo en cuenta la utilidad de los rasgos funcionales como una herramienta que otorga información del papel que un organismo desempeña en el ecosistema (Lavorel & Garnier, 2002), se seleccionan las especies

que mejor se adapten a las condiciones de estrés específicas del microhábitat y a los objetivos de restauración planteados, comprendiendo el comportamiento de las especies en las diferentes dimensiones ecológicas, las cuales según Wright *et al* (2004) están conformadas por grupos de rasgos importantes de las plantas que están correlacionadas entre sí, posible resultado de la selección natural.

Para comprender parte del funcionamiento de un ecosistema y de su vegetación para evaluar su potencial de regeneración natural y, así establecer, a mediano y largo plazo, estrategias de restauración, es importante usar los rasgos morfológicos, vegetativos, radicales y fisiológicos como una herramienta para conocer cómo los cambios generados por el hombre han afectado a un determinado sistema y cuáles han sido sus respuestas a estos disturbios (Díaz, Campos, & Pulido, 1997; Insuasty, Gómez, Rojas, Cárdenas, & Vargas, 2011). Las diferentes formas como las comunidades de plantas reaccionan a un determinado estímulo ya sea biótico o abiótico, va estar influenciado por diferentes factores tensionantes que pueden contribuir de forma positiva o negativa en la dinámica del ecosistema y podrían estar relacionados con cambios en el microclima superficial, con la estructura y nutrientes del suelo que conforman parte del ambiente subterráneo y con las condiciones en las que se encuentran los parches aledaños a la zona de regeneración (Ehleringer & Sandquist, 2006; Kattan & Naranjo, 2008; Cabrera & Ramírez, 2014).

5.3 Ecosistema de páramo

Los páramos son ecosistemas tropicales que se originaron con el levantamiento de la cordillera de los Andes (Flórez, 2003). Entre las características biofísicas comunes de este ecosistema se destaca la baja presión atmosférica, sequedad y humedad del aire y suelos ácidos poseen alto contenido de materia orgánica que contribuye a retener grandes volúmenes de agua y

a controlar su flujo, para luego ser liberado, de manera lenta y constante, en las diferentes temporadas a través de las cuencas hidrográficas (Guhl, Wills, Macías, Boada, & Capera, 1998; Pombo, 1989). En estos procesos las plantas cumplen un papel importante, destacándose el rol desempeñado por la vegetación de porte bajo de los ecosistemas paramunos, la cual ayuda a la captación y regulación del agua proveniente de la condensación del recurso hídrico en estas zonas y junto con la vegetación de porte arbustivo, se contribuye al mantenimiento, protección y recarga de acuíferos (Cabrera & Ramírez, 2014; Garavito, 2015).

5.3.1 Componentes ambientales de los páramos

Las condiciones que caracterizan a los diferentes tipos de páramos está relacionada con los procesos climáticos; como la nubosidad, las corrientes de aire, que dan origen a las vertientes húmedas y secas que provienen de los océanos y del amazonas (Rivera & Rodríguez, 2011). En estos ecosistemas tropicales de alta montaña se dan variaciones drásticas de temperatura en los ciclos diarios y de la misma manera se presentan condiciones micro ambientales cambiantes, las cuales dependen del tipo de localización geográfica y de la posición de la vertiente, puesto que la dirección y velocidad del viento influyen en el aporte de agua en forma de niebla de manera constante, siendo estos factores los que pueden explicar tales condiciones tan cambiantes a pequeña escala (Cabrera & Ramírez, 2014) , las cuales se ven reflejadas en la heterogeneidad que posee el ecosistema, y hacen de éstos, importantes centros de flora y fauna endémica, además de las significativas relaciones en la fijación de carbono, debido a la lenta descomposición de la materia orgánica y a los procesos de humificación propios de los suelos (Ministerio de medio ambiente, 2002).

Variaciones en las características biofísicas que posee el páramo, tanto por atributos climáticos como fisionómicos y florísticos, hace que se definan tres ambientes: el primero es el

subpáramo, el cual comprende aproximadamente entre los 3.200 y 3.600 m.s.n.m, y se caracteriza por vegetación arbustiva y de matorrales, dominado por especies de la familia Asteraceae y algunas pertenecientes a Hypericaceae y Ericaceae; el páramo propiamente dicho, que se extiende desde los 3.600 hasta los 4.100 m.s.n.m, y corresponde a una zona de gramíneas, predominando los frailejones o rosetales con individuos de *Espeletia* y pajonales con especies de *Calamagrostis* y *Chusquea* y, por último el superpáramo, formado por una franja que va desde los 4.100 hasta los 4.400 m.s.n.m., el cual es el límite inferior de las nieves perpetuas que se caracteriza por una discontinua vegetación tipo prado con especies de *Draba*, *Senecio* y *Loricaria* (Solarte *et al.*, 2007 ; Sturm & Rangel, 1985; Cuatrecasas, 1958). Estas características de los páramos contribuyen en una escala más pequeña a las diferentes formaciones de microhábitats, las cuales son unas de las principales condiciones que hacen posible el mantenimiento de una alta densidad poblacional y un aprovechamiento más eficiente de los recursos.

El microhábitat puede ser definido como las condiciones específicas para cada especie a una escala más fina que puede ir desde cm^2 a m^2 , lo cual también dependerá de la preferencia de los organismos a características particulares de su entorno que puede ser compartido por una o varias especies y presenta cierta uniformidad de las condiciones bióticas y abióticas (Delfín, Gallina, & López, 2013; Krausman, 1999). Las diferentes condiciones que caracterizan a los microhábitats de páramo pueden ser atribuidas a la humedad relativa, ésta varía conforme a la posición de la vertiente y a la ubicación geográfica de la zona, reportándose tasas de precipitación entre los 750 y 3000 mm (Cleef, 1978; Rangel-Ch, 2005). Un factor que está muy relacionado con la humedad es el viento, puesto que de la dirección y la velocidad del mismo va depender la contribución de agua a los distintos microhábitats, también definidos por la topografía y heterogeneidad del

terreno y del suelo principalmente (Cleef, 1978) donde el aporte de humedad se genera desde los océanos, la Amazonia y la Orinoquia, que hacen que las vertientes tengan menor precipitación que las de barlovento (Díaz, Ortiz, Navarrete, & Suárez, 2005).

Otros factores que también pueden determinar las condiciones de los microhábitats, son la temperatura y la pendiente de la zona; en la cual, en el caso de la temperatura, se ve influenciada con la altitud, latitud y con el grado de absorción y reflexión de la radiación solar, donde la absorción de la radiación por el suelo va depender del color del suelo, la cobertura vegetal y el aspecto del relieve (García & García, 2013). Las pendientes a menudo se encuentran en páramo, dada su naturaleza agreste y por las lluvias de estas zonas, éste ha sido considerado un factor limitante para el establecimiento de la vegetación, y más aún, después de un disturbio; no obstante, un aspecto positivo que le es atribuido a este fenómeno radica en el enriquecimiento que se da a los suelos al pie de la pendiente, debido a la remoción de la capa superficial del suelo, la cual puede traer consigo bancos de semillas (Sancho & Villatoro, 2005).

5.3.2 Vegetación de páramo

En los páramos la diversidad florística cuenta con un total de 254 familias con 865 géneros y 4597 especies para todos los grupos de líquenes, briofitas y plantas vasculares, con una tasa de endemismo del 60% aproximadamente (Luteyn, 1999). Destacándose los siguientes géneros como los más ricos en especies: *Pentacalia*, *Monticalia*, *Espeletia*, *Espeletiopsis* y *Diplostephium* (Asteraceae), *Senecio* (Senecioneae), *Niphogeton* (Apiaceae), *Hypericum* (Clusiaceae), *Gentianella*, *Halenia* (Gentianaceae), *Gaultheria* (Ericaceae) y *Aragoa* (Plantaginaceae) (Cabrera & Ramírez, 2014). La morfología que caracteriza a esta vegetación empieza desde alfombras, almohadillas y penachos de gramíneas hasta rosetas gigantes, enanas y arbustos enanos y postrados (Ramsay & Oxley, 1997).

La gran diversidad de especies de plantas que presenta este ecosistema se ha relacionado con la necesidad de la vegetación de adaptarse a las condiciones locales extremas (Madriñán, Cortés, & Richardson, 2013). Donde la relación de la forma de crecimiento con los cambios en las condiciones edáficas, térmicas e hídricas, la intensidad lumínica, la duración del día y la topografía, condicionan la formación vegetal a escala local, debido a que son determinantes para el crecimiento y desarrollo de las plantas (Valverde, Del Castillo, Carabias, & Cano, 2005; Duval, Benedetti, & Campo, 2015).

Entre una de las estrategias adaptativas de las especies vegetales de páramo se destacan las asociaciones con hongos micorrizógenos, los cuales desempeñan un papel importante en el reciclaje de nutrientes, además de incrementar en un 20 a 30% la respiración en las plantas (Fitter, 1991). Por otro lado también se pueden presentar asociaciones entre plantas, las cuales pueden brindar protección y contribuir al anclaje de otras especies en suelos donde las vertientes son escarpadas y se tiende a eliminar las capas superiores del suelo, este es el caso de la asociación entre *Espeletia argétea* y especies de *Rumex* y *Acaena*, que se encuentran en lugares con tendencias a tierras móviles, siendo considerada a *E. argétea* como una planta pionera que aparece y desaparece durante los procesos de sucesión. También se han encontrado asociaciones entre *Calamagrostis effusa* y *Spiranthes vaginata* limitada a áreas muy pequeñas en las cimas de elevaciones relativamente escarpadas, esta última también se relaciona con especies de *Gaultheria* y ocasionalmente, con *Puya* en la zona (Lozano & Schnetter, 1976).

Una de las características que se resalta en estos ecosistemas actualmente son los diferentes tipos de mosaicos de la vegetación típica de páramo, entre los que se tiene arbustales, zonas de frailejónal-pajónal y turberas donde, a lo largo del tiempo y con la intervención humana se encuentran coberturas de zonas de herbazales en un 45% del área, bosques de tipo alto andino en

un 27%, áreas agrícolas en un 13% y los arbustales de páramo en zonas encañonadas y transicionales de subpáramo en un 10,8% (Cabrera & Ramírez, 2014).

5.3.3 Importancia de los páramos

Los páramos ofrecen importantes funciones ecológicas y consigo, servicios ecosistémicos, entre los que se destacan la capacidad de fijar el carbono atmosférico en el suelo, influyen en el control del cambio climático y poseen una alta biodiversidad, además de considerables tasas de endemismo; pero el valor más destacable de los páramos es la regulación hídrica que llevan a cabo tanto la vegetación como el suelo que conforma este sistema (Cabrera & Ramírez, 2014; Osorio, 2016).

Las cuencas hídricas que se originan en los páramos abastecen en un 70% al país, debido a que las condiciones ambientales como la niebla que cubre a estas zonas gran parte del tiempo, la estructura de la vegetación que captura agua y el suelo humífero que la retiene, contribuye en el proceso de abastecimiento y regulación hídrica (Osorio, 2016).

A pesar de los complejos procesos que se dan en los páramos, estos ecosistemas son muy vulnerables al desequilibrio ecológico que puede ser ocasionado por factores antrópicos, dado que se obtiene una comunidad vegetal dominada por gramíneas introducidas junto con algunas especies nativas que pueden tolerar tales condiciones; esta comunidad difiere ampliamente de la original, debido a que no presta los servicios ambientales que brindaba la inicial, puesto que se aceleran los procesos de erosión de los suelos y consigo, una degradación de cuencas hidrográficas, además de aumentar la frecuencia de los deslizamientos y de la pérdida de la biodiversidad (Hofstede, 1995; Vargas, Premauer, & Cárdenas, 2002; Ávila, 2014).

5.3.4 Santuario de Flora y Fauna Galeras

Una de las reservas que anteriormente fue sometida a factores antrópicos es el Santuario de Flora y Fauna Galeras en el departamento de Nariño, éste hace parte del centro oriental de la Cordillera Occidental de los Andes Colombianos en el Nudo de los Pastos, se encuentra bajo la jurisdicción de los municipios de Nariño, Pasto, Tangua, Yacuanquer, Consacá, Sandoná y La Florida. Se divide en las siguientes franjas: franja andina y, alto andina, páramo bajo, páramo y superpáramo (Rangel, 2000).

El páramo bajo o subpáramo se encuentra entre los 3.200 y 3.500 msnm, franja que conforma parte de la zona de estudio, posee un predominio de la vegetación arbustiva y matorrales, dominados por las familias Asteráceas (*Diplostephium*, *Pentacalia*, y *Gynoxys*) y Ericaceae (*Pernettyasp.*, *Vacciniumsp.*, *Bejariasp* y *Gaultheriasp*, *Hypericum laricifolium*, *H. ruscoides* y *H. Juniperinum*) (Pantoja, 2013).

Parques Nacionales en el año 2001 comenzó un proceso denominado “Régimen de transición”, este busca encontrar una salida a la problemática de ocupación en áreas protegidas y vincular temporalmente a la población al proceso de recuperación de los terrenos alterados por las actividades antrópicas. En el año 2006 se inició en Parques Nacionales la construcción de los lineamientos conceptuales, metodológicos y técnicos de las estrategias de restauración ecológica en las áreas protegidas. Lo cual trajo consigo la formulación del proyecto denominado “Ordenamiento Ambiental de la Zona Amortiguadora, acciones de restauración y plan de contingencia para contribuir a la conservación del bosque andino en el Santuario de Flora y Fauna Galeras, en el departamento de Nariño, Colombia”, que busca orientar o acelerar la recuperación de su función, estructura y composición y que, a lo largo del tiempo, este

ecosistema tenga una alta aptitud de resistir a las diferentes perturbaciones y su capacidad de resiliencia sea alta (PNNC, 2017).

Este proceso de recuperación de las áreas degradadas, se inició con la liberación voluntaria de las zonas por parte de los campesinos y posteriormente en el año 2014 se empezaron a llevar a cabo acciones de restauración de 63.89 ha en el corregimiento El Chorrillo, las cuales fueron financiadas por el proyecto GEF Mosaicos de Conservación, estas acciones fueron encaminadas principalmente a el aislamiento de las áreas priorizadas mediante el empleo de postes plásticos y alambre de púa, con el fin de eliminar o al menos realizar un control de los agentes tensionantes que limitan la regeneración natural (PNNC, 2017).

5.4 Rasgos funcionales y características de facilitación

Los rasgos funcionales, según Violle *et al.*, (2007) son las características morfo-fisiológicas que influyen directa o indirectamente en el establecimiento de la planta al ambiente, a través de sus efectos sobre el crecimiento, reproducción y supervivencia, permitiendo entender y explicar la dinámica de las plantas con su ambiente biótico y abiótico (Díaz & Cabido, 2001). En la actualidad, la variedad de formas como son empleados los recursos por los organismos, hacen parte de los componentes funcionales esenciales que determinan la diversidad biológica, puesto que pueden ser clave para entender los mecanismos de ensamblaje de las comunidades, los procesos que se llevan a cabo en los ecosistemas y así mismo, los servicios que estos prestan (Salgado, 2016).

De esta manera se ha definido grupos funcionales de plantas, como el conjunto de especies que tienen respuestas similares al ambiente o efectos similares sobre procesos ecosistémicos (Díaz, Gurvich, Pérez, & Cabido, 2002; Hooper *et al.*, 2002). La aparición de estos grupos funcionales se puede explicar principalmente a la existencia de condiciones ambientales propias

de cada zona, las cuales se presentan como una barrera y actúan como un filtro que impulsa el surgimiento de rasgos específicos que permiten superar tales barreras (Schleicher, Peppler, & Kleyer, 2011).

Según Lavorel *et al.* (1999), se denomina atributo a las diferentes expresiones o estados de un rasgo en un espacio y tiempo determinado, en donde estos atributos pueden variar cuando se estudian en diferentes gradientes espaciales, ambientales y temporales, por lo cual es de vital importancia para su evaluación, la medición de datos ambientales como la precipitación, la temperatura, humedad, suelo, nutrientes, entre otros (Violle *et al.*, 2007); además, la identificación y estimación de su abundancia contribuye a explicar los mecanismos bajo los cuales la vegetación responde ante estímulos ambientales, lo cual se presenta como una herramienta para predecir respuestas de los ecosistemas a cambios provocados por actividades antrópicas (Díaz & Cabido, 2001; Díaz, Ortiz, Navarrete, & Suárez, 2005).

5.4.1 Tipos de rasgos funcionales

Los rasgos funcionales de hojas, tallos y raíces varían entre las diferentes especies modulando su crecimiento y supervivencia, por lo tanto para su estudio se deben tener en cuenta rasgos que sean de fácil medición y que estén relacionados con la respuesta a la variabilidad ambiental y su impacto en los procesos del ecosistema (Westoby, Falster, Moles, Vesk, & Wright, 2002; Salgado, 2016).

Los rasgos vegetativos son sensibles a la variabilidad del clima y de los recursos del suelo e influencia procesos de los ecosistemas como la productividad primaria y los ciclos biogeoquímicos (Salgado, 2016). La forma de crecimiento, considerado como un rasgo de este tipo, puede asociarse con la adaptación ecofisiológica, puesto que indica la maximización de la producción fotosintética, la protección frente a condiciones climáticas severas y el

posicionamiento del follaje para evitar o resistir algunos tensionantes como la herbivoría; otros rasgos vegetativos son: la altura de la planta, que se asocia con el vigor competitivo, tamaño reproductivo, vida útil potencial y fecundidad de toda la planta (Pérez *et al.*, 2013).

Los rasgos foliares son sensibles a la variación ambiental e influyen en procesos de los ecosistemas como la productividad primaria, la descomposición de hojarasca, el ciclaje de nutrientes y determinan las pérdidas de agua, estrechamente relacionadas con la tolerancia a la sequía (Tardieu, 2005; Salgado, 2016). Otros rasgos relacionados con la disponibilidad de agua son los radicales, los cuales son responsables de transferir agua y nutrientes entre las partes bajo tierra y sobre el suelo, permitiéndoles adquirir selectivamente nutrientes minerales de una gama compleja de soluciones de suelo y partículas del mismo, al tiempo que modifican la química de este ambiente subterráneo mediante la exudación de una variedad de compuestos (Paz, 2003; Pérez *et al.*, 2013).

Los organismos que habitan en el suelo pueden jugar un papel importante en la adquisición de recursos, entre éstos se destacan los hongos formadores de micorrizas, que se ha considerado como una simbiosis mutualista hongo-raíz (Smith & Read, 2008), asociación que contribuye a la captación de nutrientes como fósforo, nitrógeno, calcio y potasio, y agua por parte de la planta, además de que la protegen del impacto negativo de los estreses ambientales y patógenos mediante la producción de fitohormonas (Navarro, Aroca, & Barea, 2011). Las micorrizas actúan a modo del sistema radical complementario, ayudando a la planta a adquirir nutrientes, por lo cual se esperaría que especies que posean sistemas radicales con estrategias más adquisitivas de recursos, como altos valores de área específica radical y longitud específica radical y bajos valores de contenido en materia seca y densidad radical, presenten un menor grado de dependencia de hongos micorrícicos (Smith & Read, 2008).

Otros rasgos que son de gran utilidad, debido a que informan acerca del estado actual de las plantas, son los rasgos fisiológicos, puesto que describen el potencial de una planta para mantenerse en un hábitat o ubicación, favoreciendo la evaluación del impacto de un entorno alterado en el rendimiento futuro de la planta (Ehleringer & Sandquist, 2006), aportando a determinar, la capacidad para establecerse y tolerar condiciones ambientales específicas de una especie objeto de estudio, así como también la eficacia de los procesos de restauración sobre el área degradada (Castro *et al.*, 2016). De la misma forma, estos rasgos permiten la adquisición y conservación de recursos que contribuyen al éxito competitivo, particularmente en ecosistemas que tienen limitaciones de agua o nutrientes (Richardson & Rejmánek, 2011).

5.4.2 Interacciones en el entorno de regeneración

Características como altas tasas de crecimiento, alta abundancia/cobertura de especies competidoras y estrategias de reproducción tipo r que les permite dispersar sus semillas de forma ágil, son rasgos que se han relacionado con las especies facilitadoras (Anthelme, Cavieres, & Dangles, 2014; Cabrera & Ramírez, 2014), puesto que las modificaciones que estas especies realizan en su entorno con su metabolismo contribuyen positivamente en los parámetros ecofisiológicos de las especies facilitadas (Ramírez, Rada, & Llambi, 2015), estas condiciones dan lugar a cascadas de facilitación que tienen el fin de proporcionar nuevos niveles de complejidad y reducir el estrés de ambientes hostiles, característicos de los ecosistemas de páramo (Angelini, Altieri, Silliman, & Bertness, 2011).

Por otro lado, uno de los factores que también puede afectar la facilitación en los procesos de regeneración son las condiciones del suelo, como el intercambio catiónico, que contribuye a la recuperación de la necromasa y a la actividad microbiana del suelo (Sarmiento, Monasterio, & Montilla, 1991; Mora, Obando, & Rosero, 2005). Las plantas que han sido consideradas

ingenieras del ecosistema contribuyen en estos cambios abióticos, puesto que muchos de los individuos en el proceso de sucesión requieren condiciones más complejas en su ambiente para realizar una dispersión de propágulos eficiente y poseer la capacidad de hacer frente a los filtros ambientales locales (Caccianiga, Luzzaro, Pierce, Ceriani, & Cerabolini, 2006).

Las diferentes actividades antrópicas entre las que se destaca la agricultura, traen consigo la introducción de especies, que por lo general son buenas fijadoras de nitrógeno y aportan cantidades considerables de este elemento en el suelo (Daehler, 1998), esto puede facilitar la invasión de especies no autóctonas y dificultar los procesos de regeneración de la biodiversidad nativa, debido a que estas especies resultan buenas competidoras en ambientes ricos en nutrientes (Perry, Blumenthal, Monaco, Paschke, & Redente, 2010), de la misma forma otros factores como la adición de carbono y el corte o remoción de biomasa aérea pueden afectar la capacidad de invasión de ciertas especies (Sandel, Corbin, & Krupa, 2011).

El incremento de carbono en el suelo contribuye a estimular el crecimiento bacteriano y esto, a su vez, trae consigo la inmovilización de N en la biomasa microbiana y, por lo tanto, una disminución en la disponibilidad de este elemento de forma temporal para las plantas (Averett, Klips, Nave, S, & Curtis, 2004; Corbin & D'Antonio, 2004). Ante estas situaciones se han implementado estrategias de eliminación de la biomasa aérea, sin embargo, esto ha traído resultados mixtos a la hora de favorecer a especies introducidas o nativas, por lo cual, la información funcional y la descripción de las estrategias de las plantas permite implementar acciones más dirigidas al sitio a restaurar y con una mayor probabilidad de acelerar los procesos de regeneración (Blumenthal, 2009).

Diversos estudios han evaluado las respuestas ecofisiológicas que las plantas presentan en áreas bajo condiciones de regeneración en sistemas alto andinos, encontrando, en etapas

tempranas, un incremento en la tasa fotosintética, mayor área foliar y conductancia estomática, pero en condiciones de baja eficiencia en el uso del agua (Llambi, Fontaine, Rada, Saugier, & Sarmiento, 2003); esto, debido a que tales características les confieren una ventaja competitiva bajo condiciones limitantes en estados tempranos de sucesión (Tilman, 1993). Pywell *et al.*, (2003) demostraron que las tasas de germinación de las semillas y de crecimiento de las plántulas, están asociadas positivamente a ambientes en proceso de regeneración, otorgando una mayor capacidad competitiva y colonizadora en las etapas iniciales de los procesos de sucesión.

Wright *et al.*, (2004) reportaron que especies con altos rendimientos fotosintéticos tienden a producir hojas delgadas y de baja densidad, además de presentar una relativamente rápida rotación de la biomasa foliar. Falster & Westoby (2003) afirman que la altura es un indicador importante, puesto que especies de portes bajos pueden asignar una mayor proporción de biomasa hacia el tejido fotosintéticamente activo, siendo esta una estrategia útil cuando la disponibilidad de luz es alta.

Bertness & Callaway (1994) destacaron que las interacciones de facilitación son más comunes en ambientes donde hay un elevado estrés abiótico generado por la temperatura y la intensidad de la perturbación es baja o moderada (He, Bertness, & Altieri, 2013); por el contrario, se espera que la facilitación disminuya cuando el estrés abiótico esté impulsado por los recursos, como ocurre en ambientes áridos (Spasojevic & Suding, 2012).

La facilitación puede afectar directamente, mediante mejoras del microhábitat e indirectamente mediante cambios en las relaciones de competencia (segregación de nicho, exclusión competitiva o intransitividad) (Soliveres *et al.*, 2011). En el estudio realizado por Vargas *et al.*, (2007) en bosques alto andinos se logró potenciar interacciones positivas para las especies de interés, esto se dio gracias a la correcta selección de las especies y a la

implementación de núcleos de regeneración con matrices de leguminosas arbustivas, lo cual facilitó el desplazamiento de las especies invasoras entre las que se destaca el retamo espinoso (*Ulex europaeus*).

Quichimbo *et al.* (2012) evaluaron el efecto de la cobertura vegetal y uso del suelo sobre los cambios en las propiedades de los suelos de páramos, encontrando que la profundidad del suelo disminuye en zonas que han sido afectadas por actividades antrópicas como la quema de pajonal, acción que posteriormente contribuirá a que se dé el pastoreo y consiga la compactación por el pisoteo y aumento de las superficies desnudas temporales, lo cual cambia las propiedades físicas como la porosidad, estructura, densidad total y aparente del suelo, volviéndolo más sensible a la degradación, por absorción de radiación solar, secado del suelo y repelencia de la superficie del suelo al agua y a la regulación de la misma (Hofstede, 1995).

