

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Efecto de las plantas en cojín sobre el ensamblaje comunitario en un gradiente
altitudinal en el superpáramo del Antisana-Ecuador.**

**Tesis de grado previa a la obtención del título de Magister en Biología de la
Conservación**

ROBERTO JAVIER IRAZÁBAL MORALES

Quito, 2016

Certifico que la tesis de grado del Magister en Biología de la Conservación del candidato Roberto Javier Irazábal Morales ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Erika Priscilla Muriel Mera Ph.D.

Directora de tesis

*Dedico este trabajo a mis hijos José Daniel y Tomás
y mi esposa Alejandra por ser
la razón de mi esfuerzo*

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi directora de tesis Erika Priscilla Muriel de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador por su apoyo científico y económico para la realización del proyecto. Además quiero agradecer especialmente a Luis Daniel Llambí de la Universidad de los Andes de Mérida-Venezuela por su colaboración como tutor externo y por su ayuda académica en todo el proceso de ejecución del proyecto. También quiero mencionar a Francisco Cuesta del Consorcio para el Desarrollo de la Ecorregión Andina CONDESAN por su colaboración en la fase del diseño experimental del estudio y a Ricardo Jaramillo por su ayuda logística. Finalmente quiero agradecer a Christopher Davidson, Sharon Christoph y Katya Romoleroux y Carmen Ulloa por su apoyo económico durante la colegiatura de la maestría.

TABLA DE CONTENIDOS

LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE TABLAS	x
LISTA DE ANEXOS	xi
1. RESUMEN	12
2. ABSTRACT	14
3. INTRODUCCIÓN	16
3.1.1. La facilitación como interacción positiva inter específica en ambientes extremos	16
3.1.2. Los cojines como ingenieros ecosistémicos en los ambientes de alta	17
3.1.3 Situación geográfica y ambiental de los páramos y su respuesta frente al cambio climático.	18
3.2. OBJETIVOS	21
3.2.1 OBJETIVO GENERAL	21
3.2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	21
4. MATERIALES Y METODOS	22
4.1. ÁREA DE ESTUDIO	22
4.2. ESPECIES EN ESTUDIO	23
4.2.1. <i>Azorella pedunculata</i> (Spreng.) Mathias y Constance (Apiaceae).....	23
4.2.2. <i>Azorella aretioides</i> DC. (Apiaceae).	24
4.2.3. <i>Xenophyllum humile</i> (Kunth) V. A. Funk (Asteraceae).	25
4.3 DISEÑO EXPERIMENTAL	26
4.3.1. Efecto de las plantas en cojín sobre la riqueza, diversidad y cobertura de especies de plantas vasculares en un gradiente altitudinal.....	26
4.3.2. Interacción de los cojines con otras especies de la comunidad vegetal y su influencia en los rangos óptimos altitudinales de crecimiento.	28
4.3.3. Caracteres morfológicos de los cojines y su influencia local sobre la estructura de la comunidad.	29
4.3.4. Efecto de las especies de cojines sobre la temperatura del suelo.....	30
5. RESULTADOS	32

5.1. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD VEGETAL FUERA Y DENTRO DE COJINES A LO LARGO DEL GRADIENTE ALTITUDINAL.....	32
5.1.1. Efecto de <i>Azorella pedunculata</i> sobre el ensamblaje comunitario.	33
5.1.2. Efecto de <i>Azorella aretioides</i> sobre el ensamblaje comunitario.	36
5.1.3. Efecto de <i>Xenophyllum humile</i> sobre el ensamblaje comunitario.....	39
5.2. RELACIONES INTER-ESPECÍFICAS DE PLANTAS EN COJIN SOBRE EL ENSAMBLAJE COMUNITARIO.....	42
5.3. RELACIONES DE LOS COJINES CON OTRAS ESPECIES DE LA COMUNIDAD VEGETAL.....	44
5.4. DIFERENCIACIÓN DE LOS ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS ENTRE ESPECIES DE COJÍN Y POR EFECTO DE LA ALTITUD.....	45
5.5. EFECTO DE LOS COJINES EN LA TEMPERATURA DEL SUELO	47
6. DISCUSIÓN.....	49
6.1 PATRONES DE CAMBIO EN LA COMUNIDAD VEGETAL DEBIDO AL EFECTO DE LA ALTITUD Y LOS COJINES.....	49
6.2. INFLUENCIA DE LOS COJINES SOBRE EL CLIMA Y LA RELACIÓN DE LOS ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS SOBRE LA COMUNIDAD VEGETAL.	54
7. CONCLUSIONES	59
8. LITERATURA CITADA.....	61
9. FIGURAS.....	68
10. TABLAS	90
11. ANEXOS.....	97

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio. Ubicada en la parte occidental del volcán Antisana, dentro de la zona de amortiguamiento de la Reserva Ecológica Antisana en Napo-Ecuador.	69
Figura 2. <i>Azorella pedunculata</i> (Spreng.) Mathias y Constance (Apiaceae).....	70
Figura 3. <i>Azorella aretioides</i> DC. (Apiaceae).....	71
Figura 4. <i>Xenophyllum humile</i> (Kunth) V.A. Funk (Asteraceae).	72
Figura 5. Riqueza promedio (S), diversidad (<i>I-D</i>) y riqueza total (Chao 2) en las distintas situaciones de estudio en cada nivel altitudinal..	73
Figura 6. Cobertura de plantas vasculares, briófitos y líquenes en las distintas situaciones de estudio en cada nivel altitudinal.	74
Figura 7. Análisis de coordenadas principales de <i>A. pedunculata</i> vs. control en dos niveles altitudinales..	75
Figura 8. Intensidad de interacción (RII) de las tres especies de cojín evaluadas con otras especies de plantas vasculares.....	76
Figura 9. Análisis de coordenadas principales de <i>A. aretioides</i> vs. control en dos niveles altitudinales.	79
Figura 10. Análisis de coordenadas principales de <i>X. humile</i> vs. control en tres niveles altitudinales..	80
Figura 11. Análisis de coordenadas principales de <i>A. aretioides</i> vs. <i>A. pedunculata</i> y <i>X. humile</i>	81
Figura 12. Relación de los óptimos altitudinales (O_{ik}) en cojines y en unidades de control de las especies identificadas a lo largo del gradiente altitudinal.....	82
Figura 13. Óptimos (O_{ik}) y amplitud (A_{ik}) altitudinal de las especies que presentan registradas en más de una unidad de muestreo.	83

Figura 14. Atributos morfológicos evaluados en las tres especies de cojín a lo largo del gradiente altitudinal.....	84
Figura 15. Patrones de temperatura en cojines y suelo distribuidos en un gradiente altitudinal durante dos meses (31 de agosto del 2014- 22 de octubre del 2014) en el páramo del Antisana.....	85
Figura 16. Comparación de temperatura (grados centígrados), promedio, máxima y mínima y coeficiente de variación (CV%) de las situaciones de estudio dentro de cada nivel altitudinal durante 2 meses (31 de agosto del 2014- 22 de octubre del 2014) en el páramo del Antisana.....	87
Figura 17. Comparación de temperatura (grados centígrados), promedio, máxima y mínima y coeficiente de variación (CV%) de las situaciones de estudio distribuidos en su gradiente altitudinal durante 2 meses (desde el 31 de agosto del 2014 hasta el 22 de octubre del 2014) en el páramo del Antisana.	88
Figura 18. Curva de saturación de especies (SOBS) de los distintos niveles altitudinales estudiados en el páramo del Antisana.	89

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Niveles altitudinales y porcentaje de cobertura de las especies de cojines estudiados a lo largo del gradiente altitudinal, Volcán Antisana, Ecuador.....	91
Tabla 2. Diseño experimental empleados en el estudio.. ..	92
Tabla 3. Análisis comparativo de “grupos vegetales”, especies de plantas vasculares, riqueza y diversidad de las distintas situaciones de estudio en cinco altitudes.....	93
Tabla 4. Riqueza y diversidad de las distintas situaciones de estudio (cojín o suelo) en un gradiente altitudinal.....	94
Tabla 5. Atributos morfológicos evaluados de las distintas especies de cojín en cinco niveles altitudinales.	95
Tabla 6. Análisis comparativo de los caracteres morfológicos por especie de cojín y altitud.....	96

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Lista de especies registradas a lo largo del gradiente altitudinal.....	98
---	----

1. RESUMEN

En las zonas de alta montaña son comunes las interacciones positivas entre distintas especies. La Hipótesis del Gradiente de Estrés (HGS) propone que el balance entre la competencia y la facilitación se incline hacia una disminución de la intensidad de la competencia y un aumento en importancia de las interacciones positivas con el grado de estrés que las condiciones ambientales generan. Se ha reconocido que dentro del páramo las formas de vida en cojín actúan como ingenieros ecológicos modificando la estructura local de la comunidad y facilitando el establecimiento y crecimiento de otras especies en la medida en que aumenta la severidad ambiental. Esto puede tener particular importancia en escenarios de cambio climático global y es importante entender la forma en como la comunidad de cojines interviene en la colonización de nuevos suelos producto del retroceso de los glaciares.

En el presente trabajo se evaluó el efecto de las especies más abundantes de tres especies de cojines (*Azorella pedunculata*, *Azorella aretiodes* y *Xenophyllum humile*) a lo largo de un gradiente altitudinal, en cinco niveles desde los 4.460 hasta los 4.850 msnm, abarcando la zona de superpáramo y superpáramo desértico en el volcán Antisana, Ecuador. Se registró el porcentaje de cobertura de especies de plantas vasculares dentro y fuera de las distintas especies de cojín. Además se evaluó la temperatura del suelo en los cojines y atributos morfológicos asociados a su tamaño y grado de compactación para conocer el efecto de estas variables sobre la comunidad vegetal.

Acorde con lo planteado por la HGS, se encontró que los cojines compiten con las otras especies de plantas vasculares en las comunidades de las zonas más bajas, encontrándose una mayor diversidad y riqueza en el suelo libre del efecto de los cojines. Sin embargo el efecto negativo por parte de los cojines sobre las otras especies de la comunidad tiende a

disminuir en intensidad con la elevación hacia un efecto neutral. Además se observó que el número de especies facilitadas por las dos especies de cojines de *Azorella* estudiadas aumenta con la elevación y estas especies incrementan sus óptimos altitudinales y límites de distribución superior gracias a la presencia de cojines. En el caso de *X. humile* fue difícil evaluar su influencia sobre la comunidad debido a que al encontrarse en los niveles altitudinales superiores, donde la vegetación tiene una cobertura muy baja, hubiera sido necesario realizar un muestreo de mayor intensidad.

Por otro lado, se encontró que los cojines disminuyen las temperaturas del suelo principalmente en las zonas más bajas; el fuerte efecto negativo que tiene los cojines sobre la mayoría de las otras especies en estas zonas podría estar relacionado a las bajas temperaturas mínimas inducidas por los cojines. Además, es posible que el grado de compactación y el tamaño de los cojines estén relacionados directamente con la riqueza y diversidad que estos mantienen, al menos en el caso de *Azorella*: los cojines más pequeños y compactos de *A. aretioides* albergaron una diversidad y cobertura de plantas vasculares menor que los cojines más grandes de *A. pedunculata*, en donde la densidad de rosetas y hojas era menor.

Palabras clave: *Azorella aretioides*, *Azorella pedunculata*, cojines, facilitación, gradiente altitudinal, HGS, superpáramo, *Xenophyllum humile*.

2. ABSTRACT

In high mountain regions, positive interactions between species are common between different species. The Stress Gradient Hypothesis (SGH) proposes that the balance between competition and facilitation lean towards a decrease in the intensity of competition and increased importance of positive interactions, with the degree of stress that environmental conditions provide. It has been recognized that life forms like cushions, act as ecosystems engineers, modifying the local structure of communities facilitating the survival and growth of other species in proportion to the increase of environmental severity. This may be of particular importance under global climate change scenarios and it is important to understand how cushions are involved in the process of colonization of exposed areas, product of glacial retreat.

This study evaluated the effects of the three most abundant cushions species (*Azorella pedunculata*, *Azorella aretiodes* and *Xenophyllum humile*) along an altitudinal gradient from 4.460 up to 4.850 m encompassing superpáramo and desertic superpáramo area in the Antisana volcano, Ecuador. The vascular plant species coverage percentage was recorded inside and outside cushion species. In addition, soil temperature inside the cushions and outside of their influence and morphological attributes associated with their size and compaction were evaluated in order to analyze the effects of these variables on the plant community.

According to the SGH, it was found that cushions communities compete with other vascular plant species in the lower areas, showing greater diversity and richness in the open ground. However, the negative effect by the cushions with the other species in the community tends to decrease toward a neutral effect directly related to the elevation. Furthermore it was observed that the number of facilitated species by each species of

Azorella increases with elevation and these species have their altitudinal optimum distribution and higher limits due to the presence of cushions. In the case of *X. humile* is difficult to assess its impact on the community because it is at higher altitude levels where vegetation is sparsely distributed, and it is necessary to sample broader.

On the other hand it was found that cushions reduce soil temperatures, mainly in the lower elevations; the strong competitive effect of the cushions in these areas could be related to low minimum temperatures provided by the cushions, it is also possible that the degree of compaction and the size of the cushions are directly related to the richness and diversity that they have. At least in the case of *Azorella*: smaller and compact cushions of *A. aretioides* had a lower diversity and vascular plants coverage than cushions of *A. pedunculata* which are taller and have a low rosettes and leaves density.

Key Words: *Azorella aretioides*, *Azorella pedunculata*, cushions, elevation degree, facilitation, SGH, superpáramo, *Xenophyllum humile*.

3. INTRODUCCIÓN

3.1.1. La facilitación como interacción positiva inter específica en ambientes extremos

Dentro de las comunidades existe una compleja red de relaciones entre las distintas especies que las conforman. Dichas interacciones son capaces de moldear la estructura comunitaria y pueden modificar el tamaño poblacional, la aptitud e incluso la resistencia o resiliencia de una población ante algún evento fuera de lo común; se puede decir que estas interacciones son las fuerzas principales de la selección natural. Las interacciones entre especies son extremadamente variadas y complejas pero, en general, se pueden clasificar en competitivas, depredadoras y simbióticas (Curtis y Barnes, 2001).

Durante varios años se ha considerado a la competencia como una fuerza primordial en la determinación de la composición y la estructura de las comunidades (Curtis y Barnes, 2001) y una gran cantidad de ecólogos han trabajado en la importancia de la competencia, la depredación, los disturbios físicos y el estrés fisiológico como fuerzas motoras de las comunidades (Bruno *et al.*, 2003). Sin embargo varias investigaciones (Boucher, 1985; Bronstein, 1994; Satchowics, 2001) indican claramente que la influencia de interacciones positivas como la facilitación a nivel de poblaciones o comunidades es igual de importante que los otros factores mencionados.

Se puede definir a la facilitación como una relación positiva entre plantas, en la cual al menos una de las especies participantes se beneficia sin necesariamente afectar el crecimiento o desempeño de la otra. Este tipo de interacción es considerado como un tipo de mutualismo y generalmente ocurre cuando una de las plantas crea un ambiente local más favorable para otras especies (Bruno *et al.*, 2003), lo cual puede promover el crecimiento, la supervivencia o la reproducción de una o más especies beneficiadas; además se reconoce

que esta interacción es importante en procesos de sucesión ecológica (Bronstein, 2009). A esta capacidad de cambiar las condiciones ambientales y facilitar el reclutamiento de otras plantas de la comunidad se la conoce como “efecto nodriza” (Cavieres *et al.*, 2002). Sin embargo, según la hipótesis del gradiente de estrés propuesta por Bertness y Callaway (1994), el grado de estrés ambiental al cual están sometidas las especies puede modificar el balance neto de las interacciones de competencia o facilitación; en altitudes bajas, generalmente el grado de estrés, asociado a la temperatura es menor y la competencia puede ser el tipo de interacción dominante, mientras que cuando aumenta la altitud y las temperaturas son más drásticas las interacciones entre especies pudieran ser predominantemente positivas. Sin embargo factores limitantes como la baja disponibilidad de nutrientes o humedad en el suelo pueden aumentar la condición de estrés en zonas más bajas (Anthelme *et al.*, 2012) aumentando las interacciones positivas, independientemente de la elevación.

3.1.2. Los cojines como ingenieros ecosistémicos en los ambientes de alta montaña.

Dentro de los páramos una de las formas de vida más comunes son los cojines y es conocido que constituyen uno de los planes de crecimiento o estrategias adaptativas más exitosas en ambientes extremos de alta montaña (Cavieres *et al.*, 2005). Los cojines son capaces de generar microambientes particulares dentro de ellos, por lo cual se los considera como especies ingenieras del ecosistema (Badano y Cavieres, 2006). En algunos casos, pueden mantener temperaturas promedio más altas y una mayor humedad disponible en el suelo, además de proveer nutrientes disponibles como fósforo, nitrógeno y potasio (Almeida *et al.*, 2012; Arroyo y Cavieres, 2003; Cavieres *et al.*, 2005; Cavieres *et al.*, 2002). Todo esto se vincula a la generación de un “efecto nodriza” para el reclutamiento de otras especies de la comunidad (Anthelme y Dangles, 2012; Cavieres *et al.*, 2005; Cavieres *et al.*, 2002).

En este contexto la facilitación proporcionada por los cojines interviene en la aptitud de los individuos, la distribución de las poblaciones y su tasa de crecimiento, la diversidad y composición de especies, lo que a su vez se traduce en modificaciones a escala de paisaje y en la dinámica de las comunidades (Bruno *et al.*, 2003). Esta característica de los cojines puede permitir expandir el rango altitudinal de distribución y nicho climático de algunas especies, incluso el de especies introducidas las cuales pueden competir con las especies nativas (Cavieres *et al.*, 2005).

3.1.3 Situación geográfica y ambiental de los páramos y su respuesta frente al cambio climático.

Los páramos son una formación ecológica representativa de los Andes Septentrionales, y generalmente se encuentran entre los 3.200 y 4.700 msnm, sobre el límite de los bosques andinos y por debajo del límite nival (Lauer, 1979). Los páramos sudamericanos se extienden a través de la cordillera de los Andes, desde la Sierra Nevada en Santa Marta en Colombia y en la Cordillera de Mérida en Venezuela, hasta Perú en la depresión de Huancabamba seis grados al sur (Cuesta *et al.*, 2012; Vásconez *et al.*, 2006). En el Ecuador, el páramo cubre alrededor de 1'843.477 ha es decir aproximadamente el 7% del territorio nacional (Beltrán *et al.*, 2009) y es el país que más páramos tiene con respecto a su extensión total.

Los ambientes de alta montaña cercanos al límite nival, como los que se encuentran en los páramos de los altos Andes ecuatorianos, son conocidos por sus severas condiciones para mantener la vida. En estos ambientes las plantas deben enfrentar la alternancia diaria de bajas y altas temperaturas, altos niveles de radiación y baja disponibilidad de nutrientes, entre otros factores ambientales y bióticos que dificultan a las plantas el poder colonizar estos hábitats. Bajo este contexto las interacciones positivas entre especies pudieran cobrar

particular importancia, y varios estudios han demostrado que la facilitación es común en estos ambientes de alta montaña tanto en los trópicos como en latitudes más templadas (Anthelme *et al.*, 2014; Anthelme y Dangles, 2012; Arroyo y Cavieres, 2003; Cáceres *et al.*, 2015; Cavieres *et al.*, 2008; Cavieres *et al.*, 2002; Ramírez *et al.*, 2015).

La fisionomía de los páramos está caracterizada por la presencia de gramíneas, arbustos esclerófilos, hierbas en cojín, hierbas postradas y rosetas acaulescentes. En el Ecuador el rango altitudinal de distribución de este ecosistema va desde los 3.500 msnm (esto está sobre el límite superior de los bosques Andinos) hasta los 4.800 msnm (que está bajo el límite inferior de la nieve). A su vez, el páramo puede ser dividido en tres zonas altitudinales: subpáramo, páramo herbáceo (páramo propiamente dicho) y superpáramo (Sklenář, 2006). Esto hace que la composición de especies y la fisionomía a lo largo del gradiente altitudinal cambien desde una comunidad con presencia de arbustos, incluso árboles, desde los 3.500 msnm, hasta un sistema con una menor cobertura vegetal y especies características del límite donde crecen las plantas. En el Ecuador, las gramíneas en macolla típicas del páramo herbáceo declinan en abundancia cerca de los 4.000 y 4.100 msnm y son remplazadas como forma de crecimiento dominante por otras formas de crecimiento (ej. cojines, gramíneas dispersas, rosetas acaules) a partir de esta altitud (Sklenář y Ramsay, 2001).

En un escenario donde el cambio climático y el incremento de la temperatura global influyen en los patrones de temperatura y precipitación locales, se esperan diversos efectos del clima sobre la vegetación de alta montaña (Gottfried *et al.*, 1998; Grabherr *et al.*, 2010). Uno de estos podría ser la generación de comunidades nóveles, lo cual afectaría considerablemente el funcionamiento de los ecosistemas andinos (Cuesta *et al.*, 2013). También se asume que la mayoría de plantas de alta montaña son sensible a los cambios de

temperatura, lo que pudiera provocar una rápida migración de las plantas hacia altitudes más elevadas (Cannone *et al.*, 2007; Lenoir *et al.*, 2008; Pauli *et al.*, 2012).

Bajo este contexto es importante conocer el efecto que las especies nodrizas tienen sobre la estructura y el ensamblaje de las comunidades vegetales en los ecosistemas de los altos Andes tropicales. Esto pudiera ser particularmente importante en escenarios de cambio climático global, ya que cambios en el balance entre la competencia y la facilitación inducidos por la presencia de ingenieros ecosistémicos pudiera contribuir a inducir la generación de nuevas comunidades vegetales dentro de los páramos. Por esta razón el presente estudio servirá como línea base, dentro de un proyecto a largo plazo, para el monitoreo del papel de los mecanismos de interacciones planta-planta en escenarios de cambio climático, y pretende dilucidar las diferencias existentes entre las especies más comunes de cojines (interpretadas como ingenieros ecosistémicos), analizando su influencia sobre las condiciones micro-ambientales, la diversidad y estructura de las comunidades del superpáramo, en un gradiente altitudinal en el volcán Antisana, Ecuador.

3.2. OBJETIVOS

3.2.1 OBJETIVO GENERAL

Determinar el efecto que especies dominantes de cojines tienen sobre las condiciones micro-ambientales y la estructura de la vegetación, en el superpáramo del volcán Antisana a lo largo de un gradiente altitudinal.

3.2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Comparar la estructura de la comunidad vegetal, la riqueza, diversidad y la cobertura de líquenes, briófitos, y a mayor detalle, especies de plantas vasculares que se establecen dentro de cojines y fuera de estos a diferentes niveles altitudinales.
- Analizar si existen especies cuyo rango de distribución se extienda a altitudes superiores debido al efecto nodriza proporcionado por los cojines.
- Determinar si existen diferencias morfológicas entre las distintas especies de cojines, que puedan ser asociadas a su influencia sobre la riqueza y estructura local de la comunidad vegetal.
- Comparar la temperatura superficial del suelo dentro y fuera de las distintas especies de cojines a lo largo del gradiente altitudinal.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. ÁREA DE ESTUDIO

El volcán Antisana se encuentra en la cordillera Oriental del Ecuador, a unos 50 kilómetros al sureste de Quito y forman parte de la Reserva Ecológica Antisana ubicada en las provincias de Napo y Pichincha (Hall *et al.*, 2012). Comprende los bosques andinos y páramos localizados en las planicies y estribaciones del volcán del mismo nombre (BirdLife International, 2015) el cual tiene una elevación de 5.785 msnm, y es uno de los volcanes más altos del Ecuador (Bourdon *et al.*, 2002).

La zona alta de esta reserva se encuentra localizada 55 km al sureste de Quito y comprende un vasto páramo en la Cordillera Oriental de los Andes. Esta zona está caracterizada por la presencia del páramo arbustivo y de cojines, el cual se encuentra desde los 4.000 a 4.500 msnm. El páramo arbustivo es dominado por arbustos esclerófilos, como *Loricaria* y *Chuquiraga*, y cojines, en particular especies de *Azorella*, *Plantago* y *Werneria*. En altitudes superiores a los 4.500 msnm se encuentra el superpáramo desértico donde la cobertura vegetal es escasa, las plantas crecen en pequeños parches aislados, y sólo en un suelo estabilizado puede desarrollarse la vegetación de una mejor manera. El número de especies y su cobertura disminuye rápidamente con la altitud, y sólo pocos taxones se mantienen hasta el borde de la nieve (Sklenář y Jørgensen, 1999). La fauna silvestre es abundante, existiendo poblaciones importantes de varias especies en peligro de extinción en el Ecuador como el cóndor andino, el oso de anteojos y la danta o tapir de montaña.

El presente estudio se realizó en las faldas occidentales del Volcán Antisana, desde las inmediaciones de la laguna de Santa Lucía a 4.400 msnm, hasta el límite inferior de la nieve por debajo del Glaciar 14 a 4.900 msnm en las coordenadas 0° 28' 46.452" S y 78° 9' 30.1674" O (Figura 1).

4.2. ESPECIES EN ESTUDIO

Con la finalidad de determinar las especies de cojines más abundantes en la zona, se realizó una visita al lugar, previa al estudio, donde se identificaron las especies de cojines más representativas utilizando el método de la línea-intercepción propuesto por Greig-Smith (1983), con el cual se evaluó el porcentaje de cobertura de las especies de cojines presentes en cada sitio o nivel altitudinal (Tabla 1). Esto nos permitió establecer que existe un recambio de las especies de cojines presentes en la zona de estudio. Las especies escogidas, por ser las más abundantes en cada sitio fueron: *Azorella aretioides*, *Azorella pedunculata* y *Xenophyllum humile*.

Por otro lado se realizó un corte longitudinal a un individuo de cada especie de cojín, con la finalidad de poder describir de una mejor manera la estructura interna de los mismos; no se realizaron repeticiones ni análisis estadísticos de esto, ya que esta es una técnica destructiva. Esto nos permitió describir de una mejor manera a cada especie y comprender el funcionamiento interno de las mismas.

