

Plasticidad fenotípica de *E. conglomerata* A.C. Sm

PLASTICIDAD FENOTÍPICA DE *Espeletia conglomerata* A.C. Sm., Asteraceae, EN
TRES PÁRAMOS EN EL MACIZO DE SANTURBÁN. COLOMBIA.

Jenifer Estefani Quintana Mendoza

Universidad de Pamplona
Facultad de Ciencias Básicas, Departamento de Biología
Pamplona, Colombia

2022

PLASTICIDAD FENOTÍPICA DE *Espeletia conglomerata* A.C. Sm., Asteraceae,
EN TRES PÁRAMOS EN EL MACIZO DE SANTURBÁN. COLOMBIA.

Jenifer Estefani Quintana Mendoza

Tesis o trabajo de investigación presentada (o) como requisito parcial para optar al

Título de: Biólogo

Director

Luis Roberto Sánchez, MSc

Grupo de investigación:

En Recursos Naturales

Universidad de Pamplona

Facultad de Ciencias Básicas, Departamento de Biología

Pamplona, Colombia

2022

Agradecimientos

A mi madre Ana Meláis Mendoza “Por su entrega y amor incondicional que han forjado el ser humano que soy “. Gracias madre por forjar en mis valores, la amo.

Al profesor Luis Roberto Sánchez, por su sabiduría y entrega en la realización de esta investigación

A mi hermano José Quintana por colaboración

A mi compañero de vida Ronald Quintana por su entrega y apoyo.

A la universidad de Pamplona, especialmente a los profesores del departamento de Biología por mi formación académica.

Tabla de contenido

	Página
RESUMEN DEL PROYECTO	10
Palabras claves: <i>E. conglomerata</i> ; Gradiente altitudinal; Páramo, Plasticidad fenotípica; Rasgos funcionales.....	10
1. INTRODUCCIÓN.....	11-12
2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN.....	12-15
3. Hipótesis.....	16
4. Objetivos.....	16
4.1 Objetivo general.....	16
4.2 Objetivos específicos.....	16
5 MARCO TEÓRICO. Y ESTADO DEL ARTE.....	16
5.1 MARCO TEÓRICO.	16
5.1.1 Plasticidad fenotípica.....	17-18
5.1.2 Plasticidad fenotípica y variabilidad genética	18-19
5.1.3 plasticidad adaptativa.....	20
5.1.4 Gradiente altitudinal	20-21
5.1.5 Rasgos funcionales	21-25
5.1.6 Páramos	25.27

5.1.7 <i>Espeletia Conglomerata</i>	27-28
6. ESTADO DEL ARTE	28-30
7. METODOLOGÍA.....	30
7.1 Área de estudio	31
7.1 Ubicación de la zona de muestreo	31-33
7.2 Rasgos funcionales	33-34
7.3. Fase del laboratorio.....	34
8. Estadística utilizada	35
9. Resultados y análisis estadístico.....	35
9.1 Altura máxima	35-37
9.2 Ancho de la hoja, longitud de la hoja, área foliar y área foliar específica.....	37-42
9.3 Contenido foliar de materia seca.....	43-45
9.4 Numero de inflorescencias, numero de flores, numero de brácteas y longitud del pedicelo	45-50
9.5 Número de flores y longitud de las flores.....	50-54
9.6 Numero de los capítulos y diámetro de los capítulos	54-59
10. Análisis de componentes principales	60
10.1 Rasgos morfológicos de la hoja e inflorescencias	60-62
11. Análisis de resultados	63-66

12. conclusiones -----	67
13. Bibliografía-----	68-78
Tablas	
Resumen estadístico de la altura máxima-----	1
Resumen estadístico de las diferencias entre las elevaciones de altura máxima-----	2
Variable independiente con relación a las elevaciones, parcelas en la prueba inter- sujetos-----	3
Resumen estadístico del ancho de la hoja-----	4
Comparación del rango de las medias del ancho de la hoja en las tres localidades-----	5
Diferencias entre elevaciones de la longitud de la hoja -----	6
Comparación de las medias la longitud de la hoja en las tres elevaciones -----	7
Resumen estadístico de las medias del área foliar-----	8
Comparación del rango de las medias del área foliar -----	9
Resumen estadístico del área foliar específica -----	10
Comparación del rango de las medias del área foliar específica -----	11
Resumen estadístico descriptivo para contenido de materia seca-----	12
Relación entre parcelas, tamaño y elevación respecto al contenido de materia seca-- -----	13

Comparaciones múltiples en contenido de materia seca -----	14
Análisis descriptivo del rango del número de inflorescencia-----	15
Comparación del rango del número de inflorescencia-----	16
Análisis descriptivo del rango del número de brácteas -----	17
Comparación del rango del número de brácteas-----	18
Análisis descriptivo del rango de la longitud del pedicelo-----	19
Resumen estadístico de las pruebas inter-sujetos en la longitud del pedicelo-----	20
-----	-----
Comparaciones múltiples, entre los tamaños, parcelas y elevación en longitud del pedicelo-----	21
Análisis descriptivo del número de flores-----	22
Comparaciones múltiples, entre los tamaños, parcelas y elevación del número de flores-----	23
Comparaciones múltiples, entre los tamaños, parcelas y elevación en el número de flores-----	24
Análisis descriptivo del rango de la longitud de la flor-----	25
Comparaciones múltiples, entre los tamaños, parcelas y elevación en la longitud de la flor-----	26
Análisis descriptivo del rango del número de capítulos-----	27

Resumen estadístico de las pruebas inter-sujetos en el número de capítulos-----28

Comparaciones múltiples, entre los tamaños, parcelas y elevación del número de capítulos-----29

Análisis descriptivo del rango del diámetro de los capítulos-----30

Resumen estadístico de las pruebas inter-sujetos en el diámetro de los capítulos-----31

Resumen estadístico de las pruebas inter-sujetos en el diámetro de los capítulos-----32

Figuras

Zonas de estudio (tres localidades) -----1

Áreas de estudio -----2

Comparación de las muestras independientes de la altura máxima -----3

Comparación de las muestras independientes en el ancho de la hoja-----4

Comparación de las muestras independientes de la longitud de la hoja-----5

Comparación de las muestras independientes del área foliar-----6

Comparación de las muestras independientes del área foliar específica -----7

Medias marginales con la variable dependiente el contenido de materia seca-----8

Comparación de las muestras independientes del número de inflorescencia-----9

Comparación de las muestras independientes en el número de brácteas-----	10
Medias marginales con la variable dependiente de la longitud del pedicelo-----	11
Medias marginales con la variable dependiente en el número de flores-----	12
Comparación de las muestras independientes en la longitud de las flores-----	13
Medias marginales con la variable dependiente el número de capítulos-----	14
Medias marginales con la variable dependiente el diámetro de los capítulos-----	15
Componentes principales en los rasgos morfológicos de las hojas-----	16
K-Medias para los rasgos morfológicos de las hojas -----	17
Componentes principales en los rasgos morfológicos de las inflorescencias-----	18
K-Medias para los rasgos morfológicos de las inflorescencias-----	19

RESUMEN DEL PROYECTO

La plasticidad fenotípica en las poblaciones, puede ser influenciada por el gradiente altitudinal y factores ambientales generan algún tipo de estrés en estas. La altitud puede determinar las variaciones morfológicas (Whitmore & Giles, 1991), que afectan el crecimiento y la reproducción de órganos vegetales (Osmond, et al., 1987) y la colonización (Pulliam & Smith, 1980; 2000). En la presente investigación se analizó la variación de algunos rasgos morfológicos, en las poblaciones de *E. Conglomerata* a través del gradiente altitudinal en tres páramos del macizo de Santurbán. Se presentando diferencias significativas ($p < 0.05$) en los rasgos de la altura máxima (Hmax; cm); el ancho de la hoja (w; cm); la longitud de la hoja (L; cm), el área foliar (AF; mm²), el área foliar específica (AFE; cm²/g); número de inflorescencias (N.IF); el número de brácteas (N.B); la longitud de pedicelo (L.P; cm); el número de flores (N.F); la longitud de las flores (L.F; mm); el número de capítulos (N.Cap) y diámetro de los capítulos (D.cap; mm) presentaron variabilidad de forma no lineal, porque en 3644 msnm se presentó dominancia de la mayoría de los rasgos. La longitud de las flores (L.F; mm); área foliar específica (AFE; cm²/g) y el número de inflorescencias tiene un efecto negativo a través del gradiente altitudinal de forma lineal. Es posible que la plasticidad fenotípica de las poblaciones de *E. Conglomerata* este mediada por la presión del gradiente altitudinal, sin embargo diverge en el contenido foliar de materia seca (CFMS; mg/g), no presento variación a través del gradiente altitudinal

Palabras claves; *E. conglomerata*; Gradiente altitudinal; Páramo, Plasticidad fenotípica; Rasgos funcionales.

1. INTRODUCCIÓN

Las plantas del género *Espeletia* deben enfrentarse al estrés que generan, las condiciones climáticas extremas de los ecosistemas donde habitan, por lo que crean estrategias para sobrevivir (Gämperle & Schneller, 2002). La plasticidad fenotípica (PF) que es la habilidad de un organismo de exhibir fenotipos diferentes en respuesta a cambios del ambiente (Schmalhausen, 1949), se puede ver afectada por el gradiente ambiental (Pigliucci & Schlichting, 1996), como lo propone Smith, (1980), en su investigación con *Espeletia schultzii* Weed., (Asteraceae), que el tamaño y la densidad poblacional, se ven influenciados por el gradiente altitudinal, al tener un efecto desfavorable. Las especies se establecen en las zonas bajas (Subpáramo), ya que al ampliar la altitud estas deben de soportar el estrés, que no solo afecta la temperatura sino también las variables atmosféricas y edafológicas, al incrementar la fracción de radiación del espectro UV y paralelamente disminuye la concentración de dióxido de carbono y oxígeno atmosférico (Rundel et al., 1994), por lo tanto es frecuente que las especies puedan presentar cambios en sus estructuras morfológicas (Lawlor & Tezara , 2009) como la ramificación, longitud del entrenudo del estolón, longitud de la hoja (disminución del área foliar) (Passioura, 1994), contenidos de nutriente foliares, nitrógeno y fósforo (Wright et al., 2004), relacionados con las tasas de respiración y de fotosíntesis (Poorter et al., 2006), y la altura de crecimiento (Díaz, 2004), siendo un efecto del déficit hídrico que afecta la tasa fotosintética(Lawlor & Cornic , 2002) , debido a la alta radiación baja disponibilidad de nutrientes (Bloom et al., 1985) y en menor medida la disponibilidad

del dióxido de carbono (CO₂) (Campbell et al., 1991). Por lo que las especies tiene la capacidad de generar respuestas plásticas, para establecerse en ambientes heterogéneos (Antonovics, 2006; Levin, 2009).

La PF puede abarcar cambios morfológicos y fisiológicos de los individuos (Palacio & Rodríguez 2008), estudiando la capacidad adaptativa de dichos cambios, por lo que se ha planteado que hay diferencias entre la PF pasiva o inevitable (Sultan S., 1987) y la PF adaptativa (Richards et al 2006). La PF puede que no sea adaptativa, ya que para ser adaptativa debe permanecer, trayendo como consecuencia la evolución, así como lo afirma Darwin (Sultan S., 1995), estableciendo que ha sido producto de la selección natural (Dewitt & Scheiner, 2004), al darse la variación genética, mediada por el ambiente, en un desarrollo individual (Sultan S., 2000). En la presente investigación se analizó la variación de algunos rasgos morfológicos, de poblaciones de *E. Conglomerata* distribuidas en un gradiente altitudinal en tres páramos del macizo de Santurbán, se estableció las posibles diferencias morfológicas en las tres elevaciones.

2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN

Los páramos Colombianos proveen bienes y servicios ecosistémicos como la regulación hídrica, al sustentar muchos ríos y embalses (Rangel, et al., 2002). Preservan hábitats para la flora y fauna, retienen grandes contenidos de carbono en suelo, lo cual reduce el calentamiento global (Hofstede, 2003). La descomposición de la materia en estos ecosistemas es gradual (Buytaert, et al., 2007) y la absorción de nutrientes (radicular) es lenta, por lo tanto, el desarrollo y crecimiento de la flora es lento (Baruch & Smith, 1979; Vargas, 1996; Cleef ,2013). La flora debe afrontar las heladas, vientos,

bloqueo de la transpiración producto de la neblina (Beard, 1955), altas radiaciones y temperaturas congelantes, que provocan pérdida de necro masa, al afectar el meristemo apical, hojas deformes, enroscadas; agotamiento y pudrición del meristemo radicular; clorosis y pérdida de turgencia de la hoja (Medina, 2010). Por ende, estos ecosistemas de alta montaña, sirven de referencia para el manejo de las poblaciones (Sánchez, 2004). El nicho ecológico en ecosistemas de alta montaña influye en la distribución de las poblaciones, donde se llevan a cabo funciones indispensables, como reproducirse, crecer, y establecerse (Pulliam, 2000).

Las variables ambientales anteriormente descritas, determinan los nichos y se pueden relacionar con el gradiente altitudinal (Tobón Monroy, 2011). El efecto del gradiente de elevación y factores ambientales generan algún tipo de estrés en la flora. El gradiente altitudinal influye en el fenotipo, la altitud puede determinar los procesos morfológicos y fisiológicos (Whitmore & Giles, 1991), que afectan el crecimiento y la reproducción de órganos vegetales (Osmond, et al., 1987) y la colonización (Pulliam & Smith, 1980; 2000). Por lo tanto, las especies que están a un gradiente menor de distribución se ven influenciadas por la depredación, la competencia interespecifica y la presencia de patógenos (Jácome, 2005), pero a mayor gradiente, la supervivencia se ve determinada por factores abióticos como la radiación, la temperatura y la presión atmosférica (Willing, et al., 2003), causando un efecto en la flora que limita su desarrollo y reproducción, (Osmond, et al 1987), pues al ir aumentando la elevación, la altura y diámetro de la planta disminuye, el tamaño de las hojas, pasa de mesófilas a micrófilas y cambia la composición florística (Giles, 1975; Whitmore, 1991), y en zonas intermedias, las condiciones ecológicas pueden ser favorables para la colonización, mantenimiento y

establecimiento de las poblaciones, con características propias de las especies y factores bióticos y abióticos externos (Moreno, 2008). Por lo que habrá mayor abundancia de las especies en donde las condiciones sean favorables para la supervivencia (Castilla et al. 2011).

El género *Espeletia* es endémico de ecosistemas de páramo (Sturm & Rangel, 1985), para afrontar el estrés ambiental en estos ecosistemas (Ibanez T, et al., 2011), exhibe una alta plasticidad entre los individuos de la misma especie (Sánchez, 2004), como estrategia de supervivencia y éxito reproductivo (Castilla, et al., 2011). Por lo tanto, en *Espeletia* los cambios morfológicos y fisiológicos son efecto de la heterogeneidad ambiental de su hábitat (Gämpeler & Schneller, 2002), por lo que se ha demostrado que la plasticidad fenotípica contribuye a la variabilidad genética, pero depende de la selección natural, consiguiendo, variar a lo largo del tiempo (Thompson, 1991; Pigliucci et al., 2006 ; Chevin & Lande, 2011), que en consecuencia se heredan estas características con variabilidad intra e interpoblacional definitiva (Baldwin, 1902; (Duncan, et al., 2014; Thompson, 1991). Además, las especies adquieren amplios rangos de distribución altitudinal (Gratani, 2014), pero cuando estos rangos altitudinales son muy limitados provocan diversos tipos de variaciones morfoanatómicas entre las mismas especies en función de la variación altitudinal (Crausbay, et al., 2015; Laiolo & Obeso, 2017).

E. conglomerata es una especie, que se encuentra en la categoría de peligro (EN), de la UICN, por su pequeña área de distribución (330 km²), restringida a los páramos de Santurbán, Almorzadero y Cocuy (Calderón, Galeano, & García, 2002), la vulnerabilidad de su hábitat frente a actividades naturales y antrópicas, como el crecimiento urbano

(IDEAM, 2002), (Van der Hammen, et al., 2002); la explotación de materiales para la construcción, la minera y exposición a contaminantes; actividades ganaderas y agrícolas, lo que ha traído como consecuencia la degradación, erosión del suelo, cambios en el clima (Rangel, et al., 2002) liberación del carbono y desecación de humedales, que conllevan a su desplazamiento (Castaño, et al., 2002), afectando la dinámica de las poblaciones, ya que al presentar poca plasticidad, la especie podría verse afectada al tener oportunidades limitadas para subsistir en el ecosistema de páramo. Aunque se han realizado estudios en el género *Espeletia* como: Análisis morfométrico y demográfico de *Espeletia pycnophylla* Cuatrecasas, en un gradiente altitudinal provincia de Carchi Ecuador por Sánchez (2004) donde encontró correlación en el número de capítulos por inflorescencia con la altitud, ya que al aumentar la elevación disminuye el número de capítulos. Efecto del gradiente altitudinal sobre los aspectos autoecológicos de *Espeletia pycnophylla* (Benavidez, et al., 2007); Caracterización de la fenología floral de *Espeletia grandiflora* en tres elevaciones en el Parque Nacional Natural Chingaza (Tobón, 2011). Los estudios reportados para *E. conglomerata* son limitados, ya que solo se reporta, la Propagación adaptación y crecimiento del frailejón" *Espeletia conglomerata*" (Mendoza & Martínez, 2014). Aunque existen estrategias como el manejo y conservación del páramo de Santurbán definiéndolo como Parque Natural Regional y normatividades como el acuerdo 011 del 13 de julio de 2004, del Consejo Directivo de Corponor, el Sistema Regional de Áreas Protegidas (Corponor, 2009), no se conoce con claridad el estado de conservación y adaptación de las poblaciones de *E. conglomerata* en el páramo de Santurbán.

3. HIPÓTESIS

Poblaciones de *Espeletia conglomerata* en tres niveles altitudinales exhiben marcadas diferencias en variaciones morfológicas de hojas e inflorescencias, como consecuencia del aumento del estrés ambiental producto del aumento de la altitud (y de la disminución de la temperatura)

4. OBJETIVOS

4.1 OBJETIVO GENERAL

Determinar a través de la medición de rasgos funcionales las respuestas adaptativas de *E. conglomerata* frente al aumento de la altitud en poblaciones ubicadas en diferentes franjas altitudinales del macizo de Santurbán, Norte de Santander Colombia a través de la medición de rasgos funcionales.

4.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS

- Comparar la variabilidad de los rasgos funcionales de hoja e inflorescencias en poblaciones de *E. Conglomerata* en tres franjas altitudinales del páramo Santurbán.
- Relacionar el gradiente altitudinal con las variaciones morfológicas en las poblaciones de *E. conglomerata*.

5. MARCO TEÓRICO Y ESTADO DEL ARTE

5.1 MARCO TEÓRICO

5.1, 1. Plasticidad fenotípica

La plasticidad fenotípica (PF) es la habilidad de un organismo de exhibir fenotipos diferentes en respuesta a cambios del ambiente (Schmalhausen, 1949), se ve reflejada por cambios morfológicos y fisiológicos de los individuos (Palacio & Rodríguez 2008). La cuantificación de la PF, puede abarcar el comportamiento ecológico de las especies y elaborar modelos predictivos frente al cambio climático global (Valladares et al., 2006). Se debe enfatizar en la variante del cambio climático en efecto provoca en el déficit hídrico, ya que la flora limita la tasa fotosintética (Lawlor & Cornic, 2002; Lawlor & Tezara, 2009), como consecuencia, la disminución del área foliar y la baja productividad (Passioura, 1994). Se han establecido dos teorías para explicar cómo la PF intensifica la captura de recursos en las plantas. La primera es la teoría de forrajeo óptimo (TFO) (Campbell et al., 1991; Cain et al., 1996), y la segunda la teoría de asignación óptima (TAO) (Bloom et al., 1985; Dewar, 1993), las plantas pueden controlar su biomasa y crecimiento (i.e. plasticidad morfológica; Bazzaz, 1991; Cain et al., 1996), adoptando la TFO, ya que estas logran cambiar su sistema radicular modificando su densidad, diámetro y disposición, de acuerdo a la disponibilidad y establecimiento de la fuente hídrica (Wright & McConnaughay, 2002). La TAO se da, al enfrentarse la planta al estrés ambiental, respondiendo con plasticidad en la asignación de la biomasa, llevando el recurso a donde es requerido por la planta maximizando así la tasa de crecimiento (Bloom et al., 1985; Dewar, 1993). Por lo anterior las dos teorías se correlacionan, porque además se altera el patrón de asignación de biomasa a un órgano de la planta en particular, puede influir en la morfología y disposición del órgano de forrajeo, con el

propósito de maximizar la captura de los recursos distribuidos heterogéneamente (Cain et al., 1996), pero estas teorías pueden estar relacionadas o no, ya que la plasticidad morfológica puede actuar en la adquisición de nutrientes sin tener en cuenta la asignación de biomasa (Khurana & Singh, 2000; Wright & McConnaughay, 2002).

