

**MORFOANATOMÍA Y BIOMASA FOLIAR DE *Espeletia standleyana* A.C.Sm. Y  
*Espeletiopsis santanderensis* A.C.Sm. Cuatrec. EN UN PÁRAMO DEL  
NORORIENTE COLOMBIANO**

JIMMY ERNEY REYES VELASCO

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

2022

**MORFOANATOMÍA Y BIOMASA FOLIAR DE *Espeletia standleyana* A.C.Sm. Y  
*Espeletiopsis santanderensis* A.C.Sm Cuatrec. EN UN PÁRAMO DEL NORORIENTE  
COLOMBIANO**

**JIMMY ERNEY REYES VELASCO**

TRABAJO DE GRADO PRESENTADO PARA  
OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGO

DIRECTOR:

**Dr. MIGUEL ANTONIO MURCIA RODRÍGUEZ**

Grupo de investigación: Biología Vegetal  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

UNIVERSIDAD DE PAMPLONA

CODIRECTOR:

**Dr. FERMÍN JOSÉ RADA RINCÓN**

Grupo de investigación: ICAE  
Grupo de investigación: Laboratorio EcoFiV  
UNIVERSIDAD DE LOS ANDES VENEZUELA  
UNIVERSIDAD DE LOS ANDES COLOMBIA

ASESOR:

**MSc. EMOELIO MANTILLA VILLAMIZAR**

Grupo de investigación: Biología Vegetal  
UNIVERSIDAD DE PAMPLONA

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

**2022**

## **DEDICATORIA**

Dedicado a mis padres Luis Reyes y Liliana Velasco, mis hermanos Luis y Angélica, mis abuelos Silvia, Trinidad, Idelfonso y Pedro, a mi tía y colega Marcela González y a toda mi familia, gracias a ustedes todo esto fue posible. ¡los amo demasiado ;

*“Sin una familia, el hombre solo en el mundo, tiembla con el frío”*

*-Andre Maurois*

Al páramo de la vereda García, por brindarme siempre las mejores condiciones.

*“Como los sueños, las estadísticas son una forma de cumplimiento de deseos”*

*- Jean Baudrillard*

## AGRADECIMIENTOS

Especial agradecimiento al Doctor Miguel Antonio Murcia, mi director de trabajo de grado, por instruirme en la ciencia, y por motivarme a hacer este trabajo durante estos 4 años, mil gracias por todo el apoyo y enseñanzas.

Al Doctor Fermín Rada, mi codirector de trabajo de grado, por todo el apoyo en la realización y análisis de los resultados de este trabajo, por siempre estar dispuesto a la discusión de las características del objeto de estudio.

Al Profesor MSc Emoelio Mantilla, por todo el apoyo en las técnicas histológicas, que permitieron la realización del análisis anatómico.

A Gloria Esperanza Peñalosa, por toda su ayuda en Pamplona durante estos 5 años, por ser excelente e indispensable persona para mi formación académica.

A Wilander Parada, por su amistad y apoyo en Pamplona.

A la Profesora MSc. Patricia Ochoa, por motivar la realización de este trabajo, que surgió como trabajo de aula final en la asignatura Fisiología Vegetal orientada por ella.

Al profesor MSc Luis Roberto Sánchez, director del Herbario Catatumbo Sararé, por la identificación de las especies y sus aportes a este trabajo.

A La Doctora Francisca Ely y el Doctor Orlando Rangel, Por las recomendaciones que hicieron más interesante este trabajo.

A mis amigos Duván Hernández y Santiago Rivera, por la colaboración en campo y en general por todo el apoyo.

A Fabián Présiga, Heryan Paternina y Jhan Carlos Rodríguez, por haberme brindado la mano cuando más lo necesité.

A todas las personas que aportaron a mi formación académica y personal, que no se nombran en este apartado, pero fueron importantes. ¡Gracias de todo corazón!

## Contenido

I	RESUMEN .....	1
II	INTRODUCCIÓN .....	2
2.1	Planteamiento del problema.....	2
2.2	Justificación.....	4
2.3	Marco teórico .....	4
III	OBJETIVOS .....	9
3.1	Objetivo general .....	9
3.2	Objetivos específicos .....	9
IV	MATERIALES Y MÉTODOS .....	9
4.1	Área de estudio.....	9
4.2	Especies de estudio.....	12
4.2.1	<i>Espeletia standleyana</i> .....	12
4.2.2	<i>Espeletiopsis santanderensis</i> .....	13
4.3	Recolección de Muestras.....	14
4.4	Rasgos morfofisiológicos.....	16
4.5	Anatomía foliar y peduncular.....	16
4.5.1	Tamaño de la muestra. ....	17
4.5.2	Conservación de la muestra. ....	17
4.5.3	Procesamiento del tejido. ....	17

4.5.4	Impregnación en parafina. ....	17
4.5.5	Cortes anatómicos.....	18
4.5.6	Coloración.....	18
4.5.7	Mediciones anatómicas.....	19
4.6	Variables edáficas y microclimáticas.....	20
4.6.1	% Humedad gravimétrica del suelo (%HG) .....	21
4.6.2	% Materia orgánica del suelo (%MO) .....	21
4.6.3	Potencial de hidrogeniones (pH).....	21
4.6.4	Variables meteorológicas.....	21
4.7	Análisis estadísticos .....	22
V	RESULTADOS.....	23
5.1	Comparación entre métodos de medición del área foliar.....	23
5.2	Modelos para la estimación del peso seco foliar y la biomasa foliar.....	24
5.3	Comparación entre variables e índices anatómicos y morfofisiológicos de las dos especies .....	27
5.4	Anatomía foliar y peduncular.....	31
5.5	Análisis de componentes principales .....	33
5.6	Comparación de las variables microambientales entre las dos poblaciones .....	34
VI	DISCUSIÓN .....	37
6.1	Morfometría .....	37
6.2	Rasgos morfofisiológicos y biomasa foliar .....	38

6.3	Anatomía foliar y peduncular.....	40
6.4	Características microambientales de los sitios donde se establecen las especies .....	41
VII	CONCLUSIONES .....	44
VIII	RECOMENDACIONES.....	45
IX	REFERENCIAS.....	46

## Índice de Figuras

Figura 1. Área de solapamiento en donde se encuentran <i>Espeletia standleyana</i> y <i>Espeletiopsis santanderensis</i> muy cercanas.....	3
Figura 2. a) Localización del páramo de la vereda García. ....	12
Figura 4. Individuos de <i>Espeletia standleyana</i> . ....	13
Figura 3. Individuos de <i>Espeletiopsis santanderensis</i> . Puede observarse el sustrato rocoso en el que crece, a. y b. 3350 m snm c. individuo a 3100 m snm .....	14
Figura 5: Ubicación de lo individuos respecto a las ditancias X e Y. ....	14
Figura 6. a) Variación morfométrica de las hojas de <i>Espeletia standleyana</i> , b) Medición de las variables morfométricas.....	15
Figura 7. Procesamiento, inclusión, corte y coloración de los tejidos de <i>Espeletia standleyana</i> y <i>Espeletiopsis santanderensis</i> . a) procesador de tejidos, b) centro de inclusión de parafina, c) Microtomo de tejidos, d) Calentador de agua al baño María, c) Gradilla de portaobjetos, d) Batería de coloración.....	20
Figura 8. A. recolección de muestras de suelo, b Secado de las muestras de suelo, c) obtención del porcentaje de materia orgánica, d y e. Medición del pH del suelo. ....	22
Figura 9. Comparación de los métodos para la determinación del área foliar.....	24
Figura 10. Modelos de regresión del peso seco en función del área foliar,.....	25
Figura 11. Modelo lineal múltiple para la estimación de la biomasa foliar de <i>Espeletia standleyana</i>	
26	
Figura 12. Modelo lineal simple para la estimación de la biomasa foliar de <i>Espeletiopsis santanderensis</i> .....	27

Figura 13. Comparación de las variables morfológicas de las poblaciones segregadas de <i>Espeletiopsis santanderensis</i> y <i>Espeletia standleyana</i> .....	28
Figura 14. Comparación de los índices ecofisiológicos de las poblaciones segregadas de <i>Espeletia standleyana</i> y <i>Espeletiopsis santanderensis</i> .....	30
Figura 15. Anatomía, a: Hoja de <i>Espeletia standleyana</i> , b: hoja de <i>Espeletiopsis santanderensis</i> , c: Pedúnculo de <i>Espeletia standleyana</i> , d: pedúnculo de <i>Espeletiopsis santanderensis</i> . CE=Criptas estomáticas abaxiales, CR=Canales resiníferos, EAB=Epidermis abaxial, EAD=Epidermis adaxial, HV=Haces vasculares, HD=Hipodermis, T=Tricomas, aumento=7X.....	32
Figura 16. Comparación de las variables anatómicas de las poblaciones de <i>Espeletia standleyana</i> y <i>Espeletiopsis santanderensis</i> . .....	33
Figura 17. Análisis de componentes principales.....	34
Figura 18. Comparación de las variables edáficas entre los sitios en donde se encuentran las poblaciones de <i>Espeletia standleyana</i> y <i>Espeletiopsis santanderensis</i> .....	35
Figura 19. Comportamiento de la humedad relativa del aire (HR %) y temperatura del aire (T °C) en los micrositos de <i>Espeletia standleyana</i> y <i>Espeletiopsis santanderensis</i> . .....	36
Figura 20. Comportamiento de la humedad relativa en función de la temperatura del aire .....	37

## Índice de tablas

Tabla 1. Coloración de los tejidos, con sus respectivos reactivos, tiempos y función. ....	18
Tabla 2. Prueba de hipótesis no paramétrica de Kruskal-Wallis para la comparación de los métodos del área foliar .....	24
Tabla 3. Prueba de comparación Wilcoxon-Mann-Whitney para las variables morfométricas de las poblaciones de <i>Espeletia standleyana</i> y <i>Espeletiopsis santanderensis</i> . ....	29
Tabla 4. Prueba de comparación Wilcoxon-Mann-Whitney para los índices fisiológicos y ecológicos de las poblaciones de <i>Espeletia standleyana</i> y <i>Espeletiopsis santanderensis</i> ,.....	30
Tabla 5. Pruebas de Wilcoxon-Man-Whitney para comparar las variables edáficas de <i>Espeletia standleyana</i> y <i>Espeletiopsis santanderensis</i> . ....	35

## I RESUMEN

Una de las características más importantes del páramo es su heterogeneidad espacial en distancias muy cortas debido a, variación en la topografía, el microclima y la disponibilidad de recursos, entre otras. A nivel de comunidades, estas variaciones definen la distribución de plantas de acuerdo a sus respuestas morfofuncionales. Se estudiaron las implicaciones adaptativas de la segregación espacial de *Espeletia standleyana* y *Espeletiopsis santanderensis* en el páramo de García (3350 m snm). El área foliar se estimó por tres métodos,  $\frac{3}{4} (L \cdot A)$ , fotocopia e Imagej, y no se o diferencias estadísticamente significativas. Se estimaron, modelaron y compararon distintas características anatómicas, morfofuncionales y de biomasa foliar. La profundidad de las criptas estomáticas (PCE), la cantidad de haces vasculares (HV), el espesor del mesófilo, longitud, ancho, peso fresco, peso seco, contenido y % hídrico foliar, la altura total de la planta (AT), el diámetro de la roseta (DR), el índice de área foliar (IAF) y la biomasa foliar estimada (BF) fueron significativamente mayores en *Espeletia standleyana* ( $W: >1, p < 0.05$ ). En contraste, el ancho de las criptas estomáticas (ACE), el diámetro de haces vasculares, el número de hojas (NH), el área foliar específica (AFE) y la esclerofilia (Escl), fueron mayores en *Espeletiopsis santanderensis* ( $W: >1, p \leq$ ). La biomasa foliar de las especies se correlacionó con el índice de área foliar. En el plano multifactorial, las dos especies se segregaron en sus rasgos morfológicos, anatómicos y de biomasa foliar. Se vinculó la marcada esclerofilia de *E. santanderensis* con un menor contenido de materia orgánica y agua en el suelo y en el caso de *E. standleyana* con fluctuaciones térmicas y de humedad relativa más marcadas en su micrositio. El factor edáfico es un determinante en cuanto a la segregación espacial y de la naturaleza esclerofílica de *E. santanderensis*, mientras que, el factor microclimático determina los atributos xeromórficos en *E. standleyana*.

## II INTRODUCCIÓN

### 2.1 Planteamiento del problema

La diferenciación de la morfología es la expresión de un proceso por el cual las especies ocupan nichos en los que prosperan y, por lo tanto, sus características se van transformando por la fuerza de selección ejercida por las variables ambientales en su historia evolutiva (Pouchon *et al.*, 2018). Los géneros *Espeletia* Bonpl y *Espeletiopsis* Cuatrec., rosetas gigantes pertenecientes a la subtribu Espeletiinae, pertenecen a una de las formas de crecimiento dominantes de la cordillera oriental de los Andes colombianos y de la alta montaña neotropical en general. La evolución morfológica, mediada por el proceso de la radiación adaptativa de las Espeletiinae en la Cordillera Andina en el ramal Oriental de Colombia, permitió la diversificación y la aparición de las especies de estos dos géneros (A. Sánchez *et al.*, 2005).

*Espeletia standleyana* A.C.Sm es una especie de roseta caulescente con inflorescencias paniculadas, brácteas opuestas, hojas marcescentes que recubren el tallo. Esta especie puede encontrarse asociada principalmente con gramíneas y creciendo a elevaciones superiores a los 3350 m snm y en otros páramos puede ubicarse hasta los 4330 m snm según datos del *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF). En contraste, *Espeletiopsis santanderensis* A.C.Sm es una planta acaulescente, con inflorescencias corimbiformes, su necromasa foliar se dispone extendida en la superficie del suelo, y se puede hallar desde el bosque altoandino (2600 m snm) hasta el páramo (4050 m snm). En el páramo de García, crece en sustratos pedregosos al igual como se ha documentado en otras especies del género, junto a otras especies de matorrales, licofitas, gramíneas, orquídeas, entre otras (Díaz Piedrahita *et al.*, 2010). Las dos especies están distribuidas en los complejos de páramos de Santurbán y Almorzadero en la cordillera oriental de los Andes colombianos, sin embargo, *Espeletia standleyana* también ha sido reportada en Boyacá (Universidad Nacional de Colombia, 2015).



**Figura 1. Área de solapamiento en donde se encuentran *Espeletia standleyana* y *Espeletiopsis santanderensis* muy cercanas.**

*Espeletia standleyana* y *Espeletiopsis santanderensis* en el páramo de la vereda García están segregadas, existen áreas de interfase donde se encuentran las dos especies muy cercanas (menor a 1 metro), pero no suelen estar mezcladas en el espacio (Figura 1). Dado que las poblaciones están separadas en el ecotono bosque altoandino a páramo en la Vereda García, y teniendo en cuenta de que los caracteres morfológicos surgen como la expresión a la exposición diferencial de las variables ambientales durante la historia evolutiva de estas, se plantearon las siguientes preguntas:

¿Exhibirán las dos especies de rosetas diferencias en sus rasgos anatómicos, morfométricos y de biomasa foliar, pese a estar en una zona de interfase poblacional?, de existir diferencias en dichos rasgos ¿puede la heterogeneidad ambiental del páramo (características microclimáticas y edáficas) explicar dicha segregación?

## 2.2 Justificación

La vegetación de los páramos está siendo afectada por actividades antropogénicas, tanto así que se ha calculado que el efecto de las actividades humanas es dos veces mayor sobre la composición florística que el efecto de las variables impulsadas por el impacto natural (Vásquez *et al.*, 2015). El páramo se encuentra por encima de la línea de los bosques andinos y por debajo de la nieve perpetua en los andes del norte. Este ecosistema es importante por su gran capacidad de regulación hídrica y su importancia como sumidero de carbono (Jaramillo Vargas, 2014). El agua es almacenada en el suelo y en las lagunas, además forma parte de los compartimientos estructurales-funcionales de la vegetación. Gran parte del agua retenida se debe a la presencia de especies de musgos y frailejones (Cárdenas *et al.*, 2018; Monasterio & Samiento, 1991; Sánchez, 2020). Las especies del género *Espeletia* y *Espeletiopsis* son de gran importancia ya que presentan estructuras que les permiten acumular el agua, tales como: la presencia de un tallo con una médula que sirve de reservorio de agua (Azocar & Rada, 1993), hojas que pueden mantener almacenado entre 70-80% del peso fresco en agua (Reyes *et al.*, 2019), y criptas estomáticas abaxiales que amortiguan las oscilaciones microclimáticas en la interfase hoja-aire, lo que permite una disminución de la evapotranspiración (Roth *et al.*, 2009; Roth, 1973). Estas características les permiten regular el flujo de agua hacia la atmósfera en estado gaseoso y así mantienen el ecosistema y el suelo en condiciones favorables (Cárdenas *et al.*, 2018). Por lo tanto, las especies de frailejones de la cordillera andina son un modelo idóneo para la realización de estudios con enfoques autoecológicos y ecosistémicos que permitan demostrar su importancia, además de promover objetivos de conservación para las especies pertenecientes a este ecosistema (Pérez andrade, 2007).

## 2.3 Marco teórico

Para tener éxito en la obtención de recursos las especies a lo largo de su historia evolutiva han desarrollado adaptaciones fenológicas, reproductivas, estructurales y ecofisiológicas, con el objetivo de evitar la superposición de nichos y, por lo tanto, favorecer la exclusión competitiva en sus hábitats (López & Molina, 2006).

Los páramos andinos son ecosistemas de alta montaña que se encuentran en América tropical, extendiéndose desde Costa Rica y Panamá, a través de Colombia, Venezuela,

Ecuador hasta el norte de Perú, formando “islas” heterogéneas entremezcladas con parches arbustivos y un “mar” de bosque nuboso ladera abajo. La vegetación característica de estos ecosistemas se puede encontrar desde los 2.600 hasta las nieves perpetuas a unos 5.000 m snm (Cuatrecasas, 1958; Londoño *et al.*, 2014). Los patrones fitogeográficos y las características corológicas y ecológicas de la biota del páramo reflejan su alta heterogeneidad (Rangel Churio, 2001).

Según Van de Hammen y Cleef (1986) el páramo se puede subdividir en franjas de acuerdo a su elevación y estructura de la vegetación:

Subpáramo (2.800 hasta 3.600 m snm): Se puede presenciar en todas localidades zonas de ecotonía o de contacto con la vegetación de bosque altoandino y páramo, por lo que se conforman comunidades mixtas (Rangel Churio, 2000).

Páramo propiamente dicho (3.600 hasta 4.100 m s.n.m): Páramo de gramíneas; la diversificación comunitaria es máxima; se encuentran casi todos los tipos de vegetación paramuna, aunque predominan los frailejones o rosetales (con especies de *Espeletia* y *Espeletopsis*) y pajonales con especies de *Calamagrostis effusa* Steud y chuscales de *Chusquea tessellata* Munro (Rangel Churio, 2000).

Superpáramo (> 4.100 m snm): Llega hasta el límite inferior de las nieves perpetuas; se caracteriza por la discontinuidad de la vegetación y la apreciable superficie de suelo desnudo. La cobertura y la diversidad vegetal disminuyen sensiblemente, hasta llegar a un crecimiento de pocas plantas aisladas y predominio del sustrato rocoso. El tipo fisionómico más común es la vegetación de tipo prado (Rangel Churio, 2001).

El complejo de páramo Santurbán es un macizo montañoso ubicado en los departamentos de Norte de Santander (72%) y Santander (28%) con una extensión de 150.000 ha, entre los 2.800 y los 4.290 m snm El principal servicio ambiental de Santurbán es la generación de agua, que alimenta los acueductos de 48 municipios para 2,2 millones de colombianos. El páramo tiene una gran riqueza en flora, prevaleciendo los musgos y frailejones que capturan el agua y alimentan las lagunas y cuencas del páramo (Instituto Humboldt Colombia, 2013; Llambí, 2015). A este parque natural regional pertenece el páramo de la vereda García, el lugar de estudio en el que se encuentran las especies objeto en este estudio.

