

MODELACIÓN DEL CARBONO, NITRÓGENO Y AZUFRE EN LA HOJARASCA FOLIAR
DE *Hypericum phellos* Y *Miconia ligustrina* EN UN MATORRAL ALTOANDINO:
PAMPLONA-COLOMBIA

LUIS MIGUEL VERGARA FLÓREZ

UNIVERSIDAD DE PAMPLONA
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
PAMPLONA, COLOMBIA

2019

MODELACIÓN DEL CARBONO, NITRÓGENO Y AZUFRE EN LA HOJARASCA FOLIAR
DE *Hypericum phellos* Y *Miconia ligustrina* EN UN MATORRAL ALTOANDINO:
PAMPLONA-COLOMBIA

LUIS MIGUEL VERGARA FLÓREZ
TRABAJO DE GRADO
PRESENTADO COMO REQUISITO PARA
OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGO

Director:

MIGUEL ANTONIO MURCIA RODRÍGUEZ
Biólogo, MSc. Ecología, Dr. Sci. Prof.
Grupo de investigación: Biología Vegetal
UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Codirectora:

MARTHA PATRICIA OCHOA REYES
Bióloga. MSc. Docencia Universitaria. Prof.
Grupo de investigación: Biología Vegetal
UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

UNIVERSIDAD DE PAMPLONA
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
PAMPLONA, COLOMBIA

2019

AGRADECIMIENTOS

El autor expresa sus más sinceros agradecimientos a:

A la UNIVERSIDAD DE PAMPLONA, por la fiable formación académica y profesional; sumando al programa de Biología, por ofrecerme la oportunidad de participar en diferentes congresos nacionales, simposios académicos, encuentros regionales y nacionales de estudiantes de semillero de investigación durante mi formación como estudiante de Biología.

Al Prof. Biólogo. MSc. Ecología. Dr. Sci. MIGUEL ANTONIO MURCIA RODRÍGUEZ, por su apoyo e infinita paciencia al querer comprender la estadística descriptiva e inferencial implicada en mi trabajo de grado.

Al Profesor. Químico. MSc. FQ teórica computacional, JORGE RICARDO QUINTERO SAUMETH, por su contribución crítica y valiosísima durante mi formación académica. Además, agradezco por las enriquecidas tertulias científicas, por enseñarme a comprender el manejo esencial de programas útiles en la estadística univariante y multivariante para así desarrollar aún más el pensamiento matemático en el marco de la ecología numérica, pero ante todo, gracias por su amistad.

Al Botánico. Prof. MSc. Sci. LUIS ROBERTO SANCHEZ MONTAÑO, por su sabia participación en el avance de este documento, confianza al considerarme como Beca Trabajo en el Herbario Regional HECASA de la Universidad de Pamplona para figurar como estudiante activo en Biología-UP. **Uno de los mejores Botánicos de Colombia.**

A la VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIONES de la Universidad de Pamplona, por su apoyo durante la participación en diferentes eventos y financiación del proyecto de investigación, titulado: Captura de carbono en un gradiente sucesional del bosque altoandino: (Pamplona-Colombia) que se vinculó por convocatoria interna.

A la Profesora, Bióloga, MSc. MARTHA PATRICIA OCHOA REYES, por su apoyo para alcanzar los objetivos planteados al tratar de entender los atributos o rasgos esenciales de las especies dominantes en una comunidad sucesional de Matorral elemental.

A mi adorable madre, MARLENYS ROSA FLÓREZ MONTERROZA, por su inconmensurable apoyo moral e incondicional desde siempre.

Al fondo de beca ALVARO ULCUE CHOCUE, por facilitarme apoyo monetario en mi formación académica.

A todos aquellos que de una u otra forma contribuyeron con la culminación de este trabajo

DEDICATORIA

Dedico este valioso trabajo a mis hermanos, Marlon David Vergara Flórez, Rafael José Vergara Flórez y hermana, Angelica Patricia Vergara Flórez porque gracias a la suma de nuestras experiencias inolvidables hago parte de la Biología como ciencia fáctica.

También a mi sobrino Matías Camacho Vergara.

A mi adorable madre, Marlenys Flórez y a mi padre, Luis Miguel Vergara B.

Esto hecha los cimientos de correctas actitudes.

"La ecología describe la naturaleza en términos de materia, energía y organización"

-Ramón Margalef

-Ludwig Von Bertalanffy

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT.....	2
1. INTRODUCCIÓN.....	3
1.1. Planteamiento del problema	5
1.2. Justificación.....	6
1.3. Marco referencial	7
1.3.1. Marco conceptual	7
1.3.2. Marco teórico.....	10
1.3.3. Marco geográfico: sinecia sucesional de matorral altoandino.....	16
2. OBJETIVOS	17
2.1. Objetivo general	17
2.2. Objetivos específicos.....	17
3. METODOLOGÍA.....	18
3.1. Descripción del área de estudio.....	18
3.2. Segregación de la hojarasca fina total: estructuras foliares.....	19
3.3. Plano factorial α : especies inerciales.....	20
3.4. Separación y tratamiento de la hojarasca foliar antes del análisis Q27-CNS	22
3.5. Determinación de carbono, nitrógeno y azufre (CNS) en la hojarasca foliar.	23
3.6. Análisis estadísticos	25
3.6.1. Modelos de regresión simple (univariante): tendencias temporales.....	25
3.6.2. Modelo de regresión lineal múltiple: predictores biológicos	26
3.6.3. Modelo de regresión lineal múltiple: descriptores meteorológicos.....	27
4. RESULTADOS.....	28
4.1. Gráfico de sedimentación (<i>scree plot</i>)	28

4.2. Comparación del porcentaje de C, N, S y C/N en la hojarasca foliar de <i>M. ligustrina</i> e <i>H. phellos</i> (Medias anuales: Anova; $p < 0,05$; N=29)	30
4.3. Comportamiento porcentual multianual del contenido total de carbono, nitrógeno y azufre (CNS) en la hojarasca foliar.	33
4.4. Tendencias temporales de la captura de C, N, S y C/N en la hojarasca foliar.	36
4.5. Modelación del comportamiento multianual de C, N, S y C/N con relación a las fluctuaciones mensuales de los factores meteorológicos	41
5. DISCUSIÓN	58
6. CONCLUSIONES	63
7. RECOMENDACIONES	64
8. BIBLIOGRAFÍA	65
9. ANEXOS	77

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Sinecia sucesional de matorral altoandina (edad: 20 años), reserva El Volcán en la provincia de Pamplona. Detalle de la vegetación arbustiva.....	18
Figura 2. Vista panorámica de la fase sucesional de matorral del BAA, reserva El Volcán. Al fondo se aprecia el matorral asociado a una comunidad de bosque maduro. Detalle de la vegetación arbustiva y visualización de algunos colectores de hojarasca (d=10 m).....	21
Figura 3. Representación bidimensional: especies inerciales de mayor producción foliar mensual multianual (g/col) en una comunidad sucesional de matorral altoandino. Agosto de 2004 a diciembre de 2006. (N=580).....	23
Figura 4. Instrumento LECO TruMac CNS® Series Macro Determinator: analizador infrarrojo para macromuestras orgánicas (método <i>Dumas</i>).....	25
Figura 5. Principio físico: sistema de operación interna del equipo LECO TruMac CNS® Series Macro Determinator para material vegetal foliar (elaboración propia).....	26
Figura 6. Gráfico de sedimentación de la magnitud porcentual de los valores propios.....	30
Figura 7. Comportamiento de la captura de CNS y C/N foliar de las dos especies más importantes del matorral: <i>M. ligustrina</i> e <i>H. phellos</i> . Agosto de 2004 a diciembre de 2006.....	33
Figura 8. Comportamiento porcentual multianual de la captura de carbono (a), nitrógeno (b) y azufre (c) en la hojarasca foliar de <i>M. ligustrina</i> e <i>H. phellos</i> en función del tiempo.....	34
Figura 9. Tendencia temporal del contenido porcentual de carbono (a), nitrógeno (b), azufre (c) y C/N (d) ($p < 0,05$) (N=29) en el componente foliar de las especies inerciales: <i>M. ligustrina</i> e <i>H. phellos</i> del matorral altoandino. Agosto 2004 a diciembre 2006.....	37
Figura 10. Modelación del comportamiento porcentual multianual del carbono (C) foliar (a) con la temperatura media del aire. Regresión lineal simple con (b) temperatura media de aire, en una comunidad de matorral altoandino (N=29). Agosto de 2004 a diciembre de 2006.....	44
Figura 11. Modelación del comportamiento porcentual multianual del N foliar en <i>H. phellos</i> con el brillo solar (h) y evaporación (mm), en una comunidad de matorral altoandino (N=29). Agosto de 2004 a diciembre de 2006.....	46

- Figura 12.** Modelación del comportamiento porcentual multianual de azufre en *H. phellos* (H_{ps}) con (b) la temperatura mínima del aire ($^{\circ}C$). Regresión lineal simple de: S con (b) la temperatura mínima del matorral altoandino (N=29): agosto de 2004 a diciembre de 2006.....48
- Figura 13.** Modelación del comportamiento porcentual multianual de C/N: relación del contenido de azufre con (b) la temperatura mínima del aire, en un matorral altoandino (N=29). Agosto de 2004 a diciembre de 2006.....49
- Figura 14.** Modelación del comportamiento porcentual multianual de carbono (C) en *M. ligustrina* (M_{lC}): relación del porcentaje de C con (b) la humedad relativa del aire (%), en un matorral altoandino (N =29). Agosto de 2004 a diciembre de 2006.....51
- Figura 15.** Modelación del comportamiento porcentual multianual de nitrógeno (N): relación del contenido de N con la evaporación media del aire, en un matorral altoandino (N=29). Agosto de 2004 a diciembre de 2006.....53
- Figura 16.** Modelación del comportamiento porcentual multianual de azufre (S): relación de la captura de azufre con (b) la evaporación media del aire, en un matorral altoandino (N=29): agosto de 2004 a diciembre de 2006.....54
- Figura 17.** Modelación del comportamiento porcentual multianual de la relación C/N en *M. ligustrina* ($M_{lC/N}$) en una comunidad de matorral altoandino, cuenca alta del río Pamplonita. Agosto de 2004 a diciembre de 2006.....56

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Autovalores de la matriz de covarianza: producción de hojarasca foliar (N=580).....	28
Tabla 2. Matriz de correlación del contenido porcentual de C, N, S y C/N foliar en <i>M. ligustrina</i> e <i>H. phellos</i> con las variables meteorológicas. Agosto 2004 a diciembre 2006 (N=29; $p < 0,05$; $p < 0,01$). Pearson (r).....	41

ÍNDICE DE ANEXOS

- Anexo 1.** Matriz de los coeficientes (*betas*) que acompañan las variables transformadas en la regresión lineal múltiple que configura un componente principal.77
- Anexo 2.** Subconjuntos homogéneos del porcentaje multianual (%) de: C (a), N (b), S (c) y C/N (d) contenido en la hojarasca foliar de las especies inerciales: *M. ligustrina* e *H. phellos*, en una comunidad sucesional de matorral altoandino. Agosto de 2004 a diciembre de 2006. HSD Tukey (Anova: $p = 0,05$; $N=29$).....78
- Anexo 3.** Comparación múltiple del porcentaje multianual de: C (a), N (b), S (c) y C/N (d) contenido en la hojarasca foliar de las especies inerciales: *M. ligustrina* e *H. phellos*, en una comunidad de matorral altoandino. Agosto de 2004 a diciembre de 2006. HSD Tukey (Anova: $p = 0,05$; $N=29$).....79
- Anexo 4.** Validación de las ecuaciones de regresión simple del porcentaje de carbono (C) en la hojarasca foliar de las dos especies dominantes en una comunidad sucesional de matorral altoandino: (t) de Student, (F) de Fisher, (K-S) de Kolmogorov-Smirnov, (Z) Rachas, (L) de Levene ($N=29$).....83
- Anexo 5.** Validación de las ecuaciones de regresión simple del porcentaje de nitrógeno (N) en la hojarasca foliar de las dos especies dominantes en una comunidad de matorral altoandino: (t) de Student, (F) de Fisher, (K-S) de Kolmogorov-Smirnov, (Z) Rachas, (L) de Levene. ($N=29$).....83
- Anexo 6.** Validación de las ecuaciones de regresión simple del porcentaje (%) de azufre (S) en la hojarasca foliar de las dos especies dominantes en la comunidad Matorral altoandino: (t) de Student, (F) de Fisher, (K-S) de Kolmogorov-Smirnov, (Z) Rachas, (L) de Levene. ($N=29$).....84
- Anexo 7.** Validación de las ecuaciones de regresión simple de la relación porcentual C/N en la hojarasca foliar de las dos especies dominantes en una comunidad sucesional de matorral altoandino: (t) de Student, (F) de Fisher, (K-S) de Kolmogorov-Smirnov, (Z) Rachas, (L) de Levene. ($N=29$).....84
- Anexo 8.** Validación de las ecuaciones de regresión múltiple del porcentaje de carbono (C) en la hojarasca foliar de *M. ligustrina* e *H. phellos* en una comunidad sucesional de matorral altoandino: (t) de Student, (F) de Fisher, (K-S) de Kolmogorov-Smirnov, (Z) Rachas, (L) de Levene. ($N=29$).....85
- Anexo 9.** Validación de las ecuaciones de regresión múltiple del porcentaje de nitrógeno (N) en la hojarasca foliar de *M. ligustrina* e *H. phellos* en una comunidad sucesional de matorral altoandino: (t) de Student, (F) de Fisher, (K-S) de Kolmogorov-Smirnov, (Z) Rachas, (L) de Levene. ($N=29$).....85

Anexo 10. Validación de las ecuaciones de regresión múltiple del porcentaje de azufre (S) en la hojarasca foliar de *M. ligustrina* e *H. phellos* en una comunidad sucesional de matorral altoandino: (t) de Student, (F) de Fisher, (K-S) de Kolmogorov-Smirnov, (Z) Rachas, (L) de Levene (N=29).....86

Anexo 11. Validación de las ecuaciones de regresión múltiple de la relación C/N en la hojarasca foliar de *M. ligustrina* e *H. phellos* en una comunidad sucesional de matorral altoandino: (t) de Student, (F) de Fisher, (K-S) de Kolmogorov-Smirnov, (Z) Rachas, (L) de Levene. (N=29).....86

Anexo 12. Coeficientes de regresión que acompañan a las variables predictoras en el modelo de regresión lineal múltiple: primer (1) componente principal (CP₁).....87

Anexo 13. Coeficientes de regresión que acompañan a las variables predictoras en el modelo de regresión lineal múltiple: segundo (2) componente principal (CP₂).....87

RESUMEN

Se modelaron la tendencia temporal y el comportamiento del carbono, nitrógeno y azufre en la hojarasca foliar de *Hypericum phellos* (*Hp*) y *Miconia ligustrina* (*Ml*), en un matorral altoandino de 20 años de regeneración natural, en la cuenca del río Pamplonita, nororiente colombiano (3100-3250 msnm). Se realizaron análisis de regresión simple y múltiple, siendo el tiempo [días(x)=906] y los factores meteorológicos las variables predictoras. El porcentaje de C, N y S foliar se determinó por combustión completa del material vegetal, a través de un flujo directo de oxígeno a 1450 °C, en diciembre de 2017: el CO₂ y el SO₂ liberados se analizaron mediante un detector de rayos infrarrojo no dispersivo, y el N₂ por conductividad térmica con un LECO TruMac CNS®. El C tendió a decrecer en $Hp_C = -0,532\ln(x) + 62,032$; y osciló en $Ml_C = -5E-08x^3 + 8E-05x^2 - 0,0358x + 54,379$. El N se incrementó lineal y cuadráticamente: $Hp_N = 0,0004x + 1,1487$; $Ml_N = -1E-06x^2 + 0,0012x + 2,0614$. La relación C/N fluctuó en $Hp_{C/N} = 2E-05x^2 - 0,0177x + 29,35$; descendió exponencialmente en $Ml_{C/N} = 44,009e^{-3E-04x}$. El comportamiento del carbono se explicó mediante la temperatura media: $Hp_C = 0,532(T_{med}) + 50,701$; por la humedad relativa y la evaporación en $Ml_C = -0,253(HR\%) - 0,037(Eva) + 73,807$. El N se determinó por la sumatoria de las horas del brillo solar y la evaporación en $Hp_N = 0,004(Bsum) - 0,007(Eva) + 2,284$; por la evaporación media y el viento en $Ml_N = -0,228(Emed) + 0,43(Viento) + 1,546$. El S se explicó por la temperatura mínima en $Hp_S = 0,314e^{-0,056(Tmin)}$; por la evaporación media en $Ml_S = 0,067(Emed)^2 - 0,472(Emed) + 0,932$. La relación C/N se explicó en $Hp_{C/N} = -0,056(Bsum) + 0,085(Eva) + 26,072$; y en $Ml_{C/N} = 4,996(Emed) - 1,391(Tmin) + 34,193$. *Hypericum phellos* y *Miconia ligustrina*, exhibieron tendencias y comportamientos diferenciales que segregan sus nichos funcionales.

Palabras claves: sucesión ecológica, especie inercial, modelación estadística, sinecia sucesional, nicho ecológico.

ABSTRACT

The carbon, nitrogen and sulphur behaviors and temporal trends were modeled for the *Hypericum phellos* (*Hp*) and *Miconia ligustrina* (*Ml*) foliar litterfall within 20 years naturally regenerated high Andean shrub, in the Pamplona river basin by northeastern Colombia (3100-3250 m alt). Simple and multiple regression analysis were made, the time [days(x) = 906] and meteorological factors being the independent variables. The percentage of foliar C, N and S were determined by complete combustion of the vegetal material with an oxygen direct flux at 1450 °C by December 2017, so, the released CO₂ and SO₂ were measured by means of a non-dispersive infrared rays detector, and the N₂ was recorded according to thermal conductivity by a LECO TruMac CNS®. The C tended to decrease ($Hp_C = -0,532\ln(x) + 62,032$) and oscillate ($Ml_C = -5E-08x^3 + 8E-05x^2 - 0,0358x + 54,379$); the N increased linearly and quadratically ($Hp_N = 0,0004x + 1,1487$; $Ml_N = -1E-06x^2 + 0,0012x + 2,0614$). The C/N ratio fluctuated ($Hp_{C/N} = 2E-05x^2 - 0,0177x + 29,35$) and decreased exponentially ($Ml_{C/N} = 44,009e^{-3E-04x}$). The carbon behavior was explained by the mean temperature ($Hp_C = 0,532(T_{med}) + 50,701$), the relative humidity and the evaporation ($Ml_C = -0,253(HR\%) - 0,037(Eva) + 73,807$). The nitrogen was determined by the summation of the sunshine hours and the evaporation ($Hp_N = 0,004(BSum) - 0,007(Eva) + 2,284$); by the mean evaporation and the wind ($Ml_N = -0,228(E_{med}) + 0,43(Viento) + 1,546$). The S was explained by the minimum temperature ($Hp_S = 0,314e^{-0,056(T_{min})}$); and the mean evaporation ($Ml_S = 0,067(E_{med})^2 - 0,472(E_{med}) + 0,932$). The C/N ratio was like these: $Hp_{C/N} = -0,056(BSum) + 0,085(Eva) + 26,072$; and $Ml_{C/N} = 4,996(E_{med}) - 1,391(T_{min}) + 34,193$. *H. phellos* y *M. ligustrina* showed differential trends and behaviors allowing to segregate their functional niches.

Keywords: ecological succession, inertial species, statistical modeling, successional synecia, ecological niche.

1. INTRODUCCIÓN

El conjunto de modelos estadísticos empleados en la ecología numérica son abstracciones y simplificaciones de los eventos naturales, cuya finalidad es dar sentido consistente al objeto de estudio (Nicholson & Dupré, 2018; Nielsen, 2000). Tal simplificación es necesaria para tratar de entender el proceso ecológico de interés: el comportamiento porcentual multianual de la captura de carbono en el contenido foliar de especies dominantes, que comprenden los diferentes sistemas de bosques de alta montaña Neotropical; esencialmente, el bioma de bosque altoandino (BAA) del nororiente de Colombia (Dixon *et al.*, 1994; Rangel, 2015). Mediante varios modelos univariantes y multivariantes, con estimaciones curvilíneas diferentes (Odum, 1986; Smith & Smith, 2012), se hace necesario conocer las tendencias temporales y fluctuaciones del comportamiento porcentual de la captura de carbono, nitrógeno y azufre total (CNS_T) y la relación C/N, contenidos en la hojarasca foliar de *Miconia ligustrina* e *Hypericum phellos* de porte leñoso. Estas especies inerciales, tienen como atributo elemental, la máxima producción foliar en el ámbito mensual-multianual, en una comunidad sucesional de matorral altoandino, en la cuenca alta del río Pamplonita-Colombia de aproximadamente 20 años de regeneración natural (Murcia, 2010). Sumado a esto, se integró dentro de cada generalidad, de forma univariante; para algunos modelos (modelo de máximo ajuste) y multivariante, las oscilaciones del conjunto de factores meteorológicos: humedad relativa (HR), temperatura media (Tmed), temperatura mínima (Tmin), evaporación (Eva), evaporación media (Emed), brillo solar suma (Bsum) y viento, diarias o totales (Eslava, 1993; Londono, 2014); todas condiciones atmosféricas propias del estado del tiempo que se presentan sucesivamente durante los periodos comprendidos entre agosto de 2004 a diciembre de 2006, en este estudio, y que modulan los cambios en las variables de respuestas, dada su considerable significancia estadística y relevante coeficiente de determinación (Ahlström *et al.*, 2015; Murcia *et al.*, 2012). Los meteoros fiables en el resumen del modelo múltiple, y que mejor se ajustan a las fluctuaciones totales, influyen en cuanto CNS_T captura *M. ligustrina* e *H. phellos* en el ámbito meteorológico (Murcia, 2010). Concebir este razonamiento lógico, figura buscar generalidades en este tema escasamente estudiado, que establece relación con el conjunto de interacciones en la variabilidad climática que se atribuye directa o indirectamente a las transformaciones que coinciden con el calentamiento climático reciente y persistente (Suárez, 2017; Wolf *et al.*, 2017). Ahora bien, el método multidimensional de análisis de componentes

principales (ACP) es de utilidad en nuestro estudio, para encontrar el número de especies promisorias (*variables transformadas*) susceptibles de modelar, dada su importancia inercial, información factorial y creciente producción de hojarasca foliar total multianual (Ramon Margalef, 2002). Las veinte (20) especies arbustivas, propias de la etapa priseral; válidas como variables explicativas en los modelos de regresión multivariante, se representaron en un espacio vectorial derivado de la multidimensionalidad en el conjunto de datos, reducido a un único plano bidimensional de coordenadas hipotéticas (Legendre, 2012), propio de la conjugación de los dos primeros componentes principales (*variables hipotéticas*), con información factorial y máxima variabilidad total (Peña, 2002). Así, se configuran las dos dimensiones de la representación virtual que contiene nuevas variables que han sido transformadas matricialmente a vectores propios, provenientes de una matriz rectangular de *varianza-covarianza* por la misma unidad de medida de múltiples variables, expresada en (g/col). Las variables intervenidas en el modelo lineal múltiple se transformaron en un número menor de variables subyacentes (*incorrelacionadas: ortonormales*), sin perder información para encontrar la verdadera dimensionalidad que explique la variación de los datos en los periodos de estudio (Jolliffe, 2016).

1.1. Planteamiento del problema

La producción de hojarasca foliar total y la tasa de renovación de nutrientes varía en un ecosistema en función del tiempo, latitud y de las condiciones climáticas muy particulares; alta radiación, humedad relativa (%), oscilaciones diarias de la temperatura del aire y del suelo (Cabrera, 1996; Herzog et al., 2012; Larcher, 2005; Londono, 2014; Suárez, 2017). En sinecias del bioma de BAA se logró modelar la dinámica del comportamiento multianual de la caída de hojarasca fina total en el ámbito de comunidades sucesionales, demostrando que, a medida que avanza la regeneración natural del bosque, la tasa de retraslocación o resorción de los bioelementos en el tejido vegetal foliar de las especies precursoras, aumentaba significativamente ($p < 0,05$) (Murcia, 2010). Ante este evento natural (*variación inherente*), se tratará de entender si el comportamiento porcentual multianual del contenido de carbono, nitrógeno y azufre (CNS) y la relación estadística C/N, en el componente foliar de *M. ligustrina* e *H. phellos*, exhibe una tendencia temporal o patrón que explique significativamente ($p < 0,05$) la dinámica multianual en relación con un conjunto de factores meteorológicos. Para una aproximación al comportamiento de la captura de C, N, y S, en una sinecia sucesional de matorral altoandino, se hace necesario modelar estadísticamente las oscilaciones y tendencias temporales del contenido porcentual de estos bioelementos en las especies inerciales, *M. ligustrina* e *H. phellos* por su máxima variación de hojarasca foliar en el ámbito multianual. Con el propósito de estudiar la fase sucesional de matorral de alta montaña neotropical, surge la necesidad de plantear la siguiente pregunta biológica (*hipótesis de trabajo*): ¿El contenido de carbono, nitrógeno y azufre en la hojarasca foliar de las especies inerciales, *M. ligustrina* e *H. phellos*, por su máxima producción de hojarasca foliar, en una sinecia sucesional de matorral altoandino, en la cuenca alta del río Pamplonita-Colombia, exhibe una tendencia potencial en relación con las oscilaciones mensuales de las variables meteorológicas, en el ámbito multianual?

H₀: ninguna variable meteorológica influye en cuánto carbono, nitrógeno y azufre foliar capturan *M. ligustrina* e *H. phellos*, en una comunidad sucesional de matorral altoandino, en la cuenca alta del río Pamplonita-Colombia, en el ámbito meteorológico a través del tiempo.

H₁: al menos una variable meteorológica influye en cuánto carbono, nitrógeno y azufre capturan *M. ligustrina* e *H. phellos* en una comunidad sucesional de matorral altoandino, en la cuenca alta del río Pamplonita-Colombia, en el ámbito meteorológico a través del tiempo.

1.2. Justificación

Eraso et al., (2006), establece que el bioma de BAA sobre la vertiente oriental, en la cordillera oriental, en Norte de Santander, comprende escenarios sucesionales con transformaciones en los sistemas de bosques que modulan la captura de carbono y composición florística en el amplio límite de elevación altitudinal debido a la variación orográfica y topográfica del paisaje, con fluctuaciones edáfico-climáticas en distintas escalas espacio-temporales (Gutiérrez, 2001). Ante este evento ecológico, escasamente estudiado, surge la necesidad de estudiar cómo contribuyen las especies inerciales *M. ligustrina* e *H. phellos* que tienen como atributo la máxima producción de hojarasca foliar total, en la captura de CNS del componente foliar en el ámbito temporal, multianual y meteorológico, en la segunda etapa seral de la serie ecológica de desarrollo: matorral altoandino. Por tanto, la perturbación antrópica enmarcada por el desplazamiento incipiente del paisaje ha fragmentado sustancialmente la biocenosis, generando pérdidas de información en una comunidad de matorral altoandino. Así, se espera poder ceñirse al estudio de las dos especies dominantes por su alta información factorial y máxima variabilidad total en el tiempo. Para tratar de entender el comportamiento de CNS y la relación C/N en el ámbito temporal y meteorológico, se hace necesario comprender, comparar y establecer modelos estadísticos univariantes y multivariantes que infieran sobre la dinámica porcentual multianual de los bioelementos de interés, hasta encontrar las verdaderas tendencias o patrones potenciales que exhiben en función de un conjunto de meteoros mediante la modelación múltiple (Dixon et al., 1994; Hernandez, 2014). De esta forma, se proporciona una concepción epistemológica que aspira a reconocer la ecología numérica como ciencia propia en estudios de los procesos ecológicos que tienen lugar en el bioma altoandino. Es decir, se realizan aportes con el propósito de entender la naturaleza en la escala unidireccional (*sinecología*) y el comportamiento porcentual multianual de la captura de C, N y S como proceso ecológico en la fitocenosis sucesional de interés (Odum, 1986). En general, estimar si los ecosistemas altoandinos están ejerciendo un papel de reservorio o sumideros de C que contribuyen en la mitigación de gases de efecto invernadero, debido a que las temperaturas medias anuales son más elevadas (*cambio térmico*) a la modificación de las pautas pluviales y a la presencia cada vez más frecuente de procesos meteorológicos, los cuales modifican la variabilidad y el funcionamiento de los ecosistemas de alta montaña neotropical en el nororiente Colombiano (Armenteras & Gast, 2003; Quinto, 2015; Torreta, 1999; Saura, 2012).

1.3. Marco referencial

1.3.1. Marco conceptual

La hojarasca fina total caída (componentes biológicos: *hojas, líquenes, flores, frutos, semillas y pequeñas ramas*: <1,5 cm), representa el principal mecanismo de transferencia de energía y materia orgánica que cae desde el estrato arbóreo hasta el horizonte superficial del suelo del bosque, y es el punto de partida en los procesos de ciclado y reincorporación de nutrientes en todo el ecosistema (*circulación interna*) (Fuentes & Rodríguez, 2018; Vitousek, 1984). La dinámica multianual de los bioelementos presentes en la necromasa foliar, está estrechamente relacionada con la calidad de la hojarasca (contenido de S, P, K, N, C/N y N/S, inmersos en los polímeros de lignina, hemicelulosa, compuestos químicos primarios y constituyentes biológicamente activos) y la tasa de descomposición del material vegetal. Este proceso ecológico desempeña una importante función en el mantenimiento de la productividad del bosque, siendo esta última, una propiedad integradora que mejor da cuenta del funcionamiento del ecosistema, favoreciendo la transferencia continua de bioelementos para la formación de materia orgánica por unidad de espacio y tiempo tras el continuo proceso de respiración autótrofa (*energía empleada*). Además, es determinante para explicar la ecología funcional de la captura de carbono en el tiempo y su dinámica en los sistemas ecológicos altoandinos.