5.1, 2. Plasticidad fenotípica y variabilidad genética

La PF, provoca la adaptación de las plantas en ambientes estresantes, ya sea por un periodo corto o largo (p.e. anegamiento por lluvias, cambio en la temperatura media global), estos son transmitidos a su descendencia (plasticidad transgeneracional) (Lundgren & Sultan 2005, Duncan et al. 2014). En la flora los cambios se ven reflejados en la partición de biomasa entre raíces, tallos, hojas, y cambios morfológicos, fisiológicos, y fenológicos (Macdonald & Chinappa 1989; Thompson 1991; Pedrol et al., 2000; Poorter et al., 2011, Huber et al. 2012). Los cambios fenotípicos permiten a las plantas desarrollarse y reproducirse a pesar de que las condiciones ambientales sean adversas (Sultan, 1995). Para heredar un carácter la planta debe tener modificación en sus genes, ya que este depende de todos los componentes que generen un cambio (fenotípica, genética y ambiental) donde ejerce efecto no solo el carácter, también la población a la que están sujetos los individuos (Falconer, 1990). Por lo anterior la variabilidad genética depende de la magnitud que represente el carácter plástico en la población, para que se pueda heredar (Scheiner & Lyman 1989).

Establece Lamarck y la escuela biometrista, que tanto el ambiente como la herencia son factores influyentes en desarrollo individual (Provine, 1971, por lo que la PF anormal (Morgan, 1896), puede ser adaptativa (Díaz et al., 1998.), teniendo la presión ambiente sobre el desarrollo de los individuos (Osborn & Poulton, 1897) e influye en la evolución

de las especies (Simpson, 1953), hipótesis que se comprobó con la herencia mendeliana (Morgan , 1910; López, 2004). Se han planteado cuatro hipótesis para que se lleve a cabo PF, 1) hay una correspondencia directa entre los genes y el fenotipo; 2) el fenotipo puede estar influenciado por acción directa o indirecta de uno o varios genes (e.g. pleiotropía, epistasis) (Pigliucci, 2001), 3), los genes son afectados por el entorno por lo que expresa diferentes fenotipos y 4) la correlación genotipo y ambiente (Bradshaw , 1965), esta mediada indirectamente por efectos epigenéticos durante el desarrollo (Sultan, 2000).

El fenotipo y genotipo tienen una estrecha relación con la norma de reacción, donde se correlaciona el ambiente-fenotipo, la plasticidad actúa como un atributo de la norma de reacción (Pigliucci, 2001), por lo tanto el efecto del medio ambiente actúa de manera diferente entre los genotipos (Dewitt & Scheiner, 2004). La PF influye en el éxito biológico ("fitness") de los organismos individuales que abarca la colonización exitosa de las plantas relacionada con alta reproducción de las semillas, periodos rápidos de crecimiento juvenil (Douglass et al., 2009), actividad reproductiva y capacidad de adaptación (Radosevich et al., 2007), además, en caracteres morfológicos, fisiológicos, del éxito biológico y la composición genética de una población (Richardset al., 2006), ya que al presentar la vegetación respuestas plásticas (Sultan, 2000), permiten tener ventaja en establecimiento de hábitat y recursos limitantes (e.g. luz, humedad y nutrientes) (Richards et al., 2006). Los caracteres morfológicos (Godoy et al., 2009) y funcionales (Thuiller et al., 2006); han contribuido con este comportamiento (Zou et al., 2007).

5.1, 3. Plasticidad adaptativa

La PF puede abarcarse por cambios morfológicos y fisiológicos de los individuos (Palacio & Rodríguez 2008), estudiando la capacidad adaptativa de dichos cambios, por lo que se ha planteado que hay diferencias entre la PF pasiva o inevitable (Sultan S., 1987) y la PF adaptativa (Richards et al 2006). La PF adaptativa ha traído como consecuencia la evolución, así como lo afirma Darwin (Sultan S., 1995), estableciendo que ha sido producto de la selección natural (Dewitt & Scheiner, 2004), al darse la variación genética, mediada por el ambiente, en un desarrollo individual (Sultan, 2000). Sin embargo, al darse plasticidad en un organismo en efecto a una variable de estrés, no se puede afirmar que la respuesta plástica sea el resultado de una evolución adaptativa, ya que debe estar sustentado por un proceso evolutivo anterior, por lo que se debe tener en cuenta: A) heterogeneidad ambiental (variación temporal y espacial); B) que exista versatilidad genética en la población para el carácter plástico (i.e. que algunos organismos sean más plásticos que otros), y C) que la presencia o la magnitud de la plasticidad fenotípica se correlacione con un incremento en la adecuación (Núñez et al., 2003).

5.1, 4. Gradiente altitudinal

La PF se puede ver afectada por el gradiente ambiental (Pigliucci & Schlichting, 1996), que actúa sobre el genotipo y se expresa en el fenotipo. El gradiente altitudinal afecta el tamaño y la densidad de la roseta, que según lo planteado por Smith (1980), el gradiente altitudinal tiene un efecto negativo, sobre la densidad de los individuos juveniles y un

efecto positivo en la altura de la planta en zonas subparamunas. Lo anterior es inversamente proporcional al aumentar la elevación, producto del cambio en variables ambientales, por lo que Smith (1980) denominó competencia intra y interespecifica, ya que los individuos compiten por los recursos y espacios, donde pueden influir los factores antrópicos. Sin embargo, Sánchez (2004) halló, que solo la variable correlacionada linealmente, era el número de capítulos, por inflorescencia, teniendo un efecto negativo al disminuir la elevación. Pero se afirma que las variaciones morfológicas y fisiológicas de las poblaciones, a nivel del gradiente altitudinal, va a depender de las condiciones de cada páramo, influyendo su historia biológica, el efecto antrópico, además diversas formas de aislamiento de las poblaciones, entre ellos el espacial, el ecológico y el genético (Benavides et al., 2007).

5.1, 5.Rasgos funcionales

Un rasgo funcional es un atributo informativo para el ecosistema, influenciado por la perturbación y factor ambiental de su respuesta (Lavorel & Garnier, 2002). En la flora los rasgos funcionales, ayudan a establecer los estados de conservación, su comportamiento y funcionamiento, por lo que se plantea: a) las especies raras se agrupan funcionalmente, respecto a las dominantes en el funcionamiento del ecosistema, sin embargo actúan sobre ellas diversos tipos funcionales en efecto a las variables ambientales; b) las especies raras aumentan la densidad poblacional, al disminuir las especies dominantes y por ultimo las especies raras son indispensables en el funcionamiento ecosistémico (Alcázar-Caicedo & Ramírez, 2011).

Algunos rasgos funcionales son claves, para entender las estrategias ecológicas de la flora (Westoby et al., 2002). Los rasgos foliares como longevidad foliar; área foliar

específica, dan respuesta de las tasas de ganancia de carbono y crecimiento del individuo. Los rasgos de la madera, informan sobre la resistencia a sequías, transporte de nutrientes y daños naturales. Las características radiculares dan respuesta al almacenamiento, transporte de sustancias y soporte mecánico de los individuos. Los rasgos regenerativos dan respuesta a la clonalidad, la masa y producción de semillas, analizando la dispersión y establecimiento de los individuos. Los rasgos morfológicos de las plantas como forma de crecimiento y altura máxima, dan respuesta a la posición de los individuos en el estrato vertical, acceso a la luz y densidad de crecimiento (Salgado, 2015).

Para explicar los comportamientos morfológicos de la flora de páramo, se han utilizado los rasgos funcionales, en un rango de efecto y respuesta a los cambios ambientales (Benavidez, Burbano et al 2007; Suding & Goldstein, 2008; Pouchon et al 2018). Por ende, si se ejerce un estrés hídrico, las plantas presentarían cambios en sus estructuras (delgados vasos xilemáticos, con paredes reforzadas con alta disponibilidad de carbono (Garnier et al., 2001), y fibras favorecen la resistencia a embolismos en su sistema de transporte) sin embargo también puede ser de manera indirecta al no ser seleccionado los rasgos por el ambiente, pero si llegan a obtener una respuesta (Suding & Goldstein, 2008). Además los diferentes factores defensivos contra los herbívoros (Coley et al., 1985) y descomposición lenta (Harguindeguy et al., 2000) que afecta la longevidad foliar (Coley et al., 1985), el tamaño del tallo, indican la capacidad de transporte y la adquisición de nutriente (Reich P. et al., 1999). El género *Espeletia* exhibe una anatomía adaptada a las altas radiaciones, acumula agua e impide la pérdida por evotranspiración, que se refleja en los tejidos como el parénquima en empalizada y estructuras que almacenan

agua (Roth, 1973) En los ambientes sucesionales generan influencias en los procesos ecosistémicos, a ser indicadores del estado del ecosistema (Garnier et al., 2004).

Por lo tanto, para comprender las diferentes variaciones morfológicas de *Espeletia conglomerata*, se utilizan los rasgos morfológicos que explican comportamientos de la especie (Reich et al., 2003), como: El área foliar AF (mm^2) se ha relacionado con ganancias de carbono, con dinámicas climáticas, geológicas, con el transporte de agua, nutrientes (King et al 2006). La AF puede estar relacionada negativamente con el estrés por temperatura, sequías y altas radiaciones, además el tamaño de la planta, de las ramas, anatomía y arquitectura, número de hojas, número de yemas laterales y factores filogenéticos (Perez et al., 2013). La área foliar específica (AFE; cm^2/g): un rasgo fundamental para la economía foliar e indica el costo de construir un mm^2 de área foliar. Especies con bajo AFE tienen alto costo en: defensas de su estructura y longevidad foliar, mientras que especies con alta AFE tienen altas reservas de nitrógeno en las hojas y realizan varios procesos fotosintéticos (Reich et al. 1999; Niinemets 2001; Wright et al. 2004). Este rasgo se calculará dividiendo el área de una hoja fresca por su masa seca en el horno, con peciolo. Es equivalente a $1/\text{LMA}$ (leaf mass per área), teniendo el área de la hoja fresca.

El ancho (W ; cm) de la hoja está correlacionado positivamente con la expresión de dominancia de la copa, que el área total de la hoja. Este rasgo está relacionado con el tamaño de la hoja, ya que las hojas anchas tienden a tener una pérdida de calor menos efectiva, que las hojas angostas de igual área, se ha relacionado como un rasgo adaptativo en ambiente cálidos y con alta exposición a la radiación solar (Pérez et al 2013). El largo de la hoja (L ; cm) está relacionado con el xeromorfismo (Vargas &

Zuluaga, 1985) que es el conjunto de caracteres que protegen a las plantas de la pérdida de agua y se correlaciona con los cambios de temperatura bruscos, características adaptativas que evita el congelamiento (Bonilla & Trujillo, 2005).

La altura máxima (Hmax; cm), es un rasgo significativo, porque data la historia de vida de las plantas (Turner, 2001; Poorter et al., 2006), se relaciona con las tasas de crecimiento (Thomas, 1996; King et al., 2006, Poorter et al., 2008; Chazdon et al., 2010), porque las más altas generan estrategias para obtener altas tasas de crecimiento, colocación de la planta en el gradiente vertical de radiación (Poorter et al., 2008). Este rasgo se mide directamente en campo, es la altura desde el suelo hasta la yema apical, sin las estructuras reproductivas (Cornelissen et al., 2003). El contenido de materia seca, relacionado con el contenido de nutrientes foliares, nitrógeno, fósforo (Wright et al., 2004), con las tasas de respiración (Poorter et al., 2006) y la fotosíntesis (Wright et al., 2004), además los diferentes factores defensivos contra los herbívoros (Coley et al., 1985) y descomposición (Pérez et al., 2000) y se aumenta la longevidad foliar. El tamaño del tallo nos indica la capacidad de transporte y adquisición de nutrientes (Coley et al., 1985).

Las inflorescencias son el sistema de ramificación que da como producto las flores (Mora, 1987), estas son importantes en el éxito reproductivo de la planta (Troll, 1964), las inflorescencias cambian su posición, están afectadas por factores bióticos y abióticos (Sakai & Harada, 2001), en la actualidad el análisis de las sinflorescencias está relacionado con mecanismos genéticos y transformaciones que se dan durante la ontogenia (Kellogg, 2000). Además, la dinámica tipológica y del crecimiento de las inflorescencias (Weber & Vegetti, 2001), que puede dar una mejor explicación a factores

complejos en los sistemas de ramificación de los vástagos floríferos (Reinheimer et al., 2005). Determinar su morfología (Jácome, 2005), y anatomía es interesante para entender la adaptación y evolución (Calero & Baruch, 1986). El número de flores en la inflorescencia se ve correlacionado con el número de brácteas fértiles que tenga esta, además las numerosas flores ofrecen un atractivo para los polinizadores (Müller, 1883), sin embargo, esto trae como consecuencia la geitonogamia (Wyatt, 1982). Los rasgos funcionales de las inflorescencias, varían según el ambiente, debido a los costos de sostenimiento a la vez, influenciados por factores abióticos o bióticos (Sakai & Harada, 2001).

5.1, 6. Páramos

Los páramos son ecosistemas propios de alta montaña, formados por fenómenos geológicos y climáticos que permitieron la formación de características edáficas, geomorfológicas e hidrológicas particulares y procesos de adaptación y especiación, tiene especies únicas, propias del lugar (Sarmiento Pinzón et al., 2013). Los páramos se distribuyen a lo largo de la Cordillera de los Andes, en Ecuador, Colombia, Venezuela y la cordillera de Talamanca entre Costa Rica, entre 3200-3300 msnm y 4700-4800 msnm. Son ecosistemas tropicales de montaña que se desarrollan por encima del área del bosque y tienen su límite en las nieves perpetuas (Morales et al., 2007). Colombia tiene mayor extensión de paramos, por abarcar la mitad de la superficie de estos ecosistemas a nivel mundial (Rivera & Rodríguez, 2011). Estos ecosistemas tienen alta diversidad biológica, temperaturas frías (heladas nocturnas) que provoca un desarrollo y crecimiento lento de la vegetación. La fuente hídrica es abundante, producto de las altas tasas de cobertura de nubes, niebla y precipitación horizontal (Sarmiento & León, 2015).

Los suelos de origen volcánico, son parcialmente fértiles y su topografía genera ambientes de humedad que pasa de seco a húmedo, con vientos predominantes y alta radiación solar (Rivera, 2001).

Los ecosistemas de páramos, se dividen en tres subpisos: El Subpáramo (3000 – 3500m de altitud) es un ecosistema delimitado en la cordillera Oriental, ya que no se encuentra en la Occidental, ni en la Sierra Nevada de Santa Marta, ni en la cordilleras Central, debido a las especies vegetales características de estos ecosistemas (Rivera, 2001), comprende la zona de transición entre el bosque altoandino y el páramo propiamente dicho, la vegetación tiene una zona arbustiva, alterno con pastizales, macollas y bambúes bajos (Fosberg, 1944), que se correlacionan con la vegetación propia del páramo (Cuatrecasas, 1958). El páramo propiamente dicho o páramo medio ($\pm 3500 - 4100\text{m.s.n.m.}$) tiene vegetación xeromórfica, pastos en macollas, abundancia de *Calamagrostis* (Poaceae), *Festuca* (Poaceae), o bambúes enanos (*Chusquea*) y *caulirrosuletum* (*Espeletia* sp.), tiene un clima húmedo ya que abarca gran área, tiene temperaturas extremas (heladas y alta radiación) y altos vientos. (Cuatrecasas, 1958). El Superpáramo (4100 – 4800m.s.n.m.) se localiza entre el páramo verdadero y la línea de nieves perpetuas, zona angosta de suelos arenosos y rocosos, con vegetación de Asteraceae, *Draba* (Brassicaceae), *Ephedra* (Ephedraceae) y *Lupinus* (Fabaceae). Que soportan condiciones adversas como la congelación en la noche y la alta radiación durante el día (Vásquez & Buitrago, 2011). El género *Espeletia* es dominante y presenta especiación importante en los páramos de Santander y Norte de Santander, y los páramos de Boyacá (Sturm, 1990). Este género perteneciente a *Espeletiinae* subtribu endémica de los páramos andinos perteneciente a la familia Asteraceae (Cuatrecasas,

1986), posee alrededor de 60 de las 72 especies registradas para Colombia (Diazgranados, 2012).

5.1, 7, *Espeletia conglomerata*

E. Conglomerata es una especie endémica de los páramos de Colombia, se distribuye entre 2850-3900 m, se ha reportado en el Páramo del Romeral (Cuatrecasas, 1980; Galván & Ortiz, 2002), en los complejos de páramo de los Santanderes de Colombia entre 3800-4200 msnm, en Santurbán cerca de Vetas (Killip & Smith, 1927) y páramo el Almorzadero. Los ejemplares tipo se encuentran en el herbario del Jardín Botánico de Nueva York (NY), del museo Smithsonian (US), Nacional Colombiano (COL), así como colecciones adicionales en los herbarios UIS y Catatumbo-Sarare (HECASA).

E. conglomerata, tiene un tallo de hasta 2,5 m de altura y 25 cm de diámetro, se reviste de hojas en descomposición, hojas superiores atenuadas hacia la base de 25-30 cm de largo, coriáceas de 3-4.5 cm (Cuatrecasas J.1980); lamina oblonga, con 9-19 nervios secundarios por decímetro; yema axial delgada, densamente pubescente en el exterior e interior lisa, vaina de aproximadamente 15 mm de largo y 8 mm ancho (cámara inferior), base estrechada gradualmente (el más estrecho 7-11 mm de anchura), triangular u oblonga de 3-4 mm de larga, con abundante tricomas de color marrón oscuro de 0.5 mm de largo; ápice obtuso (Killip & Smith 1927) .

E. Conglomerata tiene inflorescencias de hasta 60 cm de largo; capítulos de 3-5, en la madurez miden 30-40 mm de diámetro, además densamente conglomerado (pedúnculo a 1 cm de largo); brácteas 4-5 cm de Largo y 1.5 cm de ancho (Cuatrecasas J. ,1942); margen entero. La Inflorescencias 1-2 veces más larga que las hojas de la

roseta presenta flores alrededor de 150, dispuestas en el medio del disco con 7 mm de largo; el borde del tubo floral es subagudo, limbo oblongo o muy oblongo, corto de 0.8 mm de largo, pero más ancho hacia su base (Koch, 1930); los estambres tienen de largo 7 mm, las anteras con filamentos livianos de 8-9 mm de largo; bráctea superior con membranosa oblonga de 7-9 mm largo y 2 mm de ancho (Smith & Koch, 1935).

