

ANÁLISIS DE LOS RASGOS FUNCIONALES Y LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE
LA VEGETACIÓN DEL COMPLEJO PARAMUNO LA COCHA-PATASCOY A LO
LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL

NATALIA CECILIA BACCA CORTES

Universidad de Nariño
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Programa de Biología

2016

ANÁLISIS DE LOS RASGOS FUNCIONALES Y LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE
LA VEGETACIÓN DEL COMPLEJO PARAMUNO LA COCHA-PATASCOY A LO
LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL

NATALIA CECILIA BACCA CORTES

Asesoras:

MARIA ELENA SOLARTE

Ph.D. Ciencias Biológicas

MARIAN CABRERA

Ph.D (c). Biodiversidad y Dinámica de Ecosistemas

Universidad de Nariño

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Programa de Biología

2016

ESTA INVESTIGACIÓN SE ENMARCÓ DENTRO DEL PROYECTO FINANCIADO POR EL INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN DE RECURSOS BIOLÓGICOS ALEXANDER VON HUMBOLDT Y LA UNIVERSIDAD DE NARIÑO: Estudio técnico económico y ambiental de los complejos de páramos Chiles-Cumbal, La Cocha-Patascoy y Doña Juana-Chimayoy como insumo para su delimitación (CONVENIO ESPECÍFICO DE COOPERACIÓN No.14-13-014-166CE).

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

Artículo 1ro del acuerdo No 324 de Octubre 11 de 1966 emanado por el Honorable Consejo Directivo de la Universidad de Nariño

NOTA DE ACEPTACIÓN

María Elena Solarte Cruz
Asesora

Marian Cabrera Pantoja
Asesora

Aida Elena Baca Gamboa
Jurado

San Juan de Pasto, Mayo de 2016

*...Dedicado a mi familia,
los adoro con toda mi vida...*

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación se realizó gracias al apoyo económico y técnico de la Universidad de Nariño y el Grupo Biología de Páramos y Ecosistemas Andinos.

Así mismo deseo expresar mis sinceros agradecimientos a las asesoras del trabajo de grado Ph.D. María Elena Solarte y Ph.D(c) Marian Cabrera, por su colaboración en la realización de este estudio, por su permanente disposición y por la confianza depositada en mí.

A mi jurado, Ph.D(c) Aida Elena Baca por su apoyo en la culminación de este proceso; sus sugerencias y comentarios serán valiosos para la elaboración final del documento.

A mis padres por acompañarme y guiarme a lo largo del camino, por entender mis ausencias y mis malos momentos... A mis hermanos por su comprensión y apoyo incondicional... A Cata por ser sobre todo mi gran felicidad.

Finalmente, son muchas las personas que han formado parte de mi vida a las cuales me gustaría agradecer por su amistad, los buenos consejos, los regaños, el apoyo incondicional, el ánimo y la compañía en los malos y en los buenos momentos... A mis buenos amigos Dianita, Paty, Vivi, Harold y Victor por compartir conmigo esta etapa del camino.

RESUMEN

Los ecosistemas de alta montaña son considerados de gran importancia por tener altos niveles de diversidad y ser sumideros de carbono por su capacidad de transformación de CO₂ (Velasco-Linares y Vargas, 2008). En particular los páramos son ecosistemas estratégicos, cuya importancia radica en su gran poder de captación y regulación hídrica, prestando servicios ambientales a comunidades enteras (Durán, 2002), sin embargo están sujetos a condiciones atmosféricas diversas, e igualmente se ven amenazados de manera constante por el rápido aumento de actividades antrópicas que han resultado en la pérdida y alteración de los páramos andinos (Castaño, 2002).

Estos ecosistemas están sujetos a condiciones de estrés variables como; temperaturas de congelamiento, baja disponibilidad de nutrientes, baja presión parcial de CO₂ y radiación ultravioleta intensa (Sarmiento, 1986; Rundel, 1994), y el estudio de los gradientes altitudinales en estos ecosistemas ofrece una oportunidad única para explorar la variación de los rasgos funcionales de las plantas en respuesta a variables ambientales (Körner, 2003; Cavieres, 2000).

ABSTRACT

High mountain ecosystems are considered extremely important to have high levels of diversity and being carbon sinks for its ability to transform CO₂ (Velasco-Linares and Vargas, 2008). In particular the moors are strategic ecosystems, whose importance lies in its great power of abstraction and water regulation, providing environmental entire communities (Duran, 2002) services, however are subject to different weather conditions, and also threatened constantly by the rapid increase of human activities that have resulted in the loss and alteration of the Andean highlands (Brown, 2002).

These ecosystems are subject to stress conditions as variables; freezing temperatures, low nutrient availability, low partial pressure of CO₂ and intense ultraviolet radiation (Sarmiento, 1986; Rundel, 1994), and the study of altitudinal gradients in these ecosystems offers a unique opportunity to explore the variation of functional traits plants in response to environmental variables (Körner, 2003; Cavieres, 2000).

TABLA DE CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN.	15
2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.	17
3. OBJETIVOS.	19
3.1. Objetivo general.	19
3.2. Objetivos específicos.	19
4. HIPOTESIS.	20
5. JUSTIFICACION.	21
6. MARCO TEORICO.	23
6.1. Importancia de los ecosistemas de alta montaña.	23
6.2. Gradiente altitudinal y el límite superior del bosque.	24
6.2.1. Rasgos funcionales y su relación ambiental.	28
6.2.2. Diversidad funcional y su medida.	37
7. MATERIALES Y MÉTODOS.	41
7.1. Área de estudio	41
7.1.1. Transecto 1: Páramo Las Ovejas – Tauso.	43
7.1.2. Transecto 2: Páramos Las Ovejas – Tauso.	44
7.1.3. Transecto 3: Páramo de Puerres.	45
7.1.4. Transecto 4: Cerro Morasurco.	46
7.2. Recopilación de información en el área de estudio.	47
7.2.1. Toma de datos en bosque.	48
7.2.2. Toma de datos en herbazal y arbustal.	49
7.3. Procesamiento de la información en laboratorio.	50
7.3.1. Rasgos foliares	51
7.3.2. Rasgos vegetativos: Forma de crecimiento (FC)	52
7.3.3. Rasgos del tallo: Densidad de madera (DM)	52
7.4. Análisis de datos.	53
7.4.1. Rasgos funcionales y los factores ambientales del gradiente altitudinal en el complejo La Cocha Patascoy.	54
7.4.2. Índices de diversidad funcional y su relación con el gradiente altitudinal.	54
8. RESULTADOS.	55
8.1. Relación entre los rasgos funcionales y los factores ambientales del gradiente altitudinal.	56

8.2.	Índices de diversidad funcional y su relación con el gradiente altitudinal.....	62
8.2.1.	Área foliar (AF).....	62
1.1.1.	Área foliar específica (AFE).....	63
1.1.2.	Contenido foliar de materia seca (CMS).....	65
9.	DISCUSIÓN.....	66
1.2.	Rasgos funcionales y los factores ambientales del gradiente altitudinal.	66
1.2.1.	Área foliar (AF).....	67
1.2.2.	Área foliar específica (AFE) y Contenido de materia seca (CMS).....	68
1.2.3.	Densidad de madera (DM).....	71
1.2.4.	Formas de crecimiento.....	74
1.3.	Diversidad funcional en el complejo La Cocha-Patascoy.....	78
1.3.1.	Riqueza funcional (FRic).....	78
1.3.2.	Dispersión funcional (FDis).....	79
1.3.3.	Media ponderada de la Comunidad (CWM).....	80
1.4.	Zona de transición.....	81
	CONCLUSIONES.....	83
	RECOMENDACIONES	85
	LITERATURA CITADA	86
	ANEXOS.....	96

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Abreviaciones y unidades de medida de los rasgos funcionales analizados en este estudio.....	50
Tabla 2. Número de especies, registros y réplicas de material colectado por transecto en el complejo paramuno La Cocha Patascoy.....	54
Tabla 3. Rangos de los rasgos funcionales área foliar (AF), área foliar específica (AFE), contenido de materia seca (CMS) y densidad de madera (DM).....	55
Tabla 4. Resultados correlaciones y <i>p-valor</i> entre variables ambientales y rasgos funcionales, área foliar (AF), área foliar específica (AFE) y contenido de materia seca (CMS)	94
Tabla 5. Clasificación de las formas de crecimiento encontradas a lo largo del gradiente altitudinal en el complejo paramuno La Cocha-Patascoy.....	58
Tabla 6. Rasgos vegetativos: Tipos de formas de crecimiento tomadas como referencia para este estudio	95
Tabla 7. Resultados correlaciones y <i>p-valor</i> entre los índices de diversidad funcional riqueza funcional (FRic), dispersión funcional (FDis), y media ponderada de la comunidad (CWM), para los rasgos área foliar (AF), área foliar específica (AFE) y contenido de materia seca (CMS) y el gradiente altitudinal, con asterisco (*) se muestran las correlaciones significativas.....	97

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Esquema de la zona de transición entre páramo y bosque.....	25
Figura 2. Esquema e índice de diversidad funcional: Riqueza funcional (FRic).....	36
Figura 3. Esquema e índice funcional: Dispersión funcional (FDis).....	37
Figura 4. Índice de diversidad funcional: Media ponderada de la comunidad (CWM).....	38
Figura 5. Ubicación del Complejo paramuno La Cocha-Patascoy y transectos muestreados en el estudio.....	40
Figura 6. Estaciones de muestreo transecto 1, Páramo de Las Ovejas – Tauso, municipio de Pasto, corregimiento El Socorro, Vereda Bajo Casanare.....	41
Figura 7. Estaciones de muestreo transecto 2, Páramo de Las Ovejas – Tauso, municipio de Pasto, corregimiento Santa Bárbara, Vereda Los Alisales.....	42
Figura 8. Estaciones de muestreo transecto 3, Páramo de Puerres, municipio de Puerres, corregimiento Monopamba, Vereda Desmontes Alto.....	43
Figura 9. Estaciones de muestreo transecto 4, Cerro Morasurco, municipio de Pasto, corregimiento Buesaquillo, Vereda La Cuchilla.....	45
Figura 10. Diseño de muestreo por transectos y estaciones en el complejo paramuno La Cocha Patascoy.....	46
Figura 11. Toma de datos en campo para los rasgos funcionales foliares y de madera.....	47
Figura 12. Relación entre los rasgos funcionales área foliar (AF), área foliar específica (AFE), contenido de materia seca (CMS) y densidad de madera (DM) y las variables	

ambientales temperatura y humedad a lo largo del gradiente altitudinal en el complejo La Cocha-Patascoy..... 57

Figura 13. Distribución de frecuencias de las formas de crecimiento encontradas a lo largo del gradiente altitudinal en el Complejo La Cocha Patascoy..... 59

Figura 14. Variación de la diversidad funcional (FRic, FDis y CWM) a lo largo del gradiente altitudinal para cada uno de los rasgos funcionales área foliar (AF), área foliar específica (AFE) y contenido de materia seca (CMS) en el complejo paramuno La Cocha Patascoy..... 62

1. INTRODUCCIÓN.

Algunos estudios señalan que la altitud es el determinante más importantes en la distribución de la vegetación en los ecosistemas, debido a su efecto directo en el microclima del hábitat y al impacto que representa a nivel homeostático por congregar cambios abruptos en los factores bióticos y abióticos en una pequeña área geográfica (Rahbeck, 1995), razones por las cuales se lo ha considerado un excelente sistema para estudiar la ecología funcional (Hodkinson, 2005). El estudio de las relaciones entre rasgos funcionales y su relación con las diferentes condiciones ambientales a lo largo de un gradiente altitudinal tiene varias implicaciones, una de ellas es proporcionar una base cuantitativa para la evaluación las especies dentro de un ecosistema desde una perspectiva funcional y brindar respuestas acerca de la estructura y la organización funcional de las comunidades en ecosistemas de alta montaña (Stevens, 1992).

Los rasgos o características funcionales de un organismo se consideran relevantes para su respuesta al medio ambiente ya que son éstas características las que permiten a las especies soportar ciertas condiciones ambientales, y que a nivel de comunidad determinan el efecto del funcionamiento del ecosistema. Por esta razón, el valor y el rango de los rasgos presentes en un ecosistema influyen fuertemente en los flujos de materia y energía, competencia y en las interacciones del ecosistema (Díaz y Cabido, 2001), además reflejan las condiciones ambientales a las cuales las especies deben adaptarse (Westoboy y Wright, 2006).

Se ha considerado que los efectos de la diversidad en los procesos del ecosistema deben atribuirse al valor y al rango de los rasgos funcionales de las distintas especies y sus interacciones (competencia/facilitación) y a cómo varían en cada entorno biótico y abiótico (Loreau, 2000). El área foliar (AF) por ejemplo; es fundamental para describir aspectos como la captura de luz, el intercambio de carbono y agua en la transpiración (Wright, Muller-Landau, Condit y Hubbell, 2003), la conductancia estomática y la tasa neta de fotosíntesis (A) varían con el área foliar (AF), del mismo modo que lo hace la densidad estomática con el espesor y la masa por área de la hoja (Geber y Dawson, 1990). Estos procesos son fundamentales para el crecimiento y la supervivencia de las plantas y por ende para el mantenimiento de los ecosistemas (Lambers y Chapin, 2008).

Con el propósito de aportar desde una perspectiva diferente y complementaria, el análisis de la diversidad funcional a la identificación de la zona de transición (ZTBP) objetivo primordial del macro proyecto para el cual esta pasantía se llevó a cabo. El objetivo general del presente trabajo fue analizar la diversidad funcional en el complejo paramuno La Cocha-Patascoy a lo largo de un gradiente altitudinal, mediante el estudio de la respuesta de los rasgos funcionales a variables ambientales y el uso de índices de diversidad funcional.

2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.

Una comunidad de plantas es el resultado de múltiples interacciones bióticas (competencia, predación, mutualismo) y abióticas (clima, altitud, disponibilidad de recursos y estrés) que determinan que especies se establecen en determinado ecosistema, y que rasgos de un grupo de organismos pueden persistir en el tiempo (Lavorel y Garnier, 2002). Estos rasgos pueden ser foliares como el área foliar, el área foliar específica y el contenido de materia seca, vegetativos como la forma de crecimiento y del tallo como la densidad de madera; y juntos representan estrategias funcionales de la plantas en relación a los factores ambientales que determinan los procesos y el funcionamiento de los ecosistemas (Lavorel y Garnier, 2002). En efecto, existe un consenso creciente en que otro aspecto de la diversidad de los ecosistemas consiste en determinar el valor y rango de los rasgos funcionales de las especies y sus interacciones (Díaz y Cabido, 2011).

Uno de los escenarios naturales más interesantes para detectar cambios en la diversidad, estructura y composición funcional de la vegetación es el que presentan los gradientes altitudinales (Körner, 2007). Existen varias razones para estudiar la variación de los rasgos funcionales en los estudios de vegetación en ecosistemas de alta montaña; la altitud presenta limitaciones ambientales que se correlacionan con una reducción de la temperatura media, un cambio que a su vez modifica importantes procesos biológicos y los rangos de tolerancia de las plantas dando como resultado filtros ambientales fuertes (Ghalambor, Huey, Martin, Tewksbury y Wang, 2006).

Atendiendo a estas consideraciones y con el propósito de cuantificar la respuesta de los rasgos foliares, estructurales y de madera frente a las condiciones ambientales propias de un gradiente altitudinal y estudiar los patrones de distribución de la diversidad funcional en la vegetación de ecosistemas de alta montaña, planteamos responder las siguientes preguntas de investigación: ¿Los rasgos foliares, estructurales y de madera responden a los factores ambientales del gradiente altitudinal en el complejo paramuno La Cocha Patascoy?, y ¿Existe variación en la diversidad funcional a lo largo del gradiente altitudinal en el complejo paramuno La Cocha Patascoy?

3. OBJETIVOS.

3.1. Objetivo general.

Analizar la diversidad funcional en el complejo paramuno La Cocha-Patascoy a lo largo de un gradiente altitudinal.