Dependiendo del objetivo en las estrategias de restauración, para la recuperación de la fisionomía de la comunidad, se debe tener en cuenta, en etapas iniciales, a las especies vegetales dominantes, debido a que aportan a conocer el estado actual del medio; en el caso de los ecosistemas de páramo, una de las especies que constituyen la principal cobertura vegetal son los pajonales, puesto que dan protección a gran variedad de plantas menores y son características de zonas bien drenadas; en el estudio realizado por Rojas (2013) se reportó a los pajonales, conformados por macollas de gramíneas como especies potenciales para procesos de restauración, dado que al ser reubicados en zonas que llevaban un proceso de sucesión temprana, se presentó un mayor incremento en altura, cobertura y volumen de esta especie, siendo aquellos individuos provenientes de lugares con características climáticas más adversas los que se establecieron de forma más eficiente.

El proceso de sucesión natural por lo tanto va depender en gran parte de las interacciones que se den entre las especies que se encuentran establecidas en el ecosistema y así mismo de la capacidad de colonización que posean tanto las especies nativas como las introducidas; donde las estrategias de restauración buscan modificar las condiciones ambientales con el fin de reducir la capacidad competitiva de las especies tensionantes (Ávila, 2014).

Lo anterior contribuirá a que las estrategias se implementen solo donde serán más beneficiosas, sin embargo estos procesos no pueden aportar condiciones adecuadas a todas las especies nativas por igual (Roberts, Clark, & Wilson, 2010), por lo cual las estrategias deben ser dirigidas y específicas a cada tipo de microhábitat y a un determinado grupo de especies, y es en este punto donde la evaluación de los rasgos funcionales ecofisiológicos, morfológicos y estructurales juegan un papel fundamental, puesto que se ha encontrado que la alta diversidad en ciertos ecosistemas se debe a una mayor inclusión de especies con una propiedad específica (Petchey, 2004).

Estos procesos buscan el fomento de las interacciones ecológicas positivas entre las especies nativas y las interacciones negativas con las introducidas, con el fin de que estas especies tensionantes sean controladas y paulatinamente eliminadas, contribuyendo a lograr una de las metas de la restauración ecológica, lograr que el ecosistema se vuelva autosostenible y pueda ser capaz de tolerar la gama de perturbaciones que hacen parte del ambiente (Parker, 1997; Kattan & Naranjo, 2008; Ávila, 2014).

En ambientes altoandinos se presenta una baja variabilidad en los ciclos anuales de temperatura pero una gran variabilidad en sus ciclos diarios (Meinzer, Goldstein, & Rundel, 1994), por lo cual las temperaturas extremas son uno de los principales factores físicos tensionantes que experimentan las plantas, a pesar de que éstas estén adaptadas a ellos (Körner,

2003); y es en este punto, donde las especies facilitadoras contribuyen al amortiguamiento de temperaturas extremas, apoyando la hipótesis de He *et al.*, (2013) de que la facilitación es impulsada por factores abióticos como la temperatura y según Crabtree & Ellis (2010) otro factor abiótico que puede liberar la dinámica de facilitación es la reducción en la velocidad del viento.

En el área de restauración ecológica, el estudio de la diversidad funcional, posee un alto potencial al brindar información útil sobre los atributos que caracterizan a las especies que colonizan y participan en la regeneración natural y, que serían buenas candidatas para ser reintroducidas en ambientes modificados (Pywell *et al.*, 2003). Al realizarse acciones de restauración espontánea, se favorece la sucesión natural en la zona; no obstante se pueden presentar eventos no deseados y aquí, es donde condiciones limitantes como la pendiente del terreno, los suelos escarpados, las bajas temperaturas, la mínima presencia de relictos de bosque y de páramo, y la alta capacidad de colonización de las gramíneas, producto de la ganadería, no generan un proceso dinámico que contribuya a la regeneración (PNNC, 2013).

Por otro lado se pueden llevar a cabo acciones que permitan superar estas barreras y se dé la recuperación de un ecosistema; entre estas acciones se destacan los núcleos de enriquecimiento, como una estrategia para acelerar el proceso de regeneración, sin embargo dadas las condiciones tensionantes de la zona de estudio, se presentó una alta tasa de mortalidad de los individuos sembrados en los núcleos implementados por Parques Nacionales. Destacando la importancia de conocer los rasgos funcionales de las especies que se encuentran en la zona aislada, puesto que al estar influenciados por las condiciones ambientales, aportan datos más fiables y concretos acerca de las especies que tienen un mayor potencial para ser sembradas en las zonas a restaurar, y con esto generar estrategias más dirigidas a los diferentes microhábitats del páramo del Santuario de Flora y Fauna Galeras y así contribuir al proceso de regeneración natural.

6 MATERIALES Y METODOS

6.1 Área de estudio

El Santuario de Flora y Fauna Galeras cuenta con una superficie de 8215 ha y se distribuye altitudinalmente entre 1950 a 4.276 m.s.n.m, siendo el punto más alto la cima del Volcán Galeras. Está ubicado en el Nudo de los Pastos, dentro de la zona centro oriental de la Cordillera Occidental de los Andes colombianos, en el departamento de Nariño. En el santuario se encuentran ecosistemas de bosque alto andino, páramo y zonas alteradas, afectadas por disturbios como la ganadería. Mediante el acuerdo al ordenamiento ambiental del santuario y a la liberación voluntaria de predios por parte de los campesinos, se han adquirido tierras que fueron sometidas a algún tipo de intervención antrópica; hoy en día, en estas áreas se están implementado procesos de restauración, los cuales iniciaron en 2014 con el aislamiento, con postes plásticos y alambre de púa, de la zona y el montaje de núcleos de enriquecimiento, lugar donde se llevó a cabo esta investigación.

Esta área se encuentra localizada en la vereda El Chorrillo en el predio El Cedral y abarca 63.89 ha., que van desde los 3280 a 3484 m.s.n.m., con coordenadas $1^{\circ}15' 8.22''$ latitud norte y $77^{\circ}22'8.32''$ longitud (Pantoja, 2013; PNNC, 2017)(Figura 1).

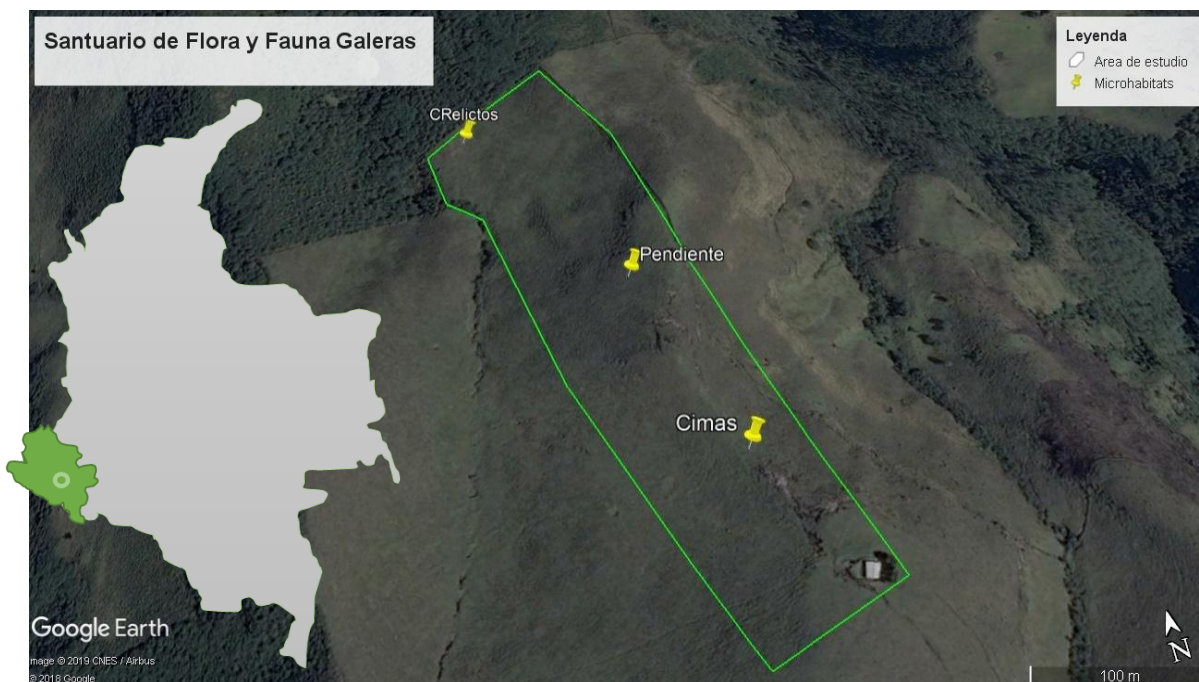


Figura 1. Área de estudio en el Santuario de Flora y Fauna Galeras. Fuente: Google Earth

6.2 Selección de microhábitats

Teniendo en cuenta salidas previas para el reconocimiento de la zona, se determinaron tres microhábitats, a) Cimas que corresponden a las zonas más elevadas dentro del área de estudio, totalmente expuestas a corrientes de diferentes direcciones, b) Pendientes, zonas en declive con ángulos de inclinación mayores al 60% y c) zonas cercanas a relictos de bosque con una menor pendiente (Figura 2).

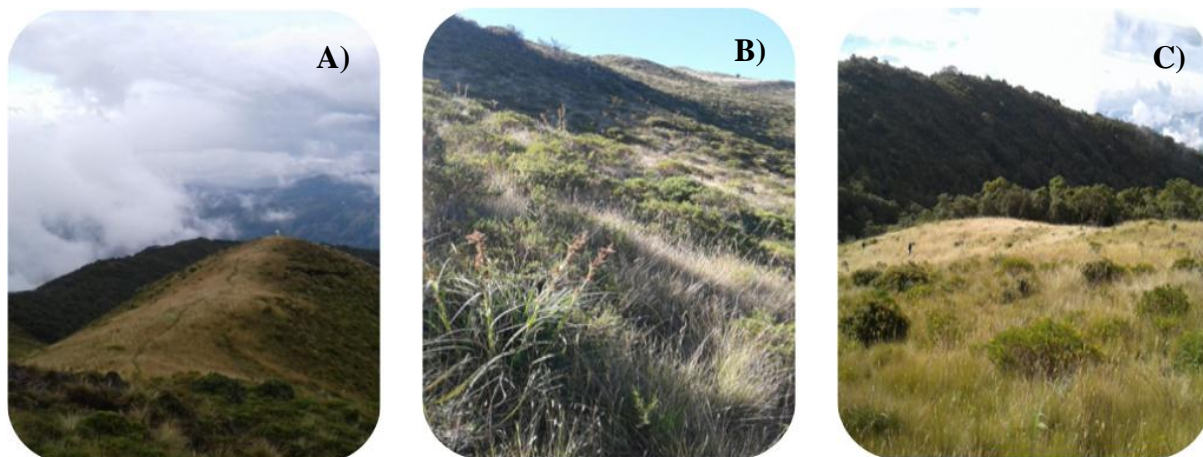


Figura 2. *Fotografías del área de estudio. A) Cimas, B). Pendiente y C) CRelictos. Fuente: Esta investigación.*

En cada una de estas zonas se analizó la composición florística, mediante el montaje de diez parcelas de 1m x 1m. Se realizaron dos muestreos por cada zona y se tomaron dos muestras por cada especie, se trasladó el material en bolsas ziploc para el secado e identificación en el herbario PSO de la universidad de Nariño, de manera que las muestras hagan parte de la colección. Durante el tiempo de muestreo se hizo un registro de variables ambientales como temperatura ambiente (T) y humedad relativa (HR) con sensores EL- USB-2-LCD Data Logger, que se ubicaron en cada microhábitat desde noviembre de 2018 a marzo del 2019, registrando información de 9:30 am a 4:00 p.m, cada diez minutos. Se midió también la temperatura del suelo (TS) mediante termómetros analógicos (Tabla 1).

Tabla 1. Zonas de estudio seleccionadas con su respectiva ubicación y variables ambientales promedio registradas durante el estudio. Todas las áreas estudiadas se localizan en la vereda Chorrillo, predio El Cedral. Fuente: Esta investigación.

Microhábitat	Ubicación geográfica	Variables ambientales	
Cimas 3382 m.s.n.m	N 01° 14' 58.3" W 077° 22' 01.2"	T (°C)	16,66
		HR (%rh)	68,83
		TS (°C)	12,83
Pendiente 3352 m.s.n.m	N 01°15' 03,7" W 077°22'02,1"	T (°C)	18,32
		HR (%rh)	65,78
		TS (°C)	13,66
CRelictos 3286 m.s.n.m	N 01°15' 10,1" W 077°22'04,9"	T (°C)	22,63
		HR (%rh)	57,88
		TS (°C)	11

Sumado a lo anterior se obtuvo una muestra compuesta de 1 kg de suelo, formada por tres submuestras en cada microhábitat, para lo cual se eliminó la capa vegetal, se extrajo el suelo a

20 cm de profundidad, se mezcló las submuestras y se empacaron en bolsas de plástico. Se hizo el análisis fisicoquímico completo de referencia en los laboratorios de suelo de la universidad de Nariño, donde se incluyeron los siguientes parámetros químicos: pH, porcentaje de materia orgánica, fósforo disponible, capacidad de intercambio catiónico (CIC), calcio de cambio, potasio de cambio, aluminio de cambio, hierro disponible, manganeso disponible, cobre disponible, zinc disponible, boro disponible, nitrógeno total, y como parámetro físico la densidad aparente.

Para el desarrollo de este proyecto se trabajó con el personal de Parques Nacionales, por lo cual los permisos se gestionaron a través del Santuario de Flora y Fauna Galeras.

6.3 Selección de especies

Una vez identificada la composición vegetal de cada microhábitat, se seleccionaron cuatro especies que se estudiaron en las tres zonas, teniendo en cuenta cuales fueron más abundantes durante el muestreo, y con base en las diferentes formas de crecimiento que se registraron, para determinar cómo influye esta característica en los procesos de regeneración (Figura 3), estas especies se denominarán a lo largo de esta investigación, especies de interés (EI).



*Anthoxanthum
odoratum*
Poaceae
Gramínea



Eryngium humile
Apiaceae
Roseta acaule



Lachemilla mutisii
Rosaceae
Hierba



Hypericum laricifolium
Hypericaceae
Arbusto

Figura 3. *Especies de interés seleccionadas en los tres microhábitats del páramo del Santuario de Flora y Fauna Galeras. Fuente: Esta investigación.*

6.4 Diseño de muestreo

Se establecieron diez parcelas circulares de 20 cm de diámetro alrededor de cada EI, de acuerdo al método de Badano & Marquet (2008), para un total de 40 parcelas, diez por especie. En cada parcela se identificaron todas las especies que se encontraban alrededor de la EI. La distancia entre transectos se estableció con base a la clonalidad de las especies, con el fin de evitar muestrear a un mismo individuo clonal (Figura 4).

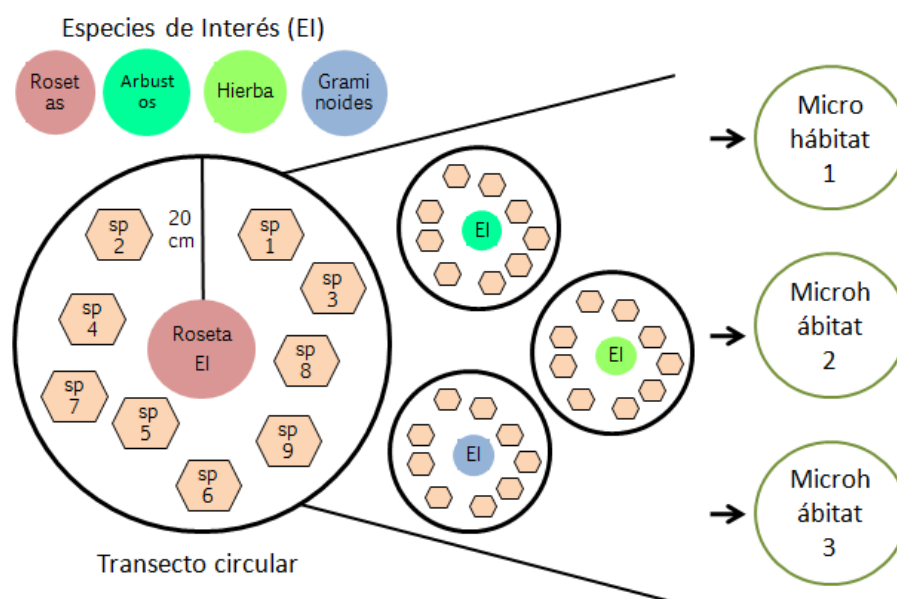


Figura 4. *Diseño de muestreo para la toma de rasgos funcionales tanto para la especie de interés como para las especies asociadas en cada microhábitat del páramo del Santuario de Flora y Fauna Galeras. Fuente: Esta investigación.*

Para el registro de rasgos funcionales de las especies de interés, se muestrearon individuos de cada especie en cada una de las parcelas, la selección de los individuos de cada EI siguió los

siguientes criterios: individuos adultos, que presenten evidencia de reproducción, para el caso de las gramíneas se tomaron individuos con un diámetro basal mínimo de 2 cm, para las hierbas y rosetas basales, un diámetro de 10 a 20 cm y para arbustos individuos de 30 cm de altura, esto con el objetivo de ajustar las condiciones que se van a tomar en cada microhábitat y respaldar que sean individuos adultos.

6.4.1 Determinación de rasgos funcionales de la especie de interés (EI)

Se registraron rasgos funcionales foliares, radicales, vegetativos y fisiológicos, los cuales permiten entender las diferentes relaciones de las especies con respecto a su crecimiento, vigor competitivo, establecimiento y tolerancia en nuevos ambientes y adquisición de recursos.

Rasgos foliares: Área foliar (AF), área foliar específica (SLA) y contenido foliar de materia seca (CFMS).

Para estos rasgos se tomaron muestras de diez individuos por especie y tres hojas por individuo, en el caso de plantas muy pequeñas se tomaron tres set de cinco hojas de cada individuo. Se seleccionaron hojas jóvenes, totalmente expuestas y sin síntomas visibles de daños. Cada muestra tomada se guardó en bolsas selladas con papel absorbente húmedo, para ser almacenadas en neveras de icopor, y trasladadas al laboratorio de ecofisiología vegetal de la Universidad de Nariño.

Una vez colectadas las hojas, se pesaron para obtener el peso fresco (PFh), posteriormente se determinó el área foliar a partir de fotografías con ayuda del programa ImageJ, luego se secaron a 70°C por 48 horas para obtener el peso seco (PSh).

El área foliar específica se calculó así:

$$SLA = \frac{AF}{PSh} \left(\frac{\text{cm}^2}{\text{g}} \right)$$

Área foliar (AF) - Peso seco (PSh)

El contenido foliar de materia seca se obtuvo de la siguiente manera:

$$CFMS = \frac{PSh}{PFh} \text{ (mg g}^{-1}\text{)}$$

Peso fresco (PFh) - Peso seco (PSh)

Rasgos radiculares: Contenido radicular de materia seca (CRMS) en gramos y porcentaje de micorrización en % (%Mi) como una estrategia de absorción de nutrientes (Pérez *et al.*, 2013).

Para determinar el CRMS se extrajo de cada individuo tres raíces finas (< 5 mm de diámetro) de una longitud conocida a una profundidad de 10 cm aproximadamente y posteriormente se tomó el peso a saturación hídrica, se llevaron las muestras al horno por 48 horas a 70°C hasta peso constante, registrando así el valor del peso seco (Salgado, 2016). Una vez obtenidos los datos se aplicó la siguiente fórmula:

$$CRMS = \frac{PSr}{PFr} \text{ (mg g}^{-1}\text{)}$$

Peso seco radicular (PSr) – Peso fresco radicular (PFr)

Para estimar la colonización por hongos formadores de micorriza arbuscular, se realizó una digestión de otro conjunto de raíces con hidróxido de potasio (KOH) (10%) en baño maría a 90°C por tres minutos, se enjuagaron con agua de grifo y se agregó ácido clorhídrico (HCl) por tres minutos, posteriormente se hizo un lavado con hipoclorito de sodio (NaClO) y agua destilada, para proceder a hacer la tinción con azul de tripano (0,05% en ácido láctico) en baño

maría por cinco minutos (Phillips & Hayman, 1970). Una vez realizada la tinción se montaron tres sets de 20 secciones de raíces de 1 cm de longitud aproximadamente, para un total de 60 secciones por especie. En cada montaje se observaron todos los segmentos de la raíz y se determinó la presencia o ausencia de hifas o vesículas.

El porcentaje de infección en las raíces se determinó con la siguiente fórmula:

$$\%Mi = \left(\frac{\# \text{ campos infectados}}{\# \text{ campos observados}} \right) \times 100$$

Rasgos vegetativos: Altura máxima en cm (Almax) y cobertura aérea en cm (CoA).

La altura máxima se determinó con un metro (de 1 mm de precisión) midiendo la parte aérea de la planta, desde la superficie del suelo hasta la yema apical, sin tener en cuenta las ramas excepcionales o estructuras reproductivas (Cornelissen *et al.*, 2003).

La cobertura aérea se midió tomando el diámetro mayor y el menor de las copas, posteriormente se sumaron para obtener la cobertura total (Velásquez & Mora, 2008).

Rasgos fisiológicos: Capacidad fotosintética medida como la tasa de transporte de electrones (ETR), quenching no fotoquímico (NPQ), eficiencia fotoquímica máxima (Fv/Fm), índice de clorofila (IC) y resistencia a la desecación medida como %Recuperación Fv/Fm (%Rec Fv/Fm).

Para determinar la capacidad fotosintética, se tomaron diez individuos de cada especie, tres hojas por individuo y se realizó una curva de inducción con el fluorómetro JUNIOR-PAM, a partir de esta se determinó el valor de Fv/Fm, ETR y NPQ.

El índice de clorofila se midió en campo usando un clorofilometro Apogee CM-100, a diez individuos de cada especie tomando cinco hojas por individuo (Pfündel, 2007).

Para determinar el porcentaje de resistencia a la desecación (López *et al.*, 2018), se empleó un método que permite realizar una evaluación semi-cuantitativa de la tolerancia a la desecación en una amplia gama de especies, mediante el uso de fluorescencia modificada de clorofila.

Se tomaron trozos circulares de hoja de 0,1g aproximadamente, y se midió el Fv/Fm, posteriormente se sometieron las muestras a tres tratamientos que generaron diferentes atmósferas de desecación, para un total de tres réplicas por tratamiento; cloruro de sodio (NaCl) generará una humedad relativa de 75%, cloruro de magnesio (MgCl₂) HR de 50% y silica gel HR menor al 10%. Después de 48 h se tomó nuevamente la medida de Fv/Fm y se registró el peso, inmediatamente se hidrataron en copas de plástico durante 24 h, finalmente se midió el Fv/Fm, se pesaron y secaron a 70°C durante 36 h. Mediante este protocolo se determinó el porcentaje de desecación y el porcentaje de recuperación de la actividad fotosintética (López *et al.*, 2018). Para determinar si el protocolo de resistencia a la desecación fue efectivo en cada especie se calculó el contenido hídrico relativo (CHR), el cual debe llegar a desecar las muestras por debajo del 30%, este se obtuvo mediante la siguiente fórmula:

$$CHR = \frac{\text{Peso deshidratado} - \text{Peso seco}}{\text{Peso túrgido} - \text{Peso seco}} \times 100$$

El porcentaje de recuperación medido como Fv/Fm se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$\%Rec Fv/Fm = \frac{Fv/Fm \text{ muestras rehidratadas}}{Fv/Fm \text{ muestras túrgidas}} \times 100$$

6.4.2 Composición y rasgos funcionales de las especies asociadas (EA) a cada especie de interés:

Los rasgos funcionales evaluados para las especies alrededor a las EI, fueron: la abundancia relativa de cada especie, altura máxima (Almax), área foliar específica (SLA) y contenido foliar de materia seca (CFMS).

6.5 Análisis estadístico

Variables climáticas: Para establecer si las variables ambientales (humedad relativa y temperatura ambiente) cambian en relación a los tres microhábitats, se aplicaron pruebas de Kruskal Wallis, dado que los datos no correspondían a una distribución normal. Cuando se presentaron diferencias significativas entre las variables, se realizó una prueba complementaria de Dunn para determinar dónde se presentaron las diferencias.

Para el análisis de los datos fisicoquímicos del suelo, se tuvo en cuenta la tabla de interpretación de resultados suministrada por el laboratorio de análisis de suelos agrícolas de la Universidad de Nariño (Anexo 1).

Variación de rasgos funcionales de las especies de interés entre y en cada microhábitat: El procedimiento estadístico exploratorio se realizó mediante un análisis de componentes principales (ACP) a nivel general y también para cada microhábitat en específico, éste permite visualizar cómo las condiciones de cada microhábitat influyen en los rasgos funcionales (foliares, radicales, vegetativos y fisiológicos) de cada especie (*Anthoxanthum odoratum*, *Eryngium humile*, *Hypericum laricifolium* y *Lachemilla mutisii*).

