

**Variación Morfofuncional en *Espeletia santanderensis* A.C. Sm. en Respuesta a
Condiciones Ambientales a lo largo de un gradiente Altitudinal en un Páramo de Colombia**

Duvan Andres Hernandez Rodriguez

1.006.441.530

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Universidad de Pamplona

Pamplona, Norte de Santander, Colombia

2021

**Variación Morfofuncional en *Espeletia santanderensis* A.C. Sm. en Respuesta a
Condiciones Ambientales a lo largo de un gradiente Altitudinal en un Páramo de Colombia**

Estudiante

Duvan Andres Hernandez Rodriguez

Trabajo de grado presentado para optar por el título de

BIÓLOGO

Director

B.Sc. M.Sc. Luis Roberto Sánchez Montano

Codirector

B.Sc. M.Sc. Diego Rolando Gutiérrez

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Universidad de Pamplona

Pamplona, Norte de Santander, Colombia

2021

Dedicatoria

“Yo caería dichosamente rendido ante tus pies, y siendo vencido me sentiría vencedor, porque rendirse ante tan extraordinaria naturaleza no es una vergüenza, sino más bien un privilegio”

-Alejandro Hernandez.

Te amo madre bella.

“Todos ustedes pueden ver fácilmente las incontables estrellas que alegres o tristes brillan en la oscuridad de la noche, yo las veo brillar en el día también, porque puedo ver todas las cosas que a los ojos de los hombres se ocultan.

Un universo habita en un grano minúsculo de arena, y es ignorado por todos, en cambio yo logro apreciar cada uno de sus soles y planetas.

Si fueses un buen lector, podrías leer toda la historia universal en los petalos marchitos de una flor, comprenderías entonces, que nunca jamás ha existido un principio, ni existirá nunca jamás un final, la palabra siempre, tendría por fin significado, comprenderías también que el pasado alguna vez futuro y que el futuro solo es un pasado que aún no hemos vivido.

Es el presente donde todo acontece, la vida y la muerte bailan solo en el ahora, no hay nadie que este muriendo en el pasando, ni tampoco nadie que esté viviendo en el futuro.”

-Alejandro Hernandez.

Duvan, nunca olvides vivir siempre en el presente...

Agradecimientos

En primera medida agradezco a mi madre y hermanos por toda su compañía, paciencia, cariño y apoyo incondicional prestado a lo largo de toda mi carrera.

Quiero agradecer a mis amigos y tutores M.Sc. Luis Roberto Sánchez por adentrarme y alentarme al estudio de las plantas y los ecosistemas de paramo. M.Sc. Diego Rolando Gutiérrez por toda su enseñanza y apoyo brindado a lo largo de mi carrera. Mi total aprecio y gratitud.

Agradezco a mis evaluadores Fermín Rada y Ph.D Felipe Benavides por su tiempo, consejos y enseñanza brindada.

Agradezco a los profesores Fredy Solano y Yolanda Rico, quienes facilitaron el ingreso a la Universidad y al laboratorio de Control de Calidad, así como al apoyo brindado en el procesamiento del material biológico y edáfico.

Agradezco a la profesora M.Sc. Patricia Ochoa Reyes y al profesor Ph.D Miguel Antonio Murcia Rodríguez por todo el aprendizaje y orientación brindada en el entendimiento de la estadística y fisiología vegetal.

A Don Francisco y Don Heliodoro por permitirme realizar este trabajo en sus predios y sus ganas de preservar la naturaleza.

Agradezco a mis amigos Janpier Santiago Rivera y Jimmy Erney Reyes por sus consejos, cariño, enseñanza y toda la ayuda brindada a lo largo de estos 5 años, de todo corazón muchísimas gracias.

A todas las personas que me brindaron una mano amiga a lo larga de la carrera, MIL GRACIAS!!!

Resumen

Se determinó la variación morfológica, funcional y de biomasa fotosintética en cuatro poblaciones de *Espeletia santanderensis* a lo largo de un gradiente altitudinal entre 2620 y 3490 m s.n.m., en el páramo azonal Filo de Borrero y el páramo de Tierra Negra, Pamplona-Colombia. Se midieron ocho rasgos morfológicos, dos funcionales y la biomasa fotosintética (BF). Además de realizar mediciones de pH, porcentaje de humedad y materia orgánica del suelo (%HS, %MO). Se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) en todas las variables morfológicas, en el área foliar específica y BF, así como en las variables edáficas medidas. *E. santanderensis* habita ambientes contrastantes: Condiciones de sombra y baja disponibilidad de agua a 2620 m, un suelo más húmedo y con mayor intensidad lumínica a 3110 m, un ambiente más seco y con mayor intensidad lumínica que el anterior a 3250 m y, por último, suelos húmedos con bajas temperaturas y alta intensidad lumínica a 3490 m. Se observó un aumento en el área foliar específica en plantas ubicadas a la sombra de helechos en relación a plantas que se encontraron expuestas. En los tres puntos de la localidad del páramo de Tierra Negra se encontró una reducción en el área foliar y cobertura de la roseta a medida que se alcanzó mayores altitudes, además de exhibir una menor área foliar específica bajo circunstancias de poca disponibilidad de agua. Por otro lado, el índice de área foliar se mantuvo similar a lo largo de los diferentes puntos de muestreo y, la biomasa fotosintética exhibió su valor más alto a 3250 m de altitud. Lo anterior permitió comprobar que *E. santanderensis* presenta una alta variabilidad morfofuncional que le permite soportar las diferentes condiciones ambientales en las que se encuentra.

Palabras clave: Área foliar específica, Andes colombianos, biomasa fotosintética, variación morfológica, variación funcional.

Tabla de contenido

1.	INTRODUCCIÓN.....	11
2.	MARCO REFERENCIAL	14
2.1.	ECOSISTEMAS DE PÁRAMO.....	14
2.1.1.	<i>Clasificación del páramo.....</i>	14
2.1.2.	<i>Características del páramo.....</i>	15
2.1.3.	<i>Importancia de los ecosistemas de páramo.....</i>	16
2.2.	GENERO <i>ESPELETIA</i>	16
2.3.	GRADIENTE ALTITUDINAL.....	17
2.3.1.	<i>Cambio en variables meteorológicas</i>	18
2.3.2.	<i>Cambios en las características edáficas.....</i>	18
2.3.3.	<i>Variación en rasgos morfológicos, funcionales y de biomasa</i>	18
3.	OBJETIVOS.....	21
3.1.	OBJETIVO GENERAL.....	21
3.2.	OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	21
4.	MATERIALES Y MÉTODOS	22
4.1.	ÁREA DE ESTUDIO	22
4.2.	OBJETO DE ESTUDIO.....	23
4.2.1.	<i>Espeletia santanderensis A.C. Sm.....</i>	23
4.3.	DISEÑO EXPERIMENTAL.....	24
4.3.1.	<i>Variación en las condiciones edáficas</i>	24
4.3.2.	<i>Variación en atributos morfológicos</i>	24
4.3.3.	<i>Variación en la biomasa fotosintética (BF).....</i>	26
4.3.4.	<i>Variación en rasgos funcionales.....</i>	27
4.4.	ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	28

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

5. RESULTADOS.....	30
5.1. VARIACIÓN EN LAS CONDICIONES EDÁFICAS	30
5.2. VARIACIÓN EN ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS	31
5.3. VARIACIÓN EN ATRIBUTOS FUNCIONALES Y DE BF	34
5.3.1. Relación entre variables morfológicas por altitud	34
5.3.2. Variación en atributos funcionales.....	34
5.3.3. Variación en la biomasa fotosintética.....	36
5.4. RELACIÓN ENTRE VARIABLES EDÁFICAS, MORFOLÓGICAS, FUNCIONALES Y DE BIOMASA EN EL GRADIENTE ALTITUDINAL.....	36
5.4.1. Correlación entre variables.....	37
5.4.2. Modelación de las variables morfológicas, funcionales y de biomasa.	37
6. DISCUSIÓN	39
6.1. VARIACIÓN DE LAS CONDICIONES AMBIENTALES EN EL GRADIENTE ALTITUDINAL.....	39
6.1.1. Condiciones ambientales a 2620 m.....	39
6.1.2. Condiciones ambientales a 3110 m.....	40
6.1.3. Condiciones ambientales a 3250 m.....	41
6.1.4. Condiciones ambientales a 3490 m.....	42
6.2. VARIACIÓN EN LOS ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS	43
6.2.1. Respuestas de <i>E. santanderensis</i> a las condiciones ambientales de 2620 m	43
6.2.2. Respuestas de <i>E. santanderensis</i> a las condiciones ambientales de 3110 m	44
6.2.3. Respuestas de <i>E. santanderensis</i> a las condiciones ambientales de 3250 m	45
6.2.4. Respuestas de <i>E. santanderensis</i> a las condiciones ambientales de 3490 m	46
6.3. VARIACIÓN DEL ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR (IAF) Y LA BIOMASA FOTOSINTÉTICA (BF).....	47
6.4. CONSIDERACIONES FINALES SOBRE <i>E. SANTANDERENSIS</i> Y SU VARIABILIDAD.	47
7. CONCLUSIONES	50

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN <i>E. santanderensis</i>	8
8. RECOMENDACIONES.....	51
9. REFERENCIAS	52
10. ANEXOS	65

Lista de tablas

<i>Tabla 1. Resultados de la prueba ANOVA y ANOVA de Welch para variables edáficas.....</i>	<i>29</i>
<i>Tabla 2. Resultados de la prueba ANOVA y ANOVA de Welch para las variables morfológicas.....</i>	<i>30</i>
<i>Tabla 3. Resumen de ecuaciones que modelan $AF \sim LH + AH$ para cada altitud.....</i>	<i>33</i>
<i>Tabla 4. Resultados de la prueba ANOVA y ANOVA de Welch para variables funcionales y biomasa.....</i>	<i>34</i>
<i>Tabla 5. Resultados de la prueba de correlación de Spearman.</i>	<i>37</i>
<i>Tabla 6. Resultados del GLM utilizando el criterio PS</i>	<i>37</i>

Lista de figuras

<i>Figura 1. Ubicación del área de estudio, Páramo de Tierra Negra y El Filo de Borrero. Páramo perteneciente al complejo de páramos Jurisdicciones, Santurban y Berlín. Fuente: Elaboración propia.....</i>	<i>20</i>
<i>Figura 2. Espeletia santanderensis, acompañada en campo por Espeletia sanchezii. Fuente: Hernandez, 2021.....</i>	<i>21</i>
<i>Figura 3. Tratamiento de las muestras edáficas. A) Muestreo a 10 cm. B) Peso de suelo. C) Secado a 105°C x 24h. D) Medición de pH. E) Calcinación a 550°C x 40 min.....</i>	<i>23</i>
<i>Figura 4. Medición y tratamiento de material vegetal. A) Rosetas de E. santanderensis. B) Medición en campo. C) hojas en bolsas ziploc. D) hojas escaneadas E) horno para secado de hojas. F) medición de PS.....</i>	<i>25</i>
<i>Figura 5. Análisis de pH, porcentaje de humedad de suelo (%HS) y el porcentaje de materia orgánica (%MO).....</i>	<i>29</i>
<i>Figura 6. Análisis del área foliar (AF), ancho de la hoja (AH), altura de la planta (AP), cobertura (Cb), densidad foliar (DF), largo de la hoja (LH), número de hojas (NH), peso seco de la hoja (PS). Las medias con letras diferentes exhiben diferencias significativas. MANOVA ($p < 0.001$, $N = 30$).....</i>	<i>31</i>
<i>Figura 7. Resumen de los modelos PS ~ AF para cada altitud.....</i>	<i>33</i>
<i>Figura 8. Análisis del área foliar total (AFT), biomasa fotosintética (BF), índice de área foliar (IAF), peso seco total (PST) y el área foliar específica (AFE).....</i>	<i>34</i>
<i>Figura 9. Punto de muestro a 2620 m en el Filo de Borrero. Fuente: Hernandez, 2021.....</i>	<i>41</i>
<i>Figura 10. Punto de muestreo a 3110 m. Matriz vegetal arbustal-pajonal. Fuentes: Hernandez, 2021.....</i>	<i>41</i>
<i>Figura 11. Punto de muestreo a 3250 m. Matriz vegetal de predominio pajonal.....</i>	<i>42</i>
<i>Figura 12. Punto de muestro a 3490 m. Vegetación predominante pajonal. Fuente: Hernandez, 2021.....</i>	<i>43</i>

1. Introducción

Las variaciones en la temperatura del aire, la radiación solar, las propiedades del suelo y el agua del ambiente, son factores que permiten observar cambios en la distribución de especies vegetales en regiones montañosas (Cavieres & Piper, 2004; Méndez, 2007). Así mismo, la exposición a laderas y la elevación montañosa son importantes para determinar las condiciones microclimáticas a lo largo del gradiente altitudinal (Guerrero-Campo *et al.*, 1999).

Estos factores son elementos causantes no solo de la renovación de especies vegetales sino también de las variaciones morfológicas y anatómicas dentro de una misma especie. Diferentes autores han reportado variaciones morfológicas como: la disminución del tamaño de la planta, la reducción en las láminas foliares, además de una tendencia a disminuir el área foliar específica y la biomasa conforme aumenta la altitud. Por otro lado, las plantas también exhiben un aumento en la longitud y densidad de los tricomas. Todas las previas modificaciones están dadas como respuesta al estrés hídrico, las bajas temperaturas, poca disponibilidad de nutrientes y altos niveles de radiación encontrados en altas elevaciones montañosas (Molina-Montenegro., 2008; He *et al.*, 2017; Takahashi & Matsuki., 2017; Midolo *et al.*, 2019; Alvarado *et al.*, 2020; Liu *et al.*, 2020; Kiełtyk., 2021)

Los páramos son ecosistemas tropicales de alta montaña, con gran importancia en procesos de almacenamiento y regulación del flujo hídrico (Hofstede, 2003). Además de exhiben una alta biodiversidad vegetal en donde se puede destacar a las plantas del género *Espeletia* (frailejones). Los frailejones son un grupo de plantas cruciales en la dinámica de los páramos ya que intervienen en funcionamiento hidrológico de estos ecosistemas (Cárdenas *et al.*, 2018) así como otorgan refugio, alimento y puntos de reproducción a insectos, aves y mamíferos (García & Vargas, 1991).