6. ESTADO DEL ARTE

Smith (1980), afirmó que el gradiente altitudinal en *E. Schultzii* influye de forma positiva en la densidad del crecimiento, y de forma negativa a la altura de las poblaciones juveniles al establecerse en las zonas subparamunas, por lo que, al aumentar la elevación, estas características son inversamente proporcionales. Kovář, (2001), estudiando el efecto de las quemadas sobre la densidad poblacional, tamaño y aspectos reproductivos de *E. pycnophylla* en el Volcán Chiles, Nariño, afirmó que solo el número de capítulos por inflorescencia en individuos adultos, se afecta de manera negativa con la elevación, que fue corroborado por Sánchez, (2004), realizando un estudio el análisis morfométrico y demográfico de *E. pycnophylla* *cuatrec.*, en un gradiente altitudinal, provincia de Carchi, Ecuador, que encontró que el número de capítulos por inflorescencia disminuye al aumentar la elevación. Benavides et al (2007), analizó el efecto del gradiente altitudinal sobre aspectos autoecológicos de *E. pycnophylla* *ssp. angelensis cuatrec.* (Asteraceae) en el páramo el Infiernillo en Nariño, Colombia, además, determinó que la elevación causa un efecto coenocíclico sobre la densidad poblacional y se correlaciona negativamente con la densidad de crecimiento y la obtención de estructuras reproductivas, por lo que en zonas intermedias tienden a tener mayor densidad en las hojas, pero sus partes reproductivas reducen su producción y la mayoría no alcanza

edades avanzadas. También, Barrios (2021) encontró al analizar la Plasticidad fenotípica de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. en el páramo de Santurbán, que las poblaciones lograban un mayor desarrollo en sus estructuras morfo anatómicas en zonas intermedias.

Se han utilizado los rasgos funcionales, para observar las variaciones de las especies a través de un gradiente altitudinal (Molina & Cavieres, 2010). Para estudios la productividad primaria (Hooper, & otros, 2005) y (Conti & Díaz, 2013), ciclaje de nutrientes (Garnier et al., 2004), descomposición de hojarasca (Pérez et al., 2000); (Cornwell et el 2008) y resistencia a invasiones (Dukes, 2001). Se hace interesante como los rasgos funcionales varían entre las especies, asegurando la coexistencia, por lo que se considera que los rasgo son claves para el éxito de las plantas y establecer sus relaciones y estrategias ecológicas (Westoby & Wright, 2002). Se han realizado estudios en inflorescencias, según el objeto de estudio, mecanismos genéticos y transformaciones en el desarrollo y crecimiento de las especies (Kellog , 2000.), además análisis tipológico en inflorescencias (Weber & Vegetti . , 2001); (Reintheimer et al., 2005).

En *Espeletia* se han reportado estudios como: Clave provisional de las especies del género *Espeletiopsis Cuatrec.(Espeletiinae, Compositae)* (Cuatrecasas ,1996); A systematic study of the subtribe *Espeletiinae (Heliantheae, Asteraceae)* (Cuatrecasas, 2013); Estructura poblacional y fenología de *Espeletia argentea* H & B en campos cultivados del Páramo de Cruz Verde-Colombia (Vanegas , 2001); La Estrategias de reclutamiento de *Espeletia grandiflora* Kunth y *Espeletia Killipii* Cuatrec. En el parque nacional natural chingaza(Moreno, 2008); Reproductive Phenology, and Pollination Ecology of *Espeletia grandiflora* (Asteraceae), a Giant Andean Caulescent Rosette (Fagua et al., 2007); Ecología de la polinización de *Espeletia grandiflora* en el Parque

Chingaza (Fagua & Bonilla, 2005); Fenología de una población *Espeletia grandiflora* en el páramo El Granizo, Colombia (Díaz et al., 2002); Biomasa foliar de *Espeletia standleyana* y *Espeletopsis santanderensis* en el páramo de García Pamplona-Colombia (Reyes et al., 2019)

7. METODOLOGÍA

Área de estudio

Las áreas del páramo Santurbán tiene un clima húmedo y muy húmedo (Thornthwaite), la precipitación es binomial (precipitación alta entre los meses abril y mayo y media entre los meses septiembre y noviembre), que varía entre los 600 y 2.500 mm. (Morales et al., 2007). En el departamento Norte de Santander, en los sectores de Pamplona, y Santo domingo de Silos, de los páramos de Los Bueyes y Castro y el sistema lagunar comprendido por Los Bueyes, lagos Pozo Verde y Siete lagunas, laguna La Brava y Barcinas, lago Pozo Negro, se consideran húmedos, debido a que la distribución en las precipitaciones oscila entre 1300 y 1600 mm. Los meses de menor precipitación se presentan en el periodo diciembre a febrero con valores entre los 30 y 100 mm. mensuales (Duarte & Marin, 2013). Las tres localidades de muestreo están ubicadas en el páramo Santurbán estas son: el páramo conocido como García, a 3350 m.s.n.m.; el páramo Cerro oriente, reserva el volcán, a 3644 m.s.n.m. y páramo de Mogorontoque a 4100 m.s.n.m. (Figura 1).

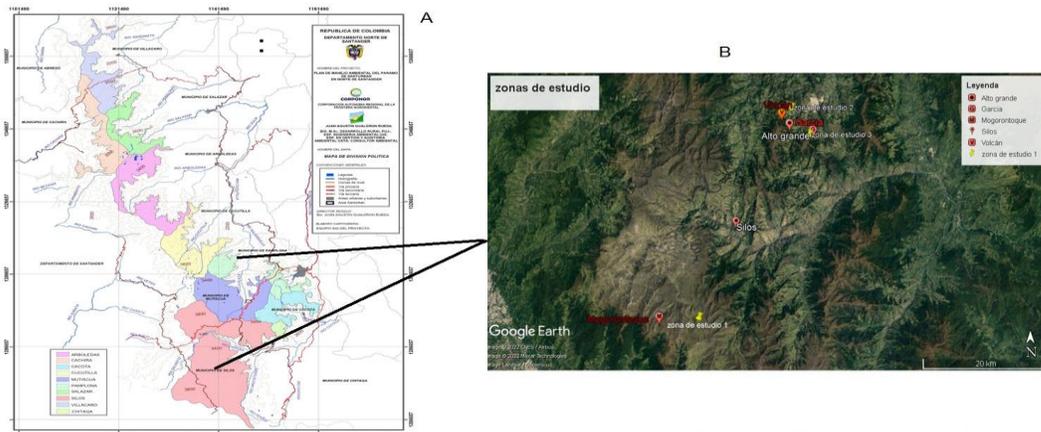


Figura 1: A) Mapa de la división política del Páramo de Santurbán en Norte de Santander (Corponor 2009) B) Mapa de las zonas de estudio (Paramos de: Mogorontoque, cerro del Oriente reserva el Volcán y García)

7. 1 Ubicación de las zonas de estudio

Durante octubre del 2021 y enero del 2022, se realizaron los muestreos en campo de *E. conglomerata*, en el complejo de páramos de Santurbán en jurisdicciones de los municipios de Pamplona y Santo domingo de Silos, en el cual se establecieron tres localidades (en los sectores conocidos como: Páramo de García; Páramo del cerro de Oriente reserva el volcán y Páramo de Mogorontoque. En cada una de las poblaciones se realizaron tres parcelas de 200m². Se hizo registro fotográfico en cada una de estas.

La primera área de estudio se ubicó en el sector conocido como el Páramo de García, se localiza al sur oriente del municipio de Pamplona, en la vereda García, con coordenadas geográficas 7 °18´.31" N 72°42´.249" O, con altitud de 3350 m.s.n.m, Se observó cultivos agrícolas asociados, junto con vegetación como *E. santanderensis* (A.C.Sm.) Cuatrec; *Linochilus rosmarinifolius*; *Festuca sp. y*; *Cortaderia sp.* (figura 1; C).

La segunda área de estudio, se ubicó en el Páramo Cerro Oriente en la reserva el Volcán, al sur oriente del municipio de Pamplona, en la vereda Alto grande, con coordenadas geográficas 7 °20´.245" N y 72°41´.596´ O. Con altitud de 3644 m.s.n.m.

Este páramo es una reserva que tiene más o menos 20 años sin intervenciones de ganadería y agricultura. Tuvo una vegetación asociada de *E. santanderensis* (A.C.Sm.) Cuatrec; *Rubus acanthophyllos*; *Festuca* sp.; *Cortaderia* sp.; *Arcytophyllum nitidum*; y *Linochilus apiculatus* (Figura 2; B).

La tercera área de estudio, se ubicó en el municipio de Santo Domingo de Silos, vereda Antalá, en zonas montañosas del Páramo de Mogorontoque, con coordenadas 7°04,46'N y 72°43,59'O en una altitud de 4.100 m.s.n.m (Figura 1, B), que corresponde a una zona angosta de suelos arenosos y rocosos. Asociada a una vegetación como *Espeletia santanderensis* A.C.Sm.; *Loricaria* sp.; *Pentacalia* sp.; *Oritrophium peruvianum* y *Cortaderia* sp. (Figura 2; A).

Rangos de alturas de los individuos para cada clase de edad

Se establecieron tres categorías, según la altura (Fagua & Gonzalez, 2006), sin embargo, se les registro el número de individuos, por cada área de muestreo a los individuos de 34 cm o menos, la altura máxima y rasgos funcionales no se tuvieron en cuenta en esta población. Realizándose unas se categorización por tamaños de la siguiente manera:

1. Entre 35 y 69 cm (adulto I)
2. Entre 70 y 99 cm (adulto II)

3. Entre 100 y 319 cm (Adulto III)



Figura 2. Se observa las tres áreas de estudio. **A.** Páramo de Mogorontoque. **B** Páramo Cerro de oriente. **C.** Páramo de García

7.2 Rasgos medidos

Para cumplir los objetivos de esta investigación, se tomaron rasgos funcionales de *E. conglomerata* en tres poblaciones en tres páramos en el macizo de Santurbán, en el sector conocido como el Páramo de García a 3350 m.s.n.m., el cerro Oriente a 3644 m.s.n.m. y el sector conocido como Páramo de Mogorontoque 4100 m.s.n.m., los rasgos morfológicos a medir fueron: En los vegetativos la altura (cm), se contó todos los individuos por cada parcela (estableciendo tres parcelas por localidad) de cada localidad (Páramo de García; Páramo Cerro de Oriente, reserva el Volcán y Páramo Mogorontoque). La altura máxima (H_{max}) se midió en doce individuos por parcela, los más destacados en este rasgo vegetativo. En los rasgos foliares, teniendo en cuenta las categorías de tamaño (Adulto I; II; III) en cada parcela, se tomaron tres individuos por categoría de tamaño, a cada individuo se les midió en cinco hojas, el ancho (w ; cm); la longitud (L ; cm); área foliar con peciolo (AF ; mm^2); el área foliar específica (AFE ; cm^2/g), y el contenido foliar de materia seca ($CFMS$; mg/g). Teniendo en cuenta los parámetros

establecidos por Pérez (2013), con los mismos parámetros anteriores descritos, se estimó el número de inflorescencias (N.IF) en las categorías por tamaño; a los mismo se les agarró cinco inflorescencias, se les midió o contó los siguientes rasgos reproductivos: la longitud del pedicelo de la inflorescencia (L.P; cm); número de capítulos (N.Cap); diámetro de los capítulos (D.cap; mm); número de brácteas (N.B); número de flores (N.F). A cada inflorescencia se calculó en cinco flores la longitud (L.F; mm) en cuarenta y cinco, individuos por cada parcela, en cada localidad.

7.3 Fase de laboratorio

Los especímenes colectados se llevaron al Herbario Regional Catatumbo Sarare (HECASA) de la universidad de Pamplona, donde se realizó, las mediciones morfológicas siguiendo el protocolo de (Salgado, 2015). En el laboratorio de control de calidad y diagnóstico, se halló el peso fresco (PS) y el peso seco (PS) de las hojas, con el uso de la balanza analítica (KERN 770) y el horno, siguiendo los protocolos establecidos por (Cornelissen et al., 2003).

8. ESTADÍSTICA UTILIZADA

Los datos obtenidos se compararon en cada una de las poblaciones para determinar si existe variabilidad entre poblaciones. A los rasgos cuyos valores no tuvieron una distribución normal (Shapiro-Wilk y la Kolmogorov-Smirnova), ni homogeneidad de varianza (prueba de levene) se les realizó la prueba no paramétrica de kruskal wallis, con el fin de comparar las variables morfométricas entre las localidades. A los datos con distribución normal teniendo en cuenta la homogeneidad de varianzas, se le realizó una prueba paramétrica de Anova de dos vías, además un análisis de componentes

principales (pca) para observar la correlación de los rasgos morfológicos de *E. Conglomerata*, teniendo en cuenta la elevación. Los paquetes estadísticos utilizados son IBM SPSS STATISTICS versión 22 gratuita, para todas las pruebas se utilizó un nivel de significancia del 0,05, y el programa Python versión 2019.

9. RESULTADOS Y ANALISIS ESTADISTICO

Se obtuvieron el total de 162 individuos adultos y 1073 juveniles (menores e iguales a 34 cm) de *E. conglomerata*, en el Páramo de Mogorontoque, en el Páramo Cerro del Oriente en la reserva el Volcán, el registro fue de 182 adultos y 384 juveniles (menores e iguales a 34 cm) y en el Páramo de García, el registro fue de 85 individuos adultos y 198 juveniles (menores e iguales a 34 cm).

9.1 Altura máxima

Teniendo en cuenta los 12 individuos más altos para cada localidad, se obtuvo que hay diferencias en la altura máxima en las tres localidades, que se comprobó con la prueba estadística de Kruskal-Wallis (Tabla 2). En el Páramo Cerro de Oriente reserva el Volcán, están los individuos más altos (con una media de 220,4444 cm y una altura mínima de 165,00 cm y una máxima de 319,00 cm), respecto al Páramo de Mogorontoque como fase intermedia en la altura máxima (con una media de 39,76071 cm con una altura mínima de 60,00 cm y una máxima de 210,00 cm) y al Páramo de García donde se observó los individuos más bajos en altura (una media de 110,6111 cm con una mínima altura de 72,00 cm y una máxima de 190,00 cm),(Tabla 1), (Figura 3).

Tabla 1. Resumen estadístico de la altura máxima (Hmax; cm)

Altitud msnm	Recuento	Media	Desviación tip	Mínimo	Máximo
3350	36	110,6111	26,91922	72,00	190,00
3644	36	220,4444	44,96630	165,00	319,00
4100	36	139,3333	39,76071	60,00	210,00

Tabla 2: Resumen estadístico de las diferencias del Hmax (cm) de *E. conglomerata*. AC. Sm, con un $p < 0.05$.

Localidades msnm	Prueba estadística	Error tip	Desviación prueba estadística	Sig.	Sig. ady
4100-3350	-17,85	7,382	-2.422	,015	,046
4100-3644	-58,667	7,382	-7,948	,000	,000
3350-3644	40,792	7,382	5,526	,000	,000

Tabla 3. Resumen estadístico de las diferencias del Hmax (cm) en relación con las parcelas y las elevaciones de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$, en la prueba de Kruskal wallis.

VARIABLES INDEPENDIENTES	Media cuadrática	F	Sig
Parcela	51706,685	39,297	,000
M.S.N.M	233608,074	177,540	,000
Parcela- M.S.N.M	34624,259	13,157	,000

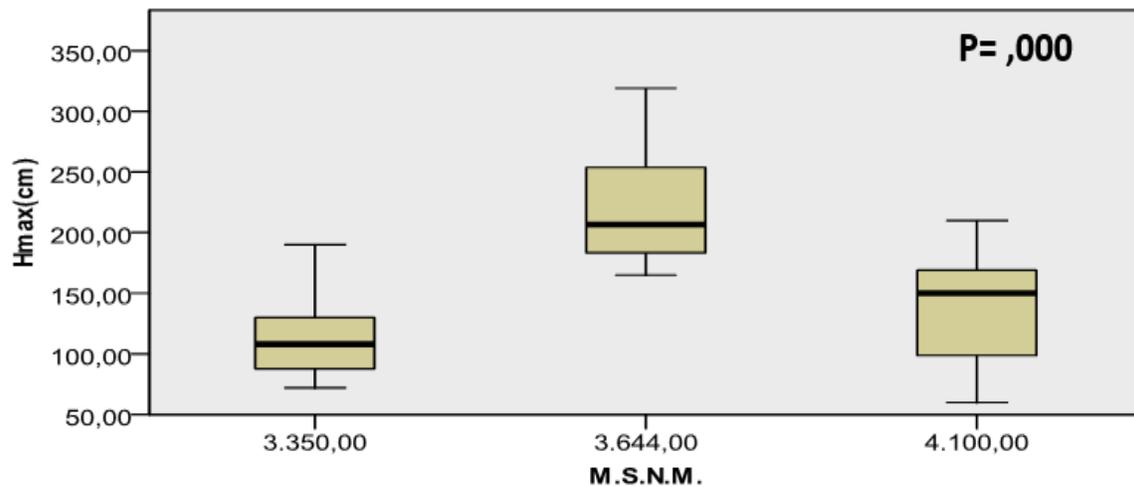


Figura 3: Comparación de las medias, de la altura máxima (Hmax ;cm) de *E.conglomerata* A.C. Sm . En las tres elevaciones, prueba de kruskal wallis . $P < 0.05$

9.2. Ancho de la hoja (w; cm), longitud de la hoja (L; cm), el área foliar (AF; mm)² y área foliar específica (AFE; cm²/g).

En el Páramo del cerro de Oriente reserva el Volcán (3644 msnm) tiene las hojas más anchas, ya que tiene una media de 6,9576 cm, un mínimo de 5,29 cm y un máximo de 8,70cm (Tabla 4; Figura 4; A), y también las hojas con mayor longitud que se representa con una media de 34,605 cm un mínimo de 29,00 cm y un máximo de 41,52 cm (Tabla

6; Figura 5; A). Además mayor área foliar (AF; mm²), con media de 127,6973 mm², un mínimo de 93,41 mm² y un máximo de 224,60 mm² (Tabla 8; Figura 6; A). Pero adquiere valores menores del AFE (cm²/g) con un valor medio de 2,9626 cm²/g, un mínimo de 1,50 cm²/g y un máximo de 5,70 cm²/g), (Tabla 10; Figura 7; A). Mientras que el Páramo de Mogorontoque (4100 msnm), presenta las hojas menos anchas al tener una media de 4,4859cm, un mínimo de 3,70cm y un máximo de 5,34cm (Tabla 4; Figura 4; A), esta misma situación ocurre con la longitud de sus hojas que es reducida al presentar una media de 34,560 cm, un mínimo de 25,78 cm y un máximo de 35,86 cm (Tabla 6; Figura 5; A). Asimismo, exhibe hojas con menor área foliar con una media de 104,2489 mm², un mínimo de 83,15 mm² y un máximo de 119,56 mm², (Tabla 8; Figura 6; A), igualmente tiene hojas con mínima AFE (cm²/g), con una media de 2,6485 cm²/g, un mínimo de 2,02 cm²/g y un máximo de 3,36 cm²/g (Tabla 10; Figura 7 A), este último difiere del Páramo de García (3350 msnm) que tiene mayor área foliar específica (AFE; cm²/g) con valores medios 3,2034 cm²/g, un mínimo de 2,0200 cm²/g y un máximo 4,87 cm²/g. Pero en las demás variables como w (cm); L (cm); AF (mm)² se ubica en zona intermedia, entre el Páramo del cerro de Oriente reserva el Volcán (3644 msnm) y el Páramo de Mogorontoque (4100 msnm).

Entre los Páramos Mogorontoque (4100 msnm) y García (3350 msnm), también entre Mogorontoque (4100 msnm) y Cerro de Oriente reserva el Volcán (3644 msnm) se encontraron diferencias significativas en las poblaciones respecto a las variables de: el ancho hoja (w; cm) (Tabla 5), la longitud de la hoja (L; cm) (Tabla 7), y el área foliar (AF; mm²) (Tabla 11). Pero el área foliar específica (AFE; cm²/g) (Tabla 11) solo presentó mayor divergencia entre los Páramos Mogorontoque (4100 msnm) y Cerro Oriente

reserva el Volcán (3644 msnm). Las poblaciones en la categoría por tamaño se observó que en la variables del ancho de la hoja (w ; cm), (Figura 4; B), ni en el área foliar específica (AFE; cm^2/g) (Figura 7; B).hubo diferencias significativas. Mientras que en la longitud de la hoja (L ; cm) el Adulto II, tiene mayor longitud de las hojas, que el Adulto I y Adulto III (Figura 5; B) y en área foliar (AF; mm^2) es mayor en el Adulto II respecto al Adulto III y Adulto I (Figura 6; B).

