PLASTICIDAD FENOTÍPICA DE *Espeletia brassicoidea cuatrec*., Asteraceae, EN EL COMPLEJO DE PÁRAMOS DE SANTURBÁN, COLOMBIA.

Jainer Isaac Barrios Torres

Universidad de Pamplona

Facultad de Ciencias Básicas, Departamento de Biología

Pamplona, Colombia

2020

PLASTICIDAD FENOTÍPICA DE *Espeletia brassicoidea* cuatrec., Asteraceae, EN EL COMPLEJO DE PÁRAMOS DE SANTURBÁN, COLOMBIA.

Jainer Isaac Barrios Torres

Tesis o trabajo de investigación presentada (o) como requisito parcial para optar al título de: **Biólogo**

Director
Luis Roberto Sánchez, MSc
Codirector
Emoelio Mantilla Villamizar, MSc

Grupo de investigación:
En Recursos Naturales

Universidad de Pamplona

Facultad de Ciencias Básicas, Departamento de Biología

Pamplona, Colombia

2020

A mi madre Maura Esther Torres Zúñiga

"Con su esfuerzo, amor y dedicación,

se forjaron los cimientos para

mi formación académica".

"Gracias madre por sus consejos, la amo"

Agradecimiento

Quiero expresar mi agradecimiento a mi profesor Luis Roberto Sánchez por sus enseñanzas y quien ha contribuido a la realización de este proyecto y a Emoelio Mantilla por el tiempo dedicado a la realización de los cortes histológicos.

También quiero agradecerle a mi amigo Francisco contreras por sus recomendaciones en la escritura.

A José Antonio Sierra Leal por sus recomendaciones en el escrito y acompañamiento a la salida de campo.

A Mahyanía Maury por su comprensión y apoyo.

A Juan Carlos Ramírez Gil por su acompañamiento a la salida de campo

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

Por último, y no menos especial a mi madre Maura Esther Torres Zúñiga quien con su amor, apoyo y dedicación fue posible la culminación de esta meta.

Tabla de contenido

RESUMEN DEL PROYECTO 13

Palabras claves: Plasticidad fenotípica, Rasgos funcionales, Gradiente altitudinal, Frailejones, Páramo 13

INTRODUCCIÓN 14

1. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN 16

Planteamiento del problema 16

1.1 Justificación 18

2 Hipótesis 20

2.1 Objetivos 20

2.1.1 Objetivo general 20

2.1.2 Objetivos específicos 20

3 MARCO TEÓRICO Y ESTADO DEL ARTE 20

3.1 MARCO TEÓRICO 20

3.1.1 Plasticidad fenotípica 20

3.1.2 Plasticidad fenotípica y evolución 22

3.1.3 Componente adaptativo 22

3.1.4 Rasgos funcionales 23

3.1.5 El clima en las plantas 24

3.1.6 Páramos 25

3.1.7 Distribución altitudinal de los ecosistemas de la alta montaña en Colombia 25

3.1.8 Frailejones 26

3.2 ESTADO DEL ARTE 27

4 METODOLOGÍA 29

4.1 Área de estudio 29

4.2 Ubicación de las parcelas de estudio 30

4.3 Rangos de alturas de los individuos para cada clase de edad 32

4.4 Parámetros de medición 32

4.5 Fase de laboratorio 33

4.6 Análisis estadísticos 33

4.7 Modelo Predictivo 34

4.7.1 Obtención de los datos climáticos 34

4.7.2 Modelo de distribución actual y potencial en un escenario de cambio climático 35

5 RESULTADOS Y ANALSIS ESTADISTICO 36

5.1 Número de sinflorescencias (No. Sinflorescencias), Número de capítulo (NC) y largo del eje principal (LEP) 38

5.1.1 Análisis estadístico 40

5.2 Numero de flores (NF) y longitud de la flor (LF) 44

5.2.1 Análisis estadístico 45

5.3 Números de semilla (NS) y tamaño de la semilla (TS) 47

5.3.1 Análisis estadístico 48

5.4 Área foliar (AF) 50

5.4.1 Análisis estadístico 51

5.5 Análisis clasificatorio de los rasgos funcionales en el gradiente altitudinal 52

5.6 Análisis de la función discriminante en las poblaciones de *E. brassicoidea* en el gradiente altitudinal 55

5.7 Modelo de distribución 56

5.8 Modelo de distribución Potencial actual y el modelo de elevación 57

6 ANÁLISIS DE RESULTADOS 59

6.1 Análisis de las variables morfológicas 59

6.2 Análisis del modelo de distribución de especie 61

7 CONCLUSIONES 62

8 BIBLIOGRAFÍA 63

Listas de tablas

Tabla 1. Variables microclimáaticas 34

Tabla 2. Resumen estadístico para el número de sinflorescencias 39

Tabla 3. Resumen estadístico para el número de capítulos 39

Tabla 4. Resumen estadístico para el largo del eje principal 39

Tabla 5. Se muestran los valores de significancia de las comparaciones múltiples (pruebas de Dunn) para el numero de sinflorescencia en tres gradientes altitudinales (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.), los valores de significación se han ajustado mediante la correlación de Bonferroni para varias pruebas. 41

Tabla 6. Se muestran los valores de significancia de las comparaciones múltiples (prueba de Dunn) para 4 clases de tamaño (1: juvenil: 0,3 a 20 cm; 2: Juvenil: 21 a 60 cm.; 3: Adulto 61 - 150 cm.; 4: Adulto ≥ 151 cm.) en el número sinflorescencias de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), el nivel de significancia de 0.5. 43

Tabla 7. Se muestran los valores de significancia de las comparaciones múltiples (pruebas de Dunn) para el numero de capítulos en tres gradientes altitudinales (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.), los valores de significación se han ajustado mediante la correlación de Bonferroni para varias pruebas. 44

Tabla 8. Resumen estadístico del número de flores 45

Tabla 9. Resumen estadístico de la longitud de la flor 45

Tabla 10. Se muestran los valores de significancia de las comparaciones múltiples (prueba de Dunn) para el numero de flores en tres gradientes altitudinales (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.), los valores de significación se han ajustado mediante la correlación de Bonferroni para varias pruebas. 46

Tabla 11. Se muestran los valores de significancia de las comparaciones múltiples (pruebas de Dunn) para la longitud de la flor en tres gradientes altitudinales (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.), los valores de significación se han ajustado mediante la correlación de Bonferroni para varias pruebas. 47

Tabla 12. Resumen estadístico número de semilla 48

Tabla 13. Resumen estadístico tamaño de la semilla 48

Tabla 14. Se muestran los valores de significancia de las comparaciones múltiples (prueba de Dunn) para el numero de semilla en tres gradientes altitudinales (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.), los valores de significación se han ajustado mediante la correlación de Bonferroni para varias pruebas. 49

Tabla 15. Se muestran los valores de significancia de las comparaciones múltiples (pruebas de Dunn) para el tamaño de la semilla en tres gradientes altitudinales (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.), los valores de significación se han ajustado mediante la correlación de Bonferroni para varias pruebas. 50

Tabla 16. Resumen estadístico para el área foliar 51

Tabla 17. Se muestran los valores de significancia de las comparaciones múltiples (prueba de Dunn) para el área foliar en tres gradientes altitudinales (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.), los valores de significación se han ajustado mediante la correlación de Bonferroni para varias pruebas. 52

Tabla 18. Funciones derivadas 52

Tabla 19. Funciones derivadas 53

Tabla 20. Coeficientes estandarizados 53

Lista de figura

Figura 1. Mapa de ubicación de la zona de estudio..... 30

Figura 2. Área de estudio: parcela (A) Laguna de Borrero, parcela (B) Paramo de Fontibón y parcela (C) Laguna del Cacique. 32

Figura 3. Distribución de los individuos por cada clase de tamaño *Espeleti brassicoidea* en la altitud de 2473 m.s.n.m. 37

Figura 4. Distribución de los individuos por cada clase de tamaño de *Espeletia brassicoidea* en la altitud de 2675 m.s.n.m. 37

Figura 5. Distribución de los individuos por cada clase de tamaño de *Espeletia brassicoidea* en la altitud de 2960 m.s.n.m. 38

Figura 6. Diferencias en el número de sinflorescencias de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. para diferentes elevaciones (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables. 41

Figura 7. Diferencias en el número de sinflorescencias de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. en 4 clases de tamaño (1: juvenil: 0,3 a 20 cm; 2: Juveniles: 21 a 60 cm; 3: Adulto 61 - 150 cm.; 4: Adulto ≥ 151 cm.) y tres elevaciones (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables. El nivel de significancia para la prueba Kruskal-Wallis fue $p < 0.05$. 42

Figura 8. Diferencias en el número de sinflorescencias de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. para 4 clases de tamaño (1: juvenil: 0,3 a 20 cm; 2: Juvenil: 21 a 60 cm; 3: Adulto 61 - 150 cm.; 4: Adulto ≥ 151 cm.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden

a mediana, cuartiles (25 - 75%), El valor de significancia para la prueba Kruskal-Wallis fue $p < 0.05$. 42

Figura 9. Diferencias en el largo del eje principal de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. para diferentes elevaciones (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables. 43

Figura 10. Diferencias en el número de capítulos de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. para diferentes elevaciones (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables. 44

Figura 11. Diferencias en el número de flores de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. para diferentes elevaciones (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables. 46

Figura 12. Diferencias en la longitud de la flor de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. para diferentes elevaciones (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables. 47

Figura 13. Diferencias en el número de semilla de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. para diferentes elevaciones (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables. 49

Figura 14. Diferencias en el tamaño de la semilla de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. para diferentes elevaciones (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) en el páramo de Santurbán. Los valores

observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables. 50

Figura 15. Diferencias en área foliar de *Espeleta brassicoidea* Cuatrec. para diferentes elevaciones (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables. 51

Figura 16. Diagrama de puntos del análisis discriminante. Donde muestran gráficamente la primera y segunda funciones discriminantes (ejes X e Y respectivamente), las figuras representan la altitud, cuadros (2473), Triángulos (2675) y Diamantes (2960), y las elipses el intervalo de confianza al 95%. 55

Figura 17. Modelos binarios de la SDM actual y en futuros escenarios de cambio climático de la especie *Espeletia brassicoidea.* 57

Figura 18. Relación entre el modelo de distribución potencial actual y el modelo de elevación. 58

RESUMEN DEL PROYECTO

El presente estudio tuvo como objetivo principal evaluar las respuestas adaptativas de las poblaciones de *Espeletia brassicoidea* a través de un gradiente altitudinal en el complejo de páramo de Santurbán, utilizando caracteres morfológicos y predecir su distribución potencial a través del programa Maxent; en la primera fase se determinó si existían diferencias morfológicas en tres elevaciones y si estas presentaban una correlación a través de su rango de distribución en el Páramo de Santurbán, en cada uno de los 8 rasgos funcionales evaluados tales como: largo del eje principal, numero de semilla, longitud de la flor, tamaño de la semilla, numero de filarias, numero de capítulos y área foliar, en la segunda fase se buscó determinar la distribución potencias de *E. brassicoidea* por medio de un modelo futurístico para el año 2050 y 2070 utilizando el Software Maxent. Los resultados obtenidos mostraron que la mayoría de los caracteres evaluados mostraron plasticidad fenotípica. No obstante, los individuos de las poblaciones de *E. brassicoidea* no mostraron una correlación clara a través de su gradiente de distribución altitudinal, en ninguna de sus rasgos funcionales evaluados, pero existiendo una disminución en el área de la hoja en la mayor altitud y una mayor producción en el número de sinflorescencias al aumentar el tamaño del individuo.

Palabras claves: Plasticidad fenotípica, Rasgos funcionales, Gradiente altitudinal, Frailejones, Páramo

INTRODUCCIÓN

La distribución geográfica de las especies está limitada por factores abióticos y bióticos está a su vez están mediada por la altitud, esto implica adecuaciones en las diferentes formas de vida para así llevar a cabo sus funciones vitales, ante los factores limitantes. En las plantas estos factores pueden ser (Luz, precipitación, depredación, etc.) lo cual se traduce en un estrés fisiológico, situación que generalmente se ve contrarrestada con adaptaciones, mismas que requieren un gasto energético importante (Kaufman, 1995).

Cuando un genotipo expresa diferentes fenotipos ante la heterogeneidad ambiental se le denomina plasticidad fenotípica, por lo tanto, plasticidad fenotípica implica cualquier tipo de transformación en el fenotipo, inducida por el ambiente, pero necesariamente no involucra alteraciones en los genes (Bradshaw, 1965; Stearns, 1989). Estas respuestas plásticas se pueden presentar en gradientes altitudinales como lo indicó Smith, (1980), en su investigación con *Espeletia schultzii* Weed., (Asteraceae), proponiendo que el gradiente altitudinal en la densidad poblacional y el tamaño de la población tiene un efecto negativo, en la zonas más bajas (subpáramo) hay una mayor probabilidad de que la plántula se establezca y a medida que la altitud aumenta los factores estresantes serán más desfavorables para que la plántula se desarrolle. Por ejemplo, a medida que aumenta la altitud la temperatura del aire y del suelo disminuye provocando desecación y disminución dramática de la temperatura de los tejidos (Tallo, hoja y raíz) durante la estación seca Smith, (1980).

Especies que tienen gran potencial de expresar en caracteres ligados a la supervivencia tienen ventajas adaptativas en ambientes heterogéneos o de transición, pues estos nuevos cambios facilitan la colonización de nuevos ambientes, otorgando un aumento en la tolerancia ambiental (Antonovics, 2006; Levin, 2009). Así que, para las especies que carecen de sistemas complejos de movilidad como los animales, la plasticidad fenotípica es un

mecanismo fundamental que permite a las plantas adecuaciones muy importantes para tolerar las variaciones climáticas y las condiciones del suelo, no obstante, la plasticidad no siempre es adaptativa y solamente lo es, si el mecanismo de adaptación se mantiene durante el tiempo o es aumentado como consecuencia de las condiciones ambientales (Dudley & Schmitt, 1996; Maherali et al., 2009; Pigliucci & Schlichting, 1996).

En este contexto este trabajo de investigación presenta un análisis de las variaciones posibles de algunos rasgos funcionales en poblaciones de *E. brassicoidea* que se encuentran distribuidas en el páramo de Santurbán, para determinar la variabilidad de los rasgos morfológicos a través de un gradiente altitudinal. Además, por medio del programa Maxent se realizó un análisis predictivo de la distribución potencial de la especie en el presenta y futuro con el propósito de conocer su vulnerabilidad frente al aumento de la temperatura por efecto del cambio climático.

1. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN

Planteamiento del problema

La distribución de una especie está determinada por su correspondiente nicho ecológico, en el cual se llevan a cabo funciones vitales, como crecer y reproducirse, y así conformar poblaciones (Pulliam, 2000). Es decir, la presencia y la ausencia de las especies, y como estas se distribuyen en un espacio geográfico, se definen por las características de su nicho. Entre estas características del nicho, están las variables ambientales, entre las cuales están: la temperatura, la radiación solar y la presión atmosférica, como unas de las más influyentes, a su vez estas variables se relacionan con el gradiente altitudinal (Tobón Monroy, 2011).

Las distribuciones de los individuos en las poblaciones a lo largo de un ecosistema están limitadas por múltiples factores ambientales que pueden ser más o menos favorables para la especie (De Candolle, 1855; Good, 1931; MacArthur, 1972). En primer lugar, hacia los extremos o límites de distribución de la especie los factores ambientales se convierten en variables de naturaleza estresante generando cambios en los procesos fisiológicos de la especie, como consecuencia de esto hay una disminución en el crecimiento de la planta y la reproducción por debajo del potencial génico (Osmond et al., 1987). Entre estos límites encontramos un punto medio que es un espacio donde las condiciones son más favorables para las especies donde el estrés por factores bióticos y abióticos es moderado, por lo tanto, los individuos localizados en esta zona poseen mayor abundancia debido a que aumenta la supervivencia y la reproducción (Moreno, 2008).