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

En la actualidad el efecto que presenta el cambio de las condiciones ambientales a lo largo del gradiente altitudinal sobre los rasgos morfo-anatómicos de las plantas ha venido tomando más interés para los investigadores en los últimos años (Alvarado *et al.*, 2020; Liu *et al.*, 2020; Kiełtyk., 2021). Estos trabajos permiten comprender como las plantas se adaptan a las condiciones ambientales diferenciales presentes a lo largo de gradientes de elevación. Además, esto nos da un acercamiento sobre las posibles respuestas de las plantas al cambio climático, especialmente en ambientes fríos de montaña (Theurillat & Guisan, 2001; Frei *et al.*, 2010).

A partir de lo anterior y teniendo en cuenta que *Espeletia santanderensis* es un frailejón endémico de los páramos de Norte de Santander y Santander – Colombia. que presenta una amplia distribución altitudinal (2500 a 4300 m s.n.m.) (Bernal *et al.*, 2019). Y en vista de la poca información bibliográfica que presenta la especie respecto a su comportamiento a lo largo del gradiente altitudinal se hace preciso preguntar:

¿Cuál es la variación de los atributos morfológicos, funcionales y de biomasa que presentan las poblaciones de E. santanderensis dispuestas a lo largo de un gradiente altitudinal?

¿Por qué los atributos morfológicos, funcionales y de biomasa presentan cambios en las poblaciones de E. santanderensis dispuestas a lo largo de un gradiente altitudinal?

Hipótesis

H01: Los atributos morfológicos, funcionales y de biomasa de las poblaciones de *Espeletia santanderensis* no exhiben cambios significativos a lo largo del gradiente altitudinal (2620-3110-3250-3490 m.s.n.m) presente en la cuenca del Pamplonita y Arauca, Norte de Santander – Colombia.

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

Ho2: Las características fisicoquímicas del suelo (pH, porcentaje de humedad y materia orgánica (PHS y PMO) vinculadas a cada población de *Espeletia santanderensis* no presenta cambios significativos a lo largo del gradiente altitudinal (2620-3110-3250-3490 m.s.n.m) presente en la cuenca del Pamplonita y Arauca, Norte de Santander –Colombia.

Ho3: Las características fisicoquímicas del suelo (pH, porcentaje de humedad y materia orgánica (PHS y PMO) no presenta ningún tipo de relación estadística con las variables morfológicas, funcionales y de biomasa a lo largo del gradiente altitudinal (2620-3110-3250-3490 m.s.n.m) presente en la cuenca del Pamplonita y Arauca, Norte de Santander –Colombia.

2. Marco Referencial

2.1. Ecosistemas de páramo

Los ecosistemas paramunos en los andes húmedos ecuatoriales se ubican en las zonas más elevadas de Colombia, Ecuador y Venezuela con algunos focos en centro américa en países como Costa Rica y Panamá, y, hacia el sur al norte del Perú. Su distribución se delimita desde el Norte de Colombia en el Macizo de Santa Marta con latitud 11° N (Monasterio, 1980), hasta el norte del Perú latitud 8° S (Cuatrecasas, 1968). En Colombia los páramos ocupan una extensión de 19.254 Km² distribuidas a lo largo de las tres cordilleras y en la Sierra Nevada de Santa Marta, lo que corresponde a un 49% de los páramos del mundo y al 2% de la extensión continental del país (Rivera & Rodriguez, 2011).

Por otro lado, Los páramos constituyen la última franja de vegetación situada desde los 2800 m s.n.m. por encima del bosque altoandino hasta los 4700 m s.n.m. por debajo de las nieves perpetuas (Alarcon *et al.*, 2018). Sin embargo, esta delimitación es muy cambiante, debido a la eliminación de cobertura vegetal por actividad humana, o por la baja precipitación que causa la ausencia total o parcial del bosque (Smith, 1994).

2.1.1. Clasificación del páramo

Desde la perspectiva de socioecosistema, los páramos pueden abarcar diversas coberturas que permiten una clasificación del mismo. Localizando zonas de transición dentro de la franja de 2800 a 3400 m, que cubre el ecotono de bosque altoandino y páramo bajo, con presencia de estructuras arbóreas y arbustivas. Seguido el páramo alto dentro de la franja de 3500 a 4000 m, con predominio de frailejones y chuscales inmersos en una matriz de pajonales. Y continúa el superpáramo que comprende la franja de 4000 a 4700 m, caracterizado por la prevalencia de

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

sustrato rocoso. Así mismo se adicionan el páramo azonal y los páramos antropizados, muy modificados por actividades humanas (Diazgranados, 2013).

Por otra parte, se puede clasificar el páramo desde su topografía, exposición al viento y condiciones climáticas en: páramos atmosféricamente húmedos y atmosféricamente secos. Siendo lo último un factor determinante en la ubicación altitudinal de cada una de las zonas descritas anteriormente. En vertientes húmedas la zona de transición entre el bosque y el páramo puede ser a mayor elevación en comparación con la vertiente seca (Van der Hammen & Cleef, 1986).

2.1.2. Características del páramo

Los páramos exhiben condiciones climáticas, edáficas y geomorfológicas muy especiales que limitan la presencia de las especies que han logrado adaptarse a este ecosistema (Vargas, 1996). Dentro de las características climáticas se tiene, la poca alteración de la temperatura media anual pero la alta variabilidad térmica diaria con un clima que: “es invierno cada noche y verano cada día” (Hedberg, 1964). El anterior atributo es el más determinante y que ejerce un mayor efecto sobre la evolución de la vegetación del páramo (Smith & Young, 1987). Adicionalmente presenta elevada radiación de onda corta, fuertes vientos, baja presión atmosférica, disminución en la presión parcial del O₂ y CO₂ y, además, en época seca las fuertes heladas, las cuales incrementan en frecuencia con la altitud (Lauer, 1979; Vargas, 1996).

Por otra parte, los suelos relativamente jóvenes y poco desarrollados, toman grandes cantidades de agua, pero son pobres en nutrientes y generalmente ácidos (Baruch & Smith, 1979; Vargas, 1996; Cleef, 2013). Los anteriores son los atributos causantes del lento crecimiento y desarrollo, la poca productividad primaria, la baja tasa de descomposición de materia muerta,

difícil absorción radicular de nutrientes, severas quemaduras de las plantas y el largo tiempo que toma la sucesión (Castaño, 1995; Luteyn *et al.*, 1999; Cleef, 2013).

2.1.3. Importancia de los ecosistemas de páramo

Los páramos presentan una relevancia fundamental, ya que, por un lado, muestran una alta diversidad y, por otro lado, a partir de sus características geomorfológicas, hidrológicas y bióticas suministran valiosos servicios ambientales, como la captación, almacenamiento y regulación del flujo de agua, captura y almacenamiento de carbono por parte del suelo, con lo que se disminuye el efecto del calentamiento global (Hofstede, 2003).

2.2. Género *Espeletia*

A nivel taxonómico, el género *Espeletia* se ubica dentro de la familia Asteraceae, tribu Millerieae y la subtribu Espeletiinae Cuatrec (Cuatrecasas, 2013). Esta subtribu compuesta hasta hace poco por 8 géneros como lo son: *Carramboa* Cuatrec., *Coespeletia* Cuatrec., *Espeletia* Mutis ex Bonpl., *Espeletiopsis* Cuatrec., *Libanothamnus* Ernst, *Ruilopezia* Cuatrec., *Tamania* Cuatrec y *Paramiflos* Cuatrec. (Cuatrecasas, 1976; 1995). Recientemente varios autores critican dicha clasificación y proponen nuevamente integrarlos bajo el género *Espeletia*, quedando este como único género dentro de la subtribu y los demás géneros son considerados sinónimos heterotípicos (Mavárez, 2021). Lo anterior dado, por diferentes trabajos realizados en filogenética molecular (Diazgranados & Barber, 2017), metabólicoma (Padilla-González *et al.*, 2017) y filogenómica (Pouchon *et al.*, 2018; 2021). Que muestran que los géneros antes propuestos presentan un alto grado de polifilia y parafilia.

El género *Espeletia* presenta un total de 144 especies de las cuales 84 son para Colombia. Este grupo se caracteriza por: hojas dispuestas en espiral alrededor del tallo, forma obpiramidal a

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

prismática de las cipselas glabras y epaposas, flores fértiles de rayos hembra y flores de disco funcionalmente masculinas, involucro pluriseriado y palidez persistente del receptáculo, tallos gruesos y leñosos, estructura xeromorfa, formas de vida especializadas, y un número de cromosomas estático ($n= 19$) (Cuatrecasas, 1976; 2013).

Adicionalmente, su distribución altitudinal en la mayoría de las especies se centra en el cinturón de páramo bajo entre las elevaciones de 3200-3400 m, con excepción de *Espeletia neriifolius* a 1300 m (antes *Libanothamnus neriifolius*) y *Espeletia timotensis* a 4780 m (antes *Coespeletia timotensis*) (Diazgranados, 2012), indicando así el alto grado de plasticidad que pueden presentar algunas especies del género.

2.3. Gradiente Altitudinal

Los cambios que presentan diversas variables en función del aumento o disminución de la elevación es conocido como gradiente altitudinal. Es importante notar que estos cambios en características del entorno físico como: la temperatura, la precipitación, la presión atmosférica, la humedad, la radiación ultravioleta (UV), el viento y la geología suelen ser drásticos en cortas variaciones de altitud (Körner, 2007). Así mismo, atributos de tipo biótico como el número y tipo de polinizadores, herbívoros y competidores también presentan variación conforme cambia la elevación (Arroyo et al., 2017; Körner, 2021).

Los retos que proponen los gradientes altitudinales para las plantas, pueden ser solventados por medio de la plasticidad fenotípica y la modificación genética, permitiendo que algunas plantas presenten amplios rangos de distribución altitudinal (Gratani, 2014). Sin embargo, muchas especies presentan rangos altitudinales muy estrechos, lo que da lugar a diferentes tipos de

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

vegetación, así como a variaciones morfoanatómicas dentro de las especies en función del cambio altitudinal (Crausbay *et al.*, 2015; Laiolo & Obeso, 2017).

2.3.1. Cambio en variables meteorológicas

Si bien es cierto que en conjunto los cambios que presentan las variables ambientales a lo largo del gradiente altitudinal son condicionantes para la distribución de especies, es de destacar a la temperatura, ya que los cambios en esta variable llevan consigo un gran efecto sobre procesos bioquímicos y fisiológicos (Sibly & Calow, 1986). De manera general se observa una disminución en: temperatura, humedad relativa, presión atmosférica, así como un aumento en la radiación de onda corta y velocidad del viento conforme aumenta la altitud, aunque es de tener en cuenta que; la topografía local y la altura sobre el suelo pueden introducir cambios significativos sobre estas variables (Rolland, 2003; Strong *et al.*, 2011; Parada, 2020; Körner, 2021).

2.3.2. Cambios en las características edáficas

El fuerte impacto que tienen las características fisicoquímicas del suelo sobre la bioquímica y fisiología vegetal permiten señalarlo como una variable fundamental en el entendimiento de la distribución y variación morfoanatómica de las plantas (Takahashi & Matsuki 2017; Körner, 2021). Se ha logrado identificar un fuerte cambio en las características del suelo a medida que se aumenta en altitud. Atributos como la materia orgánica y humedad tienden al aumento conforme se llega a los puntos más altos y, por otro lado, el pH, nutrientes y conductividad disminuyen con la altitud (Cruzatty & Vollmann, 2012; Luo *et al.*, 2014; Huamán-Carrión *et al.*, 2021).

2.3.3. Variación en rasgos morfológicos, funcionales y de biomasa

Las condiciones ambientales contrastantes que se tienen en el gradiente altitudinal generan que las plantas modulen sus atributos estructurales por medio de cambios morfoanatómicos.

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

Dentro de la morfología se ha logrado observar que las plantas tienden a presentar una relación negativa con la altitud en variables como: la altura de la planta, largo, área y peso seco foliar (Paudel *et al.*, 2019; Liu *et al.*, 2020; Kiełtyk., 2021). Por otro lado, también se ha observado que las plantas exhiben una tendencia positiva con la altitud en atributos morfológicos como: el grosor del tallo y hojas, así como en la longitud y densidad de tricomas (Molina-Montenegro, 2008; Alvarado *et al.*, 2020; Liu *et al.*, 2020). En adición, rasgos funcionales como el área foliar específica y el índice de área foliar tienden a disminuir conforme se aumenta la altitud (Midolo *et al.*, 2019), además la biomasa se ha observado que exhibe el mismo comportamiento (Chapagain *et al.*, 2017).

Muchas de las veces la variación morfológica de las plantas son un reflejo de las condiciones ambientales en las que se encuentran. Permitiendo relacionar la altura de la planta con la temperatura del entorno, en donde las plantas presentan tallas menores en zonas con temperaturas bajas, déficit hídrico y alta radiación (Renzhong & Qiong, 2004; Fernández & Johnston, 2006; Guerin *et al.*, 2012). Así mismo se ha encontrado una relación entre una menor longitud y área foliar con ambientes secos y con poca disponibilidad de nutrientes (McDonald *et al.*, 2003; Scoffoni *et al.*, 2011). De igual forma, los efectos causados por los altos niveles de radiación, las bajas temperaturas y los fuertes vientos de la alta montaña pueden ser mitigados por un aumento en la densidad y longitud de los tricomas, además de valores bajos de área foliar específica (Molina-Montenegro, 2008; Ferreira & Torres, 2016). Por otro lado, suelos secos suelen relacionarse con valores bajos de área foliar específica (Poorter & Markesteijn, 2008).

Si bien es cierto que los anteriores son patrones que se dan en la mayoría de los casos, existen algunas especies que muestran variaciones diferenciales. Por ejemplo, algunas especies del género *Espeletia* tienden a un aumento de su talla conforme aumenta la altitud y esto como

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

respuesta a variaciones en la densidad poblacional de la especie, así como al déficit hídrico (Smith, 1980; 1981). De la misma forma trabajos realizados en *Taraxacum officinale* y *Phacelia secunda* evidencian un aumento en el tamaño de la planta y en el área foliar del individuo a medida que aumenta la altitud (Molina-Montenegro & Cavieres, 2010).