De acuerdo con Kimura et al., 2006, la fitomasa es considerada como la masa vegetal total, y representa un almacén de nutrientes en el ecosistema. Es existente en los diferentes compartimientos del ecosistema de BAA acumulada como materia orgánica en sus componentes durante prolongados periodos de tiempo. La cuantificación de la necromasa foliar -componente primordial-, con base al desarrollo ontogénico de la vegetación promisorio, es relevante para estimar el carbono contenido en el material vegetal foliar y las posibles tendencias temporales de la captura de CO₂; un tema relevante, incipiente y sometido a crítica por sus implicaciones directas con elevadas concentraciones de CO₂ que dependen en gran medida de la composición cambiante de la atmósfera (Cuenca, 2014). Estos escenarios de alta montaña son vulnerables a transformaciones por una tendencia histórica de perturbación debido al efecto antrópico persistente, generando desbalances en el incorporamiento de nutrientes al ciclo biológico direccionado por el proceso de fotosíntesis (*óxido-reducción*), disminuyendo sustancialmente el

flujo de energía y el equilibrio dinámico (*holismo*) dentro del ecosistema (Aguirre et al., 2009). La eventualidad de algunos elementos del clima que modulan la producción mensual multianual de necromasa fina y gruesa, son básicos en la comprensión de la dinámica de las sinecias sucesionales y recambio de nutrientes en las estructuras foliares de especie precursoras; se puede inferir que el aumento del stock de nutrientes, es de un modo general, paralelo al aumento en la tasa de almacenamiento de energía como materia orgánica tras el proceso de respiración autótrofa (Smith, 2012, 2007).

La descomposición (*pérdida de masa*) de la hojarasca total es un proceso sinérgico que constituye la vía principal para la transferencia de macro y micronutrientes a la superficie del suelo en presencia de la masa heterotrófica (*descomponedores*), condicionando los niveles de humedad y temperatura; propiedades que determinan considerablemente el metabolismo microbiano en el suelo mineral del bosque (Hughes, 1999; Scheu et al., 2017). La descomposición es considerada un flujo de moléculas orgánicas e inorgánicas desde la materia orgánica hasta la parte horizontal del suelo, estableciendo las características fisicoquímicas del piso forestal, por la eficiencia con que se liberan y transfieren los constituyentes simples del mantillo al perfil del suelo (Laiho et al., 2008; León, 2011). El comportamiento temporal y las fluctuaciones estacionales de la hojarasca caída, en los zonorobios altoandinos, está sujeta al curso de factores meteorológicos, así como de la biocenosis edáfica (Murcia, 2012). Esta última se constituye específicamente por microflora (bacterias y hongos (<100 μm): *subcompartimento de la materia orgánica*), por la micro y mesofauna (entre 100 μm y 2 mm), y por algún grupo conspicuo de macrofauna (2-20 mm), siendo el primer subcompartimento responsable de la mayoría de procesos de oxidación quimiotrófica de la materia orgánica en sus bloques inorgánicos constitutivos que se transfieren al suelo, y en consecuencia, la tasa de mineralización aumenta en configuraciones y densidades variables dentro del ecosistema boscoso (Smith, 2012; Wilkinson, 2007). Esta manifestación se conoce como el flujo unilateral de la energía en el ecosistema, direccionada por la masa autótrofica total (m_a) que define la cantidad de compuestos disponibles para los diferentes compartimentos (Odum, 1986; Petersen & Luxton, 1982).

González et al., (2013), estimaron que la transición de bioelementos exhiben diferencias espaciales y temporales en la producción multianual de hojarasca fina total y el retorno de minerales, pudiendo estar fuertemente relacionada con las variaciones climáticas, composición florística y

propiedades fisicoquímicas del suelo en los ecosistemas del BAA. Así, los autores consideran que estos acontecimientos en el tiempo dependen eventualmente de la combinación de un conjunto de variables meteorológicas que se correlacionan positiva y negativamente ($p < 0,05$) con otros meteoros, generando respuestas ecofisiológicas durante la perturbación del sistema. Trabajos direccionados por Murcia & Poveda, 2012, quienes determinaron la dinámica multianual de la caída de hojarasca fina total en sus diferentes componentes estructurales y la respiración diurna y nocturna del suelo (componente del ciclo global del carbono) en una comunidad de matorral altoandino con relación a las oscilaciones mensual de los factores meteorológicos, demostraron que estos procesos ecológicos son menos dependientes de las fluctuaciones mensuales por su escasa capacidad explicativa como en el proceso de oxidación de compuestos orgánicos, mediado por la perturbación de toda la masa heterotrófica (m_h) en estos ecosistemas estratégicos de alta montaña.

1.3.2. Marco teórico

Dinámica del carbono, nitrógeno y azufre en las plantas superiores

En la cordillera oriental, en Norte de Santander-Colombia, se encuentran los BAA con densa vegetación, caracterizada por presentar rasgos morfológicos diferenciados (Sánchez, 2015) debido a la baja energía térmica y condiciones meteorológicas en el gradiente de información. El contenido de C, N y S foliar de las especies inerciales, en las sinecias sucesionales del bioma de BAA neotropical, experimenta gran variabilidad mensual-multianual sujeto al curso de los descriptores meteorológicos como factores fundamentales que definen valores porcentuales contrastantes; de ahí la importancia de estudiar el contenido de C, N y S en la necromasa foliar, en el ámbito meteorológico, temporal y multivariante (Knops & Bradley, 2009). Se han determinado diversos cambios, definidos como un efecto específico y medible en los ecosistemas de alta montaña neotropical, asociados al cambio climático que alteran la dinámica sucesional en la reincorporación de nutrientes al perfil del suelo en los BAA, modificando así, la dinámica y composición de las comunidades vegetales y la resorción de nutrientes, en el ámbito comunal (Chapman, & Taylor, 2019; Valladares, 2008; Janssens et al., 2017; Vejre, 2003).

A partir de las veracidades matemáticas demostradas en estudios del seno del ecosistema dentro de la ecología numérica, se tratará de entender el recorrido o curso de los bioelementos de interés en este estudio y su depósito en los tejidos vegetales antes de la abscisión foliar.

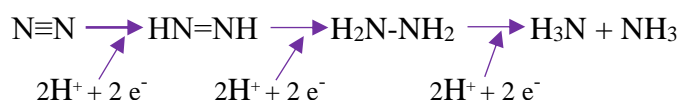
El dióxido de carbono (CO₂) atmosférico es transferido a los componentes foliares de la planta donde se realiza el proceso fotobioquímico de óxido-reducción (*fotosíntesis*) que tiene lugar, efectivamente, en el estroma de los cloroplastos (Smith, 2012). Cierta porción del CO₂ se destina a la atmósfera a partir de la abertura estomática en la superficie fotosintética de la hoja mediante una difusión continua o movimiento aleatorio de moléculas (Azcón & Talón, 2013). La cantidad de CO₂ que se incorpora en las células del tejido basal fotosintético, en definitiva, para la síntesis de los carbohidratos y biomoléculas durante la función clorofílica, es análoga a la velocidad total de fotosíntesis que encierra la materia orgánica utilizada en la respiración autótrofa por unidad de tiempo (Cavieres, 2012). En general, un aumento de CO₂ atmosférico acrecienta el rango entre la atmósfera y la hoja, y favorece la función carboxilasa (frente a la actividad oxigenasa) de la enzima rubisco (RuBisCO), responsable de la captura de CO₂ a través de la mediación de la RuBisCO

(Odum, 1986; Smith & Smith, 2007); esta actividad disminuye sustancialmente la fotorrespiración y, en consecuencia, se produce un incremento progresivo de la tasa fotosintética en la planta. El efecto del aumento de CO₂ se hace mayor al acentuar la temperatura del aire (Stone & Shine, 2009); por otra parte, la temperatura apropiada de la fotosíntesis se eleva al incrementarse la concentración de CO₂ (Jump & Penuelas, 2005), comprometiendo la actividad enzimática de la RuBisCO e impidiendo el transporte de nutrientes absorbidos por la raíz hasta las hojas, esenciales para el desarrollo y morfofisiología de la especie debido al cambio térmico (Liao et al., 2008).

La estrecha asociación entre la disponibilidad de macronutrientes (*bioelementos*) y la eficacia biológica de las plantas superiores corresponde al nitrógeno (N) (Carreiro, 2002). El N juega un papel fundamental en la tasa fotosintética, ya que la RuBisCO cataliza la transformación del CO₂ en compuestos orgánicos frente a la actividad carboxilasa, y la clorofila absorbe activamente energía radiativa para depositar el CO₂ en sus tejidos, algo eventual en los organismos autótrofos quimiosintetizadores (Erb & Zarzycki, 2018; Gready, 2018). A su vez, el N es considerado un bioelemento esencial de ambos compuestos (Sulpice et al., 2013). De hecho, un 45 % a más del 55 % del contenido de N de una hoja participa directamente de algún modo en el proceso de fotosíntesis, y gran parte de él se encuentra ligado a estos dos compuestos. Como resultado, la tasa máxima de la fotosíntesis para una planta está directamente relacionada con el contenido de N en su componente foliar (Ohkama, 2010). Así, las bajas concentraciones de N en la hoja son directamente proporcional a la cantidad de RuBisCO y clorofila, limitando la síntesis de compuestos para el nuevo tejido vegetal foliar emergente en la planta (Hanson, 2014; Lynch, 2015). Se ha sugerido que el aumento de CO₂ ejerce un efecto de interés mediante su influencia sobre los procesos que afectan a la disponibilidad de azufre (S) para la síntesis de polipéptidos que contienen aminoácidos azufrados, en mayor medida que sobre los procesos que afectan a N, al ser las proteínas el máximo sumidero de S orgánico en la mayoría de las plantas (Hodge, 2003).

El N es un componente esencial de los constituyentes biológicamente activos y metabolitos primarios, que a su vez son el componente que configura el plan corporal de los organismos modulares sésiles (*plantas*) (Vries et al., 2010). Cierta desaprovechamiento se debe a que el N se encuentra conjugado mediante enlaces covalentes en macromoléculas y no puede ionizarse fácilmente para ser utilizado por la planta, ya que el triple enlace covalente de unión (N₂) es altamente estable (Dodds & Whiles, 2010). Normalmente, el N se encuentra disponible para las

plantas únicamente en dos formas iónicas: el amonio (NH_4^+) y el nitrato (NO_3^-), que es precisamente la forma más oxidada (Lawlor, 2002). De este modo, aunque la atmósfera esté constituida en casi un 74 % de N_2 , se encuentra en una forma diatómica que no obedece una asimilación simultánea por la estructura de la planta durante su desarrollo, exceptuando algunas leguminosas que han establecido una relación mutuamente beneficiosa con *Rhizobium spp* (Ferguson, 2017), capaces de liberar cerca del 85 % del N_2 atmosférico que capturan y suministrarlo a la planta, el porcentaje restante (15 %) lo incorpora en su estructura (Liu et al., 2016). Ésta obtiene de la planta los productos de la fotosíntesis (*energía*), así la coadaptación hace disponible la utilidad del N como nutriente. Las plantas pueden utilizar directamente el NH_4^+ del suelo del bosque. Además de la deposición atmosférica, el NH_4^+ se forma en el suelo como producto de la descomposición quimioheterótrofa de la materia orgánica (Burger & Jackson, 2005), en la cual se liberan dos moléculas de NH_3 como producto de la actividad de la enzima nitrogenasa de la forma:



Ecuación: Reacción de transferencia de protones y electrones.

La enzima cataliza la reacción al unirse con el N_2 , y un agente reductor transfiere tres pares de protones al N_2 , dejando como producto final 2NH_3 , y así sucesivamente. Este proceso catalítico se denomina amonificación.

La mayor parte del horizonte superficial del suelo tienen un exceso de H^+ , por lo que el NH_3 se transforma en NH_4^+ (Richter, 1995). Dado que el NH_3 es de naturaleza gaseosa, la volatilización de N hacia la atmósfera puede ocurrir en suelos que presenta una baja concentración de iones H^+ como para convertir NH_3 en catión NH_4^+ (Forde, 2000). En algunos sistemas de bosques, la rizosfera edáfica debe competir por el NH_4^+ con dos grupos de bacterias fijadoras de N_2 , que lo utilizan como parte de su metabolismo microbiano (Bobbink et al., 2010). La *Nitrosomonas spp* oxida al NH_4^+ para convertirlo en NO_2^- , mientras que el *Nitrobacter spp* oxida al NO_2^- para convertirlo en la forma de N más móvil (NO_3^-) y sencillo de liberar al suelo mediante el proceso de nitrificación (Ferguson, 2013; Hall, 2018). Una vez que se produce el anión NO_3^- , es de utilidad para múltiples procesos fisiológicos en la planta (Frolova et al., 2017). En primer lugar, existe

mayor probabilidad de ser capturado por rizosfera edáfica y transportado al interior celular por transporte activo (Hervás & Losada, 1990; Zhan & Lynch, 2015). En segundo lugar, puede ocurrir una desnitrificación en condiciones de ausencia de oxígeno (O_2), dando lugar a la acción de las *Pseudomonas spp* que reducen el NO_3^- para convertirlo en N_2O y N_2 molecular devuelta a la atmosfera (Lawlor, 2002). Finalmente, Tras su ingreso en la célula vegetal, los aniones NO_2^- y NO_3^- pueden cambiar su estado de oxidación hasta NH_4^+ , para luego translocarse desde los extremos radiculares (*absorción*) al sitio de reducción mediante difusión pasiva (Zhang et al., 2019); sin embargo, el NH_4^+ al ser perjudicial para la planta, no es almacenado en sus vacuolas, incorporándose directamente en los aminoácidos cisteína y metionina (Azcón & Talón, 2013). En estas especies de porte leñosos, la reducción ocurre fundamentalmente en las hojas, tras su curso por el xilema (*tejido muerto*) desde las raíces, donde se absorbe previamente (*asimilación de amonio*). A diferencia la reducción asimilatoria del CO_2 atmosférico y sulfato (SO_4^{2-}), la de los aniones NO_3^- y NO_2^- no requiere energía de enlace fosfato (P_i), sino solo poder reductor (Kmecl, 2017).

Finalidad del análisis de componentes principales (ACP)

El análisis de componentes principales (ACP) es un método de análisis estadístico multivariante que se caracteriza entre los criterios de “simplificación de la complejidad” o reducción de la dimensión en el conjunto de los datos, y que se emplea cuando se dispone de un conjunto de variables. La finalidad es reducir el menor número de propiedades y representarlas en planos factoriales (Kalogridis, 2019), los cuales configuran los componentes que son principales, cuya interpretación *a posteriori* permite un análisis parsimonioso del objeto de estudio (Legendre, 2012). Su utilidad es directa sobre cualquier grupo de variables que se tengan en columna, sin que se haya establecido jerarquías entre ellas con antelación, ni necesite corroborar las hipótesis de normalidad por su distribución en la nube de puntos para la idónea interpretación del modelo de regresión lineal múltiple que determina los componentes significativos ($p < 0,05$) (Rojas, 2015a; Maronna, 2013). Demuestra ser una técnica para el análisis de la interdependencia, no como ocurre en los gráficos de dispersión X,Y donde se cuenta con una variable de respuesta y solo una variable explicativa, regresora, independiente o predictora (Kuehl, 2001). Es necesario explorar los datos para transformar algebraicamente un conjunto de variables (Maadooliat, 2015), a las que denominaremos variables originales interrelacionadas, en un nuevo grupo de variables incorrelacionadas entre sí, que reducen la dimensionalidad (Noste, 2019); de lo contrario, la representación virtual no tendría utilidad y carece de sentido factorial (Licciardi, 2018). Estos componentes principales se caracterizan por estar incorrelacionados (independientes), es decir, que no presentan una combinación lineal entre ellos o colinealidad; sino es así, se denominan a las variables originales que intervienen en el modelo múltiple como *redundantes* (Jolliffe & Cadima, 2016). Tales componentes principales se obtienen de forma que la magnitud numérica de los parámetros estadísticos del modelo sea distinta de cero (0), evitando extraerlas de la ecuación múltiple, lo cual traería implicaciones con alguna posible interpretación biológica de las mediciones (Quinn & Keough, 2002). Si mediante el método estadístico de correlación y no de covarianza, las variables originales presentan una combinación lineal por las diferentes unidades de medidas, gran parte de su variabilidad total, o sea la suma de la varianza del CP_1 y CP_2 , se puede explicar con muy pocos componentes (Jolliffe, 2002). Si las variables originales estuvieran completamente incorrelacionadas entre sí, entonces el análisis de componentes principales

carecería por completo de interés estadística, ya que en ese caso las componentes principales coincidirían con las variables originales (Peña, 2002).

Obtención de los componentes principales

En el análisis de componentes principales se parte de una muestra de tamaño n acerca de p variables (X_1, X_2, \dots, X_p) inicialmente correlacionadas entre sí ($p < 0,05$), y posteriormente obtener a partir de las variables (Kuehl, 2001), un número $k \leq p$ de variables incorrelacionadas (Y_1, Y_2, \dots, Y_p), diferente de las variables iniciales y que describan significativamente la variabilidad total en el conjunto de los datos concentrados en la representación virtual (Liu, 2002).

El primer componente principal (Y_{1i}), al igual que los restantes (Y_{ni}), se expresa como combinación lineal de las variables originales como sigue:

$$Y_{1i} = u_{11}X_{1i} + u_{12}X_{2i} + \dots + u_{1p}X_{pi}$$

Para el conjunto de las n observaciones esta ecuación puede expresarse matricialmente de la forma:

$$\begin{bmatrix} Y_{11} \\ Y_{12} \\ \vdots \\ Y_{1n} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X_{11} & X_{21} & \dots & X_{p1} \\ X_{12} & X_{22} & \dots & X_{p2} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ X_{1n} & X_{2n} & \dots & X_{pn} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} u_{11} \\ u_{12} \\ \vdots \\ u_{1p} \end{bmatrix}$$

En notación simplificada obtendremos: $Y_1 = X u_1$

Tanto si las X_j están tipificadas, como si están expresadas en desviaciones respecto de su promedio, la media de Y_1 es igual a cero, esto se resumen en, $E(Y_1) = E(X u_1) = E(X)u_1 = 0$.

Por lo tanto, la varianza de Y_1 se obtiene de la forma:

$$V(Y_1) = \frac{\sum_{i=1}^n Y_{1i}^2}{n} = \frac{1}{n} Y_1' Y_1 = \frac{1}{n} u_1' X' X u_1 = u_1' \left[\frac{1}{n} X' X \right] u_1 = u_1' V u_1$$

1.3.3. Marco geográfico: sinecia sucesional de matorral altoandino

Este trabajo se realizó en el seno de la franja altoandina durante el periodo comprendido entre el 28 de agosto de 2004 al 28 de diciembre de 2006, específicamente en una fase sucesional de matorral altoandino de aproximadamente 20 años de desarrollo y regeneración natural, con alto grado de vegetación dominante y especies precursoras de porte leñoso. Está ubicada en el área estratégica, “Reserva Natural El Volcán”, en la cuenta alta del río Pamplonita, del nororiente colombiano (Pamplona-Colombia). Esta primera etapa *subserie*, denominada en este estudio como matorral altoandino, se ubica altitudinalmente entre los 3100-3250 msnm, con una marcada inclinación con respecto a la horizontal de 45° y coordenadas geográficas: $N 07^{\circ}20'50.8'' W 72^{\circ}40'44.2''$ (Sanchez, 2007). Asociado a esta comunidad incipiente, persisten relictos de vegetación de selva altoandina, representada por estar en transición con la comunidad de bosque maduro y la segunda etapa sucesional (rastrajo) de la serie ecológica de desarrollo del BAA por la mezcla espesa de diferentes biotipos que emergen como manifestación de mayor densidad y diversidad en la provincia orográfica y morfoestructural del oriente andino de Colombia.



Figura 1. Sinecia sucesional de matorral del BAA, reserva El Volcán en la provincia de Pamplona. Detalle de la vegetación arbustiva (Fotografía tomada por: Miguel Murcia, 2010).

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo general

2.1.1. Modelar la dinámica multianual del contenido de carbono, nitrógeno y azufre en la hojarasca foliar de las especies inerciales, *H. phellos* y *M. ligustrina* en una sinecia sucesional de matorral altoandino, en la cuenca alta del río Pamplonita-Colombia.

2.2. Objetivos específicos

2.2.1. Establecer el comportamiento porcentual mensual-multianual de la captura de carbono, nitrógeno y azufre contenidos en la necromasa foliar de *H. phellos* y *M. ligustrina*, en una fase sucesional de matorral altoandino.

2.2.2. Modelar la tendencia temporal de la captura de carbono, nitrógeno, azufre y la relación C/N en la hojarasca foliar de las especies inerciales, *H. phellos* y *M. ligustrina* en una sinecia sucesional de matorral altoandino.

2.2.3. Relacionar las fluctuaciones mensuales de las variables meteorológicas con la dinámica multianual de la captura de carbono, nitrógeno, azufre y la relación C/N en la hojarasca foliar de *H. phellos* y *M. ligustrina*, en una sinecia sucesional de matorral altoandino, Pamplona-Colombia.

3. METODOLOGÍA

3.1. Descripción del área de estudio

Con el propósito de estudiar la dinámica mensual multianual del contenido porcentual de C, N, S y la relación estadística C/N en el componente foliar de dos especies inerciales productoras de hojarasca foliar, *M. ligustrina* e *H. phellos* en una comunidad sucesional de matorral altoandino, se determinó el contenido de carbono, nitrógeno y azufre foliar de sinecias sucesionales en el ámbito comunitario a través del desarrollo del proyecto de investigación, titulado: CAPTURA DE CARBONO EN UN GRADIENTE SUCESIONAL DEL BOSQUE ALTOANDINO: (PAMPLONA-COLOMBIA) que se vinculó por convocatoria interna en la vicerrectoría de investigaciones de la Universidad de Pamplona y fue ciertamente aprobado. Murcia (2010), logró modelar la dinámica multianual de la caída de hojarasca fina total en diferentes fases sucesionales: matorral, rastrojo, bosque secundario y bosque maduro, a lo largo del gradiente de información del BAA en la geografía de Pamplona, cuenca alta del río Pamplonita. Ubicó al azar 20 colectores de hojarasca de manera sistemática (*zigzag*) con un diámetro de 50 cm para obtener un área de colección de 0,2 m² y profundidad de 40 cm contruidos con doble capa de lona sintética y alambre galvanizado calibre 18. Los colectores se sujetaron con nylon a troncos y ramas de los árboles más cercanos, a 70 cm del suelo y separados a una distancia de 10 m entre colector para asegurar la interdependencia. Fueron distribuidos en un transecto de 100 m × 20 m, cuya envergadura está determinada por el grado de desarrollo seral de la sinecia de matorral altoandino. Los muestreos se realizaron durante los periodos comprendidos entre el 28 de agosto de 2004 al 28 de diciembre de 2006 en la vereda El Volcán y reserva natural El Volcán, con 20 años de regeneración natural. Los elementos estructurales provenientes de la producción mensual-multianual de las especies arbustivas, y colectados mensualmente, se depositaron en bolsas plásticas de 4 kg con su respectivo rotulo para su posterior determinación taxonómica y preservación del material vegetal total acumulado durante los dos (2) años y cinco (5) meses de estudio continuo.



Figura 2. Vista panorámica de una fase sucesional de matorral altoandino, reserva El Volcán. Al fondo se aprecia el matorral asociado a una comunidad de bosque maduro. Detalle de la vegetación arbustiva y visualización de algunos colectores de hojarasca ($d=10$ m). (Fotografía tomada por: Miguel Murcia).

3.2. Segregación de la hojarasca fina total: estructuras foliares

La hojarasca fina total, colectada y contenida por separado en 19 costales de nylon, los cuales contenían los componentes estructurales en bolsas kraft de las cinco (5) fases sucesionales del BAA, se llevaron al laboratorio de Fisiología Vegetal en la Universidad de Pamplona donde se ordenaron de forma sistemática por especie y comunidad sucesional. Se depositó por separado la hojarasca fina total acumulada correspondiente a cada especie inercial -*M. ligustrina* e *H. phellos-* en bolsas de plástico de 1 kg y se le asignó un rotulado a cada bolsa con el día, mes y año de colecta (inicio: 28-VIII-2004) y fase sucesional (matorral). Cada bolsa de plástico contenía entre 15 y 18 bolsas de papel kraft con hojarasca fina para un total de 986 muestra correspondiente a las dos especies en los veintinueve (29) meses de estudio. Posteriormente, se reembolsó el material original de hojarasca fina total contenido en las bolsas de papel, almacenando únicamente la hojarasca foliar en nuevas bolsas de papel kraft por especie y fecha correspondiente. Teniendo en cuenta el tamaño del material de necromasa foliar, las nuevas bolsas de papel fueron rotuladas

según las especies consideradas para el estudio, dado su peso seco (g), comunidad sucesional y fecha de colecta. Dos de las seis primeras especies dominantes que se destacaron en el ámbito multianual, tienen como atributo la máxima producción de hojarasca foliar total (rasgo esencial). En la sinecia sucesional de matorral del BAA, fueron: *M. ligustrina* (Melastomataceae), *H. phellos* (Hypericaceae), *Gynoxys lindenii*, *Sessea corymbosa*, *Monochaetum strigosum*, y *Baccharis prunifolia*, en ese orden (Murcia, 2010).

3.3. Plano factorial *a*: especies inerciales

Mediante un análisis de componentes principales (PCA: *por sus siglas en inglés*), se escogieron para este estudio de interés, dos (2) de las cuatro primeras especies dominantes (*propiedades* = 20) que exhiben la mayor magnitud vectorial, partiendo desde el centroide o centro de masa en el plano factorial *a* de coordenadas hipotéticas (Figura 3), con base a la producción media multianual de hojarasca foliar expresada en g/col (*información contenida*). El espacio vectorial, derivado de veinte (20) propiedades, se representó a partir de una matriz de varianza-covarianza, debido a la magnitud numérica e igual unidad de medida (g/col) de las 20 variables originales. Los dos primeros componentes (plano *a*: *subespacio*) recogen aproximadamente el 43,30 % de la variabilidad total en la representación bidimensional, agrupando aquellas propiedades que suman o abarcan la máxima varianza fuera de las tres simetrías (*elipsoides*) en el plano factorial, construidas a partir de la magnitud que contiene cada coeficiente de las variables transformadas; el valor absoluto del coeficiente que acompaña a la variable predictora ($x_1, x_2, x_3, \dots, x_n$) en el modelo, es directamente proporcional al peso de cada componente principal (Peña, 2002). Se representan aquellas variables transformadas como vectores propios que recogen la máxima variabilidad por su información, y que yacen en la primera coordenada o componente con el menor ángulo, considerando a *M. ligustrina* como la especie más susceptible de modelar, con mayor información factorial y máximo aporte multianual de hojarasca foliar ($\sigma^2 = 22,87$ %). La nube de puntos se proyecta en dirección hacia la derecha del subespacio por el porcentaje de variabilidad que contienen las especies dominantes debido a su producción foliar. *H. phellos*, la segunda especie inercial que sobresale exhibe una magnitud vectorial entre el componente Y_1 y Y_2 de carácter ortonormal, y no ortogonal, semejante al primer vector propio, pero con menor porcentaje de varianza ($\sigma^2 = 20,40$ %) por su producción de hojarasca foliar, manifestando al segundo vector

propio, con alta información en su proyección al segundo componente principal, y así sucesivamente (Figura 3).

Los círculos verdes y azules, junto con los triángulos rojos, representan en el plano factorial los registros correspondientes en el 2004, 2005 y 2006. Los elipsoides de color rojo, verde y azul representan el 95 % de confiabilidad para el 2004, 2005 y 2006, siendo 2005, el año de mayor producción de hojarasca foliar de las 20 especies en el ámbito mensual, con una elipse ligeramente alargada. Los triángulos negros invertidos, próximos a las especies inerciales, representan el mes de máxima producción de necromasa foliar (g/col): mayo de 2005, en la etapa seral de matorral altoandino.

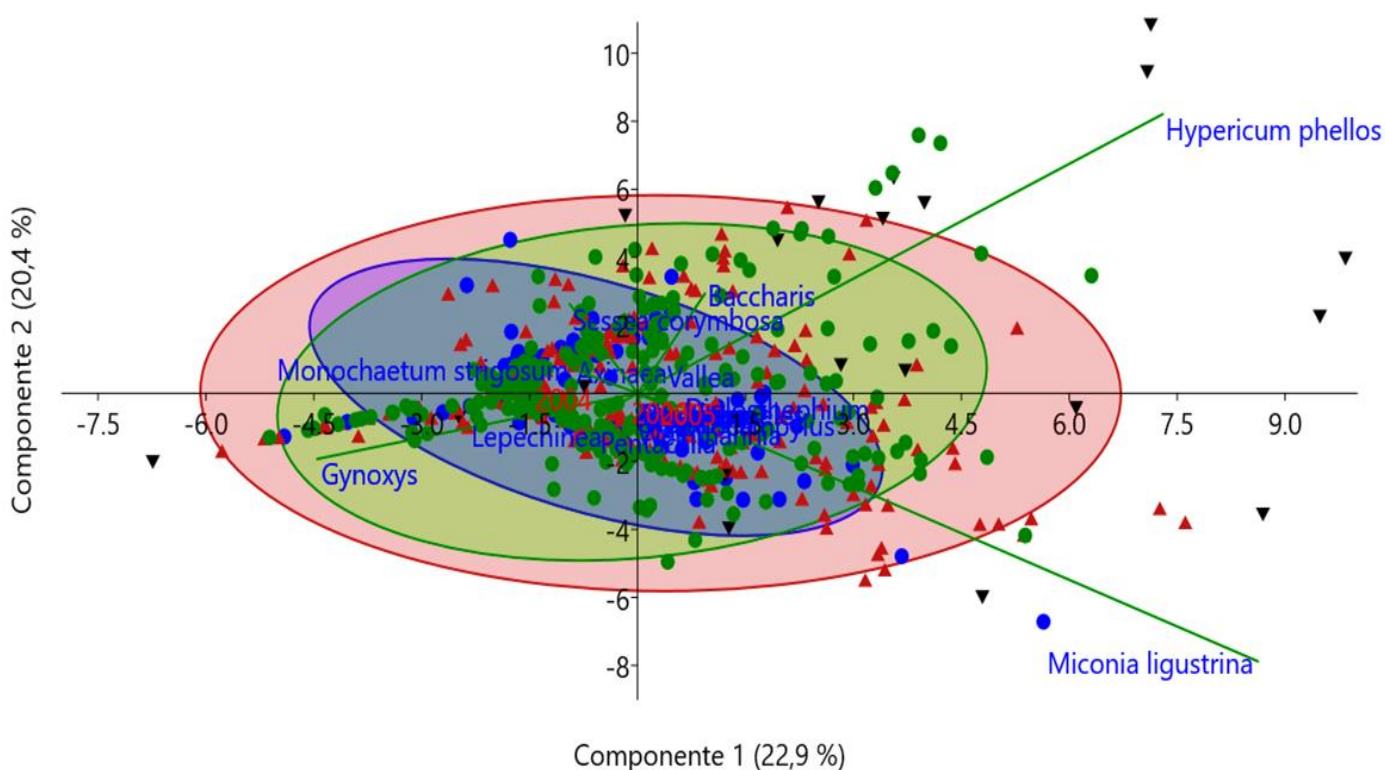


Figura 3. Representación bidimensional: especies inerciales de mayor producción foliar mensual multianual (g/col) en una comunidad sucesional de matorral altoandino. Agosto de 2004 a diciembre de 2006. (N=580).