En la parte superior de su distribución altitudinal, los factores estresantes están determinados por condiciones abióticas principalmente por bajas temperaturas, el viento, la presión atmosférica y la alta radiación solar. Mientras en la parte baja están determinados por

los factores bióticos como la competencia interespecífica, la depredación y los patógenos (Jacome, 2005).

Por otra parte, entre los estudios poblacionales referidos a los trópicos y las altas montañas andinas se destacan los relacionados con *Espeletia*, uno de los géneros más comunes en los páramos y que presenta una gran plasticidad fenotípica entre los individuos de la misma especie (Sánchez, 2004). Sánchez (2004), realizó un análisis morfométrico y demográfico de *Espeletia pycnophylla Cuatrec*, en un gradiente altitudinal provincia de Carchi, Ecuador.

Benavides et al (2007), estudió los parámetros tales como su estructura demográfica, densidad poblacional, patrón de distribución espacial, producción de estructuras reproductivas, morfometría de adultos y supervivencia, en un páramo seco del departamento de Nariño, Colombia. Tobón (2011), estudió los patrones de floración *de Espeletia grandiflora* Bonpl en poblaciones ubicadas en tres elevaciones diferentes.

Según lo planteado por los libros rojos, Colombia es uno de los países con mayor número de especies de frailejones a nivel mundial, pues cuenta con 90 especies registradas de acuerdo al Instituto Humboldt (2020). Por su representatividad, diversidad y sus múltiples relaciones interespecíficas estas plantas son especies clave para la conservación de los páramos. Entre esta diversidad de especies de frailejones encontramos una en particular, *E. brassicoidea*, una planta que desafortunadamente por pocos estudios realizados, se desconoce una gran parte de su distribución en los Complejos de Paramos de Santurbán y de Almorzadero. Además de lo anterior, no se conocen los mecanismos de microevolución de esta especie en particular, y como consecuencia de estas problemáticas, no sabemos cómo está respondiendo al cambio climático que acontece a nivel global y regional. Por esta última razón, no se conocen las respuestas tanto morfológicas como fisiológicas que pueden estar sucediendo intraespecíficamente en las poblaciones a nivel local en respuesta a estos cambios climáticos

que imponen nuevas condiciones. *E. brassicoidea* en su distribución presenta heterogeneidad, es decir, las poblaciones habitan en diferentes rangos de altitud en su nicho ecológico, que les confieren rasgos funcionales para poder sobrevivir a las condiciones impuestas en el páramo. Teniendo en cuenta que el cambio climático global afecta a todos los ecosistemas de la tierra, es factible decir, que puede afectar o cambiar las variables meteorológicas en los diferentes rangos de altitud en el páramo, por lo tanto, estas variables cambiantes podrían poner nuevas condiciones a la especie *E. brassicoidea* en los diferentes rangos de altitud donde habita por lo que la especie podría disminuir sus poblaciones o desaparecer de la parte más baja del rango altitudinal y/o podría establecerse en un rango altitudinal más alto o desarrollar estrategias adaptativas que le permitan responder y prosperar a esta nueva condición ambiental.

1.1 Justificación

Los ecosistemas de paramos, poseen condiciones especiales que los hacen únicos en el mundo. En estos hábitats viven un sinnúmero de especies animales y vegetales, los cuales hacen parte de la singularidad de estos ecosistemas. Las especies vegetales son importantes en los ecosistemas de páramos, pues como lo han establecido los estudios en estos ecosistemas, son los organismos productores por excelencia en muchos ecosistemas de la tierra. Es por esta razón, que las especies vegetales deben ser estudiadas minuciosamente, para comprender sus características intrínsecas y extrínsecas que conlleven a descubrir nuevos cambios de diferentes naturalezas (fisiológicos y morfológicos). Es así, que las especies vegetales que se distribuyen a lo largo del gradiente altitudinal de estos ecosistemas de páramos presentan características que se adecuan a las condiciones impuestas por las variables meteorológicas; lo que implica una adecuación morfofisiológica para poder sobrevivir en este medio ambiente adverso.

La especie *E. brassicoidea* es endémica de Colombia, se encuentra distribuida especialmente en el norte de la cordillera Oriental, específicamente en los páramos de los departamentos de Santander y de Norte de Santander. En este último departamento prospera en los páramos de Pamplona, Fontibón y Tama. Este endemismo de esta planta, la hace única en esta región, pero a la vez es susceptible de disminuir sus poblaciones, debido a que actualmente hay una disminución de su territorio por culpa de las actividades de naturaleza antropogénicas. Estas actividades antropogénicas, son: el pastoreo, la agricultura y la minería. El pastoreo y la agricultura reducen drásticamente el área donde se distribuye la especie, pues los ganaderos y los agricultores aumentan la frontera agrícola y pecuaria invadiendo los territorios naturales donde habita la especie. La minería también puede afectar el área, pues esta actividad remueve los suelos provocando erosión y contaminación a gran escala. Por estas actividades, se hace necesario establecer políticas de conservación en los ecosistemas de páramo, debido a que por ejemplo *E. brassicoidea* se encuentra catalogada en peligro (EN) según el Libro Rojo de Plantas de Colombia. En este sentido, con el conocimiento que se obtenga de esta investigación se podrá contribuir al diseño de estrategias puntuales de conservación que permitan la permanencia de esta especie en este ecosistema.

2 Hipótesis

Hipótesis Alterna

Existe una diferenciación significativa entre poblaciones de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. para determinados caracteres morfológicos, a través de un gradiente altitudinal y estas variaciones expresan una tendencia adaptativa través de su rango de distribución.

2.1 Objetivos

2.1.1 Objetivo general

- Evaluar las respuestas adaptativas de las poblaciones de *Espeletia brassicoidea* a través de un gradiente altitudinal en el complejo de páramo de Santurbán, utilizando caracteres morfológicos y predecir su distribución potencial a través del programa Maxent.

2.1.2 Objetivos específicos

- Comparar la variabilidad de los rasgos funcionales en poblaciones de *E. brassicoidea* en los páramos de Santurbán, relacionando poblaciones de diferentes distribuciones altitudinales.
- Establecerla distribución geográfica potencial de las poblaciones de *E. brassicoidea* en los páramos de Santurbán mediante el uso del software Maxent.

3 MARCO TEÓRICO Y ESTADO DEL ARTE

3.1 MARCO TEÓRICO

3.1.1 Plasticidad fenotípica

La plasticidad fenotípica (PF) es la capacidad que posee un genotipo particular de expresar diferentes fenotipos frente a la variación ambiental, mediante la alteración de su morfología y fisiología (González & Gianoli, 2004; Pigliucci, 2001). La cuantificación de la PF no es solo valiosa frente al conocimiento ecológico de las especies, también es necesaria para elaborar modelos que permitan predecir las respuestas de las especies frente al cambio

climático global (Valladares et al., 2006). El cambio ambiental y la consecuente alteración de la disponibilidad hídrica, validan como tema de interés la evaluación del efecto del déficit hídrico, porque bajo dicha condición en las plantas se limitará la tasa fotosintética (Lawlor & Cornic, 2002; Lawlor & Tezara, 2009); y el crecimiento, reduciéndose el área foliar y la productividad (Passioura, 1994).

Se han propuesto dos teorías fundamentales para explicar cómo las plantas maximizan la captura de recursos a través de PF: la teoría de asignación óptima (TAO) (Dewar, 1993; Osmond et al., 1987), y la teoría de forrajeo óptimo (TFO) (Cain et al., 1996; Campbell et al., 1991). La TAO; señala que las plantas frente a la variabilidad en la disponibilidad de recursos como la luz, el dióxido de carbono (CO^2), agua o nutrientes responden con plasticidad en la asignación de biomasa, redistribuyendo la biomasa hacia el órgano involucrado en la captura del recurso deficiente, maximizando así la tasa de crecimiento (Bloom et al., 1985; Dewar, 1993). Por ejemplo, las plantas pueden distribuir proporcionalmente más biomasa hacia la raíz en ambientes pobres en nutrientes y agua, y pueden distribuir una mayor biomasa hacia el vástago en ambientes con limitación lumínica (Aerts, 1999). Alternativamente a la alteración en la asignación de biomasa y validando la TFO, las plantas pueden incrementar la capacidad de responder a la variabilidad en la disponibilidad de los recursos locales mediante ajustes en la forma de crecimiento (Bazzaz, 1991; Cain et al., 1996). Por ejemplo, las plantas pueden modificar su sistema radicular alterando su densidad, diámetro y disposición de acuerdo a la disponibilidad y ubicación de la fuente hídrica (Wright & McConnaughay, 2002). Estas dos teorías al parecer no son mutuamente excluyentes, porque además de alterar el patrón de asignación de biomasa hacia un órgano particular, las plantas pueden al mismo tiempo alterar la morfología y disposición de los órganos de forrajeo con el fin de maximizar la captura de los recursos distribuidos

heterogéneamente (Cain et al., 1996). La plasticidad morfológica ha sido citada en varias ocasiones como una alternativa que utilizan las plantas para regular la captura de recursos que no requieren ajustes en la asignación de biomasa (Khurana & Singh, 2000).

3.1.2 Plasticidad fenotípica y evolución

La importancia de la plasticidad fenotípica en la evolución es, hasta cierto punto, incierta. Por una parte, se le considera una restricción a la evolución de un rasgo por selección natural, y por otra, un componente importante de la adaptación (Sultan, 1987; Thompson, 1991).

La plasticidad fenotípica es un rasgo de la planta y está por tanto sujeta a la evolución por selección natural u otros mecanismos evolutivos como la deriva genética, (Ghalambor et al., 2007; Pigliucci, 2001). Sí existe Variación genética para la plasticidad en poblaciones naturales (interacción genotipo x ambiente) y existe una correlación positiva entre el fitness de las plantas; y la respuesta plástica (plasticidad adaptativa), entonces la plasticidad fenotípica puede evolucionar por selección natural (Matesanz et al., 2010). En un reciente meta-análisis, Crispo et al (2010) calcularon las tasas de evolución de la plasticidad en respuesta a las perturbaciones antropogénicas, revelando que, aunque la plasticidad ha evolucionado en diversas especies como respuesta a cambios ambientales, la evolución de la plasticidad depende en gran medida del rasgo funcional, así como el taxón objeto de estudio.

3.1.3 Componente adaptativo

Se ha considerado que la plasticidad provee a los organismos de adaptabilidad. Los organismos plásticos pueden hacer frente a un sin número de ambientes que los organismos no plásticos posiblemente no puedan enfrentar. Sin embargo, se ha considerado que la plasticidad podría constituir una forma alternativa a la variabilidad genética de los organismos para confrontar los ambientes variables. En este sentido se postula a la plasticidad como mecanismo adaptativo (Sultan, 1987). Aunque la plasticidad brinda al organismo un

beneficio inmediato, pues lo ajusta al ambiente cambiante, no implica que dicha plasticidad sea el resultado de una evolución adaptativa; para ello es necesario que sea el resultado de un proceso evolutivo anterior: es decir, los organismos plásticos han sido seleccionados durante generaciones porque poseen una adecuación superior. En este punto es necesario remarcar que para que la plasticidad fenotípica evolucione como un carácter más sujeto a la selección natural, se requiere: A) que los ambientes sean heterogéneos (los factores responsables de respuestas plásticas varían espacial/temporal mente); B) que exista variabilidad 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).

3.1.4 Rasgos funcionales

Un rasgo funcional es una característica o atributo de un organismo que otorga información del papel que desempeña en el ecosistema y de su respuesta ante un determinado factor ambiental, de perturbación o cambio (Lavorel & Garnier, 2002). El uso de rasgos funcionales en flora como herramienta para establecer prioridades de conservación.

La evaluación de los rasgos funcionales de comunidades vegetales en un ecosistema permite comprender su funcionamiento, tal como lo afirman varios autores (Alcázar-Caicedo & Ramírez, 2011), cuyas investigaciones señalan, entre otras cosas, que: a) las especies raras o escasas pertenecen al mismo grupo funcional que las dominantes en cuanto al funcionamiento del ecosistema, pero corresponden a diversos tipos funcionales en cuanto a su respuesta a las variables ambientales; b) las especies escasas incrementan su abundancia en respuesta a la disminución de sus equivalentes funcionales (especies dominantes), en lo cual se destaca el papel amortiguador de estas especies frente a los cambios ambientales; c) las especies menos comunes contribuyen significativamente al funcionamiento

ecosistémico, en especial por su papel en la resistencia de las comunidades a nuevas invasiones, en los ciclos de nutrientes, entre otros.

Se han identificado algunos rasgos clave por su importancia para el desempeño de las plantas y porque están relacionados con sus estrategias ecológicas (Westoby et al., 2002). Entre esos rasgos se encuentran: 1. Rasgos de las hojas como el área foliar específica y longevidad foliar, que informan sobre las tasas de ganancia de carbono y crecimiento del individuo. 2. Rasgos de madera, importantes por su relación con el transporte de agua y nutrientes y soporte de los individuos, su resistencia a la sequía y daño por enemigos naturales. 3. Rasgos radiculares, relacionados con el transporte y almacenamiento de sustancias y el soporte mecánico de los individuos. 4. Rasgos regenerativos, que pueden ser vegetativos como la clonalidad o sexuales como la masa y producción de semillas. Ambos aportan información sobre el potencial de dispersión y establecimiento. 5. Rasgos morfológicos de las plantas como forma de crecimiento y altura máxima, que determina la posición de los individuos en el estrato vertical, por lo tanto, su acceso a la luz y su tasa potencial de crecimiento (Salgado, 2015).

3.1.5 El clima en las plantas

La relación de las plantas con diferentes factores climáticos, edáficos y bióticos, son importantes en la distribución, crecimiento y desarrollo de las mismas, relacionándose con la creación de microclimas producidos por éstas. En cuanto a los límites extremos existe una amplitud general, pero es restringida a las especies; la adaptación a la temperatura produce modificaciones bioquímicas que se relacionan con la deshidratación del protoplasma, que evita la coagulación de las albuminas. Además, las plantas se protegen con envolturas caloríficas para condiciones de muy baja temperatura, produce un paro vital que se llama reposo hibernal, algunas plantas leñosas pierden sus hojas, pero al regreso de su clima retorna

a la vida activa, por el contrario, la adaptación a la humedad tiene una morfología inversa con numerosas hojas, grandes y blandas (Bomhard et al., 2005; Chilon Camacho, 2010).

3.1.6 Páramos

Los Páramos son ecosistemas únicos de la alta montaña, considerados como islas biogeográficas; su conformación es el resultado de la sinergia entre fenómenos geológicos y climáticos que permitieron la configuración de características edáficas, geomorfológicas e hidrológicas particulares y procesos de adaptación y especiación, que conformaron las comunidades florísticas y faunísticas actuales, las cuales contienen un importante número de especies endémicas que por lo general son exclusivas para cada Páramo (Sarmiento Pinzón et al., 2013). Los Páramos se describen como un corredor interrumpido entre la cordillera de Mérida en Venezuela hasta la depresión de Huancabamba en el norte del Perú, con dos complejos más separados, que son los Páramos de la cordillera de Talamanca entre Costa Rica y Panamá y finalmente la Sierra Nevada de Santa Marta (Sarmiento, 2013), encontrándose solo en Ecuador, Perú, Venezuela, Costa Rica, Panamá y Colombia. En nuestro país ocupan una superficie cercana al 3% del área continental del territorio nacional; no obstante, este porcentaje representa el 50 % de los páramos del mundo (Sarmiento et al., 2013).