3.2. Objetivos específicos.

- Identificar las relaciones entre los rasgos foliares, estructurales y de madera y su respuesta a los factores del gradiente altitudinal en el complejo paramuno La Cocha Patascoy.
- Determinar los valores y rangos de los rasgos funcionales (AF, AFE y CMS) de las especies vegetales presentes en el complejo paramuno La Cocha Patascoy a lo largo del gradiente altitudinal.

4. HIPOTESIS.

- Los rasgos funcionales de la vegetación en el complejo La Cocha Patascoy responden a los cambios en las condiciones ambientales propias de un gradiente altitudinal.
- La diversidad funcional de la vegetación en el complejo La Cocha Patascoy tiende a ser mayor en la zona de transición (arbustal).

5. JUSTIFICACION.

Los ecosistemas de alta montaña son considerados de gran importancia por tener altos niveles de diversidad y ser sumideros de carbono por su capacidad de transformación de CO₂ (Velasco-Linares y Vargas, 2008). En particular los páramos son ecosistemas estratégicos, cuya importancia radica en su gran poder de captación y regulación hídrica, prestando servicios ambientales a comunidades enteras (Durán, 2002), sin embargo están sujetos a condiciones atmosféricas diversas, e igualmente se ven amenazados de manera constante por el rápido aumento de actividades antrópicas que han resultado en la pérdida y alteración de los páramos andinos (Castaño, 2002).

Estos ecosistemas están sujetos a condiciones de estrés variables como; temperaturas de congelamiento, baja disponibilidad de nutrientes, baja presión parcial de CO₂ y radiación ultravioleta intensa (Sarmiento, 1986; Rundel, 1994), y el estudio de los gradientes altitudinales en estos ecosistemas ofrece una oportunidad única para explorar la variación de los rasgos funcionales de las plantas en respuesta a variables ambientales (Körner, 2003; Cavieres, 2000).

Las adaptaciones de las plantas en respuesta a las condiciones de estrés de estos ecosistemas, son una combinación de estrategias estructurales y fisiológicas y de rasgos funcionales (foliares y estructurales), que conducen a desarrollar resistencia a lesiones debidas a las bajas temperaturas, tolerancia al congelamiento, control hídrico y regulación de la transpiración entre otras

adaptaciones. En este sentido, el análisis de los rasgos funcionales brinda información más específica sobre la relación de los organismos con el ambiente y sus efectos en el funcionamiento del ecosistema que la tradicional diversidad taxonómica de las especies (Díaz y Cabido, 2001; Hooper et al. 2005).

Considerando lo anterior ésta investigación pretende aportar al conocimiento de las estrategias de vida de las plantas y su relación con el ambiente en comunidades de alta montaña a través del estudio de índices de diversidad funcional y el análisis de las respuestas de los rasgos foliares, estructurales y de madera, frente a los factores del gradiente ambiental en el complejo paramuno La Cocha Patascoy.

Es necesario resaltar que este trabajo se encuentra enmarcado dentro de la propuesta metodológica para el estudio biótico de identificación y delimitación de los complejos de páramos en Colombia llevada a cabo por el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y la Universidad de Nariño, mediante el estudio Técnico económico y ambiental del complejo de páramo La Cocha Patascoy como insumo para su delimitación. Esta investigación además, contribuirá al proyecto con un análisis complementario sobre los patrones de distribución de las especies vegetales en un gradiente altitudinal, usando una aproximación diferente a la taxonómica, como es el análisis de rasgos funcionales y la diversidad funcional.

6. MARCO TEORICO.

6.1. Importancia de los ecosistemas de alta montaña.

La región tropical de los Andes es considerada un punto caliente de biodiversidad o "hotspot" a nivel mundial por la alta concentración de biodiversidad y especies endémicas (Myers, Mittermeier, Mittermeier, Da Fonseca y Kent, 2000). Un importante contribuyente a la alta biodiversidad y nivel de endemismo de los Andes tropicales es el páramo, un ecosistema de alta montaña que cubre las partes altas de los Andes tropicales de Venezuela hasta el norte de Perú (Cuesta y De Bievre, 2008).

La ocurrencia aislada y fragmentada de los humedales y páramos promueven altos niveles de especialización y endemismos (Sklenář y Ramsay, 2001). A escala regional y de paisaje, la diversidad de los páramos está determinada por factores como el clima, la historia geológica, la influencia humana (Luteyn, 1992) y los gradientes climáticos locales (Sklenář y Balslev, 2005). Aproximadamente el 60% de las especies propias de los ecosistemas de páramo en los Andes tropicales son endémicas de los Andes del Norte (Luteyn, 1999), adaptando su fisiología a condiciones altamente extremas como presión atmosférica baja, intensa radiación ultravioleta, y los efectos desecantes del viento (Luteyn, Cleef y Rangel, 1992).

Los ecosistemas de alta montaña como páramos y bosques altoandinos, se consideran de gran importancia entorno a la creciente preocupación mundial sobre el medio ambiente y el

calentamiento global, principalmente por ser grandes sumideros de carbono y por su capacidad de transformación del CO₂ (Panel Intergubernamental de Cambio Climático IPCC, 2007). Los páramos tienen un papel fundamental y proporcionan servicios ecosistémicos esenciales como la producción de agua para uso urbano, el riego y la generación de energía hidroeléctrica (Buytaert et al. 2006; Bradley et al. 2006), la conservación de estos servicios depende en gran medida de la integridad del ecosistema. Sin embargo la intervención humana en el páramo ha aumentado drásticamente en las últimas dos décadas, conduciendo al pastoreo intensivo de ganado, reforestación con especies exóticas, cultivo extensivo y presencia humana (Buytaert et al. 2006).

6.2. Gradiente altitudinal y el límite superior del bosque.

El gradiente altitudinal representa una compleja combinación de variables climáticas (temperatura, precipitación y humedad) a las cuales las especies deben adaptarse, por lo tanto los cambios atmosféricos asociados con la elevación tienen un efecto en la estructura y la organización de una comunidad (Stevens, 1992). Esto sugiere que estudiar la distribución de plantas y animales a lo largo de gradientes ambientales puede evidenciar los factores que gobiernan y mantienen la diversidad de especies en el planeta (Sanders, 2002).

Se considera que el gradiente altitudinal es un excelente sistema para estudiar la ecología funcional ya que reúne una gran cantidad de cambios abruptos en los factores bióticos y abióticos en una pequeña área geográfica (Hodkinson, 2005). Sin embargo, los patrones y los

mecanismos de variación de la diversidad funcional a lo largo de gradientes de elevación todavía siguen siendo controvertidos (Pavoine y Bonsall, 2010).

Por lo menos cuatro causas han sido sugeridas para explicar los cambios en la distribución de las especies con el aumento de la altitud (Lawton et al. 1987): disminución del área de los hábitats con la altitud; reducción de la diversidad de recursos; aumento de ambientes hostiles y extremos con la altitud; y reducción de la productividad primaria en altitudes elevadas (Holtmeier y Broll, 2005).

El cambio más evidente que ocurre con la altitud es la disminución de la temperatura (Cavieres y Piper, 2004), el efecto de la temperatura sobre las plantas es muy complejo debido a que incluye efectos directos como indirectos sobre numerosos procesos biológicos como germinación, crecimiento y fotosíntesis, los cuales tienen diferentes temperaturas mínimas y óptimas de funcionamiento (Cavieres y Piper, 2004).

En los límites arbóreos tropicales el daño por congelamiento puede ocurrir durante las noches en cualquier época del año; al respecto, se ha documentado que algunas especies de los Andes venezolanos como *Podocarpus oleifolius* y *Alnus jorullensis*, resisten hasta -2°C , temperatura bastante frecuente a 100 m más arriba del límite arbóreo (Cavieres et al. 2000). Otros estudios realizados sobre *Polylepis sericea*, especie arbórea que forma “islas” al interior del páramo a altitudes por encima de los 4600 m (Rada, Azócar, Briceño, González y García-Núñez, 1996) advierten que la capacidad de esta especie para alcanzar límites superiores al de otros árboles se debe a la capacidad de las especies de este género de resistir bajas temperaturas (Rada et al.

1996), fenómeno que puede estar ligado a la historia evolutiva de este género que se distribuye en las altas cumbres de Sudamérica, entre Venezuela y el norte de Argentina (Simpson, 1979).

En efecto, la temperatura podría ser considerada un determinante universal del límite arbóreo, pues es el único cambio ambiental que ocurre en todas las montañas del mundo, tanto en zonas tropicales como, templadas. Por otra parte los efectos de otros factores ambientales como el aumento del viento y la radiación son considerados como moduladores de un mecanismo más general relacionado con la temperatura (Körner, 1998).

El límite forestal montano o "treeline" se conoce como la transición entre los ecosistemas boscosos montanos y los ecosistemas abiertos de alta montaña (Slatyer y Noble, 1992). El límite altitudinal superior que alcanzan los árboles, conocido comúnmente como "límite arbóreo", es uno de los límites de vegetación más conspicuos en el mundo (Körner, 1998). De acuerdo con Ramírez, Llambi, Schwarzkopf, Gamez, y Márquez (2009), ésta zona de transición en los Andes del Norte, corresponde al límite entre el bosque paramero y el páramo propiamente dicho (fig. 1). Sin embargo, aunque ha sido un fenómeno muy estudiado desde diferentes perspectivas, demográfica (Cullen, Palmer, Duncan y Stewart, 2001), reproductiva y ecofisiológica (Körner 1998), hasta ahora no existen explicaciones concluyentes sobre él o los mecanismos fisiológicos que determinan dicho límite (Körner 1999). Dependiendo del ambiente las causas estructurales y fisiológicas del límite arbóreo van a ser diferentes, sin embargo muchos autores sostienen que el límite final será el resultado de la interacción entre las presiones ambientales y las tolerancias fisiológicas de los individuos (Cavieres y Piper, 2004).



Figura 1. Esquema de la zona de transición entre páramo y bosque. Fuente: Sarmiento y León (2015).

Körner (1998, 1999), propone cinco hipótesis para explicar la ocurrencia del límite arbóreo: i) “hipótesis del estrés” en donde un grupo de factores como el daño por heladas, la desecación por hielo o efectos fototóxicos, explicarían la formación del límite arbóreo. ii) “hipótesis de la perturbación” que hace referencia al daño mecánico que sufren los arboles producto del fuerte viento o la acumulación de nieve y hielo. iii) “hipótesis reproductiva” que explica como el límite arbóreo es producido por las limitaciones ambientales a la polinización, al crecimiento del tubo polínico, al desarrollo, dispersión y germinación de semillas, y al establecimiento de las plántulas. iv) “hipótesis del balance de carbono” propone una disminución altitudinal en la adquisición de carbono, que generaría un balance de carbono insuficiente para mantener un árbol más allá del límite arbóreo. v) “hipótesis de limitación de crecimiento”, la cual sostiene que la formación de nuevas células y tejidos está limitada por una determinada temperatura, en condiciones de ganancia de carbono suficiente. En consecuencia, tres de estas hipótesis

corresponden a mecanismos ecofisiológicos, y las otras dos consideran la importancia de las limitaciones ambientales sobre la fisiología de los individuos.

6.2.1. Rasgos funcionales y su relación ambiental.

Clasificar las plantas de acuerdo a su taxonomía tiene algunas limitaciones cuando se quiere estudiar los procesos ecológicos de los ecosistemas, como la respuesta de la vegetación a los cambios ambientales; clima, uso de la tierra o perturbación antrópica (Körner, 1993). El estudio de los rasgos funcionales puede aportarnos información relevante sobre la ecología y distribución de las especies y nos permite comprender mejor cómo las plantas usan los recursos del medio (Boyce, 2005).

Los estudios basados en el análisis de los rasgos funcionales son ahora ampliamente utilizados en investigaciones ecológicas y evolutivas; históricamente el término “rasgo” se ha aplicado a diferentes disciplinas como la genética cuantitativa, la ecología funcional, la fisiología evolutiva y la evolución de la historia de vida. Sin embargo, existe gran confusión en el uso de éste término, y de otros relacionados con la diversidad funcional (Violle et al. 2007).

Las especies desarrollan una serie de rasgos especializados como mecanismos de adaptación a factores ambientales, perturbación e interacciones bióticas (Beierkuhnlein y Jentsch, 2005), que reflejan la acción del filtrado ecológico y la selección natural bajo determinadas condiciones ambientales, afectando significativamente las propiedades fundamentales de los ecosistemas (Grime, 2001). Los rasgos medidos en esta investigación son denominados “rasgos suaves”,

rasgos que son relativamente más fáciles de medir y cuantificar que los “rasgos duros”, que miden otros caracteres como las tasas de crecimiento o fotosintética (Hodgson, Wilson, Hunt, Grime y Thompson, 1999).

6.2.1.1. Rasgos vegetativos: Forma de crecimiento.

Este rasgo vegetativo refleja la estrategia de uso de recursos de las plantas y determina la posición de los individuos en el estrato vertical y por lo tanto, su acceso a la luz y su tasa potencial de crecimiento (Cowling, 1994). Las plantas que comparten una misma forma de crecimiento, comparten a su vez respuestas adaptativas similares frente a los principales factores limitantes en un ambiente dado (Azocar, Rada y García-Núñez, 2000; Azocar y Rada, 2000).

Este rasgo está determinado principalmente por la estructura y la altura del dosel y ciclo del agua en la planta (Baldocchi, Xu y Kiang, 2004), el almacenamiento de carbono (Díaz & Cabido, 1997), el apoyo estático del peso contra el viento (Rowe y Speck, 2005), los factores climáticos y el uso de la tierra (Cornelissen et al. 2003).

6.2.1.2. Rasgos foliares

Los rasgos foliares son importantes en aspectos como la asimilación de carbono, el balance de agua y energía, por ejemplo, el área foliar específica se ve reducida a lo largo de los gradientes ambientales, cuando la humedad o la disponibilidad de nutrientes se reducen.

6.2.1.2.1. Área foliar (AF)

El área foliar tiene importantes consecuencias en el balance de agua y energía para la planta; la variación intraespecífica, la selección de tamaños pequeños de este carácter ha sido relacionada con la variabilidad climática, la geología, altitud o latitud, el estrés por calor, frío, sequía o alta radiación. Dentro de las zonas climáticas, la variación del área foliar también puede estar vinculada con factores alométricos como el tamaño de las plantas y de las ramas, la anatomía y la arquitectura de las plantas en relación con la disponibilidad de nutrientes del ambiente o las perturbaciones (Cornelissen et al. 2003).

6.2.1.2.2. Área foliar específica (AFE)

Este rasgo es un indicador del desarrollo y la adquisición de recursos y tiene buena correlación con la tasa de crecimiento y el potencial fotosintético de las plantas (Cornelissen et al. 2003, Körner, 2003). Valores bajos suelen responder a una alta inversión a nivel estructural o a una larga vida útil, protegiéndolas de la desecación y facilitando la retención de nutrientes. Especies que se encuentran en ambientes ricos en recursos tienden a tener mayores valores de AFE que aquellas de ambientes con recursos limitados (Cornelissen et al. 2003).

Adicionalmente el área foliar específica puede estar directamente relacionada con determinadas respuestas y procesos ecológicos como defensa contra los herbívoros, eficiencia fotosintética y almacenamiento de nutrientes (Lavorel y Garnier, 2002; Cornelissen et al. 2003).

6.2.1.2.3. Contenido foliar de materia seca (CMS)

Es un indicador del contenido de agua en las hojas, correspondiente al mesófilo, el tejido fotosintético (Cornelissen et al. 2003). En condiciones adecuadas el CMS será menor que en condiciones difíciles. El contenido de materia seca y el área foliar específica tienden a estar negativamente correlacionados, al igual que con la tasa de crecimiento y positivamente correlacionado con la vida útil de la hojas. Hojas con un alto CMS pueden ser más resistentes a los daños físicos (herbívoros, viento, o granizo) que hojas con bajo contenido de materia seca (Cornelissen et al. 2003).

