

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

Influencia de *Azorella aretioides* (Kunth) Willd. ex DC. (*Apiaceae*) y
Xenophyllum rigidum (Kunth) V.A. Funk (*Asteraceae*) en el ensamblaje
comunitario de plantas alto andinas, a lo largo de un gradiente altitudinal en
la cara noroccidental del Volcán Antisana

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

Milena Isabel Castro Mantilla

Quito, 2019

CERTIFICACIÓN

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la Srta. Milena Isabel Castro Mantilla 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, 2019

DEDICATORIA

A las especies de este estudio, por enseñarnos que cuando las cosas se complican es mejor unir esfuerzos.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Dirección de Investigación de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador y al Laboratorio de Ecofisiología, a través del proyecto: Monitoreo del Impacto del Cambio Climático en los Altos Andes (MICCAA)” (Convocatoria 2016), por el financiamiento para la realización de esta Tesis.

A mi directora de tesis la Dra. Priscilla Muriel y a Ricardo Jaramillo por su dirección, consejo y apoyo tanto científico como humano durante la realización de este trabajo y mi formación como bióloga y persona. Gracias por guiar y apoyar mis primeros pasos en la montaña y en la vida de adulto.

Al Dr. Luis Daniel Llambi del Instituto de Ciencias Ambientales (ICAE), de la Universidad de los Andes, Mérida -Venezuela. Por el valioso apoyo en el planteamiento, desarrollo y evaluación de los resultados de este estudio. Gracias también, por transmitirme tu entrega y pasión por estos ecosistemas.

A la Dra. Verónica Crespo y al Msc. Santiago Burneo de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador por sus valiosos comentarios y consejos.

Agradezco especialmente, a mis padres por ser mi raíz y ejemplo de vida. Y a mis hermanos, Slin por ser mi soporte, guía y apoyo incondicional, y a Maqui, mi fuente de inspiración y compañero de juegos.

Gracias a Ricardo, por ser el primero en enseñarme la belleza de las plantas y cómo el don de enseñar puede marcar la vida de más de uno.

Y a mis compañeros de equipo Antonella y Gabriel por ser un apoyo inmejorable en los momentos complicados y felices, a su lado todo fue siempre más llevadero, espero seguir creciendo junto a ustedes.

Gracias a Edi, Jose, Vale, Sharom, Adri, Andy, Dieguito, Santy, Feli, Mabel, Jorge y Josué, por todo lo que puede vivir y aprender en los momentos que hemos compartido.

Gracias a Carlitos por enseñarme el camino y Adrián, por recordarme cuán importante es seguirlo.

Finalmente, gracias a *Dragón de Polylepis*, a su equipo y a todo lo que representa, gracias por permitirme unir al mundo de la ciencia y la sociedad, con un propósito.

Sin ustedes ni este trabajo ni yo seríamos posibles.

LISTA DE CONTENIDOS

LISTA DE FIGURAS.....	IX
LISTA DE TABLAS.....	XII
LISTA DE ANEXOS.....	XIII
1 RESUMEN	1
2 ABSTRACT	3
3 INTRODUCCIÓN.....	4
3.1 ANTECEDENTES	4
3.2 ECOSISTEMAS ALTO ANDINOS.....	4
3.3 INTERACCIONES PLANTA-PLANTA EN LOS PÁRAMOS	6
3.3.1 <i>Azorella aretioides</i> . (Kunth) Willd. ex DC (Apiaceae).....	7
3.3.2 <i>Xenophyllum rigidum</i> (Kunth) V.A. Funk (Asteraceae)	8
OBJETIVOS	11
OBJETIVO GENERAL:.....	11
OBJETIVOS ESPECÍFICOS:	11
4 MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
4.1 ESPECIES DE ESTUDIO	12
4.2 SITIO DE ESTUDIO Y NÚMERO DE INDIVIDUOS	12
4.3 CARACTERIZACIÓN TÉRMICA.....	13
4.4 EVALUACIÓN DE RASGOS MORFOLÓGICOS.....	13
4.5 ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE COMUNIDADES VEGETALES	14
4.5.1 <i>Índice de Intensidad de Interacción Relativa (IIR)</i>	14
4.5.2 <i>Relaciones de similaridad florística entre micro-parcelas ubicadas fuera y dentro de los cojines.</i>	15
5 RESULTADOS	17
5.1 CARACTERIZACIÓN TÉRMICA.....	17
5.2 EVALUACIÓN DE RASGOS MORFOLÓGICOS.....	18
5.3 COMPOSICIÓN VEGETAL Y DE PAISAJE DEL SITIO DE ESTUDIO	18

5.4	INTERACCIÓN DE ESPECIES VEGETALES DENTRO Y FUERA DE LOS COJINES	20
6	DISCUSIÓN.....	24
6.1	INFLUENCIA DEL MICROHÁBITAT: CARACTERIZACIÓN TÉRMICA Y MORFOLÓGICA 24	
6.1.1	<i>Caracterización térmica.....</i>	<i>24</i>
6.1.2	<i>Caracterización morfológica.....</i>	<i>25</i>
6.2	COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD VEGETAL E INTERACCIÓN DE ESPECIES ASOCIADAS DENTRO Y FUERA DE LOS COJINES.....	25
7	CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	29
8	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	31
9	FIGURAS	37
10	TABLAS	54
11	ANEXOS:	58

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1A. Disposición de botones de temperatura y medición del perímetro de los individuos muestreados. 1) Sensores de temperatura representados con círculos azules, ubicados a 2 cm de profundidad en el cuadrante control y en el centro, norte, sur, este y oeste del cojín 2) Perímetro del cojín representado por líneas entrecortadas amarillas y en rojo, su control. 37
- Figura 2. Diagramas del promedio de las fluctuaciones diarias de la temperatura interna de *Azorella aretioides*, *Xenophyllum rigidum* y un control ubicado en el suelo, durante las 24 horas del día, en las cuatro bandas altitudinales: A) 4600–4700 m; B) 4701–4800 m; C) 4801–4900 m y D) 4901–5000. 39
- Figura 3. Diagrama de caja y bigotes del perímetro de todos los individuos de *Azorella aretioides* y *Xenophyllum rigidum* en las diferentes bandas altitudinales A (4600–4700 m); B (4701–4800 m); C (4801–4900 m) y D (4901–5000 m). El diagrama de caja y bigotes representa la mediana y los cuartiles superior e inferior, del tamaño de ambas especies en cojín. La presencia de dos asteriscos, indica diferencias altamente significativas ($p < 0,01$) entre el tamaño de ambas especies. 40
- Figura 4. Gráficos de correlación entre: 1) el porcentaje de cobertura las plantas asociadas y el perímetro de las especies en cojín (gráficos a y b); 2) el porcentaje de cobertura las plantas asociadas y la compactación de las especies en cojín (gráficos c y d). 41
- Figura 5. Diagrama de caja y bigotes de la compactación de todos los individuos de *Azorella aretioides* y *Xenophyllum rigidum* en las diferentes bandas altitudinales A (4600–4700 m); B (4701–4800 m); C (4801–4900 m) y D (4901–5000 m). El diagrama de caja y bigotes representa la mediana y los cuartiles superior e inferior, de la compactación de ambas especies en cojín. La presencia de dos asteriscos, indica diferencias altamente significativas ($p < 0,01$) entre la compactación de ambas especies. 42
- Figura 6. Gráficos de correlación entre: 1) la media de la temperatura interna de los cojines y su compactación (gráficos a y b); 2) la media de la temperatura interna de los cojines y su tamaño (gráficos c y d). 43

Figura 7. Índices de Intensidad de Interacción Relativa (IIR) de las especies asociadas con *Azorella aretioides* (círculos blancos) y *Xenophyllum rigidum* (círculos negros) en la banda altitudinal A (4600–4700 m). Las barras representan los intervalos de confianza del 95% del IIR para cada especie hospedera. las especies están ordenadas en función del valor del IIR de menor (izquierda) a mayor (derecha). 44

Figura 8. Índice de Intensidad de Interacción Relativa (IIR) de las especies asociadas con *Azorella aretioides* (círculos blancos) y *Xenophyllum rigidum* (círculos negros) en la banda altitudinal B (4701–4800 m). Las barras representan los intervalos de confianza del 95% del IIR para cada especie hospedera. las especies están ordenadas en función del valor del IIR de menor (izquierda) a mayor (derecha). 45

Figura 9. Índice de Intensidad de Interacción Relativa (IIR) de las especies asociadas con *Azorella aretioides* (círculos blancos) y *Xenophyllum rigidum* (círculos negros) en la banda altitudinal C (4801–4900 m). Las barras representan los intervalos de confianza del 95% del IIR para cada especie hospedera. Las especies están ordenadas en función del valor del IIR de menor (izquierda) a mayor (derecha). 46