3.1.7 Distribución altitudinal de los ecosistemas de la alta montaña en Colombia

En la alta montaña se encuentran los bosques andinos, donde son dominantes o subdominantes las especies de *Quercus humboldtii* y *Podocarpus* spp.; posteriormente aparece también el bosque alto andino con doseles de menor altura, mayor desarrollo de las epífitas y dominancia de especies de géneros como *Weinmannia*, *Hesperomeles*, *Clethra* y *Escallonia*. Este tipo de vegetación se suele intersectar con una primera franja de páramo conocida como subpáramo o páramo bajo, caracterizada por el predominio de la vegetación

arbustiva, dominada por especies de *Diplostephium*, *Pentacalia* y *Gynoxys* (Asteraceae), *Hypericum* (*H. laricifolium, H. ruscoides, H. juniperinum*), *Pernettya, Vaccinium, Bejaria* y *Gaultheria* (Rangel, 2000). Una segunda franja de páramo, dominada por gramíneas y frailejonales o rosetales (con especies de *Espeletia*) presenta especies de *Calamagrostis* y los chuscales de *Chusquea tessellata*; y una tercera franja anterior a los bordes de nieve y glaciares remanentes es el superpáramo, y se identifica por la discontinuidad de la vegetación y la apreciable superficie de suelo desnudo (Rangel, 2000).

3.1.8 Frailejones

Los frailejones son muy abundantes en los páramos y bosques alto andinos. En general tienen aspecto de palmas, con una roseta de hojas pubescentes al final, y un tallo cubierto de hojas secas. De cada roseta emergen ramas florales sosteniendo inflorescencias en capítulos, usualmente amarillas. A pesar de que es relativamente fácil reconocer estas plantas su diversidad morfológica es muy notoria, con especies cuyos individuos adultos van desde unos pocos centímetros hasta especies que superan los 15 m de altura. Están entre las formas que tienen mayor éxito en el poblamiento de los ambientes y climas más extremos, debido a su diversidad de arquitecturas, patrones de crecimiento y estrategias reproductivas, lo que les permite configurar una gran diversidad de interacciones ecológicas y formaciones vegetales (Monasterio, 1980).

Los frailejones constituyen un hábitat importante para la artropofauna que utiliza el reservorio de alimentos de la roseta viva, el pelo denso de las hojas y la necromasa como albergue, sitio de búsqueda de alimento y protección (Sturm & Rangel, 1985). El abrigo de hojas muertas o necromasa de *Espeletia argentea* Humboldt & Bonpland (1809) y *Espeletia grandiflora* Humboldt & Bonpland (1809), constituyen un hábitat importante para diferentes artrópodos, ya que presenta microclimas sin cambios bruscos de radiación, temperatura y

humedad, y ofrece refugio, alimentación y vivienda (Sendoya & Bonilla, 2005; Sturm & Rangel, 1985).

3.2 ESTADO DEL ARTE

Smith (1980), en su trabajo denominado: La paradoja de la altura de la planta en una especie de roseta gigante. Según su hipótesis, la elevación produce un efecto lineal negativo sobre la densidad de individuos juveniles, haciendo que en las zonas subparamunas la probabilidad de que una plántula se establezca sea alta, pero disminuya de forma proporcional al aumentar la elevación.

Kovář, (2001), estudiando el efecto de las quemas sobre la densidad poblacional, tamaño y aspectos reproductivos de *E. pycnophylla* en el Volcán Chiles, Nariño, comparó diferentes elevaciones, encontrando que únicamente el número de capítulos por inflorescencia en individuos adultos varia de forma lineal negativa con la elevación. Sin embargo, la relación no fue igual para el resto de edades y el total poblacional, por lo que un juicio de generalización era muy limitado. El autor explicó que el efecto del fuego puede obscurecer las relaciones lineales propuestas por Smith, (1980).

Sánchez, (2004), realizo un estudio el análisis morfométrico y demográfico de *Espeletia pycnophylla* cuatrecasas, en un gradiente altitudinal provincia de Carchi, ecuador en el cual se realizaron mediciones de la altura total, el diámetro de la roseta y el número de capítulos por inflorescencia; para el estudio demográfico, se tuvo en cuenta la variación altitudinal en la densidad de juveniles y adultos. Se encontró que el único carácter morfológico que se correlacionó con la altitud, fue el número de capítulos por inflorescencia; la tendencia observada fue hacia una disminución en el número de capítulos al aumentar la elevación.

Benavides et al (2007), determinando el efecto del gradiente altitudinal sobre aspectos autoecológicos de *Espeletia pycnophylla* ssp. *angelensis* cuatrec. (Asteraceae) en el páramo

el Infiernillo en Nariño, Colombia y otros parámetros tales como su estructura demográfica, densidad poblacional, patrón de distribución espacial, producción de estructuras reproductivas, morfometría de adultos y supervivencia, en un páramo seco del departamento de Nariño, Colombia. Determinando que la elevación induce un efecto coenoclico sobre la densidad poblacional y esta a su vez, se correlaciona negativamente con la producción de estructuras reproductivas y el tamaño de los adultos, evidenciándose un efecto inequívoco del fenómeno de la denso-dependencia sobre el potencial biótico de la población concluyendo que en la zona intermedia del gradiente, la densidad poblacional es máxima, pero los tamaños corporales son reducidos, la producción de estructuras reproductivas es mínima y la probabilidad de que un juvenil alcance edades avanzadas es baja. Evidentemente, esta elevación intermedia estaría presentando condiciones ecológicas favorables para el establecimiento y supervivencia de plántulas, lo que a largo plazo conlleva a un aumento de la densidad poblacional.

Tobón (2011), realizó la caracterización de la fenología floral de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. en tres elevaciones en el Parque Nacional Natural Chingaza con cuatro clases de tamaño de los individuos, midiendo el diámetro de los botones de los capítulos para evaluar la velocidad de engrosamiento hasta su apertura. Determinando que la velocidad de maduración de los capítulos es más lenta en la población ubicada 3477m de altura; en la población a 3688m, la velocidad fue intermedia y en la población a 3551m, más rápida. Además, se encontraron diferencias significativas entre la clase de tamaño y el cambio en el diámetro de los capítulos para cada población, pero este último no presentó una relación con el número de capítulos presentes en las inflorescencias.

(Diaz & Sánchez 2017), describen una nueva especie de *Espeletia* del páramo de Presidente que hace parte del complejo de páramos de Almorzadero, llamada *Espeletia*

praesidentis. En su estudio describe las características de la planta y hace una comparación con las especies que se encuentra en el páramo concluyendo que *Espeletia praesidentis* difiere notablemente del tipo de *Espeletia conglomerata* (Killip EP & Smith AC 18635), y de los híbridos descritos en Cuatrecasas (2013), además hay una gran población de varios cientos de individuos y existen notables diferencias morfológicas entre *Espeletia praesidentis* y las colecciones tipo de otras especies.

4 METODOLOGÍA

La presente investigación se dividió en dos fases, una fase de campo y una fase de laboratorio, las cuales se plantearon teniendo en cuenta la metodología sugerida Salgado, (2015).

4.1 Área de estudio

El páramo de Santurbán está ubicado hacia el extremo nororiental de la cordillera Oriental, entre los departamentos de Santander y Norte de Santander, comprende unas 82664 hectáreas entre los 3000 msnm y 4290 sobre el nivel del mar. Abarca los Parques Naturales Regionales Sisavita en Cucutilla Santurbán - Arboledas y Santurbán Mutiscua-Pamplona. Conectado directamente con los complejos de Páramo Almorzadero, Cocuy, Pisba y Tota-Bijagual-Mamapacha. El clima típico del páramo se caracteriza por ser frío a extremadamente frío con moderadas a abundantes precipitaciones, temperaturas mínimas por debajo de 0ºC y máximas que superan los 35ºC. La humedad relativa se mantiene generalmente alta (por encima de 83%) y a nivel promedio mensual rara vez baja del 73% (Organización Colparques, 2020), (Figura 1).

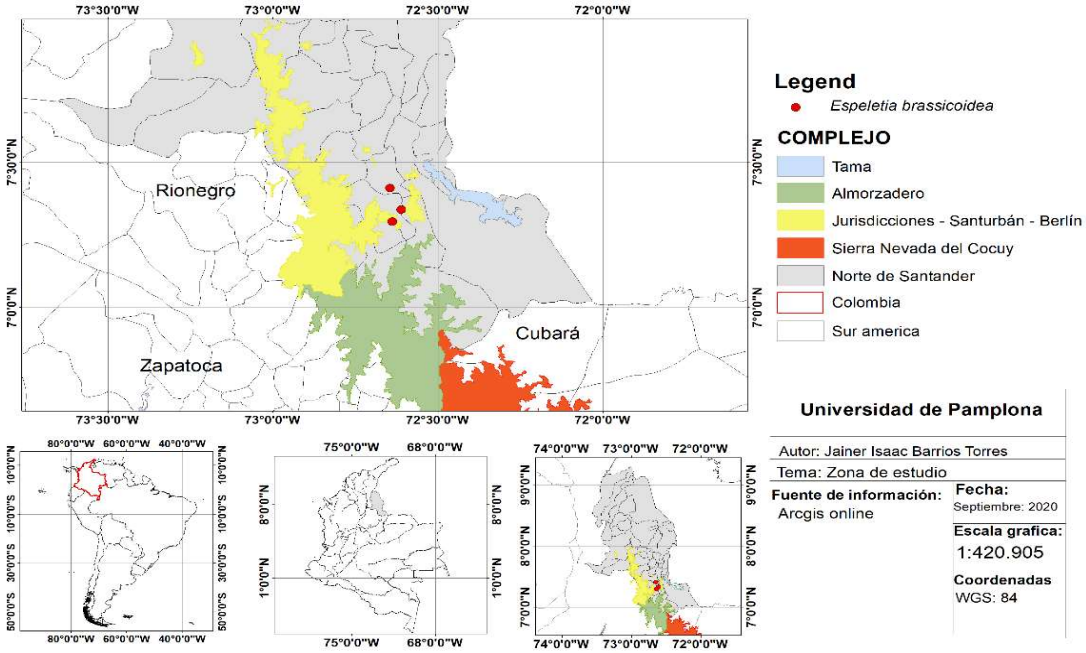

Figura 1. Mapa de ubicación de la zona de estudio

4.2 Ubicación de las parcelas de estudio

Durante los meses de julio y agosto de 2019 se realizaron varios recorridos a lo largo del complejo de páramos de Santurbán en jurisdicciones de los municipios de Pamplona y Cacota de Velasco para establecer poblaciones de *Espeletia brassicoidea*-objetos de estudio, en el cual se establecieron tres localidades (Paramo de Fontibón, Laguna de Borrero y laguna de Cacique), se tomaron fotografías de las poblaciones de cada una de las localidades. En cada una de las poblaciones se realizó una parcela de 100 metros cuadrados

La primera área de estudio se ubicó en el municipio de Pamplona, vereda Sabaneta Bajo, sector de la laguna de Borrero, en áreas montañosas, en las coordenadas con latitud (7.410529), y Longitud (-72.646748) en una altitud de 2.473 m.s.n.m. que corresponde a un páramo azonal; donde se estableció una parcela de 20 m x 5 m. Se caracterizó por encontrase en una zona arbustiva con presencia de helechos, con asociación de frailejonales, cabe

resaltar que aproximadamente la población de frailejones está constituida con un total de 500 individuos entre juveniles y adultos. El muestreo se llevó a cabo en época seca.

La segunda área de estudio se localizó en el municipio de Pamplona, vereda Fontibón en zona del Páramo de La Lejía ubicada en las condenadas con latitud (7.336528°) y Longitud (-72.612472°), a una altitud de 2675 m.s.n.m. que corresponde a un páramo azonal; donde se estableció una parcela de 20 m x 5 m. El frailejonal está constituido aproximadamente por unos 2000 individuos dentro de una zona pantanosa asociado con arbusto. El muestreo se realizó en la época seca.

La tercera área de estudio se ubicó en la laguna de El Cacique perteneciente al municipio de Cácota de Velasco, vereda Matadelata la zona de muestreo presenta las siguientes coordenadas latitud (7.295761) y Longitud (-72.640073) a una altitud de 2960 m.s.n.m. que corresponde a un páramo azonal; donde se estableció una parcela de 20 m x 5 m. El frailejonal está constituido aproximadamente por 1500 individuos entre adultos y juveniles la zona se caracterizó por la presencia de vegetación arbustiva dentro una zona pantanosa. El muestreo se realizó en la época seca.

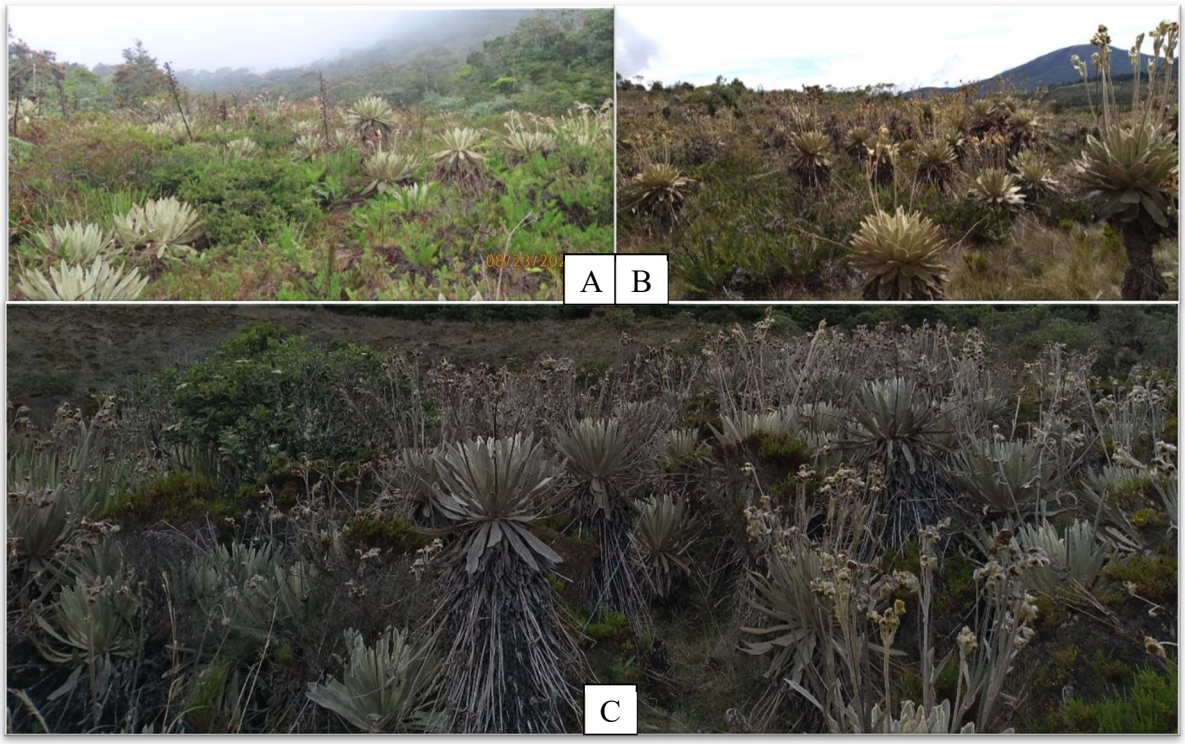

Figura 2. Área de estudio: parcela (A) Laguna de Borrero, parcela (B) Paramo de Fontibón y parcela (C) Laguna del Cacique.