Los frailejones (*Espeletia spp.* y *Espeletiopsis spp.*) están entre las formas de crecimiento que tienen mayor éxito en la colonización de ambientes extremos del páramo, debido a su diversidad de arquitecturas, patrones de crecimiento y estrategias reproductivas, lo que les permite configurar una gran diversidad de interacciones ecológicas y formaciones vegetales (Monasterio, 1980).

Las plantas de los páramos pueden crecer en condiciones de estrés hídrico y de nutrientes, características dadas por la heterogeneidad y los gradientes a microescala de sus hábitats. Las condiciones ambientales diferentes a las que están sometidas las especies vegetales, pueden provocar cambios en rasgos anatómicos, morfofisiológicos y ecológicos, lo que permite a su vez, caracterizar su microhábitat, con respecto a los patrones observados en la distribución de ciertos caracteres (Rivera *et al.*, 2017).

Los índices fisiológicos han sido utilizados como indicadores de la disponibilidad de recursos, tales como: nutrientes, agua, luz, CO<sub>2</sub>, entre otros (Bucci *et al.*, 2008; Rada *et al.*, 2021; Santiago & Wright, 2007). El índice de área foliar (IAF) es una variable que permite inferir las condiciones ambientales a las que están sometidos los vegetales, ya que, comúnmente se ha relacionado con la productividad de las poblaciones. Al aumentar el IAF, aumenta el área total de las hojas, lo que permite que se incremente el uso de la luz fotosintéticamente absorbible (Jeuffroy *et al.*, 2002). Sin embargo, hay estudios que muestran una reducción del área foliar total como consecuencia de la baja disponibilidad de agua, para así disminuir el área de contacto con el aire y evitar pérdidas sustanciales de agua en condiciones desfavorables del recurso hídrico (Bucci *et al.*, 2008).

El área foliar específica (AFE), relación entre el área foliar y su masa seca, es una variable informativa que se ha relacionado con la disponibilidad de nutrientes del sustrato en el que se encuentran las especies, capacidad de asimilación de nitrógeno, tasa de crecimiento relativo y de manera inversa con la radiación solar en gradientes altitudinales, lo que permite explicar las adaptaciones de las especies sometidas a condiciones diferentes a lo largo de gradientes sucesionales (Castrillo, 2014; Rada *et al.*, 2021).

Los rasgos anatómicos foliares que se desarrollaron para resistir y adaptarse a ambientes en donde existe escasez del recurso hídrico, son llamados caracteres xeromórficos (Valerio *et*

*al.*, 2013). Mientras que, aquellos caracteres relacionados con la “dureza”, especialmente de las hojas, en respuesta a la baja disponibilidad de nutrientes se les denomina caracteres escleromórficos (Hill, 1998).

Roth (1973) realizó cortes anatómicos en los cuales dio la primera aproximación a cuáles eran los caracteres anatómicos xeromórficos de las especies del género *Espeletia*, de los cuales hizo énfasis en las ondulaciones de la pubescencia foliar, las Criptas estomáticas abaxiales y los tricomas en el interior de las criptas. La profundidad de las criptas abaxiales contribuye a minimizar las pérdidas de agua por evapotranspiración. Sin embargo, otros estudios señalan que además de esta característica, también es un carácter escleromórfico que evita el daño mecánico de los estomas por la acción del viento (Hassiotou *et al.*, 2009; Roth-Nebelsick *et al.*, 2009).

Las Criptas estomáticas abaxiales tienen una gran importancia en mantener un microambiente estable para los estomas, su principal función es evitar la exposición de los estomas a los ambientes con una alta radiación, fluctuaciones severas de temperatura y una alta velocidad de los vientos (que podría aumentar al flujo de agua hacia el exterior de la planta), y además mantener un aislamiento térmico críptico. Se ha demostrado, que las Criptas estomáticas abaxiales, evitan la conductancia de la capa límite de la hoja debido al aislamiento del estoma al exterior, sin embargo, se puede dar una disminución de la fotosíntesis (Pons, *et al.*, 2008). Se han encontrado fuertes relaciones entre la densidad estomática con la utilización del agua y el dinamismo de la fotosíntesis y, por lo tanto, con la productividad de las plantas, por ejemplo en lugares áridos donde la tasa de evapotranspiración es mayor, las plantas tienen mayor número de estomas por unidad de superficie foliar y de menor tamaño, lo que les permitiría disminuir las pérdidas de agua (Álvarez *et al.*, 2018). Roth (1973) encontró estomas pequeños en las Criptas estomáticas abaxiales de *Coespeletia timotensis* Cuatrec., lo que podría indicar una estrategia para poder mantener la difusión de CO<sub>2</sub>, debido a la alta densidad de tricomas, favoreciendo la tasa de fotosíntesis y disminuyendo la pérdida de agua. Algunas especies del género *Banksia*

(Proteaceae) presentan criptas con abundantes tricomas, por lo que lo que se llegó a la idea que la conductancia estomática se vería afectada, pero en modelos tridimensionales se ha determinado que la velocidad de difusión de gases aumenta debido a que estos atraviesan y llegan más rápidamente al parénquima en empalizada para realizar la fotosíntesis, gracias a la distancia más corta hacia las células del mesófilo adaxial (Hassiotou *et al.*, 2009).

En cuanto a la morfología general, las especies del género *Espeletia* tienen un caule cubierto por hojas marcescentes, que tiene gran importancia como aislante térmico (Murcia, 2001; Rada *et al.*, 1985; Snyder & Melo Abreu, 2010) y permite la retención de agua manteniendo el suelo húmedo alrededor de la base del caule (Monasterio & Samiento, 1991). Sus hojas opuestas colocadas en forma de roseta con un ángulo por arriba de los 40° les permite resistir la alta radiación de los páramos andinos (Molina, 2008).

Aquellas especies de frailejones acaules podrían tener adaptaciones similares, pero el hecho de no tener este tallo característico podría determinar diferencias importantes en cuanto al estado hídrico de la planta. Por una parte, una mayor facilidad para obtener el agua y transportar directamente a las hojas, las cuales podrían funcionar directamente como reservorio de agua (Cárdenas *et al.*, 2018).

Los haces vasculares son muy importantes para el transporte de agua y nutrientes, y la dimensión del área del xilema determina la vulnerabilidad del tejido conductor a la cavitación. Se ha señalado que las plantas más altas tienden a tener vasos del xilema más angostos para evitar embolismos y, por lo tanto, posibles daños a la planta. Además se mantiene una óptima conducción del agua a las estructuras de mayor altura como las flores (Ely *et al.*, 2019).

Finalmente, Vargas (2014) realizó modelos alométricos para la estimación de la biomasa aérea de *Espeletia hartwegiana* Sch.Bip, en los que describió una alta correlación con la morfometría de los individuos. Pero se ha criticado mucho este trabajo ya que el método de estudio tuvo un impacto negativo para la población, dado que se colectaron los individuos completos. Este trabajo tendrá como principal objetivo afectar lo menos posible a las poblaciones de las dos especies y además adoptar objetivos de conservación para las bioformas importantes de este ecosistema. Por esta razón todo se hace con base en análisis

estadísticos, estos modelos permitirán obtener estimaciones del peso seco total, por lo tanto, no es necesario acabar con los individuos para obtener el valor de la biomasa, además solo se extrae una hoja por individuo, lo que reducirá el impacto del muestreo en las poblaciones estudiadas.

### **III OBJETIVOS**

#### **3.1 Objetivo general**

- Determinar características de la morfoanatomía y de la biomasa foliar de *Espeletia standleyana* y *Espeletiopsis santanderensis* con el fin de explicar la segregación espacial en el páramo de García, Pamplona-Colombia.

#### **3.2 Objetivos específicos**

-Comparar la anatomía foliar y peduncular entre *Espeletia standleyana* y *Espeletiopsis santanderensis*.

-Determinar las diferencias de los rasgos morfofisiológicos de las especies a través de un análisis de componentes principales.

-Estimar la biomasa foliar de *Espeletia standleyana* y *Espeletiopsis santanderensis*.

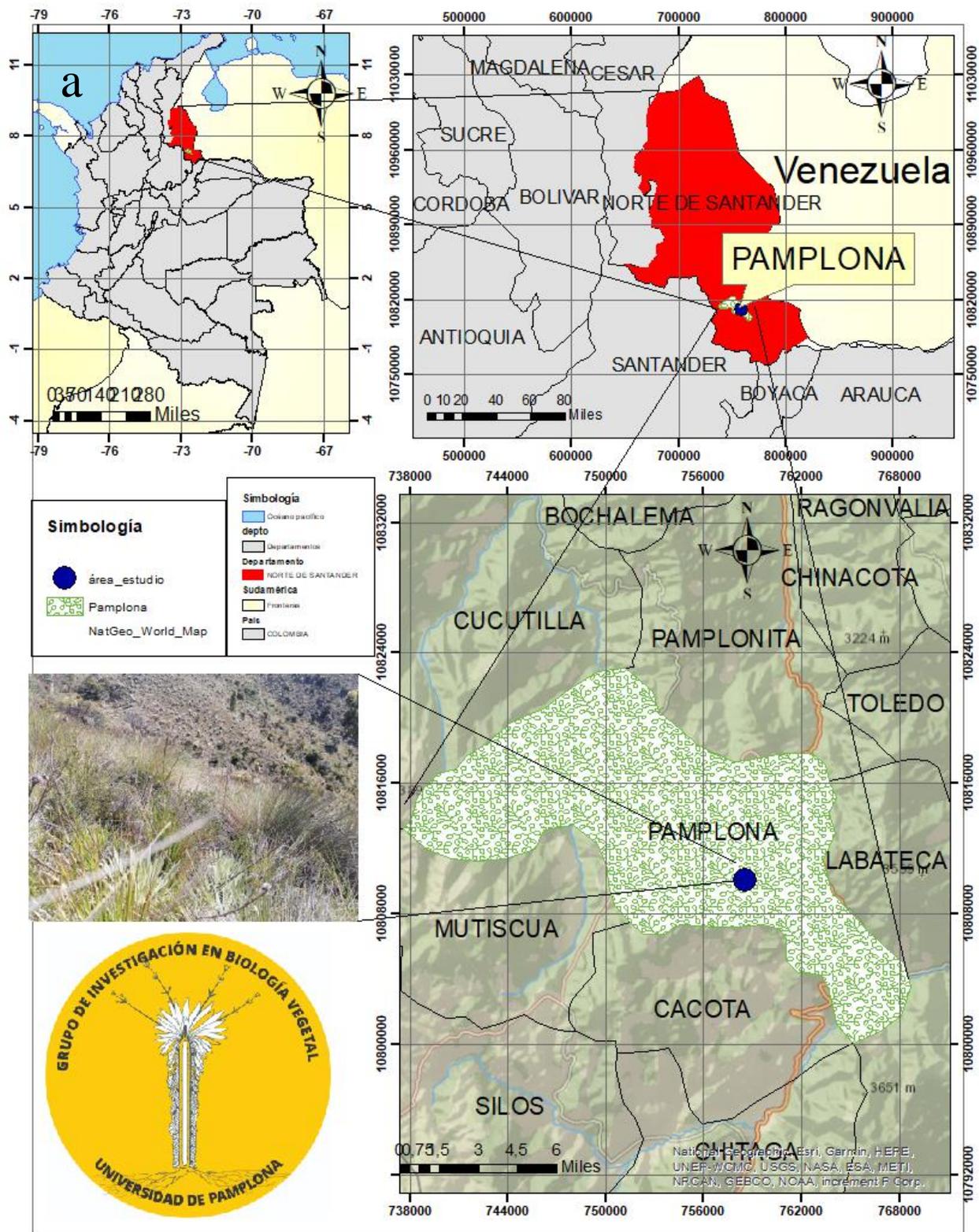
-Comparar las variables microclimáticas (Temperatura del aire (T) y humedad relativa (HR)) y edáficas (Porcentaje de humedad gravimétrica (%HG), porcentaje de materia orgánica (%MO) y pH) entre los sitios donde se encuentran *Espeletia standleyana* y *Espeletiopsis santanderensis* en el páramo de García, Pamplona-Colombia.

### **IV MATERIALES Y MÉTODOS**

#### **4.1 Área de estudio**

El páramo de la vereda García está ubicado en Pamplona, Norte de Santander- Colombia (N 7°19'21'' W 72°39'30'') a una elevación de 3350 m snm perteneciente al complejo de páramos de Santurbán y específicamente se encuentra en la cuenca alta del río Pamplonita (Figura 2). El área de muestreo es una zona de transición del bosque altoandino a páramo, se caracteriza por tener una vegetación heterogénea, con árboles entre 5 y 10 metros de

altura, y asociaciones entre pastos, pequeños arbustos y frailejones. Se presentan pendientes que van desde los 45 a 60°. El régimen de lluvias es bimodal, con periodos lluviosos entre los meses de abril-julio y octubre-diciembre, y una temporada seca entre enero-marzo y agosto-septiembre. Además en época seca las oscilaciones de la temperatura van desde los 0 hasta los 35°C (Sánchez, 2020). En este lugar encontramos una gran dominancia de gramíneas del género *Calamagrostis* y frailejones del género *Espeletia* principalmente y en menor grado por *Espeletiopsis*. También pueden observarse especies de matorrales, briofitos, licopodios y otras rosetas. El sitio tiene una extensión de 1,12 Km<sup>2</sup>.





**Figura 2. a) Localización del páramo de la vereda García.** Elaboración propia. *Arcgis 10.8.* **b) zona de transición de bosque a páramo población de *Espeletia standleyana*.** Al fondo se puede apreciar el bosque altoandino.

## 4.2 Especies de estudio

### 4.2.1 *Espeletia standleyana*

Caulirosula, generalmente con un tallo corto de 1-2 m de altura, densamente cubierto con hojas marcescentes. Rosetas grandes y densas de 0,6-1,0 m de diámetro con indumento blanco crema o amarillento. Hojas incipientes que rodean la yema terminal extremadamente densas y densamente adpresas lanadas con superficie sedosa y brillante. Sinflorescencia 2 o 3 veces más largas que la roseta con 5 a 12 capítulos (Figura 4).



**Figura 4. Individuos de *Espeletia standleyana*.**

#### 4.2.2 *Espeletiopsis santanderensis*

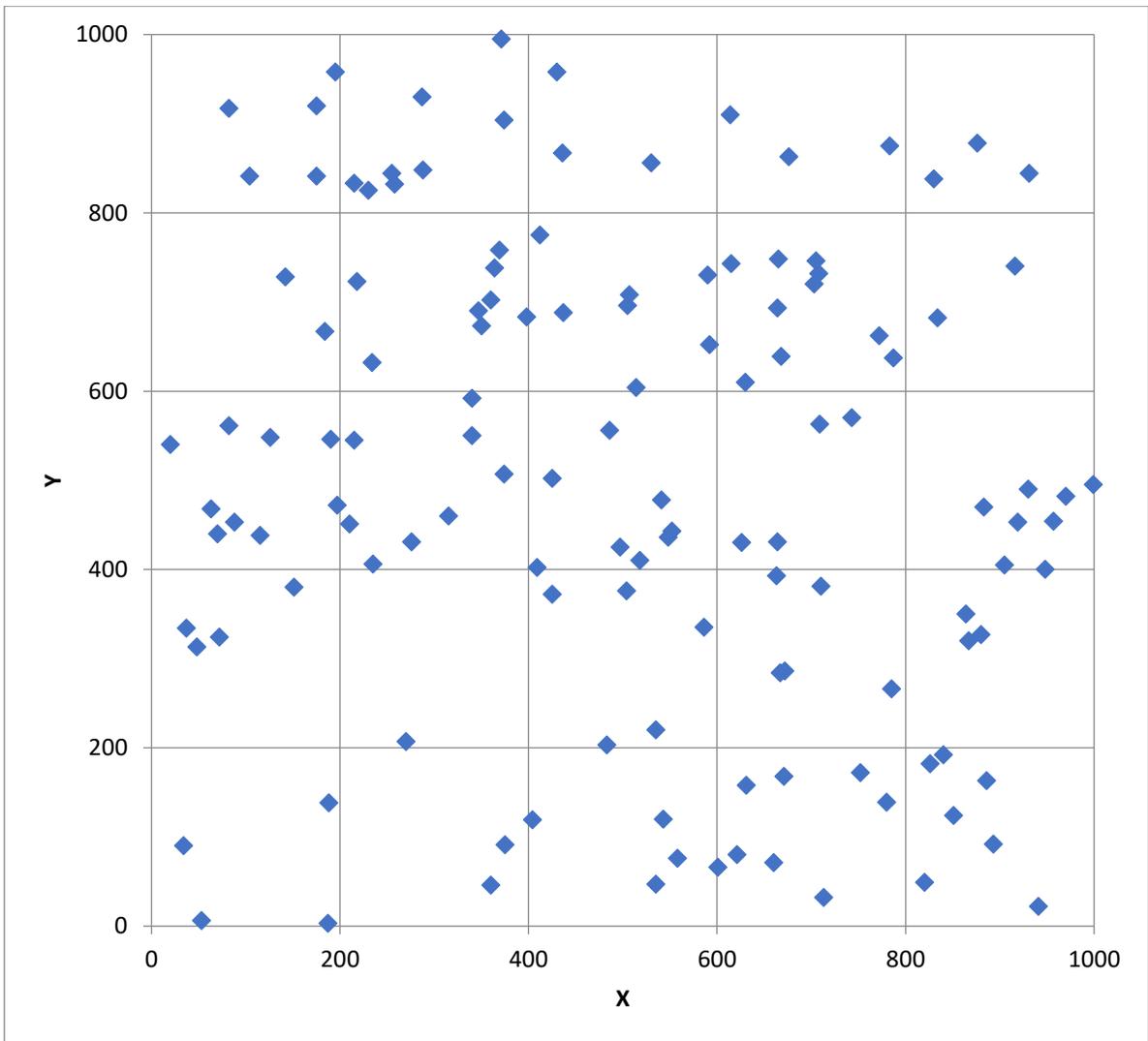
Roseta acaulescente, con inflorescencias que sobresalen de la roseta, formando corimbos de 5-8 capítulos, capitulescencia extendida, de 15–20 cm de diámetro, con 20–40 capítulos, pedúnculos de 3–7 cm de largo. Órganos aéreos cubiertos de un indumento blanco grisáceo. Flores de disco con lóbulos de la corola  $\pm$  pilosos. Lámina de la hoja de 15 a 25 cm de largo  $\times$  0,8 a 1,5 cm de ancho (Figura 3) (Díaz Piedrahita *et al.*, 2010).



**Figura 3. Individuos de *Espeletiopsis santanderensis*.** Puede observarse el sustrato rocoso en el que crece, a. y b. 3350 m snm c. individuo a 3100 m snm

### 4.3 Recolección de Muestras.

Se realizó una parcela 10x10 (figura 5), donde se ubicaron todos los individuos teniendo en cuenta un plano X e Y, ubicándolos por todas las distancias en las que se encontraron con base en el punto de origen con coordenadas X e Y (0,0).



**Figura 5: Ubicación de lo individuos respecto a las ditancias X e Y.**

Se seleccionó de manera aleatoria 30 individuos de cada especie, de diferentes tamaños (adultos). En cada caso se midieron distintas variables morfométricas: altura total del individuo (AT, longitud del tallo + longitud de la roseta), diámetro de la roseta (DR), máxima longitud foliar ( $L_{max}$ ), máximo ancho foliar ( $A_{max}$ ) de una hoja por individuo con una inclinación aproximadamente de  $45^\circ$  de la parte media de la roseta, para determinar el área foliar a partir de la fórmula  $\frac{3}{4} (L_{max} * A_{max})$  (Montgomery, 1911).