4.2.1. *Azorella pedunculata* (Spreng.) Mathias y Constance (Apiaceae).

Azorella pedunculata es una especie de páramo, distribuida desde el sur de Colombia hasta Ecuador, desde los 2.000 hasta los 4.500 msnm (Jørgensen y León-Yáñez, 1999). En la zona de estudio se la encontró entre los 4.400 hasta los 4.560 msnm. Son hierbas perenes bajas, dispuestas en cojines o tapetes compactos glabros y grandes de hasta 2 m de diámetro. Posee hojas simples alternas, amontonadas al final de las ramas, de hasta 1 cm de largo, son muy duras y brillantes, tienen el ápice profundamente partido en 3 a 5 lóbulos espinosos. La inflorescencia está compuesta por umbelas simples, pequeñas y pedunculadas de menos de 1 cm y contienen hasta 20 flores. Las flores son diminutas, miden 3 mm de largo, son de color verde amarillento (Ulloa *et al.*, 2004).

La estructura interna del cojín (Figura 2) generalmente se encuentra formada por uno o varios individuos provenientes de una raíz axonomorfa a partir de la cual se forman múltiples ramificaciones de aproximadamente $2,2 \pm 0,5$ cm de diámetro, estas ramificaciones almacenan hojas muertas dispuestas verticiladamente a lo largo de las ramas (característica que le permite albergar gran cantidad de materia orgánica en el interior del cojín) y tiene la presencia de hojas vivas en la parte superior, aproximadamente 2 cm debajo de la superficie.

4.2.2. *Azorella aretioides* DC. (Apiaceae).

Se encuentra distribuida en Ecuador y Colombia desde los 3.500 hasta los 4.750 msnm (Luteyn, 1999), y en la zona de estudio se encuentra desde los 4.400 hasta los 4.560 msnm. Son hierbas perenes glabras que forman cojines gigantes semiesféricos siempre verdes y compactos (Anthelme *et al.*, 2012). Sus hojas son pequeñas y coriáceas, simples y alternas, 3-lobuladas y se encuentran distribuidas en rosetas provenientes de ramificaciones muy apretadas las cuales se originan de una misma raíz axonomorfa (Kleir y Rundel, 2009). Sus inflorescencias son umbelas simples generalmente sésiles, formadas por flores con los lóbulos del cáliz obsoletos y pétalos de color blanco-verdoso a amarillo. En su interior, el cojín está formado por uno o varios individuos de su misma especie, y al igual que *A. pedunculata*, posee muchas ramificaciones con sus hojas dispuestas verticiladamente. Sin embargo existe una menor densidad de hojas muertas en su interior, por lo cual el cojín es más compacto y su ramas más angostas, de aproximadamente $0,63 \pm 0,2$ cm de diámetro, por otro lado estas ramificaciones suelen ser muy largas, lo cual le confiere al cojín la forma abultada semiesférica característica del mismo (Figura 3).

4.2.3. *Xenophyllum humile* (Kunth) V. A. Funk (Asteraceae).

Es una especie que forma cojines muy conspicuos en los altos Andes desde Colombia hasta el norte de Perú, con una pequeña localidad en el norte de Bolivia; su rango altitudinal en el país va desde los 4.000 hasta los 4.800 msnm y es la especie de superpáramo más común de la comunidad vegetal; en la zona de estudio se la registró desde los 4.650 hasta los 4.850 msnm. Son hierbas perennes con rizomas, en pequeños grupos formando cojines de tamaño variable, de acuerdo al ambiente o a la edad del cojín (Sklenář, 2007); pueden llegar a medir hasta un metro de diámetro. Presentan hojas simples, numerosas, dispuestas en rosetas basales, de hasta 1,5 cm de largo. Las inflorescencias son capítulos solitarios sésiles, heterógamos, radiados de hasta 1 cm de diámetro. Las flores son de dos tipos: las del radio (± 12) son irregulares y presentan una corola ligulada blanca a rosada, las flores del disco (± 25) son cortas y con una corola tubular de color amarillo. (Ulloa *et al.*, 2004). En su interior, la estructura del cojín (Figura 4) de igual manera que las especies descritas anteriormente, esta compuesta de uno o varios individuos con raíces axonomorfas, de las cuales se desprenden múltiples ramificaciones alargadas de aproximadamente $1,3 \pm 0,5$ cm de diámetro con hojas dispuestas verticiladamente; sin embargo, a diferencia de las especies de *Azorella*, este cojín mantiene en su interior gran cantidad de suelo lo cual le ayuda a mantener su forma semiesférica, a diferencia de *A. aretioides* la cual debe su forma a las ramificaciones muy largas que almacena en su interior.

4.3 DISEÑO EXPERIMENTAL

4.3.1. Efecto de las plantas en cojín sobre la riqueza, diversidad y cobertura de especies de plantas vasculares en un gradiente altitudinal.

El estudio se realizó a lo largo de un gradiente altitudinal en cinco sitio o niveles altitudinales desde los 4.400 hasta los 4.860 msnm, con una distancia aproximada de 100 m de altitud entre cada sitio (Tabla 1). Se utilizó el método propuesto por Badano y Cavieres (2006), el cual consiste en la utilización de un aro de 30 cm de diámetro que se sobrepuso en el centro de un cojín que tengan más de 40 cm de diámetro, y se estimó visualmente la cobertura de briófitos, líquenes y plantas vasculares a nivel de grupo y a mayor detalles se estimó la cobertura de cada especie de planta vascular dentro del aro. Además se registraron todas las especies presentes en toda la almohadilla. Dentro de cada nivel altitudinal se analizaron 30 cojines de cada especie y 30 unidades de control, que corresponden a unidades que no tengan la influencia de los cojines (en sitios seleccionados al azar fuera de los mismos).

Como factores de estudio se definieron: a) la situación de estudio (control vs. dentro de los cojines); b) las especies de cojines que actúan como potenciales especies nodrizas o fundacionales; y c) la altitud de los sitios a lo largo del gradiente de elevación. Como variables respuesta a ser analizadas están: riqueza y diversidad de especies, cobertura de cada tipos de superficies vivas (líquenes, briófitos y plantas vasculares) y cobertura de las especies de plantas vasculares fuera y dentro de los cojines.

Debido a que no existe ortogonalidad en el diseño (debido al recambio de las especies de cojín con el incremento altitudinal) se realizaron seis análisis de varianza para conocer el efecto de la altitud y de la especie de cojín sobre las variables respuesta. Los modelos de los análisis se encuentran en la Tabla 2.

Los análisis de varianza se realizaron utilizando el software PRIMER vr. 6, el cual utiliza PERMANOVA (Anderson *et al.*, 2008), un análisis equivalente al ANOVA (Análisis de Varianza paramétrico), pero que crea su propia distribución de la F basándose en la permutación de los datos observados. Esto elimina el requerimiento de normalidad para los datos (la falta de normalidad de los datos puede causar errores importantes en análisis con más de un factor). Además se realizaron análisis de ordenamientos sobre la matriz de cobertura de cada especie y la matriz de cobertura de cada grupo vegetal, en las unidades de muestreo (micro-parcelas circulares). A partir de estas matrices se calculó la matriz de distancias florísticas entre las unidades de muestreo utilizando el índice de Bray-Curtis. La matriz de distancias florísticas fue analizada entonces utilizando un análisis de Coordenadas Principales, PCO (Clarke y Gorley, 2006). Esto nos permitió visualizar de manera integrada las diferencias existentes entre la estructura de la vegetación en las distintas unidades de estudio, así como visualizar cuáles son las especies que responden de forma más clara a la presencia local de los cojines. Al gráfico proveniente de este análisis se lo relacionó con un gráfico de vectores proveniente de la correlación mediante el índice de Pearson con los datos de cobertura transformados a su raíz cuadrada, para determinar, con un índice igual o superior a 0,6, cuáles son las especies más relacionadas a cada situación de estudio y/o altitud. Además un análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) fue utilizado para determinar cuáles son las especies con mayor abundancia y representatividad en cada altitud y/o situación de estudio.

Además de los análisis de varianza se calculó la diversidad mediante el índice de Simpson invertido ($1-D$), la riqueza promedio por unidad de muestreo, la riqueza total estimada mediante el índice no paramétrico Chao 2 y el porcentaje de cobertura de cada especie vascular y tipos de superficies vivas (plantas vasculares, líquenes, musgos), para cada situación de estudio por cada altitud, con la finalidad de describir de una mejor manera la

situación de cada especie de cojín en cada nivel altitudinal. Con estos datos se realizaron matrices de distancias euclidianas entre unidades de muestreo, las cuales también fueron analizadas de la misma manera que la cobertura de especies de plantas vasculares utilizando PERMANOVA.

4.3.2. Interacción de los cojines con otras especies de la comunidad vegetal y su influencia en los rangos óptimos altitudinales de crecimiento.

El grado de interacción espacial de dos especies de la comunidad, en este caso la interacción de las distintas especies de cojín con el resto de especies de la comunidad de plantas vasculares, puede tener tres comportamientos: positivo (interpretada como facilitación), neutral o negativo (interpretada como competencia). Se aplicó el Índice de Intensidad de Interacción Relativa (RII) desarrollado por Armas *et al.* (2004); donde se considera al tipo de interacción como positiva cuando el RII y límite de confianza inferior presenta valores superiores a cero, neutral cuando el intervalo de confianza del RII contempla a cero y como negativa cuando el RII y límite de confianza superior presenta valores inferiores a cero. El cálculo del índice se lo realizó mediante la siguiente ecuación:

$$RII = \frac{B_w - B_0}{B_w + B_0}$$

Donde B_w corresponde a la biomasa observada de una especie X al interactuar con otra planta. En este caso, adaptamos el índice para utilizar el porcentaje de cobertura de la especie X cuando crece dentro de cojines; y B_0 es la biomasa observada de la especie X cuando crece sin la influencia de otra planta (en este estudio el porcentaje de cobertura de dicha especie cuando crece en las unidades de control, libre de cojines). Los índices de interacción fueron calculados para cada especie de cojín en los cinco niveles altitudinales estudiados.

Con la finalidad de conocer el efecto que tienen las plantas en cojín sobre el rango de distribución del resto de especies de la comunidad vegetal se utilizó el método de los promedios ponderados (Fariñas, 1996), para calcular el óptimo altitudinal y rango de distribución altitudinal de todas las especies registradas en más de una unidad de muestreo a lo largo del gradiente altitudinal, bajo las dos situaciones de estudio: dentro y fuera de los cojines. El óptimo altitudinal (O_{ik}) se lo calculó mediante la siguiente ecuación:

$$O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^n Af_{ij}V_{kj}}{\sum_{j=1}^n Af_{ij}}$$

En donde Af_{ij} corresponde a la cobertura de cada especie i en cada unidad de muestreo j , V_{kj} representa el valor de la variable ambiental k (en este caso altitud) en la unidad de muestreo j , y n es el número total de unidades de muestreo en los cinco bloques.

La amplitud en la distribución altitudinal de cada especie (A_{ik}) se estimó por medio de la distribución estándar ponderada descrita a continuación:

$$A_{ik} = \sqrt{\frac{\sum_{j=1}^n Af_{ij}(V_{kj}-O_{ik})^2}{\sum_{j=1}^n Af_{ij}}}$$

4.3.3. Caracteres morfológicos de los cojines y su influencia local sobre la estructura de la comunidad.

Para determinar el tamaño de los individuos pertenecientes a las poblaciones de cojines de cada especie, se registró el largo, ancho y altura de 40 individuos por especie y por altitud. Por otro lado se registraron los datos de la densidad de rosetas y densidad de hojas de las distintas especies de cojín; estos parámetros están relacionados con el grado de compactación y dureza de la superficie del cojín y pudieran a su vez influenciar la aptitud de las diferentes especies de cojines como facilitadoras (ver Schôb *et al.*, 2013). Estos

atributos morfológicos fueron evaluados de la siguiente manera: la densidad de rosetas se determinó utilizando un marco de 25 cm² colocado al azar sobre la superficie de la almohadilla donde se contaron el número de rosetas dentro de este. Así mismo, se contaron el número de hojas dentro de seis rosetas. De esta manera, la densidad de hojas sobre la superficie del cojín se estimó multiplicando el número promedio de hojas por roseta por la densidad de rosetas. Estos caracteres morfológicos, además del área y altura de la almohadilla, fueron medidos en 10 de los 30 cojines en los cuales se evaluó la cobertura de las especies. Estas variables fueron normalizadas y analizadas utilizando PERMANOVA para ver el efecto de la altitud en una misma especie y para comparar entre las especies de cojines que habitan en un mismo nivel altitudinal.

4.3.4. Efecto de las especies de cojines sobre la temperatura del suelo

Se registró la temperatura del suelo en las distintas situaciones de estudio. Para esto, se instalaron 60 sensores climáticos iButtons Thermochron® modelo DS1921G, los mismos que tienen una precisión de ± 1 °C en un rango de temperaturas desde -30 °C hasta 70 °C con un incremento de temperatura de 0.5 °C. Estos fueron distribuidos de la siguiente manera: en cada nivel altitudinal se enterraron los sensores a 5 cm de profundidad dentro de cinco individuos de cada especie de cojín y cinco en zonas libres del efecto de los cojines. Los datos de temperatura fueron registrados cada hora por un lapso de dos meses comprendidos desde 31 de agosto al 22 de octubre del 2014.

Se calculó el promedio de las cinco repeticiones de cada uno de los registros temporales de temperatura (hora y día), para cada situación de estudio en cada altitud. Estos datos se analizaron mediante el método no paramétrico de Wilcoxon (similar a *T*-student dependiente, pero no requiere de los supuestos de normalidad y/o homoelasticidad) entre las distintas situaciones de estudio presentes en cada nivel altitudinal. Además se calculó la

temperatura promedio, las máximas y mínimas promedio y el coeficiente de variación promedio de las temperaturas diarias, de todo el periodo analizado. Con esto se realizaron PERMANOVAS sobre las matrices de similitud de unidades de muestreo, provenientes de distancias euclidianas, para cada parámetro analizado, con la finalidad de detectar diferencias entre las distintas situaciones de estudio en cada nivel altitudinal y las diferencias dentro de cada especie de cojín debido al efecto de la elevación.

5. RESULTADOS

5.1. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD VEGETAL FUERA Y DENTRO DE COJINES A LO LARGO DEL GRADIENTE ALTITUDINAL.

La estructura de la comunidad a lo largo del gradiente altitudinal varió significativamente ($p(\text{perm}) < 0,001$), independientemente de la situación de estudio (control vs. especie de cojín) (Tabla 3, modelo A), presentando una relación inversa de la altitud con la diversidad y la riqueza (Tabla 4). Esto fue acompañado por una disminución de la cobertura de la vegetación con el incremento altitudinal. En la altitud más baja a 4.460 msnm se evidenció una alta cobertura de plantas vasculares, siendo esta la cobertura dominante hasta la altitud tres a 4.650 msnm; a partir de este nivel altitudinal, correspondiente al ecotono entre el superpáramo y superpáramo desértico, se observó un cambio drástico en el número de especies y la cobertura de la vegetación sobre el suelo, disminuyendo la riqueza y aumentando el suelo descubierto. En la altitud cuatro a 4.750 msnm se encontró una cobertura intermedia de plantas vasculares y suelo desnudo, y a 4.850 msnm se evidenció la dominancia absoluta de este último sustrato.

Estas tendencias en los patrones de vegetación están relacionadas con el efecto de las interacciones de las plantas en cojín con otras especies y su influencia en la estructura de la comunidad, por lo cual se evidenciaron dos rangos altitudinales con sus propios patrones de interacción entre cojines y especies de plantas vasculares. El primer rango abarcó los tres niveles altitudinales más bajos 4.460, 4.560 y 4.650 msnm, y un segundo rango fue desde los 4.750 msnm hasta los 4.850 msnm, donde la riqueza y la diversidad disminuyeron drásticamente.

Varios parámetros fueron evaluados para visualizar los cambios en la estructura de la comunidad (Figura 5, Tabla 4). Estos parámetros fueron: diversidad, riqueza total estimada

(Chao 2) en cada nivel altitudinal y riqueza promedio por micro-parcela circular (S). Comparando estos parámetros a lo largo del gradiente altitudinal los valores fueron superiores en el suelo libre de cojines (control) en las dos altitudes más bajas (4.460 y 4.560 msnm). A partir de los 4.650 msnm la diversidad y riqueza promedio (S) fue similar en los cojines y en las unidades de control, sin embargo la riqueza total (Chao 2) fue mayor en el control hasta los 4.750 msnm. También se comparó la estructura de la comunidad vegetal, utilizando la cobertura de los distintos tipos de superficies vivas (plantas vasculares, briófitos y líquenes) (Figura 6) y a mayor detalle la cobertura de las distintas especies de plantas vasculares asociadas a cada situación de estudio (control vs. cojines) y nivel altitudinal. Los análisis de variancia (PERMANOVA) permitieron detectar diferencias altamente significativas (Tabla 3: modelo A) para todas las fuentes de variación, que fueron: la situación de estudio (cojín vs. control), los niveles altitudinales y la interacción de los dos factores sobre la riqueza promedio (S), ($p(\text{perm}) < 0,001$), diversidad ($p(\text{perm}) < 0,001$), la cobertura de los tipos de superficies vivas (líquenes, briófitos y plantas vasculares) ($p(\text{perm}) < 0,001$) y la cobertura de especies de plantas vasculares ($p(\text{perm}) < 0,001$).

5.1.1. Efecto de *Azorella pedunculata* sobre el ensamblaje comunitario.

Esta especie fue registrada en los dos niveles altitudinales más bajos y fue la única especie de cojín a 4.450 msnm mientras que a 4.560 msnm coexiste con *A. aretioides*. Al analizar únicamente la vegetación relacionada al cojín se registraron diferencias entre los dos niveles altitudinales, reflejadas con una diversidad similar ($I-D_{4.460} = 0,6 \pm 0,2$; $I-D_{4.560} = 0,6 \pm 0,2$; $p(\text{perm}) > 0,05$) en los dos sitios, sin embargo tras analizar la riqueza, existió una mayor riqueza total (Chao 2) en la altitud dos ($Chao\ 2_{4.460} = 32$; $Chao\ 2_{4.560} = 37$) pero e el número de especies presentes por unidad de muestra (S) fue mayor en la altitud uno

($S_{4.460} = 5 \pm 2$; $S_{4.560} = 4 \pm 2$; $p(\text{perm}) < 0,001$). Esto indica que esta especie, en su nivel altitudinal más alto, a pesar de albergar un número menor de especies por cojín, en conjunto pueden albergar un mayor número de especies (Figura 5, Tabla 4).

Al analizar la cobertura de los tipos de superficies vivas (líquenes, briófitos y plantas vasculares) no se encontró diferencias significativas por efecto altitudinal ($p(\text{perm}) > 0,05$), a diferencia de la cobertura de especies de plantas vasculares que presentó diferencias entre las dos altitudes. En el PCO (Figura 7A) se evidenció la separación de las unidades de *Azorella pedunculata*, por efecto altitudinal ($p(\text{perm}) < 0,001$) en el eje de coordenadas principales 1 (23% de la variación total), y se identificó a *Baccharis caespitosa* (Ruiz y Pav.) Pers. (SIMPER = 28%), *Festuca chimborazensis* E.B. Alexeev (SIMPER = 15%), *Valeriana rigida* Ruiz y Pav. (SIMPER = 15%), *Werneria nubigena* Kunth (SIMPER = 11%), *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt (SIMPER = 6%), *Geranium harveyi* Briq. (SIMPER = 4%), *Halenia* sp. 1 (SIMPER = 4%), *Poa cucullata* Hack. (SIMPER = 3%) y *Chuquiraga jussieui* J.F. Gmel. (SIMPER = 3%) como las especies más abundantes sobre *A. pedunculata* a 4.460 msnm; mientras que a 4.560 msnm se encontró a *T. spicatum* (SIMPER = 46%), *F. chimborazensis* (SIMPER = 16%), *Lucilia kunthiana* (DC.) Zardini (SIMPER = 13%), *B. caespitosa* (SIMPER = 7%), *W. nubigena* (SIMPER = 6%) y *V. rigida* (SIMPER = 3%) como las especies más abundantes. Por otro lado se encontró que las especies con relación positiva con el cojín fueron: *G. harveyi* (RII = 1 ± 0) y *B. caespitosa* (RII = $0,5 \pm 0,3$) a 4.460 msnm, y *C. jussieui* (RII = 1 ± 0), *Lasiocephalus ovatus* Schldl. (RII = 1 ± 0), *Oreomyrrhis andicola* (Kunth) Endl. ex Hook. f. (RII = 1 ± 0) y *P. cucullata* (RII = 1 ± 0) a 4.560 msnm (Figura 8A).

Comparando el efecto que *A. pedunculata* tiene sobre el ensamblaje comunitario respecto a las unidades de control se detectaron diferencias significativas en la riqueza, diversidad y en la cobertura de los tipos de superficies vivas y de especies de plantas vasculares (Tabla

3: modelo B) entre las dos situaciones de estudio (*A. pedunculata* vs. control); y únicamente se encontraron diferencias significativas sobre la riqueza al evaluar la interacción de la altitud con la situación de estudio como fuente de variación (Tabla 3: modelo B). Se observó una mayor diversidad ($I-D_C = 0,8 \pm 0,1$; $I-D_{AP} = 0,6 \pm 0,2$; $p(\text{perm}) < 0,001$), riqueza promedio ($S_C = 10 \pm 3$; $S_{AP} = 5 \pm 2$; $p(\text{perm}) < 0,001$) y riqueza total ($Chao\ 2_C = 35$; $Chao\ 2_{AP} = 32$) en las unidades de control en las dos altitudes (Figura 5, Tabla 4). Analizando la composición de la comunidad en la cobertura de los tipos de superficies vivas (Figura 6) en la altitud más baja (4.460 msnm), existió una mayor cobertura de plantas vasculares ($Cob_C = 65\%$; $Cob_{AP} = 42\%$; $p(\text{perm}) < 0,001$) y briófitos ($Cob_C = 3\%$; $Cob_{AP} = 0\%$; $p(\text{perm}) < 0,001$) en las unidades de control, y a 4.560 msnm existió una mayor cobertura de plantas vasculares ($Cob_C = 80\%$; $Cob_{AP} = 47\%$; $p(\text{perm}) < 0,001$) en las mismas unidades.

El análisis PCO (Figura 8B) permitió distinguir una separación altamente significativa ($p(\text{perm}) < 0,001$) de las situaciones de estudio en el eje de coordenadas principales 2 (13,4% de la variación total) y muestra a *Trisetum spicatum* (SIMPER = 28%), *Baccharis caepitosa* (SIMPER = 16%), *Festuca chimborazensis* (SIMPER = 16%), *Valeriana rigida* (SIMPER = 9%), *Werneria nubigena* (SIMPER = 8%), *Lucilia kunthiana* (SIMPER = 7%), *Chuquiraga. jussieui* (SIMPER = 5%), *Halenia* sp. 1 (SIMPER = 2%) y *Poa cucullata* (SIMPER = 2%) como las especies más abundantes sobre los cojines mientras que *T. spicatum* (SIMPER = 23%), *F. chimborazensis* (SIMPER = 14%), *V. rigida* (SIMPER = 10%), *Lupinus microphyllus* Desr. (SIMPER = 9%), *W. nubigena* (SIMPER = 7%), *Plantago sericea* Ruiz y Pav. (SIMPER = 6%), *Agrostis breviculmis* Hitchc. (SIMPER = 5%), *Geranium humboldtii* Willd. ex Spreng. (SIMPER = 5%), *L. kunthiana* (SIMPER = 4%), *Hypochaeris sessiliflora* Kunth (SIMPER = 2%), *Halenia* sp. 1 (SIMPER = 2%) y *Cerastium imbricatum* Kunth (SIMPER = 2%) fueron las especies más abundantes en las

unidades de control, además se encontró que *Lachemilla orbiculata* (Ruiz y Pav.) Rydb. (RII = -1 ± 0) y *Carex pygmaea* Boeckeler (RII = -1 ± 0) crecen exclusivamente en suelo.

Al evaluar el efecto neto de las interacciones de *Azorella pedunculata* con otras especies de la comunidad vegetal, se registró que en su nivel altitudinal más bajo (4.460 msnm) la competencia fue la interacción predominante (Figura 8A): 19 de las 35 especies registradas tuvieron relación negativa, 13 neutral y dos especies fueron facilitadas. Sin embargo a 4.560 msnm *A. pedunculata* tuvo un efecto neutral (Figura 8B): 12 de las 27 especies registradas tuvieron interacción neutral, 11 compitieron y solo cuatro fueron facilitadas.

5.1.2. Efecto de *Azorella aretioides* sobre el ensamblaje comunitario.

Esta especie se encontró en el segundo y tercer nivel altitudinal a 4.560 msnm y 4.650 msnm, y coexiste con *A. pedunculata* a 4.560 msnm y con *X. humile* a 4.650 msnm. Al evaluar los cambios por efecto de la altitud, únicamente en la vegetación asociada al cojín, se evidenció un incremento de la diversidad ($I-D_{4.560} = 0,3 \pm 0,2$; $I-D_{4.650} = 0,5 \pm 0,3$; $p(\text{perm}) < 0,01$), riqueza total estimada ($Chao\ 2_{4.560} = 21$; $Chao\ 2_{4.650} = 22$) y riqueza promedio ($S_{4.560} = 2 \pm 1$; $S_{4.650} = 3 \pm 2$; $p(\text{perm}) < 0,01$) con el incremento altitudinal (Figura 5, Tabla 4); además la cobertura de especies de plantas vasculares ($p(\text{perm}) < 0,01$) y la cobertura de los tipos de superficies vivas ($p(\text{perm}) < 0,05$) varió significativamente entre las dos altitudes representado por una mayor cobertura de plantas vasculares ($Cob_{4.560} = 19\%$; $Cob_{4.650} = 24\%$; $p(\text{perm}) < 0,05$) y líquenes ($Cob_{4.560} = 0\%$; $Cob_{4.650} = 2\%$; $p(\text{perm}) < 0,001$) en su mayor altitud a 4.650 msnm (Figura 6).