4.3 Rangos de alturas de los individuos para cada clase de edad

Para facilitar el análisis de los datos se establecieron 4 clase de tamaños según el largo del tallo, siguiendo a (Fagua & Gonzalez, 2006), con modificaciones, de la siguiente manera:

1. Entre 0,3 a 20 cm (Juvenil I)
2. Entre 21 y 60 cm (Juvenil II)
3. Entre 61 y 150 cm (Adulto I)
4. Mayores a 150 cm (Adulto II)

4.4 Parámetros de medición

Se contó cada uno de los individuos en estado vegetativo y reproductivos, Para las cuales se determinó la densidad poblacional, estimada como el número de individuos por área y se realizaron medición en los siguientes rasgos funcionales: Variables fenológicas, como el número de sinflorescencias, longitud de los ejes, el número de capítulos, numero de flores

por capitulo, longitud de la flor, numero de las filarias, tamaño de la semilla y área foliar, que se tomaron en cada uno de los individuos, La recolecta se efectuó directamente en el lugar de muestreo identificando previamente y se tomaron las coordenadas por medio de un GPS, posteriormente se tomaron 60 individuos de la especie en cada población de *Espeletia brassicoidea* que midiesen entre 0.5 m hasta 3 metros de altura.

4.5 Fase de laboratorio

Las muestras colectadas se transportaron al Herbario Regional Catatumbo Sarare (HECASA) de la universidad de Pamplona, donde se tomaron las mediciones de cada uno de los parámetros a tener en cuenta en las mediciones morfológicas de las diferentes estructuras de la planta, siguiendo el protocolo de (Salgado, 2015).

4.6 Análisis estadísticos

Para el procesamiento de los datos y dar cumplimiento al primer objetivo, fue necesario identificar cómo se comportan los datos, para determinar la técnica a aplicar. Se realizó la prueba de Shapiro-Will, y una prueba de Levene (homogeneidad de la varianza). Con el fin de poder establecer si los datos se ajustaban a una distribución normal de lo contrario se debe realizar una prueba no paramétrica como por ejemplo la prueba de prueba de Kruskal-Wallis.

Para comparar las variables morfométricas considerando como factor la altitud con tres categorías (2473, 2675 y 2960,) se utilizó la prueba estadística no paramétrica de Kruskall-Wallis, teniendo en cuenta que los resultados de Shapiro-Will normalidad no se cumplían el supuesto. Para clasificar las variables independientes de la especie *Espeletia brassicoidea* del páramo de Santurbán en las diferentes altitudes se utilizó la técnica estadística multivariante llamada análisis discriminante canónico (LDA).

Los paquetes estadísticos que se utilizaron fueron IBM SPSS STATISTICS versión 25 gratuita y PAST versión 3.11 (paleontological statistics). Para todas las pruebas se utilizó un nivel de significancia del 0,05.

4.7 Modelo Predictivo

4.7.1 Obtención de los datos climáticos

Se obtuvieron 19 capas bioclimáticas (Tabla 1), con una resolución de 30 segundo de un rango de 1 km^2 tomadas de la base de datos del sitio web de WorldClim (www.worldclim.org), en la distribución potencial actual, los datos se muestran a partir de datos interpolados a partir de los años de 1970-2000 y para la distribución potencial en el escenario climático, las capas de las 19 variables climáticas extrapoladas para los años 2050 y 2070, en escenarios optimistas (RCP4.5) y pesimista (RCP8.5), de los modelos de concentración de gases de efecto invernadero (Albornoz-Espinel, 2016), debido a que la información es para la totalidad del planeta se hizo necesario recorta un polígono que abarcara el área del complejo de almorzadero, Santurbán y el páramo del Tama en el departamento de Santander norte de Santander.

Tabla 1. Variables microclimáaticas

Variables	
Bio1	Temperatura media anual
Bio2	Rango diurno medio (media mensual (temperatura máxima - temperatura mínima))
Bio3	Isotermalidad (BIO2 / BIO7) (× 100)
Bio4	Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar × 100)
Bio5	Temperatura máxima del mes más cálido
Bio6	Temperatura mínima del mes más frío
Bio7	Rango anual de temperatura (BIO5-BIO6)

Bio8	Temperatura media del trimestre más húmedo
Bio9	Temperatura media del cuarto más seco
Bio10	Temperatura media del trimestre más cálido
Bio11	Temperatura media del cuarto más frío
Bio12	Precipitación anual
Bio13	Precipitación del mes más húmedo
Bio14	Precipitación del mes más seco
Bio15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)
Bio16	Precipitación del cuarto más húmedo
Bio17	Precipitación del cuarto más seco
Bio18	Precipitación del trimestre más cálido
Bio19	Precipitación del cuarto más frío

4.7.2 Modelo de distribución actual y potencial en un escenario de cambio climático

Los modelos de distribución potencial actual y futuros de las poblaciones de *E. brassicoidea*, en escenarios optimistas (RCP4.5) y pesimistas (RCP8.5) de cambio climático para los años 2050 y 2070 se realizaron con el programa Maxent Versión 3.4.1 (Phillips et al., 2020), éste programa permite realizar modelos predictivos basándose en una aproximación estadística llamada máxima entropía que permite hacer predicciones utilizando información incompleta y a partir de datos de presencia u ocurrencia de la distribución potencial de una especie y cuáles variables ambientales se interceptan en el punto de georreferencia donde se observó la especie.

5 RESULTADOS Y ANALSIS ESTADISTICO

En este estudio se tuvieron en cuenta distintos rasgos funcionales de *E. brassicoidea* en tres poblaciones perteneciente al complejo de paramos de Santurbán específicamente en el páramo de Fontibón, laguna de Borrero y laguna de Cacota, las variables morfológicas tenidas en cuenta fueron: número de sinflorescencias, longitud del eje principal, el número de capítulos, numero de flores por capitulo, longitud de la flor, numero de las filarias, tamaño de la semilla y área foliar; los datos obtenidos se compararon en cada una de las poblaciones para determinar si existe variabilidad entre poblaciones. En la población perteneciente a la localidad laguna de Borrero a 2473 m.s.n.m. se encontró una densidad poblacional de 110 individuos en 100 m^2, con tamaños que oscilaron entre 3 cm y 108 cm , mostrando la distribución de individuos en las 4 clase de tamaño bajo el criterio de la altura de la planta (AP) y su aporte proporcional al total de la abundancia poblacional, la primera clase aporto el 23,15% y está descendiendo hasta la cuarta clase, donde se encuentran los individuos más longevos, que aportan un 0,93 %, así, algo menos de la mitad de la población están compuestas por individuos estrictamente juveniles (Figura 3); en la población de la localidad de páramo de Fontibón a 2675 m.s.n.m., compuesta por 92 individuos entre 3 cm y 213 cm de alto en donde el 57,61% pertenece a clase juvenil y el 2,17% a los individuos de mayor altura, así, algo menos de la mitad de la población están compuestos por individuos adultos (Figura 4) y por último en la población de la laguna de Cacota a 2960 m.s.n.m. con un tamaño de 75 individuos entre 9 cm y 155 cm, encontrando que la primera clase constituye el 5,3 %, y en los individuos más adultos aportó el 9,33%, así, algo más de la mitad de la población está compuesta por individuos adultos (Figura 5).

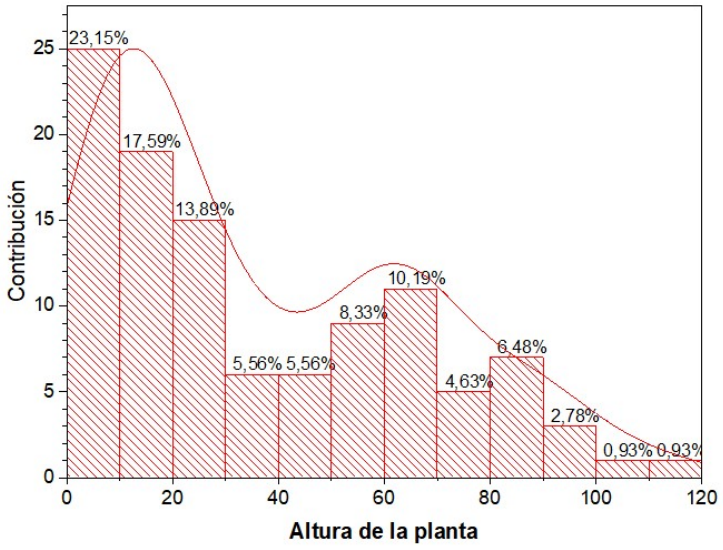

Figura 3. Distribución de los individuos por cada clase de tamaño *Espeleti brassicoidea* en la altitud de 2473 m.s.n.m.

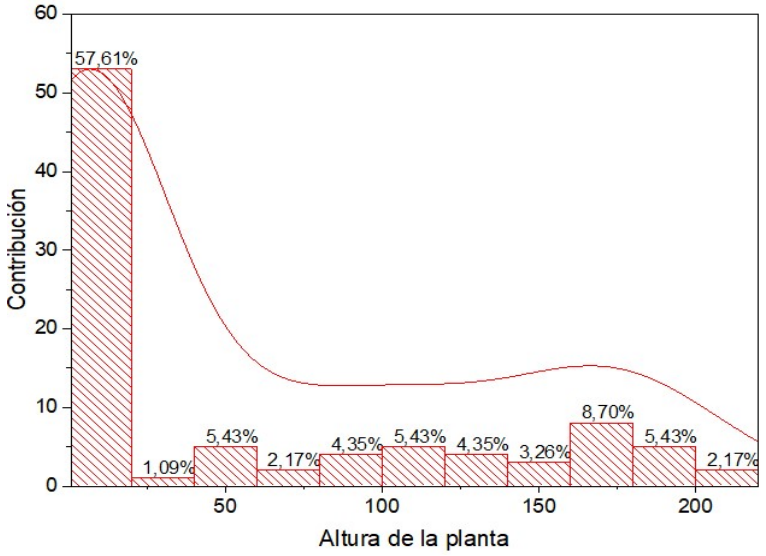

Figura 4. Distribución de los individuos por cada clase de tamaño de *Espeletia brassicoidea* en la altitud de 2675 m.s.n.m.

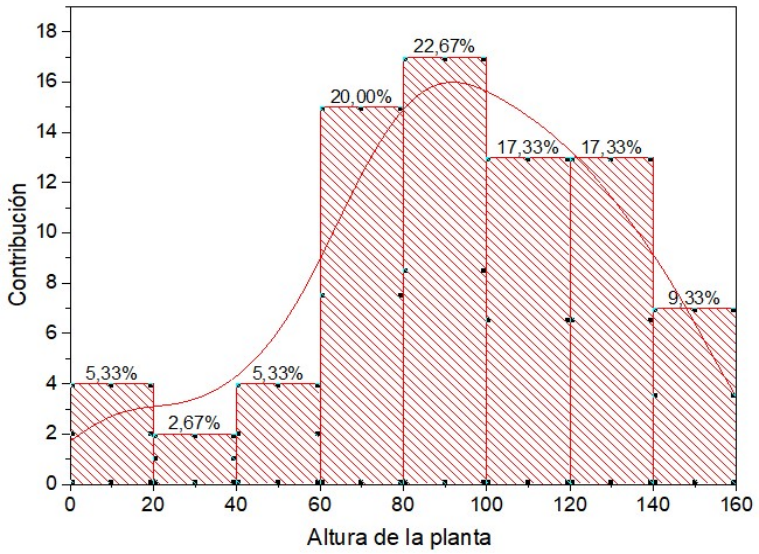

Figura 5. Distribución de los individuos por cada clase de tamaño de *Espeletia brassicoidea* en la altitud de 2960 m.s.n.m.

5.1 Número de sinflorescencias (No. Sinflorescencias), Número de capítulo (NC) y largo del eje principal (LEP)

Los valores medios en el No. de Sinflorescencias en la población altitudinalmente más baja (2.473 m.s.n.m.), fueron de 11,22 sinflorescencias por individuo, encontrándose que la producción mínima de sinflorescencias fue de 2 y el máximo de 28, en cuanto al número de capítulos por sinflorescencias el valor mínimo fue de 1 y un máximo de 19 con una media de 9; los valores para el largo del eje principal por individuo se encontró con un mínimo de 66,5 cm y un máximo de 114 cm con una media de 88,35 cm (Tabla 2, 3 y 4).

En la población que se ubica en el gradiente intermedio (2.675 msnm) perteneciente al paramo de Fontibón se encontró que la producción media en el No. Sinflorescencias fue de 12,89 y un mínimo de 4 y un máximo de 20, en cuanto al número de capítulos se presentó que la producción media por sinflorescencia fue de 10,71 con un mínimo de 5 y un máximo de 22; los valores para el largo del eje principal la media fue de 85,30 cm un mínimo de 55,6

cm y un máximo de 116 cm (Tabla 2, 3 y 4).

Finalmente, en la población que se ubica en el gradiente de mayor altitud (2960 m.s.n.m.), que corresponde a la de la laguna de Cacota, se encontró que el valor mínimo en el número de sinflorescencias fue de 2 y un máximo de 21 con una media global de 10,85; en cuanto a los valores en el número de capítulos por sinflorescencias se encontró que los valores mínimos fueron de 1 y un máximo de 22, presentándose una media de 9,11; los valores mínimos en el largo del eje principal fue de 72 cm y un máximo de 119 cm, con una media de 90,94 cm (Tabla 2, 3 y 4)

Tabla 2. Resumen estadístico para el número de sinflorescencias

Altitud (m.s.n.m.)	Recuento	Promedio	Desviación Estándar	Coeficiente de Variación	Mínimo	Máximo
2473 m	54	11,2222	4,95134	44,1208%	2,0	28,0
2675 m	39	12,8974	3,95897	30,6958%	4,0	20,0
2960 m	68	10,8529	4,57203	42,1271%	2,0	21,0
Total	161	11,472	4,61257	40,207%	2,0	28,0

Tabla 3. Resumen estadístico para el número de capítulos

Altitud	Recuento	Promedio	Desviación Estándar	Coeficiente de Variación	Mínimo	Máximo
2473 m	45	8,84444	4,0337	45,6071%	1,0	19,0
2675 m	46	10,7174	3,93651	36,7301%	5,0	22,0
2960 m	45	9,11111	4,22773	46,402%	1,0	22,0
Total	136	9,56618	4,12167	43,0859%	1,0	22,0

Tabla 4. Resumen estadístico para el largo del eje principal

Altitud (m.s.n.m.)	Recuento	Promedio	Desviación Estándar	Coeficiente de Variación	Mínimo	Máximo
2473	45	88,3578	12,6583	14,3261%	66,5	114,5
2675	46	85,3087	14,3622	16,8356%	55,6	116,5
2960	45	90,9422	12,3989	13,6338%	72,0	119,0
Total	136	88,1816	13,2834	15,0637%	55,6	119,0

5.1.1 Análisis estadístico

En el número de sinflorescencias se encontraron diferencias en las tres elevaciones tenidas en cuenta en el estudio, esto se corroboró por la prueba estadística de Kruskal-Wallis test: H (2, N= 161) = 6.267 P = .044) presentando un caso atípico en la producción en el No. sinflorescencias solamente en la altitud de 2473 ms.n.sm. Además, se evidenció que la producción mayor en la media global en el número de sinflorescencias en las tres elevaciones fue en la altitud de 2675 m.s.n.m., (con un nivel de significancia de 95. %), (Figura.6) y el análisis de comparaciones múltiples (pruebas de Dunn), mostro que entre las altitudes de 2960 y 2675 m.s.n.m. es donde se presentaron diferencias significativas con un p = 0,016 (Tabla 5). Por otro lado, se encontró que dentro de las tres altitudes hubo diferencias en la producción de sinflorescencias entre la clase de tamaño, (altitud 2473 m Kruskal-Wallis Test: H (2, N= 54)= 7.277 p= .026; altura 2675 m Kruskal- Wallis- Test: H (3, N= 39) = 8,039 p=.045; altitud 2960 m: Kruskal- Wallis- Test: H (2, N= 68) = 13.550 p= .004) (Figura.7). Además, se realizó un análisis en el número de sinflorescencias sin tener en cuenta la elevación confirmando que si hay diferencias en la clase de tamaño (Kruskal-Wallis- Test: H (3, N= 161) = 42.252 p= .000); mostrando que a mayor tamaño de los individuos la producción en el número de sinflorescencias aumenta (Figura 8), en la (Tabla 6), se observan las diferencias entre los grupos de cada clase de tamaño (pruebas bilaterales). Para el largo del eje principal no se hallaron diferencias en los tres niveles altitudinales según Kruskal-Wallis test: H (2, N= 136) = 2.454 P = .293), (Figura 9). Para el caso se encontró en el número de capítulos se encontró diferencias significativas Kruskal- Wallis test: H (2, N= 136) = 6.411 P = .041), revelando que la producción en el número de capítulos es diferentes en cada población, pero esta no se ven afectada por el gradiente altitudinal, ya que no se presenta

una correlación negativa al aumentar la altitud, encontrándose una mayor variabilidad en la altitud de 2675 m.s.n.m. (Figura 10). En la (Tabla 7), presentan las diferencias entre cada nivel altitudinal (prueba de Dunn).