Posteriormente se realizaron pruebas para el cumplimiento de los supuestos de normalidad (Shapiro – Wilk W e Histogramas). Al verificar la normalidad de los datos (para las variables que no eran normales se aplicó una transformación LOG natural para normalizarlas y emplear

una prueba paramétrica) se empleó una prueba de Anova de dos vías, con los factores microhábitat y especies de interés para cada rasgo (Rasgo = Microhábitat + Especie). Cuando se presentaron diferencias significativas entre los factores, se realizó una prueba complementaria de Múltiples rangos F de Fisher. Cuando los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad se realizó una prueba Kruskal Wallis de dos vías. También con el fin de confirmar y establecer la relación que pueden ejercer tanto las variables ambientales como los rasgos entre sí, se ejecutó una matriz de correlaciones para todos los rasgos funcionales y las variables ambientales (temperatura ambiental (T°C) y la humedad relativa (HR %)), donde diferentes intensidades de color indican las correlaciones significativamente diferentes de cero, con un nivel de confianza del 95, 0%.

Composición y rasgos funcionales de las especies asociadas: Para determinar si los tres microhábitat poseen o no la misma composición de especies, se aplicó una prueba ANOSIM, la cual usa como índice de similitud el de Bray-Curtis y genera un valor p, esta prueba se ve complementada por SIMPER, que arroja el porcentaje de similitud y disimilitud entre los microhábitats y permite determinar cuáles son las especies con mayor abundancia y representatividad para diferenciarlos.

Con el fin de determinar cómo las especies de interés (*Anthoxanthum odoratum*, *Eryngium humile*, *Hypericum laricifolium* y *Lachemilla mutisii*) pueden ser ingenieras del ecosistema en cada microhábitat (Cimas, Pendiente y CRelictos), se evaluó rasgos como la Almax, SLA y CFMS para cada especie asociada mediante una prueba de Kruskal Wallis, puesto que los datos no cumplían con los supuestos de normalidad; cuando se presentaron diferencias estadísticamente significativas se corrió prueba de Múltiples rangos F de Fisher, para establecer

entre qué factores se presentaron estas diferencias. Este análisis se realizó únicamente para las especies asociadas comunes en cada EI y microhábitat.

Estas pruebas se desarrollaron en los programas STATGRAPHICS Centurion XVI, RStudio versión 3.4.3, Microsoft Office Excel 2007 y PAST versión 2.17.

7 RESULTADOS

7.1 Composición florística

En los tres microhábitats se encontró un total de 30 especies distribuidas en 29 géneros y 17 familias. Las familias mejor representadas fueron Poaceae, Rosaceae y Ericaceae, con seis, cuatro y cuatro especies respectivamente, mientras que el resto de las familias solo por una especie. Para el microhábitat de Cimas *Anthoxanthum odoratum* fue la especie mas abundante con un valor de 20.7 %, en Pendiente *Hypericum laricifolium* con 36 % y en CRelictos *Plantago linearis* con 19,3%. Los resultados de la composicion floristica indican que las especies arbustivas fueron las que se presentaron en mayor proporcion en los tres microhábitats, siendo Pendiente la zona donde más arbustos fueron encontrados (Tabla 2).

Las especies más representativas en la cobertura de cada microhábitat se seleccionaron y se identificaron como “especies de interés”, estas fueron: *Hypericum laricifolium* especie arbustiva; *Eryngium humile* roseta acaule; *Lachemilla mutisii* hierba y, *Anthoxanthum odoratum* gramínea, las cuales, por lo general, se presentaron como las más abundantes en los tres microhábitats y también para cada forma de crecimiento (Tabla 2). Se realizó un registro fotográfico de algunas de las especies reportadas a lo largo del muestreo, con el fin de facilitar la identificación de las mismas (Anexo 2).

Tabla 2. Especies encontradas en cada microhábitat, abundancia relativa y forma de crecimiento. En negrita se resaltan las especies de interés.

Microhábitat	Forma de crecimiento	Especie	Abundancia relativa
Cimas	Arbusto	<i>Hypericum laricifolium</i> Juss	9,9
		<i>Bejaria aestuans</i> Mutis ex.L.	4
		<i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC	3
		<i>Escallonia</i> sp.	2,8
		<i>Morella pubescens</i> Will	2,4
		<i>Hesperomeles obtusifolia</i> (Pers) Lidl	1
		<i>Gaultheria erecta</i> Vent.	0,8
	<i>Castilleja fissifolia</i> L.F	0,6	
	Gramínea	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	20,7
		<i>Paspalum bonplandianum</i> Flugge	10,5
	Hierba	<i>Lachemilla mutisii</i> (Ruep) Rydb	6,2
	Macolla	<i>Calamagrostis effusa</i> (Kunth) Steud	13,3
	Roseta acaule	<i>Eryngium humile</i> Cav.	12,7
<i>Plantago linearis</i> Kunth		6,2	
<i>Hypochoeris setosa</i> Rusby		3,8	
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg		1,8	
Pendiente	<i>Hypericum laricifolium</i> Juss	36	
	Arbusto	<i>Disterigma</i> cf. <i>codonanthum</i>	8
	<i>Gaultheria erecta</i> Vent.	4,2	

	<i>Morella pubescens</i> Will	2,4
	<i>Lepechinia betonicifolia</i> (Lam) Epling	2,1
	<i>Ilex pernervata</i> Cuatr.	2
	<i>Escallonia</i> sp.	1,1
	<i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC	0,5
	<i>Hesperomeles obtusifolia</i> (Pers.) Lindl	0,5
	<i>Acaena elongata</i> L.	0,3
	<i>Siphocampylus paramicola</i> McVaugh	0,2
	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	4,9
Gramínea	<i>Paspalum bonplandianum</i> Flugge	1,4
	<i>Holcus lanatus</i> L.	1
	<i>Lachemilla mutisii</i> (Ruep) Rydb	5,4
Hierba	<i>Halenia weddeliana</i> Gilg	0,6
	<i>Lachemilla andina</i> (L.M. Perry) Rothm	0,5
Macolla	<i>Calamagrostis effusa</i> (Kunth) Steud	5
	<i>Rhynchospora locuples</i> C.B Clarke	4,2
	<i>Eryngium humile</i> Cav.	10,8
Roseta	<i>Plantago linearis</i> Kunth	7,6
acaule	<i>Hypochoeris setosa</i> Rusby	1,3
	<i>Hypericum laricifolium</i> Juss	4,9
CRelictos	Arbusto <i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC	3,2
	<i>Hesperomeles obtusifolia</i> (Pers.) Lindl	2,6
	<i>Lepechinia betonicifolia</i> (Lam) Epling	2,1

	<i>Bejaria aestuans Mutis ex.L.</i>	1,2
	<i>Anthoxanthum odoratum L.</i>	11,9
Gramínea	<i>Holcus lanatus L.</i>	9,15
	<i>Paspalum bonplandianum Flugge</i>	3,4
	<i>Dactylis glomerata L.</i>	3,2
	<i>Lachemilla mutisii (Ruep) Rydb</i>	7,2
	<i>Geranium diffusum Kunth</i>	4,6
Hierba	<i>Halenia weddeliana Gilg</i>	0,1
	<i>Bidens andicola Kunth</i>	0,1
	<i>Trifolium repens L.</i>	0,1
Macolla	<i>Calamagrostis effusa (Kunth) Steud</i>	7,7
	<i>Rhynchospora locuples C.B Clarke</i>	6,5
	<i>Plantago linearis Kunth</i>	19,3
Roseta	<i>Eryngium humile Cav.</i>	7,45
acaule	<i>Hypochoeris setosa Rusby</i>	4,3
	<i>Taraxacum officinale F.H. Wigg</i>	1,3

7.2 Características físicas de los microhábitats

Se registraron las variables ambientales de la zona de estudio desde mediados de noviembre del 2018 hasta principios de marzo de 2019. Se encontraron diferencias significativas entre los tres microhábitats para Temperatura media (Kruskal Wallis; $g_l = 9$; $p < 0,001$); mediante el test de Dunn se determinó que las diferencias se presentaban entre Cimas y CRelictos de bosque, mientras que la humedad relativa no presentó diferencias estadísticamente significativas entre ningún microhábitat (Kruskal Wallis; $g_l = 9$; $p > 0,10$) (Figura 5).

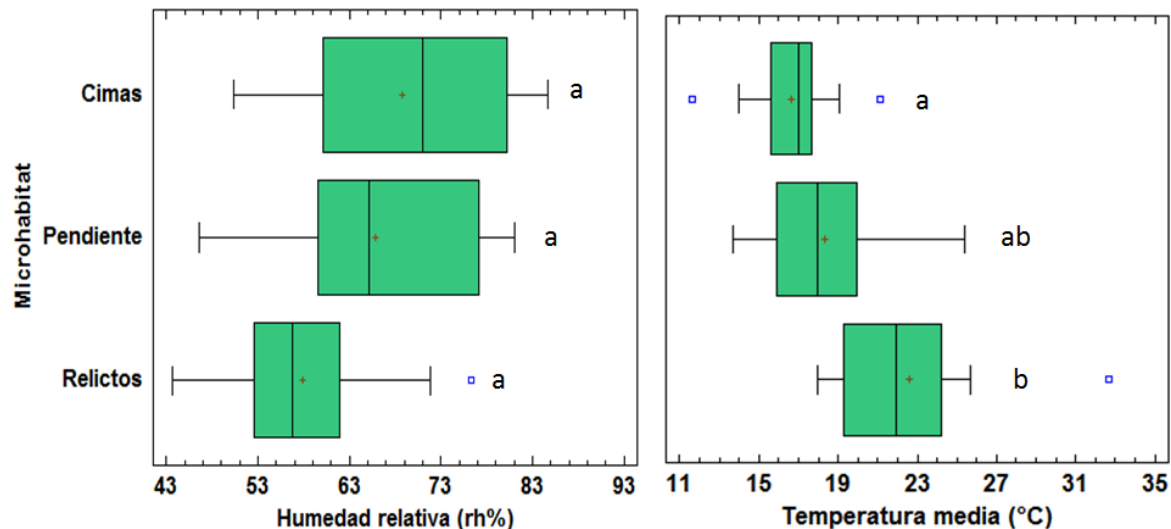


Figura 5. Comparación de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y humedad relativa (rh%) de los tres microhábitats (desde noviembre 11 de 2018 hasta marzo 10 de 2019). Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre los distintos microhábitats ($\alpha = 0,05$). Fuente: Esta investigación.

Para el análisis de los datos fisicoquímicos del suelo, se tuvo en cuenta la tabla de interpretación de resultados suministrada por el laboratorio de análisis de suelos agrícolas de la Universidad de Nariño (Anexo 1). El suelo del microhábitat Cimas se caracterizó por presentar un pH moderadamente ácido (5,74), bajo porcentaje de materia orgánica (16,7) y altas cantidades de azufre disponible, con valores de 67,7 mg/kg, siendo este el microhábitat con el mayor contenido de dicho elemento.

Tanto en Pendiente como en CRelictos, se presentó un pH moderadamente ácido de 5,51 y 5,54 respectivamente, del mismo modo, la cantidad de materia orgánica fue similar para los dos microhábitats, respecto al parametro de fósforo disponible, la mayor cantidad del elemento se obtuvo en CRelictos (8,47 mg/kg). Con respecto a otros elementos, como la cantidad de hierro

disponible y potasio de cambio se mostraron niveles altos (según Anexo 2) para los tres microhábitats, caso contrario ocurre con el parametro de zinc disponible, el cual es bajo para las tres zonas, teniendo en cuenta la tabla de interpretación de datos suministrada por el laboratorio de suelos de la Universidad de Nariño (Tabla 3).

Tabla 3. *Parámetros fisicoquímicos de muestras de suelo tomadas de los tres microhábitats, en negrita se presentan los valores más altos.*

Parámetros	Microhábitat		
	Cimas	Pendiente	CRelictos
Ph	5,74	5,51	5,54
Materia organica (%)	16,7	21,4	20,4
Fosforo disponible (mg/kg)	5,77	7,34	8,47
Cap de intercambio (cmol+/kg)	35,7	39,9	38
Calcio cambio (cmol+/kg)	3,36	1,36	3,85
Magnesio cambio (cmol+/kg)	0,65	0,34	0,68
Potasio cambio (cmol+/kg)	0,19	0,17	0,17
Aluminio cambio (cmol+/kg)	Nd	1,51	Nd
Hierro disponible (mg/kg)	108	83,7	137
Manganeso disponible (mg/kg)	1,34	1,53	2,32
Cobre disponible (mg/kg)	1,14	1,76	2,05
Zinc disponible (mg/kg)	0,87	0,82	1,23
Boro disponible (mg/kg)	0,48	0,45	0,15
Nitrogeno total (%)	0,56	0,66	0,64

Carbono organico (%)	9,71	12,4	11,8
Azufre disponible (mg/kg)	67,7	14,5	15,4
Densidad aparente (g/cc)	0,77	0,77	0,72

7.3 Influencia del microhábitat en los rasgos funcionales de cuatro especies de plantas vasculares (Especies de interés) en áreas de regeneración

7.3.1 Análisis general para todos los microhábitats y especies de interés

Los primeros dos componentes del Análisis de Componentes Principales (ACP) para los rasgos funcionales de los tres microhábitats capturaron el 46 % de la variación de los datos. El análisis realizado para cada microhábitat explicó en mayor porcentaje la variación de la información. En Cimas el análisis explicó un 49%, en pendiente un 59,17% y cercano a relictos de bosque CRelictos un 52,76%. La tendencia general que mostró el ACP integrando todos los microhábitats, es que se presentan diferentes patrones de asociación entre algunos rasgos funcionales con determinadas especies como se observa en la Figura 6. El análisis evidenció que la especie de interés *E. humile* presenta relación directa con los rasgos de área foliar (AF), tasa de transporte de electrones (ETR) e índice de clorofila (IC), variables que están altamente correlacionadas con la economía del carbono, el balance hídrico y el contenido de nitrógeno en la planta, siendo estos rasgos los que aportaron en mayor proporción al componente 1 (Anexo 3).

Al otro lado del eje se encuentra *H. laricifolium* asociada a rasgos relacionados con la vida útil de la hoja, el vigor competitivo, y estrategias referidas a la adquisición de recursos como el contenido foliar y radicular de materia seca (CFMS - CRMS), la altura máxima (Almaz) y cobertura aérea (CoA); mientras que *A. odoratum* se relacionó con rasgos fisiológicos de disipación de energía como el quenching no fotoquímico (NPQ). Caso particular se presentó con

L. mutisii, la cual no se vinculó a ningún rasgo en específico, puesto que la mayoría de los puntos se encuentran en el centro del eje.

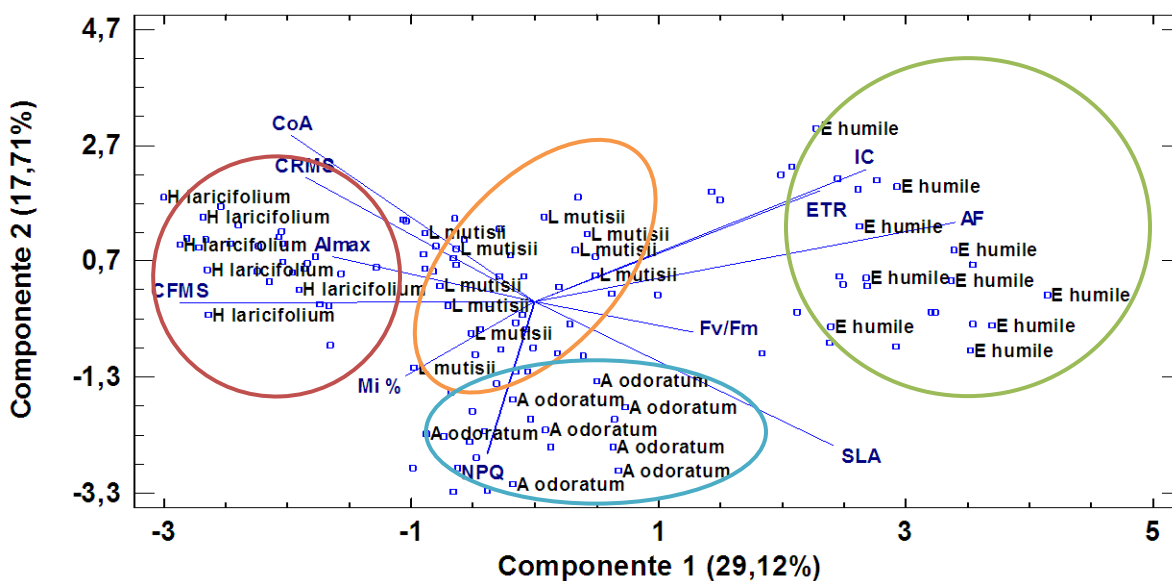


Figura 6. Análisis de componentes principales de los rasgos funcionales de las especies de interés en los tres microhábitats. Fuente: Esta investigación.

Para determinar la variación en cada microhábitat de la relación entre las especies de interés y los rasgos funcionales, se realizó un análisis de componentes principales para cada microhábitat.

Cimas

En Cimas, las asociaciones especies-rasgos observadas anteriormente cambian, esto se puede evidenciar en *A. odoratum* especie que en Cimas se relacionó con Almax y en *L. mutisii* al asociarse con CFMS. Por el contrario *E. humile* e *H. laricifolium* presentaron la misma tendencia que el análisis general al continuar relacionándose con AF, ETR, IC y CFMS, CRMS, CoA respectivamente (Figura 7).

El CFMS se encuentra en el eje contrario a *E. humile*, demostrando que esta especie obtuvo los valores más bajos para este rasgo, una respuesta contraria presentó *L. mutisii* e *H. laricifolium*. Por otro lado, esta variable junto con IC y CoA mostraron diferencias

estadísticamente significativas en todas las especies ($p < 0,05$), en contraste a % Mi que no presento diferencia estadística alguna (Anexo 4), lo cual se ve reflejado en la longitud de la línea de esta variable para cada componente (Figura 7).

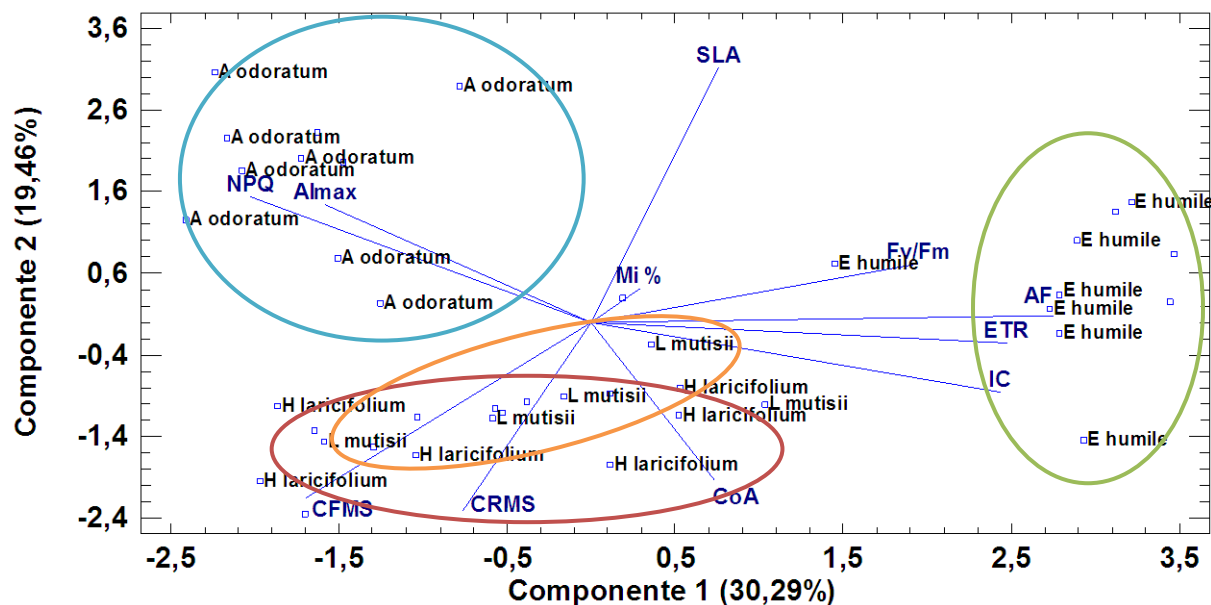


Figura 7. Análisis de componentes principales de los rasgos funcionales de las especies de interés en el microhábitat de Cimas. Fuente: Esta investigación.

Pendiente

Para el microhábitat de Pendiente se observaron mayores cambios en comparación con Cimas y con el análisis a nivel general. *E. humile*, se agrupó únicamente alrededor de AF, comportamiento similar presentó *A. odoratum*, asociada únicamente a SLA. Por otro lado, *L. mutisii* se encontró relacionada con rasgos como Fv/Fm y el ETR, e *H. laricifolium* continuó agrupándose alrededor del CFMS, CRMS y CoA indicando que esta especie tanto en Cimas como en Pendiente presenta un comportamiento similar (Figura 8).

El AF, SLA y IC fueron los rasgos que presentaron diferencias estadísticamente significativas para las cuatro EI, lo cual se puede ver reflejado en la longitud de las líneas en la Figura 7; sin

embargo en este microhábitat el NPQ no jugó un papel determinante, puesto que la longitud de la línea es corta y no presentó diferencias a nivel estadístico (Anexo 5).

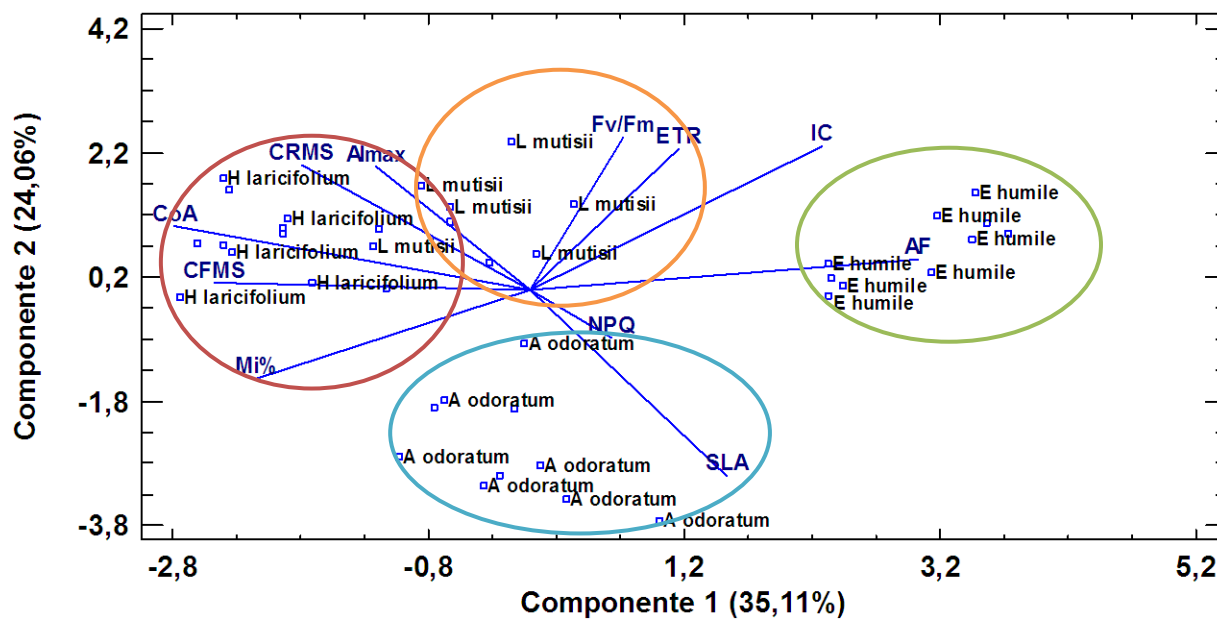


Figura 8. Análisis de componentes principales de los rasgos funcionales de las especies de interés para el microhábitat de Pendiente. . Fuente: Esta investigación.

CRelictos

En la zona cercana a relictos de bosque se observa como *E. humile* continua agrupándose con AF, revelando que en los tres microhábitats presenta altos valores de este rasgo. Lo mismo sucede para *H. laricifolium* con CFMS, pero en este microhábitat el NPQ desempeña un papel clave para esta especie, dando más importancia en este caso a la disipación de calor. La especie *L. mutisii* a lo largo de los tres microhábitats presentó variaciones con respecto a los rasgos, lo cual se puede asociar a las estrategias que posee la especie para colonizar diferentes zonas. *A. odoratum* se relacionó a valores de SLA altos, similar a lo ocurrido en Pendientes (Figura 9). Este rasgo junto con CRMS y AF presentaron diferencias estadísticamente significativas entre todas las especies mientras que Fv/Fm no reflejó diferencia alguna (Anexo 6).