Figura 10. Índice de Intensidad de Interacción Relativa (IIR) entre las especies asociadas y *Xenophyllum rigidum* en la banda altitudinal D (4901–5000 m). Las barras representan los intervalos de confianza del 95% del IIR para cada especie hospedera. Las especies están ordenadas en función del valor del IIR de menor (izquierda) a mayor (derecha). 47

Figura 11. Índice de Intensidad de Interacción Relativa (IIR) de: a) la cobertura total de especies asociadas y b) de la riqueza de especies asociadas presentes en *Azorella aretioides* (círculos blancos) y *Xenophyllum rigidum* (círculos negros) en las cuatro altitudes estudiadas A (4600–4700 m); B (4701–4800 m); C (4801–4900 m) y D (4901–5000 m). Las barras representan los intervalos de confianza del 95% para cada especie hospedera. 48

Figura 12. Análisis de Coordenadas Principales (ACoP) de todos los individuos hospederos de *Azorella aretioides* separados por cada banda altitudinal, donde A: 4600–4700 m, B: 4701–4800 m y C: 4801–4900 m El análisis se basa en el índice de similitud de Bray-Curtis. Los vectores representan el coeficiente de correlación de

Pearson de la abundancia de las especies asociadas con los dos primeros ejes de ordenación (para especies con correlaciones superiores a 0,4). 49

Figura 13. Análisis de Ordenación de Coordenadas Principales (ACOP) de todos los individuos hospederos de *Xenophyllum rigidum* separados por cada rango altitudinal, donde A: 4600–4700 m, B: 4701–4800 m, C: 4801–4900 m y D: 4901–5000 m Todas las especies de plantas vasculares graficadas presentaron un grado de relación con los cojines mayor a 0,04 según el índice de Pearson que permite estimar el grado de correlación de dos variables. 50

Figura 14. Análisis de Ordenación Coordenadas Principales (ACOP) Análisis de Coordenadas Principales (ACOP) de todos los individuos de *Xenophyllum rigidum* y *Azorella aretioides* en la banda altitudinal A (4600–4700 m). Todas las especies de plantas vasculares graficadas presentaron un grado de relación con los cojines mayor a 0,04 según el índice de Pearson que permite estimar el grado de correlación de dos variables..... 51

Figura 15. Análisis de Ordenación de Coordenadas Principales (ACOP) de todos los individuos hospederos de *Xenophyllum rigidum* y *Azorella aretioides* en la banda altitudinal B (4701–4800 m). Todas las especies de plantas vasculares graficadas presentaron un grado de relación con los cojines mayor a 0,04 según el índice de Pearson que permite estimar el grado de correlación de dos variables. 52

Figura 16. Análisis de Ordenación de Coordenadas Principales (ACOP) Análisis de Coordenadas Principales (ACOP) de todos los individuos de *Xenophyllum rigidum* y *Azorella aretioides* en la banda altitudinal C (4801–4900 m). Todas las especies de plantas vasculares graficadas presentaron un grado de relación con los cojines mayor a 0,04 según el índice de Pearson que permite estimar el grado de correlación de dos variables..... 53

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Temperaturas máximas absolutas, mínimas absolutas y medias de las especies de cojín y sus respectivos controles en cada una de las bandas altitudinales A (4600–4700 m); B (4701–4800 m); C (4801–4900 m) y D (4901–5000 m).....	54
Tabla 2. Lista de familias y especies de plantas asociadas presentes en los cojines y controles. Además, se observa la presencia (1) o ausencia (0) de cada especie hospedera dentro de los cojines facilitadores.	55
Tabla 3. Análisis de Varianza Multivariado con base en Permutaciones PERMANOVA para comparar la similitud en la estructura y composición florística de la comunidad (índice de Bray-Curtis) dentro y fuera de los cojines en cada una de las bandas de elevación.....	57

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1 Porcentaje de cobertura total de los sustratos y plantas vasculares presentes en los controles de los individuos muestreados, según su altitud. En donde cada color representa la media de los porcentajes de cobertura de un componente, dentro de las unidades control en cada banda altitudinal: A) 4600– 4700 m, B) 4701– 4800 m; C) 4801– 4900 m y D) 4901– 5000 m.....	58
Anexo 2 Porcentaje de cobertura de las formas de crecimiento de las plantas vasculares presentes en las altitudes muestreadas. En donde cada color representa la media de los porcentajes de cobertura de un componente, dentro del total de plantas vasculares presentes en cada altitud: A) 4600– 4700 m, B) 4701– 4800 m., C) 4801– 4900 m y D) 4901– 5000 m.....	59
Anexo 3 Número de especies asociadas encontradas en cada una de las altitudes, dentro de los controles y en los cojines. En la columna de cojín se especifica cuantas especies de asociadas fueron encontradas dentro de esta forma de crecimiento. Además, en las columnas con los nombres <i>Xenophyllum rigidum</i> y <i>Azorella aretioides</i> se especifica el número de asociadas encontradas dentro de cada especie de cojín, cabe recalcar que hay especies asociadas que se encontraron en ambos cojines.....	60
Anexo 4 Lista de familias y especies de plantas asociadas presentes en los cojines y controles en el primer rango altitudinal (A: 4600–4700 m). Además, se observa la presencia (1) o ausencia (0) de cada especie hospedera dentro de los cojines facilitadores.	61
Anexo 5 Lista de familias y especies de plantas asociadas presentes en los cojines y controles en el segundo rango altitudinal (B: 4701–4800 m). Además, se observa la presencia (1) o ausencia (0) de cada especie hospedera dentro de los cojines facilitadores.	63
Anexo 6. Lista de familias y especies de plantas asociadas presentes en los cojines y controles en el tercer rango altitudinal (C: 4801–4900 m). Además, se observa la presencia (1) o ausencia (0) de cada especie hospedera dentro de los cojines facilitadores.	65

Anexo 7 Lista de familias y especies de plantas asociadas presentes en los cojines y controles en el cuarto rango altitudinal (D: 4901–5000 m). Además, se observa la presencia (1) o ausencia (0) de cada especie hospedera dentro de los cojines facilitadores. 66

1 RESUMEN

La facilitación es un tipo de interacción no trófica mediante la cual una o más especies se ven beneficiadas sin perjuicio para la otra. En ecosistemas de alta montaña, la facilitación se presenta frecuentemente en forma de plantas nodrizas, como los cojines, que suelen ser categorizados como ingenieros de los ecosistemas alto andinos, puesto que son capaces de estabilizar y mejorar las condiciones abióticas del medio para otras especies de plantas. Esta investigación busca determinar el efecto que dos especies en cojín con atributos morfológicos contrastantes ejercen sobre el ensamblaje comunitario de plantas alto andinas, a lo largo de un gradiente altitudinal de 400 metros en la cara noroccidental del Volcán Antisana. Para esto, se evaluaron 200 individuos pertenecientes a los cojines *Azorella aretioides* y *Xenophyllum rigidum*, a lo largo de cuatro bandas altitudinales: A (4600–4700 m); B (4701–4800 m); C (4801–4900 m) y D (4901–5000 m). De cada individuo obtuvimos datos de dureza de la superficie (compactación), tamaño, temperatura interna, y cobertura de otras especies vegetales asociadas dentro y fuera de los cojines. Para evaluar los resultados, analizamos lo siguiente: 1) las temperaturas máximas, mínimas y medias internas de las especies en cojín y sus controles; 2) ANOVA de una vía para establecer las diferencias entre especies en cuanto a la compactación y tamaño; 3) se calculó el índice de interacción relativa (IIR) para determinar el grado de asociación local entre las especies asociadas y los cojines; y 4) un PERMANOVA multivariado junto a un Análisis de Coordenadas Principales (ACoP) para determinar las diferencias en la composición y abundancia de hospederos entre las especies de cojín, entre cojines y controles (áreas afuera), y entre las elevaciones. Observamos que la temperatura interna de los cojines varió de acuerdo a la altitud, a medida que el gradiente aumentó, la temperatura interna de los cojines fue más cálida en las madrugadas y se mantuvo más estable que el control. Además, se observaron diferencias estadísticamente significativas de morfología, y composición de especies asociadas entre *A. aretioides* y *X. rigidum*, y a lo largo del gradiente altitudinal. *X. rigidum* fue la especie en cojín más pequeña y menos compacta. Finalmente, los IIR obtenidos para la abundancia y riqueza de asociadas sugieren que ambas especies están actuando acorde a lo predicho por la Hipótesis del Gradiente de Estrés: a medida que la banda altitudinal aumenta las relaciones espaciales negativas que sugieren competencia

entre cojín-hospedero disminuyen en frecuencia y las relaciones de facilitación aumentan.