6.4.1.3. Rasgos del tallo: Densidad de madera (DM)

Este rasgo es el mejor descriptor de la madera; se correlaciona con numerosas propiedades morfológicas, mecánicas, fisiológicas y ecológicas (Chave et al. 2005). La densidad de la madera es una variable interesante porque brinda información de la cantidad de carbono que la planta asigna en su construcción (Chave et al. 2005), por lo tanto es considerado uno de los parámetros que calcula el carbono almacenado en los árboles y los bosques (Strubbe, 2013). Sin duda los árboles son claves en el almacenamiento de grandes cantidades de carbono, por lo que su mantenimiento es de vital importancia para los propósitos globales de reducción de emisión de carbono. Desde hace años se ha considerado importante desarrollar bases de datos que provean información de este rasgo para estimar la biomasa tropical en los programas de mitigación de emisiones de gases de efecto invernadero (Reyes, Brown, Chapman, y Lugo, 1992; Fearnside, 1997).

Adicionalmente, la densidad de madera es un buen indicador de las etapas de sucesión ecológica, especies de rápido crecimiento tienden a dominar en las primeras etapas y se caracterizan por desarrollar tejidos conductores de bajo costo y baja densidad de madera, permitiéndoles un rápido crecimiento ya que el tejido conductor es menos costoso de construir (Wright, Muller-Landau, Condit y Hubbell, 2003). Por otro lado las especies de crecimiento más lento dominan en etapas de sucesión tardía, son más resistentes a las amenazas ambientales, tienen altas densidades de madera que les proporcionan defensa contra daños físicos, depredadores y patógenos (Rowe y Speck, 2005), así como una menor vulnerabilidad al estrés por sequía (Meinzer, 2003).

Son escasos los estudios de diversidad funcional realizados en gradientes altitudinales, la mayoría de trabajos se desarrollan en sistemas de bosque o en gradientes climáticos, y un gran porcentaje de estos se han desarrollado en ecosistemas alpinos. Bresson, Vitasse, Kremer y Delzon (2011), estudiaron la variación altitudinal de los rasgos funcionales de dos especies de árboles (*F. sylvatica* y *Q. petraea*) de los Pirineos (Francia), el área foliar (AF) y el área foliar específica (AFE) tuvieron una respuesta significativa frente al gradiente altitudinal (100 a 1600m), el AF disminuyó con el incremento de la altitud y el AFE aumentó, indicando un aumento en la eficiencia del uso del agua y en la capacidad fotosintética a altas altitudes.

De Bello, Leps y Sebastia (2006), estudiaron la diversidad funcional en un gradiente climático (árido – húmedo) en el noreste de España, y encontraron que la diversidad funcional disminuyó

en los sitios más húmedos, indicando que los filtros ambientales pueden acotar la composición de las características funcionales limitando así el grado de variación de la diversidad funcional.

Zhang (2014), determinó los patrones de variación de la diversidad funcional en comunidades de plantas a lo largo de un gradiente altitudinal en el extremo norte de la cordillera Taihang en Beijing, China; calcularon seis índices de diversidad funcional entre ellos; diversidad funcional de atributos (FAD), diversidad funcional de atributos modificada (MFAD), divergencia funcional (FDiv) y dispersión funcional (FDis), todos mostraron un patrón similar con un pico de diversidad cerca de la zona media del gradiente que disminuye en las zonas más elevadas. Los autores sugieren que el pico de diversidad funcional en la zona media probablemente se debe a las condiciones de calor y humedad adecuadas para el establecimiento de ciertas especies y la disminución de la diversidad funcional en las zonas más altas tiene relación con la reducción de la temperatura, un factor limitante para el crecimiento y el desarrollo de las plantas en la alta montaña.

Pescador, de Bello, Valladares y Escudero (2005), estudiaron la variación de nueve rasgos funcionales en plantas de pastizales a lo largo de un gradiente altitudinal en las montañas del Mediterráneo, midieron la diversidad funcional entre las especies y entre las comunidades (intra e inter-específica) a lo largo del gradiente altitudinal considerado. A nivel de comunidad, la diversidad funcional fue mayor entre las comunidades que dentro de las comunidades y esta correlacionada con la altitud para algunos rasgos funcionales. La diversidad funcional dentro de las comunidades para rasgos como el área foliar específica y el contenido de materia seca, fue

menor en altitudes más bajas, sugiriendo una convergencia de los rasgos en estas altitudes donde la escasez de agua puede tener un efecto de filtraje más fuerte que el de la temperatura en altitudes más altas.

Por otra parte los estudios de diversidad funcional realizados en ecosistemas tropicales presentan una variabilidad aún mayor y se han centrado en su mayoría en la determinación de tipos funcionales más que en el análisis de las respuestas de los rasgos funcionales a variables ambientales. Asimismo, pocos estudios han explorado la variación de la composición funcional a lo largo de gradientes altitudinales por lo que todavía existen importantes vacíos en este conocimiento. Algunos de los trabajos que relacionan los factores ambientales del gradiente altitudinal y los rasgos funcionales de plantas son los siguientes:

Duivenvoorden y Cuello (2010), estudiaron los rasgos funcionales y la diversidad funcional de plantas vasculares en un gradiente altitudinal de 1300 a 3000 m en los Andes de Venezuela. Encontraron que la diversidad funcional de los bosques andinos en Venezuela cambia con la altitud, los tres índices de diversidad funcional medidos en este estudio mostraron una correlación positiva con la elevación, observaron mayor diversidad a elevaciones más altas, y sugieren que el aumento de la dispersión puede ocurrir por una competencia funcional de las especies en estas comunidades.

Hernandez-Calderon, Mendez-Alonzo, Martinez-Cruz, Gonzalez-Rodriguez y Oyama, (2014), estudiaron la diversidad funcional a lo largo de un gradiente altitudinal de 200m a 2000m en un ecosistema semi-tropical de Jalisco, México, midieron seis rasgos funcionales de madera y foliares. A excepción del área foliar todos los otros rasgos se correlacionaron significativamente con la altitud, es decir, el área foliar específica y el contenido de materia seca aumentó con el aumento de la altitud, y se presentaron patrones de asociación entre los rasgos de madera y los foliares; las estaciones altas estuvieron dominadas por especies con altos valores de área foliar específica, contenido de materia seca, y valores en la densidad altos. Por el contrario en las estaciones bajas, dominaron especies con bajos valores de área foliar específica, y contenido de materia seca y bajos valores de densidad de madera, lo cual puede explicarse por la presencia de especies de rápido crecimiento. Estos resultados refuerzan la idea de que hay patrones intrínsecos de asociación entre los diferentes rasgos de las plantas que determinan las estrategias de adquisición de recursos.

Strubbe (2013), estudió la densidad de madera y los rasgos de los vasos conductores en árboles de un bosque montano tropical del nor-oeste de Ecuador y encontró una correlación significativa de los vasos con la altitud pero ninguna con la densidad de madera. Este autor advierte acerca de la dificultad de tener resultados concluyentes, ya que a nivel global existen amplios rangos de variabilidad en los valores de densidad de madera, además que éste rasgo se encuentra influenciado por muchos otros factores y la altitud posiblemente, sólo tiene una influencia limitada sobre las diferentes especies.

6.2.2. Diversidad funcional y su medida.

La diversidad funcional es clave en el estudio de los procesos ecosistémicos, en la capacidad de resiliencia de los ecosistemas a los cambios ambientales y en los servicios ecosistémicos (Díaz et al. 2007 y Hooper et al. 2005), esto ha llevado al desarrollo de varios índices para su cuantificación (Petchey y Gaston 2002; Botta-Dukát, 2005 y Villéger, Mason y Mouillot, 2008). Sin embargo, así como no existe un criterio universal sobre cuáles son los caracteres más importantes a medir, tampoco existe un índice ideal para todas las situaciones, ya que los índices cuantifican diferentes aspectos de la diversidad funcional, y su selección dependerá de los objetivos de estudio (Casanoves, Pla, Di Rienzo y Díaz, 2011).

La diversidad funcional es definida por Díaz y colaboradores (2007) como el valor, rango, distribución y abundancia relativa de los caracteres funcionales de los organismos que constituyen un ecosistema. En este estudio exploramos distintas facetas de la diversidad funcional mediante la aplicación de índices como riqueza funcional (FRic), dispersión funcional (FDis) y la media ponderada de la comunidad (CWM), a continuación una breve descripción de cada uno de ellos.

6.2.2.1. Riqueza funcional (FRic)

Corresponde a la medida del espacio funcional ocupado por la comunidad, entre más grande es el espacio, mayor es la riqueza funcional de una comunidad (Albert et al. 2012). Este índice identifica la disimilaridad entre las especies y luego estima el volumen en el hiperespacio

(Casanoves et al. 2011), en otras palabras, se refiere a la variabilidad de los valores del rasgo en la comunidad (Cornwell, Schwilk y Ackerly, 2006). En la figura 2 se detalla gráficamente la interpretación del índice y su fórmula, SF_{ci} corresponde al espacio ocupado por las especies dentro de la comunidad y R_c al rango absoluto del carácter.

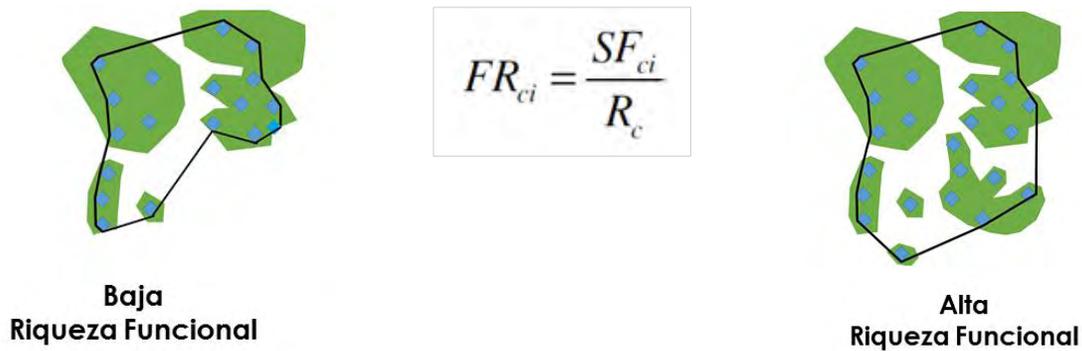


Figura 2. Esquema e índice de diversidad funcional: Riqueza funcional (FRic). Fuente: Mason, Mouillot, Lee y Wilson, (2005).

6.2.2.2. Dispersión funcional (FDis)

La dispersión funcional es la distancia promedio de cada especie al centroide de la comunidad en el espacio de los rasgos, teniendo en cuenta la abundancia para el cálculo del centroide ponderado (Laliberté y Legendre, 2010). En la figura 3 se detalla gráficamente la interpretación del índice y su fórmula, W_i corresponde a la abundancia relativa de la i -ésima especie y Z_i a la distancia de la i -ésima especie al centroide ponderado c (Laliberté y Legendre, 2010).

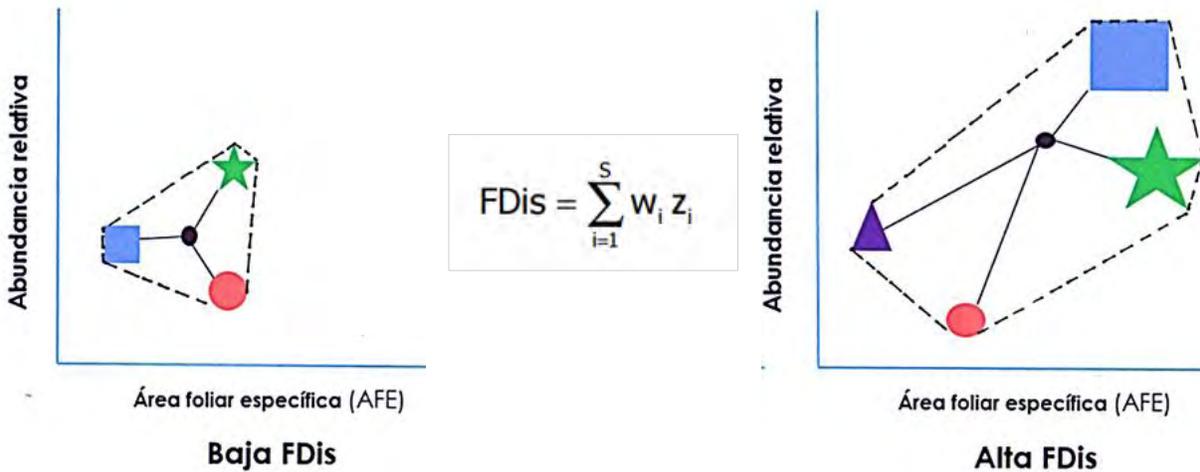


Figura 3. Esquema e índice de diversidad funcional: Dispersión funcional (FDis). Fuente: Laliberté y Legendre (2010).

Este índice traslada la posición del centroide hacia las especies con mayor abundancia, y pondera la distancia individual de cada especie por su abundancia relativa. Las comunidades con una sola especie deberían tener un FDis igual a cero (Laliberté y Legendre, 2010).

6.2.2.3. Media ponderada de la comunidad (CWM)

Es una medida que representa el valor medio esperado de un rasgo en una comunidad (Garnier et al. 2004; Díaz et al. 2007, Lavorel et al. 2008), evalúa los cambios de los valores medios de la composición funcional de una comunidad (Violle et al. 2007). Este valor se calcula a partir del valor del rasgo en cada especie y de su abundancia relativa: Donde S es el número total de

especies, w_i es la abundancia relativa de la i -ésima especie y x_i es el valor del rasgo en la i -ésima especie (figura 4).

$$CWM = \sum_{i=1}^S w_i x_i$$

Figura 4. Índice de diversidad funcional: Media ponderada de la comunidad (CWM). Fuente: Lavorel et al. (2008).

7. MATERIALES Y MÉTODOS.

7.1. Área de estudio

El complejo paramuno La Cocha-Patascoy se localiza al suroeste de Colombia en la confluencia andina y amazónica. Se ubica en un rango altitudinal entre 2.850 y 4.210m, presentando azonalidad en algunos paramos cercanos a la Laguna de La Cocha. De acuerdo con Hernández-Camacho, Hurtado, Ortiz y Walschburger (1992), este complejo se encuentra en la provincia norandina, entre los distritos de los páramos Nariño-Putumayo, que abarca 278.025 hectáreas, de las cuales 127.767 hectáreas corresponden al departamento de Nariño y se distribuyen a lo largo de las cordilleras centro-oriental y occidental (Solarte et al. 2007). El complejo de páramos La Cocha-Patascoy ocupa un área de 68.547 hectáreas (Solarte et al. 2007).

En el complejo se originan los afluentes que alimentan los cauces de los ríos Putumayo, Chingual y San Miguel, cuya aguas van al área hidrográfica del Amazonas, para el área del Pacífico drenan los ríos Juanambú y Guáitara (Ideam, 2006). En cuanto a la vegetación, se distinguen bosques achaparrados, matorrales densos y ralos, pajonales frailejones y pajonales pastizales, frailejones, prados y turberas y rosetales bajos (Rangel-Ch. y Ariza-N., 2000). Los páramos tienen la flora más rica de la alta montaña, caracterizada por presentar diferentes adaptaciones a condiciones extremas y un alto grado de endemismo en relación con el aislamiento geográfico y la facilidad de dispersión de semillas (Luteyn, 1999).

A lo largo del complejo, se definieron cuatro puntos de muestro (Fig. 5) denominados transectos (1-4) y que hacen parte de los páramos Las Ovejas-Tauso en los corregimientos El Socorro (transecto 1) y Santa Bárbara (transecto 2), páramo de Puerres en el corregimiento de Monopamba (transecto 3) y Cerro Morasurco en el corregimiento de Buesaquillo (transecto 4).

