

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Evaluación de la respuesta fenológica y morfológica de 13 especies de plantas de páramo ante un calentamiento experimental

Disertación previa a la obtención del título de Licenciado en Ciencias Biológicas

MAURICIO GABRIEL SÁENZ LITUMA

Quito, 2019

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas del Sr. Mauricio Gabriel Sáenz Lituma 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 la Disertación
Quito, 18 de febrero de 2019

“Pero las flores presentaban una profusión de colores que jamás había existido en la naturaleza, excepto en el arco iris. Unos colores que existían en el cielo y sólo a él atribuíamos, pero que por lo visto podían desarrollarse en ese gran laboratorio que llamábamos Tierra”.

Anne Rice, *Memnoch el Diablo*.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Pontificia Universidad Católica por el apoyo logístico y de infraestructura para la elaboración de esta investigación.

A la Estación Científica del Fondo para la Conservación del Agua, por el financiamiento proporcionado. A Luna Delerue, Gina Proaño, Susana Escandón y Ángelo Ramírez, por su ayuda en la ejecución de la fase de campo de la investigación.

A Priscilla Muriel, por la supervisión de este proyecto, y especialmente por su paciencia, exigencia y afecto. A Ricardo Jaramillo, por sus valiosos comentarios y amistad a lo largo de estos años.

A Carolina Tovar (KEW Royal Botanical Gardens), Ellen Denny (USA National Phenology Network), Lukas Landler (Institute of Molecular Pathology) y Juan Anzieta (Pontificia Universidad Católica del Ecuador), por su colaboración en el desarrollo de la metodología y los análisis estadísticos de la investigación.

A Antonella Bernardi, Milena Castro, Carla J. Rodríguez y Felipe Varela, por las pruebas superadas, las lecciones compartidas, su amistad sin fin y todo su cariño.

A Mariela Domínguez, por su invaluable apoyo en todas las etapas de este proyecto, por todos los aprendizajes y el cariño compartidos.

Y un agradecimiento especial a mis padres, Carol y Mauricio, a mis abuelos, Aníbal y Alba, a mi tía, Janett, y a mi hermana, Monserratt, por apoyarme siempre y mostrarme cuán lejos puedo llegar.

TABLA DE CONTENIDOS

1.	RESUMEN.....	1
2.	ABSTRACT.....	2
3.	INTRODUCCIÓN.....	3
3.1.	Antecedentes	3
3.2.	Características de los páramos.....	4
3.3.	Páramos y Cambio Climático	6
3.4.	Adaptaciones fisiológicas de las plantas al cambio climático.....	6
3.5.	Fenología y cambio climático	7
3.6.	Manipulaciones experimentales	9
3.7.	Importancia de los páramos	10
3.8.	Planteamiento de hipótesis	11
3.9.	Objetivos	12
3.9.1.	Objetivo general.....	12
3.9.2.	Objetivos específicos.....	12
4.	MATERIALES Y MÉTODOS.....	13
4.1.	Área de estudio	13
4.2.	Diseño y unidades experimentales	13
4.3.	Especies de estudio	14
4.4.	Datos climáticos	15
4.5.	Evaluación fenológica	15
4.6.	Mediciones morfológicas.....	16
4.7.	Análisis estadísticos	18
4.7.1.	Datos de temperatura	18
4.7.2.	Datos fenológicos	18
4.7.3.	Datos morfológicos	21
5.	RESULTADOS	23
5.1.	Datos climáticos	23

5.2.	Resultados fenológicos	24
5.2.1.	Estacionalidad de las especies del estudio	24
5.2.2.	Asincronía fenológica de las plantas en tratamiento.....	28
5.2.3.	Abundancia de estructuras reproductivas producidas	28
5.2.4.	.Correlación de las fenofases con las variables climáticas	29
5.3.	Resultados morfológicos	30
5.3.1.	Área específica de la hoja (SLA)	30
5.3.2.	Grosor de la hoja (L_{th}).....	31
5.3.3.	Altura de la planta (H_{max})	32
6.	DISCUSIÓN.....	34
6.1.	VARIABLES AMBIENTALES	34
6.2.	Caracterización de la estacionalidad reproductiva	35
6.3.	Respuestas fenológicas al calentamiento experimental.....	41
6.3.1.	Desplazamiento fenológico.....	41
6.3.2.	Variación en la abundancia de estructuras reproductivas	42
6.4.	Variación de los rasgos funcionales durante el muestreo	43
6.5.	Respuestas morfológicas al calentamiento experimental.....	45
7.	CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	47
8.	REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	49
9.	FIGURAS.....	68
10.	TABLAS	74
11.	ANEXOS.....	96

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Variables ambientales.....	68
Figura 2. Estacionalidad reproductiva	69
Figura 3. Abundancia de estructuras reproductivas por día de muestreo	70
Figura 4. Abundancia de estructuras reproductivas por especie	71
Figura 5. Correlación de las fenofases observadas con las variables climáticas .	72
Figura 6. Diagrama de caja y bigotes de los rasgos morfológicos	73

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.	Especies seleccionadas para el estudio	74
Tabla 2.	Frecuencia de muestreos durante el período de investigación	75
Tabla 3.	Datos climáticos.....	76
Tabla 4.	Rangos térmicos	77
Tabla 5.	Épocas de floración y fructificación de la población de estudio	78
Tabla 6.	Época de floración y fructificación de las especies seleccionadas.	79
Tabla 7.	Abundancia de estructuras reproductivas	86
Tabla 8.	Correlaciones climáticas	87
Tabla 9.	Mediciones del área específica de la hoja (SLA).	90
Tabla 10.	Mediciones del grosor de la hoja (L_{th}).	91
Tabla 11.	Mediciones de la altura de la planta (H_{max}).	92
Tabla 12.	ANOVA factorial 3x2 ortogonal del SLA.....	93
Tabla 13.	ANOVA factorial 3x2 ortogonal del L_{th}	94
Tabla 14.	ANOVA factorial 3x2 ortogonal del H_{max}	95

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Esquema de los bloques experimentales	96
Anexo 2. Registro fenológico de <i>Azorella aretioides</i>	97
Anexo 3. Registro fenológico de <i>Baccharis caespitosa</i>	98
Anexo 4. Registro fenológico de <i>Baccharis caespitosa</i> var. <i>alpina</i>	99
Anexo 5. Registro fenológico de <i>Bartsia laticrenata</i>	100
Anexo 6. Registro fenológico de <i>Gentiana sedifolia</i>	101
Anexo 7. Registro fenológico de <i>Geranium humboldtii</i>	102
Anexo 8. Registro fenológico de <i>Geranium maniculatum</i>	103
Anexo 9. Registro fenológico de <i>Hypochaeris sessiliflora</i>	104
Anexo 10. Registro fenológico de <i>Lupinus microphyllus</i>	105
Anexo 11. Registro fenológico de <i>Oritrophium limnophyllum</i>	106
Anexo 12. Registro fenológico de <i>Pernettya prostrata</i>	107
Anexo 13. Registro fenológico de <i>Plantago rigida</i>	108
Anexo 14. Registro fenológico de <i>Werneria nubigena</i>	109

1. RESUMEN

El incremento de la temperatura ambiental como una consecuencia del cambio climático, ha impactado a las comunidades vegetales alrededor del mundo alterando su distribución, desarrollo y productividad. Estudios previos han demostrado que este incremento genera un florecimiento prematuro, al igual que alteraciones en algunos rasgos funcionales claves. No obstante, la información fenológica y morfológica sobre las especies alto andinas ecuatorianas es escasa o nula. En este estudio se definieron la fenología reproductiva y los rasgos funcionales (área específica y grosor de la hoja, y altura de la planta) de 13 especies de plantas mediante un monitoreo continuo de un año, llevado a cabo en parcelas con cámaras de calentamiento artificial (Open Top Chambers, OTC) instaladas en el páramo del Volcán Antisana (Napo, Ecuador). Los datos de los monitoreos fenológicos fueron analizados mediante pruebas de estadística circular, mientras que los datos morfológicos por análisis de variancia (ANOVA). No se observaron desplazamientos fenológicos entre las plantas del tratamiento y del control, sin embargo, se observó una reducción en la cantidad de estructuras reproductivas producidas dentro de cámaras. Dentro del componente morfológico se observaron variaciones en los tres rasgos a lo largo del estudio, potencialmente relacionadas a la temperatura y precipitación. Las variaciones morfológicas fueron significativas dentro de cámaras, demostrando una alta sensibilidad de las plantas a incrementos en la temperatura. Se espera que este estudio sirva como una línea base sobre la fenología y morfología de las especies de páramo, y que permita esclarecer su interacción con la variación climática.

Palabras clave: páramos, fenología, rasgos funcionales, ecofisiología, cambio climático.

2. ABSTRACT

Increases in environmental temperature as a consequence of climate change have impacted plant communities around the world, altering their distribution, development and productivity. Previous studies have shown that this increase generates earlier flowering seasons, as well as alterations in some key functional traits. However, phenological and morphological information concerning high Andean Ecuadorian species is scarce or null. In this study, the reproductive phenology and functional traits (specific leaf area, leaf thickness, and plant height) of 13 plant species were defined through a continuous one-year monitoring, carried out in plots with heating chambers (Open Top Chambers, OTC) installed in Antisana Volcano's paramo (Napó, Ecuador). Phenological data was analyzed through circular statistics tests, while morphological data by analysis of variance (ANOVA). No phenological shifts were observed between treatment and control plants, however, there was a reduction in the amount of reproductive structures produced within chambers. Within the morphological component, variations in all traits were observed during the study period, potentially related to temperature and precipitation. Morphological variations were significant inside open top chambers, showing a high sensitivity to increases in plants' temperature. This study is expected to serve as a phenological and morphological páramo species baseline, and to clarify their interaction with climate variation.

Keywords: páramos, phenology, functional traits, ecophysiology, climate change.

3. INTRODUCCIÓN

3.1. Antecedentes

El cambio climático (CC) actual ha provocado disturbios en los ecosistemas a un ritmo sin precedentes (Diffenbaugh y Field, 2013; Fontúrbel et al., 2018; Pecl et al., 2017; Tilman et al., 2017). Sus efectos sobre las poblaciones naturales han sido variados, no obstante, hace más de una década Parmesan (2006) revisó 866 publicaciones sobre diferentes especies de plantas, insectos y vertebrados, y encontró que en casi todas el CC afecta sensiblemente a rasgos clave como su rango de distribución y fenología. En las plantas, los procesos afectados han sido la colonización, dispersión, floración, fructificación y polinización (Parmesan, 2006). También se confirmó que el incremento de la temperatura ambiental ha ocasionado un desplazamiento temporal en la ocurrencia de estos ciclos (Parmesan, 2006).

Las notorias respuestas observadas han hecho del estudio de la fenología uno de los medios más simples para detectar alteraciones naturales ante el CC (Rosenzweig et al., 2007) y desde entonces, la evidencia que confirma el impacto del CC sobre la fenología sigue en aumento (Abernethy et al., 2018; Diepstraten et al., 2018). Por ejemplo, experimentos de largo plazo (entre 10 y 40 años) realizados en ecosistemas como el ártico, la tundra y varias regiones montañosas del hemisferio norte, han provisto evidencia sólida sobre alteraciones en las comunidades vegetales a nivel fenológico y morfológico relacionadas al incremento de la temperatura ambiental (Alatalo et al., 2017; Baruah et al., 2017; Ernakovich et al., 2014; Evangelista et al., 2016; Khorsand-Rosa et al., 2015; Wadgyamar et al., 2018).

Los ecosistemas de grandes latitudes y altitudes son particularmente sensibles al CC debido a dos principales factores: primero, su flora ha atravesado procesos adaptativos de millones de años a condiciones de frío extremo, volviéndose altamente sensible a variaciones de la temperatura ambiental (Carilla

et al., 2018; Nagy y Grabherr, 2009); y segundo, los ecosistemas de grandes latitudes y altitudes están sujetos a una “amplificación” de los efectos del CC, donde la temperatura ha incrementado 1,26 veces más rápido que en sus contrapartes más bajas (Seddon et al., 2016; Wang et al., 2014, Wang et al., 2016).

Los ecosistemas tropicales alpinos, presentes en los Andes, Himalayas y la regiones montañosas de África, están expuestos a efectos de amplificación similares (Michelutti et al., 2015; Seddon et al., 2016; Wang et al., 2016). Particularmente en los Andes, la temperatura ambiental ha incrementado casi el doble de rápido que en el resto del planeta (Michelutti et al., 2015; Vuille et al., 2003). De acuerdo a Báez et al. (2016), la investigación relacionada al CC en los Andes se ha especializado en temas como la biodiversidad y distribución espacial de las especies, dejando de lado temas como su respuesta a nivel individual (fisiológico) y comunitario (interacciones). A pesar de la investigación realizada en la región andina, se considera que los vacíos de información existentes son severos, en comparación a ecosistemas del hemisferio norte (Anthelme y Lavergne, 2018).

La desproporción sobre estudios del CC realza la necesidad de generar información sobre los páramos (Anthelme y Lavergne, 2018; Dangles et al., 2017); mediante metodologías aplicables a la región y de largo plazo (Abernethy et al., 2018; Bush et al., 2018). De esta manera, se plantea generar investigaciones que respondan cómo el CC afecta a los páramos, y que contribuyan al estado de su conocimiento.

3.2. Características de los páramos

Los páramos son ecosistemas tropicales montanos de altura presentes en Costa Rica, Venezuela, Colombia, Ecuador y el norte de Perú. Están entre las latitudes 11° Norte y 6° Sur desde los 3.000 m.s.n.m., el fin superior de la línea de bosque, hasta los 4.800 m.s.n.m., debajo de las nieves perpetuas (Cuesta et al.,

2017). Se caracterizan por una baja estacionalidad anual, altos niveles de humedad relativa, alta radiación UV que varían entre 50 y 600 W m⁻² al día, y fluctuaciones diarias en la temperatura de ~20 °C, con mínimas de -9,5 °C y máximas de 23,3 °C (Nagy y Grabherr, 2009; Sklenář et al., 2016). Las diversas condiciones climáticas de los páramos se atribuyen a su altitud y ubicación latitudinal en el continente (Jiménez-Rivillas et al., 2018; Josse et al., 2009). Estos factores, sumados a la extensión y antigüedad de los Andes, han generado intensos procesos de especiación, dando como resultado una flora con más de 500 géneros y 3500 especies, de las cuales se estima que el 60% son endémicas (Sklenář y Balslev, 2005; Sklenář et al., 2011; Sklenář et al., 2013)

En Ecuador los páramos alcanzan una extensión de 12.600 km² (Jiménez-Rivillas et al., 2018). Sobre la línea de bosque, se extienden los páramos de pajonal dominados principalmente por los géneros *Calamagrostis*, *Festuca* y *Stipa*, hasta los 4.000–4.100 m.s.n.m. (Sklenář y Ramsay, 2001). Conforme aumenta la altitud los pajonales son mayormente remplazados por plantas formadoras de cojines de los géneros *Azorella*, *Distichia*, *Plantago* y *Xenophyllum* (Sklenář y Ramsay, 2001). Desde los 4.100–4.300 m.s.n.m. la cobertura es compartida por pajonales, cojines y arbustos, como *Chuquiraga*, *Diplostephium* y *Loricaria*, formando el páramo arbustivo (Sklenář y Balslev, 2005).

El superpáramo se extiende desde los 4.300 hasta el límite de las nieves perpetuas que está a ±4.800 m.s.n.m. (Sklenář y Læggaard, 2003). Sobre los 4.400–4.500 m.s.n.m., la cobertura vegetal deja de ser continua, exponiendo partes de suelo y comienza el superpáramo alto (Sklenář y Balslev, 2005). Los arbustos son remplazados por rosetas acaules (plantas herbáceas, con las hojas formando una roseta a la base) de los géneros *Valeriana* y *Werneria*, y arbustos prostrados de *Baccharis* y *Lupinus*, mientras que algunos pajonales y cojines se mantienen formando parches heterogéneos de vegetación (Sklenář y Balslev, 2005; Sklenář et al., 2015). Hacia el límite superior del superpáramo, la vida

vegetal está confinada a lugares con condiciones favorables, representada por algunas especies de *Senecio*, *Arenaria* y *Cerastium* (Sklenář y Balslev, 2005).

3.3. Páramos y Cambio Climático

Las predicciones sobre los cambios ambientales globales establecen un incremento promedio en la temperatura ambiental de 1,5°C a 1,8°C por siglo, además de climas más extremos (Blunden et al., 2018), con una magnificación de estos efectos a mayores latitudes y altitudes (Mann et al., 2017; Pepin et al., 2015). Ante este escenario, se esperan variaciones drásticas con mínimas menos frías y máximas más calientes, alteraciones en las relaciones hídricas, con períodos de sequía más extensos, y cambios en la cobertura y uso del suelo (Aparecido et al., 2017; Báez et al., 2016; Gaglio et al., 2017).

Las vegetación de alta montaña es sumamente sensible al CC por su estrecha relación con la temperatura (Körner, 2003; Nagy y Grabherr, 2009). Esta influye sobre rasgos ecológicos claves como las tasas de crecimiento, fotosíntesis y evapotranspiración, al igual que la producción de estructuras vegetativas y reproductivas (Funk et al., 2017; Körner y Hiltbrunner, 2018). Con el incremento de la temperatura ambiental se esperan desequilibrios ecológicos que favorecerán la invasión de especies foráneas (Alp et al., 2016; Becklin et al., 2016; Petitpierre et al., 2015), forzando a las especies endémicas al desplazamiento hacia lugares con condiciones más favorables, a adaptarse para tolerar el estrés ambiental o a la extinción local (Carilla et al., 2018; Cuesta et al., 2012).

3.4. Adaptaciones fisiológicas de las plantas al cambio climático

Las plantas pueden adaptarse rápidamente a condiciones de estrés climático mediante la modificación de sus rasgos funcionales. De acuerdo a Pérez-Harguindeguy et al. (2013), éstos corresponden a cualquier carácter morfológico, fisiológico o fenológico que pueda intervenir en la aptitud del individuo. La relevancia de los rasgos funcionales ha hecho de su estudio un componente clave

para explicar la biodiversidad en los ecosistemas (Kissling et al., 2018). La modificación de los rasgos funcionales depende de la plasticidad fenotípica de cada planta, es decir, de su capacidad para producir múltiples fenotipos en base a un mismo genotipo (Donohue, 2018). La plasticidad fenotípica permite optimizar las estrategias reproductivas y de captura, protección y aprovechamiento de recursos para asegurar la supervivencia de los individuos y el balance de las comunidades (Funk et al., 2017).

Varios rasgos funcionales han sido señalados como claves para comprender la respuesta de las plantas ante el CC (König et al., 2017). Por ejemplo, el área específica de la hoja (SLA, por sus siglas en inglés) está relacionada con estrategias de captura y conservación de energía solar, agua y nutrientes, que será mayor en entornos ricos en recursos (Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Soudzilovskaia et al., 2013). El SLA también es una función matemática del grosor de las hojas (L_{th}), que incrementará en hábitats más soleados, secos e infértiles junto al contenido de masa seca (LDMC, que se relaciona directamente con la disponibilidad de nutrientes) (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Por otro lado, la altura de la planta (H_{max}) guarda relación con el tamaño reproductivo y la capacidad de competir por polinizadores o dispersores (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). El análisis de estos rasgos en un escenario de calentamiento permitirá comprender la magnitud del impacto y la estrategia de mitigación usada por las plantas (Baruah et al., 2017; Bjorkman et al., 2018). Además, pueden servir para desarrollar modelos sobre el efecto de los cambios climáticos futuros a nivel de especies y ecosistemas (Kissling et al., 2018).

3.5. Fenología y cambio climático

Existe sólida evidencia científica que identifica a la fenología como un rasgo notoriamente alterado por el CC (Beamish et al., 2016; Brown et al., 2016; Morellato et al., 2018; Parmesan, 2006; Prevéy et al., 2017; Szabó et al., 2016). La fenología comprende el estudio de eventos biológicos recurrentes de los seres vivos, los factores bióticos y abióticos que los regulan y la relación que guardan

con la estacionalidad del planeta (Lieth, 1974). El incremento de la temperatura ambiental ha ocasionado un adelanto en los tiempos de floración comparando años anteriores en zonas templadas, árticas y alpinas (Anadon-Rosell et al., 2014; Denny et al., 2014; Garonna et al., 2016; Smith et al., 2012; Szabó et al., 2016; Ulian et al., 2013).

Una de las principales hipótesis para explicar el florecimiento prematuro señala que una mayor temperatura ambiental durante los inviernos altera la percepción del frío en las plantas (Liang, 2016; Taylor et al., 2018). Al carecer de días muy fríos y prolongados, las plantas salen antes de su estado de vernalización y florecen antes de que el invierno haya concluido (Renner y Zohner, 2018). La vernalización es un arresto mediado por mecanismos fisiológicos para no florecer ante temperaturas extremadamente bajas y proteger sus órganos reproductivos de congelamientos o heladas (Nagy y Grabherr, 2009). Sin embargo, estudios recientes han demostrado que existen otros factores, bióticos y abióticos, que intervienen al explicar el florecimiento prematuro: la longitud del día, precipitación, disponibilidad de nutrientes, derretimiento de la cobertura de nieve, deposición de nitrógeno, diversidad vegetal del ecosistema y las características de sus rasgos funcionales (Alatalo et al., 2017; König et al., 2017; Wolf et al., 2017).

La información sobre alteraciones fisiológicas de las plantas ante el CC corresponde mayormente a las zonas árticas y montañosas del hemisferio norte (Anthelme y Lavergne, 2018). Investigaciones con monitoreos de largo plazo (Evangelista et al., 2016; Khorsand et al., 2015; Peñuelas et al., 2018), archivos históricos y colecciones de herbario (Davis et al., 2015; Jones y Daehler, 2018) y grandes bases de datos (Kattge et al., 2011; Kleyer et al., 2008; Kühn et al., 2004) han permitido la elaboración de modelos para predecir la magnitud y dirección de los cambios en los ecosistemas (Panchen y Gorelick, 2017; Soudzilovskaia et al., 2013). En los trópicos en general, los estudios a largo plazo han tenido dificultades de carácter logístico (necesidad de acceder a sitios remotos) y económico (la escasez de fondos destinados a investigación), que los han interrumpido o

detenido definitivamente (Abernethy et al., 2018). Adicionalmente, están las condiciones únicas de los páramos, como: breves períodos de cobertura de nieve, ausencia de una época específica de crecimiento, y un fotoperíodo y temperatura con baja variación anual (Almeida et al., 2013); que han dificultado las comparaciones con ecosistemas más estudiados.

3.6. Manipulaciones experimentales

Los experimentos de calentamiento experimental en plantas buscan equiparar las condiciones térmicas esperadas ante el cambio climático (Becklin et al., 2016). Se han observado alteraciones fisiológicas individuales como cambios en la tasa fotosintética, estrés hídrico, y alteraciones en rasgos funcionales como la altura y SLA (Baruah et al., 2017; Hänel y Tielbörger, 2015; Hudson et al., 2011); mientras que a nivel poblacional, han ocasionado disturbios en los procesos de regeneración y crecimiento de las comunidades, resiliencia y tolerancia de las especies a nuevas condiciones (Funk et al., 2017; Ulian et al., 2013). Los resultados de estos experimentos han sido variados favoreciendo el desarrollo de algunas especies y perjudicando el de otras, pero a pesar de esta heterogeneidad existe una reducción generalizada de la diversidad en los diferentes ecosistemas (Gruner et al., 2016).

El *International Tundra Experiment* (ITEX) ha desarrollado un protocolo de experimentación para simular un incremento en la temperatura ambiental de las plantas ($\sim 2^{\circ}\text{C}$) comparable con el calentamiento esperado por la acción del cambio climático, a través de cámaras hexagonales descubiertas (OTC por sus siglas en inglés) construidas en policarbonato traslúcido (Molau y Mølgaard, 1996; Warren et al., 2018). Estas se anclan directamente sobre el suelo, y su diseño permite una incidencia de luz, precipitación directa, y niveles de humedad y CO_2 similares a los naturales, provoca menores extremos en las temperaturas (máxima y mínima), y es de fácil acceso a polinizadores (Molau y Mølgaard, 1996).

La experimentación in situ ha sido señalada como el método más consistente para evaluar la respuesta de las plantas ante el cambio climático (Elmendorf et al., 2015), y las cámaras (OTC) se han utilizado con éxito en experimentos en el Ártico, la Tundra y la Antártida (Baruah et al., 2017; Bokhorst, Huiskes, Convey, van Bodegom, y Aerts, 2008). Estas han sido diversas en sentido y magnitud, sin embargo, existen patrones comunes como un adelanto en los tiempos de floración y fructificación, mayor estrés competitivo en la comunidad y una reducción de la biodiversidad (Baruah et al., 2017; Bokhorst et al., 2008; Elmendorf et al., 2015; Wolf et al., 2017).

3.7. Importancia de los páramos

Los páramos enfrentan amenazas derivadas de la acción antrópica directa, como la expansión de la frontera agrícola, quemas, pastoreo, minería y desviaciones de cuerpos de agua naturales (Altesor et al., 2012; Gaglio et al., 2017; Hribljan et al., 2016). Esto ha acelerado su degradación, poniendo en riesgo al ecosistema y a las comunidades humanas aledañas pues los páramos proveen importantes servicios como la fijación de grandes cantidades de carbono y el abastecimiento de agua dulce a las ciudades cercanas; además de proveer de materias primas vegetales usadas como medicina y alimento (Báez et al., 2016; Grêt-Regamey et al., 2012).

Sin embargo, uno de los factores más críticos es el desconocimiento de los efectos del CC sobre las plantas altoandinas (Anthelme y Lavergne, 2018; Báez et al., 2016). Investigaciones sobre qué factores afectan a las especies de páramo y qué estrategias utilizan para contrarrestar sus efectos, son evidencia clave para la formulación de políticas que promuevan la mitigación de su degradación, y fortalezcan su conservación (Anthelme y Lavergne, 2018; Cuesta et al., 2014).

Para suplir estos vacíos de información, esta investigación propone monitorear los cambios en la fenología y los rasgos funcionales de 13 de las

especies más abundantes del sitio de estudio ante un incremento artificial de la temperatura. Con esto, se espera establecer una línea base de información fenológica y morfológica de las especies de páramo, y cómo estas interactúan con las variaciones climáticas.

3.8. Planteamiento de hipótesis

En base a la información revisada, se plantearon cuatro hipótesis principales

- Hipótesis 1: La expresión de las diferentes etapas reproductivas (botones, flores, frutos) se dará anticipadamente en las plantas dentro de las cámaras de calentamiento que en las de los controles. Ante esto, se espera registrar un adelanto en la floración y fructificación de las especies seleccionadas bajo el tratamiento.
- Hipótesis 2: El incremento de la temperatura ambiental ocasionará una reducción en la abundancia de estructuras reproductivas producidas. Por lo tanto, se esperaría registrar menor productividad neta (botones, flores y frutos) en las plantas dentro de cámaras.
- Hipótesis 3: los rasgos funcionales medidos (área específica y grosor de la hoja) variarán a lo largo del año en respuesta a la estacionalidad del sitio de estudio, y ante un calentamiento experimental, en respuesta al estrés térmico. Se esperarían variaciones significativas de los rasgos a lo largo del período de estudio, y que permitan mitigar los efectos de la temperatura en el caso del tratamiento

3.9. Objetivos

3.9.1. Objetivo general

Evaluar la variación fenológica y morfológica de 13 especies de plantas de páramo bajo los efectos del calentamiento experimental en los páramos del Volcán Antisana.

3.9.2. Objetivos específicos

Caracterizar la estacionalidad reproductiva de las especies seleccionadas durante el período de estudio.

Determinar la existencia de un desplazamiento temporal en la época reproductiva de las especies ante el calentamiento experimental.

Evaluar el efecto del calentamiento experimental sobre la abundancia de estructuras reproductivas producidas.

Evaluar el efecto de la estacionalidad y el calentamiento experimental sobre la expresión de los rasgos funcionales (SLA, L_{th} , H_{max}) durante el período de investigación.

Establecer una línea base de información fenológica y morfológica de las especies de estudio.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Área de estudio

El volcán Antisana un estratovolcán ubicado en la Cordillera Oriental del Ecuador (Hall et al., 2012), en el límite provincial entre Napo y Pichincha, a 50 km al sureste de Quito (coordenadas 0°30'S y 78°10'W) (Farrona et al., 2016). Desde su cumbre, ubicada a 5.704 m.s.n.m., descienden glaciares hasta los 4.800 m.s.n.m. sobre las caras oriental y occidental (Sklenář et al., 2015). La cara oeste del volcán es más seca que la cara este por estar en la zona de sombra pluviométrica, marcando diferencias claras en la composición de las comunidades vegetales entre ambas orientaciones (Sklenář et al., 2015).

El sitio de estudio se encuentra en la parte noroccidental del volcán a 4.600 m.s.n.m., donde se sitúan las parcelas de monitoreo de vegetación y manipulación experimental de la temperatura ambiental, establecidas previamente por el proyecto Monitoreo del Impacto del Cambio Climático en los Altos Andes (MICCAA) (Muriel et al., 2018). Esta zona comprende el páramo subnival o superpáramo, dominado por pajonales y arbustos erectos como *Calamagrostis intermedia* y *Chuquiraga jussieui*, y hierbas arrosetadas, arbustos prostrados y cojines como *Hypochaeris sessiliflora*, *Baccharis caespitosa*, *Azorella aretioides* y *Xenophyllum humile* respectivamente (Cuesta et al., 2017; Sklenář et al., 2015).

4.2. Diseño y unidades experimentales

El sitio de estudio fue instalado en el año 2013 (Muriel et al., 2018), siguiendo el diseño de bloques al azar descrito en Báez et al. (2014). Está conformado por 5 bloques de experimentación de 35 x 12 m, divididos en diez unidades de 6 x 6 m dispuestas longitudinalmente (cinco filas por dos columna). Cada unidad fue dividida en cuatro subunidades de 3 x 3 m: dos destinadas al monitoreo de la vegetación en condiciones naturales y de calentamiento artificial, y las otras a estudios de cobertura vegetal y biomasa (Báez et al., 2014).

Para el tratamiento de calentamiento artificial se usaron cámaras hexagonales descubiertas (OTC por sus siglas en inglés) construidas en policarbonato traslúcido (Molau y Mølgaard, 1996). Esta metodología de calentamiento pasivo fue desarrollada por el International Tundra Experiment (ITEX) para simular un incremento en la temperatura ambiental ($\sim 2^{\circ}\text{C}$) comparable con el calentamiento esperado por la acción del cambio climático (Marion et al., 1997). En el sitio de estudio, fueron instaladas (2013) 23 cámaras distribuidas entre los cinco bloques de experimentación, y dentro de cada una, se delimitó 1 m^2 como cuadrante experimental. Adicionalmente, fueron instalados 23 cuadrantes control junto a cada cámara, de 1 m^2 igualmente. Para el componente morfológico, se colocaron siete nuevas cámaras (OTC) y controles (2017) siguiendo el protocolo de instalación del sitio experimental (Báez et al., 2014; Molau y Mølgaard, 1996) (Anexo 1).