En el análisis PCO (Figura 9A) se evidenció una parcial diferenciación de las unidades de muestreo de *A. aretioides* ($p(\text{perm}) < 0,01$) en el eje de coordenadas principales 1 (29% de la variación total) por efecto de la altitud. En el nivel altitudinal más bajo (4.560 msnm) *Trisetum spicatum* (SIMPER = 78%), *Lucilia kunthiana* (SIMPER = 5%) y *Baccharis*

caespitosa (SIMPER = 4%) fueron las especies más abundantes, además de una notoria ausencia de especies de plantas vasculares (SIMPER= 7%) en algunas de las unidades de muestreo del cojín. En la altitud más alta (4.650 msnm) *Trisetum spicatum* (SIMPER = 73%), *Calamagrostis intermedia* (SIMPER = 11%) y *Vaccinium crenatum* (G. Don) Sleumer (SIMPER = 7%) fueron las especies más abundantes sobre el cojín. Por otro lado, se encontró que las especies con interacción positiva con *A. aretioides* son: *C. intermedia* (RII = 1 ± 0) y *V. crenatum* (RII = 1 ± 0) a 4.560 msnm; y *Castilleja nubigena* Kunth (RII = 1 ± 0), *Elaphoglossum* sp. 1 (RII = 1 ± 0), *Huperzia crassa* (Humb. y Bonpl. ex Willd.) Rothm. (RII = 1 ± 0), *Myrosmodes* sp. 1 (RII = 1 ± 0) y *V. crenatum* (RII = $0,6 \pm 0,4$) a 4.650 msnm (Figuras 8C y 8D).

El efecto de *A. aretioides* sobre el ensamblaje comunitario con respecto al control evidencia diferencias altamente significativas para la diversidad, riqueza y cobertura de tipos de superficies vivas y cobertura de especies de plantas vasculares (Tabla 3: modelo C), y se identificó que la principal fuente de variación en la composición de la vegetación es producto de la interacción de la situación de estudio (*A. pedunculata* vs. control) con la altitud (Tabla 3: modelo C). En el nivel altitudinal más bajo a 4.560 msnm se encontró una mayor diversidad ($I-D_C = 0,7 \pm 0,2$; $I-D_{AA} = 0,3 \pm 0,2$; $p(\text{perm}) < 0,001$), riqueza promedio ($S_C = 7 \pm 2$; $S_{AA} = 2 \pm 1$; $p(\text{perm}) < 0,001$) y riqueza total ($Chao\ 2_C = 36$; $Chao\ 2_{AA} = 21$) en las unidades de control; en el nivel altitudinal más alto a 4.650 msnm solo existieron diferencias en la riqueza total que fue mayor fuera de los cojines ($Chao\ 2_C = 36$; $Chao\ 2_{AA} = 21$) (Figura 5 y Tabla 4).

Respecto a la variación de la cobertura de los tipos de superficies vivas, existió una mayor cobertura de plantas vasculares ($Cob_C = 80\%$; $Cob_{AA} = 19\%$; $p(\text{perm}) < 0,001$) y líquenes ($Cob_C = 2\%$; $Cob_{AA} = 0\%$; $p(\text{perm}) < 0,001$) en las unidades control a 4.560 msnm mientras que en su nivel altitudinal más alto (4.650 msnm), existió una mayor cobertura de briófitos

($Cob_C = 11\%$; $Cob_{AA} = 3,5\%$; $p(perm) < 0,01$) y líquenes ($Cob_C = 4,5\%$; $Cob_{AA} = 2\%$; $p(perm) < 0,05$) en las mismas unidades (Figura 6).

Los PERMANOVA de pares y PCO demostraron que en los dos niveles altitudinales la cobertura de las especies de plantas vasculares fueron diferentes entre *A. aretioides* y las unidades de control. En la Figura 9B se distingue la separación de las dos situaciones de estudio en el eje de coordenadas principales 1 (20% de la variación total). Se identificó a *Trisetum spicatum* (SIMPER = 85%), *Vaccinium crenatum* (SIMPER = 5%), *Calamagrostis intermedia* (SIMPER = 5%) y *Baccharis caespitosa* (SIMPER = 3%) como las especies más abundantes sobre *A. aretioides*, además de la ausencia de especies de plantas vasculares (SIMPER= 1%) en algunas de las unidades de muestreo del cojín. En las unidades de control se identificó a *T. spicatum* (SIMPER = 45%), *Lupinus microphyllus* (SIMPER = 15%), *Geranium humboldtii* (SIMPER = 6%), *Festuca chimborazensis* (SIMPER = 6%), *Lucilia kunthiana* (SIMPER = 4%), *B. caespitosa* (SIMPER = 3%), *Valeriana rigida* (SIMPER = 3%), *Plantago sericea* (SIMPER = 3%), *Baccharis caespitosa* var. *alpina* (Kunth) Cuatrec. (SIMPER = 3%) y *Werneria nubigena* (SIMPER = 3%) como las especies más abundantes. Además se registró que *B. caespitosa* var. *alpina* (RII = -1 ± 0), *Bromus lanatus* Kunth (RII = -1 ± 0), *Draba obovata* Benth. (RII = -1 ± 0), *Ephedra rupestris* Benth. (RII = -1 ± 0), *Erigeron ecuadoriensis* Hieron. (RII = -1 ± 0), *F. chimborazensis* (RII = -1 ± 0) y *P. sericea* (RII = -1 ± 0) nunca crecen sobre el cojín.

Al evaluar el efecto neto de las interacciones de *A. aretioides* con otras especies de la comunidad vegetal, se registró que en su nivel altitudinal más bajo (4.560 msnm) la competencia fue la interacción predominante (Figura 8C): 19 de las 23 especies registradas tuvieron relación negativa, dos neutral y dos especies fueron facilitadas; mientras que a 4.650 msnm *A. aretioides* tuvo un efecto neutral (Figura 8D): 11 de las 24 especies registradas tuvieron interacción neutral, ocho compitieron y cinco fueron facilitadas.

5.1.3. Efecto de *Xenophyllum humile* sobre el ensamblaje comunitario.

Esta especie fue encontrada a 4.650 msnm, 4.750 msnm y 4.850 msnm, y coexiste con *A. aretioides* en el nivel más bajo (4.650 msnm). Al evaluar la altitud como fuente de variación sobre la estructura de la vegetación se encontraron diferencias altamente significativas (Tabla 3: modelo D) en la diversidad, riqueza y cobertura de los diferentes tipos de superficies vivas y en la cobertura de las distintas especies de plantas vasculares, explicadas por una disminución en la diversidad y riqueza debido al incremento de la altitud (Figura 5 y Tabla 4).

La vegetación asociada únicamente a *X. humile* presentó una disminución significativa de la cobertura de los distintos tipos de superficies vivas conforme incrementa la altitud (Figura 6), evidenciado como una disminución en la cobertura de plantas vasculares entre los tres niveles altitudinales ($Cob_{4.650} = 28\%$; $Cob_{4.760} = 4\%$; $Cob_{4.860} = 0,1\%$; ($p(\text{perm}) < 0,001$), y como una disminución en la cobertura de briófitos al subir desde los 4.650 hasta los 4.750 msnm ($Cob_{4.650} = 1\%$; $Cob_{4.760} = 0\%$; $p(\text{perm}) < 0,001$). De igual manera existió una disminución de la diversidad entre los 4.650 y 4.750 msnm ($I-D_{4.650} = 0,5 \pm 0,3$; $I-D_{4.750} = 0,2 \pm 0,3$; $p(\text{perm}) < 0,001$), y la disminución de la riqueza promedio ($S_{4.650} = 3 \pm 1$; $S_{4.750} = 1 \pm 1$; $S_{4.850} = 0 \pm 0$; $p(\text{perm}) < 0,001$) y riqueza total ($Chao\ 2_{4.650} = 16$; $Chao\ 2_{4.750} = 4$; $Chao\ 2_{4.850} = 1$) (Figura 5 y Tabla 4) conforme incrementa la altitud hasta los 4.850 msnm. PERMANOVAS realizados entre pares de niveles altitudinales demostraron que existen diferencias altamente significativas en la cobertura de especies de plantas vasculares entre los tres niveles altitudinales ($p(\text{perm}) < 0,001$ todos los pares), el PCO (Figura 10A) evidenció la separación de las unidades de muestreo de *X. humile* por efecto altitudinal en los dos ejes de coordenadas principales. Separado por el eje de coordenadas principales 1 (59% de la variación total) se encuentran las unidades de muestreo de *X. humile* que no presentaron cobertura de ninguna especie de planta vascular (93% de las

unidades en la altitud más alta a 4.850 y el 73 % de las unidades a 4.670 msnm) lo cual indica que el principal cambio sobre la vegetación asociada a este cojín por efecto altitudinal, es la disminución en la cobertura y la desaparición de varias especies vasculares conforme incrementa la altitud. En el eje de coordenadas principales 2 (12% de la variación total) se diferencian las unidades de muestreo que albergan al menos una especie de planta vascular; en el nivel altitudinal más bajo (4.650 msnm) se identificó a *Trisetum spicatum* (SIMPER = 73%), *Myrosmodes* sp. 1 (SIMPER = 6%), *Baccharis caespitosa* var. *alpina* (SIMPER = 5%), *Castilleja nubigena* (SIMPER = 5%), y *Lupinus microphyllus* (SIMPER = 5%) como las especies más abundantes sobre *Xenophyllum humile*; en su siguiente nivel altitudinal (4.750 msnm), *T. spicatum* (SIMPER = 69%) es la especie más abundante y en el nivel altitudinal más alto (4.850 msnm) *T. spicatum* (SIMPER = 0.1%) es la única especie registrada sobre el cojín. Por otro lado se identificó que a 4.650 msnm *C. nubigena* (RII = 1 ± 0), *Myrosmodes* sp. 1 (RII = 1 ± 0), y *Senecio nivalis* (Kunth) Cuatrec. (RII = 1 ± 0) fueron facilitados por *X. humile* (Figura 8E), en la siguiente altitud no existió ninguna especies con interacción positiva (Figura 8F) y a 4.850 msnm *T. spicatum* (RII = 1 ± 0) es la única especie facilitada (Figura 8G), sin embargo es importante aclarar que únicamente se la registro en una de las 30 unidades de muestreo.

Cuando se comparara entre situaciones de estudio (*X. humile* vs. control) como fuente de variación (Tabla 3, modelo D), los distintos tipos de superficies vivas presentaron diferencias a 4.650 y 4.750 msnm (Figura 6), evidenciadas por una mayor cobertura de briófitos en el grupo de control a 4.650 msnm ($Cob_C = 11\%$; $Cob_{XH} = 1\%$; $p(\text{perm}) < 0,001$) y a 4750 msnm ($Cob_C = 7,5\%$; $Cob_{XH} = 0\%$; $p(\text{perm}) < 0,001$), y una mayor cobertura de líquenes en el mismo grupo en el nivel altitudinal inferior ($Cob_C = 5\%$; $Cob_{XH} = 2\%$; $p(\text{perm}) < 0,05$). Respecto a la cobertura de las especies de plantas vasculares se detectaron diferencias significativas en el nivel más bajo (4.560 msnm); marcado por una mayor

riqueza total en las unidades de control ($Chao 2_C = 32$; $Chao 2_{XH} = 16$) y un cambio en la composición y cobertura de las distintas especies de la comunidad ($p(perm) < 0,001$). En los niveles altitudinales superiores a 4.750 y 4.850 msnm no se registraron diferencias. En el PCO (Figura 10A) se evidencia la separación de *Xenophyllum humile* del grupo control en su nivel más bajo ($p(perm) < 0,001$) principalmente en el eje de coordenadas principales 1 (19% de la variación total) y se registra que *Trisetum spicatum* (SIMPER = 45%), *Lupinus microphyllus* (SIMPER = 15%), *Baccharis caespitosa* var. *alpina* (SIMPER = 13%), *Baccharis caespitosa* (SIMPER = 8%), *Calamagrostis intermedia* (SIMPER = 2%), *Luzula racemosa* Desv. (SIMPER = 2%) y *Geranium humboldtii* (SIMPER = 1%) fueron las especies más abundantes en las unidades de control. Mientras que *T. spicatum* (SIMPER = 73%), *Myrosmodes* sp. 1 (SIMPER = 6%), *B. caespitosa* var. *alpina* (SIMPER = 5%), *Castilleja nubigena* (SIMPER = 5%) y *L. microphyllus* (SIMPER = 4%) fueron las especies más abundantes sobre cojín.

Al evaluar el efecto neto de las interacciones de *X. humile* con otras especies de la comunidad vegetal, se registró que en su nivel altitudinal más bajo (4.650 msnm) el efecto neto sobre las especies de la comunidad vegetal fue neutral (Figura 8E), 11 de las 23 especies registradas tuvieron relación neutral, nueve compitieron y tres especies fueron facilitadas, a 4.750 msnm *X. humile* mantuvo el mismo efecto (Figura 8F), 3 de las 5 especies registradas tuvieron interacción neutral, dos compitieron y ninguna especie fue facilitadas; y en su nivel altitudinal más alto (Figura 8G) únicamente se registraron dos especies: a *T. spicatum* que fue facilitada y a *B. caespitosa* var. *alpina* que compitió con el cojín ($R_{II} = -1 \pm 0$) sin embargo es importante mencionar que estas dos especies fueron identificadas en una sola de las unidades de muestreo de *X. humile* y control respectivamente.

5.2. RELACIONES INTER-ESPECÍFICAS DE PLANTAS EN COJIN SOBRE EL ENSAMBLAJE COMUNITARIO.

Se registró la existencia de dos especies de cojín a 4.560 y 4.650 msnm; siendo *Azorella aretioides* la única especie que comparte una parte de su rango de distribución altitudinal con cada una de las especies estudiadas. En la altitud más baja (4.560 msnm) coexiste con *Azorella pedunculata* y se encontró que la cobertura de plantas vasculares ($Cob_{AP} = 52\%$; $Cob_{AA} = 19\%$; $p(\text{perm}) < 0,001$), la diversidad ($I-D_{AP} = 0,6 \pm 0,2$; $I-D_{AA} = 0,3 \pm 0,2$; $p(\text{perm}) < 0,001$), la riqueza promedio ($S_{AP} = 4 \pm 2$; $S_{AA} = 2 \pm 1$; $p(\text{perm}) < 0,001$) y riqueza total ($Chao\ 2_{AP} = 37$; $Chao\ 2_{AA} = 21$) fueron mayores en esta última especie (Figura 5, Tabla 4). En el PCO (Figura 11A) se evidencia que existió una gran variación interna dentro de *A. pedunculata* y *A. aretioides*, sin embargo el PERMNOVA determinó la existencia de diferencias altamente significativas ($p(\text{perm}) < 0,001$) en la cobertura y composición de las distintas especies de plantas vasculares para los dos grupos y se identificó esta separación, principalmente, en el eje de coordenadas principales 1 (24% de la variación total) donde la variación en la abundancia promedio (AB) de las siguientes especies contribuyeron a la diferenciación de la comunidad sobre *A. pedunculata* (AP) y *A. aretioides* (AA): *Trisetum spicatum* ($AB_{AA} = 1,88$, $AB_{AP} = 2,53$; SIMPER = 15%), *Lucilia kunthiana* ($AB_{AA} = 0,59$, $AB_{AP} = 1,64$; SIMPER = 11%), *Baccharis cespitosa* ($AB_{AA} = 0,61$, $AB_{AP} = 1,5$; SIMPER = 11%), *Festuca chimborazensis* ($AB_{AA} = 0,31$, $AB_{AP} = 1,47$; SIMPER = 10%), *Werneria nubigena* ($AB_{AA} = 0,05$, $AB_{AP} = 1$; SIMPER = 6%), *Valeriana rigida* ($AB_{AA} = 0,34$, $AB_{AP} = 0,74$; SIMPER = 6%), *Chuquiraga jussieui* ($AB_{AA} = 0$, $AB_{AP} = 0,78$; SIMPER = 4 %), *Geranium humboldtii* ($AB_{AA} = 0,21$, $AB_{AP} = 0,49$; SIMPER = 4%), *Agrostis breviculmis* ($AB_{AA} = 0,29$, $AB_{AP} = 0,28$; SIMPER = 3%), *Vaccinium crenatum* ($AB_{AA} = 0,38$, $AB_{AP} = 0$; SIMPER = 3%), *Hypochaeris sessiliflora* ($AB_{AA} = 0,07$, $AB_{AP} = 0,37$; SIMPER = 3%), *Calamagrostis intermedia* ($AB_{AA} = 0,3$, $AB_{AP} = 0,12$; SIMPER = 2%), *Halenia* sp.1 (AB_{AA}

= 0, $AB_{AP} = 0,34$; SIMPER = 2%), *Poa cucullata* ($AB_{AA} = 0$, $AB_{AP} = 0,34$; SIMPER = 2%), *Geranium harveyi* ($AB_{AA} = 0$, $AB_{AP} = 1,96$; SIMPER = 2%) y *Lupinus microphyllus* ($AB_{AA} = 0,12$, $AB_{AP} = 0,19$; SIMPER = 2%), además en *Azorella aretioides* existen unidades de muestreo que no presentaron ninguna planta vascular creciendo sobre los individuos a diferencia de *Azorella pedunculata* donde siempre se registró vegetación asociada ($AB_{AA} = 1,33$, $AB_{AP} = 0$; SIMPER = 7%).

Al comparar el efecto que *A. aretioides* y *X. humile* tienen sobre el ensamblaje comunitario a 4.650 msnm se identificó que la riqueza promedio ($p(\text{perm}) > 0,05$) y diversidad es similar en las dos especies ($p(\text{perm}) > 0,05$). Sin embargo, la riqueza total (Chao 2) es mayor en *A. aretioides* ($Chao\ 2_{AA} = 22$; $Chao\ 2_{XH} = 16$) (Figura 5, Tabla 4). De igual manera se determinó que no existen diferencias en la composición y cobertura de los distintos tipos de superficies vivas, pero la composición y cobertura de las especies de plantas vasculares presenta diferencias altamente significativas. El PCO (Figura 11B) muestra en el eje de coordenadas principales 1 (26% de la variación total) que existió una gran variación interna dentro de cada especie de cojín, sin embargo también existió la diferenciación de los dos grupos ($p(\text{perm}) < 0,001$) a lo largo del eje de coordenadas principales 2 (14% de la variación total) donde el cambio en la abundancia promedio de las siguientes especies explica esta diferenciación: *Trisetum spicatum* ($AB_{AA} = 2,56$, $AB_{XH} = 2,69$; SIMPER = 18%), *Calamarostis intermedia* ($AB_{AA} = 1,2$, $AB_{XH} = 0,13$; SIMPER = 10%), *Lupinus microphyllus* ($AB_{AA} = 0,42$, $AB_{XH} = 0,83$; SIMPER = 8%), *Hypochaeris sessiliflora* ($AB_{AA} = 0,45$, $AB_{XH} = 0,67$; SIMPER = 7%), *Myrosmodes* sp. 1 ($AB_{AA} = 0,08$, $AB_{XH} = 0,63$; SIMPER = 6%), *Vaccinium crenatum* ($AB_{AA} = 0,8$, $AB_{XH} = 0$; SIMPER = 6%), *Castilleja nubigena* ($AB_{AA} = 0,19$, $AB_{XH} = 0,64$; SIMPER = 6%), *Baccharis caespitosa* var. *alpina* ($AB_{AA} = 0$, $AB_{XH} = 0,59$; SIMPER = 6%) y *Baccharis caespitosa* ($AB_{AA} = 0,4$, $AB_{XH} = 0,26$; SIMPER = 5 %).

5.3. RELACIONES DE LOS COJINES CON OTRAS ESPECIES DE LA COMUNIDAD VEGETAL

Anteriormente se explicó la presencia de dos rangos altitudinales con sus propios patrones de interacción de cojines y especies de plantas vasculares. El primer rango abarca los tres niveles altitudinales más bajos 4.460, 4.560 y 4.650 msnm y el segundo está conformado por los dos niveles más altos 4.750 y 4.850 msnm, por lo cual dichas interacciones se explican a continuación bajo este contexto.

Al analizar individualmente la interacción de las especies de plantas vasculares con los distintos cojines, dentro del primer rango altitudinal se identificó que en el nivel altitudinal inferior (4.460 msnm) (Figura 8A) el efecto neto de las interacciones de los cojines con las demás especies de plantas vasculares fue negativo, siendo la competencia la relación predominante: el 54% de las especies que interactúan con el cojín compitieron con este, el 40% presentó una relación neutral y 6% fueron facilitados. Con el incremento altitudinal, se dio un cambio a un efecto neutral por parte de la comunidad de cojines en cada nivel altitudinal: el 48 % de las especies tuvieron una relación neutral el 31% compitieron y el 21% fueron facilitadas a los 4.560 msnm (Figura 8H). En la siguiente elevación a pesar de que el efecto neto de los cojines sobre la comunidad vegetal se mantuvo neutral (60% de las especies) el número de especies con asociaciones positivas fue mayor que el número de especies con asociaciones negativas, a diferencia del nivel altitudinal anterior, el 28% fueron facilitadas y 12% compitieron con la comunidad de cojines a 4.650 msnm (Figura 8I). Este mismo patrón de interacciones se puede evidenciar al analizar independientemente a *Azorella pedunculata* y *Azorella aretioides* y aunque el número de especies competidoras en relación a las facilitadas siempre fue mayor en cada especie de cojín, existió un incremento de especies facilitadas con el incremento altitudinal como se describió anteriormente. En el caso de *Xenophyllum humile* su relación con las demás especies de la

comunidad fue neutral a excepción de su nivel altitudinal más alto a 4.850 msnm donde una especie fue facilitada y una compitió. Sin embargo esto puede ser producto de una falta de esfuerzo de muestreo en dicha altitud, producto de la baja diversidad ($I-D = 0 \pm 0$) y riqueza total ($Chao 2 = 1 \pm 0$) además de la amplia dispersión de la cobertura de la vegetación, característica del superpáramo desértico. Por otro lado no se encontró ninguna especie que crezca exclusivamente dentro de los cojines; por el contrario se identificó que *Lachemilla orbiculata*, *Potentilla dombeyi* Nestl. y *Carex pygmaea* crecieron únicamente fuera del cojín.

Se identificó que el 60 % de las especies registradas en más de una unidad de muestreo presentó mayores óptimos altitudinales bajo la influencia de los cojines (Figura 12); sin embargo de estas el 67% tuvo su límite altitudinal superior similar al de las unidades de control (Figura 13). Además se identificó que *Poa cucullata* ($O_{ik} = 4.469 \pm 63$; $R_{II} = 1 \pm 0$), *Chuquiraga jussieui* ($O_{ik} = 4.500 \pm 72$; $R_{II} = 1 \pm 0$), *Oreomyrrhis andicola* ($O_{ik} = 4.517 \pm 71$; $R_{II} = 1 \pm 0$), *Halenia* sp.1 ($O_{ik} = 4.490 \pm 70$; $R_{II} = 0,7 \pm 0,6$), *Mirosmodes* sp. 1 ($O_{ik} = 4.670 \pm 54$; $R_{II} = 1 \pm 0$), *Castilleja nubigena* ($O_{ik} = 4.670 \pm 11$; $R_{II} = 1 \pm 0$) y *Vaccinium crenatum* ($O_{ik} = 4.630 \pm 46$; $R_{II} = 0,6 \pm 0,4$) incrementaron su distribución altitudinal superior por tener una asociación positiva con alguna especie de cojín dicho nivel altitudinal (Figura 13).

5.4. DIFERENCIACIÓN DE LOS ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS ENTRE ESPECIES DE COJÍN Y POR EFECTO DE LA ALTITUD.

Se evaluaron cuatro atributos morfológicos: altura y superficie (medidas de tamaño) y densidad de rosetas por cm^2 y densidad de hojas por cm^2 (medidas de compactación). Se determinó que para las dos especies en los tres niveles altitudinales inferiores (4.460, 4.560 y 4.650 msnm) existe una disminución del área promedio de los cojines asociada con el

incremento de la altitud (Figura 14, Tabla 5), tanto para *Azorella aretioides* ($p(\text{perm}) < 0,001$) como para *Azorella pedunculata* ($p(\text{perm}) < 0,01$); en el caso de *Xenophyllum humile* se observó una disminución de su superficie en su segundo nivel altitudinal (4.750 msnm) ($p(\text{perm}) < 0,001$) pero aumenta significativamente a 4.850 msnm ($p(\text{perm}) < 0,001$) al mismo tamaño que en su altitud inferior ($p(\text{perm}) > 0,05$). El otro parámetro asociado al tamaño de cojín, la altura, (Figura 14, Tabla 5) mostró un aumento significativo en *A. pedunculata* a mayor altitud ($p(\text{perm}) < 0,001$), mientras que *A. aretioides* disminuyó significativamente ($p(\text{perm}) < 0,001$). En el caso de *X. humile* la altura disminuyó al pasar de los 4.650 a 4.750 msnm ($p(\text{perm}) < 0,001$) pero fue similar entre el nivel altitudinal inferior y superior (4.650 y 4.850 msnm) ($p(\text{perm}) > 0,05$).

Respecto a los parámetros asociados a la compactación del cojín (Figura 14 y Tabla 5), *A. pedunculata* presentó una densidad de rosetas y hojas similar en las dos altitudes ($p(\text{perm}) > 0,05$) mientras que en *A. aretioides* disminuyó significativamente ($p(\text{perm}) < 0,05$), pero mantuvo su densidad de hojas con el incremento de la altitud. En el caso de *X. humile* la densidad de rosetas aumentó significativamente ($p(\text{perm}) < 0,05$) a 4.750 msnm y se mantuvo en 4.850 msnm, mientras que la densidad de hojas fue similar en todas las altitudes.