Posteriormente, se trasladaron las muestras rotuladas y en bolsas selladas herméticamente (marca ziploc) a la Universidad de Pamplona para medir el área foliar mediante dos métodos adicionales: 1. método de la fotocopia, consistió en fotocopiar las hojas de los individuos colectados y medir el peso de  $1\text{cm}^2$ , para hacer una regla de 3 simple y poder obtener el valor del área foliar con alta precisión, 2. método del software (ImageJ), se escanearon las hojas y por medio de la estandarización de una escala real, en el programa de medición de dimensiones, obtener el valor del área foliar de las muestras. Por último, se pesaron las hojas en una balanza analítica, luego se introdujeron en un horno a  $60^\circ\text{C}$  aproximadamente por 72 h para secar las hojas y obtener el peso seco.



**Figura 6. a) Variación morfométrica de las hojas de *Espeletia standleyana*, b) Medición de las variables morfométricas.**

#### 4.4 Rasgos morfofisiológicos

Adicionalmente se midieron los índices fisiológicos propuestos por Berdugo-Lattke, (2020) y Veneklaas (1985).

Porcentaje de esclerofilia (%Es):

$$\%Es = \frac{\text{Peso seco foliar (g)}}{\text{Peso fresco foliar (g)}} * 100$$

Área foliar específica (AFE)

$$AFE = \frac{\text{Área foliar (cm}^2\text{)}}{\text{Peso seco (g)}}$$

Índice de área foliar (IAF)

$$IAF = \frac{\text{Área foliar total por planta (m}^2\text{)}}{\text{Cobertura (m}^2\text{)}}$$

Contenido hídrico foliar (CH)

$$CH = \text{Peso fresco (g)} - \text{Peso seco (g)}$$

Porcentaje hídrico foliar (%H)

$$\%H = \frac{CH(g)}{\text{Peso fresco (g)}} * 100$$

#### 4.5 Anatomía foliar y peduncular

Se colectaron muestras de hojas y del pedúnculo (n=5 para cada una de las especies) y se trasladaron a la Universidad de Pamplona para la observación y medición de la anatomía bajo la dirección del docente Emoelio Mantilla en el laboratorio de Histología Animal y Vegetal. Se tuvo en cuenta el procedimiento sugerido por el docente mediante métodos de histología vegetal estandarizados según Roth (1964) y Johansen (1940), los cuales se resumen a continuación.

#### 4.5.1 Tamaño de la muestra.

Se realizaron cortes horizontales de aproximadamente 1x1cm aproximadamente de la región media de las hojas recolectadas de individuos de diferentes tamaños con el fin de que no superaran el tamaño de los casetes de procesamiento.

#### 4.5.2 Conservación de la muestra.

Se agregaron las muestras en un recipiente con una solución de FAA (formol 40% 90cc, ácido acético 5cc y alcohol 95% 5cc) con una proporción de 20 mL x 1 cm de muestra. Se dejaron por 48 h para fijar las muestras y no perder la conformación de las microestructuras de los tejidos.

#### 4.5.3 Procesamiento del tejido.

Este se dividió en los siguientes pasos:

##### 4.5.3.1 Deshidratación de la muestra.

Se procesaron las muestras en una serie de diferentes concentraciones de alcoholes con la ayuda del procesador de tejidos marca Microm HPM110. Primero se procesó con los alcoholes al 70, 80, 90 y 99,9% (alcohol absoluto) por un tiempo de 90 min para las 3 primeras concentraciones y por 150 min en alcohol absoluto con dos repeticiones.

##### 4.5.3.2 Aclaramiento de la muestra.

Se llevaron las muestras a inclusión en parafina fundida por 90 min, después se introdujeron las muestras en xilol, un disolvente de parafina, por 120 min para el aclaramiento de las muestras.

#### 4.5.4 Impregnación en parafina.

Se agregaron las muestras en parafina fundida a 56 °C durante 2 h. Después de terminado el procesamiento de tejidos, se realizó el proceso de inclusión en el cual se utilizaron moldes de inclusión metálicos, a los que se le adicionaron parafina fundida y se insertaron las muestras en el fondo del molde con la ayuda de unas pinzas metálicas calientes de

acuerdo al corte realizado (transversal), colocando un molde de inclusión de plástico encima y dejando secar a temperatura ambiente. Una vez secas las muestras se eliminaron los excesos de parafina por los bordes de los moldes de inclusión, se separaron los moldes metálicos de los casetes de la inclusión, se rotularon y se procedió a la realización de los cortes histológicos a través del micrótopo.

#### 4.5.5 Cortes anatómicos.

Todas las muestras se cortaron a 10 micras de grosor (recomendación para tejidos vegetales) con la ayuda del micrótopo H315 MICROM. Ya obtenidos los cortes, se introdujeron en agua a baño maría (45°C) para facilitar su colocación en un portaobjetos con glicerina y clara de huevo para garantizar la adhesión. Cada portaobjetos se rotuló con el respectivo nombre de cada muestra codificado con una secuencia determinada por el tejido y la repetición con un lápiz punta de diamante.

#### 4.5.6 Coloración.

Se sometieron las muestras a una batería de coloración compuesta por los siguientes reactivos con sus respectivos tiempos:

**Tabla 1. Coloración de los tejidos, con sus respectivos reactivos, tiempos y función.**

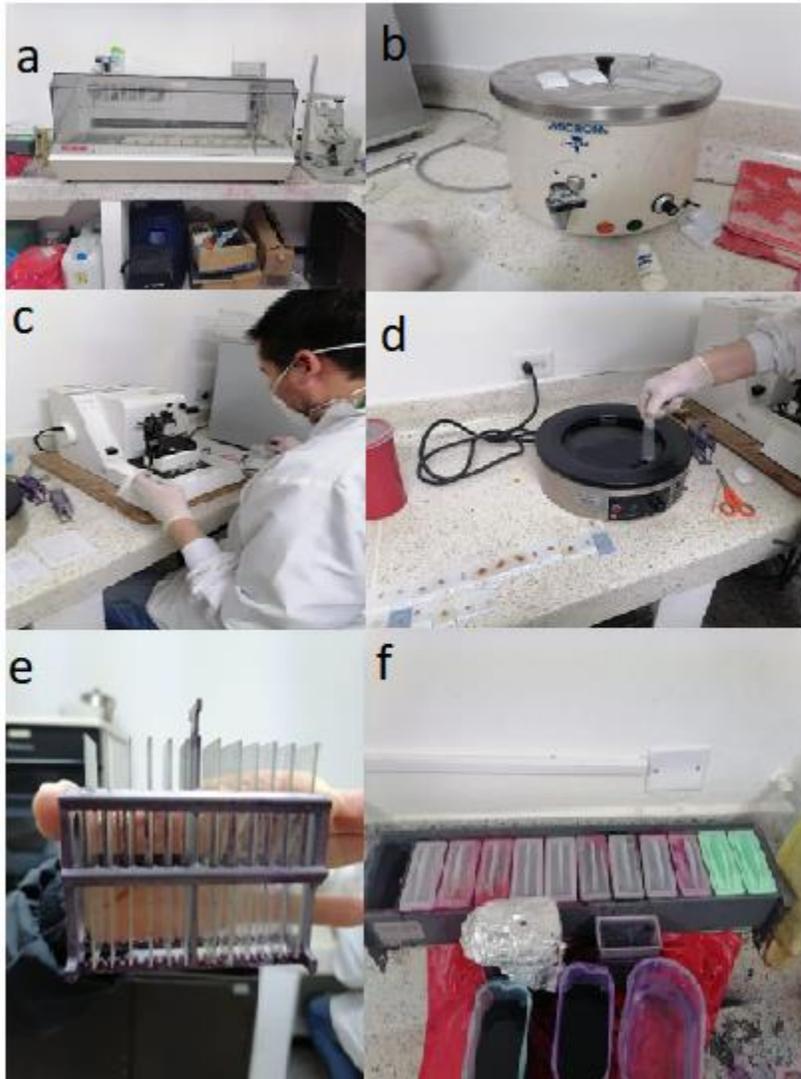
Reactivo	Tiempo	Función
Xilol	4 min	Desparafinar las muestras.
Xilol	4 min	Desparafinar las muestras para permitir la rehidratación de la muestra.
Alcohol 90% v/v	4 min	Rehidratación
Alcohol 80% v/v	4 min	Rehidratación
Alcohol 70% v/v	4 min	Rehidratación
Verde brillante v/v	1 min	Tinción
Agua destilada	Pocos segundos	Remover el exceso de colorante

Fucsina Ziehl 1% v/v	25 segundos	Tinción
Agua destilada	Pocos segundos	Remover el exceso de colorante

Terminado este proceso se secaron las muestras en la estufa a 55° C para remover el exceso agua que estaba contenida en las muestras. Por último, se sellaron los portaobjetos con su respectivo cubreobjetos haciendo uso de la resina Entellan.

#### 4.5.7 Mediciones anatómicas

Se hicieron las siguientes mediciones de las variables anatómicas: área del haz vascular del pedúnculo (AHVp), espesor del mesófilo (EM) y profundidad (PCE) y ancho (ACE) de las criptas, con 5 repeticiones para cada especie.



**Figura 7. Procesamiento, inclusión, corte y coloración de los tejidos de *Espeletia standleyana* y *Espeletiopsis santanderensis*. a) procesador de tejidos, b) centro de inclusión de parafina, c) Microtomo de tejidos, d) Calentador de agua al baño María, e) Gradilla de portaobjetos, f) Batería de coloración.**

#### **4.6 Variables edáficas y microclimáticas**

Para las poblaciones de ambas especies, se tomaron muestras de suelo entre 10 y 20 cm de profundidad (con 10 repeticiones para cada especie) el 25 de octubre del 2021. Dichas muestras fueron llevadas al laboratorio, pesadas, luego secadas a 60 °C durante 72 h para así determinar el contenido de humedad gravimétrica del suelo, % de materia orgánica y pH calculado de la siguiente forma:

#### 4.6.1 % Humedad gravimétrica del suelo (%HG)

La diferencia entre el peso húmedo del suelo (tomado en campo) y el peso de la muestra después del secado durante 72 h a 60°C en el laboratorio.  $HG = ((P_{\text{húmedo}} - P_{S60}) / P_{\text{húmedo}}) * 100$ ; donde  $P_{\text{húmedo}}$ : peso de la muestra tomado en campo,  $P_{S60}$ : peso seco, después del secado a 60°C.

#### 4.6.2 % Materia orgánica del suelo (%MO)

De las muestras se sometió 5 gramos a 550°C durante 2 h en una mufla. Se calcularon las diferencias entre los pesos sin humedad y los pesos del suelo después de ser sometidos a la mufla (Heiri *et al.*, 2001). Los valores fueron expresados en porcentajes:

$\%MO_{550} = ((P_{S60} - P_{550}) / P_{S60}) * 100$ ; donde  $\%MO_{550}$ : porcentaje de la materia orgánica contenida en una muestra de suelo,  $P_{S60}$ : peso seco,  $P_{550}$ : peso de la muestra después del secado a 550°C.

#### 4.6.3 Potencial de hidrogeniones (pH)

Se disolvió una muestra de 10 g de suelo en agua en una proporción de 1:1, luego con la ayuda de un pH-metro se midió el pH correspondiente para los dos sitios de muestreo.

#### 4.6.4 Variables meteorológicas

Con el fin de comparar el microclima de los sitios donde se encontraban las especies, se coloraron microestaciones meteorológicas (HOBO), los cuales midieron las variables humedad relativa (HR) y temperatura del aire (T). Las mediciones se realizaron cada 15 min del 6 al 14 de noviembre del año 2021 en cada sitio de muestreo.



**Figura 8. A. recolección de muestras de suelo, b Secado de las muestras de suelo, c) obtención del porcentaje de materia orgánica, d y e. Medición del pH del suelo.**

#### **4.7 Análisis estadísticos**

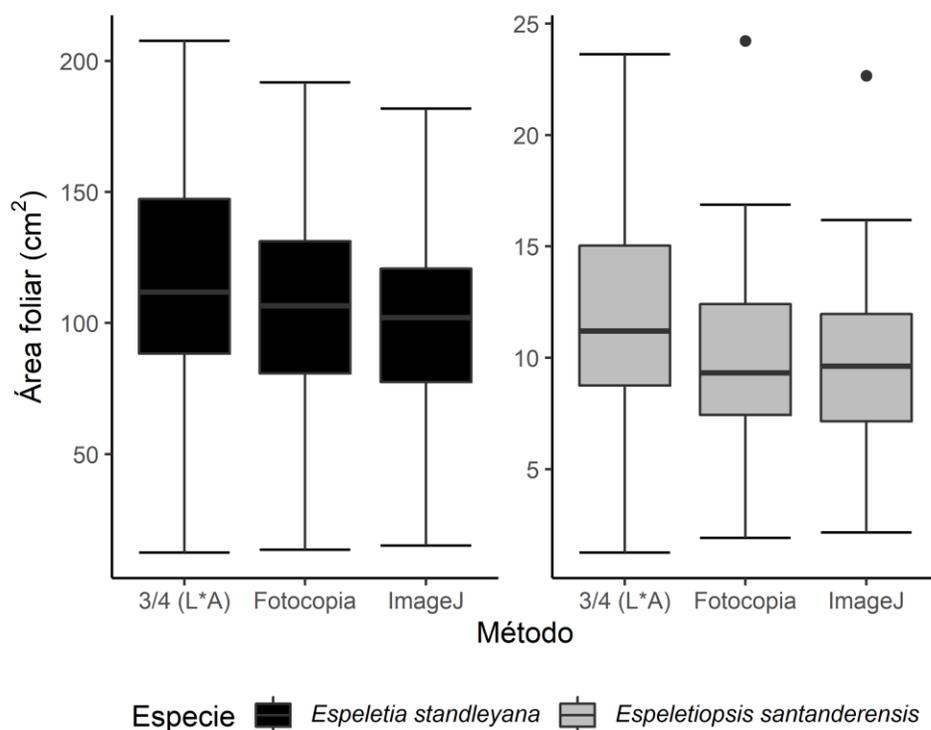
Se utilizaron pruebas de hipótesis de Kruskal-Wallis, para comparar los métodos de medición del área foliar. Además, se hicieron pruebas de hipótesis no paramétricas rangos de Wilcoxon-Man Whitney, las cuáles compararon los rasgos anatómicos, morfofisiológicos y de biomasa en el ámbito univariado. Mientras que para discriminar las especies en el ámbito multifactorial se utilizó un análisis de componentes principales (ACP), con las variables reescaladas a la distribución Z con varianza 1 y media 0, con el objetivo de evitar que las dimensiones de cada

variable afectaran el cálculo de los componentes principales. Se hicieron análisis de correlaciones para encontrar asociaciones entre variables morfofisiológicas y de biomasa foliar. Se estimó la biomasa foliar en función de los predictores que mejor explicaron su varianza. Se modeló la humedad relativa en función de la temperatura caracterizando los microclimas de los dos puntos de muestreo. Los modelos de regresión simples y múltiples fueron calculados a partir del método de mínimos cuadrados lineales, escogiendo los modelos que mejor explican la variable respuesta y que cumplen con los supuestos de linealidad, homocedasticidad, normalidad, autocorrelación de residuos y valores influyentes (distancias de Cook). Por otro lado, para los modelos múltiples se verificó que el factor de inflación de la varianza (VIF) y el índice de condición no superaran el umbral permitido. La elección de los modelos idóneos se hizo con base en el Criterio de Información de Akaike (AIC) y el método paso a paso (*Step by Step*) para los modelos lineales múltiples. Todos los análisis y gráficos se hicieron con el software de programación de análisis estadísticos R y su entorno de desarrollo integrado Rstudio, con la ayuda de paquetes como: tidyverse, car, lmtest, factominer, factoextra, entre otros.

## **V RESULTADOS**

### **5.1 Comparación entre métodos de medición del área foliar**

No se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los métodos de estimación del área foliar (Figura 9), algo muy importante ya que permitió utilizar cualquiera de estos para la medición de esta variable. Usamos el método no destructivo de la  $\frac{3}{4}(L*A)$ , así pudimos obtener el área foliar total de la roseta de cada uno de los individuos sin tener que extraer todas las hojas de cada una de las plantas. Para la modelación del peso seco foliar se utilizó el promedio de los tres métodos.



**Figura 9. Comparación de los métodos para la determinación del área foliar.** (P.valor>0,05). Los puntos negros indican los *outliers*.

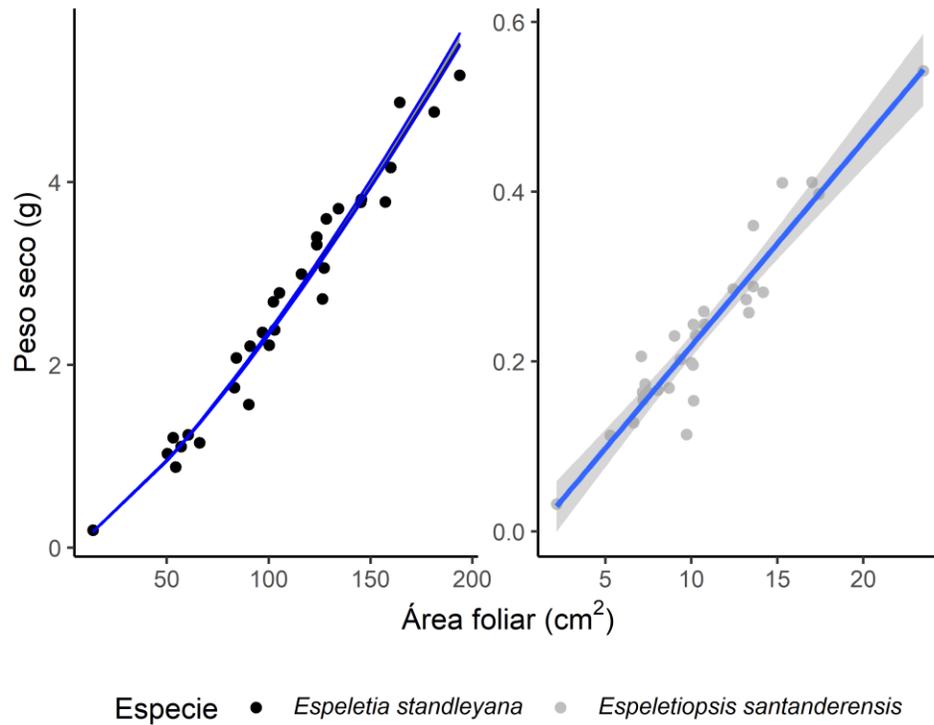
**Tabla 2. Prueba de hipótesis no paramétrica de Kruskal-Wallis para la comparación de los métodos del área foliar (N=30 para cada especie).**

Especie	P.valor	X <sup>2</sup>	gl
<i>Espeletia standleyana</i>	0,5373	1,2423	2
<i>Espeletiopsis santanderensis</i>	0,2408	2,8473	2

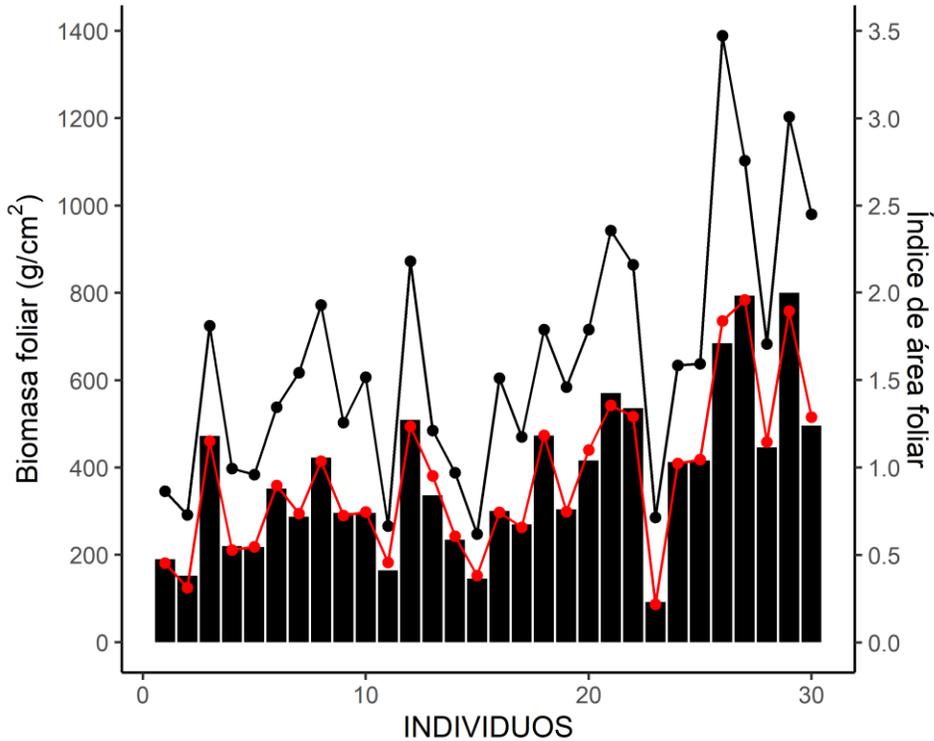
## 5.2 Modelos para la estimación del peso seco foliar y la biomasa foliar

Los modelos idóneos para la estimación del peso seco foliar en función del área foliar fueron significativamente diferentes entre las especies (ANOVA Pvalor<<0,05), encontrando razones de cambio positivas con tendencia potencial para *Espeletia standleyana* y lineal para *Espeletiopsis santanderensis* (figura 10), dichos fueron escogidos con base en el AIC (*Akaike Information Criterion*) y sus respectivas validaciones (ver la validación y comparación con otros modelos en los anexos). La tasa de aumento del peso

seco con respecto al área foliar (AF) es mayor en *Espeletia standleyana* (a la potencia de 1,2996) que en *Espeletopsis santanderensis* (a razón de 0,0241).