2 ABSTRACT

Facilitation is a non-trophic relationship through which one or more species benefit without prejudice to the other. In high mountain ecosystems, facilitation often occurs in the form of nurse plants, such as cushions, which are often classified as ecosystem engineers, since they can stabilize and ameliorate abiotic habitat conditions for other plant species. This research seeks to determine the effect that two coexisting cushion species with contrasting morphological characteristics exert on community assembly of tropical alpine plants along a 400-meter-high elevation gradient, on the northwestern face of the Antisana Volcano. 200 individuals of two cushion species *Azorella aretioides* and *Xenophyllum rigidum*, were evaluated along four altitudinal bands: A (4600–4700 m); B (4701–4800 m); C (4801–4900 m) and D (4901–5000 m). From each individual, data on size, inner temperature, and plant cover of host species inside and outside the cushions was recorded. We calculated: 1) the maximum, minimum and average internal temperatures of the cushion species and their controls. 2) a One-way ANOVA to evaluate differences between species in average compaction and size; 3) the Relative Interaction Index (IIR) to determine the degree of local spatial association between the other species and the cushions, a One-way ANOVA to evaluate differences between species in average compaction and size. 4) We also carried out a multivariate PERMANOVA with a Principal Coordinates Analysis (ACOP) to evaluate the differences in composition and abundance of potential beneficiary plants between the two cushion species, between cushion plants and control areas (outside), and between elevations. Internal temperature of the cushions varied according to the altitude, as the gradient increased, internal temperature of cushions was warmer and more stable than control. Statistically significant differences observed between morphological attributes and the definition of beneficiary species in *A. aretioides* and *X. rigidum* and along the altitudinal gradient. *X. rigidum* was the smallest and least compact cushion species. Finally, the changes in relative abundance and richness of beneficiary plants induced by both cushions are in agreement with predictions from the Stress Gradient Hypothesis. Hence, as elevation increases, the frequency of negative spatial relations between cushions and other species decreased, while positive, facilitative interactions tended to increase.

3 INTRODUCCIÓN

3.1 Antecedentes

Los Andes tropicales cubren una extensión de 1 542 644 km desde el Oeste de Venezuela hasta la frontera entre Bolivia, Chile y Argentina (Josse et al., 2009). Son considerados los ecosistemas de montaña más diversos del mundo, ya que en apenas el 1 % de masa continental de América del Sur, se han registrado aproximadamente 45 000 especies de plantas vasculares (20 000 endémicas) y 3400 de animales (1 600 endémicas), repartidas en más de 100 diferentes ecosistemas (Josse et al., 2009; Myers, Mittermeier, Mittermeier, da Fonseca, y Kent, 2000). En el Ecuador, los páramos albergan un alto número de especies endémicas (659 aproximadamente) (León-Yáñez et al., 2011); sin embargo, la creciente intensidad y extensión de las actividades humanas sobre todo, el uso del suelo para la agricultura, el pastoreo de ganado bovino y ovino, y la reforestación con especies introducidas, han causado que estos ecosistemas sean considerados frágiles y en estado de vulnerabilidad (León-Yáñez et al., 2011). Adicionalmente, en los últimos años, el cambio climático ha representado una amenaza creciente para las regiones de alta montaña, ya que induce cambios importantes en la distribución de las especies y la estructura de los ecosistemas, como resultado de cambios en el régimen de temperatura y precipitación (Tejedor Garavito, Newton, Golicher, y Oldfield, 2015). Para promover la conservación de estos vulnerables ecosistemas, es indispensable mejorar nuestro conocimiento sobre la influencia de factores bióticos y abióticos sobre sus patrones de diversidad (Anthelme et al., 2014).

3.2 Ecosistemas alto andinos

Los ecosistemas tropicales altoandinos (llamados páramos de aquí en adelante) se caracterizan por la severidad de su ambiente (Yang, Niu, Cavieres, y Sun, 2010), en donde se conjugan varios factores de estrés que influyen en el ciclo de vida, anatomía y procesos fisiológicos de la comunidad vegetal (Azocar y Rada, 2006). Los páramos, poseen características muy peculiares de las zonas de alta montaña en el trópico, que incluyen: 1) carencia de estacionalidad térmica anual (Madrinán, Cortés, y Richardson, 2013), 2) amplias oscilaciones diarias de la temperatura en el aire y suelo, con alta frecuencia de congelamiento en la noche (Sklenář, Kuèerová, Macková, y Macek, 2015), 3) alta radiación solar, 4) gradientes de precipitación invertidos por encima de los 3500 m (es decir, a partir de 3500 m, las precipitaciones aumentan en lugar de

reducir); y 5) alta frecuencia de los ciclos de congelamiento – descongelamiento (Anthelme et al., 2014).

El clima de las montañas tropicales, en contraste con el de áreas templadas, se caracteriza por presentar radiación solar incidente relativamente constante a lo largo del año, lo que a su vez mantiene constante a las temperaturas medias a lo largo de este período (Ramírez, 2013). Sin embargo, esta limitada variabilidad anual contrasta con las altas fluctuantes diarias, ya que en el día hay altas tasas de evaporación y radiación, mientras que en la noche se pueden presentar temperaturas congelantes (Azocar y Rada, 2006).

La precipitación, también es un factor importante en la caracterización del clima del páramo, ya que a diferencia de lo que pasa en ambientes templados, donde la precipitación generalmente aumenta con la altitud (Anthelme y Dangles, 2012), en el páramo cada montaña puede presentar un patrón diferente (Azocar y Rada, 2006). Como regla general, se observa que la precipitación en este tipo de ecosistemas disminuye con el aumento de la elevación; esta inversión se debe, entre otros factores, a la inhibición del levantamiento de nubes por la temperatura. Sin embargo, este efecto generalmente desaparecen entre 3500–4000 m, lo que da lugar al fenómeno de gradientes invertidos de precipitación a gran altitud (Anthelme y Dangles, 2012). Por ejemplo, Sklenář et al. (2015) observaron una cantidad significativa de precipitaciones, producto de las nubes provenientes la cuenca de Quito, a partir de los 4100 m, en la cara oriental del volcán Antisana (Ecuador).

En el Ecuador, los páramos comprenden un área de 1 250 000 ha, es decir aproximadamente el 6 % del territorio nacional, ubicándolo cómo el país con más páramo respecto a su extensión total (Vásconez y Hofstede, 2006). Este ecosistema normalmente se desarrolla a partir de los 3300 – 3500 m. Sin embargo, en el sur del país, el límite altitudinal del páramo se ubica a 2800 m en la cordillera de los Andes (Vásconez y Hofstede, 2006). Algunos estudios previos (Cleef, 1979; Cuesta et al., 2016; Ramsay y Oxley, 1997; Sklenář y Balslev, 2007) han dividido al páramo en cuatro zonas altitudinales: 1) el subpáramo o cinturón subalpino, el cual se extiende desde la línea de bosque hasta 3500 m (± 400 m) y constituye un ecotono entre el bosque montano y el ecosistema alpino; 2) el cinturón alpino o páramo, que se extiende desde el final del subpáramo hasta 4200 m aproximadamente; 3) el superpáramo, que se

extiende desde los límites de la zona anterior hasta 4600 m, entre la línea de pajonal y la nieve perpetua; y 4) el cinturón nival, que se ubica a partir del final del superpáramo hasta 5000 m (Cuesta et al., 2016; Sklenář y Balslev, 2007).

3.3 Interacciones planta-planta en los Páramos

En la naturaleza, ninguna especie vive completamente aislada, y la actividad de un organismo vecino puede producir cambios en el ambiente en donde se desarrolla, ya sea alterando las condiciones del medio, o la disponibilidad de recursos (Begon, Townsend, y Harper, 2006). Es así que en su ambiente natural los organismos se relacionan tanto positiva (facilitación) como negativamente (competencia) (Brooker et al., 2007). Las relaciones positivas o de facilitación ocurren cuando dos o más organismos interactúan, al menos uno se beneficia y ninguno se perjudica; para esto, el organismo facilitador puede mejorar directa (por ejemplo, reduciendo el estrés hídrico o mejorando la captación de nutrientes) o indirectamente (eliminando o ahuyentando competidores) el ambiente local en donde se encuentra su facilitado (Bruno, Stachowicz, y Bertness, 2003).

En los ambientes de alta montaña varios estudios han registrado que, con el incremento de la altitud, las interacciones positivas son más frecuentes que las negativas, pues las perturbaciones y niveles de estrés en estos ambientes son muy altos (Anthelme, Buendia, Mazoyer, y Dangles, 2011; Anthelme y Dangles, 2012; Cavieres et al., 2007, 2013; Yang et al., 2010). Este principio es descrito por la hipótesis de gradiente de estrés, que postula que las interacciones positivas entre plantas incrementan en frecuencia al aumentar la intensidad del estrés ambiental (restricciones físicas), mientras que las relaciones negativas o de competencia cumplen un rol menor en la organización de las comunidades alpinas (Bertness y Callaway, 1994).