La comparación entre especies dentro de la misma elevación demostró que todos los caracteres evaluados difieren significativamente entre *A. aretioides* y *A. pedunculata*, siendo esta última de mayor superficie ($p(\text{perm}) < 0,001$) pero más baja ($p(\text{perm}) < 0,001$). Por otro lado *A. aretioides* es más compacta ya que posee una mayor densidad de hojas ($p(\text{perm}) < 0,001$) y rosetas ($p(\text{perm}) < 0,001$) (Figura 14 y Tabla 5). Al comparar entre *A. aretioides* y *X. humile* solo se encontró diferencias en los caracteres asociados a la compactación: *A. aretioides* es más compacta ya que posee una mayor densidad de hojas ($p(\text{perm}) < 0,001$) y rosetas ($p(\text{perm}) < 0,001$) (Figura 14 y Tabla 5).

5.5. EFECTO DE LOS COJINES EN LA TEMPERATURA DEL SUELO

Se registraron los datos climáticos por un período de dos meses desde inicio de septiembre del 2014 hasta finales de octubre del mismo año por un periodo de 53 días (Figura 15). Los análisis de Wilcoxon detectaron diferencias altamente significativas ($p < 0,001$ todas las comparaciones) al comparar las temperaturas entre las distintas situaciones de estudio en cada nivel altitudinal. Esto demuestra que los cojines modifican significativamente la temperatura del suelo, y dichos cambios están asociados a cada especie de cojín. Para analizar a mayor detalle la variación de temperaturas proporcionadas por los cojines, se realizaron PERMANOVAS entre cada situación de estudio en cada nivel altitudinal, para las temperaturas promedio, máximas promedio, mínimas promedio y el coeficiente de variación promedio (CV) (Figura 16). Estos análisis demostraron que la variación de temperatura diaria (CV) fue similar en todas las situaciones de estudio (cojín vs. control) dentro de cada altitud. Por otro lado, en el nivel altitudinal más bajo (4.460 msnm), las unidades de control poseen mayores temperaturas promedio ($p(\text{perm}) < 0,01$), máximas ($p(\text{perm}) < 0,05$) y mínimas ($p(\text{perm}) < 0,01$) que *A. pedunculata*. En los 4.560 msnm las temperaturas promedio de *A. pedunculata* y *A. aretioides* fueron similares sin embargo fueron significativamente menores ($p(\text{perm})_{AP} < 0,05$; $p(\text{perm})_{AA} < 0,001$) que en las unidades de control, las temperaturas mínimas fueron mayores en las unidades de control respecto a las dos especies de cojín ($p(\text{perm})_{AP} < 0,05$; $p(\text{perm})_{AA} < 0,05$) y las temperaturas máximas de *A. aretioides* fueron menores que en las unidades de control ($p(\text{perm}) < 0,05$). A 4.650 msnm las temperaturas promedio, máximas y mínimas fueron similares entre *A. aretioides* y *X. humile*, sin embargo las unidades de control tuvieron mayores temperaturas promedio ($p(\text{perm})_{AA} < 0,05$; $p(\text{perm})_{XH} < 0,05$) que los dos cojines y temperaturas mínimas más altas que *X. humile* ($p(\text{perm}) < 0,05$). A 4.750 msnm las unidades de control presentaron temperaturas promedio ($p(\text{perm}) < 0,05$) y temperaturas mínimas ($p(\text{perm}) <$

0,01) más altas que *Xenophyllum humile* y en el nivel altitudinal más alto únicamente existió variación en las temperaturas promedio ($p(\text{perm}) < 0,05$) que fueron más altas fuera de los cojines. Al analizar estos mismos parámetros y su variación en cada cojín por efecto de la altitud (Figura 17), se encontró que en *Azorella aretiodes* y *Azorella pedunculata* no cambio ninguno de los parámetros de temperatura. En *X. humile* se detectó una disminución de las temperaturas promedio ($p(\text{perm}) < 0,05$) al llegar a su nivel altitudinal más alto y una disminución progresiva de las temperaturas mínimas con el incremento altitudinal. En las unidades de control se registró diferencias ($p(\text{perm}) < 0,01$ todas las altitudes) entre todos los niveles altitudinales marcadas por la disminución de las temperaturas promedio con el incremento altitudinal, y también se registró una disminución de las temperaturas mínimas a partir de los 4.650 msnm. Finalmente las variaciones (CV) de temperatura fueron similares en los dos niveles altitudinales inferiores y los dos niveles superiores mientras el sitio de 4.650 msnm se mantuvo como zona de transición.

Al analizar los patrones diarios de temperatura (Figura 15) se evidenció la existencia de un periodo a partir del día 16 y 42 en el que algún fenómeno mantuvo las temperaturas constantes en las unidades de control por al menos dos días. Sin embargo se observó que en este periodo las temperaturas diarias de los cojines tendieron a restablecerse progresivamente con el paso de los días, y fue más notorio conforme el incremento de la altitud.

6. DISCUSIÓN

6.1 PATRONES DE CAMBIO EN LA COMUNIDAD VEGETAL DEBIDO AL EFECTO DE LA ALTITUD Y LOS COJINES.

Independientemente del efecto de los cojines sobre la comunidad vegetal, los resultados del presente estudio indican la existencia de una variación progresiva de la composición, diversidad y riqueza de especies de plantas vasculares conforme incrementa la altitud, evidenciado con la disminución de la riqueza y la diversidad y un cambio en la composición de las especies de plantas vasculares. Sin embargo, a partir de aproximadamente 4.600 a 4.700 msnm se evidenció una variación drástica de estos parámetros, mostrando un cambio notorio de la cobertura del suelo, de ser dominado por cobertura vegetal a suelo desnudo con pocas especies vegetales ampliamente esparcidas. Esto pudiera relacionarse a que esta es una zona de sucesión primaria temprana, producto del retroceso del glaciar, lo que parece limitar la colonización de la mayoría de las especies a partir de esta altitud.

Según Caceres *et al.* (2010), la cobertura del glaciar del flanco Oeste del Antisana inicia aproximadamente en la cota de 4.850 msnm. Además, el cambio climático global ha acelerado el ritmo de retroceso de los glaciares; en el caso de este volcán las longitudes del glaciar 12 y 15 han retrocedido, en el periodo de 1996 a 2006, 8 a 11 veces más rápido que durante el periodo comprendido entre 1956 a 1993 y su área se ha reducido tres veces más rápido (Caceres *et al.*, 2006). Esta disminución en la superficie de los glaciares expone las zonas más altas, generando suelos nuevos, donde las condiciones ambientales extremas dificultan la colonización vegetal (Schmidt *et al.*, 2008). Además, la sucesión primaria y la recolonización vegetal parecen estar influenciadas por la edad de este nuevo sustrato. Sklenář *et al.* (2010), en un estudio de sucesión primaria en los lahares del volcán Cotopaxi,

reportan que la zona más temprana de sucesión presenta la menor riqueza. Además, la tasa efectiva de colonización vegetal puede ser limitada por la disponibilidad de un sustrato adecuado para la germinación y el establecimiento de las semillas (Suárez *et al.*, 2015)

Los análisis del presente estudio demuestran la existencia de una mayor riqueza y diversidad bajo la situación de control que dentro de los cojines, principalmente en las zonas más bajas. Sin embargo, las tendencias de estos parámetros, a medida que incrementa la altitud no es la misma dentro de los cojines que fuera de estos. A pesar de una disminución general de la riqueza y la diversidad con el incremento altitudinal, se puede evidenciar que en *Azorella aretioides* y *Azorella pedunculata* existe un aumento de la riqueza total, la diversidad y un aumento en la cobertura de plantas vasculares relacionado al incremento altitudinal, mientras que en las áreas de control la relación de estos parámetros es inversa a la de los cojines. Por otro lado, el efecto neto de las interacciones de los cojines con el resto de especies de la comunidad vegetal pasa de ser competitivo a menor altitud a un efecto neutral conforme incrementa la elevación. Estos resultados concuerdan con la hipótesis del gradiente de estrés (HGS) propuesta por Bertness y Callaway (1994), ya que según esta hipótesis se esperaría que en las zonas más elevadas, donde el estrés ambiental es mayor, exista un incremento de las asociaciones positivas o una disminución de las relaciones competitivas con otras especies de la comunidad. Es importante indicar que a pesar de que el efecto de los cojines es neutral a mayor altitud, el número de especies con interacción positivas incrementa en las dos especies de *Azorella* conforme incrementa la altitud. Anthelme *et al.* (2012) en un estudio cercano realizado en el mismo volcán con *A. aretioides* reportaron que esta especie tiene un efecto competitivo neto sobre otras especies a 4.400 y 4.550 msnm, lo cual concuerda con los resultados presentados aquí. Sin embargo, ellos encontraron que a 4.700 msnm el cojín pasa a tener un efecto positivo neto. En el presente estudio no se pudo evidenciar este último punto debido

a que en nuestro nivel altitudinal correspondiente esta 50 m más elevado y no se registró la presencia de *Azorella aretiodes* en esta altitud. Sin embargo a 4.650 msnm se evidenció la disminución del efecto competitivo por parte de *A. aretioides*. Por otro lado en el mismo estudio Anthelme *et al* (2012) registraron que *Huperzia crassa* y *Oreomyrrhis andicola* son las especies más facilitadas, situación similar al presente estudio, salvo que *O. andicola* ($R_{II_{4.450}} = 1 \pm 0$) es facilitada por *Azorella pedunculata* en el mismo nivel altitudinal reportado por Anthelme *et al.* (2012).

Varios estudios (Arroyo *et al.*, 2006; Badano y Cavieres, 2006; Schöb *et al.*, 2013) demuestran que el incremento altitudinal y sus condiciones climáticas extremas, como una alta exposición a la radiación UV y variaciones de temperatura más drásticas, influyen en las interacciones positivas planta-planta, de tal manera que en zonas más altas existe mayor diversidad y riqueza dentro de los cojines que fuera de estos. Sklenář (2009) en un estudio realizado en el superpáramo de otro volcán del Ecuador, el Illinizas, encontró que la mayoría de especies prefieren crecer sobre los cojines y solo pocas especies son capaces de colonizar el suelo abierto. Sin embargo nuestros análisis difieren en los siguientes aspectos:

El aumento de la riqueza y la diversidad dentro de los cojines en relación al incremento altitudinal ocurre a 4.460, 4.560 y 4.650 msnm; en los niveles altitudinales más altos (4.750 y 4.850 msnm), donde solo encontramos a *Xenophyllum humile* como cojín, disminuye drásticamente la diversidad y riqueza comparando con lo que sucede a 4.650 msnm. Además a partir de esta altitud la diversidad, riqueza promedio, y la abundancia de especies de plantas vasculares es similar en las dos situaciones de estudio (control y *X. humile*). Este parcial desacuerdo con los resultados obtenidos en los estudios mencionados anteriormente podría ser explicado de la siguiente manera:

La tendencia de una disminución del efecto competitivo de los cojines con otras plantas de la comunidad hacia un efecto neutral, además del aumento del número de especies facilitadas debido al incremento altitudinal, y su consecuente respuesta sobre la riqueza, diversidad y composición de la comunidad, es interrumpido a partir de los 4.650 msnm donde inician las morrenas producto del desplazamiento del glaciar. Probablemente, en esta zona exista un proceso de sucesión primaria temprana y las pocas especies que han logrado colonizar esta zona lo han hecho por sus propios atributos y no por sus relaciones con los cojines, por lo cual es indiferente si crecen dentro o fuera de los mismos. A 4.750 msnm, se registraron cinco especies además de *Xenophyllum humile*, de las cuales ninguna posee una relación positiva con el cojín; los resultados del RII a esta altitud demuestran que tres especies *Senecio nivalis* (Kunth) Cuatrec. (RII = $0,2 \pm 0,9$), *Trisetum spicatum* (RII = $0,1 \pm 0,4$) y *Baccharis. caespitosa* var. *alpina* (RII = $0,1 \pm 1$) tienen una asociación neutral. Mientras que a 4.850 msnm *X. humile* tiene una relación positiva con *T. spicatum* (RII = 1 ± 0) y negativa con *B. caespitosa* var. *alpina* (RII = 1 ± 0); sin embargo es importante indicar que en estos niveles altitudinales existió una baja frecuencia y abundancia de las especies analizadas posiblemente, por un insuficiente esfuerzo de muestreo en estas zonas.

Al analizar las curvas de saturación de especies (Figura 18) de los niveles altitudinales superiores se evidencia la falta de saturación en los dos sitios; esto puede ser explicado por la amplia dispersión de la vegetación en la zona lo cual actúa como limitante al momento del muestreo. Además según Suárez *et al.* (2015) en zonas de retroceso de glaciar los afloramientos rocosos provocados por morrenas o flujos de lava pueden estar asociados positivamente con la colonización de la vegetación, al crear ambientes más favorables para el establecimiento y germinación de semillas, lo cual crea corredores en los cuales existe mayor riqueza y diversidad florística. En el caso del presente estudio, el área evaluada es una zona abierta, libre de afloramientos rocosos, ampliamente expuesta a las drásticas

condiciones ambientales del lugar, por lo cual puede existir una baja tasa de colonización, reflejada en su baja diversidad, riqueza y cobertura de distintos grupos vegetales por lo cual no es adecuado sacar conclusiones acerca de las relaciones de *X. humile* con otras especies de la comunidad vegetal y su efecto sobre el ensamblaje comunitario en estas altitudes.

Es evidente que cada especie de cojín tiene su propia manera de relacionarse con las otras especies de la comunidad vegetal. Los análisis demostraron diferencias significativas para la composición y similaridad en la estructura florística de la comunidad entre las distintas especies de cojín. A pesar de que *X. humile* y *A. aretioides* muestran valores similares de riqueza y diversidad de plantas en su interior, la estructura de la comunidad asociada a cada especie de cojín es diferente. Esto se evidencia con más claridad al comparar *A. aretioides* y *A. pedunculata*, donde esta última muestra niveles muy superiores de riqueza y diversidad asociados, aun cuando las especies asociadas a cada una de ellas son diferentes. Sin embargo, las tendencias de los parámetros evaluados (riqueza promedio y total y diversidad) con respecto al incremento altitudinal son similares en *A. aretioides* y *A. pedunculata*. Además, la proporción de especies negativamente asociadas con ambas especies de cojín disminuye con la altitud (Figura 10). Por otro lado, la presencia de los cojines tiende a incrementar levemente los óptimos altitudinales de varias especies (aún cuando los rangos de tolerancia se solapan sustancialmente). Los resultados del estudio indican que el 60% de las especies de plantas vasculares aumentaron su óptimo altitudinal, lo cual pudiera contribuir a expandir el rango de distribución de especies de zonas más bajas (Badano y Cavieres, 2006).

En resumen, el gradiente altitudinal abarcó dos ecosistemas: 1) superpáramo y 2) supérparamo desértico como zona de sucesión temprana, cada uno con su propia comunidad, y es notoria la influencia de los cojines en cada una de las comunidades, disminuyendo la intensidad de las interacciones negativas con la elevación (ver Choler *et*

al., 2001). Por otro lado se evidencia la existencia de especies que incrementan su óptimo altitudinal gracias a la interacción positiva con los cojines (Figura 13); este incremento en sus límites altitudinales superiores puede ser de gran importancia en la colonización a futuro de zonas más altas.

6.2. INFLUENCIA DE LOS COJINES SOBRE EL CLIMA Y LA RELACIÓN DE LOS ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS SOBRE LA COMUNIDAD VEGETAL.

Los resultados del presente estudio demuestran que los cojines modifican la temperatura del suelo, en especial en las zonas más bajas (4.460, 4.560 y 4,650 msnm) del rango altitudinal estudiado, y en general disminuyen la temperatura al compararla con el suelo libre de la influencia de los cojines. Estos datos concuerdan con datos presentados por Anthelme *et al.* (2012) donde también encuentran el mismo efecto para *Azorella aretioides* sobre la temperatura del suelo.

Al parecer los resultados mostrados en el presente estudio y por Anthelme *et al.* (2012) podrían reflejar una condición característica de zonas de alta montaña. Otros estudios (Arroyo *et al.*, 2003; Cavieres *et al.*, 2002) realizados en zonas templadas de baja elevación han demostrado que los cojines tienen el efecto contrario a lo reportado aquí. Arroyo *et al.* (2003) en un estudio realizado en la Patagonia chilena a 700 y 900 msnm encontraron que *Azorella monantha* Clos tiene temperaturas más altas que el suelo sin cojines; sin embargo Cavieres *et al.* (2007) reportaron que esta misma especie a 2.800 y 3.600 msnm en los altos Andes chilenos tiene el efecto contrario, presentado temperaturas inferiores a las de suelo abierto (Cavieres *et al.*, 2007).

Como fue explicado anteriormente, no se encontró un efecto positivo, por parte de los cojines sobre la comunidad vegetal en el gradiente altitudinal evaluado. Por el contrario la fuerte tendencia a la competencia en las interacciones de los cojines con el resto de

especies, y una mayor riqueza y diversidad en el suelo libre del efecto de los mismos, podría ser influenciada o explicada por este efecto negativo de los cojines sobre las temperaturas mínimas, especialmente en las zonas más bajas donde este efecto es más marcado (4.460 y 4.560 msnm). Por el contrario a 4.650, donde las diferencias de temperatura del suelo de las distintas situaciones de estudio son menores y en especial existe una menor diferencia de las temperaturas mínimas, existe una diversidad y riqueza similar además de un cambio de competencia a neutralidad en las interacciones de los cojines con el resto de especies de la comunidad vegetal. Cavieres *et al.* (2007) encontraron que *A. monantha* tiene la capacidad de disminuir las temperaturas altas de la mañana y tienden a igualar con el suelo abierto las temperaturas bajas de la noche; esto tiene un fuerte efecto positivo al proveer un microambiente eficaz para el establecimiento, sobrevivencia y germinación de semillas de otras especies.

Por otro lado se evidencia la capacidad de los cojines a restablecer sus temperaturas matutinas en periodos fríos; al analizar la Figura 15, se evidencia la ocurrencia de un fenómeno que mantuvo las temperaturas del suelo estables y bajas por algunos días, como fue mencionado anteriormente. Posiblemente este fenómeno fue una nevada intensa que mantuvo al suelo cubierto de nieve por varios días, lo cual es más evidente en las zonas más altas donde el periodo fue más prolongado. A diferencia del suelo abierto, en los cojines se ve una tendencia progresiva, con el paso de los días, de recuperación de las temperaturas máximas de la mañana, por lo cual se podría suponer que los cojines tiene la capacidad de derretir la nieve con mayor rapidez que el suelo, exponiéndose a la radiación solar. Esto podría tener efectos positivos en las zonas más altas, principalmente sobre especies que no puedan resistir periodos muy prolongados de suelo cubierto por nieve (característico del límite nival) tanto por una disminución en las temperaturas matutinas, como por la intolerancia a la presión proporcionada por la nieve sobre la vegetación o por la

incapacidad de las especies de realizar fotosíntesis al no recibir radiación solar en este tipo de evento.

Por otro lado, la relación del tamaño y el grado de compactación de las distintas especies de cojín tienen sus propios patrones de variación en cada una de las especies analizadas y se evidenció que el cambio de algunos caracteres está relacionado con la altitud. Schöb *et al.* (2013) sugiere que los distintos factores de estrés ambiental pueden afectar de manera distinta el estatus fisiológico de las plantas nodrizas. Esto puede manifestarse como la variación en los atributos morfológicos en estas plantas, lo cual puede intervenir en las interacciones planta-planta al alterar las condiciones microambientales para los cojines y las especies asociadas. Se puede inferir que especies de cojines con mayor superficie y menor compactación podrían albergar una mayor riqueza y diversidad en su interior. Esto se puede evidenciar en nuestros resultados, ya que al comparar las especies de cojín que coexisten en un sitio específico, existe mayor diversidad y riqueza promedio por unidad de muestreo en *Azorella pedunculata* que es significativamente más grande y menos compacta que *Azorella aretioides*. Sin embargo, al incluir en la comparación a *Xenophyllum. humile* que tiene el mismo tamaño que *A. aretioides* pero es menos compacta, la riqueza y diversidad es similar a pesar de albergar una distinta estructura comunitaria. Esto puede ser debido a la existencia de otros factores no analizados como por ejemplo la concentración de humedad y la cantidad de nutrientes en el suelo. Estos factores pudieran tener un efecto más directo sobre la riqueza y diversidad de especies vegetales que los rasgos morfológicos de los cojines. Anthelme *et al.* (2012) encontró que las respuestas de las interacciones planta-planta están asociadas al grado de estrés ambiental, principalmente en la cantidad de humedad y nutrientes disponibles que el suelo provee.

La presencia de los cojines, su cobertura de suelo y tamaño, y su relación con la riqueza y diversidad puede tener particular importancia en la colonización de zonas más altas. Bajo

los efectos de un acelerado cambio climático, la ausencia de especies nodrizas importantes en áreas propicias para la migración hacia arriba, puede tener efectos negativos en la diversidad vegetal, por impedir el establecimiento de especies asociadas a los cojines (Anthelme *et al.*, 2014). Nuestros resultados sugieren que en la zona de sucesión primaria a partir de los 4.650 msnm, no existe ninguna especie relacionada positivamente con *X. humile*. En esta zona encontramos la menor cobertura de cojines (Tabla 1), en este caso de *X. humile*; así mismo, estos cojines poseen la menor superficie y altura de los tres sitios donde se encuentra la especie. Es posible que debido a esto existan muy pocas probabilidades de que otras especies interactúen con el cojín.

El presente estudio refuerza el conocimiento acerca del gradiente de estrés ambiental en zonas de alta montaña tropical como son los páramos. Los resultados denotan una evidente tendencia a la disminución de la intensidad de las interacciones negativas conforme incrementa la elevación. Sin embargo, se evidencia un aumento del número de especies facilitadas con el incremento altitudinal en las dos especies de *Azorella*, no obstante factores limitantes podrían impedir la colonización de tierras más altas por parte de las mismas. Se evidencia que especies como *Poa cucullata*, *Galium pumilio*, *Chuquiraga jussieui*, *Oreomyrrhis andicola* y *Halenia* sp. 1 que a pesar de incrementar su límite de distribución altitudinal superior por su asociación positiva con los cojines, no son capaces de establecerse en los niveles altitudinales superiores. Maestre *et al.* (2009) afirma que si el estrés ambiental es lo suficientemente alto, la facilitación por parte de los cojines puede no ser suficiente para permitir el crecimiento y sobrevivencia de las plantas que sean intolerantes a este estrés. Además las condiciones de los cojines como su tamaño y cobertura de suelo pueden estar asociados al proceso de reclutamiento de especies de zonas más bajas, por lo cual la ausencia o una baja cobertura de los mismos pudiera ser un factor limitante para que dicho proceso se lleve a cabo. Sin embargo, en elevaciones extremas, el

bajo potencial de colonización de las plantas en general hacen difícil la determinación de la naturaleza de las interacciones de los cojines con la comunidad vegetal; es necesario incluir superficies de muestreo muy amplias para detectar con suficiente frecuencia a los pocos individuos de las pocas especies que logran colonizar estas áreas, fuera y dentro de los cojines.

En el marco actual de cambio climático donde se espera una colonización hacia arriba por parte de las plantas del páramo, los resultados del presente estudio nos permiten evidenciar como los cojines interactúan con la comunidad vegetal, así como determinar deficiencias en los modelos metodológicos para estudiar este fenómeno. En el caso del presente estudio se detectó la necesidad de un esfuerzo de muestreo mayor especialmente en las zonas altas; además de incrementar el tamaño del área de la unidad de muestreo de tal manera que abarque el perímetro del cojín y a todas las especies que este contiene.

7. CONCLUSIONES

- Existe un marcado efecto de la altitud sobre la diversidad, riqueza y la composición y cobertura de las especies que conforman el páramo y superpáramo del Antisana, representado por la disminución de la diversidad, la riqueza y la cobertura del suelo por parte de los distintos tipos de superficies vivas (líquenes, briófitos y plantas vasculares) conforme incrementa la altitud.
- Acorde con la Hipótesis del Grado de Estrés (HGS), se evidencio que existe una disminución de las interacciones negativas conforme incrementa el estrés ambiental por efecto de la altitud. Esto fue notorio, especialmente al evaluar el efecto de las especies de *Azorella* sobre el resto de las especies de la comunidad de plantas vasculares. Sin embargo cada especie de cojín tiene un efecto distinto sobre la composición y cobertura de las especies de la comunidad vegetal.
- Tras evaluar el efecto neto sobre las interacciones de las tres especies de cojín con el resto de especies de la comunidad vegetal, no se encontró un efecto facilitador como es lo esperado, por el contrario se evidencio un efecto competitivo en los niveles altitudinales más bajos el cual disminuye hacia un efecto neutral conforme incrementa la altitud.
- En general existe una mayor riqueza y diversidad en las unidades de control que sobre las especies de cojín, principalmente en las zonas más bajas, sin embargo se evidencio que con el incremento altitudinal existe un aumento de estos parámetros la vegetación asociada a los cojines; además de las especies facilitadas sobre cada especie de *Azorella* y esto puede tener importancia en la colonización de zonas altas al permitir expandir los límites de distribución superior de varias especies.

- En el caso de *Xenophyllum humile*, que es la especie de cojín con mayor rango altitudinal, no se pudo evaluar claramente su efecto sobre la composición y estructura de la comunidad vegetal, ya que a partir de los 4.760 msnm la vegetación es muy escasa y dispersa por lo cual es necesario un esfuerzo de muestreo más amplio en esta zona.
- El tamaño y el grado de compactación de las distintas especies de cojín pueden estar influenciadas por efecto de la altitud y esto a su vez está relacionado con la capacidad de albergar un mayor número de especies sobre su superficie, se esperaría que cojines más grandes y menos compactos alberguen un mayor número de especies.
- Las especies de cojín estudiadas modifican el clima del suelo al disminuir las temperaturas, promedio, máximas y mínimas lo cual podría tener diversos efectos sobre la vegetación asociada a estos; además alguna característica de los cojines, no identificada aun, permite restablecer sus temperaturas superficiales en eventos como nevadas prolongadas que mantienen la temperatura del suelo baja y estable por varios días.