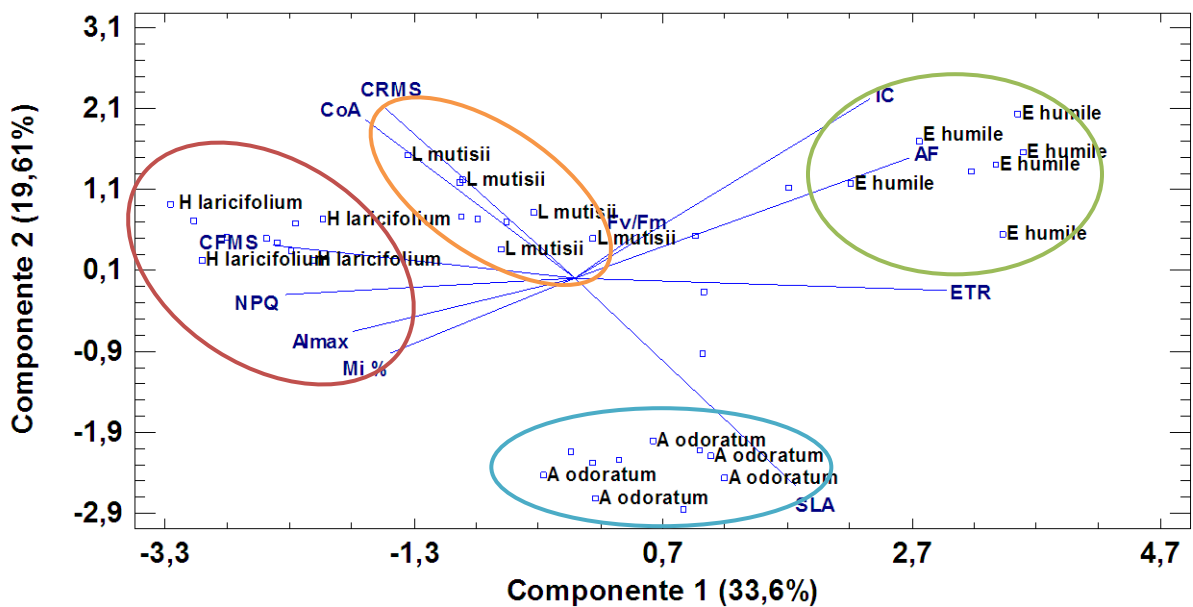


Figura 9. Análisis de componentes principales de los rasgos funcionales de las especies de interés para el microhábitat de CRelictos. Fuente: Esta investigación.

El comportamiento de los rasgos funcionales a lo largo de los tres microhábitats presentó variaciones, *L. mutisii* y *A. odoratum* fueron las especies que más cambiaron sus asociaciones respecto a los rasgos, mientras que *E. humile* e *H. laricifolium* permanecieron asociadas a AF y al CFMS, no obstante el porcentaje de micorrización, %Mi jugó un papel importante en el microhábitat de Pendiente para *H. laricifolium*, al igual que la disipación de energía, NPQ en CRelictos.

7.3.2 Rasgos foliares de las especies de interés

Al comparar los rasgos funcionales de cada especie se encontró que *H. laricifolium* y *L. mutisii* mostraron diferencias para AF entre los microhábitats, indicando como la expresión del rasgo se ve afectada por las condiciones ambientales para la misma especie. Caso similar exhibió *H. laricifolium* para el CFMS, el cual, junto con el SLA presentaron diferencias altamente

significativas en todas las especies; sin embargo, este último no evidenció cambios a nivel de microhábitats para ninguna de las EI (Figura 10).

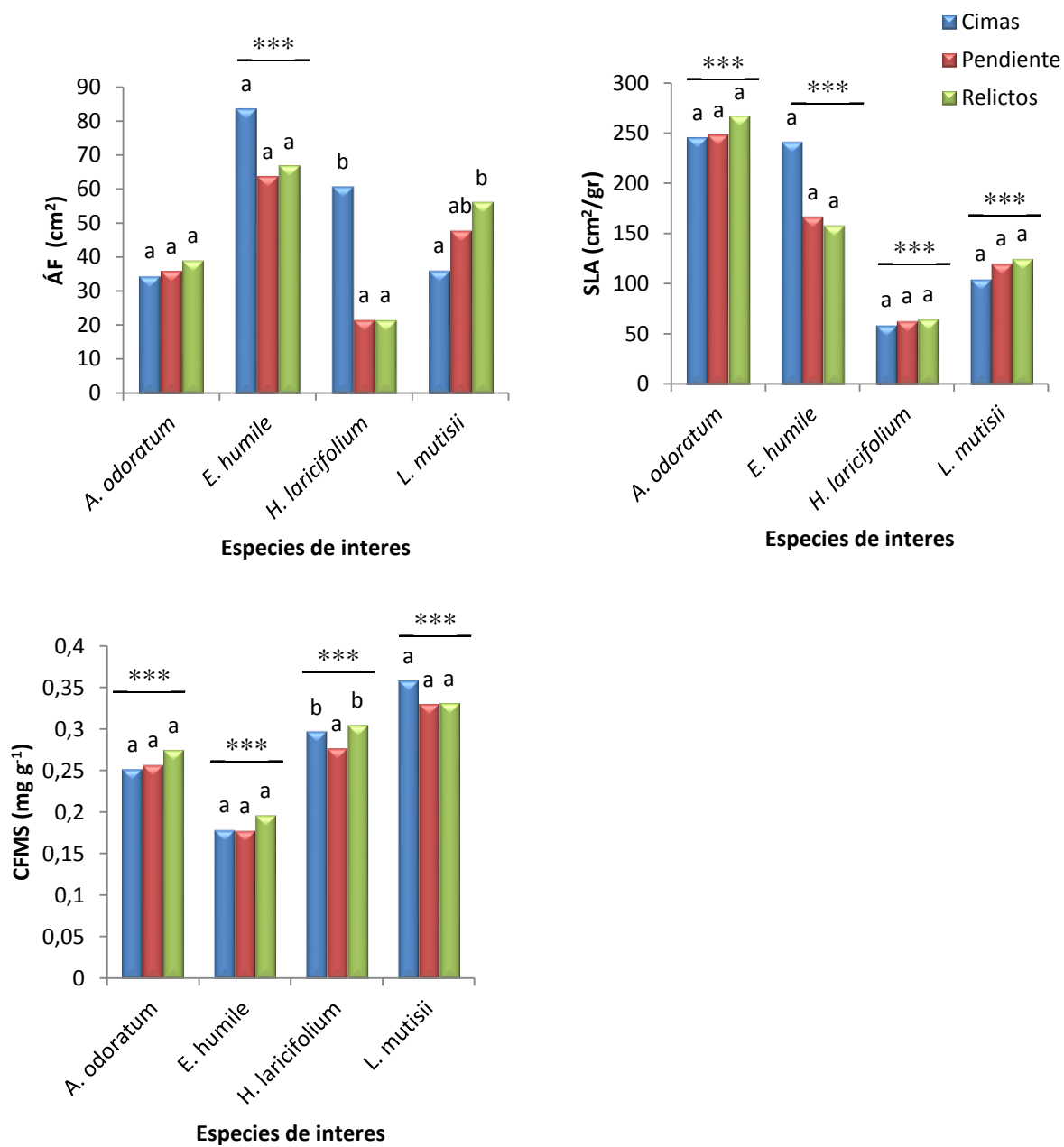


Figura 10. Rasgos foliares de las especies de interés en los tres microhábitats. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre microhábitats y la línea superior diferencias entre las especies de interés ($\alpha = 0.05$). Fuente: Esta investigación.

7.3.3 Rasgos radiculares de las especies de interés

Con respecto a los rasgos radiculares, el CRMS no se vio afectado por el factor microhábitat en *A. odoratum* y *E. humile*, en las cuales tampoco se presentaron diferencias a nivel de especie. Por otra parte el % Mi no exhibió cambios entre las zonas de estudio para ninguna de las EI a excepción de *E. humile* (Figura 11).

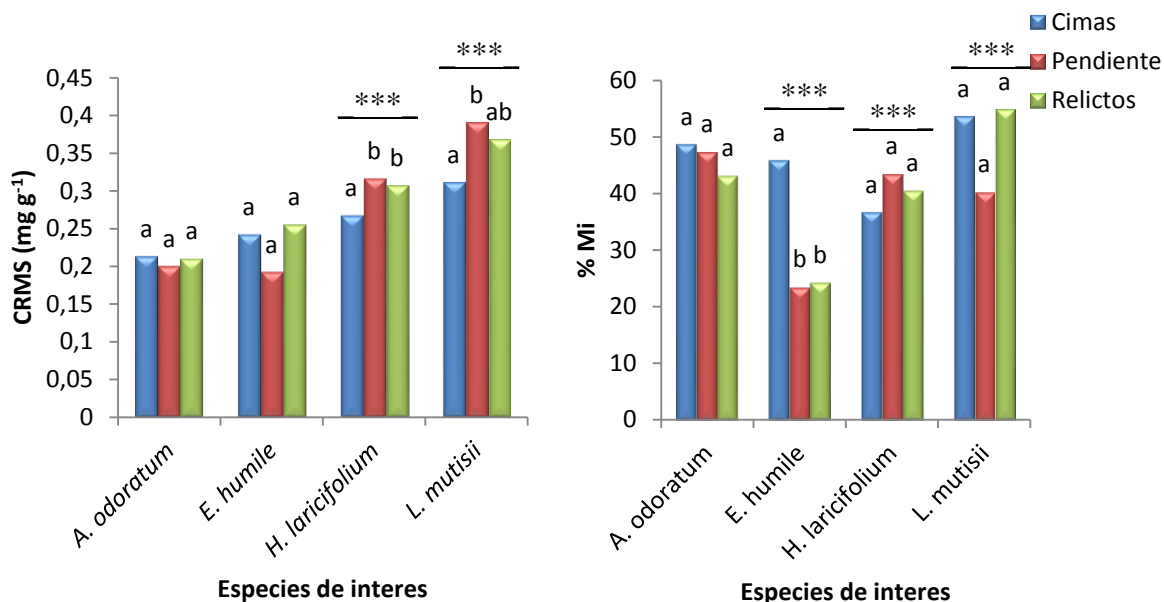


Figura 11. Rasgos radiculares de las especies de interés en los tres microhábitats. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre microhábitats y la línea superior diferencias entre las especies de interés ($\alpha = 0.05$). Fuente: Esta investigación.

7.3.4 Rasgos vegetativos de las especies de interés

Respecto a los rasgos vegetativos, todas las especies presentaron diferencias estadísticamente significativas en los tres microhábitats, destacando a *A. odoratum*, especie que varió su respuesta frente a las condiciones ambientales en cada uno de los microhábitats (Figura 12).

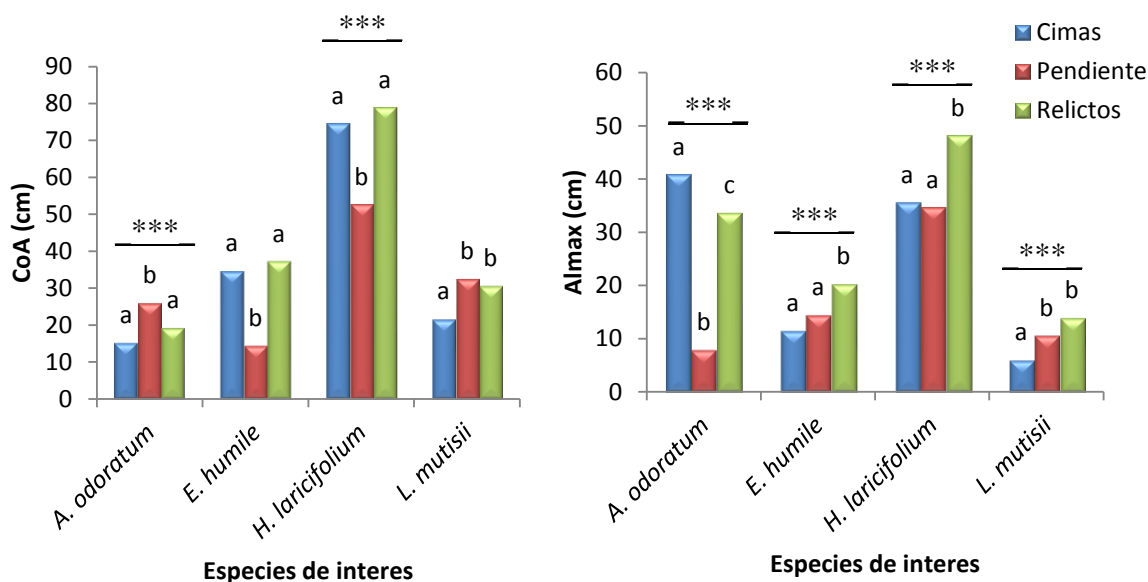


Figura 12. Rasgos vegetativos de las especies de interés en los tres microhábitats. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre microhábitats y la línea superior diferencias entre las especies de interés ($\alpha = 0.05$). Fuente: Esta investigación.

7.3.5 Rasgos fisiológicos de las especies de interés

En los rasgos fisiológicos el ETR solo en *A. odoratum* exhibió cambios para CRelictos, mientras que el IC fue diferente tanto en *A. odoratum* para Cimas y Pendiente como en *L. mutisii* para los tres microhábitats. En cuanto al índice de discipación de energía, NPQ y a la eficiencia cuantica máxima del PSII, Fv/Fm, se observaron diferencias en todos los microhábitats, pero para el NPQ *E. humile* fue la única que no se diferencio de las otras especies de interés; mientras que para el Fv/Fm en *H. laricifolium* y *A. odoratum* no presentó diferencias (Figura 13).

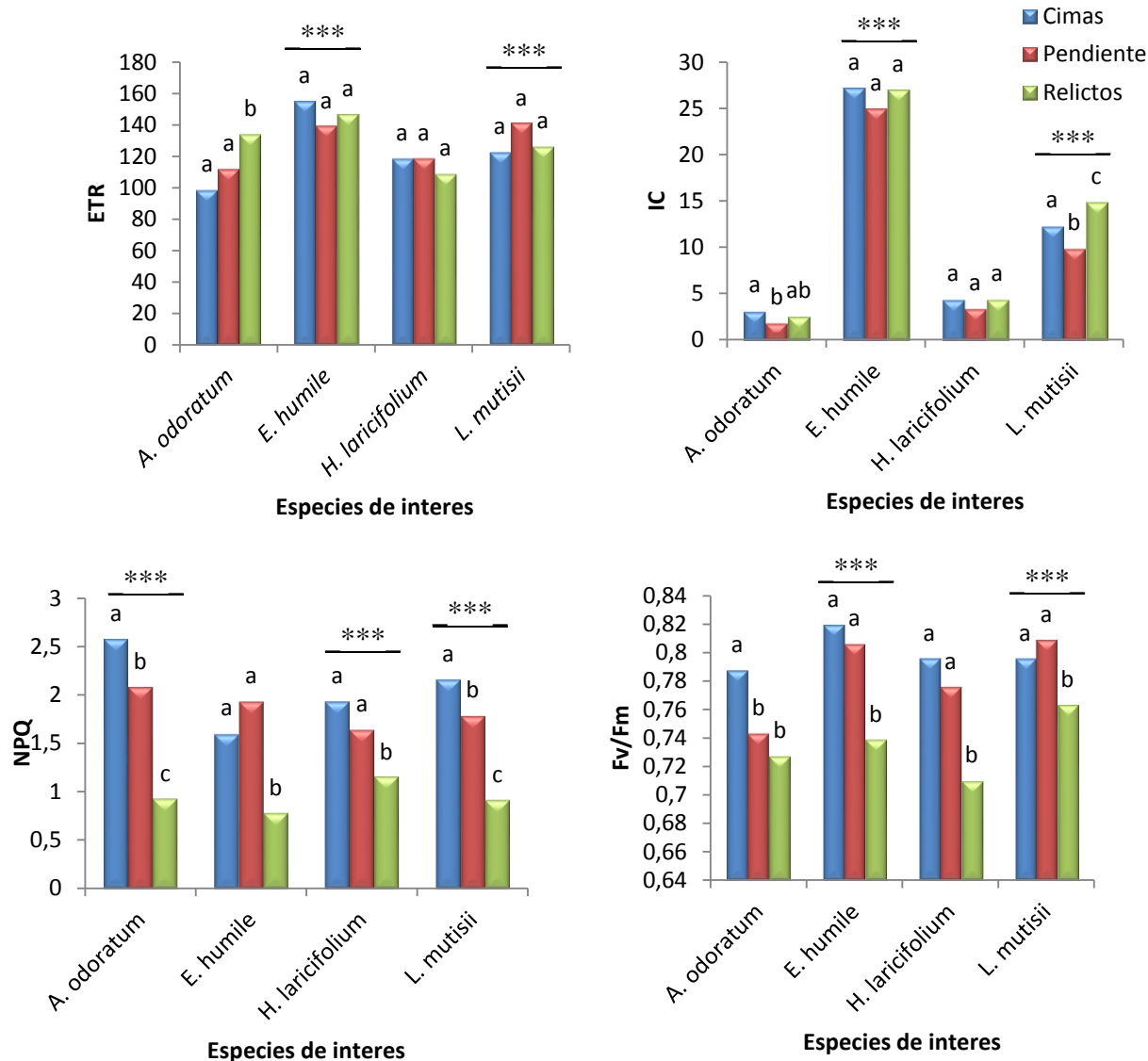


Figura 13. Rasgos fisiológicos de las especies de interés en los tres microhábitats. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre microhábitats y la línea superior diferencias entre las especies de interés ($\alpha = 0.05$). Fuente: Esta investigación.

En el análisis de todos los rasgos funcionales se puede observar como ciertos rasgos son más sensibles frente a determinadas condiciones ambientales y como esto varía de acuerdo a la especie; en el caso de la Almax su expresión en *A. odoratum* cambió en los tres microhábitats, lo

mismo ocurrió para rasgos fisiológicos como el IC en *L. mutisii* y el NPQ en *L. mutisii* y *A. odoratum*.

Respecto a la resistencia a la desecación de las especies medida como %Recuperación de Fv/Fm se observó que el CHR al que llegaron las muestras en el tratamiento de desecación, descendió por debajo del 30% en varias especies, este es un requerimiento del método para determinar si la especie puede ser evaluada mediante este protocolo. *H. laricifolium* presentó valores por encima de este rango en los tres microhábitats, las demás especies mostraron valores inferiores o iguales al 30% indicando que el proceso de desecación fue efectivo (Figura 14).

Una vez establecido el CHR, se evaluaron las especies que se recuperaron después de la desecación, %Recuperación Fv/Fm, el cual fue de 61% para todas las especies sin distinguir entre microhábitats, exceptuando a *H. laricifolium*. En el promedio de las tres especies por microhábitat se obtuvo un 68% en Cimas, un 64% en Pendiente y un 63% en CRelictos; *E. humile* presentó el mayor valor (70%) en el microhábitat de CRelictos y el valor más bajo (48%) lo exhibió *A. odoratum* en Cimas (Figura 14).

Debido a que los datos de tolerancia a la desecación no se ajustaron a una distribución normal se realizó una prueba de Kruskal Wallis de dos vías para evaluar las diferencias entre los microhábitats (Cimas, Pendiente y CRelictos) y las EI (*A. odoratum*, *E. humile* y *L. mutisii*). Los análisis revelaron que no hay diferencias estadísticamente significativas entre ninguno de los factores a evaluar (microhábitat y EI) ($p > 0,05$), es decir que la tolerancia a la desecación de las tres especies, es similar, y que el microhábitat no afecta esta característica.

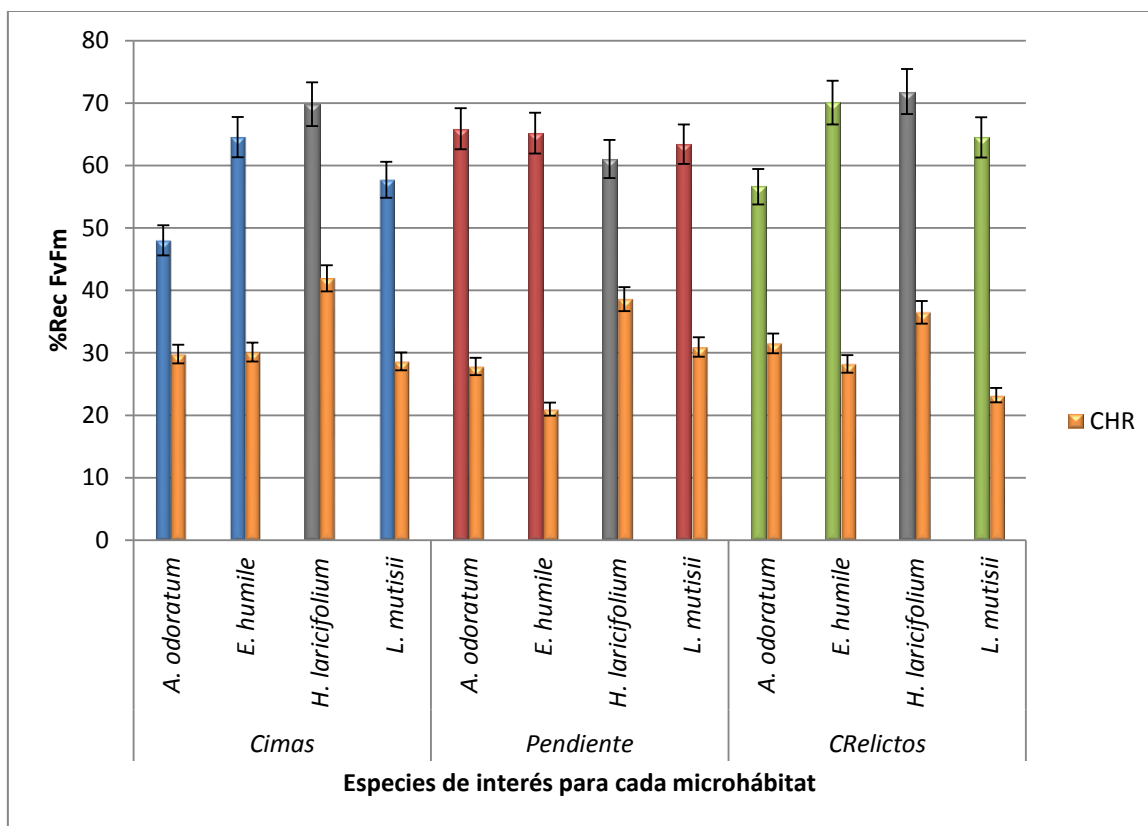


Figura 14. Porcentaje de recuperación de Fv/Fm después de la rehidratación y contenido hídrico relativo (CHR) de las especies de interés para cada microhábitat. En gris se presenta a *H. laricifolium* (especie que no pudo ser evaluada mediante este método), en azul se muestran las EI para Cimas, en rojo para Pendiente y en verde para CRelictos. Fuente: Esta investigación.

7.3.6 Matriz de correlaciones entre los rasgos funcionales y las variables ambientales (T °C y HR %) para las especies de interés.

En la figura 15 se presenta la matriz de correlaciones a nivel general, sin distinguir entre microhábitats, en la cual se puede destacar la fuerte correlación negativa de -0.9 entre la T °C y HR %, y también con menor intensidad pero significativamente diferente de cero, entre la T °C y

el NPQ (-0,47). Se puede apreciar de la misma manera correlaciones fuertes entre el AF y el IC (0,72), la CoA y el SLA (-0,67) y el AF y el CFMS (-0,62).

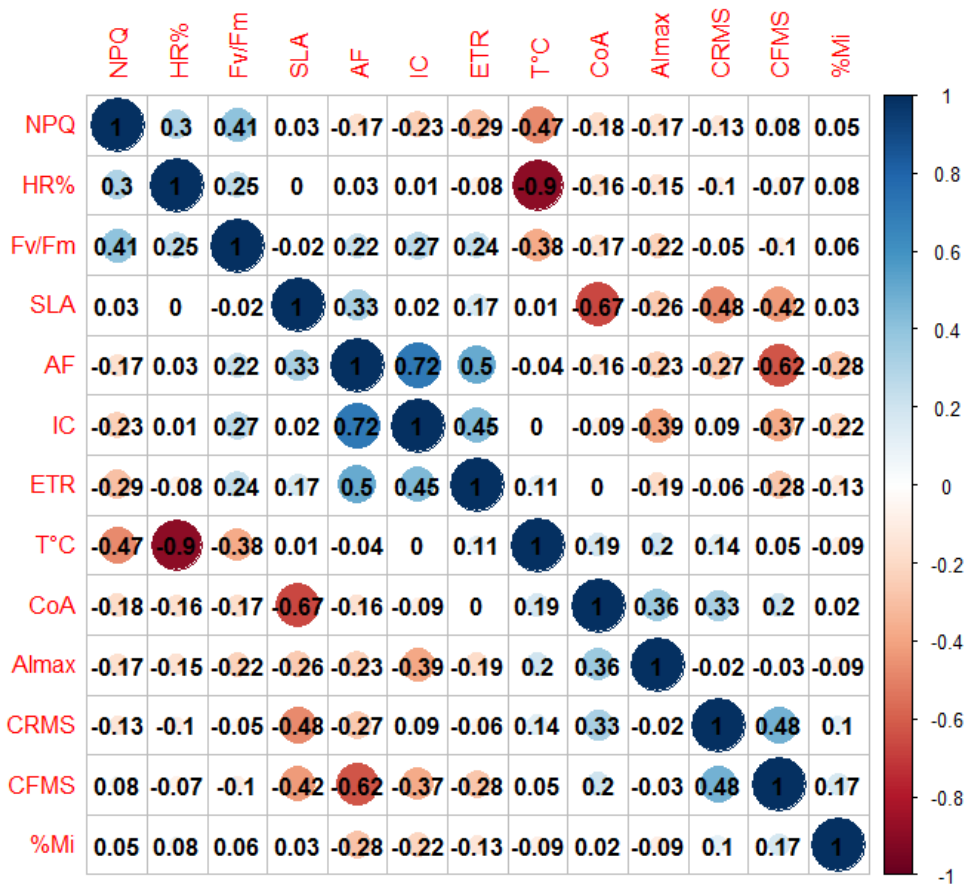


Figura 15. Matriz de correlaciones con los coeficientes, entre todos los rasgos funcionales y la temperatura ambiental (T°C) y la humedad relativa (HR %), sin distinguir entre microhábitats. El color y el tamaño del círculo indican la intensidad de la correlación donde círculos más grandes y colores más fuertes representan altas correlaciones. Fuente: Esta investigación.

En el microhábitat de Cimas cambian las correlaciones que se obtuvieron a nivel general, se mantiene la presentada por la HR % y la T °C, pero desaparecen las formadas por los rasgos y las variables ambientales. Se puede observar que el AF se correlaciona con muchos rasgos

positivamente con IC (0,62), ETR (0,61), Fv/Fm (0,43) y la CoA (0,41), y negativamente CFMS y NPQ (Figura 16).