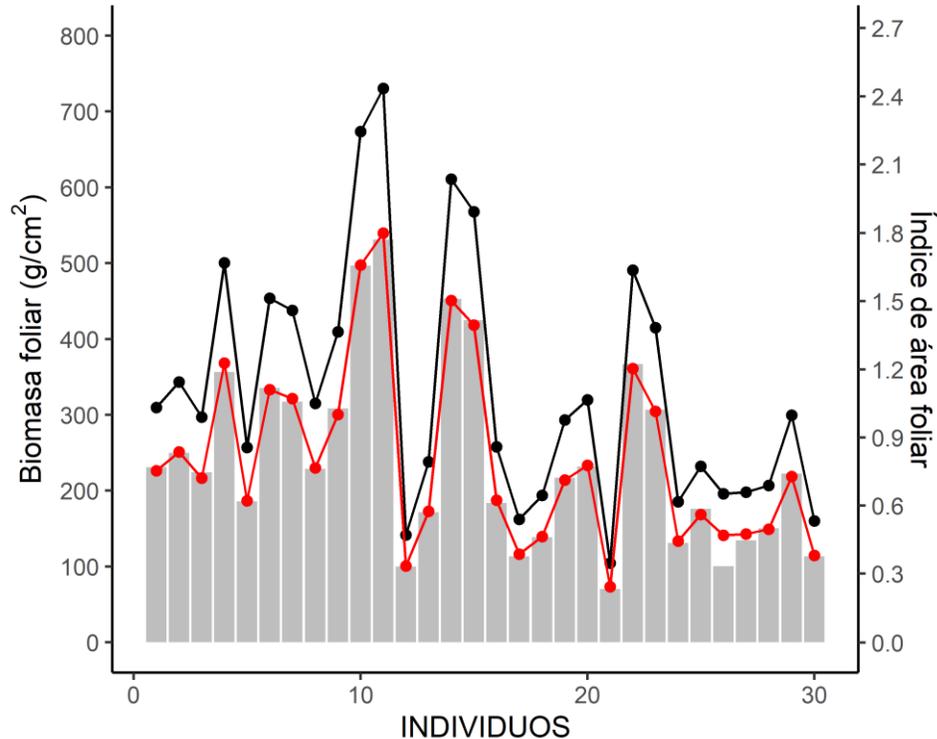


**Figura 10. Modelos de regresión del peso seco en función del área foliar,** a. Modelo potencial de *Espeletia standleyana*  $PS = 0,0059(AF)^{1,2996}$  (P.valor= $3,15 \cdot 10^{-20}$ ;  $R^2=0,959$ ; AIC = -44,11; N=29), b. Modelo lineal *Espeletopsis santanderensis*  $PS=0.0241(AF)-0.0224$  (P.valor= $2,08 \cdot 10^{-15}$ ;  $R^2=0,898$ ; AIC=-112,48; N=30), AF=Área foliar, PS=Peso seco foliar. AIC= criterio de información de Akaike.



**Figura 11. Modelo lineal múltiple para la estimación de la biomasa foliar de *Espeletia standleyana***  $Biomasa=220,35(IAF)+44,36(PS)-78,31$  (P.valor= $4,83 \cdot 10^{-27}$ ;  $R^2$ ajustado=0,988; AIC=269,42; N=30), línea y puntos rojos: valores estimados por el modelo, línea y puntos negros: valores de los índices de área foliar, barras negras: valores observados de biomasa. IAF=Índice de área foliar, PS=Peso seco foliar promedio. AIC=criterio de información de akaike.

La biomasa foliar de *Espeletia standleyana* fue modelada con el IAF y el PS promedio de las hojas (Figura 11). Sin embargo, utilizando un modelo simple la variable índice de área foliar explica el 92% de la variabilidad de la biomasa, pero la intersección con el eje Y no es significativa y las validaciones fueron rechazadas, por lo que se optó por utilizar la variable peso seco foliar en el modelo. Se puede observar que la tendencia del índice de área foliar concuerda con la variación de los valores observados y estimados por el modelo.



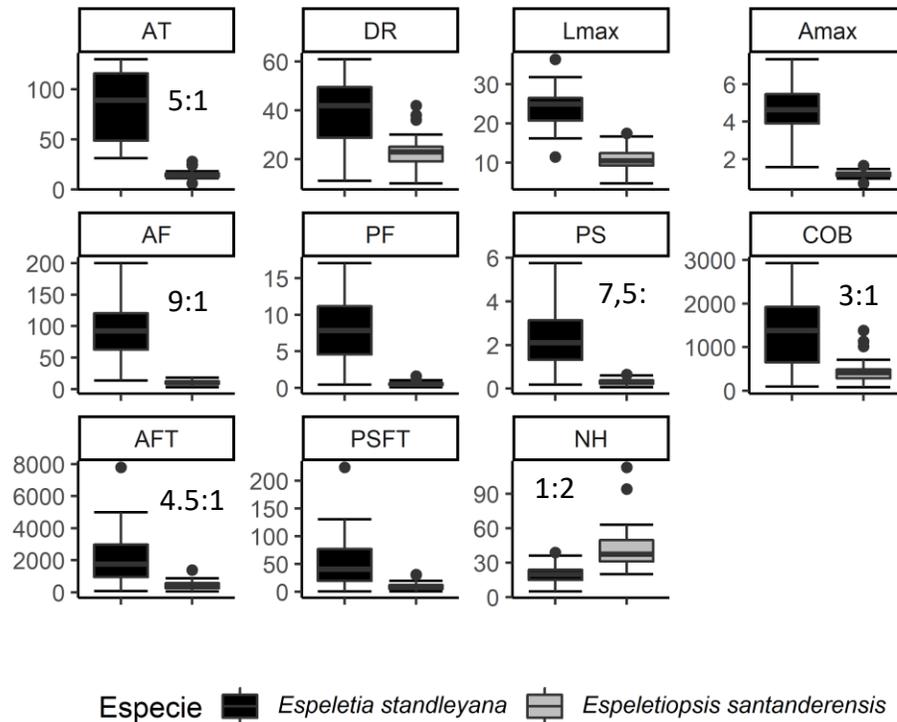
**Figura 12. Modelo lineal simple para la estimación de la biomasa foliar de *Espeletiopsis santanderensis*,  $Biomasa=223.629(IAF)-4.76$  (P.valor= $1,99 \cdot 10^{-39}$ ;  $R^2=0.998$ ; AIC=178,80; N=29), Barras grises: Biomasa observada, línea y puntos negros: Valores del índice de área foliar, línea roja y puntos rojos: valores estimados por el modelo, IAF=Índice de área foliar, AIC= criterio de información de akaike.**

El IAF para *Espeletiopsis santanderensis* también resultó ser el mejor predictor de la biomasa foliar (Figura 12). Este índice por sí solo explica el 99,8% de la variabilidad de los datos, en contraste con *Espeletia standleyana* no requiere de otros predictores. Sin embargo, el ajuste que indica un valor cercano a la probabilidad de 1 se vio afectado por la eliminación de un valor influyente calculado el estadístico de distancias de Cook (Individuo número 26), por lo que la eliminación del individuo afectó el porcentaje de explicación, sin embargo, la estimación se hizo con base en los índices foliares de los 30 individuos.

### 5.3 Comparación entre variables e índices anatómicos y morfofisiológicos de las dos especies

La altura total de la planta ( $82,1 \pm 6,455$  vs  $14,75 \pm 0,81$  cm), cobertura de la roseta ( $1431,1 \pm 161,08$  vs  $457,06 \pm 53,16 \text{cm}^2$ ), diámetro de la roseta ( $40,3 \pm 2,63$  vs  $23,13 \pm 1,27$

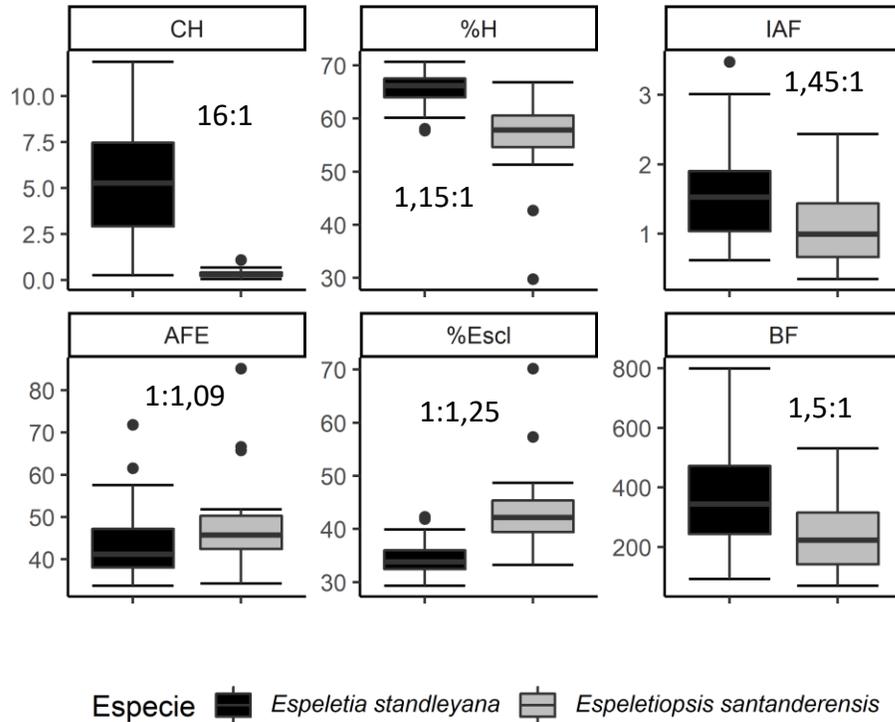
cm), área foliar total ( $2130,2 \pm 278,71$  vs  $465,47 \pm 56,56$  cm<sup>2</sup>), peso seco foliar total ( $53,5 \pm 8,32$  vs  $10,25 \pm 1,29$  g), peso fresco foliar ( $8,1 \pm 0,79$  vs  $0,57 \pm 0,056$  g), peso seco foliar ( $2,3 \pm 0,22$  vs  $0,30 \pm 0,02$  g), área foliar ( $94,5 \pm 7,36$  cm<sup>2</sup> vs  $10,32 \pm 0,61$  cm<sup>2</sup>), máximo largo foliar ( $24,2 \pm 0,94$  vs  $11,82 \pm 0,72$  cm), máximo ancho foliar ( $46 \pm 0,22$  vs  $1,3 \pm 0,042$  cm) fueron mayores en *Espeletia standleyana* (Figura 13). Sin embargo, el número de hojas ( $20,233 \pm 1,32$  vs  $42,63 \pm 3,61$ ) es mayor en *Espeletiopsis santanderensis*.



**Figura 13. Comparación de las variables morfológicas de las poblaciones segregadas de *Espeletiopsis santanderensis* y *Espeletia standleyana*** ALT= Altura total de la planta (cm), DR=Diámetro de la roseta (cm), Lmax= Largo máximo de las hojas (cm), Amax= Diámetro máximo de la lámina foliar (cm), AF=Área foliar (cm<sup>2</sup>), PF= Peso fresco (g), PS =Peso seco (g/cm<sup>2</sup>), COB=Cobertura de la roseta (cm<sup>2</sup>), AFT=Área foliar total (cm<sup>2</sup>), PSFT=Peso seco foliar total (g), NH=Número de hojas, se presentan las proporciones dentro de cada variable comparada.

**Tabla 3. Prueba de comparación Wilcoxon-Mann-Whitney para las variables morfométricas de las poblaciones de *Espeletia standleyana* y *Espeletiopsis santanderensis*. Todas las variables presentan diferencias estadísticamente significativas.**

Variable	Estadístico W-M-W	P.valor
Altura total	900	2,9E-11
Cobertura de la roseta	757.5	5,57E-6
Diámetro de la roseta	757.5	5,57E <sup>-6</sup>
Área foliar total	834	2,673E <sup>-10</sup>
Peso seco foliar total	821	1,633E <sup>-9</sup>
Número de hojas	61.5	9,444E <sup>-9</sup>
Peso fresco	883.5	1,536E <sup>-10</sup>
Peso Seco promedio	874	1,984E <sup>-13</sup>
Área foliar promedio	896	<2,2E <sup>-16</sup>
Máximo largo foliar	888	4,6E <sup>-15</sup>
Máximo ancho foliar	898	3,687E <sup>-11</sup>



**Figura 14.** Comparación de los índices ecofisiológicos de las poblaciones segregadas de *Espeletia standleyana* y *Espeletiaopsis santanderensis* CH=Contenido hídrico, %H= Porcentaje hídrico, IAF= Índice de área foliar, AFE= Área foliar específica, %Escl= Porcentaje de esclerofilia, BF= Biomasa foliar, se presentan las proporciones dentro de cada variable comparada.

**Tabla 4.** Prueba de comparación Wilcoxon-Mann-Whitney para los índices fisiológicos y ecológicos de las poblaciones de *Espeletia standleyana* y *Espeletiaopsis santanderensis*, Todas las variables presentan diferencias estadísticamente significativas.

Variable	Estadístico W	P.valor
Contenido hídrico	883	2,5E <sup>-14</sup>
Porcentaje hídrico	829	5,479E <sup>-10</sup>
Área foliar específica	300	0,02633
Porcentaje de esclerofilia	71	5,479E <sup>-10</sup>
Índice de área foliar	643	0,003906
Biomasa	649	0,002883

El índice de esclerofilia ( $43,401 \pm 1,26$  vs  $34,5 \pm 0,64$  %) y el área foliar específica ( $47,67 \pm 1,82$  vs  $43,8 \pm 1,6$  g.cm<sup>-2</sup>) fueron mayores en *Espeletiopsis santanderensis* (Figura 14). Sin embargo, el contenido hídrico ( $5,4 \pm 0,55$  vs  $0,33 \pm 0,038$ ), porcentaje hídrico ( $65,5 \pm 0,64$  vs  $56,6 \pm 1,26$  %), índice de área foliar ( $1,6 \pm 0,13$  vs  $1,11 \pm 0,1$  m<sup>2</sup>.m<sup>-2</sup>) y la biomasa foliar ( $376,9 \pm 33,1$  vs  $242,35 \pm 22,53$  g.m<sup>-2</sup>) fueron mayores en *Espeletia standleyana*.

#### 5.4 Anatomía foliar y peduncular

El largo ( $321,72 \pm 30,27$  vs  $192,18 \pm 5,31$  μm) y el ancho ( $211,48 \pm 19,49 \pm 30,27$  vs  $103,74 \pm 3,31$  μm) del haz vascular fueron mayores en *Espeletiopsis santanderensis*, mientras que, el número de haces vasculares del pedúnculo fueron mayores en *Espeletia standleyana* (Figura 15). Las Criptas estomáticas abaxiales fueron más profundas ( $117,28 \pm 13,37$  vs  $80,70 \pm 6,82$  μm) en *Espeletia standleyana*; pero más anchas ( $130,27 \pm 8,67$  vs  $158,80 \pm 11,34$  μm) en *Espeletiopsis santanderensis*. Por otro lado el espesor del mesófilo fue mayor en *Espeletia standleyana* ( $57,07 \pm 3,84$  vs  $38,28 \pm 2,73$  μm) (Figura 15).

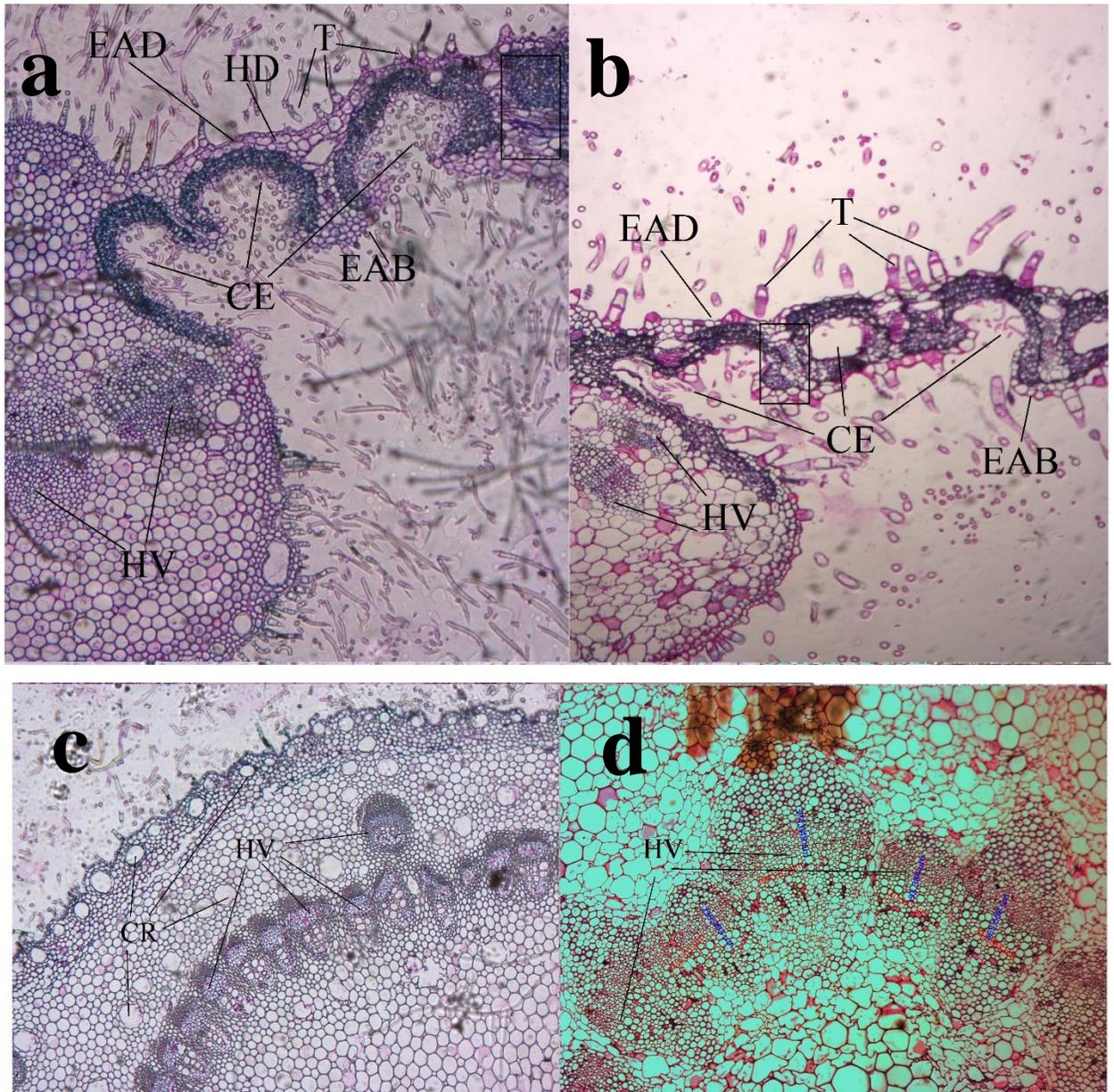
*Espeletia standleyana* presentó una hipodermis adaxial de hasta dos capas de células, además de presentar una gran cantidad de canales resiníferos en la médula y en la hipodermis del pedúnculo, y en la nervadura central de la hoja.