8. LITERATURA CITADA

- Almeida, J. P., Montúfar, R. y F. Anthelme (2013). Patterns and origin of intraspecific functional variability in a tropical alpine species along an altitudinal gradient. *Plant Ecology y Diversity*, 6(3-4), 423-433.
- Anderson M., Gorley R. y K. Clarke (2008). PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E, Plymouth, UK.
- Anthelme, F. y O. Dangles (2012). Plant–plant interactions in tropical alpine environments. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(5), 363-372.
- Anthelme, F., Cavieres, L. A. y O. Dangles (2014). Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. *Frontiers in Plant Science*. 5, 387
- Anthelme, F., Buendia, B., Mazoyer, C. y O. Dangles (2012). Unexpected mechanisms sustain the stress gradient hypothesis in a tropical alpine environment. *Journal of Vegetation Science*, 23, 62–72.
- Armas, C., Ordiales, R., y F. I. Pugnaire (2004). Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology*, 85(10), 2682-2686.
- Arroyo, M. T. K., Cavieres, L. A., Peñaloza, A. y M. A. Arroyo-Kalin (2003). Positive associations between the cushion plant *Azorella monantha* (Apiaceae) and alpine plant species in the Chilean Patagonian Andes. *Plant Ecology*, 169(1), 121-129.
- Arzac, A., Chacón-Moreno, E., Llambí, L. D. y R. Dulhoste (2011). Distribución de formas de vida de plantas en el límite superior del ecotono bosque- páramo en Los Andes Tropicales. *Ecotropicos*, 24(1), 26-46.

- Badano, E. I. y L. A. Cavieres (2006). Impacts of ecosystem engineers on community attributes: effects of cushion plants at different elevations of the Chilean Andes. *Diversity and Distributions*, 12(4), 388-396.
- Beltrán, K., Salgado, S., Cuesta, F., León-Yanez, S., Romoleroux, K., Ortiz, E. y A. Velástegui (2009). *Distribución espacial, sistemas ecológicos y caracterización florística de los páramos en el Ecuador*. EcoCiencia, Proyecto Páramo Andino y Herbario QCA. Quito.
- Bertness M. y R. Callaway (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 191–193.
- BirdLife International (2015) Important bird area factsheet: Reserva Ecológica Antisana, Ecuador. Recuperado el 19 de marzo del 2015, de <http://www.birdlife.org>
- Boucher, D. H. (1985). The idea of mutualism, past and future. *The Biology of Mutualism: Ecology and Evolution* (Boucher, D.H., ed.) Oxford University Press, pp. 1–27
- Bourdon, E., Eissen, J. P., Monzier, M., Robin, C. Martin, H., Cotton, J. y M. L. Hall (2002). Adakite-like lavas from Antisana volcano (Ecuador): Evidence for slab melt metasomatism beneath the Andean Northern volcanic zone. *Journal of Petrology*, 43 (2), 199-217.
- Bronstein, J. L. (1994). Our current understanding of mutualism. *Quarterly Review of Biology*, 31-51.
- Bronstein, J. L. (2009). The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology*, 97, 1160-1170.

- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J. y M. D. Bertness (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology y Evolution*, 18(3), 119-125.
- Cáceres, B., Francou, B., Favier, V., Bontron, G., Tachker, P., Bucher, R. y M. Villacís (2006). El glaciar 15 del Antisana: investigaciones glaciológicas y su relación con el recurso hídrico. *Climate Variability and Change-Hydrological Impacts (Proceedings of the fifth friend World Conference held)*. La Habana.
- Cáceres, Y., Llambí L. D. y F Rada (2015). Shrubs as foundation species in a high tropical alpine ecosystem: a multi-scale analysis of plant spatial interactions. *Plant Ecology and Diversity*, 8(2), 147-161.
- Callaway, R. M., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R. y B. J. Cook (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417(6891), 844-848.
- Cannone, N., Sgorbati, S. y M. Guglielmin (2007). Unexpected impacts of climate change on alpine vegetation. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5, 360–364.
- Cavieres, L. A., Quiroz, C. L. y M. A. Molina-Montenegro (2008). Facilitation of the non-native *Taraxacum officinale* by native nurse cushion species in the high Andes of central Chile: are there differences between nurses? *Functional Ecology*, 22(1), 148-156.
- Cavieres, L. A., Badano, E. I., Sierra-Almeida, A. y M. A. Molina-Montenegro (2007). Microclimatic modifications of cushion plants and their consequences for seedling survival of native and non-native herbaceous species in the high Andes of central Chile. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 39(2), 229-236.

- Cavieres, L. A., Quiroz, C. L., Molina-Montenegro, M. A., Muñoz, A. A. y A. Pauchard (2005). Nurse effect of the native cushion plant *Azorella monantha* on the invasive non-native *Taraxacum officinale* in the high-Andes of central Chile. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 7(3), 217-226.
- Cavieres, L., Arroyo, M. T., Peñaloza, A., Molina-Montenegro, M. y C. Torres (2002). Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *Journal of Vegetation Science*, 13(4), 547-554.
- Clarke, K. y R. Gorley (2006). Primer v6: user manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- Cuesta, F., Muriel, P., Beck, S., Meneses, R. I., Halloy, S., Salgado, S., Ortiz, E. y M.T. Becerra (Eds.) (2012). *Biodiversidad y Cambio Climático en los Andes Tropicales – Conformación de una red de investigación para monitorear sus impactos y delinear acciones de adaptación*. Red Gloria-Andes, Lima-Quito. pp 180.
- Curtis, H. y S. Barnes (2001). *Biología*. Sexta edición. Editorial Médica Panamericana. Madrid-España. pp 1491.
- Gottfried, M., Pauli, H. y G. Grabherr (1998). Prediction of vegetation patterns at the limits of plant life: a new view of the alpine-nival ecotone. *Arctic and Alpine Research*, 207-221.
- Grabherr, G., Gottfried, M. y H. Pauli (2010). Climate change impacts in alpine environments. *Geography Compass*, 4(8), 1133-1153.
- Greig-Smith, P. (1983). *Quantitative Plant Ecology*. University of California Press, Berkeley.

- Hall, M., Mothes, P., Aguilar, J., Bustillos, J., Ramón, P., Eissen, J.P., Monzier, M., Robin, C., Egred, J., Militzer, A. y H. Yezpe (2012). *Los peligros volcánicos asociados con el Antisana*. Instituto Geofísico de la Escuela Politécnica Nacional-Instituto Francés de Investigación para el Desarrollo IRD. Quito-Ecuador. pp 79
- Jørgensen, P. M. y S. León-Yáñez (1999). Catálogo de las Plantas Vasculares del Ecuador. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 75, 1-1181.
- Kleier, C, y P. Rundel (2009). Energy balance and temperature relations of *Azorella compacta*, a high-elevation cushion plant of the central Andes. *Plant Biology* 11, 351–358.
- Lauer, W. (1979). La posición de los páramos en la estructura del paisaje de los Andes tropicales". *El medio ambiente páramo*, M. L. Salgado-Laboriau, (Eds). Mérida, Venezuela, Centro de Estudios Avanzados y UNESCO.
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P. y H. Brisse (2008). A significant upward shifting plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320, 1768–1771.
- Lutyn J. L. (1999). Páramos. *A checklist of plant diversity, geographical distribution and botanical literature*. New York: The New York Botanical Garden Press. 84.
- Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F. y C. J. Lortie (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97(2), 199-205.
- Pauli, H., Gottfried, M., Dullinger, S., Abdaladze, O., Akhalkatsi, M. y J. L. Alonso (2012). Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits. *Science* 336, 353–355.

- Ramírez, L., Rada, F. y L.D. Llambí (2015). Linking patterns and processes through ecosystem engineering: effects of shrubs on microhabitat and water status of associated plants in the high tropical Andes. *Plant Ecology*, 216(2), 213-225.
- Schmidt, S. K., Reed, S. C., Nemergut, D. R., Grandy, A. S., Cleveland, C. C., Weintraub, M. N. y A. M. Martin (2008). The earliest stages of ecosystem succession in high-elevation (5000 meters above sea level), recently deglaciated soils. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275(1653), 2793-2802.
- Schöb, C., Armas, C., Guler, M., Prieto, I. y F. I. Pugnaire (2013). Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *Journal of Ecology*, 101(3), 753-762.
- Sklenář, P., Kovář, P., Palice, Z., Stančík, D. y Z. Soldán (2010). Primary succession of high-altitude Andean vegetation on lahars of Volcano Cotopaxi, Ecuador. *Phytocoenologia*, 40(1), 15-28.
- Sklenář, P. (2009). Presence of cushion plants increases community diversity in the high equatorial Andes. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 204(4), 270-277.
- Sklenář, P. (2007). Temperature environment of *Xenophyllum humile* (Kunth) V. A. Funk, a high Andean cushion plant. *Arnaldoa: revista del Herbario HAO*, 14, 97.
- Sklenář, P. (2006). Searching for altitudinal zonation: species distribution and vegetation composition in the superpáramo of Volcano Illiniza, Ecuador. *Plant Ecology*, 184(2), 337-350.
- Sklenář, P. y P. M. Ramsay (2001). Diversity of zonal páramo plant communities in Ecuador. *Diversity and Distributions*, 7(3), 113-124.

- Sklenář, P. y P. M. Jørgensen (1999). Distribution patterns of páramo plants in Ecuador. *Journal of Biogeography*, 26(4), 681-691
- Stachowicz, J. J. (2001). Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *Bioscience* 51, 235–246
- Suárez, E., Orndahl, K., y K. Goodwin (2015). Lava flows and moraines as corridors for early plant colonization of glacier forefronts on Tropical volcanoes. *Biotropica*, 47(6), 645-649.
- Ulloa-Ulloa, C., Alvares, S., Jørgensen, P. y D. Minga (2004). Cien plantas silvestres del páramo. Primera edición. Parque nacional Cajas-ETAPA y Missouri Botanical Garden. Cuenca-Ecuador.
- Vásconez, P. M. y R. Hofstede (2006). Los páramos ecuatorianos. *Botánica económica de los Andes Centrales*. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.

9. FIGURAS

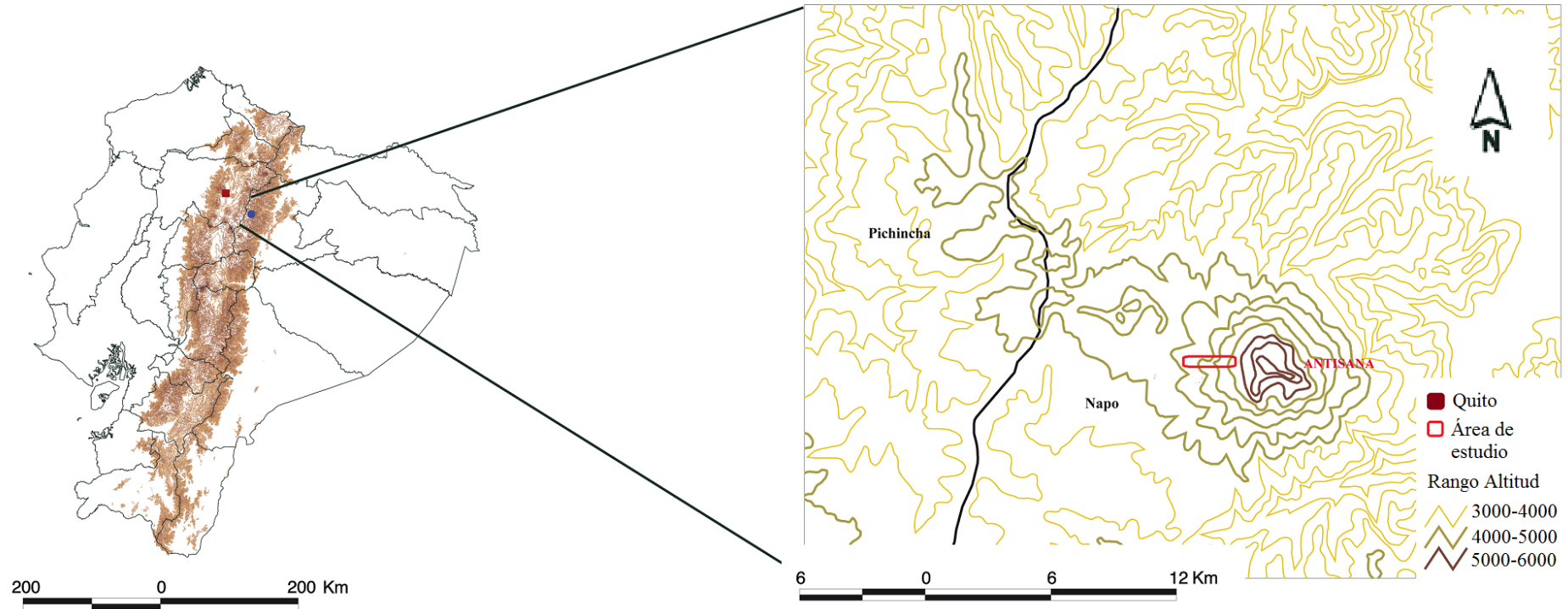


Figura 1. Área de estudio. Ubicada en la parte occidental del volcán Antisana, dentro de la zona de amortiguamiento de la Reserva Ecológica Antisana en Napo-Ecuador. En las coordenadas $0^{\circ} 28' 46.452''$ S, $78^{\circ} 9' 30.1674''$ O.

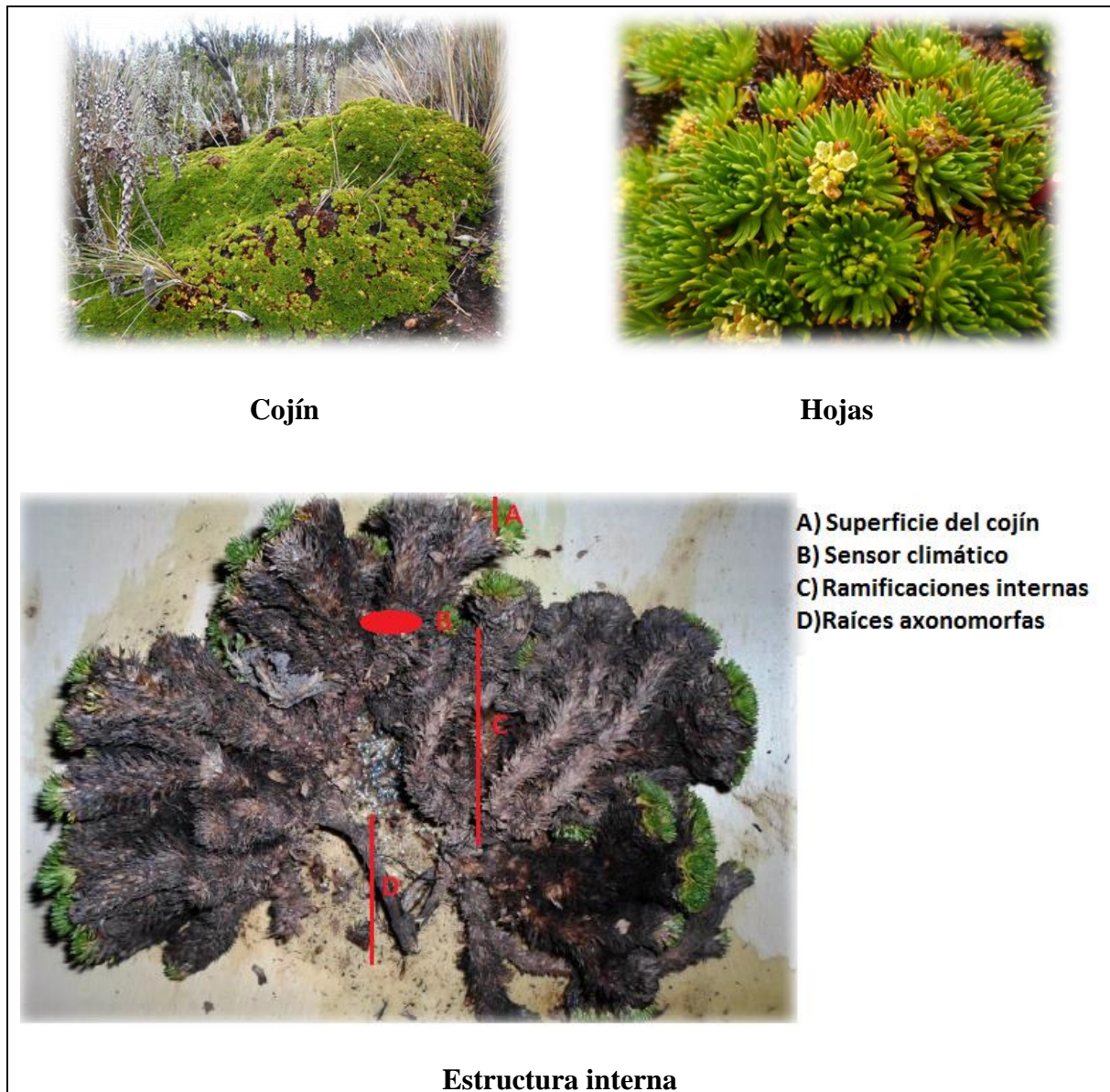


Figura 2. *Azorella pedunculata* (Spreng.) Mathias & Constance (Apiaceae).

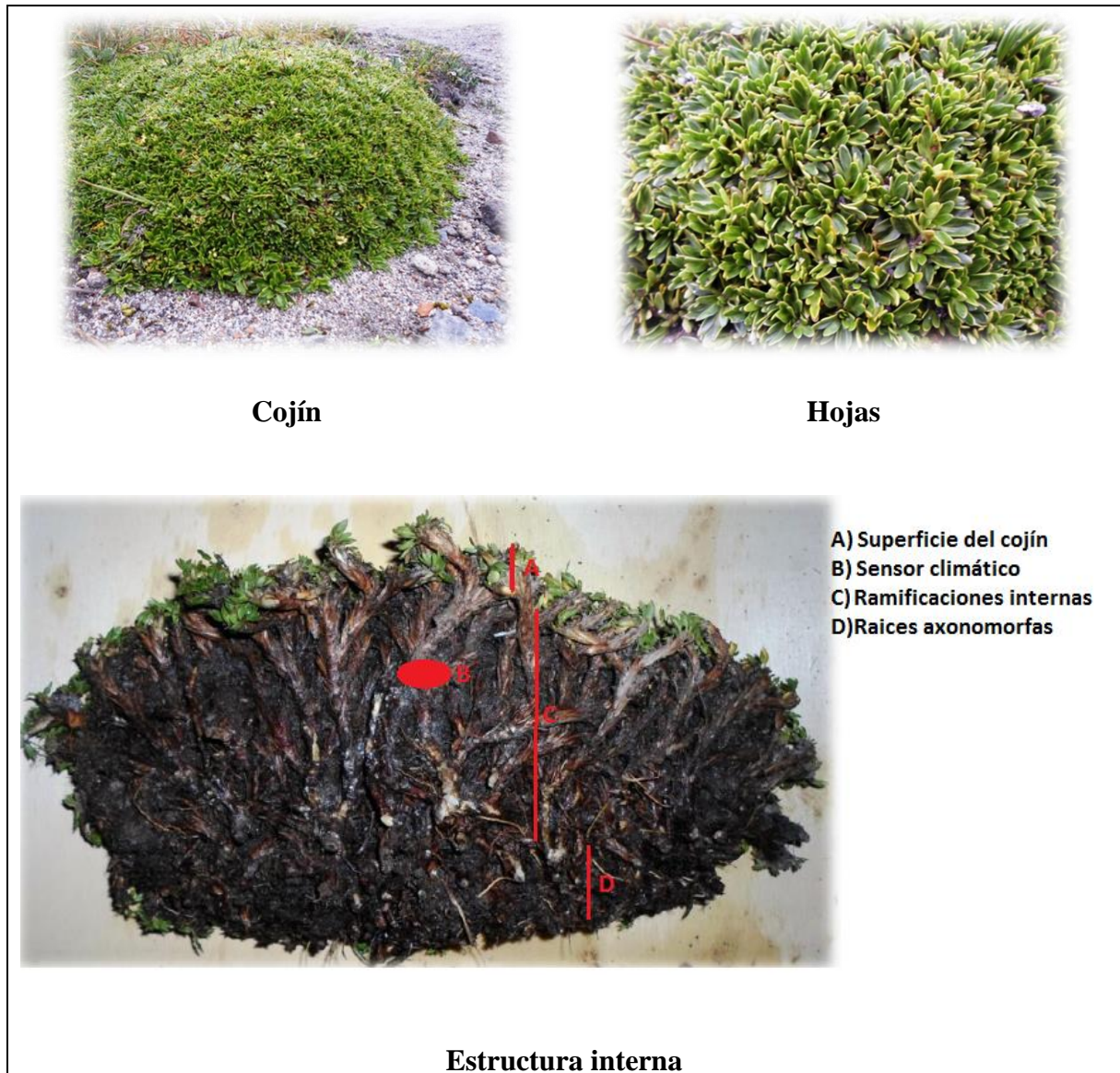


Figura 3. *Azorella aretioides* DC. (Apiaceae).

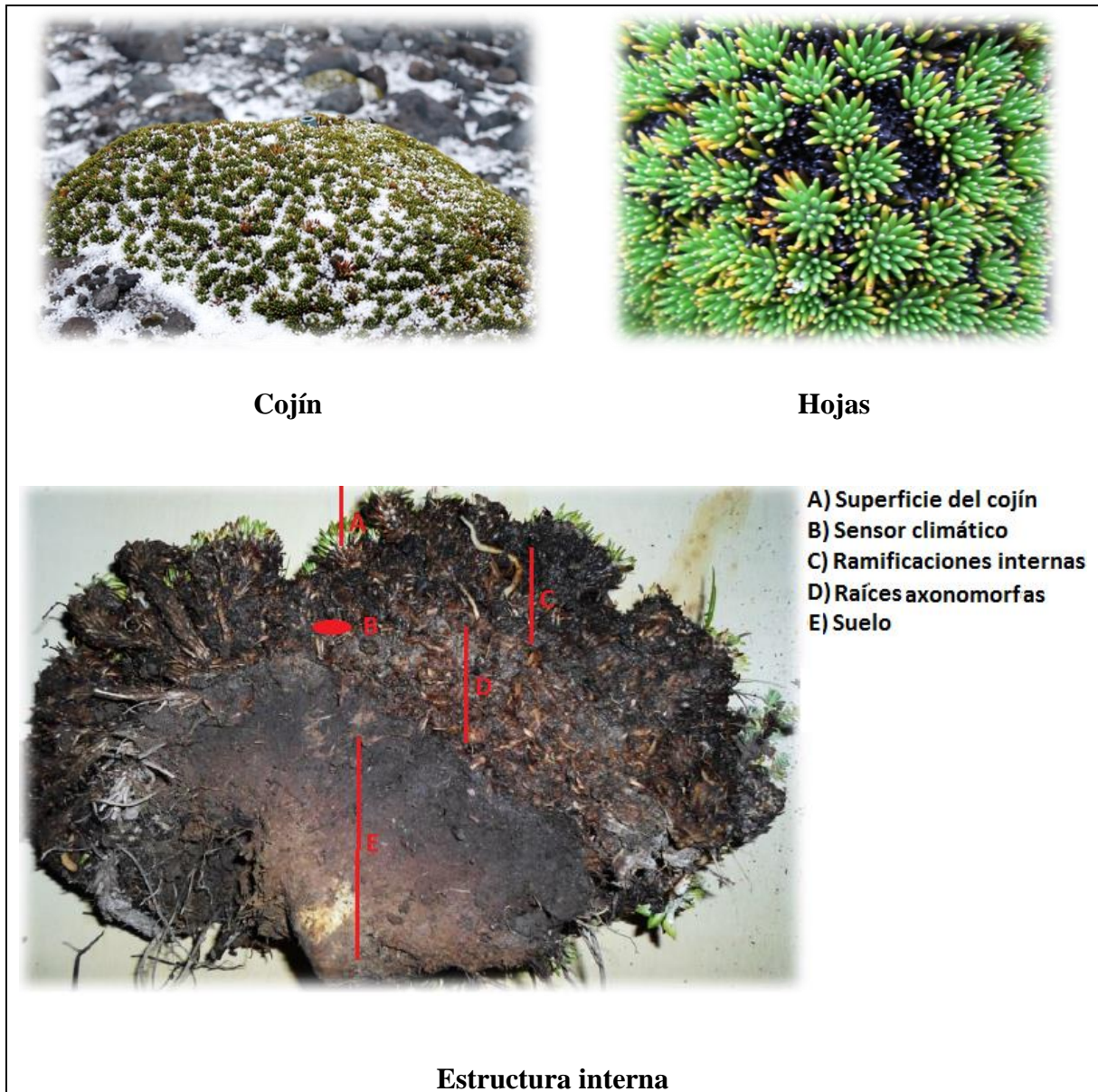


Figura 4. *Xenophyllum humile* (Kunth) V.A. Funk (Asteraceae).