Tabla 4. Resumen estadístico de las medias del ancho de la hoja (cm) en relación con las parcelas y las elevaciones de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$.

Altitud msnm	Recuento	Media	Desviación tip	Mínimo	Máximo
3350	27	6,3559	,85867	4,70	8,24
3644	27	6,9576	,87532	5,29	8,70
4100	27	4,4859	,87532	3,70	5,34

Tabla 5. Comparación del rango entre las medias del ancho de la hoja (cm) de las elevaciones de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$, en la prueba de Kruskal wallis.

Localidades msnm	Prueba estadística	Error tip	Desviación prueba estadística	Sig.	Sig. adv
4100-3350	34.204	6,403	5,342	,000	,000
4100-3644	45.019	6,403	7,031	,000	,000
3350-3644	-10,815	6,403	-1,689	,274	-274

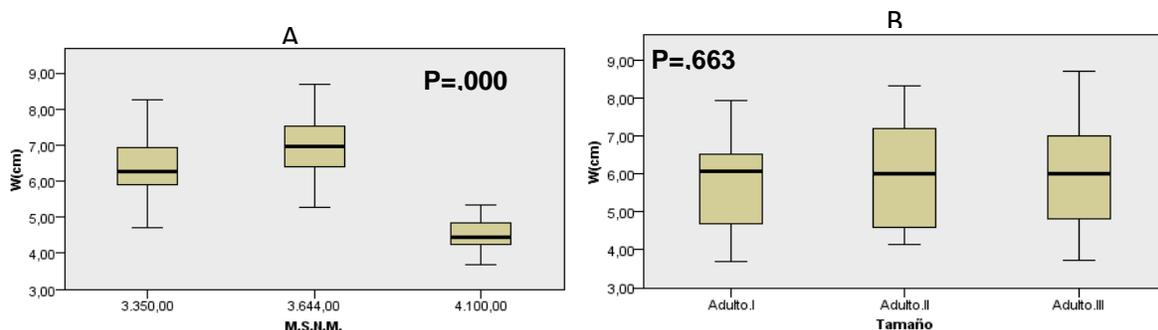


Figura 4: Comparación de las medias del ancho de la hoja (w ; cm) de *E. conglomerata* A.C. Sm. **A.** En las tres elevaciones. **B.** En la categoría de tamaño, prueba de kruskal wallis. $P < 0.05$

Tabla 5. Comparación del rango de las medias de la longitud de la hoja (L; cm) entre las elevaciones de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$, en la prueba de Kruskal

Localidades msnm	Prueba estadística	Error tip	Desviación prueba estadística	Sig.	Sig. ady
4100-3350	19,463	6,403	3,040	,002	,007
4100-3644	27,815	6,403	4,344	,000	,000
3350-3644	-8,352	6,403	-1,304	,192	-576

Tabla 6. Resumen estadístico de las medias de la longitud (L; cm) de la hoja en relación con las parcelas y las elevaciones de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$.

Altitud msnm	Recuento	Media	Desviación tip	Mínimo	Máximo
3350	27	32,938	3,1532	24,80	37,92
3644	27	34,605	3,5295	29,00	41,52
4100	27	30,560	2,3099	25,78	35,86

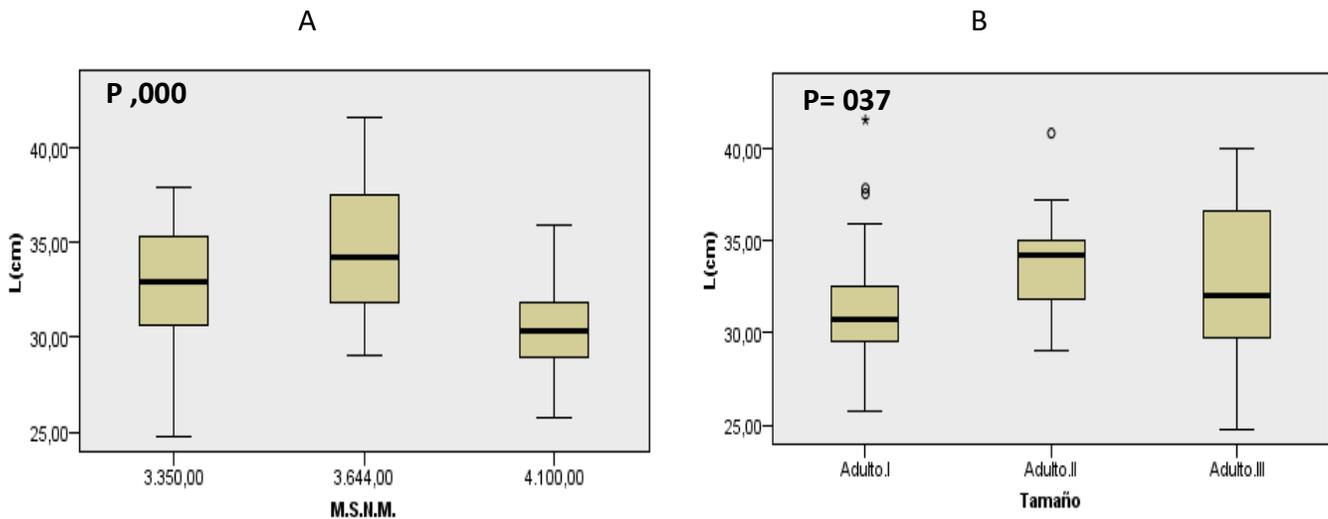


Figura 5: Comparación de las medias, de la longitud de la hoja (L; cm) de *E. Conglomerata* A.C. Sm. **A.** En las tres elevaciones. **B.** En las categorías de tamaño, prueba de kruskal wallis. $P < 0.05$

Tabla 8. Resumen estadístico de las medias del área foliar (mm²) de la hoja en relación las elevaciones de *E. conglomerata* AC. Sm. con un p<0.05.

Altitud msnm	Recuento	Media	Desviación tip	Mínimo	Máximo
3350	27	122,8817	27,15013	73,62	185,15
3644	27	127,6973	28,94807	93,41	224,60
4100	27	104,2489	8,9621	83,15	119,59

Tabla 9. Comparación del rango de las medias del área foliar (AFmm²) entre las elevaciones de *E. conglomerata* AC. Sm. con un p<0.05, en la prueba de Kruskal wallis.

Localidades msnm	Prueba estadística	Error tip	Desviación prueba estadística	Sig.	Sig. ady
4100-3350	19,519	6,403	3,048	,002	,007
4100-3644	22,537	6,403	3,520	,000	,001
3350-3644	-3,019	6,403	-,471	,637	1,000

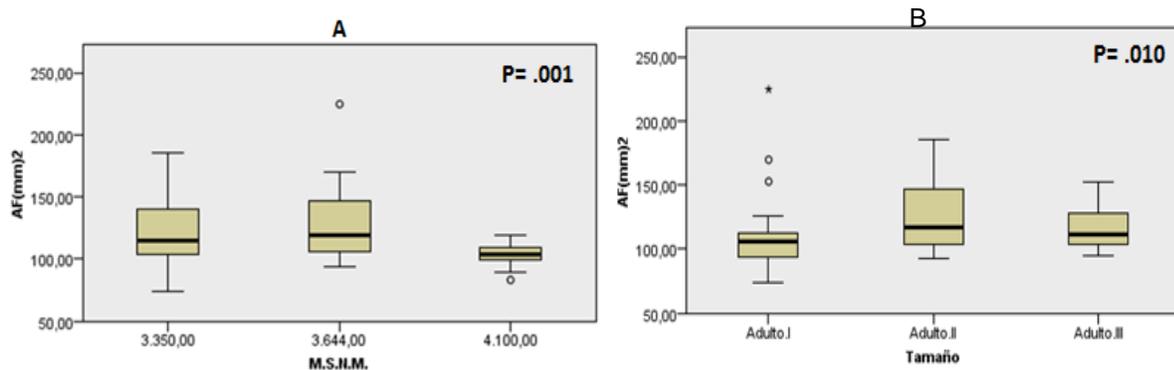


Figura 6: Comparación de las medias, del área foliar (AF; mm²) de *E. Conglomerata* A.C. Sm. **A.** En las tres elevaciones. **B.** En las categorías de tamaño, prueba de kruskal wallis. P<0.05

Tabla 10. Resumen estadístico de las medias del área foliar específica (AFE; Cm²/g) de la hoja en relación las elevaciones de *E. conglomerata* AC. Sm. Con un p<0.05.

Altitud msnm	Recuento	Media	Desviación tip	Mínimo	Máximo
3350	27	3,2034	,73677	2,020000	4,87
3644	27	2,9626	,83536	1,50	5,70
4100	27	2,6485	,34530	2,02	3,36

Tabla 11. Comparación del rango de las medias del área foliar específica (AFE; Cm²/g) entre las elevaciones de *E. conglomerata* AC. Sm. con un p<0.05, en la prueba de Kruskal wallis.

Localidades msnm	Prueba estadística	Error tip	Desviación prueba estadística	Sig.	Sig. ady
4100-3350	8,796	6,403	1,374	,170	,509
4100-3644	18,204	6,403	2,483	,004	,013
3350-3644	9,407	6,403	1.469	,142	,425

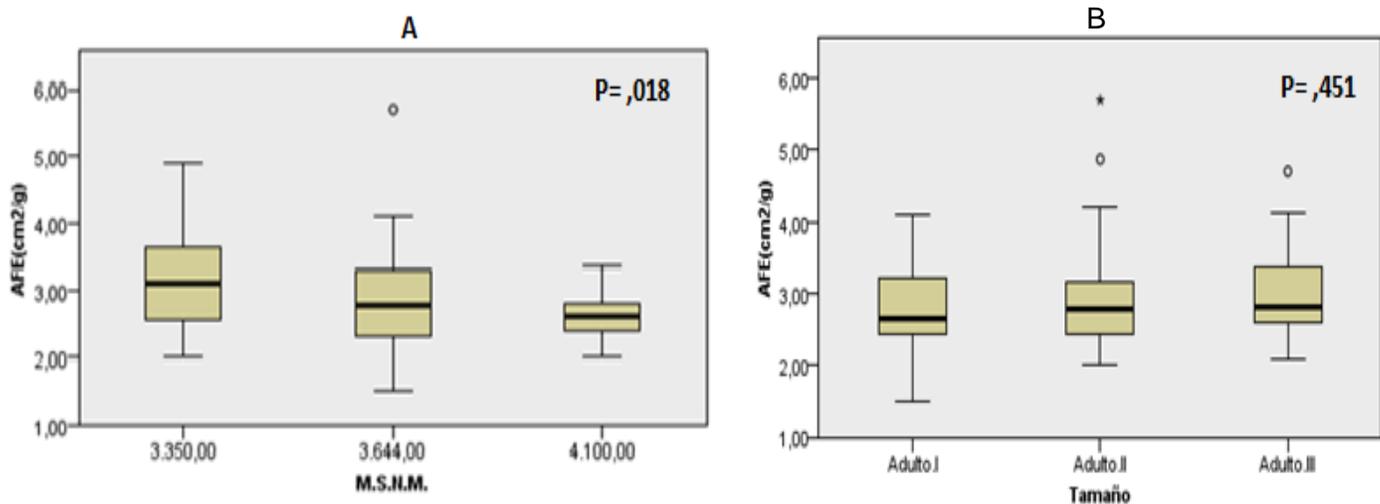


Figura 7: Comparación de las medias, del área foliar específica (AFE; cm²/g) de *E. Conglomerata* A.C. Sm. **A.** En las tres elevaciones. **B.** En las categorías de tamaño, prueba de kruskal wallis. P<0.05.

9. 3 El contenido foliar de materia seca (CFMS; mg/g)

En el Páramo de García, la población tiene mayor contenido de materia seca CFMS (mg/g) con los valores medios de 345,8366 mg/g un mínimo de 301,35 mg/g y un máximo 395,86 mg/g, mientras que en el Páramo del cerro de Oriente reserva el Volcán (3644 msnm) tiene un valor medio de 341,5537 mg/g un mínimo de 261,12 mg/g y un máximo de 635,28 mg/g, pero para el Páramo de Mogorontoque (4100 msnm) hay un menor contenido de materia seca, con una media de 333,8541 mg/g un mínimo de 241,70 mg/g y un máximo de 377,11 mg/g (Tabla 12). Sin embargo, la relación entre el gradiente y el tamaño se comportan de la misma manera, respecto al CFMS (mg/g) con un $p = ,889$ (Figura 8; A), es decir que las medias del gradiente altitudinal y la categoría del tamaño no influyen en el CFMS (mg/g), lo mismo ocurre entre la parcela y el tamaño con $p=, 537$ (Figura 8; B), pero entre el gradiente altitudinal y las parcelas hay influencia del el CFMS (mg/g) con un $p= 0.14$ (Figura 8; C).

Tabla 12. Resumen estadístico de las medias del contenido foliar de materia seca (CFMS; mg/g) de la hoja en las elevaciones de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p<0.05$.

Altitud msnm	Recuento	Media	Desviación tip	Mínimo	Máximo
3350	27	345,8366	24,81814	301,35	395,86
3644	27	341,5537	64,37677	261,12	635,28
4100	27	333,8541	29,36714	241,70	377,11

Tabla 13. Se observa la variable independiente del contenido foliar de materia seca (CFMS; mg/g) en relación con las parcelas, las elevaciones y en la categoría de tamaño de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$, en la prueba de Anova dos vías

Variables	Media cuadrática	F	Sig.
Tamaño	8959,345	6,135	,004
MSNM	995,437	,682	,510
Parcela	2957,203	2,025	,142
Tamaño-MSNM	409,851	,281	,889
Tamaño-Parcela	1153,726	,790	,537
MSNM- Parcela	5040,212	3,451	,014

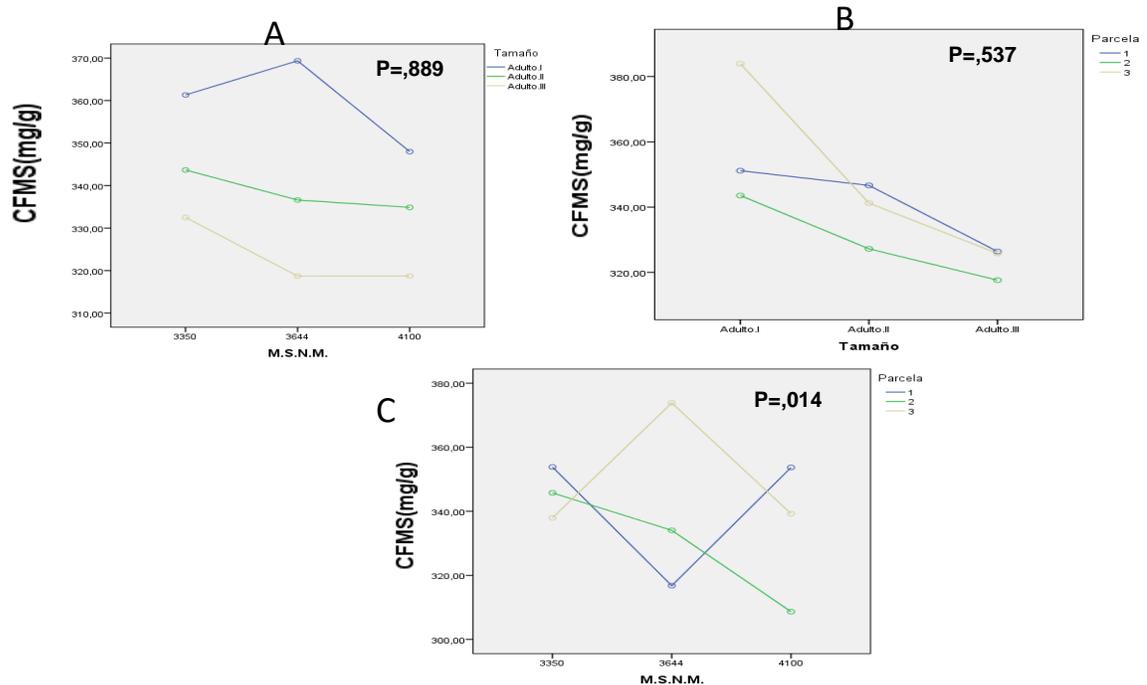


Figura 8: Comparación de las medias, del contenido foliar de materia seca (CFMS; mg/g) de *E. conglomerata*. **A.** En las tres elevaciones. **B.** En las parcelas. **C.** En las categorías de tamaño. Anova de dos vías. $P < 0.05$.

Tabla 14. Se presentan comparaciones múltiples de la variable independiente del contenido foliar de materia seca (CFMS; mg/g) en relación con las parcelas (1; 2; 3), para las elevaciones (3350 msnm; 3644 msnm; 4100 msnm) y en la categoría de tamaño (Adulto I;II;III) de *E. conglomerata*. con un $p < 0.05$, en la prueba de Anova de dos vías

Variables	Diferencia de medias	Error tip	Sig.
Adulto I- Adulto II	21,1707	10,40104	,114
Adulto I- Adulto III	36,2629*	10,40104	,003
Adulto III- Adulto II	15,0922	10,40104	,322
Parcela 1-Pacela 2	11,9351	10,40104	,489
Parcela 1-Pacela 3	8,9235	10,40104	,669
Parcela 2-Pacela 3	20,8586	10,40104	,121
3350msnm-3644msnm	4,2829	10,40104	,911
4100msnm-3350msnm	11,9825	10,40104	,487
3644msnm-4100msnm	7,6996	10,40104	,741

9.4 Número de inflorescencias (N.IF); Número de brácteas (N.B); Longitud de pedicelo (L.P; cm).

En el Páramo de García (3350) se presenta un mayor número de inflorescencias (N.IF), con valores medios de 21,70 inflorescencias, un mínimo de 5 inflorescencias y un máximo 38 inflorescencias (Tabla 15; Figura 9; A). Pero muestra menor longitud del pedicelo (L.P; cm) teniendo una media de 35,457cm con mínimo 24,90 cm y máximo 43,70 cm (Tabla 19; Figura 11; A). Además se establece en la zona intermedia con el

número de brácteas al mostrar una media de 10, 8963 brácteas con mínimo de 8,80 brácteas y máximo de 14 brácteas (Tabla 17; Figura 10; A). Este discierne del Páramo Cerro de Oriente reserva el Volcán (3644 msnm), porque presenta menos inflorescencias con una media de 20,30 inflorescencias, un mínimo de 11 inflorescencias y un máximo de 36 inflorescencias (Tabla 15; Figura 9; A), pero mayor longitud del pedicelo (L.P; cm) con una media de 46,3096 cm, un mínimo de 37,20 cm. y un máximo de 66,60 cm. (Tabla 19; Figura 11; A). Sin embargo, tiene menor número de brácteas con media de 9,35 brácteas, un mínimo de 7,20 brácteas y un máximo de 12,80 brácteas (Tabla 17; Figura 10; A). Pero diverge del Páramo Mogorontoque en que en este se presenta mayor número de brácteas ya que tiene una media de 15,4667 brácteas un mínimo de 10,20 brácteas y máximo de 20,20 brácteas (Tabla 17; Figura 10; A). Asimismo, obtuvo un número reducido de inflorescencias con una media de 13,30 inflorescencias, un mínimo de 5 inflorescencias y un máximo de 22 inflorescencias (Tabla 15; Figura 9; A). También se establece en zona intermedia en la longitud del pedicelo (L.P; cm) con una media de 40,4852 cm., un mínimo de 30,30 cm. y máximo de 56,50 cm. (Tabla 19; Figura 11; A). En los tres paramos se obtuvo diferencias explicativas ($P= ,000$) en las poblaciones respecto a los rasgos de: el N.IF (Tabla 16; Figura 9; A); el N.B (Tabla 18 Figura 10; A) y la L.P (cm), (Tabla 20-21; Figura 11; D). Mientras que en las poblaciones de la categoría del tamaño, por lo que se tiene que los rasgos como: el N.IF (Figura 9; B); el N.B (Figura 10; B) y la L.P (cm), (Tabla 20-21; Figura 11; B) no tiene variación ni relación entre sus medias.