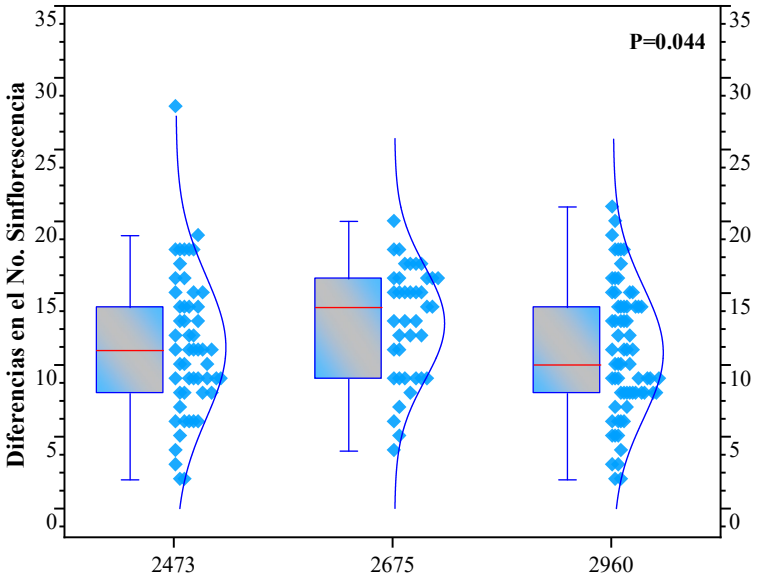

Figura 6. Diferencias en el número de sinflorescencias de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. para diferentes elevaciones (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables.

Altitud (m.s.n.m.)	Estadístico de contraste	Error	Desv. Estadístico de contraste	Sig	Sig. ajustado
2960 – 2675	22,575	9,338	2,418	0,016	0,047
2960 - 2473	3,185	8,474	0,376	0,707	1
2473 - 2675	-19,39	9,769	-1,985	0,047	0,142

Tabla 5. Se muestran los valores de significancia de las comparaciones múltiples (pruebas de Dunn) para el numero de sinflorescencia en tres gradientes altitudinales (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.), los valores de significación se han ajustado mediante la correlación de Bonferroni para varias pruebas.

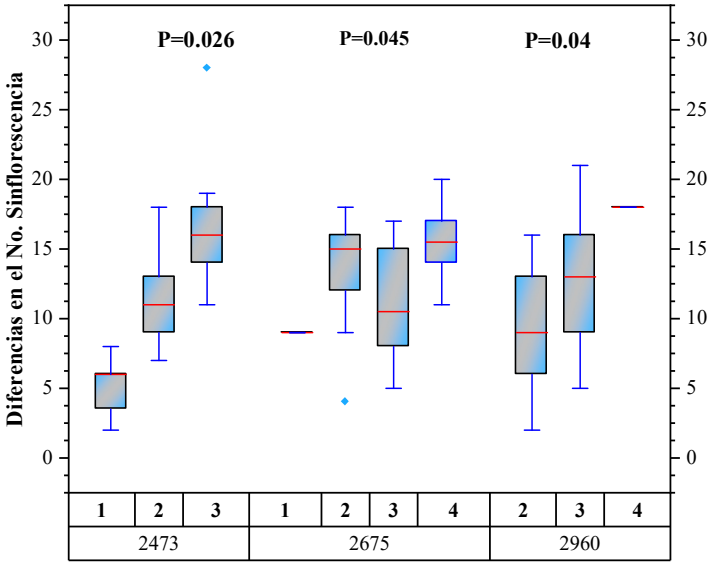

Figura 7. Diferencias en el número de sinflorescencias de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. en 4 clases de tamaño (1: juvenil: 0,3 a 20 cm; 2: Juveniles: 21 a 60 cm; 3: Adulto 61 - 150 cm.; 4: Adulto ≥ 151 cm.) y tres elevaciones (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables. El nivel de significancia para la prueba Kruskal-Wallis fue $p < 0.05$.

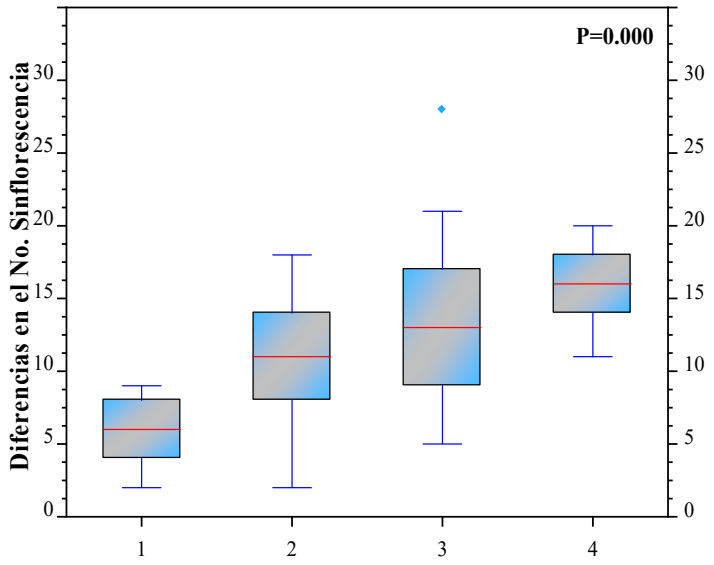

Figura 8. Diferencias en el número de sinflorescencias de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. para 4 clases de tamaño (1: juvenil: 0,3 a 20 cm; 2: Juvenil: 21 a 60 cm; 3: Adulto 61 - 150 cm.; 4: Adulto ≥ 151 cm.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), El valor de significancia para la prueba Kruskal-Wallis fue $p < 0.05$.

Clase por tamaño	Estadístico de contraste	Error Error	Desv. estadística de contraste	Sig	Sig ajustado
1 – 2	-53,183	13,094	-4,062	0,000	0,000
1 - 3	-75,402	13,516	-5,579	0,000	0,000
1 - 4	-103,094	18,455	-5,586	0,000	0,000
2 – 3	-22,19	8,121	-2,736	0,006	0,037
2 – 4	-49,911	14,961	-3,336	0,001	0,005
3 - 4	-27,699	15,332	-1,806	0,071	0,425

Tabla 6. Se muestran los valores de significancia de las comparaciones múltiples (prueba de Dunn) para 4 clases de tamaño (1: juvenil: 0,3 a 20 cm; 2: Juvenil: 21 a 60 cm.; 3: Adulto 61 - 150 cm.; 4: Adulto ≥ 151 cm.) en el número sinflorescencias de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), el nivel de significancia de 0.5.

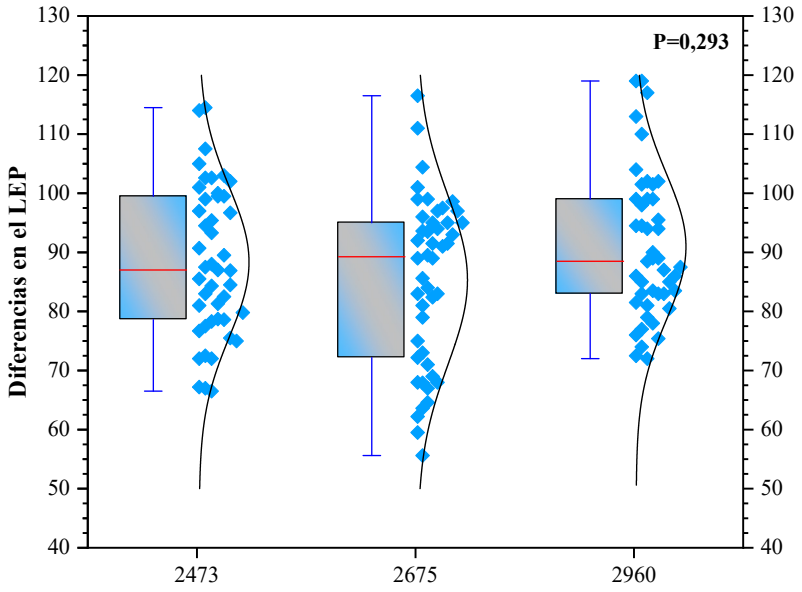

Figura 9. Diferencias en el largo del eje principal de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. para diferentes elevaciones (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables.

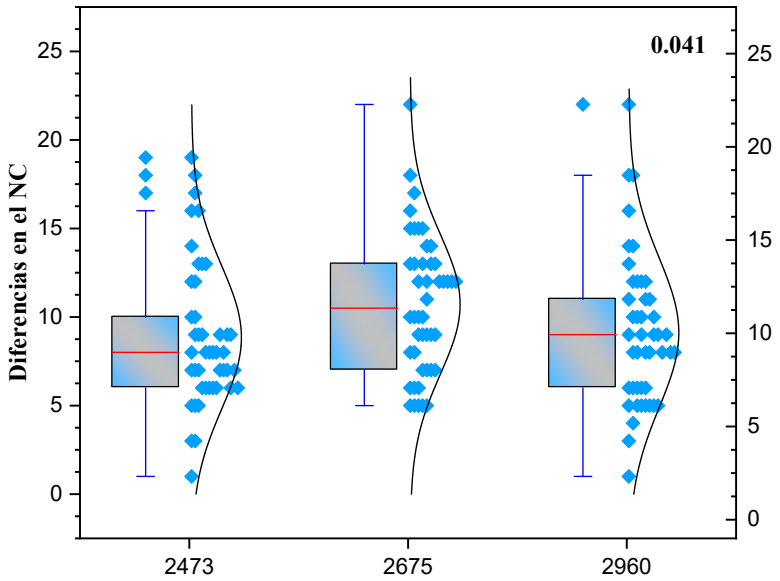

Figura 10. Diferencias en el número de capítulos de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. para diferentes elevaciones (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables.

Altitud (m.s.n.m.)	Estadístico de contraste	Error Error	Desv. Estadístico de contraste	Sig	Sig. ajustado
2473 - 2960	-2,289	8,274	-0,277	0,782	1,3
2473 - 2675	-19,048	8,229	-2,315	0,021	0,062
2960 - 2675	16,759	8,229	2,037	0,042	0,125

Tabla 7. Se muestran los valores de significancia de las comparaciones múltiples (pruebas de Dunn) para el numero de capítulos en tres gradientes altitudinales (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.), los valores de significación se han ajustado mediante la correlación de Bonferroni para varias pruebas.

5.2 Numero de flores (NF) y longitud de la flor (LF)

El valor medio en el NF por capítulo tuvo los siguientes valores según cada localidad, en la laguna de Borrero 93,29 flores, con un mínimo de 74 y un máximo de 143 flores, en el páramo de Fontibón una media 93,13 flores, con un mínimo de 76 y un máximo de 127 flores, en la laguna del Cacique (Cacota) se obtuvo una media de 95,80 con un mínimo 64 y un máximo de 135 (Tabla 8). Así mismo los valores medios y máximo de la longitud de las

flores fueron: Laguna de Borrero la media fue de 9,72 mm un mínimo de 8,7 mm y un máximo de 10,4 mm en cuanto al páramo de Fontibón, la media fue 9,13 mm con un mínimo de 7,3 mm y un máximo de 11,2 mm y finalmente en la laguna del Cacique (Cácota) se presentó una media en la LF de 9,76 mm un mínimo de 8,8 mm y un máximo de 10,9 mm (Tabla 9).

Tabla 8. Resumen estadístico del número de flores

Altitud (m.s.n.m.)	Recuento	Promedio	Desviación Estándar	Coeficiente de Variación	Mínimo	Máximo
2473	481	93,2911	17,0044	18,2272%	74,0	143,0
2675	421	93,1306	10,249	11,005%	76,0	127,0
2960	546	95,8077	17,1872	17,9393%	64,0	135,0
Total	1448	94,1934	15,4676	16,4212%	64,0	143,0

Tabla 9. Resumen estadístico de la longitud de la flor

Altitud (m.s.n.m.)	Recuento	Promedio	Desviación Estándar	Coeficiente de Variación	Mínimo	Máximo
2473	481	9,7289	0,283609	2,91512%	8,7	10,4
2675	421	9,13444	0,756921	8,28645%	7,3	11,2
2960	546	9,76923	0,269362	2,75725%	8,8	10,9
Total	1448	9,57127	0,54669	5,71178%	7,3	11,2

5.2.1 Análisis estadístico

El análisis para las variables morfológicas en el número de flores y en la longitud de la flor indicó diferencias significativas (NF), (Kruskal-Wallis- Test: H (2, N= 1448) = 58.753 p= .000), LF (Kruskal-Wallis- Test: H (2, N= 1448) = 118.873 p= .000), (Figura 11, 12). Sin embargo, no mostraron tendencia en el gradiente altitudinal en ambos caracteres morfológicos. Mostrando una producción en el NF por capitulo en las tres elevaciones fue con un promedio de 94,57 flores según la media global, evidenciándose que en la altitud de 2960 m.s.n.m. se presentó la mayor producción en el número de flores (figura 9). El análisis

de las comparaciones múltiples (prueba de Dunn) para el NF Y LF se muestran en la (Tabla 10 y 11).

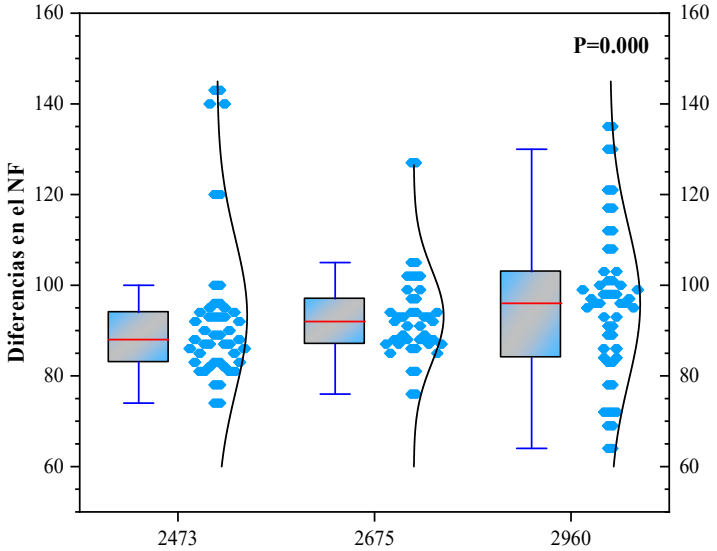

Figura 11. Diferencias en el número de flores de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. para diferentes elevaciones (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables.