3. Objetivos

3.1. Objetivo general

Evaluar la variación morfofuncional y de biomasa fotosintética de *Espeletia santanderensis* A.C. Sm. a lo largo del gradiente altitudinal y su relación con variables físico-químicas del suelo presente en el páramo de Tierra Negra y Filo de Borrero, Pamplona-Colombia.

3.2. Objetivos específicos

- Determinar la variación morfológica de *E. santanderensis* A.C. Sm. a lo largo del gradiente altitudinal, por medio de la medición de la altura y cobertura de la planta, largo, ancho, área, peso fresco y peso seco foliar.
- Determinar la variación en la biomasa fotosintética de *E. santanderensis* A.C. Sm. a lo largo del gradiente altitudinal, por medio de la aplicación de modelos estadísticos peso seco/área foliar.
- Relacionar el gradiente altitudinal y las variables edáficas con las variaciones en la morfología y biomasa fotosintética de *E. santanderensis* A.C. Sm.

4. Materiales y Métodos

4.1. Área de Estudio

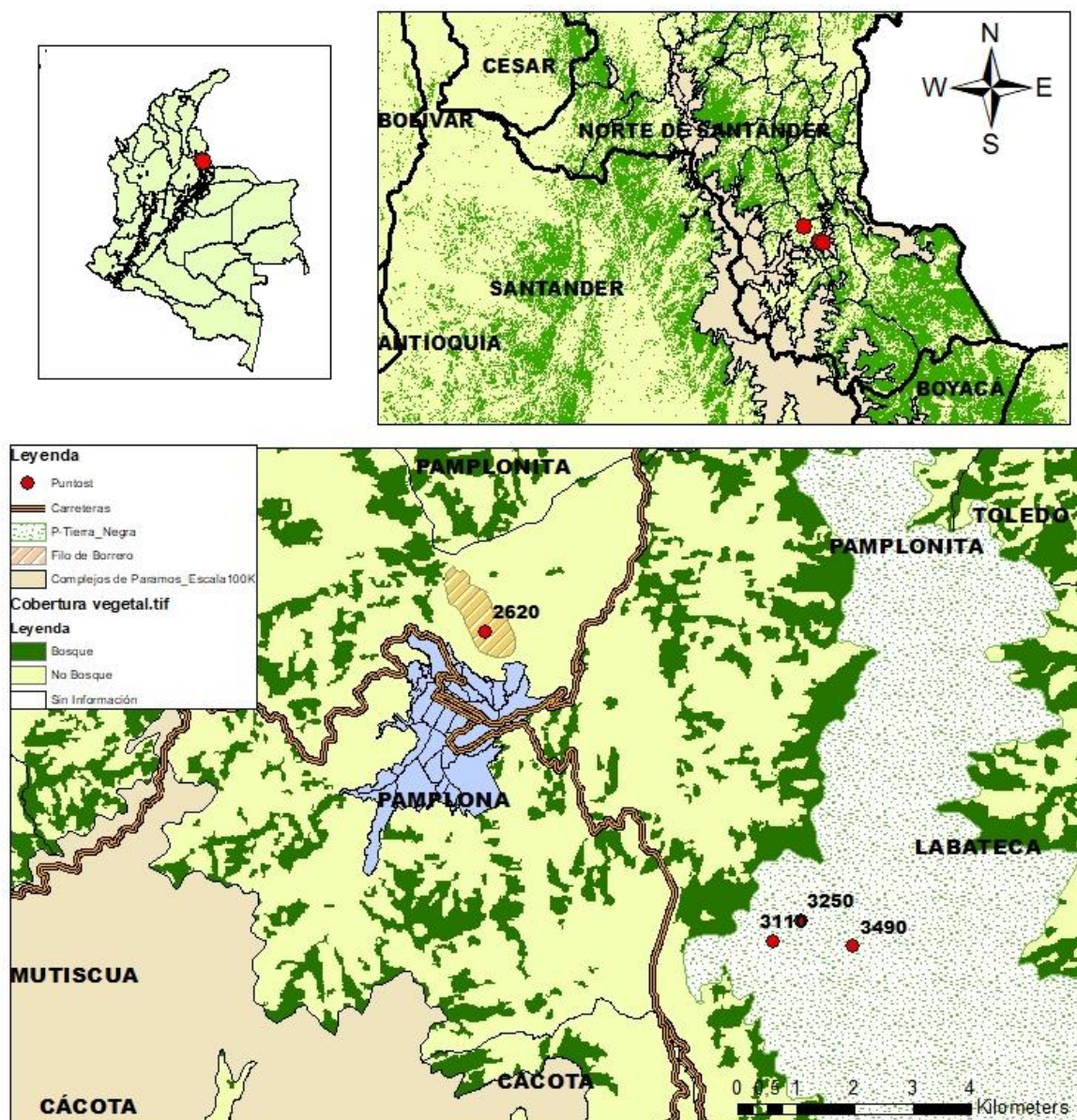


Figura 1. Ubicación del área de estudio, Páramo de Tierra Negra y El Filo de Borrero. Páramo perteneciente al complejo de páramos Jurisdicciones, Santurban y Berlín. Fuente: Elaboración propia.

El presente trabajo se realizó en dos localidades diferentes, el punto a menor elevación se tomó a 2620 m en el Filo de Borrero, vereda Sabaneta Alta, en las coordenadas N 7° 23.354' O 72° 38.503'. Los tres puntos restantes se ubicaron en el páramo de Tierra Negra, páramo ubicado entre la vereda Fontibón y la vereda Negavita perteneciente al municipio de Pamplona- Norte de Santander. Las

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

coordenadas de cada punto son: 3110 m - N 7° 20,453' W 72° 35,836', 3250 m - N 7° 20,603' W 72° 35,606' y 3490 m - N 7° 20,404' W 72° 35,088'.

4.2. Objeto de estudio

4.2.1. *Espeletia santanderensis* A.C. Sm.

Planta endémica de Colombia, ubicada en la cordillera oriental en los departamentos de Santander y Norte de Santander, haciendo parte del complejo de paramos de Jurisdicciones-Saturban y Almorzadero (Mavárez, 2021). Adicionalmente la planta presenta un amplio rango de distribución altitudinal, encontrando registros desde 2500 m hasta los 4300 m (Bernal *et al.*, 2019). Así mismo se caracteriza por ser una planta acaulescente con láminas foliares oblongo-estrechas de 15-25 cm largo * 8-15 mm ancho, además de presentar un indumento denso argentado-seríceo. Por otro lado, presenta sinflorescencias corimbosas bien desarrollada, con 20-40 capítulos de 15-20 cm de diámetro. Corolas del disco con lóbulos más o menos pilosos (Cuatrecasas, 1996).



Figura 2. *Espeletia santanderensis*, acompañada en campo por *Espeletia sanchezii*. Fuente: Hernandez, 2021.

4.3. Diseño experimental

Se cubrió un rango altitudinal de 870 m, desde un páramo azonal hasta el páramo alto. Se marcaron cuatro cotas altitudinales en las elevaciones de 2620, 3110, 3250 y 3490 m. En cada altitud se ubicó un punto de muestreo, en el cual se realizó la selección aleatoria de 30 individuos adultos (presencia de sinfloresencias) visualmente sanos. De cada planta se tomaron tres hojas maduras completamente desarrolladas (en ángulo de 45°) para la medición de rasgos morfológicos.

4.3.1. Variación en las condiciones edáficas

Con el fin de determinar el cambio en atributos fisicoquímicos del suelo en el gradiente altitudinal, se realizó la toma de 30 muestras de suelo, una por cada planta seleccionada. Las muestras fueron extraídas con una pala a una profundidad de 10 cm y guardadas en bolsas ziploc para su posterior análisis. En el laboratorio de control de calidad de la universidad de Pamplona, se realizó la medición de variables fisicoquímicas como: Porcentaje de materia orgánica (%MO), porcentaje de humedad (%HS) y pH del suelo. Lo anterior siguiendo el procedimiento empleado por Salinas y García (1985) (Figura 3).

4.3.2. Variación en atributos morfológicos

Con el objeto de determinar la variación morfológica de *E. santanderensis* se realizó la medición de los siguientes atributos a las 30 plantas previamente seleccionadas: Altura de la planta (AP), cobertura de la roseta (CB) y se contó el número de hojas (NH) y así posteriormente obtener la densidad foliar (DF). Adicionalmente a tres hojas maduras completamente desarrolladas (en ángulo de 45°) de cada individuo se le realizó la medición de largo (LH), ancho (AH), área foliar (AF), peso fresco (PF) y peso seco (PS) (Molina-Montenegro & Cavieres, 2010; Reyes *et al.*, 2019) (Figura 4).

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

Figura 3. Tratamiento de las muestras edáficas. A) Muestreo a 10 cm. B) Peso de suelo. C) Secado a 105°C x 24h. D) Medición de pH. E) Calcinación a 550°C x 40 min.

- Altura total (AT): *In situ* y con ayuda de una cinta métrica se midió la distancia desde el suelo hasta la parte fotosintética más alta, sin tener en cuenta las sinflorescencias (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).
- Cobertura de la roseta (CB): con ayuda de una cinta métrica se midió el diámetro mayor y el diámetro menor de la roseta. A partir de los datos anteriores se empleó la ecuación de la elipse ($A = \pi * a * b$, donde **a** es el radio mayor y **b** el radio menor), para estimar la cobertura de la roseta (cm²).
- Largo (LH) y ancho (AH) de la hoja: *in situ* a tres hojas maduras, plenamente expuestas al sol, en lo posible sin tejidos necrotizados, clorosis o partes comidas o cortadas (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013), se les midió la distancia desde la base del peciolo hasta el ápice

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

de la hoja (LH). Además, se midió la distancia que separa los bordes de la hoja en su punto más grueso (AH).

- Área foliar (AF): las hojas extraídas de cada individuo se escanearon y con ayuda del software Image J se realizó la medición del área. Los datos obtenidos fueron registrados en centímetros cuadrados (cm²) (Reyes *et al.*, 2019).
- Peso fresco (PF) y peso seco (PS) foliar: las tres hojas medidas se extrajeron de cada individuo y se almacenaron en bolsas ziploc previamente rotuladas, inmediatamente después se llevaron a laboratorio donde se tomó de cada hoja y con ayuda de una balanza analítica su PF. Para determinar el PS, se tomaron las hojas y se almacenaron en bolsas de papel previamente rotuladas, luego se llevaron al horno a 55°C por 48 horas. Terminado el tiempo se registró el PS con ayuda de una balanza analítica. Para ambos casos los pesos se registraron en gramos (g).
- Densidad foliar (DF): esta se encuentra dada por el cociente entre el número de hojas (NH) y el área que ocupa la roseta (CB). In situ se realizó el conteo del número total de hojas presentes en la roseta para posteriormente dividirlo por la CB (Molina-Montenegro & Cavieres, 2010).

4.3.3. Variación en la biomasa fotosintética (BF)

Con el fin de determinar el cambio en la BF en *E. santanderensis* se realizó el siguiente procedimiento, teniendo en cuenta que se quiso ser lo menos invasivo con la planta.

La BF está dada por el cociente entre peso seco total (PST) en g y área que ocupa la roseta (CB) en m². Primero, a partir de los datos obtenidos de LH, AH y AF en el ítem 4.3.2 se realizó un modelo lineal múltiple para cada altitud. Con el cual se estimó el $AF \sim LH + AH$. Lo que

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

permitió obtener un estimado del AF de todas las hojas a partir de la medición del largo y ancho de cada una de las hojas que componen la roseta de diez plantas. Segundo, con los datos obtenidos en el ítem 4.3.2 de PS y AF, se realizó un modelo lineal para cada altitud con el cual se estimó el $PS \sim AF$. Tercero, Con el AF obtenido para cada hoja de la roseta en el primer modelo, se realizó la estimación del PS de cada hoja usando la ecuación que describe la relación $PS \sim AF$ para cada altitud. Cuarto, se sumó el PS de cada hoja, obteniendo el peso seco total (PST) cuyo valor fue dividido en CB, para así obtener la BF de diez plantas por altitud (Benavides *et al.*, 2007; Reyes *et al.*, 2019).



Figura 4. Medición y tratamiento de material vegetal. A) Rosetas de *E. santanderensis*. B) Medición en campo. C) hojas en bolsas ziploc. D) hojas escaneadas E) horno para secado de hojas. F) medición de PS.

4.3.4. Variación en rasgos funcionales

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

Se calculó el índice de área foliar (IAF), el cual está dado por el cociente $IAF = AFT / CB$, para lo cual se hizo una sumatoria de las áreas foliares de los individuos determinadas en el ítem 4.3.3 para el cálculo de biomasa fotosintética y se dividió entre la CB.

Por otro lado, se calculó el área foliar específica (AFT), el cual está dado por el cociente $AFT = AF / PS$, para su determinación se toman los valores de PS y AF medidos en el ítem 4.3.2 para cada una de las hojas de los individuos de *E. santanderensis* (Körner, 1989; Molina-Montenegro & Cavieres, 2010; Parada, 2020).

4.4. Análisis estadísticos

Las medias de las características edáficas de las diferentes poblaciones de *E. santanderensis* se analizaron a través del software R studio por medio de un MANOVA: los niveles del tratamiento fueron 2620, 3110, 3250 y 3490 m; mientras que, las variables edáficas fueron: pH, %HS y %MO. Posteriormente se realizaron múltiples ANOVA y ANOVA de Welch, esta última para variables heterogéneas en su varianza. Seguido se realizó la prueba post-hoc Tukey HSD y la prueba Games-Howell para las variables con varianza heterogénea a fin de establecer diferencias puntuales entre el suelo de cada población. Los estadísticos antes nombrados se aplicaron a las medias de los rasgos morfológicos AP, CB, LH, AH, AF, PS, NH y DF.

Las medias de los rasgos funcionales; AFT, PST, IAF, AFL y BF se analizaron por medio de múltiples ANOVA y ANOVA de Welch. Posteriormente se realizó la prueba post-hoc Tukey HSD y la prueba Games-Howell a fin de ver diferencias puntuales.