3.4. Separación y tratamiento de la hojarasca foliar antes del análisis Q27-CNS

Para el respectivo análisis elemental, se tomaron de las 986 muestras de la hojarasca fina total colectadas y separadas, entre 10 y 12 bolsas de papel correspondientes a cada especie inercial; 500 muestras que corresponden a *M. ligustrina* y 486 muestras a *H. phellos* del matorral, comprendido entre los periodos: 28 de agosto de 2004 a 28 de diciembre de 2006. Con una bandeja metálica de 28 cm × 18 cm se separó cuidadosamente la hojarasca fina acumulada (12 bolsas por morfoespecie) en varios de sus componentes: hojas, estructuras reproductivas, restos de frutos, semillas, ramas, líquenes y detritus, seleccionando únicamente, la necromasa foliar previamente deshidrata de la especie correspondiente por cada bolsa de papel para el respectivo análisis elemental que se realizó en el Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC), Bogotá-Colombia. Las muestras foliares deshidratadas se trituraron en una licuadora *Oster* clásica de 3 velocidades, la cual contó con una cuchilla de 4 aspas metálicas para una mayor pulverización del material foliar hasta apariencia homogénea, ya que para los análisis de carbono, nitrógeno y azufre se utiliza generalmente un tamiz diseñado para dejar pasar la muestra con un tamaño de partícula inferior a 0,5 mm para asegurar una combustión completa del material vegetal total.

Considere el lector el siguiente consejo: “procurando que no se mezclen las muestras en la pulverización, debe limpiarse las cuchillas y el vaso de licuado con papel absorbente para eliminar todo el material adherido a las aspas metálica y paredes del vaso. Así, se alcanza un valor analítico preciso por cada determinación”.

Una vez triturado el material vegetal foliar contenido en las muestras de cada especie inercial considerada para el estudio, se depositó aproximadamente, 7 g de la pulverización homogénea correspondiente en una caja de Petri, etiquetándose por periodo de muestreo y peso seco en una nueva bolsa de papel kraft, la cual se pesó en una balanza digital (modelo VE-500) con precisión de 0,001 g. Se asignó un código de identificación acompañado de las siglas: *H_{pM}-(28-VIII)-04 H. phellos* matorral y *M_{lM}-(28-XII)-06 M. ligustrina* matorral para las muestras con la hojarasca foliar triturada (N=29). De esta forma, los análisis químicos se realizaron apropiadamente y no se presentaron sesgo con muestras de otras fechas en la cuantificación por parte del laboratorio de análisis foliar, IGAC.

3.5. Determinación de carbono, nitrógeno y azufre (CNS) en la hojarasca foliar.

Para la determinación elemental Q27-CNS foliar de *M. ligustrina* e *H. phellos*; dominantes en la producción de hojarasca foliar, se utilizó 5 g del material pulverizado de cada unidad experimental y fecha de colecta. Una parte del material foliar triturado se almacenó en bolsas de papel debidamente selladas para evitar su deterioro. Se tomó un peso determinado de 1,5 g para carbono ©; 1,5 g nitrógeno (N) y 1,5 g azufre (S) hasta completar un total de 4,5 g de material seco según el protocolo de análisis apropiado para tejido vegetal foliar (Zamudio et al., 2006). El material triturado se envió al Laboratorio de suelos del Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC) – Bogotá DC para la determinación del contenido porcentual de CNS total en el componente foliar: código-Q27.



Figura 4. Instrumento LECO TruMac CNS® Series Macro Determinator: analizador infrarrojo para macromuestras orgánicas. (Imagen: tomada de LECO corporation)

El Laboratorio de suelos del IGAC cuenta con un analizador elemental, con método DUMAS modificado para la determinación simultánea de macromuestras orgánicas LECO TruMac CNS® Series Macro Determinator (Figura 4), el cual asegura la combustión completa de las macromuestras de tejido vegetal foliar orgánico mediante un flujo directo de oxígeno puro que puede alcanzar hasta los 1450 °C en corto tiempo. El CO₂ y SO₂ liberado por la combustión del material foliar se analiza de forma simultánea mediante un detector de rayos infrarrojo *no*

dispersivo que se basa en una técnica espectroscópica que perturba el modo vibracional de las moléculas y se obtiene un porcentaje correspondiente por cada muestra foliar. Para la determinación porcentual de N total contenido en la materia orgánica de las estructuras foliares, previamente pesada, se almacenó en una celda de porcelana y se calentó alrededor de 1450 °C en presencia de oxígeno puro. El N foliar, conjugado en los compuestos orgánicos, es convertido a NO_x y N_2 durante la combustión y determinado mediante el método Dumas. Luego de la oxidación catalítica completa del gas de arrastre (*carrier*), todos los NO_x (óxido de nitrógeno) son reducidos a N_2 (nitrógeno diatómico) en el agente reductor de cobre y transportado por el flujo de gas Helio (He: *gas inerte*). Este flujo directo se emplea para desplazar el gas hasta la alícuota, la cual contiene un filtro de anhídrona que permite el paso del gas hacia el sistema de catálisis, con el propósito de eliminar el O_2 libre, CO_2 y H_2O (Simonne et al., 1997). Una vez eliminados los gases interferentes, se conduce el gas de interés hasta la celda del detector de conductividad térmica (TCD) para la determinación del N inorgánico total, utilizando como referencia el helio (Figura 5). El cambio de temperatura en la celda, generado por el gas inerte, determina la cantidad de N inorgánico presente en la hojarasca foliar. Un ordenador sincronizado con el instrumento cuantifica automáticamente el porcentaje de CNS de forma simultánea, pero empleando diferentes métodos: infrarrojo no dispersivo y método Dumas.

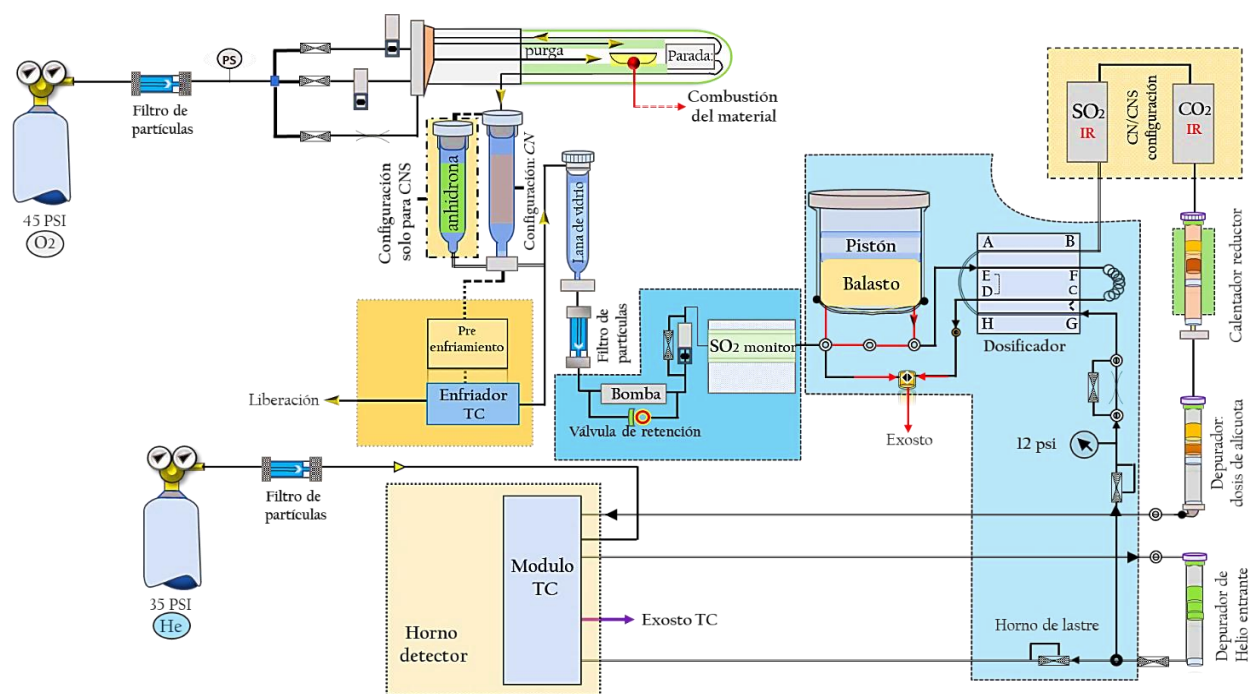


Figura 5. Principio físico: sistema de operación interna del equipo LECO TruMac CNS® Series Macro Determinator para material vegetal foliar. (imagen obtenida de LECO corporation: elaboración propia).

3.6. Análisis estadísticos

El comportamiento del contenido porcentual de $CNS_{(Total)}$ en la hojarasca foliar de *M. ligustrina* e *H. phellos*: especies precursoras en una comunidad seral de matorral altoandino, se representó mediante un diagrama de dispersión que describe las oscilaciones de la captura de CNS en el ámbito mensual-multianual, razonablemente asimétricas; de modo explícito, la posible relación de las puntuaciones del contenido porcentual de los bioelementos previos en función del tiempo (N=29).

3.6.1. Modelos de regresión simple (univariante): tendencias temporales

Con el propósito de modelar las tendencias en el ámbito temporal, se consideró un conjunto de modelos de regresión simple que explican las fluctuaciones en los datos de (y) con respecto a (x) (Peña, 2002). Se estableció la razón o velocidad de cambio de los bioelementos CNS_T y la relación C/N contenidos en la necromasa foliar de *M. ligustrina* e *H. phellos* por su máxima producción foliar total en el tiempo [$días(x) = 906$], mediante varios modelos de regresión simple con estimaciones curvilíneas diferentes, en los cuales la tendencia varió notoriamente, exceptuando el porcentaje de S_T en la variación temporal. Dada las variables de respuestas, se consideró aquellos modelos de regresión univariantes que mejor se ajustan a las oscilaciones de los datos en la relación funcional, para minimizar el error de la estimación que se construye a partir del modelo estadístico, y que explica con menos parsimonia, el proceso ecológico de interés. Los modelos convenientes y, con mayor capacidad explicativa y predictiva por su relevante coeficiente de determinación (R^2) y significancia estadística ($p < 0,05$); para algunos modelos en este documento, se describen con las siguientes ecuaciones matemáticas de la forma simplificada: logarítmica (1), cúbica (2), lineal (3), cuadrática (4) y exponencial (5). El grado u orden del polinomio se determina por la cantidad de fluctuaciones en el conjunto de puntuaciones (Kuehl, 2001).

Polinomial de tercer orden

$$(1) \quad y = \beta_0 + \beta_1 \ln(x) \quad (2) \quad y = \beta_0 + \beta_1 x + \beta_2 x^2 + \beta_3 x^3 + \varepsilon \quad (3) \quad y = mx + b$$

Polinomial de segundo orden

$$(4) \quad y = \beta_0 + \beta_1 x + \beta_2 x^2 + \varepsilon$$

$$(5) \quad y = ae^{bx}$$

Se consideró los coeficientes de la variable predictora en el modelo y el resumen del modelo estadístico en la prueba univariada para aceptar las tendencias temporales y significancias estadísticas ($p < 0,05$), tanto del coeficiente de regresión ($\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_n$) como de la variable explicativa (x_1, \dots, x_3 : modelo de tercer orden), convenientes para cada regresión simple (Kuehl, 2001). Los modelos obtenidos, estadísticamente significativos y coeficiente de determinación (R^2) apropiado; dado el caso que cumplan con esta combinación particular, se validaron con base en los análisis de residuos no estandarizados de las observaciones, empleando diferentes parámetros estadístico: ANOVA de un factor o unidireccional ($p > 0,05$); prueba de homogeneidad de varianza (L: Levene); aleatoriedad (Z: Rachas) y normalidad para una muestra (K-S: Kolmogorov Smirnov) ($N=29$), para determinar si sus magnitudes son razonables. Estos parámetros proporcionan una forma válida para escoger cada modelo de regresión, dada su complejidad y robustez. Los modelos simples, múltiples, parámetros estadísticos (*supuestos*) y ANOVA (HSD Tukey: subconjuntos homogéneos) se construyeron en los programas estadísticos: IBM ® SPSS ® Advanced Statistic 22.0 (2014), PAST (2012) y la herramienta estadística 2D-QtGrace (2011) bajo licencia GPL.

3.6.2. Modelo de regresión lineal múltiple: predictores biológicos

La regresión lineal múltiple es de utilidad cuando existe una variable de respuesta y dos o diversas variables explicativas, predictoras o regresoras dentro de la ecuación multivariante (Peña, 2002). Para determinar el número de variables predictoras en el modelo lineal múltiple; en este estudio son las 20 especies productoras de hojarasca foliar, se construyó un PCA que representa en un espacio vectorial las 20 especies proyectadas como vectores propios, considerando al conjunto de propiedades originales (x_{i1}, \dots, x_{in}) como variables transformadas, dentro de la siguiente ecuación lineal múltiple de la forma:

$$\text{ecuación (6)} \quad y_i = \beta_0 + \beta_1 x_{i1} + \beta_2 x_{i2} + \beta_3 x_{i3}, \dots, + \beta_k x_{ik} + \varepsilon_i$$

Donde, y_i es una variable hipotética ($CP_1, CP_2, CP_3, \dots, CP_{20}$)

β_0 , es la ordenada al origen o intercepto con el eje (y).

$\beta_1, \beta_2, \beta_3, \dots, \beta_k$ coeficiente de regresión de la variable predictora en la ecuación múltiple.

x_{i1}, \dots, x_{ik} , son variables explicativas, predictoras o regresoras.

ε_i , es la magnitud de una variable aleatoria con media de cero (0) y σ^2

Por lo tanto, la primera componente principal que configura el plano factorial a , se construye generalmente así:

$$Y_1^{(i)} = (1,56)M. \textit{ligustrina}_i + (1,32)H. \textit{phellos}_i - (0,81)Gynoxys_i + (0,17)Baccharis_i - (0,17)Monochaetum_i$$

$$Y_2^{(i)} = -(1,40)H. \textit{phellos}_i + (1,35)M. \textit{ligustrina}_i - (0,50)Baccharis_i + (0,45)Sessea_i + (0,11)Lepechinia_i$$

$$(0,13)Monochaetum_i - (0,14)Pentacalia_i \quad i = 1, 2, 3, \dots, 580.$$

En la ecuación múltiple (7), se agrupan las variables transformadas que tienen mayor proximidad, con respecto a los dos primeros componentes principales ($CP_1 + CP_2$) en la representación bidimensional (Figura 3). En este estudio, se alude a las 20 especies productoras de hojarasca foliar, denotando a *M. ligustrina* como la especie inercial, con más información en el primer componente ($\sigma^2 = 22,9 \%$) por su magnitud numérica y notoria proyección en el subespacio. Se consideró a *H. phellos* como el segundo vector propio con menor ángulo en proyección al segundo componente ($\sigma^2 = 20,4 \%$), y así sucesivamente. Las especies restantes, por su poca contribución de necromasa foliar en el tiempo, tendrán su consideración en los planos factoriales posteriores, (b, c, d, e, \dots, j).

3.6.3. Modelo de regresión lineal múltiple: descriptores meteorológicos

La instrumentación empleada para la medición simultánea de los factores meteorológicos en sus unidades: recorrido del viento (m/s), temperatura mínima, media y máxima ($^{\circ}\text{C}$), humedad relativa (%), brillo solar (horas), precipitación, evaporación y evaporación media (mm); diarias o totales anuales, todas condiciones atmosféricas propias del estado del tiempo que se presentan sucesivamente a través de largos periodos de tiempo regulares (López & Crespo del Arco, 2015). Los registros de meteoros durante los periodos comprendidos entre agosto de 2004 a diciembre de 2006, proceden de la estación meteorológica automática tipo AM 1601502 del instituto superior de educación rural (ISER) ubicada a 2340 m, perteneciente a la corriente del río Pamplonita, que está confeccionada con la red meteorológica que proporciona el instituto de hidrología, meteorología y estudios ambientales (IDEAM), en la geografía de Pamplona (Eslava, 1993). El comportamiento porcentual multianual del CNS_T y la relación C/N, se relacionó linealmente en algunos modelos estadísticos, de forma univariada (modelo de máximo ajuste) y multivariante en función de factores meteorológicos. En general, los meteoros introducidos en la ecuación (7) para la modelación estadística, se seleccionaron mediante el método *step by step* y eliminación (Bsum) para escoger los predictores ambientales significantes en el modelo de regresión lineal múltiple.

4. RESULTADOS

4.1. Gráfico de sedimentación (*scree plot*)

En la representación gráfica de la magnitud porcentual de los autovalores o valores propios (*inercia explicada por los componentes*) se representa, de forma progresivamente decreciente, la reducción de la dimensión en el conjunto de los datos para obtener los primeros componentes principales, con la máxima información factorial.

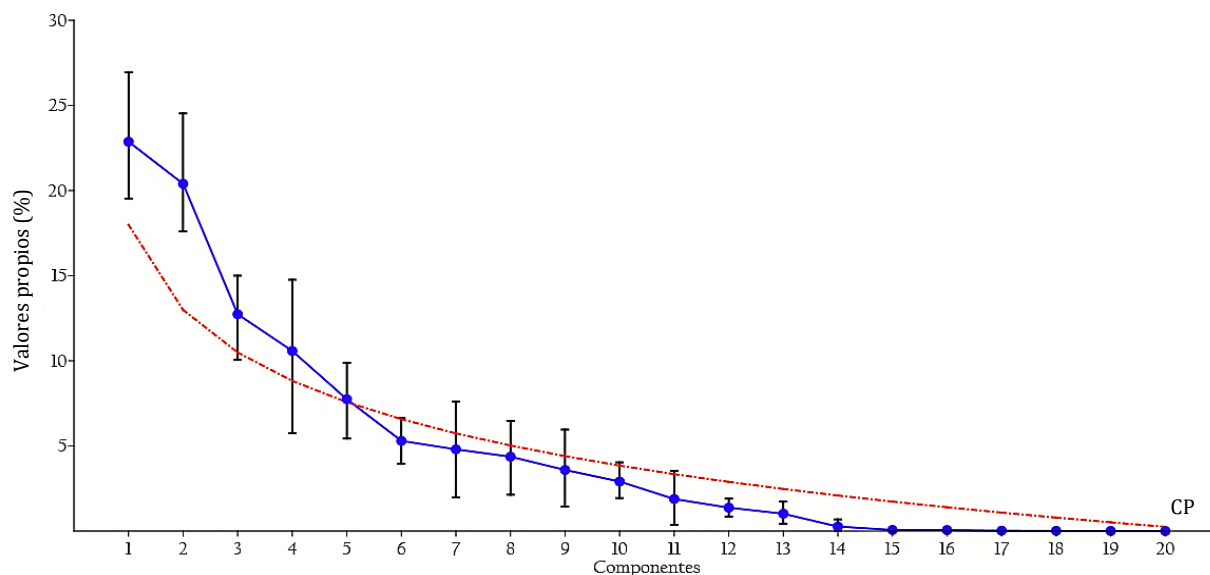


Figura 6. Gráfico de sedimentación (*scree plot*) de la magnitud porcentual de los valores propios.

Los cinco (5) primeros componentes exhiben el máximo porcentaje en la variabilidad total ($\sigma^2 \approx 74,33 \%$), ya que la línea discontinua en el gráfico de sedimentación, con tendencia a disminuir, determina qué componentes son los principales. La magnitud de los valores propios ($\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3, \lambda_4, \dots, \lambda_n$) del componente 1 ($\sigma^2 = 22,87 \%$) y componente 2 ($\sigma^2 \approx 20,40 \%$) (Tabla 1), configuran en esencia, el primer plano factorial o plano factorial *a* (Figura 3), que explica en un 44,30 % la variabilidad total en el conjunto de los datos (*subespacio*). Ahora bien, en la representación bidimensional, *H. phellos* y *M. ligustrina* por su proyección, varían más en el ámbito mensual-multianual, que el resto de las especies a las que se les midió dicha variable del fenómeno biológico de interés (proceso ecológico), o sea, la producción de carbono en la hojarasca foliar a través del tiempo. Esto significa que *M. ligustrina*, *H. phellos*, *G. lindenii* y *Sessea corymbosa*, en orden de producción foliar, explican la importancia inercial de las especies en el plano *a* (Figura 3), conformando el conjunto concurrente de especies dominantes que más contribuyen en la variación

total del sistema por su continua abscisión foliar en la etapa priseral, denominada en este estudio como matorral altoandino. El punto de inflexión se sitúa en el componente 5, de tal forma que el primer espacio vectorial está representado por la conjunción de los 2 primeros componentes, considerados como los principales, que representa a las especies con mayor producción foliar multianual (g/col). Los 3/5 restantes están repartidos en otras especies que participan en los dos primeros componentes principales, pero también, aunque progresivamente menor, en los componentes principales 3 y 4, 5 y 6, o plano factorial hipotético: *b* y *c* (Tabla 1). Mediante el gráfico de sedimentación se seleccionaron aquellas coordenadas que manifestaron los 20 vectores propios en una representación de dos dimensiones, que contiene el mismo número de variables originales, con igual unidad de medida: g/col, las cuales se transformaron en un número menor de variables subyacentes (incorrelacionadas: *ortonormales*) sin perder información para encontrar la verdadera dimensionalidad que explique los datos. Es decir, este efecto se determina por la curva ideal decreciente que denota una línea casi constante o asidua decadente después del componente 6 hasta el componente 14. En síntesis, los componentes restantes ($Y_{14}, Y_{15}, \dots, Y_{20}$) se consideran insignificante por estar muy cercano a cero debido a la poca varianza de las variables abstractas: criterio de Kaiser ($\lambda_n > 1$). Por tanto, los componentes restantes explican en menor parte la inercia en 2004, 2005 y 2006, con una escasa proporción, representando a la derecha del gráfico los autovalores residuales con poca información e inclinación.

Tabla 1. Valores propios de la matriz de covarianza: producción foliar (N=580).

Componentes principales	Eigenvalues		Porcentaje (%)	
	Autovalores	Proporción	σ^2	acumulado
Y1	4,95711	0,2287	22,87	22,87
Y2	4,42095	0,20396	20,396	43,266
Y3	2,76023	0,12735	12,735	56,001
Y4	2,29355	0,10581	10,581	66,582
Y5	1,67886	0,07745	7,7455	74,328
Y6	1,14832	0,05297	5,2979	79,626
Y7	1,04043	0,04801	4,8001	84,426
Y8	0,9467	0,04367	4,3677	88,793
Y9	0,7779	0,03588	3,5889	92,382
Y10	0,63076	0,0291	2,9101	95,292
Y11	0,4081	0,01882	1,8828	97,175
Y12	0,29787	0,01372	1,3742	98,549
Y13	0,22069	0,01018	1,0182	99,568
Y14	0,05679	0,0262	0,262	99,823
Y15	0,01384	0,00038	0,0639	99,893
Y16	0,01254	0,00058	0,0579	99,951
Y17	0,00519	0,00024	0,024	99,974
Y18	0,00319	0,00015	0,0147	99,989
Y19	0,0015	0,00007	0,0069	99,996
Y20	0,00066	0,00003	0,0031	99,999
Total	21,67518	1	100%	

4.2. Comparación del contenido porcentual de C, N, S y C/N en la hojarasca foliar de *M. ligustrina* e *H. phellos* (Anova; $p < 0,05$; N=29).

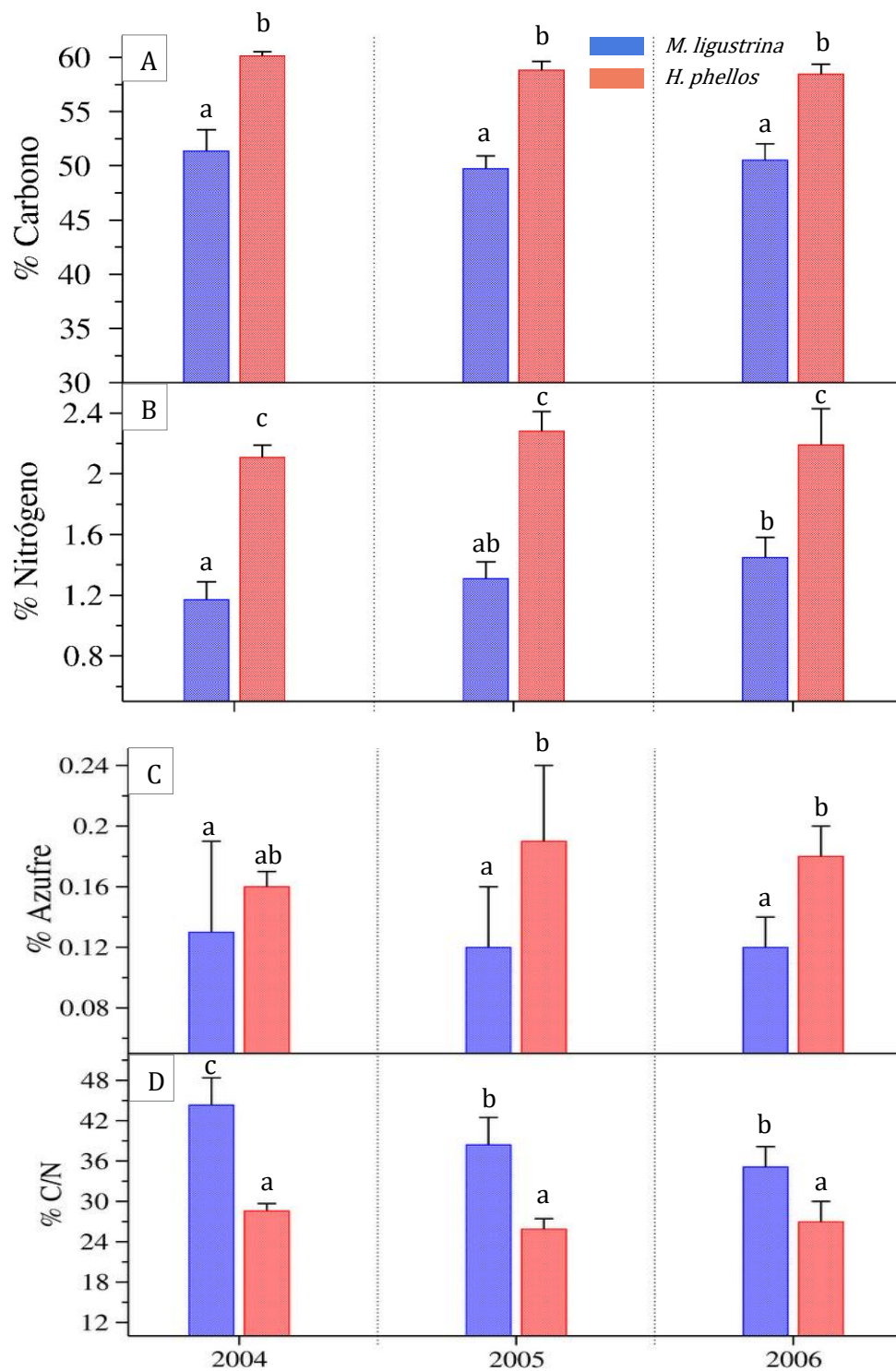


Figura 7. Comportamiento porcentual (%) de la captura de C, N, S y C/N foliar de dos especies dominantes en una comunidad sucesional de matorral altoandino: *M. ligustrina* e *H. phellos*, cuenca alta del río Pamplonita. Agosto de 2004 a diciembre de 2006. Tukey HSD ($p < 0,05$; N=29).

Los promedios porcentuales de C_T en función del tiempo, son estadísticamente poco variantes entre grupos ($p < 0,05$), sin compartir información con otro subconjunto. Por lo tanto, las medias porcentuales no difieren entre sí porque durante el 2004, 2005 y 2006 se ostentó poca diferencia porcentual en la captura de C para Ml_C : 51,36-49,76-50,53 % e Hp_C : 60,13-58,79-58,47 %, en ese orden anual (Figura 7a), agrupándose verticalmente en dos subconjuntos, uno por cada unidad experimental (subconjunto 1: Ml ; subconjunto 2: Hp). Las medias anuales de Ml_C e Hp_C no se segregaron notablemente, ya que tienden a ordenarse de forma homogénea ($\mu_1 = \mu_2 = \mu_3$) en contraste, con las medias porcentuales de la relación estadística C/N, y, no existe un efecto atribuible en alguno de los tres niveles de tratamiento para el contenido de C y S. Así, se marca una leve diferencia del contenido porcentual de C en *M. ligustrina* ($p = 0,080$; $N=29$) e *H. phellos* ($p = 0,062$; $N=29$), indicando que estas dos especies de porte leñoso se diferencian sustancialmente entre sí ($p < 0,05$) (Anexo 4a). La probabilidad (*significancia*) de compartir intermedios con otro subconjunto es de 8 % para *M. ligustrina* y 6,2 % para *H. phellos*, siendo esta última la de mayor porcentaje de C (60,13 %, 2004) en el primer nivel de tratamiento: en 2004 se reportó la mayor porcentualidad de C contenido en el componente foliar (Anexo 3a). Las medias porcentuales de Ml_N mostraron discrepancia entre los niveles anuales, conformando en general dos subconjuntos homogéneos, con semejante grado de significancia en contraste con la configuración de Hp_N , cuyas medias porcentuales se distribuyeron relativamente simétricas en la serie anual (Anexo 2b). El porcentaje de N en Ml_N en 2006 se puede considerar como el nivel que presentó la mayor porcentualidad (1,44 %), diferenciándose de los promedios anuales en los grupos restantes ($p = 0,012$) (Anexo 3b); sin embargo, el promedio porcentual de N es de 1,17 % en el 2004: menor valor para este bioelemento en el ámbito multianual, contrario a lo obtenido en el porcentaje de C para *M. ligustrina* en el mismo nivel de tratamiento. Por otra parte, las medias porcentuales del N en *H. phellos* aparecen en vertical dentro del mismo subconjunto homogéneo, lo cual indica en esta condición de igualdad, que las medias no difieren entre sí de forma significativa ($p = 0,209$, $N=29$). Esto indica que el tiempo no ejerce un efecto en los cambios del N, manifestando un comportamiento promedio porcentual de carácter invariante (2,11 %, 2004; 2,28 %, 2005; 2,19 %, 2006) para Hp_N (Figura 7b). La media porcentual multianual de S en las dos especies inerciales del matorral altoandino se distribuyó en dos subconjuntos homogéneos (Tukey-HSD; $\alpha = 0,05$; $N=29$) en el tiempo (años), con medias que no difieren significativamente entre sí, considerando

la formación de un subgrupo solapado entre los dos subconjuntos para *Hps*; o sea que el promedio porcentual de S para *Mls* e *Hps* en 2004 aparenta ser equivalente. Por lo tanto, el promedio porcentual mínimo (0,13 %) de *Mls* y promedio porcentual máximo (0,15 %) de *Hps* en el 2004 tiende a igualarse, y configura un intermedio (Anexo 2c). Ahora bien, la probabilidad de que estas medias estén dentro de este subconjunto (1), y no en otro, es de 0,125 ($p < 0,05$) para *Mls*, mientras que, para la segunda especie inercial, con doble rasgo esencial, la probabilidad es de 0,316: ($\mu_1 = \mu_2 = \mu_3$). En 2005 se reportó el menor porcentaje promedio de S (0,12 %) para *M. ligustrina*, siendo 2004 el nivel que ostentó el mayor promedio porcentual de 0,13 %, respectivamente. No obstante, *H. phellos* ostentó el mínimo promedio porcentual de S (0,16 %) en 2004, siendo 2005 el de mayor promedio porcentual de S (0,19 %), respectivamente (Figura 7c). Los promedios porcentuales de la relación C/N para *Ml_{C/N}* conformaron un subconjunto homogéneo sin compartir información o intermedios con otro grupo, lo cual indica que los promedios anuales no difieren significativamente entre sí (subconjunto 1 *Ml_{C/N}* = 25,87-26,95-28,59 %, respectivamente), y por ende, presentaron los menores valores promedios sin una variación considerable en el ámbito multianual, y que la probabilidad (*significancia*) de que estos años estén en este grupo, y no en otro, es de 0,468 para *Ml_{C/N}*. Por lo tanto, los promedios multianuales de *Ml_{C/N}* se segregan de *Hp_{C/N}*, ya que difieren significativamente entre sí (Anexo 2d). Esto muestra el comportamiento poco fluctuante de *Ml_{C/N}* en el tiempo. *H. phellos*, la especie inercial de mayor contenido de C, N y S constituye dos subconjuntos diferenciales (2 y 3), donde el 2005 y 2006 se ordenan en un grupo, ya que sus medias anuales no difieren entre sí (35,11 y 38,41 %) en ese orden, conformando de manera exclusiva el subconjunto (3) como grupo unitario ($p < 0,05$), con la mayor relación de C/N (44,32 %; N=29) respectivamente, lo cual indica que *M. ligustrina* e *H. phellos*, en la comunidad matorral altoandino se diferencian significativamente entre sí en la relación C/N ($\mu_1 \neq \mu_2 = \mu_3$), y más aún con respecto en los años de estudio (Anexo 3d).