La investigación se dividió en dos componentes: fenológico y morfológico. En el componente fenológico se consideró a cada OTC como una unidad experimental (U.E.), teniendo 23 bajo tratamiento y 23 en control. En el componente morfológico, se consideró a los ejemplares de las especies del estudio como U.E, y se realizaron las repeticiones recomendadas por Pérez-Harguindeguy et al. (2013) en cada muestreo: 10 para el área específica (SLA) y grosor de la hoja (L_{th}) y 25 para la altura de la planta (H_{max}).

4.3. Especies de estudio

Se escogieron 13 de las especies más abundantes del sitio, basados en los resultados de muestreos de cobertura realizados por el proyecto cada año (Muriel et al., 2018): *Azorella aretioides* (Kunth) Willd. ex DC, *Baccharis caespitosa* (Ruiz y Pav.) Pers., *Baccharis caespitosa* var. *alpina* (Kunth) Cuatrec., *Bartsia laticrenata* Benth, *Gentiana sedifolia* Kunth, *Geranium humboldtii* Spreng., *Geranium maniculatum* H.E.Moore, *Hypochaeris sessiliflora* Kunth, *Lupinus microphyllus* Desr., *Oritrophium limnophilum* (Sch.Bip.) Cuatrec., *Pernettya prostrata* (Cav.)

DC., *Plantago rigida* Kunth, *Werneria nubigena* Kunth. La familia botánica y forma de crecimiento de cada una se encuentran en la Tabla 1.

4.4. Datos climáticos

Se utilizaron datos de temperatura (máxima, media y mínima, dentro y fuera de cámaras), humedad relativa y radiación solar para determinar la influencia de las variables climáticas sobre los procesos de floración y fructificación. La temperatura fue medida usando sensores que registraron datos cada 30 minutos (Davidson et al. 2003). La información de humedad relativa y radiación solar fue proporcionada por la estación meteorológica M5034 Humboldt del Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología (INAMHI), ubicada en el volcán Antisana (coordenadas: 0°29'38.2"S 78°10'17.2"W; altitud: 4.014 m.s.n.m.).

4.5. Evaluación fenológica

Se realizaron 18 monitoreos fenológicos en el sitio de estudio con un intervalo de 3 semanas entre cada uno, que iniciaron el 07 de junio del 2017 y concluyeron el 28 de mayo de 2018. Las fechas de cada muestreo fueron registradas en formato día del año (DOY por sus siglas en inglés), que les asigna un valor numérico del 1 (01 de enero) al 365 (31 de diciembre); la frecuencia de los muestreo está detallada en la Tabla 2.

En cada monitoreo, se reportó la presencia o ausencia de las etapas reproductivas o fenofases de las plantas, de acuerdo a la metodología propuesta por Denny et al. (2014), y se contaron todas las estructuras pertenecientes a cada fenofase observada. Esto se hizo dentro y fuera de las cámaras instaladas originalmente en el sitio de estudio (23 cámaras, año 2013). Las fenofases monitoreadas fueron:

- Vegetativo: ausencia de cualquier estructura reproductiva.

- Botones florales: número de botones florales visibles. Se incluyen botones en desarrollo, no botones marchitos o secos. Para las especies cuyas flores individuales se agrupan en cabezuelas (familia Asteraceae), se estimó el número de cabezuelas y no el número de flores individuales.
- Flores masculinas y femeninas o perfectas: número de flores visibles. Se consideró a un individuo con flores cuando sus partes reproductivas (estambres o pistilos) fueron visibles en o entre partes florales dobladas o abiertas como pétalos, tubos florales o sépalos. No se incluyeron flores marchitas o secas.
- Frutos inmaduros: número de frutos inmaduros visibles. Incluyó las etapas de desarrollo desde la fecundación del óvulo (si es perceptible) hasta el desarrollo del tamaño total del fruto, antes de su maduración o pigmentación. No se incluyeron frutos caídos.
- Frutos maduros: número de frutos maduros visibles. Incluyó las etapas de desarrollo desde el inicio de la maduración o pigmentación, hasta su maduración completa o comienzo de su abscisión. No se incluyeron frutos caídos.

4.6. Mediciones morfológicas

Estudios previos han señalado que la variación más notoria de los rasgos funcionales ocurre en la época de crecimiento de las plantas, y que esta se asocia a períodos de precipitación intensa en los ecosistemas (König et al., 2017; Meinzer et al., 1994; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Por ello, se realizó la medición de caracteres morfológicos en los meses de octubre, enero y mayo (Tabla 2), que coincide con los picos de precipitación y valores mínimos de humedad del aire reportados para la cara occidental del Antisana por Sklenář et al. (2015). Las mediciones de altura de la planta (H_{max}) fueron realizadas directamente en campo, mientras que las de área específica (SLA) y grosor de la hoja (L_{th}) fueron realizadas en laboratorio. Para ello, se recolectaron muestras frescas de individuos en el sitio de experimentación. Estos se colocaron en bolsas herméticas

y se transportaron en hieleras portátiles hasta el Laboratorio de Ecofisiología de la PUCE. De acuerdo a las recomendaciones de Pérez-Harguindeguy et al. (2013), el material vegetal se almacenó en frío y se realizó una exhalación periódica dentro de las bolsas, para abastecer a las plantas de CO₂ y evitar la proliferación de patógenos.

- Altura de la planta (H_{max}): esta se midió directamente en el sitio de estudio, previa a la recolección de los individuos. Corresponde a la medida desde el suelo hasta la parte fotosintética más alta, sin tomar en cuenta estructuras reproductivas. Se registró la altura de 25 individuos, dentro y fuera de OTC, en cada día de muestreo. Las mediciones fueron tomadas en milímetros utilizando una regla graduada (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).
- Área específica de la hoja (SLA): es la división entre el área de un lado de la hoja y su peso seco. Este carácter requirió de un procesamiento de tres partes. Primero se realizó la medición del área de las hojas, para lo cual se escanearon cuatro hojas de 10 individuos por cada especie, dentro y fuera de OTC en cada día de muestreo, es decir un total de 1040 hojas por día de muestreo. Se escogieron hojas maduras, plenamente expuestas al sol, en lo posible sin tejido necrotizado, clorosis o partes comidas o cortadas (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Una vez escaneadas, se determinó el área de cada hoja utilizando el software ImageJ (Rueden et al., 2017). El área fue medida en centímetros cuadrados (cm²) y convertida a milímetros cuadrados (mm²), incluyendo el peciolo. Segundo, se almacenaron las hojas en bolsas de papel kraft se secaron por 48 horas. Tercero, se registró el peso seco de las hojas en miligramos (mg) utilizando una balanza analítica (BOECO, BXX31, Hamburgo, Alemania). Para obtener el peso, se siguieron las recomendaciones de la metodología que sugerían pesar las cuatro hojas juntas y dividir para cuatro el valor obtenido. Finalmente, se dividieron los cuatro valores del área de la hoja para el peso calculado anteriormente, y se promediaron los cuatro resultados para obtener el SLA de cada individuo. Mientras se realizaban las mediciones, las muestras fueron almacenadas en una bolsa

hermética con silica gel para evitar que ganaran humedad (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

- Grosor de la hoja: es la medida del grosor de la lámina en una posición intermedia entre la punta y la base, evitando la vena primaria y venas secundarias importantes. Se registró el grosor de una hoja por individuo, en 10 individuos por especie, dentro y fuera de OTC, en cada día de muestreo. Las mediciones fueron tomadas en milímetros utilizando un calibrador (Truper CALCA-150, México) (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

4.7. Análisis estadísticos

Todos los análisis fueron realizados utilizando R Studio versión 1.1.463 (RStudio Team, 2016). Se usaron los paquetes “dplyr” y “tidyr” (Wickham et al., 2018; Wickham y Henry, 2018) para la organización de datos, “circular” para los análisis de fenología con estadísticos circulares, “nortest” para las pruebas de normalidad de los datos (Gross y Ligges, 2015), “agricolae” para las pruebas de Tukey (de Mendiburu, 2019) y “ggplot2” para la construcción de los gráficos (Wickham, 2016).

4.7.1. Datos de temperatura

Se aplicó la prueba de Kolmogorov-Smirnoff para descartar la distribución normal de sus valores residuales (Zar, 1999), y la prueba de Kruskal-Wallis para evaluar las diferencias de temperatura dentro y fuera de cámaras. Esta analiza la variancia de la misma forma que un ANOVA, pudiendo aplicarse a datos provenientes de poblaciones sin una distribución normal (Zar, 1999). Valores de p menores a 0,05 fueron considerados significativos y valores menores a 0,01, altamente significativos.

4.7.2. Datos fenológicos

Se definió la estacionalidad de los períodos de floración y fructificación usando análisis de estadística circular. Esta se emplea en datos distribuidos circularmente, es decir, en una escala cíclica sin un final o un cero verdadero, y donde no existen valores objetivamente mayores o menores (Zar, 1999); como por ejemplo la orientación (los puntos cardinales y sus grados) o escalas de tiempo (un año y todos sus meses) (Zar, 1999).

En el caso de los estudios fenológicos, los estadísticos circulares se aplican sobre las distribuciones de frecuencias, compuestas por las fechas de muestreo del período de estudio y la cantidad de veces que una fenofase fue observada en cada fecha (Morellato et al., 2010). Esta disposición de los datos permite determinar el momento de ocurrencia, duración, y pico de una fenofase, la estacionalidad o asincronía de los ciclos fenológicos (Hudson, 2010).

Inicialmente se transformaron los datos de frecuencias de cada fenofase, durante el período de muestreo, a formato angular usando la siguiente fórmula descrita en Zar (1999):

$$a = \frac{(360^\circ) (X)}{k}$$

Donde a representa una dirección angular en grados, X la unidad de tiempo utilizada y k el valor total de unidades que incluye un período completo (Zar, 1999). En este caso, a correspondió a la dirección angular en la que se ubican las frecuencias de cada fenofase, X a la fecha de cada muestreo en formato DOY y k al número de días de un año (365). Posteriormente, se transformaron los datos angulares de grados a radianes, usando el paquete “circular” de R (Agostinelli y Lund, 2017).

Con las distribuciones circulares en radianes se realizaron análisis descriptivos como: 1) la media angular, (\bar{a}) que representa el ángulo o fecha hacia el cual tienden los datos; 2) la longitud del vector \bar{a} (r), que representa la concentración de los datos en ángulo determinado, y toma valores de 0 (sin concentración de datos) a 1 (datos completamente concentrados), 3) la dispersión angular (d), que es una función inversa de r ($1-r$) y toma valores de 0 (datos no dispersos) a 1 (datos completamente dispersos); y 4) la mediana angular, el centro de la duración total de una fenofase (Morellato et al., 2010). Estos se aplicaron a cada fenofase observada, dentro y fuera de las cámaras de calentamiento (OTC), a nivel de la comunidad y especie por especie.

Se realizó también la prueba de Rayleigh, para determinar si la comunidad tiene una distribución uniforme (H_0), o si los datos están más concentrados en una frecuencia específica (H_A) (Zar, 1999). Esta última distribución se denomina Von Mises en estadística circular, y es equivalente a la distribución normal o unimodal de estadística lineal (Zar, 1999). En el contexto del estudio, un resultado significativo indica que la fenofase analizada tiene un solo pico al año, alcanzando su punto máximo en el ángulo que indique la mediana; mientras que un resultado no significativo indica que la fenofase es constante, o que es multimodal (Morellato et al., 2010).

En las distribuciones multimodales, los datos no están distribuidos uniformemente, sino que están agrupados en varias frecuencias o fechas de muestreo, lo que implica que la fenofase analizada tiene un patrón intra anual, alcanzando varios picos durante un mismo año (Morellato et al., 2010). Para detectar estos eventos, se aplicó la prueba propuesta por Hermans y Rasson (1985) de acuerdo a lo sugerido en Landler et al. (2018).

Para definir si existe una asincronía fenológica entre las especies dentro y fuera de OTC, se utilizó la prueba de Watson (Zar, 1999). Esta compara las

medias obtenidas de cada fenofase entre tratamiento y control, y devuelve un resultado significativo si ocurren en un momento diferente del año (Zar, 1999).

Para saber si las especies dentro de cámaras florecieron antes, se realizó una inspección visual de los datos mediante histogramas circulares (Morellato et al., 2010). En un histograma circular el eje de las X forma un círculo cerrado, y cada valor de X toma la posición indicada por la dirección angular (α). Sobre cada valor de X, se agrupan los valores de frecuencia de los datos formando una columna, de manera similar a un histograma lineal (Zar, 1999). En este caso, los valores de X fueron las fechas de muestreo y sobre cada una, se agruparon las frecuencias de las fenofases. Los histogramas circulares fueron elaborados usando el paquete “circular” de R (Agostinelli y Lund, 2017).

Se analizó la variación de la producción neta de estructuras reproductivas dentro y fuera de cámaras usando la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Ulian et al., 2013), tras haber descartado la distribución normal de los valores residuales mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnoff (Zar, 1999). Finalmente, se elaboraron correlaciones entre la producción de cada fenofase dentro y fuera de las cámaras de calentamiento, con las variables climáticas usando la prueba no paramétrica de Spearman (Hidalgo-Galvez et al., 2018; Liu et al., 2016; Xu et al., 2018). Esta devuelve un coeficiente de correlación (ρ) que toma valores desde -1, indicando una correlación negativa fuerte (ej.: a menor temperatura, mayor producción); 0, ninguna correlación; o 1, una correlación positiva fuerte (ej.: a mayor humedad relativa, mayor producción) (Zar, 1999).

4.7.3. Datos morfológicos

Se analizaron las mediciones del área específica (SLA), grosor de la hoja (L_{th}) y altura de la planta (H_{max}) utilizando un modelo de ANOVA factorial 3 x 2 ortogonal nivel de la comunidad y especie por especie (Zar, 1999). El primer factor fue el DOY (día de muestreo), con los días de muestreo como niveles (18, 148,

279); mientras que el segundo factor fue el tratamiento, con dos niveles: calentamiento experimental (OTC) y control. Dentro del modelo, se probó también la significancia de la interacción de ambos factores como fuente de variación.

Finalmente se aplicó la prueba de Tukey, que permite conocer cuál de las medias evaluadas en el modelo de ANOVAs es significativamente diferente de las otras, y devuelve una comparación entre pares de medias, basándose en poblaciones con igual número de muestras (Zar, 1999). En el estudio, se usó esta prueba para definir los días de muestreo con valores significativamente diferentes de cada rasgo.

5. RESULTADOS

5.1. Datos climáticos

La temperatura media durante todo el muestreo fue de 5,58 °C y 4,36 °C dentro y fuera de cámaras respectivamente, mientras que el promedio de las temperaturas máximas fue de 38,04 °C y 26,91 °C, y de las mínimas -4,79 °C y -5,68 °C (Tabla 3). Los resultados de la prueba de Kruskal-Wallis mostraron una diferencia altamente significativa entre las temperaturas del tratamiento y control ($H = 31.962$; $p < 0,0001$). En los controles la temperatura varió en un rango de 32,58 °C que fue desde -5,68 °C hasta 26,91 °C, mientras que en OTC, fueron de -4,79 hasta 38,04, con un rango de 42,84°C (Tabla 4).

Los meses con temperaturas bajo la media ($< 4^{\circ}\text{C}$) fueron septiembre (día 244), noviembre (313), enero (18), marzo (61) y abril (102), con 3,13 °C, 3,86 °C, 3,05 °C, 3,88 °C y 3,61 respectivamente. Los meses con temperaturas sobre la media ($> 5^{\circ}\text{C}$) fueron julio (196), septiembre (259) y octubre (300), con 5,6 °C, 5,04 °C y 5,46 °C respectivamente (Tabla 3).

El promedio de la humedad relativa fue de 82,83% a lo largo de todo el muestreo con una desviación estándar (σ) de 13,78 (Tabla 3). Los meses con valores por debajo del promedio fueron junio (158), septiembre (244 y 259), octubre (279) y febrero (38), con 79,9%, 78,62%, 82%, 80,94% y 79,51% respectivamente. El resto del año se mantuvo sobre la media, y alcanzó su punto más alto en mayo (148) con 91,19% (Tabla 3).

El promedio de la radiación solar fue de 33,6 W m^{-2} , con una desviación estándar (σ) de 48,02. Se observaron seis picos en junio (158) y julio (196), septiembre (259) y octubre (300) y febrero (38) y marzo (88) (Figura 3); con valores de 38,99 W m^{-2} y 39,55 W m^{-2} , 38,11 W m^{-2} y 38,97 W m^{-2} , y 41,46 W m^{-2} y 33,10 W m^{-2} respectivamente (Tabla 3). En la Figura 1 se resumió la variación climática registrada durante el muestreo.

5.2. Resultados fenológicos

5.2.1. Estacionalidad de las especies del estudio

A nivel de la comunidad (todas las especies del estudio) la mediana angular (el momento central de ocurrencia de una fenofase, ver Materiales y métodos) de los botones en controles estuvo a inicios de junio y dentro de cámaras a finales de junio; ambas fenofases fueron unimodales. La mediana de las flores femeninas en controles estuvo a inicios de junio, y dentro de cámaras a finales de junio, y ambas fueron multimodales. La mediana de las flores masculinas dentro y fuera de cámaras estuvo a finales de junio. Las flores en controles fueron unimodales y las de cámaras, multimodales. La mediana de las flores perfectas en controles estuvo a finales de junio y dentro de cámaras a inicios de junio, y ambas fueron unimodales. La mediana de los frutos inmaduros en controles estuvo a mediados de julio y dentro de cámaras a finales de mayo, y ambas fueron unimodales. Por último, la mediana de los frutos maduros en controles estuvo a finales de junio y dentro de cámaras a finales de mayo, y ambas fueron unimodales (Tabla 5).

No obstante, los histogramas circulares indicaron que la producción de estructuras reproductivas fue constante a lo largo del año de estudio (Figura 2). La dispersión angular de las fenofases (0, sin dispersión; 1, totalmente dispersas) fue de 0,82 en promedio, con la mínima en las flores perfectas dentro de cámaras (0,72) y la máxima en las flores femeninas dentro de cámaras (0,95) (Tabla 5).

En *Azorella aretioides*, se observó una producción constante de estructuras reproductivas a lo largo del año. La mediana de los botones dentro y fuera de cámaras estuvo en octubre, sin ninguna modalidad. La mediana de las flores masculinas en controles estuvo en julio, y dentro de cámaras en septiembre. Las flores en controles fueron unimodales y las de cámaras, multimodales. La mediana de las flores femeninas en controles estuvo en junio, y dentro de cámaras en septiembre. Las flores en controles fueron multimodales y las de cámaras no

mostraron modalidad. La mediana de los frutos inmaduros en controles estuvo en noviembre, y dentro de cámaras en septiembre. Los frutos en controles fueron unimodales y los de cámaras no mostraron modalidad. La mediana de los frutos maduros en controles estuvo en febrero y dentro de cámaras en octubre, sin ninguna modalidad (Tabla 6).

En *Baccharis caespitosa* se observó la ocurrencia consecutiva de sus fenofases. La mediana de los botones dentro y fuera de cámaras estuvo en mayo, y ambas fenofases fueron unimodales. La mediana de las flores (en el caso de Asteraceae, cada cabezuela fue contada como una flor perfecta) en controles estuvo en junio y dentro de cámaras en junio, y ambas fenofases fueron unimodales. La mediana de los frutos inmaduros en controles estuvo en agosto y dentro de cámaras en julio, y ambas fenofases fueron unimodales. La mediana de los frutos maduros dentro y fuera de cámaras estuvo en agosto, y ambas fenofases fueron unimodales (Tabla 6).

En *Baccharis caespitosa* var. *alpina* se observó un patrón similar al de anterior especie. La mediana de los botones en controles estuvo en febrero, y dentro de cámaras en febrero. Los botones en controles no mostraron modalidad, y los de cámaras fueron multimodales. La mediana de las flores en controles estuvo en abril, y dentro de cámaras en marzo. Las flores en controles fueron unimodales, y las de cámaras no mostraron modalidad. La mediana de los frutos inmaduros en controles estuvo en junio y dentro de cámaras en mayo, y ambas fenofases fueron unimodales. La mediana de los frutos maduros en controles estuvo en julio y dentro de cámaras en junio, y ambas fenofases fueron unimodales (Tabla 6).

En *Bartsia laticrenata*, la mediana de los botones dentro y fuera de cámaras estuvo en octubre. Los botones en controles no mostraron modalidad, y los de cámaras fueron unimodales. La mediana de las flores en controles estuvo en mayo y dentro de cámaras en abril, y ambas fenofases fueron unimodales. La

mediana de los frutos inmaduros en controles estuvo en abril, y dentro de cámaras en marzo. Los frutos en controles fueron multimodales y los de cámaras unimodales. La mediana de los frutos maduros en controles estuvo en mayo, y dentro de cámaras en abril. Los frutos maduros en controles fueron multimodales y los de cámaras fueron unimodales (Tabla 6).

No se registraron frutos maduros en *Gentiana sedifolia*. La mediana de los botones dentro y fuera de cámaras estuvo en agosto. Los botones en controles fueron unimodales, y los de cámaras no mostraron modalidad. La mediana de las flores estuvo en septiembre, y dentro de cámaras en agosto. Las flores en controles fueron unimodales, y las de cámaras no mostraron modalidad. La mediana de los frutos inmaduros dentro y fuera de cámaras estuvo en marzo, sin ninguna modalidad (Tabla 6).

En *Geranium humboldtii*, la mediana de los botones y las flores, dentro y fuera de cámaras, estuvo en mayo y las cuatro fenofases fueron unimodales. La mediana de los frutos inmaduros en controles estuvo en junio y dentro de cámaras en mayo, y ambas fenofases fueron unimodales. La mediana de los frutos maduros en controles estuvo en junio y dentro de cámaras en agosto, sin ninguna modalidad (Tabla 6).

En *Geranium maniculatum*, la mediana de los botones y las flores, dentro y fuera de cámaras estuvo en junio. Los botones dentro de cámaras fueron multimodales, y las otras tres fenofases fueron unimodales. La mediana de los frutos inmaduros en controles estuvo en julio, y dentro de cámaras en julio. Ambas fenofases fueron unimodales. La mediana de los frutos maduros en controles estuvo en abril y dentro de cámaras en junio, sin ninguna modalidad (Tabla 6).

No se registraron frutos maduros de *Hypochaeris sessiliflora*, y se registraron únicamente frutos inmaduros dentro de una cámara en octubre. La mediana de botones en controles estuvo en junio, y dentro de cámaras en mayo.

La mediana de las flores en controles estuvo en julio y dentro de cámaras en junio. Las cuatro fenofases fueron unimodales (Tabla 6).

Tampoco se registraron frutos maduros de *Lupinus microphyllus*. La mediana de botones en controles estuvo en agosto, y dentro de cámaras en junio. Ambas fenofases fueron unimodales. La mediana de las flores en controles estuvo en agosto, y dentro de cámaras en mayo. Las flores en controles fueron unimodales, y las de cámaras no mostraron modalidad. La mediana de los frutos inmaduros estuvo en septiembre, y dentro de cámaras en junio. Los frutos inmaduros en controles fueron unimodales, y los de cámaras no mostraron modalidad (Tabla 6).

En *Oritrophium limnophyllum*, la mediana de botones en controles estuvo en junio, dentro de cámaras en mayo; y la mediana de las flores dentro y fuera de cámaras en mayo. Las cuatro fenofases fueron unimodales. La mediana de los frutos inmaduros en controles estuvo en mayo, y dentro de cámaras en abril. Los frutos en controles no mostraron modalidad, y los de cámaras fueron unimodales. La mediana de los frutos maduros en controles estuvo en agosto y dentro de cámaras en junio, sin ninguna modalidad (Tabla 6).

No se registraron botones de *Pernettya prostrata*, y se registraron flores dentro de cámaras únicamente en octubre. La mediana de las flores en controles estuvo en julio, y fue unimodal. La mediana de los frutos inmaduros en controles estuvo en agosto y dentro de cámaras en octubre, y ambas fenofases fueron unimodales. La mediana de los frutos maduros en controles estuvo en octubre, y dentro de cámaras en diciembre. Los frutos en controles fueron unimodales y los de cámaras no mostraron modalidad (Tabla 6).

Tampoco se registraron botones de *Plantago rigida*. La mediana de las flores masculinas en controles estuvo en junio, y dentro de cámaras en julio. Ambas fenofases fueron unimodales. La mediana de las flores femeninas en

controles estuvo en junio, y dentro de cámaras en junio. Las flores en controles fueron unimodales, y las de cámaras multimodales. La mediana de los frutos inmaduros en controles estuvo en mayo, y dentro de cámaras en marzo. Ambas fenofases fueron unimodales. La mediana de los frutos maduros dentro y fuera de cámaras estuvo en mayo, y ambas fenofases fueron unimodales. (Tabla 6).

No se registraron frutos maduros de *Werneria nubigena*. La mediana de los botones estuvo en agosto y dentro de cámaras en junio, sin ninguna modalidad. La mediana de las flores en controles estuvo en octubre, y dentro de cámaras en septiembre, mientras que la mediana de los frutos inmaduros dentro y fuera de cámaras estuvo en noviembre. Las cuatro fenofases fueron unimodales (Tabla 6).

5.2.2. Asincronía fenológica de las plantas en tratamiento.

A nivel de la comunidad, no se observó un desplazamiento significativo entre la fecha de ocurrencia de las fenofases dentro y fuera de cámaras (Figura 2). Sin embargo la media angular (momento hacia el cual tiende a ocurrir una fenofase, ver Materiales y métodos) de los botones dentro de cámaras se ubicó 17 días antes que los controles, la media de las flores femeninas 10 días después, la media de las flores masculinas 22 días después, la media de las flores perfectas 11 días antes, la media de los frutos inmaduros 3 días antes, y la media de los frutos maduros 27 días antes (Tabla 5).

A nivel de especies, se obtuvieron resultados significativos ($p < 0,05$) solo para los botones de *Azorella aretioides*, las flores de *Baccharis caespitosa* var. *alpina*, los frutos maduros de *Baccharis caespitosa* y los botones de *Geranium maniculatum* (Tabla 6).

5.2.3. Abundancia de estructuras reproductivas producidas

La producción neta de estructuras reproductivas (todas las fenofases, todas las especies, durante todo el muestreo) fue significativamente mayor ($p < 0,001$) en controles (Tabla 7). Esta diferencia fue constante a lo largo del muestreo, con excepción de los días 361 (diciembre) y 18 (enero), donde las estructuras fueron más abundantes dentro de cámaras (Figura 3). La diferencia entre controles y cámaras fue significativa ($p < 0,05$) los días 148 (mayo) y 175 (julio), y altamente significativa ($p < 0,01$) los días 158 (junio), 196 (julio), 218 (agosto) y 342 (noviembre) (Tabla 7).

A nivel de especies, se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre la producción neta de estructuras reproductivas dentro y fuera de cámaras de calentamiento para *Azorella aretioides*, *Lupinus microphyllus*, *Oritrophium limnophyllum* y *Pernettya prostrata*; y altamente significativas ($p < 0,01$) para *Baccharis caespitosa* var. *alpina*, *Bartsia laticrenata* y *Plantago rigida*. Las especies sin resultados significativos fueron *Baccharis caespitosa*, *Geranium humboldtii*, *Geranium maniculatum*, *Hypochaeris sessiliflora* y *Werneria nubigena* (Figura 4).

De las especies con resultados significativos y altamente significativos, las que presentaron mayor producción neta de estructuras reproductivas en los controles fueron *Azorella aretioides*, *Baccharis caespitosa* var. *alpina*, *Gentiana sedifolia*, *Oritrophium limnophyllum* y *Plantago rigida*. Las especies con mayor producción dentro de cámaras fueron *Bartsia laticrenata*, *Lupinus microphyllus*, y *Pernettya prostrata*. A pesar de no haber mostrado diferencias significativas, *Baccharis caespitosa*, *Geranium humboldtii*, *Hypochaeris sessiliflora* y *Werneria nubigena* produjeron más estructuras en los controles, y *Geranium maniculatum* dentro de cámaras (Figura 4).

5.2.4. Correlación de las fenofases con las variables climáticas

A nivel de la comunidad, la correlación entre la producción de estructuras reproductivas en controles y la radiación solar fue menor a 0,1 (o -0,1) en todas las

fenofases. La temperatura se correlacionó negativamente con los botones (-0,24), frutos inmaduros (-0,61, $p < 0,01$) y maduros (-0,26); y positivamente con las flores femeninas (0,36), masculinas (0,44) y perfectas (0,43). La humedad relativa se correlacionó negativamente con las flores femeninas (-0,02) y perfectas (-0,13); y positivamente con los botones (0,18), flores masculinas (0,3), frutos inmaduros (0,13) y maduros (0,67, $p < 0,01$) (Figura 5).

Dentro de cámaras, la correlación con la radiación solar también fue menor a 0,1 (o -0,1) en todas las fenofases. La temperatura se correlacionó negativamente con los botones (-0,25), las flores masculinas (-0,24) y perfectas (-0,31), y los frutos inmaduros (-0,2) y maduros (-0,14). La humedad relativa se correlacionó negativamente con las flores femeninas (-0,33); y positivamente con los botones (0,16), las flores masculinas y perfectas (0,6, $p < 0,01$), los frutos inmaduros (0,55, $p < 0,01$) y maduros (0,51, $p < 0,01$) (Figura 5).

A nivel de especies se analizaron 85 fenofases entre todas las especies dentro y fuera de cámaras. 51 fenofases se correlacionaron negativamente con la temperatura y 34 positivamente, 24 fenofases se correlacionaron negativamente con la humedad relativa y 61 positivamente, y 54 fenofases se correlacionaron negativamente con la radiación solar y 31 positivamente. Solamente *Geranium maniculatum* y *Lupinus microphyllus* presentaron una correlación negativa con la temperatura, positiva con la humedad relativa y negativa con la radiación en todas sus fenofases (Tabla 8).

5.3. Resultados morfológicos

5.3.1. Área específica de la hoja (SLA)

A nivel de la comunidad, no se observaron diferencias significativas en la variación del SLA entre los tratamientos y los controles, entre los días de muestreo, o por la interacción de ambos factores. La prueba de Tukey no

estableció diferencias entre los grupos establecidos por día de muestreo (Figura 6).

A nivel de especies, la variación del SLA en los días de muestreo fue significativa para *Baccharis caespitosa* ($p < 0,05$), y muy significativa para *Azorella aretioides*, *Gentiana sedifolia*, *Geranium humboldtii* y *maniculatum*, *Lupinus microphyllus*, *Plantago rigida* y *Werneria nubigena* ($p < 0,01$) (Tabla 9). Solamente *Hypochaeris sessiliflora*, *Lupinus microphyllus*, *Pernettya prostrata* y *Plantago rigida* obtuvieron resultados significativos en la variación entre el tratamiento y el control. Ninguna especie tuvo resultados significativos en el efecto de la interacción entre los dos factores (día de muestreo y tratamiento) (Tabla 12).

De acuerdo a la prueba de Tukey, la especie con valores diferentes de SLA (grupo b) en enero (día 18) fue *Azorella aretioides*. En mayo (148) fueron *Bartsia laticrenata* y *Plantago rigida*. En octubre (279) fueron *Baccharis caespitosa*, *Bartsia laticrenata*, *Gentiana sedifolia*, *Geranium humboldtii*, *Geranium maniculatum*, *Lupinus microphyllus*, *Plantago rigida* y *Werneria nubigena* (Tabla 12). Las especies con valores diferentes dentro de cámaras fueron *Pernettya prostrata* y *Plantago rigida* (Tabla 12).