Tabla 15. Resumen estadístico descriptivo de las medias del número de inflorescencias en las elevaciones de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$.

Altitud msnm	Recuento	Media	Desviación tip	Mínimo	Máximo
3350	27	21,70	8,673	5	38
3644	27	20,30	6,678	11	36
4100	27	13,30	3,719	5	22

Tabla 16. Comparación del rango de las medias número de inflorescencias (N.IF) entre las elevaciones (3350 msnm; 3644 msnm; 4100 msnm) de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$, en la prueba de Kruskal wallis.

Localidades msnm	Prueba estadística	Error tip	Desviación prueba estadística	Sig.	Sig. ady
4100-3350	23,519	6,389	3,681	,000	,001
4100-3644	26,037	6,389	4,076	,000	,000
3350-3644	2,519	6,389	,394	,693	1,000

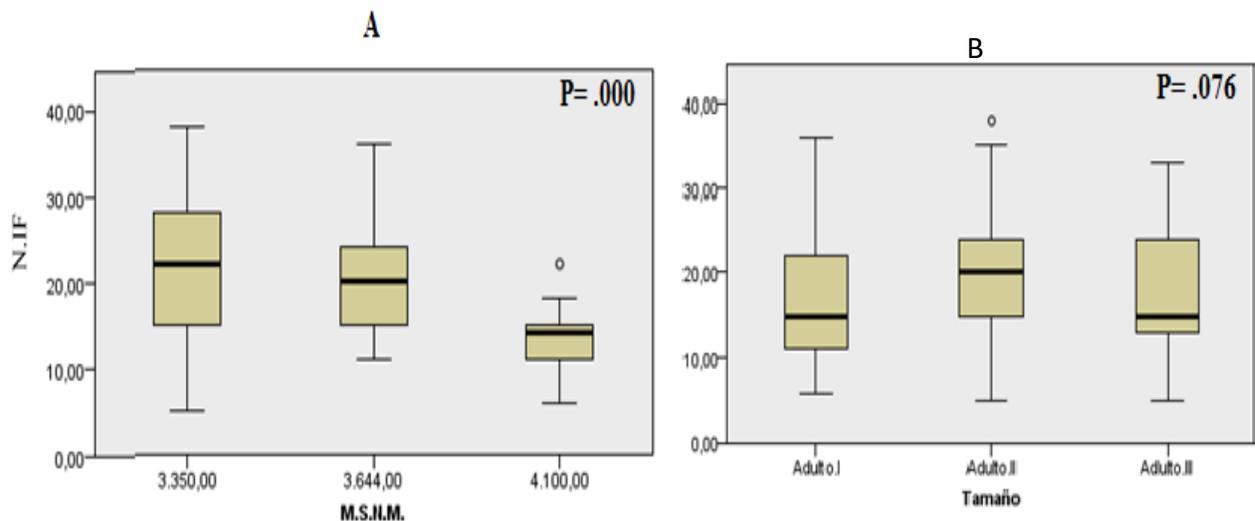


Figura 9: Comparación de las medias, del número de inflorescencias (N.IF) de *E. conglomerata* A.C. Sm. **A.** En las tres elevaciones. **B.** En las categorías de tamaño, prueba de kruskal wallis. $P < 0.05$.

Tabla 17. Resumen estadístico descriptivo de las medias del número de brácteas (N.B) en las elevaciones de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$.

Altitud msnm	Recuento	Media	Desviación tip	Mínimo	Máximo
3350	27	10,8963	1,39931	8,80	14,00
3644	27	9,3556	1,40694	7,20	12,80
4100	27	15,4667	2,59585	10,20	20,20

Tabla 18. Comparación del rango de las medias del Número de brácteas (N.B) entre las elevaciones de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$, en la prueba de Kruskal wallis.

Localidades msnm	Prueba estadística	Error tip	Desviación prueba estadística	Sig.	Sig. ady
4100-3350	16,630	6,400	-2,598	,009	,028
4100-3644	-45,093	6,400	-7,046	,000	,000
3350-3644	-28,463	6,400	-4,447	,000	,000

Tabla 19. Resumen estadístico descriptivo de las medias de la longitud del pedicelo (LP; cm) en las elevaciones de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$.

Altitud msnm	Recuento	Media	Desviación tip	Mínimo	Máximo
3350	27	35,457	5,20722	24,90	43,70
3644	27	46,3096	6,35509	37,20	66,60
4100	27	40,4852	5,82706	30,30	56,50

Tabla 20. Resumen estadístico descriptivo de las pruebas inter-sujetos para la variable dependiente, la longitud del pedicelo (LP; cm) de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$. Prueba de Anova de dos vías

Origen	Media cuadrática	F	Sig.
Tamaño	130,971	4,131	,021
Parcela	53,648	1,692	,194
MSNM	796,433	25,122	,000
Tamaño-Parcela	45,030	1,420	,240
M.SN.M -Tamaño	16,887	,533	,712
Parcela - M.S.N.M	56,244	1,774	,148

Tabla 21. Comparaciones múltiples del Tamaño de los individuos (Adulto I; II; III), por parcelas (1; 2; 3;) y las localidades (3350 msnm; 3644 msnm; 4100 msnm) para la variable dependiente, la longitud del pedicelo (LP; cm) de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$. Prueba post hoc (DSH de Tukey)

Variables	Diferencia de medias	Error tip	Sig.
Adulto I- Adulto II	-4,1104	1,53244	,026
Adulto I- Adulto III	-,6837	1,53244	,896
Adulto III- Adulto II	3,4267	1,53244	,074
Parcela 1-Pacela 2	-,1904	1,53244	,992
Parcela 1-Pacela 3	2,3407	1,53244	,286
Parcela 2-Pacela 3	2,5311	1,53244	,233
3350msnm-3644msnm	-10,8526	1,53244	,000
4100msnm-3350msnm	-5,0281	1,53244	,005
3644msnm-4100msnm	5,8244	1,53244	,001

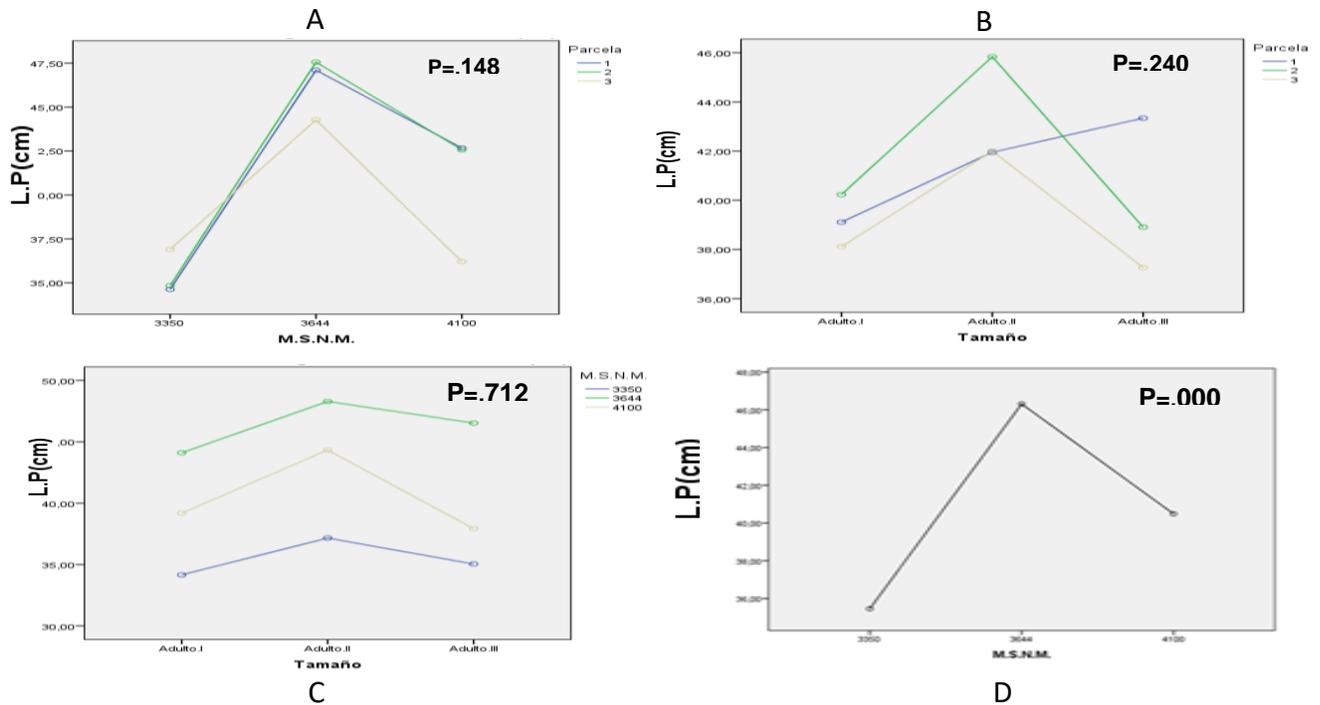


Figura 11: Comparación medias de la variable dependiente longitud del pedicelo (L.P; cm) de *E. Conglomerata* A.C. Sm. **A.** Entre las tres elevaciones las parcelas. **B.** Entre las categorías de tamaño- parcelas **C.** Entre las elevaciones Categorías de tamaño. **D.** Las tres elevaciones. Prueba de Anova de dos vías. $P < 0.05$.

9.5 Numero de flores (N.F); longitud de las flores (L.F; mm).

En el Páramo del cerro de Oriente reserva el Volcán (3644 msnm) se presenta mayor número de flores (N.F) con una media de 415,59 flores, un mínimo de 321,60 flores y un máximo de 533,60 flores (Tabla 22; Figura 12; A). Pero muestra que la longitud de las flores (L.F; mm) es menor, con media de 0,76 mm., un mínimo de 0,68. mm y un máximo de 0,9 mm. (Tabla 25; Figura 13; A). Este difiere del Páramo de García (3350) porque se halla un menor número de flores con un valor medio de 226,17 flores, con mínimo 118,40 flores y máximo 316,40 flores (Tabla 22; Figura 12; A). Pero se tiene mayor longitud de las flores con un valor medio de 0,77612 mm., con mínimo 0,53 mm. y máximo 0,9 mm. (Tabla 25; Figura 13; A). Sin embargo en el Páramo de Mogorontoque se hallaron

diferencias con respecto a los otros dos páramos mencionados, al presentarse las flores más pequeñas con un valor medio de 0,7571 mm, un mínimo de 0,54 mm. y máximo de 0,92 mm. (Tabla 25; Figura 13; A), asimismo al establecerse en una zona intermedia con respecto al número de flores, logrando un valor medio de 347,6 flores, un mínimo de 212,80 flores y un máximo de 446 flores (Tabla 22; Figura 12; A). En los tres páramos se apreció diferencias explicativas ($p= ,000$) en las poblaciones respecto al N.F (Tabla 23-24), asimismo se observó relación entre MSNM y la parcelas (Figura 12; A). Referente a L.F (mm) se obtuvo diferencia ($p = ,043$), (Tabla 23-24), sin embargo, esta divergencia se da entre el Páramo de Mogorontoque (4100 m.s.n.m.) y el Páramo de García (3350 m.s.n.m.), (Tabla 26). En las poblaciones de las parcelas hubo divergencias explicativas entre las medias de los rasgos del N.F ($p= ,002$), (Tabla 23), pero estas diferencias se acentúan más entre las parcelas uno y dos, también entre la parcela dos y tres (Tabla 24). Las parcelas y el gradiente influyen en el N.F, ya que hay diferencias explicativas entre sus medias ($p= ,000$) (Figura 12; A). Sin embargo esta divergencia se presenta entre la parcela uno y dos, asimismo entre la parcela tres y dos (Tabla 26). En las poblaciones en categoría de tamaño no hay incidencia entre medias para los rasgos N.F

Tabla 22. Resumen estadístico descriptivo del rango de las medias del número de flores (N.F) entre las elevaciones de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p<0.05$.

Altitud msnm	Recuento	Media	Desviación tip	Mínimo	Máximo
3350	27	226,1778	45,96545	118,40	316,40
3644	27	415,5926	60,01942	321,60	533,60
4100	27	347,6667	60,77305	212,80	446,00

(Figura 12; C), ni en la L.F (mm), (Figura 13; B).

Tabla 23. Comparaciones de rango de las medias de Tamaño de los individuos (Adulto I; II; III), por parcelas (1; 2; 3;) y las localidades (3350 msnm; 3644 msnm; 4100 msnm) para la variable dependiente, número de flores (N.F) de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$. Prueba de Anova de dos vías.

Variables	Media cuadrática	F	Sig.
Tamaño	2898,350	1,428	,249
MSNM	248631,541	122,535	,000
Parcela	13690,534	6,747	,002
Tamaño-MSNM	1612,943	,795	,534
Tamaño-Parcela	3839,005	1,892	,125
MSNM- Parcela	16176,400	7,972	,000

Tabla 24. Se observa comparaciones múltiples de la variable independiente número de flores (N.F) en relación con las parcelas (1; 2; 3), las elevaciones (3350 msnm; 3600 msnm; 410 msnm) y en la categoría de tamaño (Adulto I; II; III) de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$, en la prueba de post hoc (DHS de Tukey), con $p < 0.05$. Anova de dos vías.

Variables	Diferencia de medias	Error tip	Sig.
Adulto I- Adulto II	-20,6074	12,25973	,222
Adulto I- Adulto III	-12,1852	12,25973	,584
Adulto III- Adulto II	15,0922	10,40104	,322
Parcela 1-Pacela 2	-41,7111	12,25973	,004
Parcela 1-Pacela 3	-6,1481	12,25973	,871
Parcela 2-Pacela 3	35,5630	12,25973	,015
3350msnm-3644msnm	-189,4148	12,25973	,000
4100msnm-3350msnm	-121,4889	12,25973	,000
3644msnm-4100msnm	67,9259	12,25973	,000

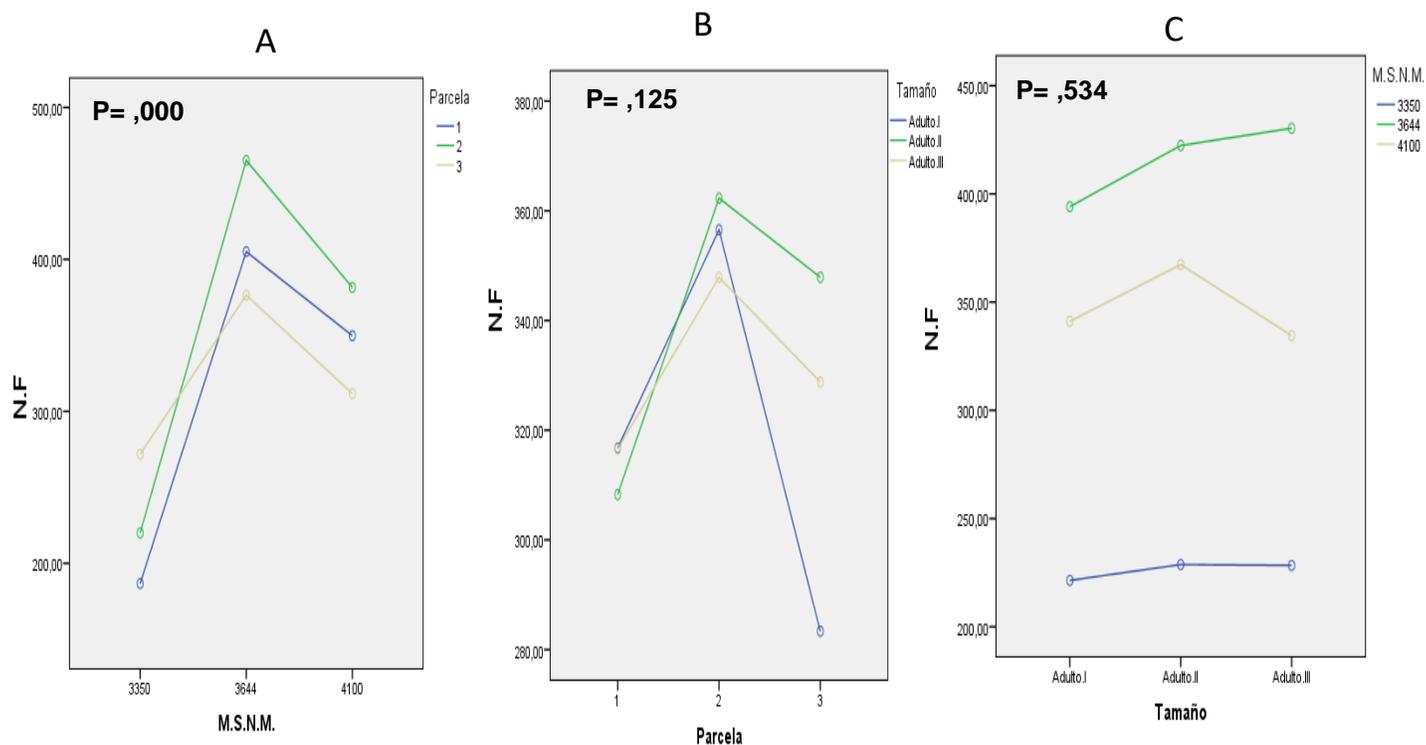


Figura 12: Comparación de las medias del variable dependiente número de flores (N.F) de *E. Conglomerata* A.C. Sm. **A.** Entre las tres elevaciones- las parcelas. **B.** Entre las categorías de tamaño- parcelas **C.** Entre las elevaciones - Categorías de tamaño. Anova de dos vías <math><0.05</math>.

Tabla 25. Resumen estadístico descriptivo del rango de las medias de la longitud de las flores (L.F; mm) entre las elevaciones (3350 msnm; 3644 msnm; 4100 msnm) de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$.

Altitud msnm	Recuento	Media	Desviación tip	Mínimo	Máximo
3350	27	0,776119	,07236	0,53	0,90
3644	27	0,7664	,06144	0,68	0,90
4100	27	0,7571	,08464	0,54	0,92

Tabla 26. Resumen estadístico descriptivo del rango de las medias de la longitud de las flores (L.F; mm) entre las elevaciones (3350 m.s.n.m.; 3644 m.s.n.m.; 4100 m.s.n.m.) de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$.