4.3. Comportamiento porcentual multianual del contenido total de carbono, nitrógeno y azufre (CNS) en la hojarasca foliar.

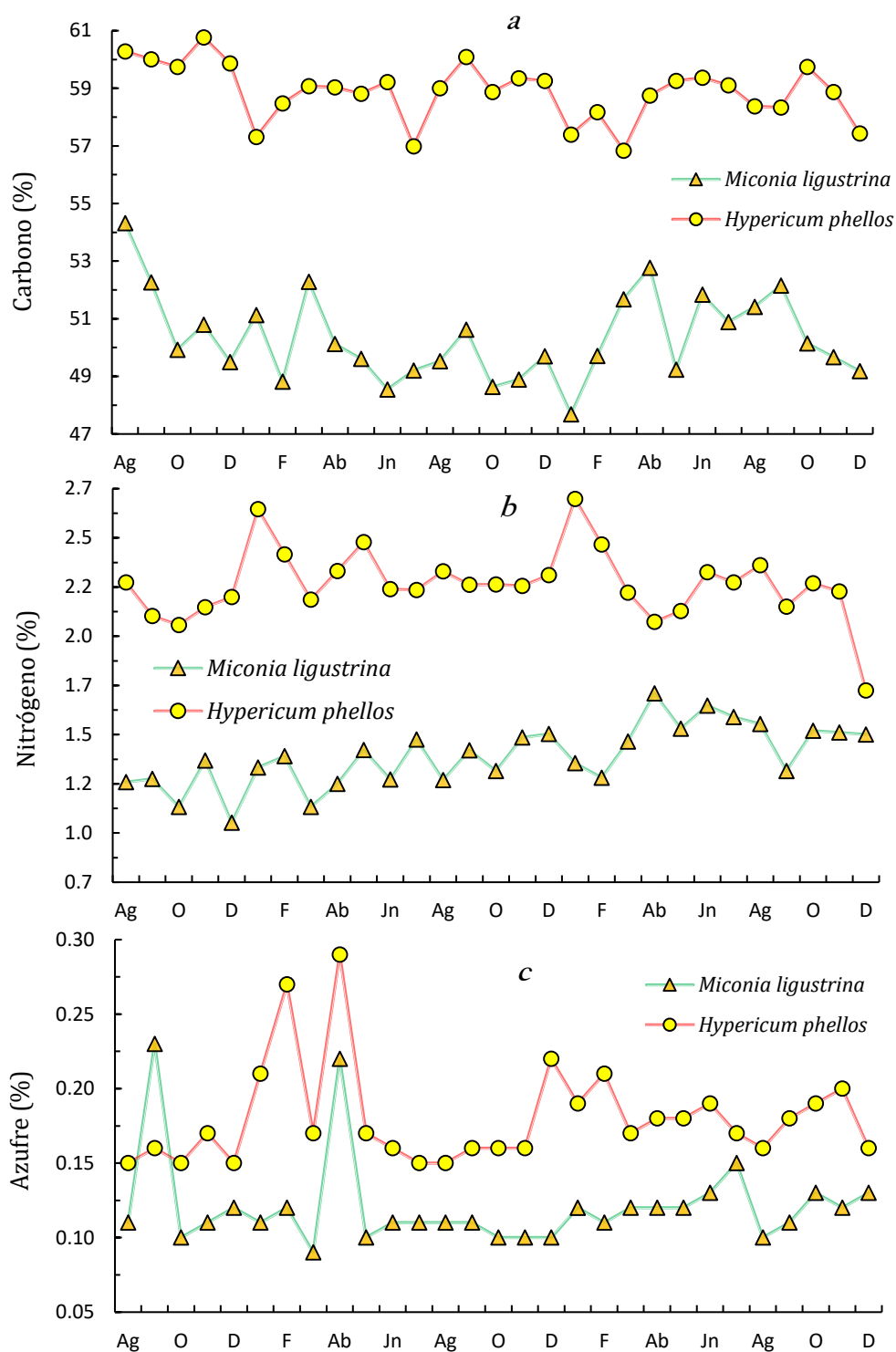
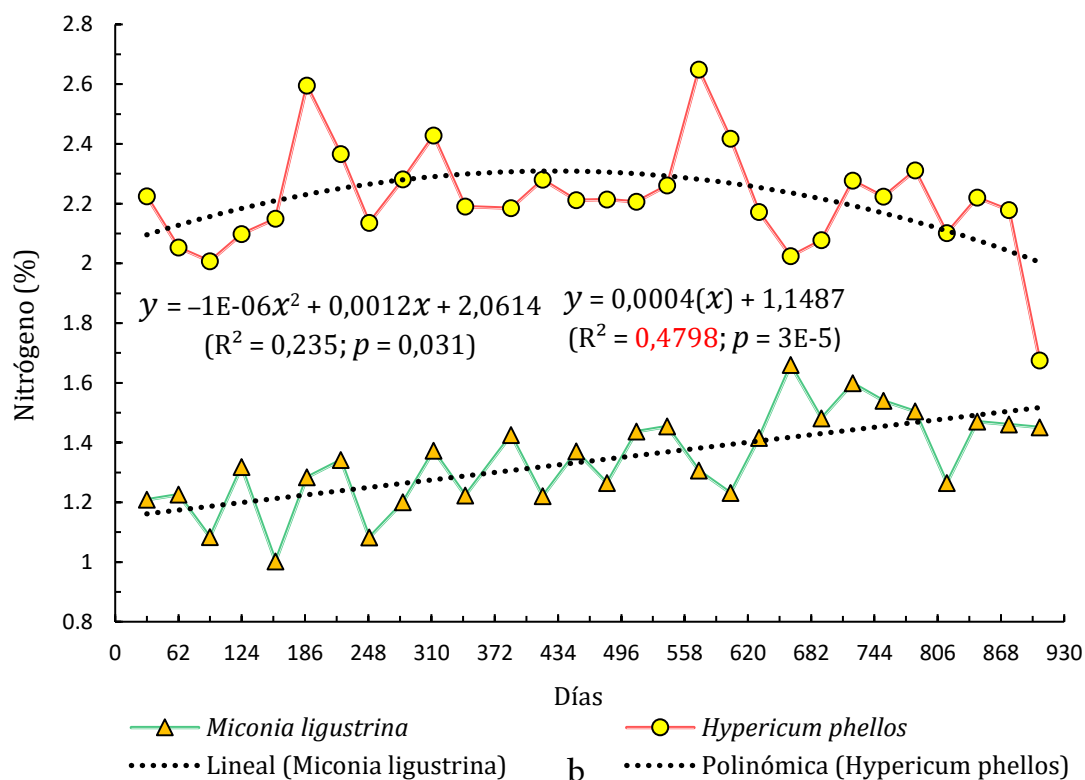
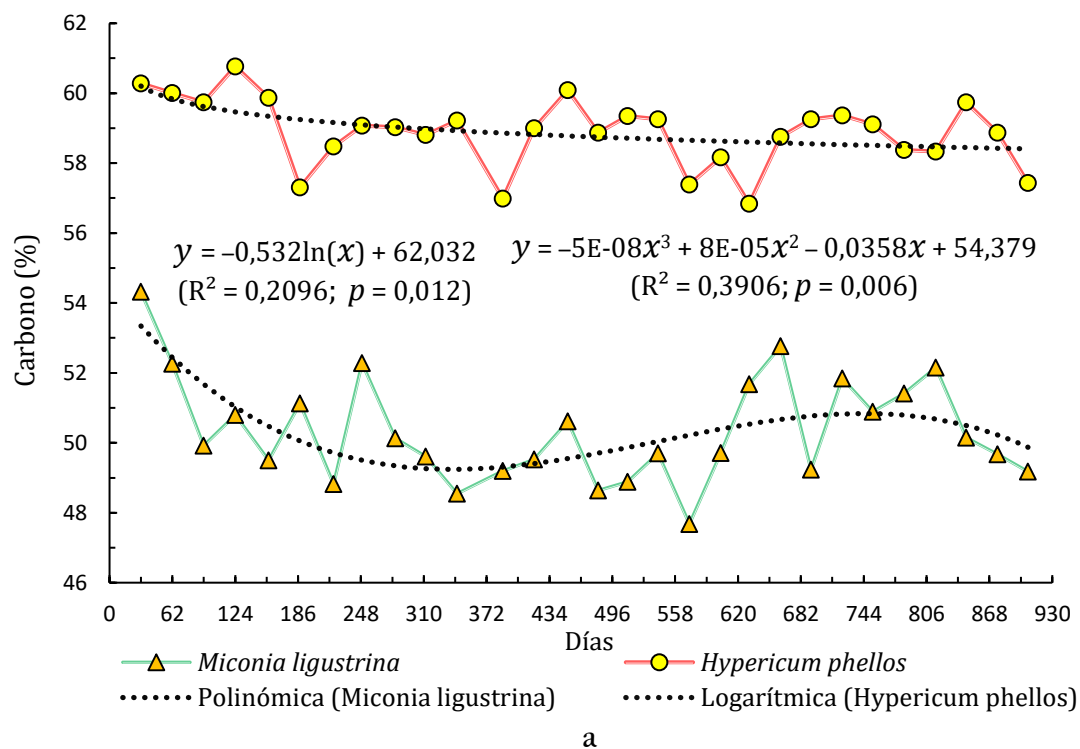


Figura 8. Comportamiento porcentual multianual de la captura de carbono (a), nitrógeno (b) y azufre (c) en la hojarasca foliar de *M. ligustrina* e *H. phellos*, en una comunidad sucesional de matorral altoandina, en la cuenca alta del río Pamplonita-Colombia.

Luego de la pulverización y determinación del CNS_{Total} contenido en la hojarasca foliar, correspondiente a los 29 meses de muestreo (agosto de 2004 a diciembre de 2006), se obtuvo 1460,26 en porcentaje de carbono total (C_T) en el ámbito mensual-multianual para *M. ligustrina*, siendo agosto y septiembre (52,26-54,32 %, 2004); enero, marzo y septiembre (52,28-50,13-50,12 %, 2005); marzo, abril, junio y septiembre (51,68-52,77-51,84-52,15 %, 2006) los periodos que ostentaron el mayor porcentaje en la captura de C foliar a lo largo del tiempo. Los picos máximos en la retención del C foliar estuvieron definidos en diferentes periodos, salvo en octubre y diciembre (49,9-49,5 %, 2004); febrero, junio y octubre (48,82-48,55-48,64 %, 2005); enero, mayo y diciembre (47,65-49,21-49,16 %, 2006), los periodos de menor captura de C en la oscilación mensual-multianual, en una sinecia sucesional de matorral altoandina (Figura 8a). *H. phellos* exhibe un comportamiento asincrónico de mayor captura de C con 1707,29 en porcentaje total en función del tiempo, con relación a *M. ligustrina*; siendo agosto y noviembre (60,28-60,79 %, 2004); septiembre (60,10 %, 2005) y octubre (59,79 %, 2006), los periodos que presentaron el máximo contenido de C foliar; de ellos, enero y julio (57,31-56,99 %, 2005); enero, marzo y diciembre (57,39-56,84-57,43 %, 2006) evidenciaron un menor porcentaje de C casi homogéneo (Figura 8a), con base a su fluctuación porcentual en el ámbito multianual (imagen ≈ 57 %). La variable de respuesta -porcentaje de nitrógeno (N)- de las especies inerciales, *M. ligustrina* e *H. phellos*, exhibe un comportamiento multianual intermedio en contraste con el porcentaje total de C y S foliar (Figura 8ac). Así, se obtuvo 38,89 en porcentaje de N total (N_T) para *M. ligustrina* a través del tiempo, siendo noviembre (1,32 %, 2004); julio, noviembre y diciembre (1,43-1,44-1,46 %, 2005); abril y junio (1,66-1,60 %, 2006) los meses con el mayor porcentaje de N en el comportamiento multianual (Figura 8b). Octubre y diciembre (1,08-1,01 %, 2004); marzo (1,08 %, 2005); febrero y septiembre (1,23-1,26 %, 2006), exhiben el menor contenido porcentual de N foliar. No obstante, en 2006 se obtuvo el mayor porcentaje de N foliar debido a la asimilación radicular en asociación mutuamente beneficiosa, con microorganismo endosimbiontes, similar al comportamiento de *H. phellos* en los periodos intermedios del mismo año, pero casi antagónico al comportamiento multianual de N_T foliar. *H. phellos*, como segunda especie inercial, ostentó el mayor contenido de N_T en comparación con las observaciones de *M. ligustrina* (Figura 8b), sumando 64,20 en porcentaje total de N, siendo agosto (2,22 %, 2004); enero y mayo (2,59-2,42 %, 2005); enero (2,64%, 2006), los periodos que exhiben los picos más altos de N. El contenido

porcentual de C y N en el componente foliar manifestó los valores más relevantes por atribuirse como los elementos constituyentes de los compuestos primarios y secundarios en las plantas superiores, o “sencillamente” porque el comportamiento foliar es un indicio de que este componente estructural y sus bioelementos son homogéneamente susceptibles de modelar con factores meteorológicos. El comportamiento porcentual multianual de azufre total (S_T) en *M. ligustrina* e *H. phellos*, fluctuó de forma casi sincronizada en los primeros periodos de 2005 y finales de 2006, con base a su variación intrínseca (Figura 8c). *M. ligustrina* alcanzó un elevado valor porcentual de S en septiembre (0,23 %, 2004) con relación a la puntuación de *H. phellos* (0,16 %, 2004) en el mismo periodo. Se obtuvo 5,23 en porcentaje total de S para *H. phellos*, ostentando la máxima captura de S_T en diferentes periodos de tiempo: febrero, abril y diciembre (0,27-0,29-0,22 %, 2005); febrero y noviembre (0,21-0,20 %, 2006), respectivamente (Figura 8c). Ante esta oscilación mensual, octubre y diciembre (0,10-0,009, 2004). Julio y agosto manifestaron el menor valor, con un porcentaje de S invariante o poco cambiante de 0,15 % en 2005. *M. ligustrina*, con porcentaje multianual total de 3,51, y menor oscilaciones frente al comportamiento de *H. phellos* en el ámbito multianual, exhibe dos picos máximos en la captura de S en septiembre (0,23 %, 2004) y abril (0,22 %, 2005), en medio de fluctuaciones mensuales que no definen un mínimo propiamente contrastante. Los valores mínimos en el comportamiento multianual de S_T , se mostraron con uniforme porcentualidad en octubre (0,10 %, 2004); mayo, octubre, noviembre y diciembre (0,10 %, 2005); agosto (0,10 %, 2006), principalmente. Marzo (0,9 %, 2005) fue el periodo con menor porcentaje de S (Figura 8c) en la especie precursora, *M. ligustrina*. Los valores porcentuales en el orden de $C > N > S$ del comportamiento mensual-multianual en *M. ligustrina* estuvieron debajo del porcentaje total en función del tiempo, destacando a *H. phellos* como la especie precursora con el segundo atributo o rasgo esencial: máxima captura de CNS_{Total} a lo largo del tiempo en la primera etapa sucesional o primera fase de la seria ecológica de desarrollo del BAA, denominada en este estudio como matorral altoandino (*elemental*), en la cuenca alta del río Pamplonita: (Pamplona-Colombia).

4.4. Tendencias temporales de la captura de C, N, S y C/N en la hojarasca foliar.



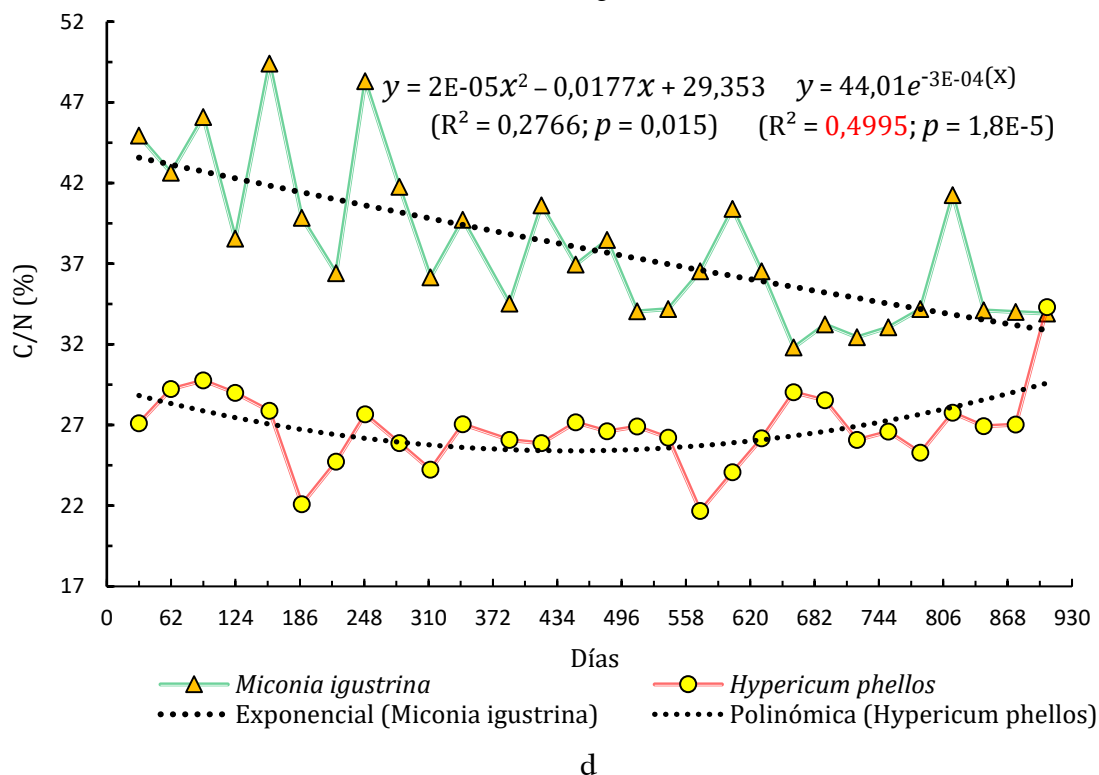
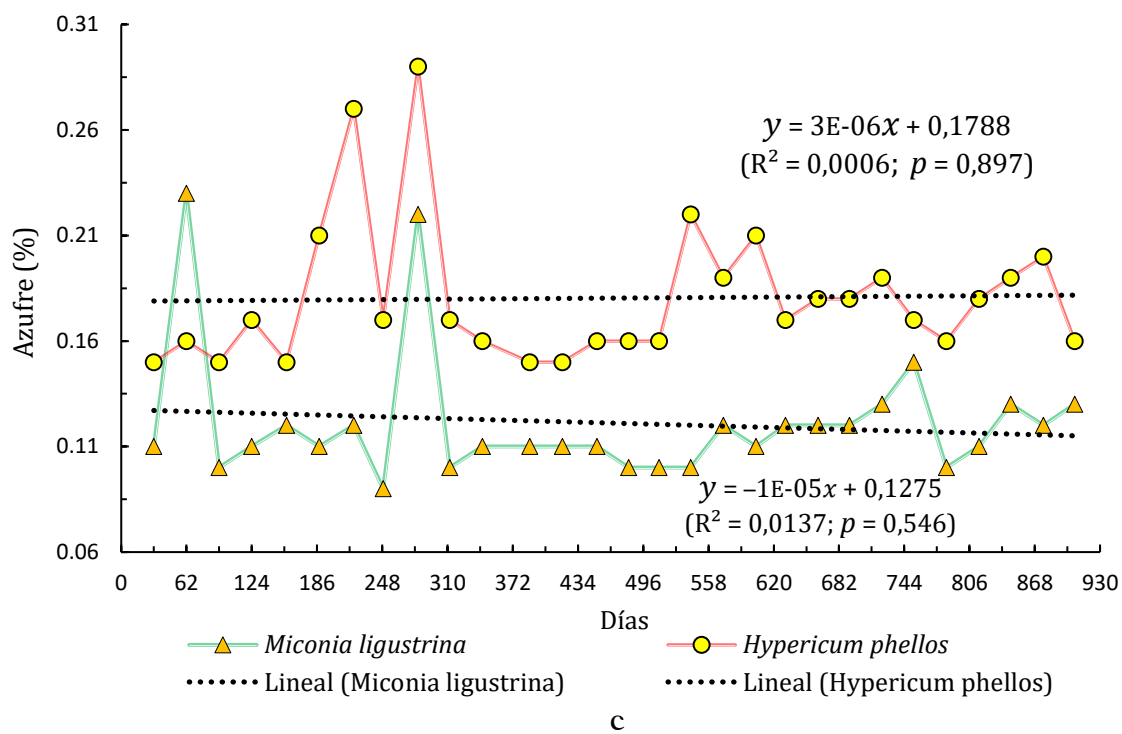


Figura 9. Tendencias temporales del contenido porcentual de (a) carbono, (b) nitrógeno, (c) azufre y (d) C/N en la hojarasca foliar de las especies inerciales, *M. ligustrina* e *H. phellos* en una comunidad sucesional de matorral altoandino: agosto de 2004 a diciembre de 2006.

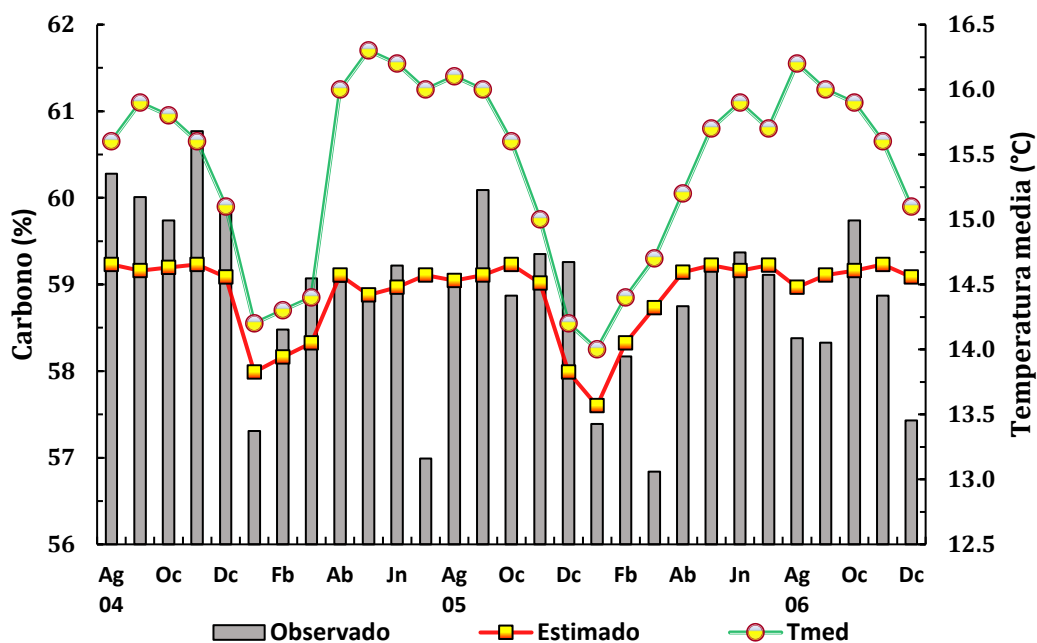
La tendencia temporal del contenido de C, N, S en la hojarasca foliar y la relación proporcional de C/N en el ámbito multianual, se ajustó a cinco (5) funciones matemáticas que asumen el comportamiento de los bioelementos de interés, con estimaciones curvilíneas diferentes ($p < 0,05$). Las tendencias tendieron a crecer y decrecer, en algunos modelos simple, por las puntuaciones reales de las dos especies inerciales para tratar de definir el modelo estadístico. La tendencia del contenido de C_T , con coeficiente de regresión negativo ($\beta_1 = -0,532$) disminuye significativamente, indicando que el contenido de este bioelemento se ajustó más al modelo de regresión de tipo logarítmico, con una tasa o razón de cambio multianual decreciente (-0,532%, respectivamente) por cada periodo que transcurre el tiempo (Figura 9a). El coeficiente de determinación ($R^2 = 0,2096$; $p = 0,012$; $N=29$) en el modelo, indica que el tiempo logró explicar el 20,96 % del total de la variación del C_T contenido en la hojarasca foliar de *H. phellos* durante los periodos comprendidos entre agosto de 2004 a diciembre de 2006 de medición continua. La variable de respuesta -porcentaje de C- en *M. ligustrina*, exhibe una tendencia ondulatoria decreciente en su totalidad que se ajusta razonable y significativamente al modelo de regresión cúbico con un máximo ($\beta_1 = -0,0358$) y un mínimo ($\beta_2 = -5E-08$) en la senoide, debido a las fluctuaciones porcentuales del C_T (Figura 9b). En términos de la ecuación (2), el coeficiente de determinación ($R^2 = 0,391$; $p = 0,006$; $N=29$), determina que el tiempo revela satisfactoriamente el 39,06 % de la variabilidad total del C_T durante los 906 días de registro continuo, o sea que solo 39 % del total de la variabilidad se debe a la escala temporal (Figura 9b). El contenido porcentual de N_T mostró una tendencia de carácter creciente y decreciente que cambia ($\beta_1 = 0,0012$; $\beta_2 = -1E-06$) dentro de la función de segundo orden, determinando que el porcentaje de N_T en *H. phellos* se ajustó apropiadamente al modelo de regresión cuadrático. (Figura 9b). El coeficiente de determinación ($R^2 = 0,235$; $p = 0,031$; $N=29$) en el modelo polinomial, determina que el tiempo [días(x) = 906] revela satisfactoriamente el 23,50 % de la variación total del N_T contenido en el componente foliar de la primera especie dominante en la captura de N en el ámbito temporal y univariado. Para estimar la captura anual de N en el componente foliar, se reemplaza en la ecuación de segundo grado (x) por 365 días y se obtiene un valor estimado de 2,36 %. Asimismo, se obtiene un valor de 3,14 % en 906 días adicionales, donde la tendencia cambia su compartimiento parabólico a senoide hasta definir una función de tercer orden en sí. El contenido porcentual multianual de N_T en *M. ligustrina* exhibe una marcada tendencia a partir de los cambios del predictor (Figura 9b); es factible y se ajusta parsimoniosamente al modelo de regresión lineal simple que acrecienta

a razón constante, con un coeficiente de regresión “casi” invariante ($\beta_1 = 0,0004$) como se resume en los estadísticos de prueba para la validación del modelo simple (Anexo 5). Procurando la interpretación de los términos del modelo lineal, la ordenada en el origen estima que por cada mes que transcurre el tiempo la planta captura en promedio 1,5 % de N y lo incorpora en sus compartimientos como organismo modular sésil, y, por ende, la tasa de cambio multianual determinada fue de 0,0004 (%), respectivamente. El coeficiente de determinación ($R^2 = 0,4798$; $p = 3E-5$; $N=29$) indica que el tiempo consigue explicar el 47,98 % de la variabilidad total del contenido porcentual de N_T en *H. phellos* (Figura 9b), siendo el segundo R^2 que mostró más información de asociación univariada. El contenido porcentual de S_T foliar para ambas especies presentó dos picos atípicos de máxima porcentualidad en agosto de 2004 y mediados de 2005 (Figura 9c); por lo tanto, el comportamiento porcentual de S_T en *H. phellos* se ajustó relativamente a un modelo de regresión lineal simple, con una medida de bondad de poca capacidad explicativa, estableciendo una tendencia de tipo lineal en la horizontal o pendiente casi constante por la magnitud del coeficiente de regresión $\beta_1 = 3E-06$. Los términos estadísticos que componen el modelo en el porcentaje de S son insignificantes ($p > 0,05$), y el valor porcentual no cambiaría sin importar los picos abruptos en Ml_S (0,22-0,23 %) e Hps (0,27-0,29 %). Según la ecuación lineal, es de esperarse que la velocidad de cambio sea altamente constante ($3E-06$) y tienda a cero (0,0) por su pérdida de correlación en función del tiempo. Así, la tendencia del S_T indica que preferencialmente las puntuaciones no se ordenan en la línea de regresión desde el parámetro $\beta_0 = 0,1788$ por el bajo ajuste del modelo a la dispersión y despreciable significancia marginal ($p > 0,05$) (Figura 9c). El coeficiente de determinación ($R^2 = 0,0006$; $p = 0,897$; $N=29$) indica que el tiempo (días) explica escasamente el 0,06 % de la variación total multianual del contenido de S_T en la hojarasca foliar de *H. phellos* existiendo una independencia en la asociación lineal y trayectoria curvilínea. Sin embargo, se atribuye a *H. phellos* como la primera especie en la comunidad de matorral altoandino, con el rasgo esencial de mayor contenido porcentual de C, N y S en el componente foliar durante los 906 días de registro continuo. El comportamiento del contenido porcentual de S en *M. ligustrina* en el ámbito temporal se ajustó a un modelo de regresión simple de la forma lineal que decrece a razón constante, y que aparentemente describe las oscilaciones porcentuales de S con tendencia a disminuir y velocidad de cambio de $\beta_1 = -1E-05$ (%). Según los términos estadísticos del modelo en la relación nula de asociación entre las dos variables ($p = 0,546$), se asegura no entrar en un error tipo I en la teoría de decisiones, así que el

tiempo no explica moderadamente los cambios del contenido de S foliar por su incorrelación; por lo tanto, es más susceptible de modelar con el conjunto de variables meteorológicas que asumen los cambios de las fluctuaciones de S. El coeficiente de determinación ($R^2 = 0,0137$) en el modelo lineal, indica que el tiempo explica escasamente el 1,3 % la variabilidad total del contenido de S foliar por su independencia en esta asociación. La relación C/N osciló en *M. ligustrina* con mayor porcentualidad, mostrando una tendencia que descendió de manera exponencial y significativamente ($\beta_1 = -3E-04$; $p = 1,8E-5$) en la nube de puntos con una razón de cambio anual de 44,01 elevado a la $-3E-04$: (e^{-3E-04}). Por cada 365 días que transcurre, la relación de C/N aumenta ($p < 0,05$). El coeficiente de determinación ($R^2 = 0,449$) en el modelo simple; máximo en las relaciones temporales del estudio, indica que el tiempo logró explicar ampliamente la variabilidad total de la relación C/N en la hojarasca foliar de *M. ligustrina*, la cual disminuye durante el 2005 y 2006 debido a la magnitud numérica de los residuos (Figura 9d). No obstante, la relación C/N de *H. phellos* exhibe una tendencia de tipo cuadrática que acrecienta significativamente a mediados de 2005, dando lugar en la relación de asociación a *M. ligustrina* que decrece en porcentualidad por cada periodo adicional ($p < 0,05$). Esto indica que en el transcurso del tiempo dará lugar para que *H. phellos* aumente en la relación C/N por su curvatura geométrica. El coeficiente de determinación ($R^2 = 0,2766$) en el modelo estadístico -no lineal-, indica que el tiempo [días (D): 906] solo explica el 27,6 % de la variabilidad total en la relación C/N en el ámbito temporal. La significancia de los parámetros estadísticos (β_0 : punto de intercepción con el eje (Y); coeficiente de regresión: β_1 , β_2 y β_3) y los estadísticos de prueba para la validación de los modelos de regresión simple en el ámbito temporal se resume en los anexos 4, 5, 6 y 7.