5.3.2. Grosor de la hoja (L_{th})

A nivel de la comunidad, se observaron diferencias significativas ($p < 0,05$) en el L_{th} únicamente entre los días de muestreo. La prueba de Tukey separó a los días 148 y 279 como diferentes entre sí, y al día 18 como un intermedio entre ambos (Figura 6).

A nivel de especies, la variación entre los días de muestreo fue significativa ($p < 0,05$) para *Baccharis caespitosa* y *Plantago rigida*, y muy significativa ($p < 0,01$) para *Azorella aretioides*, *Baccharis caespitosa* var. *alpina*, *Bartsia laticrenata*, *Geranium humboldtii*, *Lupinus microphyllus*, *Pernettya prostrata* y *Werneria nubigena*. La variación entre el tratamiento y el control fue significativa para

Bartsia laticrenata, y muy significativa para *Baccharis caespitosa* var. *alpina*, *Geranium humboldtii* y *Plantago rigida*. La variación de la interacción fue significativa para *Hypochaeris sessiliflora*, y muy significativa para *Azorella aretioides* y *Geranium humboldtii* (Tabla 13)

De acuerdo a la prueba de Tukey, las especies con valores diferentes de L_{th} (grupo b) en mayo (148) fueron *Azorella aretioides*, *Geranium humboldtii*, *Pernettya prostrata* y *Werneria nubigena*. En octubre (279) fueron todas menos *Gentiana sedifolia*, *Geranium maniculatum*, *Hypochaeris sessiliflora* y *Oritrophium limnophyllum* (Tabla 13). Las especies con valores diferentes dentro de cámaras fueron *Baccharis caespitosa* var. *alpina*, *Bartsia laticrenata*, *Geranium humboldtii* y *Plantago rigida* (Tabla 13).

5.3.3. Altura de la planta (H_{max})

A nivel de la comunidad, no se observaron diferencias significativas en la variación del H_{max} entre los tratamientos y los controles, entre los días de muestreo, o por la interacción de ambos factores. La prueba de Tukey no estableció diferencias entre los grupos establecidos por día de muestreo (Figura 6).

A nivel de especies, la variación entre los días de muestreo fue significativa ($p < 0,05$) para *Bartsia laticrenata* y *Pernettya prostrata*, y muy significativa ($p < 0,01$) para *Azorella aretioides*, *Baccharis caespitosa*, *Geranium maniculatum*, *Hypochaeris sessiliflora* y *Werneria nubigena*. La variación entre el tratamiento y el control fue significativa para *Baccharis caespitosa* y *Gentiana sedifolia*, y muy significativa para *Hypochaeris sessiliflora* y *Oritrophium limnophyllum*. La variación de la interacción fue significativa para *Azorella aretioides*, *Geranium humboldtii*, *Geranium maniculatum* y *Pernettya prostrata*, y muy significativa para *Lupinus microphyllus*, *Plantago rigida* y *Werneria nubigena* (Tabla 14).

De acuerdo a la prueba de Tukey, la especie con valores diferentes de H_{\max} (grupo b) en enero (18) fue *Azorella aretioides*. En mayo (148) fueron *Hypochaeris sessiliflora* y *Werneria nubigena*. En octubre (279) fueron *Baccharis caespitosa*, *Bartsia laticrenata*, *Hypochaeris sessiliflora*, *Pernettya prostrata* y *Werneria nubigena*. Únicamente *Geranium maniculatum* obtuvo una categoría de a, b y c en los días 18, 148 y 279 respectivamente, estableciendo un valor diferente para cada momento del muestreo (Tabla 14). Las especies con valores diferentes dentro de cámaras fueron *Baccharis caespitosa*, *Gentiana sedifolia*, *Geranium humboldtii*, *Hypochaeris sessiliflora* y *Oritrophium limnophyllum* (Tabla 14).

6. DISCUSIÓN

6.1. Variables ambientales

Los datos de las variables ambientales no mostraron una estacionalidad definida a lo largo del período de estudio. Esto es característico de los páramos, donde factores como la temperatura y la radiación solar varían más diariamente que anualmente (Cuesta et al., 2017; Diemer, 1996; Gehrke, 2018). Se ha observado que la humedad relativa del aire también varía ampliamente a lo largo del día, por estar fuertemente correlacionada con la temperatura (Sklenář et al., 2015). Sklenář et al. (2015) reportaron una escasa estacionalidad en la variación anual de la temperatura en el lado occidental del Antisana, que va acorde a las mediciones de temperatura obtenidas en este estudio.

Se reportó previamente la existencia de dos picos importantes de radiación solar entre julio y septiembre, y diciembre y enero (Sklenář et al., 2015). Las mediciones de radiación de la estación climática M5034 Humboldt no reflejaron tales picos, ubicando los períodos de radiación elevada entre febrero y marzo, junio y julio, y septiembre y octubre. Especialmente los dos últimos períodos no mostraron una variación tan pronunciada como la observada por Sklenář et al. (2015). Por otro lado, la variación anual de la humedad relativa reportada para el lado occidental del Antisana muestra un pico alto en abril, y un descenso en septiembre (Sklenář et al., 2015), mientras que las mediciones de la estación climática ubicaron al pico alto en mayo y al descenso en octubre. Esto pudo deberse a variaciones interanuales en los patrones climáticos, sin embargo, la explicación más consistente en base a la información obtenida se da por la distancia entre los puntos de medición: la estación M5034 Humboldt se encuentra a ~9 km del sitio de estudio y ~600 m por debajo de las estaciones empleadas por Sklenář et al. (2015), que estuvieron a 4.600 m.s.n.m. Esto marca diferencias críticas en un ecosistema montano, donde existen “microclimas” que varían pronunciadamente sobre distancias cortas, debido al gradiente de elevación y a su

topografía irregular (Bramer et al., 2018; Lembrechts et al., 2018; Scherrer y Körner, 2010; Sklenář et al., 2016).

6.2. Caracterización de la estacionalidad reproductiva

La fenología reproductiva de las plantas ha sido definida principalmente en ecosistemas del hemisferio norte, gracias a su estacionalidad marcada (Post et al., 2008) y a registros de numerosos años (Abernethy et al., 2018). En ecosistemas tropicales, los tiempos de producción de botones, antesis, polinización y maduración de frutos son sumamente variables debido a su estrecha relación con eventos climáticos como lluvias intensas e incrementos en la temperatura (Bush et al., 2018; Richardson et al., 2013). Esto da como resultado patrones intra anuales, bianuales o constantes de reproducción, que además son específicos para cada especie (Bender et al., 2018; Morellato et al., 2018). En este estudio se observó una variabilidad similar, y a pesar de ello, los monitoreos por estatus empleados (presencia o ausencia de cada fenofase) permitieron definir las fechas de mayor importancia para la floración y fructificación a nivel de la comunidad y en las especies seleccionadas.

En los páramos, se ha observado que la precipitación es el factor abiótico más importante en la estacionalidad de la floración y fructificación (Contreras-Arias y Méndez-Estrada, 2014; Parada-Quintero et al., 2012; Restrepo-Chica y Bonilla-Gómez, 2017; Ulian et al., 2013). Sin embargo, las respuestas de las plantas son variadas: Durán y Kattan (2005) y Parada-Quintero et al. (2012) encontraron que la floración de sus especies inició en las época seca, mientras que Ulian et al. (2013), Restrepo-Chica y Bonilla-Gómez (2017), y Contreras-Arias y Méndez-Estrada (2014) encontraron picos de floración durante las época húmeda. Estas diferencias no se deben únicamente a las variables abióticas, sino que existen factores bióticos como las relaciones filogenéticas, los rasgos funcionales y las interacciones ecológicas, que determinan en igual medida la fenología de las plantas (Baruah et al., 2017; König et al., 2017; Wolf et al., 2017)

La evolución ha favorecido a los períodos de floración altamente específicos para cada especie con el fin de evitar la competencia por polinizadores, especialmente en los ecosistemas montanos donde son muy escasos (Becklin et al., 2016; Körner y Hiltbrunner, 2018). Sin embargo, se ha observado que cuando co-ocurren especies similares, cada una puede alterar rápidamente sus patrones fenológicos para evitar la competencia, como demostró Monasterio (1986) con varias especies del género *Espeletia*. Por lo tanto, a pesar de que el período de floración de las especies está determinado en parte por su origen filogenético (CaraDonna e Inouye, 2015; Davies et al., 2013), es un rasgo altamente plástico que cambia en función de su rol ecológico en la comunidad (König et al., 2017; Wolf et al., 2017).

Esto demuestra que los eventos reproductivos de las plantas están gobernados por factores abióticos como la disponibilidad de agua y la temperatura, y bióticos como sus rasgos funcionales e interacciones ecológicas con otras plantas. A lo largo de este estudio, se reunió información únicamente sobre la fenología reproductiva, y tres rasgos funcionales, de las 13 especies seleccionadas. Se estima que los datos climáticos de la estación M5034 Humboldt no describieron con suficiente precisión las variaciones en la humedad relativa y radiación experimentadas por las plantas en el sitio de estudio. En su lugar, se usaron los datos de precipitación reportados por Sklenář et al. (2015) para interpretar la estacionalidad reproductiva observada. Los datos de temperatura fueron sumamente precisos pues se registraron en cada cámara y en cada control, sin embargo, no mostraron una estacionalidad a lo largo del estudio.

A nivel de la comunidad, se identificó un período de mayor intensidad en la expresión de todas las fenofases observadas que fue desde el 25 de mayo al 29 de julio, y podría definirse como la “época reproductiva” de las especies del estudio, a pesar de haber registrado estructuras reproductivas todo el año (Tabla 5). Este período coincide con la temporada húmeda reportada por Sklenář et al.

(2015) para el lado occidental del Antisana (misma zona del estudio), que duró desde abril hasta finales de junio. La importancia de la humedad en la producción de estructuras reproductivas se vio reforzada por la correlación positiva de la mayoría de las fenofases (9 de 12) con la humedad relativa (Figura 5).

Los botones florales, frutos inmaduros y maduros dentro y fuera de cámaras se correlacionaron positivamente con la humedad relativa y negativamente con la temperatura, describiendo un patrón inversamente proporcional entre ambas variables. En ecosistemas alpinos, el incremento en la temperatura altera el balance hídrico, aumentando el ritmo de evaporación del agua y limitando su disponibilidad para las plantas (Körner, 2003). Estudios previos de calentamiento artificial en la tundra y zonas montañosas del hemisferio norte confirmaron que este desbalance provoca alteraciones en la tasa fotosintética y de evapotranspiración de las plantas, forzándolas a destinar la mayoría de su presupuesto de carbono a la manutención de las partes vegetativas, y disminuyendo el esfuerzo reproductivo (Alatalo y Little, 2014; Bjorkman et al., 2018; Körner y Hiltbrunner, 2018; Lambrecht et al., 2007). Por lo tanto, se plantea que podría existir una dinámica similar entre las plantas del estudio y las variables abióticas, donde una menor temperatura favorece la disponibilidad de agua y la producción de estructuras reproductivas.

Por otra parte, las flores femeninas, masculinas y perfectas en controles se correlacionaron positivamente con la temperatura y negativamente con la humedad relativa (solo las flores masculinas se correlacionaron positivamente con la humedad relativa). En ecosistemas alpinos, los procesos de floración se encuentran estrechamente relacionados al incremento de la temperatura ambiental (Nagy y Grabherr, 2009). Días cálidos después del invierno activan mecanismos epigenéticos en las plantas que interrumpen el proceso de vernalización, estimulan el crecimiento e indican que no hay riesgo de congelamiento (Liang, 2016; Taylor et al., 2018). A pesar de no contar con estaciones en el páramo, es posible que la acumulación de días cálidos

desencadene procesos de floración en las especies de estudio, explicando la correlación positiva entre las flores y la temperatura (Choler, 2018; Wypych et al., 2017).

Dentro de cámaras, solamente las flores femeninas mantuvieron el sentido de correlación con las variables ambientales (positiva con la temperatura y negativa con la humedad relativa). Las flores masculinas y perfectas pasaron a estar correlacionadas negativamente con la temperatura, y positivamente con la humedad relativa. Esto reforzaría lo propuesto para los botones y frutos, donde el incremento de la temperatura mediado por las cámaras de calentamiento ejerce un estrés térmico y un estrés hídrico, que afecta incluso a fenofases dependientes de temperaturas cálidas.

Los patrones de las fenofases a nivel de la comunidad son consistentes con lo reportado en otros estudios de flora de páramo, donde se explica que, en condiciones naturales, las plantas aprovechan las estaciones con mayor cantidad de agua disponible para crecer y producir sus estructuras reproductivas, que son mantenidas hasta la época cálida y seca para aumentar las probabilidades de polinización y reproducción (Contreras-Arias y Méndez-Estrada, 2014; Restrepo-Chica y Bonilla-Gómez, 2017; Ulian et al., 2013). A pesar de ello, la producción de estructuras reproductivas fue constante durante todo el año, resaltando la necesidad de analizar la estacionalidad reproductiva a nivel de especies (Figura 2).

Azorella aretioides y *Plantago rigida* fueron las únicas especies que presentaron flores imperfectas. En *Azorella aretioides* se observó una producción generalizada de estructuras reproductivas a lo largo del año. Este patrón de reproducción constante parece ser una característica de las especies creciendo en grandes altitudes, según indican Inouye y Wielgolaski (2013) sobre poblaciones de *Azorella compacta* creciendo entre 3.900 y 4.500 m.s.n.m. en los Andes chilenos. En *Plantago rigida* la producción de flores masculinas fue más intensa en junio

durante la época húmeda, y la de flores femeninas entre marzo y abril, y agosto y octubre que corresponden a los períodos de fin de la época seca e inicio de la húmeda. Sus frutos inmaduros fueron más abundantes entre marzo y abril, y los maduros entre abril y mayo, en la época húmeda. La prolongada presencia de frutos maduros a lo largo del año, a diferencia de los inmaduros o las flores femeninas, indica que posiblemente hubieron eventos de floración no registrados durante el monitoreo.

La producción de botones y flores de *Gentiana sedifolia* fue generalizada a lo largo del año, se registraron escasos frutos inmaduros que ubican el inicio de la fructificación en marzo y no se registraron frutos maduros. Se ha reportado que las especies de montaña de familia Gentianaceae comparten un rápido ciclo de vida debido a la brevedad de los períodos de crecimiento en su hábitat ancestral (Eurasia en el paleógeno) (Akhalkatsi y Wagner, 1996). Por lo tanto, es posible que las flores se mantengan durante períodos prolongados, y que los períodos de fructificación se den brevemente como un rasgo conservado de su historia evolutiva, lo que explicaría la ausencia de frutos de un monitoreo a otro (tres semanas) Se propone que esta misma razón explica la reducida cantidad de frutos registrados en *Hypochaeris sessiliflora*, *Lupinus microphyllus* y *Oritrophium limnophyllum*.

A pesar de la amplia duración (más de 6 meses) en las fenofases de *Baccharis caespitosa* y *Baccharis caespitosa* var. *alpina*, de acuerdo a Parada-Quintero et al. (2012), ambas especies mostraron una marcada estacionalidad. En *Baccharis caespitosa*, la producción de botones se concentró entre abril y mayo, o el inicio de la época húmeda. La floración se concentró en junio, y la fructificación y dispersión en agosto, que corresponden a la época seca. En *Baccharis caespitosa* var. *alpina*, la producción de botones se concentró en febrero, es decir, durante la época seca. La floración se dio entre marzo y abril y la fructificación entre mayo y junio, durante la época húmeda. La dispersión de los frutos se dio al final de la época húmeda entre junio y julio. Es notable como la reproducción de

ambas especies está separada por dos meses (febrero y abril), mostrando un potencial ejemplo de desplazamiento fenológico por co-ocurrencia como el descrito por Monasterio (1986). En *Geranium maniculatum* y *Geranium humboldtii* se pudo observar otro potencial ejemplo de co-ocurrencia. En *Geranium humboldtii*, se reportaron botones y flores en mayo, y frutos inmaduros en junio; mientras que en *Geranium maniculatum*, se reportaron botones y flores en junio, y frutos inmaduros en julio. Todo este período corresponde a la época húmeda e inicio de la época seca. Se reportaron muy pocos frutos maduros, probablemente porque el tipo de fruto de ambas especies madura y se cae rápidamente: se trata de un esquizocarpo con dehiscencia explosiva que expulsa a las semillas para dispersarlas (Sklenář et al., 2005).

Las especies de las que casi no se obtuvo información fenológica fueron *Pernettya prostrata* y *Werneria nubigena*. Es posible que estas dos especies tengan ciclos superanuales de reproducción como algunas del género *Espeletia* (Monasterio, 1986), o que sus períodos hayan ocurrido entre los monitoreos de este estudio. De cualquier manera, es preciso reunir más información especialmente sobre estas dos especies.

La información fenológica sobre *Bartsia laticrenata* tampoco mostró una estacionalidad clara. La producción de botones se concentró en octubre y la producción de flores se concentró entre abril y mayo. Llama la atención no solamente la separación temporal de ambas fases, sino que la producción de flores ocurre después de un momento (marzo) donde se registraron pocos botones. Este apareamiento de flores pudo deberse al inicio de la temporada húmeda que justamente inicia en abril. Tanto los frutos inmaduros como maduros se dan en la misma época, señalando una dependencia a los períodos húmedos para completar su reproducción.

La mayoría de especies produjeron sus botones durante las épocas húmedas, es decir, en los períodos comprendidos entre abril y junio, y octubre y

noviembre. Esto refuerza la relación propuesta anteriormente entre la producción de estructuras reproductivas y la humedad disponible (Contreras-Arias y Méndez-Estrada, 2014; Restrepo-Chica y Bonilla-Gómez, 2017; Ulian et al., 2013). El resto de fenofases estuvieron repartidas equitativamente entre las épocas seca y húmeda.

6.3. Respuestas fenológicas al calentamiento experimental

6.3.1. Desplazamiento fenológico

Existen múltiples factores que explicarían la ausencia de resultados significativos. Primero, es posible que el tiempo de calentamiento experimental no sea suficiente para generar desplazamientos detectables por la prueba de Watson. La mayoría de experimentos de calentamiento artificial reportaron alteraciones fenológicas después de 8 a 43 años, en contraste a los 5 años de calentamiento artificial al que estuvieron sometidas las plantas hasta el término de la fase experimental de este estudio (Baruah et al., 2017; Hänel y Tielbörger, 2015; Hudson et al., 2011; Khorsand-Rosa et al., 2015; Wadgyamar et al., 2018). Segundo, puede que los monitoreos hayan pasado por alto picos importantes en la floración y fructificación de las especies debido al intervalo entre cada muestreo (tres semanas). Esto dificultaría el establecimiento de fechas concretas, y el cálculo de un desplazamiento entre ellas. Finalmente, el tamaño de la muestra (23 cámaras y 23 controles como unidades experimentales) pudo haber sido demasiado pequeño para revelar alteraciones fenológicas (Morellato et al., 2010)

A pesar de todo, se registraron desplazamientos en la media angular de todas las fenofases. Dentro de cámaras, los botones se ubican 17 días antes que los controles, las flores femeninas 10 días después, las flores masculinas 22 días después, las flores perfectas 11 días antes, los frutos inmaduros 3 días antes, y los maduros 27 días antes. A nivel de especies, las flores de los individuos dentro de cámaras de *Baccharis caespitosa*, *Baccharis caespitosa* var. *alpina*, *Bartsia*

laticrenata, *Gentiana sedifolia* e *Hypochaeris sessiliflora* se ubican casi un mes antes que los individuos en controles, y de *Lupinus microphyllus* dos meses antes. Las flores femeninas y masculinas de *Plantago rigida* se ubican entre dos semanas y un mes después dentro de cámaras, y los frutos casi un mes antes. Estos desplazamientos fueron mucho más pronunciados que los reportados para la flora de otros ecosistemas, que varían entre 0,6 y 5 días de adelanto por año en condiciones naturales (Bennie et al., 2017; Garonna et al., 2016; Hidalgo-Galvez et al., 2018; Liu et al., 2016; Parmesan, 2007; Post et al., 2008; Szabó et al., 2016; Wolf et al., 2017).

6.3.2. Variación en la abundancia de estructuras reproductivas

La producción neta de estructuras (todas las fenofases, todas las especies, durante todo el muestreo) fue significativamente menor ($p < 0,001$) dentro de las cámaras de calentamiento, confirmando el efecto detrimental de temperaturas elevadas (1,22 °C en promedio) en el esfuerzo reproductivo de las especies del estudio (Alatalo y Little, 2014; Bjorkman et al., 2018; Lambrecht et al., 2007). Cabe destacar que esta diferencia se mantuvo durante la mayoría de los días de muestreo, y fue significativa o altamente significativa entre mayo (día 148) y agosto (218); las mismas fechas de la “época reproductiva” propuesta en la sección de estacionalidad reproductiva (Figura 2).

Se esperaba que el incremento en la temperatura por efecto del tratamiento en este cuatrimestre (de mayo a agosto) fuera mayor que en otros momentos del año. Sin embargo, la temperatura dentro de cámaras fue 0,88°C más alta que en los controles, es decir, el incremento más leve ocasionado en contraste con 1,33 °C registrados de enero a abril, y 1,4°C de septiembre a diciembre (ver Tabla 3). Esto implicaría que la abundancia de las estructuras reproductivas depende más de efectos indirectos del calentamiento, que del incremento de la temperatura en sí. Recientemente, König et al. (2017) revisaron 648 publicaciones sobre ecosistemas de todo el mundo, y encontraron que la reducción de agua disponible,

producto del calentamiento global, ha impactado en mayor medida a la reproducción sexual de las plantas que el mismo el incremento en la temperatura ambiental. Esto concuerda con el planteamiento anterior, donde se propone que el calentamiento mediado por las cámaras altera el balance hídrico de las plantas del estudio, alterando su aptitud reproductiva. Para confirmar que esto ocurre en el sitio de estudio, harían falta datos de humedad relativa y precipitación, dentro y fuera de cámaras, y más años de monitoreo.

A nivel de especies se observó una tendencia similar, donde nueve de trece produjeron más estructuras en los controles; y en seis, esta diferencia fue significativa (Figura 4). A pesar de esto, *Bartsia laticrenata*, *Lupinus microphyllus* y *Pernettya prostrata* obtuvieron resultados significativamente mayores dentro de las cámaras. König et al. (2017) encontraron que la reducción de agua en los ecosistemas, producto del Cambio Climático, ha favorecido la supervivencia de especies con raíces profundas como árboles y arbustos. Al ser arbustos postrados, se estima que *Lupinus microphyllus* y *Pernettya prostrata* tuvieron más posibilidades de competir por recursos y reproducirse en abundancia. En el caso de *Bartsia laticrenata*, es posible que su éxito se haya debido más a una capacidad germinativa mejorada por temperaturas más altas. Sin embargo, no se encontró información sobre la germinación de la especie o el género en condiciones de calentamiento.

6.4. Variación de los rasgos funcionales durante el muestreo

A nivel de la comunidad, el único rasgo con variaciones altamente significativas ($p < 0,001$) entre los días de muestreo fue el grosor de la hoja (L_{th}). La prueba de Tukey señaló que el mes con mayores diferencias fue mayo (día 148), donde se observaron los valores más altos (0,43 mm). El L_{th} es un rasgo inversamente asociado al área específica de la hoja (SLA) pues $SLA \approx 1/\text{densidad de tejido} \times L_{th}$ (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). A pesar de no mostrar variaciones significativas, el SLA presentó los valores más bajos el mismo mes

(10,58 mm² mg⁻¹). Este patrón fue acorde a lo indicado en mediciones realizadas en otras especies, donde un bajo SLA y alto L_{th} están relacionados con condiciones pobres en nutrientes, baja disponibilidad de agua, alta longevidad de las hojas y tasas de crecimiento lentas (Bjorkman et al., 2018; Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Soudzilovskaia et al., 2013).

Mayo es uno de los meses con mayor precipitación reportada para el sitio de estudio de acuerdo a Sklenář et al. (2015), por lo que resulta poco probable que el incremento del L_{th} y la reducción del SLA se haya debido a condiciones de estrés hídrico. Estudios previos en ecosistemas alpinos han demostrado que la radiación solar ejerce una importante presión en las plantas, priorizando la adopción de estrategias de tolerancia a la desecación antes que la competencia por luz (Ma et al., 2016; Perera-Castro et al., 2017), y dando como resultado la producción de hojas esclerófilas con bajo SLA y alto L_{th} (Soudzilovskaia et al., 2013). Adicionalmente, se ha definido que la época de crecimiento de las plantas en zonas tropicales alpinas está estrechamente correlacionada a períodos de alta precipitación o humedad disponible (Meinzer et al., 1994). Es posible que las plantas del estudio hayan tenido una temporada de crecimiento en mayo, donde el carbono captado fue invertido en la producción de hojas esclerófilas, necesarias para tolerar el estrés solar e hídrico que se da durante un mismo día en los páramos (Meinzer et al., 1994).

El valor más alto (23,06 mm) de la altura de la planta (H_{max}) también se registró en mayo, aunque tampoco presentó diferencias significativas. Este es uno de los rasgos más fuertemente asociados a la tasa de crecimiento y al aprovechamiento y uso de agua (Bàrberi et al., 2018; Körner y Hiltbrunner, 2018; Pérez-Harguindeguy et al., 2013), reforzando lo propuesto anteriormente e incluyendo al crecimiento de las especies como una consecuencia de la alta precipitación.

Los rasgos foliares (SLA, L_{th}) fueron relativamente homogéneos a nivel de la comunidad, con menor cantidad de datos atípicos y desviación estándar (σ) en relación a la H_{max} (Figura 6, Tablas 9 a 11). La mayor parte de los datos atípicos de H_{max} encontrados en la Figura 6 fueron de *Bartsia laticrenata*, *Pernettya prostrata* y *Werneria nubigena* (Tabla 11). En ecosistemas montaños, la altura describe la relación térmica entre las plantas y el entorno: las más altas experimentan temperaturas menos drásticas por reducir el intercambio de calor por convección con el suelo (Körner y Hiltbrunner, 2018). Sin embargo, en los páramos del Antisana se ha observado que la relación entre la temperatura ambiental y las plantas depende en gran medida de otros factores, como su forma de crecimiento y características microclimáticas (Sklenář et al., 2016). Esta heterogeneidad realza la necesidad de realizar más mediciones a lo largo de diferentes años, abarcando más especies, e incluyendo otros páramos. De esta forma, se espera definir cuáles son las estrategias ecológicas adoptadas por las plantas para sobrevivir en el páramo, y como varían en función de la estacionalidad.

6.5. Respuestas morfológicas al calentamiento experimental

A nivel de la comunidad, no se observaron diferencias significativas entre los rasgos bajo el tratamiento y los de controles. Estos resultados van acorde a lo esperado pues el calentamiento mediado por las cámaras (OTC) fue de un año, iniciando con esta investigación (día 158, junio de 2017) hasta el momento de la última medición (día 148, mayo de 2018). A pesar de ello, se observaron variaciones en los rasgos medidos, con mayor SLA y H_{max} dentro de cámaras.

Esta tendencia se observa con más claridad a nivel de especies, donde el tratamiento de calentamiento ocasionó variaciones significativas en alguno de los tres rasgos medidos de *Baccharis caespitosa* var. *alpina*, *Baccharis caespitosa*, *Bartsia laticrenata*, *Gentiana sedifolia*, *Geranium humboldtii*, *Hypochaeris sessiliflora*, *Lupinus microphyllus*, *Oritrophium limnophyllum*, *Pernettya prostrata* y

Plantago rigida. En las especies restantes, *Azorella aretioides*, *Geranium maniculatum* y *Werneria nubigena*, se obtuvo un resultado significativo de la interacción entre el día de muestreo y el tratamiento; lo que implicaría que el incremento de la temperatura ambiental a corto plazo ocasionó una modificación en los rasgos funcionales de la mayoría de las especies. Las que toleraron las nuevas condiciones sin modificar sus rasgos, fueron influenciadas por el efecto combinado de la temperatura más alta y la estacionalidad (Tablas 12 a 14).

La magnitud de las modificaciones es variada, sin embargo, se observó una tendencia general de las plantas dentro de cámaras de incrementar su SLA, disminuir su L_{th} y aumentar su H_{max} . En estudios previos, se ha reportado que un incremento en el SLA está directamente relacionado con el aumento de la tasa de crecimiento (König et al., 2017; Valencia et al., 2016). En plantas adultas, como las medidas en este estudio, el aumento de la tasa de crecimiento responde a la necesidad de generar estructuras vegetativas (hojas) o ganar altura para tolerar un disturbio (König et al., 2017). Bjorkman et al. (2018) confirman este hecho en su estudio, que demuestra una fuerte relación entre el incremento natural de la temperatura en la tundra y el incremento de la altura de las plantas. Adicionalmente, se ha establecido una estrecha correlación entre los períodos de mayor precipitación de los ecosistemas y las épocas de crecimiento de las especies (König et al., 2017; Körner y Hiltbrunner, 2018).

Por tanto, se propone que las plantas dentro de las cámaras aumentaron su altura para mitigar el calentamiento y mantener su rango térmico adecuado (Sklenář et al., 2016). Para confirmar esta hipótesis, es preciso reunir datos de años futuros en un escenario de calentamiento, y compararlos con los resultados obtenidos en este estudio.

7. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

No existe una sincronía entre los tiempos de floración y fructificación de las distintas especies seleccionadas. Esto podría ser consecuencia de una estrategia adoptada para evitar la competencia por polinizadores, que son escasos en los ecosistemas montañosos. A lo largo del estudio, solo se observa una época común de producción de botones; el resto de fenofases ocurren en diferentes momentos del año. A nivel de la comunidad existe una “temporada” reproductiva que va del 25 de mayo al 29 de julio, sin embargo, es sumamente variable. Ambos períodos coinciden con la temporada de mayor precipitación según reportes previos del clima en el Volcán Antisana.

La precipitación es potencialmente uno de los factores que determina el momento de producción de flores y frutos. En algunas especies del estudio, se observa una alta sincronía entre el inicio de la estación húmeda y el inicio de las fenofases. Cabe resaltar que estas comparaciones se basan en datos climáticos de períodos previos al estudio, por lo que se sugiere realizar mediciones de la precipitación y la humedad relativa en el sitio de muestreo, para definir la relación entre la disponibilidad de agua y la fenología reproductiva.

No se observa un desplazamiento fenológico significativo en las especies del estudio bajo el tratamiento de calentamiento. Se sugiere que la ausencia de una respuesta generalizada puede deberse al tiempo relativamente corto de las cámaras en el sitio de estudio. A pesar de esto, se evidencian adelantos de hasta dos meses en la ocurrencia de algunas fenofases dentro de las cámaras, proponiendo a las especies afectadas como “altamente sensibles”.

Las especies dentro de cámaras presentan una producción reducida de estructuras reproductivas netas. De acuerdo a lo reportado en otras investigaciones, esto puede deberse al incremento en el estrés hídrico ejercido por la temperatura de las cámaras. Para responder si los efectos descritos se deben al

tratamiento de calentamiento, es necesario continuar con los monitoreos fenológicos en el sitio de estudio.