*Espeletiopsis santanderensis* no presentó la hipodermis adaxial, además la densidad de canales resiníferos fue menor, sin embargo, estos fueron de mayor diámetro.

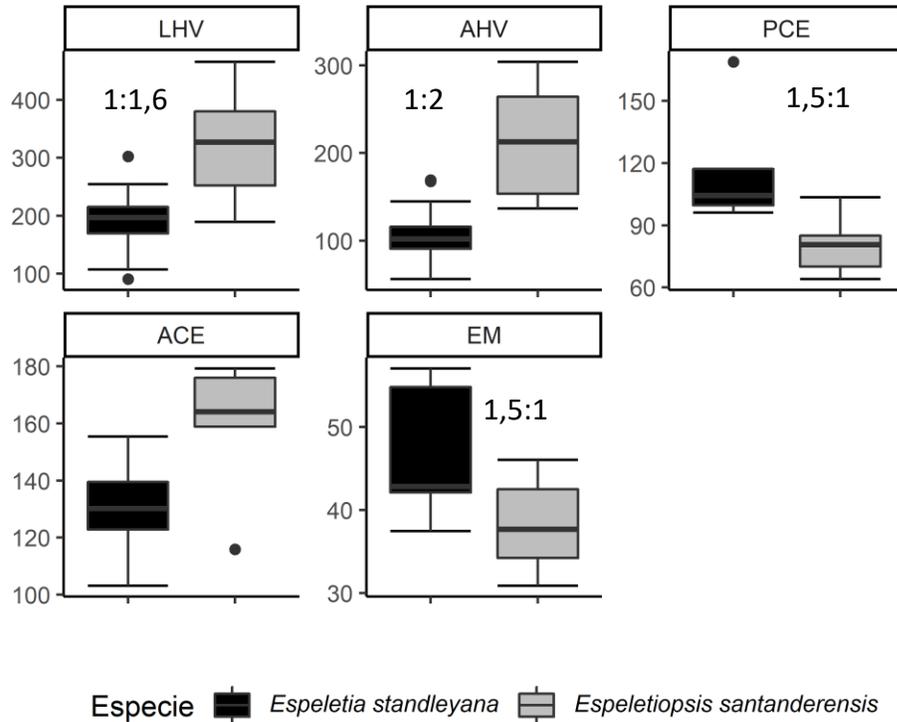
Las dos especies, presentaron en su anatomía foliar tricomas glandulares, multicelulares y simples dentro de sus Criptas estomáticas abaxiales abaxiales, sin embargo, esto fueron de mayor tamaño en *Espeletiopsis santanderensis*. Por encima de las Criptas estomáticas abaxiales abaxiales se puede observar la compactación del parénquima clorofílico en las dos especies.

Los haces vasculares de *Espeletia standleyana* se disponen en forma de eustela, es decir que se encuentran rodeando la médula, mientras que en *Espeletiopsis santanderensis* se

puede observar eustela, sin embargo, en su disposición se puede observar indicios de formación de xilema secundario.



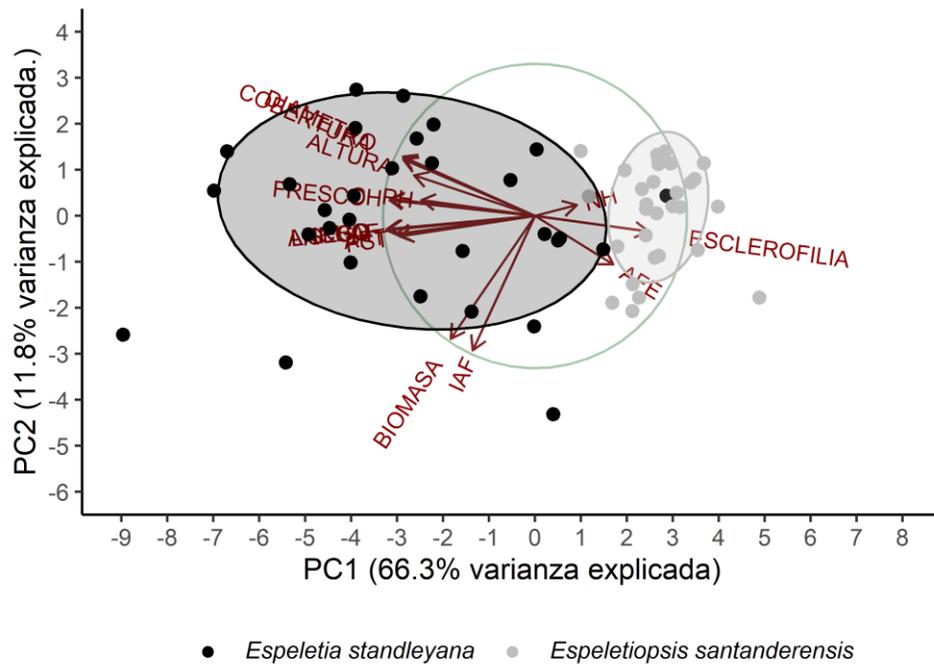
**Figura 15. Anatomía, a: Hoja de *Espeletia standleyana*, b: hoja de *Espeletopsis santanderensis*, c: Pedúnculo de *Espeletia standleyana*, d: pedúnculo de *Espeletopsis santanderensis*. CE=Criptas estomáticas abaxiales, CR=Canales resiníferos, EAB=Epidermis abaxial, EAD=Epidermis adaxial, HV=Haces vasculares, HD=Hipodermis, T=Tricomatos, aumento=7X.**



**Figura 16. Comparación de las variables anatómicas de las poblaciones de *Espeletia standleyana* y *Espeletopsis santanderensis*.** LHV= Largo del Haz Vascular, AHV= Ancho del Haz Vascular, PCE= Profundidad de la cripta estomática, ACE= Ancho de la cripta estomática, EM= Espesor del mesófilo, se presentan las proporciones dentro de cada variable comparada.

## 5.5 Análisis de componentes principales

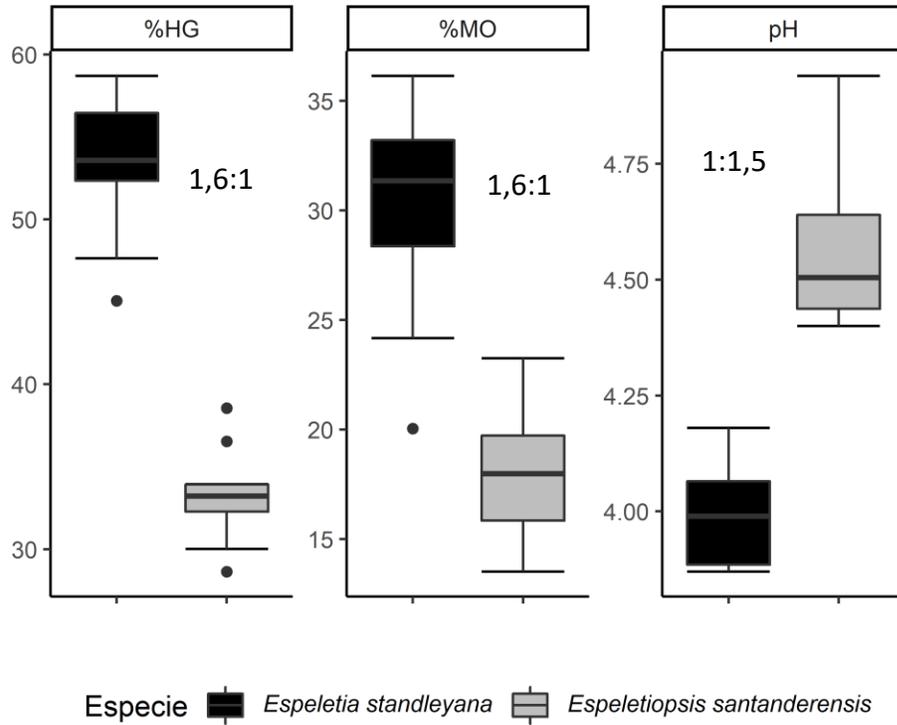
El análisis de componentes principales segregó en el plano multifactorial a las poblaciones de las dos especies, tanto en ubicación como en variabilidad. Los dos ejes explican el 78% de la inercia total (Figura 17). Las variables %Escl, AFE y NH fueron las más representativas para *Espeletopsis santanderensis*. Sin embargo, el resto de las variables morfométricas fueron haladas hacia el grupo de *Espeletia standleyana*, demostrando así la diferencia de tamaños en todas las variables que miden la forma. El componente principal 1 se correlacionó con la morfometría y la esclerofilia, mientras que el componente principal número 2 demuestra la fuerte correlación que existe entre la biomasa foliar y el índice de área foliar, variables previamente relacionadas en modelos anteriores.



**Figura 17. Análisis de componentes principales.** Varianza explicada 78.1%, elipsoides con intervalo de confianza al 95%.

### 5.6 Comparación de las variables microambientales entre las dos poblaciones

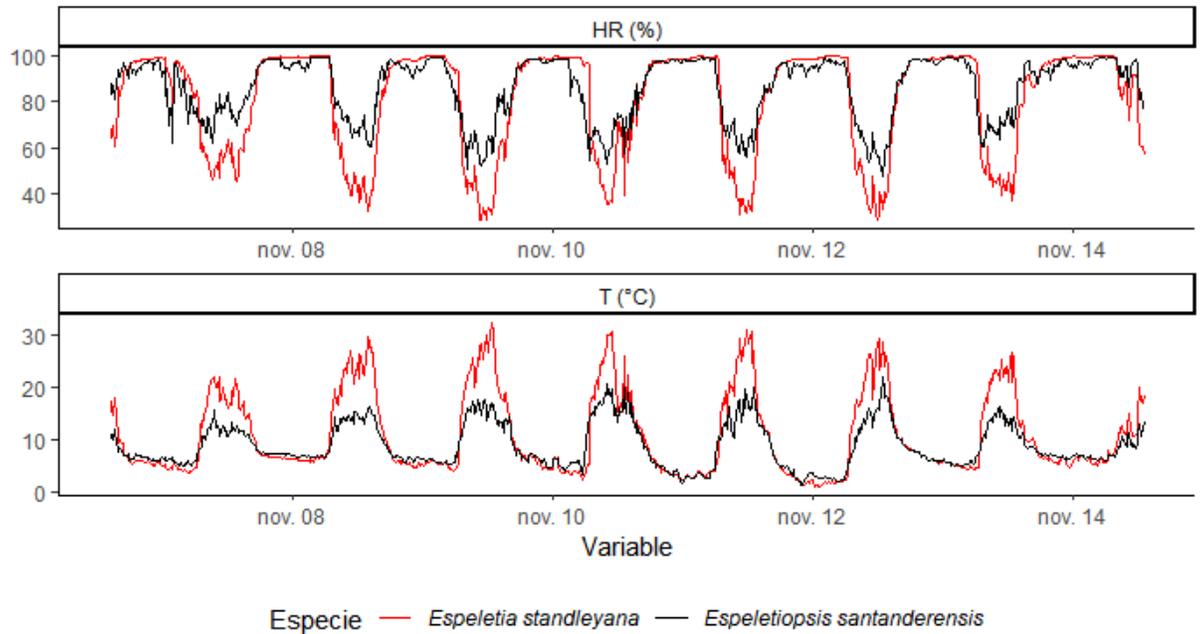
Las tres variables edáficas medidas fueron diferentes para los sitios donde se ubican las dos especies en el páramo de la Vereda García (Figura 18). El %HG ( $53,5 \pm 1,39$  vs  $33,2 \pm 0,9$ ) y %MO del suelo ( $30,06 \pm 1,53$  vs  $18,03 \pm 0,9$ ) fueron mayores en el suelo de *Espeletia standleyana*, mientras que el pH del suelo ( $4,5 \pm 0,05$  vs  $3,9 \pm 0,03$ ) fue mayor para *Espeletiopsis santanderensis*. Cabe recalcar, que las variables solo pudieron ser comparadas a una profundidad de 10 cm, ya que en el lugar de *Espeletiopsis santanderensis* no se pudo avanzar por encontrarse en un sustrato rocoso.



**Figura 18. Comparación de las variables edáficas entre los sitios en donde se encuentran las poblaciones de *Espeletia standleyana* y *Espeletiaopsis santanderensis***  
 %HG: Porcentaje de humedad gravimétrica del suelo, %MO: Porcentaje de materia orgánica del suelo, pH: Potencial de hidrogeniones del suelo.

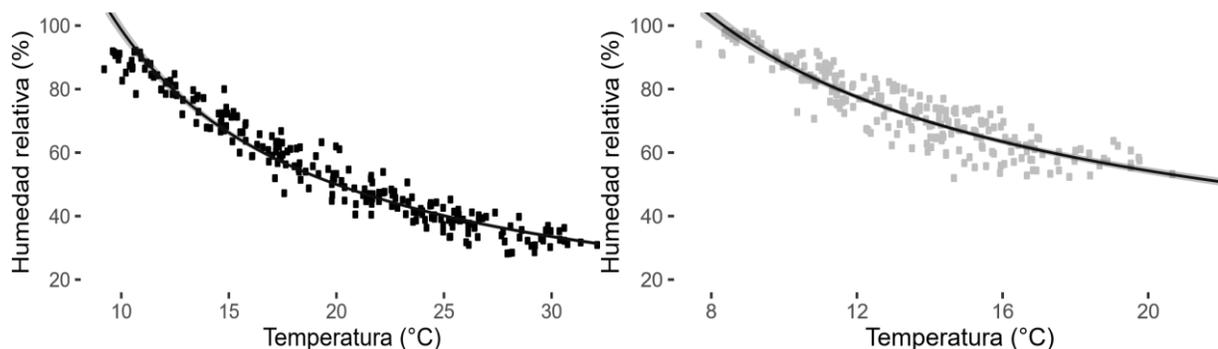
**Tabla 5. Pruebas de Wilcoxon-Man-Whitney para comparar las variables edáficas de *Espeletia standleyana* y *Espeletiaopsis santanderensis*.**

Variable	Estadístico W	P.valor
Humedad gravimétrica del suelo	100	1.083E <sup>-5</sup>
Porcentaje de materia orgánica	98	4.33E <sup>-5</sup>
pH	9.1932E <sup>-5</sup>	1.139E <sup>-7</sup>



**Figura 19. Comportamiento de la humedad relativa del aire (HR %) y temperatura del aire (T °C) en los micrositos de *Espeletia standleyana* y *Espeletiopsis santanderensis*.**

La amplitud de la humedad relativa fue diferente para las dos especies, llegando a ser mayor en el microhábitat de *Espeletia standleyana* (Entre 28 y 100 vs 47 y 100%) (Figura 19). El rango de la temperatura también fue mayor para *Espeletia standleyana* (entre 1 y 32.2 vs 1.3 y 22.1°C), la temperatura mínima promedio fue de 3.2 °C y la máxima promedio fue de 27.6 °C, contra *Espeletiopsis santanderensis* con mínima y máxima promedio de 3.9 y 18.3°C, respectivamente.



**Figura 20. Comportamiento de la humedad relativa en función de la temperatura del aire,** a. *Espeletia standleyana* ( $HR=134.9e^{-0.048(T)}$ ,  $R^2=0.8944$ ,  $AIC=-736.22$ ,  $N=388$ ) b. *Espeletiopsis santanderensis* ( $HR=125.54e^{-0.042(T)}$ ,  $R^2=0.7075$ ,  $AIC=-728.88$ ,  $N=388$ ). intervalos de confianza al 95%.

Para comparar las variables meteorológicas, se modelaron las tendencias en el día en las horas de mayor fluctuación (entre 9:00 y 16:00) encontrando que en el día las tendencias de la humedad relativa en función de la temperatura del aire fueron significativamente diferentes para los micrositios de las 2 especies (Anova  $p < 0.05$ ) (Figura 20). La humedad relativa y la temperatura fueron relativamente constantes en la noche para los dos micrositios.

## VI DISCUSIÓN

Las diferencias anatómicas, morfométricas y de biomasa foliar entre estas dos especies permiten inferir adaptaciones contrastantes, producto a las diferencias en las condiciones propias del microclima del nicho ecológico de cada especie, lo que podría explicar la segregación espacial entre *Espeletia standleyana* y *Espeletiopsis santanderensis*.

### 6.1 Morfometría

Las plantas de mayor longitud están sujetas a sufrir de embolias, debido a que tienden a tener vasos del xilema más grandes para transportar grandes cantidades de agua a las estructuras de mayor altura, por lo tanto, en época seca y condiciones de frío congelante se hacen vulnerables a la muerte por cavitación (Olson *et al.*, 2018). El mayor tamaño de *Espeletia standleyana* podría asociarse a mejores condiciones hídricas en su micrositio, además en época seca, donde la disponibilidad de agua se vería afectada, su caule, que contiene un gran reservorio de agua en su médula, le permitiría soportar condiciones de estrés hídrico (Goldstein *et al.*, 1984). Por

otro lado, *Espeletiopsis santanderensis* por ser acaulescente, no tiene un órgano que almacene agua, sin embargo, es una especie de bajo tamaño, lo que podría permitir la distribución del agua más rápida y eficientemente a todos los órganos de la planta (Olson *et al.*, 2018).

El mayor número de hojas y menor área foliar en *Espeletiopsis santanderensis* podría ser una adaptación para la disipación de energía térmica y regulación de la pérdida de agua. Según Leigh *et al* (2017) las hojas más pequeñas presentan una mayor convección de calor por unidad de área entre la hoja y el aire, esto permite mantener un área foliar alta en una cobertura pequeña para captar la luz fotosintéticamente absorbible, Sin embargo, estos caracteres son opuestos en *Espeletia standleyana*, menor número de hojas y mayor área foliar. Esta especie regula la temperatura foliar a través de un aumento de la capa límite provocada por la mayor pubescencia en la superficie foliar, lo que también permite una mayor reflectancia de la luz, así como se ha reportado en otras rosetas caulescentes (Baruch & Smith, 1979; Meinzer & Goldstein, 1985; Rada *et al.*, 2019).

## **6.2 Rasgos morfofisiológicos y biomasa foliar**

Se han encontrado fuertes relaciones positivas entre el %Escl y humedad del ambiente, y negativas con la succulencia y el contenido hídrico (Berdugo Lattke, 2020). Aquí encontramos consistencia con nuestros resultados, *Espeletia standleyana* presenta un sustrato más rico en agua y hojas con grandes porcentajes hídricos de hasta 70%, presenta menos porcentaje de esclerofilia. En contraste *Espeletiopsis santanderensis* tiene mayor %Es, menor humedad gravimétrica del suelo y menores porcentajes hídricos foliares. Además, se podría indicar un uso conservador de los recursos, debido a la menor disponibilidad de materia orgánica en el sustrato.