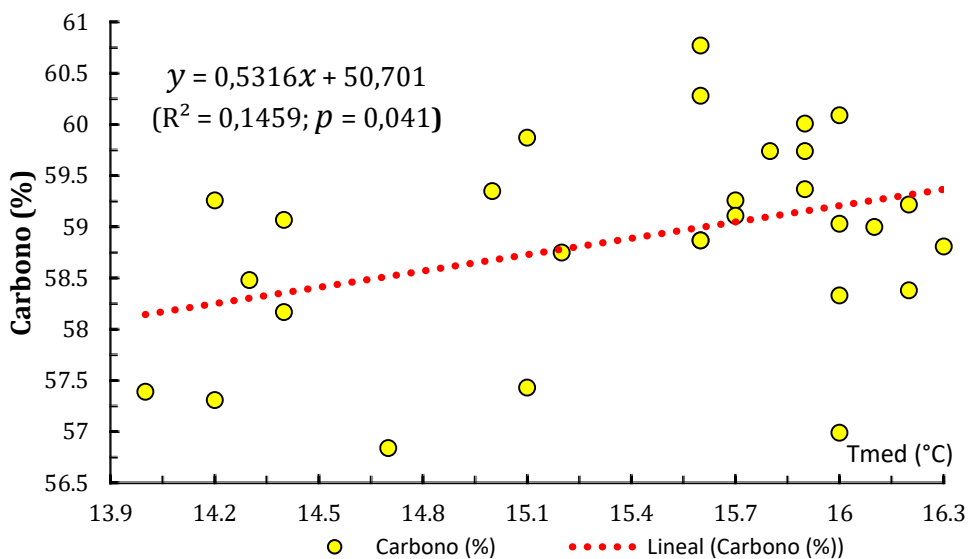
Brillo	Correlación de Pearson	-,162	,361	-,510**	-,467*	-,616**	,585**	,470*	,137	1	,912**
	Sig. (bilateral)	,400	,054	,005	,011	,000	,001	,010	,477		,000
	N	29	29	29	29	29	29	29	29	29	29
BSum	Correlación de Pearson	-,069	,342	-,360	-,450*	-,564**	,714**	,375*	,202	,912**	1
	Sig. (bilateral)	,722	,069	,055	,014	,001	,000	,045	,292	,000	
	N	29	29	29	29	29	29	29	29	29	29
MIC	Correlación de Pearson	,133	,163	,107	-,526(**)	-,149	,137	,249	,409(*)	,103	-,014
	Sig. (bilateral)	,492	,399	,581	,003	,441	,480	,193	,027	,595	,941
	N	29	29	29	29	29	29	29	29	29	29
MIN	Correlación de Pearson	,094	-,175	,290	,030	,177	-,164	-,400(*)	,110	-,325	-,244
	Sig. (bilateral)	,626	,364	,127	,877	,357	,395	,031	,571	,085	,202
	N	29	29	29	29	29	29	29	29	29	29
MIS	Correlación de Pearson	,211	,146	,192	-,378(*)	-,264	,237	,414(*)	,443(*)	-,034	-,030
	Sig. (bilateral)	,271	,450	,319	,043	,167	,216	,026	,016	,859	,877
	N	29	29	29	29	29	29	29	29	29	29
HpC	Correlación de Pearson	,382(*)	,329	,223	-,174	,158	-,072	,166	,053	-,044	-,163
	Sig. (bilateral)	,041	,081	,244	,366	,414	,712	,390	,785	,820	,397
	N	29	29	29	29	29	29	29	29	29	29
HpN	Correlación de Pearson	-,305	-,242	-,204	,064	-,059	-,176	-,175	,063	,190	,220
	Sig. (bilateral)	,107	,206	,289	,740	,761	,362	,364	,747	,322	,252
	N	29	29	29	29	29	29	29	29	29	29
HpS	Correlación de Pearson	-,350	-,176	-,418(*)	,015	-,291	-,081	-,157	-,118	,135	,117
	Sig. (bilateral)	,063	,361	,024	,940	,126	,678	,415	,541	,484	,545
	N	29	29	29	29	29	29	29	29	29	29
MICN	Correlación de Pearson	-,064	,192	-,263	-,164	-,202	,181	,433(*)	-,016	,328	,217
	Sig. (bilateral)	,741	,317	,168	,395	,294	,347	,019	,936	,083	,258
	N	29	29	29	29	29	29	29	29	29	29
HpCN	Correlación de Pearson	,293	,237	,179	-,078	,037	,158	,197	-,076	-,175	-,234
	Sig. (bilateral)	,123	,215	,353	,688	,851	,412	,306	,695	,363	,221
	N	29	29	29	29	29	29	29	29	29	29
** . La correlación es significativa en el nivel 0,01 (bilateral).											
* . La correlación es significativa en el nivel 0,05 (bilateral).											

El coeficiente de correlación de Pearson (r) determina el grado de asociación que existe entre el contenido porcentual de C, N, S y la relación C/N en función de los diez (10) predictores meteorológicos mediante una simplificación univariada. La relación de asociación mostró que el contenido de C en Ml_C se relacionó con la humedad relativa ($r = -0,526$; $p < 0,01$) y el recorrido del viento ($r = 0,409$; $p < 0,05$), con dos niveles de probabilidad (Tabla 2). Sin embargo, la dinámica del C se explicó negativamente por la combinación lineal de la evaporación (mm) y la humedad relativa del aire (%), excluyendo el recorrido del viento (m/s) como predictor en la ecuación (19) e introduciendo la evaporación en el modelo lineal múltiple a través del método escalonado. El comportamiento porcentual en Ml_N mostró una relación negativa exclusivamente con la evaporación media del aire ($r = -0,400$; $p = 0,03$), y su comportamiento se explicó mediante un modelo simple -no lineal- de máxima bondad de ajuste. La fluctuación en Ml_S se relacionó con la humedad relativa del aire ($r = -0,378$; $p = 0,04$), evaporación media ($r = 0,413$; $p = 0,02$) y el recorrido del viento ($r = 0,442$; $p = 0,01$), pero solo la evaporación media expresada en (mm), asume explicar significativa y cuadráticamente la variabilidad total de Ml_S en el ámbito univariado y meteorológico. Mientras tanto, el contenido porcentual de Hp_C se correlacionó positiva y significativamente con la temperatura media del aire ($r = 0,383$; $p = 0,04$); por lo tanto, el contenido de C incrementa a velocidad constante por cada grado centígrado que aumente la temperatura media del aire (Figura 10b). El contenido de N en Hp_N no se correlacionó con ningún meteoro ($r = 0$; $p > 0,05$) en el ámbito lineal. No obstante, de forma conjugada en la ecuación 16 se describe significativamente el efecto que ejerce el brillo solar (hrs) y el curso de la evaporación (mm) sobre la dinámica porcentual de N en el componente foliar (Figura 11). Ahora bien, el contenido de Hp_S se correlacionó negativamente con la temperatura mínima del aire ($r = -0,418$; $p = 0,02$); por lo tanto, se logró ajustar a un modelo no lineal, derivado del ámbito multivariado, y de menor error de estimación, con una tendencia de tipo exponencial que disminuye notoriamente. La relación porcentual de C/N en $Ml_{C/N}$, mostró una correlación positiva ($r = 0,433$; $p < 0,05$) en función de la evaporación media. Finalmente, la relación C/N en $Hp_{C/N}$ se segregó de las posibles relaciones significativas con las variables meteorológicas, siendo más susceptible de asociar significativamente mediante la modelación múltiple, lo cual significa que *H. phellos* mantiene una escasa relación con las variables meteorológicas en el ámbito lineal y univariante (Tabla 2).



Ecuación 15. (univariado): $H_{pC} = 0,532(T_{med}) + 50,701$
 $(R^2 = 0,146; p = 0,041)$.

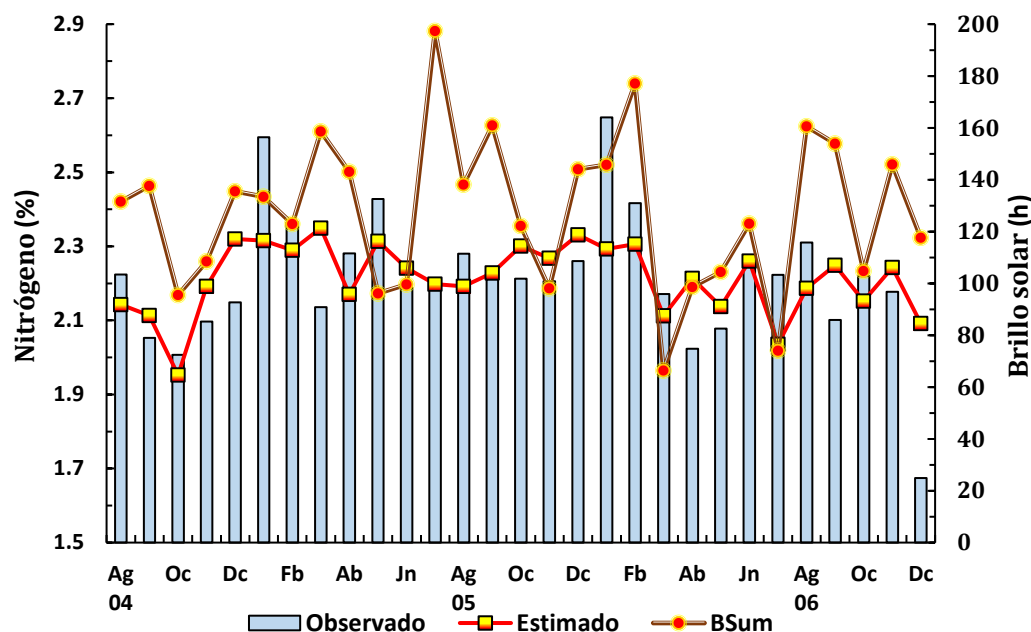
a



b

Figura 10. Modelación del comportamiento porcentual multianual del carbono (C) foliar (a), con la temperatura media del aire. Regresión lineal simple con (b) temperatura media de aire, en una comunidad de matorral altoandino (N=29). Agosto de 2004 a diciembre de 2006.

La dinámica mensual multianual del contenido de C en la hojarasca foliar de *H. phellos*, está determinado en un 14,59 % por el curso mensual de la temperatura media de tipo bimodal entre el 2005 y 2006. Dos de los cinco porcentajes de mínima captura de C multianual, coinciden espaciadamente con los periodos mínimos estimados y valores mínimos de la temperatura media del aire en enero de 2005 y 2006, manifestando que, por cada descenso promedio mensual, en grados centígrados de la temperatura media, el contenido de C foliar disminuye sincrónicamente. A finales de 2004 surge lo contrario, los periodos de máximo contenido porcentual de C son más elevados en sincronía con el incremento progresivo de la temperatura media del aire, igualando el ascenso relativamente simétrico desde enero a junio (2005) en el comportamiento porcentual por el efecto lineal que tiene la temperatura media sobre la captura porcentual de C en el ámbito meteorológico y univariado. Esta tendencia supera ampliamente la capacidad predictiva con respecto a la esperada por otra posible relación funcional (Figura 10a). La temperatura media del aire se correlacionó directa y significativamente ($\sqrt{R^2} = 0,389$; $p = 0,041$; $N = 29$) con el contenido de C en H_{pC} (Tabla 2), mostrando una tendencia de tipo lineal que crece a razón constante ($\beta_1 = 0,532$). Según la función lineal obtenida de la forma: $H_{pC} = 0,532(T_{med}) + 50,701$, la temperatura media asumió ser el predictor que mejor da cuenta sobre la variación del C en las fluctuaciones mensuales, en donde el coeficiente de regresión y el parámetro beta del modelo múltiple, son significativamente diferentes de cero (0) debido a su moderada correlación (Tabla 2). Mientras más aumente la temperatura media del aire, *H. phellos* tenderá a capturar mayor C en sus estructuras foliares, es decir, que por cada grado centígrados que acreciente la temperatura media, el contenido de C foliar tenderá a incrementarse linealmente cerca de 59,74 %, respectivamente (Figura 10b). Por lo tanto, la temperatura está estrechamente relacionada con la capacidad de transpiración foliar y conductancia estomática en la planta, induciendo un fuerte intercambio gaseoso que puede dificultar el proceso de oxido-reducción debido al cierre estomático, y, por ende, el contenido de C disminuye al aumentar drásticamente la temperatura media del aire. El coeficiente de determinación ($R^2 = 0,15$), indica que la oscilación mensual multianual de la temperatura media del aire logra explicar, escasamente, el 15 % de la variabilidad total del C, la cual aumenta notoriamente a más de 14,5 grados centígrados en la relación funcional (Figura 10b). Probablemente el porcentaje restante de variabilidad del C foliar sea explicado por algún tipo de variable endógena en la planta y edáfico-climática.

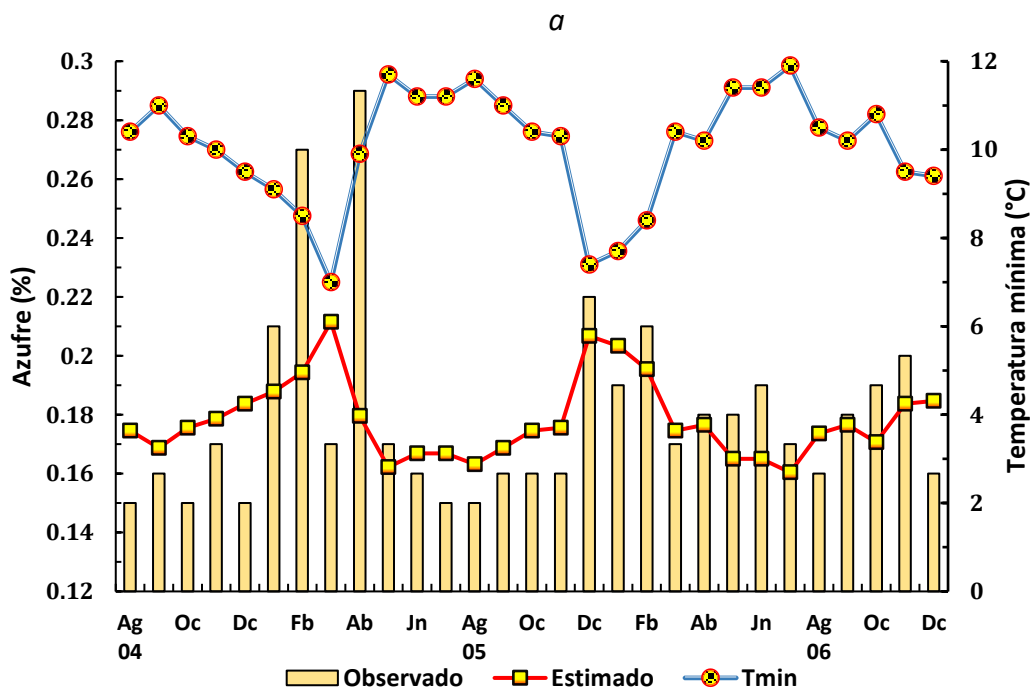


Ecuación 16. (multivariado): $H_{pN} = 0,004(\mathbf{Bsum}) - 0,007(\mathbf{Eva}) + 2,284$
 $(R^2 = 0,275; p = 0,015)$

Figura 11. Modelación del comportamiento porcentual multianual del N foliar en *H. phellos* con el brillo solar (h) y evaporación (mm), en una comunidad de matorral altoandino (N=29). Agosto de 2004 a diciembre de 2006.

El comportamiento mensual-multianual del contenido de N foliar en *H. phellos* está asociado con el curso promedio del brillo solar (Bsum) y la evaporación (Eva) del aire, que constituyen en conjunto, el modelo de regresión lineal múltiple que mejor describe la fluctuación periódica del N. La ecuación que aparenta explicar las variaciones del contenido de N foliar es de forma simplificada: $H_{pN} = 0,004(\mathbf{Bsum}) - 0,007(\mathbf{Eva}) + 2,284$, ya que el contenido de N no se logró correlacionar linealmente ($r = 0$: *incorrelación*) con alguna variable meteorológicas en H_{pN} , negando un sentido de covariación. Así, la conjunción de los dos meteoros en el modelo múltiple solo consigue explicar el 27 % de la variabilidad total del contenido de N foliar, porcentaje correspondiente al coeficiente de determinación ($R^2 = 0,275; p = 0,015$). El brillo solar (h) ejerce un efecto positivo sobre los cambios del N con un coeficiente $\beta_1 = 0,004$ de apariencia invariante, mientras que la relación que existe con la evaporación es inversa en términos del coeficiente ($\beta_2 = -0,007$), con respecto a los cambios del contenido de N del componente foliar en el ámbito multivariado. Los valores máximos de N foliar coinciden con el incremento promedio del brillo solar en agosto y diciembre (0,22 y 0,14 %) de 2004, mientras que los valores mínimos en 2004 responden sincrónicamente con el descenso del brillo solar (Figura 11). En 2005 ocurre lo contrario

respecto al 2004 en el comportamiento porcentual, siendo enero, julio y septiembre (2,13-2,18-2,21 %) los mínimos valores de N debido al incremento abrupto del brillo solar, expresado en horas promedio. El contenido de N en los periodos de junio y octubre (2,18-2,21 %) de 2005 aparenta un aumento por la disminución del brillo solar; sin embargo, mayo ostentó el segundo mayor porcentaje en el mínimo reporte promedio de brillo solar (Figura 11). Esto puede ocurrir por un incremento en la evaporación del aire expresada en (mm), la cual evidenció un parámetro negativo en el modelo múltiple (ecuación 16) que sustenta esta asociación significativa sin despreciar una interpretación biológica, con una serie de variables endógenas. Entre tanto, el comportamiento porcentual del N foliar aparenta una sincronía con el promedio mensual del brillo solar. Tres (3) de los cuatro (4) picos máximos de brillo solar coinciden razonablemente con el incremento del contenido de N, siendo enero, febrero y agosto (2,64-2,41-2,31 %) de 2006 los periodos de mayor contenido de N, salvo septiembre (2,10 %), aunque el valor estimado por el modelo exhibe un aumento. En cambio, al disminuir el brillo solar en marzo y julio (66 y 74 h), el contenido de N no obedece este curso promedio, incrementando casi el doble del porcentaje que habría de tener con relación a las oscilaciones mensuales de 2004 y varios periodos de este año (2006).



Ecuación 17. (univariado: no lineal-exponencial): $Hps = 0,314e^{-0,056(Tmin)}$
 $(R^2 = 0,1926; p = 0,017)$

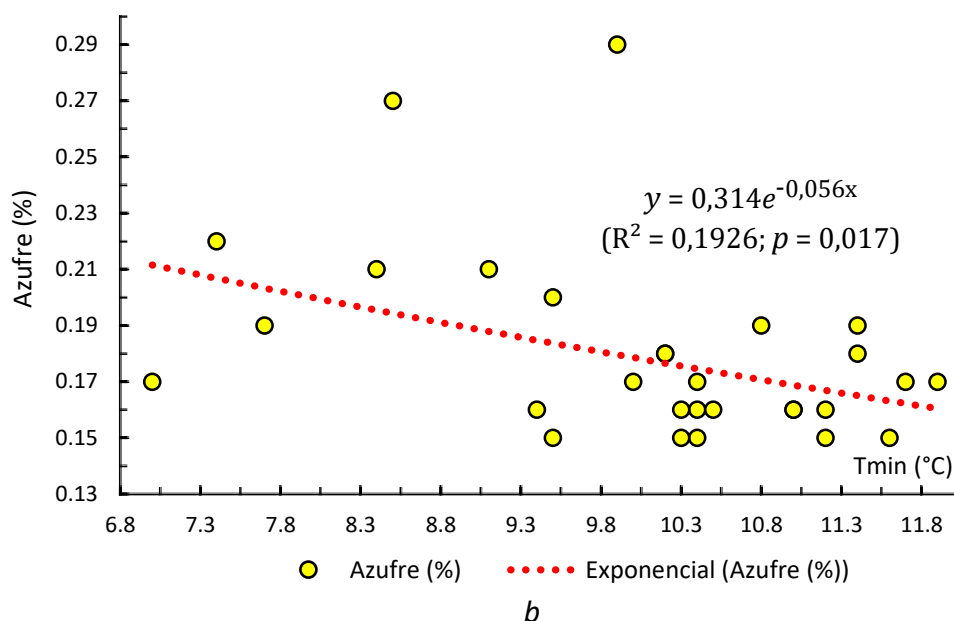
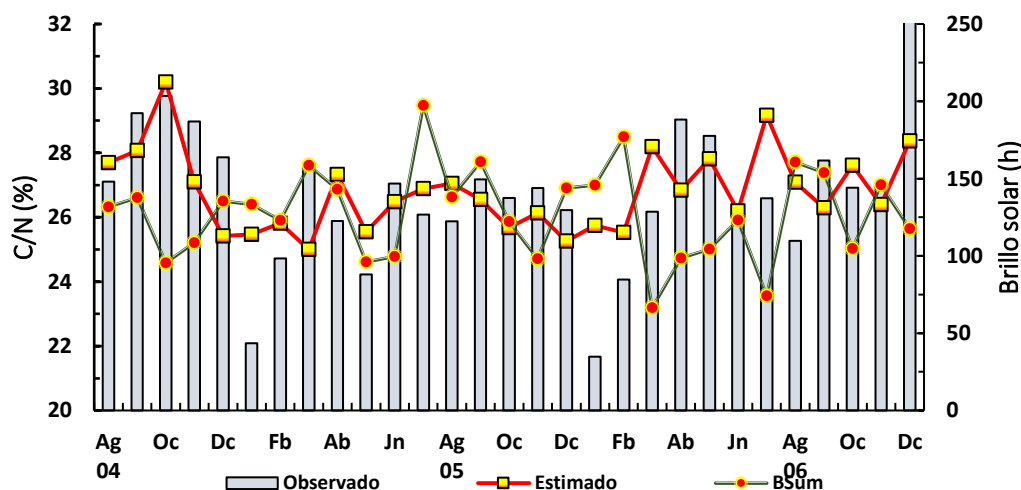


Figura 12. Modelación del comportamiento porcentual multianual de azufre en *H. phellos* (Hps) con (b) la temperatura mínima del aire ($^{\circ}C$). Regresión lineal simple de: S con (b) la temperatura mínima del aire en un matorral altoandino (N=29): agosto de 2004 a diciembre de 2006.

La variación promedio mensual-multianual de la temperatura mínima del aire explica el comportamiento porcentual total de S en Hps , cerca del 19 % en la variabilidad total, evidenciando un efecto meteorológico inverso; siendo enero, febrero, abril y diciembre (0,21-0,25-0,27-0,22 %) los que ostentaron el mayor contenido de S, en ese orden. Es decir, estos periodos de 2005, con el máximo porcentaje de S, aumentan cuando la temperatura mínima del aire desciende entre 9,9-7,4 $^{\circ}C$ (Figura 12a). Este patrón es influido directamente por la temperatura mínima ($Tmin$), indicando que las dos variables están correlacionadas negativa y razonablemente ($\sqrt{R^2} = -0,418$; $p = 0,024$; N=29), indicando que la tendencia se ajusta convenientemente al modelo de regresión exponencial (Figura 17b). El incremento abrupto de la temperatura mínima del aire ejerce un efecto inverso en el porcentaje de S foliar, y, por ende, se aprecia una asimetría y variación que se evidencia particularmente durante el 2005 y 2006, cuando se presentó un aparente régimen de tipo bimodal (Figura 12a). Este evento meteorológico causó una disminución en el contenido de S cuando la temperatura mínima pasó de 7 $^{\circ}C$ en mayo hasta 11,7 $^{\circ}C$ en noviembre de 2005, con aparente curso invariante -leve diagonal- en el intervalo, que a su vez coincide con los escasos porcentajes de S contenido en la necromasa foliar entre los dos periodos. Sumado a esto, las oscilaciones mensuales de S en 2006 coinciden con el fenómeno observado: a medida que la temperatura

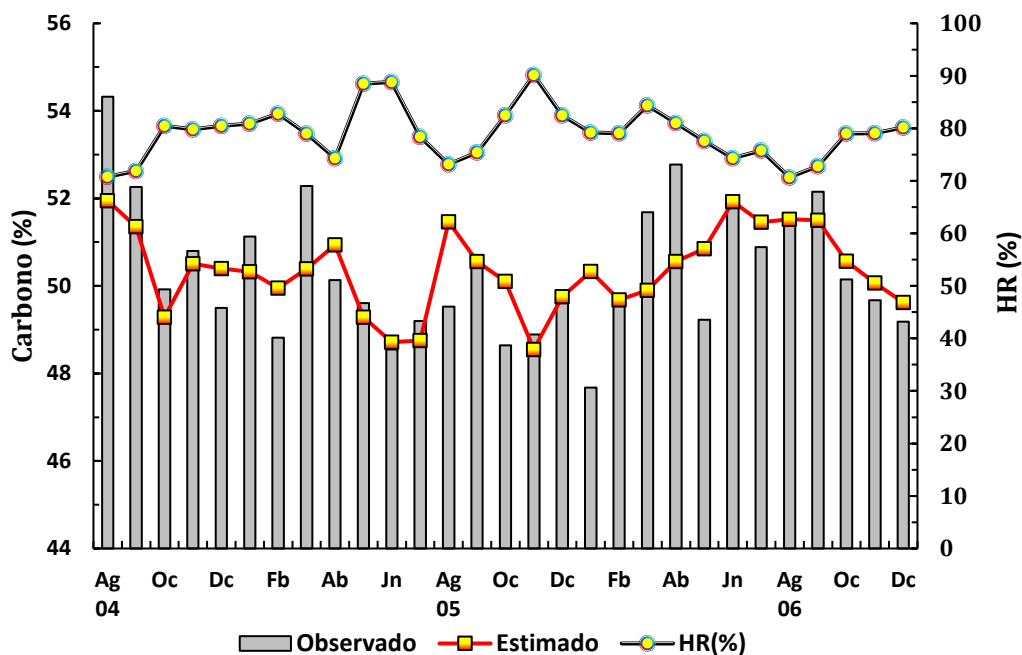
mínima del aire incremente y decrezca en un rango de 4,2 °C durante el 2006, *H. phellos* disminuye sincrónicamente su contenido de S en el componente foliar, con el ritmo de la fluctuación mensual de la temperatura mínima. El contenido de S en 2004 fluctuó de forma antagónica con la elevación de la temperatura mínima del aire (9,5-11 °C), revelando que los menores porcentajes de S están más afectados por el cambio térmico que por cualquier otro factor meteorológico en términos de su significancia estadística ($p < 0,05$). En el modelo de regresión, la temperatura mínima se correlacionó inversa y significativamente ($\sqrt{R^2} = -0,438$; $p = 0,017$; $N=29$) con el porcentaje de S en *H. phellos*, donde se aprecia una tendencia de tipo exponencial que disminuye ($\beta_1 = -0,056$). Este meteorito (Tmin) que salió de la ecuación múltiple por su bondad de ajuste, ejerce un efecto negativo sobre en el comportamiento porcentual de S en el ámbito univariado y meteorológico de tipo exponencial. Con base en la significancia estadística de los parámetros que componen el modelo curvilíneo, ésta variable indicó ser el predictor con más capacidad explicativa en los cambios periódicos del contenido de S en la necromasa foliar. Por lo tanto, al incrementar la temperatura mínima del aire en una unidad, o sea 12 grados centígrados, *Hps* tenderá a disminuir proporcionalmente 0,18 % en su contenido de S. El coeficiente de determinación ($R^2 = 0,192$) en la función exponencial, indica que el predictor meteorológico apenas explica el 19 % de toda la variabilidad del contenido de S, o sea que solo el 19 % de variación se debe a la temperatura mínima del aire durante los 906 días de medición continua. El porcentaje restante puede ser explicado por otro tipo variables.



$$\text{Ecuación 18: } Hp_{C/N} = -0,056(\text{Bsum}) + 0,085(\text{Eva}) + 26,072; (R^2 = 0,272; p = 0,016)$$

Figura 13. Modelación del comportamiento porcentual multianual de C/N: relación del contenido de azufre con (b) la temperatura mínima del aire, en un matorral altoandino (N=29). Agosto de 2004 a diciembre de 2006.