La metodología de monitoreo fenológico empleada en este estudio es adecuada para describir los ciclos reproductivos de las plantas de páramo, a pesar de su alta variabilidad. Esta permite registrar fenofases ocurriendo simultáneamente, la abundancia de estructuras reproductivas producidas, es compatible con cualquier especie de planta y posibilita la comparación con otros estudios.

La caracterización de los rasgos funcionales demuestra una alta sensibilidad de las plantas a las variaciones climáticas. Se observa que los cambios en la altura de la planta, el área específica y grosor de la hoja están direccionados a optimizar las estrategias de uso y conservación de recursos de cada especie, en función de la precipitación y la temperatura. El tratamiento de calentamiento de este componente, instalado al inicio del experimento, demuestra ejercer un efecto significativo en la variación de los rasgos funcionales a nivel de especie, provocando modificaciones para mitigar el estrés térmico.

La información recogida en este estudio pretende servir como una línea base para investigaciones futuras, y se propone que estas deberían monitorear otras especies altoandinas en condiciones naturales, abordando diferentes páramos en el Ecuador y en experimentos de largo plazo. Eso proveerá información sólida sobre la fenología reproductiva en los páramos y sus potenciales alteraciones ante los efectos del cambio climático.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Abernethy, K., Bush, E. R., Forget, P.-M., Mendoza, I., y Morellato, L. P. C. (2018). Current issues in tropical phenology: a synthesis. *Biotropica*, 50(3), 477–482. <http://doi.org/10.1111/btp.12558>
- Agostinelli, C., y Lund, U. (2017). R package “circular”: Circular Statistics (version 0.4-93). Retrieved from <https://r-forge.r-project.org/projects/circular/>
- Akhalkatsi, M., y Wagner, J. (1996). Reproductive phenology and seed development of *Gentianella caucasea* in different habitats in the Central Caucasus. *Flora*, 191(2), 161–168. [http://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30708-9](http://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30708-9)
- Alatalo, J. M., Jägerbrand, A. K., Juhanson, J., Michelsen, A., y Luptáček, P. (2017). Impacts of twenty years of experimental warming on soil carbon, nitrogen, moisture and soil mites across alpine/subarctic tundra communities. *Scientific Reports*, 7. Retrieved from <internal-pdf://145.144.205.230/Alatalo.et.al.srep2017.pdf>
- Alatalo, J. M., y Little, C. J. (2014). Simulated global change: contrasting short and medium term growth and reproductive responses of a common alpine/Arctic cushion plant to experimental warming and nutrient enhancement. *SpringerPlus*, 3(1), 157.
- Almeida, J. P., Montúfar, R., y Anthelme, F. (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. <http://doi.org/10.1080/17550874.2012.702137>
- Alp, M., Cucherousset, J., Buoro, M., y Lecerf, A. (2016). Phenological response of a key ecosystem function to biological invasion. *Ecology Letters*, 19(5), 519–527. <http://doi.org/10.1111/ele.12585>
- Altesor, A., Declerck, F., Balvanera, P., Gardner, T., Hall, J., Lara, A., ... Herna, A.

- P. (2012). Ecosystem services research in Latin America : The state of the art, 2, 56–70. <http://doi.org/10.1016/j.ecoser.2012.09.006>
- Anadon-Rosell, A., Rixen, C., Cherubini, P., Wipf, S., Hagedorn, F., y Dawes, M. A. (2014). Growth and phenology of three dwarf shrub species in a six-year soil warming experiment at the alpine treeline. *PLoS One*, 9(6), e100577.
- Anthelme, F., y Lavergne, S. (2018). Alpine and arctic plant communities: A worldwide perspective. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 30(December 2017), 1–5.
<http://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.12.002>
- Aparecido, L. M. T., Teodoro, G. S., Mosquera, G., Brum, M., Barros, F. de V, Pompeu, P. V., ... Oliveira, R. S. (2017). Ecohydrological drivers of Neotropical vegetation in montane ecosystems. *Ecohydrology*, 11(3), e1932.
<http://doi.org/10.1002/eco.1932>
- Báez, S., Cuesta, F., Muriel, P., Carrilla, J., Jaramillo, R., Irazábal, J., ... Grau, A. (2014). *Monitoreo de biodiversidad, productividad y experimentación en ecosistemas herbáceos andinos. Protocolo 4–Versión 1*. Quito, Ecuador.: CONDESAN / Escuela de Ciencias Biológicas Biológicas-PUCE / IER-UN / COSUDE.
- Báez, S., Jaramillo, L., Cuesta, F., y Donoso, D. A. (2016). Effects of climate change on Andean biodiversity: a synthesis of studies published until 2015. *Neotropical Biodiversity*, 2(1), 181–194.
<http://doi.org/10.1080/23766808.2016.1248710>
- Bàrberi, P., Bocci, G., Carlesi, S., Armengot, L., Blanco-Moreno, J. M., y Sans, F. X. (2018). Linking species traits to agroecosystem services: a functional analysis of weed communities. *Weed Research*, 58(2), 76–88.
<http://doi.org/10.1111/wre.12283>
- Baruah, G., Molau, U., Bai, Y., y Alatalo, J. M. (2017). Community and species-specific responses of plant traits to 23 years of experimental warming across

- subarctic tundra plant communities. *Scientific Reports*, 7(1), 1–11.
<http://doi.org/10.1038/s41598-017-02595-2>
- Beamish, A. L., Nijland, W., Edwards, M., Coops, N. C., y Henry, G. H. R. (2016). Phenology and vegetation change measurements from true colour digital photography in high Arctic tundra. *Arctic Science*, 2(2), 33–49.
<http://doi.org/10.1139/as-2014-0003>
- Becklin, K. M., Anderson, J. T., Gerhart, L. M., Wadgyamar, S. M., Wessinger, C. A., y Ward, J. K. (2016). Examining Plant Physiological Responses to Climate Change through an Evolutionary Lens. *Plant Physiology*, 172(2), 635 LP-649. Retrieved from <http://www.plantphysiol.org/content/172/2/635.abstract>
- Bender, I. M. A., Kissling, W. D., Blendinger, P. G., Böhning-Gaese, K., Hensen, I., Kühn, I., ... Schleuning, M. (2018). Morphological trait matching shapes plant–frugivore networks across the Andes. *Ecography*, 0(0).
<http://doi.org/10.1111/ecog.03396>
- Bennie, J., Davies, T. W., Cruse, D., Bell, F., y Gaston, K. J. (2017). Artificial light at night alters grassland vegetation species composition and phenology. *Journal of Applied Ecology*. <http://doi.org/10.1111/1365-2664.12927>
- Bjorkman, A. D., Myers-Smith, I. H., Elmendorf, S. C., Normand, S., Rüger, N., Beck, P. S. A., ... Weiher, E. (2018). Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature*, 562(7725), 57–62.
<http://doi.org/10.1038/s41586-018-0563-7>
- Blunden, J., Arndt, D. S., y Hartfield, G. (2018). State of the Climate in 2017. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 99(8), Si-S310.
- Bokhorst, S., Huiskes, A., Convey, P., van Bodegom, P. M., y Aerts, R. (2008). Climate change effects on soil arthropod communities from the Falkland Islands and the Maritime Antarctic. *Soil Biology and Biochemistry*, 40, 1547–1556. <http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.01.017>

- Bramer, I., Anderson, B. J., Bennie, J., Bladon, A. J., De Frenne, P., Hemming, D., ... Gillingham, P. K. (2018). Chapter Three - Advances in Monitoring and Modelling Climate at Ecologically Relevant Scales. In D. A. Bohan, A. J. Dumbrell, G. Woodward, y M. B. T.-A. in E. R. Jackson (Eds.), *Next Generation Biomonitoring: Part 1* (Vol. 58, pp. 101–161). Academic Press. <http://doi.org/https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2017.12.005>
- Brown, C. J., O'Connor, M. I., Poloczanska, E. S., Schoeman, D. S., Buckley, L. B., Burrows, M. T., ... Richardson, A. J. (2016). Ecological and methodological drivers of species' distribution and phenology responses to climate change. *Global Change Biology*, 22, 1548–1560. <http://doi.org/10.1111/gcb.13184>
- Bush, E. R., Bunnefeld, N., Dimoto, E., Dikangadissi, J.-T., Jeffery, K., Tutin, C., ... Abernethy, K. A. (2018). Towards effective monitoring of tropical phenology: maximizing returns and reducing uncertainty in long-term studies. *Biotropica*, 50(3), 455–464. <http://doi.org/10.1111/btp.12543>
- CaraDonna, P. J., e Inouye, D. W. (2015). Phenological responses to climate change do not exhibit phylogenetic signal in a subalpine plant community. *Ecology*, 96(2), 355–361. <http://doi.org/10.1890/14-1536.1>
- Carilla, J., Halloy, S., Cuello, S., Grau, A., Malizia, A., y Cuesta, F. (2018). Vegetation trends over eleven years on mountain summits in NW Argentina. *Ecology and Evolution*, 0(0). <http://doi.org/10.1002/ece3.4602>
- Choler, P. (2018). Winter soil temperature dependence of alpine plant distribution: Implications for anticipating vegetation changes under a warming climate. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 30, 6–15. <http://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.11.002>
- Contreras-Arias, A., y Méndez-Estrada, V. H. (2014). Fenología de la planta medicinal *Valeriana prionophylla* (Valerianaceae) en páramos de Costa Rica. Phenology of the medicinal plant *Valeriana prionophylla* (Valerianaceae) in Costa Rican paramos. *Cuadernos de Investigación.*, 6(2), 223–231.

- Cuesta, F., Muriel, P., Beck, S., Meneses, R. I., Halloy, S., Salgado, S., ... Becerra, M. T. (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*, 180.
- Cuesta, F., Muriel, P., Llambí, L. D., Halloy, S., Aguirre, N., Beck, S., ... Gosling, W. D. (2017). Latitudinal and altitudinal patterns of plant community diversity on mountain summits across the tropical Andes. *Ecography*, n/a-n/a. <http://doi.org/10.1111/ecog.02567>
- Cuesta, F., Sevink, J., Llambí, L. D., De Bièvre, B., y Posner, J. (2014). Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos. *CONDESAN. Quito, Ecuador*.
- Dangles, O., Rabatel, A., Kraemer, M., Zeballos, G., Soruco, A., Jacobsen, D., y Anthelme, F. (2017). Ecosystem sentinels for climate change? Evidence of wetland cover changes over the last 30 years in the tropical Andes. *PLOS ONE*, 12(5), e0175814. Retrieved from <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175814>
- Davidson, A. J., Aujard, F., London, B., Menaker, M., y Block, G. D. (2003). Thermochron iButtons: An Inexpensive Method for Long-Term Recording of Core Body Temperature in Untethered Animals. *Journal of Biological Rhythms*, 18(5), 430–432. <http://doi.org/10.1177/0748730403256066>
- Davies, T. J., Wolkovich, E. M., Kraft, N. J. B., Salamin, N., Allen, J. M., Ault, T. R., ... Travers, S. E. (2013). Phylogenetic conservatism in plant phenology. *Journal of Ecology*, 101(6), 1520–1530. <http://doi.org/10.1111/1365-2745.12154>
- Davis, C. C., Willis, C. G., Connolly, B., Kelly, C., y Ellison, A. M. (2015). Herbarium records are reliable sources of phenological change driven by climate and provide novel insights into species' phenological cueing

- mechanisms. *American Journal of Botany*, 102(10), 1599–1609.
<http://doi.org/10.3732/ajb.1500237>
- de Mendiburu, F. (2019). agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=agricolae>
- Denny, E. G., Gerst, K. L., Miller-Rushing, A. J., Tierney, G. L., Crimmins, T. M., Enquist, C. A. F., ... Weltzin, J. F. (2014). Standardized phenology monitoring methods to track plant and animal activity for science and resource management applications. *International Journal of Biometeorology*, 58(4), 591–601. <http://doi.org/10.1007/s00484-014-0789-5>
- Diemer, M. (1996). Microclimatic convergence of high-elevation tropical páramo and temperate-zone alpine environments. *Journal of Vegetation Science*, 7(6), 821–830. <http://doi.org/10.2307/3236460>
- Diepstraten, R. A. E., Jessen, T. D., Fauvelle, C. M. D., y Musiani, M. M. (2018). Does climate change and plant phenology research neglect the Arctic tundra? *Ecosphere*, 9(9), e02362. <http://doi.org/10.1002/ecs2.2362>
- Diffenbaugh, N. S., y Field, C. B. (2013). Changes in Ecologically Critical Terrestrial Climate Conditions. *Science*, 341(6145), 486 LP-492. Retrieved from <http://science.sciencemag.org/content/341/6145/486.abstract>
- Donohue, K. (2018). Development in the Wild: Phenotypic Plasticity. In J. A. Roberts (Ed.), *Annual Plant Reviews online*.
<http://doi.org/doi:10.1002/9781119312994.apr0495>
- Durán, S. M., y Kattan, G. H. (2005). A Test of the Utility of Exotic Tree Plantations for Understory Birds and Food Resources in the Colombian Andes. *Biotropica*, 37(1), 129–135. <http://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.03207.x>
- Elmendorf, S. C., Henry, G. H. R., Hollister, R. D., Fosaa, A. M., Gould, W. A., Hermanutz, L., ... Walker, M. D. (2015). Experiment, monitoring, and gradient methods used to infer climate change effects on plant communities yield

consistent patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(2), 448 LP-452. <http://doi.org/10.1073/pnas.1410088112>

Ernakovich, J. G., Hopping, K. A., Berdanier, A. B., Simpson, R. T., Kachergis, E. J., Steltzer, H., y Wallenstein, M. D. (2014). Predicted responses of arctic and alpine ecosystems to altered seasonality under climate change. *Global Change Biology*, 20(10), 3256–3269. <http://doi.org/10.1111/gcb.12568>

Evangelista, A., Frate, L., Carranza, M. L., Attorre, F., Pelino, G., y Stanisci, A. (2016). Changes in composition, ecology and structure of high-mountain vegetation: a re-visitation study over 42 years. *AoB PLANTS*, 8, plw004-plw004. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1093/aobpla/plw004>

Farrona, A. M. M., Domínguez-Castro, F., Gallego, M. C., y Vaquero, J. M. (2016). The first meteorological observations at a tropical high elevation site: Antisana, 1846. *Journal of Mountain Science*, 13(6), 1047–1055. <http://doi.org/10.1007/s11629-015-3795-0>

Fontúrbel, F. E., Lara, A., Lobos, D., y Little, C. (2018). The cascade impacts of climate change could threaten key ecological interactions. *Ecosphere*, 9(12), e02485. <http://doi.org/10.1002/ecs2.2485>

Funk, J. L., Larson, J. E., Ames, G. M., Butterfield, B. J., Cavender-Bares, J., Firn, J., ... Wright, J. (2017). Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, 92(2), 1156–1173. <http://doi.org/10.1111/brv.12275>

Gaglio, M., Aschonitis, V. G., Mancuso, M. M., Reyes Puig, J. P., Moscoso, F., Castaldelli, G., y Fano, E. A. (2017). Changes in land use and ecosystem services in tropical forest areas: a case study in Andes mountains of Ecuador. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services y Management*, 13(1), 264–279. <http://doi.org/10.1080/21513732.2017.1345980>

Garonna, I., de Jong, R., y Schaepman, M. E. (2016). Variability and evolution of global land surface phenology over the past three decades (1982–2012).

- Global Change Biology*, 22(4), 1456–1468. <http://doi.org/10.1111/gcb.13168>
- Gehrke, B. (2018). Staying cool: preadaptation to temperate climates required for colonising tropical alpine-like environments. *PhytoKeys*, (96), 111–125. <http://doi.org/10.3897/phytokeys.96.13353>
- Grêt-Regamey, A., Brunner, S. H., y Kienast, F. (2012). Mountain ecosystem services: Who cares? *Mountain Research and Development*, 32(S1), S23–S34.
- Gross, J., y Ligges, U. (2015). nortest: Tests for Normality.
- Gruner, D. S., Bracken, M. E. S., Berger, S. A., Eriksson, B. K., Gamfeldt, L., Matthiessen, B., ... Hillebrand, H. (2016). Effects of experimental warming on biodiversity depend on ecosystem type and local species composition. *Oikos*, 126(1), 8–17. <http://doi.org/10.1111/oik.03688>
- Hall, M., Mothes, P., Aguilar, J., Bustillos, J., Ramón, P., Eissen, J.-P., ... Yepes, H. (2012). *Los peligros volcánicos asociados con el Antisana*. Quito: Corporación Editora Nacional/IG-EPN/IRD.
- Hänel, S., y Tielbörger, K. (2015). Phenotypic response of plants to simulated climate change in a long-term rain-manipulation experiment: a multi-species study. *Oecologia*, 177(4), 1015–1024. <http://doi.org/10.1007/s00442-015-3231-8>
- Hermans, M., y Rasson, J. P. (1985). A New Sobolev Test for Uniformity on the Circle. *Biometrika*, 72(3), 698–702. <http://doi.org/10.2307/2336748>
- Hidalgo-Galvez, M. D., García-Mozo, H., Oteros, J., Mestre, A., Botey, R., y Galán, C. (2018). Phenological behaviour of early spring flowering trees in Spain in response to recent climate changes. *Theoretical and Applied Climatology*, 132(1), 263–273. <http://doi.org/10.1007/s00704-017-2089-6>
- Hribljan, J. A., Suárez, E., Heckman, K. A., Lilleskov, E. A., y Chimner, R. A. (2016). Peatland carbon stocks and accumulation rates in the Ecuadorian

- páramo. *Wetlands Ecology and Management*, 24(2), 113–127.
<http://doi.org/10.1007/s11273-016-9482-2>
- Hudson, I. L. (2010). Interdisciplinary approaches: towards new statistical methods for phenological studies. *Climatic Change*, 100(1), 143–171.
<http://doi.org/10.1007/s10584-010-9859-9>
- Hudson, J. M. G., Henry, G. H. R., y Cornwell, W. K. (2011). Taller and larger: shifts in Arctic tundra leaf traits after 16 years of experimental warming. *Global Change Biology*, 17, 1013–1021. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02294.x>
- Inouye, D., y Wielgolaski, F. (2013). *Phenology at High Altitudes. Phenology: An Integrative Environmental Science*. http://doi.org/10.1007/978-94-007-6925-0_14
- Jiménez-Rivillas, C., García, J. J., Quijano-Abril, M. A., Daza, J. M., y Morrone, J. J. (2018). A new biogeographical regionalisation of the Páramo biogeographic province. *Australian Systematic Botany*, 31(4), 296–310. Retrieved from <https://doi.org/10.1071/SB18008>
- Jones, C. A., y Daehler, C. C. (2018). Herbarium specimens can reveal impacts of climate change on plant phenology; a review of methods and applications. *PeerJ*, 6, e4576. <http://doi.org/10.7717/peerj.4576>
- Josse, C., Cuesta, F., Navarro, G., Barrena, V., Cabrera, E., Chacón-Moreno, E., ... Tovar, A. (2009). Ecosistemas de los Andes del norte y centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela. *Secretaría General de La Comunidad Andina, Lima*.
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., BÖNisch, G., ... Wirth, C. (2011). TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17, 2905–2935. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
- Khorsand-Rosa, R., Oberbauer, S. F., Starr, G., Parker La Puma, I., Pop, E.,

- Ahlquist, L., y Baldwin, T. (2015). Plant phenological responses to a long-term experimental extension of growing season and soil warming in the tussock tundra of Alaska. *Global Change Biology*, 21(12), 4520–4532. <http://doi.org/10.1111/gcb.13040>
- Kissling, W. D., Walls, R., Bowser, A., Jones, M. O., Kattge, J., Agosti, D., ... Guralnick, R. P. (2018). Towards global data products of Essential Biodiversity Variables on species traits. *Nature Ecology y Evolution*, 2(10), 1531–1540. <http://doi.org/10.1038/s41559-018-0667-3>
- Kleyer, M., Bekker, R. M., Knevel, I. C., Bakker, J. P., Thompson, K., Sonnenschein, M., ... Peco, B. (2008). The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96(6), 1266–1274. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x>
- König, P., Tautenhahn, S., Cornelissen, J. H. C., Kattge, J., Bönisch, G., y Römermann, C. (2017). Advances in flowering phenology across the Northern Hemisphere are explained by functional traits. *Global Ecology and Biogeography*, 27(3), 310–321. <http://doi.org/10.1111/geb.12696>
- Körner, C. (2003). *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer Science y Business Media.
- Körner, C., y Hiltbrunner, E. (2018). The 90 ways to describe plant temperature. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 30(March 2017), 16–21. <http://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.04.004>
- Kühn, I., Durka, W., y Klotz, S. (2004). BioFlor: A New Plant-Trait Database as a Tool for Plant Invasion Ecology. *Diversity and Distributions*, 10(5/6), 363–365. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/3246738>
- Lambrecht, S. C., Loik, M. E., Inouye, D. W., y Harte, J. (2007). Reproductive and physiological responses to simulated climate warming for four subalpine species. *New Phytologist*, 173(1), 121–134. <http://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01892.x>

- Landler, L., Ruxton, G. D., y Malkemper, E. P. (2018). Circular data in biology: advice for effectively implementing statistical procedures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(8), 128. <http://doi.org/10.1007/s00265-018-2538-y>
- Lembrechts, J. J., Nijs, I., y Lenoir, J. (2018). Incorporating microclimate into species distribution models. *Ecography*, 0(0). <http://doi.org/10.1111/ecog.03947>
- Liang, L. (2016). Beyond the Bioclimatic Law: Geographic adaptation patterns of temperate plant phenology. *Progress in Physical Geography*, 40(6), 811–834. <http://doi.org/10.1177/0309133316656558>
- Lieth, H. (1974). Purposes of a Phenology Book BT - Phenology and Seasonality Modeling. In H. Lieth (Ed.), *Phenology and Seasonality Modeling* (pp. 3–19). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. http://doi.org/10.1007/978-3-642-51863-8_1
- Liu, Q., Fu, Y. H., Zhu, Z., Liu, Y., Liu, Z., Huang, M., ... Piao, S. (2016). Delayed autumn phenology in the Northern Hemisphere is related to change in both climate and spring phenology. *Global Change Biology*, 22(11), 3702–3711. <http://doi.org/10.1111/gcb.13311>
- Ma, Q., Cao, X., Wu, L., Mi, W., y Feng, Y. (2016). Light intensity affects the uptake and metabolism of glycine by pakchoi (*Brassica chinensis* L.). *Scientific Reports*, 6, 21200. Retrieved from <https://doi.org/10.1038/srep21200>
- Mann, M. E., Rahmstorf, S., Kornhuber, K., Steinman, B. A., Miller, S. K., y Coumou, D. (2017). Influence of Anthropogenic Climate Change on Planetary Wave Resonance and Extreme Weather Events. *Scientific Reports*, 7, 45242. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1038/srep45242>
- Marion, G., Henry, G., Freckman, D., Johnstone, J., Jones, G., Jones, M., ... Virginia, R. (1997). Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. *Global Change Biology*, 3(S1), 20–32. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.1997.gcb136.x>

- Meinzer, F. C., Goldstein, G., y Rundel, P. W. (1994). Comparative water relations of tropical alpine plants. In *Tropical alpine environments. Plant form and function*. New York: Cambridge University Press.
- Michelutti, N., Wolfe, A. P., Cooke, C. A., Hobbs, W. O., Vuille, M., y Smol, J. P. (2015). Climate Change Forces New Ecological States in Tropical Andean Lakes. *PLOS ONE*, 10(2), e0115338. Retrieved from <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115338>
- Molau, U., y Mølgaard, P. (1996). *ITEX manual*. Danish Polar Center.
- Monasterio, M. (1986). Adaptative strategies of Espeletia in the Andean Desert Páramo. In *High Altitude Tropical Biogeography* (pp. 49–80). Oxford: Oxford University Press.
- Morellato, L., Alberti, L. F., y Hudson, I. (2010). Applications of Circular Statistics in Plant Phenology: a Case Studies Approach BT - Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis. In I. L. Hudson y M. R. Keatley (Eds.), (pp. 339–359). Dordrecht: Springer Netherlands. http://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2_16
- Morellato, L. P. C., Camargo, M. G. G., D'Eça Neves, F. F., Luize, B. G., Mantovani, A., y Hudson, I. L. (2010). The Influence of Sampling Method, Sample Size, and Frequency of Observations on Plant Phenological Patterns and Interpretation in Tropical Forest Trees. In I. L. Hudson y M. R. Keatley (Eds.), *Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis* (pp. 99–121). Dordrecht: Springer Netherlands. http://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2_5
- Morellato, P., Abernethy, K., y Mendoza, I. (2018). Rethinking tropical phenology: insights from long-term monitoring and novel analytical methods. *Biotropica*, 50(3), 371–373. <http://doi.org/10.1111/btp.12562>
- Muriel, P., Cuesta, F., y Jaramillo, R. (2018). Monitoring global change impacts on high andean ecosystems in Ecuador. In *XII Congreso Latinoamericano de*

Botánica (p. 314). Quito.

Nagy, L., y Grabherr, G. (2009). *The biology of alpine habitats*. Oxford University Press on Demand.

Panchen, Z. A., y Gorelick, R. (2017). Prediction of Arctic plant phenological sensitivity to climate change from historical records. *Ecology and Evolution*, 7, 1325–1338. <http://doi.org/10.1002/ece3.2702>

Parada-Quintero, M., Alarcón-Jiménez, D., y Rosero-Lasprilla, L. (2012). Fenología de la floración de especies ornitófilas de estratos bajos en dos hábitats altoandinos del Parque Natural Municipal Ranchería (Paipa-Boyacá-Colombia). *Caldasia*, 34(1), 139–154. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/23641983>

Parnesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637–669. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/30033846>

Parnesan, C. (2007). Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, 13, 1860–1872. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01404.x>

Pecl, G. T., Araújo, M. B., Bell, J. D., Blanchard, J., Bonebrake, T. C., Chen, I.-C., ... Williams, S. E. (2017). Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science*, 355(6332). Retrieved from <http://science.sciencemag.org/content/355/6332/eaai9214.abstract>

Peñuelas, J., Sardans, J., Filella, I., Estiarte, M., Llusà, J., Ogaya, R., ... Terradas, J. (2018). Assessment of the impacts of climate change on Mediterranean terrestrial ecosystems based on data from field experiments and long-term monitored field gradients in Catalonia. *Environmental and Experimental Botany*, 152, 49–59. <http://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.05.012>

- Pepin, N., Bradley, R. S., Diaz, H. F., Baraer, M., Caceres, E. B., Forsythe, N., ... Yang, D. Q. (2015). Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change*, 5, 424. Retrieved from <https://doi.org/10.1038/nclimate2563>
- Perera-Castro, A. V, Brito, P., y González-Rodríguez, Á. M. (2017). Light response in alpine species: Different patterns of physiological plasticity. *Flora*, 234, 165–172. <http://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.07.007>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... Gurrich, D. E. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167–234.
- Petitpierre, B., McDougall, K., Seipel, T., Broennimann, O., Guisan, A., y Kueffer, C. (2015). Will climate change increase the risk of plant invasions into mountains? *Ecological Applications*, 26(2), 530–544. <http://doi.org/10.1890/14-1871>
- Post, E. S., Pedersen, C., Wilmers, C. C., y Forchhammer, M. C. (2008). Phenological sequences reveal aggregate life history response to climatic warming. *Ecology*, 89, 363–370. <http://doi.org/10.1890/06-2138.1>
- Prevéy, J., Vellend, M., Rüger, N., Hollister, R. D., Bjorkman, A. D., Myers-Smith, I. H., ... Rixen, C. (2017). Greater temperature sensitivity of plant phenology at colder sites: implications for convergence across northern latitudes. *Global Change Biology*, n/a-n/a. <http://doi.org/10.1111/gcb.13619>
- Ramsay, P. M., y Oxley, E. R. B. (1997). The growth form composition of plant communities in the ecuadorian páramos. *Plant Ecology*, 131(2), 173–192. <http://doi.org/10.1023/A:1009796224479>
- Renner, S. S., y Zohner, C. M. (2018). Climate Change and Phenological Mismatch in Trophic Interactions Among Plants, Insects, and Vertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*.

<http://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062535>

Restrepo-Chica, M., y Bonilla-Gómez, M. A. (2017). Dinámica de la fenología y visitantes florales de dos bromelias terrestres de un páramo de Colombia.

Revista Mexicana de Biodiversidad, 88(3), 636–645.

<http://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.07.008>

Richardson, A. D., Keenan, T. F., Migliavacca, M., Ryu, Y., Sonnentag, O., y Toomey, M. (2013). Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology*, 169, 156–173.

<http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.09.012>

Rosenzweig, C., Casassa, G., Karoly, D. J., Imeson, A., Liu, C., Menzel, A., ... Tryjanowski, P. (2007). Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. In *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability*. (pp. 79–131). Cambridge, UK: Cambridge University Press.

RStudio Team. (2016). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc. Boston, MA. Retrieved from <http://www.rstudio.com/>

Rueden, C. T., Schindelin, J., Hiner, M. C., DeZonia, B. E., Walter, A. E., Arena, E. T., y Eliceiri, K. W. (2017). ImageJ2: ImageJ for the next generation of scientific image data. *BMC Bioinformatics*, 18(1), 529.

<http://doi.org/10.1186/s12859-017-1934-z>

Scherrer, D., y Körner, C. (2010). Infra-red thermometry of alpine landscapes challenges climatic warming projections. *Global Change Biology*, 16(9), 2602–2613. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02122.x>

Seddon, A. W. R., Macias-Fauria, M., Long, P. R., Benz, D., y Willis, K. J. (2016). Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. *Nature*, 531(7593), 229–232. <http://doi.org/10.1038/nature16986>

Sklenář, P., y Balslev, H. (2005). Superpáramo plant species diversity and

phytogeography in Ecuador. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 200(5), 416–433.

<http://doi.org/http://doi.org/10.1016/j.flora.2004.12.006>

Sklenář, P., Dušková, E., y Balslev, H. (2011). Tropical and Temperate: Evolutionary History of Páramo Flora. *The Botanical Review*, 77(2), 71–108.

<http://doi.org/10.1007/s12229-010-9061-9>

Sklenář, P., Hedberg, I., y Cleef, A. M. (2013). Island biogeography of tropical alpine floras. *Journal of Biogeography*, 41(2), 287–297.

<http://doi.org/10.1111/jbi.12212>

Sklenář, P., Kucerova, A., Mackova, J., y Macek, P. (2015). Temporal variation of climate in the high-elevation paramo of Antisana, Ecuador. *Geografia Fisica e Dinamica Quaternaria*, 38(1), 67–78.

Sklenář, P., Kučerová, A., Macková, J., y Romoleroux, K. (2016). Temperature Microclimates of Plants in a Tropical Alpine Environment: How Much does Growth Form Matter? *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 48(1), 61–78.

<http://doi.org/10.1657/AAAR0014-084>

Sklenář, P., y Lægaard, S. (2003). Rain-Shadow in the High Andes of Ecuador Evidenced by Páramo Vegetation. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*,

35(1), 8–17. [http://doi.org/10.1657/1523-0430\(2003\)035\[0008:RSITHA\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1657/1523-0430(2003)035[0008:RSITHA]2.0.CO;2)

Sklenář, P., Luteyn, J. L., Ulloa, C. U., Jørgensen, P., y Dillon, M. (2005). *Flora generica de los paramos: Guia ilustrada de las plantas vasculares. Memoirs of the New York Botanical Garden* (Vol. 92).