Altitud msnm	Recuento	Media	Desviación tip	Mínimo	Máximo
3350	27	0,776119	,07236	0,53	0,90
3644	27	0,7664	,06144	0,68	0,90
4100	27	0,7571	,08464	0,54	0,92

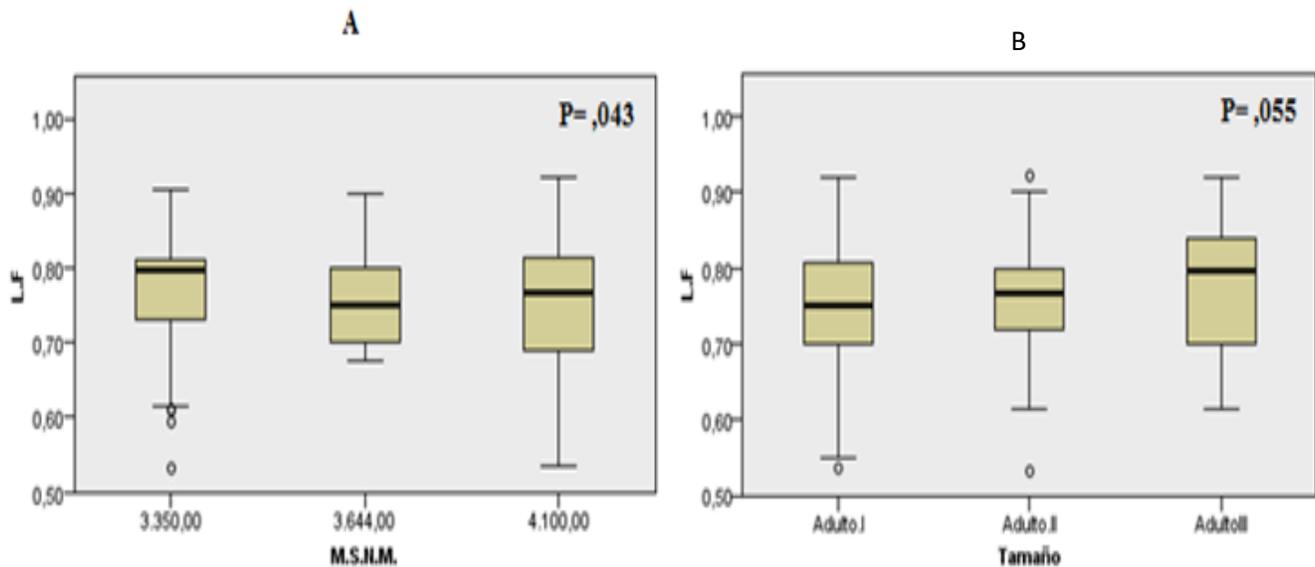


Figura 13: Comparación de las medias, de la longitud de las flores (L.F; mm) de *E. Conglomerata* A.C. Sm. **A.** En las tres elevaciones. **C.** En las categorías de tamaño, prueba de kruskal wallis. $P < 0.05$.

9. 6 Número de capítulos (N.Cap) y diámetro de los capítulos (D.cap; mm)

En el páramo de Cerro Oriente reserva el Volcán (3644 msnm) se presenta mayor número de capítulos, ya que tiene una media de 4,763 capítulos, con un mínimo de 4 capítulos y un máximo de 5,6 capítulos (Tabla 27), igualmente el diámetro de los capítulos es mayor con una media de 28,311mm. un mínimo de 23 mm. y un máximo de

34,10 mm. (Tabla 30). A diferencia del páramo de Mogorontoque (4100 m.s.n.m.) que se tiene menor número de capítulos al presentar un valor medio de 3,17 capítulos, un mínimo de 2,40 capítulos y máximo de 4 capítulos (Tabla 27), también presenta menor diámetro de los capítulos habiendo un valor medio de 26,36 mm., con un mínimo de 22,40 mm. y máximo de 29,90 mm. (Tabla 30), pero este último rasgo se establece en una zona intermedia entre los páramos, ya que donde está el menor diámetro de los capítulos es en el Páramo de García (3350), mostrando una media de 25,32 mm., con un mínimo 15,7 mm. y un máximo 31 mm. (Tabla 30), sin embargo, se halla el valor intermedio al número de capítulos, al tener una media de 4,0148 capítulos, con mínimo de 3 capítulos y un máximo de 4,80 capítulos (Tabla 27).

En los tres páramos se estimaron diferencias explicativas ($p = ,000$) en las poblaciones respecto al N.Cap (Tabla 28-29), (Figura 14; A), lo anterior teniendo en cuenta las poblaciones de los páramos de Mogorontoque (4100 m.), el cerro Oriente reserva el Volcán (3644 m.) y García (3350 m.), ya que al relacionarse con las parcelas (1; 2; 3), no influyen en la medias de N.Cap (Tabla 28), (Figura 14; A). También se observó que el D.Cap (mm) presento una diferencia explicativa ($p = ,001$) en las poblaciones de los tres paramos (Tabla 31), sin embargo hay mayor divergencia entre el páramo del cerro de Oriente reserva el Volcán (3644 m.s.n.m.) y el páramo de García (3350 m.s.n.m.), asimismo entre el Páramo del cerro de Oriente reserva el Volcán (3644 m.s.n.m.) y el Páramo de Mogorontoque (4100 m.s.n.m.), (Tabla 32).

En las poblaciones de la categoría de tamaño (Adulto: I, II, III) con las poblaciones de las parcelas (1; 2; 3), no se halló incidencia respecto al N.cap con un $p = ,685$ (Figura 14; C) ni en el D.Cap (mm) con un $p = ,568$ (Figura 15; C). Además las poblaciones de

la categoría de tamaño (Adulto: I, II, III) con las poblaciones de los tres Páramos (4100 msnm, 3644msnm, 3350 msnm) obtuvieron influencias en el N.cap, con un $p = ,009$ (Figura 14; B), pero no se dio en el D.Cap (mm) por lo que se observó un $p= ,382$ (Figura 15; B).

Tabla 27. Resumen estadístico descriptivo del rango de las medias del número de capítulos (N.Cap) entre las elevaciones (3350 msnm; 3644 msnm; 4100 msnm) de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p<0.05$.

Altitud msnm	Recuento	Media	Desviación tip	Mínimo	Máximo
3350	27	4,0148	,37591	3,00	4,80
3644	27	4,762963	,44389	4,00	5,60
4100	27	3,1704	2,40	2,40	4,00

Tabla 28. Comparaciones de rango de las medias de la prueba de inter-sujetos para la variable dependiente número de capítulos (N.Cap) de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p<0.05$. Prueba de Anova de dos vías

Origen	Media cuadrática	F	Sig.
Tamaño	,024	,145	,865
Parcela	,015	,092	,913
MSNM	17,141	102,695	,000
Tamaño-Parcela	,095	,571	,685
M.SN.M -Tamaño	,630	3,775	,009
Parcela - M.S.N.M	,095	,567	,800

Tabla 29. Se observa comparaciones múltiples de la variable independiente número de capítulos (N.Cap) en relación con las parcelas (1; 2; 3), las elevaciones (3350 msnm; 3600 msnm; 410 msnm) y en la categoría de tamaño (Adulto I; II; III) de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$, en la prueba de post hoc (DHS de Tukey), con $p < 0.05$, Anova de dos vías.

Variables	Diferencia de medias	Error tip	Sig.
Adulto I- Adulto II	-20,6074	12,25973	,222
Adulto I- Adulto III	-12,1852	12,25973	,584
Adulto III- Adulto II	15,0922	10,40104	,322
Parcela 1-Pacela 2	-41,7111	12,25973	,004
Parcela 1-Pacela 3	-6,1481	12,25973	,871
Parcela 2-Pacela 3	35,5630	12,25973	,015
3350msnm-3644msnm	-189,4148	12,25973	,000
4100msnm-3350msnm	-121,4889	12,25973	,000
3644msnm-4100msnm	67,9259	12,25973	,000

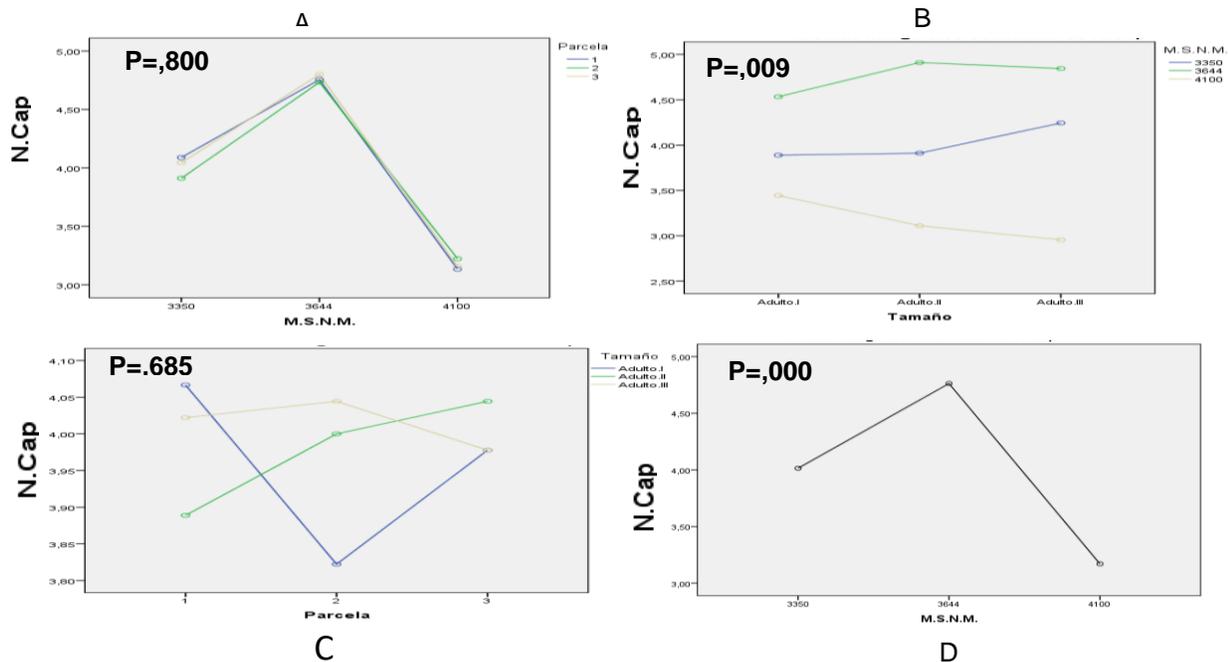


Figura 30. Comparación de las medias de la variable dependiente número de capítulos (N.Cap) de *E. Conglomerata* A.C. Sm. **A.** Entre las tres elevaciones y las parcelas. **B.** Entre categorías de tamaño y las elevaciones. **C.** Entre las categorías de tamaño las parcelas. **D.** En las tres elevaciones. Anova de dos vías. $P < 0.05$.

Tabla 30. Resumen estadístico de las diferencias de la medias del diámetro (D.Cap; mm) de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$.

Altitud msnm	Recuento	Media	Desviación tip	Mínimo	Máximo
3350	27	25,3207	3,33632	15,70	31,00
3644	27	28,3111	2,61847	23,00	34,10
4100	27	26,3593	2,42507	22,40	29,90

Tabla 31. Comparaciones de rango de las medias de la prueba de inter-sujetos para la variable dependiente diámetro de los capítulos (D.Cap) de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$. Prueba de Anova de dos vías

Origen	Media cuadrática	F	Sig.
Tamaño	10,107	1,263	,291
Parcela	40,881	5,110	,009
MSNM	62,238	7,779	,001
Tamaño-Parcela	3,529	,441	,778
M.SN.M -Tamaño	8,540	1,067	,382
Parcela - M.S.N.M	5,929	,741	,568

Tabla 32. Se observa comparaciones múltiples de la variable independiente diámetro de los capítulos (D.Cap; mm) en relación con las parcelas (1; 2; 3), las elevaciones(3350 msnm; 3600 msnm; 410 msnm) y en la categoría de tamaño(Adulto I;II;III) de *E. conglomerata* AC. Sm. con un $p < 0.05$, en la prueba de post hoc (DHS de Tukey), Anova de dos vías.

Variables	Diferencia de medias	Error tip	Sig.
Adulto I- Adulto II	-,8407	,76984	,523
Adulto I- Adulto III	,3496	,76984	,893
Adulto III- Adulto II	-1,1904	,76984	,278
Parcela 1-Pacela 2	-2,4593	,76984	,007
Parcela 1-Pacela 3	-1,3096	,76984	,214
Parcela 2-Pacela 3	1,1496	,76984	,302
3350msnm-3644msnm	-2,9904	,76984	,001
4100msnm-3350msnm	-1,0385	,76984	,375
3644msnm-4100msnm	1,9519	,76984	,037

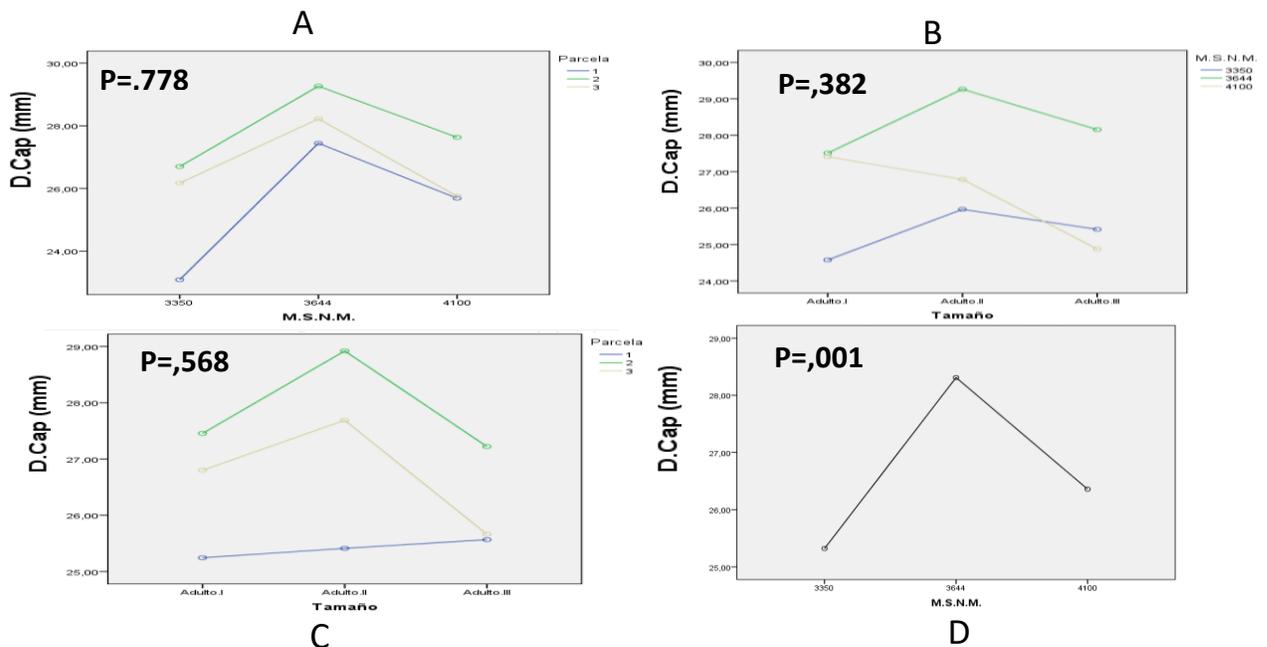


Figura 15: Comparación medias de la variable dependiente diámetro de los capítulos (L.P; cm) de *E. conglomerata* A.C. Sm. **A.** Entre las tres elevaciones- las parcelas. **B.** Entre las categorías de tamaño- las elevaciones **C.** Entre Categorías de tamaño- las elevaciones. **D.** Las tres elevaciones. Anova de dos vías. $P < 0.05$.

10. Análisis de los componentes principales de los rasgos funcionales en el gradiente altitudinal.

10.1 Rasgos morfológicos de la hoja

Se realizó un análisis de componentes principales (CPA), con el fin de observar la varianza de los datos y su correlación. Se observó que el W (cm) y (L) están sus varianzas relacionadas, difiere de AF (mm)²; y El AFE; (cm²/g); a través de las elevaciones (a, b, c). El W (cm) es inversamente proporcional al CFMS mg/g). Además, se observa que la elevación b es dominante, respecto a las otras elevaciones. Lo anterior con un nivel de confiabilidad del 90.43 %. (Figura 16). Los rasgos morfológicos de las hojas son muy similares entre las elevaciones de 4100 msnm (1) y 3350 msnm (3), pero difieren de 3644 msnm (2), por lo que este predomina en casi todos los rasgos morfológicos de la hoja (Figura 17).

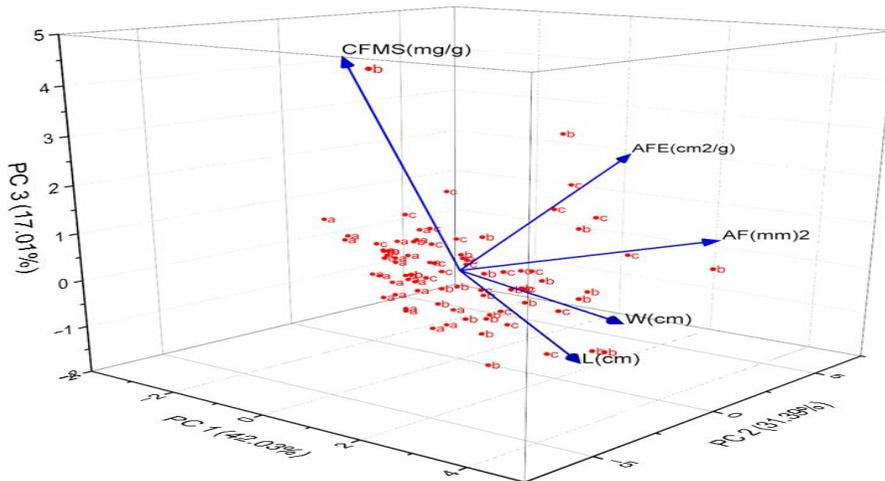


Figura 16: Comparación de las varianzas de los rasgos morfológicos de la hoja de *E.conglomerata* A.C. Sm. a) A 4100 msnm. b) 3644 msnm c) 3350 msnm. P valor de confiabilidad del 100 %. Lo anterior tuvo un nivel de confiabilidad del 90.43 %

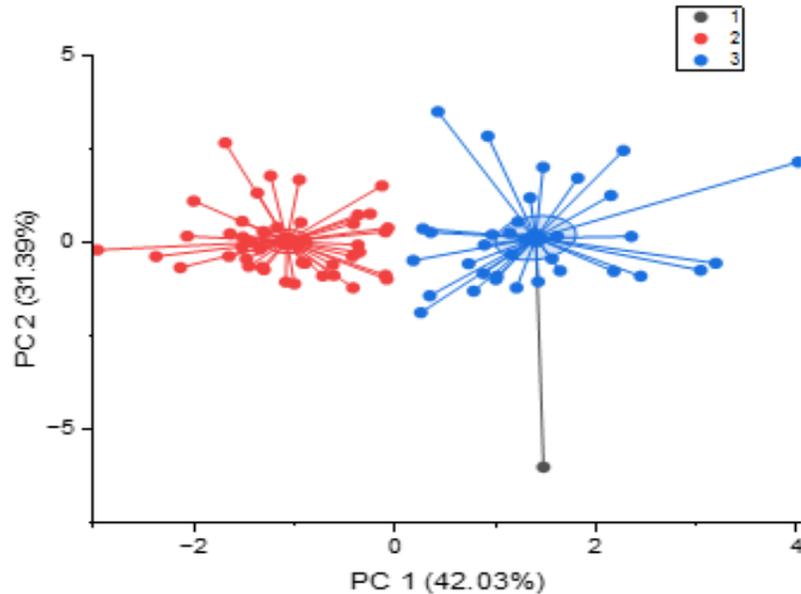


Figura 17: Comparación de las varianzas de los rasgos morfológicos de hoja de *E.conglomerata* A.C. Sm. **1)** A 4100 msnm. **2)** 3644 msnm. **3)** 3350 msnm. P valor de confiabilidad del 100 %. K-Meas. Lo anterior tuvo un nivel de confiabilidad del 73.42 %

10. 2 Rasgos de las inflorescencias

. Se observó que el L.P (cm) y N.F están sus varianzas relacionados, y difiere de la relación entre N.B y N.IF a través de las elevaciones (a, b, c), el N.Cap es inversamente proporcional al N.IF con un nivel de confiabilidad de 82,56 %(Figura 18). La elevación se establece cada una por independiente, indicando que hay variabilidad en los rasgos de las inflorescencias, teniendo mayores valores en la elevación 1 respecto de la 2 y 3, en los rasgos morfológicos de las inflorescencias, con un nivel de confiabilidad del 70.14%.(Figura 19).