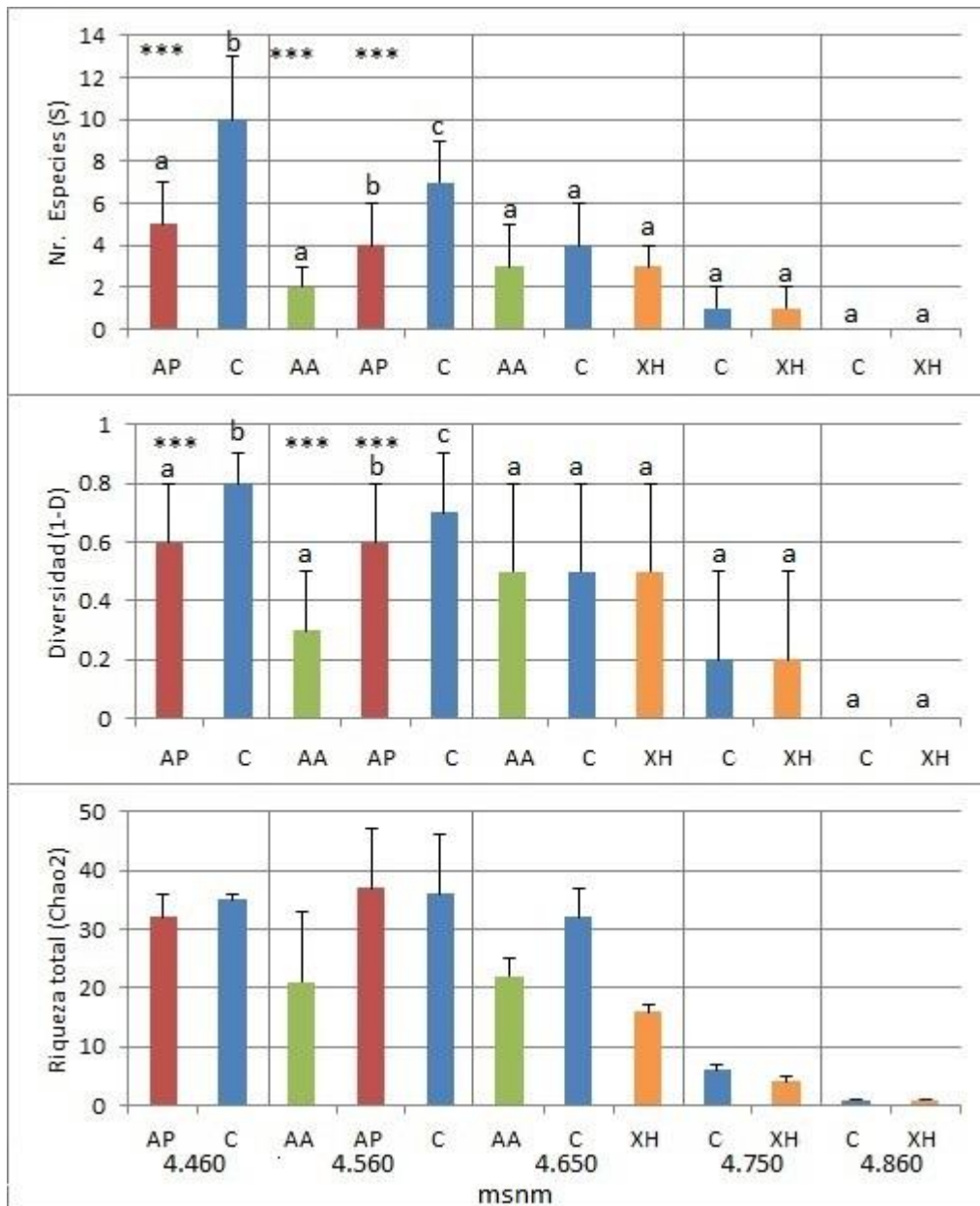


Figura 5. Riqueza promedio (S), diversidad (1-D) y riqueza total (CHAO2) en las distintas situaciones de estudio en cada nivel altitudinal. Las etiquetas corresponden a las situaciones de estudio en cada nivel altitudinal de la siguiente manera: *A. pedunculata* (AP), *A. aretioides* (AA), *X. humile* (XH) y las unidades de control (C). Las diferentes letras indican la variación entre las distintas situaciones de estudio con *** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$ en los PERMANOVAS realizados entre pares.

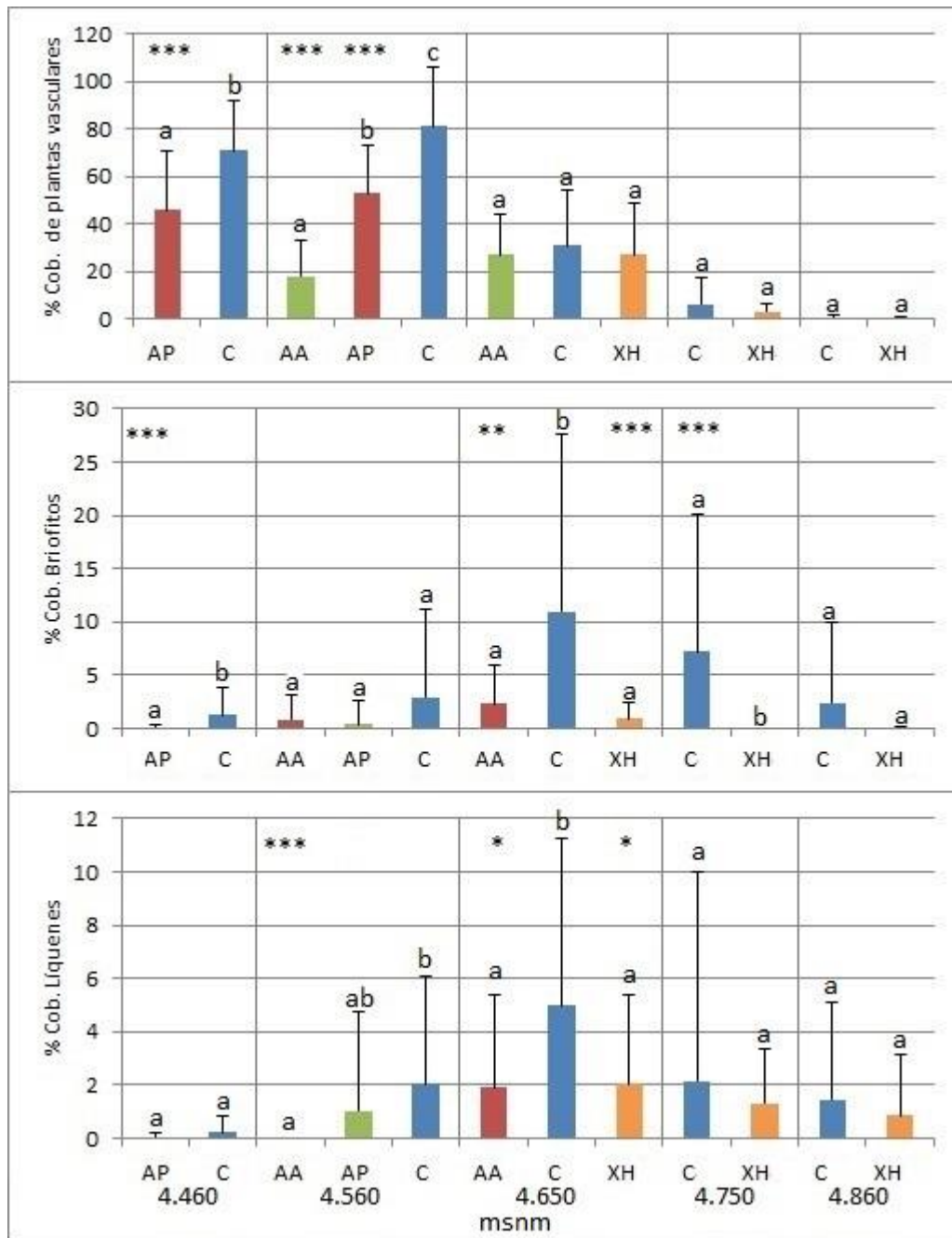


Figura 6. Cobertura de plantas vasculares, briófitos y líquenes en las distintas situaciones de estudio en cada nivel altitudinal. Las etiquetas corresponden a las situaciones de estudio en cada nivel altitudinal de la siguiente manera: *A. pedunculata* (AP), *A. aretioides* (AA), *X. humile* (XH) y las unidades de control (C). Las diferentes letras indican la variación entre las distintas situaciones de estudio con *** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$ en los PERMANOVAS realizados entre pares.

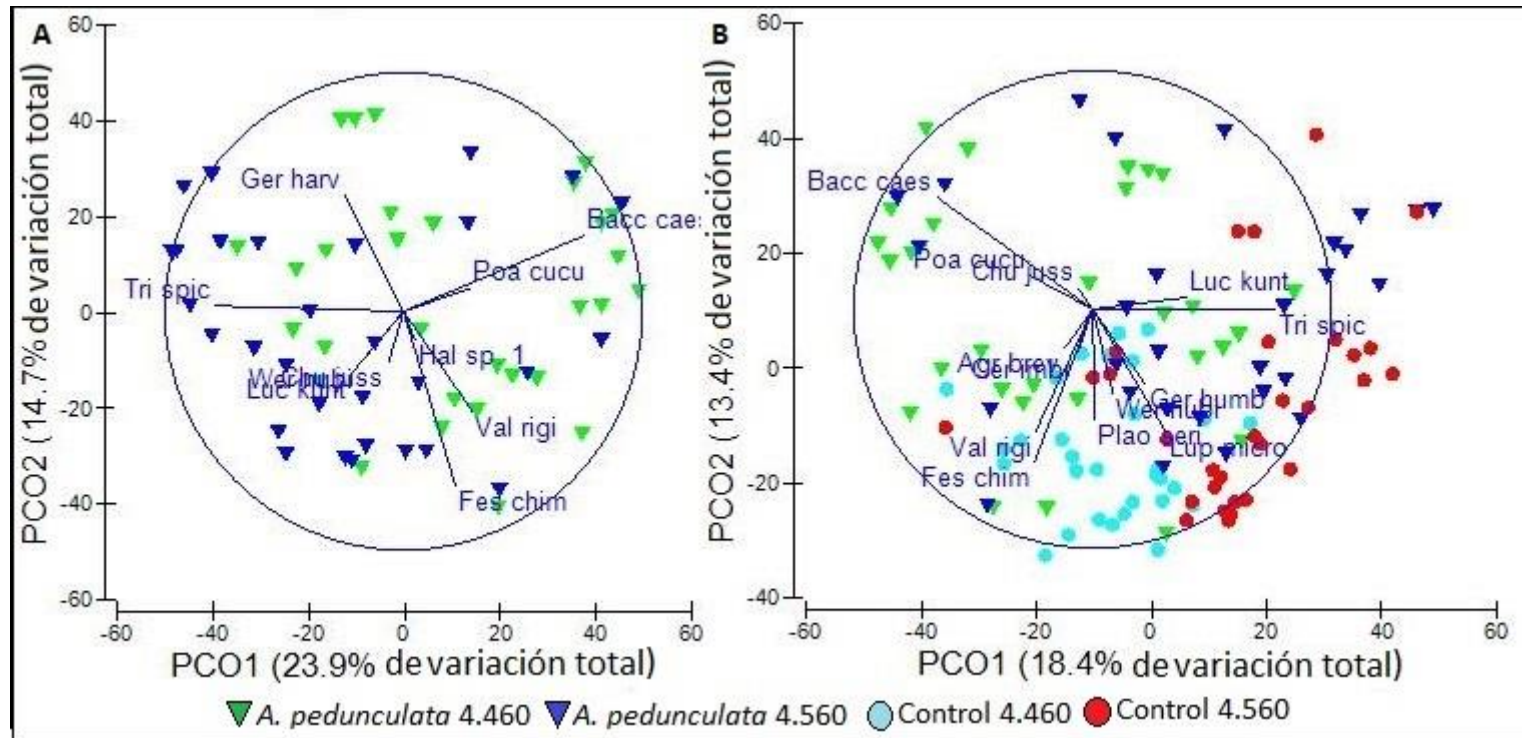


Figura 7. Análisis de coordenadas principales de *A. pedunculata* vs. control en dos niveles altitudinales (msnm). Representa la variación entre las unidades de muestreo de *A. pedunculata* A: en sus dos niveles altitudinales a 4.460 msnm y 4.569 msnm; y B: entre las unidades de control y *A. pedunculata*. Se indica con vectores la correlación de las especies de plantas vasculares, más influyentes en cada situación de estudio, con los ejes de ordenamiento. El nombre completo de las especies se encuentra en el anexo 1.

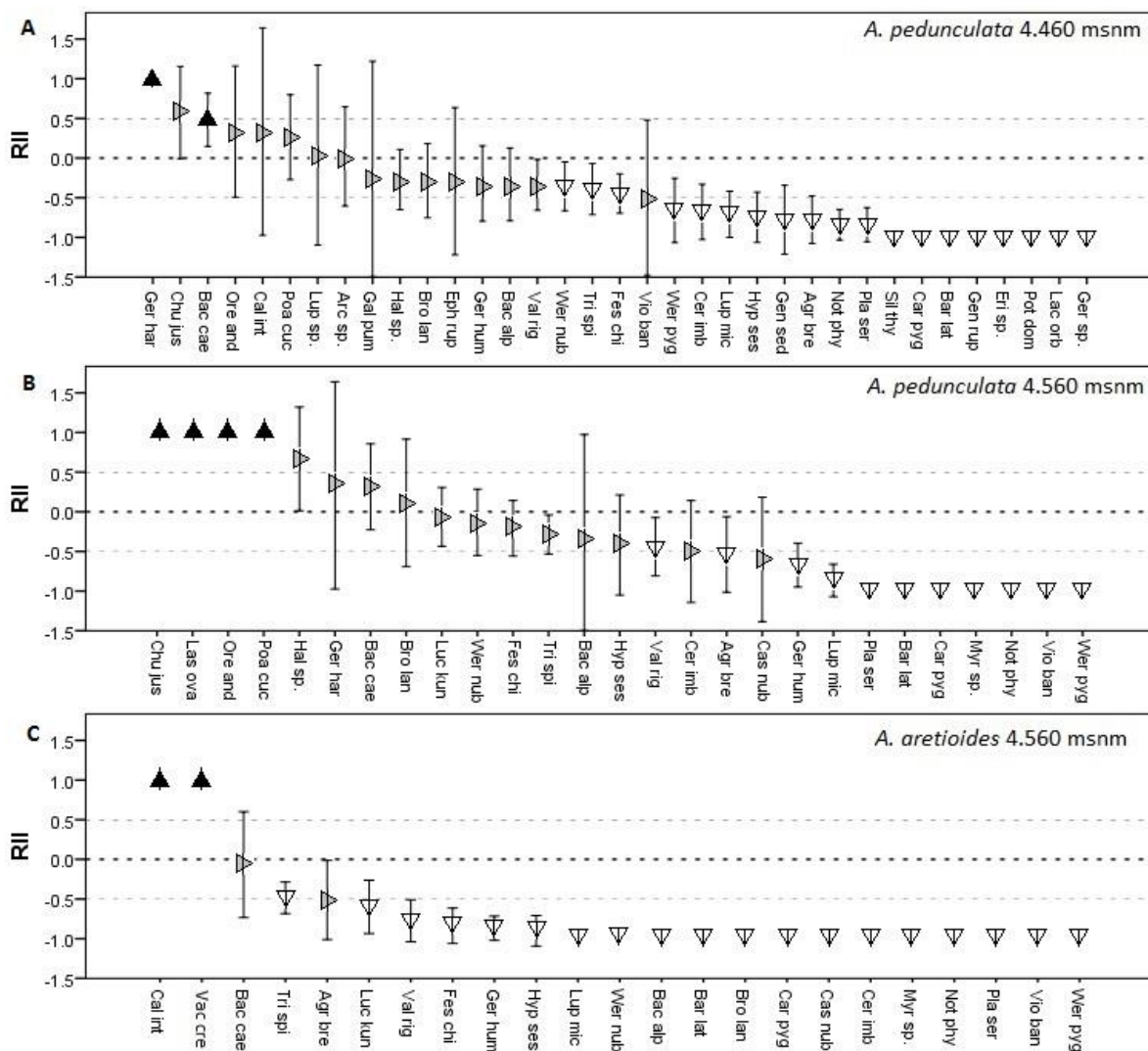


Figura 8. Intensidad de interacción (RII) de las tres especies de cojín evaluadas con otras especies de plantas vasculares. Los triángulos negros representan las especies con interacción positiva (RII y LCS > 0), los triángulos grises interacción neutral (IC contiene a 0) y los triángulos blancos interacción negativa (RII y LCI < 0). Barras de error corresponden al intervalo de confianza al 95%. El nombre completo de las especies se encuentra en el anexo 1.

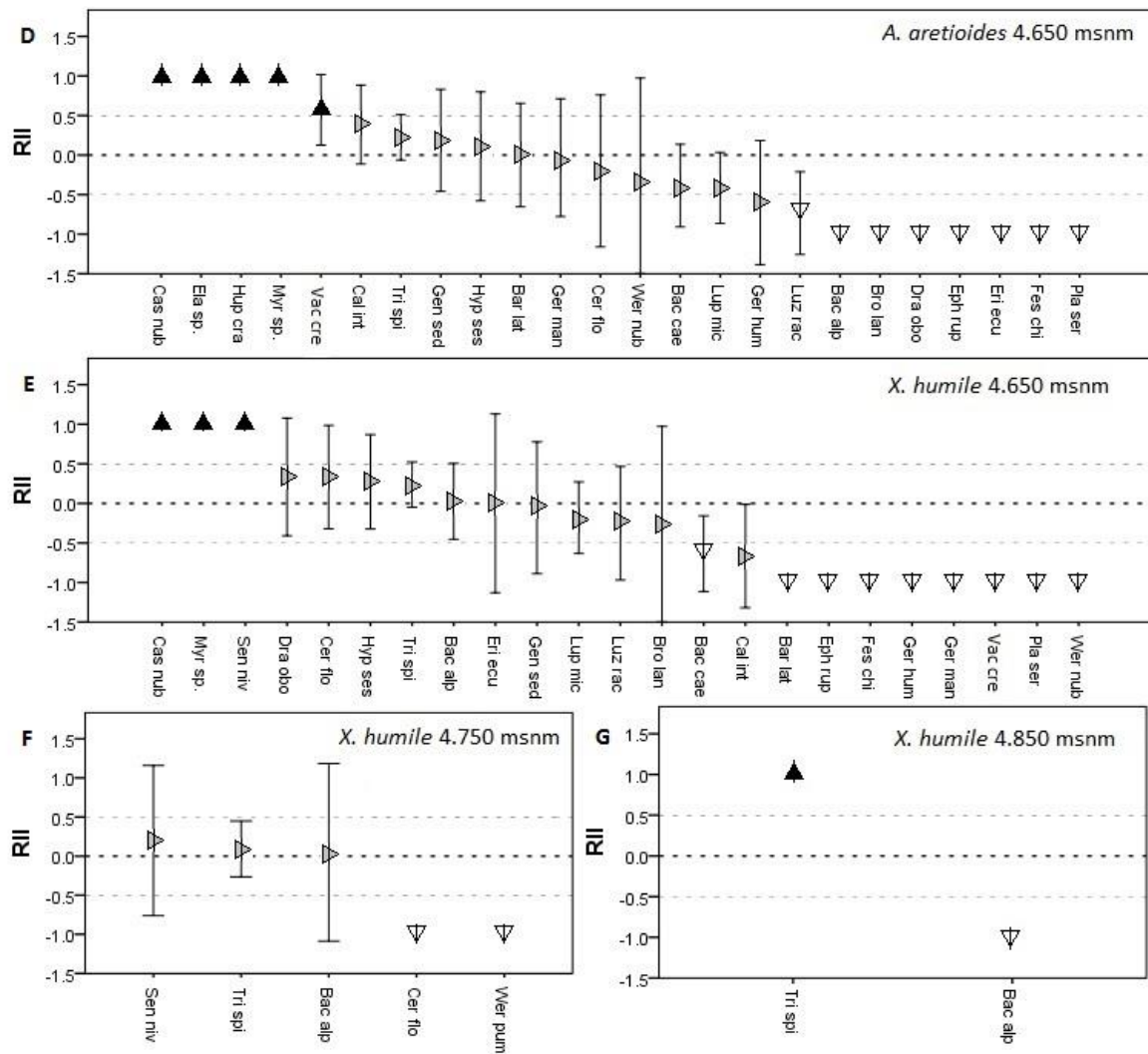


Figura 8 continuación. Intensidad de interacción (RII) de las tres especies de cojín evaluadas con otras especies de plantas vasculares. Los triángulos negros representan las especies con interacción positiva (RII y LCS > 0), los triángulos grises interacción neutral (IC contiene a 0) y los triángulos blancos interacción negativa (RII y LCI < 0). Barras de error corresponden al intervalo de confianza al 95%. El nombre completo de las especies se encuentra en el anexo 1.

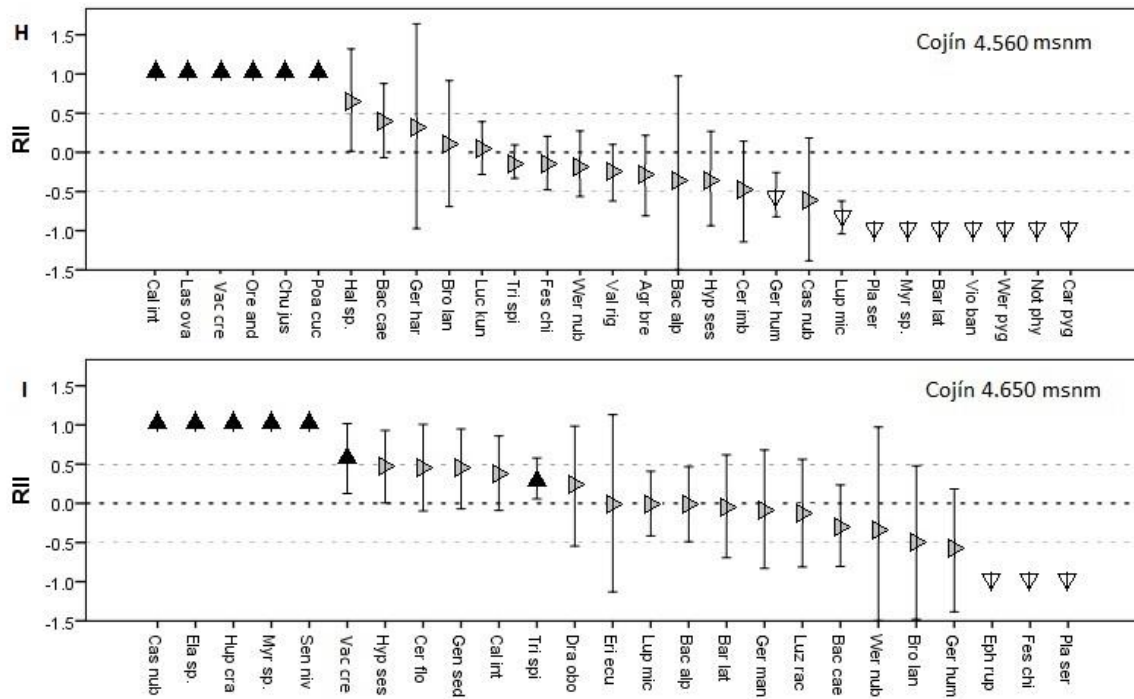


Figura 8 continuación. Intensidad de interacción (RII) de las tres especies de cojín evaluadas con otras especies de plantas vasculares. Los triángulos negros representan las especies con interacción positiva (RII y $LCS > 0$), los triángulos grises interacción neutral (IC contiene a 0) y los triángulos blancos interacción negativa (RII y $LCI < 0$). Barras de error corresponden al intervalo de confianza al 95%. El nombre completo de las especies se encuentra en el anexo 1.

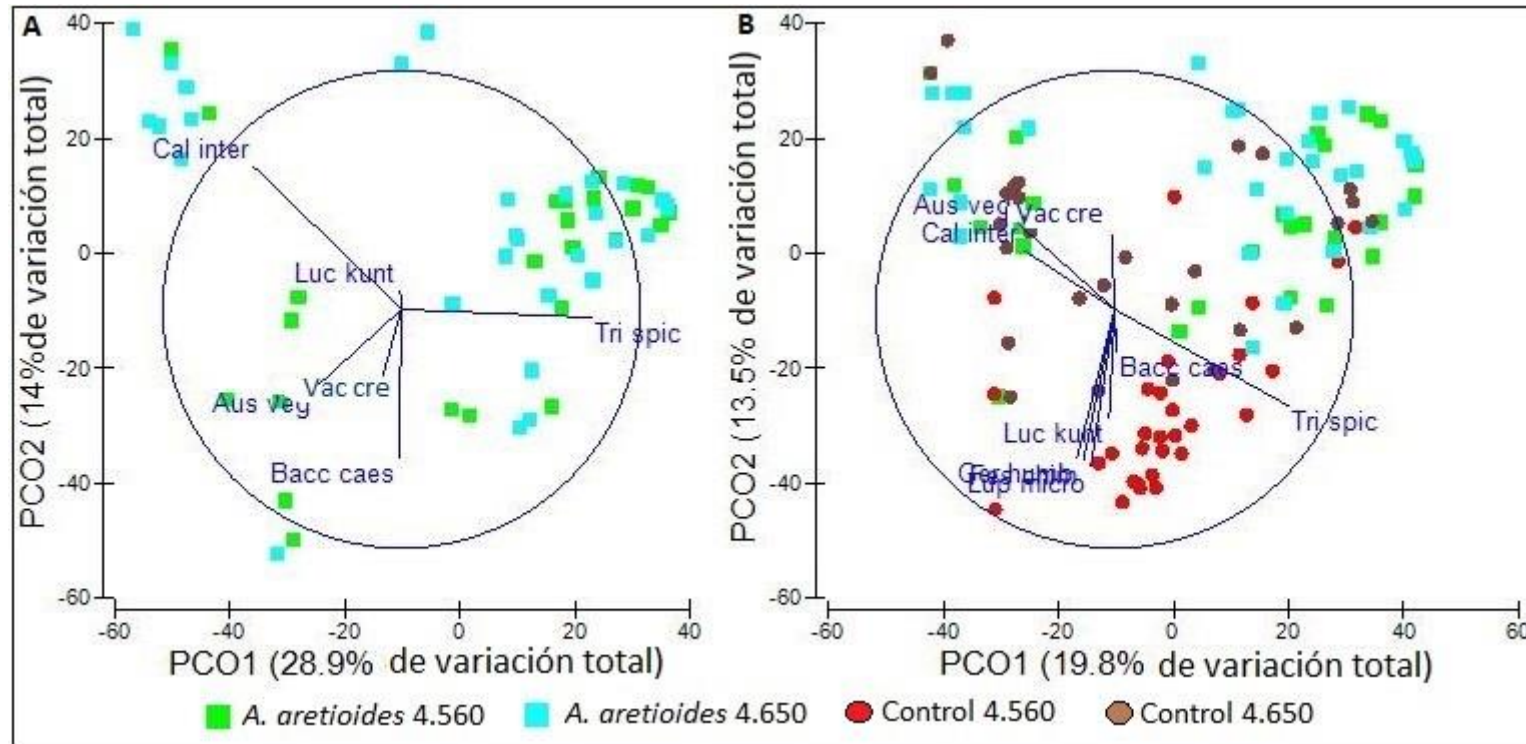


Figura 9. Análisis de coordenadas principales de *A. aretioides* vs. control en dos niveles altitudinales (msnm). Representa la variación entre las unidades de muestreo de *A. aretioides* en A: sus dos niveles altitudinales a 4.560 msnm y 4.650 msnm; y B: entre las unidades de control y *A. aretioides*. Se indica con vectores la correlación de las especies de plantas vasculares, más influyentes en cada situación de estudio, con los ejes de ordenamiento. El nombre completo de las especies se encuentra en el anexo 1.