Sklenář, P., y Ramsay, P. M. (2001). Diversity of zonal páramo plant communities in Ecuador. *Diversity and Distributions*, 7(3), 113–124.

<http://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2001.00101.x>

Smith, J. G., Sconiers, W., Spasojevic, M. J., Ashton, I. W., y Suding, K. N. (2012).

- Phenological Changes in Alpine Plants in Response to Increased Snowpack, Temperature, and Nitrogen. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 44(1), 135–142. <http://doi.org/10.1657/1938-4246-44.1.135>
- Soudzilovskaia, N. A., Elumeeva, T. G., Onipchenko, V. G., Shidakov, I. I., Salpagarova, F. S., Khubiev, A. B., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). Functional traits predict relationship between plant abundance dynamic and long-term climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(45), 18180–18184. <http://doi.org/10.1073/pnas.1310700110>
- Szabó, B., Vincze, E., y Czúcz, B. (2016). Flowering phenological changes in relation to climate change in Hungary. *International Journal of Biometeorology*, 60(9), 1347–1356. <http://doi.org/10.1007/s00484-015-1128-1>
- Taylor, M. A., Cooper, M. D., y Schmitt, J. (2018). Phenological and fitness responses to climate warming depend upon genotype and competitive neighbourhood in *Arabidopsis thaliana*. *Functional Ecology*, 0(0). <http://doi.org/10.1111/1365-2435.13262>
- Tilman, D., Clark, M., Williams, D. R., Kimmel, K., Polasky, S., y Packer, C. (2017). Future threats to biodiversity and pathways to their prevention. *Nature*, 546, 73. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1038/nature22900>
- Ulian, T., Mattana, E., Pritchard, H. W., y Skwierinski, R. (2013). Seasonality effects on plant phenology and seed ecology in *Oritrophium peruvianum* (Asteraceae), a threatened tropical alpine species. *South African Journal of Botany*, 88, 278–285. <http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.sajb.2013.08.006>
- Valencia, E., Méndez, M., Saavedra, N., y Maestre, F. T. (2016). Plant size and leaf area influence phenological and reproductive responses to warming in semiarid Mediterranean species. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 21, 31–40. Retrieved from <internal-pdf://0945117276/emss-68808.pdf>

- Vuille, M., Bradley, R. S., Werner, M., y Keimig, F. (2003). 20th Century Climate Change in the Tropical Andes: Observations and Model Results. *Climatic Change*, 59(1), 75–99. <http://doi.org/10.1023/A:1024406427519>
- Wadgyamar, S. M., Ogilvie, J. E., Inouye, D. W., Weis, A. E., y Anderson, J. T. (2018). Phenological responses to multiple environmental drivers under climate change: insights from a long-term observational study and a manipulative field experiment. *New Phytologist*, 218(2), 517–529. <http://doi.org/10.1111/nph.15029>
- Wang, Q., Fan, X., y Wang, M. (2016). Evidence of high-elevation amplification versus Arctic amplification. *Scientific Reports*, 6, 19219. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1038/srep19219>
- Wang, Q., Fan, X., Wang, M., Mann, M. E., Rahmstorf, S., Kornhuber, K., ... Coumou, D. (2014). Recent warming amplification over high elevation regions across the globe. *Climate Dynamics*, 43(1), 87–101. <http://doi.org/10.1007/s00382-013-1889-3>
- Warren, R., Price, J., Graham, E., Forstnerhaeusler, N., y VanDerWal, J. (2018). The projected effect on insects, vertebrates, and plants of limiting global warming to 1.5°C rather than 2°C. *Science*, 360(6390), 791 LP-795. <http://doi.org/10.1126/science.aar3646>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. Retrieved from <http://ggplot2.org>
- Wickham, H., François, R., Henry, L., y Müller, K. (2018). dplyr: A Grammar of Data Manipulation. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=dplyr>
- Wickham, H., y Henry, L. (2018). tidyr: Easily Tidy Data with “spread()” and “gather()” Functions. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=tidyr>
- Wolf, A. A., Zavaleta, E. S., y Selmants, P. C. (2017). Flowering phenology shifts in response to biodiversity loss. *Proceedings of the National Academy of*

Sciences. Retrieved from

<http://www.pnas.org/content/early/2017/03/07/1608357114.abstract>

Wypych, A., Sulikowska, A., Ustrnul, Z., y Czekierda, D. (2017). Variability of growing degree days in Poland in response to ongoing climate changes in Europe. *International Journal of Biometeorology*, 61(1), 49–59.

<http://doi.org/10.1007/s00484-016-1190-3>

Xu, Y., Wang, H., Ge, Q., Wu, C., y Dai, J. (2018). The strength of flowering–temperature relationship and preseason length affect temperature sensitivity of first flowering date across space. *International Journal of Climatology*, 38(13), 5030–5036. <http://doi.org/10.1002/joc.5713>

Zar, J. H. (1999). *Biostatistical analysis* ((4th Editi). Prentice-Hall.

9. FIGURAS

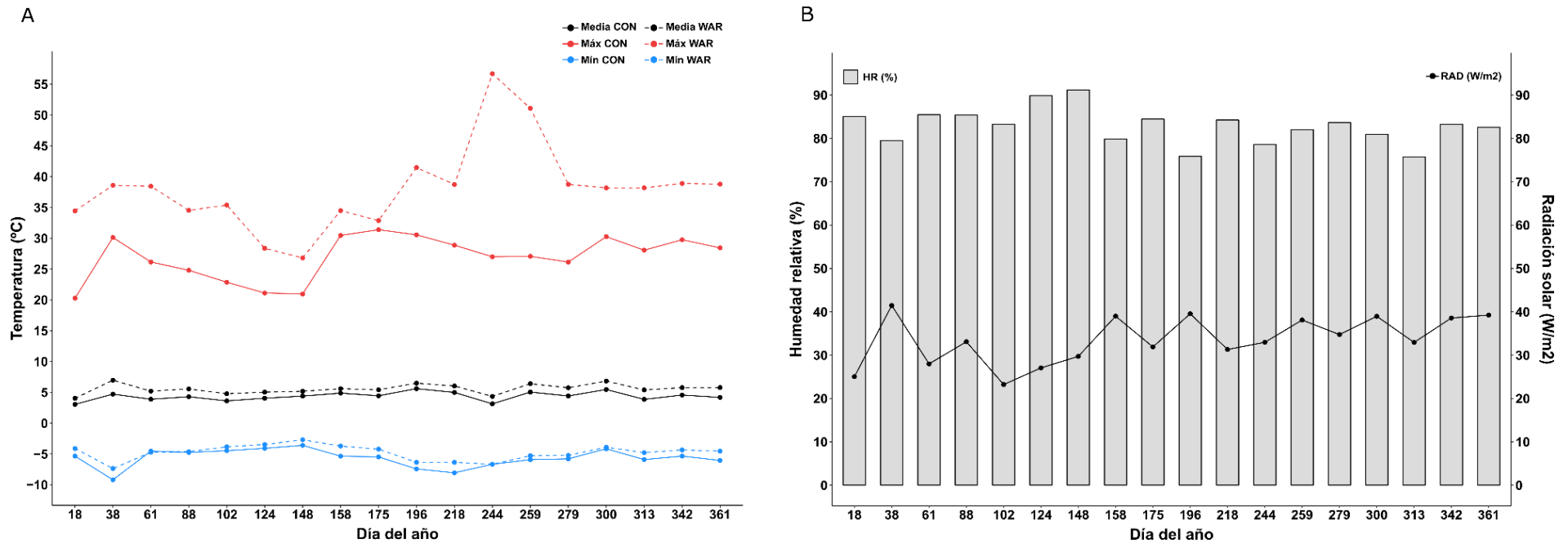


Figura 1. Variables ambientales. Variación promedio de la temperatura (A), la humedad relativa y la radiación solar (B) durante el período de estudio. (A) Los valores corresponden a las temperaturas registradas 10 días antes de cada muestreo. Las líneas punteadas representan la temperatura dentro de cámaras y las continuas la temperatura ambiente. Las temperaturas máximas están en rojo, las medias en negro y las mínimas en azul. (B). Las barras representan la humedad relativa, y la línea negra la radiación solar registradas por la estación climática M5034 Humboldt.

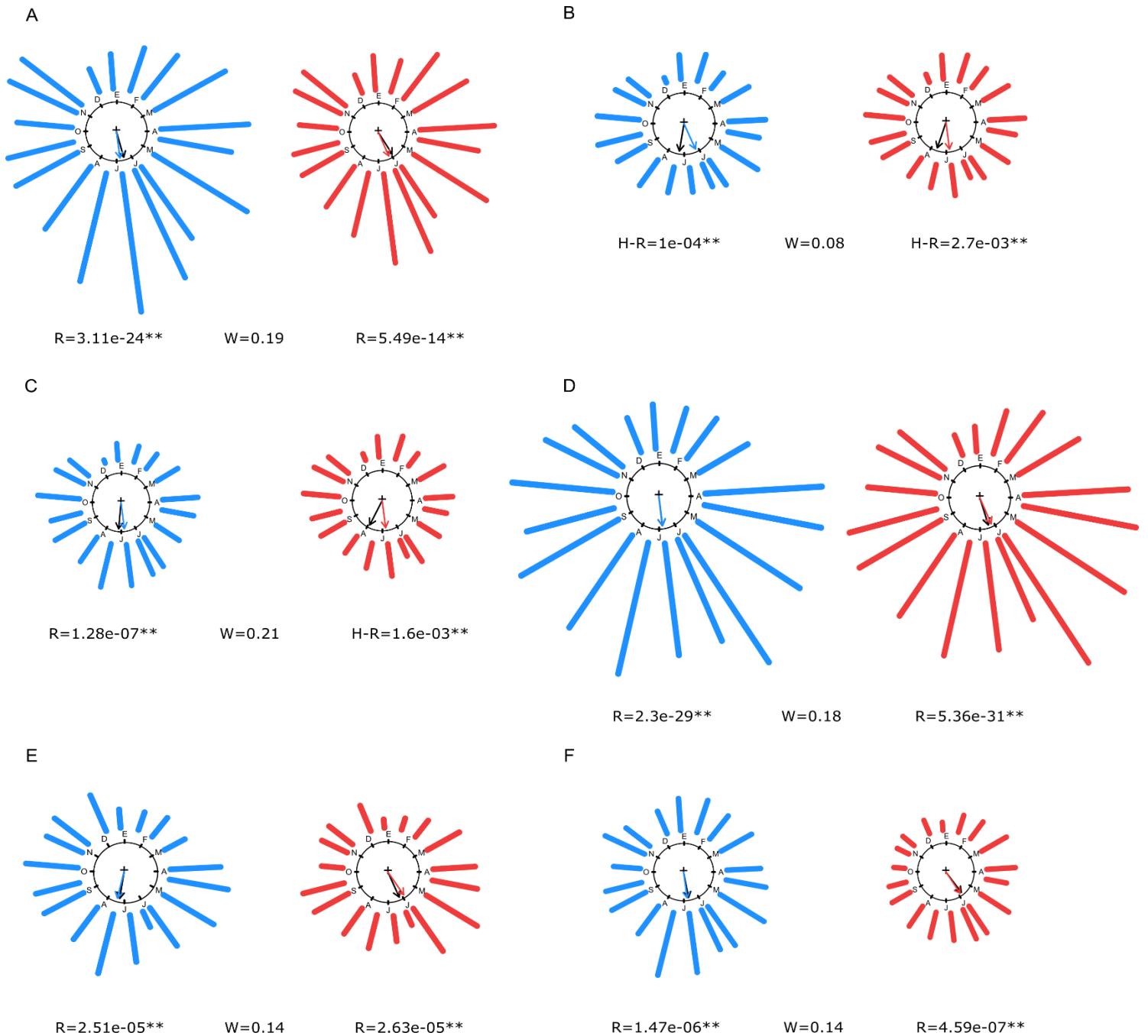


Figura 2. Estacionalidad reproductiva. Frecuencia de (A) botones, (B) flores femeninas, (C) flores masculinas, (D) flores perfectas, (E) frutos inmaduros y (F) frutos maduros de las 13 especies seleccionadas durante el período de estudio. Las letras alrededor del círculo representan los meses del año; las barras, la frecuencia por día de muestreo; las flechas negras indican la media (\bar{x}) y las de color, la mediana. El color azul representa al control y el rojo al tratamiento.

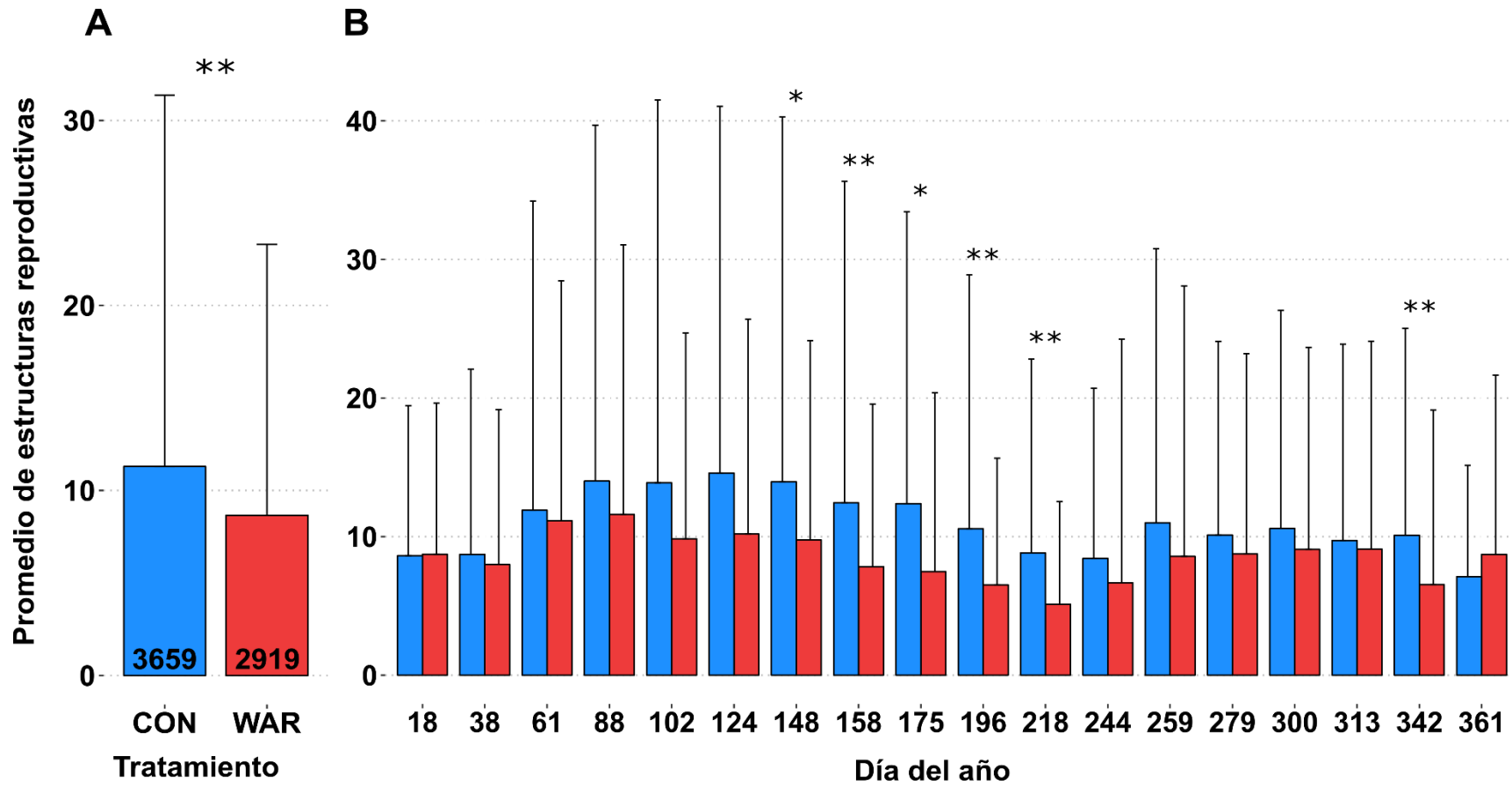


Figura 3. Abundancia de estructuras reproductivas por día de muestreo. Promedio de estructuras contadas en (A) total (todas las especies, todas las fenofases, todos los muestreos) y (B) en cada muestreo. Un asterisco indica diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los controles y tratamientos, y dos, altamente significativas ($p < 0,01$). Las barras representan el intervalo de confianza (95%). En color rojo se muestran las estructuras dentro de cámaras y en azul, las de los controles. El número en cada barra corresponde al tamaño de muestra (n).

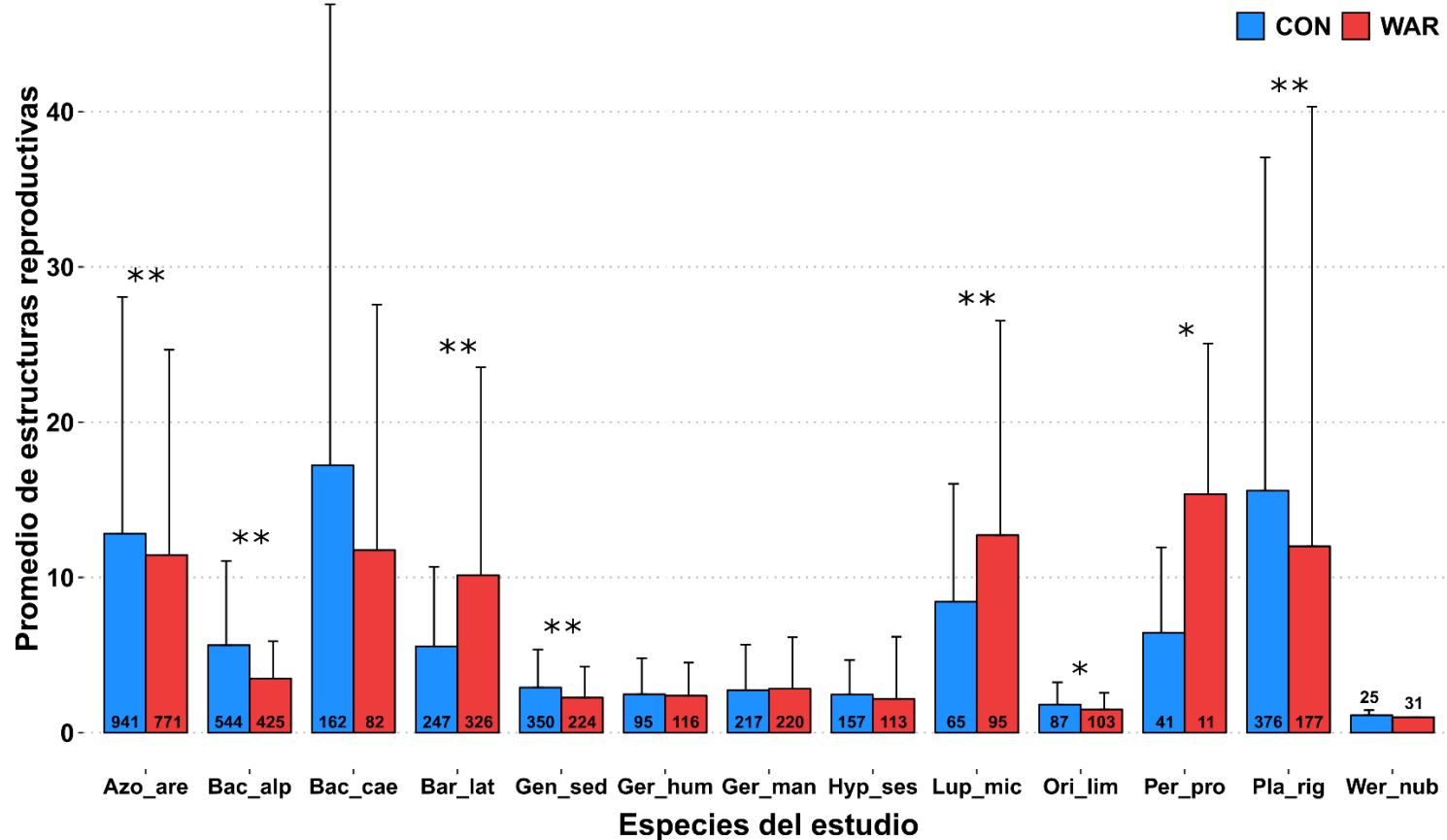


Figura 4. Abundancia de estructuras reproductivas por especie. En el eje X se muestran las especies del estudio. Un asterisco indica diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los controles y tratamientos, y dos, diferencias altamente significativas ($p < 0,01$). Las barras negras representan el intervalo de confianza (95%). En color rojo se muestran las estructuras dentro de cámaras y en azul, las de los controles. El número en cada barra corresponde al tamaño de muestra (n).

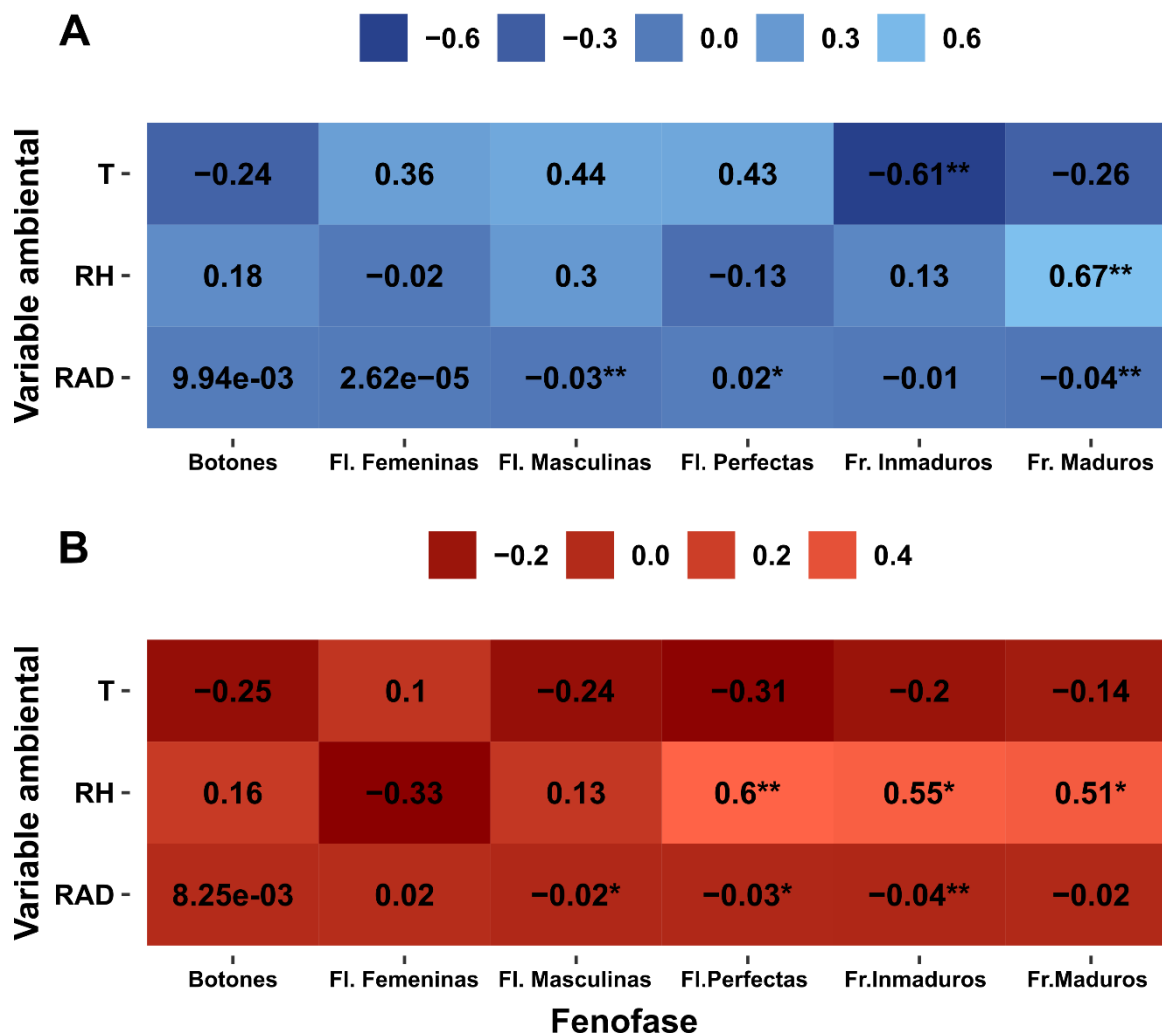


Figura 5. Correlación de las fenofases observadas con las variables climáticas. Valores de la población de estudio en (A) controles y (B) tratamientos con la temperatura (T, en °C), humedad relativa (RH, en %) y radiación solar (RAD, en $W\ m^{-2}$). Los cuadros más oscuros indican una correlación negativa y los más claros, una correlación positiva. Los valores en los cuadros representan el coeficiente rho (ρ) de la prueba de Spearman; un asterisco indica resultados significativos ($p < 0,05$) y dos, altamente significativos ($p < 0,01$).

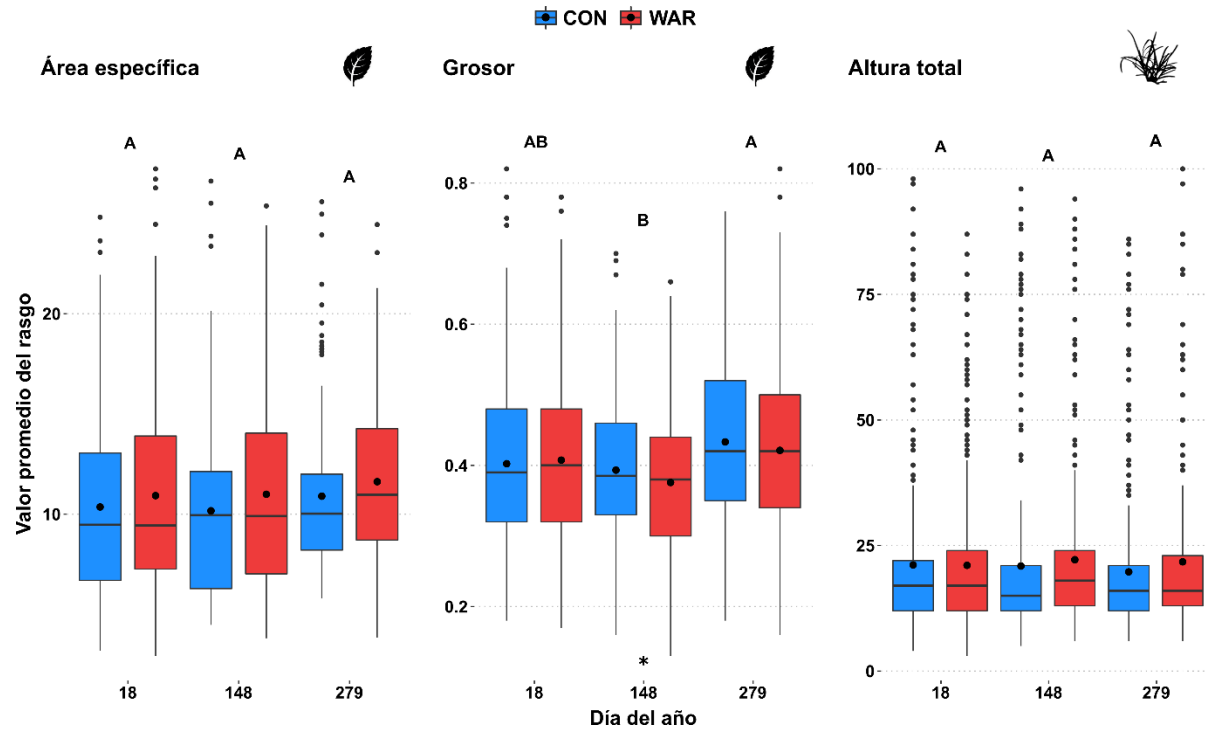


Figura 6. Diagrama de caja y bigotes de los rasgos morfológicos. Valores del área específica (SLA) y grosor de la hoja (L_{th}), y altura de la planta (H_{max}) de la población de estudio. En el eje X están los días de muestreo y en el eje Y, el valor promedio de cada rasgo. Las cajas azules corresponden a los controles y las rojas a los tratamientos. Un asterisco indica diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los días del año, y dos, altamente significativas ($p < 0,01$). Las letras (A, AB, B) muestran los grupos definidos por la prueba post-hoc de Tukey. La escala del eje está ajustada a las unidades de medida de cada rasgo: milímetros cuadrados por miligramo ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$) para el SLA, y milímetros (mm) para el L_{th} y la H_{max} .

10. TABLAS

Tabla 1. Especies seleccionadas para el estudio. 13 especies distribuidas en 8 familias y 5 formas de crecimiento.

Espece	Familia	Forma de crecimiento
<i>Azorella aretioides</i> (Kunth) Willd. ex DC.	Apiaceae	hierbas rastreras
<i>Baccharis caespitosa</i> (Ruiz y Pav.) Pers.	Asteraceae	arbustos postrados
<i>Baccharis caespitosa</i> var. <i>alpina</i> (Kunth) Cuatrec.	Asteraceae	arbustos postrados
<i>Bartsia laticrenata</i> Benth.	Orobanchaceae	hierbas erectas
<i>Gentiana sedifolia</i> Kunth.	Gentianaceae	hierbas erectas
<i>Geranium humboldtii</i> Spreng.	Geraniaceae	hierbas rastreras
<i>Geranium maniculatum</i> H.E.Moore.	Geraniaceae	hierbas rastreras
<i>Hypochaeris sessiliflora</i> Kunth.	Asteraceae	rosetas acaulescentes
<i>Lupinus microphyllus</i> Desr.	Fabaceae	hierbas rastreras
<i>Oritrophium limnophilum</i> (Sch.Bip.) Cuatrec.	Asteraceae	rosetas acaulescentes
<i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC.	Ericaceae	arbustos postrados
<i>Plantago rigida</i> Kunth.	Plantaginaceae	cojines
<i>Werneria nubigena</i> Kunth.	Asteraceae	rosetas acaulescentes

La clasificación de forma de crecimiento está basada en Ramsay y Oxley (1997).

Tabla 2. Frecuencia de muestreos durante el período de investigación.

Fechas de cada muestreo durante el año de estudio, intervalo entre cada uno y componente monitoreado.

Año	Fecha	Día	Días transcurridos	Fenología	Morfología
2017	07/06/2017	158	0	x	
2017	24/06/2017	175	17	x	
2017	15/07/2017	196	21	x	
2017	06/08/2017	218	22	x	
2017	01/09/2017	244	26	x	
2017	16/09/2017	259	15	x	
2017	06/10/2017	279	20	x	x
2017	27/10/2017	300	21	x	
2017	09/11/2017	313	13	x	
2017	08/12/2017	342	29	x	
2017	27/12/2017	361	19	x	
2018	18/01/2018	18	22	x	x
2018	07/02/2018	38	20	x	
2018	02/03/2018	61	23	x	
2018	29/03/2018	88	27	x	
2018	12/04/2018	102	14	x	
2018	04/05/2018	124	22	x	
2018	28/05/2018	148	24	x	x

Día, día del año (tomando como referencia un año de 365 días) al que corresponde cada fecha; días transcurridos, número de días entre cada muestreo.