Se ha visto que la presencia de facilitadores, como algunas especies de arbustos, rosetas gigantes o cojines, brinda temperaturas más amigables para las otras especies de plantas; además, modifican condiciones como la humedad del suelo, materia orgánica y cantidad de nutrientes (Ramírez et al., 2015). También se ha demostrado que algunos facilitadores pueden beneficiar la supervivencia de plántulas (Cavieres y Sierra-Almeida, 2012) o el establecimiento de pequeños artrópodos (Molenda, Reid, y Lortie, 2012).

En ecosistemas de alta montaña, la facilitación ocurre frecuentemente gracias a plantas nodrizas, como los cojines, que se caracterizan por su forma conspicua, estatura pequeña y alta compactación (Azocar y Rada, 2006). Además, presentan altas tasas de descomposición de biomasa y acumulación paulatina de nutrientes en su interior y en el suelo que los rodea, lo que aumenta la temperatura en su interior (Azocar y Rada, 2006). Adicionalmente, los cojines poseen un extenso sistema radical que les permite explorar grandes porciones de suelo y economizar los ciclos hídricos y de nutrientes (Azocar y Rada, 2006). De esta manera, los cojines modifican el microambiente de sus huéspedes, es decir, el ambiente inmediatamente adyacente a un individuo (Azocar y Rada, 2006), y reducen el estrés físico o perturbaciones que estos experimentan; y a la vez, permiten que las especies menos tolerantes pueden sobrevivir sobre ellos (Anthelme y Dangles, 2012; Cavieres, Badano, Sierra-almeida, Gómez-gonzález, y Molina-montenegro, 2003; Cavieres, Hernández-Fuentes, Sierra-Almeida, y Kikvidze, 2016; Yang et al., 2010). En el Ecuador, Anthelme et al. (2011) evaluaron el desempeño de *Azorella aretioides* en un gradiente altitudinal de 300 m en el volcán Antisana. Por otro lado, Sklenar en su estudio de (2009), en el volcán Iliniza, encontró que cojines de los géneros *Xenophyllum*, *Azorella* y *Eudema*, pueden incrementar la diversidad de plantas en una comunidad. Con estos antecedentes, y una evaluación previa al sitio de estudio, escogimos las siguientes especies:

3.3.1 *Azorella aretioides* (Kunth) Willd. ex DC (Apiaceae)

Azorella es un género de la subfamilia Azorelloideae (Apiaceae), que agrupa a 26 especies distribuidas desde Costa Rica hasta las islas subantárticas y se caracteriza por su presencia y abundancia en ecosistemas alto andinos (Calviño, Fernández, y Martínez, 2016). En algunos países sudamericanos, como Colombia, Venezuela, Ecuador y Perú, puede llegar hasta los 4700 m de banda altitudinal (P. Sklenář, Luteyn, Ulloa Ulloa, Jørgensen, y O Dillon, 2005). En el sitio de estudio se encontró a *Azorella aretioides*, distribuida desde 4600 hasta 4900. *A. aretioides* es una especie monoica que generalmente se encuentra formando cojines chatos, más o menos compactos; posee hojas pecioladas a subsésiles, coriáceas y con lámina obovada; generalmente presenta tres inflorescencias en umbela por roseta. En su interior se encuentran varias ramificaciones con hojas dispuestas verticiladamente, característica que le proporciona una cantidad considerable de materia orgánica acumulada dentro de su estructura semiesférica característica (Calviño et al., 2016).

3.3.2 *Xenophyllum rigidum* (Kunth) V.A. Funk (Asteraceae)

Xenophyllum es un género de la subfamilia Senecioneae (Asteraceae), que agrupa a 22 especies distribuidas sobre los 3600 m, desde Colombia hasta el norte de Argentina y Chile, llegando a ser un género muy frecuente en las comunidades de súper páramo de los Andes sudamericanos (Beltran, 2016; Funk, 1997; Sklenář, 2007). En el sitio de estudio se encontró a *Xenophyllum rigidum* desde 4600 hasta 5000 m, principalmente relacionada a ambientes secos con gran cantidad de rocas y arena cerca de morrenas. Esta es una especie rizomatosa que forma generalmente cojines sueltos o compactos; sin embargo, se ha observado que su forma puede variar según el ambiente en el que se encuentre. Poseen inflorescencias en capítulos solitarios y sésiles, en conjunto con numerosas hojas simples dispuestas en rosetas basales (Funk, 1997; Irazábal, 2016; Sklenář, 2007).

Tomando en cuenta este contexto, el presente estudio fue realizado en una zona de superpáramo, caracterizada por una vegetación de hierbas en roseta, cojines, arbustos postrados y penachos reducidos, que se intercalan con porciones de suelo desnudo (Sklenář y Balslev, 2007). Este ecosistema, es considerado uno de los más extremos y frágiles dentro de los trópicos, y sus condiciones climáticas (grandes cambios diurnos de temperatura y humedad, y presencia de escarcha y congelamiento diario) imponen fuertes presiones selectivas para la flora (Sklenář y Balslev, 2007), por lo que las adaptaciones que las plantas desarrollen para su supervivencia son fundamentales.

Adicionalmente, se conoce que las interacciones planta-planta dependen en gran medida de los rasgos y estrategias funcionales de las especies que interactúan (Michalet et al., 2016). Y es fundamental, el entendimiento de cómo funcionan las especies facilitadoras en un ecosistema, para de esta manera conocer su comportamiento y la posible capacidad de respuesta que una comunidad tiene ante el cambio climático (Cavieres et al., 2003; Molenda, Reid, y Lortie, 2012) y así generar una propuesta para conservar y salvaguardar el bienestar de ecosistemas tan importantes como el páramo. Los cojines al comportarse como plantas nodriza son capaces de amortiguar los cambios microambientales a largo plazo, y asegurar la permanencia de sus plantas asociadas, a través de eventos de migración local. Es decir, que los cojines y la facilitación, juegan un papel importante en la reorganización de las comunidades que migran hacia

elevaciones superiores, debido a la mayor severidad ambiental (Anthelme, Cavieres, y Dangles, 2014). Sin embargo, el cambio climático puede afectar las relaciones planta-planta, y la ausencia de facilitadores en zonas de deshielo podrían frenar la migración hacia zonas altas y tener un efecto negativo en la comunidad de plantas que están asociadas a cojines (Anthelme, Cavieres, et al., 2014)

A pesar de los estudios previos en facilitación, en el Ecuador, aún no tenemos clara cuál es la influencia que tienen especies facilitadoras sobre los 4800 m. Además, es importante entender, si diferentes especies de plantas que actúan como nodrizas en un mismo ecosistema, tienen una relación especie-específicas o no con sus beneficiarias. Por ello, este proyecto busca determinar el efecto que dos especies de cojín (*Azorella aretioides* y *Xenophyllum rigidum*), que coexisten en un mismo hábitat, ejercen sobre el ensamblaje comunitario de plantas altoandinas en un rango altitudinal que inicia a los 4600 m y termina a los 5000 m, en la cara noroccidental del Volcán Antisana. Con este propósito se caracterizó la temperatura, morfología y composición de las comunidades vegetales de plantas asociadas dentro y fuera de los cojines. Nos propusimos evaluar las siguientes hipótesis: 1) Los cojines, tienen un efecto amortiguador en la variabilidad de la temperatura superficial del suelo. Por lo tanto, esperamos encontrar temperaturas máximas más bajas y temperaturas mínimas más altas dentro de los cojines que en áreas abiertas circundantes; 2) la rigidez y el tamaño de *Azorella aretioides* y *Xenophyllum rigidum*, influyen en la composición, abundancia y riqueza de sus especies asociadas. Por lo tanto, esperamos encontrar mayor abundancia y riqueza en cojines más grandes y menos rígidos. 3) La estructura y composición de las comunidades de especies que se establecen dentro y fuera de *Azorella aretioides* y *Xenophyllum rigidum* son distintas a lo largo del gradiente altitudinal, y existe una relación especie-específica entre facilitador y facilitado. Y 4) Tal y como lo propone la hipótesis del gradiente de estrés, al aumentar la elevación esperamos observar un aumento de la frecuencia de interacciones positivas de facilitación y una disminución de la frecuencia de interacciones negativas de competencia entre los cojines y las otras plantas presentes en estas comunidades.

El presente estudio se suma al monitoreo a largo plazo de biodiversidad y microclima de especies y comunidades altoandinas implementando en el laboratorio de Ecofisiología de la Escuela de Ciencias Biológicas de PUCE desde el año 2013; de esta

manera se espera aportar a la evaluación de la sensibilidad y exposición de estos ecosistemas, frente al cambio climático.