El AFE es un rasgo clave en el estudio de respuestas funcionales en plantas. Diferencias en el AFE han sido vinculadas a la separación de nichos entre especies, por ejemplo, bajos valores de AFE se asocian a estrategias relacionadas a lentas tasas de crecimiento y a suelos pobres en nutrientes, en especial nitrógeno (He *et al.*, 2018; Poorter *et al.*, 2009). He *et al.* (2018) encuentran que, a nivel de suelo, el nitrógeno y el carbono orgánico son los factores que mejor explican los cambios en AFE en un estudio de 207 especies leñosas, i.e. menores AFE bajo condiciones de menor nitrógeno y carbono orgánico en el suelo. Las rosetas gigantes *Ruilopezia atropurpurea* A.C.Sm. Cuatrec y *Espeletia schultzii* Wedd., la primera con hojas glabras y la segunda marcadamente pubescente, presentaron valores bajos de AFE 36 y 67 respectivamente en un páramo de los Andes venezolanos (Rada & Navarro, 2022). En nuestro caso también se reportan valores bajos para las dos especies, sin embargo, los valores de AFE inferiores determinados en *E. standleyana* no coinciden con lo esperado, en cuanto a su asociación con suelos más ricos en %MO y %HG, como lo sugieren estudios previos. Es probable que variables como el espesor del mesófilo esté vinculado a un incremento en el peso seco foliar observado en esta especie, y a ello se deba sus valores inferiores de AFE (Pompelli *et al.*, 2019; Rada *et al.*, 2021; Villar *et al.*, 2013).

Los bajos valores de IAF observados para ambas especies concuerda con lo reportado para *Espeletia schultzii* y *Ruilopezia atropurpurea*, y para estas dos especies se relacionó con la disponibilidad de agua en sus microambientes (Rada & Navarro, 2022). Según Bucci (2008), el índice de área foliar disminuye cuando la disponibilidad de agua se hace menor. La mayor disponibilidad de agua en nuestro estudio la obtuvo *Espeletia standleyana* y es la especie que mayor IAF tuvo lo que es congruente con estos estudios. Por otro lado, se ha propuesto al IAF como un buen predictor de la biomasa foliar (Parker, 2020). En este trabajo se encontró una

fuerte correlación entre estas dos variables en ambas especies, apoyando los resultados de Parker. A pesar de las diferencias tan marcada en términos de tamaños, hay ciertos individuos de *Espeletiopsis santanderensis* que pueden alcanzar biomasa foliares tan altas como la de algunos individuos de *Espeletia standleyana* lo que propone una compensación de estos individuos gracias al mayor número de hojas por parte de la roseta acaulescente.

Los elipsoides mostrados en el ACP concuerdan con una segregación de todos los caracteres medidos, determinando expresiones de los caracteres totalmente contrastantes para las dos especies.

### **6.3 Anatomía foliar y peduncular**

Las Criptas estomáticas abaxiales más profundas en *Espeletia standleyana*, corresponden a un carácter que le permite amortiguar el efecto adverso de las variables microclimáticas (Roth-Nebelsick *et al.*, 2009; Roth, 1973), especialmente la temperatura y la humedad relativa, variables que determinan la cantidad de agua perdida por evapotranspiración (FAO, 2022; López Rhenals, 2021), estas dos variables fluctuaron de manera más abrupta en el micrositio de esta especie, lo que podría indicar que es una respuesta a la mayor variación y a las condiciones más extremas. Otros autores mencionan que puede ser un carácter escleromórfico como se ha descrito en especies del género *Banksia*, sin embargo en este estudio determinamos que la especie más escleromórfica *Espeletiopsis santanderensis* presenta los estomas menos hundidos (Hassiotou *et al.*, 2009; Jordan *et al.*, 2008).

El mayor espesor del mesófilo observado en *Espeletia standleyana* indicaría mayor proporción de tejido fotosintético, así como una mayor conductancia mesofilar, y por lo tanto capacidad fotosintética, como se ha reportado en especies de *Rhododendron* (Cai *et al.*, 2014).

Según Alemán (2019) el número de elementos conductores por unidad de área se relacionan con la eficiencia en la conductividad hidráulica, *Espeletia standleyana* al ser una especie de mayor altura requiere una mayor eficiencia de la conducción del agua, por lo tanto, tiene mayor cantidad de haces vasculares. Además menor área de los haces vasculares ofrece una mayor resistencia a embolias por cavitación aumentando la eficiencia y seguridad de transporte hídrico hacia todos los compartimientos de la planta, así como se ha registrado en otras especies de Espeletiinae y *Senecio*, (Araujo, 2012; Ely *et al.*, 2019; Torres, 1979) la función de los indicios de formación de xilema secundario en *Espeletiopsis santanderensis* podría estar asociado a un mayor rapidez de conducción de agua, sin embargo hay que tener en cuenta que *Espeletia standleyana* determina la eficiencia de conducción de agua aumentando la seguridad de conducción a las estructuras más altas que son las sinflorescencias, mientras que la eficiencia de la conducción de agua de *Espeletiopsis santanderensis* se asociaría a la tasa más alta de conducción de agua en función del tiempo hacía todos los órganos debido a la poca disponibilidad de agua en el suelo(Olson *et al.*, 2018).

#### **6.4 Características microambientales de los sitios donde se establecen las especies**

Los páramos son muy heterogéneos tanto en características bióticas como abióticas, creando gradientes a micro y macroescala muy marcados, provocando mosaicos de especies con características diferenciales en cortas distancias(Abadín *et al.*, 2002; Llambí & Sarmiento, 1998; Llambí & Rada, 2019). Cárdenas (2018) encontró amplitudes de temperatura diurnas entre 10 y 30°C en los páramos de Romerales y Belmira en la cordillera central de los Andes. En el páramo de la vereda García las oscilaciones de temperatura se mantuvieron en el rango de 1-32°C para *Espeletia standleyana* y menor para *Espeletiopsis santanderensis* entre 1-22°C. La HR también tuvo rangos diferentes para los micrositos de las dos especies, para *Espeletia*

*standleyana* fue más amplio que para *Espeletiopsis santanderensis*, lo que demuestra que estas especies están sometidas a diferentes condiciones ambientales.

Cárdenas (2018) encontró saturación de agua en las capas más profundas del suelo mientras que en las más superficiales los contenidos de agua volumétrica fueron altos en época seca. En nuestro trabajo se encontró para *Espeletia standleyana* a 10 cm de profundidad que los valores de humedad gravimétrica se mantienen por encima del 50%, además la materia orgánica es alta. Sin embargo, en el micrositio de *Espeletiopsis santanderensis* los valores hallados tanto de %HG del suelo y %MO del suelo resultaron inferiores. Llambí *et al* (2012) afirman que los suelos de los páramos pueden tener desde el 3 al 44% del volumen en materia orgánica y esta tiene una fuerte relación con la humedad del suelo. A medida que incrementa el contenido de materia orgánica, el sustrato se vuelve más poroso e incrementa su capacidad de almacenamiento de agua. Debido a que el sustrato en el cual crece *Espeletiopsis santanderensis* es más inorgánico y más rocoso, presenta una menor capacidad de retención de agua, particularmente en los estratos más superficiales. El pH del suelo de las dos especies es típicamente ácido, siendo mayor para *Espeletiopsis santanderensis*. Según Estupiñán *et al* (2009) y Moreno (1994), el pH del suelo de los páramos suele ser ácido debido a la alta cantidad de compuestos de aluminio, aluminio intercambiable y materia orgánica. Los suelos en los que crece *Espeletia standleyana* presentan un pH más bajo, a causa de un elevado contenido de materia orgánica, la cual presenta mayores concentraciones de ácidos húmicos. Según Denney *et al.* (2020) la heterogeneidad de un sitio puede medirse a distancias menores a 2 m, y esto puede atribuirse a la topografía, las concentraciones de nutrientes y el contenido de agua disponible en el suelo, lo que puede crear microhábitats diferentes en distancias relativamente pequeñas. Estas diferencias a su vez, influyen en las respuestas fisiológicas de

las plantas, por ejemplo, el estrés hídrico puede reducir la conductancia estomática e inhibir las rutas bioquímicas de la fotosíntesis, No obstante, las respuestas particulares de cada planta estarán condicionadas por su genotipo y su ambiente.

Estos resultados microclimáticos y edáficos tienen bastante relevancia, ya que, sugieren que *Espeletia standleyana* está expuesta a fluctuaciones térmicas más acentuadas en los ciclos diarios; en contraste, *Espeletiopsis santanderensis* está expuesta a un mayor estrés hídrico y nutricional, por su asociación a suelos con un menor contenido de agua y de materia orgánica. Además, estas características en los microambientes de ambas especies, los caracteres de *Espeletia standleyana* apuntan a estrategias relacionadas con una mayor eficiencia en los recursos hídricos, relacionados con la interfase hoja-aire; que se reflejan en una mayor pubescencia, criptas estomáticas más profundas, un mayor desarrollo vegetativo, como se aprecia en estas rosetas de tallos grandes que les sirven de reservorios de agua, mayor número de haces vasculares, aunque de menor diámetro, que les permite soportar las marcadas fluctuaciones térmicas en cursos diarios, así como la mayor demanda evaporativa en horas de mediodía. A su vez, *Espeletiopsis santanderensis*, pese a no estar sometida a un estrés térmico ni de evapotranspiración comparable, tolera las condiciones edáficas menos favorables que le proporcionan los suelos pedregosos propios de su microhábitat. En consecuencia, esta especie responde a estas limitaciones desarrollando hojas más pequeñas, con un menor número de haces vasculares, pero de mayor diámetro, aunado a un menor desarrollo vegetativo, lo cual favorece una conducción de agua más rápida del agua desde las raíces hacia todos los órganos. También presenta hojas más coriáceas, que reflejan una esclerofilia más marcada en esta última, producto de su asociación a suelos más oligotróficos.

## VII CONCLUSIONES

- La anatomía foliar y del pedúnculo floral reflejan adaptaciones morfoanatómicas frente a las tensiones que ejercen las variables microambientales en los cuales crece cada especie. *Espeletia standleyana* exhibe criptas abaxiales más profundas como carácter xeromórfico y mayor proporción de tejido vascular; mientras que, *Espeletiopsis santanderensis* desarrolla hojas más coriáceas, con criptas más anchas y haces vasculares de mayor diámetro determinando así la escleromorfia.
- Los mejores predictores para la estimación de la biomasa foliar fueron el IAF y PS para *E. standleyana* mientras que *E. santanderensis* solo se modeló con el IAF, lo que demuestra la fuerte dependencia del área de los órganos fotosintéticos para la productividad de estas rosetas gigantes.
- Se evidenció que el microambiente de *E. standleyana* es más estresante a nivel de aire debido a fluctuaciones mayores de T y HR, por lo cual su morfología manifiesta soluciones frente a intercambio gaseoso y pérdidas sustanciales de agua. Mientras que en el ámbito edáfico *E. santanderensis* tiende a resolver problemas de menor %MO y disponibilidad hídrica provocados por un suelo más seco y pobre en nutrientes, principalmente aumentando su esclerofilia y disminuyendo su tamaño.
- La segregación espacial de las dos especies se debe a factores ambientales dados por la heterogeneidad a microescala del páramo de la vereda García, lo que provoca que los caracteres anatómicos, morfológicos y de biomasa sean altamente contrastantes para contrarrestar el tipo de estrés al que están sometidos en los micrositos de ubicación.

## VIII RECOMENDACIONES

- Estudiar las relaciones hídricas e intercambio de gases de estas dos especies para entender cómo se enfrentan a este ambiente extremo del páramo.
- Realizar un estudio más detallado de los microambientes donde se ubican las dos especies, específicamente en época seca donde se espera que las variables meteorológicas y edáficas sean más extremas.
- Realizar más estudios que relacionen el índice de área foliar con la biomasa foliar de otras especies, para probar la hipótesis de que el IAF es un buen predictor de la biomasa foliar siempre y cuando el área foliar y el peso seco de las hojas también tengan una fuerte relación.
- Estudiar las relaciones de las dos especies de estudio con otras gramíneas y arbustos, para determinar si existe una protección a condiciones fluctuantes en los microsítios, lo que les permitiría permanecer en las condiciones estresantes del páramo.
- Estudiar la composición de nutrientes en el suelo, para determinar la influencias de estos parámetros en los rasgos morfofuncionales.

## IX REFERENCIAS

- Abadín, J., González Prieto, S. J., Sarmiento, L., Villar, M. C., & Carballas, T. (2002). Successional dynamics of soil characteristics in a long fallow agricultural system of the high tropical Andes. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(11), 1739–1748. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00161-X](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00161-X)
- Alemán Sancheschúlz, G. (2019). La arquitectura hidráulica de las plantas vasculares terrestres, una revisión. *Instituto de Acología A.C*, 25(3). <https://www.redalyc.org/journal/617/61762764021/html/#B5>
- Álvarez Holguín, A., Morales Nieto, C. R., Corrales Lerma, R., Avendaño Arrazate, C. H., Rubio Arias, H. O., & Villarreal Guerrero, F. (2018). Caracterización estomática, concentración de clorofila y su relación con producción de biomasa en *Bouteloua curtipendula*. *Agronomía Mesoamericana*, 29(2), 251. <https://doi.org/10.15517/ma.v29i2.29900>
- Araujo, M. (2012). *Resistencia al congelamiento y propiedades hidráulicas en Senecio formosus H.B.K. (Asteraceae) en los extremos de su distribución en la Cordillera de Mérida*. Universidad de los Andes.
- Azocar, A., & Rada, F. (1993). Respuestas Ecofisiológicas de plantas de ecosistemas tropicales. *Universidad de Los Andes, Mérida Venezuela*, 82–110.
- Baruch, Z., & Smith, A. P. (1979). Morphological and physiological correlates of niche breadth in two species of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Oecologia*, 38(1), 71–82. <https://doi.org/10.1007/BF00347825>
- Berdugo Lattke, M. L. (2020). “*Patrones morfoecológicos a nivel foliar representativos de las series ecológicas hídrica y topográfica de Colombia*.” Universidad Nacional de Colombia.
- Bucci, S. J., Scholz, F. G., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Franco, A. C., Zhang, Y., & Hao, G. Y. (2008). Water relations and hydraulic architecture in Cerrado trees: Adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 20(3), 233–245. <https://doi.org/10.1590/s1677-04202008000300007>
- Cai, Y. F., Li, S. F., Li, S. F., Xie, W. J., & Song, J. (2014). How do leaf anatomies and

photosynthesis of three *Rhododendron* species relate to their natural environments?

*Botanical Studies*, 55(1), 1–9. <https://doi.org/10.1186/1999-3110-55-36>

Cárdenas, M. F., Tobón, C., Rock, B. N., & del Valle, J. I. (2018). Ecophysiology of frailejones (*Espeletia* spp.), and its contribution to the hydrological functioning of páramo ecosystems. *Plant Ecology*, 219, 185–198.

Castrillo, M. (2014). Fotosíntesis en tres poblaciones altitudinales de la planta andina *Espeletia schultzei* (Compositae). *Revista de Biología Tropical*, 54(4), 1143. <https://doi.org/10.15517/rbt.v54i4.14089>

Cuatrecasas, J. (1958). Aspectos de la Vegetación Natural de Colombia. *Rev Acad Colomb Cienc Ex Fis y Nat*, 10, 221–264.

Denney, D. A., Jameel, M. I., Bemmels, J. B., Rochford, M. E., & Anderson, J. T. (2020). Small spaces, big impacts: contributions of micro-environmental variation to population persistence under climate change. *AoB PLANTS*, 12(2), 1–21. <https://doi.org/10.1093/AOBPLA/PLAA005>

Díaz Piedrahita, S., Rodríguez Cabeza, B. V., & Díaz Piedrahita, S. (2010). Nuevas Especies Colombianas de *Espeletriopsis* Cuatrec. y de *Espeletia* Mutis ex Humb. & Bonpl. (Asteraceae, Heliantheae, Espeletiinae). *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.*, 34(33), 441–454.

Ely, F., Rada, F., Fermin, G., & Clark, L. G. (2019). Ecophysiology and genetic diversity in species of the bamboo *Chusquea* in the high Andes, Venezuela. *Plant Ecology and Diversity*, 12(6), 555–572. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1673847>

Estupiñán, L. H., Gómez, J. E., Barrantes, V. J., & Limas, L. F. (2009). Efecto de actividades agropecuarias en las características del suelo en el Páramo el Granizo, (Cundinamarca - Colombia). *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 12(2). <https://doi.org/10.31910/rudca.v12.n2.2009.694>

FAO. (2022). *Introduction to evapotranspiration*. <https://www.fao.org/3/x0490e/x0490e04.htm>

Goldstein, G., Meinzer, F. C., & Monasterio, M. (1984). The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant, Cell & Environment*, 7(3), 179–186.

<https://doi.org/10.1111/1365-3040.ep11614612>

- Hassiotou, F., Evans, J. R., Ludwig, M., & Veneklaas, E. J. (2009). Stomatal crypts may facilitate diffusion of CO<sub>2</sub> to adaxial mesophyll cells in thick sclerophylls. *Plant, Cell and Environment*, 32(11), 1596–1611. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02024.x>
- He, D., Chen, Y., Zhao, K., Cornelissen, J. H. ., & Chu, C. (2018). Intra- and interspecific trait variations reveal functional relationships between specific leaf area and soil niche within a subtropical forest. *Annals of Botany*, 121(6), 1173–1182.
- Hill, R. S. (1998). Fossil evidence for the onset of xeromorphy and scleromorphy in Australian Proteaceae. *Australay Systematic Botany*, 11(1), 391–400.
- Instituto Humboldt Colombia. (2013). *Concepto técnico pertinente a la delimitación y catacterización del sistema paramuno en el área de la serranía de Santurbán ubicada en el departamento de santurban, solicitado por la dirección de licencias - Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo*. [http://concienciaciudadana.org/wp-content/uploads/2013/04/Concepto\\_Tecnico\\_Santurban-Instituto-von-Humbolt.pdf](http://concienciaciudadana.org/wp-content/uploads/2013/04/Concepto_Tecnico_Santurban-Instituto-von-Humbolt.pdf)
- Jaramillo Vargas, A. M. (2014). *Modelos alométricos para estimar biomasa aérea del frailejón (Espeletia hartwegiana cuatrecasas) del páramo de Anaime, Cajamarca, Tolima, Colombia*. Universidad del tolima.
- Jeuffroy, M. H., Ney, B., & Ourry, A. (2002). Integrated physiological and agronomic modelling of N capture and use within the plant. *Journal of Experimental Botany*, 53(370), 809–823. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.370.809>
- Johansen, D. (1940). *Plant microtechnique*. McGraw Hill Book.
- Jordan, G. J., Weston, P. H., Carpenter, R. J., Dillon, R. A., & Brodribb, T. J. (2008). The evolutionary relations of sunken, covered, and encrypted stomata to dry habitats in proteaceae. *American Journal of Botany*, 95(5), 521–530. <https://doi.org/10.3732/ajb.2007333>
- Leigh, A., Sevanto, S., Close, J. D., & Nicotra, A. B. (2017). The influence of leaf size and shape on leaf thermal dynamics: does theory hold up under natural conditions? *Plant Cell and Environment*, 40(2), 237–248. <https://doi.org/10.1111/pce.12857>

- Llambí, L. D. (2015). Estructura , Diversidad Y Dinámica De La Vegetación Evidencia En La Cordillera De Mérida. *Acta Biologica Colombiana*, 20(3), 5–19.
- Llambí, L. D., & Rada, F. (2019). Ecological research in the tropical alpine ecosystems of the Venezuelan páramo: past, present and future. *Plant Ecology and Diversity*, 12(6), 519–538. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1680762>
- Llambí, L. D., & Sarmiento, L. (1998). Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria de los páramos venezolanos. *Ecotropicos*, 11(1), 1–14.
- Llambí, L. D., Soto, A., Célleri, R., De Bievre, B., Ochoa, B., & Borja, P. (2012). Los suelos del páramo. In *Ecología e hidrología y suelos de páramos* (Proyecto P, p. 194).
- Londoño, 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 Gomez, J., & Molina Meyer, M. (2006). The competitive exclusion principle versus biodiversity through competitive segregation and further adaptation to spatial heterogeneities. *Theoretical Population Biology*, 69(1), 94–109.
- López Rhenals, O. andres. (2021). *Efecto del calentamiento golbal en la evapotranspiración de cultivos*. Universidad de Cordoba.
- Meinzer, F. C., & Goldstein, G. (1985). Some consequences of leaf pubescence in the Andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Ecology*, 66 (2), 512–520.
- Molina Montenegro, M. (2008). Variación de la pubescencia foliar en plantas y sus implicaciones funcionales a lo largo de gradientes altitudinales. *Ecosistemas: Revista Científica y Técnica de Ecología y Medio Ambiente*, 17(1), 146–154. <https://doi.org/10.7818/re.2014.17-1.00>
- Monasterio, M. (1980). Los páramos andinos como región natural. In *Características biogeográficas generales y afinidad con otras regiones andinas*. Universidad de los andes.
- Monasterio, M., & Samiento, L. (1991). Adaptive radiation of genus *Espeletia* in the cold andean tropics. *Basic and Applied Ecology*, 6, 1991.