Por medio de modelos de regresión lineal simple y múltiple se estimó el $PS \sim AF$ y $AF \sim LH + AH$ respectivamente para cada una de las altitudes. Adicionalmente se realizaron pruebas de correlación de Spearman, así como modelos lineales generalizados (GLM, “Generalized Linear

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

Models”) a fin de buscar relaciones entre las variables edáficas, gradiente altitudinal y variables morfológicas, funcionales y de BF.

5. Resultados

5.1. Variación en las condiciones edáficas

El análisis multivariado de la varianza (MANOVA), arrojó que las características edáficas medidas para cada población de *E. santanderensis* en el gradiente altitudinal presentaron diferencias significativas usando las variables edáficas combinadas (MANOVA; $F(9, 348) = 19.81$, $p < 0.0001$). La posterior aplicación de ANOVA y ANOVA de Welch permitió notar que todas las variables edáficas medidas presentan diferencias significativas a un nivel alfa ajustado de Bonferroni de 0.0166 (Tabla 1).

Tabla 1. Resultados de la prueba ANOVA y ANOVA de Welch para variables edáficas.

ANOVA							ANOVA-Welch							
Variable	Efecto	DFn	DFd	F	p-valor	p.sig	Variable	.y.	n	Estadístico	DFn	DFd	p-valor	p.sig
pH	EL	3	116	4.94	3,00E-03	*	PMO	Valor	120	151.	3	62.0	1.88e-28	*
							PHS	Valor	120	99.1	3	62.3	1.15e-23	*

El pH presentó sus valores más altos en las altitudes de 3250 y 3490 m con medias de $4,09 \pm 0,28$ y $4,03 \pm 0,17$ respectivamente. El valor más bajo de pH se encontró en la altitud de 2620 m con una media de $3,86 \pm 0,19$. La media de pH de la población a 3110 m presentó similitud tanto con 2620 m como con 3250 y 3490 m.

El PHS exhibió sus valores más altos en las altitudes de 3110 y 3490 m con medias de $34,70 \pm 6,73$ y $32,53 \pm 3,39$, respectivamente. El suelo más seco en relación a las demás altitudes es el de 2620 m con una media de $19,56 \pm 2,96$, seguido por la altitud de 3250 que presentó un %HS de $25,03 \pm 5,09$. De la misma manera el %MO presentó el mismo comportamiento en donde sus valores más altos fueron exhibidos por las altitudes de 3110 y 3490 m y su valor más bajo dado por 2620 m seguido por 3250 m (Figura 5).

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

El AF de la población ubicada a 3110 m mostró un valor más alto con $20,68 \pm 7,44 \text{ cm}^2$ en comparación con la de 3490 m que presentó el valor más bajo con $15,16 \pm 3,84 \text{ cm}^2$. La media poblacional a 2620 m fue de $16,58 \pm 4,98 \text{ cm}^2$, valor que exhibió similitud con las poblaciones de 3490 y 3250 m. La población a 3250 m tuvo una media de $18,85 \pm 4,74 \text{ cm}^2$, valor que fue similar a las poblaciones de 2620 y 3110 m. En consideración al AH, se pudo observar que en la población de 3490 m se presentó el menor valor con una media de $1,16 \pm 0,19 \text{ cm}$, en comparación a las demás poblacionales. Aunque se puede observar una leve tendencia decreciente del AH con la altitud. Las restantes poblaciones no presentaron diferencias en sus medias (Figura 6).

La AP a 3490 m mostró el valor más bajo con $17,26 \pm 3,78 \text{ cm}$ en comparación con las de 3110 y 3250 m que mostraron las mayores alturas con valores de $21,35 \pm 4,5$ y $20,67 \pm 4,41 \text{ cm}$ respectivamente. La media poblacional de 2620 m fue similar a la de 3490 m, así como con las poblaciones de 3110 y 3250 m. Por otro lado, la CB mostro su valor más bajo a 2620 m con $512,4 \pm 284,68 \text{ cm}^2$ mientras que, a 3110 m se obtuvo el valor más alto con $1003,63 \pm 562,88 \text{ cm}^2$. La media poblacional de 3490 m presentó similitud con las poblaciones de 2620 y 3250 m. Del mismo modo la media poblacional de 3250 m mostro similitud con las poblaciones de 3110 m y 3490 m (Figura 6).

La LH presentó sus valores más bajos a 2620 y 3490 m con medias de $16,06 \pm 3,45$ y $16,16 \pm 2,6 \text{ cm}$ respectivamente. Mientras que a 3110 y 3250 m se presentaron los valores más altos con medias de $19,09 \pm 3,62$ y $18,72 \pm 2,93 \text{ cm}$, respectivamente. Así mismo es de notar que el peso seco (PS) mostró el mismo tipo de agrupación (Figura 6). El NH por planta exhibió su valor más bajo a 2620 m con una media de $34,17 \pm 12,55$. Seguido a esto, las poblaciones a 3110 y 3490 m presentaron valores intermedios con $67,3 \pm 28,54$ y $70,8 \pm 24,26$ respectivamente. Mientras que a 3250 m se halló el valor más alto con $93,27 \pm 29,96$ hojas (Figura 6).

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

Por último, las medias poblacionales a 2620 y 3110 m tuvieron los valores más bajos de densidad foliar (DF) con medias de $0,0829 \pm 0,049$ y $0,0759 \pm 0,0386$ NH/cm² respectivamente. Mientras que a 3250 y 3490 m se presentaron los valores más altos con medias de $0,126 \pm 0,036$ y $0,128 \pm 0,0437$ NH/cm² respectivamente (Figura 6).

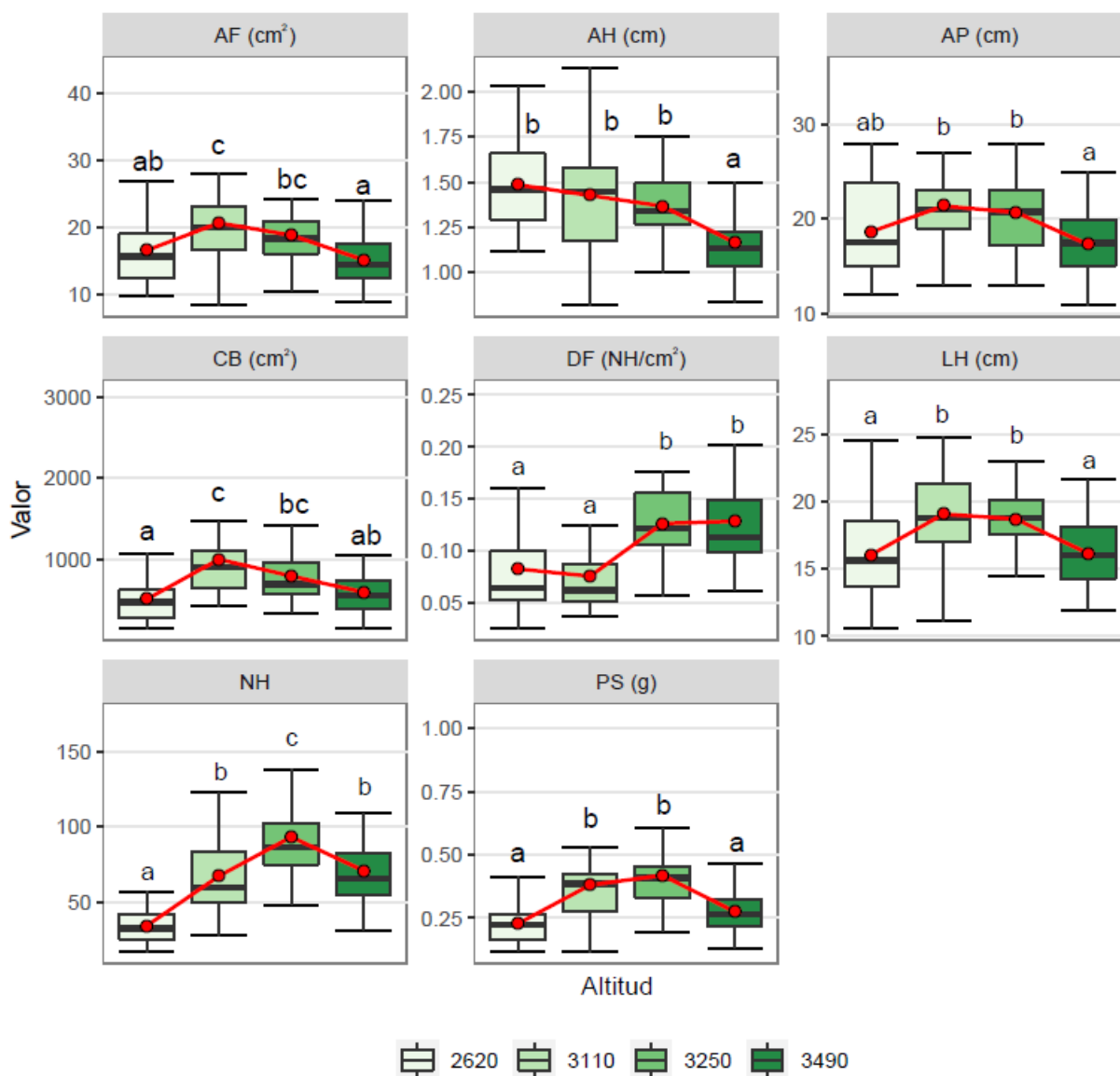


Figura 6. Análisis del área foliar (AF), ancho de la hoja (AH), altura de la planta (AP), cobertura (CB), densidad foliar (DF), largo de la hoja (LH), número de hojas (NH), peso seco de la hoja (PS). Las medias con letras diferentes exhiben diferencias significativas. MANOVA ($p < 0.001$, $N=30$).

5.3. Variación en atributos funcionales y de BF

5.3.1. Relación entre variables morfológicas por altitud

Se realizó el modelado del área foliar en función del largo y ancho de la hoja en cada uno de las franjas altitudinales obteniendo las ecuaciones que describen la relación de los datos para cada uno de los puntos de muestreo, permitiendo notar el alto grado de explicación de las ecuaciones con coeficientes de determinación (R^2) superiores a 0.95 (Tabla 3).

Tabla 3. Resumen de ecuaciones que modelan $AF \sim LH + AH$ para cada altitud.

Altitud	Ecuación	R^2
2620	$AF = -12.95677 + LH * (1.09261) + AH * (8.06764)$	0.9595
3110	$AF = -12.692 + LH * (0.9408) + AH * (10.4985)$	0.9624
3250	$AF = -15.33416 + LH * (1.1434) + AH * (9.34797)$	0.9675
3490	$AF = -13.28227 + LH * (0.95505) + AH * (11.19334)$	0.9776

De la misma forma se modeló el peso seco foliar en función del área foliar por altitud, obteniendo las ecuaciones que mejor describen la relación $PS \sim AF$ para cada punto de muestreo. Las ecuaciones permiten notar el alto grado de varianza explicado con R^2 superiores a 0,86 (Figura 7).

5.3.2. Variación en atributos funcionales

Las variables AFE y PST presentaron diferencias significativas a un nivel alfa de 0,05 (Tabla 4). El PST más alto se tuvo en la altitud de 3250 m con una media de $35,71 \pm 32,18$ g. En contraste con 2620 y 3490 m que exhibieron los valores más bajos con medias de $10,85 \pm 6,37$ y $13,80 \pm 5,03$ g respectivamente. La media poblacional a 3110 m presentó valores similares tanto a 3250 m como al grupo de 2620 y 3490 m (Figura 8).

5.3.3. Variación en la biomasa fotosintética

La BF presentó diferencias significativas en el gradiente altitudinal (Tabla 4). Se logró observar que la población a 3250 m exhibió el valor más alto de BF con una media de $413,28 \pm 117,20 \text{ g/m}^2$, en comparación con la BF de 2620, 3110 y 3490 m cuyas medias poblacionales fueron menores y no presentaron diferencias entre sí (Figura 8).

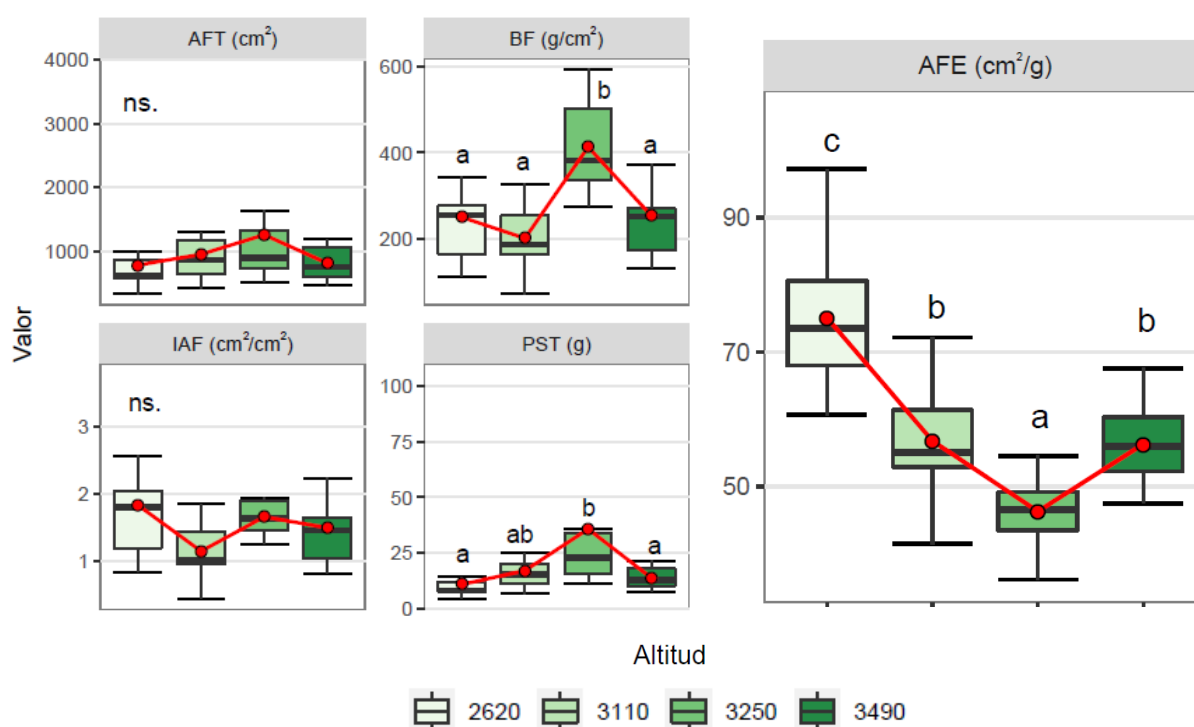


Figura 8. Análisis del área foliar total (AFT), BF, índice de área foliar (IAF), peso seco total (PST) y el área foliar específica (AFE).