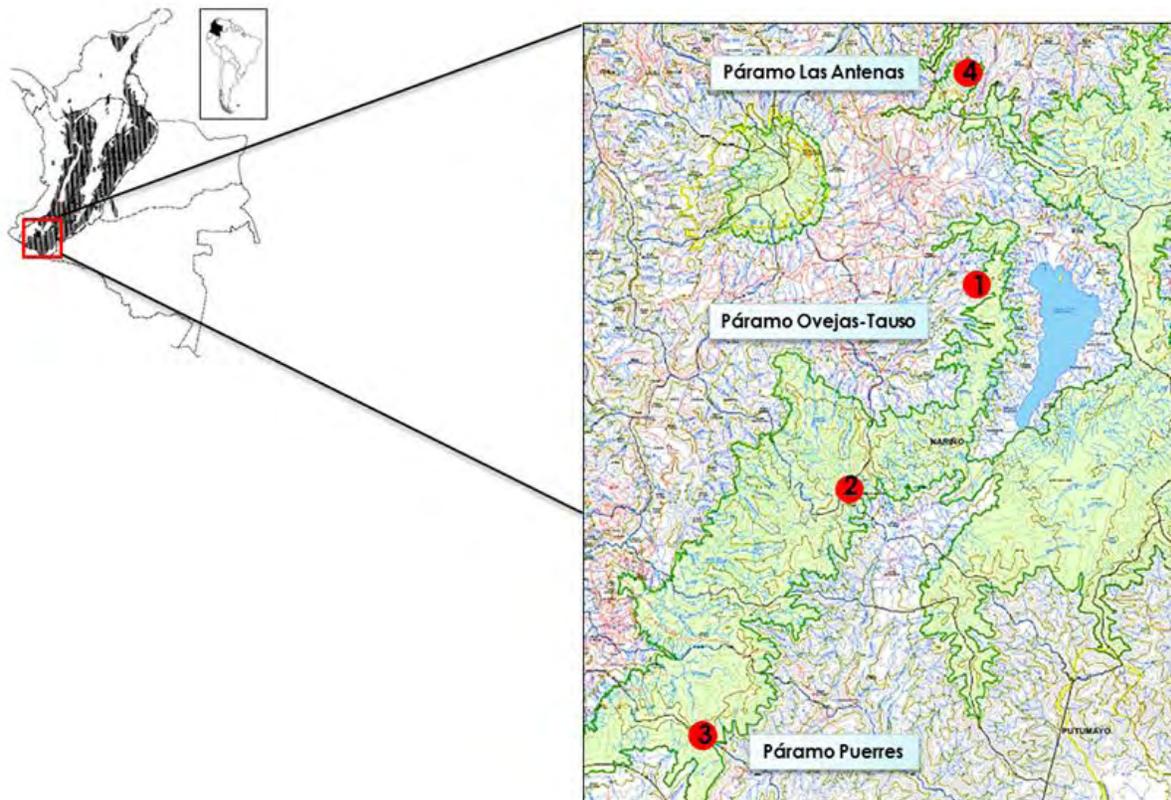


Figura 5. Ubicación del Complejo paramuno La Cocha-Patascoy y transectos muestreados en el estudio. Complejo La Cocha-Patascoy (color verde) y puntos de muestreo o transectos (círculos rojos). Fuente: Modificado de Minambiente y IAvH (2012).

7.1.1. Transecto 1: Páramo Las Ovejas – Tauso.

Este transecto hace parte del páramo las Ovejas – Tauso y se localizó en la vereda Bajo Casanare, corregimiento El Socorro, municipio de Pasto (Fig. 6). El gradiente altitudinal evaluado se extendió desde los 3252 m (bosque) hasta los 3545 m (herbazal). Los bosques discontinuos de este transecto se caracterizaron por presentar un dosel abierto, 40% de cobertura arbórea, árboles con alturas entre 10 y 15 m y alto porcentaje de epifitismo. Las especies más abundantes fueron *Hedyosmum* cf. *luteynii*, *Miconia nodosa*, *Cyathea straminea*, *Myrsine guianensis*.



Figura 6. Estaciones de muestreo transecto 1, Páramo Las Ovejas – Tauso, municipio de Pasto, corregimiento El Socorro, Vereda Bajo Casanare. Fotografías: © Bacca-Cortes, N. 2015.

Los ecosistemas de arbustal debido al tipo de especies registradas, fueron considerados una zona con elementos de vegetación entre subpáramo y bosque altoandino, con dominio de especies como *Weinmannia brachystachya*, *Blechnum auratum* y *B. loxense*, *Disterigma acuminata*, *Gaultheria cordifolia*, *Clethra ovalifolia* y *Hedyosmum cumbalense*. El páramo presentó formaciones vegetales de frailejonal-rosetal y pastizal-pajonal, destacándose *Rhynchospora*

schiedeana, *Clamagrostis effusa*, *Valeriana bracteata*, *Oreobolus goeppingeri* y *Espeletia pycnophylla* (IAvH y Universidad de Nariño, 2016).

7.1.2. Transecto 2: Páramos Las Ovejas – Tauso.

Este transecto estuvo ubicado en la vereda Los Alisales, corregimiento Santa Bárbara, Municipio de Pasto, en un gradiente altitudinal evaluado desde los 3118 m (bosque) hasta los 3500 m (herbazal) (Fig. 7). Se observó una alta intervención antrópica por actividades extractivas de madera. El bosque se encuentra en un estadio sucesional temprano, con dominio de familias pioneras como Araliaceae, Chloranthaceae, Clethraceae, Melastomataceae. En arbustal dominaron las especies de subpáramo, como *Blechnum auratum*, *B. loxense*, *Weinmannia brachystachya*, *Gaiadendron punctatum* y *Hedyosmum cumbalense*, los suelos presentaron abundante humedad. El páramo presentó vegetación de tipo frailejonal-pajonal mezclada con arbustos de *Diplostegium floribundum*, *Hypericum lancioides* (IAvH y Universidad de Nariño, 2016).



Figura 7. Estaciones de muestreo transecto 2, Municipio de Pasto, Corregimiento Santa Bárbara, Vereda Los Alisales. Fotografías: © Bacca-Cortes, N. 2015.

7.1.3. Transecto 3: Páramo de Puerres.

Localizado en la vereda Desmontes Alto, corregimiento Monopamba y la vereda El Rosal, corregimiento Especial-Puerres, del municipio de Puerres. El gradiente evaluado se extendió desde los 2954 m (bosque) a los 3410 m (herbazal) (Fig. 8). Todo el transecto estuvo influenciado por el recorrido del Oleoducto Trasandino y la carretera que lleva a Monopamba. El bosque corresponde a una zona medianamente intervenida por la extracción de madera, entre las especies más abundantes se encuentran el encino (*Weinmannia cf. engleriana*), guayusa (*Hedyosmum strigosum*) y helecho (*Cyathea straminea*), además se observó alto grado de epifitismo de briofitos, helechos y orquídeas.



Figura 8. Estaciones de muestreo transecto 3, Municipio de Puerres, Corregimiento Monopamba, Vereda Desmontes Alto. Fotografías: © Bacca-Cortes, N. 2015.

En el arbustal se destacó la presencia de especies típicas de subpáramo y bosque como *Weinmannia* cf. *rollottii*, cucharo (*Myrsine guianensis*), *Clethra ovalifolia*, *Miconia* sp. y especies típicas de subpáramo como *Blechnum* sp., *Disterigma* sp., *Rhynchospora schiedeana* y *Hedyosmum cumbalense*. El páramo se caracterizó por una vegetación de tipo frailejonal-pajonal (herbazal), con especies como *Blechnum loxense*, *Calamagrostis effusa*, *Chusquea tessellata* y *Espeletia pycnophylla* (IAvH y Universidad de Nariño, 2016).

7.1.4. Transecto 4: Cerro Morasurco.

Se encuentra localizado en las veredas La Merced y La Cuchilla, corregimiento Buesaquillo, del municipio de Pasto. En este transecto se evaluó en un gradiente altitudinal desde los 3233 m a los 3505 m (Fig. 9). El bosque se encuentra en áreas secundarias e intervenidas por la instalación de redes de interconexión eléctrica, entre las especies presentes se encuentran *Freziera canescens*, *Macleania rupestris*, y *Clethra fagifolia*. La vegetación arbustiva alcanza 4m de altura y se destacan la presencia de *Weinmannia brachystachya*, *Hedyosmum cumbalense*, *Diplostegium floribundum* y Ericáceas como mollejón (*Disterigma alaternoides*) y mortiño (*Vaccinium floribundum*). El páramo presenta una cobertura tipo frailejonal pajonal, caracterizada por ser una zona rocosa con suelos altamente húmedos (IAvH y Universidad de Nariño, 2016).



Figura 9. Estaciones de muestreo transecto 4, Cerro Morasurco, Municipio de Pasto, Corregimiento Buesaquillo, Vereda La Cuchilla. Fotografías: © Bacca-Cortes, N. 2015

7.2. Recopilación de información en el área de estudio.

Para la recopilación de información de los rasgos funcionales, se realizaron cuatro salidas de campo a los transectos mencionados anteriormente. Se establecieron cinco estaciones altitudinales entre 2900 a 3500msnm aprox., en cada uno de los transectos, se buscaron características similares de exposición y ubicación a lo largo del gradiente. La toma de datos se realizó con base en el protocolo de diversidad funcional para vegetación propuesto para el Proyecto Delimitación de Páramos del Instituto Alexander von Humboldt (2015).

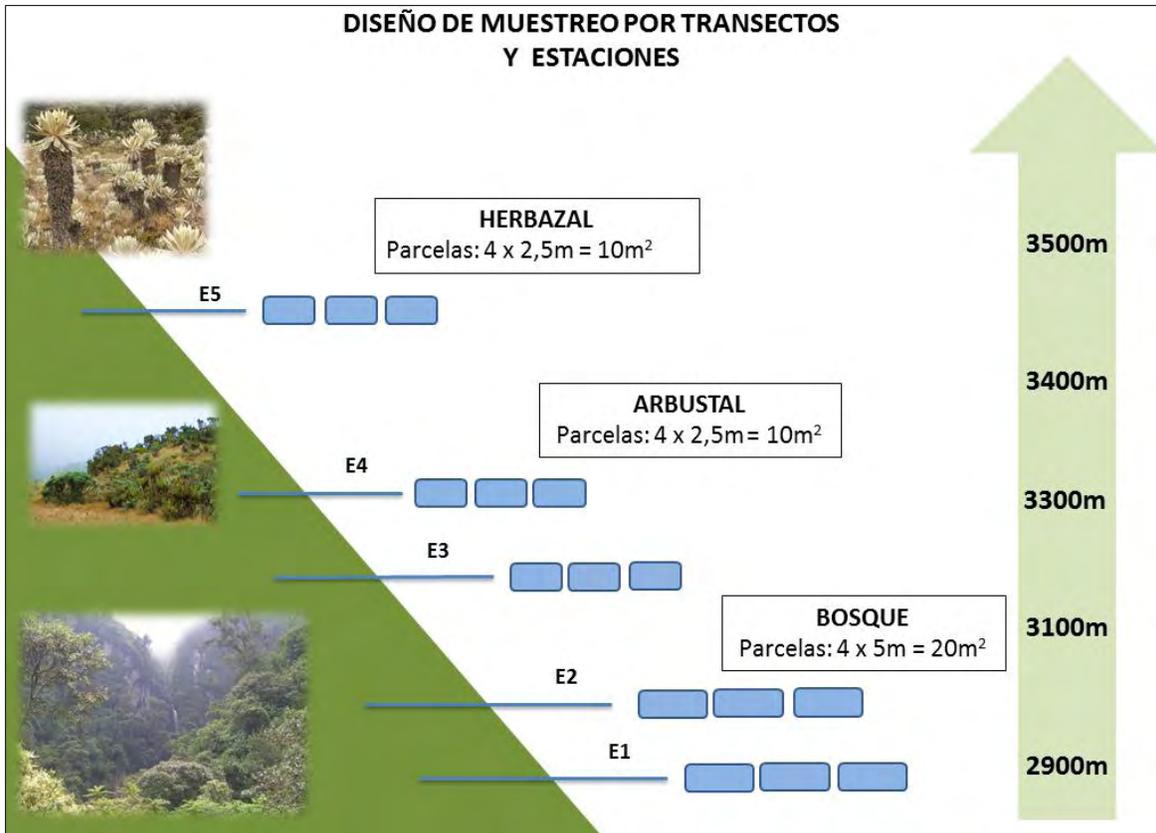


Figura 10. Diseño de muestreo por transectos y estaciones en el complejo paramuno La Cocha Patascoy.

7.2.1. Toma de datos en bosque.

En las estaciones de bosque se ubicaron tres parcelas de (4m x 10m) abarcando un área de muestro de 40 m² (Figura 10), las parcelas se ubicaron selectivamente a una distancia aproximada de 30 metros entre cada una, con un equipo de GPS (Global System Position) se ubicó la posición geográfica y la altitud sobre el nivel del mar. De las plantas registradas en las parcelas se tomaron los siguientes datos: número de individuos, número de colección o código, nombre común y estimación de la altura total de los individuos, DAP mayor a 2.5 cm (Diámetro

a la altura del pecho) para árboles y arbustos. Para la toma de datos de los rasgos foliares se colectaron cinco hojas en cinco individuos de cada una de las especies registradas dentro de la estación o punto altitudinal, no necesariamente dentro de la parcela (fig. 11). Mientras que para los rasgos del tallo (densidad de madera) se tomó un pedazo de rama de aproximadamente 1 a 2 cm de diámetro y se etiquetó con los mismos datos de los rasgos foliares para su procesamiento en laboratorio.

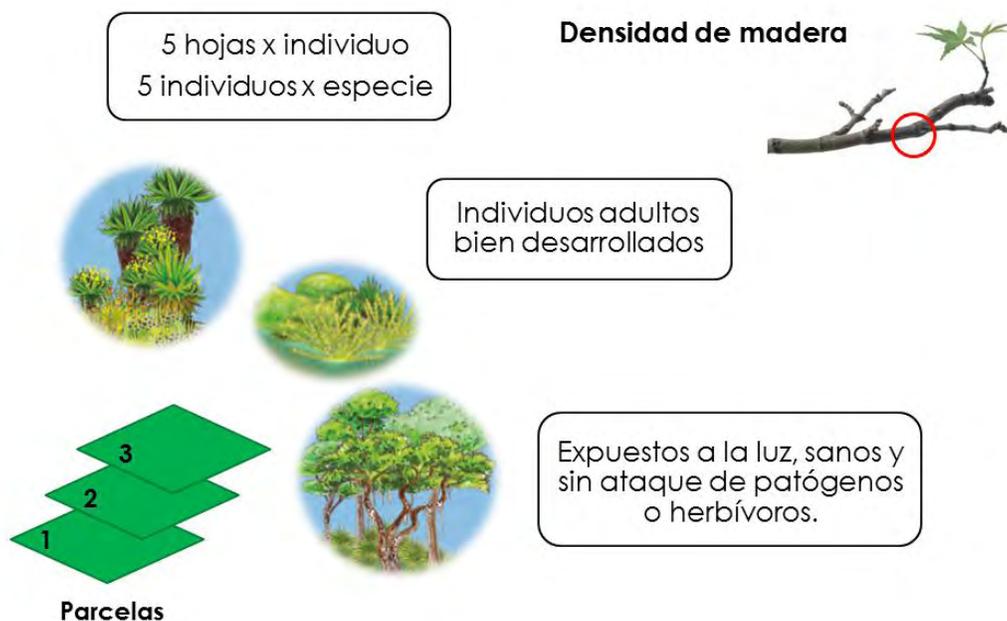


Figura 11. Toma de datos en campo para los rasgos funcionales foliares y de madera.

7.2.2. Toma de datos en herbazal y arbustal.

En las estaciones de herbazales y arbustales se establecieron tres parcelas de (2.5m x 4m) abarcando un área de muestreo de 10 m² (Fig. 9), colectamos las especies dominantes en

términos de su número de individuos o porcentaje de cobertura mayor al 80%. Igualmente por cada especie encontrada se colectó una muestra de cinco hojas en cinco individuos de la misma especie dentro de la estación o punto altitudinal y se tomaron muestras del tallo cuando fue necesario siguiendo las mismas especificaciones que en bosque, registramos el número de individuos, número de colección o código, nombre común y altura de los individuos.

Las hojas colectadas en cada una de las estaciones fueron almacenadas en bolsas plásticas oscuras (para evitar la deshidratación del tejido), selladas y codificadas con el número de la parcela, el código de colecta y la especie. El material se almacenó en refrigeración para evitar la proliferación de hongos. Los rasgos funcionales de todas las especies fueron medidos sobre individuos adultos, bien desarrollados, expuestos a la luz del sol, sanos y sin huella de ataque de herbívoros o patógenos (Cornelissen et al. 2003).