Tabla 3. Datos climáticos. Los registros de temperatura fueron tomados *in situ*, con sensores a 5 cm del suelo. Los datos de humedad relativa y radiación solar fueron proporcionados por la estación meteorológica M5034 Humboldt.

Día	N	T control				T cámaras				N	Humedad relativa		Radiación solar	
		\bar{x}	max	min	σ	\bar{x}	max	min	σ		\bar{x}	σ	\bar{x}	σ
18	4557	3,05	20,27	-5,35	4,69	4,03	34,45	-4,11	5,45	480	85,04	15,30	25,04	37,05
38	4313	4,71	30,13	-9,19	8,21	6,97	38,60	-7,37	9,75	480	79,51	16,66	41,46	58,07
61	4319	3,88	26,15	-4,53	5,51	5,19	38,44	-4,72	6,48	480	85,48	13,38	27,99	41,33
88	4557	4,29	24,81	-4,75	5,53	5,55	34,53	-4,63	6,56	480	85,36	12,72	33,10	49,98
102	4559	3,61	22,87	-4,47	5,14	4,77	35,39	-3,84	6,04	480	83,26	15,68	23,22	36,03
124	4543	4,05	21,12	-4,09	3,95	5,03	28,38	-3,47	4,40	480	89,85	9,15	27,06	38,45
148	4319	4,39	20,96	-3,60	4,46	5,18	26,81	-2,70	5,05	480	91,19	9,30	29,71	42,46
158	4792	4,87	30,46	-5,36	5,88	5,59	34,49	-3,72	6,19	480	79,90	12,04	38,99	52,13
175	4768	4,44	31,39	-5,48	6,03	5,41	32,87	-4,22	6,28	480	84,45	12,38	31,90	45,40
196	4556	5,60	30,56	-7,43	7,10	6,49	41,47	-6,36	7,60	480	75,86	17,14	39,55	53,65
218	4556	4,98	28,88	-8,06	6,80	6,03	38,73	-6,36	7,32	480	84,25	12,42	31,31	45,75
244	4079	3,13	27,00	-6,67	5,47	4,34	56,70	-6,68	6,71	480	78,62	16,11	32,97	46,25
259	4079	5,04	27,07	-5,92	5,80	6,40	51,10	-5,29	7,01	480	82,00	13,34	38,11	52,42
279	4075	4,41	26,14	-5,79	5,66	5,74	38,76	-5,23	6,76	480	83,68	13,29	34,75	50,42
300	4079	5,46	30,26	-4,16	6,33	6,83	38,17	-3,91	7,35	480	80,94	13,06	38,97	53,70
313	4557	3,86	28,07	-5,91	6,04	5,39	38,18	-4,79	7,17	480	75,73	17,64	32,94	46,94
342	4554	4,56	29,76	-5,35	5,21	5,76	38,90	-4,35	6,16	480	83,24	13,27	38,57	56,02
361	4557	4,18	28,45	-6,05	6,58	5,77	38,79	-4,54	7,71	480	82,59	15,06	39,25	58,30
\bar{x} total		4,36	26,91	-5,68		5,58	38,04	-4,79			82,83		33,60	

Día, día del año; N, número de observaciones; \bar{x} , valor promedio; σ , desviación estándar; T, temperatura; max, valor máximo; min, valor mínimo; \bar{x} total, promedio total.

Tabla 4. Rangos térmicos. Temperaturas mínimas, medias y máximas registradas.

Tratamiento	N	Mínima absoluta	\bar{x} min	\bar{x}	\bar{x} max	Máxima absoluta	Rango térmico
CON	79819	-9,19	-5,68	4,36	26,91	31,39	32,58
WAR		-7,37	-4,79	5,58	38,04	56,70	42,84

CON, control; WAR, tratamiento de calentamiento; N, número de registros; mínima absoluta, valor mínimo registrado en todo el año; \bar{x} min, promedio de valores mínimos; \bar{x} , promedio total; \bar{x} max, promedio de valores máximos; máxima absoluta, valor máximo registrado en todo el año; rango térmico = \bar{x} max - \bar{x} min.

Tabla 5. Épocas de floración y fructificación de la población de estudio. Fechas de mayor intensidad de las fenofases dentro y fuera de cámaras.

	Botones florales		Flores femeninas		Flores Masculinas		Flores perfectas		Frutos inmaduros		Frutos maduros	
	Control	Cámaras	Control	Cámaras	Control	Cámaras	Control	Cámaras	Control	Cámaras	Control	Cámaras
Número de observaciones	836	635	320	302	338	277	926	874	447	262	433	345
Media angular (\bar{a} , en grados)	164,67	147,45	189,44	198,85	185,28	207,26	172,95	162,03	188,78	156,17	169,46	142,55
Longitud del vector \bar{a} (r)	0,25	0,22	0,10	0,05	0,22	0,10	0,27	0,28	0,16	0,17	0,17	0,24
Dispersión angular (d)	0,75	0,78	0,90	0,95	0,78	0,90	0,73	0,72	0,84	0,83	0,83	0,76
Día de la media	167	150	192	202	188	210	175	164	191	158	172	145
Fecha de la media	16-jun	30-may	11-jul	21-jul	07-jul	29-jul	24-jun	13-jun	10-jul	07-jun	21-jun	25-may
Mediana angular (en grados)	172.60	155.84	155.84	172.60	172.60	172.60	172.60	155.84	193.32	145.97	172.60	145.97
Día de la mediana	175	158	158	175	175	175	175	158	196	148	175	148
Fecha de la mediana	24-jun	07-jun	07-jun	24-jun	24-jun	24-jun	24-jun	07-jun	15-jul	28-may	24-jun	28-may

Tabla 6. Época de floración y fructificación de las especies seleccionadas. Fechas expresadas en dirección angular (grados), día del año y mes; pruebas de modalidad y asincronía fenológica.

Especie	Fenofase	Tratamiento	Media				Mediana			Rayleigh	Hermans-Rasson	Watson	
			Grados	<i>r</i>	<i>d</i>	Día	Mes	Grados	Día				Mes
<i>Azorella aretoides</i>	Botones	CON	299,08	0,06	0,94	303	Octubre	295,65	300	Octubre	0,54	0,07	0,04*
		WAR	279,60	0,10	0,90	283	Octubre	295,65	300	Octubre	0,22	0,09	
	Flores masculinas	CON	207,41	0,11	0,89	210	Julio	193,09	196	Julio	0,05	3,90e-03**	0,09
		WAR	240,07	0,04	0,96	243	Agosto	255,54	259	Septiembre	0,7	0,03*	
	Flores femeninas	CON	208,56	0,07	0,93	211	Julio	155,84	158	Junio	0,33	0,02*	0,06
		WAR	224,03	0,03	0,97	227	Agosto	255,54	259	Septiembre	0,82	0,05	
	Frutos inmaduros	CON	324,29	0,23	0,77	329	Noviembre	308,82	313	Noviembre	0,01*	0,01*	0,09
		WAR	264,71	0,26	0,74	268	Septiembre	255,54	259	Septiembre	0,09	0,05	
Frutos maduros	CON	71,62	0,06	0,94	73	Marzo	37,24	38	Febrero	0,51	0,05	0,07	
	WAR	321,43	0,03	0,97	326	Noviembre	295,65	300	Octubre	0,93	0,68		
<i>Baccharis caespitosa</i>	Botones	CON	134,65	0,50	0,50	137	Mayo	146,10	148	Mayo	3,03e-20**	1,00e-04**	0,09
		WAR	129,49	0,50	0,50	131	Mayo	122,04	124	Mayo	1,59e-16**	1,00e-04**	
	Flores perfectas	CON	185,07	0,36	0,64	188	Julio	172,46	175	Junio	1,04e-12**	1,00e-04**	0,11
		WAR	176,47	0,45	0,55	179	Junio	172,46	175	Junio	9,19e-15**	1,00e-04**	
	Frutos inmaduros	CON	215,43	0,31	0,69	218	Agosto	214,86	218	Agosto	1,78e-05**	1,00e-04**	0,13
		WAR	196,52	0,41	0,59	199	Julio	193,09	196	Julio	6,05e-07**	1,00e-04**	
	Frutos maduros	CON	236,06	0,50	0,50	239	Agosto	240,64	244	Agosto	2,34e-05**	1,00e-04**	0,04*
		WAR	226,32	0,49	0,51	229	Agosto	240,64	244	Agosto	5,10e-05**	2,00e-04**	

Tabla 6. Época de floración y fructificación de las especies seleccionadas (continuación...). Fechas expresadas en dirección angular (grados), día del año y mes; pruebas de modalidad y asincronía fenológica.

Especie	Fenofase	Tratamiento	Media				Mediana			Rayleigh	Hermans-Rasson	Watson	
			Grados	<i>r</i>	<i>d</i>	Día	Mes	Grados	Día				Mes
<i>Baccharis caespitosa</i> var. <i>alpina</i>	Botones	CON	37,82	0,17	0,83	38	Febrero	37,24	38	Febrero	0,17	0,08	0,06
		WAR	20,05	0,27	0,73	20	Enero	37,24	38	Febrero	0,1	0,01*	
	Flores perfectas	CON	97,40	0,32	0,68	99	Abril	100,84	102	Abril	3,06e-03**	1,10e-03**	0,02*
		WAR	93,39	0,30	0,70	95	Abril	86,52	88	Marzo	0,14	0,1	
	Frutos inmaduros	CON	151,83	0,58	0,42	154	Junio	172,46	175	Junio	1,18e-03**	4,30e-03**	0,14
		WAR	122,04	0,72	0,28	124	Mayo	122,04	124	Mayo	3,87e-06**	1,00e-04**	
	Frutos maduros	CON	188,50	0,76	0,24	191	Julio	193,09	196	Julio	5,27e-08**	1,00e-04**	0,07
		WAR	165,01	0,67	0,33	167	Junio	155,84	158	Junio	0,01*	0,05	
<i>Bartsia laticrenata</i>	Botones	CON	239,50	0,06	0,94	243	Agosto	295,65	300	Octubre	0,86	0,13	0,1
		WAR	291,64	0,36	0,64	296	Octubre	295,65	300	Octubre	1,26e-03**	1,00e-04**	
	Flores perfectas	CON	121,47	0,22	0,78	123	Mayo	122,04	124	Mayo	2,43e-03**	3,30e-03**	0,05
		WAR	103,13	0,19	0,81	105	Abril	100,84	102	Abril	4,37e-03**	1,00e-04**	
	Frutos inmaduros	CON	117,46	0,12	0,88	119	Abril	100,84	102	Abril	0,4	0,04*	0,09
		WAR	82,51	0,31	0,69	84	Marzo	86,52	88	Marzo	2,17e-04**	1,00e-04**	
	Frutos maduros	CON	147,82	0,18	0,82	150	Mayo	146,10	148	Mayo	0,42	6,00e-04**	0,1
		WAR	98,55	0,53	0,47	100	Abril	100,84	102	Abril	3,21e-05**	1,00e-04**	

Tabla 6. Época de floración y fructificación de las especies seleccionadas (continuación...). Fechas expresadas en dirección angular (grados), día del año y mes; pruebas de modalidad y asincronía fenológica.

Especie	Fenofase	Tratamiento	Media				Mediana			Rayleigh	Hermans-Rasson	Watson	
			Grados	<i>r</i>	<i>d</i>	Día	Mes	Grados	Día				Mes
<i>Gentiana sedifolia</i>	Botones	CON	216,58	0,32	0,68	220	Agosto	214,86	218	Agosto	7,16e-07**	1,00e-04**	0,11
		WAR	205,69	0,16	0,84	209	Julio	214,86	218	Agosto	0,14	0,13	
	Flores perfectas	CON	258,98	0,14	0,86	263	Septiembre	255,54	259	Septiembre	0,03*	0,01*	0,09
		WAR	209,70	0,04	0,96	213	Julio	240,64	244	Agosto	0,82	0,05	
	Frutos inmaduros	CON	63,60	0,44	0,56	64	Marzo	86,52	88	Marzo	0,08	0,05	0,06
		WAR	78,50	0,53	0,47	80	Marzo	60,16	61	Marzo	0,14	0,17	
Frutos maduros	CON	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
WAR	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
<i>Geranium humboldtii</i>	Botones	CON	129,49	0,70	0,30	131	Mayo	122,04	124	Mayo	9,06e-04**	6,00e-04**	0,05
		WAR	124,90	0,57	0,43	127	Mayo	122,04	124	Mayo	0,03*	0,08	
	Flores perfectas	CON	140,37	0,65	0,35	142	Mayo	146,10	148	Mayo	2,68e-13**	1,00e-04**	0,24
		WAR	142,67	0,39	0,61	145	Mayo	146,10	148	Mayo	7,17e-07**	1,00e-04**	
	Frutos inmaduros	CON	152,98	0,86	0,14	155	Junio	155,84	158	Junio	6,72e-05**	2,00e-04**	0,1
		WAR	144,39	0,67	0,33	146	Mayo	146,10	148	Mayo	1,81e-03**	0,02*	
Frutos maduros	CON	163,29	0,87	0,13	166	Junio	172,46	175	Junio	0,09	0,17	0,13	
	WAR	217,15	0,92	0,08	220	Agosto	217,15	220	Agosto	0,21	0,26		

Tabla 6. Época de floración y fructificación de las especies seleccionadas (continuación...). Fechas expresadas en dirección angular (grados), día del año y mes; pruebas de modalidad y asincronía fenológica.

Especie	Fenofase	Tratamiento	Media				Mediana			Rayleigh	Hermans-Rasson	Watson	
			Grados	<i>r</i>	<i>d</i>	Día	Mes	Grados	Día				Mes
<i>Lupinus microphyllus</i>	Botones	CON	231,47	0,42	0,58	235	Agosto	240,64	244	Agosto	3,56e-03**	0,02*	0,14
		WAR	155,84	0,31	0,69	158	Junio	155,84	158	Junio	0,01*	0,01*	
	Flores perfectas	CON	236,06	0,44	0,56	239	Agosto	240,64	244	Agosto	2,37e-03**	0,01*	0,16
		WAR	152,41	0,18	0,82	155	Junio	146,10	148	Mayo	0,25	0,05	
	Frutos inmaduros	CON	261,84	0,99	0,01	265	Septiembre	255,54	259	Septiembre	0,04*	0,01*	0,1
		WAR	178,19	0,33	0,67	181	Junio	155,84	158	Junio	0,47	0,26	
Frutos maduros	CON	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
WAR	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
<i>Oritrophium limnophyllum</i>	Botones	CON	161,57	0,81	0,19	164	Junio	155,84	158	Junio	7,97e-10**	1,00e-04**	0,12
		WAR	124,33	0,68	0,32	126	Mayo	122,04	124	Mayo	2,37e-07**	1,00e-04**	
	Flores perfectas	CON	148,97	0,54	0,46	151	Mayo	146,10	148	Mayo	2,96e-07**	1,00e-04**	0,08
		WAR	146,10	0,43	0,57	148	Mayo	146,10	148	Mayo	6,89e-05**	1,00e-04**	
	Frutos inmaduros	CON	118,60	0,91	0,09	120	Abril	122,04	124	Mayo	0,07	0,09	0,06
		WAR	119,18	0,78	0,22	121	Abril	100,84	102	Abril	8,33e-03**	0,01*	
Frutos maduros	CON	214,29	0,75	0,25	217	Agosto	214,29	217	Agosto	0,38	0,68	0,08	
	WAR	174,75	0,48	0,52	177	Junio	155,84	158	Junio	0,05	0,09		

Tabla 6. Época de floración y fructificación de las especies seleccionadas (continuación...). Fechas expresadas en dirección angular (grados), día del año y mes; pruebas de modalidad y asincronía fenológica.

Especie	Fenofase	Tratamiento	Media				Mediana			Rayleigh	Hermans-Rasson	Watson	
			Grados	<i>r</i>	<i>d</i>	Día	Mes	Grados	Día				Mes
<i>Pernettya prostrata</i>	Botones	CON	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
		WAR	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Flores perfectas	CON	181,05	0,93	0,07	184	Julio	186,21	189	Julio	1,36e-03**	2,80e-03**	--
		WAR	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Frutos inmaduros	CON	222,88	0,78	0,22	226	Agosto	214,86	218	Agosto	3,62e-04**	4,00e-03**	0,08
		WAR	269,29	0,83	0,17	273	Septiembre	282,47	286	Octubre	0,01*	0,03*	0,08
	Frutos maduros	CON	274,45	0,59	0,41	278	Octubre	275,02	279	Octubre	1,33e-03**	0,02*	0,14
		WAR	351,80	0,76	0,24	357	Diciembre	355,81	361	Diciembre	0,05	0,13	0,14
<i>Plantago rigida</i>	Botones	CON	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
		WAR	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Flores masculinas	CON	174,18	0,47	0,53	177	Junio	172,46	175	Junio	6,56e-11**	1,00e-04**	0,05
		WAR	193,09	0,50	0,50	196	Julio	193,09	196	Julio	1,95e-05**	3,00e-04**	0,05
	Flores femeninas	CON	171,31	0,28	0,72	174	Junio	155,84	158	Junio	0,01*	1,00e-04**	0,05
		WAR	179,91	0,25	0,75	182	Julio	172,46	175	Junio	0,1	2,00e-04**	0,05
	Frutos inmaduros	CON	118,03	0,51	0,49	120	Abril	122,04	124	Mayo	1,28e-06**	1,00e-04**	0,13
		WAR	65,32	0,65	0,35	66	Marzo	60,16	61	Marzo	1,05e-03**	2,60e-03**	0,13
	Frutos maduros	CON	142,67	0,37	0,63	145	Mayo	146,10	148	Mayo	2,06e-09**	1,00e-04**	0,12
		WAR	124,90	0,52	0,48	127	Mayo	122,04	124	Mayo	2,04e-10**	1,00e-04**	0,12

Tabla 6. Época de floración y fructificación de las especies seleccionadas (continuación). Fechas expresadas en dirección angular (grados), día del año y mes; pruebas de modalidad y asincronía fenológica.

Especie	Fenofase	Tratamiento	Media					Mediana			Rayleigh	Hermans-Rasson	Watson
			Grados	<i>r</i>	<i>d</i>	Día	Mes	Grados	Día	Mes			
<i>Werneria nubigena</i>	Botones	CON	240,07	0,55	0,45	243	Agosto	240,64	244	Agosto	0,06	0,22	0,15
		WAR	165,01	0,94	0,06	167	Junio	155,84	158	Junio	0,06	0,05	
	Flores perfectas	CON	286,48	0,69	0,31	290	Octubre	275,02	279	Octubre	5,68e-03**	3,30e-03**	0,12
		WAR	240,64	0,60	0,40	244	Agosto	250,38	254	Septiembre	2,32e-03**	0,01*	
	Frutos inmaduros	CON	313,98	0,95	0,05	318	Noviembre	308,82	313	Noviembre	6,51e-04**	3,00e-04**	0,06
		WAR	316,85	0,71	0,29	321	Noviembre	308,82	313	Noviembre	3,96e-03**	2,80e-03**	
	Frutos maduros	CON	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
		WAR	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	

CON, control; WAR, tratamiento de calentamiento; *r*, longitud del vector de la media; *d*, dispersión angular (1-*r*); Rayleigh, prueba de unimodalidad; Hermans-Rasson, prueba de multimodalidad; Watson, prueba de asincronía fenológica; *, resultado significativo ($p < 0,05$); **, resultado altamente significativo ($p < 0,01$); --, sin datos.

Tabla 7. Abundancia de estructuras reproductivas. Estructuras registradas dentro y fuera de cámaras durante cada muestreo y significancia de la prueba de Kruskal-Wallis.

Día	Control			Tratamiento			p
	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	
18	127	8,62	10,83	105	8,72	10,91	0,85
38	128	8,72	13,35	129	7,99	11,17	0,57
61	165	11,90	22,32	167	11,14	17,32	0,14
88	231	14,00	25,68	204	11,60	19,44	0,44
102	230	13,88	27,62	188	9,84	14,84	0,47
124	260	14,58	26,45	234	10,18	15,50	0,13
148	251	13,95	26,32	221	9,76	14,40	0,02*
158	230	12,44	23,19	171	7,83	11,74	1,45e-03**
175	281	12,38	21,07	207	7,47	12,92	0,01*
196	288	10,57	18,32	190	6,52	9,14	1,38e-03**
218	213	8,82	13,98	166	5,11	7,42	2,15e-03**
244	227	8,42	12,27	177	6,68	17,56	0,15
259	203	11,00	19,77	172	8,58	19,51	0,28
279	205	10,11	13,97	139	8,75	14,44	0,06
300	210	10,59	15,74	152	9,08	14,58	0,41
313	183	9,72	14,17	139	9,09	15,00	0,11
342	107	10,09	14,94	75	6,53	12,60	2,00e-03**
361	120	7,12	8,03	83	8,71	12,94	0,75
\bar{x} total	3659	11,29	20,08	2919	8,66	14,64	4,62e-11**

Día, día del año del muestreo, N, número de observaciones; \bar{x} , valor medio de estructuras reproductivas; σ , desviación estándar p , valor de la prueba de Kruskal-Wallis entre control y tratamiento; * resultado significativo ($p < 0,05$), ** resultado altamente significativo ($p < 0,01$).

Tabla 8. Correlaciones climáticas. Correlación entre las variables climáticas y las fenofases de cada especie.

Especie	Fenofase	Temperatura				Humedad relativa				Radiación			
		Control		Tratamiento		Control		Tratamiento		Control		Tratamiento	
		ρ	valor p	ρ	valor p	ρ	valor p	ρ	valor p	ρ	valor p	ρ	valor p
<i>Azorella aretioides</i>	Botones	0,21	0,40	-0,25	0,32	-0,21	0,41	0,16	0,53	0,02	0,03*	0,01	0,44
	Flores femeninas	0,37	0,13	0,22	0,38	-0,29	0,24	-0,17	0,51	0,02	0,15	0,02	0,07
	Flores masculinas	0,28	0,26	-0,27	0,28	0,21	0,41	0,02	0,94	-0,02	0,08	-0,02	0,16
	Frutos inmaduros	-0,19	0,47	0,03	0,91	-0,45	0,07	0,16	0,58	0,05	4,43e-05**	-0,03	0,02*
	Frutos maduros	-0,20	0,43	-0,12	0,64	0,33	0,18	-0,03	0,91	-0,02	0,05	0,00	0,75
<i>Baccharis caespitosa</i>	Botones	-0,30	0,25	-0,25	0,32	0,01	0,98	0,16	0,53	0,02	0,09	0,01	0,44
	Flores perfectas	0,19	0,49	0,04	0,88	-0,30	0,26	-0,06	0,83	0,02	0,15	0,01	0,59
	Frutos inmaduros	-0,36	0,21	-0,14	0,60	0,39	0,16	0,51	0,04*	-0,04	2,93-03**	-0,01	0,21
	Frutos maduros	0,27	0,39	0,20	0,50	0,69	0,01*	-0,26	0,39	-0,05	6,34e-05**	0,02	0,09
<i>Baccharis caespitosa</i> var. <i>alpina</i>	Botones	-0,32	0,21	-0,25	0,32	-0,14	0,58	0,16	0,53	0,01	0,38	0,01	0,44
	Flores perfectas	-0,06	0,82	-0,23	0,43	0,13	0,61	0,18	0,54	0,00	0,74	0,02	0,11
	Frutos inmaduros	-0,85	1,71e-03**	0,05	0,90	0,51	0,13	-0,09	0,81	-0,03	0,02*	-0,02	0,20
	Frutos maduros	-0,67	0,07	-0,64	0,09	0,12	0,78	0,56	0,14	-0,01	0,38	-0,03	0,11
<i>Bartsia laticrenata</i>	Botones	0,48	0,08	-0,25	0,32	-0,54	0,05	0,16	0,53	0,06	7,69e-07**	0,01	0,44
	Flores perfectas	0,12	0,64	-0,25	0,32	0,09	0,73	0,72	1,17e-03**	0,00	0,87	-0,04	7,31e-04**
	Frutos inmaduros	0,15	0,58	-0,26	0,32	-0,04	0,87	0,54	0,03*	-0,02	0,07	-0,03	4,95e-03**
	Frutos maduros	0,15	0,64	-0,06	0,85	-0,24	0,46	0,64	0,02*	0,01	0,46	-0,03	0,03*

Tabla 8. Correlaciones climáticas (continuación...). Correlación entre las variables climáticas y las fenofases de cada especie.

Especie	Fenofase	Temperatura				Humedad relativa				Radiación			
		Control		Tratamiento		Control		Tratamiento		Control		Tratamiento	
		ρ	valor p	ρ	valor p	ρ	valor p	ρ	valor p	ρ	valor p	ρ	valor p
<i>Gentiana sedifolia</i>	Botones	0,46	0,05	-0,25	0,32	-0,21	0,39	0,16	0,53	0,01	0,21	0,01	0,44
	Flores perfectas	0,07	0,79	-0,12	0,64	-0,22	0,37	0,02	0,94	-0,01	0,51	-0,03	0,01*
	Frutos inmaduros	-0,46	0,22	-0,13	0,80	0,24	0,54	0,65	0,16	-0,04	0,02*	-0,02	0,27
<i>Geranium humboldtii</i>	Botones	0,63	0,13	-0,25	0,32	0,44	0,32	0,16	0,53	-0,02	0,19	0,01	0,44
	Flores perfectas	0,26	0,36	-0,15	0,57	0,33	0,26	0,49	0,05	-0,01	0,43	-0,03	0,01*
	Frutos inmaduros	-0,45	0,45	-0,41	0,27	0,11	0,86	0,19	0,62	0,04	0,06	-0,02	0,10
	Frutos maduros	-0,87	0,33	--	--	0,87	0,33	--	--	-0,06	0,03*	0,03	0,36
<i>Geranium maniculatum</i>	Botones	-0,40	0,17	-0,25	0,32	0,30	0,32	0,16	0,53	0,00	0,77	0,01	0,44
	Flores perfectas	0,23	0,35	-0,47	0,05	0,18	0,47	0,47	0,05	0,01	0,63	-0,03	0,01*
	Frutos inmaduros	-0,09	0,76	-0,09	0,73	0,14	0,65	-0,14	0,60	-0,03	0,02*	0,02	0,05
	Frutos maduros	-0,87	0,33	-0,50	0,67	0,87	0,33	-0,50	0,67	-0,03	0,21	0,06	0,02*
<i>Hypochaeris sessiliflora</i>	Botones	0,14	0,63	-0,25	0,32	-0,05	0,86	0,16	0,53	0,02	0,17	0,01	0,44
	Flores perfectas	0,26	0,39	-0,15	0,70	0,36	0,22	0,46	0,22	-0,02	0,21	-0,04	0,02*
<i>Lupinus microphyllus</i>	Botones	-0,20	0,48	-0,25	0,32	0,37	0,18	0,16	0,53	-0,02	0,03*	0,01	0,44
	Flores perfectas	-0,48	0,07	-0,22	0,39	0,14	0,62	0,08	0,76	-0,01	0,59	-0,01	0,55
	Frutos inmaduros	--	--	-0,26	0,62	--	--	0,26	0,62	0,04	0,21	-0,02	0,27

Tabla 8. Correlaciones climáticas (continuación). Correlación entre las variables climáticas y las fenofases de cada especie.

Especie	Fenofase	Temperatura				Humedad relativa				Radiación			
		Control		Tratamiento		Control		Tratamiento		Control		Tratamiento	
		ρ	valor p	ρ	valor p	ρ	valor p	ρ	valor p	ρ	valor p	ρ	valor p
<i>Oritrophium limnophyllum</i>	Botones	-0,10	0,82	-0,25	0,32	0,05	0,91	0,16	0,53	0,04	0,03*	0,01	0,44
	Flores perfectas	0,07	0,82	-0,12	0,70	0,20	0,52	--	--	-0,02	0,21	-0,02	0,17
	Frutos inmaduros	-0,87	0,33	0,05	0,88	--	--	-0,63	0,05	0,01	0,80	0,04	3,09e-03**
	Frutos maduros	--	--	--	--	--	--	--	--	-0,02	0,59	--	--
<i>Pernettya prostrata</i>	Flores perfectas	-0,80	0,20	0,78	0,12	0,40	0,60	0,89	0,04*	0,02	0,31	-0,06	0,01*
	Frutos inmaduros	0,29	0,53	--	--	-0,89	0,01*	--	--	0,04	0,02*	-0,02	0,32
	Frutos maduros	0,04	0,92	--	--	0,37	0,26	--	--	-0,02	0,09	--	--
<i>Plantago rigida</i>	Flores femeninas	0,39	0,15	0,14	0,66	0,15	0,58	-0,54	0,07	0,00	0,73	0,04	0,01*
	Flores masculinas	0,27	0,35	-0,05	0,87	0,25	0,39	0,14	0,65	-0,04	2,36e-03**	-0,01	0,33
	Frutos inmaduros	-0,34	0,26	-0,65	0,08	0,52	0,07	0,46	0,25	-0,01	0,42	-0,07	8,99e-06**
	Frutos maduros	-0,16	0,54	-0,11	0,69	0,58	0,01*	0,53	0,03*	-0,03	0,01*	-0,04	9,49e-04**
<i>Werneria nubigena</i>	Botones	0,61	0,14	-0,25	0,32	-0,20	0,66	0,16	0,53	0,03	0,14	0,01	0,44
	Flores perfectas	-0,35	0,56	--	--	-0,71	0,18	--	--	0,03	0,16	--	--
	Frutos inmaduros	--	--	--	--	0,87	0,33	--	--	-0,04	0,11	--	--

ρ , coeficiente rho de correlación de Spearman; valor p , significancia de la correlación; *, resultado significativo ($p < 0,05$); **, resultado altamente significativo ($p < 0,01$); --, sin datos.

Tabla 9. Mediciones del área específica de la hoja (SLA). Promedio y desviación estándar del rasgo medido, por cada especie dentro y fuera de cámaras, en cada muestreo.

Especies	N	Día 18				Día 148				Día 279				\bar{x} controles	\bar{x} tratamientos
		Control		Tratamiento		Control		Tratamiento		Control		Tratamiento			
		\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ		
<i>Azorella aretioides</i>	10	7,82	2,78	8,24	2,51	10,59	1,57	10,02	1,43	8,78	2,40	10,04	1,79	9,06	9,43
<i>Baccharis caespitosa</i>	10	11,01	5,47	13,90	10,34	8,45	1,09	8,24	2,17	9,95	2,46	10,05	4,27	9,80	10,73
<i>Baccharis caespitosa</i> var. <i>alpina</i>	10	6,22	1,86	7,10	1,93	6,01	0,80	6,25	0,83	7,61	1,18	7,20	1,53	6,61	6,85
<i>Bartsia laticrenata</i>	10	16,20	5,13	17,68	9,38	13,40	2,73	16,01	4,55	18,91	4,34	17,59	3,85	16,17	17,10
<i>Gentiana sedifolia</i>	10	12,48	5,04	16,11	7,02	20,85	3,98	20,05	3,33	22,21	11,90	18,26	3,09	18,52	18,14
<i>Geranium humboldtii</i>	10	9,69	2,52	9,86	3,30	8,50	1,95	8,64	1,38	10,49	2,11	11,44	2,47	9,56	9,98
<i>Geranium maniculatum</i>	10	15,01	3,32	14,30	5,46	11,39	1,65	11,60	1,75	11,57	2,36	14,92	3,20	12,66	13,61
<i>Hypochaeris sessiliflora</i>	10	11,67	2,42	19,47	15,52	11,47	1,27	14,61	2,52	11,98	2,47	12,82	2,57	11,71	15,64
<i>Lupinus microphyllus</i>	10	13,45	6,52	17,69	7,16	13,58	2,63	16,48	3,77	10,85	2,52	10,17	2,45	12,62	14,78
<i>Oritrophium limnophyllum</i>	10	10,94	4,82	17,05	12,00	10,97	2,11	10,42	1,78	20,36	31,72	11,79	2,41	14,09	13,09
<i>Pernettya prostrata</i>	10	7,10	2,12	8,00	2,25	6,48	1,23	8,61	2,73	7,50	2,13	9,50	4,39	7,03	8,70
<i>Plantago rigida</i>	10	6,21	1,66	7,04	2,70	5,42	0,82	6,36	1,04	8,77	1,56	9,51	1,42	6,80	7,63
<i>Werneria nubigena</i>	10	6,85	1,99	7,73	3,96	5,07	0,62	5,57	1,29	7,35	1,46	7,76	2,51	6,42	7,02
Comunidad	130	10,36	4,76	12,63	8,62	10,17	4,43	10,99	4,80	12,03	10,55	11,62	4,04	10,85	11,75

N, número de individuos medidos; \bar{x} , media; σ , variación estándar; Comunidad, valores de la media y la desviación estándar de toda la comunidad, en tratamientos y controles, por día de muestreo.