5.4. Relación entre variables edáficas, morfológicas, funcionales y de biomasa en el gradiente altitudinal.

Debido a que el punto ubicado a 2620 m se encuentra en una localidad diferente que se ve afectada por condiciones ambientales distintas a la de los tres puntos restantes, se hizo pertinente la realización de este ítem sin tomar en cuenta los datos pertenecientes a este punto de muestreo.

5.4.1. Correlación entre variables.

La altitud (EL) tuvo una correlación débil negativa con la mayoría de las variables morfológicas, pero es de destacar la correlación débil negativa con AH ($r = -0.41, p < 0.05$) y la correlación moderada positiva con la DF ($r = 0.5, p < 0.05$) (Tabla 5).

Por otro lado, se pudo observar que el %MO tuvo una correlación débil de tipo negativa con gran parte de las variables morfológicas, pero es de resaltar la correlación débil negativa con el PS ($r = -0.47, p < 0.05$) y la correlación débil positiva con AFE ($r = 0.43, p < 0.05$). Así mismo se logró observar una correlación débil positiva del %HS con el AFE ($r = 0.49, p < 0.05$), y con la correlación débil negativa con la biomasa ($r = -0.42, p < 0.05$). Además, es de destacar la fuerte relación positiva existente entre el %HS y %MO ($r = 0.78, p < 0.05$).

5.4.2. Modelación de las variables morfológicas, funcionales y de biomasa.

Se realizaron modelos lineales generalizados (GLM) con el fin de tener una mejor comprensión de la relación estadística que pudo existir entre las variables edáficas y elevación con las variables morfológicas, funcionales y de biomasa. Esto con el fin de llegar a una explicación estadística del porqué del comportamiento de las variables medidas. Aunque los modelos realizados fueron significativos, estos modelos presentaron valores bajos del pseudo coeficiente de determinación (D^2) obtenido a partir del deviance. Valores que en su mejor modelo permiten explicar un 29 % de la varianza de los datos obtenido (Tabla 6).

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

Tabla 5. Resultados de la prueba de correlación de Spearman.

Var 1	Var 2	Cor	estadístico	p valor	p.sig	Var 1	Var 2	Cor	estadístico	p valor	p.sig
EL	AP	-0.38	167437.13	2.37e-04	*	PMO	AP	-0.29	1,57E+11	5.48e-03	*
	CB	-0.38	168103.51	1.89e-04	*		CB	-0.20	1,46E+11	6.09e-02	*
	LH	-0.38	167050.40	2.70e-04	*		LH	-0.35	1,64E+11	7.93e-04	*
	AH	-0.41	171682.19	5.18e-05	*		AH	-0.37	1,66E+11	3.58e-04	*
	AF	-0.38	168002.68	1.95e-04	*		AF	-0.39	1,68E+11	1.86e-04	*
	PS	-0.32	160239.13	2.18e-03	*		PS	-0.47	1,79E+11	4.03e-06	*
	NH	0.065	113624.05	5.45e-01	ns.		NH	-0.27	1,54E+11	1.00e-02	*
	DF	0.5	61253.58	6.74e-07	*		DF	-0.046	1,27E+11	6.66e-01	ns.
	SLA	-0.0005	121548.64	9.96e-01	ns.		SLA	0.43	6,92E+10	2.74e-05	*
BIOMASA	0.180	3,69E+09	3.43e-01	ns.	BIOMASA	-0.310	5,88E+09	9.84e-02	ns.		
IAF	0.220	3,52E+09	2.49e-01	ns.	IAF	-0.150	5,18E+09	4.18e-01	ns.		
PHS	AP	-0.10	1,34E+11	3.44e-01	ns.	PHS	0.78	2,69E+10	0.00e+00	*	
	CB	0.01	1,20E+11	9.23e-01	ns.						
	LH	-0.16	1,41E+11	1.29e-01	ns.						
	AH	-0.21	1,47E+11	4.92e-02	*						
	AF	-0.18	1,44E+11	8.32e-02	ns.						
	PS	-0.33	1,62E+11	1.41e-03	*						
	NH	-0.24	1,50E+11	2.37e-02	*						
	DF	-0.23	1,50E+11	2.70e-02	*						
	SLA	0.49	6,21E+10	1.41e-06	*						
BIOMASA	-0.420	6,39E+09	2.14e-02	*							
IAF	0.200	5,39E+09	2.89e-01	ns.							

Tabla 6. Resultados del GLM utilizando el criterio PS

glm(formula = PS ~ EL + PMO, family = Gamma(link = "log"), data = Base3)				
Deviance Residuals				
Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.92492	-0.25084	0.00663	0.14739	0.85150
Coefficients:	Estimate	Std.Error	tvalue	Pr(> t)
(Intercept)	2.0440683	0.7463532	2.739	0.00748**
EL	-0.0007291	0.0002318	-3.145	0.00227**
PMO	-0.0368988	0.0086652	-4.258	5.19e-05***
D²	0.2902			
(Dispersion parameter for Gamma family taken to be 0.114219)				
Null deviance: 14.0448 on 89 degrees of freedom				
Residual deviance: 9.9688 on 87 degrees of freedom				
AIC: -132.1				
Number of Fisher Scoring iterations: 5				

6. Discusión

6.1. Variación de las condiciones ambientales en el gradiente altitudinal.

Como se pudo evidenciar las variables edáficas medidas presentaron un comportamiento oscilatorio en el gradiente altitudinal, en donde los valores fueron aumentando y disminuyendo según la altitud. Dicho comportamiento no permite evidenciar un gradiente microclimático condicionado por la altitud, sino más bien por otros factores como la cobertura vegetal, la topografía local o la cuenca bajo la cual se encuentra cada punto de muestro.

Ahora bien, Parada, (2020) en el mismo predio, describió como las variables humedad relativa (HR) y temperatura ($^{\circ}$ T) disminuyeron y la intensidad lumínica aumentó conforme se ascendió en altitud. Demostrando así la variabilidad microclimática bajo la que se encuentra la vegetación en el gradiente altitudinal en el Cerro de Tierra Negra.

Si bien es cierto que no podremos dar valores puntuales de humedad relativa, temperatura e intensidad lumínica para cada punto de muestreo, si podremos dar una aproximación de la magnitud con la que cada variable puede estar incidiendo en cada población. Y de esta forma poder notar la singularidad microclimático bajo la que se encuentra cada una de las poblaciones de *E. santanderensis*.

6.1.1. Condiciones ambientales a 2620 m.

A 2620 m se observaron los valores más bajos en contenido hídrico, materia orgánica y de pH del suelo. Además, y como se ha podido evidenciar por múltiples autores (Emck & Richter, 2008; Müller & Weiss, 2019; Parada, 2020), se esperaría que la población de *E. santanderensis* a esta altitud estuviera expuesta a valores mayores temperaturas y una menor intensidad de radiación de onda corta, en comparación a los demás puntos de muestreo.

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

Así mismo, se esperan bajos valores de HR por la fuerte influencia del viento seco proveniente de la cuenca del río Pamplonita. Lo anterior en contraste a los puntos restantes (3110, 3250 y 3490 m). que, son afectados por corrientes de viento provenientes de la convergencia de las cuencas del Sarare y Chitagá que bajan del macizo de El Almorzadero y la cuenca de Pamplonita. Convergencia que forma una franja de bosque de neblina en la base del cerro hacia el flanco este, situación que mantiene altos valores de HR hacia este flanco y que disminuye a medida que se asciende.

Por otro lado, a 2620 m se encontró una matriz vegetal con predominio de helechos, siendo estos responsables del establecimiento de un “dosel” bajo el cual las plantas de *E. santanderensis* se encuentran asentadas. La anterior situación podría permitir que *E. santanderensis* no esté directamente expuesta a fluctuaciones en las condiciones ambientales, así como verse disminuido el recurso lumínico para la planta durante el día (Figura 9).

6.1.2. Condiciones ambientales a 3110 m.

A 3110 m se observaron valores altos de contenido hídrico y materia orgánica del suelo, así como un valor ligeramente más alto de pH que el suelo de 2620 m. Además, se esperaría que en este punto el estrés por temperatura, agua y radiación de onda corta sea menor que a 3250 y 3490 m. Por otro lado, se logró observar que la población de *E. santanderensis* a 3110 m se halla embebida en una matriz vegetal arbustal-pajonal. La vegetación arbustiva se ubicó en su mayoría hacia la periferia del punto de muestreo, situación que permite reducir la velocidad del viento a la que se ven expuestas las plantas, así como a mantener niveles más altos de humedad en el entorno (Figura 10).



Figura 9. Punto de muestro a 2620 m en el Filo de Borrero. Fuente: Hernandez, 2021.



Figura 10. Punto de muestreo a 3110 m. Matriz vegetal arbusto-pajonal. Fuentes: Hernandez, 2021.

6.1.3. Condiciones ambientales a 3250 m

Además de presentar los valores más bajos de humedad y materia orgánica del suelo para el páramo de Tierra Negra. Además, la temperatura y humedad relativa son más bajas y la radiación de onda corta mayor en comparación a las anteriores altitudes (Parada, 2020).

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

Los valores bajos de humedad tanto del suelo como del aire, pueden ser atribuidos a la cercanía que se tiene con el filo de montaña. Entre más cerca al filo de montaña la velocidad del viento aumenta, pudiendo incidir en un arrastre y posterior disminución de la humedad del ambiente. Por otro lado, en este punto las plantas de *E. santanderensis* se encuentran dentro de una matriz vegetal pajonal (Figura 11). Lo anterior podría llevar a que *E. santanderensis* se encuentre completamente expuesta a cambios en las condiciones ambientales.



Figura 11. Punto de muestreo a 3250 m. Matriz vegetal de predominio pajonal.

6.1.4. Condiciones ambientales a 3490 m

La población a 3490 m se encuentra sobre suelos altos en humedad y materia orgánica, similares a 3110 m. Además, se registran temperaturas cercanas al punto de congelación, así como valores más altos de radiación de onda corta (Parada., 2020). Ahora, el ubicar el punto de muestreo lejos del filo de montaña evita la incidencia del viento sobre el entorno, lo que podría generar un ambiente propicio para mantener altos valores de humedad como se ve reflejado. *E. santanderensis*

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

a esta altitud, se encuentra dentro de una matriz vegetal de pajonales (Figura 12), lo que haría que la planta se encuentre completamente expuesta a variaciones en las condiciones ambientales.



Figura 12. Punto de muestro a 3490 m. Vegetación predominante pajonal. Fuente: Hernandez, 2021.

6.2. Variación en los atributos morfológicos

La variación en las condiciones ambientales a lo largo de gradiente altitudinal permitió notar que no se exhibe un gradiente microclimático homogéneo. Si no que por el contrario cada uno de los puntos de muestreo presentaron condiciones singulares y únicas que moldearon la variación fenotípica de *E. santanderensis*.

6.2.1. Respuestas de *E. santanderensis* a las condiciones ambientales de 2620 m

El bajo %MO presente a 2620 m podría explicarse por el bajo contenido de humedad del suelo debido a los vientos secos provenientes del Pamplonita. El %MO está ligado con la capacidad del suelo de capturar y almacenar agua útil, además de estar relacionado con la disponibilidad de nutrientes, especialmente el nitrógeno (N) (Ghisolfi, 2011). Circunstancia que denota el alto estrés

por déficit hídrico y de nutrientes bajo el que se encuentra esta población de *E. santanderensis* en relación a otras.

Lo anterior podría explicar tanto el menor número de hojas como la reducida área foliar y cobertura presente en esta población. Puesto que, por un lado, la limitada disponibilidad de agua puede acarrear en la planta una disminución en el número de hojas y área foliar, modificación que permite reducir el área capaz de perder agua por transpiración a través de los estomas. Y por otro lado, el desecamiento del suelo superficial impide o reduce la actividad microbiana y el reciclaje de nutrientes, fenómeno que disminuye el crecimiento y desarrollo de las plantas. Situación que podría llevar a una disminución en las dimensiones morfológicas de la planta, así como a un posible consumo más lento del recurso hídrico (Körner, 2021).

Por otro lado, esta población se caracterizó por presentar valores altos de AFE que bajo las condiciones hídricas presentes en este punto parece atípico ya que las plantas tienden a presentar valores bajos de AFE como respuesta a condiciones de estrés hídrico (Poorter & Markesteijn, 2008; Wellstein *et al.*, 2017; Körner, 2021). Por lo anterior, es válido considerar que la planta busca mejorar su capacidad de captar luz, bajo condiciones de sombra generadas por los helechos del entorno. Plantas bajo condiciones de poca irradiancia invierten una mayor cantidad de fotoasimilados y otros recursos en formar hojas con un mayor área foliar y una menor densidad de masa, modificaciones que permiten aumentar la captura de luz incidente, aumentando la eficiencia fotosintética de la planta (Lambers *et al.*, 1998; Poorter *et al.*, 2009; Stanton *et al.*, 2010).

6.2.2. Respuestas de *E. santanderensis* a las condiciones ambientales de 3110 m

Las plantas de *E. santanderensis* a esta altitud se encontraron bajo condiciones hídricas y de temperatura favorables, así como a una menor intensidad lumínica. Esto les permite exhibir

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

valores altos de AF y CB. Valores altos de humedad de suelo y temperatura permiten tener mayores tasas de expansión y desarrollo foliar, hecho que favorece a una mayor talla en las hojas (Shields, 1950; Körner, 1998, 2012.; Azócar & Rada, 2006). Por otro lado, se logró observar un AFE bajo en comparación a 2620 m, lo anterior como respuesta a los altos valores de intensidad lumínica a los que se encuentran expuestos la población de 3110 m. Esta población podría presentar más biomasa fotosintética por unidad de área foliar con el fin de mejorar su capacidad fotosintética en condiciones de alta irradiancia (Rozendaal *et al.*, 2006; Poorter *et al.*, 2009; Gobbi *et al.*, 2011).