7.3. Procesamiento de la información en laboratorio.

Para el tratamiento en laboratorio de las muestras colectadas, se procedió de manera diferencial de acuerdo al rasgo funcional que nos propusimos determinar, las unidades de medida de cada rasgo se presentan en la tabla 1.

7.3.1. Rasgos foliares

7.3.1.1. Área foliar (AF)

Para determinar el área foliar, se midió el área de la superficie de la hoja mediante la toma de fotografías y la posterior digitalización en el software Image J un programa de procesamiento de imágenes de dominio público; es importante aclarar que las condiciones en la toma de fotografías fueron las mismas en todas las muestras (Cornelissen et al. 2003).

7.3.1.2. Área foliar específica (AFE)

El área foliar específica hace referencia a la relación entre el área de la hoja y el peso seco de la misma, por lo cual una vez determinada el área foliar mediante la digitalización de las fotografías se secaron las hojas llevándolas al horno a 65° C durante 48 horas, seguidamente se tomó su peso seco en una balanza analítica. El valor de AFE por especie se calculó dividiendo el promedio del área foliar en mm² de las cinco hojas por individuo entre el promedio del peso seco en kg (Cornelissen et al. 2003).

7.3.1.3. Contenido de materia seca (CMS)

El contenido de materia seca es la relación del peso seco de la hoja dividida entre su peso fresco. Para ello, las hojas frescas fueron pesadas en balanza analítica, posteriormente secadas al horno a

65° C durante 48 horas y pesadas nuevamente; se estimó el contenido de materia seca mediante la relación de ambos pesos (Cornelissen et al. 2003; Garnier, Shipley, Roumet, y Laurent, 2001).

7.3.2. Rasgos vegetativos: Forma de crecimiento (FC)

La información de este rasgo colectada en campo se complementó con una revisión bibliográfica y se determinó las formas de crecimiento de la vegetación del complejo basados en Cleef y Cornelissen (2015) (Tabla 6, Anexo B).

7.3.3. Rasgos del tallo: Densidad de madera (DM)

La densidad de madera es definida como la masa seca dividida entre el volumen fresco de la madera. El volumen fue estimado mediante el método de desplazamiento de agua, para ello sobre una balanza analítica se colocó un recipiente con agua, tarando a cero la balanza y sumergiendo la madera por completo.

Tabla 1. Abreviaciones y unidades de medida de los rasgos funcionales analizados en este estudio.

Rasgo	Abreviación	Unidad
Área foliar	AF	m ²
Área foliar específica	AFE	m ² /kg
Contenido de materia seca	CMS	mg/g
Densidad de madera	DM	g/cm ³
Forma de crecimiento	FC	categoría

Finalmente el peso del agua desplazada es igual al volumen de la muestra. Posteriormente llevamos la muestra de madera a un horno a 100-105 °C durante 24 horas y pesamos inmediatamente después de ser sacadas del horno.

7.4. Análisis de datos.

En la actualidad existen variados métodos para medir la diversidad (Suding et al. 2008), las últimas décadas han sido muy productivas desde el punto de vista metodológico para seleccionar los índices de diversidad funcional más eficientes (Petchey y Gastón 2002, Botta-Dukat 2005, Villéger et al. 2008). En este estudio se estimó la diversidad funcional de la vegetación y se correlacionaron los rasgos funcionales con las variables ambientales propias de un gradiente altitudinal.

Para desarrollar los objetivos planteados en este trabajo, inicialmente se realizó el procesamiento de las bases de datos con la información ambiental, los rasgos funcionales y la abundancia de las especies de cada uno de los cuatro páramos muestreados que hacen parte del complejo La Cocha-Patascoy. Seguidamente se realizaron pruebas para la detección de outliers o valores atípicos que hayan sido producto de errores en la medición o en el procesamiento de la información, con el fin de descartar sesgos o errores en el conjunto de datos, éstas pruebas se realizaron mediante el cálculo de los rangos intercuartílicos, una medida de dispersión definida como la diferencia del percentil 75 con respecto al percentil 25 y el método modificado Tau Thompson (Anbarasi, Ghaayathri, Kamaleswari y Abirami, 2011).

7.4.1. Rasgos funcionales y los factores ambientales del gradiente altitudinal en el complejo La Cocha Patascoy.

Para cumplir con el primer objetivo, se estimó el coeficiente de correlación de Spearman para los rasgos funcionales área foliar (AF), área foliar específica (AFE) y contenido de materia seca (CMS) y las variables ambientales medidas en este estudio (temperatura y humedad relativa). La densidad de madera no se utilizó para el cálculo de los índices de diversidad funcional ya que el número de muestras colectadas en campo no fue suficiente para realizar estos análisis.

7.4.2. Índices de diversidad funcional y su relación con el gradiente altitudinal.

Para desarrollar el objetivo número dos y estimar la diversidad funcional, se calcularon los índices de diversidad funcional; media ponderada de la comunidad (CWM), riqueza (FRic) y dispersión funcional (FDis) con el paquete FD en el software R (ver. 3.2.1, 2014). Finalmente para observar la correlación entre los índices funcionales y el gradiente altitudinal, se realizó un test de correlaciones de Pearson.

8. RESULTADOS.

La zona de estudio está situada en la confluencia andina y amazónica del suroeste de Colombia, comparte páramos de Nariño y Putumayo y bosques andinos del oriente y occidente de Nariño. Según el estudio técnico socioeconómico y ambiental realizado por el Instituto Alexander Von Humboldt y La Universidad de Nariño, se reportaron 224 especies de plantas en todos los transectos del complejo La Cocha Patascoy, un número considerablemente bajo que posiblemente se encuentra asociado con el acelerado avance de la frontera agrícola, el pastoreo intensivo y la fuerte extracción maderera en la zona de estudio.

Este estudio reporta que las familias más representativas en el complejo son Melastomataceae, Asteraceae y Ericaceae. Destacándose en bosque familias como Cunoniaceae, Melastomataceae, Araliaceae y Chloranthaceae y en arbustal debido a la confluencia de especies típicas de subparamo y bosque las familias Asteraceae, Melastomataceae, Ericaceae, Blechnaceae.

La vegetación de páramo estuvo representada por las familias Asteraceae, Ericaceae, Blechnaceae, Cyperaceae y Poaceae, en formaciones típicas con dominancia de rosetas caulirrosulas como Espeletia y Blechnum, rosetas acaules del género Puya, formas leñosas como Weinmannia, Miconia y Diplostegium, macollas del género Calamagrostis y cojines como Oreobolus.

Para llevar a cabo el análisis funcional de la vegetación del complejo, se reporta que en campo se registraron un total de 80 especies y se procesó en laboratorio la información de 810 individuos para el análisis de los rasgos funcionales y la diversidad funcional. El número de especies y el número de individuos analizados por especie fue variable en cada transecto Tabla 2.

Tabla 2. Número de especies, registros y réplicas de material colectado por transecto en el complejo paramuno La Cocha Patascoy.

Transecto	Páramo	Corregimiento	Especies	Registros	Réplicas
1	Ovejas-Tauso	El Socorro	30	40	200
2	Ovejas-Tauso	Santa Bárbara	27	35	175
3	Puerres	Monopamba	40	56	280
5	Cerro Morasurco	Buesaquillo	24	31	155
		Total	121	162	810

8.1. Relación entre los rasgos funcionales y los factores ambientales del gradiente altitudinal.

El primer objetivo de este estudio fue determinar la respuesta de los rasgos foliares funcionales, área foliar (AF), área foliar específica (AFE), contenido de materia seca (CMS) y densidad de madera (DM) frente a los factores ambientales temperatura (T) y humedad (H) a lo largo del

gradiente altitudinal. Para ello, inicialmente se presenta en la tabla 3 los rangos en los valores de los rasgos funcionales para cada franja altitudinal. Se observó alta variabilidad en todos los rasgos medidos en este estudio, no solo a lo largo del gradiente altitudinal, sino también dentro de cada franja altitudinal o estación. Esta alta variabilidad también ha sido reportada por Strubbe (2013) en estudios realizados al nor-oeste del Ecuador e incluso a nivel global existen amplios rangos de variabilidad (Pavoine y Bonsall, 2010).

Tabla 3. Variación en los rangos de los rasgos funcionales área foliar (AF), área foliar específica (AFE), contenido de materia seca (CMS) y densidad de madera (DM) a lo largo del gradiente altitudinal en el complejo La Cocha-Patascoy.

Rasgos Funcionales	Rango	Franja Altitudinal				
		Bosque E1	Bosque E2	Arbustal E3	Arbustal E4	Herbazal E5
Área foliar (m ²)	Mín.	7 x 10 ⁻⁵	7 x 10 ⁻⁵	5 x 10 ⁻⁵	5 x 10 ⁻⁶	1 x 10 ⁻⁵
	Máx.	0,33	0,47	0,81	0,057	0,01
Área foliar específica (m ² /kg)	Mín.	1,9	3,33	0,24	2,97	3,51
	Máx.	23,2	21,61	18,22	8,42	31,89
Contenido de materia seca (mg/g)	Mín.	154,03	157,53	140,7	228,33	147,22
	Máx.	463,53	492,03	458,67	485,57	921,23
Densidad de madera (g/cm ³)	Mín.	0,18	0,22	0,18	0,27	NA
	Máx.	0,57	0,61	0,54	0,58	NA

El coeficiente de correlación múltiple midió la relación lineal entre los rasgos funcionales y las variables ambientales en todos los transectos estudiados del complejo La Cocha Patascoy (figura 12). El área foliar (AF) no presentó respuesta frente a las variables ambientales ni tampoco frente al gradiente altitudinal. El área foliar específica (AFE) mostró una correlación negativa con el gradiente altitudinal, a mayor altura menor fueron los valores de este rasgo para las especies presentes en este complejo. Por el contrario, el contenido de materia seca (CMS) presentó una correlación positiva con el gradiente altitudinal, indicando como las especies tienden a desarrollar hojas más densas a alturas más elevadas como mecanismo de defensa frente a las condiciones adversas del medio ambiente (Cornelissen et al. 2004).

La densidad de madera (DM) presentó una correlación positiva con el gradiente de humedad, es decir valores más altos de densidad de madera cuando la humedad aumentó con la elevación. Valores altos en la densidad de madera en ecosistemas de alta montaña están relacionados con el desarrollo de vasos conductores de diámetros estrechos que evitan el riesgo de cavitación en altitudes más elevadas (Davis et al. 1999). Los resultados del coeficiente de correlación de Spearman de los rasgos funcionales frente a las variables ambientales se muestran en la tabla 4 (Anexo A).

Con respecto a los rasgos vegetativos (FC), se identificaron once formas de crecimiento a lo largo del gradiente altitudinal estudiado (Tabla 5), la asignación de las diferentes formas de crecimiento se realizaron con base en las propuestas por Cleef y Cornelissen, (2015) (Tabla 6, Anexo B).

Figura 12. Relación entre los rasgos funcionales área foliar (AF), área foliar específica (AFE), contenido de materia seca (CMS) y densidad de madera (DM) y las variables ambientales temperatura y humedad a lo largo del gradiente altitudinal en el complejo La Cocha-Patascoy. Con asterisco (*) se muestran las correlaciones con significancia estadística.

Las frecuencias de las formas de crecimiento reportadas en este estudio se presentan en la figura 13. En las estaciones más bajas se observó un mayor número de especies agrupadas en pocas formas de crecimiento y a medida que el gradiente altitudinal aumentó un menor porcentaje de especies se agrupó en un mayor número de formas de crecimiento. Nueve de un total de once formas de crecimiento encontradas a lo largo del gradiente están presentes únicamente en páramo.

Tabla 5. Clasificación de las formas de crecimiento encontradas a lo largo del gradiente altitudinal en el complejo paramuno La Cocha-Patascoy. En cada caso se presenta una especie representativa presente en el área de estudio (Cleef y Cornelissen, 2015).

	Forma de crecimiento	Especie representativa
1	Arbusto	<i>Miconia nodosa</i>
2	Arbolito	<i>Gynoxis</i> spp.
3	Árbol	<i>Weinmannia engleriana</i>
4	Chusqueoide	<i>Chusquea tessellata</i>
5	Arbustillo	<i>Pernettya prostrata</i>
6	Roseta caulirrosula	<i>Blechnum loxense</i>
7	Gramineas sueltas	<i>Carex</i> sp.
8	Roseta acantirosula	<i>Puya</i> sp.
9	Roseta terrestre	<i>Valeriana bracteata</i>
10	Cojín	<i>Oreobolus goeppingeri</i>
11	Macolla	<i>Calamagrostis effusa</i>

La gran variedad de formas de crecimiento observadas en las estaciones más altas (arbustal y herbazal), indican como la estructura de la vegetación cambia de forma gradual con la altitud; desde arbustillos en los límites del bosque, rosetas caulirrosulas (*Blechnum*) en el arbustal y rosetas acantirrosulas (*Puya*) presente únicamente en el páramo (herbazal).

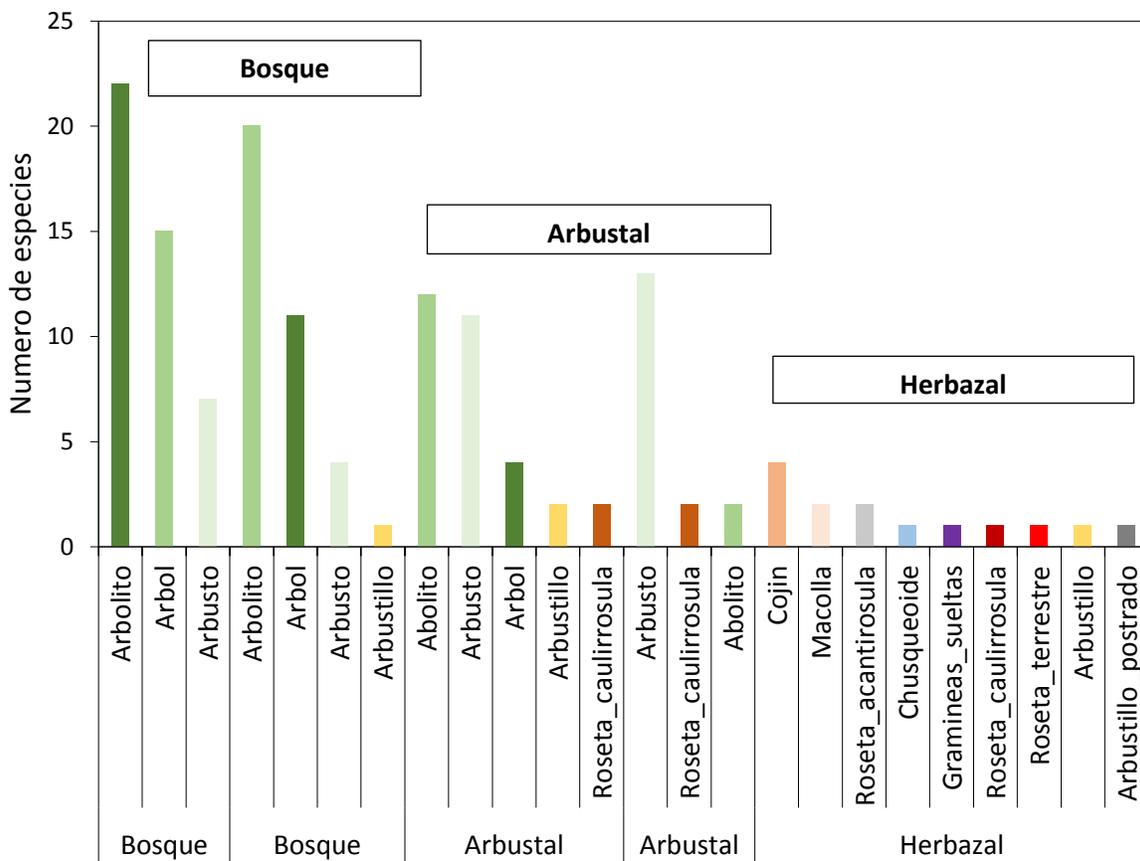


Figura 13. Distribución de frecuencias de las formas de crecimiento encontradas a lo largo del gradiente altitudinal en el Complejo La Cocha Patascoy

8.2. Índices de diversidad funcional y su relación con el gradiente altitudinal.