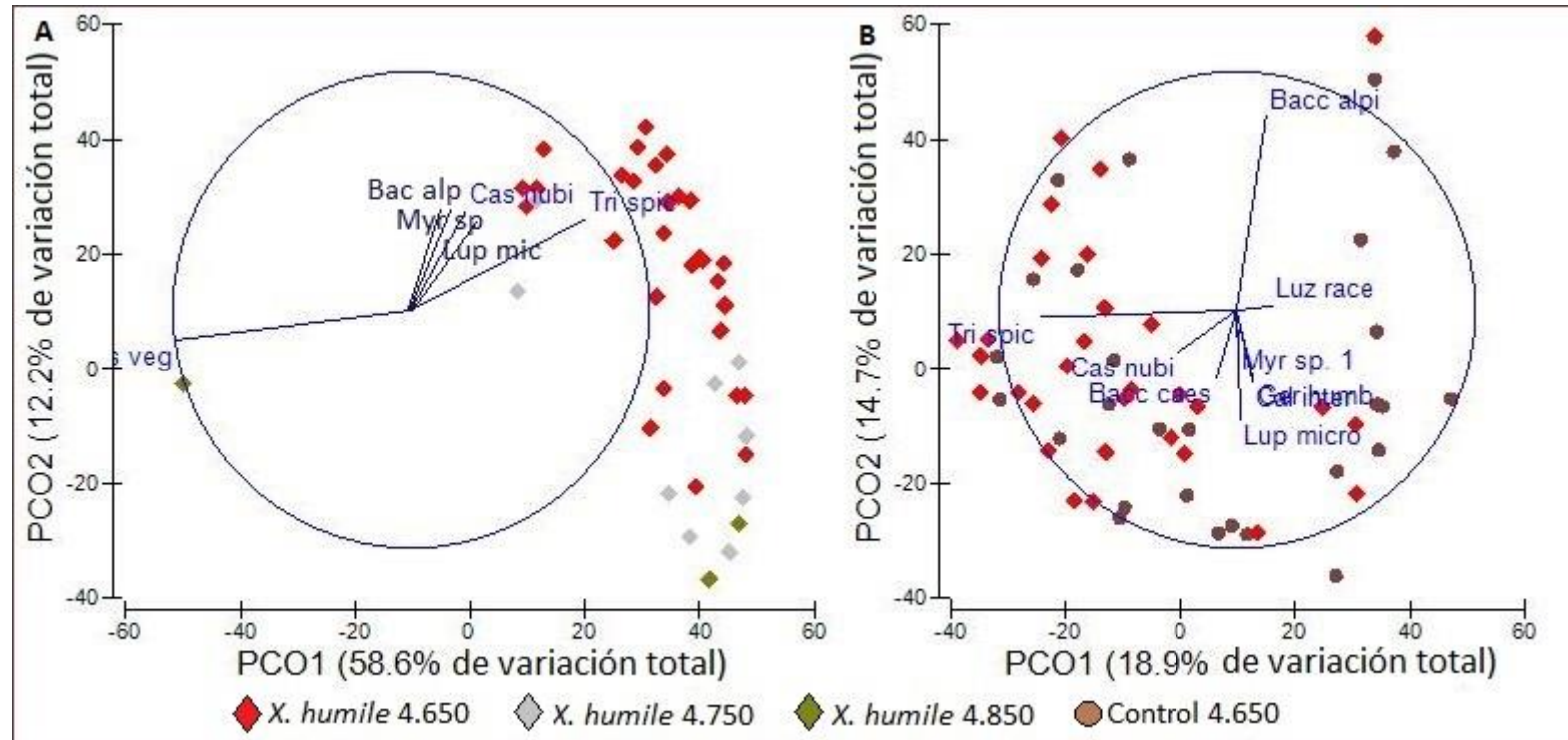


Figura 10. Análisis de coordenadas principales de *X. humile* vs. control en tres niveles altitudinales (msnm). Representa la variación entre las unidades de muestreo de *X. humile* en A: sus tres niveles altitudinales a 4.65, 4.750 y 4.850 msnm; y B: entre las unidades de control y *X. humile*. Se indica con vectores la correlación de las especies de plantas vasculares, más influyentes en cada situación de estudio, con los ejes de ordenamiento. El nombre completo de las especies se encuentra en el anexo 1.

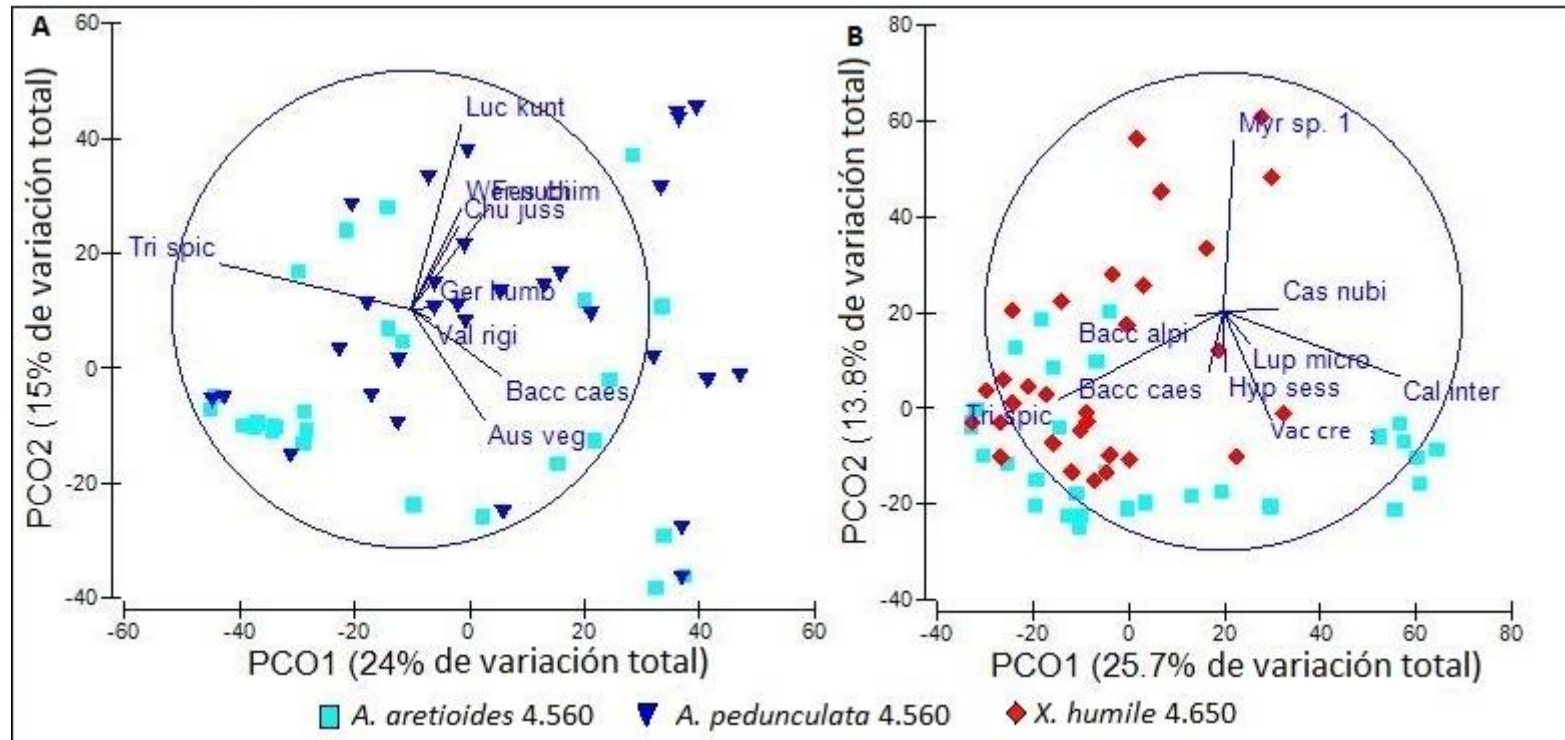


Figura 11. Análisis de coordenadas principales de *A. aretioides* vs. *A. pedunculata* y *X. humile*. Representa la variación entre A: las unidades de muestreo de *A. aretioides*, *A. pedunculata* a 4.560 msnm; y B: las unidades de muestreo de *A. aretioides* y *X. humile* a 4.650 msnm. Se indica con vectores la correlación de las especies de plantas vasculares, más influyentes en cada situación de estudio, con los ejes de ordenamiento. El nombre completo de las especies se encuentra en el anexo 1.

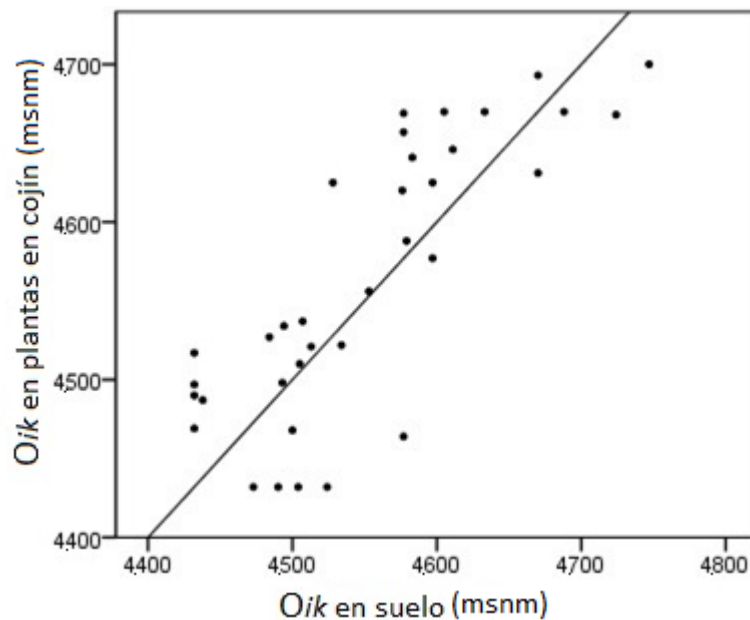


Figura 12. Relación de los óptimos altitudinales (O_{ik}) en cojines y en unidades de control de las especies identificadas a lo largo del gradiente altitudinal. Los puntos por encima de la línea de intersección representan las especies que tienen óptimos altitudinales superiores al crecer en cojines, y los puntos que están por debajo representan las especies que tienen su óptimo altitudinal superior al crecer en suelo.

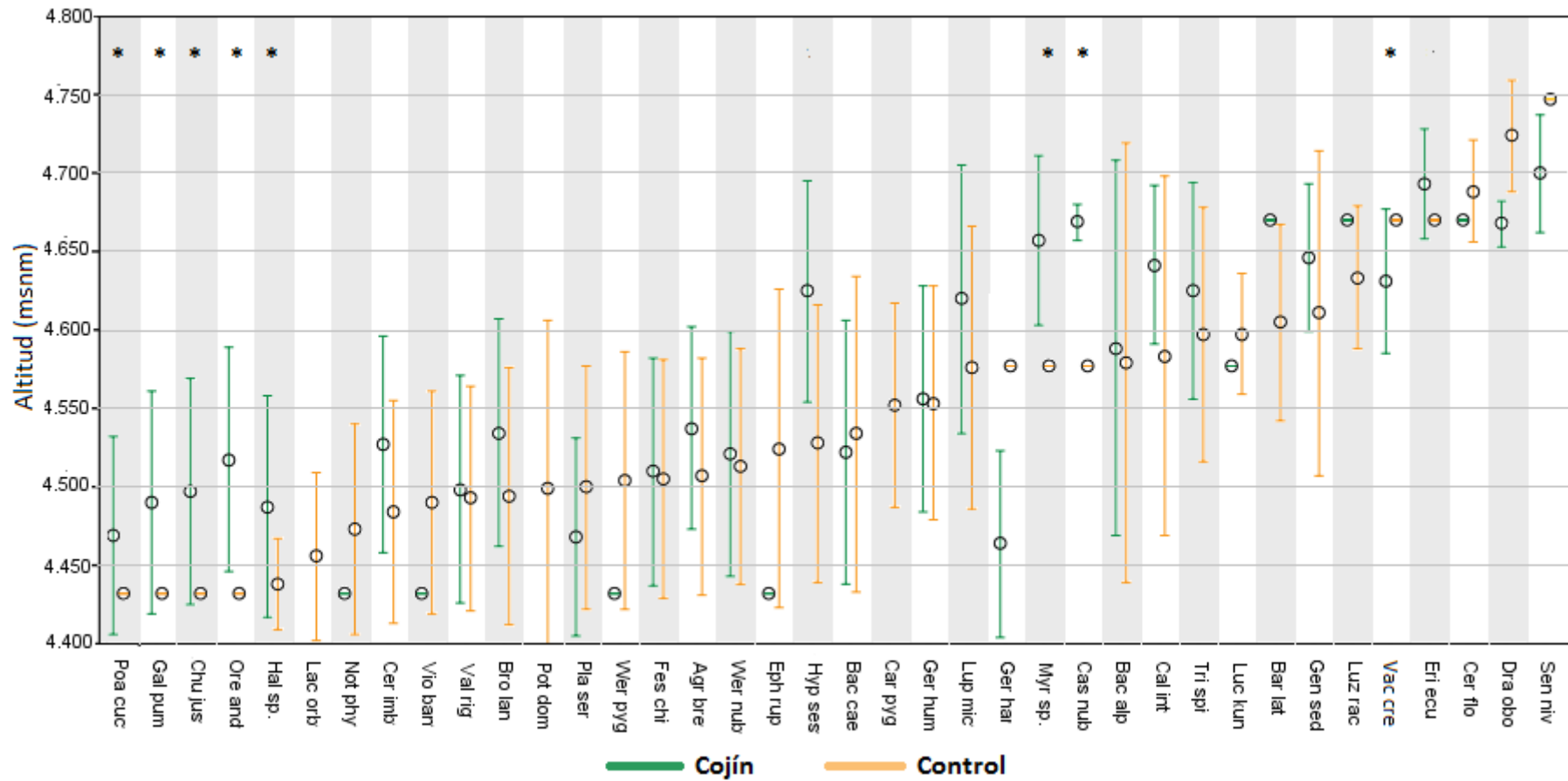


Figura 13. Óptimos (*Oik*) y amplitud (*Aik*) altitudinal de las especies que se registraron en más de una unidad de muestreo. Los asteriscos indican las especies que tienen un óptimo altitudinal mayor en presencia de cojines por tener una relación positiva con estos en su nivel altitudinal más alto.

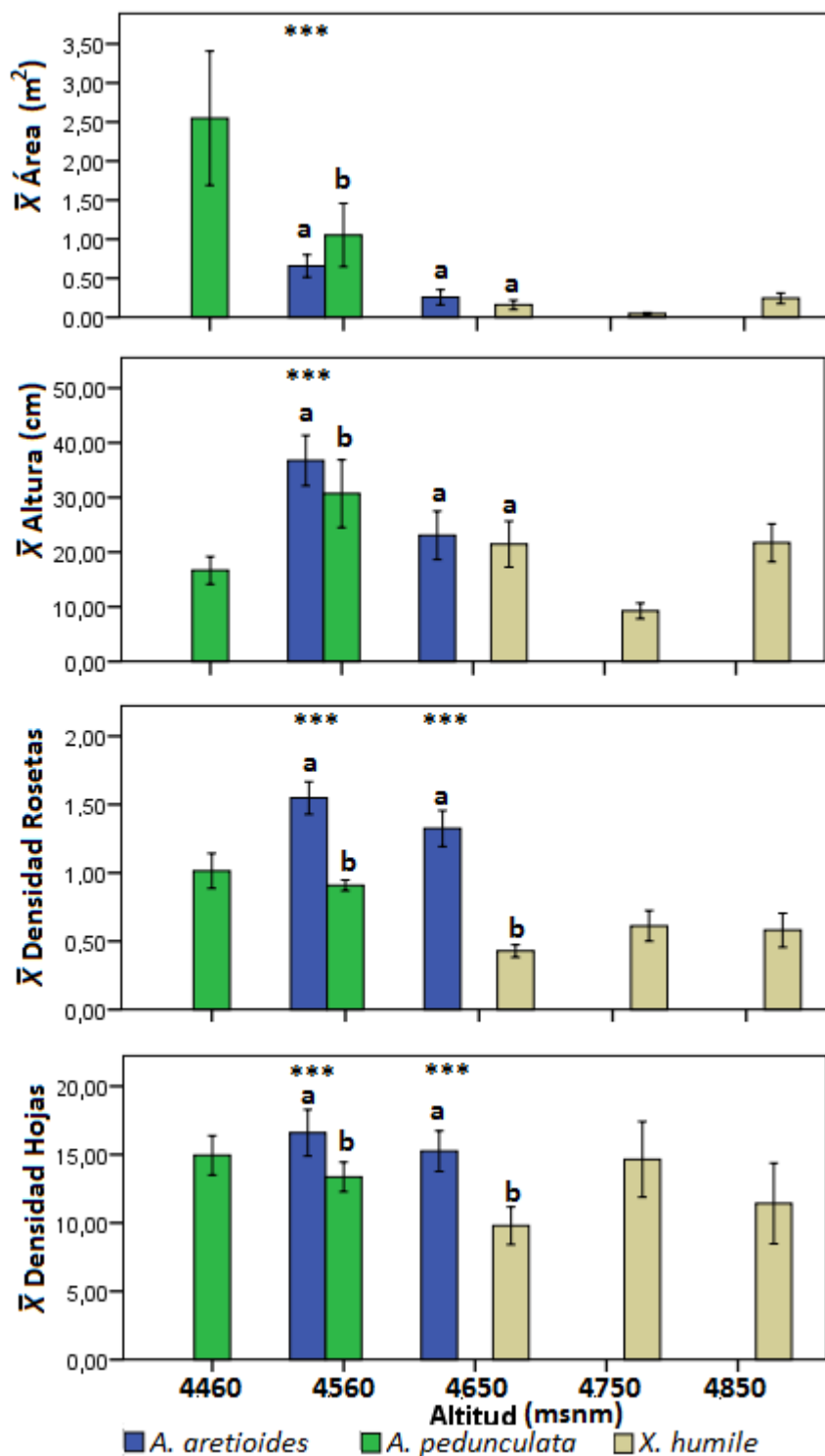


Figura 14. Atributos morfológicos evaluados en las tres especies de cojín a lo largo del gradiente altitudinal. Las barras de error representan la desviación estándar. Las diferentes letras indican la variación entre las distintas situaciones de estudio con *** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$ en los PERMANOVAS realizados entre pares.

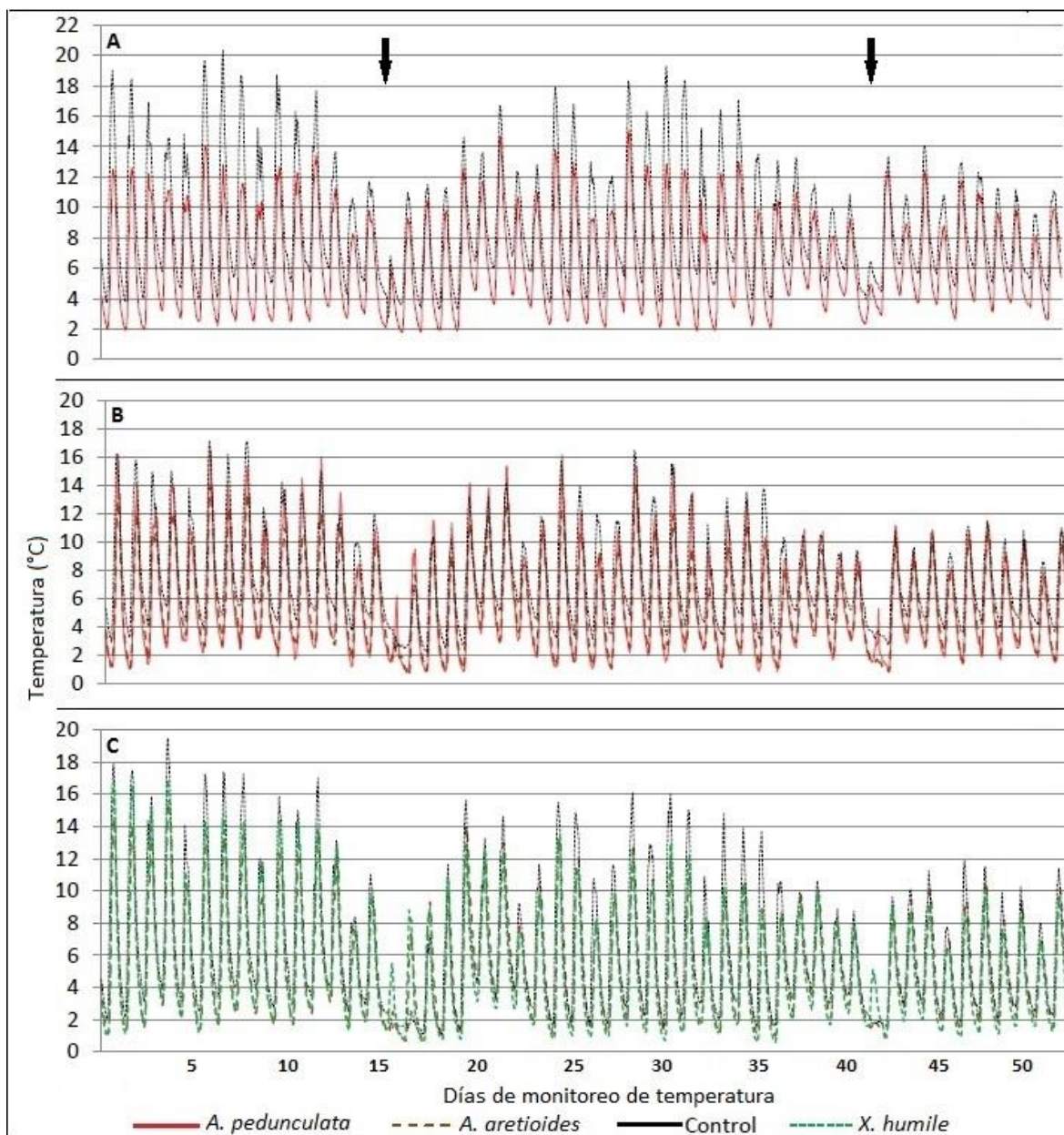


Figura 15. Patrones de temperatura en cojines y suelo distribuidos en un gradiente altitudinal durante dos meses (desde el 31 de agosto del 2014 hasta el 22 de octubre del 2014) en el páramo del Antisana. Se registró la temperatura a cinco centímetros debajo de la superficie de los cojines y unidades de control en cinco niveles altitudinales a A: 4.460 msnm, B: 4.560 msnm, C: 4.650 msnm, D: 4.750 msnm y E: 4.850 msnm. Las flechas indican un evento importante donde las temperaturas bajaron drásticamente y se mantuvieron constantes por más de un día.

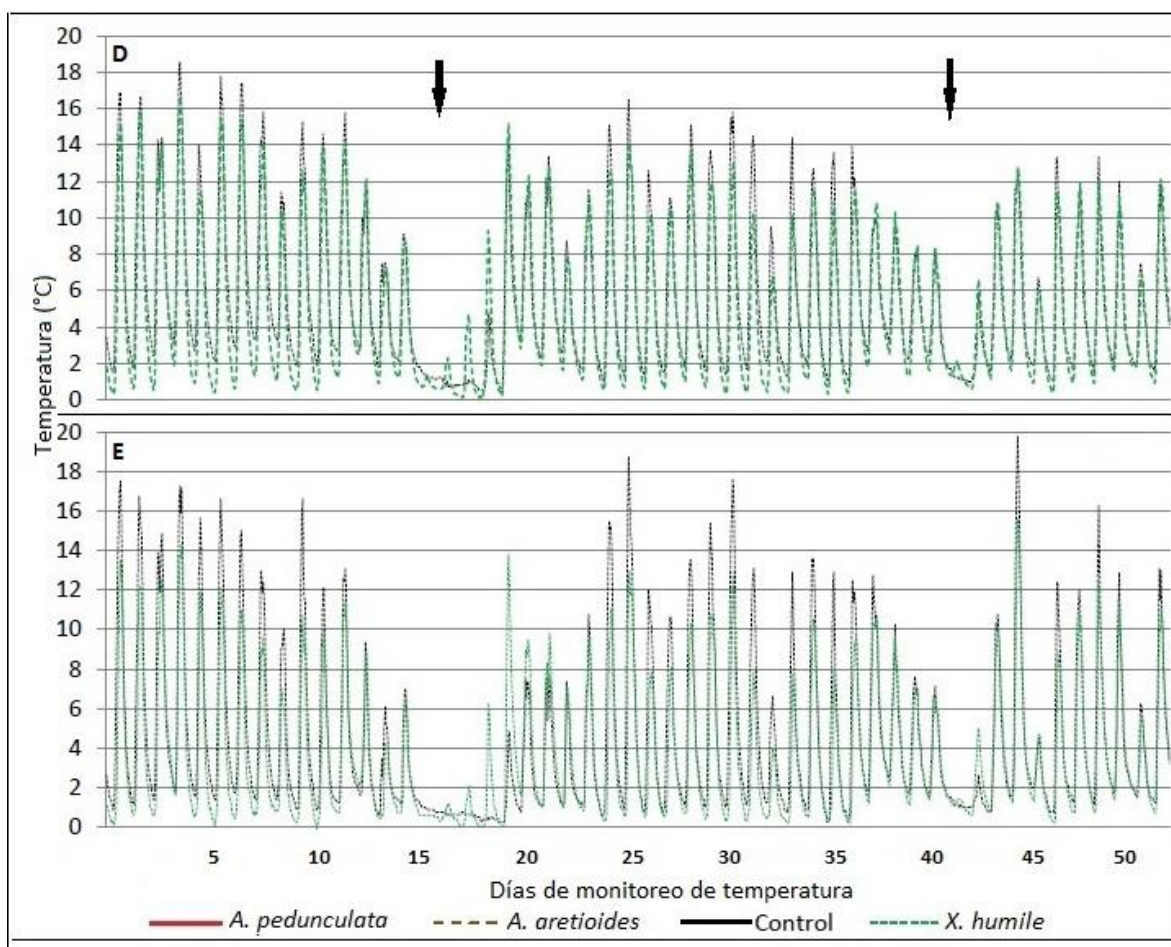


Figura 15 continuación. Patrones de temperatura en cojines y suelo distribuidos en un gradiente altitudinal durante dos meses (desde el 31 de agosto del 2014 hasta el 22 de octubre del 2014) en el páramo del Antisana. Se registró la temperatura a cinco centímetros debajo de la superficie de los cojines y unidades de control en cinco niveles altitudinales a A: 4.460 msnm, B: 4.560 msnm, C: 4.650 msnm, D: 4.750 msnm y E: 4.850 msnm. Las flechas indican un evento importante donde las temperaturas bajaron drásticamente y se mantuvieron constantes por más de un día.