6.2.3. Respuestas de *E. santanderensis* a las condiciones ambientales de 3250 m

E. santanderensis a esta altitud se encontró bajo condiciones hídricas desfavorables, así como a temperaturas menores e intensidades lumínicas mayores en relación a los puntos anteriores. Situación que lleva a la planta a presentar una reducción en su AF, CB y AFE como mecanismos de respuesta a las condiciones ambientales en las que se encuentra. Por un lado, menores valores de temperatura del aire y humedad del suelo llevan a una reducción en el crecimiento celular, lo que ocasiona células más pequeñas, compactas y con paredes celulares más rígidas (Hsiao *et al.*, 1985; Neumann., 1995; Körner, 2021). Cambios que, por un lado, reducen la dimensión de las hojas obteniendo plantas con menor AF y CB. Y, por otro lado, aumentan la cantidad de biomasa por unidad de área foliar lo que lleva a plantas con un menor AFE.

Lo anterior permite que *E. santanderensis* exhiba un mejor manejo del recurso hídrico en condiciones de alta irradiancia. Al presentar células pequeñas con una mayor concentración de solutos y por ende un menor potencial osmótico, *E. santanderensis* logra atraer agua y mantener la presión de turgencia cuando se encuentra en entornos con poca disponibilidad de agua (Azócar & Rada, 2006; Poorter *et al.*, 2009). Adicionalmente, una disminución en el AF permite conservar menores temperaturas a niveles altos de irradiancia y de esta forma se reduzca la pérdida de agua

por transpiración (Körner *et al.*, 1998; Yates *et al.*, 2010; Soares *et al.*, 2012). Del mismo modo, un menor AFE implica mayor biomasa fotosintética por unidad de área foliar lo que permitirá una mejora de la capacidad fotosintética en entornos con alta intensidad lumínica (Rozenaal *et al.*, 2006; Poorter *et al.*, 2009; Gobbi *et al.*, 2011), además de ser un mecanismo de protección frente a la radiación de onda corta (Turunen & Latola, 2005).

6.2.4. Respuestas de *E. santanderensis* a las condiciones ambientales de 3490 m

E. santanderensis a esta altitud se encontró bajo condiciones de alta irradiancia, bajas temperaturas y condiciones hídricas favorables, situación que lleva a la planta a presentar los valores más bajos de AF y CB. *E. santanderensis* a esta altitud se ve afectada en mayor medida por la temperatura y radiación. Esta reducción de sus dimensiones foliares podría ser a causa de las bajas temperaturas y alta intensidad lumínica (Niinemets *et al.*, 2004; Poorter *et al.*, 2009; Körner, 2021). Adicionalmente esta reducción del AF permitiría un mejor acoplamiento entre la hoja y la atmósfera, reduciendo la temperatura y la transpiración de las hojas (Niinemets *et al.*, 2004; Soares *et al.*, 2012).

Por otra parte, El AFE se encuentra altamente relacionado con la temperatura y la intensidad lumínica, en donde bajo condiciones de baja temperatura o alta intensidad lumínica las plantas tienden a presentar valores bajos de AFE (Poorter *et al.*, 2009). Teniendo en cuenta que *E. santanderensis* a 3490 m, se encuentra bajo las condiciones antes mencionadas y aun así sigue manteniendo el AFE presente a 3110 m. permite notar que, aunque la temperatura y la intensidad lumínica está delimitando la magnitud de las dimensiones foliares, es el contenido de humedad del suelo el que está determinando la cantidad de materia seca por unidad de área foliar. Hecho que podemos ver reflejado con la correlación encontrada entre el AFE y %HS.

6.3. Variación del índice de área foliar (IAF) y la biomasa fotosintética (BF).

El IAF permite indicar la cantidad de superficie foliar presente por unidad de superficie de suelo (Watson., 1947). Índice muy relacionado con la cantidad de luz que puede interceptar una planta, así como con proceso de transpiración y fotosíntesis. Cambios en las condiciones ambientales afectan directamente este índice, permitiendo notar que disminuciones en la humedad y la temperatura llevan consigo reducciones en el IAF (Körner, 2021). En el presente trabajo se pudo notar que el IAF no presentó cambios en las diferentes condiciones ambientales. Esto puede deberse a que *E. santanderensis* exhibe modificaciones en su morfología que le permiten, por un lado, mantener la misma extensión de superficie foliar por unidad de área de suelo. Y por el otro, responden a las circunstancias ambientales en el que se encuentra.

El efecto combinado de conservar la misma área de tejido fotosintético y responder a circunstancias del entorno, específicamente el agua permite explicar el porqué de la variación en la biomasa fotosintética en *E. santanderensis*. Por un lado, la temperatura puede explicar la reducción en la dimensión de las estructuras foliares, por otro lado, la poca disponibilidad de agua lleva a un aumento en el contenido de materia seca por unidad de superficie (Poorter & Markesteijn, 2008; Wellstein *et al.*, 2017; Körner, 2021). Esto podría ocasionar que poblaciones a bajas temperaturas y poca disponibilidad de agua presenten una mayor biomasa fotosintética, como es el caso de la población a 3250 m, la cual exhibió la mayor biomasa fotosintética.

6.4. Consideraciones finales sobre *E. santanderensis* y su variabilidad.

La variación fenotípica que presentó *E. santanderensis* a lo largo del gradiente elevacional permite notar el alto grado de adaptabilidad que manifiesta a diferentes condiciones ambientales, respuestas que están determinadas más por las condiciones microclimáticas de cada sitio que por

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

el gradiente altitudinal mismo. Este hecho puede explicar el amplio rango de distribución altitudinal que exhibe esta planta (Bernal *et al.*, 2019). Por otro lado, aunque cada punto de muestreo presentó un conjunto de condiciones ambientales particulares, es preciso destacar que, la disponibilidad de agua pareciera juega un papel crucial en las variaciones morfofuncionales de *E. santanderensis* en el gradiente, e.g. cambios en la cantidad de biomasa por unidad de área foliar

Así mismo se logró observar una reducción constante en la cobertura de la roseta y el área foliar de *E. santanderensis*, lo que permite notar el efecto que podría presentar el gradiente altitudinal en la planta por medio de la reducción en la temperatura y aumento de la radiación solar.

Por otra parte, Diferentes trabajos realizados en *Espeletia* (Baruch, 1979; Meinzer *et al.*, 1985; Foley., 2001; Silva, 2010; Rada *et al.*, 2012; Rada & Navarro, 2022) han evidenciado cambios fenotípicos que presenta el género a lo largo de gradientes altitudinales, así como su relación con las diferentes variables ambientales. Por un lado, en *Espeletia schultzii* y *Espeletia pycnophylla* se logró notar como el aumento en el grosor y la pubescencia de la hoja pueden ayudar a controlar la temperatura de la hoja al aumentar el albedo y la capacidad térmica a medida que se llega a mayores alturas (Baruch, 1979; Meinzer *et al.*, 1985; Foley, 2001). Del mismo modo, se logró evidenciar que *Ruilopezia atropurpurea* exhibió disminuciones en su área foliar y área foliar específica como respuesta a las condiciones presentes a mayores altitudes (Silva., 2010). Así mismo, la ausencia de un dosel causa una reducción en área foliar y área foliar específica (Rada & Navarro, 2022).

Los anteriores trabajos permiten notar los mecanismos de respuesta que exhiben las plantas del genero *Espeletia* a las condiciones ambientales en las que se encuentra. Aunque los cambios en las variables ambientales en estos trabajos son de alguna forma lineales con la altitud. Se puede notar que *E. santanderensis* presenta respuestas morfológicas similares a la poca disponibilidad de

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

agua, cambios en la intensidad lumínica y temperatura encontrados en los diferentes puntos de muestreo.

7. Conclusiones

E. santanderensis exhibió un alto grado de variabilidad en sus rasgos morfológicos y funcionales sobre todo en el área foliar y el área foliar específica como un modo de adaptación a las variaciones ambientales altamente diferenciales dentro y entre cada uno de los cuatro puntos de estudio en el gradiente altitudinal.

E. santanderensis exhibió modificaciones en la dimensión de sus estructuras foliares que le permiten mantener el índice de área foliar a lo largo de condiciones ambientales diferenciales presente en el gradiente altitudinal.

Dentro del rango altitudinal presente en páramo de Tierra Negra, la variación en la disponibilidad del agua parece ejercer un efecto negativo sobre la cantidad de biomasa fotosintética presente en *E. santanderensis*.

Las variaciones morfológicas y funcionales que presenta *E. santanderensis* a distintas condiciones ambientales, permite recomendarla como una especie clave en programas de restauración y manejo de ecosistemas de páramo.

8. Recomendaciones

- Realizar mediciones de variables anatómicas y fisiológicas (Conductancia estomática y tasa fotosintética) a *E. santanderensis* en el gradiente altitudinal.
- Dado que la especie alcanza elevaciones de 4300 m, se deben realizar mediciones de rasgos morfológicos, funcionales y de biomasa en *E. santanderensis* a lo largo de un gradiente altitudinal más amplio.
- Realizar mediciones puntuales de variables meteorológicas como temperatura, humedad relativa e intensidad lumínica para cada uno de los puntos de muestreo, dado que estas variables, junto a las condiciones de humedad y MO del suelo medidas en este trabajo, actúan simultáneamente y determinan las diferentes respuestas de *E. santanderensis*.

9. Referencias

- Alvarado, G., García, M., Jáuregui, D., Alvarado, H., & Zambrano, F. (2020). Leaf anatomy of six arboreal eudicotyledons species growing along an altitudinal gradient on the high basin of the Tocuyo river, Venezuela. *Biologia*, 75(4), 523-533.
- Arroyo, M. T., Pacheco, D. A., & Dudley, L. S. (2017). Functional role of long-lived flowers in preventing pollen limitation in a high elevation outcrossing species. *AoB Plants*, 9(6), plx050.
- Azócar, A., & Rada, F. (2007). *Ecofisiología de Plantas de Páramo*. Ediciones ICAE. Universidad de Los Andes-Mérida, Venezuela. 182 pp.
- Baruch, Z. (1979). Elevation differentiation in *Espeletia schultzii* (Compositae), a giant rosette plant of the Venezuelan páramos. *Ecology*, 60(1), 85-98.
- Baruch, Z., & Smith, A. (1979). Morphological and physiological correlates of niche breadth in two species of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Oecologia*, 38(1), 71-82.
- Benavides, I., Burbano, D., Urbano, S., & Solarte, M. (2007). Efecto del gradiente altitudinal sobre aspectos autoecológicos de *Espeletia pycnophylla* ssp. *Angelensis* Cuatrec. (Asteraceae) en el páramo El Infiernillo (Nariño-Colombia). *Actualidades Biológicas*, 29(89), 41-53.
- Bernal, R., Gradstein, S. R. & Celis, M. (eds.). (2019). *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
<http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co>

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

- 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(2), 185-198.
- Castaño, C. (1995). El hombre y el continuum del páramo. *El Páramo: Ecosistema a proteger*, 17-36.
- Cavieres, L. A., & Piper, F. I. (2004). Determinantes ecofisiológicos del límite altitudinal de los árboles. *Fisiología ecológica en plantas*, 231-234.
- Chapagain, A., Chaudhary, R. P., & Ghimire, S. K. (2017). Variation in leaf biomass and fruit output of *Juniperus indica* along an elevation gradient in north-central Nepal. *Banko Janakari*, 27(1), 3-10.
- Cleef, A. M. (2013). Origen, evolución, estructura y diversidad biológica de la alta montaña colombiana. *Visión socioecosistémica de los páramos y la alta montaña colombiana: Memorias del proceso de definición de criterios para la delimitación de páramos*, 3-21.
- Crausbay, S. D., Martin, P. H., & Kelly, E. F. (2015). Tropical montane vegetation dynamics near the upper cloud belt strongly associated with a shifting ITCZ and fire. *Journal of Ecology*, 103(4), 891-903.
- Cruzatty, L. C. G., & Vollmann, J. E. S. (2012). Caracterización de suelos a lo largo de un gradiente altitudinal en Ecuador. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias*, 7(3), 456-464.
- Cuatrecasas, J. (1968). Páramo vegetation and its life forms. *Collections of Geography*, 9, 163-186.

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

Cuatrecasas, J. (1976). A new subtribe in the Heliantheae (Compositae): Espeletiinae. *Phytologia* 35: 43–61.

Cuatrecasas, J. (1995). A new genus of the Compositae: Paramiflos (Espeletiinae) from Colombia. *Proceedings of the biological society of Washington*, 108(4), 748-750.

Cuatrecasas, J. (1996). Clave provisional de las especies del género *Espeletiopsis* Cuatrec. (Espeletiinae, Compositae) = Provisional key to the species of the genus *Espeletiopsis* Cuatrec. (Espeletiinae, Compositae). In *Anales del Jardín Botánico de Madrid* (Vol. 54, No. 1, pp. 370-377). Real Jardín Botánico.

Cuatrecasas, J. (2013). A systematic study of the subtribe Espeletiinae (Heliantheae, Asteraceae). *New York Botanical Garden Press.*, 107, 689.

Cújar, J. M. V., López, N. F. R., & Fernández, W. T. (2012). Plasticidad fenotípica en plantas de *Lippia dulcis* (Verbenaceae) sometidas a déficit hídrico. *Acta Biológica Colombiana*, 17(2), 363-378.

Diazgranados, M. (2012). A nomenclator for the frailejones (Espeletiinae Cuatrec., Asteraceae). *PhytoKeys*, (16), 1.