El segundo objetivo de este estudio consistió en determinar la diversidad funcional de la vegetación, para lo cual calculamos la media ponderada de la comunidad (CWM), la riqueza (FRic) y la dispersión funcional (FDis), en la tabla 7 (Anexo C.) se presentan las correlaciones momento de Perason de los índices de diversidad funcional con el gradiente altitudinal.

8.2.1. Área foliar (AF).

La riqueza funcional (FRic) o la variabilidad en los valores del área foliar fue alta no solo a lo largo de todo el gradiente, sino también en cada franja altitudinal como se muestra en la tabla 3. Asimismo, al contrastar estos valores con el gradiente altitudinal, observamos que la riqueza funcional tiende a disminuir a medida que la elevación aumenta, es decir que existe una menor variabilidad del rasgo en las estaciones más altas (fig. 14).

La dispersión funcional (FDis) o el rango de variación del área foliar, considerando la abundancia relativa de las especies, tuvo una respuesta similar y complementaria con FRic; y mostró una tendencia a disminuir a medida que el gradiente altitudinal aumentó (fig. 14).

La media ponderada de la comunidad (CWM) que representa el valor medio del rasgo, en este caso el para el área foliar mostró una leve tendencia a disminuir con el gradiente altitudinal (fig.

14), sin embargo el coeficiente de correlación de Pearson indicó que la correlación entre CWM y la altitud no es significativa. Los resultados del coeficiente de correlación de Pearson de los índices de diversidad funcional para todos los rasgos funcionales frente al gradiente altitudinal se muestran en la tabla 7 (Anexo C).

1.1.1. Área foliar específica (AFE).

La variabilidad (FRic) en los valores del área foliar específica fue alta en todas las estaciones a lo largo del gradiente altitudinal (tabla 3) y al contrastar estos resultados con el gradiente altitudinal el coeficiente de correlación de Pearson no indicó una relación significativa entre estas variables (fig. 14), pero si es posible observar una tendencia a disminuir a medida que aumenta el gradiente altitudinal.

Por el contrario la dispersión funcional (FDis) para este rasgo presentó un menor rango de variación en las estaciones de arbustal en comparación con las estaciones de bosque y páramo. Hubo una correlación negativa de significancia entre FDis y la altitud, indicando que a medida que la elevación aumenta el rango de variabilidad del rasgo AFE disminuye.

La media ponderada de la comunidad (CWM) para este rasgo (AFE) también presentó una relación negativa con el gradiente altitudinal, indicando que el valor medio del rasgo disminuye cuando la altitud aumenta.

Figura 14. Variación de la diversidad funcional (FRic, FDis y CWM) a lo largo del gradiente altitudinal para cada uno de los rasgos funcionales área foliar (AF), área foliar específica (AFE) y contenido de materia seca (CMS) en el complejo paramuno La Cocha Patascoy. Con asterisco (*) se muestran las correlaciones con significancia estadística.

1.1.2. Contenido foliar de materia seca (CMS).

La riqueza funcional o la variabilidad del rasgo CMS presento una tendencia a disminuir a medida que el gradiente altitudinal aumentó, igualmente la dispersión funcional para este rasgo disminuyó con la elevación (fig 14). La media ponderada de la comunidad (CWM) se correlacionó positivamente con el gradiente altitudinal, indicando que el valor medio del contenido de materia seca aumentó con la elevación.

9. DISCUSIÓN.

La distribución de los rasgos funcionales de la comunidad de plantas en el complejo paramuno La Cocha Patascoy, presentó alta variabilidad a lo largo del gradiente altitudinal y en cada una de las estaciones establecidas dentro del muestreo. Parte de la variabilidad de estos rasgos está condicionada en gran medida por la historia filogenética de las distintas especies, sin embargo, la alta variabilidad en los rasgos funcionales en las comunidades vegetales es debida probablemente a la amplia plasticidad fenotípica de las especies en respuesta a interacciones bióticas y abióticas locales (Hulshof y Swenson, 2010).

Por su parte, Wright et al. (2004); Ackerly y Cornwell, (2007), han encontrado relación entre la variabilidad interespecifica en los rasgos foliares funcionales con la variación climática, la geología, la altitud, la latitud y la amplitud de nicho. Mientras que la variabilidad intraespecifica de estos rasgos ha sido correlacionada por Lambrecht y Dawson, (2007) con diferencias de microhabitat en la topografía, la pendiente, la disponibilidad de humedad del suelo y la insolación . Adicionalmente Gimenez-Benavides y Montserrat-Marti, (2008) consideran que los gradientes altitudinales con algún grado de estrés ambiental y perturbación son importantes motores que determinan la variabilidad morfológica de las plantas.

1.2. Rasgos funcionales y los factores ambientales del gradiente altitudinal.

Se presentaron asociaciones significativas entre los rasgos funcionales área foliar específica, contenido de materia seca y densidad de madera con las condiciones ambientales del gradiente altitudinal. Al respecto Korner (2007) sostiene que el gradiente altitudinal influye en el

funcionamiento de las especies mediante la modificación de los patrones de temperatura, precipitación y humedad, restringiendo la distribución y diversidad de los rasgos. En consecuencia, debido a la respuesta diferencial de los rasgos funcionales medidos en este estudio ante el gradiente, consideramos importante analizar cada rasgo por separado.

1.2.1. Área foliar (AF)

Aunque el área foliar no presentó una respuesta significativa frente a las variables ambientales del gradiente altitudinal y tampoco fue posible evidenciar un patrón determinante en la distribución de este rasgo, si es importante mencionar como los valores del rasgo disminuyen con la elevación y llegan a ser mínimos en las estaciones medias (arbustal), esta reducción de tamaño es una de las estrategias más comúnmente observadas en las especies para tolerar y resistir el estrés (Cavieres y Piper, 2004). Esta tendencia de disminuir en tamaño conforme aumenta la altitud, también ha sido reportada por Briceño, Azócar, Fariñas y Rada, (2000) en regiones intertropicales.

La falta de relación entre las variables podría hacer pensar que el área foliar es un rasgo que no brinda mucha información con relación a las variables medidas en este estudio, debido a su alta variación. Estos resultados concuerdan con lo reportado por Pescador et al. (2015), quienes sugieren que la falta de respuesta en relación a este rasgo puede deberse a una alta variabilidad en los valores del mismo dentro de las comunidades, lo cual es evidente si tenemos en cuenta que

a lo largo del gradiente podemos encontrar tanto especies microfilas del género *Weinmannia* o *Xenophyllum* como especies de hojas más grandes de los géneros *Shefflera* y *Espeletia*.

Asimismo, es probable que a nivel de especie la variabilidad en el área foliar sea mayor; algunos estudios realizados en Venezuela para *Polylepis sericea* así lo demuestran, en un gradiente entre 3000 a 4500m el área foliar se reduce en un 8% con el aumento de la altitud, reflejando las adaptaciones de esta especie para establecerse en el límite superior del bosque (Colmenares-Arteaga, Rada y Luque, 2005). De igual manera en poblaciones de *Lupinus* que crecen a lo largo de un gradiente altitudinal en la Cordillera de Mérida (Venezuela), el tamaño de la hoja disminuyó con el aumento de la altitud y se presentaron diferencias anatómicas adicionales, haciendo evidente el efecto de la presión ambiental (bajas temperaturas o estrés hídrico) sobre la estructura de la planta (Briceño et al. 2000).

1.2.2. Área foliar específica (AFE) y Contenido de materia seca (CMS).

Muchos estudios han mostrado que las plantas modifican su morfología a lo largo de gradientes altitudinales como estrategia para mitigar las condiciones climáticas limitantes (Körner, 2003). El tamaño foliar como se lo mencionó anteriormente, el área foliar específica (AFE) y el contenido de materia seca (CMS) son ejemplos de estas modificaciones comúnmente asociadas con gradientes altitudinales y que a su vez presentan relación con el aumento del estrés hídrico, la radiación y la disminución en la temperatura producto de la elevación (Carlquist, 1994).

Leuschner (2000) señala que en el páramo, la mayoría de las especies vegetales presentan áreas foliares específicas reducidas; hojas suculentas, algunas de tipo coriáceo y baja concentración de nutrientes por unidad de peso y adicionalmente gran variedad de formas y tamaños que corresponden a un mecanismo para reducir la competencia entre organismos (Cabrera y Ramírez, 2014). En contraste a elevaciones más bajas (estaciones de bosque) para este estudio, las plantas tienden a presentar hojas mesófilas, relativamente delgadas y con concentraciones mayores de nutrientes foliares por unidad de peso seco (Crawley, 1986).

Se observó una respuesta significativa del área foliar específica con relación al gradiente de temperatura y humedad y del contenido de materia seca (CMS) con el gradiente altitudinal, tal como se reportan en otros estudios (Kitayama y Aiba, 2002), evidenciando las estrategias conservativas de las plantas frente a las condiciones propias del páramo, que se caracterizan por una alta inversión en estructuras resistentes que disminuyen el riesgo por herbivoría y descomposición e incrementan la longevidad de las hojas (Westoby, 1998), probablemente como una presión selectiva para mantener bajas las tasas de adquisición de recursos en ambientes extremos (Bresson, Vitasse, Kremer y Delzon, 2011). Al respecto Edwards y Grubb, (1982) sugieren que las paredes celulares de las hojas pueden ser más gruesas con el fin de protegerlas de infecciones por hongos en entornos fríos y húmedos.

Además de la temperatura, otros factores pueden ser responsables de la reducción en los valores del área foliar específica con el incremento en la altitud, por ejemplo; el suministro limitado de agua para la conductancia hidráulica de los tallos que impondría una reducción en el tamaño

foliar y en el área foliar específica, el aumento en la frecuencia de heladas con la altitud, donde pequeñas hojas pueden sufrir menos daño por heladas que hojas anchas, y finalmente poca disponibilidad de nutrientes como nitrógeno y otros que a altas altitudes pueden no estar disponibles.

El área foliar específica y el contenido de materia seca presentan una relación compensatoria (trade-off), de manera que mientras más alta sea el AFE, más baja será la el CMS (Garnier et al. 2004). Además, el área foliar específica está relacionada con determinados rasgos fisiológicos; se ha encontrado que especies con valores altos de AFE presentan concentraciones altas de componentes citoplasmáticos como proteínas, minerales, ácidos orgánicos y nitrógeno, además de presentar altas tasas de actividad fotosintética (Poorter, 2000). En cambio, aquellas especies con bajos valores de AFE poseen más componentes en la pared celular como la lignina, lo cual hace a las hojas más duras y menos apetecibles para los herbívoros (Poorter, 2000).

Los resultados del presente estudio están de acuerdo con varias investigaciones que relacionan el área foliar específica y el contenido de materia seca con las condiciones ambientales de un gradiente altitudinal; Pescador et al. (2015), encontraron que los valores en las características foliares como área foliar específica (AFE) en *Festuca curvifolia* tienden a disminuir con la altitud. Sin embargo, otros estudios en *Vaccinium* sugieren que la variación en las características foliares a lo largo de gradientes ambientales parecen ser específicas para cada especie; es decir, cada especie presenta un patrón propio de comportamiento. Al respecto Wilson (1999), plantea que el área foliar específica, por vincular dos mediciones (área y espesor) tiene una alta

variabilidad entre los individuos de una comunidad y que tal variación podría ser consecuencia de la variabilidad genética o de la plasticidad fenotípica de las plantas en respuesta a las condiciones ambientales específicas de cada lugar.

A pesar de las diversas investigaciones que evidencian los cambios en los rasgos foliares y las estructuras morfo-anatómicas con el incremento de la altitud, aún existe mucha controversia al respecto debido principalmente a la variabilidad en la respuesta de los rasgos frente a las diferentes condiciones del ambiente. En este sentido, Carlquist (1994), señala la importancia de realizar más estudios que evalúen los cambios morfoanatomicos de las especies a lo largo de gradientes altitudinales, en zonas montañosas tropicales, ya que es poco lo que se conoce acerca de sus adaptaciones y de la ecología funcional de las especies y sus interacciones bióticas como competencia o factores genéticos (Dubuis, 2008).

1.2.3. Densidad de madera (DM)

A diferencia de los anteriores rasgos funcionales medidos en este estudio, la densidad de madera presentó una leve variación a lo largo del gradiente altitudinal y se correlacionó positivamente con el porcentaje de humedad, el cual aumentó con la elevación. Los resultados presentados en esta investigación, concuerdan con estudios realizados por Williamson (1984), quien reportó que la densidad de madera en bosques tropicales de alta montaña es más alta que en bosques de tierras bajas, y sugiere que puede deberse a las tensiones mecánicas causadas por el impacto del viento sobre los árboles, en donde valores altos en la densidad de madera brindarían mayor resistencia a los árboles. Al respecto Baker et al. (2004), sugieren que los cambios en el

ambiente hacen que las especies y sus características se adapten a ciertos tipos de estrés y que por lo tanto sea beneficioso para especies de zonas elevadas disponer de altas densidades de madera para mejorar la estabilidad y así disminuir el riesgo de perder el carbono acumulado.

Es probable que en la zona de estudio la variación térmica y los fuertes vientos tengan influencia en los valores de densidad de madera, provocando que algunos árboles de baja densidad tengan menos posibilidades de sobrevivir. De acuerdo con Engler, Guisan y Rechsteiner (2004) el efecto de la fuerza del viento en bosques de niebla, determina que únicamente el 52% de los árboles crezcan en posición vertical a los 3000m de elevación, por lo tanto, los cambios en la densidad de madera son el resultado de cambios en las condiciones ambientales (viento, temperatura o humedad) que influyen a este rasgo y que cambian con la elevación. En relación con estas implicaciones Davis et al. (1999) sugieren que los árboles tienden a tener una mayor densidad de madera cuando se producen temperaturas de congelación.

Como se puede inferir, la densidad de madera es un atributo variable que puede cambiar según la zona geográfica, el clima, la edad del árbol, la velocidad de crecimiento, las diferencias genéticas, la disponibilidad de nutrientes y la historia evolutiva (Goche et al., 2011). De esta manera, individuos de una misma especie que se desarrollen en la misma zona, pero bajo condiciones que difieran en cuanto a altitud, humedad y/o composición, pueden tener diferencias notables en cuanto a su densidad en la madera (Goche et al., 2011; Valencia y López, 1999). Entonces a pesar de que la densidad de madera es propia de cada especie vegetal, depende de la cantidad y tipo de elementos celulares que la constituyen (Martínez y Borja, 2005). La mayoría

de las propiedades físicas y mecánicas de la madera como: la dureza, el peso, la resistencia al impacto y a la abrasión están directamente relacionadas con la densidad; asimismo estas características se asocian con las condiciones climáticas que prevalecen en la región donde los individuos crecen (Rodríguez et al. 2015).

Contrario a los resultados del presente estudio Liu y Nushiro (2003) reportaron alta variabilidad en la densidad de madera en una especie de amplia distribución como *Dodea viscoa* y ninguna relación de este rasgo con la elevación. Igualmente en estudios realizados en *Buddleja cordata*, Aguilar-Rodriguez, Terrazas y Lopez-Mata (2006), no identificaron un patrón de distribución de la densidad de madera con el gradiente altitudinal, y sugieren que en algunas especies la variación latitudinal o altitudinal en la anatomía de la madera no esta controlada por los gradientes ecológicos.

Si bien es cierto que en los ecosistemas tropicales el rango de variabilidad en la densidad de madera es amplio y está influenciado por muchos factores entre ellos la altitud, Baker et al. (2004) sostienen que la elevación puede tener una influencia limitada sobre las especies y afirma que el factor más importante en la determinación de la densidad de la madera es la filogenia. En efecto, aún no existe un consenso general acerca de los factores que influyen en la densidad de madera por lo que sigue siendo necesario continuar recopilando información, ya que en cada región, diferentes condiciones ambientales están determinando la variabilidad de este rasgo.