- Montgomery, E. G. (1911). Correlation studies of corn. Nebraska. *Agr.Esp*, 24.
- Moreno, O. C., Mora osejo, L., & Sturm, H. (1994). Estudio de los Agroecosistemas de la región de Sabaneque (Municipio de Tausa, Cundinamarca) y algunos de sus efectos sobre la vegetación. In *Estudios Ecológicos del Páramo y del Bosque Altoandino. Cordillera Oriental de Colombia. Tomo II.* (pp. 89–256). Colección Jorge Álvarez Lleras.
- Murcia, M. A. (2001). *Aislamiento térmico resultante de la bioforma Caulirrósula de Espeletia spp en los páramos de Monserrate, Chingaza, Ocetá, Nevado del Tolima y Nevado del Ruiz.* 178.
- Olson, M. E., Soriano, D., Rosell, J. A., Anfodillo, T., Donoghue, M. J., Edwards, E. J., León-Gómez, C., Dawson, T., Julio Camarero Martínez, J., Castorena, M., Echeverría, A., Espinosa, C. I., Fajardo, A., Gazol, A., Isnard, S., Lima, R. S., Marcati, C. R., & Méndez-Alonzo, R. (2018). Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(29), 7551–7556. <https://doi.org/10.1073/pnas.1721728115>
- Parker, G. G. (2020). Tamm review: Leaf Area Index (LAI) is both a determinant and a consequence of important processes in vegetation canopies. *Forest Ecology and Management*, 477(June). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118496>
- Perez andrade, A. (2007). El proyecto páramo andino: un ejemplo de aplicación del enfoque ecosistémico a nivel del paisaje regional. In *Aplicación del enfoque ecosistémico en Latinoamérica* (p. 37). CEM-UICN.
- Pompelli, M. F., Mendes, K. R., Ramos, M. V., Santos, J. N. B., Youssef, D. T. A., Pereira, J. D., Endres, L., Jarma-Orozco, A., Solano-Gomes, R., Jarma-Arroyo, B., Silva, A. L. J., Santos, M. A., & Antunes, W. C. (2019). Mesophyll thickness and sclerophylly among Calotropis procera morphotypes reveal water-saved adaptation to environments. *Journal of Arid Land*, 11(6), 795–810. <https://doi.org/10.1007/s40333-019-0016-7>
- Pons, Lambers, H., ChapinIII, F. S., & Pons, T. L. (2008). Plant Water Relations. In H. Pons, Lambers, F. S. ChapinIII, & T. L. Pons (Eds.), *Plant Physiological Ecology* (Second, pp. 163–223). Springer Nature.

- Poorter, H., Nijnemets, U., Poorter, L. Wright, I. J., & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, *182*(3), 565–588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
- Pouchon, C., Fernández, A., Nassar, J. M., Boyer, F., Aubert, S., Lavergne, S., & Mavárez, J. (2018). Phylogenomic analysis of the explosive adaptive radiation of the Espeletia complex (Asteraceae) in the tropical Andes. *Systematic Biology*, *67*(6), 1041–1060. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy022>
- Rada, F., Azócar, A., & García, C. (2019). Plant functional diversity in tropical Andean páramos. *Plant Ecology and Diversity*, *12*(6), 539–553. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1674396>
- Rada, F., & Navarro, A. (2022). Water relations and gas exchange in *Ruilopezia atropurpurea* (Asteraceae), a giant rosette growing under contrasting microclimates in the high tropical Andes. *Caldasia*, *44*(3).
- Rada, F., Sarmiento, L., & García, S. (2021). Plant functional traits along an old-field succession in the high tropical andes. *Acta Oecologica*, *111*(March), 103738. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2021.103738>
- Rada, Fermín, Goldstein, G., Azocar, A., & Meinzer, F. (1985). Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. *Plant, Cell & Environment*, *8*(7), 501–507. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1985.tb01685.x>
- Rangel Churio, O. (2000). Colombia Diversidad Biótica III La región de vida paramuna. In *Igarss 2014* (Universida, Issue 1, p. 8). J. ORLANDO RANGEL CH.
- Rangel Churio, O. (2001). ELEMENTOS PARA UNA BIOGEOGRAFÍA DE LOS AMBIENTES DE ALTA MONTAÑA. In *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones* (UNAM MÉXIC, pp. 49–62).
- Reyes, J., Murcia, M., & Ochoa, M. (2019). *Biomasa Foliar de Espeletia standleyana y Espeletopsis santanderensis en el páramo de García Pamplona Colombia*. (Vol. 98).
- Rivera, P., Villaseñor, J. L., & Terrazas, T. (2017). Meso- or xeromorphic? Foliar characters of Asteraceae in a xeric scrub of Mexico. *Botanical Studies*, *58*, 1–12.

- Roth-Nebelsick, A., Hassiotou, F., & Veneklaas, E. J. (2009). Stomatal crypts have small effects on transpiration: A numerical model analysis. *Plant Physiology*, *151*(4), 2018–2027. <https://doi.org/10.1104/pp.109.146969>
- Roth, I. (1964). *Métodos histotecnológicos* (pp. 13–15). Universidad Central Venezuela.
- Roth, I. (1973). Anatomía de las hojas de plantas de los páramos venezolanos 2. Espeletia (Compositae). *Acta Botánica Venezolánica*, *8*, 281–310.
- Sánchez, A., Madriñán, S., & Andrade, A. S. (2005). Filogenética molecular de los Espeletiinae, una radiación adaptativa andina. In *Biology*.
- Sánchez, G. (2020). *Autoecología de Hypnum amabile (Mitt.) Hampe, en un gradiente altitudinal, Cuenca alta del río Pamplonita, Colombia*. Universidad de Pamplona.
- Santiago, L. ., & Wright, S. J. (2007). Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology*, *21*(1), 19–27. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01218.x>
- Snyder, R., & Melo Abreu, J. De. (2010). Mecanismos de transferencia de energía. *Protección Contra Las Heladas: Fundamentos, Práctica y Economía*, 45–71. <http://www.fao.org/docrep/012/y7223s/y7223s04.pdf>
- Torres, F. (1979). Anatomía del xilema de Espeletiinae Cuatrecasas. In *El Medio Ambiente Páramo*. Centro de estudios avanzados.
- Universidad Nacional de Colombia. (2015). *Espeletia standleyana*. [http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co/es/resultados/especie/Espeletia standleyana/](http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co/es/resultados/especie/Espeletia%20standleyana/)
- Valerio, R., Salazar, V. F., & Véliz, J. (2013). Adaptaciones epidérmicas foliares de cuatro especies siempreverdes, Isla La Tortuga, Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica*, *36*(1), 39–59.
- Van der Hammen, T., & Cleef, A. M. (1986). Development of the high Andean páramo flora and vegetation. In F. Vuilleumier & M. Monasterio (Eds.), *High Altitude Tropical Biogeography* (pp. 153–201). Oxford university Press.
- Vásquez, D. L. A., Balslev, H., & Sklenář, P. (2015). Human impact on tropical-alpine plant

diversity in the northern Andes. *Biodiversity and Conservation*, 24(11), 2673–2683.  
<https://doi.org/10.1007/s10531-015-0954-0>

Veneklaas, E. J. (1985). Morphological variation in leaves of trees ecological different tree species from tropical rain forest. *University of Utrecht*.

Villar, R., Ruiz-Robledo, J., Ubera, J. L., & Poorter, H. (2013). Exploring variation in leaf mass per area (LMA) from leaf to cell: An anatomical analysis of 26 woody species. *American Journal of Botany*, 100(10), 1969–1980. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200562>

## Anexos

### Anexo 1: Comparación de modelos simples para la estimación del peso seco en función del área foliar *Espeletia standleyana*.

Modelo	r.squared	adj.r.squared	sigma	statistic	p.value	df	logLik	AIC	BIC	deviance	df.residual	nobs
Lineal	0.964	0.963	0.250	752.608	8.87E-22	1	0.094	5.812	10.016	1.746	28.000	30.000
Exponencial	0.846	0.841	0.274	153.874	6.79E-13	1	-2.677	11.353	15.557	2.100	28.000	30.000
Logarítmico	0.798	0.791	0.592	110.911	3.03E-11	1	-25.800	57.599	61.803	9.809	28.000	30.000
Potencial	0.959	0.957	0.106	627.583	3.15E-20	1	25.058	44.115	40.013	0.302	27.000	29.000

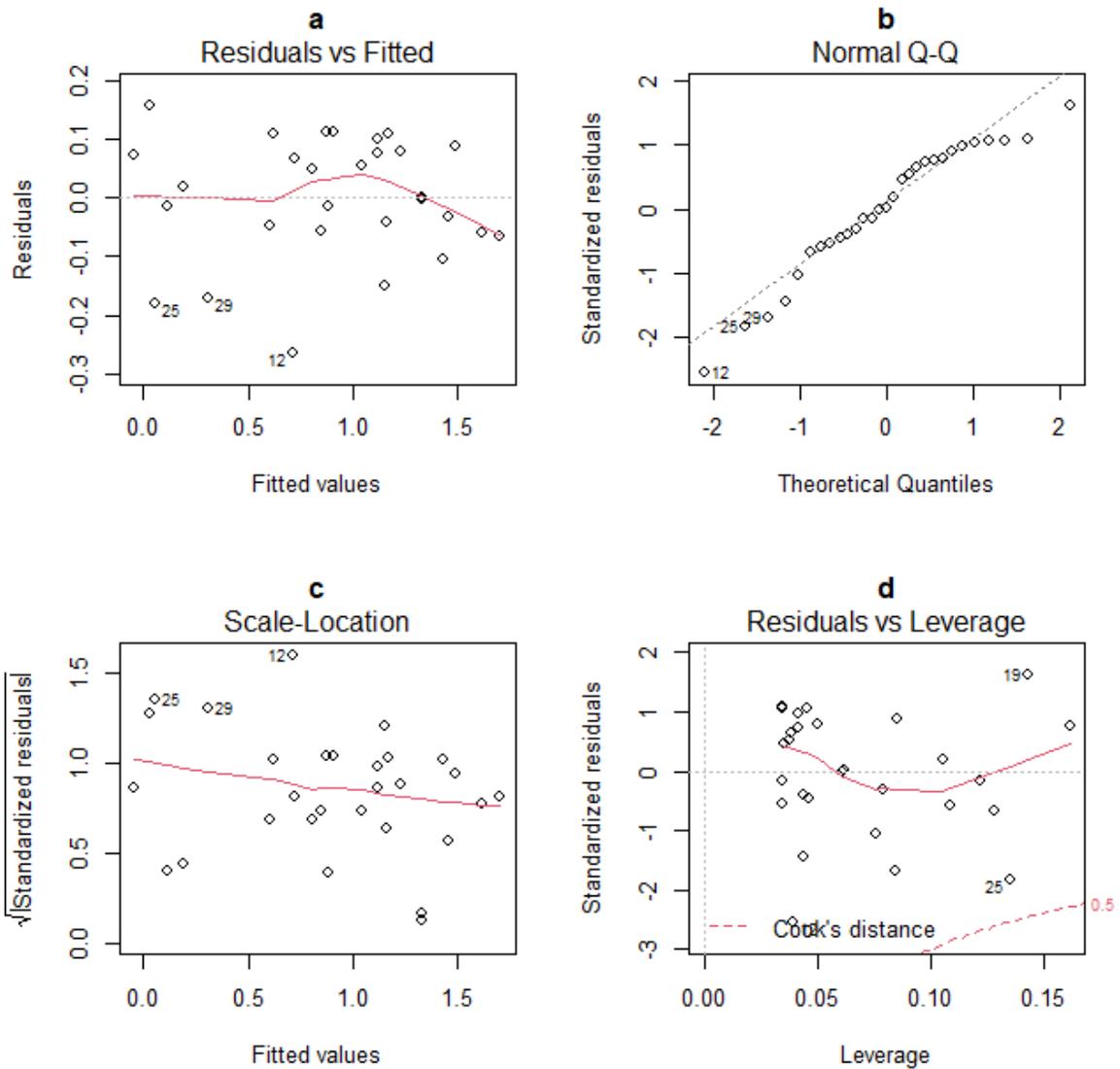
### Anexo 2: parámetros del modelo potencial para la estimación del peso seco foliar *Espeletia standleyana*.

Parámetro	Estimado	Error estándar	Estadístico	P. valor
(Intercepto)	-5.13691295	0.24169902	-21.2533464	2.17E-18
log(AF)	1.29962128	0.05187778	25.0515977	3.15E-20

### Anexo 3: Pruebas de validaciones del modelo potencial para la estimación del área foliar.

Prueba	Test	Estadístico	Valor	P	Correlación
Normalidad de residuos	Shapiro-Wilk	W	0.94101	0.1065	
Homocedasticidad de residuos	Breusch-Pagan	BP	2.2778	0.1312	
Autocorrelación de residuos	Durbin-Watson	D-W	2.176724	0.65	-0.1302316

### Anexo 4: Representación visual de las validaciones del modelo potencial en *Espeletia standleyana* para la estimación del peso seco foliar.



**Validación del modelo Peso Seco Foliar vs Área foliar de *Espeletiopsis santanderensis*.**

**Anexo 5: Comparación de modelos simples para la estimación del peso seco en función del área foliar *Espeletiopsis santanderensis*.**

Modelo	r.squared	adj.r.squared	sigma	statistic	p.value	df	logLik	AIC	BIC	deviance	df.residual	nobs
Líneal	0.898	0.894	0.035	246.492	2.08E-15	1	59.244	-112.489	-108.285	0.034	28	30
Exponencial	0.755	0.746	0.264	86.126	4.87E-10	1	-1.603	9.205	13.409	1.955	28	30
Logarítmico	0.761	0.753	0.053	89.279	3.31E-10	1	46.489	-86.978	-82.774	0.079	28	30
Potencial	0.891	0.887	0.176	228.214	5.47E-15	1	10.528	-15.056	-10.853	0.871	28	30

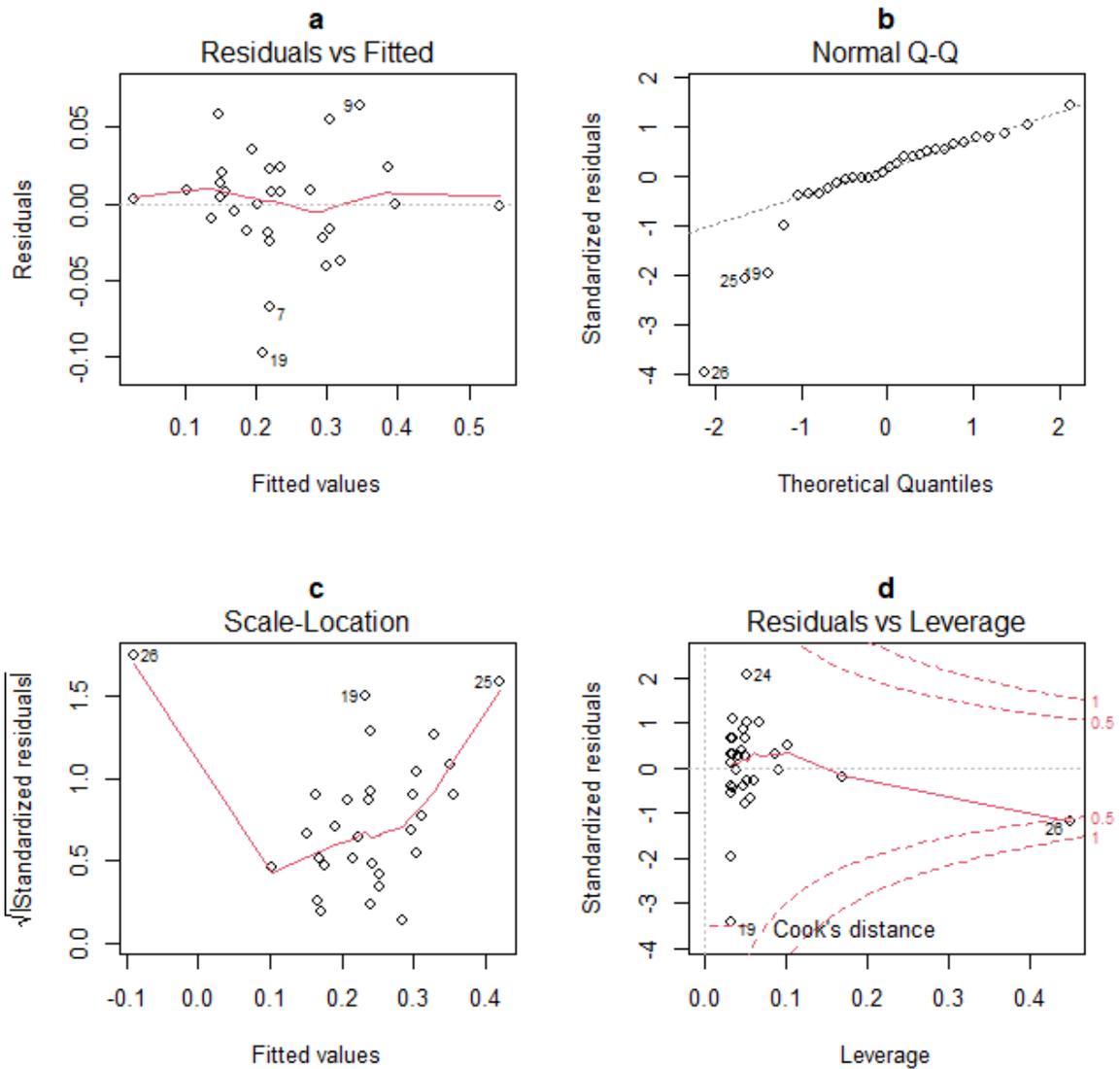
**Anexo 6: Parámetros del modelo lineal para la estimación del peso seco *Espeletiopsis santanderensis*.**

Parámetro	Estimado	Error estándar	Estadístico	p.valor
(Intercepto)	- 0.02243314	0.01758826	- 1.27546103	0.21262709
AF	0.02410485	0.00153534	15.7000516	2.08E-15

**Anexo 7: Validaciones del modelo lineal para la estimación del peso seco en *Espeletiopsis santanderensis*.**

Prueba	Test	Estadístico	Valor	P	Correlación
Normalidad de residuos	Shapiro-Wilk	W	0.95096	0.1794	
Homocedasticidad de residuos	Breusch-Pagan	BP	0.073988	0.7856	
Autocorrelación de residuos	Durbin-Watson	D-W	1.744058	0.454	0.0827444