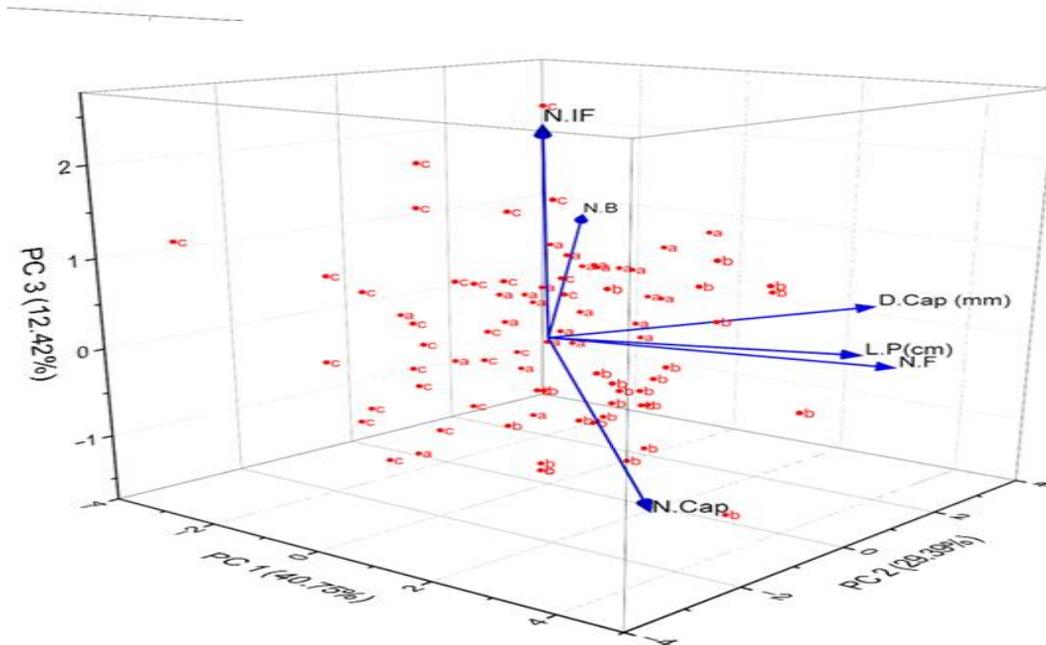


Figura 18. Comparación de las varianzas de los rasgos de inflorescencias de *E.conglomerata* A.C. Sm. **a)** 4100 msnm. **b)** 3644 msnm **c)** 3350 msnm. $P < 100$ %. Lo anterior tuvo un nivel de confiabilidad de 82.56 %.

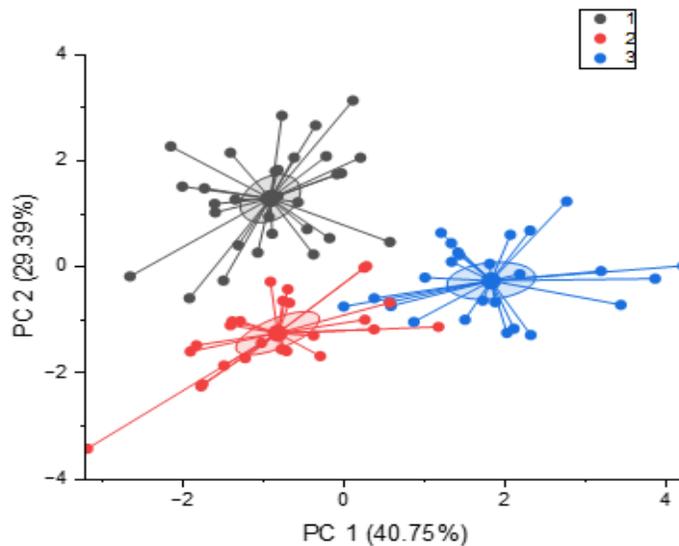


Figura 19. Comparación de las varianzas de los rasgos morfológicos de *E.conglomerata* A.C. Sm. **1)** A 4100 msnm. **2)** 3644 msnm **3)** 3350 msnm. $P < 100$ %. K-Meas. Lo anterior tuvo un nivel de confiabilidad de 70.14 %

11. ANÁLISIS DE RESULTADOS

Al realizar el análisis de las variables de los rasgos morfológicos en *E. conglomerata*, se obtuvieron diferencias significativas ($P < 0.05$), ya que se manifestó variación de los rasgos morfológicos a través del gradiente altitudinal (Páramo de García a 3350 m.s.n.m.; Páramo Cerro de Oriente reserva el Volcán a 3644 m.s.n.m. y Páramo de Mogorontoque a 4100 m.s.n.m.) excepto el (CFMS; mg/g) que no se vio influenciado por el gradiente altitudinal, para los rasgos Hmax (cm); N.F ; L.F(mm) y D.CAP (mm), también en la categoría de tamaño, para los rasgos L(cm); AF (mm²) ; N,IF; L.P(cm). El gradiente altitudinal genera una presión sobre los rasgos morfológicos estudiados en las poblaciones de *E. conglomerata*, que según lo planteado por Molina (2008) y Chevin et al., (2010), afirman que a través del gradiente altitudinal se modifica la morfología de las especies como estrategia adaptativa. Sin embargo, no siempre la plasticidad de las plantas es adaptativa, por lo que no se puede afirmar, que aumenta la eficiencia biológica (fitness) de las plantas (Sultan 2003), o que lleguen a ser neutrales (no adaptativo; Ghalambor et al. 2007) o que disminuyen la eficiencia biológica (mal adaptativo; Valladares et al. 2007). No obstante, la variación en los rasgos morfológicos a través del gradiente, es la manifestación de respuestas plásticas de la especie, al estar influida por los factores abióticos en cada rango altitudinal como lo planteado por Premoli (2011) Al decir que en los gradientes altitudinales se pueden analizar las variaciones impuestas por el ambiente teniendo una interacción en la arquitectura de la planta.

Se observó que el N.Cap por inflorescencia no disminuye con la altitud, como lo afirmó Sánchez (2004), ya que el número de capítulos tuvo mayores valores en la zona intermedia del gradiente. Al mismo tiempo que el AF (mm)² tuvo un menor valor en el

Páramo de Mogorontoque (4100 msnm) y el Páramo de García, pero mayores valores en el Páramo Cerro Oriente reserva el Volcán (3644 msnm), estando en desacuerdo con lo planteado por Sánchez (2004) quien determina que el área de la hoja tiene menores valores al aumentar la elevación, por lo que en el Páramo Cerro oriente reserva el Volcán (3644 msnm), se obtuvo la mayor AF (mm^2). Mientras que el AFE; (cm^2/g) tuvo menores valores al aumentar la altitud, ya que a valores altos de radiación; reducen el AF (mm^2) y se aumenta el peso seco (g), coincidiendo con lo que afirman Torres (1980) que el tamaño celular y los espacios intercelulares en las poblaciones *E. schultzii*, tiende a disminuir a mayor gradiente altitudinal, también Körner (1989) dice que los menores valores de AFE (cm^2/g) es una tendencia permanente a través del gradiente altitudinal. Además, según lo planteado por Valenzuela et al. (2015) en estudios realizados en boque montano, estableció que los bosques de mayor altitud, tienden a tener hojas coriáceas, gruesas, pequeñas y con menor área foliar específica, y Bermeo (2010) dice que en las elevaciones más altas se puede apreciar hojas escleromorficas, siendo hojas gruesas y densas con valores bajos en área foliar específica. Igualmente se encontró que el N.IF y la L.F (mm.) tiene menores valores al aumentar la altitud, lo que concuerda con lo planteado por Sánchez (2004) al estudiar el número de inflorescencias en *E. pycnophylla* en el páramo Infiernillo donde sostiene que hay una disminución del número de inflorescencias a través del gradiente, ya que la formación de estructuras reproductivas son exigentes con la disponibilidad de nutrientes, que a alturas más elevadas son limitantes.

. Se obtuvo que la altura máxima tiene diferencias significativas en los tres Páramos, pero no tiene un comportamiento lineal a través del gradiente altitudinal, porque en la

zona intermedia del gradiente que es en el páramo Cerro de Oriente reserva el Volcán a 3644 msnm, donde se encuentran los individuos más altos, pero en el Páramo de García a 3350 msnm, están los individuos con menor altura, lo anterior está en desacuerdo con lo planteado por Smith (1980), quien afirmó que la altura de las plantas adultas aumenta a través del gradiente altitudinal, al realizar un estudio de *E. Schultzii*. Sin embargo al realizar un estudio en *E. pycnophylla* (Kovář, 2001), no hubo ninguna relación entre la altura de la planta y el gradiente, que según lo que argumenta el autor esto se debe a que la planta se encontraba en disturbio, pero al no haber disturbio habrá presencia de plantas más altas. (Verweij y Kok, 1992; Hofstede, 1995; Premauer, 1999).

Los rasgos morfológicos AF (mm)²; EI AFE; (cm²/g); N.IF; N.B; N.Cap; D.Cap (mm); Hmax (cm) y D.F (mm) son lo que logran mayor significancia a través del gradiente altitudinal, forjando las respuestas plásticas en los tres Páramos, (García a 3350 msnm; el cerro de Oriente reserva el Volcán a 3644 msnm y Mogorontoque a 4100 msnm), sin embargo no se tiene una tendencia lineal, porque en páramo Cerro Oriente reserva el Volcán a 3644 msnm, que es la zona intermedia de estudio, es una reserva sin intervención agrícola y ganadera desde hace más o menos 20 años, allí hubo mayores valores de los rasgos de: la Hmax; la L(cm); el W(cm); el AF (mm)² ; N.Cap ; N.F; D.Cap(mm) y L.P(cm), lo que concuerda con lo afirmado por Moreno (2008); Barrios (2021) que en zonas intermedias, las condiciones ecológicas pueden ser favorables para la colonización, mantenimiento y establecimiento de las poblaciones, con características propias de las especies y factores bióticos y abióticos externos. Por lo tanto las especies que están a un gradiente menor de distribución se ven influenciadas por la depredación, la competencia interespecifica y la presencia de patógenos (Jácome, 2005), pero a

mayor gradiente la supervivencia se ve determinada por factores abióticos como la radiación, la temperatura y la presión atmosférica (Willing, et al., 2003), sin embargo a nivel del gradiente altitudinal, va a depender de las condiciones de cada paramo, influyendo su historia biológica, el efecto antrópico, aislamiento espacial, ecológico y genético de las poblaciones (Benavides et al., 2007). A mayor gradiente las poblaciones de *E. Conglomerata* presentaron mayor variabilidad en sus rasgos morfológicos, ya que el Páramo de Mogorontoque a 4100 msnm, se relacionó negativamente con w (cm); L (cm); AF (mm^2); EI AFE ; (cm^2/g); $N.IF$; $L.F$ (mm); $L.P$ (CM) y $N.Cap$ y solo se relaciona positivamente con el $N.B$. estos pueden influir en su capacidad de floración al presentar condiciones extremas, que mitiguen el establecimiento de la planta, por ende tienden a tener mayor plasticidad respecto a lo rasgos morfológicos, sin embargo en gradientes bajos el medio físico es más estable (Calero & Baruch 1986).

12. CONCLUSIONES

Las poblaciones de *E. Conglomerata* bajo el efecto del gradiente altitudinal tuvieron variabilidad morfológica, demostrando respuestas plásticas en el Páramo de García a 3350 m.s.n.m.; en el páramo Cerro oriente reserva el Volcán a 3644 msnm y el Páramo de Mogorontoque a 4100 msnm en el macizo de Santurbán. Sin embargo, no se presentó una tendencia lineal en la variación de la mayoría de los rasgos morfológicos a través del gradiente altitudinal, al presentar mayores valores de estos rasgos morfológicos en el páramo de Cerro de Oriente, reserva el Volcán a 3644 m.s.n.m.). Lo cual puede deberse a que las poblaciones de *E. conglomerata*, al ser este páramo una reserva, y estar a un altitud intermedia con respecto a los otros dos sitios, logran tener las condiciones óptimas para su crecimiento y desarrollo.

Los rasgos morfológicos que se relacionan de forma lineal a través del gradiente fueron, el área foliar específica (AFE; cm^2/g); el número de inflorescencias (N.IF) y la longitud de las flores (L.F; mm), al disminuir los valores a través del gradiente altitudinal, por lo tanto hay probablemente un proceso de adaptación de nuevos caracteres morfológicos.

13, BIBLIOGRAFIA

- Pigliucci , M., Bossdorf, O., Norris , Z., Gurevitch , J., & Richards, C. (2006). Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9: 981–993.
- Ibanez , T., Cailleret , M., Davi , H., Gillman, M., Bomtemps, A., Fady, B., & Lefevre, F. (2011). Diversity of leaf unfolding dynamics among tree species: New insights from a study along an altitudinal gradient. *Agricultural and Forest Meteorology.*, 4448.
- Mendoza , A., & Martínez , J. (2014). la propagación adaptación y crecimiento del frailejón" *Espeletia conglomerata*". *en vivero*.
- Richards, E. (2006). Inherited epigenetic variation revisiting soft inheritance. *Nature Reviews Genetics*, 7:395-401.
- Alcázar , C., & Ramírez , W. (2011). El uso de rasgos funcionales en flora como herramienta para establecer prioridades de conservación. . *ResearchGate, Diciembre*.
- Baldwin , J. (1902). Development and evolution: including psycho-physical evolution,. *New Your, NY*.
- Baldwin, J. (1902). Development and evolution: including psycho-physical evolution. *New Your, NY*, 32,34.
- Barrios Torres, J. I. (2021). Plasticidad fenotípica de *espeletia brassicoidea* cuatrec., *asteraceae*., *en el complejo de páramos de Santurbán*.
- 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.
- Bazzaz, A. (1991). Habitat selection in plants. . *137(June)*., 116–130.
- Beard, J. (1955). The Classification of Tropical American Vegetation- Types Ecology. 36: 89-100.
- 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.
- Benavidez , I. F., Burbano , D., Urbano, S., & Solarte, M. E. (2007). Efecto del gradiente altitudinal sobre aspectos autoecológicos de *Espeletia pycnophylla* ssp. *Angelensis* Cuatrec. (asteraceae) en el páramo el Infiernillo (Nariño-Colombia). *Actual Biology*, 29(86):41-53.
- Bermeo, D. (2010). Determinación y caracterización de tipos funcionales de plantas (TFPs) en bosques secundarios dentro de un gradiente altitudinal y su relación con variables bioclimáticas. . *Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE.*, 114 p.
- Bloom , A., Chapin , F., & Mooney , H. (1985). Resource limitation in plants-an economic analogy. *Ann Rev Ecol Syst.*, 16:363-392.

- Bonilla , M., Sebastian , S., & Trujillo, L. (2005). .Relaciones alométricas en la roseta y la necromasa de la *Espeletia grandiflora*. . En E. M. Bonilla, *Eatratégias adaptativas de las plnatas de Páramo y bosque altoandino de la Cordellera Oriental, de Colombia* (págs. 324-343). Bogotá: Universidad Nacional.
- Bradshaw , A. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Callaway RM, Pennings SC*, 11-22.
- Buytaert , W., Iñiguez , V., & Bièvre, B. D. (2007). “The effects of afforestation and cultivation on water yield in the Andean páramo”. *Forest Ecology and Management*, vol. 25, no. 1, 22-30.
- Cain, M. L. (1996). Spatial models of foraging in clonal plant species. . *American Journal of Botany*,, 83(1), 76–85. <https://doi.org/10.2307/2445957>.
- Calderón, E. G. (2002). *Libro Rojo de Plantas Fanerógamas de Colombia*. Bogotá, Colombia: Instituto Alexander von Humboldt, Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia,Ministerio del Medio Ambiente.
- Calero , A., & Baruch , Z. (1986). Patterns in altitudinal and seasonal biomass allocation in two contrasting plant life forms from a tropical mountain biome. *Biotropica*, 18(3): 189- 194.
- Campbell , B., Grime , J., & Mackey , J. (1991). A trade-off between scale and precision in resource foraging. *Oecologia*, 87:532-538.
- Castañó, C., Uribe, C., Jaramillo ., C., Arjona, F., Rodríguez , J., & Durán, C. (2002). *Páramos y ecosistemas alto andinos de Colombia en condición Hotspot y Global Climatic Tensor*. En: *Congreso Mundial de Páramos, Memorias, Tomo I*. Eds.
- Castilla , R., Alonso , C., & Herrera , C. (2011). . Exploring local borders of distribution in the shrub. *Acta Oecologica*, 37:269-276.
- Chazdon, R. L., Finegan, R., Capers, B., Salgado, B., Negret, F., Casanoves , V., & Boukili , N. (2010). Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 42:31-40.
- Chevin , L., & Lande, R. (2011). Adaptation to marginal habitats by evolution of increased. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(7): 1462-1476.
- Chevin, L. &. (2011). Adaptation to marginal habitats by evolution of increased. . *Journal of Evolutionary Biology*, 24(7): 1462-1476.
- 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.
- Coley , P., Bryant, J., & Chapin, F. (1985). III Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science*, 230:895-899.
- Cornelissen , J., & Lavorel , S. (2003). A handbook of protocols for standarised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.

- Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H., Amatenge, K., Dorrepall, E., Eviner, V. T., Godoy, O., . . . Pérez-Harguindeguy, N. (2008). evotranpiración, hojarasca,descomposición. *Oecologia*.
- Corponor. (2009). *Estado actual del páramo región nororiental Unidad biogeográfica Santurbán – departamento Norte de Santander Municipios de villa caro, Chitaga, Cachira, Salazar, Arboledas, Cucutilla, pamplona, Mutiscua, Cágota y Silos.* departamento Norte de Santander.
- Crausbay , S., Martin , P., & Kelly, E. (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.
- Cuatrecasas , J. (1980). Miscellaneous notes on neotropical flora,. *Xii phytologia*, 47 (1):1-13.
- Cuatrecasas, J. (1942). Notas a la Flora de Colombia, . *Botánica*, V. 5(17): 16-32.
- Cuatrecasas, J. (1958). Aspecto de la vegetación natural de Colombia. *Academia Colombiana de Ciencias Físicas, Exactas y Naturales. No. 10(40). Bogotá.*, 221-264.
- Cuatrecasas, J. (1986). Speciation and Radiation of the Espeletiinae in the Andes. Hgh Altitude Tropical Biogeography. . *Oxford University Press*, 267-302.
- Cuatrecasas, J. (2013). *A systematic study of the subtribe Espeletiinae (Heliantheae, Asteraceae)*. New York Botanical Garden Press.
- Dewar, R. (1993). A Root-Shoot Partitioning Model Based on Carbon-Nitrogen-Water Interactions and Munch Phloem Flow. *British .Ecological Society*, 7(3), 356–368.
<https://doi.org/10.2307/2390216>.
- Dewitt , T., & Scheiner , S. (2004). . Phenotypic variation from single genotypes. En S. S. DeWitt TJ, *Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches* (págs. 1-9). Oxford: UK: Oxford University Press.
- Díaz , A., Bonilla , A., Trujillo , L., & Lara, A. (2002). Fenología de una poblacion Espeletia grandiflora en el páramo El Granizo, (Monserrate, Cundinamarca), Colombia. . En O. J.-C.-C. Editores: Rangel- Ch., *Resúmenes del Octavo Congreso Latinoamericano y segundo congreso Colombiano de Botánica* (pág. 81). Colombia : Asociación Latinamericana y Colombiana de Botánica.
- Díaz , S., Cabido , M., & Casanoves , F. (1998.). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9 (1): 113-122.
- Diazgranados , M., & Sánchez , L. (2017). Espeletia praesidentis, a new species of Espeletiinae (Millerieae, Asteraceae) from northeastern Colombia. *PhytoKeys*,, 76: 1 12.
- Diazgranados , M. (2012). A nomenclator for the frailejones (Espeletiinae Cuatrec., Asteraceae). *PhytoKeys*, (16), 1.
- Douglass , C., Weston, L., & DiTommaso , A. (2009.). Black and pale swallow-wort. En V. n. rossicum, *Management of invasive weeds*. United state of America.: Springer Science. National Academy Press. Washington D.C.,.
- Dukes, J. (2001). Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia*, 126:563-568.