El comportamiento de la relación C/N de $H_{p_{C/N}}$ en el ámbito univariado no se correlacionó con ninguna de las variables meteorológicas ($p > 0,05$). Sin embargo, el modelo de regresión lineal múltiple que mejor describe el comportamiento de la relación C/N se explicó mediante la conjugación del promedio mensual del brillo solar, expresado en horas y la evaporación de la forma: $H_{p_{C/N}} = -0,056(\text{Bsum}) + 0,085(\text{Eva}) + 26,072$, en donde cada parámetro mostró ser altamente significativo ($p < 0,05$) como se resume en los términos estadísticos de prueba para la verificación de la robustez del modelo múltiple (Anexo 12). El comportamiento de la relación C/N es inverso con respecto a las horas de brillo solar. Mientras más disminuya el brillo solar y aumente la evaporación, el porcentaje en $H_{p_{C/N}}$ aumenta notoriamente como se describe en septiembre, octubre y noviembre de 2004 (29,23-29,76-28,97 %). No obstante, en 2005 el porcentaje de C/N es casi sincrónico con las fluctuaciones del brillo solar. A medida que el brillo solar aumente se ostenta máximos valores porcentuales de C/N como ocurre en marzo, septiembre y diciembre (27,65-27,17-25,26 %), exceptuando los periodos de junio y noviembre (27,04 y 26,91 %), en donde el promedio mensual del brillo solar expresado en horas decrece hasta un mínimo definido y el porcentaje en la relación C/N aumenta (Figura 13). Finalmente, en 2006 se describe la oscilación mensual del C/N con claridad cuando se presentan cambios bruscos del brillo solar, disminuyendo proporcionalmente en enero y febrero (21,67 y 24,07 %) y acrecienta en marzo, abril, mayo, julio y octubre (26,17-29,03-28,52-26,58-26,91 %) en ese orden de aumento, siendo diciembre (34,30 %) el periodo con mayor porcentaje de C/N. El modelo lineal múltiple logró explicar el 27 % de la variabilidad total en $H_{p_{C/N}}$ a partir del coeficiente de determinación ($R^2 = 0,272$; $p = 0,016$): mientras el brillo solar desciende el porcentaje de C/N en el componente foliar, los valores elevados de la evaporación, expresada en (mm), podría explicar el aumento de C/N ($p < 0,05$), y cumple con la indicación exigida por el estadístico de prueba para la fiable validación del modelo múltiple (Anexo 11).



Ecuación 19: $Ml_C = -0,253(HR\%) - 0,037(Eva) + 73,807$
 $(R^2 = 0,385; p = 0,041)$

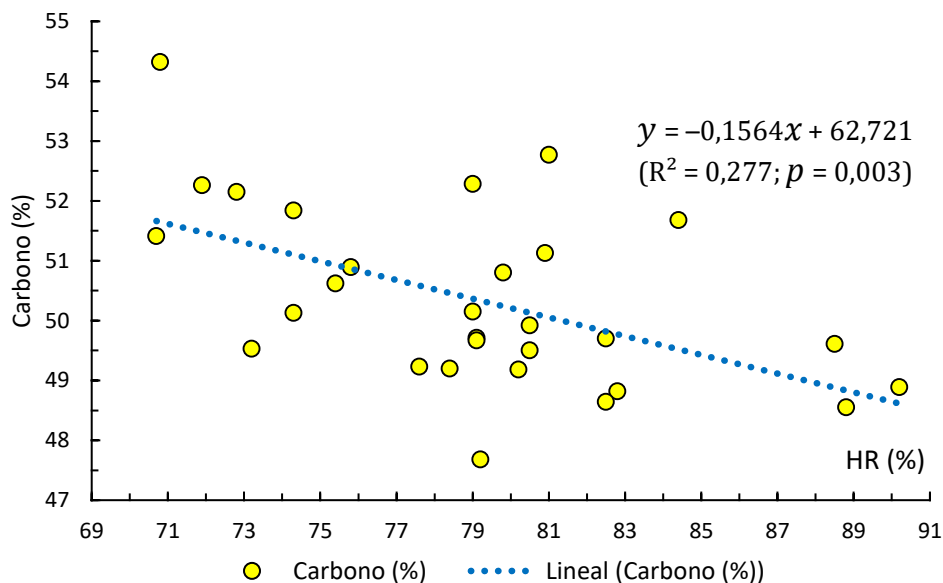
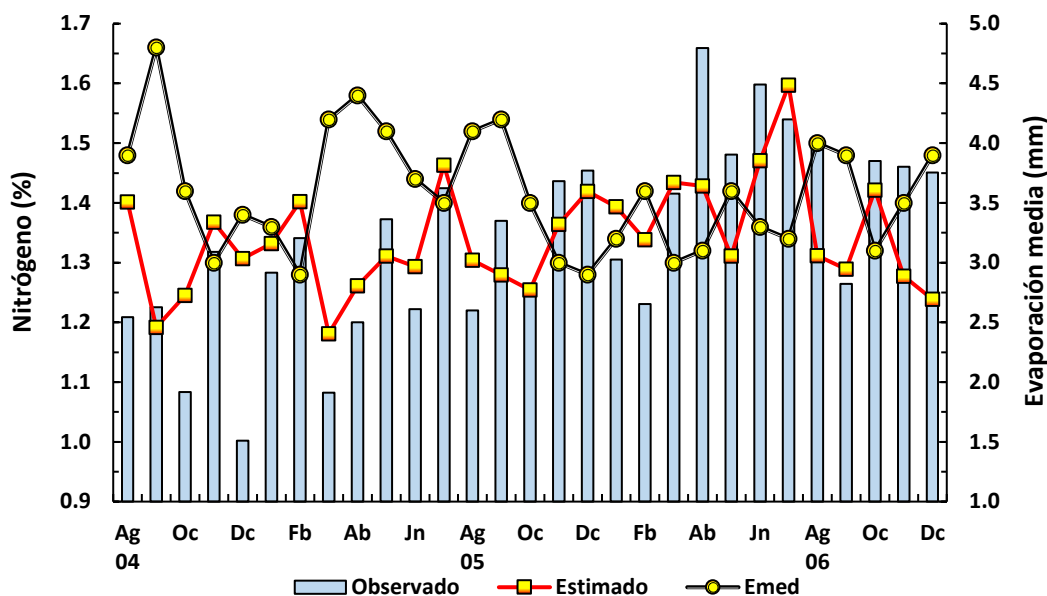


Figura 14. Modelación del comportamiento porcentual multianual de carbono (C) en *M. ligustrina* (Ml_C): relación del porcentaje de C con (b) la humedad relativa del aire (%), en un matorral altoandino (N=29). Agosto de 2004 a diciembre de 2006.

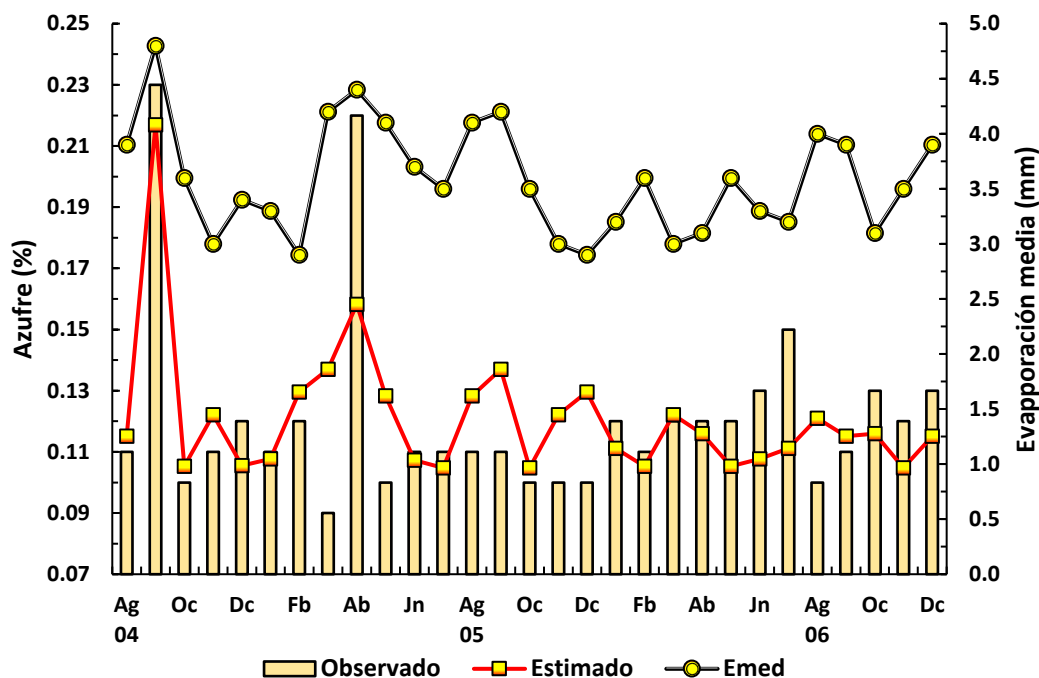
El comportamiento mensual-multianual del contenido de C en *M. ligustrina* se relacionó negativa ($\beta_1 = -0,1564$) y significativamente ($p = 0,041$) con la humedad relativa del aire (%) y la evaporación (Eva) en el ámbito multivariado, constituyendo el modelo de regresión lineal múltiple que mejor explica los cambios del contenido de C foliar. Por lo tanto, se logró obtener un modelo explicativo de la forma: $Ml_C = -0,253(HR\%) - 0,037(Eva) + 73,807$, que explica satisfactoriamente el 38 % de la variabilidad total del C ($R^2 = 0,385$; $p = 0,041$; $N=29$). Sin embargo, la relación univariada más robusta que se encontró fue entre el porcentaje de C y la humedad relativa promedio mensual, manteniendo su función lineal que decrece a razón constante, mientras que la marcha multianual de la evaporación total no se logró asociar ($p > 0,05$), aun con estimaciones curvilíneas diferentes, en las oscilaciones de Ml_C ; por lo tanto, no ejerce un efecto significativo en el comportamiento porcentual del C, en el ámbito univariado (Tabla 2). Esto indica que el porcentaje de C disminuyen a causa de los cambios bruscos en la humedad relativa del aire como ocurrió durante el 2004 y 2005 (Figura 14a). En 2004 hubo un aumento de C por el descenso de la humedad relativa en agosto y septiembre (70,8 y 71,9 %), y un leve incremento del meteoro (HR%), que se mantuvo casi constante, disminuyó el porcentaje de C en octubre, noviembre y diciembre (49,92-50,8-49,5 %). Los valores mínimos de C en mayo, junio y noviembre (49,61-48,55-48,89 %) se debe al incremento abrupto de la humedad relativa en esos periodos, mientras que los valores porcentuales en marzo y septiembre (52,28 y 50,62 %) aumentan cuando la humedad relativa disminuye. Durante el 2006 se describe un comportamiento asincrónico en donde el porcentaje de C disminuye y aumenta conforme al curso inverso de la humedad relativa del aire, exceptuando marzo y abril (51,68 y 52,77 %) por su alto porcentaje de C. La variación multianual del C en función de la humedad relativa se correlacionó negativa y significativamente ($\sqrt{R^2} = -0,526$; $p = 0,003$; $N=29$) mostrando una tendencia de tipo lineal que decrece a razón constante ($\beta_1 = -0,1564$) en la relación simple. A medida que acrecienta la humedad relativa del aire en una unidad, el porcentaje de C en *M. ligustrina* disminuye 48,48 %, respectivamente (Figura 14b). El coeficiente de determinación ($R^2 = 0,277$; $p = 0,003$) indica que el predictor explica el 27 % de la variabilidad total del C, ósea que solo el 27 % de los cambios porcentuales del C se debe a la humedad relativa del aire.



Ecuación 20: $MI_N = -0,228(\text{Emed}) + 0,43(\text{Viento}) + 1,546$; ($R^2 = 0,347$; $p = 0,004$)

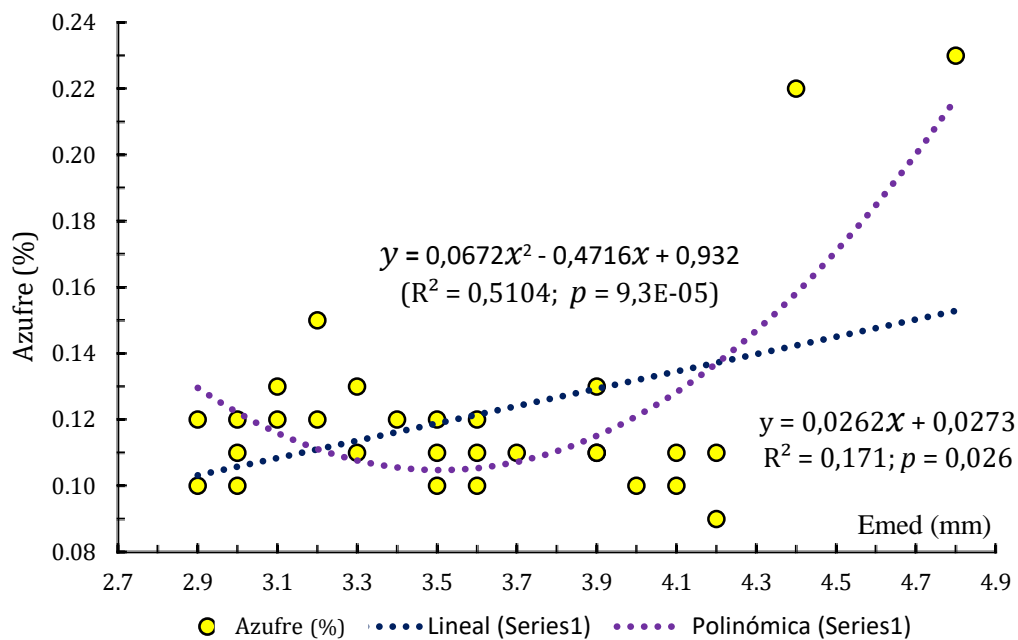
Figura 15. Modelación del comportamiento porcentual multianual de nitrógeno (N): relación del contenido de N con la evaporación media del aire, en un matorral altoandino. Agosto de 2004 a diciembre de 2006.

El comportamiento multianual de N en MI_N no se correlacionó ($p > 0,05$) con estas variables meteorológicas (Tabla 2). Sin embargo, en el ámbito multivariante se explica una relación inversa con la evaporación media del aire y el curso mensual del recorrido del viento, y, por ende, el modelo de regresión lineal múltiple que mejor describe y estima el porcentaje de N es de la forma: $MI_N = -0,228(\text{Emed}) + 0,43(\text{Viento}) + 1,546$. El coeficiente de determinación en el modelo ($R^2 = 0,347$; $p = 0,004$) indica significativamente, que la marcha mensual de la evaporación media y el viento logran explicar el 34 % del total de la variabilidad de N durante los 906 días de estudio. Es probable que el porcentaje restante se deba a complejas propiedades endógenas que determinan el curso de la especie. La mayoría de los picos máximos de la evaporación media de aire ejerce un efecto inverso en el comportamiento periódico del N, ostentando los valores mínimos del porcentaje de N en agosto, septiembre, octubre y diciembre (1,20-1,22-1,08-1,0 %) de 2004; exceptuando noviembre (1,32 %), y, marzo, abril, junio, agosto y octubre (1,08-1,20-1,22-1,21-1,26 %) de 2005; salvo en julio (1,43 %; 2005). Sin embargo, los cambios porcentuales de N en 2006 se explican por la disminución mensual de la evaporación media, siendo marzo, abril, junio, julio y octubre (1,41-1,65-1,60-1,53-1,47 %) los periodos de mayor valor porcentual de N en MI_N . Febrero y septiembre (1,23 y 1,26 %) describen los valores mínimos debido al aumento notorio de la evaporación media de aire. La validación de los estadísticos de prueba se resume en el anexo 9.



Ecuación 21. (No lineal-polinómico): $MI_s = 0,067(\mathbf{Emed})^2 - 0,472(\mathbf{Emed}) + 0,932$
 $(R^2 = 0,51; p = 9,3E-05)$

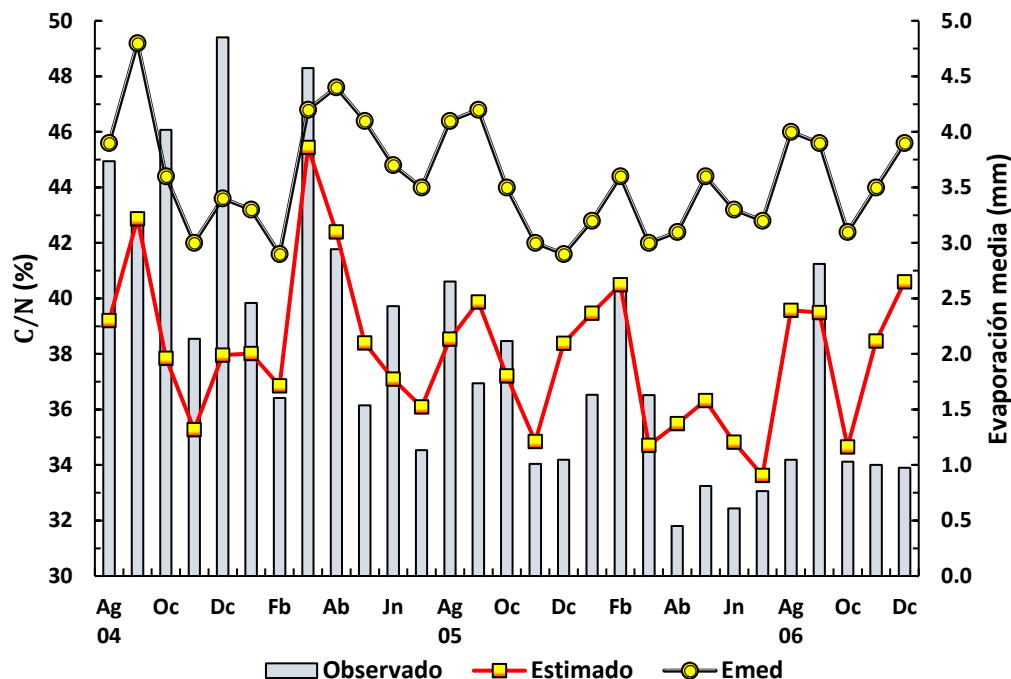
a



b

Figura 16. Modelación del comportamiento porcentual multianual de azufre (S): relación de la captura de azufre con (b) la evaporación media del aire, en un matorral altoandino (N=29): agosto de 2004 a diciembre de 2006.

El comportamiento de la evaporación media (mm) promedio mensual oscila claramente, con aparente distribución anual de tipo bimodal en el 2005, con picos máximos en abril y septiembre (4,4-4,2 mm) y mínimos que coinciden en febrero y diciembre (2,9-2,9 mm). En contraste con el 2005, el comportamiento de la marcha anual de la evaporación media en el 2006 configura un patrón trimodal bien definido, con valores máximos en febrero, mayo y agosto (3,6-3,6-4,0 mm). Así, la evaporación media en algunos periodos del 2005 y 2006, guarda relación inversa con el contenido de S foliar, como acontece en el periodo de máxima porcentualidad: julio de 2006. A medida que la evaporación media disminuye hasta 3,2 mm, la captura porcentual de S en el componente foliar de *M. ligustrina* aumenta 0,15 %, respectivamente (Figura 16a). Sin embargo, los periodos de mayor porcentaje de S (0,23 %: septiembre de 2004; 0,22 %: abril de 2005), coinciden razonablemente, con los periodos máximos estimados y picos promedios más elevados de la evaporación media (4,8-4,4 mm) en los mismos intervalos. La relación simple de tipo cuadrática, supera ampliamente la capacidad predictiva del S foliar ($R^2 = 0,51$; $p = 9,3E-05$; $N=29$), con respecto a las posibles tendencias que puedan establecerse en función del comportamiento mensual multianual de la evaporación media, en el ámbito univariado. Así, esta dependencia menos parsimoniosa, y estadísticamente significativa, supera la función lineal ($R^2 = 0,171$; $p = 0,026$; $N=29$) con tendencia levemente creciente (Figura 16b). Esto indica que un incremento de una unidad en la evaporación media aumentaría el contenido porcentual de S cerca de 0,25 %, respectivamente. Por lo tanto, el contenido de S_T evidenció una estrecha dependencia con este parámetro meteorológico que describe significativamente los cambios en el porcentaje de S foliar: más aún que la relación casi constante de tipo lineal ($R^2 = 0,013$, $p = 0,546$, $N=29$) en función del tiempo (días) (Figura 9c). El coeficiente de determinación ($R^2 = 0,51$) indica que el curso de la evaporación media del aire logra explicar, satisfactoriamente, el 51 % de la variabilidad total del porcentaje de S en el componente foliar, o sea que el 51 % de los cambios del contenido de S son descritos por la marcha mensual multianual de la evaporación media, en una comunidad sucesional de matorral altoandino durante los periodos comprendidos entre agosto de 2004 a diciembre de 2006. La validación de los estadísticos de prueba se resume en el anexo 10.



$$\text{Ecuación 22: } Ml_{C/N} = 4,996(\text{Emed}) - 1,391(\text{Tmin}) + 34,193$$

$$(R^2 = 0,321; p = 0,006)$$

Figura 17. Modelación del comportamiento porcentual multianual de la relación C/N en *M. ligustrina* ($Ml_{C/N}$) en una comunidad de matorral altoandino, cuenca alta del río Pamplonita. Agosto de 2004 a diciembre de 2006.

La relación C/N en $Ml_{C/N}$ no se correlacionó univariadamente ($p > 0,05$) con los factores meteorológicos (Tabla 2); sin embargo, se asoció lineal y positivamente (4,996) con la evaporación media (mm) y negativamente (-1,391) con la temperatura mínima del aire ($^{\circ}\text{C}$) en el ámbito multivariante, de la forma: $Ml_{C/N} = 4,996(\text{Emed}) - 1,391(\text{Tmin}) + 34,193$ con términos estadísticamente significativos como se resume en el estadístico de prueba para la validación fundamental del modelo múltiple (Anexo 11). El coeficiente de determinación en el modelo estimativo ($R^2 = 0,321; p = 0,006$) logró explicar el 32 % del total de la variación en la relación C/N en $Ml_{C/N}$. Solo el 32 % de la variabilidad total de debe a la conjunción particular de la evaporación media y temperatura mínima. Los valores máximos del porcentaje de C/N coinciden con los picos máximos de la evaporación media del aire. Mientras más incrementa la evaporación media y disminuya sustancialmente la temperatura mínima, la relación C/N acrecentará debido al efecto que ejerce la evaporación en los cambios porcentuales, explicado en diferentes modelos por su importante capacidad predictiva y relación meteorológica (Figura 15 y 16) en la sucesión de matorral altoandino. Así, se describe en agosto, octubre y diciembre (44,93-46,07-

49,40 %) de 2004 una sincronía con el aumento de la evaporación media. En 2005 se ostentó un incremento porcentual en marzo, abril y agosto (48,30-41,76-40,60 %), siendo julio, noviembre y diciembre los periodos de menor porcentaje cuando la evaporación media descendió notoriamente. Finalmente, el comportamiento de la relación C/N durante el 2006 fue marcado debido a las oscilaciones puntuales de la evaporación, concordando con los incrementos de C/N. Febrero y septiembre (40,39 y 41,23 %) ostentaron el mayor porcentaje cuando la evaporación media alcanzó dos picos definidos (3,6-39 mm). No obstante, los valores mínimos de C/N descendieron al ritmo mínimo de la evaporación media del aire, siendo abril, julio y octubre (31,08-33,05-34,11 %). Por lo tanto, parece encontrarse una relación entre el porcentaje de C/N en 2005 y 2006 y los registros promedios mensuales de la evaporación media del aire.

5. DISCUSIÓN

Hemos demostrado, usando modelos de regresión simple con trayectorias curvilíneas, que la dinámica del comportamiento mensual-multianual del contenido de C, N, y la relación C/N en función del tiempo no se mantiene constante durante los 906 de estudio continuo, salvo el contenido porcentual de S en el componentes foliar de las dos especies inerciales. Este rasgo esencial se refleja en su dominancia y su configuración de atributos en los diferentes ámbitos (Thompson, 1997). Asimismo, este es uno de los pocos estudios en captura de C, N y S de especies inerciales, con el atributo de mayor información factorial ($\sigma^2 = 22,87\%$) y máximo aporte mensual multianual de hojarasca foliar total. Sin embargo (Vargas, 2008), reportó a *M. ligustrina* en bordes de BAA, como la segunda (2) la especie de porte leñoso con mayor dominancia y alta producción de hojarasca, derivada de un análisis de correspondencia canónica (ACC) con el 96 % de variabilidad total. La dominancia de algunas especies que emergen en el ámbito altitudinal por su producción foliar mensual-multianual expresadas en g/col, son: matorral altoandino: *M. ligustrina* e *H. phellos* (51,1 %); rastrojo: *E. myrtilloides* y *M. strigosum* (36,6 %); bosque secundario: *C. multiflora* y *W. fagaroides* (48,95 %); bosque maduro: *Schefflera* sp. Y *C. multiflora* (49,6 %) del total de la variación como lo demostró (Cleef, 2010; Murcia, 2010; Murcia, 2012). Estas comunidades incipientes exhiben un alto grado de flora vascular con notorias adaptaciones marcadas y potenciales tipologías ecofisiológicas debido a la heterogeneidad ambiental en las diferentes sinecias sucesionales de los *zonorobiotomas* neotropicales del nororiente de Colombia, y, sumado a estas propiedades, la disimetría climática entre vertientes (Rangel, 2015). Las especies inerciales, cuya producción foliar multianual varía más a través del tiempo, en orden descendente, son: *M. ligustrina*, *H. phellos*, *Gynoxys lindeni*, *Sessea corymbosa*, *Baccharis prunifolia* y *Monochaetum strigosum* en una comunidad sucesional de matorral del BAA (Murcia, 2010). Todas estas especies forman parte de la franja altitudinal de subpáramo “climácico” y, en su mayoría, si no todas, fases serales arbustivas dentro del *zonorobiotoma* de páramo. Por lo tanto, resulta natural que conformen o constituyan la primera etapa en la serie ecológica -la sinecia sucesional de matorral en el *zonorobiotoma* altoandino-. Ahora bien, si esa variabilidad se suma a una mayor producción foliar que las demás especies en la comunidad seral (Gil & Jornet, 2008), ambos hechos podrían asumirse como indicios de que van a ser las primeras especies en dejar de verse en la sinecia sucesional siguiente, que comprende rasgos complementarios a medida que

incrementa la complicación de la estructura ecológica (Fajardo, 2010; Margalef, 1995; Odum, 1986). Desde otra perspectiva, la probabilidad de encontrar una de estas seis (6) especies en un rastrojo -segunda sinecia- sería mayor para *Monochaetum strigosum* por su contrastante producción foliar y menor para *M. ligustrina* en el ámbito altitudinal. Ante la naturaleza de este evento, se tratará de entender cómo el estudio de la producción de hojarasca foliar total (González, 2010; Pabón, 2014; Vitousek, 1984; Zapata, 2007), y de cada uno de los componentes estructurales de las especies, influye en la sinecia de las especies para ayudar a entender el comportamiento, modelado en el gradiente y evolución del BAA (Fariñas, 1996; León, 2014; Murcia, 2010).

Ahora bien, el contenido porcentual de C, N y S en el componente estructural de especies inerciales, que tienen como rasgo esencial la máxima producción de hojarasca fina total (Vitousek, 1984), define el proceso ecológico de interés, que está direccionado por la integridad de un conjunto de descriptores meteorológicos que configuran el curso de las tendencias ($p < 0,05$) del comportamiento de C, N y S foliar; velocidad de la descomposición de la materia orgánica; calidad de la hojarasca en los estadios sucesional del BAA; transferencia simultánea de nutrientes al horizonte orgánico del suelo, así como de la biocenosis edáfica (Dixon *et al.* 1994; Fuentes *et al.* 2018). El contenido de C, N y S de *M. ligustrina* ostentó el menor porcentaje total en el tiempo, siendo 1460,26 % total de C, 38,89 % total de N y 3,51 % total de S foliar, mientras que *H. phellos* tuvo los máximos valores del contenido porcentual de C, N y S, manifestando 1707,29 % total multianual de C, 64,20 % total multianual de N y 5,23 % total de S, respectivamente, con esto se atribuye que las dos especies se diferencian entre sí. Este atributo se asocia con la capacidad adaptativa de *H. phellos* en las diferentes etapas del gradiente, la cual se pudo modelar estadísticamente. Se puede apreciar el porcentaje de N en las dos especies, lo cual supera al porcentaje de N en la hojarasca registrado por Zapata, (2007) en biomas de BAA y Vera & Cavelier, (1999) en bosque montano alto (BMA) y bosque montano bajo (BMB) en 10 especies de porte leñoso, de las cuales *Tibouchina lepidota* no supera a *M. ligustrina* en el matorral como especies pertenecientes a la misma familia (Melastomataceae). Por otro lado, Atencia, (2013) encontró altos porcentajes de C/N en siete (7) especies de sistemas silvopastoriles de estratos múltiples durante un año, igualando el porcentaje de *H. phellos* y *M. ligustrina* que oscila entre 22 y 57 %. Comportamiento diferente se halló en el componente foliar de *Cecropia* en bosques maduros y secundarios de la zona húmeda tropical del Ecuador por (McLaren, 2017). Lo que

sugieren estos resultados es que el contenido porcentual de N a estos niveles altitudinales tiende a aumentar en las etapas seral posteriores, y supera a lo obtenido por (Pleguezuelo et al., 2011; Melillo et al., 1989) mediante el uso de modelos de la estadística inferencial (Quinn & Keough, 2002). El porcentaje de S en la hojarasca foliar fue de menor porcentualidad en las dos especies, comparándose con los nutrientes restantes, siendo esta comunidad sucesional la de mayor producción foliar a lo largo del tiempo.