Los altos valores en la densidad de madera en las estaciones de arbustal o transición reportados en este estudio, se consideran una característica ecológica relevante para la supervivencia de las plantas en estos bosques. Esta propiedad junto con valores bajos en el área foliar específica y valores altos en el contenido de materia seca en las hojas a altas altitudes, reflejan las estrategias conservativas de la vegetación dominante en estos ecosistemas. Según Kühner y Kleyer (2008), tanto especies conservativas como adquisitivas pueden coexistir en el mismo sitio, sin embargo las especies que presentan estrategias conservativas se caracterizan por presentar un contenido de lignina alto en sus hojas, baja proporción de proteínas y nutrientes y por lo tanto alta fuerza tensil (foliar) y baja tasa de crecimiento (Díaz et al. 2006).

Igualmente la densidad de madera es un rasgo importante como respuesta a los procesos de perturbación, efecto que se observa en el crecimiento lento o rápido de las especies (Woodcock y Shier 2002). Entre más densa es la madera su crecimiento es más lento, pero su resistencia y longevidad son mayores almacenando carbono durante más tiempo; a mayor tasa de crecimiento menor densidad (BarajasMorales et al. 1997).

1.2.4. Formas de crecimiento.

Los resultados de esta investigación permiten sugerir que las formas de crecimiento encontradas en el complejo paramuno presentan un patrón de distribución en función del gradiente altitudinal, ya que el número, proporción e identidad de las mismas varió notablemente, evidenciando el efecto de la altitud sobre esta característica vegetativa. Desde la zona de transición (arbustal) hasta el páramo (herbazal) la diversidad de formas de crecimiento aumento considerablemente,

encontrando un total de nueve diferentes formas solo en la estación más alta del gradiente (páramo: herbazal).

En la estación de páramo (herbazal) las formas de crecimiento más abundantes fueron cojines, macollas y rosetas terrestres, estos resultados concuerdan con observaciones similares realizadas en los páramos del Ecuador y reportadas por Minaya et al. (2005), estos autores explican la abundancia de estas formas de crecimiento debido a la alta concentración de lignina en las raíces de las plantas. El porcentaje de lignina en las raíces de especies como *Calamagrostis effusa*, *Puya* sp. y *Oreobolus goeppingeri*, tiende a aumentar con la altitud, este polímero fortalece la pared celular de las plantas y juega un papel esencial en el transporte de agua dentro de la planta y en el ciclo del carbono, actuando como sumidero y favoreciendo el secuestro de carbono atmosférico.

En la zona de transición (herbazal) de un total de cinco formas de crecimiento observadas, dos fueron las más abundantes, arbustos y arbolitos. En esta zona se presenta un cambio en la composición de las formas de crecimiento, las formas leñosas se reducen y aparecen rosetas y arbolitos de menor tamaño. Al respecto algunos autores sugieren que muchas de las especies leñosas que carecen de los mecanismos de resistencia al congelamiento no pueden establecerse por encima del límite arbóreo (Piper, et al. 2006). Por otra parte, otros autores plantean que las restricciones hídricas en la alta montaña también podrían estar involucradas en la determinación del límite de crecimiento arbóreo (Cavieres y Piper, 2004; Gieger y Leuschner, 2004). No obstante, cabe mencionar que los diferentes grados de perturbación antrópica que se llevan a

cabo en los transectos evaluados de este tipo de bosques, está influyendo en precisar dicho límite.

Los arbustillos fueron las formas de crecimiento que más amplia distribución presentaron, desde las estaciones de bosque hasta páramo y estuvieron representadas por especies del género *Weinmannia*, *Hypericum* y *Diplostephium*. Acerca de la amplia distribución de esta forma de crecimiento, Squeo, Rada, Azocar y Goldstein (1991), sugieren que las especies características de este rasgo vegetativo presentan un punto de congelación bastante bajo, mostrando mecanismos de resistencia a bajas temperaturas que les permite colonizar ambientes de mayor altitud. En efecto, las especies que comparten una forma de crecimiento similar también comparten respuestas adaptativas similares frente a los principales factores limitantes en un ambiente dado Azócar y Rada (2006).

Los resultados de ésta investigación destacan las complejas relaciones de los rasgos funcionales a lo largo de gradientes altitudinales en bosques altoandinos, los cambios en la composición funcional de las comunidades y las respuestas de las especies a diferentes factores ambientales propios del gradiente. Estos resultados soportan la idea de que el gradiente altitudinal determina la composición funcional de las especies de plantas debida a la alta variación en rasgos como área foliar específica y contenido de materia seca con el aumento de la elevación.

Este estudio mostró una respuesta diferencial de los rasgos funcionales ante las variables ambientales y refuerza la idea de que hay patrones intrínsecos en la asociación de los rasgos de las plantas que determinan las estrategias adquisitivas de las mismas, y que la altitud es un filtro ambiental que determina el conjunto de comunidades y la variación en los rasgos funcionales de las especies (De Bello et al. 2012). Por lo cual, se sugiere evaluar otros rasgos funcionales que brinden respuestas adicionales frente a las condiciones del gradiente y permitan conducir a conclusiones complementarias acerca del funcionamiento de estos ecosistemas. Además las perturbaciones actuales en estos ecosistemas están cambiando la estructura y composición taxonómica y funcional de la vegetación, afectando las propiedades, y el funcionamiento de estos sistemas y sus servicios ecosistémicos.

1.3. Diversidad funcional en el complejo La Cocha-Patascoy.

La diversidad funcional en la vegetación del complejo paramuno La Cocha Patascoy presentó una respuesta variable en cada uno de los rasgos funcionales medidos en este estudio, lo que sugiere que la aproximación desde el punto de vista funcional es un indicador adecuado para cuantificar las relaciones de composición y estructura en los ecosistemas naturales (Mason et al 2005; Zhang 2011).

1.3.1. Riqueza funcional (FRic)

La riqueza funcional para los rasgos área foliar (AF), área foliar específica (AFE) y contenido de materia seca (CMS) decreció con el aumento del gradiente altitudinal. Una baja riqueza funcional indica que algunos de los recursos potencialmente disponibles en el espacio funcional del rasgo para la comunidad no están siendo utilizados y con lo cual se reduce la productividad de las especies (Petchey, 2003). En otras palabras, los valores de los rasgos funcionales aquí evaluados fueron muy similares unos de otros en las estaciones más elevadas del gradiente (arbustal y páramo), donde la riqueza funcional es baja. Esto indica que la capacidad de respuesta de las plantas medida en estos rasgos es limitada, y por lo tanto frente a fluctuaciones ambientales importantes, las plantas de estos ecosistemas tendrán niveles reducidos de amortiguación y serán propensas a verse afectadas por especies invasoras que aprovecharían esos recursos no explotados (Tilman, 1996), en consecuencia ocurre una convergencia funcional de las especies. De acuerdo con algunos autores Villéger et al. (2008) y Mouillot et al. (2013), la riqueza funcional tiende a disminuir en condiciones ambientales extremas.

Lo anterior podría explicar que especies dominantes en las estaciones altas (arbustal y páramo) como *Espeletia pycnophylla* o *Puya* sp., tiendan a mostrar valores similares en algunos rasgos funcionales, es decir, presentan características foliares funcionales semejantes entre sí que pueden relacionarse con una mayor capacidad de almacenar materia (Carbono en los tejidos) o mayor longevidad; esto en respuesta a un mayor grado de estrés que aumenta con la elevación debido a la disminución en la temperatura y en la disponibilidad de nutrientes del suelo (Soethe et al. 2008, Homeier et al. 2010, Lippok et al. 2013).

1.3.2. Dispersión funcional (FDis)

La dispersión funcional para los rasgo área foliar (AF), área foliar específica (AFE) y contenido foliar de materia seca (CMS) de la vegetación del complejo La Cocha Patascoy disminuyó a lo largo del gradiente altitudinal. La dispersión funcional se considera un índice complementario a la riqueza funcional, ya que pondera la abundancia relativa de las especies y como consecuencia de ello presenta un comportamiento semejante. La baja dispersión funcional, que fue característica desde las estaciones de arbustal y páramo, refleja una pequeña de variación en los valores máximos y mínimos de los rasgos, es decir que el rango fenotípico de las especies es limitado, lo cual se explica por un proceso de filtraje ecológico debido a factores abióticos (Cornwell et al. 2006).

Por el contrario, en las estaciones de bosque la dispersión funcional de la vegetación presentó valores altos indicando que en éstas franjas altitudinales otras interacciones estarían

determinando la respuesta de los rasgos, interacciones como la competencia, la explotación de recursos, y la tasa fotosintética o incluso los actuales procesos de perturbación antrópica que se llevan a cabo en la zona (Stubbs y Wilson, 2004 y Grime, 2006).

1.3.3. Media ponderada de la Comunidad (CWM)

Los rasgos funcionales de la vegetación del complejo La Cocha-Patascoy, presentaron una respuesta diferencial con respecto a la media ponderada de la comunidad (CWM), reflejando la naturaleza inherente de cada uno de los rasgos aquí estudiados. La media ponderada (CWM) del área foliar se mantuvo constante a lo largo del gradiente altitudinal, como consecuencia de la alta variabilidad en los tamaños de las hojas en cada franja altitudinal.

En cuanto al valor de éste índice para el área foliar específica, los resultados reflejan una correlación negativa con el gradiente altitudinal, presentándose bajos valores de AFE en las estaciones de arbustal y herbazal y valores más altos en las estaciones de bosque. Mientras que el valor de la media (CWM) para el contenido foliar de materia seca presentó una correlación positiva con la elevación, con valores de este rasgo mayores a altas altitudes (arbustal y páramo) y menores en estaciones bajas (bosque). La respuesta de éste índice para estos dos últimos rasgos (AFE y CMS) refleja las estrategias conservativas de las plantas (especies de sucesión tardía, crecimiento lento y que tienden a conservar sus recursos) cuando las condiciones ambientales se vuelven extremas (Thiffault, et al. 2006).

Las condiciones abióticas determinan fuertemente la composición funcional de las comunidades; el clima, el suelo y la estructura del bosque favorecen diferentes estrategias ecológicas en las plantas; suelos pobres y con estrés hídrico favorecen especies que posean estrategias de conservación de recursos, mientras que suelos fértiles y una alta disponibilidad de agua lo harán para especies de crecimiento rápido (Grime 1974). Los resultados de esta investigación son un indicador importante de las interacciones entre filtros bióticos y abióticos en las comunidades; las especies que se establecen en una comunidad no sólo deben tolerar las condiciones abióticas locales sino también hacer frente a las interacciones con otras especies (competencia), y con otros organismos (herbívora o patógenos del suelo) (Lortie et al. 2004).

1.4. Zona de transición.

En la zona de transición la respuesta de los rasgos funcionales frente a los factores ambientales analizados presentó alta variabilidad. Por su parte, los índices de diversidad funcional FDis, FRic y CWM medidos en este estudio en la franja de transición que corresponde a arbustal (3300 – 3400m aprox) presentaron picos altos de diversidad funcional. Al respecto Xu y Zhang (2008) sugieren que estos picos de diversidad pueden deberse entre otros aspectos al aumento en los niveles de precipitación, factor clave para el crecimiento de ciertas especies de plantas, o probablemente a las condiciones de humedad que serían más adecuadas para el establecimiento de determinadas especies vegetales (Xu et al. 2007), e incluso a la congruencia de especies tanto de páramo como de bosque, sin que esto quiera decir que la diversidad funcional varié conjuntamente con la diversidad de especies en los ecosistemas naturales (Hooper, et al. 2005).

Bello et al. (2009) consideran que el aumento o disminución de la diversidad funcional en algunas elevaciones de los gradientes altitudinales depende en gran medida de los patrones específicos de interacción entre las comunidades, las especies y sus entornos. Adicionalmente, la alta diversidad vegetal de los Andes tropicales hace más complejo determinar los patrones funcionales de estos ecosistemas, pues es necesario considerar aspectos como la variabilidad intra e interespecifica de las especies vegetales, que podría estar influyendo en las respuestas funcionales a nivel de comunidad en los ecosistemas de alta montaña.

Kraft et al. (2008) señalan la necesidad de realizar más esfuerzos para desarrollar trabajos en distintos ecosistemas y poder lograr un acercamiento con el fin de determinar aspectos concluyentes del rol de estos y otros rasgos en los ecosistemas tropicales, ya que la variación en los rasgos funcionales en ecosistemas tropicales aún sigue siendo tema de discusión (Hernandez-Calderón, et al. 2014).

Finalmente, en este estudio se probaron varios índices de diversidad funcional que mostraron respuestas diferenciales frente al gradiente altitudinal, en relación con el rasgo funcional medido en las comunidades vegetales, esta diversidad de respuestas apoyan lo planteado por Xu y Zhang, (2008) y Zhang, (2011), quienes consideran que la elevación es un factor ambiental clave que afecta la estructura de las comunidades, la diversidad y la distribución de las especies.

CONCLUSIONES

- Este estudio proporciona una base de datos de fácil acceso y gran relevancia en programas destinados a la cuantificación de los rasgos funcionales de la vegetación de bosques altoandinos y páramos.
- El estudio de la composición funcional en la vegetación del complejo La Cocha Patascoy, permitió determinar que el gradiente altitudinal influye en el funcionamiento de la especies restringiendo la distribución y diversidad de los rasgos funcionales.
- Los rasgos área foliar específica (AFE) y contenido de materia seca (CMS) tuvieron una respuesta diferencial frente al gradiente altitudinal, mientras los valores de AFE disminuyeron con la elevación, el CMS aumentó, haciendo evidente las estrategias conservativas de las plantas en el complejo.
- A pesar del amplio rango de variabilidad reportado para la densidad de madera en ecosistemas tropicales, en este estudio se reporta que la altitud tiene influencia en la determinación de este rasgo; a mayor elevación mayor densidad de madera en los árboles, ofreciendo mayor resistencia y estabilidad y disminuyendo el riesgo de perder el carbono acumulado.

- Las condiciones ambientales de los ecosistemas (temperatura y humedad) están influenciando los atributos de las especies y la composición de los rasgos funcionales en la vegetación del complejo paramuno La Cocha Patascoy.

Las formas de crecimiento encontradas en el complejo presentaron un patrón de distribución en función del gradiente altitudinal, ya que el número, proporción e identidad de las mismas varió con la elevación, evidenciando el efecto de la altitud sobre esta característica vegetativa.

- La variación en la respuesta de los tres componentes de diversidad funcional (FRic, FDis y CWM) en el complejo, y los picos de diversidad en la zona de transición sugieren que el análisis desde el punto de vista funcional es un buen indicador para cuantificar y evidenciar la estructura de las comunidades y sus relaciones con los factores ambientales.

RECOMENDACIONES

- Realizar estudios complementarios que evalúen la variabilidad intra e interespecífica de los rasgos funcionales en la vegetación del complejo La Cocha Patascoy.
- Complementar los estudios de diversidad biológica existentes con análisis de diversidad funcional con el fin de ofrecer otra alternativa para el análisis de los procesos ecológicos.
- Desarrollar trabajos en ecosistemas tropicales de alta montaña enfocados al análisis de la diversidad funcional, incluyendo otros rasgos que pueden completar el análisis en gradientes altitudinales, debido a que aún existe poca información para los Andes tropicales.

LITERATURA CITADA

- Ackerly D.D. & Cornwell, W.K. (2007). A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10, 135-145.
- Ackerly, D. (2004). Functional strategies of Chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, 74, 25-44.
- Ataroff, M. (2001). Venezuela. En Kappelle, M., Brown, A. (Eds). *Bosques Nublados del Neotrópico*. Editorial IMBIO (pp. 397-442). Costa Rica.
- Andressen, R., Ponte, R. (1973). Estudio integral de las cuencas de los Ríos Chama y Capazón. Universidad de Los Andes Facultad de Ciencias Forestales, Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales. Mérida Venezuela.
- Arzac, A., Chacón-Moreno, E., Llambí L., Dulhoste, R. (2011). Distribución de formas de vida de plantas en el límite superior del ecotono bosque paramo en los andes tropicales. *Ecotrópicos*, 24, 26-46.
- Bader, M. (2007). Tropical alpine treelines: how ecological processes control vegetation patterning and dynamics. Tesis de Doctorado. Universidad de Wageningen. Wageningen, Holanda.
- Bader, M.Y., Rietkerk, M., Bregt, A.K. (2007). Vegetation structure and temperature regimes of tropical alpine treelines. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 39, 353-364.