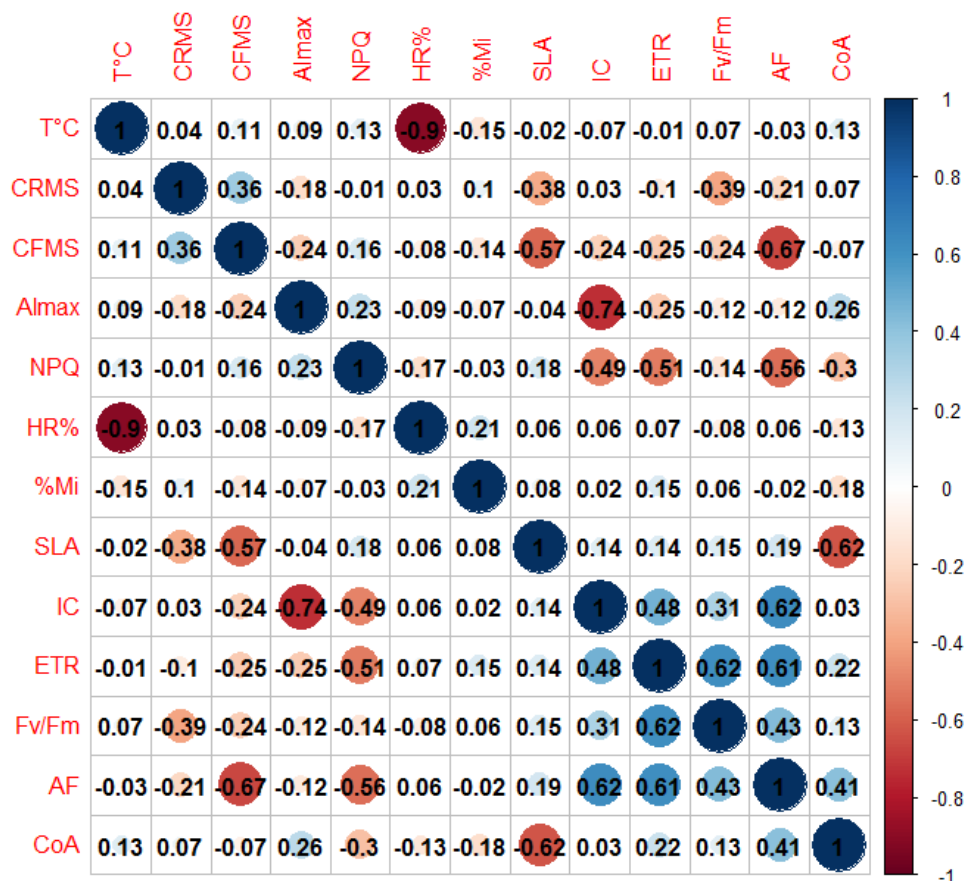


Figura 16. Matriz de correlaciones con los coeficientes, entre todos los rasgos funcionales y la temperatura ambiental ($T^{\circ}\text{C}$) y la humedad relativa (HR %), para el microhábitat de Cimas. El color y el tamaño del círculo indican la intensidad de la correlación, donde círculos más grandes y colores más fuertes representan altas correlaciones. Fuente: Esta investigación.

En Pendiente aparecen nuevas correlaciones como las exhibidas por el %Mi con el IC, el AF y el CFMS como conexiones fuertes con (-0,6, -0,57 y 0,52 respectivamente), haciendo referencia a como rasgos radiculares pueden influir sobre los foliares y viceversa. Lo mismo

ocurre para el CRMS con el CFMS (0,66) y el SLA (-0,62). En este microhábitat se intensifica la correlación presentada por la CoA y la Almax con un valor de (0,61) (Figura 17).

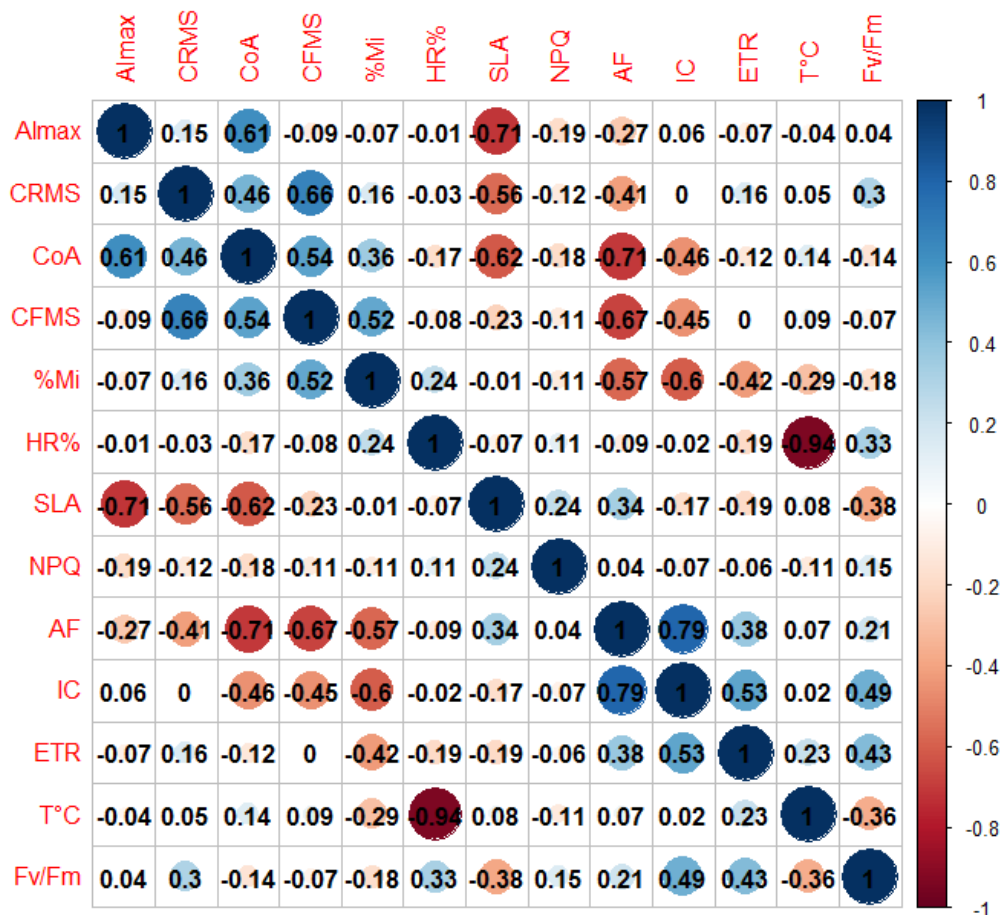


Figura 17. Matriz de correlaciones con los coeficientes, entre todos los rasgos funcionales y la temperatura ambiental (T°C) y la humedad relativa (HR %), para el microhábitat de Pendiente. El color y el tamaño del círculo indican la intensidad de la correlación, donde círculos más grandes y colores más fuertes representan altas correlaciones. Fuente: Esta investigación.

El CRelictos se intensifican muchas de las correlaciones encontradas en todos los microhábitats, resaltándose las presentadas por el AF y el IC (0,85), la Almax y el IC (-0,75) y la CoA con el SLA (-0,74), también se puede observar como el NPQ paso a no relacionarse con

ningún rasgo en Pendiente a mostrar múltiples conexiones con AF (-0,58), ETR (-0,52), IC (-0,44), CFMS (0,36), CoA (0,31), Almax (0,3) y el %Mi (0,22) en CRelictos (Figura 18).

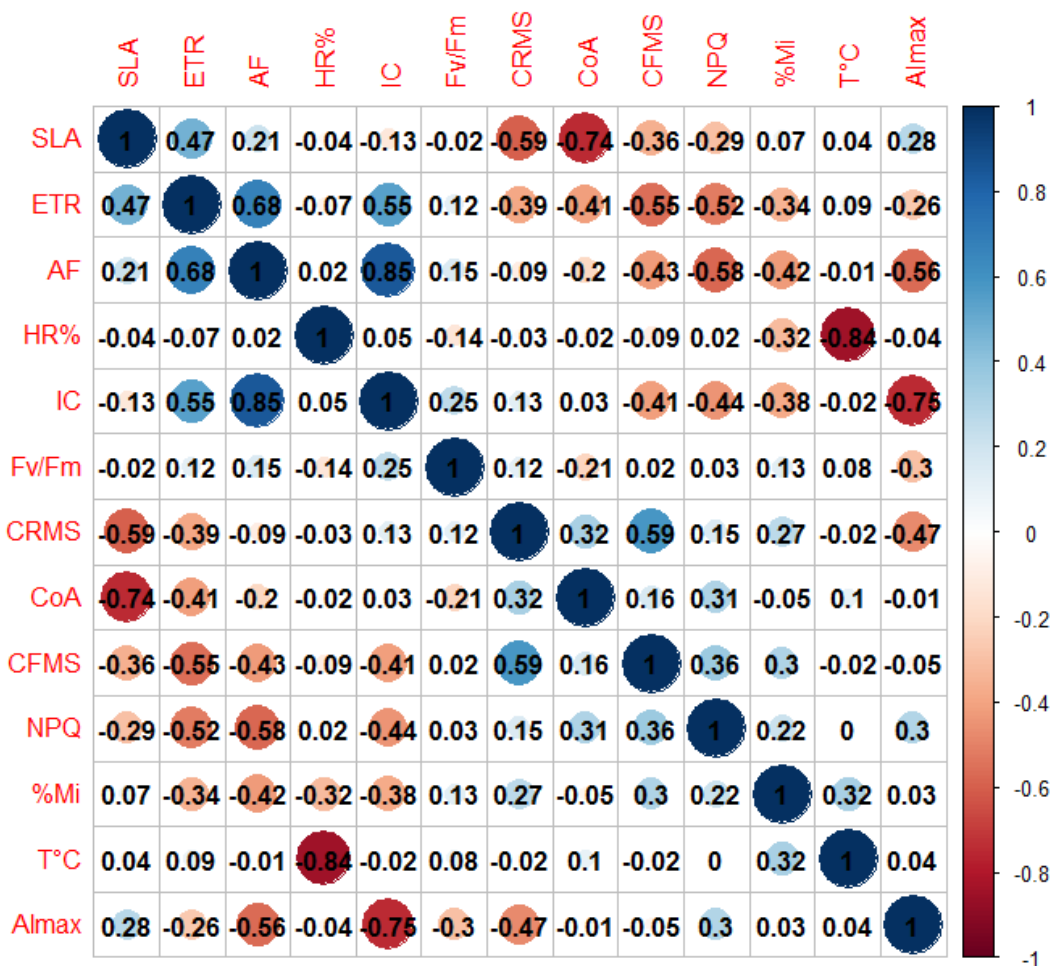


Figura 18. Matriz de correlaciones con los coeficientes, entre todos los rasgos funcionales y la temperatura ambiental ($T^{\circ}\text{C}$) y la humedad relativa (HR %), para el microhábitat de CRelictos. El color y el tamaño del círculo indican la intensidad de la correlación, donde círculos más grandes y colores más fuertes representan altas correlaciones. Fuente: Esta investigación.

7.4 Composición y rasgos funcionales de las especies asociadas (EA)

Con el fin de analizar cómo se asocian las especies de interés a otras especies dentro de la comunidad, se analizó la composición, las formas de crecimiento, la abundancia y similitud de los microhábitats en relación a las EA. Además se colectó información sobre los rasgos funcionales de estas especies asociadas a la de interés, para determinar si las especies de interés pueden tener algún mecanismo de facilitación sobre otras especies. Para este análisis se asignó un código a cada especie asociada para facilitar la visualización en las gráficas, el cual corresponde a las iniciales del nombre científico de la especie asociada (Anexo 7).

Las especies que se encontraron alrededor de las especies de interés presentaron diferentes formas de crecimiento, siendo la mas abundante, hierba en Pendiente y roseta en cimas; mientras que las especies arbustivas no se presentaron en el microhábitat CRelictos (Figura 19). Esto permitio determinar como los arbustos son las forma de crecimiento que menos se ven beneficiadas por las condiciones que ofrece la zona de CRelictos.

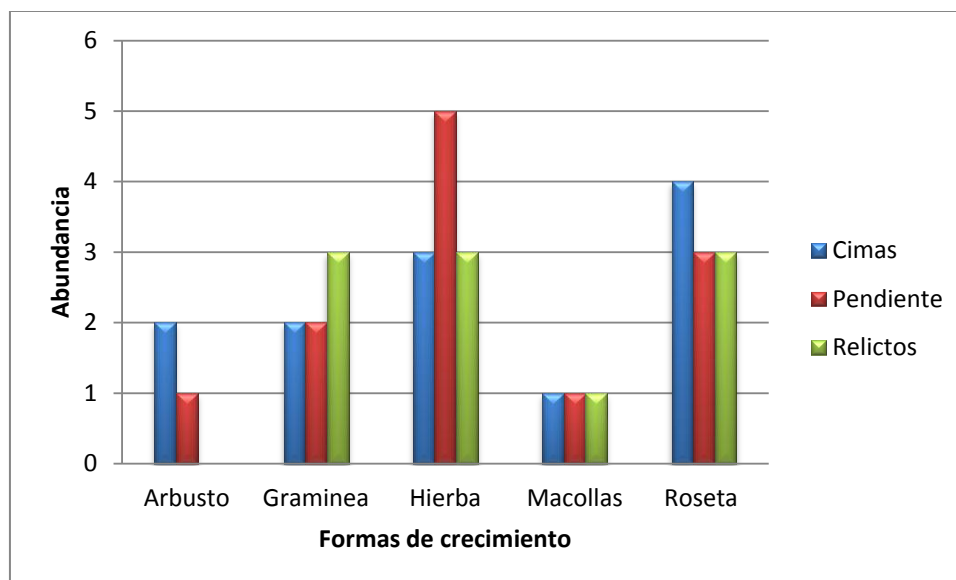


Figura 19. *Formas de crecimiento de las especies asociadas que se presentaron en cada microhábitat. Fuente: Esta investigación.*

7.5 Abundancias relativas de las especies asociadas para cada microhábitat

La comunidad vegetal de cada microhábitat presentó variaciones con respecto a las abundancias relativas de las especies asociadas, siendo las más abundantes *Anthoxanthum odoratum* L (14%) y *Paspalum bonplandianum* (13%), en Cimas; *Bromus pitensis* H.B.K (16%) y *Eryngium humile* (12%) en Pendiente y *Geranium diffusum* (15%) y *Calamagrostis effusa* (15%) en las zonas cercanas a relictos de bosque. El microhábitat que menos especies asociadas presento fue el de CRelictos de bosque con diez especies, mientras que Cimas y Pendiente presentaron doce especies cada uno (Figura 20).

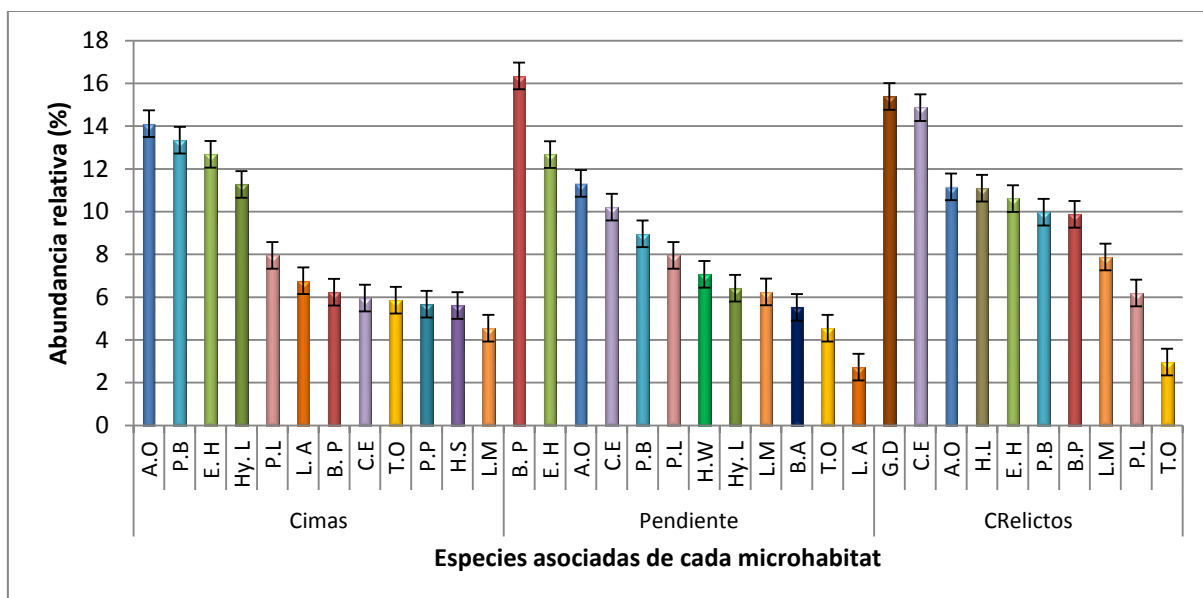


Figura 20. Abundancia relativa de las especies asociadas para cada microhábitat *Anthoxanthum odoratum* (A.O), *Bidens andicola* (B.A), *Bromus pitensis* (B.P), *Calamagrostis effusa* (C.E), *Eryngium humile* (E.H), *Geranium diffusum* (G.D), *Halenia weddeliana* (H.W), *Holcus lanatus* (H.L), *Hypericum laricifolium* (Hy.L), *Hypochoeris setosa* (H.S), *Plantago linearis* (P.L), *Lachemilla andina* (L.A), *Lachemilla mutisii* (L.M), *Paspalum bonplandianum* (P.B), *Pernettya prostrata* (P.P), *Taraxacum officinale* (T.O) (Anexo 7). Fuente: Esta investigación.

En la Figura 21 se puede observar para los diferentes microhábitats las especies que se encuentran alrededor de cada EI, encontrando que *E. humile* y *L. mutisii* presentaron 10 especies a su alrededor en Pendiente, valor superior en comparación a Cimas y CRelictos, caso contrario ocurrió para *A. odoratum* donde Pendiente fue la zona que presentó menos especies a su alrededor (6 EA). Para *H. laricifolium* se mantuvieron prácticamente constantes las especies asociadas con 8 en Cimas, 9 en Pendiente y 8 en CRelictos.

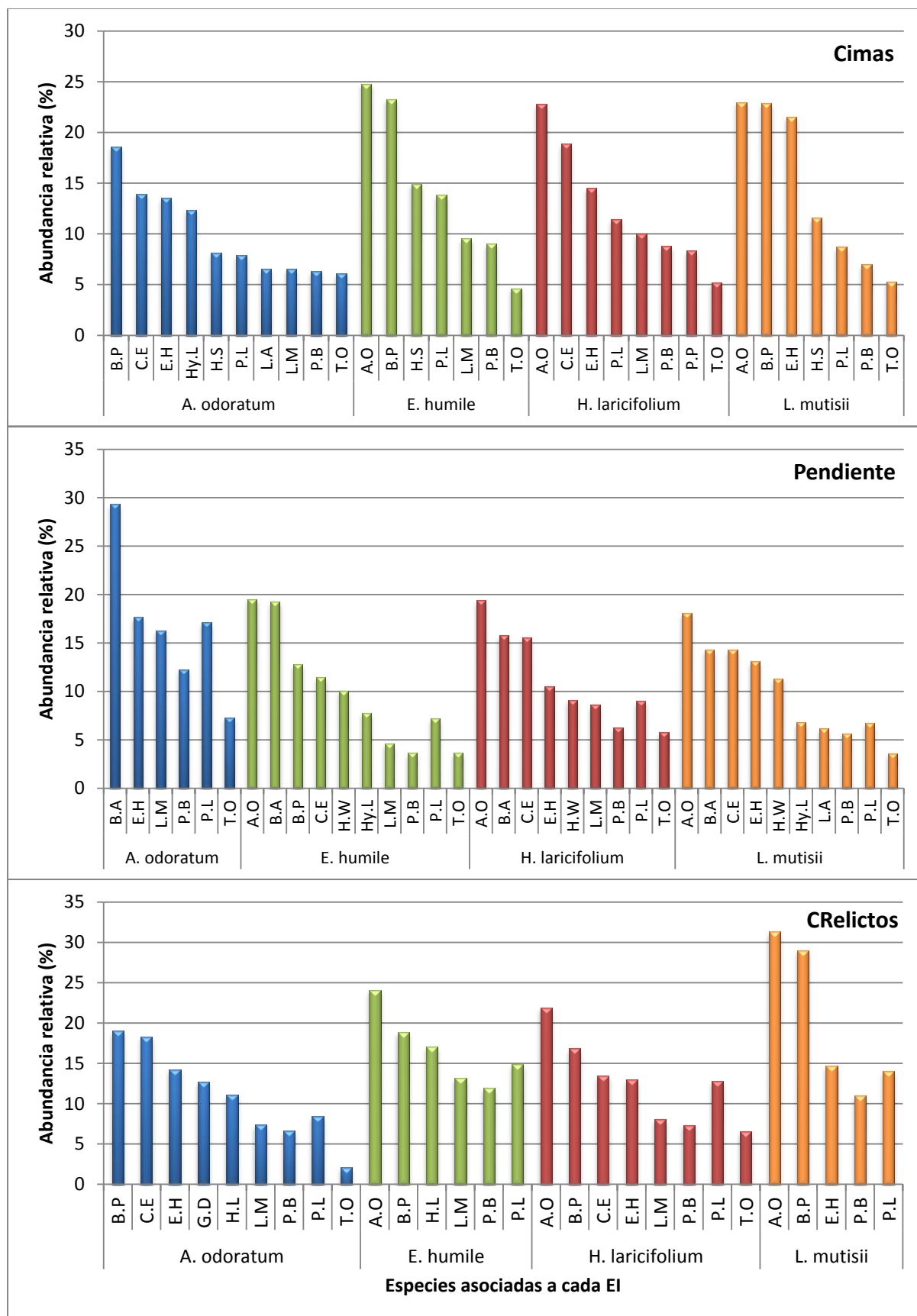


Figura 21. *Abundancias relativas (%) de las especies asociadas para cada especie de interés en los tres microhábitats. Fuente: Esta investigación.*

El análisis de similitudes (ANOSIM) arrojó un valor $p = 0,0058$, indicando la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre los tres microhábitats (Figura 22), esto se complementó mediante el análisis de porcentajes de similitud (SIMPER), en el cual se encontró que el microhábitat de Cimas y Pendiente tienen un promedio de disimilitud de 32,27 y las especies más abundantes y representativas que contribuyen a distinguir estos dos microhábitats, ya sea por su presencia o ausencia en alguno de ellos, son *Anthoxanthum odoratum* (SIMPER = 15,42%) y *Bidens andicola* (SIMPER = 14,07%). Para el microhábitat de Cimas y zonas cercanas a relictos de bosque CRelictos el promedio de disimilitud fue de 35,81 siendo las especies más representativas *Anthoxanthum odoratum* L (SIMPER = 15,11%) y *Bromus pitensis* (SIMPER = 13,2%). Para los microhábitats Pendiente y CRelictos de bosque el promedio de disimilitud fue de 42,06, donde *Bromus pitensis* (SIMPER = 13,81%) y *Paspalum bonplandianum* (SIMPER = 11,96%) fueron las especies que más contribuyeron a diferenciar los microhábitats.

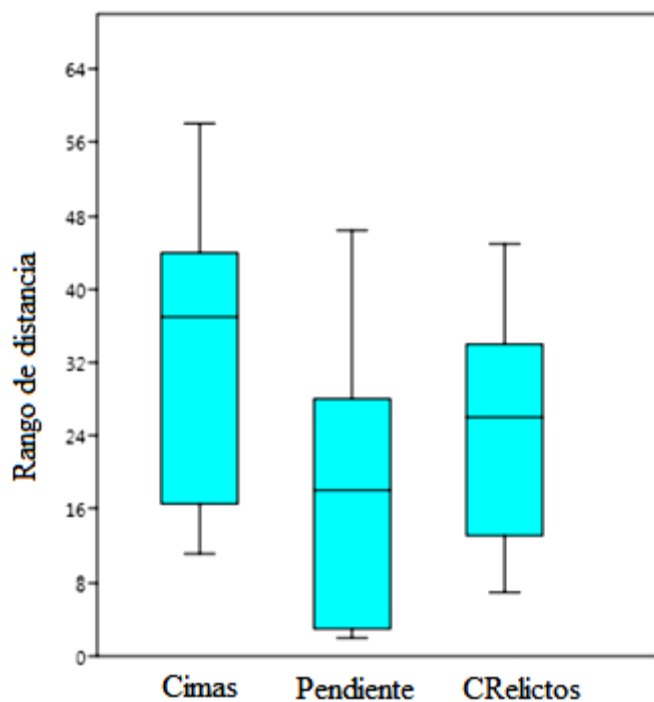


Figura 22. Determinación de las diferencias o similitudes entre los tres microhábitats mediante la prueba ANOSIM ($\alpha = 0,005$). Fuente: Esta investigación.

7.6 Rasgos de las especies asociadas

Se analizaron los rasgos Almax, SLA y CFMS en cada microhábitat, para lo cual se tomaron únicamente las especies que se presentaron alrededor de al menos tres especies de interés, esto para cada área de estudio.