Altitud (m.s.n.m.)	Estadístico de contraste	Error Error	Desv. Estadístico de contraste	Sig	Sig. ajustado
2675 - 2473	21,282	9,665	2,202	0,028	0,083
2675 - 2960	-66,24	9,238	-7,17	0	0
2473 - 2960	-44,958	8,383	-5,363	0	0

Tabla 10. Se muestran los valores de significancia de las comparaciones múltiples (prueba de Dunn) para el numero de flores en tres gradientes altitudinales (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.), los valores de significación se han ajustado mediante la correlación de Bonferroni para varias pruebas.

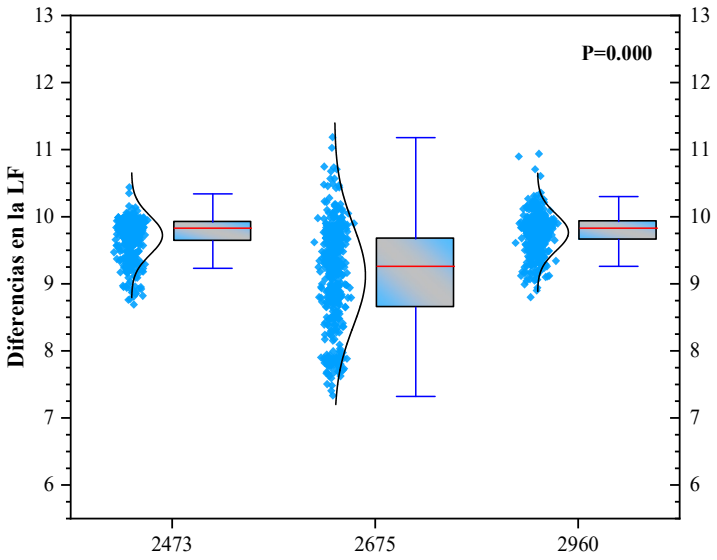

Figura 12. Diferencias en la longitud de la flor de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. para diferentes elevaciones (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables.

Altitud (m.s.n.m.)	Estadistico de contraste	Error	Desv. Estadistico de contraste	Sig	Sig. ajustado
2675 - 2473	21,79	9,794	2,225	0,026	0,078
2675 - 2960	-55,486	9,361	-5,927	0	0
2473 - 2960	-33,696	8,495	-3,967	0	0

Tabla 11. Se muestran los valores de significancia de las comparaciones múltiples (pruebas de Dunn) para la longitud de la flor en tres gradientes altitudinales (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.), los valores de significación se han ajustado mediante la correlación de Bonferroni para varias pruebas.

5.3 Números de semilla (NS) y tamaño de la semilla (TS)

El valor promedio del número de semilla por capitulo tuvo los siguientes valores según cada localidad: Laguna de borrero (2473 m.s.n.m.) 33,92 semilla, paramo de Fontibón (2675 m.s.n.m.) 32,65 semillas y laguna de cacota (2960 m.s.n.m.) 33,37 semillas, en cuanto a los valores mínimos y máximos en el número de semilla en las localidades fueron: Laguna de Borrero con un mínimo de 20 semilla y un máximo de 51, en el páramo de Fontibón un

mínimo 20 semillas y un máximo de 52 y para la laguna de cacota un mínimo de 20 semilla y un máximo de 47. Los valores medios en el tamaño de la semilla por capitulo fueron: laguna de cacota 3,64 cm en el páramo de Fontibón 4,0 cm y para la laguna de Cacota 3,5 cm, así mismo los valores en la TS por localidad se presentó en la laguna de Borrero un mínimo de 2,7 y un máximo de 4,6 en el páramo de Fontibón un mínimo de 3,0 y un máximo de 5,4 y para la laguna de cacota un mínimo de 2,6 y un máximo de 6,7 (Tabla 12 y 13).

Tabla 12. Resumen estadístico número de semilla

Altitud (m.s.n.m.)	Recuento	Promedio	Desviación Estándar	Coeficiente de Variación	Mínimo	Máximo
2473	481	33,9231	5,97218	17,6051%	20,0	51,0
2675	421	32,658	10,1591	31,1075%	20,0	52,0
2960	546	33,3718	7,95325	23,8322%	20,0	47,0
Total	1448	33,3474	8,11545	24,3361%	20,0	52,0

Tabla 13. Resumen estadístico tamaño de la semilla

Altitud (m.s.n.m.)	Recuento	Promedio	Desviación Estándar	Coeficiente de Variación	Mínimo	Máximo
2473	481	3,64844	0,322301	8,83393%	2,7	4,6
2675	421	4,03064	0,510869	12,6746%	3,0	5,4
2960	546	3,5804	0,331359	9,25479%	2,6	6,7
Total	1448	3,73391	0,43417	11,6278%	2,6	6,7

5.3.1 Análisis estadístico

Se presentaron para ambos caracteres diferencias significativas NS Kruskal-Wallis test: H (2, N= 1448) = 9,968 P = .007 y TS Kruskal- Wallis test: H (2, N= 1448) = 227, 248 P = .000, no se refleja correlacion clara a través del gradiente altitudinal (Figura 13 Y 14). por ejemplo, para el TS se aprecia un incremento en el tamaño de la semilla en un nivel actitudinal y no en la otra, por lo que se aclara que no hay una relación que satisfaga este comportamiento (Figura 14). El análisis de las comparaciones múltiples (prueba de Dunn) para el NF Y LF se muestran en la (Tabla 14 y 15).

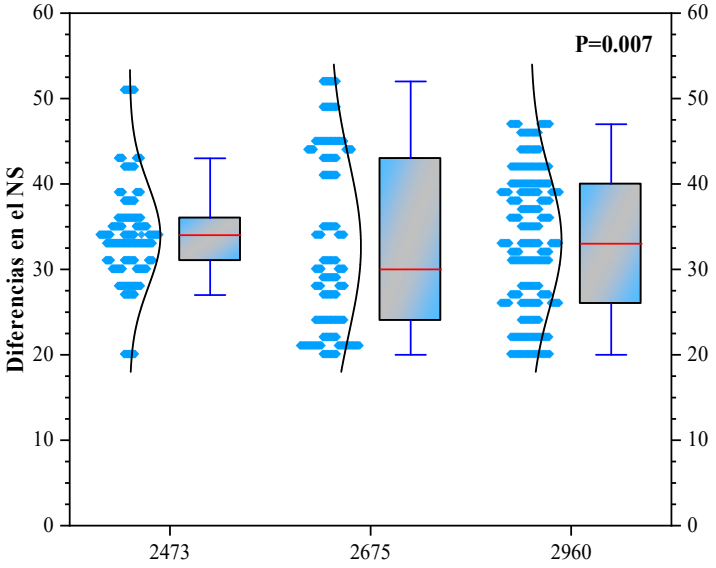

Figura 13. Diferencias en el número de semilla de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. para diferentes elevaciones (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables.

Altitud (m.s.n.m.)	Estadístico de contraste	Error Error	Desv. Estadístico de contraste	Sig	Sig. ajustado
2675 - 2473	7,792	9,665	0,806	0,42	1
2675 - 2960	-39,14	9,238	-4,256	0,3	0
2473 - 2960	-31,522	8,383	-3,76	0,3	0,001

Tabla 14. Se muestran los valores de significancia de las comparaciones múltiples (prueba de Dunn) para el numero de semilla en tres gradientes altitudinales (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.), los valores de significación se han ajustado mediante la correlación de Bonferroni para varias pruebas.

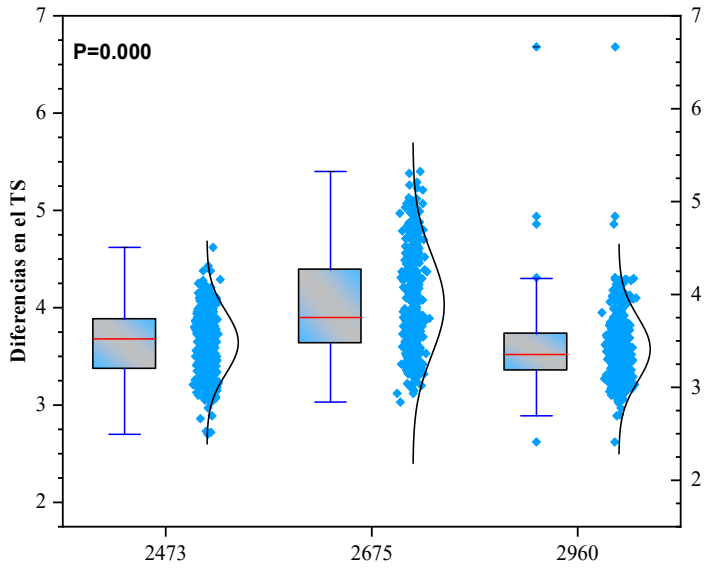

Figura 14. Diferencias en el tamaño de la semilla de *Espeletia brassicoidea* Cuatrec. para diferentes elevaciones (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables.

Altitud (m.s.n.m.)	Estadístico de contraste	Error Error	Desv. Estadístico de contraste	Sig	Sig. ajustado
2675 - 2473	54,872	9,796	5,602	0	0
2675 - 2960	-79,239	9,363	-8,463	0	0
2473 - 2960	-24,368	8,497	-2,868	0,004	0,012

Tabla 15. Se muestran los valores de significancia de las comparaciones múltiples (pruebas de Dunn) para el tamaño de la semilla en tres gradientes altitudinales (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.), los valores de significación se han ajustado mediante la correlación de Bonferroni para varias pruebas.

5.4 Área foliar (AF)

Los valores medios, mínimos y máximo en el área foliar según cada localidad fueron: en la localidad a 2473 m.s.n.m. el valor medio fue de 178,04, cm^2 el mínimo de 106 y el máximo de 272, en la localidad de 2675 m.s.n.m. el valor medio fue de 171,15, el mínimo de 36 y el máximo de 272 cm^2 y para la altura de 2960 m.s.n.m. el valor medio fue de 130,88, el mínimo de 86 y el máximo de 189 cm^2 (Tabla 16).

Tabla 16. Resumen estadístico para el área foliar

Altitud (m.s.n.m.)	Recuento	Promedio	Desviación Estándar	Coeficiente de Variación	Mínimo	Máximo
2473	44	178,045	40,8502	22,9437%	106,0	272,0
2675	58	171,155	54,8599	32,0527%	36,0	272,0
2960	60	130,883	23,852	18,2239%	86,0	189,0
Total	162	158,111	46,5388	29,4343%	36,0	272,0

5.4.1 Análisis estadístico

Se encontraron diferencias en el gradiente altitudinal con una diferencia significativa según Kruskal-Wallis test: H (2, N= 162) = 44,659 P =.000. Donde se aprecia una disminución en el área de la hoja en la mayor altitud de 2960 m.s.n.m., lo que refleja una adecuación al ambiente extremo en el que se encuentra, esta teoría debe ser analizada con estudios que abarquen poblaciones completas o estudios genéticos que refleje la expresión de un gen que se esté expresando (Figura 15). El análisis de pruebas de Dunn para el AF se muestra en la (Tabla 17).

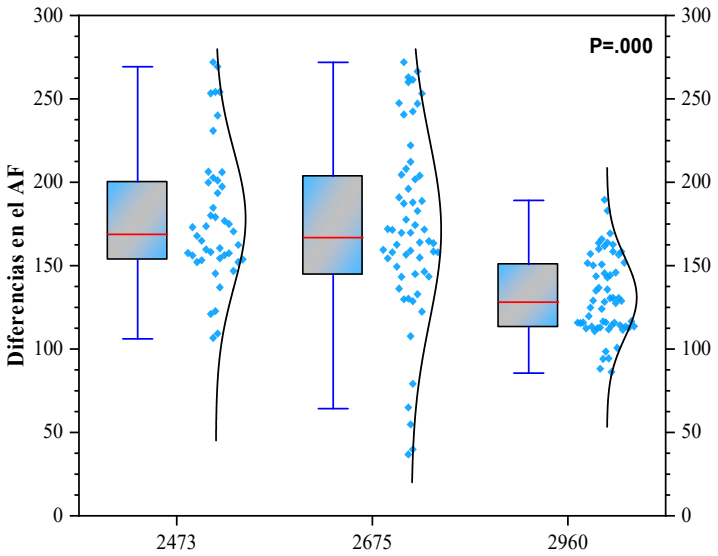

Figura 15. Diferencias en área foliar de *Espeleta brassicoidea* Cuatrec. para diferentes elevaciones (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) en el páramo de Santurbán. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables.

Altitud	Estadístico de contraste	Error Error	Desv. Estadístico de contraste	Sig	Sig. ajustado
2960 - 2675	42,225	8,637	5,584	0	0
2960 - 2473	54,126	9,309	5,814	0	0
2675 - 2473	5,9	9,377	0,629	0,529	1

Tabla 17. Se muestran los valores de significancia de las comparaciones múltiples (prueba de Dunn) para el área foliar en tres gradientes altitudinales (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.), los valores de significación se han ajustado mediante la correlación de Bonferroni para varias pruebas.

5.5 Análisis clasificatorio de los rasgos funcionales en el gradiente altitudinal

Para dar cumplimiento al primer objetivo, se aplicó la técnica estadística "Análisis Discriminante Canónico", cuyo objetivo es buscar funciones discriminantes a partir de grupo de mediciones realizadas a un grupo de variables morfométricas independientes asociadas a los rasgos funcionales en poblaciones de *E. brassicoidea* en el páramo de Santurbán, para clasificarlas en poblaciones de tres diferentes distribuciones altitudinales (2473, 2675 y 2960 m.s.n.m.) y observar similitud y diferencia de los grupos.

Los resultados obtenidos a través de SPSS se muestran en las (Tablas 18 – 20). En la (Tabla 1), se muestra las funciones derivadas, los autovalores o valores propios (eigenvalores), los porcentajes relativos y los valores de la correlación canónica. Al tener tres grupos, se obtienen dos funciones discriminantes que se muestran a continuación.