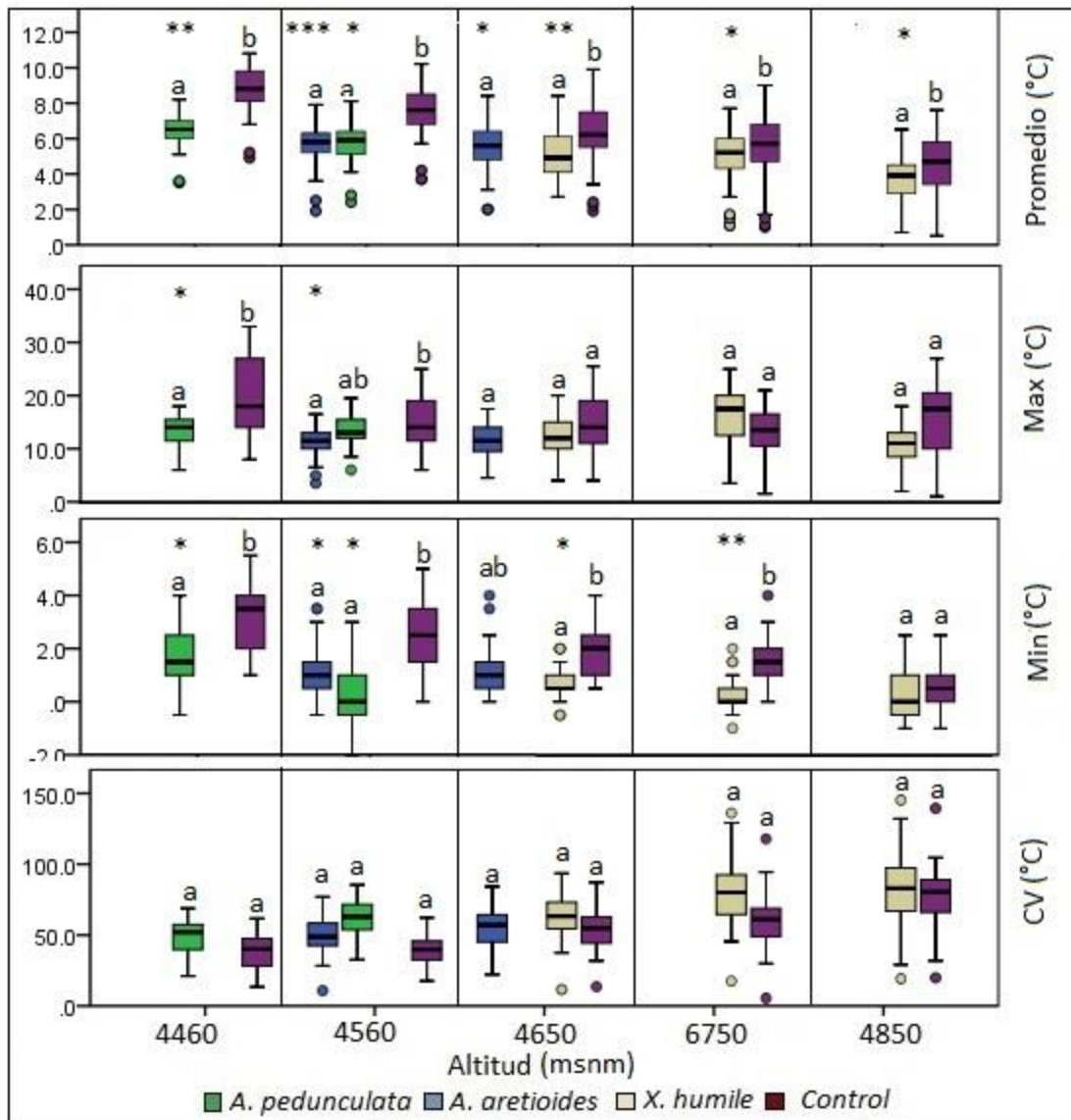


Figura 16. Comparación de temperatura (grados centígrados), promedio, máxima y mínima y coeficiente de variación (CV%) de las situaciones de estudio dentro de cada nivel altitudinal durante 2 meses (desde el 31 de agosto del 2014 hasta el 22 de octubre del 2014) en el páramo del Antisana. Las diferentes letras indican la variación entre las distintas situaciones de estudio con *** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$ en los PERMANOVAS realizados entre pares.

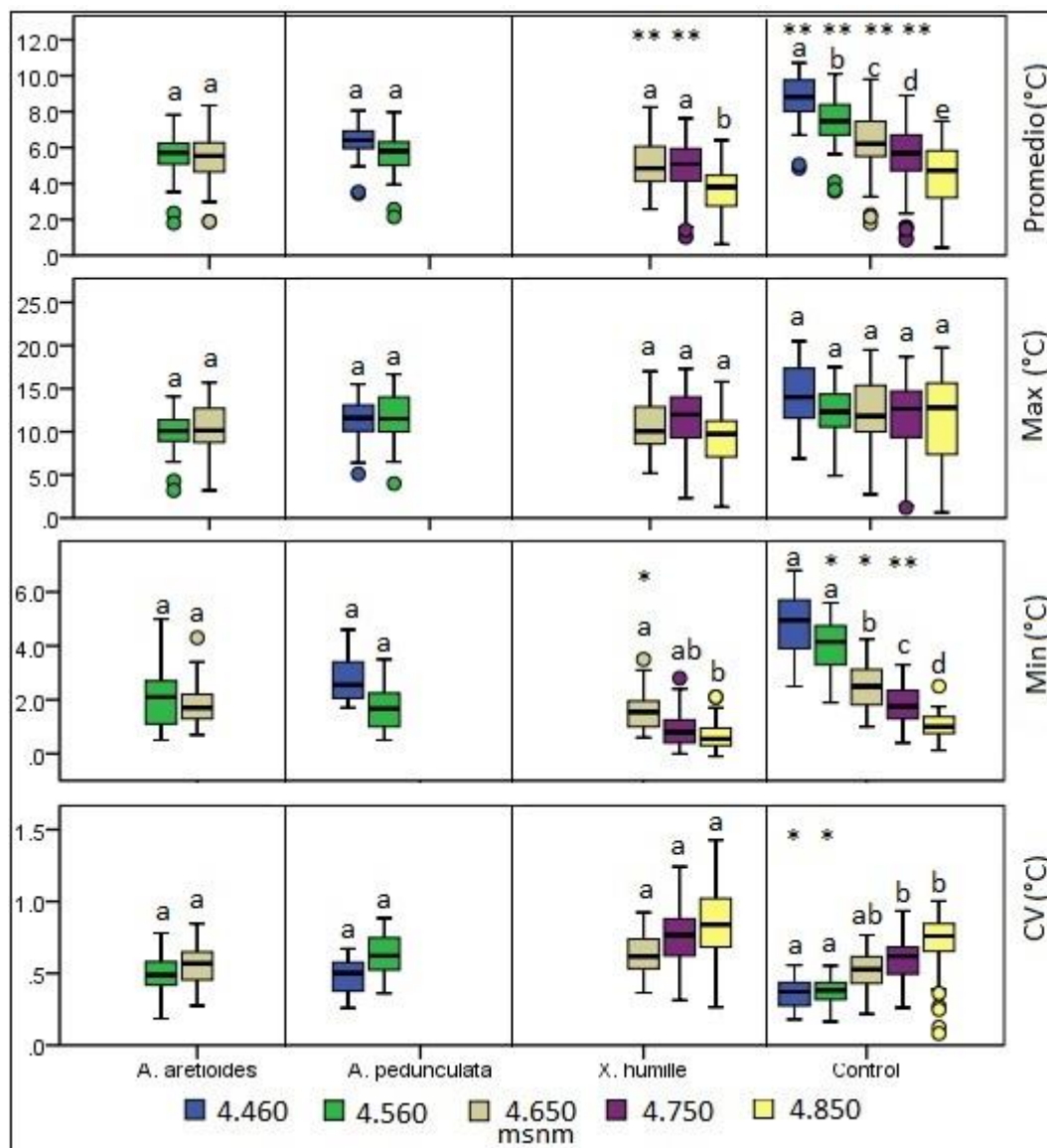


Figura 17. Comparación de temperatura (grados centígrados), promedio, máxima y mínima y coeficiente de variación (CV%) de las situaciones de estudio distribuidos en su gradiente altitudinal durante 2 meses (desde el 31 de agosto del 2014 hasta el 22 de octubre del 2014) en el páramo del Antisana. Las diferentes letras indican la variación entre las distintas situaciones de estudio con *** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$ en los PERMANOVAS realizados entre pares.

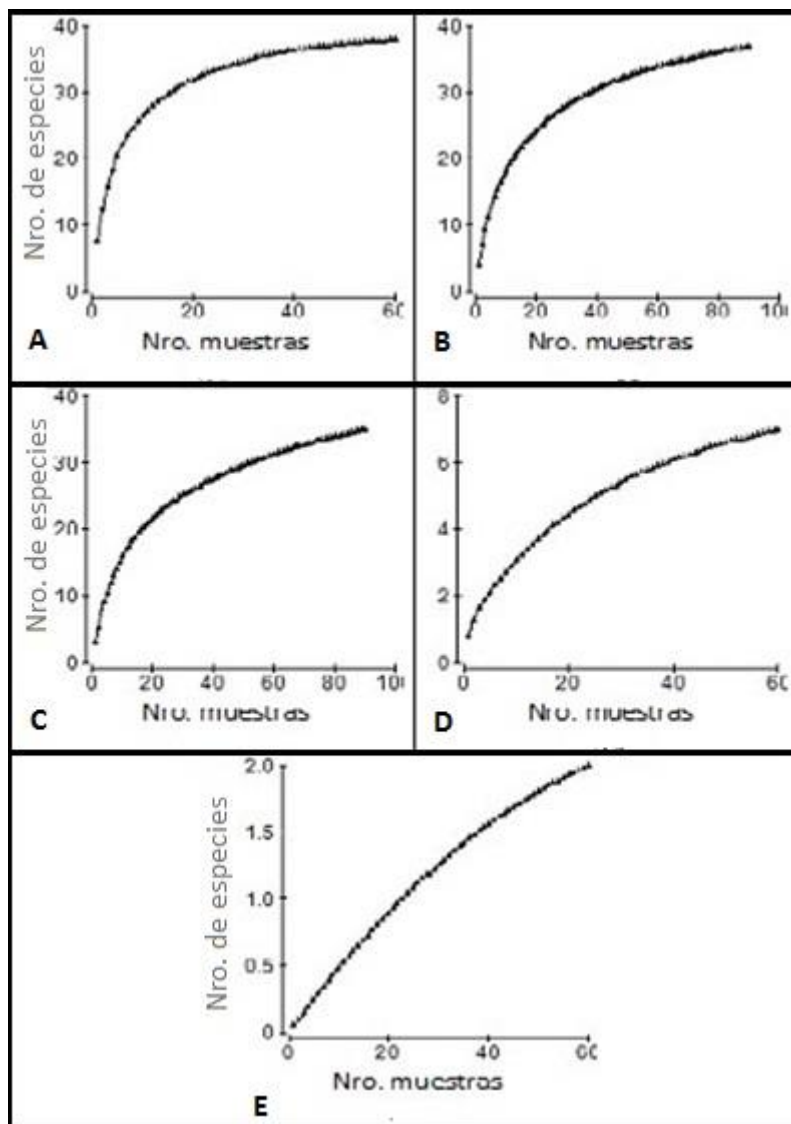


Figura 18. Curva de saturación de especies (SOBS) de cinco niveles altitudinales estudiados en el páramo del Antisana. A: 4.450 msnm, B: 4.560, C: 4.650 msnm, D: 4.750 msnm y E: 4.850 msnm

10. TABLAS

Tabla 1. Niveles altitudinales y porcentaje de cobertura de las especies de cojines estudiados a lo largo del gradiente altitudinal, Volcán Antisana, Ecuador.

Nivel altitudinal	Altitud (m)	Cobertura de Cojines (%)		
		<i>A. pedunculata</i>	<i>A. aretioides</i>	<i>X. humile</i>
1	4.460	8,52	0	0
2	4.560	2,5	1,28	0
3	4.650	0	1,65	3,41
4	4.750	0	0	1,15
5	4.850	0	0	8,47

Tabla 2. Diseño experimental empleado en el estudio. Debido a la falta de ortogonalidad del presente estudio fue necesario realizar seis modelos de análisis de varianza para determinar las diferencias en la estructura de la vegetación, los atributos morfológicos de las especies de cojín y las variables de temperatura en cojín y en control.

Modelo	Factor de estudio	Nivel altitudinal	Situación de estudio (SIE)
A	Altitud y situación de estudio	1, 2, 3, 4 y 5	Cojín vs. suelo
B	Altitud y situación de estudio	1 y 2	<i>A. pedunculata</i> (AP) vs. control
C	Altitud y situación de estudio	2 y 3	<i>A. aretioides</i> (AA) vs. control
D	Altitud y situación de estudio	3, 4 y 5	<i>X. humile</i> (XH) vs. control
E	Situación de estudio	2	<i>A. pedunculata</i> vs. <i>A. aretioides</i> vs. control
F	Situación de estudio	3	<i>A. aretioides</i> vs. <i>X. humile</i> vs. control

Tabla 3. Análisis comparativo de “grupos vegetales”, especies de plantas vasculares, riqueza y diversidad de las distintas situaciones de estudio en cinco altitudes. Muestra la significación estadística obtenida mediante un PERMANOVA (9999 permutaciones) aplicado a los seis diseños experimentales del presente estudio. El análisis se lo realizó a dos niveles de discriminación de la vegetación: Grupos vegetales y especies de plantas vasculares, los análisis también se realizaron sobre la riqueza, expresada como el número de especies identificadas por unidad de muestra, y la diversidad de expresada como el inverso del índice de Simpson (1-D).

Modelo	Fuente de variación	gl	Tipos de superficies vivas		Plantas vasculares		Riqueza		Diversidad	
			<i>Pseudo-F</i>	<i>P</i> (perm)	<i>Pseudo-F</i>	<i>P</i> (perm)	<i>Pseudo-F</i>	<i>P</i> (perm)	<i>Pseudo-F</i>	<i>P</i> (perm)
A	ALT	4	62,2	0,0005	39,4	0,0001	202,9	0,0001	126,5	0,0001
	SIE	1	18,1	0,0005	8,1	0,0001	93,9	0,0001	19,6	0,0001
	SIE X ALT	4	3,1	0,0015	2,8	0,0001	29,21	0,0001	7,8	0,0001
B	ALT	1	4,5	0,0146	10,4	0,0001	26,7	0,0001	0,95	0,3293
	SIE	1	30,5	0,0001	9,2	0,0001	79,1	0,0001	30,11	0,0001
	SIE X ALT	1	1,2	0,32	0,8	0,6128	5,9	0,0169	1,16	0,2822
C	ALT	1	7,8	0,0001	6,5	0,0001	9,4	0,002	1,1	0,2976
	SIE	1	19,1	0,0001	7,9	0,0001	69,4	0,0001	26,6	0,0001
	SIE X ALT	1	9,6	0,0001	3,7	0,0004	40,3	0,001	21,84	0,0001
D	ALT	2	35,6	0,0001	42,4	0,0001	138,94	0,0001	97,18	0,0001
	SIE	1	8,5	0,0004	4,6	0,0028	0,63	0,4229	0,03	0,8592
	SIE X ALT	2	1,7	0,1444	1,6	0,0881	0,99	0,3825	0,05	0,9425
E	SIE	2	16,9	0,0001	5,4	0,0001	59,6	0,001	32,9	0,0001
F	SIE	2	6,2	0,0001	4,0	0,0001	1,23	0,2925	0,17	0,8356

Tabla 4. Riqueza y diversidad de las distintas situaciones de estudio (cojín o suelo) en un gradiente altitudinal. En la tabla se presentan los valores del porcentaje de cobertura de plantas vasculares, la riqueza promedio, la riqueza total estimada mediante Chao 2 y la diversidad promedio estimada mediante el índice inverso de Simpson (1-D) con su respectiva desviación estándar, de las distintas especies de cojín estudiadas y las unidades de control (suelo) en cinco niveles altitudinales en el páramo del Antisana.

Nivel Altitudinal	Situación de estudio	Riqueza \bar{X} (S)	Riqueza total (Chao2)	Diversidad \bar{X} (D)
1	<i>A. pedunculata</i>	5 ± 2	32.1 ± 4	0,6 ± 0,2
	Control	10 ± 3	35 ± 1	0,8 ± 0,1
2	<i>A. aretiodes</i>	2 ± 1	21 ± 12	0,3 ± 0,2
	<i>A. pedunculata</i>	4 ± 2	37 ± 10	0,6 ± 0,2
	Control	7 ± 2	36 ± 10	0,7 ± 0,2
3	<i>A. aretiodes</i>	3 ± 2	22 ± 3	0,5 ± 0,3
	Control	4 ± 2	32 ± 5	0,5 ± 0,3
	<i>X. humile</i>	3 ± 1	16 ± 1	0,5 ± 0,3
4	Control	1 ± 1	6 ± 1	0,2 ± 0,3
	<i>X. humile</i>	1 ± 1	4 ± 1	0,2 ± 0,3
5	Control	0 ± 0	1 ± 0	0 ± 0
	<i>X. humile</i>	0 ± 0	1 ± 0	0 ± 0

Tabla 5. Atributos morfológicos evaluados en las distintas especies de cojín en cinco niveles altitudinales. Representan la media con su respectiva desviación estándar del área de los cojines calculada como área de una elipse, la altura del cojín tomada desde su base con el suelo hasta el punto más alto, la densidad de hojas expresada en número de hojas por cm² y la densidad de rosetas expresada como número de rosetas por cm².

Nivel altitudinal	Cojín	Superficie m ² (N = 40)	Altura cm (N = 40)	Densidad de hojas h/cm ² (N = 10)	Densidad de rosetas r/cm ² (N = 10)
1	<i>A. pedunculata</i>	2,5 ± 2,6	16,6 ± 8	14,9 ± 2	1 ± 0,1
2	<i>A. aretioides</i>	0,65 ± 0,44	36,75 ± 14,4	16,5 ± 2,3	1,5 ± 0,1
2	<i>A. pedunculata</i>	1,05 ± 1,2	30,7 ± 19,3	13 ± 1,5	0,9 ± 0,1
3	<i>A. aretioides</i>	0,25 ± 0,3	23,1 ± 13	15,25 ± 2	1,3 ± 0,18
3	<i>X. humile</i>	0,15 ± 0,18	21,45 ± 13,2	9,8 ± 1,9	0,4 ± 0,1
4	<i>X. humile</i>	0,04 ± 0,03	9,25 ± 4,5	14,6 ± 3,8	0,5 ± 0,2
5	<i>X. humile</i>	0,24 ± 0,21	21,7 ± 10,8	11,4 ± 4,12	0,6 ± 0,2

Tabla 6. Análisis comparativo de los caracteres morfológicos por especie de cojín y altitud. Muestra la significación estadística, mediante PERMANOVA (9999 permutaciones), al comparar las distintas variables morfológicas entre distintos niveles altitudinales por cada especie, y entre especies presentes en un mismo nivel altitudinal.

Nivel altitudinal	Situación de estudio	Fuente de variación	gl	Área		Altura		Densidad Rosetas		Densidad Hojas	
				<i>Pseudo-F</i>	<i>P (perm)</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>P (perm)</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>P (perm)</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>P (perm)</i>
1 y 2	AP	ALT	1	10,13	0,005	10,13	0,0005	3,19	0,09	3,93	0,06
2 y 3	AA	ALT	1	22	0,0001	18,78	0,0002	8,14	0,01	1,83	0,18
3, 4 y 5	XH	ALT	2	13,88	0,0001	19,48	0,0001	4,9	0,01	5,1	0,14
2	AP y AA	SIE	1	3,44	0,0001	33,9	0,0001	133,8	0,0001	13,28	0,001
3	AA y XH	SIE	1	3,03	0,09	0,28	0,5	210,04	0,0001	37,1	0,0001

11. ANEXOS

Anexo 1. Lista de especies registradas a lo largo del gradiente altitudinal

Familia	Especie	Abreviación
Apiaceae	<i>Azorella aretioides</i>	<i>Azo are</i>
	<i>Azorella pedunculata</i>	<i>Azo ped</i>
	<i>Oreomyrrhis andicola</i>	<i>Ore and</i>
Asteraceae	<i>Xenophyllum humile</i>	<i>Xen hum</i>
	<i>Baccharis caespitosa</i>	<i>Bac cae</i>
	<i>Baccharis caespitosa</i> var. <i>alpina</i>	<i>Bac alp</i>
	<i>Chuquiraga jussieui</i>	<i>Chu jus</i>
	<i>Erigeron</i> sp. 1	<i>Eri sp.1</i>
	<i>Cuatrecasasiella isernii</i>	<i>Cua ise</i>
	<i>Erigeron ecuadoriensis</i>	<i>Eri ecu</i>
	<i>Hypochaeris sessiliflora</i>	<i>Hyp ses</i>
	<i>Lasiocephalus ovatus</i>	<i>Las ova</i>
	<i>Lucilia kunthiana</i>	<i>Luc kun</i>
	<i>Perezia pungens</i>	<i>Per pun</i>
	<i>Senecio nivalis</i>	<i>Sen niv</i>
	<i>Werneria nubigena</i>	<i>Wer nub</i>
	<i>Werneria pygmaea</i>	<i>Wer pyg</i>
<i>Werneria pumila</i>	<i>Wer pum</i>	
Brassicaceae	<i>Draba obovata</i>	<i>Dra obo</i>
Caprifoliaceae	<i>Valeriana alypifolia</i>	<i>Val aly</i>
	<i>Valeriana aretioides</i>	<i>Val are</i>
	<i>Valeriana rigida</i>	<i>Val rig</i>
Caryophyllaceae	<i>Cerastium floccosum</i>	<i>Cer flo</i>
	<i>Cerastium imbricatum</i>	<i>Cer imb</i>
	<i>Silene thysanodes</i>	<i>Sil thy</i>
Cyperaceae	<i>Carex pygmaea</i>	<i>Car pyg</i>
Elaphoglossaceae	<i>Elaphoglossum</i> sp. 1	<i>Ela sp.1</i>
Ephedraceae	<i>Ephedra rupestris</i>	<i>Eph rup</i>
Ericaceae	<i>Vaccinium crenatum</i>	<i>Vac cre</i>
Fabaceae	<i>Astragalus geminiflorus</i>	<i>Ast gem</i>
	<i>Lupinus microphyllus</i>	<i>Lup mic</i>
	<i>Lupinus</i> sp. 1	<i>Lup sp.1</i>
Gentianaceae	<i>Gentiana sedifolia</i>	<i>Gen sed</i>
	<i>Gentianella rupicola</i>	<i>Gen rup</i>
	<i>Halenia</i> sp. 1	<i>Hal sp.1</i>

Anexo 1 continuación. Lista de especies registradas a lo largo del gradiente altitudinal

Geraniaceae	<i>Geranium humboldtii</i>	<i>Ger hum</i>
	<i>Geranium maniculatum</i>	<i>Ger man</i>
	<i>Geranium harveyi</i>	<i>Ger har</i>
	<i>Geranium</i> sp. 1	<i>Ger sp.1</i>
Juncaceae	<i>Luzula racemosa</i>	<i>Luz rac</i>
Lycopodiaceae	<i>Huperzia crassa</i>	<i>Hup cra</i>
Malvaceae	<i>Nototriche phyllantos</i>	<i>Not phy</i>
Orchidaceae	<i>Myrosmodes</i> sp. 1	<i>Myr sp.1</i>
Orobanchaceae	<i>Bartsia laticrenata</i>	<i>Bar lat</i>
	<i>Castilleja nubigena</i>	<i>Cas nub</i>
Plantaginaceae	<i>Plantago sericea</i>	<i>Pla ser</i>
Poaceae	<i>Agrostis breviculmis</i>	<i>Agr bre</i>
	<i>Bromus lanatus</i>	<i>Bro lan</i>
	<i>Calamagrostis intermedia</i>	<i>Cal int</i>
	<i>Festuca chimborazensis</i>	<i>Fes chi</i>
	<i>Poa cucullata</i>	<i>Poa cuc</i>
	<i>Trisetum spicatum</i>	<i>Tri spi</i>
Ranunculaceae	<i>Ranunculus praemorsus</i>	<i>Ran pra</i>
Rosaceae	<i>Lachemilla orbiculata</i>	<i>Lac orb</i>
	<i>Potentilla dombeyi</i>	<i>Pot dom</i>
Rubiaceae	<i>Arcytophyllum</i> sp. 1	<i>Arc sp.1</i>
	<i>Arenaria dicranoides</i>	<i>Are dic</i>
	<i>Galium pumilio</i>	<i>Gal pum</i>
Violaceae	<i>Viola bangy</i>	<i>Vio ban</i>