Diazgranados, M. (2013). Aportes a la delimitación de los páramos desde el estudio de los frailejones. En J. Cortes, & C. Sarmiento, *Visión socioecosistémica de los páramos y la alta montaña colombiana: memorias del proceso de definición de criterios para la delimitación de páramos* (págs. 23-37). Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

- Diazgranados, M., & Barber, J. C. (2017). Geography shapes the phylogeny of frailejones (Espeletiinae Cuatrec., Asteraceae): a remarkable example of recent rapid radiation in sky islands. *PeerJ*, 5, e2968.
- Emck, P., & Richter, M. (2008). An upper threshold of enhanced global shortwave irradiance in the troposphere derived from field measurements in tropical mountains. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 47(11), 2828-2845.
- Fernández, G., & Johnston, M. (2006). Crecimiento y temperatura. Squeo, FA y Cardemil, L. *Fisiología Vegetal*. Chile: Ediciones Universidad de La Serena, 28.
- Ferreira de Melo Junior, J. C., & Torres Boeger, M. R. (2016). Leaf traits and plastic potential of plant species in a light-edaphic gradient from restinga in southern Brazil. *Acta Biológica Colombiana*, 21(1), 51-62.
- Foley, P. M. (2001). Morphological and biochemical adaptations to UV-B exposure in the Andean giant rosette plant, *Espeletia pycnophylla* subsp. *angelensis*. *The Ecology of Volcán Chiles*, 91.
- Hsiao, T. C., Silk, W. K., & Jing, J. (1985). Leaf growth and water deficits: biophysical effects. In *Seminar series-Society for Experimental Biology*.
- Frei, E., Bodin, J., & Walther, G. R. (2010). Plant species' range shifts in mountainous areas— all uphill from here?. *Botanica Helvetica*, 120(2), 117-128.
- García, G. A., & Ríos, O. V. (1991). Caracterización de microhábitats de la artropofauna en páramos del Parque Nacional Natural Chingaza Cundinamarca, Colombia. *Caldasia*, 539-550.

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

- Ghisolfi, E. (2011). Contenidos de materia orgánica: relación con la fertilidad del suelo en siembra directa (Vol. 3). Eduvim.
- Gobbi, K. F., Garcia, R., Ventrella, M. C., Neto, A. F. G., & Rocha, G. C. (2011). Área foliar específica e anatomia foliar quantitativa do capim-braquiária e do amendoim-forrageiro submetidos a sombreamento. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 40, 1436-1444.
- Gratani, L. (2014). Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in botany*, 2014.
- Guerin, G. R., Wen, H., & Lowe, A. J. (2012). Leaf morphology shift linked to climate change. *Biology letters*, 8(5), 882-886.
- Guerrero-Campo, J., Alberto, F., Hodgson, J., García-Ruiz, J. M., & Montserrat-Martí, G. (1999). Plant community patterns in a gypsum area of NE Spain. I. Interactions with topographic factors and soil erosion. *Journal of Arid Environments*, 4(41), 401-410.
- He, J. D., Xue, J. Y., Gao, J., Wang, J. N., & Wu, Y. (2017). Adaptations of the floral characteristics and biomass allocation patterns of *Gentiana hexaphylla* to the altitudinal gradient of the eastern Qinghai-Tibet Plateau. *Journal of Mountain Science*, 14(8), 1563-1576.
- Hedberg, O. (1964). Features of afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeographica Suecica*, 49, 1-44.

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

Hofstede, R. (2003). Los páramos en el mundo: su diversidad y sus habitantes. En R. Hofstede, P. Segarra, & P. M. Vásquez, Los páramos del mundo: Proyecto Atlas Mundial de los Páramos. (págs. 15-38). Ecociencia.

Hovenden, M. J., & Vander Schoor, J. K. (2004). Nature vs nurture in the leaf morphology of Southern beech, *Nothofagus cunninghamii* (Nothofagaceae). *New Phytologist*, 161(2), 585-594.

Huamán-Carrión, M. L., Espinoza-Montes, F., Barrial-Lujan, A. I., & Ponce-Atencio, Y. (2021). Influencia de la altitud y características del suelo en la capacidad de almacenamiento de carbono orgánico de pastos naturales altoandinos. *Scientia Agropecuaria*, 12(1), 83-90.

Kieltyk, P. (2021). Intraspecific morphological variation of *Bellidiastrum michelii* (Asteraceae) along a 1,155 m elevation gradient in the Tatra Mountains. *PeerJ*, 9, e11286.

Körner, C., Neumayer, M., Menendez-Riedl, S. P., & Smeets-Scheel, A. (1989). Functional morphology of mountain plants. *Flora*, 182(5-6), 353-383.

Körner, C. (1989). The nutritional status of plants from high altitudes. *Oecologia*, 81(3), 379-391.

Körner, C. (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115(4), 445-459.

Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in ecology & evolution*, 22(11), 569-574.

Körner, C. (2021). *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer Nature.

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

- Laiolo, P., & Obeso, J. R. (2017). Life-history responses to the altitudinal gradient. In High mountain conservation in a changing world (pp. 253-283). Springer, Cham.
- Lambers, H., Chapin, F. S., & Pons, T. L. (1998). Role in ecosystem and global processes. In Plant Physiological Ecology (pp. 495-517). Springer, New York, NY.
- Lauer, W. (1979). La posición de los páramos en la estructura del paisaje de los Andes tropicales. *El Medio Ambiente Páramo*. IVIC, 29-45.
- Liu, W., Zheng, L., & Qi, D. (2020). Variation in leaf traits at different altitudes reflects the adaptive strategy of plants to environmental changes. *Ecology and Evolution*, 10(15), 8166-8175.
- Luo, S., Liu, G., Li, Z., Hu, C., Gong, L., Wang, M., & Hu, H. (2014). Soil respiration along an altitudinal gradient in a subalpine secondary forest in China. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, 8(4), 526.
- Luteyn, J., Churchill, S., Griffin, D., Gradstein, S., Sipman, H., & Mauricio, R. (1999). Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. Bronx, New York, USA: New York Botanical Garden Press., 84(1), 278.
- Mavárez, J. (2021). A Taxonomic Revision of *Espeletia* (Asteraceae). II. Updated List of Taxa, Nomenclature, and Conservation Status in the Colombian Radiation. *Harvard Papers in Botany*, 26(1), 131-157.
- Méndez, E. (2007). La vegetación de los Altos Andes II: Las Vegas del flanco oriental del Cordón del Plata (Mendoza, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 42(3-4), 273-294.

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

- Meinzer, F. C., Goldstein, G. H., & Rundel, P. W. (1985). Morphological changes along an altitude gradient and their consequences for an Andean giant rosette plant. *Oecologia*, 65(2), 278-283.
- Midolo, G., De Frenne, P., Hölzel, N., & Wellstein, C. (2019). Global patterns of intraspecific leaf trait responses to elevation. *Global change biology*, 25(7), 2485-2498.
- McDonald, P. G., Fonseca, C. R., McC, J., & Westoby, M. (2003). Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: is the method of size reduction common among clades?. *Functional Ecology*, 50-57.
- Molina-Montenegro, M. A. (2008). Variación de la pubescencia foliar en plantas y sus implicaciones funcionales a lo largo de gradientes altitudinales. *Ecosistemas*, 17(1).
- Molina-Montenegro, M. A., & Cavieres, L. A. (2010). Variación altitudinal de los atributos morfo-fisiológicos en dos especies de plantas alto-andinas y sus implicancias contra la fotoinhibición. *Gayana. Botánica*, 67(1), 1-11.
- Monasterio, M. (1980). Los páramos andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidades con otras regiones andinas. *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, 15-27.
- Müller, I., & Weiss, W. (2019). On the Temperature Gradient in the Standard Troposphere. In *New Achievements in Continuum Mechanics and Thermodynamics* (pp. 343-352). Springer, Cham.
- Neumann, P. M. (1995). The role of cell wall adjustments in plant resistance to water deficits. *Crop science*, 35(5), 1258-1266.

- Niinemets, Ü., Cescatti, A., & Christian, R. (2004). Constraints on light interception efficiency due to shoot architecture in broad-leaved *Nothofagus* species. *Tree Physiology*, 24(6), 617-630.
- Padilla-González, G. F., Diazgranados, M., & Da Costa, F. B. (2017). Biogeography shaped the metabolome of the genus *Espeletia*: A phytochemical perspective on an Andean adaptive radiation. *Scientific reports*, 7(1), 1-11.
- Paudel, B. R., Dyer, A. G., Garcia, J. E., & Shrestha, M. (2019). The effect of elevational gradient on alpine gingers (*Roscoea alpina* and *R. purpurea*) in the Himalayas. *PeerJ*, 7, e7503.
- Parada, D (2020). Plasticidad fenotípica de *Elleanthus aurantiacus* (Orchidaceae) en una transición bosque andino- páramo: cuenca del Río Chitagá, Pamplona-Colombia. [Tesis de pregrado inédita]. Universidad de Pamplona.
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Gamier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., . . . Funes, G. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167-234.
- Poorter, L., & Markesteijn, L. (2008). Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, 40(3), 321-331.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., 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.

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

- 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.
- Pouchon, C., Lavergne, S., Fernández, Á., Alberti, A., Aubert, S., & Mavárez, J. (2021). Phylogenetic signatures of ecological divergence and leapfrog adaptive radiation in Espeletia. *American Journal of Botany*, 108(1), 113-128.
- Rada, F., Azócar, A., & Rojas-Altuve, A. (2012). Water relations and gas exchange in *Coespeletia moritziana* (Sch. Bip) Cuatrec., a giant rosette species of the high tropical Andes. *Photosynthetica*, 50(3), 429-436.
- 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).
- Renzhong, W., & Qiong, G. (2004). Morphological responses of *Leymus chinensis* (Poaceae) to the large-scale climatic gradient along the North-east China Transect (NECT). *Diversity and Distributions*, 10(1), 65-73.
- Reyes, J., Murcia, M., & Ochoa, M. (2019). Biomasa foliar de *Espeletia standleyana* y *Espeletiopsis santanderensis* en el páramo de García Pamplona-Colombia. . *Memorias Primer Congreso Internacional de Biología en el Nororiente Colombiano*. (págs. 36-37). Pamplona: BISTUA REVISTA DE LA FACULTAD DE CIENCIAS BASICAS.
- Rivera, D., & Rodríguez, C. (2011). Guía divulgativa de criterios para la delimitación de páramos de Colombia. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial e Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 1(1), 68.

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

- Rolland, C. (2003). Spatial and seasonal variations of air temperature lapse rates in Alpine regions. *Journal of climate*, 16(7), 1032-1046.
- Rozendaal, D. M. A., Hurtado, V. H. & Poorter, L. (2006). Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* 20, 207–216.
- RStudio Team (2020). RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL
- Salinas, J. G., & García, R. (1985). *Métodos químicos para el análisis de suelos ácidos y plantas forrajeras*. CIAT.
- Shields, L. M. (1950). Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *The Botanical Review*, 16(8), 399-447.
- Soares, L. A., de Lima, G. S., Brito, M. E. B., da Silva Sá, F. V., da Silva, E. C. B., & de Araújo, T. T. (2012). Cultivo do tomateiro na fase vegetativa sobre diferentes lâminas de irrigação em ambiente protegido. *Agropecuária Científica no Semiárido*, 8(2), 38-45.
- Silva., C. (2010). Distribución y morfología de rosetas caulescentes en el páramo de san José, estado Mérida, Venezuela. [Trabajo de grado]. Universidad de los Andes. Mérida Venezuela.
- Sibly, R. M., & Calow, P. (1986). *Physiological ecology of animals*. Blackwell Scientific Publications.

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

- Scoffoni, C., Rawls, M., McKown, A., Cochard, H., & Sack, L. (2011). Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiology*, 156(2), 832-843.
- Smith, A. (1980). The paradox of plant height in an Andean giant rosette species. *The Journal of Ecology*, 63-73.
- Smith, A. (1981). Growth and population dynamics of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Smithsonian Contributions to Botany*.
- Smith, A. (1994). Introduction to tropical alpine vegetation. En P. Rundel, A. Smith, & F. Meinzer, *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function* (págs. 1-19). Cambridge University Press.
- Smith, A., & Young, T. (1987). Tropical alpine plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), 137-158.
- Stanton, K. M., Weeks, S. S., Dana, M. N., & Mickelbart, M. V. (2010). Light exposure and shade effects on growth, flowering, and leaf morphology of *Spiraea alba* Du Roi and *Spiraea tomentosa* L. *HortScience*, 45(12), 1912-1916.
- Strong, C. L., Boulter, S. L., Laidlaw, M. J., Maunsell, S. C., Putland, D., & Kitching, R. L. (2011). The physical environment of an altitudinal gradient in the rainforest of Lamington National Park, southeast Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum*, 55(2), 251-270.

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

- Takahashi, K., & Matsuki, S. (2017). Morphological variations of the *Solidago virgaurea* L. complex along an elevational gradient on Mt Norikura, central Japan. *Plant Species Biology*, 32(3), 238-246.
- Theurillat, J. P., & Guisan, A. (2001). Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Climatic change*, 50(1), 77-109.
- Turunen, M., & Latola, K. (2005). UV-B radiation and acclimation in timberline plants. *Environmental pollution*, 137(3), 390-403.
- Van der Hammen, T., & Cleef, A. (1986). Development of the high Andean páramo flora and vegetation. *High Altitude Tropical Biogeography*, 153-201.
- Vargas, O. (1996). Impacto del fuego y pastoreo sobre el medio ambiente páramo. *El páramo: Ecosistema a proteger*, 1(1), 63-72.
- Watson, D. J. (1947). Comparative physiological studies on the growth of field crops: I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Annals of botany*, 11(41), 41-76.
- Wellstein, C., Poschlod, P., Gohlke, A., Chelli, S., Campetella, G., Rosbakh, S., ... & Beierkuhnlein, C. (2017). Effects of extreme drought on specific leaf area of grassland species: A meta-analysis of experimental studies in temperate and sub-Mediterranean systems. *Global Change Biology*, 23(6), 2473-2481.
- Yates, M. J., Anthony Verboom, G., Rebelo, A. G., & Cramer, M. D. (2010). Ecophysiological significance of leaf size variation in Proteaceae from the Cape Floristic Region. *Functional Ecology*, 24(3), 485-492.

Young, B., Young, K. R., & Josse, C. (2011). Vulnerability of tropical Andean ecosystems to climate change. *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*. SCOPE, IAI, 170-181.