- Duncan, E., Gluckman, P., & Dearden, P. (2014). Epigenetics, plasticity, and evolution: How do we link epigenetic change to phenotype? Part B: Molecular and Developmental Evolution. *Journal of Experimental Zoology*, 322(4):208–220.
- Fagua, J., Gonzalez, V., & Growth, R. (2007). Reproductive Phenology, and Pollination Ecology of *Espeletia grandiflora* (Asteraceae), a Giant Andean Caulescent Rosette. *Plant Biology*, 9: 127-135.
- Fagua, J., & Bonilla, M. (2005). Ecología de la polinización de *Espeletia grandiflora* en el Parque Chingaza. En M. A. Gómez, *Estrategias adaptativas de plantas del páramo y del bosque altoandino en la cordillera oriental de Colombia*. (págs. 247-350). Bogotá. Colombia: Universidad nacional de Colombia, Facultad de ciencias, Departamento de Biología.
- Falconer, D. (1990.). Introducción a la Genética Cuantitativa. *Tercera edición. Compañía Editorial Continental S.A. México.* , 383 .
- Fosberg, F., & R. (1944). El Paramo de Sumapaz, Colombia. *J. New York Bot. Garden*, 45,226•234.
- Galván, s. Y. (2002). Análisis florístico y estructural de la vegetación del páramo de sisavita. Norte de santander. . *Tesis de grado. Universidad industrial de santander. Bucaramanga*.
- Gämpeler, E., & Schneller, J. (2002). Phenotypic and isozyme variation in *Cystopteris fragilis* (pteridophyta) along an altitudinal gradient in switzerland. *Flora*, 197: 203-213.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M., Roumet, C., & Debussche, M. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession *Ecology*, 85. *Ecology*, 2630-2637.
- Garnier, E., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelie, P., B, D., . . . Navas, M. (2001). Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *Ecoogy*.
- Ghalambor, C., McKay, J., Carroll, S., & Reznick, D. (2007). Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, 21:394-407.
- Giles, E. (1975). . Structure and climate in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6:67-86.
- Godoy, P., Castro, P., Valladares, F., & Costa, M. (2009). Different flowering phenology of alien invasive species in Spain: evidence for the use of an empty temporal niche? *Plant Biology*, 11:803-811.
- Gratani, L. (2014). Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in botany*.
- Hofstede, R. (2003). *Los páramos en el mundo: su diversidad y sus habitantes*. En R. Hofstede, P. Segarra, & P. M. Vásquez. Colombia: Proyecto Atlas Mundial de los Páramos. Ecociencia.
- Hofstede, R., Segarra, P., & Mena, P. (2003). Los Paramos del Mundo. Proyecto Atlas Mundial de los Paramos. Quito: . *Global Peatlan Initiative/NC-UICN/Ecociencia*.

- Hooper, D., Chapin, F., Ewel, J., Héctor, A., Inchausti, P., Lavorel, S., . . . Wardle, D. (2005). Efectos de la biodiversidad en un ecosistema funcional: a consensus of corrent knowledge. *Ecológical monographs*, 75:3-35.
- Hosftede, R. (2001). El Impacto de la actividades humanas Sobre el Páramo. En R.
- Jácome, J. (2005). Factors controlling the lower elevational limits in tropical montane plants in theAndes and their implications under the climatic change. 82.
- Kellog , E. (2000.). A model of inflorescence development. En W. J. Everett, *In: Monocots, Systematics and Evolution .vol. 1* (págs. 84-88). Melbourne: csiro publishing.
- Kellog, E. (2000.). *A model of inflorescence development. In: Monocots, Systematics and Evolution, vol. 1.* Bogotá: W.L. Jacobs & J. Everett.
- Killip & Smith . (1927). Contenido en: Notas de campo de Ellsworth Paine Killip del Departamento de Botánica . *Botánica* , Serie: SIA Acc 12-053,.
- King , D., Davies , S., & Noor , N. (2006). Growth and mortality are related to adult tree size in a Malaysian mixed dipterocarp forest. *Forest Ecology and Management*, 223, 152–158.
- Kovář, P. (2001). a short-term case study, en The Ecology of Volcán Chiles: high-altitude ecosystem on the Ecuador- border,. En *Effects of burning on Espeletia pycnophylla stands in the páramo of Volcán Chiles, Ecuador* (págs. 113-118). Colombia: por P.M. Ramsay.plymoun: Pebble y Shell uk.
- Laiolo , P., & Obeso , J. (2017). Life-history responses to the altitudinal gradient. In High mountain conservation in a changing world. *Springer, Cham*, pp. 253-283.
- Lavorel , S., & Garnier, E. (2002). *Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail.* In *Functional Ecology* . Vol. 16, pp. 545–556). <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>.
- Lawlor , D., & Tezara , W. (2009). Causes of Decreased Photosynthetic Rate and Metabolic Capacity in Water-deficient Leaf Cells: A Critical Evaluation and Integration of Mechanisms and Processes. *Ann Bot*, 103:561-579.
- Lawlor, D., & Cornic , G. (2002). Photosynthetic Carbon Assimilation and Associated Metabolism in Relation to Water Deficits in Higher Plants. . *Plant, Cell and Environment*, 25, 275-294.
- López, B. (2004). *El sesgo hereditario, ámbitos históricos del concepto de la herencia biológica.* México: Estudios sobre la ciencia. México: UNAM.
- Lundgren, M. &. (2005.). Seedling expression of cross-generational plasticity depends on reproductive architecture. . *American Journal of Botany*, 92(2): 377–381.
- Macdonald, S., & Chinappa, C. (1989). Population differentiation for phenotypic plasticity in the *Stellaria longipes* complex. *American journal of botany.*, 1627-1637.
- Medina, M. V. (2010). Registro de daño a los frailejones (*Asteraceae*: *Espeletia* spp.) por insectos y hongos patógenos en el PNN Chingaza (Colombia). . *Cespedesia*, 32:90-91.

Plasticidad fenotípica de *E. conglomerata* AC. Sm

- Molina, M., & Cavieres, L. (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.
- Mora Osejo, J. E. (1987). *Estudios Morfológicos, Autoecológicos y Sistemáticos en Angiospermas*. Bogotá: Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.
- Morales, Betancourt, J., & Estévez-Varón, J. (2006). *El Páramo ecosistema en vía de extinción?. Volumen 22*. Bogotá: Revista Luna Azul.
- Morales, e. a. (2007). *Atlas de páramos de Colombia*. Bogotá: instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt.
- Morales, J., & Estévez, J. (2006). El Páramo: ¿ecosistema en vía de extinción?. *Rev. Luna Azul.*, 22: 39-51.
- Morales, M., Otero, J., Van der Hammen, T., Cadena, C., Pedraza, C., Rodríguez, N., . . . Posa, E. (2007). *Atlas de páramos de Colombia*. Bogotá D.C: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt.
- Moreno, L. (2008). *Estrategias de reclutamiento de Espeletia grandiflora Kunth y Espeletia Killipii Cuatrec. En el parque nacional natural chingaza*. Universidad Nacional de Colombia, Colombia, Trabajo de Grado de Maestría. Facultad de ciencias.
- Moreno. (2008). LA. Estrategias de reclutamiento de Espeletia grandiflora Kunth y Espeletia Killipii Cuatrec. En el parque nacional natural chingaza. *Unal.edu.com*, 244.
- Morgan, T. (1910). Sex-limited inheritance in Drosophila (Herencia limitada por el sexo en Drosophila). *Science*, 32, 120-122.
- Morgan, C. L. (1896). Habit and instinct. Arnold, London. *Trends in plant science.*, 5 (12): 536-542.
- Müller, H. (1883). The fertilization of flowers. The pollination of flowers. London. *London. Próctor, P. & M. YEO*, 2;5.
- Niinemets, U. (2001). Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82:453-469.
- Núñez, F., Careaga, S., Fornoni, J., Ruiz, M. L., & Valverde, P. L. (2003). La evolución de la plasticidad fenotípica. *Revista Especializada En Ciencias QuímicoBiológicas*, 6(1), 16–24.
- Osborn, & Poulton, E. (1897). in August 11th, at the Detroit meeting. *American Association for the Advancement of Science*, 6 (146, Oct.15). (1897): -587.
- Osmond, C., Austin, M., Berry, J., Billing, W., Boyer, J., & Dacey JW, N. P. (1987). Stess physiology and the distribution of plants. *Bioscience*, 37 (1): 38-48.
- Palacio, K., & Rodríguez, N. (2008). Plasticidad fenotípica en Lippia alba (verbenaceae) en respuesta a la disponibilidad hídrica en dos ambientes lumínicos. *Acta Biológica Colombiana*, 13 (1): 187-198.
- Passioura, J. (1994). Physiology and determination of crop yields. En B. e. al, *The yield of crops in relation to drought* (págs. 343-359.). Canberra Australia: CSIRO: ASA.

- Pedrol, N. R. (2000). Phenotypic plasticity and acclimation to water deficits in velvet-grass: a long-term greenhouse experiment. Changes in leaf morphology, photosynthesis and stress-induced metabolites. . *Journal of plant physiology*.
- Pérez, H., Díaz, . N., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., . . . Gurrich, D. E. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61:167-234.
- Pérez-Harguindeguy, Díaz, N. S., Cornelissen, J. H., Vendramini , F., Cabido , M., & Castellanos, A. (2000). 2. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil*, 218:21-30.
- Picca , P. (1998). Estudio exomorfológico y anatómico de las inflorescencias de las especies austroamericanas del genero *Nothofagus* Bl. (Fagaceae). *PhD Thesis, Universidad de Buenos Aires, Argentina*, 12-18.
- Pigliucci , M., & Schlichting , C. (1996). Reaction norms of *Arabidopsis*. IV. Relationship between plasticity and fitness. . *Heredity*, 76:427-436.
- Pigliucci , M. (2001). Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture. Baltimore:. *John Hopkins University Press*, 1-9.
- Poorter , H., & Rozendaal , D. (2008). Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. *Oecologia*, 158, 35– 46.
- Poorter , L., Bongers , L., & Bongers , F. (2006). Architecture of 54 moist forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology*, 87:1289–1301.
- Poorter , L., Bongers , L., & Bongers, F. (2006). Architecture of 54 moist forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology*, 87:1289–1301.
- Poorter , L., & Bongers , F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87, 1733–1743.
- Poorter, H. N. (2011). Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. . *New Phytologist* , 193(1): 30-50.
- Pouchon, C. F. (2018). Phylogenomic analysis of the explosive adaptive radiation of the *Espeletia* complex (Asteraceae) in the tropical Andes. . *Systematic Biology*, 67(6), 1041-10.
- Premauer , J. (1999). Efecto de diferentes regimenes de disturbio por quema y pastoreo sobre la estructura horizontal y vertical de la vegetacion de paramo, Parque Nacional Natural Chingaza. *Trabajo de Grado, Facultad de Ciencias, Carrera Biología, Univer.*
- Premoli, A., Souto, C., A., S. T., Castillo, R. d., Quiroga, P., Kitzberger, T., . . . Newton., R. R. (2011). Impact of forest fragmentation and degradation on patterns of genetic variation and its impact for forest restoration. *International Union for tjhe conservation of Nature*, 205-228.
- Provine. (1971). Developmental plasticity and evolution. *New your, universidad de press inc 198 madison avenue..*, 10016.

- Pulliam, H., & Smith, A. (1980; 2000). On the relationship between niche and distribution. The paradox of plant height in Andean rosette species. *Ecology letters; Journal of ecology*, 349-351; 68: 63-73.
- Radosevich, S., Holt, J., & Ghersa, C. (2007). Ecology of weeds and invasive plants. relationships to agriculture and natural resource management. Third Edition. Wiley- Interscience. *New Jersey, United State of America*, 23-33.
- Rangel, O., Jaramillo, C., Castaño, C., Arjona, F., Rodríguez, J., & Durán, C. (2002). Biodiversidad en la Región del Páramo: con especial referencia a Colombia. . "Congreso Mundial de Páramos, Memorias, Tomo I. Conservación Internacional Colombia".
- Reich, P. B., Ellsworth, D. S., Walters, M. B., Vose, J. M., Gresham, C., Volin, J., & Bowman, W. (1999). Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80:1955-1969.
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M., & Walters, M. (2003). The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164:143– 164.
- Reinheimer, R., Pozner, R., & Vegetii, A. C. (2005). Inflorescence, spikelet and floral development in *Panicum maximum* and *Urochloa plantaginea*. *SciELO*, 3;4.
- 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.*, 36-37.
- Richards, C., Bossdorf, O., Muth, N., Gurevitch, J., & Pigliucci, M. J. (2006). of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9(8): 981–993.
- Rivera, D., & Rodríguez, C. (2011). *Guía divulgativa de criterios para la delimitación de páramos de Colombia*. Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible.
- Roth, I. (1973). Anatomía de las hojas de las plantas de los páramos venezolanos: 2 *Espeletia* (Compositae). *Acta Biol. Venez*, 8(1): 281-310.
- Sakai, A., Allendorf, F., Holt, J., Lodge, D., Molofsky, J., Baughman, S., . . . Weller, S. (2001). The population biology of invasive species. *Journals Annuals Reviews*, 32:305-332.
- Salgado, N. (2015). La Ecología Funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. . *Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.*, Bogotá, D. C. 69 Colombia.
- Sánchez, A. (2004). Análisis morfométrico y demográfico de *Espeletia pycnophylla* Cuatrecasas, en un gradiente altitudinal Provincia de Carchi-ecuador. Carchi-ecuador. *Trabajo de grado. Universidad de los Andes Facultad de Ciencias, Departamento de Ciencias biológicas*.
- Sarmiento, C., & León Moya, O. (2015). *Transición Bosque páramo. Bases conceptuales y métodos para su identificación en los Andes Colombianos*. Bogotá: Instituto de Investigación :Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt.

- Sarmiento Pinzón, C. E. (2013). . Aportes a la conservación estratégica de los páramos de Colombia : actualización de la cartografía de los complejos de páramo a escala 1:100.000. In I. *Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt*.
- Scheiner, S. M. (1989). The genetics of phenotypic plasticity. 1. Heritability. *Journal of Evolutionary Biology*. relations and fluctuating asymmetries. . *Journal of Evolutionary Biology*, , 4(1): 51– 68.
- Schlichting , C., & Pigliuccim. (1998). Phenotypic evolution: a reaction norm perspective. Sinauer Associates. *Sunderland*.
- Schmalhausen, I. (1949). Factors of evolution. (Translated by I. Dordick; edited by Th. Dobzhansky.). *Blakiston, Philadelphia*, 23-45.
- Smith , A., & Koch , M. (1935). The genus Espeletia: a study in phylogenetic taxonomy. *Brittonia*, 1(7): 479 – 531.
- Smith , W., & Bell, D. (1998). Shepherd KA Associations between leaf structure, orientation, and sunlight exposure in five Western Australian communities. *American Journal of Botany*, 85, 56–63. doi:10.2307/2446554.
- Smith, A. (1980). The paradox of plant height in a Andean giant rosette species. *Journal of Ecology*, 68: 63-73.
- Sturm, H. (1990). Contribución al conocimiento de las relaciones entre los frailejones (Espelitiinae y Asteraceae) y los animales en la región del paramo andino. *Colombiana de ciencias exactas fisicas y naturales .*, 17 , 667-690.
- Sturm, H., & Rangel, C. (1985). Observaciones sobre la ecología del páramo andino de Monserrate. En J. Triana. Bogotá: Guadalupe. D.C., Colombia.
- Suding , K., & Goldstein, L. (2008). Testing the Holy Grail framework: using functional traits to predict ecosystem change. *New Phytologist*, 180:559-562.
- Sultan , S. (1987). Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. . *Evolutionary Biology* , 21:127- 178.
- Sultan , S. (2003). Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution and development*, (5) 1: 25-33.
- Sultan, S. (1995). Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica.*, 44: 363-383.
- Sultan, S. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in plant science.*, 5 (12): 536-542.
- Thomas , S. (1996). Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany*, 83, 556–566.
- Thompson. (1991;). Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Tree*, 6(8): 246-249;9(8): 981–993.

- Thuiller, W., Richardson, D., Rouget, M., Proches, S., & Wilson, J. (2006). Interactions between environment, species traits, and human uses describe patterns of plant invasions. *Ecology*, 87 (7):1755-1769.
- Tobón, M. A. (2011). Caracterización de la fenología floral de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. en tres elevaciones en el Parque Nacional Natural Chingaza. *Pontificia Universidad Javeriana*.
- Torres, F. (1985). Modificación en la anatomía foliar de *Espeletia schultzei* Wedd. a lo largo de un gradiente altitudinal entre 2600 y 4200 m s.n.m. *Memorias VIII Congreso Venezolano de Botánica*, 170.
- Turner, I. M. (2001). The ecology of trees in the tropical rain forest Cambridge: . *Cambridge University Press*.
- Valenzuela G, L., Vásquez M, R., Rojas G, R., Villalba V, M., Phillips, O., López G, G., . . . Pallqui C, N. (2015). Línea base para el monitoreo de la vegetación en la Reserva Comunal El Sira (RCS) . *Arnaldoa* , 22(1):243-268.
- Valladares, F., Sanchez, G. D., & Zavala, M. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: Bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* , 94(6), 1103–1116. <https://doi.org/10.1111/j>.
- Valladares, F., & Matesanz, S. (2013). Ecological and evolutionary responses of Mediterranean plants to global change. *Environmental and Experimental Botan*, doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.09.004.
- Valladares, F., Gianoli, E., & Gomez, J. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176:749-763.
- Van der Hammen, T., Jaramillo, C., Castaño, C., Arjona, F., Rodríguez, J., & Durán, C. (2002.). Diagnóstico, Cambio Global y Conservación. En *Congreso Mundial de Páramos, Memorias, Tomo II. Conservación Internacional Colombia*. (págs. 60 -71). Bogotá: Eds.
- Vanegas, M. (2001). *Estructura poblacional y fenología de Espeletia argentea H & B en campos cultivados del Páramo de Cruz Verde (Cundinamarca, Colombia)* . Bogotá: Pontificia Universidad Javeriana. Trabajo de Grado de Maestría. Facultad de Ciencias. Programa de Postgrado.
- Vargas, O., & Zuluaga, S. (1985). La vegetación del Páramo de Monserrate . En I. H. Rangel-Ch., *Museo de Historia Ecológica de los páramos andinos, una visión preliminar integrada. Bibl. J. J. Triana*, 5. (págs. p. 167-224.). Bogotá-Colombia: Instituto de Ciencias Naturales.
- Vásquez, A., & Buitrago, A. (2011). Proyecto páramo Andino. En I. d. Humboldt., *El gran libro de los páramos*. Bogotá D.C.: Nomos impresores.
- Weber, M., & Vegetti, A. (2001). An analysis of the inflorescences in species of *Luziola* (Oryzaceae – Poaceae). *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, 72: 161-179.
- West-Eberhard, M. (2003). Developmental plasticity and evolution. *Oxford University Press, New York* .
- Westoby, M., & Wright, I. (2002.). The spectrum of twig-size variation and its correlates in fire-prone sclerophyll vegetation. *Oecologia. In pres*.

- Whitmore , T. (1991.). What are tropical rain forests?, in An introduction to Tropical Rain Forests, edited by T. C Whitmore. *Oxford University Press, New York.*, 15-20,.
- Whitmore, T., & Giles, E. (1991). Structure and climate in tropical rain forest. *Annual review of Ecology and Systematics. oxford University Press ,New*, 6:67-87; 15-20.
- Willing , M., Kaufman , D., & Stevens, R. (2003). Latitudinal gradients or biodiversity: pattern, process scale and synthesis. *Annual Review of Ecology*, 34:273-309.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, F., Bongers, J., . . . Diemer, M. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428:821-827.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., . . . Cornelissen, J. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428:821-827.
- Wyatt, R. (1982). Inflorescence architecture: how flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit set. *Amer. J. Bot.*, 69:585-594.
- Zou, J., Rogers , W., & Siemann, E. (2007). Differences in morphological and physiological traits between native and invasive populations of *Sapium sebiferum*. *Functional Ecology*, 21:721–730.