OBJETIVOS

Objetivo general:

Determinar el efecto de dos especies de cojín: *Azorella aretioides* y *Xenophyllum rigidum*, sobre el ensamblaje comunitario de plantas altoandinas, a lo largo de un gradiente altitudinal de 400 m, en la cara noroccidental del Volcán Antisana.

Objetivos específicos:

- Caracterizar la temperatura interna de *Azorella aretioides* y *Xenophyllum rigidum* en comparación a la temperatura superficial del suelo en zonas adyacentes fuera de su influencia directa, a lo largo del gradiente altitudinal.
- Caracterizar los rasgos morfológicos de *Azorella aretioides* y *Xenophyllum rigidum*, y evaluar si están relacionados con la composición y abundancia de las especies asociadas a los cojines.
- Caracterizar la estructura y composición de las comunidades de especies que se establecen dentro y fuera de *Azorella aretioides* y *Xenophyllum rigidum* a lo largo del gradiente altitudinal.
- Evaluar si para las dos especies de cojín se observa un aumento de la frecuencia relativa de interacciones de facilitación al aumentar la elevación, tal y como predice la Hipótesis del Gradiente de Estrés.

4 MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Especies de estudio

Para elegir las especies de cojín, se realizó un recorrido exploratorio en el sitio de estudio en el que se identificaron cuatro especies principales: *Azorella aretioides* DC., *Azorella pedunculata* (Spreng.) Mathias y Constance, *Distichia muscoides* Nees y Meyen y *Xenophyllum rigidum* (Kunth) V.A. Funk. De estas cuatro especies descartamos *A. pedunculata* y *D. muscoides*; la primera, porque no pudimos encontrar un número suficiente de individuos a lo largo del gradiente y, además, porque a partir de los 4700 m su forma de crecimiento cambia de cojín a tapete. Mientras que la segunda, al tener una fuerte relación con zonas de abundante agua (Loza Herrera, Meneses, y Anthelme, 2015) desaparece desde los 4650 m. Por esto, se seleccionaron a *A. aretioides* y *X. rigidum* por ser las dos especies con distribución más amplia y mayor abundancia a lo largo del gradiente altitudinal seleccionado (desde 4600 hasta 5000 m).

4.2 Sitio de estudio y número de individuos

El estudio se realizó en la cara noroccidental del Volcán Antisana, dentro de la Reserva Ecológica Antisana (REA) a 40 km al este de la ciudad de Quito, en la Cordillera Oriental de los Andes ecuatorianos (0°28'26,43"S; 78°09'35,7"W) (Manciati et al., 2014). La REA comprende una vasta zona de páramo y súper páramo. El volcán Antisana, al cual debe su nombre la reserva; tiene 14 km de diámetro y sus glaciares pueden descender aproximadamente hasta los 4600 m en el lado oriental y 4800 m en el lado occidental (Sklenář y Lægaard, 2003). El sitio de estudio se localizó en una de las morrenas cercanas al Glaciar 15, la cual se extiende desde los 4600 hasta los 5000 m, y fue dividido en cuatro bandas altitudinales: A (4600–4700 m); B (4701–4800 m); C (4801–4900 m) y D (4901–5000 m).

En cada banda altitudinal, seleccionamos 30 individuos por especie de cojín estudiada, a excepción de la primera banda altitudinal en donde solo se encontraron 20 individuos de *X. rigidum*, y la última en donde *A. aretioides* no estuvo presente, lo que dio un total de 200 individuos muestreados (Figura 1A). Además, escogimos un control que corresponde a un anillo, con área equivalente al cojín, colocado a 1,50 m desde el borde de cada individuo evaluado hacia una zona externa libre de cojines (Figura 1B).

4.3 Caracterización térmica

Durante el mes de julio de 2017 monitoreamos la temperatura interna de dos individuos de cada especie y sus respectivos controles, utilizando sensores de temperatura (DS1921G-F5#-Thermochron iButton), en todo el gradiente altitudinal. Los sensores, fueron insertados en el centro los cojines, de ambas especies a 2 cm de profundidad (desde la superficie), el sensor del control se colocó en el suelo fuera del cojín también, a 2 cm de profundidad (Cavieres, Quiroz, Molina-montenegro, y Mun, 2005) (Figura 1B). Todos los sensores registraron la temperatura en grados centígrados (°C), cada 15 minutos durante 20 días (desde el 10, hasta el 20 de julio).

Para graficar las fluctuaciones de temperatura entre especies de cojín y el control, calculamos los promedios de los sensores ubicados en cada banda altitudinal y de los 20 días de observación térmica (Figura 2).

4.4 Evaluación de rasgos morfológicos

Para cada cojín de *Azorella aretioides* y *Xenophyllum rigidum*, registramos: a) el perímetro de la base del cojín (cm), que debido a la forma variable de cada individuo, se midió con ayuda de una micro-parcela circular de diámetro flexible y con perímetro moldeable. Luego, este perímetro se utilizó como medida para el control respectivo, que corresponde a un anillo moldeable con área equivalente, ubicado a 1,50 m, fuera del cojín ; b) el largo y ancho del cojín (cm), en donde se consideró como largo al lado más prolongado del cojín y como ancho, al más angosto; c) profundidad del cojín (cm), medido con una barra de metal introducida desde el punto más alto del centro del cojín hasta tocar el suelo; d) compactación del cojín (en kilopascales, kPa), medida con un penetrómetro (AgraTronix Soil Compaction Tester, con un rango entre 0 a 400 kPa). Este instrumento, mide la resistencia de una superficie específica, en este caso la estructura foliar del cojín, para estimar su nivel de compactación.

Para evaluar las diferencias entre el tamaño de ambas especies de cojín se verificó que los datos cumplan con los requisitos para un Análisis de Varianza de una vía (ANOVA), tomando en cuenta el valor del perímetro de cada individuo, por cada especie, banda altitudinal y posteriormente entre individuos de la misma especie. Se consideró como diferencia significativa al presentar un valor de P menor a 0,05 y

altamente significativa, cuanto P fue menor a 0,01. Esta misma prueba fue utilizada para evaluar las diferencias entre la compactación de cada especie.

4.5 Estructura y composición de comunidades vegetales

Para comparar la estructura y composición de las comunidades de especies vegetales que se establecen dentro y fuera de *Azorella aretioides* y *Xenophyllum rigidum*, registramos su cobertura total en cojines y controles. Además, siguiendo la metodología propuesta por Irazábal (2016), cambiamos el anillo de diámetro fijo a uno que abarque toda la forma del cojín, para de esta forma, estimar el porcentaje y número total de las especies asociadas presentes. Para esto, utilizamos una micro-parcela circular de diámetro flexible y con perímetro moldeable, y estimamos visualmente el porcentaje de cobertura de cada una de las especies de plantas vasculares, líquenes y briofitos. Para visualizar mejor las especies asociadas presentes, se dividió al cojín en cuatro secciones, de acuerdo con los cuatro puntos cardinales: norte, sur, este y oeste (Figura 1B)(Cavieres et al., 2005). En cada sección se estimó el porcentaje de cobertura de las especies vegetales asociadas y de sustratos como: arena, grava, suelo desnudo, roca, materia orgánica y hojarasca. Debido a la complejidad taxonómica de líquenes y briófitos, estos, se mantuvieron clasificados como dos grandes grupos. De la misma manera, para cada micro-parcela control, se estimó visualmente la cobertura de plantas vasculares, líquenes, briofitos y sustratos. Para estimar la interacción entre cojines y especies asociadas, realizamos los siguientes análisis

4.5.1 Índice de Intensidad de Interacción Relativa (IIR)

El Índice de Interacción Relativa (IIR) es un índice con propiedades matemáticas y estadísticas convenientes para medir el grado de asociación espacial local y relativa entre las plantas (Armas, Ordiales, y Pugnaire, 2004). Esta prueba puede ser aplicada en cualquier tipo de interacción (desde la competencia, hasta la facilitación) y en este estudio se la utilizó para determinar el grado de interacción que las especies de plantas (posibles asociadas) presentes en el sitio de estudio poseen con los cojines de *Azorella aretioides* y *Xenophyllum rigidum*. Este índice presenta valores entre 1 y -1, en donde se considera cómo: 1) interacción positiva (explicada como facilitación) cuando el IIR y el límite inferior de su intervalo de confianza (para el 95%) presentan valores superiores a cero; 2) neutral, cuando el IIR o los valores de su intervalo de confianza contienen al cero; 3) interacción negativa, cuando el IIR y el límite superior de su intervalo de

confianza presenta valores inferiores a cero. La fórmula aplicada para determinar el IIR es la siguiente:

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

En esta fórmula, B representa el valor de la variable de interés, en este caso, representa el porcentaje de cobertura total de cada especie asociada a los cojines. El subíndice (w), indica si este valor fue encontrado dentro del cojín, y el subíndice (o), si el valor fue encontrado en el control (Armas, Ordiales, y Pugnaire, 2004). Con este valor, graficamos la interacción entre los cojines y otras especies de plantas (posibles asociadas), sólo tomamos en cuenta aquellas especies que se encontraron dos o más veces dentro o fuera de los cojines (Hupp, Llambí, Ramírez, y Callaway, 2017). Además, utilizamos este índice para comparar la riqueza, y la abundancia total de plantas, dentro de cada especie de cojín y su control.