Las tendencias temporales del contenido de C, N, S y la relación C/N de *M. ligustrina* e *H. phellos* fluctuaron durante los periodos comprendidos entre agosto de 2004 a diciembre de 2006, exceptuando el S foliar, ya que describe dos tendencia de tipo lineal, con coeficientes cercanos a cero (0), que indica lo poco cambiante que es este nutriente a través del tiempo. Por lo tanto, su dinámica multianual se explicó significativamente ($p < 0,05$) por la conjunción de dos (2) descriptores, la temperatura mínima ($^{\circ}\text{C}$) y la evaporación media del aire (mm) en la modelación estadística, las cuales determinan en parte, el microclima de la comunidad sucesional. El contenido de C en función del tiempo describe un comportamiento oscilante ($p < 0,05$), explicado por una tendencia que no define una línea en la horizontal. Las tendencias curvilíneas de la dinámica del contenido de C foliar en Ml_C e Hp_C se ajustaron a los modelos con apropiado R^2 , lo cual coliga con la difusión de las bajas y altas cantidades de CO_2 atmosférico que entra a la planta a través de apertura estomática y se incorpora en la hoja mediante la fotosíntesis, que es cada vez menor y restringe el intercambio de CO_2 (Cavieres, 2012; Moreno, 2009; Espino & Fabrega, 2015). A pesar de que se estudiaron dos especies promisorias, la proporción C/N son considerablemente bajos y altos en el contenido de S, C y N en la hojarasca foliar si se comparan con los registros anuales para especies dominantes ($C > N > S$) en parcelas de bosques montanos andinos durante dos años de estudio (Ramírez & González, 2007) y en matorral desértico (González et al., 2013). La dinámica del contenido de N en *Cordia alliodora*, *Pinus oocarpa* y *Eucaliptus grandis* en función del tiempo [días(X) = 365] en el estudio realizado por Valencia & Urrego, (2007) se aprecia que la tendencia que se ajusta al modelo de regresión es de tipo exponencial que decrece claramente, con un coeficiente de correlación (R^2) de $R^2 = 0,72$, lo cual coincide con lo encontrado en este trabajo para Hp_N que exhibe una tendencia que decrece cuadráticamente en función del tiempo. El porcentaje de N en Ml_N se ajusta más al modelo lineal que crece a razón constante, pero con un $R^2 = 0,47$ que no supera a reportado en la literatura durante los 365 días de estudio. Mientras que la

relación C/N en las especies estudiadas por Valencia & Urrego, 2007 fueron *C. alliodora* 23,8 ($R^2 = 0,18$) *P. oocarpa* 105,1 ($R^2 = 0,14$) *E. grandis* 71,1 ($R^2 = 0,81$) de la forma lineal con una tasa de cambio constante. En nuestro estudio, el modelo de regresión que mejor explica el comportamiento del contenido porcentual de los biogeoelementos de interés con un $R^2=0,49$ en la relación C/N para *M. ligustrina* de la forma exponencial durante los 906 días de estudio, siendo el segundo modelo simple de la forma lineal que explica significativamente ($p < 0,05$) la variabilidad total del N en un 48 % ($R^2 = 0,48$) en una comunidad de matorral altoandino.

Se demostró que para ninguna de las especies inerciales existe un efecto estadísticamente significativo ($p < 0,05$; $p < 0,001$) de la precipitación (mm) sobre la variación del contenido de C, N y S inmersos en la hojarasca foliar, lo cual coincide con lo evidenciado por (Ramírez et al., 2007) en bosque de ciprés, robledal natural y pinos, con patrón de cierta independencia con respecto a las restantes variables meteorológicas. Sin embargo, la dinámica de los bioelementos C, N y S fueron explicados mediante seis (6) factores meteorológicos: HR (%), recorrido del viento (m/s), Emed (mm), Tmed y Tmin ($^{\circ}$ C) en el ámbito univariado, lo cual supera lo explicado en función del tiempo. Con esto, se establece que el clima es el comportamiento de la precipitación y la temperatura media del aire a lo largo del año, durante décadas, siglos y milenios. De estas dos variables se calcula la evapotranspiración y el balance hídrico. Como el clima se zonifica latitudinal, latitudinal y localmente, se identifica con los biomas, que son el nivel de organización de la materia viva que corresponde con el clima. Así, surgió *a priori* la posibilidad de introducir las fluctuaciones multianuales del conjunto de meteoros en el análisis, lo cual tiene que ver más con la hipótesis de que el flujo de los biogeoelementos está más sujeto a los cambios meteorológicos. El curso promedio mensual de la evaporación media del aire explica el comportamiento de N, S y C/N en *M. ligustrina*, lo cual se anticipó al determinar la información factorial e inercial que describió la especie en el modelo de regresión múltiple, simplificado en la ecuación 6, siendo *M. ligustrina* la especie más susceptible de modelar en este estudio. De tal forma, que preferencialmente se pudo explicar las variaciones del N, S y C/N desde el ámbito multivariante. *H. phellos*, como segunda especie máxima en producción foliar, se correlacionó significativamente con más factores meteorológicos en el ámbito univariado que *M. ligustrina*. La dinámica mensual multianual de los meteoros, integra la cuantificación de los biogeoelementos en los sistemas de biomas altoandinos y las interacciones recíprocas de los diferentes componentes

del ecosistema desde un punto de vista funcional (Fernández et al., 2014; González et al., 2013; Margalef, 2002; Odum, 1986). El conjunto de interacciones en la variabilidad climática que se atribuye directa o indirectamente a las transformaciones significativas que coinciden con el calentamiento climático reciente y persistente (*forzamientos extrínsecos*) en las sinecias sucesionales, es inequívoco en términos de la captura de C (Wolf et al., 2017). Los avances en el tiempo y la duración de las escalas en la variación espacial del C y N, cambios en la composición de la vegetación promisoría, se atribuye paradójicamente, a la alteración en la difusión constante de CO₂ entre la biosfera y la atmósfera (Dixon et al., 1994; Friend, 2010; Wang *et al.* 2017; Ahlström *et al.* 2015). Así, la producción de hojarasca total en la franja altitudinal, la cual es una propiedad para medir la PPN, tiende a ser invariante a lo largo del año y del gradiente, y representa entre el 25 % y el 35 % de la producción neta, respectivamente (Murcia, 2010). Una parte sustancial, 33,3 % a más del 50 % de la energía disponible y del C fijado anualmente en los ecosistemas es aportado como hojarasca que reviste el horizonte orgánico del suelo, y esta producción de hojarasca está regulada por propiedades biológicas y meteoros (Quinto & Moreno, 2015), considerando importantes la topografía, biogeocenosis y celeridad de la hojarasca (Odum, 1986; Tonin *et al.* 2017). Las condiciones ambientales han favorecido históricamente la captación neta multianual de CO₂ y, relativamente, estables acumulaciones de C en el suelo a través del tiempo, a pesar de la gran variabilidad interanual de la PNE y las pérdidas periódicas de C en las perturbaciones regionales, incluidas las del componente biótico (Malhi, 2012; Smith, 2012).

6. CONCLUSIONES

El comportamiento mensual-multianual del contenido porcentual de C, N y S en la hojarasca foliar de las especies inerciales, *M. ligustrina* e *H. phellos* en una etapa *subsere* de matorral altoandino de aproximadamente 20 años de desarrollo y regeneración natural, demostró una notable fluctuación en función del tiempo, lo cual permite establecer a *H. phellos* como la especie precursora con el doble atributo de mayor información factorial-inercial y mayor contenido porcentual de C, N y S foliar en el ámbito multianual.

Las tendencias temporales del contenido de C, N, S y la relación C/N en el ámbito univariado, describen que el comportamiento es altamente diferencial en función del tiempo, exceptuando el contenido de S foliar para ambas especies ($\beta_1 = 0$). El contenido de C y N foliar permitió su separación a partir de varias tendencias, con estimaciones curvilíneas diferentes que se ajustan a diferentes modelos en el ámbito temporal y univariante.

La dinámica mensual-multianual del contenido de C, N, S y C/N se explicó significativamente con relación a factores meteorológicos que describen los cambios porcentuales, y fueron susceptibles de modelar estadísticamente en el ámbito multivariante y meteorológico. Estos modelos univariantes y multivariantes corroboran la hipótesis propuesta en este trabajo de que al menos un meteoro ambiental describe la variación del contenido de C, N y S en la hojarasca foliar total. *H. phellos* y *M. ligustrina*, exhibieron tendencias y comportamientos diferenciales que segregan sus nichos funcionales en tres ámbitos: temporal, meteorológico y multianual.

7. RECOMENDACIONES

- Determinar el contenido de C, N y S en los componentes estructuras restantes de las especies de mayor producción foliar en las comunidades sucesionales del bioma de BAA para comprender si el contenido de C, N y S disminuye en el gradiente de información. Asimismo, se debe relacionar con el curso promedio multianual de los factores meteorológicos para entender si las variaciones de los bioelementos son menos dependientes de los factores meteorológicos (existe pérdida de correlación ($r = 0$) u obedecen a variables endógenas.
- Finalmente, tratar de entender la estadística descriptiva e inferencial en términos de estudios ecológicos y termodinámica estadística para explicar la variabilidad de las posibles relaciones que se establezcan mediante la modelación univariante y multivariante. Seguir emplea la herramienta estadística de análisis de componentes principales (ACP) en estudios ecológicos y ecofisiológicos.

8. BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, Ó. A., Rodríguez, R., Pérez, J. J., Zárate, E. J. T., Reviño, A., & Razo, R. (2009). Estimation of carbon storage in forest pine-oak at biosphere reserve el cielo, Tamaulipas, México. *Ra Ximhai*, 5(3), 317–327.
- Ahlström, A., Sitch, S., Friedlingstein, P., Gruber, N., Jones, S. D., Murray-Tortarolo, G., ... Myneni, R. (2015). Recent trends and drivers of regional sources and sinks of carbon dioxide. *Biogeosciences*, 12(3), 653–679. <https://doi.org/10.5194/bg-12-653-2015>.
- Armenteras, D., Gast, F., & Villareal, H. (2003). Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological Conservation*, 113(2), 245–256. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00359-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00359-2).
- Atencia, J. D. C. M. (2013). *Producción y descomposición de hojarasca en sistemas silvopastoriles de estratos múltiples y su efecto sobre propiedades bioorgánicas del suelo en el valle medio del Río Sinú*. Sinú.
- Azcón, J., & Talón, M. (2013). *Fundamentos de fisiología vegetal* (2a edición). Aravaca, Madrid.
- Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., ... De Vries, W. (2010). Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications*, 20(1), 30–59. <https://doi.org/10.1890/08-1140.1>.
- Burger, M., & Jackson, L. E. (2005). Plant and microbial nitrogen use and turnover: Rapid conversion of nitrate to ammonium in soil with roots. *Plant and Soil*, 266(1–2), 289–301. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-1362-0>.
- Cabrera, H. M. (1996). Low temperature and altitudinal limits in plant ecosystems: Species responses to cold in tropical and subtropical mountains. *Revista Chilena de Historia Natural*, 69(3), 309–320.
- Carreiro, R. L., Sinsabaugh, M. M., & Repert, D. A. (2002). Allocation of extracellular enzymatic activity in relation to litter composition, N deposition, and mass loss. *Biogeochemistry*, 60(1), 1–24. <https://doi.org/10.1023/A:1016541114786>.

- Cavieres, L., ASanfuentes, C., & Sierra-Almeida, A. (2012). Efecto del aumento de la temperatura en la fotosíntesis de una especie alto-andina en dos altitudes. *Gayana Botánica*, 69(1), 37–45. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432012000100005>.
- Cuello, N. L., Cleef, A. M., & Aymard, G. (2010). Phytogeography of the vascular páramo flora of Ramal de Guaramacal (Andes, Venezuela) and its ties to other páramo floras. *Anales Del Jardín Botánico de Madrid*, 67(2), 177–193. <https://doi.org/10.3989/ajbm.2253>.
- Cuenca, M. E., Jadán, O., Cueva, K., & Aguirre, C. (2014). Carbon storage and allometric equations for species groups and lowland forest, Ecuadorian Amazon. *Cedamaz*, 4(1), 22.
- Dixon, R. K., Houghton, R., A. M. Solomon, M. C. Trexler, J. Wisniewski, & S Brown. (1994). Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 263, 185–190.
- Dodds, W. K., & Whiles, M. R. (2010). Nitrogen, Sulfur, Phosphorus, and Other Nutrients. In *Freshwater Ecology* (pp. 345–373). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374724-2.00014-3>.
- E. Ramos-Rodríguez, R. M.-B. J. M. C.-P. (n.d.). El zooplancton como integrante de la estructura trófica de los ecosistemas lenticos.
- Erb, T. J., & Zarzycki, J. (2018). A short history of RubisCO: the rise and fall of Nature's predominant CO₂ fixing enzyme. *Current Opinion in Biotechnology*, 49, 100–107. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2017.07.017>.
- Eslava, J. A. R. (1993). Climatología y diversidad climática de Colombia. *Academia Colombiana de Ciencias Exactas y Naturales*, 18(71), 507–538.
- Espino, K., & Fabrega, J. (2015). Asimilación de CO₂ en dos especies de plantas de un bosque húmedo tropical de Cerro Pelado, Gamboa. *I+D Tecnológico*, 11(3), 17–25.
- Fajardo, A. (2010). Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: Métodos y aplicaciones. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83(2). <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2010000200012>.
- Fariñas, G. M. R. (1996). *Análisis de la vegetación y de sus relaciones con el ambiente mediante métodos multivariantes de ordenamiento*. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas.

- Ferguson, B. J. (2013). Rhizobia and Legume Nodulation Genes. In *Brenner's Encyclopedia of Genetics* (pp. 236–239). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374984-0.01046-9>.
- Ferguson, B. J. (2017). Rhizobia and Legume Nodulation Genes. In *Reference Module in Life Sciences* (pp. 236–239). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.07071-0>.
- Fernández, M. M., Vicca, S., Janssens, I. A., Luysaert, S., Campioli, M., Sardans, J., ... Peñuelas, J. (2014). Spatial variability and controls over biomass stocks, carbon fluxes, and resource-use efficiencies across forest ecosystems. *Trees*, 28(2), 597–611. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0975-9>.
- Forde, B. G. (2000). Nitrate transporters in plants: structure, function and regulation. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*, 1465(1–2), 219–235. [https://doi.org/10.1016/S0005-2736\(00\)00140-1](https://doi.org/10.1016/S0005-2736(00)00140-1).
- Frolova, A. A., Slobodkina, G. B., Mardanov, A. V., Ravin, N. V., Chernyh, N. A., Bonch-Osmolovskaya, E. A., & Slobodkin, A. I. (2017). Respiratory Ammonification of Nitrate Coupled to Anaerobic Oxidation of Elemental Sulfur in Deep-Sea Autotrophic Thermophilic Bacteria. *Frontiers in Microbiology*, 8. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00087>.
- Fuentes, M. N., Rodriguez, B. J., & Isenia, L. S. (2018). Leaf and decomposition of litter in the riparian forests manantial of Cañaverales, Guajira, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 23(1), 115–123. <https://doi.org/10.15446/abc.v23n1.62342>.
- Gil, F. T. M., Alcántara, A. E., & Jornet, A. B. (2008). *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales* (1a edición).
- González, R. H., Ramírez, L. R. G., Cantú, S. I., Gómez, M. M. V., Cotera, C. M., Carrillo, P. A., & Marroquín, C. J. J. (2013). Producción de hojarasca y retorno de nutrientes vía foliar en un matorral desértico micrófilo en el noreste de México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y Del Ambiente*, 19(2), 249–262. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2012.08.048>.
- González, S. J. M. (2010). *Dinámica de la producción foliar en una comunidad de bosque secundario en la cuenca alta del río Pamplonita, Norte de Santander-Colombia*. Pamplona.
- Gready, J. E., Cummins, P. L., & Kannappan, B. (2018). Directions for Optimization of Photosynthetic Carbon Fixation: RuBisCO's Efficiency May Not Be So Constrained After

- All. *Frontiers in Plant Science*, 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00183>.
- Gutiérrez, P. J. (2001). Escalas espaciales, escalas temporales. *Estudios Geográficos*, 62(242), 89–104. <https://doi.org/10.3989/egeogr.2001.i242.295>.
- Hall, J. O. (2018). Nitrate- and Nitrite-Accumulating Plants. In *Veterinary Toxicology* (pp. 941–946). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811410-0.00065-9>.
- Hanson, M. R., Lin, M. T., Occhialini, A., Andralojc, P. J., & Parry, M. A. J. (2014). A faster Rubisco with potential to increase photosynthesis in crops. *Nature*, 513(7519), 547–550. <https://doi.org/10.1038/nature13776>.
- Hernandez, S. R. (2014). *Metodología de la Investigación* (6th edi). México.
- Herzog, S. K., Martinez, R., Jorgensen, P. M., & Tiessen, H. (2012). *Cambio Climático y Biodiversidad en los Andes Tropicales*.
- Hodge, A. (2003). N capture by *Plantago lanceolata* and *Brassica napus* from organic material: the influence of spatial dispersion, plant competition and an arbuscular mycorrhizal fungus. *Journal of Experimental Botany*, 54(391), 2331–2342. <https://doi.org/10.1093/jxb/erg249>.
- Hughes, R. F., Kauffman, J. B., & Jaramillo, V. J. (1999). Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary Forests in a humid tropical region of Mexico. *Ecology*, 80(6), 1892. <https://doi.org/10.2307/176667>.
- IBM® SPSS® Advanced Statistic 22.0 For Windows. (2014).
- Janssens, I. A., Fernández, M., Vicca, S., Janssens, I. A., Ciais, P., Obersteiner, M., ... Peñuelas, J. (2017). Atmospheric deposition, CO₂, and change in the land carbon sink. *Scientific Reports*, 7(1), 9632. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08755-8>.
- Jolliffe, I.T. (2002). *Principal component analysis* (2a edición).
- Jolliffe, Ian T., & Cadima, J. (2016). Principal component analysis: a review and recent developments. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 374(2065), 20. <https://doi.org/10.1098/rsta.2015.0202>.
- Jump, A. S., & Penuelas, J. (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8(9), 1010–1020 doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.0079.

- Kalogridis, I., & Van Aelst, S. (2019). Robust functional regression based on principal components. *Journal of Multivariate Analysis*, *173*, 393–415 doi: 10.1016/j.jmva.2019.04.00.
- Kimura, M., Funakoshi, M., Sudo, S., Masuzawa, T., Nakamura, T., & Matsuda, K. (2006). Productivity and mineral cycling in an oak coppice forest. Structure and phytomass of the forest. *The Botanical Magazine Tokyo*, *95*(1), 19–33. <https://doi.org/10.1007/BF02493408>.
- Kmecl, V., Knap, T., & Žnidarčič, D. (2017). Evaluation of the nitrate and nitrite content of vegetables commonly grown in Slovenia. *Italian Journal of Agronomy*, *12*(2). <https://doi.org/10.4081/ija.2017.801>.
- Knops, J. M. H., & Bradley, K. L. (2009). Soil Carbon and Nitrogen accumulation and vertical distribution across a 74-Year chronosequence. *Soil Science Society of America Journal*, *73*(6), 2096. <https://doi.org/10.2136/sssaj2009.0058>.
- Kuehl, R. O. (2001). *Diseño de experimentos Principios estadísticos de diseño y análisis de investigación* (Segunda ed).
- Laiho, R., Minkkinen, K., Anttila, J., Vávřová, P., Penttilä, T., & Timo, R. (2008). Dynamics of litterfall and decomposition in Peatland Forests: towards reliable carbon balance estimation? In *Wastewater Treatment, Plant Dynamics and Management in Constructed and Natural Wetlands* (pp. 53–64). Dordrecht: Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8235-1_6.
- Larcher, W. (2005). Climatic constraints drive the evolution of low temperature resistance in woody plants. *Journal of Agricultural Meteorology*, *61*(4), 189–202. <https://doi.org/10.2480/agrmet.61.189>.
- Lawlor, D. W. (2002). Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. *Journal of Experimental Botany*, *53*(370), 773–787. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.370.773>.
- León, J. D., González, M. I., & Gallardo, J. F. (2011). Ciclos biogeoquímicos en bosques naturales y plantaciones de coníferas en ecosistemas de alta montaña de Colombia. *Revista de Biología Tropical*, *59*(4), 1883–1894.
- León, Y. D. (2014). *Aceleración de la caída de hojarasca de un bosque maduro en la cuenca alta*

del río Pamplonita, Colombia. Pamplona.

- Liao, C., Peng, R., Luo, Y., Zhou, X., Wu, X., Fang, C., ... Li, B. (2008). Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New Phytologist*, *177*(3), 706–714. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02290.x>.
- Licciardi, G., & Chanussot, J. (2018). Spectral transformation based on nonlinear principal component analysis for dimensionality reduction of hyperspectral images. *European Journal of Remote Sensing*, *51*(1), 375–390. <https://doi.org/10.1080/22797254.2018.1441670>.
- Liu, Q., Qiao, N., Xu, X., Xin, X., Han, J. Y., Tian, Y., ... Kuzyakov, Y. (2016). Nitrogen acquisition by plants and microorganisms in a temperate grassland. *Scientific Reports*, *6*, 22642. Retrieved from <https://doi.org/10.1038/srep22642>.
- Liu, X. L. (2002). Behavior of derivatives of eigenvalues and eigenvectors in curve veering and mode localization and their relation to close eigenvalues. *Journal of Sound and Vibration*, *256*(3), 551–564. <https://doi.org/10.1006/jsvi.2002.5010>.
- Londono, C., Cleef, A., & Madrinán, S. (2014). Angiosperm flora and biogeography of the páramo region of Colombia, Northern Andes. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, *209*(2), 81–87. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.11.006>.
- López, I. Z., & Crespo del Arco, E. (2015). *Meteorología y climatología* (2ª edición).
- Lucía Montenegro, A., & Vargas, O. (2008). Atributos vitales de especies leñosas en bordes de bosque altoandino de la Reserva Forestal de Cagua (Colombia). *Revista de Biología Tropical*, *56*. <https://doi.org/10.15517/rbt.v56i2.5618>.
- Maadooliat, M., Huang, J. Z., & Hu, J. (2015). Integrating Data Transformation in Principal Components Analysis. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, *24*(1), 84–103. <https://doi.org/10.1080/10618600.2014.891461>.
- Malhi, Y. (2012). The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. *Journal of Ecology*, *100*(1), 65–75. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01916.x>.
- Margalef, Ramon. (2002). *Teoría de los sistemas ecológicos* (2ª edición). Barcelona: Universidad de Barcelona.

- Margalef, Ramón. (1995). La ecología, entre la vida real y la física teórica. *Investigación y Ciencia*, (225), 66–73.
- Maronna, R. A., & Yohai, V. J. (2013). Robust functional linear regression based on splines. *Computational Statistics & Data Analysis*, 65, 46–55. Doi: 10.1016/j.csda.2011.11.014.
- McLaren, B. E., Canizares, J. F. R., & Tipín, J. A. A. (2017). Contenido nutrimental del suelo y de la hojarasca del árbol pionero *Cecropia* en bosques maduros y secundarios de la zona húmeda tropical del Ecuador. *Oecologia Australis*, 21(02), 182–190. Doi: 10.4257/oeco.2017.2102.08.
- Melillo, J. M., Aber, J. D., Linkins, A. E., Ricca, A., Fry, B., & Nadelhoffer, K. J. (1989). Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum: Plant litter to soil organic matter. *Plant and Soil*, 115(2), 189–198. <https://doi.org/10.1007/BF02202587>.
- Miguel Vera, Jaime Cavelier, J. santamaría. (1999). Reabsorción de nitrógeno y fósforo foliar en árboles de bosques montanos en los Andes centrales de Colombia. *Biología Tropical*, 47(2), 12.
- Moreno, L. P. (2009). Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico. Una revisión. *Agronomía Colombiana*, 27(2), 179–191.
- Murcia, M. A. R. (2010). *Productividad primaria neta del bosque alto andino en la cuenca del río Pamplonita (Norte de Santander - Colombia). (Sucesión regenerativa del bosque alto andino)*.
- Murcia, M. R. (2010). *Productividad primaria neta del bosque altoandino en la cuenca del Río Pamplonita, Norte De Santander - Colombia*. Universidad Nacional de Colombia.
- Murcia, R. M. A., & Ochoa, R. M. P. (2012). Soil respiration related to litterfall in the high-Andean forest bush (Pamplonita river basin, Colombia). *Caldasia*, 34(1), 166.
- Nicholson, D. J., & Dupré, J. (2018). *Everything Flows: Towards a Processual Philosophy of Biology*. (D. J. Nicholson & J. Dupré, Eds.) (Vol. 1). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198779636.001.0001>.
- Nielsen, S. (2000). Numerical ecology. *Ecological Modelling*, 132(3), 303–304.

[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00291-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00291-X).

Ochoa, M., Poveda, F., & Murcia, M. (2012). Respiración del suelo y caída de hojarasca en el matorral del bosque altoandino (cuenca del río Pamplonita, Colombia). *Caldasia*, 34(1), 21.

Odum, E. (1986). *Fundamentals of ecology* (3ª edición).

Ohkama, O. N., & Wasaki, J. (2010). Recent Progress in Plant Nutrition Research: Cross-Talk Between Nutrients, Plant Physiology and Soil Microorganisms. *Plant and Cell Physiology*, 51(8), 12–40. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq095>.

P. Legendre, L. L. (2012). *Numerical ecology* (3ª edición). Elsevier.

Pabón, M. I. G. (2014). *Análisis de la caída de hojarasca en un bosque secundario altoandino en la cuenca alta del río Pamplonita, Colombia*. Pamplona.

Peña, D. (2002). *Análisis de datos multivariantes* (1ª edición). Madrid.

Petersen, H., & Luxton, M. (1982). A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos*, 39(3), 288. <https://doi.org/10.2307/3544689>.

Pleguezuelo, C. R. R., Zuazo, V. H. D., Fernández, J. L. M., & Tarifa, D. F. (2011). Descomposición de hojarasca y reciclado del nitrógeno de frutales tropicales y subtropicales en terrazas de cultivo en la costa de Granada (SE España). *Comunicata Scientiae*, 2(1), 42–48.

Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists* (2ª edición). Cambridge.

Quinto, M. H., & Moreno, H. F. (2015). Precipitation effects on soil characteristics in tropical rain forests of the Chocó biogeographical region. *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, 69(1), 7813–7823. <https://doi.org/10.15446/rfna.v69n1.54749>.

Ramírez, C. J. A., Zapata, D. C. M., León, P. J. D., & González, H. M. I. (2007). Caída de hojarasca y retorno de nutrientes en bosques montanos andinos de Piedras Blancas, Antioquia, Colombia. *Interciencia*, 32(5), 303–311.

Rangel, J. O. (2015). La biodiversidad de Colombia: significado y distribución regional. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 39(51), 176.

<https://doi.org/10.18257/raccefyn.136>.

Richter, D. D., & Markewitz, D. (1995). How Deep Is Soil? *BioScience*, 45(9), 600–609.
<https://doi.org/10.2307/1312764>.

Rodríguez, M. A. M. (2010). *Productividad primaria neta del bosque alto andino en la cuenca del río Pamplonita (Norte de Santander - Colombia). (Sucesión regenerativa del bosque alto andino)*.

Rodríguez, N., Armenteras, D., Morales, M., & Romero, M. (2006). *Ecosistemas de los andes Colombianos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt* (2th edi). Bogotá.

Rojas, F. C. B., & Sánchez, M. L. R. (2015a). Estructura espacial de epífitas vasculares en dos localidades de bosque altoandino, Pamplona, Colombia. *Caldasia*, 37(1), 15.
<https://doi.org/10.15446/caldasia.v37n1.50819>.

Rojas, F. C. B., & Sánchez, M. L. R. (2015b). Estructura espacial de epífitas vasculares en dos localidades de bosque altoandino, Pamplona, Colombia. *Caldasia*, 37(1), 15.
<https://doi.org/10.15446/caldasia.v37n1.50819>.

Rosaa, M. D. la, Hervás, M., Serrano, A., & Losada, M. (1990). *Fotobioquímica*. Madrid.

Saban, J. M., Chapman, M. A., & Taylor, G. (2019). FACE facts hold for multiple generations; evidence from natural CO₂ springs. *Global Change Biology*, 25(1), 1–11.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14437>.

Sanchez, L. R., Gelviz, S. M., & Solano, O. F. (2007). Plantas con flores de la reserva el volcán, vereda alto grande, Pamplona, Colombia. *Bistua*, 5(1), 2.

Saura, M. S. (2012). Effects of climate change on leaf litter decomposition across post-fire plant regenerative groups. *Environmental and Experimental Botany*, 77, 274–282.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.11.014>.

Scheu, S., Marian, F., Sandmann, D., Krashevskaya, V., Maraun, M., & Carl, R. (2017). Leaf and root litter decomposition is discontinued at high altitude tropical montane rainforests contributing to carbon sequestration. *Ecology and Evolution*, 7(16), 6432–6443.

<https://doi.org/10.1002/ece3.3189>.

- Simonne, A. H., Simonne, E. H., Eitenmiller, R. R., Mills, H. A., Cresman, C. P., & Chah, R. L. (1997). Could the Dumas Method replace the Kjeldahl digestion for nitrogen and crude protein determinations in foods? *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 73(1), 39–45. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0010-4](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0010-4).
- Smith, T., & Smith, L. R. (2012). *Elements of ecology* (8^a edición).
- Smith, T., & Smith, R. (2007). Descomposición y circulación de nutrientes. In *Ecología* (6th ed., p. 470).
- Stone, E. J., Lowe, J. A., & Shine, K. P. (2009). The impact of carbon capture and storage on climate. *Energy Environ. Sci.*, 2(1), 81–91. <https://doi.org/10.1039/B807747A>.
- Suárez, M. M. E., Villaseñor, J. L., & Mata, L. L. (2017). Climatic domains of the Sierra Madre Oriental and its relationship to floristic diversity. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(1), 224–233. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.020>.
- Sulpice, R., Nikoloski, Z., Tschoep, H., Antonio, C., Kleessen, S., Larhlimi, A., ... Stitt, M. (2013). Impact of the Carbon and Nitrogen supply on relationships and connectivity between metabolism and biomass in a broad panel of Arabidopsis accessions. *Plant Physiology*, 162(1), 347–363. <https://doi.org/10.1104/pp.112.210104>.
- Szretter Noste, M. E. (2019). Using DAGs to identify the sufficient dimension reduction in the Principal Fitted Components model. *Statistics & Probability Letters*, 145, 317–320. <https://doi.org/10.1016/j.spl.2018.08.008>.
- Thompson, K., & Cornelissen, J. H. C. (1997). Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytologist*, 135(1), 109–114. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00628.x>.
- Tonin, A. M., Boyero, L., Monroy, S., Basaguren, A., Pérez, J., Pearson, R. G., ... Pozo, J. (2017). Stream nitrogen concentration, but not plant N-fixing capacity, modulates litter diversity effects on decomposition. *Functional Ecology*, 31(7), 1471–1481. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12837>.