- Baldocchi, D.D., L. Xu., N.Y. Kiang. (2004). How plant functional-type, weather, seasonal drought, and soil physical properties alter water and energy fluxes of an oak-grass savanna and an annual grassland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 123, 13-39. doi:10.1016/j.agrformet.2003.11.006.
- Bresson, C., Vitasse, Y., Kremer, A., Delzon, S. (2011). To what extent is altitudinal variation of functional traits driven by genetic adaptation in European oak and beech?. *Tree Physiology* 25, 1–11 doi:10.1093/treephys/tpr084.
- Cabrera, M. & Ramírez, W. (Eds). (2014). Restauración ecológica de los páramos de Colombia. Transformación y herramientas para su conservación. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C. Colombia. 296 pp.
- Cavelier, J. (1996). Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in wet tropical mountains. En S.S. Mulkey, R.L. Chazdon & A.P. Smith (Eds). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, (pp. 399-436). New York.
- Cavieres, L.A. & Piper, F. (2004). Determinantes ecofisiológicos del límite altitudinal de los árboles. En: H.M. Cabrera (Ed). *Fisiología ecológica de plantas: Ediciones de la Universidad Católica de Valparaiso*. (pp. 221-234). Valparaiso.
- Cavieres, LA. (2000). Variación morfológica de *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae) a lo largo de un gradiente altitudinal en Chile central. *Gayana Botánica*, 57, 89-96.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Folster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.P., Nelson, B.W., Ogawa, H., Puig, H., Riera, B., Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145, 87-99.

- Crawley, M. J. (ed.) (1986). *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 496 pages. ISBN 0-632-01365-X.
- Cornelissen, J.H.C.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Díaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, H. Poorter. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335-380.
- Cornwell, W.K., Schwilk, D.W., Ackerly, D.D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87, 1465-1471.
- Cowling, R., Esler, K., Midgley, G., Honing, M. (1994). Plant functional diversity, species diversity and climate in arid and semi-arid southern Africa. *Journal of Arid Environments*, 27, 141-158.
- Davis, S.D., Sperry, J.S., Hacke, U.G. (1999). The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing, *American journal of botany*, 86, 1367-1372.
- De Bello, F., Leps, J., Sebastia, M. (2006). Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography*, 29, 801-810.
- De la Riva, E., Pérez-Ramos, I., Navarro-Fernández, C., Olmo, M., Marañón, T., Villar, R. (2014). Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. *Ecosistemas*, 23, 82-89. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.11.
- Desalegn, W., Beierkuhnlein, C. (2010). Plant species and growth form richness along altitudinal gradients in the southwest Ethiopian highlands. *Journal of Vegetation Science*, 21, 617-626.

- Diaz, S., Cabido, M. (1997). Plant functional types and ecosystem function in relation to global change: a multiscale approach. *Journal of Vegetation Science*, 8, 463-474.
- Fearnside, P. M. (1997). Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 90, 59-87.
- Garnier, E.; Cortez, J.; Billés, G.; Navas, M.; Roumet, C.; Debussche, M.; Laurent, G.; Blanchard, A.; Aubry, D.; Bellmann, A.; Neill, C.; Toussaint, J. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630-2637.
- Gieger, T., Leuschner, C. (2004). Altitudinal change in needle water relations of *Pinus canariensis* y possible evidence of a drought-induced alpine timberline on Mt. Teide, Tenerife *Functional Ecology of Plants*, 199, 100-109.
- Gimenez-Benavides, M.R., & Montserrat-Marti, G. (2008). Replacement of species along altitude gradients: the role of branch architecture. *Annals of Botany*, 102, 953-966.
- Goche T., Velázquez M., A., Borja de la Rosa, A., Capulín G., Palacios M. (2011). Variación radial de la densidad básica en *Pinus patula* Schltdl. et Cham. de tres localidades en Hidalgo. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 2, 7, 71-78.
- Grace, J.C. (1987). Climatic tolerance and the distribution of plants. *New Phytologist*, 106, 113-130.
- Grime, J.P. (1997) Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science*, 277, 1260-1261.

- Grime, P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17, 255-260.
- Hedberg, O. (1992) Afroalpine vegetation compared to paramo: convergent adaptations and divergent differentiation. Academic Press, London.
- Henrik Balslev, H., Kahn, F., Millan, B., Svenning, J-C., Kristiansen, T., Borchsenius, F., Pedersen, D., Eiserhardt, W.L. (2011). Species Diversity and Growth Forms in Tropical American Palm Communities. *The Botanical Review*, 7, 381–425. DOI 10.1007/s12229-011-9084-x.
- Hodkinson, I.D. (2005). Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biology Review*, 80:489–513. doi:10.1017/S1464793105006767
- Homeier J, Breckle SW, Gunter S, Rollenbeck RT, Leuschner C. (2010). Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species rich Ecuadorian montane rain forest. *Biotropica*, 42, 140-148.
- Homeier J., Breckle SW., Gunter S., Rollenbeck RT., Leuschner C. (2010). Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species rich Ecuadorian montane rain forest. *Biotropica*, 42, 140-148.
- Hulshof, C.M., & Swenson, N.G. (2010). Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology*, 24, 217–223. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01614.x
- Körner, C. (2003). *Plant Alpine Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlín. 349 p.

- Kühner, A. & Kleyer, M. (2008). A parsimonious combination of functional traits predicting plant response to disturbance and soil fertility. *Journal of Vegetation Science*, 19, 5, 681-692.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299 - 305.
- Lavorel, S., Grigulis K., Lamarque, P., Colace, M., Garden, D., Girel, J., Pellet, G., Douzet, R. (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology* 2011, 99, 135-147. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01753.
- Leuschner, C. (2000). Are high elevations in tropical mountains arid environments for plants?. *Ecology*, 81, 5, 1425–1436.
- Loreau, M. (2000). Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical developments. *Oikos*, 91, 3-17.
- Marks, C.O., M.J. Lechowicz. (2006). A holistic tree seedling model for the investigation of functional trait diversity. *Ecological Modeling*, 193, 141-181.
- Martínez. J., Borja de la Rosa, A. (2005). Características tecnológicas de la madera de palo morado (*Peltogyne mexicana* Martínez) de Tierra Colorada, Guerrero, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 11, 1, 78-82.
- Meinzer, F.C. (2003). Functional convergence in plant response to the environment. *Oecologia*, 134, 1-11.

- Minayaa, V., Corzoa, G., Romero-Saltos, H., van der Kwasta, J., Lantingae, E., Galárraga-Sánchez, E., Mynetta, A. (2015). Altitudinal analysis of carbon stocks in the Antisana páramo, Ecuadorian Andes. *Journal of Plant Ecology*, 1-34.
- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. (2012). Complejo de Páramos La Cocha-Patascoy Distrito Nariño-Putumayo Sector Nariño-Putumayo. Convenio Interadministrativo de Asociación (105) 11-103.
- Molau, U. (2004). Mountain biodiversity patterns at low and high latitudes. *Ambio*, 13, 24- 28.
- Morales M., Otero J., Van der Hammen T., Torres A., Cadena C., Pedraza C., Cárdenas L. (2007). Atlas de páramos de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. (pp. 205-208). Bogotá.
- Mouchet, M., Villeéger, A., Mason, N., Mouillo, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, 867-876. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.0169.
- Mouillot, D., Graham, N., Villéger, N. Mason, N., Bellwood, D. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 167-177.
- Pescador, D., de Bello, F., Valladares, F., Escudero, A. (2005). Plant Trait Variation along an Altitudinal Gradient in Mediterranean High Mountain Grasslands: Controlling the Species Turnover Effect. *PLoS One*, 10, 1-16.

- Petchey, O.L. (2003). Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. *Oikos*, 101, 2, 323-330.
- Poorter, H. & Nagel, O. (2000). The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Plant Physiology*, 25, 595-607.
- Piper, F., Cavieres, L., Reyes-Díaz, M., Corcuera, L. (2006). Carbon sink limitation y frost tolerance control performance of the tree *Kagenackia angustifolia* (Rosaceae) at the treeline in Central Chile. *Plant Ecology*, 185, 29-39.
- Puentes, J. (2010). Patrones y mecanismos de establecimiento de dos especies leñosas en la transición entre el bosque paramero y el páramo en los Andes tropicales. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical, Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- Rahbek, C. (1995). The elevational gradient of species richness a uniform pattern. *Ecography*, 18, 200–205.
- Ramsay, P., Oxley, E. (1997). The growth form composition of plant communities in the ecuadorian páramos. *Plant Ecology*, 131, 173-192.
- Ramsay, P.M., Oxley, E.R.B. (1997). The growth form composition of plant communities in the ecuadorian páramos. *Plant Ecology*, 131, 173-192.
- Reyes, G., Brown, S., Chapman, J., Lugo, A.E. (1992). Wood densities of tropical tree species. General Technical Report SO-88. USDA Forest Service, Southern Forest Experiment Station, New Orleans, Louisiana, USA.

- Ricotta, C., Moretti, M. (2011). CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia*, 167, 181-8. doi: 10.1007/s00442-011-1965-5.
- Rodríguez, A., Ramíre, A., Palacios J., Fuentes, T., Silva, G., Saucedo, C. (2015). Características anatómicas, físico-mecánicas y de maquinado de la madera de mezquite (*Prosopis velutina* Wooton). *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 6, 28, 156-173.
- Rowe, N., Speck, T. (2005). Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New Phytologist*, 166, 61-72.
- Sanders, N.J. (2002). Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography*, 25, 25-32.
- Sklenar, P., Ramsay, P.M. (2001) Diversity of Zonal Paramo Plant Communities in Ecuador. *Diversity and Distributions*, 7, 113-124.
- Soethe, L., Engels, C. (2006). The vertical pattern of rooting and nutrient uptake at different altitudes of a south Ecuadorian montane forest. *Plant and Soil*, 286, 287-299.
- Squeo, F.A., Rada, F., Azocar, A., Goldstein, G. (1991). Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: Is it equally represented in species with different plan heigh? *Oecologia*, 86, 378-382.
- Stubbs, W., Bastow, J. (2004). Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92, 557-567.
- Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Diaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D.U., Jackson, S.T., Navas, M.L. (2008). Scaling environmental change through

- the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biol.* 14, 1125-1140.
- Tilman, D. (1996). Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, 77, 350-363.
- Villéger S., Mason N., Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290-301.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., Wright, I.J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125-159.
- Wilson, P.J., Thompson, K., Hodgson, J.G. (1999) Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155-162.
- Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., Condit, R., Hubbell, S.P. (2003). Shade tolerance, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology*, 84, 3174-3185.

ANEXOS.

ANEXO A.

Tabla 4. Resultados correlaciones y *p*-valor entre variables ambientales y rasgos funcionales, área foliar (AF), área foliar específica (AFE) y contenido de materia seca (CMS), con asterisco (*) se muestran las correlaciones significativas.

Rasgos funcionales	Variables	<i>r</i>	<i>p</i>
Área foliar (AF)	Altitud	-0,1065	0,1693
	Temperatura	0,0973	0,2098
	Humedad	-0,0599	0,4407
Área foliar específica (AFE)	Altitud	-0,0877	0,258
	Temperatura	0,194 *	0,0117
	Humedad	-0,209 *	0,0064
Contenido materia seca (CMS)	Altitud	0,268 *	0,0004
	Temperatura	0,0013	0,9871
	Humedad	-0,1245	0,1077
Densidad de madera (DM)	Altitud	0,090	0,347
	Temperatura	-0,104	0,277
	Humedad	0,264 *	0,005

ANEXO B.

Tabla 6. Rasgos vegetativos: Tipos de formas de crecimiento tomadas como referencia para este estudio (Cleef y Cornelissen, 2015).

Formas de crecimiento	Especie representativa
1. Graminoides	
Macollas	<i>Calamagrostis, Cortaderia, Festuca, Agrostis, Ortachne, Sporobolus lasiophyllus, Bulbostylis tropicalis, Rhynchospora</i>
Gramineas sueltas	<i>Bromus, Anthoxanthum, Alopecuris aequalis, Vulpia</i>
2. Hierbas	
	<i>Senecio, Rumex acetosella, Valeriana pilosa, Halenia, Gentianella, Gentiana sedifolia, Conyza, Moritzia, Epidendrum, etc</i>
Hierbas prostradas	<i>Laestadia, Lupinus verjonensis, Draba sericea, Lachemilla mandoniana, Nertera granadensis.</i>
Hierbas erectas	<i>Orchidaceae, Jamesonia</i>
3. Chusqueoides	
	<i>Chusquea, Aulonemia, Neurolepis = Chusquea</i>
4. Rosetas	
Rosetas con un solo tronco (caulirrosulas)	<i>Espeletia, Espeletiopsis, Coespeletia, Ruilopezia, Paramiflos, Draba hammenii, Paepalanthus lindenii, Blechnum loxense, B auratum, B. schomburgkii, Rumex tolimensis</i>
Troncos ramificadas	<i>Libanothamnus.</i>
Rosetas terrestres o rosetas basales	<i>Paepalanthus andicola, Castratella, Hypochaeris, Lucilia kunthiana, Oritrophium, Valeriana rigida, Eryngium humile), Theolypteris, Geranio,</i>
Acantirosulas o rosetas terrestres	<i>Puya spp., Eryngium humboldtii</i>
5. Trepadores y bejucos	
	<i>Bomarea, Galium corymbosa, Valeriana clematites, Ditassa, Vicia, Lathyrus</i>

6. Cojines

Plantago rigida, *Distichia muscoides*, *Xyris subulata* var. *breviscapa*, *Oreobolus cleefii*; *Valeriana stenophylla*, *Azorella* spp., *Paepalanthus karstenii*, *P.lodiculoides*, *Eriocaulon*

7. Formas leñosas como arbolitos, arbustos y arbustillos, y arbustillos rastreras

Arbolitos hasta 4-6 m *Oreopanax*, *Schefflera*, *Myrsine dependula*, *Gynoxys* spp., *Polylepis*, *Ageratina theaefolia*, *Berberis*, *Diplostegium revolutum*, *D. rhomboidale*, *Miconia salicifolia*, *Weinmannia*, *Monnina*.

Arbustos hasta 3 m *Ageratina tinifolia*, *Gynoxys*, *Gaultheria anastomosans*, *Hypericum laricifolium*

Arbustillos hasta 1 m *Pernettya prostrata*, *Ugni myricoides*, *Hypericum strictum*, *H. lancioides*, *H. mexicanum*, *Gaultheria erecta*, *Siphocampylus columnae*.

Arbustillos prostrados *Arcytophyllum muticum*, *Vaccinium floribundum* var. *ramosissimum*, *Floscaldasia*, *Baccharis caespitose*, *Disterigma empetrifolium*, *Muehlenbeckia volcanica*

ANEXO C.

Tabla 7. Resultados correlaciones y *p*-valor entre los índices de diversidad funcional riqueza funcional (FRic), dispersión funcional (FDi s), y media ponderada de la comunidad (CWM), para los rasgos área foliar (AF), área foliar específica (AFE) y contenido de materia seca (CMS) y el gradiente altitudinal, con asterisco (*) se muestran las correlaciones significativas.

Índices diversidad funcional	Rasgos funcionales	<i>r</i>	<i>p</i>
Riqueza funcional (FRic)	Área foliar (AF)	-0,399	1,32
	Área foliar específica (AFE)	-0,034	0,88
	Contenido de materia seca (CMS)	-0,291	0,213
Dispersión funcional (FDis)	Área foliar (AF)	-0,248	0,292
	Área foliar específica (AFE)	-0,460*	0,041
	Contenido de materia seca (CMS)	-0,452*	0,045
Media ponderada comunidad (CWM)	Área foliar (AF)	-0,177	0,457
	Área foliar específica (AFE)	-0,562*	0,010
	Contenido de materia seca (CMS)	0,541*	0,014