4.5.2 *Relaciones de similaridad florística entre micro-parcelas ubicadas fuera y dentro de los cojines.*

Antes de realizar el Análisis de Ordenación Coordenadas Principales, transformamos los datos de porcentaje de cobertura de plantas vasculares utilizando una transformación de raíz cuadrada. Posteriormente, el valor de pseudo-F (es decir, la estimación de la relación entre las varianzas basadas en la variabilidad existente entre las medias de cada grupo) se calculó en base a 9999 permutaciones de la matriz de similitud de Bray-Curtis entre muestras, utilizando una probabilidad del error tipo I del 5% (Bueno y Llambí, 2015). Así, los análisis relacionados a los patrones de asociación de especies de plantas dentro y fuera de los cojines, fueron realizados mediante un PERMANOVA (Análisis de Varianza Multivariado con base en Permutaciones), una prueba estadística robusta que elimina variables como el requerimiento de normalidad para los datos, característica importante al evaluar diseños con más de un factor (Bueno y Llambí, 2015; Irazábal, 2016), usando el programa PRIMER 6.0 (Anderson, Gorley, y Clarke, 2008). Estas relaciones de similaridad florística entre micro-parcelas ubicadas en cada situación (fuera y dentro de los cojines) fueron representadas utilizando el método estadístico multivariado de Análisis de Ordenación de Coordenadas Principales (ACOP)(Clarke y Gorley, 2006), el cual tiene como objetivo representar en un espacio de pocas dimensiones el grado de similitud entre dos grupos de datos, en este caso la composición de especies asociadas entre las dos especies de cojines y sus controles.

Finalmente, se utilizó el índice de correlación de Pearson (el cual se aplica para estimar el grado de correlación de dos variables) para analizar la relación entre la abundancia de las especies asociadas y las coordenadas de las micro-parcelas sobre los ejes de ordenación (para aquellas especies que presentaron una correlación con alguno de los dos primeros ejes de la ordenación mayor a 0,04).

5 RESULTADOS

5.1 Caracterización térmica

A lo largo del gradiente de estudio observamos que ambas especies de cojines se comportan de una manera distinta al control y ente ellas:

- a) Banda altitudinal A (4600 – 4701 m): en este rango, la temperatura interna de *Azorella aretioides*, *Xenophyllum rigidum* y el control, tuvieron valores similares a lo largo de todo el día (Figura 2). Sin embargo, *X. rigidum* presentó la temperatura mínima más fría y la máxima más cálida, en comparación al resto de condiciones. En el caso de *A. aretioides*, su temperatura mínima fue más cálida que *X. rigidum* y el control, mientras que la máxima, fue 1 °C más fría (Tabla1).
- b) Banda altitudinal B (4701 – 4800 m): en este rango, al igual que en el anterior, la temperatura interna de *A. aretioides* y el control, tuvieron valores similares a lo largo de todo el día, sin embargo, vimos que desde las 13:00 h la temperatura interna de *X. rigidum* fue 1,5 °C más fría que las otras dos condiciones (Figura 2). Sin embargo, quien presentó la temperatura mínima más fría en este rango fue *A. aretioides*. Mientras que la máxima más cálida, la presentó el control (Tabla1).
- c) Banda altitudinal C (4801 – 4900 m): a partir de este rango, observamos fluctuaciones más visibles entre la temperatura interna de las especies en cojín y el control. Tanto *A. aretioides* como *X. rigidum* tuvieron temperaturas más bajas en la madrugada y más altas desde las 12:00 h, hasta las 19:00 h, que el control (Figura 2). En esta sección *X. rigidum*, también presentó la temperatura mínima más fría y cálida más alta del rango. En el caso de *A. aretioides*, se mantuvo todo el día más cálida que *X. rigidum* y el control (Tabla1).
- d) Banda altitudinal D (4901 – 5000 m): en este rango solo encontramos individuos de *X. rigidum*. Observamos que a diferencia de las anteriores bandas altitudinales, aquí, *X. rigidum* presentó temperaturas más cálidas desde las 00:00 h hasta las 12:00 h (Figura 2). Además, el control presentó la temperatura mínima más baja (-0,9 °C) y la máxima más alta (31, 94 °C) (Tabla1).

Por otro lado, evidenciamos que la media total de temperatura, de *X. rigidum*, *A. aretioides* y el control disminuyó de cada altitud (Tabla 1). Finalmente, se encontró que no existe una correlación entre el tamaño de los cojines y su temperatura interna, ya que presentaron un $r^2 = 0$. Lo mismo se observó al evaluar la correlación entre la temperatura interna y la compactación se encontró que no hay una relación significativa entre la compactación de los cojines y su temperatura interna (Figuras 3).

5.2 Evaluación de rasgos morfológicos

El ANOVA, realizado para comparar los individuos de la misma especie en cada banda altitudinal, demostró que el tamaño de los cojines de cada especie es similar en todas las altitudes ($P = 0,6964$ entre individuos de *Azorella aretioides* y $P = 0,400$ entre individuos *Xenophyllum rigidum*). Por otro lado, encontramos que los individuos de *A. aretioides* son significativamente más grandes que los de *X. rigidum* ($249,88 \pm 86,77$ y $196,85 \pm 89,12$ cm, respectivamente, $P < 0,001$) (Figura 4).

En el caso de la compactación se encontró que tanto para *A. aretioides* ($P < 0,001$) como para *X. rigidum* ($P < 0,001$) existen diferencias altamente significativas entre los individuos de la misma especie en las diferentes altitudes (Figura 5). En la banda altitudinal A los individuos de *X. rigidum* fueron más compactos en comparación con los individuos de altitudes mayores ($P < 0,005$); en el caso de *A. aretioides* los individuos de la banda altitudinal B fueron menos compactos en comparación a los individuos de las altitudes A y C. Por último, en todas las altitudes donde ambas especies coexisten *A. aretioides* es más compacto que *X. rigidum* ($P < 0,001$).

Al analizar la correlación entre el porcentaje de cobertura total de hospederos y el tamaño del cojín observamos que en *A. aretioides* no existe una relación entre estas dos variables ($r^2 = 0$), en el caso de *X. rigidum*, el valor de la correlación fue ligeramente más alto pero aún muy cercano a 0. En el caso del nivel de compactación de los cojines y su relación con la abundancia encontramos un valor de la correlación de $r^2 = 0,12$ en *X. rigidum* y $r^2 = 0,10$ en *A. aretioides*, a pesar de que el valor de la correlación observamos una tendencia a que los individuos más compactos de *A. aretioides* posean menor abundancia de especies asociadas, mientras que, en *X. rigidum* los cojines con mayor compactación presentan más abundancia especies asociadas (Figuras 6).

5.3 Composición vegetal y de paisaje del sitio de estudio

A lo largo del gradiente altitudinal, la composición de paisaje y el ensamblaje de la comunidad vegetal cambiaron. Al evaluar los datos de cobertura de plantas vasculares y sustratos en los controles y dentro de los cojines por altitud, encontramos lo siguiente:

- A. 4600–4700 m: el paisaje se caracterizó por una mayor cobertura de plantas vasculares (31%) y una elevada presencia de rocas (16%) y hojarasca (14%) en el suelo (Anexo 1). En esta banda altitudinal las formas de crecimiento que predominaron fueron los cojines y tapetes con un 37%, las gramíneas en penacho con 23% y arbustos postrados, rastreros y trepadores con el 15%. Todo esto, del 31% de cobertura del total de plantas vasculares de esta altitud. Sin embargo, también se encontraron otras formas de crecimiento cómo se aprecia en el Anexo 2. En cuanto a la riqueza de especies esta banda altitudinal presentó el mayor número de especies de plantas vasculares de todo el gradiente: 45 en los controles y 47 dentro de los cojines (Anexo 3).
- B. 4701–4800 m: aquí la cobertura de plantas vasculares redujo un 10% aproximadamente en comparación a su presencia en la banda altitudinal anterior, la presencia de roca se mantuvo y aumentó la presencia de grava y arena (Anexo 1). En el caso de las formas de crecimiento, los cojines y tapetes se mantuvieron como las más abundantes (55%), seguidas de las gramíneas en penacho (13%) y de los arbustos postrados, rastreros y trepadores con el 10% de la cobertura del total de plantas vasculares de esta altitud. Sin embargo, también se encontraron otras formas de crecimiento cómo se aprecia en la Anexo 2. El número de especies presentes en esta banda altitudinal fue similar a la anterior, con 41 especies en los controles y 45 dentro de los cojines (Anexo 3).
- C. 4801–4900 m: a partir de esta altitud, se observó una reducción importante en la presencia de plantas vasculares y un aumento en la cobertura de grava y arena (Anexo 1), tanto en los controles (18 especies) como dentro de los cojines (30 especies) (Anexo 3). Además, se evidencia una reducción considerable de la presencia de gramíneas en penacho (con una presencia menor al 0,5%) y continua el aumento de cobertura de cojines y tapetes, en comparación al resto de formas de crecimiento como rosetas y arbustos postrados (Anexo 2).
- D. 4901–5000 m: en la última altitud, la cobertura total de plantas vasculares se redujo al 18%, además la presencia de hojarasca disminuyó y sustratos como materia orgánica y suelo desnudo desaparecieron y fueron reemplazados por el

aumento de arena y grava (Anexo 1). Sin embargo, dentro de las plantas vasculares los cojines y tapetes siguieron dominando el paisaje con un 71% de cobertura, seguidos por arbustos postrados y rosetas acaules con un 12% (Anexo 2) del porcentaje total de plantas vasculares. Finalmente, se ve una reducción considerable en el número de especies presentes en cojines (16 especies) y fuera de ellos (5 especies) cómo se aprecia en la Anexo 3.

5.4 Interacción de especies vegetales dentro y fuera de los cojines

Se registraron un total de 59 especies pertenecientes a 22 familias de plantas vasculares, a lo largo de todo el estudio. De ellas, se encontraron 54 especies asociadas presentes dentro de cojines y 52 en los cuadrantes control. Por otro lado, es importante mencionar que 48 especies fueron encontradas tanto dentro de cojines como en controles; y 10 especies sólo se registraron en una de las dos condiciones. De estas 10 especies cuatro fueron registradas únicamente en los controles (*Ephedra rupestris* Benth., *Lachemilla hispidula* L.M. Perry Rothm., *Plantago rigida* Kunth y *Valeriana aretioides* Kunth), mientras que seis sólo se encontraron dentro de los cojines (*Aphanactis jamesoniana* Wedd., *Gentianella rupicola* (Kunth) Holub, *Silene thysanodes* Fenzl., *Lupinus alopecuroides* Desr., *Ranunculus praemorsus* Kunth, y *Senecio canescens* (Bonpl.) Cuatrec.) (Tabla 2). Las últimas tres especies mencionadas solo se registraron una vez, por lo que fueron excluidas de los análisis posteriores.

El número total de especies asociadas para ambos cojines disminuyó a medida que aumentó la banda altitudinal (Anexo 4 – 6), y las interacciones entre cojines y asociadas varió a lo largo del gradiente altitudinal: el número de especies con interacciones positivas (IIR positivo) incrementó, mientras que las interacciones negativas y neutras disminuyeron a medida que la banda altitudinal aumentó (Figuras 7–10). Adicionalmente, si evaluamos el tipo de interacciones en cada rango altitudinal, encontramos lo siguiente:

- A. 4600–4700 m (Figura 7): de las 44 especies asociadas encontradas dentro de *Azorella aretioides*, cuatro presentaron una interacción negativa, cuatro tuvieron una interacción positiva y los 37 restantes fueron neutrales. En *Xenophyllum rigidum* solo dos de las 22 especies asociadas encontradas presentaron interacciones negativas, ocho presentaron interacciones positivas, y el resto de especies (12) fueron neutrales.

- B. 4701–4800 m (Figura 8): de las 35 especies encontradas dentro de *A. aretioides* dos presentaron una interacción negativa, mientras que nueve fueron positivas y el resto neutras; en el caso de *X. rigidum* de las 22 especies asociadas sólo una presentó una interacción negativa y otras nueve fueron positivas, mientras que 11 fueron neutras.
- C. 4801–4900 m (Figura 9): de las 20 especies asociadas de *A. aretioides* sólo una presentó una interacción negativa, mientras que 11 especies presentaron una interacción positiva, el resto fueron neutras; en el caso de *X. rigidum* de las 16 especies asociadas ninguna presentó una interacción negativa, tres fueron neutras y otras 10 fueron positivas.
- D. 4901–5000 m (Figura 10): en esta elevación sólo se encontraron individuos de *X. rigidum*, dentro de los cuales se registró la presencia de 10 especies asociadas, de las cuales siete presentaron interacción positiva y tres, neutras.

También evaluamos como el cambio en la interacción entre la cobertura y entre riqueza de especies asociadas con los cojines y los controles a lo largo del gradiente altitudinal. En el caso de la abundancia, se observó que en *A. aretioides* pasó de tener una interacción negativa en el primer rango altitudinal (A: 4600–4700 m) a interacciones neutras en los dos siguientes rangos (B: 4701–4800 m y C: 4801–4900 m). En *X. rigidum* en cambio observamos que en los dos rangos altitudinales más bajos (A: 4600–4700 m y B: 4701–4800 m) existió una relación neutra entre la abundancia y los cojines evaluados, pero esta condición cambió a positiva en las dos últimas altitudes (C: 4801–4900 m y D: 4901–5000 m) (Figura 11). Por otro lado, en el caso de la riqueza de especies desde la primera banda altitudinal se observó un tipo de interacción positiva con ambas especies de cojín, situación que se hizo más notoria a medida que la banda altitudinal aumentó (Figura 12).

En cuanto a la composición de la comunidad vegetal dentro y fuera de los cojines, usamos un PERMANOVA multivariado para comparar la similitud en la estructura y composición de la comunidad (medida a través del índice de Bray-Curtis) entre elevaciones y entre situaciones locales de muestreo. En donde pudimos observar que hubieron diferencias significativas en la estructura de comunidad vegetal dentro y fuera de los cojines ($P_{perm} < 0,001$), como entre ambas especies de cojín ($P_{perm} < 0,001$) y entre los diferentes rangos altitudinales ($P_{perm} < 0,001$) (Tabla 3). Primero observamos

un número de especies mayor dentro de los cojines que en los controles, además, que el cojín que alberga mayor cantidad de especies vegetales asociadas fue *Azorella aretioides*; por ejemplo, de las seis especies que solo se encontraron dentro de cojines, cinco estuvieron presentes exclusivamente en *A. aretioides*. Sólo *Lupinus alopecuroides* se encontró exclusivamente en *Xenophyllum rigidum*. Por otro lado, observamos que el número de especies disminuye a medida que la altitud aumenta y esto es más notorio en los controles, en donde en el primer rango altitudinal existen 45 especies presentes y en el último solo 5 especies (Anexo 4). También se observó que a partir de la altitud C (4.801–4.900 m.s.n.m.) los cojines alojan a casi el doble de hospederas que los controles.

Según el PCO, en la primera banda altitudinal, existió una clara separación entre la composición de especies presentes en los cojines de las dos especies y son pocas las especies asociadas compartidas (Figura 12), mientras que en los siguientes rangos (B: 4701–4800 y C:4801–4900 m), se ve que el número de especies compartidas entre ambas especies de cojín es mayor (Figuras 13–14). Sin embargo, es más clara la separación entre las asociadas de ambos cojines en la banda altitudinal C que en B, en donde hay más solapamiento entre las réplicas sobre *Azorella aretioides* y *Xenophyllum rigidum*. Por último, al observar la composición de especies del mismo cojín a lo largo del gradiente, encontramos lo siguiente:

a) *Azorella aretioides*

En el caso de *A. aretioides* el ACoP reflejó que existen marcadas diferencias entre los individuos de cada altitud, sobre todo en base al eje ACoP1 de coordenadas principales (30,6% de la variación total) (Figura 12). Además, se registró que en la banda altitudinal A las especies asociadas más abundantes fueron *Chuquiraga jussieui* J.F. Gmel., *Calamagrostis intermedia* (J. Presl) Steud., *Werneria nubigena* Kunth, *Baccharis caespitosa* (Ruiz y Pav.) Pers. y *Geranium humboldtii* Willd. Ex Spreng., luego en la banda altitudinal B, *Hypochaeris sessiliflora* Kunth y *C. intermedia*; y en la banda altitudinal C, *Baccharis alpina* Kunth, *Senecio nivalis* (Kunt) Cuatrec. y *Myrosmodes* sp.

b) *Xenophyllum rigidum*

Esta especie estuvo presente en todas las altitudes evaluadas (A, B, C y D). El ACoP reflejó que existe agrupación entre los individuos de la misma altitud, ya que

poseen una composición de especies asociadas similar, pero también hay especies que son compartidas entre varias altitudes (entre las cuales se encuentra *H. sessiliflora*, *B. alpina* y *G. humboldtii*) y esto se nota al evaluar el gráfico en base al eje ACoP1 de coordenadas principales (25,2 % de la variación total) (Figura 13). Además, existe variación en las especies asociadas más abundantes para cada rango altitudinal: para la Banda altitudinal A *Lupinus microphyllus* Kunth, y *C. intermedia* son las asociadas más abundantes, mientras que en la Banda altitudinal B, *H. sessiliflora*, *Castilleja nubigena* Kunth y *Gentiana sedifolia* Kunth son las más abundantes; en la Banda altitudinal C, *Castilleja nubigena* Kunth y *Poa cucullata* Hack.; y en la Banda altitudinal D, *Werneria pumila* Kunth, *Baccharis alpina* Kunth y *Festuca chimborazensis* E.B. Alexeev.