Tabla 18. Funciones derivadas

Función Discriminante	Eigenvalor	Porcentaje Relativo	Correlación Canónica
1	1,03191	90,58	0,71264
2	0,107374	9,42	0,31139

Se observa que la primera función tiene un autovalor o un radio mayor que 1, y el segundo autovalor es de 0.107. Igualmente se puede observar con los valores de correlación canónica, que estos decrecen, es decir que se podría dar la siguiente relación 0.712 > 0.311. Esto

significa que la primera función discrimina más que la segunda. Entendiéndose que la primera función está explicando aproximadamente un 91% casi toda la variabilidad del modelo, mientras que la segunda sólo explica aproximadamente el 9%. En la (Tabla 19), se presentan los p-valor asociados a las dos funciones derivadas, a las estadísticas o valores de Lambda Wilks, de chi cuadrada y los grados de libertad

Tabla 19. Funciones derivadas

Funciones Derivadas	Lambda de Wilks	Chi-Cuadrada	GL	Valor-P
1	0,444428	1169,0092	16	0,0000
2	0,903037	147,0205	7	0,0000

Los valores de lambda de Wilks se transforman a una variable que sigue aproximadamente una distribución chi-cuadrada con un valor de 1169.01, 16 grados de libertad y un p-valor de 0.000 y la chi-cuadrada de la segunda función es 147.02, 7 grados de libertad y un p-valor de 0.000. Esto significa que los valores lambda de Wilks, poseen suficiente información como para diferenciar significativamente los tres grupos altitudinales, además una correlación dentro de ellos. Dicho de otra manera, la clasificación de las variables morfométricas es muy pertinente. En la (Tabla 20), se presenta una forma de interpretar la contribución de cada variable a la función discriminante a través de los coeficientes estandarizados

Tabla 20. Coeficientes estandarizados

Variables	Axis 1	Axis 2
LEP	-0,011639	-0,016815
NC	0,043537	-0,011966
No. Sinflorescencia	-0,073385	-0,11842
LF	0,013578	-0,0035069
NF	-0,0011953	0,013608
LS	-0,02103	-0,010824
NS	-0,010487	-0,017306
No. filarias	0,0078344	-0,02159

Las variables que representan la primera función discriminante son: Nº Sinflorescencia, NC, y LS. Este grupo de variables presentan una correlación significativa entre sí. (Tabla 12), lo que representaría las variables de mayor importancia para el modelo. El segundo grupo que se correlaciona entre sí más importante y que corresponde a la segunda componente lo conforman las siguientes variables: No de Filarias, NS y LEP Las funciones canónicas (Di) son las siguientes:

D1= -0,073385 No. Sinflorescencia - 0,043537NC + 0,043537LS

D2= -0,02159 No. filarias -0,017306NS -0,016815LEP

El análisis discriminante canónico (LDA) busca los ejes (k – 1 coordenadas canónicas, donde k es el número de clases) que mejor separan las categorías. Estas funciones lineales no están correlacionadas y definen, en efecto, un espacio óptimo k – 1 a través del conjunto n-dimensional de datos que mejor separa (las proyecciones en ese espacio) los k grupos.

En la (figura 16) se presentan las variables independientes que más discriminen (que proporcionan los centros de los grupos muy distintos entre sí y muy homogéneos dentro de sí). Como se dijo antes, del grupo de variables morfométricas que conforman la primera función discriminante es el número de sinflorescencia (-0,073385); seguidamente número de capítulos (0,043537) y la tercera longitud de la semilla (-0,02103). Del grupo que conforma la segunda función discriminante es el número de filarias (-0,02159), número de semilla (-0,017306); el largo del eje principal (-0,016815) y el valor constante, como se pude observar en la gráfica siguiente.

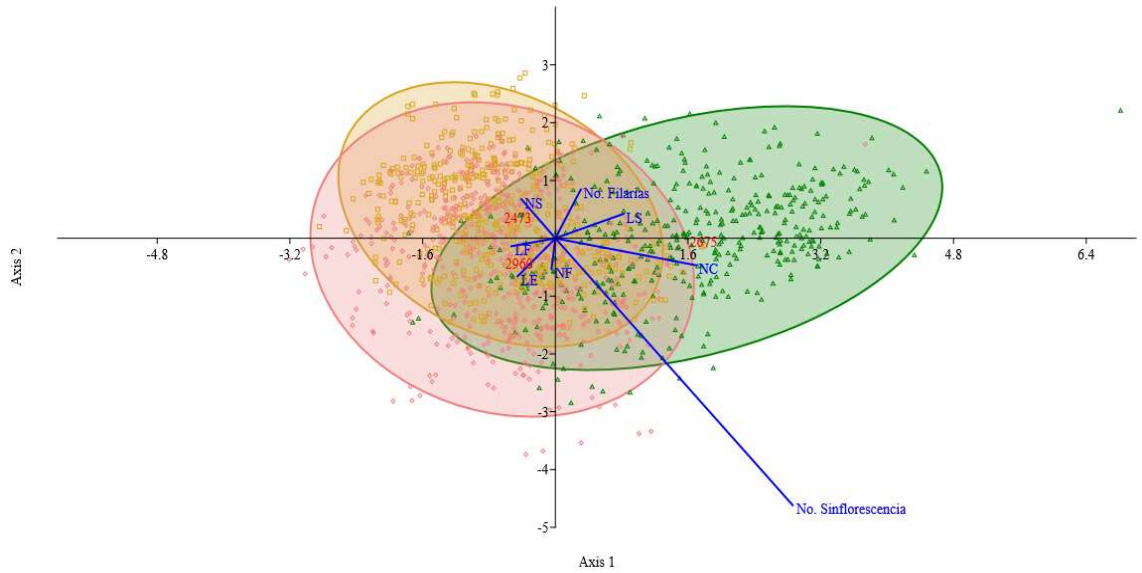

Figura 16. Diagrama de puntos del análisis discriminante. Donde muestran gráficamente la primera y segunda funciones discriminantes (ejes X e Y respectivamente), las figuras representan la altitud, cuadros (2473), Triángulos (2675) y Diamantes (2960), y las elipses el intervalo de confianza al 95%.

5.6 Análisis de la función discriminante en las poblaciones de *E. brassicoidea* en el gradiente altitudinal

El análisis discriminante en relación con los rasgos funcionales revela que las variables morfométricas analizadas (LEP, NC, No. Sinflorescencias, LF, LS, NS y No. Filarias), presentan variabilidad a través de sus gradiente altitudinal, indicando que esas características morfológicas están influenciadas por el ambiente y que probablemente existan diferencias genéticas entre las poblaciones pero sin que sea posible separar morfológicamente y por lo tanto esos cambios se dan en la misma proporción en las tres poblaciones, y además las variaciones presentes en los rasgos funcionales no son suficientemente como para expresar una tendencia en el gradiente altitudinal, esto permite dar respuesta a la hipótesis planteada en este estudio, en primer lugar, si hay diferencias significativas en los caracteres morfológicos, pero no hay una tendencia a través del gradiente altitudinal. Por otra parte, en

la altitud de 2675 m.s.n.m. los individuos presentaron una mayor dinámica en sus variables morfométricas por lo que se concluye que este grupo presenta una mayor plasticidad presentando las puntuaciones más altas para todas las variables y ubicándose hacia la parte derecha de la segunda función discriminante.

5.7 Modelo de distribución

Los valores de AUC (Área Bajo la Curva, por sus siglas en inglés) evidencian que el modelo tiene un alto rendimiento con valores de 0.985% y superan lo estipulado para este valor de 0.7. lo que indica que la distribución normal se explica muy bien a partir de las variables ambientales utilizadas indicando que es un modelo adecuado. El modelo de distribución potencial de *E. brassicoidea*, evidencia que las variables que más aportaron al modelo fueron bio19 (Precipitación del cuarto más frío), bio12 (Precipitación anual) y bio6 (Temperatura mínima del mes más frío), en cambio para un escenario optimista de cambio climático para el año 2050 y 2070, las variables que más aportaron fueron bio12, bio17 y bio19, de la misma forma para un escenario pesimista, en el año 2050 y 2070 las variables que más aportan son bio12, bio17 (Precipitación del cuarto más seco) y bio19. Los porcentajes de distribución potencial actual respecto al SDM (Modelo de distribución de especie) futuros presentó una disminución entre el 0.31 % y 0.65 % (Figura 17).

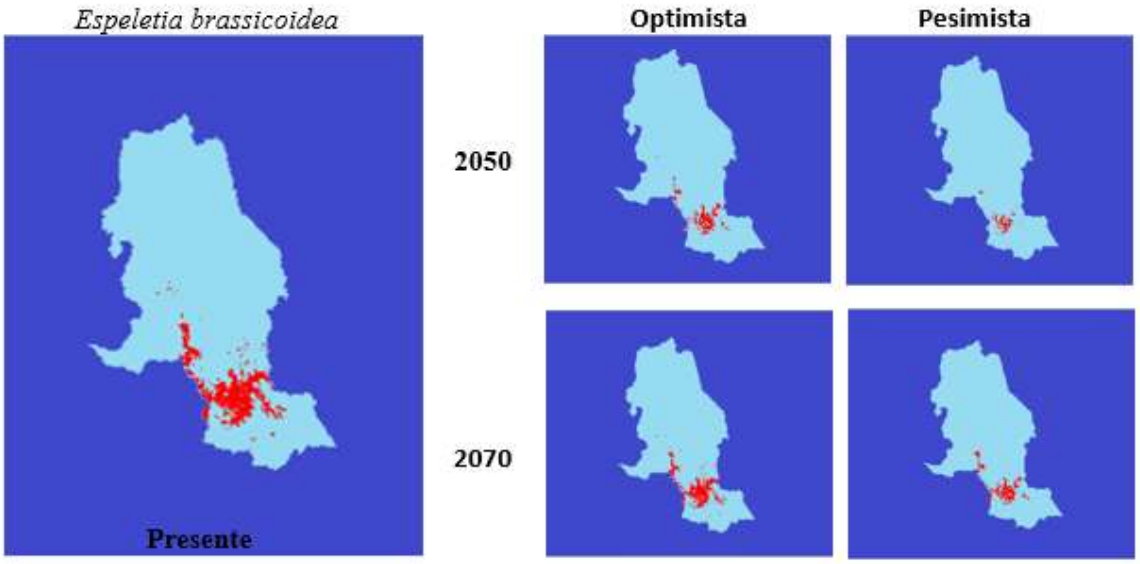

Figura 17. Modelos binarios de la SDM actual y en futuros escenarios de cambio climático de la especie *Espeletia brassicoidea.*

5.8 Modelo de distribución Potencial actual y el modelo de elevación

El modelo de riqueza potencial actual refleja que en (zona naranja y roja) se encuentran distribuida la especie en las áreas entre 2843-4250 msnm, seguido de individuos que se encuentran ubicadas en paramos azonaless (Zona amarilla) entre los 2140- 2843 msnm, ubicadas dentro de las zonas de los complejos de páramos muestreados (Figura 18. En el modelo de elevación en relación con el modelo riqueza potencial optimista y pesimista para el año 2050 la especie encuentra distribuida en la zona naranja y roja; en la zona de menor altitud es poco probable que se encuentre zona verde. en el año 2070 su distribución se mantiene en zonas típicas de Páramos azonales, subpáramos (o páramo bajo) y Páramo propiamente dicho entre los 2400 y 3000 m.s.n.m. hasta en alturas superiores a las actuales sobre los 4000 m.s.n.m. (Figura 18).

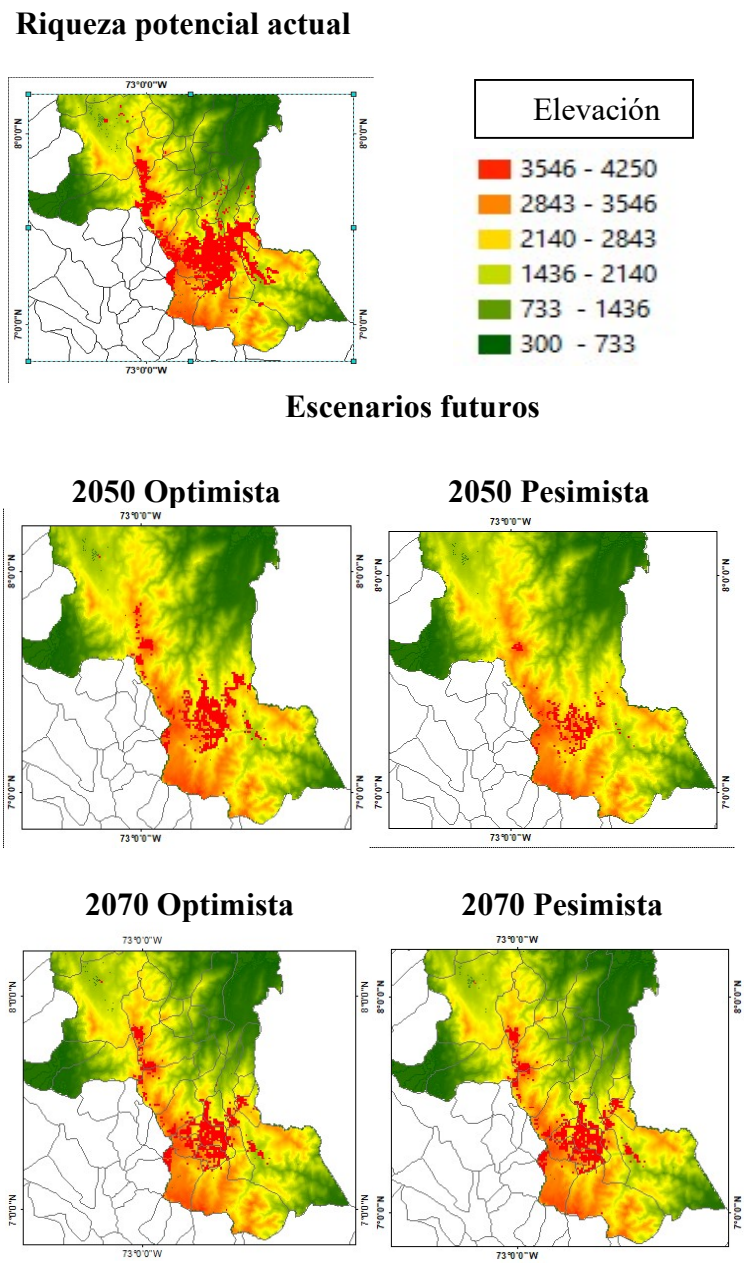

Figura 18. Relación entre el modelo de distribución potencial actual y el modelo de elevación.

6 ANÁLISIS DE RESULTADOS

6.1 Análisis de las variables morfológicas

La variación morfológica de *E. brassicoidea* mostró diferencias significativas $p< 0.05$ en su expresión de la plasticidad fenotípica de sus caracteres morfológicos como respuesta al incremento de la altitud, sin embargo, este no aplica para LEP y para el NS que no mostraron diferencias significativas en los niveles altitudinales. Además, no se encontraron tendencia a través del gradiente altitudinal, pero en el análisis por clase de tamaño se aprecia una relación positiva en el (NS) al incrementar la altura del individuo. Este resultado nos indica que los diferentes rasgos funcionales están influenciados por las variables ambientales y posiblemente por la expresión de los genes que son diferentes en cada una de las poblaciones. Esto se puede explicar según lo planteado por Franiel & Więski, (2005) y Chevin et al., (2010), que los cambios morfológicos indican adecuación de la plasticidad fenotípica morfológicas como un mecanismo de adaptación del organismo antes la heterogeneidad del ambiente, que son relacionados directamente con la adecuación y la evolución bajo las condiciones de estrés ambientales específicas.

Los resultados obtenidos en esta investigación para el numero de capítulos no coinciden con lo encontrado por Sánchez (2004), quien encontró una correlación negativa al aumentar la elevación, reportando que el número de capítulos disminuye por inflorescencia al aumentar la altitud, concluyendo que el gradiente altitudinal puede tener un efecto en las características de la especie que incluyen en el crecimiento de la planta y su reproducción. Además, teniendo en cuenta los resultados obtenidos en la presente investigación el área de la hoja se aprecia una relación negativa al aumentar la elevación, similar a lo hallado por Sánchez (2004). Lo que supone un manifiesto de la plasticidad fenotípica de la especie en estudio ante los factores abióticos impuestos en cada nivel altitudinal; como lo establece (Charles, 1992) que la altitud

se correlaciona con la temperatura, la radiación solar, la disponibilidad de agua e incluso las condiciones del suelo.

Además, se encontró una tendencia positiva al aumentar la producción el número de sinflorescencias entre la clase de tamaño en platas jóvenes y adultas, incrementándose al aumentar el tamaño de los individuos (Figura 7 y Figura 8). A pesar de las diferencias encontradas entre la clase de tamaño en la producción de numero de sinflorescencias capítulos no es posible afirmar este patrón debido a que este estudio no contemplan poblaciones completas, pero sin lugar alguna se da una apreciación cercana de las adecuaciones que presenta la especie.