En el microhábitat de Cimas *Bromus pitensis* fue la especie que alrededor de *A. odoratum* y *E. humile* presentó los valores más elevados de Almax, observando como la influencia de la EI puede contribuir a incrementar este rasgo, contrario a lo ocurrido con la Almax de *Bromus pitensis* alrededor de *L. mutisii*, donde se evidenciaron los valores más bajos. En contraste la Almax de *Plantago linearis* no varió alrededor de las cuatro especies de interés.

Respecto a SLA *Taraxacum officinale* mostró valores elevados para este rasgo especialmente cuando se encontró asociada a las EI *A. odoratum*, *E. humile* e *H. laricifolium*, pero no alrededor de *L. mutisii*, para esta especie de interés, *Bromus pitensis* fue la que presentó los valores más altos de SLA. El CFMS de las especies asociadas no reflejó cambios significativos, en relación con las especies de interés, esto indica que este rasgo no fue influenciado por dichas especies (Figura 23).

En el microhábitat de Pendiente *Calamagrostis effusa* fue la especie con mayor Almax cuando se asoció a *E. humile*, *H. laricifolium* y *L. mutisii*, y no se encontró alrededor de *A. odoratum*, mientras que *Taraxacum officinale* presentó los valores más bajos, sin importar a alrededor de que especie se halló. *Bidens andicola* también mostro valores bajos cuando se asoció a *L. mutisii* y se duplica o triplica cuando se acompaña de las otras EI; por otro lado *Plantago linearis* y *Paspalum bonplandianum* no fueron influenciadas por las EI, al mantenerse con valores similares para este rasgo.

Para el SLA *Taraxacum officinale*, *Anthoxanthum odoratum*, *Bidens andicola* y *Halenia weddeliana* presentaron los valores más altos alrededor de *E. humile*, puesto que con las otras EI este rasgo disminuyó. Para las otras EA no se evidenciaron variaciones significativas respecto a la especie de interés.

El CFMS de las especies asociadas se comportó de manera similar en el microhábitat de Cimas, este rasgo es estable y no fue influenciado en gran medida por las especies de interés, solo se destaca un valor alto para *Calamagrostis effusa* cuando se asoció a *E. humile* y a *H. laricifolium* pero desendió alrededor de *L. mutisii* (Figura 24).

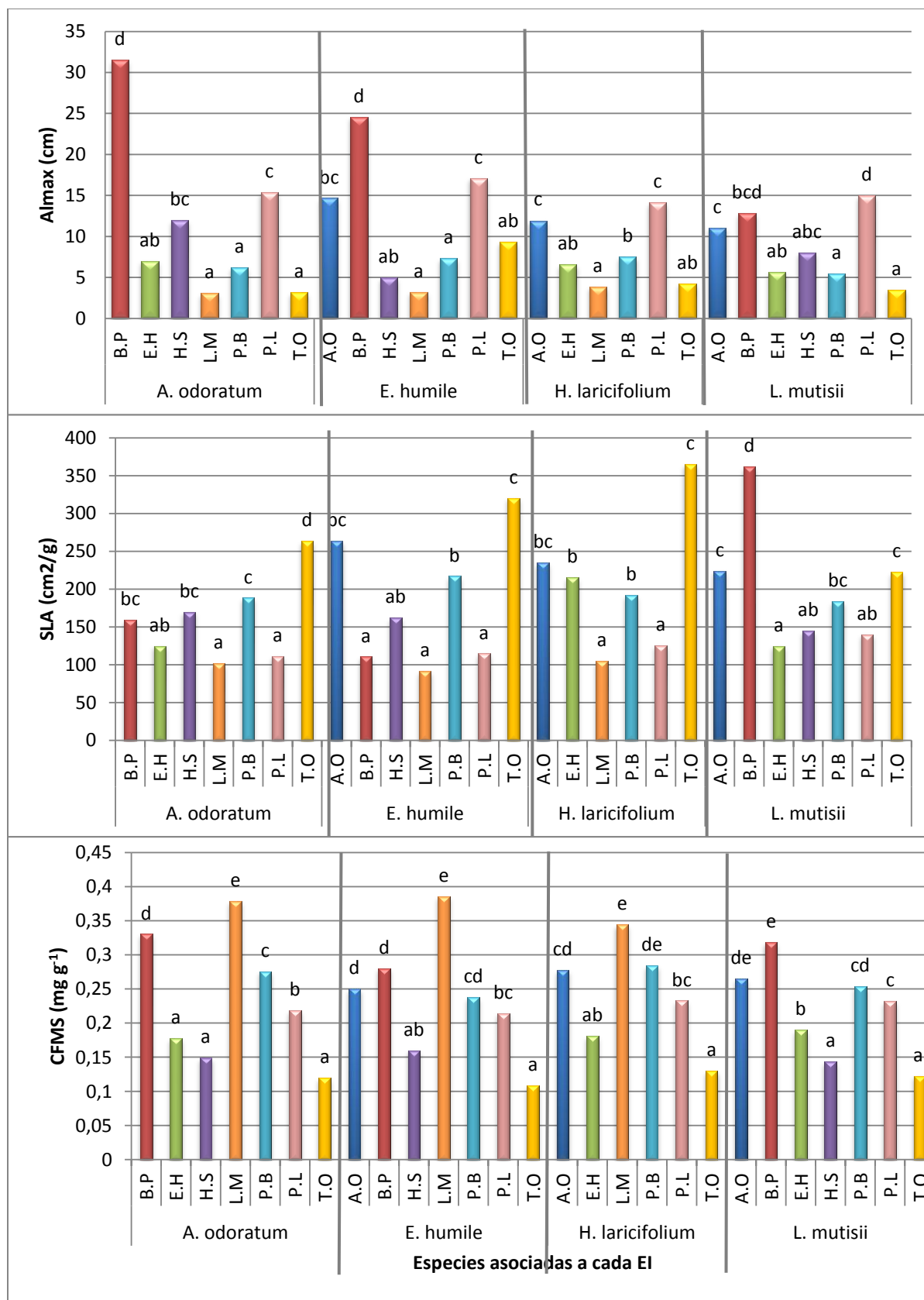


Figura 23. *AF, SLA y CFMS de las especies asociadas (EA) a su correspondiente especie de interés (EI) en el microhábitat de Pendiente. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas para cada especie asociada, puesto que el análisis se realizó por separado para cada EI ($\alpha= 0,05$). Fuente: Esta investigación.*

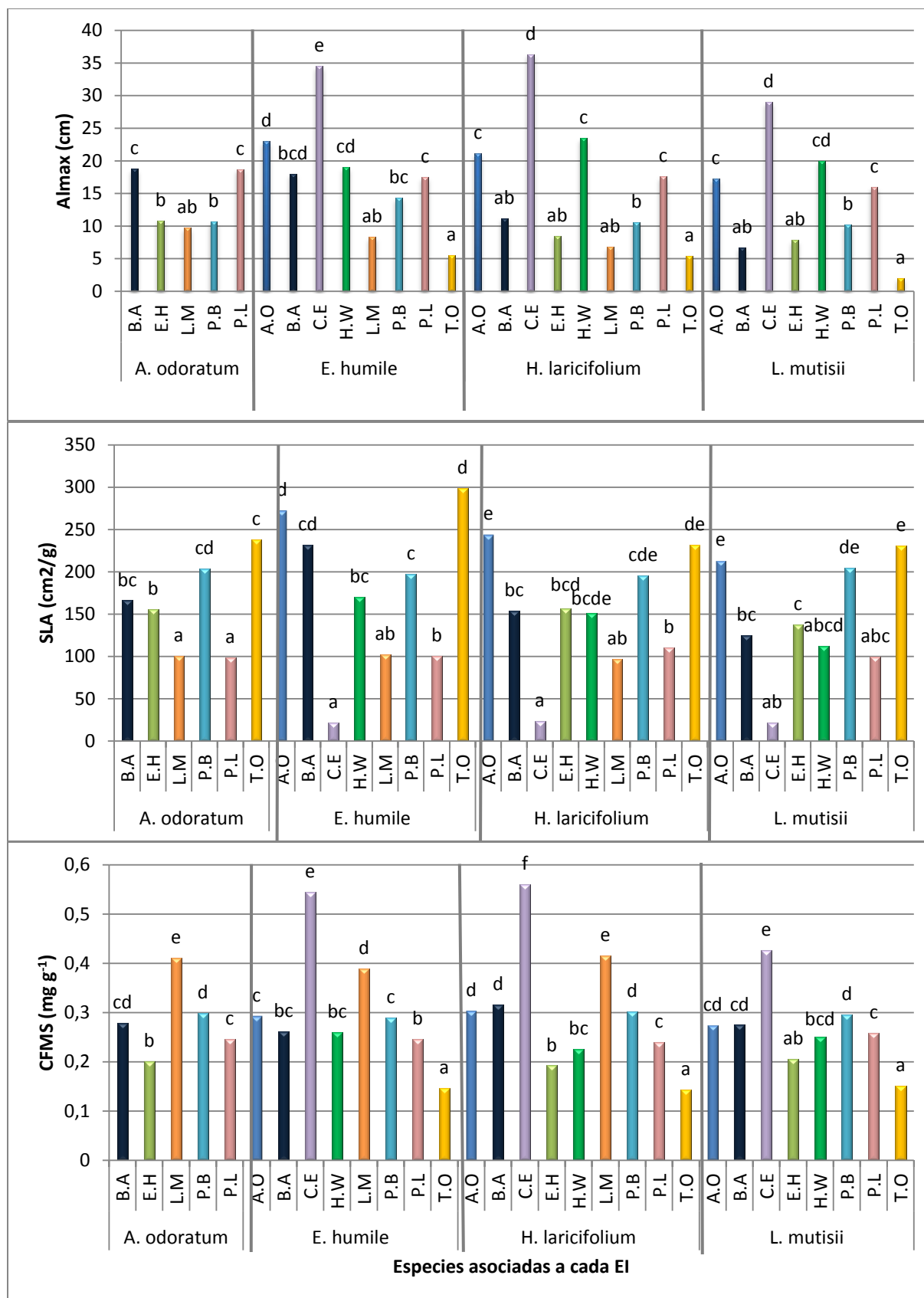


Figura 24. AF, SLA y CFMS de las especies asociadas (EA) a su correspondiente especie de interés (EI) en el microhábitat de Pendiente. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas para cada especie asociada, puesto que el análisis se realizó por separado para cada EI ($\alpha= 0,05$). Fuente: Esta investigación.

En CRelictos la Almax aumentó para *Bromus pitensis*, cuando se asoció a *A. odoratum*; *Paspalum bonplandianum* presento altos valores de Almax (31 cm) alrededor de *H. laricifolium* en comparación con las otras EI. El SLA mostro los valores más altos para *Anthoxanthum odoratum* cuando se asoció a *H. laricifolium* y *E. humile* con 271,1 cm²/g y 267 cm²/g respectivamente, mientras que *Bromus pitensis* alrededor de *A. odoratum* exhibió valores altos de 241,3 cm²/g, en relación a las otras especies registrando valores de 183,6 cm²/g en *E. humile*, 170,3 cm²/g en *H. laricifolium* y 151 cm²/g en *L. mutisii*.

El CFMS fue más elevado para *Lachemilla mutisii*, en contraste con *Eryngium humile*, la cual presentó valores bajos para este rasgo en todas las especies de interés que se encontró. *Paspalum bonplandianum* y *Plantago linearis* aumentaron el CFMS alrededor de *E. humile*, y mantuvieron valores estables alrededor de las otras EI (Figura 25).

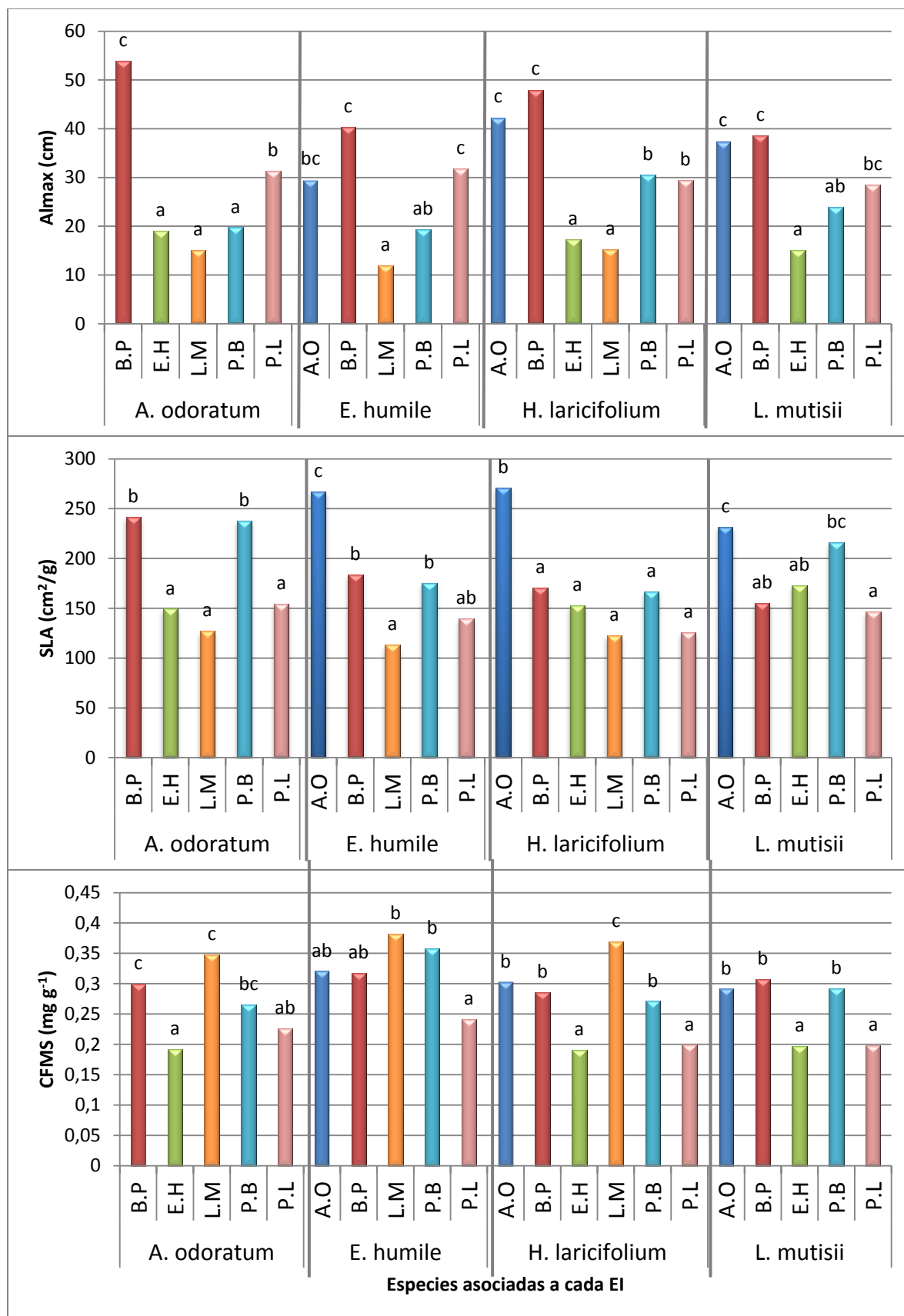


Figura 25. *AF, SLA y CFMS de las especies asociadas (EA) a su correspondiente especie de interés (EI) en el microhábitat de CRelictos. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas para cada especie asociada, puesto que el análisis se realizó por separado para cada EI ($\alpha= 0,05$). Fuente: Esta investigación.*

De lo obtenido se puede inferir que algunas de las especies asociadas sí cambian la expresión de ciertos rasgos, no solo por el microhábitat sino por la influencia que puede estar generando determinada especie de interés; tal es el caso de *Bromus pitensis* especie que presentó cambios tanto a nivel de EI como de microhábitat, donde en Cimas exhibió valores de Almax y SLA superiores a 30 cm y a 150 cm²/g respectivamente, y en las zonas cercanas a relictos de bosque sus valores se incrementaron a 50 cm y a 250 cm²/g aproximadamente, esto alrededor *A. odoratum*, sin embargo para las otras especies de interés estos valores también se vieron afectados, algunos en mayor proporción que otros. Haciendo referencia a que cada especie de interés proporciona determinadas condiciones ambientales que contribuye a incrementar o disminuir atributos de las EA de acuerdo a la sensibilidad del rasgo al entorno, observándose como un ejemplo de las variaciones por interacción con el ambiente (físico y biótico).

8 DISCUSIÓN

8.1 Influencia de los microhábitats en los rasgos funcionales de plantas vasculares en áreas de regeneración.

Se ha planteado que la capacidad de una planta para crecer y reproducirse bajo determinadas condiciones está relacionada con la expresión de determinados rasgos funcionales, que en este caso pueden ser morfológicos, estructurales o fisiológicos (Lavorel, McIntyre, Landsberg, &

Forbes, 1997). Los resultados del presente estudio confirman esta afirmación, al reflejar, a nivel general cómo algunos rasgos asociados con el crecimiento y su desempeño en zonas de regeneración se asocia de forma diferencial y específica a las especies de interés en relación al microhábitat. El análisis general de este estudio al determinar los rasgos funcionales de las cuatro especies de interés sin tener en cuenta el microhábitat, mostró diferentes estrategias de las plantas con base en los rasgos funcionales asociados. Por ejemplo *H. laricifolium* se asoció al CFMS, indicando como la especie prioriza rasgos vinculados con la estructura del tejido y vida útil de la hoja (Wilson, Thompson, & Hodgson, 1999; Kazakou, Vile, Shipley, Gallet, & Garnier, 2006), mientras que *A. odoratum* se inclina por factores fisiológicos como la disipación del exceso de energía, NPQ. Por otro lado *E. humile* presentó relaciones con rasgos fisiológicos y foliares los cuales se han vinculado al crecimiento y a la fijación de CO₂ como AF, IC y ETR (Jones H. , 2013).

Al analizar esta respuesta teniendo en cuenta el microhábitat donde se encontró cada especie, estos patrones para algunas cambiaron, posiblemente debido a la disponibilidad de recursos como luz, agua, nutrientes; que son algunos de los principales factores que dirigen la selección de estrategias funcionales (Pérez, y otros, 2012), es decir que las condiciones ambientales pueden influir en la expresión del rasgo (Schleicher, Peppler, & Kleyer, 2011).

8.1.1 Rasgos foliares

En relación a lo expuesto anteriormente encontramos que en el microhábitat de Cimas *H. laricifolium* y *L. mutisii*, se relacionaron de forma positiva con CFMS al presentar los valores más altos para el rasgo, caso contrario ocurrió con el SLA. Estos atributos están asociados con la vida útil de la hoja, donde un CFMS alto corresponde a tejidos vasculares y esclerénquimas

densos que favorecen la producción de hojas resistentes y duraderas aunque su crecimiento puede ser más lento (Kazakou, Vile, Shipley, Gallet, & Garnier, 2006; He, Chen, Zhao, Cornelissen, & Chu, 2018). En concordancia con lo obtenido, Cortez *et al.*, (2007) en especies del mediterráneo en el contexto de una sucesión secundaria después del abandono, encontraron especies de crecimiento lento con bajo SLA y altos CFMS. Llambí *et al.*, (2003) también reportaron valores de SLA similares para *H. laricifolium*, la cual fue dominante en la sucesión en ecosistemas altoandinos.

Este patrón en *H. laricifolium* y *L. mutisii* se dio en los tres microhábitats pero no se presentaron diferencias entre ellos, salvo para *H. laricifolium* en el CFMS, donde en Pendiente se dieron los valores más bajos para el rasgo, indicando como las hojas de la especie en este microhábitat son menos resistentes, debido a que no necesita de cantidades elevadas de CFMS porque se encuentra en un entorno más favorable (Llambi, Fontaine, Rada, Saugier, & Sarmiento, 2003). Esto es confirmado con los valores de nitrógeno y con la cantidad de materia orgánica, donde estos parámetros fueron levemente mayores para Pendiente en comparación con Cimas y CRelictos. Otero *et al.*, (2011) obtuvieron valores similares de nitrógeno como resultado de condiciones favorables en páramos andinos.

A lo largo de los tres microhábitats *E. humile* se relacionó principalmente con AF, sus hojas gruesas y anchas con áreas foliares mayores a 200 cm², difieren de las hojas micrófilas que posee *H. laricifolium* o a las hojas planas y delgadas de *A. odoratum*. El AF se ha vinculado con la radiación solar, el intercambio de gases y con los diversos procesos fotosintéticos (Desai, Obasi, Odiaka, Kalu, & Ifenkwe, 2015), por cuanto, altos valores de AF se han relacionado con incrementos en el crecimiento de la planta (Gardner, Pearce, & Mitchell, 1985; Castellanos, Abril, & López, 2010). En el caso de *E. humile* altos valores de AF y bajos de CFMS en todos

los microhábitats, indican un mayor contenido de agua y una baja densidad del tejido, esto le permite un rápido crecimiento sin la necesidad de invertir en elementos esclerófilos y lignina (Van Arendonk & Poorter, 1994). Por otra parte el que se haya presentado este mismo comportamiento en las tres zonas, se puede atribuir a que no existen limitaciones en la disponibilidad de agua en el suelo (Breda, 2008).

El AF y el IC se encontraron relacionados a *E. humile* en el ACP, presentando valores elevados en los tres microhábitats. Esto se puede reflejar en un mejor uso de la luz y en una mayor tasa de acumulación de fotoasimilados, lo que aporta al crecimiento de tejidos en la planta y a la eficiencia fotosintética (Kaspary, Lamego, Cutti, Aguiar, & Bellé, Determinación de pigmentos fotosintéticos en biotipos de pulgas susceptibles y resistentes al herbicida glifosato, 2014). Kaspary *et al.* (2017), reportaron valores elevados de IC en *Conyza bonariensis*, una roseta acaule del sur de Brasil, asemejándose a los resultados encontrados en este estudio.

8.1.2 Rasgos radiculares

H. laricifolium y *L. mutisii* también se correlacionaron con el CRMS para el que exhibieron valores altos, esto se puede atribuir a que las condiciones del suelo en los tres microhábitats presentaron un alto contenido de materia orgánica y una densidad aparente intermedia, aportando al crecimiento de las raíces debido a que la resistencia mecánica es baja (Rubio, 2010; Otero, Figueroa, Muñoz, & Peña, 2011). El CRMS para estas dos EI generó diferencias estadísticamente significativas entre los microhábitats, donde Pendiente y CRelictos fueron los que presentaron un mayor valor para el rasgo; esto puede ser atribuido a que la compactación del suelo en estas áreas ha promovido el engrosamiento de las raíces (Salamanca, Sadeghian, & Amezcua, 2005; Foloni, Lima, & Büll, 2006). Por otra parte el incremento de este rasgo en las plantas también se ha asociado a zonas pobres en agua y nutrientes (Pérez, y otros, 2012;

Navarro-Fernández, y otros, 2013), caso contrario a lo ocurrido en este estudio, puesto que las condiciones del suelo en Pendiente y CRelictos en lo que se refiere a materia orgánica y fósforo disponible se presentan como favorables.

A.odoratum y *E. humile* presentaron bajos valores de CRMS en los tres microhábitats indicando que estas especies poseen estrategias adquisitivas, lo cual se puede traducir en una baja inversión en tejidos resistentes (Pérez, y otros, 2012), pero una buena estrategia de asimilación de recursos. Por lo tanto según Navarro *et al.*, (2013) a bajos CRMS sería esperable encontrar un menor grado de dependencia de micorrizas, caso que se dio en *E.humile* en Pendiente y CRelictos, donde los nutrientes no se muestran como un factor limitante que contribuya al desarrollo de estrategias de asimilación de recursos (Poorter, van de Vijver, Boot, & Lambers, 1995). No obstante para esta especie, en Cimas, se muestra necesaria una mayor asociación con hongos formadores de micorrizas que la protejan del impacto negativo de los estreses ambientales y patógenos, además de que favorecen captación de nutrientes (Schlipfer & Ryser, 1996).

8.1.3 Rasgos Vegetativos

La cobertura aérea (CoA) presentó diferencias en los microhábitats para las cuatro especies de interés. *H. laricifolium* exhibió los mayores valores, principalmente en Cimas y CRelictos, esto contribuye a mantener la capacidad de almacenamiento de agua en el suelo, evita la evapotranspiración y favorece el incremento de materia orgánica del suelo (Foloni, Lima, & Büll, 2006). En el balance de agua y calor en la superficie, también desempeña un papel importante la temperatura ambiental, puesto que uno de los factores que puede disminuir la

humedad del suelo es el incremento de la temperatura (Lakshmi, Jackson, & Zehrhuhs, 2003). CRelictos fue el microhábitat que reportó temperaturas superiores a las otras áreas de estudio, por lo cual en esta zona se puede estar dando una mayor disipación de agua, y es en este punto donde *H. laricifolium* podría estar generando coberturas vegetales que ayudan a mantener la humedad en el suelo.

A. odoratum fue una de las especies que más cambios presentó entre microhábitats respecto a su relación con los rasgos funcionales, puesto que en Cimas exhibió altos valores de Almax, rasgo útil para la interpretación de características como el crecimiento, vigor y competencia (Kohyama, Suzuki, Partomihardjo, Yamada, & Kubo, 2003; Salgado, 2016). Esto puede atribuirse a que a pesar de encontrarse en un entorno expuesto al viento, esta especie inicia inmediatamente con la producción rápida de hojas nuevas, debido a que los meristemas están protegidos, favoreciendo la tolerancia a los diferentes daños mecánicos (Peeters, Vanbellinghen, & Frame, 2004; Gaujour, Amiaud, Mignolet, & Plantureux, 2012), además la eficiencia de esta especie no se verá limitada por la cantidad de radiación solar. Esto se rectifica con altos valores de SLA para *A. odoratum* en este microhábitat, rasgo correlacionado negativamente con la vida útil de las hojas, las tasas de asimilación y la tolerancia a la sombra (Ackerly, Knight, Weiss, Barton, & Starmer, 2001; Falster & Westoby, 2005). Esta especie en Pendientes presentó valores bajos de Almax en comparación con los otros microhábitats, sin embargo, la CoA exhibió valores altos para la especie, como compensación a la captura de luz, lo cual se puede observar en la matriz de correlaciones (Figura 17).