10. Anexos

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis**Anexos 1. Tablas de resultados de prueba de Shapiro - Wilk*

Variable	Elevación	Estadístico	p-Valor	Variable	Elevación	Estadístico	p-Valor
AF	2620	0,93399	0,06272	DM	2620	0,98012	0,82865
AF	3110	0,90891	0,01397	DM	3110	0,90162	0,00920
AF	3250	0,94981	0,16711	DM	3250	0,95610	0,24547
AF	3490	0,96197	0,34753	DM	3490	0,96041	0,31740
AH	2620	0,96613	0,43932	LH	2620	0,95307	0,20422
AH	3110	0,97279	0,61793	LH	3110	0,98720	0,96848
AH	3250	0,97750	0,75599	LH	3250	0,93431	0,06400
AH	3490	0,91319	0,01793	LH	3490	0,96121	0,33255
AP	2620	0,92763	0,04250	NH	2620	0,94649	0,14829
AP	3110	0,92833	0,04434	NH	3110	0,92939	0,05305
AP	3250	0,97629	0,72064	NH	3250	0,90639	0,01208
AP	3490	0,97554	0,69877	NH	3490	0,91854	0,02459
CB	2620	0,91668	0,02202	PF	2620	0,93766	0,07869
CB	3110	0,81033	0,00010	PF	3110	0,84556	0,00050
CB	3250	0,89049	0,00496	PF	3250	0,89384	0,00596
CB	3490	0,95847	0,28303	PF	3490	0,95866	0,28609
DF	2620	0,82192	0,00017	PHL	2620	0,97144	0,57916
DF	3110	0,84091	0,00040	PHL	3110	0,90092	0,00884
DF	3250	0,95364	0,21142	PHL	3250	0,93093	0,05196
DF	3490	0,88382	0,00345	PHL	3490	0,86683	0,00143
Dm	2620	0,97079	0,56095	PS	2620	0,91139	0,01614
Dm	3110	0,90856	0,01369	PS	3110	0,83794	0,00035
Dm	3250	0,94348	0,11290	PS	3250	0,89201	0,00538
Dm	3490	0,97106	0,56850	PS	3490	0,97200	0,59516

Variable	Elevación	Estadístico	p-Valor
pH	2620	0,94834	0,15258
pH	3110	0,96575	0,43042
pH	3250	0,94467	0,12153
pH	3490	0,98876	0,98334
PHS	2620	0,95887	0,28977
PHS	3110	0,97808	0,77266
PHS	3250	0,96713	0,46387
PHS	3490	0,96165	0,34110
PMO	2620	0,95921	0,29574
PMO	3110	0,95265	0,19902
PMO	3250	0,97689	0,73835
PMO	3490	0,95143	0,18463

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

Variable	Elevación	Estadístico	p-Valor
SLA	2620	0,92824	0,04409
SLA	3110	0,96686	0,45711
SLA	3250	0,98352	0,90930
SLA	3490	0,96135	0,33529
AFT	2620	0,76642	0,00566
AFT	3110	0,90300	0,23631
AFT	3250	0,69200	0,00070
AFT	3490	0,89939	0,21575
BIOMASA	2620	0,89796	0,20807
BIOMASA	3110	0,97841	0,95609
BIOMASA	3250	0,88144	0,13555
BIOMASA	3490	0,91299	0,30214
IAF	2620	0,89411	0,18857
IAF	3110	0,94766	0,64092
IAF	3250	0,94520	0,61223
IAF	3490	0,92160	0,37050
PST	2620	0,75201	0,00378
PST	3110	0,90218	0,23146
PST	3250	0,73636	0,00243
PST	3490	0,91311	0,30303

Anexos 2. Tablas de resultados de la prueba de Levene

Variable	df1	df2 st	Estadístico	p-Valor	Variable	df1	df2 st	Estadístico	p-Valor
AF	3	116	1.79	0.153	DM	3	116	0.553	0.647
AH	3	116	3.11	0.0290	LH	3	116	0.964	0.412
AP	3	116	1.05	0.372	NH	3	114	3.11	0.0292
CB	3	116	2.58	0.0569	PF	3	116	4.43	0.00552
DF	3	116	0.203	0.894	PHL	3	116	4.70	0.00391
Dm	3	116	1.48	0.223	PS	3	116	2.61	0.0549

Variable	df1	df2 st	Estadístico	p-Valor	Variable	df1	df2 st	Estadístico	p-Valor
SLA	3	116	2.95	0.0357	pH	3	116	1.96	0.124
AFT	3	36	0.763	0.522	PMO	3	116	3.89	0.0109
BIOMASA	3	36	0.483	0.696	PHS	3	116	7.19	0.000180
IAF	3	36	1.07	0.372					
PST	3	36	2.80	0.0536					

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

Anexos 3. Tablas de resultados de prueba Tukey HSD y Games-Howell.

Variable	EL	N	Subconjunto			Variable	EL	N	Subconjunto			
			a	b	c				a	b	c	
AF	3490	30	15,16862			DM	2620	30	26,267			
	2620	30	16,580323	16,580323			3490	30	29,5	29,5		
	3250	30		18,853587	18,853587		3250	30		33,367	33,367	
	3110	30			20,681983		3110	30			37,4	
			Sig.	0,745	0,369	0,561			Sig.	0,362	0,21	0,179
Variable	EL	N	Subconjunto			Variable	EL	N	Subconjunto			
			a	b	c				a	b	c	
AH	3490	30	1,165553			LH	2620	30	16,06444			
	3250	30		1,36723			3490	30	16,165557			
	3110	30		1,426123			3250	30		18,722223		
	2620	30		1,485557			3110	30		19,096673		
			Sig.	1	0,221				Sig.	0,999	0,968	
Variable	EL	N	Subconjunto			Variable	EL	N	Subconjunto			
			a	b	c				a	b	c	
AP	3490	30	17,2667			NH	2620	30	34,17			
	2620	30	18,6333	18,6333			3110	30		67,3		
	3250	30		20,6733			3490	30		70,87		
	3110	30		21,35			3250	30			93,27	
			Sig.	0,629	0,086				Sig.	1	0,944	1
Variable	EL	N	Subconjunto			Variable	EL	N	Subconjunto			
			a	b	c				a	b	c	
CB	2620	30	512,4			PF	2620	30	0,77966			
	3490	30	600,125	600,125			3490	30	0,933653			
	3250	30		798,1	798,1		3250	30		1,44978		
	3110	30			1003,625		3110	30		1,787107		
			Sig.	0,811	0,192	0,165			Sig.	0,693	0,083	
Variable	EL	N	Subconjunto			Variable	EL	N	Subconjunto			
			a	b	c				a	b	c	
DF	3110	30	0,07591			PHL	2620	30	70,102563			
	2620	30	0,08293				3490	30	70,332147			
	3250	30		0,126513			3250	30	70,790303			
	3490	30		0,128767			3110	30		77,806433		
			Sig.	0,919	0,997				Sig.	0,804	1	
Variable	EL	N	Subconjunto			Variable	EL	N	Subconjunto			
			a	b	c				a	b	c	
Dm	2620	30	24,3			PS	2620	30	0,2268			
	3490	30	26,067	26,067			3490	30	0,27437			
	3250	30		30,567	30,567		3110	30		0,380127		
	3110	30			33,7		3250	30		0,418333		
			Sig.	0,769	0,072	0,321			Sig.	0,483	0,66	

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

Variable	EL	N	Subconjunto			Variable	EL	N	Subconjunto		
			a	b	c				a	b	
SLA	3250	30	46,275283			pH	2620	30	3,8621		
	3490	30	56,281863				3110	30	3,9827		
	3110	30	56,760527				3490	30	4,0383		
	3250	30	75,054363				3250	30	4,0957		
	Sig.		1	0,994	1		Sig.		0,234	0,288	
Variable	EL	N	Subconjunto			Variable	EL	N	Subconjunto		
			a	b	c				a	b	c
PST	2620	10	10,859913			PHS	2620	30	19,561247		
	3490	10	13,809061				3250	30	25,032723		
	3110	10	17,067161	17,067161			3490	30	32,535713		
	3250	10	35,719766				3110	30	34,70805		
	Sig.		0,852	0,092			Sig.		1	1	0,299
Variable	EL	N	Subconjunto			Variable	EL	N	Subconjunto		
			a	b	c				1	2	3
BIOMASA	3110	10	202,051039			PMO	2620	30	8,320659		
	2620	10	250,885518				3250	30	15,958646		
	3490	10	254,337869				3110	30	19,881917		
	3250	10	413,287355				3490	30	21,176042		
	Sig.		0,673	1			Sig.		1	1	0,427

Anexos 4. Tablas de resultados de la regresión utilizando el criterio de AF.

Predictor	<i>b</i>	<i>b</i> 95% CI [LL, UL]	<i>beta</i>	<i>beta</i> 95% CI [LL, UL]	<i>sr</i> ²	<i>sr</i> ² 95% CI [LL, UL]	<i>r</i>	<i>fit</i>
(Intercepto)	-13,28227**	[-15,11; -11,46]						
LH	0,95505**	[0,86; 1,05]	0,69	[0,62; 0,76]	0,39	[0,16; 0,62]	0,89**	
AH	11,19334**	[9,61; 12,78]	0,48	[0,41; 0,55]	0,19	[0,06; 0,32]	0,76**	
								R2 = 0,9776** 95% CI[.95,.98]
Altitud = 3490								

Predictor	<i>b</i>	<i>b</i> 95% CI [LL, UL]	<i>beta</i>	<i>beta</i> 95% CI [LL, UL]	<i>sr</i> ²	<i>sr</i> ² 95% CI [LL, UL]	<i>r</i>	<i>fit</i>
(Intercepto)	-15,33416**	[-17,92; -12,75]						
LH	1,14340**	[1,00; 1,29]	0,71	[0,62; 0,80]	0,31	[0,12; 0,50]	0,94**	
AH	9,34797**	[7,10; 11,60]	0,38	[0,29; 0,47]	0,09	[0,02; 0,16]	0,81**	
								R2 = 0,9675** 95% CI[.93,.98]
Altitud = 3250								

Predictor	<i>b</i>	<i>b</i> 95% CI [LL, UL]	<i>beta</i>	<i>beta</i> 95% CI [LL, UL]	<i>sr</i> ²	<i>sr</i> ² 95% CI [LL, UL]	<i>r</i>	<i>fit</i>
(Intercepto)	-12,95677**	[-15,33 ; -10,05]						
LH	0,9408 **	[0,78 ; 1,11]	0,57	[0,47 ; 0,67]	0,21	[0,06 ; 0,35]	0,88**	
AH	10,4985**	[8,53 ;12,47]	0,53	[0,43 ; 0,63]	0,18	[0,05 ; 0,31]	0,87**	
								R2 = 0,9624** 95% CI[.92,.97]
Altitud = 3110								

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

Predictor	<i>b</i>	<i>b</i> 95% CI [LL, UL]	<i>beta</i>	<i>beta</i> 95% CI [LL, UL]	<i>sr</i> ²	<i>sr</i> ² 95% CI [LL, UL]	<i>r</i>	<i>fit</i>
(Intercepto)	-12,95677**	[-15,64 ; -10,27]						
LH	1,09261**	[0,97 ; 1,22]	0,76	[0,67 ; 0,85]	0,47	[0,23 ; 0,72]	0,92**	
AH	8,06764**	[6,20 ; 9,93]	0,38	[0,29 ; 0,47]	0,12	[0,03 ; 0,21]	0,70**	
Altitud = 2620								R2 = 0,9595** 95% CI [.92, .97]

Nota. Una ponderación *b* significativa indica que la ponderación *beta* y la correlación semiparcial también son significativas. *b* representa las ponderaciones de regresión no estandarizadas. *beta* indica las ponderaciones de regresión estandarizadas. *Sr*² representa la correlación semiparcial al cuadrado. *r* representa la correlación de orden cero. *LL* y *UL* indican los límites inferior y superior de un intervalo de confianza, respectivamente. *indica $p > .05$. ** indica $p > .01$.

Anexos 5. . Tablas de resultados de la regresión utilizando el criterio de PS

Predictor	<i>b</i>	<i>b</i> 95% CI [LL, UL]	<i>beta</i>	<i>beta</i> 95% CI [LL, UL]	<i>sr</i> ²	<i>sr</i> ² 95% CI [LL, UL]	<i>r</i>	<i>fit</i>
(Intercepto)	-0.032949	[-0.07, 0.01]						
AF	0.02026**	[0.02, 0.02]	0.95	[0.84, 1.07]	0.91	[0.83, 0.94]	0,95**	
Altitud = 3490								R2 = 0,9108** 95% CI [.83, .94]

Predictor	<i>b</i>	<i>b</i> 95% CI [LL, UL]	<i>beta</i>	<i>beta</i> 95% CI [LL, UL]	<i>sr</i> ²	<i>sr</i> ² 95% CI [LL, UL]	<i>r</i>	<i>fit</i>
(Intercepto)	-2.146334**	[-2.29, -2.01]						
AF	0.064911**	[0.06, 0.07]	0.96	[0.85, 1.07]	0.92	[0.85, 0.95]	0,96**	
Altitud = 3250								R2 = 0,9244** 95% CI [.85, .95]

Predictor	<i>b</i>	<i>b</i> 95% CI [LL, UL]	<i>beta</i>	<i>beta</i> 95% CI [LL, UL]	<i>sr</i> ²	<i>sr</i> ² 95% CI [LL, UL]	<i>r</i>	<i>fit</i>
(Intercepto)	-4,67808**	[-5.04, -4.32]						
ln(AF)	1,21799**	[1.10, 1.34]	0.97	[0.87, 1.06]	0.94	[0.88, 0.96]	0,97**	
Altitud = 3110								R2 = 0,9396** 95% CI [.88, .96]

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DE BIOMASA EN *E. santanderensis*

Predictor	<i>b</i>	<i>b</i> 95% CI [LL, UL]	<i>beta</i>	<i>beta</i> 95% CI [LL, UL]	<i>sr</i> ²	<i>sr</i> ² 95% CI [LL, UL]	<i>r</i>	<i>fit</i>
(Intercepto)	-4,56361**	[-5.04, -4.09]						
ln(AF)	1,09191**	[0.92, 1.26]	0.93	[0.78, 1.07]	0.86	[0.74, 0.91]	0,93**	
Altitud = 2620								R2 = 0,8609** 95% CI [.74,.91]