- Torreta, N. K., & Takeda, H. (1999). Carbon and nitrogen dynamics of decomposing leaf litter in a tropical hill evergreen forest. *European Journal of Soil Biology*, 35(2), 57–63. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(99\)00111-9](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(99)00111-9).
- Valencia, F. F., & Urrego, J. B. (2007). Descomposición de la hojarasca y liberación de nutrientes de *Coffea arabica*, *Cordia alliodora*, *Pinus oocarpa* y *Eucalyptus grandis*, en sistemas agroforestales con café. *Cenicafé*, 58(1), 2039.
- Valladares, F. (2008). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (2a edición).
- Vejre, H., Callesen, I., Vesterdal, L., & Raulund-Rasmussen, K. (2003). Carbon and Nitrogen in Danish forest soils—contents and distribution determined by soil order. *Soil Science Society of America Journal*, 67(1), 335. <https://doi.org/10.2136/sssaj2003.3350>.
- Vitousek, P. M. (1984). Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology*, 65(1), 285–298. <https://doi.org/10.2307/1939481>.
- Vries, W. De, Wamelink, G. W. W., Dobben, H. van, Kros, J., Reinds, G. J., Mol-Dijkstra, J. P., ... Bobbink, R. (2010). Use of dynamic soil–vegetation models to assess impacts of nitrogen deposition on plant species composition: an overview. *Ecological Applications*, 20(1), 60–79. <https://doi.org/10.1890/08-1019.1>.
- Wang, X., Tan, K., Chen, B., & Du, P. (2017). Assessing the Spatiotemporal Variation and Impact Factors of Net Primary Productivity in China. *Scientific Reports*, 7, 44415. <https://doi.org/10.1038/srep44415>.
- Wilkinson, D. M. (2007). *Fundamental processes in ecology: An earth systems approach*. Oxford University Press.
- Wolf, C., Ripple, W. J., Newsome, T. M., Galetti, M., Alamgir, M., Crist, E., ... Laurance, W. F. (2017). World scientists' warning to Humanity: A second notice. *BioScience*, 67(12), 1026–1028. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix125>.
- Zaehle, S., & Friend, D. (2010). Carbon and nitrogen cycle dynamics in the O-CN land surface model: 1. Model description, site-scale evaluation, and sensitivity to parameter estimates. *Global Biogeochemical Cycles*, 24(1), 24. <https://doi.org/10.1029/2009GB003521>.

- Zamudio, A., Carrascal, C., Pulido, J., Gallardo, E., Ávila, M., Argas, A., & Vera, D. (2006). *Métodos analíticos del laboratorio de suelos* (6th edi). Bogotá.
- Zapata, F. G. B. (2007). *Fundamentos y casos exitosos de la biotecnología moderna* (segunda). México.
- Zhan, A., & Lynch, J. P. (2015). Reduced frequency of lateral root branching improves N capture from low-N soils in maize. *Journal of Experimental Botany*, 66(7), 2055–2065. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv007>.
- Zhang, L., Pang, R., Xu, X., Song, M., Li, Y., Zhou, H., ... Ouyang, H. (2019). Three Tibetan grassland plant species tend to partition niches with limited plasticity in nitrogen use. *Plant and Soil*. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04148-0>.

9. ANEXOS

Anexo 1. Matriz de los coeficientes (*betas*) que acompañan las variables transformadas en la regresión lineal múltiple que configura un componente principal.

Especie	Componentes principales					
	1	2	3	4	5	6
<i>M. ligustrina</i>	1,562	1,349	,226	,130	,275	,148
<i>Vallea</i>	,078	,007	,034	-,002	,006	-,058
<i>Diplostephium</i>	,110	,070	-,007	,023	-,053	-,058
<i>Gaultheria</i>	,003	,000	,000	,000	,000	-,002
<i>H. phellos</i>	1,322	-1,405	,505	-,244	,114	-,260
<i>Rhamnus</i>	,003	,011	-,003	,004	-,004	,002
<i>Viburnum</i>	,009	,018	-,003	,000	,014	,001
<i>Lepechinea</i>	-,095	,106	,024	-,014	-,087	-,059
<i>Gynoxys</i>	-,807	,330	1,326	-,439	,397	,028
<i>Axinaea</i>	-,012	-,010	-,012	-,002	-,011	-,006
<i>Sessea</i>	-,171	-,448	,328	1,344	,367	,185
<i>Monochaetum</i>	-,167	-,126	-,748	-,292	1,088	-,091
<i>Weinmannia</i>	,003	,100	-,092	,062	-,242	-,237
<i>Siphocampylus</i>	,059	,053	-,062	,012	-,121	-,113
<i>Pentacalia</i>	,016	,142	-,075	,068	-,156	,094
<i>Hesperomeles</i>	,006	,002	-,002	,001	-,007	,000
<i>Schefflera</i>	-,007	,006	-,008	,004	-,013	-,002
<i>Baccharis</i>	,169	-,501	-,086	-,352	-,053	,958
<i>Cybianthus</i>	-,002	,040	-,035	,007	-,053	,101
<i>Myrsine</i>	,002	-,003	-,001	-,002	-,003	,005

Anexo 2. Subconjuntos homogéneos del porcentaje multianual (%) de: C (a), N (b), S (c) y C/N (d) contenido en la hojarasca foliar de las especies inertiales: *M. ligustrina* e *H. phellos*, en una comunidad sucesional de matorral altoandino. Agosto de 2004 a diciembre de 2006. HSD Tukey (Anova: $p < 0,05$; N=29).

Subconjuntos homogéneos

% C			
HSD Tukey _{a,b,c}			
Factor	N	Subconjunto	
		1	2
2	12	49,7583	58,4700
3	12	50,5300	
1	5	51,3600	
6	12		
5	12		
4	5		
4	5		
Sig.		,080	,062
Media cuadrática (error) = 1,376			

a

Subconjuntos homogéneos

% S			
HSD Tukey _{a,b,c}			
Factor	N	Subconjunto	
		1	2
2	12	,1150	,1560
3	12	,1217	
1	5	,1340	
4	5	,1560	
6	12		
5	12		
5	12		
Sig.		,125	,316
Media cuadrática (error) = 0,001			

c

Subconjuntos homogéneos

% N				
HSD Tukey _{a,b,c}				
Factor	N	Subconjunto		
		1	2	3
1	5	1,1675	1,3059	2,1059
2	12	1,3059		
3	12	1,4483		
4	5			
6	12			
5	12			
5	12			
Sig.		,446	,415	,209
Media cuadrática (error) = 0,023				

b

Subconjuntos homogéneos

% C/N				
HSD Tukey _{a,b,c}				
Factor	N	Subconjunto		
		1	2	3
5	12	25,8733	35,1183	44,3220
6	12	26,9525		
4	5	28,5920		
3	12			
2	12			
1	5			
1	5			
Sig.		,468	,257	1,000
Media cuadrática (error) = 9,216				

d

Anexo 3. Comparación múltiple del porcentaje (%) multianual de: C (a), N (b), S (c) y C/N (d) contenido en la hojarasca foliar de las especies inerciales: *M. ligustrina* e *H. phellos*, en una comunidad de matorral altoandino. Agosto de 2004 a diciembre de 2006. HSD Tukey (Anova: $p = 0,05$; $N=29$).

Comparaciones múltiples						
HSD Tukey						
Variable dependiente		Diferencia de medias (I-J)	Error estándar	Sig.	Intervalo de confianza al 95%	
					Límite inferior	Límite superior
C (%)	1 2	1,6017	,62441	,125	-,2457	3,4491
	3	,8300	,62441	,768	-1,0174	2,6774
	4	-8,7740*	,74191	,000	-10,9690	-6,5790
	5	-7,4300*	,62441	,000	-9,2774	-5,5826
	6	-7,1100*	,62441	,000	-8,9574	-5,2626
	2 1	-1,6017	,62441	,125	-3,4491	,2457
	3	-,7717	,47890	,595	-2,1885	,6452
	4	-10,3757*	,62441	,000	-12,2231	-8,5283
	5	-9,0317*	,47890	,000	-10,4485	-7,6148
	6	-8,7117*	,47890	,000	-10,1285	-7,2948
	3 1	-,8300	,62441	,768	-2,6774	1,0174
	2	,7717	,47890	,595	-,6452	2,1885
	4	-9,6040*	,62441	,000	-11,4514	-7,7566
	5	-8,2600*	,47890	,000	-9,6769	-6,8431
	6	-7,9400*	,47890	,000	-9,3569	-6,5231
	4 1	8,7740*	,74191	,000	6,5790	10,9690
	2	10,3757*	,62441	,000	8,5283	12,2231
	3	9,6040*	,62441	,000	7,7566	11,4514
	5	1,3440	,62441	,278	-,5034	3,1914
	6	1,6640	,62441	,100	-,1834	3,5114
	5 1	7,4300*	,62441	,000	5,5826	9,2774
	2	9,0317*	,47890	,000	7,6148	10,4485
	3	8,2600*	,47890	,000	6,8431	9,6769
	4	-1,3440	,62441	,278	-3,1914	,5034
6	,3200	,47890	,985	-1,0969	1,7369	
6 1	7,1100*	,62441	,000	5,2626	8,9574	
2	8,7117*	,47890	,000	7,2948	10,1285	
3	7,9400*	,47890	,000	6,5231	9,3569	
4	-1,6640	,62441	,100	-3,5114	,1834	
5	-,3200	,47890	,985	-1,7369	1,0969	

a

N (%)							
1	2	-,1384	,08071	,528	-,3772	,1004	
	3	-,2807*	,08071	,012	-,5195	-,0420	
	4	-,9384*	,09589	,000	-1,2221	-,6547	
	5	-1,1116*	,08071	,000	-1,3504	-,8728	
	6	-1,0258*	,08071	,000	-1,2645	-,7870	
	2	1	,1384	,08071	,528	-,1004	,3772
2	3	-,1423	,06190	,213	-,3255	,0408	
	4	-,8000*	,08071	,000	-1,0388	-,5612	
	5	-,9732*	,06190	,000	-1,1563	-,7900	
	6	-,8874*	,06190	,000	-1,0705	-,7042	
	3	1	,2807*	,08071	,012	,0420	,5195
	3	2	,1423	,06190	,213	-,0408	,3255
4		-,6577*	,08071	,000	-,8965	-,4189	
5		-,8308*	,06190	,000	-1,0140	-,6477	
6		-,7450*	,06190	,000	-,9282	-,5619	
4		1	,9384*	,09589	,000	,6547	1,2221
4		2	,8000*	,08071	,000	,5612	1,0388
	3	,6577*	,08071	,000	,4189	,8965	
	5	-,1732	,08071	,281	-,4119	,0656	
	6	-,0873	,08071	,886	-,3261	,1514	
	5	1	1,1116*	,08071	,000	,8728	1,3504
	5	2	,9732*	,06190	,000	,7900	1,1563
3		,8308*	,06190	,000	,6477	1,0140	
4		,1732	,08071	,281	-,0656	,4119	
6		,0858	,06190	,735	-,0973	,2690	
6		1	1,0258*	,08071	,000	,7870	1,2645
6		2	,8874*	,06190	,000	,7042	1,0705
	3	,7450*	,06190	,000	,5619	,9282	
	4	,0873	,08071	,886	-,1514	,3261	
	5	-,0858	,06190	,735	-,2690	,0973	

b

S (%)						
1	2	,0190	,01721	,878	-,0319	,0699
	3	,0123	,01721	,979	-,0386	,0633
	4	-,0220	,02045	,889	-,0825	,0385
	5	-,0552*	,01721	,026	-,1061	-,0042
	6	-,0477	,01721	,079	-,0986	,0033
	2	1	-,0190	,01721	,878	-,0699
	3	-,0067	,01320	,996	-,0457	,0324
	4	-,0410	,01721	,182	-,0919	,0099
	5	-,0742*	,01320	,000	-,1132	-,0351
	6	-,0667*	,01320	,000	-,1057	-,0276
3	1	-,0123	,01721	,979	-,0633	,0386
	2	,0067	,01320	,996	-,0324	,0457
	4	-,0343	,01721	,359	-,0853	,0166
	5	-,0675*	,01320	,000	-,1066	-,0284
	6	-,0600*	,01320	,000	-,0991	-,0209
	4	1	,0220	,02045	,889	-,0385
	2	,0410	,01721	,182	-,0099	,0919
	3	,0343	,01721	,359	-,0166	,0853
	5	-,0332	,01721	,398	-,0841	,0178
	6	-,0257	,01721	,671	-,0766	,0253
5	1	,0552*	,01721	,026	,0042	,1061
	2	,0742*	,01320	,000	,0351	,1132
	3	,0675*	,01320	,000	,0284	,1066
	4	,0332	,01721	,398	-,0178	,0841
	6	,0075	,01320	,993	-,0316	,0466
	6	1	,0477	,01721	,079	-,0033
	2	,0667*	,01320	,000	,0276	,1057
	3	,0600*	,01320	,000	,0209	,0991
	4	,0257	,01721	,671	-,0253	,0766
	5	-,0075	,01320	,993	-,0466	,0316

c

C/N (%)						
1	2	5,9087*	1,61590	,007	1,1279	10,6895
	3	9,2037*	1,61590	,000	4,4229	13,9845
	4	15,7300*	1,91997	,000	10,0496	21,4104
	5	18,4487*	1,61590	,000	13,6679	23,2295
	6	17,3695*	1,61590	,000	12,5887	22,1503
	2	1	-5,9087*	1,61590	,007	-10,6895
3		3,2950	1,23934	,101	-,3717	6,9617
4		9,8213*	1,61590	,000	5,0405	14,6021
5		12,5400*	1,23934	,000	8,8733	16,2067
6		11,4608*	1,23934	,000	7,7941	15,1275
3		1	-9,2037*	1,61590	,000	-13,9845
	2	-3,2950	1,23934	,101	-6,9617	,3717
	4	6,5263*	1,61590	,002	1,7455	11,3071
	5	9,2450*	1,23934	,000	5,5783	12,9117
	6	8,1658*	1,23934	,000	4,4991	11,8325
	4	1	-15,7300*	1,91997	,000	-21,4104
2		-9,8213*	1,61590	,000	-14,6021	-5,0405
3		-6,5263*	1,61590	,002	-11,3071	-1,7455
5		2,7187	1,61590	,549	-2,0621	7,4995
6		1,6395	1,61590	,911	-3,1413	6,4203
5		1	-18,4487*	1,61590	,000	-23,2295
	2	-12,5400*	1,23934	,000	-16,2067	-8,8733
	3	-9,2450*	1,23934	,000	-12,9117	-5,5783
	4	-2,7187	1,61590	,549	-7,4995	2,0621
	6	-1,0792	1,23934	,952	-4,7459	2,5875
	6	1	-17,3695*	1,61590	,000	-22,1503
2		-11,4608*	1,23934	,000	-15,1275	-7,7941
3		-8,1658*	1,23934	,000	-11,8325	-4,4991
4		-1,6395	1,61590	,911	-6,4203	3,1413
5		1,0792	1,23934	,952	-2,5875	4,7459
Se basa en las medias observadas.						
El término de error es la media cuadrática(Error) = 9.216.						
*. La diferencia de medias es significativa en el nivel 0,05.						

d

Anexo 4. Validación de las ecuaciones de regresión simple del porcentaje de carbono (C) en la hojarasca foliar de las dos especies dominantes en una comunidad sucesional de matorral altoandino: (t) de Student, (F) de Fisher, (K-S) de Kolmogorov-Smirnov, (Z) Rachas, (L) de Levene (N=29).

Ecuación	Parámetro	Prueba	Valor	Significancia
<i>Hypericum phellos</i> (1): %C = 0,532ln(D)+62,032	Constante	t	52,299	0,000
	D: días		-2,676	0,013
	R ² : 0,21	F	7,161	0,013
Residuos	Homogeneidad	L	6,585	0,016
	Aleatoriedad	Z	-0,751	0,453
	Normalidad	K-S	0,184	0,014
	Media	0,0		
	Durbin-Watson	1,845		
<i>Miconia ligustrina</i> (2): %C = -5E-08(D) ³ +8E-05(D) ² -0,04(D)+54,38	Constante	t	51,35	7,3E-27
	D:días		-3,712	0,001
	D: (días) ²		3,261	0,003
	D: (días) ³		-2,870	0,008
	R ² : 0,391	F	5,342	0,006
Residuos	Homogeneidad	L	0,424	0,521
	Aleatoriedad	Z	-0,183	0,259
	Normalidad	K-S	0,089	0,200
	Media	0,0		

Anexo 5. Validación de las ecuaciones de regresión simple del porcentaje de nitrógeno (N) en la hojarasca foliar de las dos especies dominantes en una comunidad de matorral altoandino: (t) de Student, (F) de Fisher, (K-S) de Kolmogorov-Smirnov, (Z) Rachas, (L) de Levene. (N=29).

Ecuación	Parámetro	Prueba	Valor	Significancia
<i>Hypericum phellos</i> (3): %N = -1E-06(D) ² +0,0012(D)+2,0614	Constante	t	20,968	8,2E-18
	D: días		2,383	0,025
	D: (días) ²		-2,679	0,013
	R ² : 0,235	F	3,993	0,031
Residuos	Homogeneidad	L	0,395	0,535
	Aleatoriedad	Z	-1,129	0,259
	Normalidad	K-S	0,132	0,200
	Media	0,0		
	Durbin-Watson	1,688		
<i>Miconia ligustrina</i> (4): %N = 0,0004(D)+1,149	Constante	t	26,065	0,00003
	D:días		4,990	1,13E-20
	R ² : 0,48	F	24,904	0,00003
Residuos	Homogeneidad	L	0,007	0,427
	Aleatoriedad	Z	0,059	0,953
	Normalidad	K-S	0,144	0,130
	Media	0,0		

Anexo 6. Validación de las ecuaciones de regresión simple del porcentaje (%) de azufre (S) en la hojarasca foliar de las dos especies dominantes en la comunidad Matorral altoandino: (t) de Student, (F) de Fisher, (K-S) de Kolmogorov-Smirnov, (Z) Rachas, (L) de Levene. (N=29).

Ecuación	Parámetro	Prueba	Valor	Significancia
<i>Hypericum phellos</i> (5): %S = 3E-06(D)+0,179	Constante	t	13,562	1,5E-13
	D: días		0,130	0,897
	R ² : 0,001	F	0,017	0,897
Residuos	Homogeneidad	L	7,514	0,011
	Aleatoriedad	Z	0,395	0,132
	Normalidad	K-S	0,201	0,004
	Media	0,0		
	Durbin-Watson			
<i>Miconia ligustrina</i> (6): %S = -1E-05(D) + 0.1275	Constante	t	10,522	4,72E-11
	D:días		-0,612	0,546
	R ² : 0,014	F	0,374	0,546
Residuos	Homogeneidad	L	0,025	0,875
	Aleatoriedad	Z	-1,129	0,259
	Normalidad	K-S	0,236	0,0003
	Media	0,0		

Anexo 7. Validación de las ecuaciones de regresión simple de la relación porcentual C/N en la hojarasca foliar de las dos especies dominantes en una comunidad sucesional de matorral altoandino: (t) de Student, (F) de Fisher, (K-S) de Kolmogorov-Smirnov, (Z) Rachas, (L) de Levene. (N=29).

Ecuación	Parámetro	Prueba	Valor	Significancia
<i>Hypericum phellos</i> (7): %C/N = 2E-05x ² - 0,0177x + 29,353	Constante	t	23,36	5,7E-19
	D: días		-2,860	0,008
	D: (días) ²		3,096	0,005
	R ² : 0,23	F	4,970	0,015
Residuos	Homogeneidad	L	0,053	0,820
	Aleatoriedad	Z	-1,853	0,064
	Normalidad	K-S	0,106	0,200
	Media	0,0		
	Durbin-Watson			
<i>Miconia ligustrina</i> (8): %C/N = 44,01e ^{-3E-04(días)}	Constante	t	29,79	0,00002
	D:días		-5,190	3,5E-22
	R ² : 0,49	F	26,938	0,00002
Residuos	Homogeneidad	L	0,157	0,695
	Aleatoriedad	Z	0,385	0,700
	Normalidad	K-S	0,130	0,200
	Media	0,0		

Anexo 8. Validación de las ecuaciones de regresión múltiple del porcentaje de carbono (C) en la hojarasca foliar de *M. ligustrina* e *H. phellos* en una comunidad sucesional de matorral altoandino: (t) de Student, (F) de Fisher, (K-S) de Kolmogorov-Smirnov, (Z) Rachas, (L) de Levene. (N=29).

Ecuación	Parámetro	Prueba	Valor	Significancia
<i>Hypericum phellos</i> (9): $C = 0,532(T_{med}) + 50,701$	Constante	t	2,148	2,34E-13
	Tmed: T. media		13,29	0,008
	R ² : 0,15	F	4,613	0,008
Residuos	Homogeneidad	L	2,859	0,103
	Aleatoriedad	Z	-1,129	0,259
	Normalidad	K-S	0,113	0,200
	Media	0,0		
	Durbin-Watson			
<i>Miconia ligustrina</i> (10): $C = -0,253(HR\%) - 0,037(Eva) + 73,807$	Constante	t	11,661	7,89E-12
	HR: Humedad R.		-3,935	0,001
	Eva: evaporación		-2,135	0,042
	R ² : 0,39	F	8,138	0,002
Residuos	Homogeneidad	L	0,023	0,881
	Aleatoriedad	Z	0,764	0,445
	Normalidad	K-S	0,086	0,200
	Media	0,0		
	Durbin-Watson	2,051		

Anexo 9. Validación de las ecuaciones de regresión múltiple del porcentaje de nitrógeno (N) en la hojarasca foliar de *M. ligustrina* e *H. phellos* en una comunidad sucesional de matorral altoandino: (t) de Student, (F) de Fisher, (K-S) de Kolmogorov-Smirnov, (Z) Rachas, (L) de Levene. (N=29).

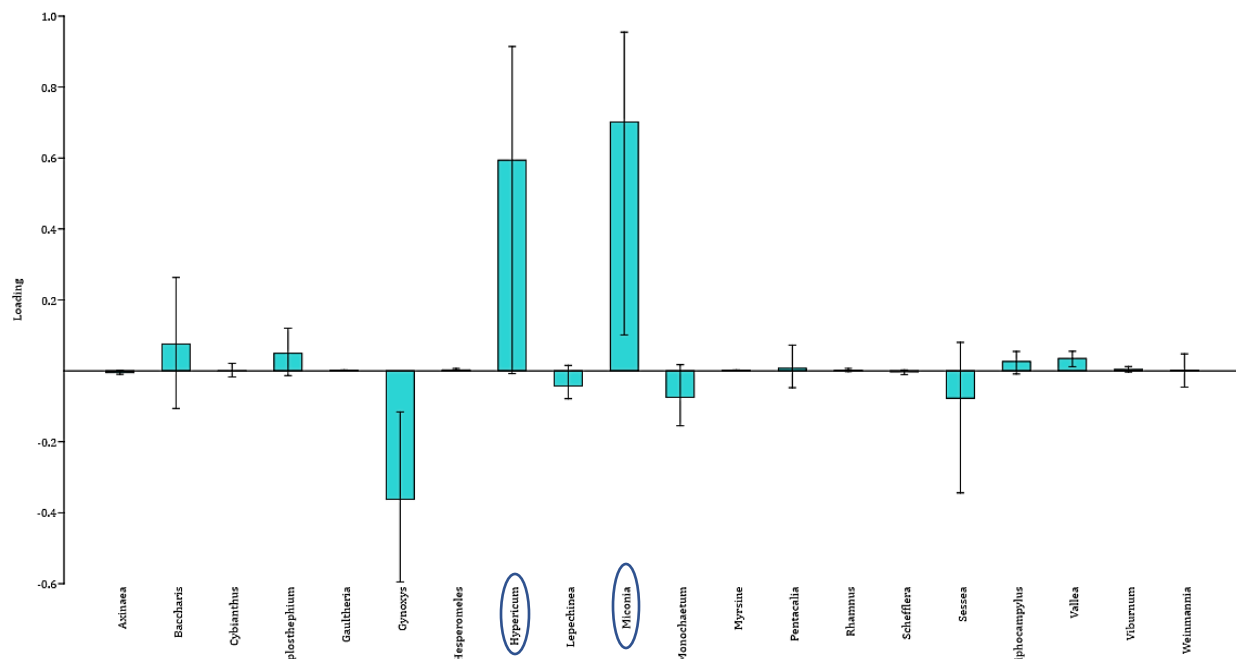
Ecuación	Parámetro	Prueba	Valor	Significancia
<i>Hypericum phellos</i> (11): $N = 0,004(BSum) - 0,007(Eva) + 2,284$	Constante	t	14,601	4,84E-14
	Bsum: Brillo solar		-2,847	0,009
	Eva: Evaporación		2,955	0,007
	R ² : 0,275	F	4,919	0,015
Residuos	Homogeneidad	L	0,106	0,747
	Aleatoriedad	Z	0,007	0,995
	Normalidad	K-S	0,109	0,200
	Media	0,0		
	Durbin-Watson	1,751		
<i>Miconia ligustrina</i> (12): $N = -0,228(Emed) + 0,43(Viento) + 1,546$	Constante	t	7,614	0,000
	Emed: Eva. media		-3,656	0,001
	V: Viento		2,730	0,011
	R ² : 0,347	F	6,922	0,004
Residuos	Homogeneidad	L	3,751	0,063
	Aleatoriedad	Z	-1,088	0,277
	Normalidad	K-S	0,110	0,200
	Media	0,0		
	Durbin-Watson	1,273		

Anexo 10. Validación de las ecuaciones de regresión múltiple del porcentaje de azufre (S) en la hojarasca foliar de *M. ligustrina* e *H. phellos* en una comunidad sucesional de matorral altoandino: (t) de Student, (F) de Fisher, (K-S) de Kolmogorov-Smirnov, (Z) Rachas, (L) de Levene.

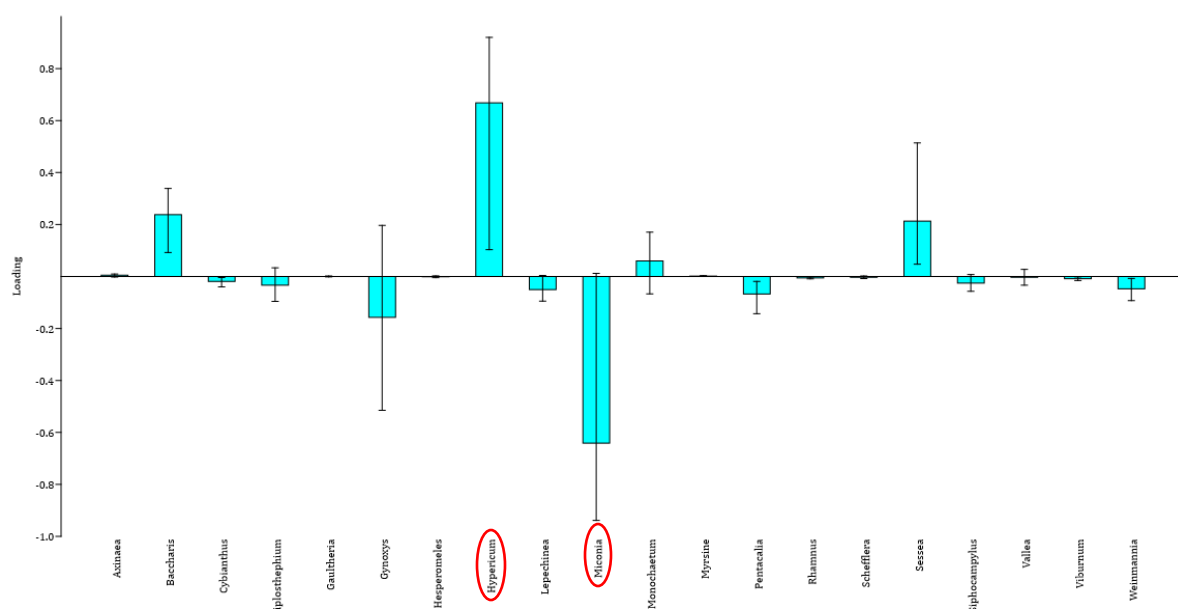
Ecuación	Parámetro	Prueba	Valor	Significancia
<i>Hypericum phellos</i> (15): $S = 0,314e^{-0,056(Tmin)}$	Constante	t	4,427	0,0001
	Tmin. T. mínima		-2,538	0,017
	R ² : 0,193	F	6,442	0,017
Residuos	Homogeneidad	L	4,316	0,057
	Aleatoriedad	Z	-0,760	0,480
	Normalidad	K-S	0,160	0,056
	Media	0,0		
	Durbin-Watson			
<i>Miconia ligustrina</i> (16): $S = 0,067(Emed)^2 - 0,472(Emed) + 0,932$	Constante	t	4,327	0,0001
	Emed: Eva. media		-4,012	0,0005
	(Emed) ²		4,246	0,0002
	R ² : 0,51	F	13,554	0,0001
Residuos	Homogeneidad	L	0,159	0,694
	Aleatoriedad	Z	-0,372	0,710
	Normalidad	K-S	0,140	0,153
	Media	0,0		
	Durbin-Watson			

Anexo 11. Validación de las ecuaciones de regresión múltiple de la relación C/N en la hojarasca foliar de *M. ligustrina* e *H. phellos* en una comunidad sucesional de matorral altoandino: (t) de Student, (F) de Fisher, (K-S) de Kolmogorov-Smirnov, (Z) Rachas, (L) de Levene. (N=29).

Ecuación	Parámetro	Prueba	Valor	Significancia
<i>Hypericum phellos</i> (15): $C/N = -0,056(BSum) + 0,085(Eva) + 26,072$	Constante	t	12,655	1,28E-12
	Bsum: Brillo solar		-2,967	0,006
	Eva: evaporación		2,781	0,009
	R ² : 0,27	F	4,849	0,016
Residuos	Homogeneidad	L	0,343	0,563
	Aleatoriedad	Z	0,007	0,995
	Normalidad	K-S	0,093	0,200
	Media	0,0		
	Durbin-Watson	1,680		
<i>Miconia ligustrina</i> (16): $C/N = 4,996(Emed) - 1,391(Tmin) + 34,193$	Constante	t	4,538	0,0001
	Emed: Eva. media		3,107	0,004
	Tmin: T. mínima		-2,261	0,030
	R ² : 0,32	F	6,153	0,006
Residuos	Homogeneidad	L	3,730	0,064
	Aleatoriedad	Z	0,734	0,734
	Normalidad	K-S	0,131	0,200
	Media	0,0		
	Durbin-Watson	1,323		



Anexo 12. Coeficientes que acompañan a las variables independientes en el modelo de regresión lineal múltiple: primer componente principal (CP₁).



Anexo 13. Coeficientes que acompañan a las variables independientes en el modelo de regresión lineal múltiple: segundo componente principal (CP₂).