Tabla 10. Mediciones del grosor de la hoja (L_{th}). Promedio y desviación estándar del rasgo medido, por cada especie dentro y fuera de cámaras, en cada muestreo.

Especies	N	Día 18		Día 148				Día 279				\bar{x} controles	\bar{x} tratamientos		
		Control		Tratamiento		Control		Tratamiento		Control				Tratamiento	
		\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ			\bar{x}	σ
<i>Azorella aretioides</i>	10	0,35	0,04	0,38	0,06	0,37	0,03	0,40	0,06	0,73	0,09	0,61	0,13	0,48	0,46
<i>Baccharis caespitosa</i>	10	0,32	0,06	0,36	0,04	0,28	0,06	0,34	0,06	0,36	0,07	0,41	0,09	0,32	0,37
<i>Baccharis caespitosa</i> var. <i>alpina</i>	10	0,44	0,06	0,48	0,04	0,41	0,07	0,42	0,04	0,44	0,06	0,47	0,06	0,43	0,46
<i>Bartsia laticrenata</i>	10	0,39	0,04	0,36	0,10	0,34	0,08	0,27	0,06	0,39	0,04	0,37	0,05	0,38	0,33
<i>Gentiana sedifolia</i>	10	0,45	0,11	0,41	0,10	0,39	0,07	0,43	0,06	0,47	0,13	0,42	0,09	0,44	0,42
<i>Geranium humboldtii</i>	10	0,20	0,02	0,23	0,03	0,35	0,04	0,23	0,05	0,24	0,04	0,23	0,02	0,26	0,23
<i>Geranium maniculatum</i>	10	0,23	0,02	0,23	0,03	0,22	0,03	0,21	0,04	0,22	0,03	0,22	0,03	0,22	0,22
<i>Hypochaeris sessiliflora</i>	10	0,34	0,04	0,41	0,11	0,39	0,04	0,35	0,05	0,34	0,06	0,35	0,05	0,36	0,37
<i>Lupinus microphyllus</i>	10	0,50	0,08	0,53	0,09	0,42	0,07	0,39	0,06	0,49	0,07	0,49	0,06	0,47	0,47
<i>Oritrophium limnophyllum</i>	10	0,46	0,08	0,44	0,05	0,49	0,05	0,42	0,05	0,49	0,06	0,47	0,06	0,48	0,45
<i>Pernettya prostrata</i>	10	0,41	0,04	0,40	0,05	0,38	0,08	0,38	0,05	0,51	0,09	0,45	0,08	0,43	0,41
<i>Plantago rigida</i>	10	0,47	0,04	0,40	0,05	0,46	0,04	0,45	0,04	0,43	0,05	0,38	0,06	0,45	0,41
<i>Werneria nubigena</i>	10	0,73	0,11	0,77	0,09	0,62	0,05	0,60	0,06	0,59	0,09	0,61	0,07	0,65	0,66
Comunidad	130	0,41	0,14	0,39	0,11	0,44	0,15	0,42	0,15	0,38	0,11	0,42	0,13	0,41	0,41

N, número de individuos medidos; \bar{x} , media; σ , variación estándar; Comunidad, valores de la media y la desviación estándar de toda la comunidad, en tratamientos y controles, por día de muestreo.

Tabla 11. Mediciones de la altura de la planta (H_{max}). Promedio y desviación estándar del rasgo medido, por cada especie dentro y fuera de cámaras, en cada muestreo.

Especies	N	Día 18				Día 148				Día 279				\bar{x} controles	\bar{x} tratamientos
		Control		Tratamiento		Control		Tratamiento		Control		Tratamiento			
		\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ		
<i>Azorella aretioides</i>	25	10,20	2,89	7,80	3,31	10,15	2,19	9,92	2,72	10,72	2,87	11,52	3,02	10,36	9,75
<i>Baccharis caespitosa</i>	25	18,88	5,09	29,44	42,62	25,00	38,70	18,96	3,66	18,40	3,59	17,68	6,09	20,76	22,03
<i>Baccharis caespitosa</i> var. <i>alpina</i>	25	12,24	2,88	10,08	2,83	12,76	1,90	11,88	2,11	13,92	3,98	13,40	3,71	12,97	11,79
<i>Bartsia laticrenata</i>	25	25,92	12,10	33,60	19,35	25,24	9,22	26,16	10,30	22,56	9,72	22,96	7,52	24,57	27,57
<i>Gentiana sedifolia</i>	25	17,72	5,14	20,60	4,71	17,56	4,51	19,56	11,07	17,60	5,67	20,16	8,33	17,63	20,11
<i>Geranium humboldtii</i>	25	19,32	3,76	19,40	8,29	17,24	3,43	32,80	39,42	20,20	5,99	20,16	7,17	18,92	24,12
<i>Geranium maniculatum</i>	25	11,88	3,54	10,60	4,10	12,36	3,11	14,04	3,32	13,60	3,85	16,80	4,71	12,61	13,81
<i>Hypochaeris sessiliflora</i>	25	15,76	4,61	20,88	5,08	14,72	4,36	16,68	4,33	14,28	5,55	15,52	5,21	14,92	17,69
<i>Lupinus microphyllus</i>	25	16,96	4,58	16,60	4,69	13,72	2,91	19,04	5,74	16,52	4,64	14,76	3,81	15,73	16,80
<i>Oritrophium limnophyllum</i>	25	17,68	5,57	19,84	5,54	16,56	6,46	20,20	4,53	16,24	5,83	18,92	3,90	16,83	19,65
<i>Pernettya prostrata</i>	25	29,20	8,64	26,56	9,93	29,40	13,11	30,84	7,74	20,64	6,06	29,40	11,25	26,41	28,93
<i>Plantago rigida</i>	25	13,72	3,76	11,04	3,41	12,36	2,23	13,04	3,34	11,40	2,58	15,60	4,14	12,49	13,23
<i>Werneria nubigena</i>	25	80,12	21,39	58,96	16,73	75,76	12,27	83,64	18,27	64,12	17,21	69,28	18,86	73,33	70,63
Comunidad	325	22,28	19,23	21,95	19,42	21,76	20,63	24,37	22,55	20,02	14,89	22,01	16,33	21,35	22,78

N, número de individuos medidos; \bar{x} , media; σ , variación estándar; Comunidad, valores de la media y la desviación estándar de toda la comunidad, en tratamientos y controles, por día de muestreo.

Tabla 12. ANOVA factorial 3x2 ortogonal del SLA. Modelo de análisis aplicado al SLA (área específica de la hoja).

Especie	Factores de variación			Tukey Día			Tukey tratamiento	
	Día	Tratamiento	Interacción	18	148	279	CON	WAR
<i>Azorella aretioides</i>	2,01e-03**	0,46	0,34	b	a	ab	a	a
<i>Baccharis caespitosa</i>	0,01*	0,46	0,25	a	ab	b	a	a
<i>Baccharis caespitosa</i> var. <i>alpina</i>	0,06	0,5	0,6	a	a	a	a	a
<i>Bartsia laticrenata</i>	0,11	0,5	0,49	a	b	b	a	a
<i>Gentiana sedifolia</i>	4,98e-03**	0,82	0,19	a	a	b	a	a
<i>Geranium humboldtii</i>	1,29e-03**	0,41	0,76	a	ab	b	a	a
<i>Geranium maniculatum</i>	2,31e-03**	0,18	0,06	a	ab	b	a	a
<i>Hypochaeris sessiliflora</i>	0,27	0,02*	0,23	a	a	a	a	a
<i>Lupinus microphyllus</i>	1,64e-04**	0,04*	0,13	a	a	b	a	a
<i>Oritrophium limnophyllum</i>	0,5	0,79	0,28	a	a	a	a	a
<i>Pernettya prostrata</i>	0,43	0,02*	0,72	a	a	a	a	b
<i>Plantago rigida</i>	1,02e-08**	0,03*	0,98	a	b	b	a	b
<i>Werneria nubigena</i>	4,09e-03**	0,3	0,94	a	a	b	a	a
Comunidad	0,09	0,06	0,07	a	a	a	a	a

Día, significancia de la variación por día de muestreo; Tratamiento, significancia de la variación entre el tratamiento y el control, Interacción, significancia de la interacción de ambos factores; a, ab, b; grupos establecidos por la prueba de Tukey ($\alpha = 0,05$); *, resultado significativo ($p < 0,05$); **, resultado altamente significativo ($p < 0,01$).

Tabla 13. ANOVA factorial 3x2 ortogonal del L_{th} . Modelo de análisis aplicado al L_{th} (grosor de la hoja).

Especie	Factores de variación			Tukey Día			Tukey tratamiento	
	Día	Tratamiento	Interacción	18	148	279	CON	WAR
<i>Azorella aretioides</i>	2e-16**	0.39	2.55e-03**	a	b	b	a	a
<i>Baccharis caespitosa</i>	0.02*	0.09	0.83	a	ab	b	a	a
<i>Baccharis caespitosa</i> var. <i>alpina</i>	1.98e-03**	4.06e-03**	0.75	a	ab	b	a	b
<i>Bartsia laticrenata</i>	7.37e-04**	0.01*	0.36	a	a	b	a	b
<i>Gentiana sedifolia</i>	0.59	0.5	0.27	a	a	a	a	a
<i>Geranium humboldtii</i>	2.57e-09**	4.50e-04**	2.57e-08**	a	b	b	a	b
<i>Geranium maniculatum</i>	0.24	0.64	0.54	a	a	a	a	a
<i>Hypochaeris sessiliflora</i>	0.38	0.4	0.02*	a	a	a	a	a
<i>Lupinus microphyllus</i>	2.38e-05**	0.82	0.55	a	a	b	a	a
<i>Oritrophium limnophyllum</i>	0.28	0.06	0.28	a	a	a	a	a
<i>Pernettya prostrata</i>	8.63e-05**	0.21	0.38	a	b	b	a	a
<i>Plantago rigida</i>	0.01*	6.40e-04**	0.21	a	ab	b	a	b
<i>Werneria nubigena</i>	1.26e-07**	0.66	0.49	a	b	b	a	a
Comunidad	6.24e-04**	0.39	0.45	ab	b	a	a	a

Día, significancia de la variación por día de muestreo; Tratamiento, significancia de la variación entre el tratamiento y el control, Interacción, significancia de la interacción de ambos factores; a, ab, b; grupos establecidos por la prueba de Tukey ($\alpha = 0,05$); *, resultado significativo ($p < 0,05$); **, resultado altamente significativo ($p < 0,01$).

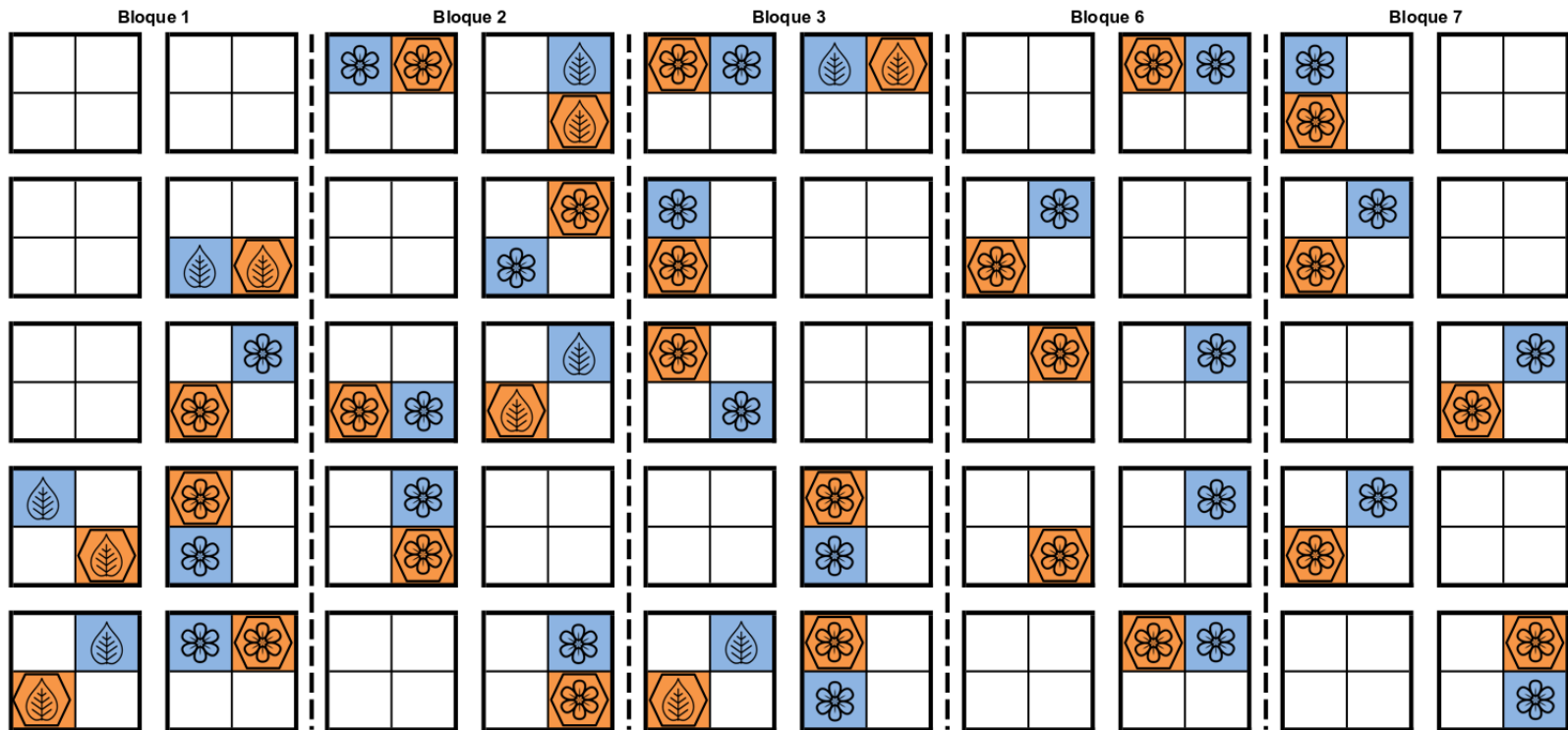
Tabla 14. ANOVA factorial 3x2 ortogonal del H_{max} . Modelo de análisis aplicado a la H_{max} (altura de la planta).

Especie	Factores de variación			Tukey Día			Tukey tratamiento	
	Día	Tratamiento	Interacción	18	148	279	CON	WAR
<i>Azorella aretioides</i>	1,35e-03**	0,19	0,02*	b	ab	a	a	a
<i>Baccharis caespitosa</i>	2,68e-04**	0,02*	0,36	a	ab	b	a	b
<i>Baccharis caespitosa</i> var. <i>alpina</i>	0,43	0,75	0,21	a	a	a	a	a
<i>Bartsia laticrenata</i>	0,02*	0,13	0,24	a	ab	b	a	a
<i>Gentiana sedifolia</i>	0,91	0,03*	0,95	a	a	a	a	b
<i>Geranium humboldtii</i>	0,2	0,06	0,03*	a	a	a	a	b
<i>Geranium maniculatum</i>	4,19e-06**	0,06	0,01*	a	b	c	a	a
<i>Hypochaeris sessiliflora</i>	1,63e-03**	6,61e-04**	0,11	a	b	b	a	b
<i>Lupinus microphyllus</i>	0,44	0,15	2,58e-04**	a	a	a	a	a
<i>Oritrophium limnophyllum</i>	0,53	1,58e-03**	0,78	a	a	a	a	b
<i>Pernettya prostrata</i>	0,03*	0,12	0,01*	a	ab	b	a	a
<i>Plantago rigida</i>	0,22	0,18	4,19e-06**	a	a	a	a	a
<i>Werneria nubigena</i>	6,62e-05**	0,35	6,62e-05**	a	b	b	a	a
Comunidad	0,15	0,10	0,34	a	a	a	a	a

DOY, significancia de la variación por día de muestreo; Tratamiento, significancia de la variación entre el tratamiento y el control, Interacción, significancia de la interacción de ambos factores; a, ab, b, c; grupos establecidos por la prueba de Tukey ($\alpha = 0,05$); *, resultado significativo ($p < 0,05$); **, resultado altamente significativo ($p < 0,01$).

11. ANEXOS

Anexo 1. Esquema de los bloques experimentales. El gráfico muestra la distribución de las unidades experimentales en el sitio de estudio. En rojo se muestran los cuadrantes con cámaras de calentamiento y en azul los controles. Las flores indican los cuadrantes de fenología (instalados en el 2013), y las hojas los cuadrantes de morfología (instalados al inicio de este estudio).



Anexo 2. Registro fenológico de *Azorella aretioides*. Valores de las estructuras reproductivas contadas en cada muestreo, durante el año de estudio.

	DOY	Botones			Flores masculinas			Flores femeninas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CONTROL	18	13	7,23	4,51	11	6,09	6,89	16	15,31	13,80	8	9,38	6,30	16	13,81	15,22
	38	11	4,55	3,05	10	2,70	1,16	12	14,42	22,27	5	12,80	13,05	9	18,11	14,90
	61	13	6,23	3,11	13	5,54	2,99	16	14,13	16,85	4	9,25	5,19	10	27,20	31,74
	88	11	8,64	5,80	12	5,92	3,65	15	19,47	16,03	8	13,25	7,03	9	21,22	19,10
	102	6	4,67	2,50	12	7,58	4,03	14	15,79	11,43	5	8,80	3,49	6	34,17	21,40
	124	9	6,22	4,35	12	6,50	3,94	14	21,71	14,67	2	9,50	7,78	12	18,50	23,18
	148	10	4,50	2,22	15	8,13	4,58	15	15,73	12,38	2	4,50	4,95	13	18,69	23,11
	158	9	11,11	6,07	14	6,43	5,53	13	16,15	14,50	--	--	--	8	14,13	9,89
	175	10	8,40	8,58	14	6,79	7,82	12	25,92	31,69	3	6,33	8,39	10	24,00	33,92
	196	9	7,33	5,77	15	7,47	6,94	15	24,13	25,75	5	9,20	6,10	10	17,30	25,73
	218	4	4,00	3,37	10	5,20	3,94	15	17,80	13,57	5	4,80	4,21	7	18,57	17,42
	244	13	5,00	3,06	15	3,73	2,69	15	19,27	13,88	5	10,60	14,42	8	23,00	27,00
	259	12	7,83	5,27	14	6,71	6,29	17	23,35	29,07	4	9,00	4,40	7	20,86	19,04
	279	12	8,08	5,78	17	6,24	5,62	19	21,58	22,37	8	8,00	10,52	6	17,50	14,90
	300	15	8,80	5,54	17	6,65	5,06	16	31,88	21,40	6	10,50	7,26	10	15,90	19,30
	313	15	7,87	4,72	16	5,75	5,09	16	27,19	17,22	10	14,60	14,28	8	16,13	12,11
	342	3	5,00	3,61	3	8,67	2,52	4	16,25	3,59	11	14,00	13,96	9	14,33	11,19
361	11	7,82	8,77	11	5,09	5,92	14	13,36	8,90	3	10,33	0,58	14	12,29	12,54	
CALENTAMIENTO	18	11	7,36	5,30	15	7,07	5,06	16	17,56	15,76	--	--	--	4	6,50	6,81
	38	10	3,20	1,62	10	4,20	2,70	15	14,27	9,79	1	4,00	--	4	6,25	5,12
	61	8	7,00	4,07	16	5,31	4,63	15	22,80	21,45	2	8,00	8,49	8	4,38	5,21
	88	9	6,56	5,25	15	7,20	5,65	17	18,47	15,24	3	6,33	2,31	4	8,25	4,79
	102	8	6,25	4,71	12	6,25	4,47	15	13,60	11,10	2	7,00	1,41	1	9,00	--
	124	7	5,29	3,90	12	8,83	8,09	14	16,00	15,37	1	39,00	--	2	5,50	0,71
	148	5	7,20	4,15	14	8,79	5,01	14	22,36	20,41	--	--	--	5	3,80	2,17
	158	8	6,88	5,57	8	4,63	3,16	11	19,73	15,05	1	6,00	--	3	4,00	4,36
	175	9	4,67	5,63	15	5,87	5,15	16	13,13	14,67	2	2,50	2,12	1	2,00	--
	196	10	5,70	3,86	13	5,92	6,34	14	17,93	14,66	2	17,00	22,63	4	3,50	3,70
	218	9	3,67	1,94	9	3,67	1,73	13	13,69	10,88	2	12,00	8,49	5	4,00	3,94
	244	10	6,80	3,97	13	7,46	5,98	13	17,31	14,07	4	7,00	3,92	3	5,67	1,15
	259	10	9,50	4,72	15	8,60	6,88	16	21,63	19,77	4	13,50	12,82	4	4,25	0,96
	279	11	5,27	3,85	17	8,06	7,40	18	24,39	20,62	3	6,00	0,00	4	4,00	2,45
	300	13	9,54	5,53	18	9,44	7,96	19	30,58	25,14	1	18,00	--	5	6,40	4,83
	313	15	10,00	7,39	16	9,75	6,99	18	29,44	24,31	5	5,60	3,78	3	5,00	6,93
	342	3	5,67	3,06	5	5,80	5,85	6	17,67	12,14	4	5,25	4,72	4	7,25	7,23
361	11	7,00	5,55	13	6,08	5,69	15	23,60	22,55	--	--	--	2	12,50	4,95	

DOY, día del año; N, número de U.E. en las que se hallaba presente la estructura reproductiva indicada; \bar{x} , valor medio; σ , desviación estándar; --, sin datos.

Anexo 3. Registro fenológico de *Baccharis caespitosa*. Valores de las estructuras reproductivas contadas en cada muestreo, durante el año de estudio.

	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CONTROL	18	5,00	18,80	27,33	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	38	8,00	20,13	28,94	2,00	17,50	23,33	--	--	--	--	--	--
	61	19,00	28,53	50,18	6,00	2,17	1,47	--	--	--	--	--	--
	88	17,00	34,76	60,48	15,00	8,07	8,64	5,00	16,20	30,65	--	--	--
	102	14,00	33,14	76,83	16,00	9,63	15,34	11,00	16,82	17,19	3,00	3,33	3,21
	124	16,00	11,63	14,80	13,00	24,08	37,83	10,00	16,40	13,55	--	--	--
	148	13,00	9,54	8,26	16,00	23,25	46,73	9,00	9,67	9,51	1,00	46,00	--
	158	21,00	31,24	30,18	20,00	17,65	43,08	--	--	--	1,00	2,00	--
	175	22,00	31,00	28,75	19,00	15,74	24,49	8,00	5,50	7,03	4,00	27,75	42,68
	196	18,00	12,56	11,35	19,00	31,42	39,33	9,00	8,11	4,59	7,00	22,29	41,98
	218	7,00	6,29	4,64	15,00	14,73	17,08	6,00	10,67	8,48	2,00	22,50	27,58
	244	8,00	2,13	1,13	13,00	17,92	17,40	12,00	13,33	17,35	4,00	1,00	0,00
	259	3,00	1,67	0,58	13,00	5,23	3,94	10,00	7,40	7,85	6,00	8,83	15,51
	279	--	--	--	15,00	18,20	15,71	11,00	10,18	13,80	1,00	5,00	--
	300	2,00	1,00	0,00	15,00	26,33	29,55	8,00	8,63	8,81	5,00	3,20	2,39
	313	2,00	41,00	56,57	9,00	18,44	10,30	6,00	7,17	6,65	3,00	3,00	1,73
342	2,00	41,00	56,57	6,00	17,17	10,25	5,00	7,60	7,13	3,00	3,00	1,73	
361	2,00	10,50	10,61	--	--	--	3,00	5,00	1,73	--	--	--	
	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CALENTAMIENTO	18	3,00	6,00	6,24	--	--	--	1,00	2,00	--	--	--	--
	38	11,00	9,82	9,87	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	61	13,00	30,54	21,07	4,00	3,25	2,63	1,00	15,00	--	1,00	1,00	--
	88	17,00	19,82	22,94	9,00	13,11	14,30	2,00	19,00	25,46	1,00	1,00	--
	102	15,00	18,80	20,68	11,00	12,00	9,98	6,00	14,83	8,77	1,00	1,00	--
	124	10,00	16,10	17,62	15,00	17,87	17,38	8,00	12,00	9,20	--	--	--
	148	6,00	8,17	7,94	16,00	11,13	10,97	11,00	12,64	10,41	1,00	6,00	--
	158	17,00	15,18	14,81	17,00	10,06	10,38	1,00	15,00	--	2,00	28,50	23,33
	175	19,00	13,53	19,95	15,00	9,87	9,03	7,00	9,71	6,40	5,00	16,40	18,92
	196	12,00	8,00	12,53	13,00	11,23	14,19	8,00	7,75	5,75	6,00	9,50	15,08
	218	8,00	3,00	3,34	12,00	10,50	16,66	8,00	8,50	7,07	2,00	5,50	0,71
	244	4,00	1,75	0,50	11,00	5,82	6,00	9,00	3,89	3,37	7,00	4,00	3,37
	259	3,00	3,00	2,00	11,00	3,18	2,82	7,00	4,86	4,71	4,00	4,50	3,87
	279	1,00	3,00	--	8,00	18,50	32,88	5,00	5,20	4,02	--	--	--
	300	--	--	--	8,00	18,88	28,75	4,00	4,50	1,73	3,00	2,33	2,31
	313	1,00	27,00	--	4,00	27,50	45,77	3,00	1,67	1,15	3,00	5,33	4,16
342	1,00	27,00	--	3,00	33,67	53,98	3,00	1,67	1,15	3,00	3,33	1,15	
361	2,00	6,00	5,66	1,00	1,00	--	1,00	5,00	--	--	--	--	

DOY, día del año; N, número de U.E. en las que se hallaba presente la estructura reproductiva indicada; \bar{x} , valor medio; σ , desviación estándar; --, sin datos.

Anexo 4. Registro fenológico de *Baccharis caespitosa* var. *alpina*. Valores de las estructuras reproductivas contadas en cada muestreo, durante el año de estudio.

	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CONTROL	18	5,00	10,40	6,43	3,00	7,67	3,21	--	--	--	--	--	--
	38	5,00	6,60	3,91	5,00	9,40	5,94	1,00	2,00	--	--	--	--
	61	4,00	4,50	2,65	5,00	11,80	11,21	2,00	4,50	4,95	--	--	--
	88	4,00	4,00	3,46	7,00	6,14	5,84	1,00	6,00	--	--	--	--
	102	2,00	2,50	0,71	7,00	4,14	4,85	1,00	6,00	--	1,00	17,00	--
	124	3,00	7,00	10,39	3,00	5,00	6,08	2,00	7,00	4,24	--	--	--
	148	6,00	4,83	7,03	5,00	2,60	2,07	2,00	3,00	1,41	--	--	--
	158	3,00	2,67	2,08	3,00	8,33	5,03	--	--	--	6,00	2,67	1,51
	175	3,00	2,00	1,73	1,00	2,00	--	4,00	4,50	3,11	6,00	4,83	3,66
	196	2,00	4,50	3,54	2,00	3,50	2,12	4,00	1,00	0,00	7,00	3,14	1,07
	218	1,00	2,00	--	1,00	7,00	--	1,00	1,00	--	2,00	2,00	1,41
	244	--	--	--	3,00	3,33	0,58	--	--	--	2,00	4,00	2,83
	259	2,00	1,00	0,00	3,00	2,67	2,89	--	--	--	1,00	1,00	--
	279	2,00	6,00	2,83	3,00	2,67	2,89	1,00	3,00	--	--	--	--
	300	5,00	9,80	6,30	--	--	--	--	--	--	2,00	1,50	0,71
	313	5,00	10,80	6,14	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--
342	4,00	13,75	4,72	2,00	2,50	2,12	--	--	--	--	--	--	
361	4,00	15,00	5,60	1,00	9,00	--	--	--	--	--	--	--	
	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CALENTAMIENTO	18	3,00	7,67	4,73	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--
	38	4,00	4,75	4,27	3,00	3,00	1,73	--	--	--	--	--	--
	61	1,00	7,00	--	3,00	4,00	1,73	3,00	2,00	1,00	--	--	--
	88	1,00	4,00	--	2,00	5,50	0,71	3,00	3,33	2,31	1,00	2,00	--
	102	1,00	2,00	--	2,00	4,50	0,71	3,00	3,67	2,52	--	--	--
	124	1,00	2,00	--	2,00	3,00	1,41	4,00	2,00	1,41	1,00	6,00	--
	148	2,00	3,00	0,00	--	--	--	3,00	4,33	3,06	1,00	2,00	--
	158	2,00	3,00	1,41	1,00	8,00	--	1,00	1,00	--	2,00	2,00	1,41
	175	2,00	1,50	0,71	1,00	1,00	--	1,00	6,00	--	1,00	5,00	--
	196	2,00	4,00	4,24	1,00	1,00	--	1,00	5,00	--	1,00	1,00	--
	218	--	--	--	1,00	2,00	--	2,00	2,50	0,71	1,00	3,00	--
	244	--	--	--	1,00	2,00	--	--	--	--	--	--	--
	259	--	--	--	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--
	279	--	--	--	1,00	1,00	--	--	--	--	1,00	1,00	--
	300	2,00	4,50	0,71	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--
	313	3,00	2,67	2,89	--	--	--	--	--	--	--	--	--
342	4,00	4,25	2,36	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
361	3,00	6,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--	--	--	

DOY, día del año; N, número de U.E. en las que se hallaba presente la estructura reproductiva indicada; \bar{x} , valor medio; σ , desviación estándar; --, sin datos.

Anexo 5. Registro fenológico de *Bartsia laticrenata*. Valores de las estructuras reproductivas contadas en cada muestreo, durante el año de estudio.