8.1.4 Rasgos fisiológicos

El NPQ fue uno de los rasgos fuertemente influenciados por los microhábitats en todas las especies de interés, en Cimas *A. odoratum* y *L. mutisii* mostraron valores altos significativamente

diferentes de los otros microhábitats. Las Cimas son zonas expuestas a altas intensidades de luz y estas especies presentan mecanismos para responder al exceso de radiación lumínica (Vellend, Young, Letendre, & Rivest, 2017). Lo anterior explicaría por qué el rasgo disminuyó al encontrarse en zonas menos expuestas, como Pendiente y CRelictos. En general las cuatro EI, implementan estrategias de adaptación similares respecto al NPQ, pero en *A. odoratum* y *L. mutisii* el rasgo muestra una mayor sensibilidad frente a las condiciones ambientales. Wilson & Ruban (2019) estudiaron en diferentes ecosistemas la maquinaria fotosintética de *Berteroa incana* especie que está sometida a condiciones cambiantes de luz, la cual presentó una mayor capacidad y eficiencia de NPQ en ambientes con intensidades de luz alta, mostrando un comportamiento similar a las EI de este estudio.

Otro de los rasgos que manifestó diferencias para todas las especies de interés fue la eficiencia fotoquímica máxima, F_v/F_m , que se encuentra asociada con el rendimiento máximo de intercambio de gas fotosintético y dado que el PSII es altamente sensible a los estímulos ambientales también se ha usado como una medida del estrés en la planta (Murchie & Lawson, 2013). Por tanto, la disminución de F_v/F_m que se dio en el microhábitat de CRelictos para todas las EI, puede indicar un posible tipo de estrés, causado por la sombra, dado que esta zona se encuentra en áreas cercanas a bosques, esto también puede generar una posible disminución de otros parámetros fisiológicos, tales como la fotosíntesis y la síntesis de clorofila (Bell, Danneberger, & McMahon, 2000; Li, Jiang, Wollenweber, Dai, & Cao, 2010). Resultados similares fueron obtenidos por Song & Li. (2016), quienes encontraron para *Euonymus fortunei* una disminución del F_v/F_m y del NPQ bajo condiciones de sombreado.

La tasa de transporte de electrones (ETR), no presentó diferencias entre los microhábitats salvo para *A. odoratum* en CRelictos, donde se observaron valores significativamente altos de

134,12 en relación a Cimas y Pendiente con 111,95 y 98,85 respectivamente. Incrementos en este parámetro reflejan una mayor asimilación de CO₂, puesto que, este rasgo se ha correlacionado con parámetros que contribuyen a aumentar las tasas de acumulación y crecimiento de la biomasa (Lambers & Poorter, 1992; Celis-Plá, Martínez, Korbee, Hall-Spencer, & Figueroa, 2017).

No se encontraron diferencias entre microhábitats ni entre especies en relación a la tolerancia a la desecación, pese a ello existen algunas variaciones, por ejemplo *A.odoratum* obtuvo un valor de recuperación a la desecación del 65 % en Pendiente cuando su CHR bajó a más de 30%, clasificándola como una especie moderadamente tolerante a la desecación, pero en Cimas este porcentaje bajó a 48 %, esto según Stark *et al.*, (2017) se puede atribuir a que las condiciones ambientales modifican la velocidad o el alcance de la desecación que una especie puede tolerar, generando una “memoria histórica del estrés” que puede perdurar por varios días (López *et al.*, 2018).

El porcentaje de recuperación (% Rec Fv/Fm) reflejó la capacidad de tolerancia que poseen las tres especies de interés en zonas de páramo, formando parte del grupo de especies tolerantes a la desecación (DT). *H. laricifolium* al no alcanzar contenidos de agua relativos por debajo del 30% no pudo ser evaluada mediante este protocolo, esto puede ser atribuido a la arquitectura foliar de la especie (López *et al.*, 2018) y a la estructura de la hoja, la cual requiere un mayor tiempo para desecarse.

Los rasgos funcionales estudiados presentaron variaciones en su expresión en algunas especies más que en otras, rasgos que les han permitido ser eficientes en la colonización y

establecimiento en nuevos microhábitats, donde se incrementan algunos y disminuyen otros para adaptarse a las condiciones particulares de cada zona (Anexo 4, Anexo 5 y Anexo 6).

8.2 Influencia de las especies de interés sobre los rasgos funcionales de las especies asociadas en cada microhábitat.

Como la interacción entre plantas es un factor importante en la organización y funcionamiento de las comunidades vegetales, sobre las que influyen también factores ambientales, pueden modificar el tamaño poblacional y la aptitud de una población frente a diferentes eventos (Irazábal, 2016). La competencia y la facilitación son interacciones opuestas que se dan entre las plantas vecinas de una comunidad, de esta forma, se evaluó cómo las EI podrían interaccionar, modificar o modular los rasgos de otros individuos de la comunidad, en cada microhábitat. Los resultados mostraron en términos generales que las especies de interés influyeron en la abundancia, la composición y la modificación de la expresión de los rasgos funcionales.

Las EI que se asociaron a un mayor número de individuos fueron *H. laricifolium* y *A. odoratum* con 11 y 13 respectivamente para los tres microhábitats, mientras que para *L. mutisii* y *E. humile* se encontraron 10 EA, indicando que las especies de interés podrían influir positivamente en la composición de la comunidad de plantas, agregando nuevos organismos a través de la modificación de las condiciones a su alrededor (Malatesta, Tardella, Piermarteri, & Catorci, 2016). Fernández. (2003), encontró que en comunidades bajo estrés ambiental, la aparición de una especie dominante benefactora en una mancha de vegetación incrementa la diversidad de individuos, esto lo hacen generalmente creando islas de recursos que tienen un microclima más benigno y enriquecen el suelo.

Los rasgos funcionales de las EA también se ven afectados por las EI. En este estudio se encontró que *Bromus pitensis* e *Hipchoeris setosa*, incrementaron su Almax cuando se asociaron a *A. odoratum*, esto se evidenció en mayor proporción en Cimas, microhábitat que al estar expuesto a fuertes vientos y radiación directa, muestra condiciones más limitantes para el establecimiento. Esto se puede deber a que las interacciones de facilitación son más comunes que las competidoras cuando las condiciones ambientales se hacen más severas (Bertness & Callaway, 1994; Fernández R. , 2003).

En Cimas *Bromus pitensis*, alrededor de *L. mutisii* y *Taraxacum officinale* y *Eryngium humile*, alrededor de *H. laricifolium* obtuvieron mayores valores de SLA. Los incrementos en este parámetro pueden deberse a que estas EA se encuentran en hábitats ricos en nutrientes (He, Chen, Zhao, Cornelissen, & Chu, 2018), pero este fue el microhábitat que presentó el contenido más bajo de nitrógeno total (0,56 %), fósforo disponible (5,77 mg/kg), manganeso disponible (1,34 mg/kg) y de materia orgánica (16,7 %); por lo tanto, esto nos puede indicar que la especie de interés está favoreciendo el incremento de este rasgo, que aporta a la captura de luz y permite una alta capacidad fotosintética (Poorter, Niinemets, Poorter, Wright, & Villar, 2009). Ramírez *et al.*, (2015) reportaron el efecto positivo que generó *H. laricifolium* en la mejoría del estado hídrico de especies que crecieron bajo la cobertura de esta. Por lo cual, una de las prioridades al momento de emprender acciones de restauración en áreas abiertas, debe ser la generación de coberturas aéreas (León, Díaz-Espinosa, & Vargas, 2007; Ávila, 2014).

La forma de crecimiento de la planta nodriza influye en el resultado de las interacciones planta-planta. Los arbustos se han reportado como desencadenadores de procesos de facilitación, actuando como barreras naturales que reducen la velocidad del viento y favoreciendo la deposición de material del suelo arrastrado por el viento (Malatesta, Tardella, Piermarteri, &

Catorci, 2016). Soliveres *et al.*, (2014) reportaron que los arbustos modulan el efecto del ambiente, aumentando la disponibilidad de recursos hídricos y reduciendo la fluctuación de parámetros como la humedad y la temperatura del suelo en comparación con áreas abiertas.

H. laricifolium y *L. mutisii* se relacionaron en muchos aspectos en los tres microhábitats, presentando comportamientos similares en la expresión de algunos rasgos; sin embargo, *H. laricifolium* posee mayores atributos que se han asociado a especies facilitadoras, atributos como la cobertura aérea (Malatesta, Tardella, Piermarteri, & Catorci, 2016) y la altura máxima (Soliveres *et al.*, 2014); por lo tanto, esta especie puede contribuir a acelerar los procesos de regeneración en páramo para todos los microhábitats.

No obstante la competencia con pastos exóticos puede limitar el crecimiento de los individuos trasplantados, por lo cual, implementar una matriz de plantas que pueda resistir o tolerar cambios bruscos de temperatura, fuertes vientos y alta radiación solar, además de que posean características similares a las plantas sujetas al pastoreo, lo que incluye un meristemo basal, pequeña estatura y alto potencial de crecimiento, puede favorecer el proceso de regeneración principalmente en Cimas (Landsberg, Lavorel, & Stol, 1999; Cárdenas & Vargas, Rasgos de historia de vida de especies en una comunidad vegetal alterada en un páramo húmedo (Parque Nacional Natural Chingaza), 2008). Teniendo en cuenta lo anterior, *Lachemilla mutisii* podría facilitar la eliminación de la cobertura de pastos exóticos, puesto que ha sido reportada como una especie tolerante al pastoreo y registrada en zonas con alto grado de alteración (Jaimes, 2000). Así mismo *Eryngium humile* puede contribuir a esta transformación, dado que junto a su forma de crecimiento posee rasgos que favorecen un rápido desarrollo en zonas abiertas, donde la presencia de rosetas son comunes (Cárdenas & Vargas, Rasgos de historia de vida de especies en una comunidad vegetal alterada en un páramo húmedo (Parque Nacional Natural Chingaza),

2008). Por lo cual una matriz de *L. mutisii* y *E. humile* pueden favorecer el establecimiento de *H. laricifolium* en zonas abiertas, acelerando los procesos de regeneración en zonas que fueron sometidas a disturbios.

Si las especies de interés pueden ser facilitadoras, su papel consiste en transformar directamente el entorno por medio de procesos endógenos, esto trae consigo la capacidad de agregar especies nuevas a la comunidad a través de distintos mecanismos, entre los que se destacan la regulación de temperaturas extremas y la modificación de las propiedades del suelo (Jones, Lawton, & Shachak, 1997; Badano, Jones, Cavieres, & Wright, 2006).

CONCLUSIONES

- Los rasgos funcionales cambian su expresión dependiendo del microhábitat en el que se encuentren, donde rasgos como CoA, Almax, NPQ y Fv/Fm presentaron una mayor sensibilidad para cada área de estudio.
- Cada especie de interés reflejó correlaciones para determinados rasgos, algunas fueron constantes en los tres microhábitats como las expuestas por *H. laricifolium* que se relacionó al CFMS, CoA y CRMS y *E. humile* relacionada con AF e IC, presentando cada especie los mayores valores para estos rasgos.
- La resistencia a la desecación no presentó diferencias significativas entre las especies de interés ni entre los microhábitats, sin embargo, este protocolo permitió clasificar a *A. odoratum*, *E. humile* y *L. mutisii* como especies tolerantes a la desecación (DT). Este protocolo no fue efectivo para *H. laricifolium* lo cual se atribuyó a la arquitectura foliar de la especie y a la estructura de la hoja.

- La abundancia de las EA cambio entre los microhábitats cuando se asociaban a cada EI. *A. odoratum* e *H. laricifolium* fueron las especies de interés que más EA presentaron con 13 y 11 respectivamente.
- *H. laricifolium* fue la EI que presentó una mayor CoA y Almax en los tres microhábitats, por lo tanto, se ha considerado como una especie ingeniera del ecosistema, junto con *L. mutisii* y *E. humile*, como especies que en el microhábitat de Cimas favorecerán a *H. laricifolium* para establecerse en zonas abiertas contribuyendo a acelerar los procesos de regeneración.

RECOMENDACIONES

- Ampliar el estudio de los rasgos, con la inclusión de rasgos reproductivos, como el número y peso de semillas de la especie, así como conocer el banco de semillas que se encuentra en cada microhábitat.
- Revisar los tiempos del protocolo de resistencia a la desecación con cada uno de los reactivos desecantes para poder obtener el % Rec Fv/Fm de *Hypericum laricifolium*.
- Manejar los tiempos del protocolo del porcentaje de micorrización teniendo en cuenta las características de la raíz de cada especie, para mantener la integridad de la misma.

APORTES

- Esta investigación contribuyo a identificar especies que pueden ser consideradas como dinamizadoras del ecosistema y que podrán ser incluidas en las estrategias de restauración, las cuales son específicas para cada ambiente y aportan a la comprensión de factores que determinan los procesos de recuperación en páramos.
- La descripción de la composición florística realizada en la zona permitirá a los funcionarios de Parques Naturales y a investigadores conocer las especies que se

distribuyen en esta área, de la misma manera se realizó un registro fotográfico de la mayoría de las especies encontradas, para que su identificación en campo resulte más fácil.

- Gracias al proyecto de cooperación entre la Universidad de Nariño y la Universidad de Islas Baleares, este trabajo de grado me permitió realizar una pasantía en la Universidad de Islas Baleares – España, experiencia que generó nuevos conocimientos con respecto a técnicas de laboratorio y a reforzar fundamentos teóricos en fisiología vegetal.

REFERENCIAS

- Ackerly, D., Knight, C., Weiss, S., Barton, K., & Starmer, K. (2001). Tamaño de la hoja, área específica de la hoja y distribución de microhábitats de las plantas leñosas de chaparral: patrones contrastantes en los análisis a nivel de especies y nivel de las comunidades.
- Alcazar, C., & Ramirez, W. (2011). El uso de rasgos funcionales en flora como herramienta para establecer prioridades de conservación. *Instituto Alexander von Humboldt y Ecopetrol S.A.*
- Angelini, C., Altieri, A., Silliman, B., & Bertness, M. (2011). Interactions among foundation species and their consequences for community organization, biodiversity, and conservation. . *BioScience*, 61(10): 782±789.
- Anthelme, F., Cavieres, A., & Dangles, O. (2014). Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. *Frontiers in plant science*, 5, 387.
- Averett, J., Klips, R., Nave, L., S, F., & Curtis, P. (2004). Effects of soil carbon amendment on nitrogen availability and plant growth in an experimental tall grass prairie restoration. *Restoration Ecology*, 12:568–574.

- Ávila, A. (2014). Control de gramíneas exóticas en zonas de páramo alterado a través de matrices de leguminosas arbustivas y herbáceas para la conformación de núcleos de regeneración . *Trabajo Doctoral , Universidad Nacional de Colombia*.
- Badano, E., Jones, C., Cavieres, L., & Wright, J. (2006). Assessing impacts of ecosystem engineers on community organization: a general approach illustrated by effects of a high Andean cushion plant. *Oikos.*, 115(2): 369±385.
- Barea, J. (2002). Rhizosphere and mycorrhizal of field crops. *Science and policy*, 15(2):91-97.
- Bell, G., Danneberger, T., & McMahon, M. (2000). Spectral irradiance available for turfgrass growth in sun and shade. *Crop Sci*, 40, 189–195.
- Bertness, M., & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in ecology & evolution*, 9(5), 191-193.
- Blumenthal, D. (2009). Carbon addition interacts with water availability to reduce invasive for establishment in a semi-arid grassland. *Biological Invasions*, 11:1281–1290.
- Breda, N. (2008). Leaf Area Index. *National Institute for Agricultural Research (INRA), Elsevier B.V. All*, 457 – 462.
- Cabrera, M., & Ramírez, W. (. (2014). *Restauración ecológica de los páramos de Colombia. Transformación y herramientas para su conservación*. Bogota: Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Caccianiga, M., Luzzaro, A., Pierce, S., Ceriani, R., & Cerabolini, B. (2006). The Functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos*, 112, 10–20.

- Cárdenas, G., & Vargas, J. (2008). Rasgos de historia de vida de especies en una comunidad vegetal alterada en un páramo húmedo (Parque Nacional Natural Chingaza). *Caldasia*, 30: 245-264.
- Cárdenas, G., & Vargas, O. (2008). Rasgos de historia de vida de especies en una comunidad vegetal alterada en un páramo húmedo (Parque Nacional Natural Chingaza). *Caldasia*, 30(2), 245-264.
- Castellanos, M., Abril, M., & López, C. (2010). Análisis de crecimiento y relación fuente-demanda de cuatro variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) en el municipio de Zipaquirá (Cundinamarca, Colombia). *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, 63(1), 5253-5266.
- Castro, S., Sá, C., Mourão, F., Duarte, H., Fernandes, G., & Lemos, J. (2016). Ecophysiological performance of a threatened shrub under restored and natural conditions in a harsh tropical mountaintop environment. *Botanical Act Brasílica*, 30(1), 17 - 26.
- Celis-Plá, P., Martínez, B., Korbee, N., Hall-Spencer, J., & Figueroa, F. (2017). Ecophysiological responses to elevated CO₂ and temperature in *Cystoseira tamariscifolia* (Phaeophyceae). *Clim. Chang*, 142 67–81.
- Cleef, M. (1978). Characteristics of neotropical páramo vegetations and its sub-Antartic relations. *Erdwissenschaftliche Forschung*, 11: 365-390.
- Corbin, D., & D'Antonio, M. (2004). Can carbon addition increase competitiveness of native grasses? A case study from California. *Restoration Ecology*, 12:36–43.
- Cornelissen, J., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D., & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335.

- Cortez, J., Garnier, E., Pérez, N., Debussche, M., & Gillon, D. (2007). Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil*, 296(1-2), 19–34.
- Crabtree, D., & Ellis, C. (2010). Species interaction and response to wind speed alter the impact of projected temperature change in a montane ecosystem. *J. Veg. Sci*, 21, 744–760.
- Cuatrecasas, J. (1958). Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc*, 10(40): 221- 264.
- Daehler, C. (1998). The taxonomic distribution of invasive angiosperm plants: Ecological insights and comparison to agricultural weeds. *Biological Conservation*, 84:167–180.
- Delfín, A., Gallina, A., & López, A. (2013). El hábitat: definición, dimensiones y escalas de evaluación para la fauna silvestre. *Fauna silvestre de México: uso, manejo y legislación*, 285-288.
- Deshi, M., Obasi, N., Odiaka, B., Kalu, O., & Ifenkwe. (2015). Valores de índice de área foliar de la papa (*Solanum tuberosum* L.) almacenados por diferentes períodos en diferentes tipos de tiendas. *IOSR J. Agric. Veterinario. Sci*, 8 (1), pp. 9 - 19.
- Díaz, M., Campos, P., & Pulido, F. (1997). The Spanish dehesa: a diversity in land-use and wildlife. *DJ Pain & MW Pienkowsk (eds) Farming and birds in Europe: Academic Press*, 178-209.
- Díaz, M., Ortiz, A., Navarrete, J., & Suárez, T. (2005). Páramos: hidrosistemas sensibles. *Revista de Ingeniería*, 22.
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* , 16(11):646-655.

- Díaz, S., Gurvich, E., Pérez, N., & Cabido, M. (2002). ¿Quién necesita Tipos Funcionales de Plantas? . *Bol. Soc. Argent. Bot.* , 37(1-2):135-140.
- Díaz, S., Lavorel, S., Chapin, S., Tecco, P., Gurvich, D., & Grigulis, K. (2007). Chapter 7: Functional Diversity – at the Crossroads between Ecosystem Functioning and Environmental Filters. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*.
- Duval, S., Benedetti, G., & Campo, A. (2015). Relación clima-vegetación: adaptaciones de la comunidad del jarillal al clima semiárido, Parque Nacional Lihué Calel, provincia de La Pampa, Argentina. *Investigaciones geográficas*, (88), 33-44.
- Ehleringer, J., & Sandquist, D. (2006). Ecophysiological constraints on plant responses in a restoration setting. *Foundations of restoration ecology*, 42.
- Falster, D., & Westoby, M. (2005). Tradeoffs between height growth rate, stem persistence and maximum height among plant species in a post-fire succession. *Oikos*, 111(1), 57-66.
- Falster, S., & Westoby, M. (2003). Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist*, 158:509–525.
- Fernández, F. (2007). Diversidad funcional de bosques muy húmedos tropicales en el noreste de Costa Rica a partir de rasgos foliares y densidad de la madera. *Tesis posgrado. Programa de Educación*.
- Fernández, R. (2003). Interacciones positivas entre plantas: Mecanismos y consecuencias. *Revista Ecosistemas*, 12(2).
- Finegan, B. (1984). Forest succession. *Nature*, 312 (8): 109-114.
- Finegan, B. (1992). El potencial de manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas. *Informe técnico No 188. Colección silvicultura y manejo de bosques naturales. CATIE Turrialba, Costa Rica.* , 28.

- Fitter, A. (1991). Costs and benefits of mycorrhizas: implications for functioning under natural conditions. *Experientia*, 47(4), 350-355.
- Flórez, A. (2003). Colombia: evolución de sus relieves y modelados. Universidad Nacional de Colombia. *Red de Estudios de Espacio y Territorio, RET. 1ra edición. Bogotá. D.E.*
- Foloni, J., Lima, S., & Büll, L. (2006). Crescimento aéreo e radicular da soja e de plantas de cobertura em camadas compactadas de solo. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 49-57.
- Fortunel, C., Fine, P. V., & Baraloto, C. (2012). Leaf, stem and root tissue strategies across 758 neotropical tree species. *Functional Ecology*, 26:1153-1161.
- Frangi, L., Arturi, M., Goya, F., Vaccaro, S., & Píccolo, G. (2005). La sucesión secundaria del bosque subtropical y su importancia ecológica y agrícola en el centro y sur de Misiones.
- Garavito, L. (2015). Los páramos en Colombia, un ecosistema en riesgo. *Grupo de Investigación ACBI, Línea de Investigación Hidroambiental y Desarrollo Sostenible. Universidad Santo Tomás, Colombia*, 127-136.
- García, N., & García, N. (2013). Química Agrícola Química del Suelo Y de Nutrientes Esencial. *Mundi-Prensa Libros*.
- Gardner, F., Pearce, R., & Mitchell, R. (1985). Physiology of crop plants. *Iowa State University Press, USA*, 325.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M., Roumet, C., Debussche, M., & Neill, C. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637.
- Garzón, P. (2016). Importancia de las micorrizas arbusculares (MA) para un uso sostenible del suelo en la Amazonia colombiana. *Revista Luna Azul*, 42.

- Gaujour, E., Amiaud, B., Mignolet, C., & Plantureux, S. (2012). Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. . *A review. Agronomy for sustainable development*, 32(1), 133-160.
- Gómez, P., & Vargas, O. (2011). Grupos funcionales de especies promisorias para la restauración ecológica con base en sus rasgos de historia de vida en la Reserva Natural Ibanasca (Ibague, Tolima, Colombia). *Memorias del I Congreso Colombiano de Restauración Ecológica y II Simposio Nacional de Experiencias en Restauración Ecológica. Universidad Nacional de Colombia.*
- Guerra, E. (2008). Micorriza arbuscular. Recurso microbiológico en la agricultura sostenible. *Tecnología en Marcha*, 21(1), 191-201.
- Guhl, E., Wills, E., Macías, F., Boada, A., & Capera, C. (1998). Guía para la gestión ambiental regional y local. *Fonade.*
- He, D., Chen, Y., Zhao, K., Cornelissen, J., & Chu, C. (2018). Intra- and interspecific trait variations reveal functional relationships between specific leaf area and soil niche within a subtropical forest. *Annals of Botany*, 121(6), 1173–1182.
- He, Q., Bertness, M., & Altieri, A. (2013). Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *EcolLett*, 16(5): 695±706.
- Hobbs, R., & Norton, D. (2004). Ecological filters, thresholds, and gradients in resistance to ecosystem reassembly. *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*, 72-95.
- Hofstede, R. (1995). The effects of grazing and burning on soil and plant nutrient concentrations in Colombian páramo grasslands. *PlantSoil*, 173: 111-132.

- Hofstede, R. (1995). The effects of grazing and burning on soil and plant nutrient concentrations in Colombian páramo grasslands. *PlantSoil*, 173: 111-132.
- Hofstede, R., Calles, J., Lopez, V., Polanco, R., Torres, F., Ulloa, J., & Cerra, M. (2014). Los páramos andinos; Qué sabemos. Estado de conocimiento sobre el impacto del cambio climático en el ecosistema páramo. *UICN*, 156.
- Hooper, D. U., & Vitousek, P. M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1302-1305.
- Hooper, D., Solan, M., Symstad, A., Diaz, S., Gessner, O., Buchmann, N., . . . Van Peer, L. (2002). Species 94 diversity, functional diversity and ecosystem functioning. *Biodiversity and Ecosystem functioning. Synthesis and perspectives*. Loreau M; Naeem, S. & Inchausti P. Eds. Oxford.University Press., 283.
- Insuasty, J., Gómez, P., Rojas, O., Cárdenas, C., & Vargas, O. (2011). Estrategias para la restauración ecológica de los páramos en áreas afectadas por pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia). In *La restauración ecológica en la práctica: Memoria del I Congreso Colombiano de Restauración Ecológica y II Simposio Nacional de Experiencias en Restauración Ecológica*. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia, 507-525.
- Irazábal, R. (2016). Efecto de las plantas en cojín sobre el ensamblaje comunitario en un gradiente altitudinal en el superpáramo del Antisana-Ecuador. *Master's thesis, PUCE*.
- Jaimes, V. (2000). Estudio ecológico de una sucesión secundaria y de los mecanismos de recuperación de la fertilidad en un ecosistema de páramo. *Doctoral dissertation, Postgrado de Ecología Tropical, Universidad de los Andes*.