No obstante, Bonilla en el (2005), establece que el proceso de floración depende de las condicione ambientales que impone el medio y no del tamaño de los individuos. Por lo tanto, los cambios presentados en la especie de estudio se asocian a las condiciones propias de cada lugar en nivel altitudinal que a las clases de tamaño tenidas en cuenta en estas investigaciones.

Por otra parte, se encontraron en la mayoría de los caracteres morfológicos diferencias significativas (LE, NF, LF, NS, TS y LS) provenientes de las localidades del páramo de Santurbán respondieron con plasticidad en respuesta a la altitud pero de igual forma no se refleja tendencia a través del gradiente altitudinal, en la parte media del gradiente (2675) se presenta una mayor variabilidad en las variables de este estudio; esto se pude deber principalmente porque dependiendo el punto del gradientes los factores ambientales bióticos y abióticos serán más estresante por lo cual es lógico pensar que se encuentren diferencias en cada una de las poblaciones ubicadas en cada uno de las distintas elevaciones. A menor altitud los factores bióticos pueden tener un mayor impacto que los abióticos, mientras que a

mayor altitud los factores abióticos tengan mayor relevancia en la los procesos de floración.(Calero & Baruch, 1986; Jacome Reyes, 2005).

Según lo anterior se puede inferir que las poblaciones de *E. brassicoidea* que se encuentran a una mayor altitud se esperaría una gran variabilidad de sus rasgos morfológico tendiendo a una disminución de su capacidad de floración en individuos poco plásticos. Este supuesto se acopla por lo planteado por Calero & Baruch (1986), en las poblaciones que se encuentran en los extremos de sus distribuciones se deben acoplan a condiciones más adversas, para el desarrollo de las funciones vitales de la planta mientras que en el gradiente más bajo el medio físico es más estable.

6.2 Análisis del modelo de distribución de especie

Los resultados obtenidos representan la primera estimación del estado real y futuro de la distribución de *E. brassicoidea* en el páramo de Santurbán en el nororiente colombiano ante escenarios de cambio climático. Los modelos generados para el presente y para el futuro en los años 2050 y 2070 en escenarios optimistas y pesimistas, evidencian que bio12 (precipitación anual), bio16 (Precipitación del trimestre más húmedo) y bio19 (precipitación media del trimestre más frío), explicando que la especie estudiada, se encuentran en zonas elevadas, por encima de 2400 m.s.n.m., en donde el gradiente antitérmico influye en gran medida la distribución de la especie (Sarmiento, 1986). Además, los factores de temperatura y precipitación constituyen una fuerza selectiva capaz de alterar la estructura genética de los organismos (Banco de Occidene, 2001).

El valor de pérdida de área media en el modelo futuro fue de un máximo de 0,48 entre los años 2050 y 2070. Está perdida se debería a gran parte por las amenazas causadas por actividades humanas como ganadería extensiva, agricultura, minería de oro y carbón, turismo no controlado, entre otras y además por el aumento de las temperaturas en el Páramo que se

ven afectados por polillas, hongos y escarabajos, asociada al cambio climático (Instituto de Investigación Alexander von Humboldt, 2018).

7 CONCLUSIONES

La especie evaluada en el presente trabajo bajo las condiciones del efecto del gradiente altitudinal, se evidencio respuestas plásticas en cada una de las poblaciones de *E. brassicoidea* proveniente del complejo de páramos de Santurbán (localidades de Laguna de cacota, Páramo de Fontibón y Laguna de Borrero). Por otra parte, se presentó en la población estudiada que al aumentar la elevación el área de la hoja disminuye, el cual es el resultado de respuestas plásticas antes las condiciones del medio ambiente impuestas en cada nivel altitudinal y posiblemente la especiación de nuevo caracteres morfológicos. Aunque no se presentó tendencia clara a través del gradiente altitudinal. Por otra parte, en la clase de tamaño hay una mayor producción en el número de sinflorescencias al aumentar el tamaño del individuo.

A través de escenarios de clima futuros y el modelo de elevación digital fue posible establecer el área de distribución potencial de *E. brassicoidea* en el cual las poblaciones sufrirán una disminución en el área de distribución y estas tendrán a establecerse incluso en áreas superiores a las actuales sobre los 4000 m.s.n.m. Sin embargo, dichas predicciones deben ser tomadas con cautela teniendo en cuenta en el tipo de habitad de la especie, las condiciones óptimas del suelo como Humedad, pH etc, y las limitaciones propias de la metodología del modelaje de distribución.

8 BIBLIOGRAFÍA

Aerts, R. (1999). Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant – soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany*, *50*(330), 29–37.

Alcázar-Caicedo, C., & Ramírez, W. (2011). El uso de rasgos funcionales en flora como herramienta para establecer prioridades de conservación. ResearchGate, Diciembre.

Antonovics, J. (2006). Evolution in closely adjacent plant populations X: Long-term persistence of prereproductive isolation at a mine boundary. Heredity, 97(1), 33–37. https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800835

Banco de Occidene. (2001). Paramos de Colombia. https://www.imeditores.com/banocc/paramos/presentacion.htm

Bazzaz, A. F. (1991). Habitat selection in plants. 137(June), 116–130.

Benavides Martinez, ivan F., Burbano-Martinez, D. L., Urbano-Apráez, S. M., & Solarte-Cruz, 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 Biol*, *29*(86), 41–53.

Bloom, A. J., Chapin III, F. S., & Mooney, H. A. (1985). Resource Limitation in Plants – an Economic Analogy. Annual Review of Ecology and Systematics, 16, 363–392. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.16.1.363

Bomhard, B., Richardson, D. M., Donaldson, J. S., Hughes, G. O., Midgley, G. F., Raimondo, D. C., Rebelo, A. G., Rouget, M., & Thuiller, W. (2005). Potential impacts of future land use and climate change on the Red List status of the Proteaceae in the Cape Floristic Region, South Africa. Global Change Biology, 11, 1452–1468.

https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00997.x

Bonilla Argenis, M., Sendoya, S., Trujillo, L., & Diaz, A. (2005). Relaciones alometricas de *Espeletia grandiflora* en un paramo seco (E. adaptativas de plantas de paramo y de bosque alto andino en la C. O. de Colombia (ed.); Bogota;Uni, p. 365).

Bradshaw, A. D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. Advances in Genetics. 13, 115–155.

Cain, M. L., Dudle, D. A., & Evans, J. P. (1996). Spatial models of foraging in clonal plant species. American Journal of Botany, 83(1), 76–85. https://doi.org/10.2307/2445957

Calero, A. G., & 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. https://doi.org/10.2307/2388483

Campbell, B. D., Grime, J. P., & Mackey, J. M. L. (1991). International Association for Ecology A Trade-off between Scale and Precision in Resource Foraging Oecologia A trade-off between scale and precision in resource foraging. *Oecologia*, *87*(4), 532–538.

Charles-Edwards, D. (1992). Physiological determinants of crop growth. Academic Press, Sydney.

Chevin, L.-M., Lande, R., & Mace, G. M. (2010). Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: Towards a predictive theory. PLoS Biology, 8(4:), e1000357. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000357

Chilon Camacho, E. (2010). Compostaje altoandino, suelo vivo y cambio climático. *CienciAgro*, *2*(1), 221–227. www.ibepa.org

Crispo, E., DiBattista, J. D., Correa, C., Thibert-Plante, X., McKellar, A. E., Schwartz, A. K., Berner, D., De León, L. F., & Hendry, A. P. (2010). The evolution of phenotypic plasticity in response to anthropogenic disturbance. Evolutionary Ecology Research, 12,

47–66.

De Candolle, A. (1855). Géographie botanique raisonnée: ou, Exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de lépoque actuelle.

Dewar, R. C. (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

DiazGranados, M., & Sánchez, L. R. (2017). *Espeletia praesidentis*, a new species of Espeletiinae (Millerieae, Asteraceae) from northeastern Colombia. PhytoKeys, *76*, 1–12. https://doi.org/10.3897/phytokeys.76.11220

Dudley, S. A., & Schmitt, J. (1996). Testing the adaptive plasticity hypothesis : density-dependent selection on manipulated stem length in impatiens capensis. American Naturalist, 147(3), 445–465.

Fagua, J. C., & Gonzalez, V. H. (2006). Growth rates, reproductive phenology, and pollination ecology of *Espeletia grandiflora* (Asteraceae), a giant Andean caulescent rosette. *Plant Biology*, *9*, 127–135. https://doi.org/10.1055/s-2006-924544

Franiel, I., & Więski, K. (2005). Leaf features of silver birch (Betula pendula Roth). Variability within and between two populations (uncontaminated vs Pb-contaminated and Zn-contaminated site). *Trees* - Structure and Function, 19, 81–88. https://doi.org/10.1007/s00468-004-0366-3

Ghalambor, C. K., McKay, J. K., Carroll, S. P., & Reznick, D. N. (2007). Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. Functional Ecology, 21, 394–407. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01283.x

González, A. V., & Gianoli, E. (2004). Morphological plasticity in response to shading in

three Convolvulus species of different ecological breadth. Acta Oecologica, 26(3), 185–190. https://doi.org/10.1016/j.actao.2004.05.001

Good, R. D. (1931). A theory of plant geography. The New Phytologist, 30, 149,171.

Instituto de Investigación Alexander von Humboldt. (2018, February 19). Extraño daño en frailejones colombianos preocupa a investigadores. Extraño Daño En Frailejones Colombianos Preocupa a Investigadores. http://www.humboldt.org.co/en/noticias-2/press/item/1180-frailejones-en-peligro

Jacome Reyes, J. H. (2005). Factors controlling the lower elevational limits in tropical montane plants in the Andes and their implications under the current climatic change. der Georg-August de Göttingen.

Kaufman, D. M. (1995). Diversity of new world mammals : universality of the latitudinal gradients of species and bauplans.

Khurana, E., & Singh, J. S. (2000). Influence of seed size on seedling growth of Albizia procera under different soil water levels. *Annals of Botany*, *86*, 1185–1192. https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1288

Kovář, P. (2001). Effects of burning on *Espeletia pycnophylla* stands in the páramo of Volcán Chiles, Ecuador-a short-term case study. 113, 118. http://www.researchgate.net/publication/256086811_The_ecology_of_Volcn_Chiles_high-altitude_ecosystems_on_the_Ecuador-Colombia_border

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 W, & Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. 25, 275–294.

Lawlor, David W, & Tezara, W. (2009). Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells : a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of Botany*, *103*, 561–579. https://doi.org/10.1093/aob/mcn244

Levin, D. A. (2009). Flowering-time plasticity facilitates niche shifts in adjacent populations. *New Phytologist*, *183*(3), 661–666. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02889.x

MacArthur, R. H. (1972). *Ecologia geografica Patrones en la distribución de especies* (Harper and).

Maherali, H., Caruso, C. M., & Sherrard, M. E. (2009). The adaptive significance of ontogenetic changes in physiology: A test in Avena barbata. New Phytologist, 183, 908–918. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02845.x

Matesanz, S., Gianoli, E., & Valladares, F. (2010). Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. In Annals of the New York Academy of Sciences (Vol. 1206, pp. 35–55). https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05704.x

Monasterio, M. (1980). Los páramos andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidad con otras regiones andinas. pp. 15-27. En: Monasterio, M. (Ed.). Estudios ecológicos en los páramos andinos. Editorial de la Universidad de los Andes, Mérida, Ven.

Moreno, L. (2008). Estrategias de reclutamiento de *Espeletia grandiflora* Kunth y *Espeletia Killipii* Cuatrec. En el parque nacional natural chingaza. Universidad Nacional de Colombia.

Núñez-Farfán, J., Careaga, S. A., Fornoni, J., Ruiz-Montoya, L., & Valverde, P. L. (2003). La evolución de la plasticidad fenotípica. Revista Especializada En Ciencias Químico-Biológicas, 6(1), 16–24.

Organización Colparques. (2020). PÁRAMO DE SANTURBÁN - COLPARQUES - PARAÍSOS POR DESCUBRIR EN COLOMBIA. http://www.colparques.net/SANTURBAN

Osmond, C. B., Austin, M. P., Berry, J. A., Billings, W. D., Boyer, J. S., Decey, J. W. H., Nobel, P. S., Smith, S. D., & Winner, W. E. (1987). Stress and the Physiology of Plants Distribution. BioScience, 37(1), 38–48. https://doi.org/10.2307/1310176

Passioura, J. B. (1994). The Yield of Crops in Relation to Drought. 343–359. https://doi.org/10.2134/1994.physiologyanddetermination.c23

Phillips, S. J., Dudík, M., & Schapire, R. E. (2020). [Internet] Software Maxent para modelar nichos y distribuciones de especies (Versión 3.4.1). Disponible en url: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/. Consultado el 20 de septiembre de 2020 .

Pigliucci, M. (2001). Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture. *The John Hopkins University Press*, 328. https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800153

Pigliucci, M., & Schlichting, C. D. (1996). Reaction norms of Arabidopsis IV. Relationships between plasticity and fitness. *Heredity*, *76*, 427–436.

Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. Ecology Letters, *3*(4), 349–361. https://doi.org/doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x

Rangel-Ch, O. (2000). Colombia Diversidad Biótica III La región de vida paramuna. In Instituto Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D.C. Colombia (p. 902). https://doi.org/10.1007/s13398-014-0173-7.2

Salgado Negret, B. (ed). (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.

Colombia. 236 pp.

Sanchez Andrade, A. (2004). Analisis morfometrico y demografico de *Espeletia pycnophylla* Cuatrecasas, en un gradiente altitudinal provincia de Carchi-Ecuador. Universidad de los Andes.

Sarmiento Pinzón, C. E., Cadena Vargas, C. E., Sarmiento Giraldo, M. V., & Zapata Jiménez, J. A. (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 *Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt*. http://repository.humboldt.org.co/handle/20.500.11761/31406#.XR0GZNq7t58.mendeley

Sendoya, S. F., & Bonilla, M. A. (2005). La necromasa de *Espeletia grandiflora* como hábitat para la artropofauna del páramo Sebastián. In *Estrategias adaptativas de plantas de páramo y del bosque altoandino en la cordillera oriental de Colombia*. Unibiblos, Bogotá, Colombia.

Smith, A. P. (1980). The Paradox of Plant Height in an Andean Giant Rosette Species. *The* Journal of Ecology, 68, 63–73. https://doi.org/10.2307/2259244

Stearns, S. C. (1989). Trade-Offs in Life-History Evolution. Functional Ecology, *3*(3), 259–268. https://doi.org/10.2307/2389364

Sturm, H., & Rangel, O. (1985). ECOLOGIA DE LOS PARAMOS ANDINOS: Una visión preliminar integrada. In Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Colombia. En: Hammen, T. van der.; Pérez P., A.; Pinto E., P. (Eds.). 1983. La Cordillera Central Colombiana, Transecto Parque Los Nevados (Introducción y datos iniciales). Estudios de ecosistemas tropoandinos 1. .

Sultan, S. E. (1987). Evolutionary Implications of Phenotypic Plasticity in Plants.

Evolutionary Biology, 21, 127–128. https://doi.org/10.1016/S0065-2660(08)60048-6

Thompson, J. D. (1991). Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. In Trends in Ecology and Evolution (Vol. 6, Issue 8, pp. 246–249). https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90070-E

Tobón Monroy, A. M. (2011). Caracterización de la fenología floral de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. en tres elevaciones en el Parque Nacional Natural Chingaza. Pontificia Universidad Javeriana.

Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., & Zavala, M. A. (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.1365-2745.2006.01176.x

Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. Annual Review of Ecology and Systematics, 33(November), 125–159. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452

Wright, S. D., & McConnaughay, K. D. M. (2002). Interpreting phenotypic plasticity: The importance of ontogeny. Plant Species Biology, 17, 119–131. https://doi.org/10.1046/j.1442-1984.2002.00082.x