	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CONTROL	18	3,00	1,67	0,58	5,00	3,20	2,17	1,00	5,00	--	1,00	2,00	--
	38	4,00	2,75	2,22	9,00	3,56	3,28	2,00	4,00	2,83	1,00	2,00	--
	61	--	--	--	8,00	6,75	3,62	2,00	2,00	1,41	--	--	--
	88	2,00	1,50	0,71	11,00	6,64	4,80	7,00	5,86	4,45	1,00	1,00	--
	102	--	--	--	10,00	6,40	6,06	9,00	5,11	2,80	2,00	1,00	0,00
	124	1,00	1,00	--	10,00	4,60	2,84	5,00	5,00	3,74	7,00	4,86	2,12
	148	3,00	2,33	1,15	8,00	8,38	4,69	5,00	5,60	3,78	3,00	3,67	2,08
	158	3,00	5,67	4,62	7,00	9,71	7,87	--	--	--	--	--	--
	175	5,00	4,00	2,35	6,00	17,83	10,17	1,00	7,00	--	1,00	2,00	--
	196	1,00	14,00	--	7,00	10,14	12,46	5,00	9,80	6,02	--	--	--
	218	2,00	2,50	0,71	6,00	8,83	4,12	3,00	6,33	3,21	--	--	--
	244	--	--	--	7,00	6,86	4,06	3,00	10,00	12,29	1,00	7,00	--
	259	1,00	1,00	--	4,00	3,25	1,71	4,00	5,00	2,16	2,00	7,50	4,95
	279	2,00	1,00	0,00	6,00	3,33	1,51	4,00	4,25	1,50	2,00	7,00	5,66
	300	3,00	2,67	1,53	4,00	2,50	2,38	2,00	5,50	3,54	3,00	3,00	2,65
	313	6,00	2,50	1,05	3,00	4,33	3,21	3,00	4,33	2,08	2,00	4,00	2,83
	342	--	--	--	3,00	6,33	2,52	4,00	4,25	1,71	--	--	--
361	1,00	2,00	--	5,00	4,00	3,24	5,00	4,20	1,92	--	--	--	
	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CALENTAMIENTO	18	3,00	3,33	2,31	9,00	15,56	20,34	4,00	8,75	8,42	4,00	4,25	2,75
	38	4,00	5,50	2,38	12,00	16,50	17,15	10,00	11,40	14,32	2,00	7,50	2,12
	61	1,00	13,00	--	11,00	27,36	29,59	8,00	12,63	12,76	2,00	16,50	17,68
	88	--	--	--	13,00	22,38	25,52	9,00	17,00	17,23	4,00	13,50	12,40
	102	--	--	--	14,00	13,36	13,02	9,00	13,89	15,81	4,00	9,00	8,49
	124	4,00	3,00	0,82	15,00	13,13	10,91	12,00	7,67	7,90	7,00	10,71	7,32
	148	1,00	3,00	--	13,00	20,62	18,10	9,00	10,56	10,05	6,00	7,83	5,91
	158	3,00	7,00	6,00	3,00	6,33	4,51	--	--	--	--	--	--
	175	1,00	4,00	--	6,00	7,00	4,47	--	--	--	--	--	--
	196	2,00	1,50	0,71	6,00	5,33	3,67	2,00	4,50	3,54	--	--	--
	218	--	--	--	6,00	6,17	3,54	2,00	13,00	11,31	1,00	34,00	--
	244	1,00	3,00	--	8,00	4,50	2,98	4,00	5,25	3,86	1,00	3,00	--
	259	6,00	2,83	2,64	7,00	4,86	4,71	5,00	4,60	4,83	--	--	--
	279	5,00	2,00	2,24	7,00	6,00	7,21	4,00	1,75	0,50	1,00	4,00	--
	300	9,00	3,89	3,18	8,00	5,00	3,30	3,00	3,00	1,73	1,00	1,00	--
	313	7,00	2,14	1,68	9,00	4,22	2,44	2,00	3,00	1,41	--	--	--
	342	1,00	2,00	--	--	--	--	4,00	3,75	1,26	--	--	--
361	1,00	7,00	--	6,00	9,33	14,65	3,00	6,67	2,89	1,00	3,00	--	

DOY, día del año; N, número de U.E. en las que se hallaba presente la estructura reproductiva indicada; \bar{x} , valor medio; σ , desviación estándar; --, sin datos.

Anexo 6. Registro fenológico de *Gentiana sedifolia*. Valores de las estructuras reproductivas contadas en cada muestreo, durante el año de estudio.

	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CONTROL	18	1,00	1,00	--	12,00	2,83	1,95	1,00	2,00	--	--	--	--
	38	5,00	1,80	0,84	8,00	1,13	0,35	1,00	1,00	--	--	--	--
	61	5,00	2,20	1,30	7,00	1,57	1,13	--	--	--	--	--	--
	88	6,00	1,33	0,82	6,00	3,17	1,17	1,00	1,00	--	1,00	1,00	--
	102	5,00	2,00	1,73	12,00	2,33	1,78	3,00	1,33	0,58	--	--	--
	124	8,00	2,50	1,07	10,00	3,10	2,60	2,00	1,00	0,00	--	--	--
	148	2,00	3,00	0,00	10,00	3,70	2,87	1,00	3,00	--	--	--	--
	158	11,00	3,36	3,20	7,00	1,29	0,76	--	--	--	--	--	--
	175	12,00	2,67	1,67	8,00	1,75	1,49	--	--	--	--	--	--
	196	12,00	2,83	2,17	9,00	3,78	2,49	--	--	--	--	--	--
	218	15,00	3,33	2,92	15,00	2,73	1,71	--	--	--	--	--	--
	244	9,00	3,78	2,77	14,00	3,86	2,68	--	--	--	--	--	--
	259	13,00	3,54	3,60	10,00	3,80	3,43	--	--	--	--	--	--
	279	8,00	2,38	1,60	16,00	4,38	3,93	--	--	--	--	--	--
	300	12,00	3,50	2,68	15,00	4,27	3,20	--	--	--	1,00	1,00	--
	313	10,00	2,00	1,05	15,00	4,27	2,71	2,00	1,50	0,71	1,00	1,00	--
342	1,00	2,00	--	4,00	4,25	3,95	1,00	1,00	--	--	--	--	
361	4,00	1,25	0,50	13,00	2,23	1,69	1,00	1,00	--	2,00	2,50	0,71	
	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CALENTAMIENTO	18	1,00	1,00	--	8,00	2,50	1,51	1,00	1,00	--	--	--	--
	38	4,00	1,75	0,96	8,00	1,63	0,74	--	--	--	--	--	--
	61	5,00	2,20	1,30	7,00	1,43	0,79	2,00	1,00	0,00	--	--	--
	88	5,00	2,40	1,52	9,00	2,11	1,17	1,00	1,00	--	--	--	--
	102	2,00	2,00	1,41	10,00	2,20	1,03	1,00	1,00	--	--	--	--
	124	5,00	1,20	0,45	9,00	2,89	2,20	--	--	--	--	--	--
	148	4,00	1,25	0,50	11,00	2,00	1,55	1,00	4,00	--	--	--	--
	158	5,00	1,40	0,55	4,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--
	175	5,00	1,80	1,10	5,00	1,80	1,30	--	--	--	--	--	--
	196	2,00	4,00	2,83	6,00	1,67	1,63	--	--	--	--	--	--
	218	6,00	2,50	2,35	7,00	1,71	1,11	1,00	21,00	--	--	--	--
	244	7,00	2,71	2,75	11,00	2,82	2,23	--	--	--	--	--	--
	259	6,00	4,00	3,29	8,00	3,75	2,49	1,00	1,00	--	--	--	--
	279	4,00	1,75	0,96	9,00	4,00	5,12	--	--	--	--	--	--
	300	5,00	2,00	1,73	10,00	2,70	2,11	--	--	--	--	--	--
	313	4,00	1,75	1,50	11,00	2,18	1,47	--	--	--	--	--	--
342	2,00	1,50	0,71	3,00	2,67	2,89	--	--	--	--	--	--	
361	3,00	1,00	0,00	6,00	2,67	3,20	--	--	--	--	--	--	

DOY, día del año; N, número de U.E. en las que se hallaba presente la estructura reproductiva indicada; \bar{x} , valor medio; σ , desviación estándar; --, sin datos.

Anexo 7. Registro fenológico de *Geranium humboldtii*. Valores de las estructuras reproductivas contadas en cada muestreo, durante el año de estudio.

	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CONTROL	18	--	--	--	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--
	38	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	61	1,00	2,00	--	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--
	88	1,00	1,00	--	9,00	2,33	1,87	--	--	--	--	--	--
	102	1,00	1,00	--	8,00	2,38	1,85	--	--	--	--	--	--
	124	4,00	1,25	0,50	13,00	3,54	2,26	4,00	1,50	0,58	1,00	3,00	--
	148	2,00	1,50	0,71	11,00	4,91	4,48	--	--	--	--	--	--
	158	--	--	--	6,00	2,33	2,34	3,00	2,00	0,00	--	--	--
	175	3,00	2,67	1,15	4,00	2,25	2,50	1,00	1,00	--	1,00	3,00	--
	196	--	--	--	6,00	2,50	1,52	1,00	1,00	--	1,00	2,00	--
	218	--	--	--	3,00	1,33	0,58	1,00	1,00	--	--	--	--
	244	--	--	--	2,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--
	259	--	--	--	3,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--
	279	--	--	--	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--
	300	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	313	1,00	1,00	--	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--
342	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
361	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CALENTAMIENTO	18	--	--	--	2,00	2,50	2,12	--	--	--	--	--	--
	38	--	--	--	5,00	1,60	0,89	--	--	--	--	--	--
	61	2,00	4,00	1,41	6,00	3,50	2,81	1,00	1,00	--	--	--	--
	88	--	--	--	6,00	3,17	1,72	1,00	1,00	--	--	--	--
	102	1,00	1,00	--	11,00	2,91	2,26	2,00	1,00	0,00	--	--	--
	124	2,00	4,00	1,41	10,00	2,50	2,27	2,00	2,50	0,71	--	--	--
	148	2,00	1,50	0,71	8,00	3,25	3,49	1,00	2,00	--	--	--	--
	158	--	--	--	5,00	1,60	1,34	1,00	1,00	--	--	--	--
	175	1,00	1,00	--	6,00	2,83	1,83	1,00	1,00	--	--	--	--
	196	1,00	1,00	--	9,00	3,44	3,84	3,00	1,33	0,58	1,00	2,00	--
	218	--	--	--	7,00	1,57	1,13	--	--	--	--	--	--
	244	--	--	--	3,00	1,33	0,58	1,00	2,00	--	1,00	1,00	--
	259	--	--	--	5,00	2,60	2,61	--	--	--	--	--	--
	279	--	--	--	2,00	1,50	0,71	--	--	--	--	--	--
	300	--	--	--	2,00	1,50	0,71	--	--	--	--	--	--
	313	1,00	1,00	--	3,00	1,33	0,58	--	--	--	--	--	--
342	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
361	--	--	--	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--	

DOY, día del año; N, número de U.E. en las que se hallaba presente la estructura reproductiva indicada; \bar{x} , valor medio; σ , desviación estándar; --, sin datos.

Anexo 8. Registro fenológico de *Geranium maniculatum*. Valores de las estructuras reproductivas contadas en cada muestreo, durante el año de estudio.

	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CONTROL	18	--	--	--	2,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--
	38	--	--	--	2,00	1,50	0,71	1,00	1,00	--	--	--	--
	61	--	--	--	3,00	2,00	1,00	--	--	--	--	--	--
	88	3,00	1,33	0,58	10,00	2,50	2,95	--	--	--	--	--	--
	102	2,00	1,00	0,00	8,00	1,88	1,25	--	--	--	1,00	2,00	--
	124	3,00	2,00	1,73	9,00	4,67	4,69	2,00	3,50	0,71	--	--	--
	148	3,00	3,00	2,65	16,00	6,00	5,48	3,00	1,33	0,58	--	--	--
	158	3,00	4,00	2,65	13,00	4,85	4,51	3,00	2,33	1,15	--	--	--
	175	5,00	1,20	0,45	14,00	4,21	3,85	6,00	1,67	0,82	--	--	--
	196	2,00	1,00	0,00	15,00	3,40	2,32	7,00	2,00	1,41	1,00	1,00	--
	218	1,00	1,00	--	8,00	1,75	1,16	5,00	2,00	1,22	--	--	--
	244	--	--	--	8,00	1,63	0,74	2,00	3,00	1,41	--	--	--
	259	1,00	1,00	--	7,00	3,29	2,69	1,00	2,00	--	--	--	--
	279	2,00	2,00	0,00	6,00	1,83	0,98	2,00	1,50	0,71	--	--	--
	300	1,00	1,00	--	8,00	1,25	0,46	4,00	1,00	0,00	--	--	--
	313	3,00	1,33	0,58	3,00	2,67	1,53	2,00	1,00	0,00	--	--	--
342	3,00	1,33	0,58	3,00	2,67	1,53	1,00	1,00	--	1,00	1,00	--	
361	--	--	--	4,00	1,25	0,50	--	--	--	--	--	--	
	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CALENTAMIENTO	18	--	--	--	5,00	2,40	2,61	1,00	1,00	--	--	--	--
	38	--	--	--	2,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--
	61	1,00	1,00	--	2,00	4,50	4,95	1,00	5,00	--	--	--	--
	88	1,00	2,00	--	11,00	3,00	4,17	1,00	2,00	--	--	--	--
	102	--	--	--	10,00	2,90	4,65	--	--	--	--	--	--
	124	5,00	4,20	4,97	10,00	5,00	7,24	4,00	1,00	0,00	--	--	--
	148	2,00	2,50	2,12	17,00	4,12	4,96	4,00	2,50	1,91	--	--	--
	158	2,00	2,00	1,41	13,00	3,77	3,32	3,00	1,33	0,58	1,00	4,00	--
	175	3,00	1,33	0,58	15,00	4,60	4,31	5,00	1,40	0,55	1,00	3,00	--
	196	1,00	1,00	--	18,00	3,33	2,87	5,00	2,20	1,10	--	--	--
	218	--	--	--	8,00	3,00	2,39	2,00	2,00	0,00	--	--	--
	244	1,00	1,00	--	4,00	3,50	2,65	3,00	3,33	3,21	--	--	--
	259	--	--	--	11,00	1,27	0,47	5,00	1,20	0,45	1,00	1,00	--
	279	2,00	1,50	0,71	6,00	2,67	2,25	1,00	1,00	--	--	--	--
	300	2,00	1,00	0,00	7,00	2,43	1,51	4,00	1,75	1,50	--	--	--
	313	1,00	1,00	--	4,00	1,50	0,58	3,00	2,33	1,53	--	--	--
342	1,00	1,00	--	5,00	1,20	0,45	3,00	2,00	1,73	--	--	--	
361	--	--	--	1,00	1,00	--	1,00	2,00	--	--	--	--	

DOY, día del año; N, número de U.E. en las que se hallaba presente la estructura reproductiva indicada; \bar{x} , valor medio; σ , desviación estándar; --, sin datos.

Anexo 9. Registro fenológico de *Hypochaeris sessiliflora*. Valores de las estructuras reproductivas contadas en cada muestreo, durante el año de estudio.

	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CONTROL	18	1,00	1,00	--	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--
	38	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	61	3,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	88	6,00	3,50	2,43	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--
	102	11,00	2,45	1,69	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--
	124	12,00	3,17	3,27	3,00	1,67	0,58	1,00	1,00	--	--	--	--
	148	12,00	3,17	2,04	7,00	3,71	2,14	--	--	--	--	--	--
	158	10,00	3,20	1,99	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	175	13,00	2,92	1,93	4,00	1,50	1,00	--	--	--	--	--	--
	196	14,00	4,00	4,04	8,00	1,63	0,92	--	--	--	--	--	--
	218	10,00	2,30	2,00	6,00	1,83	1,33	1,00	1,00	--	--	--	--
	244	6,00	2,67	1,37	8,00	1,13	0,35	1,00	1,00	--	--	--	--
	259	4,00	1,00	0,00	3,00	1,00	0,00	1,00	1,00	--	--	--	--
	279	3,00	1,33	0,58	2,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--
	300	1,00	1,00	--	--	--	--	1,00	1,00	--	--	--	--
	313	--	--	--	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--
342	--	--	--	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--	
361	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CALENTAMIENTO	18	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	38	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	61	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	88	5,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	102	7,00	1,29	0,49	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	124	10,00	2,00	0,94	5,00	1,40	0,55	--	--	--	--	--	--
	148	10,00	1,60	0,97	12,00	5,08	11,67	--	--	--	--	--	--
	158	5,00	3,40	2,30	3,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--
	175	10,00	2,10	1,29	7,00	2,43	2,30	--	--	--	--	--	--
	196	7,00	3,29	2,75	7,00	1,71	0,95	--	--	--	--	--	--
	218	4,00	1,50	1,00	5,00	1,60	0,55	1,00	3,00	--	1,00	1,00	--
	244	2,00	1,50	0,71	7,00	1,14	0,38	--	--	--	--	--	--
	259	--	--	--	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--
	279	--	--	--	2,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--
	300	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	313	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1,00	1,00
342	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1,00	1,00	--
361	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

DOY, día del año; N, número de U.E. en las que se hallaba presente la estructura reproductiva indicada; \bar{x} , valor medio; σ , desviación estándar; --, sin datos.

Anexo 10. Registro fenológico de *Lupinus microphyllus*. Valores de las estructuras reproductivas contadas en cada muestreo, durante el año de estudio.

DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros			
	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	
CONTROL	18	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
	38	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
	61	1,00	4,00	--	1,00	15,00	--	--	--	--	--	--	
	88	1,00	33,00	--	1,00	4,00	--	--	--	--	--	--	
	102	1,00	16,00	--	1,00	10,00	--	--	--	--	--	--	
	124	1,00	24,00	--	1,00	18,00	--	--	--	--	--	--	
	148	1,00	21,00	--	1,00	15,00	--	--	--	--	--	--	
	158	2,00	22,00	1,41	1,00	12,00	--	--	--	--	--	--	
	175	2,00	14,00	8,49	1,00	4,00	--	--	--	--	--	--	
	196	4,00	8,50	3,11	4,00	9,50	11,85	--	--	--	--	--	
	218	2,00	7,00	4,24	4,00	3,25	1,71	--	--	--	--	--	
	244	4,00	6,25	5,44	3,00	17,00	14,00	--	--	--	--	--	
	259	2,00	4,00	2,83	2,00	6,00	7,07	2,00	5,50	3,54	1,00	1,00	--
	279	3,00	5,33	1,53	3,00	5,33	2,08	1,00	2,00	--	--	--	--
	300	3,00	4,00	1,00	3,00	3,67	1,53	--	--	--	--	--	--
	313	2,00	4,50	2,12	2,00	4,50	0,71	--	--	--	--	--	--
342	2,00	4,50	2,12	2,00	4,50	0,71	--	--	--	--	--	--	
361	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros			
	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	
CALENTAMIENTO	18	--	--	--	1,00	7,00	--	--	--	--	--	--	
	38	2,00	9,00	5,66	2,00	3,00	0,00	--	--	--	--	--	
	61	3,00	11,67	6,35	2,00	6,50	6,36	--	--	--	--	--	
	88	5,00	12,40	7,30	4,00	10,25	5,32	--	--	--	--	--	
	102	4,00	24,00	18,24	4,00	13,50	6,45	1,00	4,00	--	--	--	
	124	3,00	14,33	10,07	5,00	16,80	16,12	1,00	15,00	--	1,00	5,00	--
	148	4,00	18,25	4,11	2,00	13,00	11,31	1,00	2,00	--	--	--	--
	158	3,00	12,00	11,27	1,00	24,00	--	1,00	12,00	--	--	--	--
	175	3,00	43,00	59,10	2,00	16,50	19,09	--	--	--	--	--	--
	196	2,00	8,00	1,41	2,00	13,50	12,02	--	--	--	--	--	--
	218	3,00	6,33	4,73	2,00	6,00	4,24	--	--	--	--	--	--
	244	4,00	9,00	4,24	3,00	12,00	8,54	--	--	--	--	--	--
	259	4,00	14,75	11,62	4,00	16,50	18,30	2,00	3,00	0,00	--	--	--
	279	1,00	5,00	--	1,00	13,00	--	--	--	--	--	--	--
	300	1,00	16,00	--	3,00	4,33	1,53	--	--	--	--	--	--
	313	2,00	9,00	8,49	2,00	10,00	2,83	1,00	1,00	--	1,00	1,00	--
342	1,00	15,00	--	1,00	12,00	--	--	--	--	--	--	--	
361	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	

DOY, día del año; N, número de U.E. en las que se hallaba presente la estructura reproductiva indicada; \bar{x} , valor medio; σ , desviación estándar; --, sin datos.

Anexo 11. Registro fenológico de *Oritrophium limnophyllum*. Valores de las estructuras reproductivas contadas en cada muestreo, durante el año de estudio.

	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CONTROL	18	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	38	--	--	--	2,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--
	61	1,00	2,00	--	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--
	88	--	--	--	6,00	1,83	0,98	1,00	1,00	--	--	--	--
	102	1,00	1,00	--	4,00	2,00	1,41	--	--	--	--	--	--
	124	7,00	1,43	0,79	6,00	2,33	1,51	1,00	2,00	--	--	--	--
	148	--	--	--	10,00	3,30	3,09	1,00	1,00	--	--	--	--
	158	8,00	1,88	1,13	2,00	2,50	2,12	--	--	--	--	--	--
	175	8,00	1,25	0,46	4,00	1,75	0,96	--	--	--	1,00	2,00	--
	196	4,00	1,75	0,96	2,00	2,50	0,71	--	--	--	--	--	--
	218	3,00	1,00	0,00	3,00	1,67	0,58	--	--	--	--	--	--
	244	--	--	--	4,00	1,25	0,50	--	--	--	--	--	--
	259	1,00	1,00	--	3,00	1,00	0,00	--	--	--	1,00	1,00	--
	279	--	--	--	2,00	1,50	0,71	--	--	--	--	--	--
	300	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
313	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
342	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
361	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CALENTAMIENTO	18	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	38	--	--	--	3,00	1,33	0,58	--	--	--	--	--	--
	61	4,00	1,00	0,00	4,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--
	88	4,00	2,50	3,00	7,00	1,29	0,49	1,00	1,00	--	1,00	2,00	--
	102	--	--	--	5,00	1,20	0,45	3,00	1,00	0,00	2,00	1,00	0,00
	124	7,00	1,14	0,38	3,00	2,33	1,53	1,00	1,00	--	1,00	1,00	--
	148	--	--	--	8,00	2,38	2,07	1,00	1,00	--	1,00	1,00	--
	158	9,00	1,67	1,00	3,00	1,00	0,00	--	--	--	2,00	1,50	0,71
	175	3,00	2,00	1,73	3,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--
	196	--	--	--	1,00	2,00	--	--	--	--	1,00	4,00	--
	218	1,00	1,00	--	5,00	1,00	0,00	1,00	1,00	--	1,00	1,00	--
	244	--	--	--	6,00	1,67	0,82	--	--	--	1,00	3,00	--
	259	--	--	--	3,00	1,33	0,58	--	--	--	2,00	1,00	0,00
	279	--	--	--	2,00	1,50	0,71	--	--	--	1,00	1,00	--
	300	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
313	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
342	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
361	2,00	2,00	1,41	--	--	--	--	--	--	--	--	--	

DOY, día del año; N, número de U.E. en las que se hallaba presente la estructura reproductiva indicada; \bar{x} , valor medio; σ , desviación estándar; --, sin datos.

Anexo 12. Registro fenológico de *Pernettya prostrata*. Valores de las estructuras reproductivas contadas en cada muestreo, durante el año de estudio.

	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CONTROL	18	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	38	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1,00	1,00	--
	61	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	88	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	102	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	124	1,00	6,00	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	148	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	158	2,00	2,00	1,41	2,00	6,50	3,54	1,00	12,00	--	--	--	--
	175	1,00	6,00	--	1,00	13,00	--	1,00	2,00	--	1,00	13,00	--
	196	2,00	1,50	0,71	2,00	3,50	0,71	2,00	13,50	17,68	1,00	4,00	--
	218	--	--	--	1,00	2,00	--	2,00	7,50	6,36	2,00	9,00	9,90
	244	--	--	--	--	--	--	1,00	13,00	--	2,00	6,00	0,00
	259	--	--	--	--	--	--	2,00	5,50	0,71	2,00	2,00	0,00
	279	--	--	--	--	--	--	2,00	3,50	0,71	2,00	7,00	2,83
	300	--	--	--	--	--	--	--	--	--	2,00	12,00	7,07
313	--	--	--	--	--	--	--	--	--	2,00	8,50	4,95	
342	--	--	--	--	--	--	--	--	--	2,00	7,50	6,36	
361	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1,00	1,00	--	
	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CALENTAMIENTO	18	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1,00	15,00	--
	38	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1,00	12,00	--
	61	--	--	--	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--
	88	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	102	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	124	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	148	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	158	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	175	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	196	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	218	--	--	--	--	--	--	1,00	16,00	--	--	--	--
	244	--	--	--	--	--	--	1,00	25,00	--	--	--	--
	259	--	--	--	--	--	--	1,00	25,00	--	--	--	--
	279	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1,00	20,00	--
	300	--	--	--	--	--	--	2,00	14,00	15,56	--	--	--
313	--	--	--	--	--	--	1,00	25,00	--	--	--	--	
342	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1,00	2,00	--	
361	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	

DOY, día del año; N, número de U.E. en las que se hallaba presente la estructura reproductiva indicada; \bar{x} , valor medio; σ , desviación estándar; --, sin datos.

Anexo 13. Registro fenológico de *Plantago rigida*. Valores de las estructuras reproductivas contadas en cada muestreo, durante el año de estudio.

	DOY	Botones			Flores masculinas			Flores femeninas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CONTROL	18	--	--	--	--	--	--	1	24,00	--	2	2,50	2,12	5	7,80	7,26
	38	--	--	--	2	1,00	--	--	--	--	5	6,60	8,79	8	19,50	12,15
	61	1	6,00	--	3	3,00	3,46	2	9,00	5,66	6	9,17	9,62	12	13,75	19,54
	88	1	14,00	--	11	7,91	6,64	7	31,29	34,47	6	37,50	27,60	10	29,10	34,16
	102	--	--	--	9	6,44	4,64	5	25,80	19,85	5	26,60	29,15	12	24,25	28,30
	124	--	--	--	6	13,00	9,53	11	22,00	12,42	5	15,80	11,99	12	24,17	14,69
	148	--	--	--	7	11,86	10,24	3	65,00	--	5	9,80	7,56	13	21,85	14,16
	158	--	--	--	9	7,11	2,71	2	51,50	70,00	4	6,50	4,80	13	11,62	7,07
	175	--	--	--	12	7,08	7,27	3	30,67	45,35	5	4,20	1,79	14	17,00	15,48
	196	--	--	--	13	10,92	10,72	1	9,00	--	4	1,50	0,58	14	5,86	6,30
	218	--	--	--	9	15,22	12,87	4	33,25	39,63	--	--	--	9	3,89	4,68
	244	--	--	--	7	6,71	4,89	4	12,50	12,61	2	3,50	3,54	7	5,29	7,09
	259	1	4,00	--	6	31,00	29,95	9	45,11	45,78	2	2,50	2,12	3	7,33	7,51
	279	1	11,00	--	10	6,70	4,30	6	35,00	29,93	1	1,00	--	6	11,00	17,12
	300	1	8,00	--	3	5,33	1,15	3	28,00	21,93	--	--	--	4	7,75	9,54
	313	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	3	1,33	0,58
	342	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1	2,00	--
	361	--	--	--	--	--	--	1	7,00	--	--	--	--	4	3,00	0,82
	DOY	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CALENTAMIENTO	18	--	--	--	--	--	--	1	7,00	--	1	13,00	--	3	15,67	16,26
	38	--	--	--	--	--	--	--	--	--	2	3,00	0,00	7	10,43	17,48
	61	--	--	--	1	1,00	--	3	22,67	20,60	4	4,25	4,57	8	10,13	20,18
	88	--	--	--	2	8,00	1,41	5	44,00	74,86	3	11,33	11,68	8	12,00	16,89
	102	--	--	--	2	4,50	3,54	2	25,00	2,83	--	--	--	5	6,00	3,39
	124	--	--	--	3	14,33	9,29	5	11,80	11,19	2	3,00	2,83	10	9,60	8,50
	148	--	--	--	4	9,50	4,43	1	4,00	--	--	--	--	7	12,43	13,44
	158	--	--	--	3	6,00	3,61	--	--	--	1	2,00	--	11	3,64	3,04
	175	--	--	--	5	3,40	1,82	3	10,33	9,45	--	--	--	10	3,60	2,41
	196	--	--	--	3	4,67	2,52	1	17,00	--	--	--	--	4	4,25	5,25
	218	--	--	--	4	3,50	2,08	1	7,00	--	--	--	--	5	4,00	5,61
	244	--	--	--	4	3,50	1,29	5	52,00	95,62	--	--	--	1	1,00	--
	259	--	--	--	3	17,67	14,19	5	58,40	94,53	--	--	--	1	1,00	--
	279	--	--	--	5	4,40	3,44	5	24,00	27,45	--	--	--	--	--	--
	300	--	--	--	2	2,50	2,12	--	--	--	1	2,00	--	--	--	--
	313	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	2	1,50	0,71
	342	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1	1,00	--	1	2,00	--
	361	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1	16,00	--

DOY, día del año; N, número de U.E. en las que se hallaba presente la estructura reproductiva indicada; \bar{x} , valor medio; σ , desviación estándar; --, sin datos.

Anexo 14. Registro fenológico de *Werneria nubigena*. Valores de las estructuras reproductivas contadas en cada muestreo, durante el año de estudio.

	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CONTROL	18	--	--	--	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--
	38	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	61	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	88	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	102	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	124	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	148	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	158	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	175	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	196	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	218	2,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	244	2,00	1,00	0,00	1,00	2,00	--	--	--	--	--	--	--
	259	--	--	--	3,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--
	279	--	--	--	3,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--
	300	1,00	2,00	--	--	--	--	2,00	1,00	0,00	--	--	--
	313	1,00	1,00	--	--	--	--	2,00	1,00	0,00	--	--	--
342	1,00	1,00	--	--	--	--	2,00	1,50	0,71	--	--	--	
361	--	--	--	2,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--	
	DOY	Botones			Flores perfectas			Frutos inmaduros			Frutos maduros		
		N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
CALENTAMIENTO	18	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	38	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	61	--	--	--	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--
	88	--	--	--	--	--	--	1,00	1,00	--	--	--	--
	102	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1,00	1,00	--
	124	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	148	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	158	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	175	--	--	--	1,00	1,00	--	--	--	--	--	--	--
	196	1,00	1,00	--	3,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--
	218	--	--	--	3,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--
	244	--	--	--	1,00	1,00	--	1,00	1,00	--	--	--	--
	259	--	--	--	2,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--
	279	--	--	--	2,00	1,00	0,00	--	--	--	--	--	--
	300	--	--	--	1,00	1,00	--	2,00	1,00	0,00	--	--	--
	313	--	--	--	1,00	1,00	--	3,00	1,00	0,00	--	--	--
342	--	--	--	1,00	1,00	--	2,00	1,00	0,00	--	--	--	
361	--	--	--	--	--	--	1,00	1,00	--	1,00	1,00	--	

DOY, día del año; N, número de U.E. en las que se hallaba presente la estructura reproductiva indicada; \bar{x} , valor medio; σ , desviación estándar; --, sin datos.