**Anexo 8: Representación visual de las validaciones del modelo potencial en *Espeletiopsis santanderensis* para la estimación del peso seco foliar.**



**Anexo 9: Validaciones de la modelación de la biomasa foliar de *Espeletia standleyana***

<i>r.squared</i>	<i>adj.r.squared</i>	<i>sigma</i>	<i>statistic</i>	<i>p.value</i>	<i>df</i>	<i>logLik</i>	<i>AIC</i>	<i>BIC</i>	<i>deviance</i>	<i>df.residual</i>	<i>nobs</i>
0.989	0.988	19.901	1187.923	4.83E-27	2	-130.710	269.420	275.025	10692.904	27.000	30.000

**Anexo 10: Parámetros del modelo para estimar el área foliar.**

Parámetro	Estimado	Error estándar	Estadístico	Pvalor
(Intercepto)	-78.3146749	10.23256783	-7.65347234	3.12E-08
IAF	220.351812	5.435178648	40.541779	1.00E-25

<b>Peso seco Promedio Foliar</b>	<b>44.3631088</b>	<b>3.146869844</b>	<b>14.0975353</b>	<b>5.72E-14</b>
----------------------------------	-------------------	--------------------	-------------------	-----------------

**Anexo 11: Pruebas de validación del modelo lineal múltiple que explica la biomasa foliar.**

<b>Prueba</b>	<b>Test</b>	<b>Estadístico</b>	<b>Valor</b>	<b>P</b>	<b>Correlación</b>
<b>Normalidad de residuos</b>	<b>Shapiro-Wilk</b>	<b>W</b>	<b>0.94954</b>	<b>0.1644</b>	
<b>Homocedasticidad de residuos</b>	<b>ANOVA 1-2</b>	<b>F</b>	<b>0.041</b>	<b>0.841</b>	
<b>Autocorrelación de residuos</b>	<b>Durbin-Watson</b>	<b>D-W</b>	<b>2.272145</b>	<b>0.458</b>	<b>-0.1587825</b>

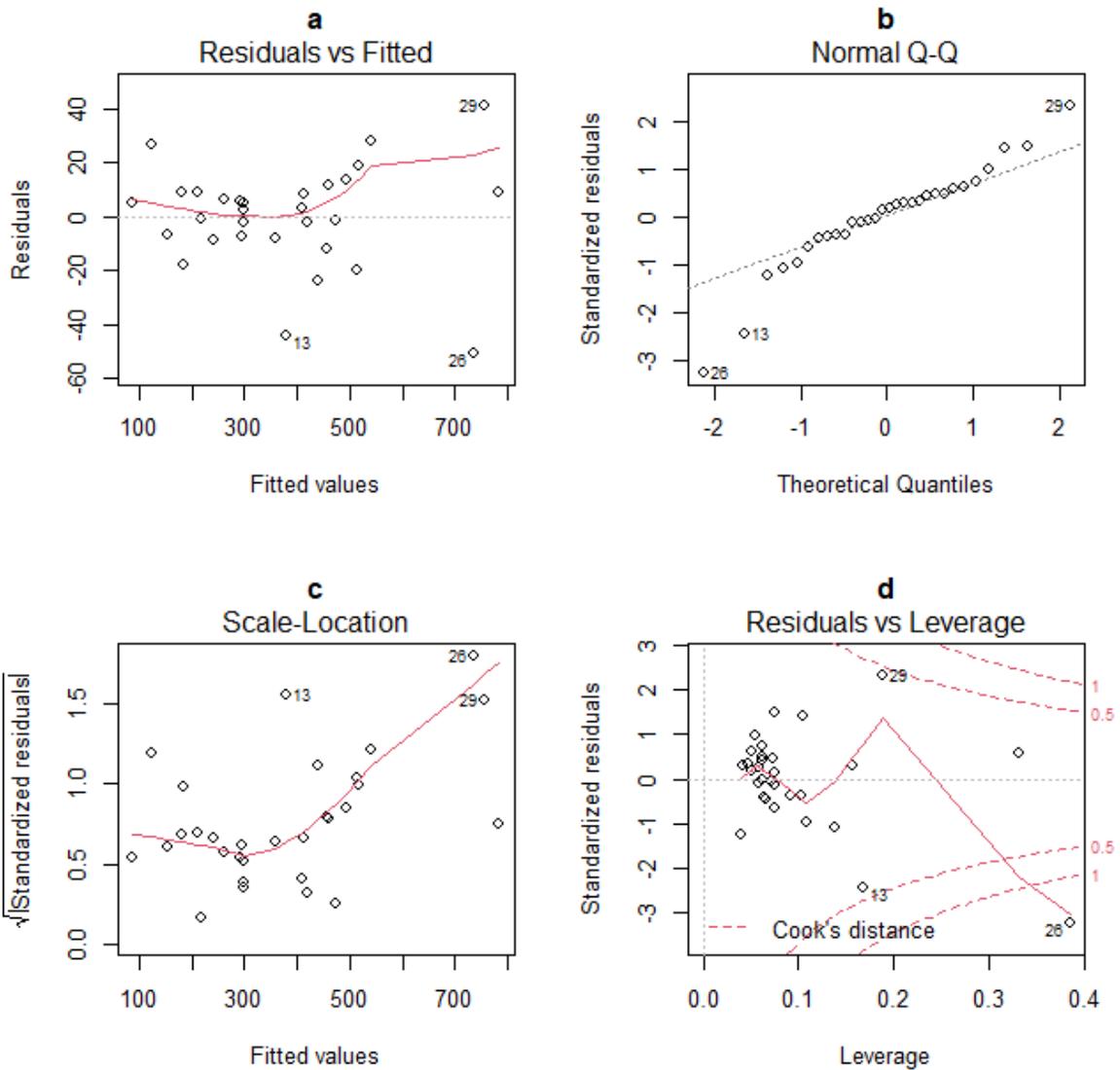
**Anexo 12 : Diagnósticos de colinealidad parte 1.**

<b>Valor propio</b>	<b>Índice de condición</b>	<b>Intercepto</b>	<b>IAF</b>	<b>SECO</b>
<b>2.77828184</b>	<b>1</b>	<b>0.01539416</b>	<b>0.01756485</b>	<b>0.02332455</b>
<b>0.14080217</b>	<b>4.4420504</b>	<b>0.06076421</b>	<b>0.29432579</b>	<b>0.91405499</b>
<b>0.080916</b>	<b>5.8596403</b>	<b>0.92384164</b>	<b>0.68810936</b>	<b>0.06262046</b>

**Anexo 12: Diagnósticos de colinealidad parte 2**

<b>Variables</b>	<b>Tolerancia</b>	<b>VIF</b>
<b>IAF</b>	<b>0.91540076</b>	<b>1.0924177</b>
<b>SECO</b>	<b>0.91540076</b>	<b>1.0924177</b>

**Anexo 13: Representación visual de las validaciones del modelo para la estimación de la biomasa foliar de *Espeletia standleyana*.**



**Anexo 14: Validaciones del modelo para la estimación de la biomasa foliar de *Espeletiopsis santanderensis*.**

<i>r.squared</i>	<i>adj.r.squared</i>	<i>sigma</i>	<i>statistic</i>	<i>p.value</i>	<i>df</i>	<i>logLik</i>	<i>AIC</i>	<i>BIC</i>	<i>deviance</i>	<i>df.residual</i>	<i>nobs</i>
0.998	0.998	4.934	17255.888	1.99E-39	1	-86.399	178.798	182.900	657.182	27	29

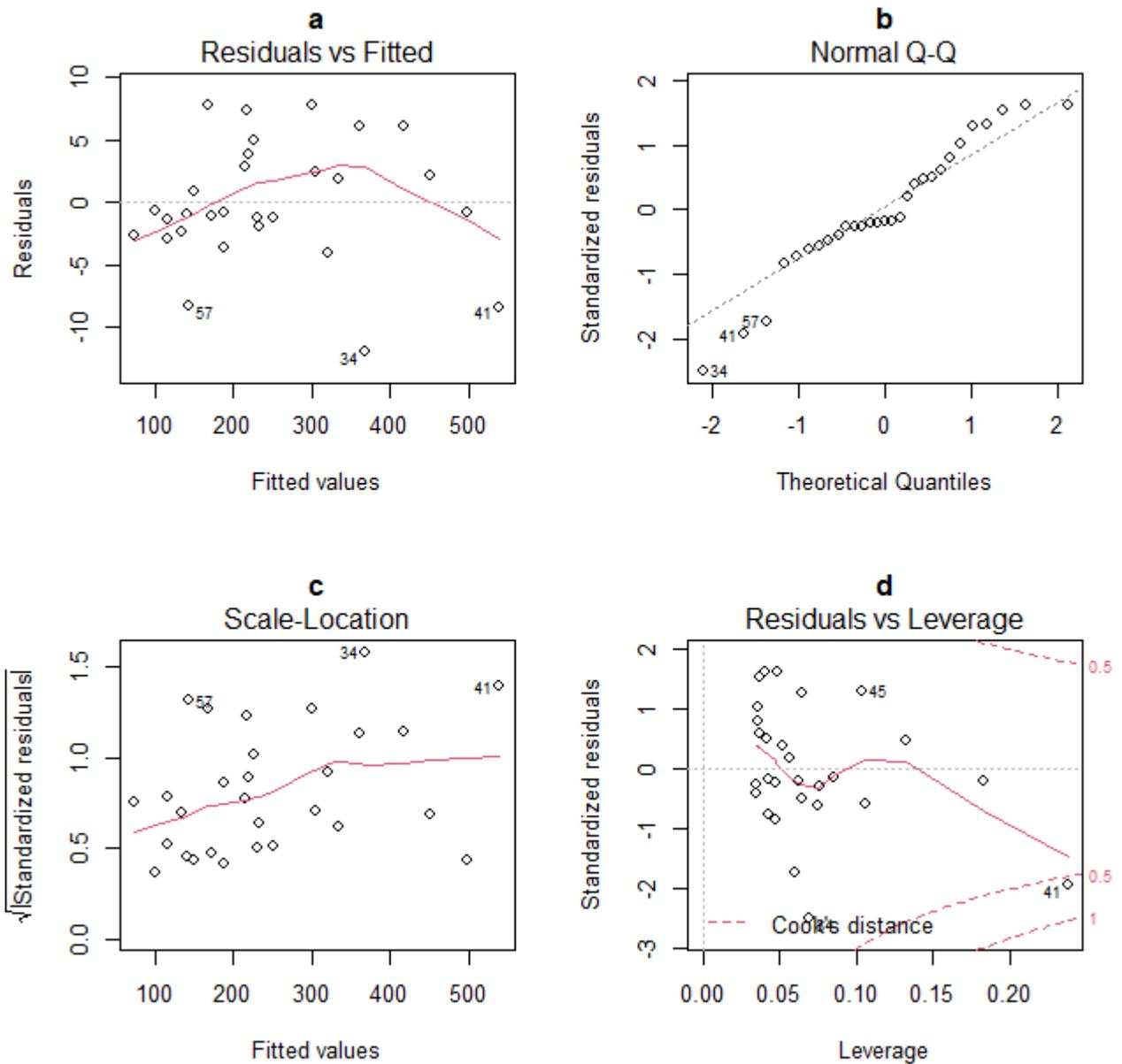
**Anexo 15: Parámetros del modelo para estimación de la biomasa foliar en *Espeletiopsis santanderensis*.**

Parámetro	Estimado	Error estándar	Estadístico	P.valor
(Intercepto)	-4.75764649	2.12593164	-2.23791132	0.03367439
IAF	223.619782	1.70232142	131.361668	1.99E-39

**Anexo 16: Pruebas de validaciones del modelo para la estimación de la biomasa foliar en *Espeletiopsis santanderensis*.**

<b>Prueba</b>	<b>Test</b>	<b>Estadístico</b>	<b>Valor</b>	<b>P</b>	<b>Correlación</b>
<b>Normalidad de residuos</b>	<b>Shapiro-Wilk</b>	<b>W</b>	<b>0.95472</b>	<b>0.2421</b>	
<b>Homocedasticidad de residuos</b>	<b>Breusch-Pagan</b>	<b>BP</b>	<b>2.8907</b>	<b>0.08909</b>	
<b>Autocorrelación de residuos</b>	<b>Durbin-Watson</b>	<b>D-W</b>	<b>2.569019</b>	<b>0.106</b>	<b>-0.3046486</b>

**Anexo 17: representación visual de las validaciones del modelo para la estimación de la biomasa foliar en *Espeletiopsis santanderensis*.**



**Anexo 18: Validación del modelo humedad relativa vs temperatura en el micrositio de *Espeletia standleyana*.**

<i>r.squared</i>	<i>adj.r.squared</i>	<i>sigma</i>	<i>statistic</i>	<i>p.value</i>	<i>df</i>	<i>logLik</i>	<i>AIC</i>	<i>BIC</i>	<i>deviance</i>	<i>df.residual</i>	<i>nobs</i>
0.930	0.930	0.093	5135.718	4.12E-225	1	371.108	-	-	3.354	386	388
							736.217	724.334			

**Anexo 19: Parámetros del modelo HR vs T en el micrositio de *Espeletia standleyana*.**

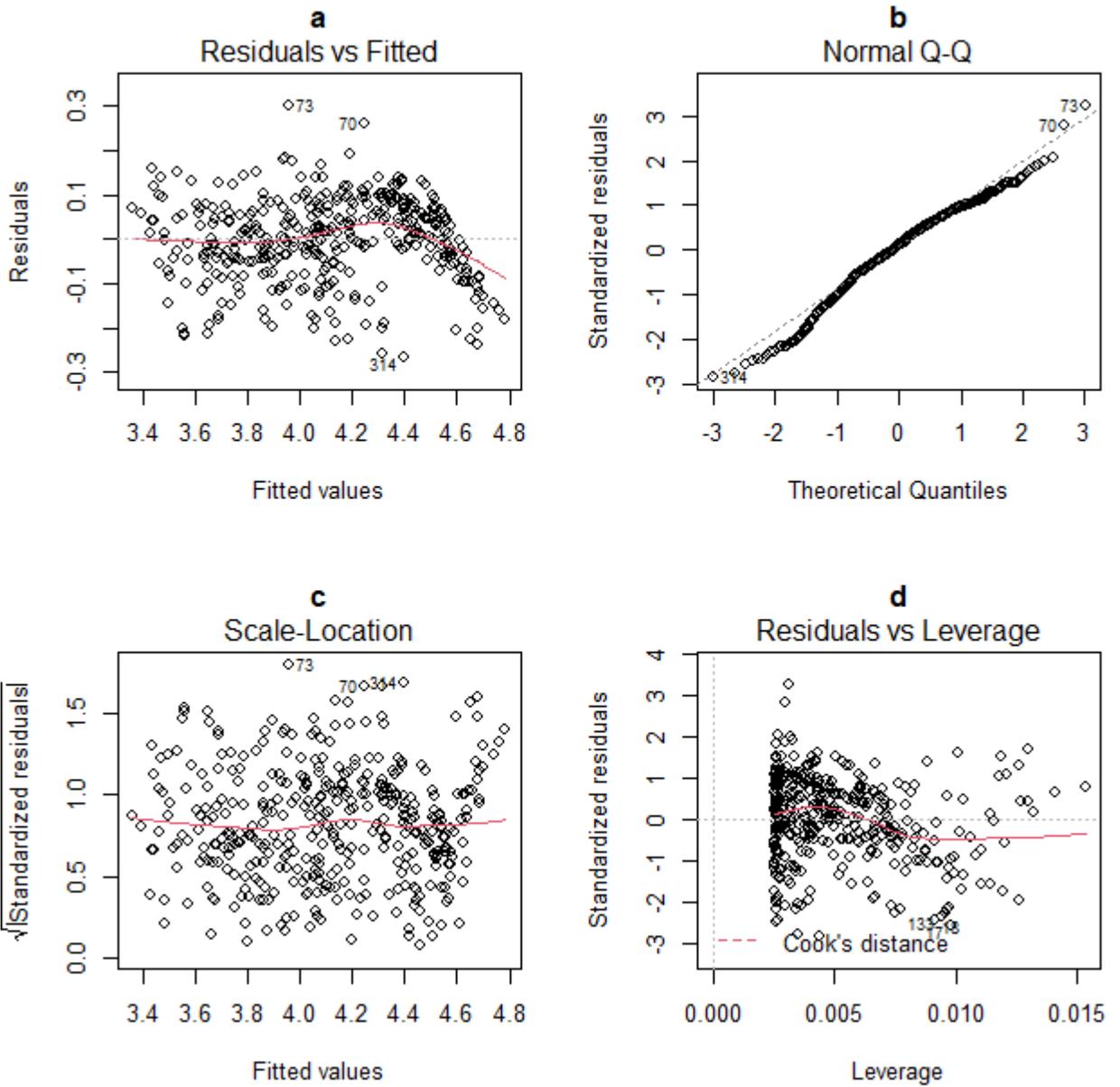
Parámetro	Estimado	Erro estándar	Estadístico	P.valor
-----------	----------	---------------	-------------	---------

<b>(Intercepto)</b>	<b>4.90140854</b>	<b>0.01195822</b>	<b>409.877744</b>	<b>&lt;&lt;2.2E-16</b>
<b>Anova\$TED</b>	<b>-0.04791648</b>	<b>0.00066863</b>	<b>-71.6639259</b>	<b>4.12E-225</b>

**Anexo 20: Pruebas de validaciones del modelo HR vs T en el micrositio de *Espeletia standleyana***

<b>Prueba</b>	<b>Test</b>	<b>Estadístico</b>	<b>Valor</b>	<b>P</b>	<b>Correlación</b>
<b>Normalidad de residuos</b>	<b>Kolmogorov-Smirnov</b>	<b>D</b>	<b>0.53866</b>	<b>0.9254</b>	
<b>Homocedasticidad de residuos</b>	<b>Breusch-Pagan</b>	<b>BP</b>	<b>0.02807</b>	<b>0.8669</b>	
<b>Autocorrelación de residuos</b>	<b>Durbin-Watson</b>	<b>D-W</b>	<b>0.3389003</b>	<b>0</b>	<b>0.8296149</b>

**Anexo 21: Representación visual de las validaciones del modelo HR vs T en el micrositio *Espeletia standleyana*.**



**Anexo 22: Validación del modelo HR vs T en el micrositio de *Espeletiopsis santanderensis*.**

<i>r.squared</i>	<i>adj.r.squared</i>	<i>sigma</i>	<i>statistic</i>	<i>p.value</i>	<i>df</i>	<i>logLik</i>	<i>AIC</i>	<i>BIC</i>	<i>deviance</i>	<i>df.residual</i>	<i>nobs</i>
0.713	0.713	0.094	960.818	8.63E-107	1	367.439	-728.877	-716.994	3.418	386	388

**Anexo 23: Parámetros del modelo HR vs T en el micrositio de *Espeletiopsis santanderensis*.**

<b>Parámetro</b>	<b>Estimado</b>	<b>Error Estándar</b>	<b>Estadístico</b>	<b>P.valor</b>
<b>(Intercept)</b>	<b>4.83261782</b>	<b>0.01690389</b>	<b>285.887894</b>	<b>&lt;&lt;2.2E-16</b>
<b>Anova\$TESD</b>	<b>-0.04217252</b>	<b>0.00136053</b>	<b>-30.9970723</b>	<b>8.63E-107</b>

**Anexo 24: Pruebas de validaciones del modelo HR vs T en el micrositio *Espeletiopsis santanderensis*.**

Prueba	Test	Estadístico	Valor	P	Correlación
Normalidad de residuos	Kolmogorov-Smirnov	D	0.6134	0.7763	
Homocedasticidad de residuos	Breusch-Pagan	BP	6.2113	0.01269	
Autocorrelación de residuos	Durbin-Watson	D-W	0.2903488	0	0.8539795

**Anexo 25: Representación visual de las validaciones del modelo HR vs T en en micrositio de *Espeletiopsis santanderensis*.**