- Jones, G., Lawton, H., & Schachak, L. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69: 373-386.
- Jones, G., Lawton, H., & Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78(7): 1946±1957.
- Jones, H. (2013). Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology. *Cambridge university press*.
- Kaspary, T., Lamego, F., Cutti, L., Aguiar, A., & Bellé, C. (2014). Determinación de pigmentos fotosintéticos en biotipos de pulgas susceptibles y resistentes al herbicida glifosato. *Planta daninha*, 32, 417-426.
- Kaspary, T., Lamego, F., Cutti, L., Aguiar, A., Rigon, C., & Basso, C. (2017). Growth, phenology, and seed viability between glyphosate-resistant and glyphosate-susceptible hairy fleabane. *Bragantia*, 76(1), 92-101.
- Kattan, G., & Naranjo, L. (. (2008). Regiones biodiversas: herramientas para la planificación de sistemas regionales de áreas protegidas. *WCS Colombia*.
- Kazakou, E., Vile, D., Shipley, B., Gallet, C., & Garnier, E. (2006). Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology*, 20(1), 21-30.
- Kohyama, T., Suzuki, E., Partomihardjo, T., Yamada, T., & Kubo, T. (2003). Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology*, 91(5), 797-806.
- Körner, C. (2003). Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems; with 47 tables. *Springer Science & Business Media*.

- Krausman, P. (1999). Some basic principles of habitat use. *En: Launchbaugh, K.L., K.D. Sanders yJ.C. Mosley (eds.). Grazing behavior of livestock and wildlife. Idaho Forest, Wildlife and Range Experimental Station Bulletin 70, University of Idaho, 85–90.*
- Lakshmi, V., Jackson, T., & Zehrhuhs, D. (2003). Soil moisture–temperature relationships: results from two field experiments. *Hydrological processes*, 17(15), 3041-3057.
- Lambers, H., & Poorter, H. (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 23: 187–261.
- Landsberg, J., Lavorel, S., & Stol, J. (1999). Grazing response groups among understorey plants in arid rangelands. *Journal of Vegetation Science*, 10(5), 683-696.
- Lavorel, S., & Garnier, É. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), 545-556.
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plat traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* , 16: 545-556.
- Lavorel, S., McIntyre, S., & Grigulis, K. (1999). Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: How many functional groups? *Journal of vegetation Science*, 661- 672.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(12), 474-478.

- León, O., Díaz-Espinosa, A., & Vargas, O. (2007). Generación de doseles: Un primer paso para la restauración ecológica. *Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Bogotá.*
- Li, H., Jiang, D., Wollenweber, B., Dai, T., & Cao, W. (2010). Effects of shading on morphology, physiology and grain yield of winter wheat. *European Journal of Agronomy*, 33(4), 267–275.
- Liu, J., Wu, D., Peng, X., Zhou, S., & Bradshaw, J. (2012). Exogenous and endogenous determinants of spatial aggregation patterns in Tibetan Plateau meadow vegetation. *Journal of Plant Ecology*, 6(4), 277-285.
- Llambi, D., Fontaine, M., Rada, F., Saugier, B., & Sarmiento, L. (2003). Ecophysiology of dominant plant species during old-field succession in a high tropical Andean ecosystem. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 35(4), 447-453.
- López, M., Flexas, J., Gulías, J., Carriquí, M., Nadal, M., Perera, A., & Hernández, A. (2018). A field portable method for the semi-quantitative estimation of dehydration tolerance of photosynthetic tissues across distantly related land plants. *Physiologia plantarum*.
- Lozano, G., & Schnetter, R. (1976). Estudios ecológicos en el páramo de Cruz Verde, Colombia II. Las comunidades vegetales. *Caldasia*, 53-68.
- Luteyn, J. (1999). Páramos: A checklist of plant diversity. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 84: 1-287.
- Madriñán, S., Cortés, A. J., & Richardson, J. (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in genetics*, 4, 192.

- Malatesta, L., Tardella, M., Piermarteri, K., & Catorci, A. (2016). Evidence of facilitation cascade processes as drivers of successional patterns of ecosystem engineers at the upper altitudinal limit of the dry puna. *PloSone*, 11(11), e0167265.
- Margalef, R. (1991). Teoría de los sistemas ecológicos. *Publicacions de la Universitat de Barcelona*.
- Martínez, M., & García, X. (2007). Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (80), 69-84.
- Meinzer, C., Goldstein, G., & Rundel, W. (1994). Comparative water relations of tropical alpine plants. In Rundel, P. W., Smith, A. P., and Meinzer, F.C, (eds). *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function*. Cambridge: Cambridge University Press, 61-76.
- Ministerio de medio ambiente. (2002). Programa para el manejo sostenible y restauración de ecosistemas de la alta montaña colombiana. *Paramos*, http://www.minambiente.gov.co/prensa/publicaciones/docum_especializada/ecosistemas/restauracion_ecosistemas_de_alta_montana_paramo.pdf, 73.
- Mora, B., Obando, L., & Rosero, D. (2005). Una aproximación a la presencia y dinámica del componente biorgánico en el suelo de Alta Montaña del Santuario de Flora y Fauna Galeras, Nariño, Colombia. *Universidad de Nariño*.
- Murchie, E., & Lawson, T. (2013). Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of experimental botany*, 64(13), 3983-3998.
- Navarro, M., Aroca, R., & Barea, M. (2011). Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and water regime on the development of endemic *Thymus* species in dolomitic soils. *Appl. Soil Ecol*, 48, 31-37.

- Navarro-Fernández, M., De La Riva, G., Vera, R., Tosto, A., Olmo, M., Pérez, I., & Marañón, T. (2013). Diversidad funcional de rasgos radicales y grado de micorrización de especies leñosas mediterráneas a lo largo de un gradiente de disponibilidad de recursos edáficos. *Congresos Forestales*.
- Norden, N. (2014). De porqué la regeneración natural es tan importante para la coexistencia de especies en los bosques tropicales. *Colombia forestal*, 17(2), 247-261.
- Osorio, Y. (2016). Explotación minera en el páramo de Pisba-Boyacá. *Universidad Militar Nueva Granada*.
- Otero, J., Figueroa, A., Muñoz, F., & Peña, M. (2011). Loss of soil and nutrients by surface runoff in two agro-ecosystems within an Andean paramo area. *Ecological Engineering*, 37(12), 2035-2043.
- Pantoja, G. (2013). Caracterización biofísica y diagnóstica para la restauración ecológica en 70 hectáreas del sector de Consacá, la florida y Nariño del Santuario de Flora y Fauna Galeras. *Dirección Territorial Andes Occidentales. Parques Nacionales Naturales de Colombia. Santuario de Flora y Fauna Galeras*.
- Parker, V. (1997). The scale of successional models and restoration objectives. *Restoration ecology*, 5(4), 301-306.
- Paz, H. (2003). Root/shoot allocation and root architecture in seedlings: Variation among forest sites, microhábitats, and ecological groups. *Biotropica*, 35: 318-332.
- Peeters, A., Vanbellinghen, C., & Frame, J. (2004). Wild and sown grasses: profiles of a temperate species selection, ecology, biodiversity and use. *Food & Agriculture Org.*

- Pérez, I., Roumet, C., Cruz, P., Blanchard, A., Autran, P., & Garnier, E. (2012). Evidence for a 'plant community economics spectrum' driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France. *Journal of Ecology*, 100(6), 1315-1327.
- Pérez, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., & Urcelay, C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany*, 61(3), 167-234.
- Perry, G., Blumenthal, D., Monaco, A., Paschke, M., & Redente, F. (2010). Immobilizing nitrogen to control plant invasion. *Oecologia*, 163:13–24.
- Petchey, L. (2004). On the statistical significance of functional diversity effects. *FunctEcol*, 18:297–303.
- Pfündel, E. (2007). Junior- Pam chlorophyll fluorometer. *Operator's Guide. Alemania: Heinz Walz GmbH.*
- Phillips, M., & Hayman, S. (1970). Improve procedures for clearing and staining parasitic and vesicular-arbuscularmycorrhizal fungi for rapid assessment of the infection. *Trans. Br. Mycol. Soc*, 55, 158-161.
- PNNC, P. N. (2013). Implementación de acciones de restauración ecológica en zona de amenaza volcánica alta. *Dirección Territorial Andes Occidentales. Santuario de Flora y Fauna Galeras.*
- PNNC, P. N. (2017). Documento de seguimiento a las acciones e implementaciones en las áreas en proceso de restauración. *Dirección Territorial Andes Occidentales. Santuario de Flora y Fauna Galeras.*

- Pombo, D. (1989). Perfil ambiental de Colombia. U.S. . *Agency for International Development, Fondo Colombiano de Investigaciones Científicas y Proyectos Especiales "Francisco José de Caldas" Colciencias, y Fondo FEN Colombia, Santafé de Bogotá.*, 348.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I., & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New phytologist*, 182(3), 565-588.
- Poorter, H., van de Vijver, C., Boot, R., & Lambers, H. (1995). Growth and carbon economy of a fast-growing and a slow-growing grass species as dependent on nitrate supply. *Plant and Soil*, 171, 217-227.
- Pywell, F., Bullock, M., Roy, B., Warman, Z., Walker, J., & Rothery, P. (2003). Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of applied Ecology*, 40(1), 65-77.
- Quichimbo, P., Tenorio, G., Borja, P., Cárdenas, I., Crespo, P., & Célleri, R. (2012). Efectos sobre las propiedades físicas y químicas de los suelos por el cambio de la cobertura vegetal y uso del suelo: páramo de Quimsacocha al sur del Ecuador. *Suelos Ecuatoriales*, 42(2), 138-153.
- Ramírez, A., Rada, F., & Llambi, D. (2015). Linking patterns and processes through ecosystem engineering: effects of shrubs on microhábitat and water status of associated plants in the high tropical Andes. *Plant Ecol*, 216(2): 213±225.
- Ramsay, M., & Oxley, B. (1997). The growth form composition of plant communities in the Ecuadorian páramos. *Plant Ecology*, 131(2), 173-192.
- Rangel, O. (2000). Visión integradora sobre la región del páramo. *Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna*, 814-836.

- Rangel-Ch, O. A.-P. (2005). Clima en el área del transecto Tatamá. En: T. Van der Hammen, J.O. Rangel & A. Cleef (eds). La cordillera occidental colombiana. *TransectoTatamá. Estudios de Ecosistemas Tropandinos- Ecoandes 6.*, 47-10.
- Richardson, D., & Rejmánek, M. (2011). Trees and shrubs as invasive alien species – a global review. *Diversity and Distributions*, 17, 788–809.
- Rivera, D., & Rodríguez, E. (2011). Guía divulgativa de criterios para la delimitación de páramos de Colombia (No. Doc. 25910). *CO-BAC*.
- Roberts, E., Clark, L., & Wilson, V. (2010). Traits, neighbors, and species performance in prairie restoration. *AppliedVegetationScience*, 13:270–279.
- Rojas, A. (2013). Reubicación de plantas para el enriquecimiento con especies nativas en la restauración ecológica de áreas potrerizadas de páramo (parque nacional natural Chingaza, Colombia). *Universidad Nacional de Colombia*.
- Rubio, A. (2010). La densidad aparente en suelos forestales del parque natural los alcornocales.
- Ruíz, J. (2015). Grupos funcionales de plantas con potencial para la restauración ecológica de manantiales de agua en la microcuenca de la Laguna de Pedro Palo y sus alrededores, Cundinamarca-Colombia. *Universidad Nacional de Colombia*.
- Salamanca, A., Sadeghian, S., & Amezcuita, E. (2005). Densidad aparente en dos suelos de la zona cafetera y efecto sobre el crecimiento del café.
- Salgado, B. (. (2016). *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Bogotá.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

- Sancho, F., & Villatoro, M. (2005). Efecto de la posición en la pendiente sobre la productividad de tres secuencias de suelos en ambientes ústicos de Costa Rica. *Agronomía Costarricense*, 29(3).
- Sandel, B., Corbin, D., & Krupa, M. (2011). Using plant functional traits to guide restoration: a case study in California coastal grassland. *Ecosphere*, 2(2), 1-16.
- Sarmiento, L., Monasterio, M., & Montilla, M. (1991). Succession, regeneration, and stability in high Andean ecosystems and agroecosystems: the rest-fallow strategy in the Páramo de Gavidia, Mérida, Venezuela. *GeographicaBernesia* A8, 51-15.
- Schleicher, A., Peppler, C., & Kleyer, M. (2011). Functional traits during succession: is plant community assembly trait-driven? *Preslia*, 83: 347–370.
- Schlipfer, B., & Ryser, P. (1996). Leaf and root turnover of three ecologically contrasting grass species in relation to their performance along a productivity gradient. *Oikos*, 75,398-406.
- Smith, E., & Read, D. (2008). Mycorrhizal Symbiosis. *Academic Press and Elsevier, Edition 3*, 800.
- Solarte, M., Narvaez, G., Rivas, G., Baca, A., Muñoz, D., Calderon, J., . . . Castillo, G. (2007). Tomo I. Introducción, descripción general, marco conceptual y metodológico. *Equipo interdisciplinario proyecto páramos. Universidad de Nariño*.
- Soliveres, S., Eldridge, J., Maestre, T., Bowker, A., Tighe, M., & Escudero, A. (2011). Microhábitat amelioration and reduced competition among understory plants as drivers of facilitation across environmental gradients: towards a unifying framework. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13(4), 247-258.
- Soliveres, S., Maestre, F., Bowker, M., Torices, R., Quero, J., García-Gómez, M., & Espinosa, C. (2014). Functional traits determine plant co-occurrence more than environment or

- evolutionary relatedness in global drylands. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 16(4), 164-173.
- Song, X., & Li, H. (2016). Effects of building shade on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Euonymus fortunei*. *Acta Ecologica Sinica*, 36(5), 350–355.
- Spasojevic, J., & Suding, N. (2012). Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. *J Ecol*, 100(3): 652±661.
- Stark, L. (2017). Ecology of desiccation tolerance in bryophytes: a conceptual framework and methodology. *The Bryologist*, 120(2), 130-166.
- Sturm, H., & Rangel, O. (1985). Ecología de los páramos Andinos. Una visión preliminar integrada. *Biblioteca José Jerónimo Triana - Instituto de Ciencias Naturales no. 9. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.*
- Tardieu, F. (2005). Plant tolerance to water deficits: physical limits and possibilities for progress. *Comptes Rendus Geoscience* , 337: 57–67.
- Temperton, V., & Hobbs, R. (2004). The search for ecological assembly rules and Its relevance to restoration ecology. *Bridging the gap between theory and practice.*
- Tilman, D. (1993). Community diversity and succession: the roles of competition, dispersal and habitat modification. In Schulze, E.D., and Moone, H.A (eds.). *Biodiversity and ecosystem Function. Berlin: Springer-Verlag*, 327-344.
- Valiente, A., & Verdú, M. (2008). Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology*, 96(3), 489-494.
- Valiente, A., & Verdú, M. (2013). Plant facilitation and phylogenetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44, 347-366.

- Valiente, A., Vite, F., & Zavala, J. (1991). Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *J. Veg. Sci*, 2: 11–14.
- Valverde, T., Del Castillo, J., Carabias, J., & Cano, Z. (2005). *Ecología y medio ambiente. Pearson Educación.*
- Van Arendonk, J., & Poorter, H. (1994). The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant, Cell & Environment*, 17(8), 963-970.
- Vargas, O. (2007). *Guía metodológica para la restauración ecológica del bosque alto andino. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.*
- Vargas, O. (2011). Restauración ecológica: biodiversidad y conservación. *Acta Biológica Colombiana*, 16(2), 221-246.
- Vargas, O., Premauer, J., & Cárdenas, C. (2002). Efecto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación en un páramo húmedo de Colombia. *Ecotrópicos*, 15(1), 35-50.
- Velásquez, R., & Mora, M. (2008). Cobertura arbórea y herbácea en pasturas naturalizadas de fincas ganaderas del Trópico Seco de Nicaragua. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 21(4), 571-581.
- Vellend, M., Young, A., Letendre, G., & Rivest, S. (2017). Thaw circles around tree trunks provide spring ephemeral plants with a big head start on the growing season. *Ecology*, 98(12)3224–3226.
- Violle, C., Navas, L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional. *Oikos*, 116:882-892.
- Walker, R. (2005). Margalef y la sucesión ecológica. *Revista Ecosistemas*, 14(1).

- Westoby, M., Falster, D., Moles, A., Vesk, P., & Wright, I. (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1): 125–159.
- Wilson, P., Thompson, K., & Hodgson, J. (1999). Área foliar específica y contenido de materia seca de la hoja como predictores alternativos de las estrategias de la planta. *El nuevo fitólogo*, 143 (1), 155-162.
- Wilson, S., & Ruban, A. (2019). Enhanced NPQ affects long-term acclimation in the spring ephemeral *Berberoa incana*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*.
- Wright, J. R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821.

ANEXOS

Anexo 1. Registro fotográfico de algunas especies identificadas en la composición florística.



Eryngium humile
Apiaceae



Paspalum bonplandianum
Poaceae



Hypochaeris setosa
Asteraceae



Hypericum laricifolium
Hypericaceae



Calamagrostis effusa
Poaceae



Halenia weddelliana
Gentianaceae



Escallonia sp
Escalloniaceae



Gaultheria erecta
Ericaceae



Permettya prostrata
Ericaceae



Lachemilla mutisii
Rosaceae



Bejaria aestuans
Ericaceae



Hesperomeles obtusifolia
Rosaceae



Lepechinia betonicifolia
Lamiaceae



Trifolium repens
Fabaceae



Geranium diffusum
Geraniaceae



Rhynchospora locuples
Cyperaceae

Anexo 2. Tabla de interpretación de resultados (ICA, Fertilización en diversos cultivos) del Análisis de suelos de la Universidad de Nariño.

Bases intercambiables	Unidades: cmol ⁺ /kg			Fósforo y Elementos Menores	Unidades: mg/kg			pH	
	Bajo	Medio	Alto		Bajo	Medio	Alto	Valor	Categoría
Ca	< de 3	3-6	> de 6	P	< de 20	20-40	>de 40	< de 5,5	Extremadamente ácido
Mg	< de 1,5	1,5-2,5	> de 2,5	Fe	< de 25	25-50	>de 50	5,5 – 5,9	Moderadamente ácido
K	< de 0,2	0,2-0,4	> de 0,4	Mn	< de 5	5-10	> de 10	6,0 – 6,5	Adecuado
Materia Orgánica Según el clima (%)				Cu	< de 2	2-3	> de 3	6,6 – 7,3	Neutro
Frio	< de 5	5-10	> de 10	Zn	< de 1,5	1,5-3	> de 3	7,4 – 8,0	Alcalino
Medio	< de 3	3-5	> de 5	B	< de 0,2	0,2-0,4	> de 0,4	> de 8	Muy alcalino
Cálido	< de 2	2-3	> de 3	S	< de 10	10-20	> de 20		
Conductividad eléctrica (Grado de salinidad) Ds/m . Decisiemenes/metro									
No salino	Ligera salinidad			Moderado	Fuerte		Muy fuerte		
0 - 2	3 - 4			4 - 8	8 - 15		Mayor de 15		

Anexo 3. Valor propio de cada rasgo funcional para los dos primeros componentes a nivel general y en cada microhábitat.

Rasgos	Análisis General		Microhábitat					
	ACP1 (29%)	ACP2 (17%)	Cimas		Pendiente		Relictos	
			ACP1 (32%)	ACP2 (19%)	ACP1 (35%)	ACP2 (24%)	ACP1 (36%)	ACP2 (19%)
AF	0,476	0,21	0,46	0,01	0,467	0,08	0,39	0,307
		9	7	6		0	2	
IC	0,375	0,36	0,41	-	0,352	0,37	0,34	0,455
		6	3	0,158		7	4	
SLA	0,338	-	0,12	0,57	0,235	-	0,25	-
		0,397	9	6		0,494	8	0,524

ETR	0,324	0,30	0,42	-	0,178	0,36	0,43	-
		5	0	0,048		9	5	0,031
Fv/F	0,180	-	0,33	0,13	0,111	0,40	0,07	0,112
m		0,084	0	1		0	2	
NP	-0,054	-	-	0,28	0,097	-	-	-
Q		0,418	0,345	5		0,129	0,341	0,039
%M	-0,146	-	0,04	0,07	-0,331	-	-	-
i		0,203	9	8		0,234	0,218	0,190
Alm	-0,228	0,12	-	0,26	-0,187	0,32	-	-
ax		6	0,269	4		4	0,261	0,132
CR	-0,259	0,34	-	-	-0,276	0,32	-	0,431
MS		2	0,130	0,428		7	0,223	
CoA	-0,276	0,45	0,12	-	-0,430	0,16	-	0,403
		9	4	0,355		6	0,246	
CF	-0,403	-	-	-	-0,380	0,01	-	0,086
MS		0,002	0,288	0,397		8	0,355	

Anexo 4. Rasgos funcionales de las cuatro especies de interés en el microhábitat de Cimas. Los datos son expresados como media de diez individuos. * Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias ($\alpha = 0.05$)

Rasgo	Especies de interés							
	A. odoratum		E. humile		H. laricifolium		L. mutisii	
CFMS	0,252	a	0,178	b	0,297	c	0,358	d
CoA	2,694	a	3,513	b	4,274	c	3,025	d
IC	1,079	a	3,279	b	1,421	c	2,504	d
SLA	7,812	c	7,689	c	6,371	a	6,947	b

AF	3,522	a	5,186	c	4,096	b	3,555	a
NPQ	2,583	c	1,599	a	1,938	ab	2,163	bc
Almax	40,89	b	11,55	a	35,65	b	6,06	a
CRMS	-1,564	a	-1,553	a	-1,327	ab	-1,203	b
ETR	98,85	a	155,32	b	118,77	a	122,78	a
Fv/Fm	-0,239	a	-0,199	b	-0,228	a	-0,228	a
%Mi	48,77	a	45,93	a	36,75	a	53,71	a

Anexo 5. Rasgos funcionales de las cuatro especies de interés en el microhábitat de Pendiente.

Los datos son expresados como media de diez individuos. * Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias ($\alpha = 0.05$)

Rasgo	Especies de interés							
	A. odoratum		E. humile		H. laricifolium		L. mutisii	
AF	3,518	a	5,069	b	3,041	c	3,814	d
SLA	245,9	a	167,1	b	63,5	c	120,4	d
IC	0,624	a	3,184	b	1,212	c	2,289	d
Almax	2,027	a	2,641	b	3,457	c	2,336	ab
CFMS	0,2751	b	0,1778	a	0,2773	b	0,3306	c
CRMS	0,20	a	0,193	a	0,317	b	0,391	c
CoA	26,12	b	14,62	a	52,68	c	32,58	b
ETR	111,95	a	139,31	b	118,55	a	141,18	b
Fv/Fm	-0,299	a	-0,216	b	-0,254	ab	-0,212	b
%Mi	3,813	b	3,114	a	3,717	b	3,645	b
NPQ	2,08	a	1,933	a	1,64	a	1,784	a

Anexo 6. Rasgos funcionales de las cuatro especies de interés en el microhábitat de CRelictos.

Los datos son expresados como media de diez individuos. * Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias ($\alpha = 0.05$).

Rasgo	Especies de interés							
	A. odoratum		E. humile		H. laricifolium		L. mutisii	
SLA	266,9	a	158,5	b	65,3	c	125,4	d
CRMS	0,2108	a	0,2562	b	0,3088	c	0,3693	d
AF	3,617	a	4,934	b	3,071	c	3,969	a
CFMS	0,2572	a	0,1969	b	0,3053	c	0,3312	c
Almax	33,7	a	20,4	b	48,2	c	14	b
CoA	2,891	a	3,612	b	4,321	c	3,417	b
ETR	134,12	a	146,94	b	108,9	c	126,27	a

IC	2,59	a	27,01	c	4,42	a	14,9	b
%Mi	43,19	ab	24,38	c	40,58	a	54,92	b
NPQ	0,923	a	0,778	a	1,148	b	0,909	a
Fv/Fm	0,7273	a	0,7389	a	0,7103	a	0,7631	a

Anexo 7. Códigos de las especies asociadas que se usaran en las gráficas a lo largo del documento.

Especie Asociada	Código
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	A.O
<i>Bidens andicola</i>	B.A
<i>Bromus pitensis</i>	B.P
<i>Calamagrostis effusa</i>	C.E
<i>Eryngium humile</i>	E.H
<i>Geranium diffusum</i>	G.D
<i>Halenia weddeliana</i>	H.W
<i>Holcus lanatus</i>	H.L
<i>Hypericum laricifolium</i>	Hy.L
<i>Hypochoeris setosa</i>	H.S
<i>Plantago linearis</i>	P.L
<i>Lachemilla andina</i>	L.A
<i>Lachemilla mutisii</i>	L.M
<i>Paspalum bonplandianum</i>	P.B
<i>Pernettya prostrata</i>	P.P
<i>Taraxacum officinale</i>	T.O