6 DISCUSIÓN

En esta investigación encontramos evidencia de que tanto *Azorella aretioides* como *Xenophyllum rigidum* actúan como especies facilitadoras en el sitio de estudio. Sin embargo, ambas especies se relacionan de manera distinta con el ambiente y con las otras especies de plantas presentes en el lugar. Es decir, tienen efectos especie específicos con el resto de la comunidad vegetal, esto pudiera estar relacionado con diferencias en rasgos en ambas especies y sus efectos micro ambientales. Además, observamos que para ambas especies las frecuencias relativas de interacción positiva aumentan notablemente a medida que el gradiente altitudinal aumenta, mientras que las relaciones de competencia disminuyen.

6.1 Influencia del microhábitat: caracterización térmica y morfológica

Las características morfológicas de cada especie de cojín fueron distintas a lo largo de todo el gradiente. La abundancia de las especies hospederas no se relacionó con el tamaño de los individuos de cojines, sin embargo, observamos tendencias de que la compactación y la temperatura interna si fueron dos factores que posiblemente influenciaron el desempeño de *A. aretioides* y *X. rigidum*, como facilitadores. Por un lado, *A. aretioides* siempre tuvo los individuos más compactos y su temperatura interna fue generalmente más cálida que los controles y la otra especie de cojín; por otro lado, *X. rigidum* fue menos compacto y con temperaturas internas más frías, pero que se mantuvieron constantes a lo largo del rango altitudinal.

6.1.1 Caracterización térmica

Ambas especies de cojín se comportaron de una manera distinta. Los individuos de *X. rigidum*, mantuvieron una temperatura interna constante a lo largo de todo el gradiente (Gráfico1). Mientras que, los de *A. aretioides* presentaron temperaturas generalmente más cálidas que el control y que *X. rigidum* (Figuras 8, 9 y 10). En estudios como el de Sklenář (2007) y Hupp et al. (2017) ha visto que la amortiguación térmica se relaciona de manera distinta al éxito de los cojines como facilitadores. Por un lado, Sklenář (2007) observó que en *Xenophyllum humile*, en la cara este del volcán Iliniza, que la temperatura de la superficie de los cojines brinda condiciones favorables para el establecimiento de otras plantas. Además, las plantas que crecen más cercanas al suelo, como rosetas, hierbas postradas o la mayoría de juveniles, están más expuestas a

las altas temperaturas del día o a las temperaturas congelantes del suelo por la noche (Ramírez, Rada, y Llambí, 2015). Sin embargo, hay estudios como el de Hupp et al. (2017) en donde cojines más efectivos en la regulación térmica (*Arenaria*) fueron menos efectivos en establecer relaciones de facilitación. Lo que nos sugiere que cada especie se comporta de manera distinta dependiendo del lugar en el que se encuentre.

6.1.2 Caracterización morfológica

En el caso de la compactación se observó que en *X. rigidum* los individuos más compactos presentaron mayor abundancia de hospederos e inversamente, en *A. aretioides* los individuos menos compactos fueron los que presentaron este patrón. Esto sugiere que puede existir un rango de compactación óptimo para cada especie de cojín, ya que en ambas especies los individuos que poseían una compactación entre 180 y 200 kPa tenían abundancia y cobertura de especies asociadas mayor.

Además, en los IIR para la cobertura total de plantas y para la riqueza de especies *X. rigidum* presentó valores más altos que *A. aretioides*. Esto apoya la hipótesis de que la compactación pudiera influenciar la capacidad de colonización por parte de plantas asociadas, lo que fue previamente reportado por Sklenář (2009), quien observó que a partir de 4650 m en la cara este del volcán Iliniza en Ecuador, cojines de tamaño pequeño y con una superficie muy compacta no son colonizados tan a menudo como especies con superficies menos rígidas. Sin embargo, estudios como el de Hupp et al. (2017) en Venezuela, plantea que individuos de *Azorella* con superficies más compactas fueron más efectivos que individuos del género *Arenaria*, que fueron más compactos.

6.2 Composición de la comunidad vegetal e interacción de especies asociadas dentro y fuera de los cojines.

En este estudio se encontró que la frecuencia de interacciones positivas entre hospedero-cojín aumentaron a medida que la banda altitudinal incrementó. En la primera altitud, hubo un número más alto de interacciones neutras (Figura 11). Sin embargo, desde los 4800 m el número de interacciones neutras y negativas entre *Azorella aretioides* y sus asociadas disminuyó, y la frecuencia de interacciones positivas aumentó (Figuras 12 y 13). Este patrón también fue observado por Anthelme et. al. (2012) que evaluó el efecto de *A. aretioides* como facilitador en el volcán Antisana y concluyó que, en las altitudes menores prevalecen las relaciones negativas y neutras, mientras que los efectos de facilitación aumentan en frecuencia en las altitudes mayores.

Además, en nuestro estudio, este patrón resulta más evidente en *Xenophyllum rigidum*, ya que en la última banda altitudinal (4901–5000 m) no se encontraron especies con interacciones negativas y de las 10 especies evaluadas en esta banda altitudinal el 70% presentaron una interacción netamente positiva, mientras que solo el 30% restante una neutra (Figura 14).

En el caso de la riqueza se pudo observar un efecto más marcado de asociación positiva entre los cojines y las asociadas, en la que se aprecia que ambos cojines poseen relaciones netamente positivas con las especies asociadas desde la primera altitud, y los valores del IIR aumentan en magnitud (más positivos) a medida que la banda altitudinal incrementa. Los resultados que obtuvimos en los índices de interacción coinciden con la hipótesis del gradiente de estrés, que establece que a mayor banda altitudinal existen condiciones de estrés más severas, lo que hace que las relaciones de competencia disminuyan y las interacciones positivas como la facilitación aumenten (Kikvidze et al., 2011). Cómo podemos ver en los Anexos 2 y 3, en nuestro sitio de estudio efectivamente se observaron cambios que evidenciaron el aumento de la severidad de las condiciones ambientales con la elevación, como, por ejemplo: en la composición vegetal, al reducirse el porcentaje de cobertura de plantas vasculares, materia orgánica y hojarasca; además de la reducción de la temperatura media en las dos últimas bandas altitudinales (C: 4801–4900 m y D: 4901–5000 m).

Tanto en *A. aretioides* como en *X. rigidum* se apreció una cobertura y composición de asociadas distinta a la de sus controles, y como se puede observar en el PERMANOVA de la Tabla 2, dicha diferencia se mantuvo constante y significativa a lo largo de todo el gradiente altitudinal. Además, se observaron seis especies de plantas vasculares (*Aphanactis jamesoniana*, *Gentianella rupícola*, *Lupinus alopecuroides*, *Ranunculus praemorsus*, *Senecio canescens* y *Silene thysanodes*) solo registradas dentro de los cojines. A excepción de *Lupinus alopecuroides* presente en *X. rigidum*, todas fueron encontradas en *A. aretioides*. Estos resultados, junto con los de morfología y temperatura, nos sugieren dos conclusiones importantes: 1) que pueden existir relaciones especie-específicas entre los cojines y algunas de sus asociadas, y 2) que los cojines están modificando la composición de especies del sitio y pueden aumentar tanto la diversidad alfa como la diversidad beta (entre micro-sitios) en estos ecosistemas. Esto ya ha sido reportado en diferentes estudios (Brooker et al., 2007; Cavieres et al., 2003,

2013; Hupp et al., 2017; L. A. Ramírez et al., 2015), que muestran que las interacciones de facilitación pueden causar impacto en la composición y ensamblaje de una comunidad, y la influencia de un facilitador llega a beneficiar a un diverso grupo de especies; además. Cavieres et al., (2016), evidencia la importancia de las plantas nodrizas en el aumento neto de la diversidad de especies en una comunidad vegetal en general. Así, a pesar de que en algunos estudios se ha visto que los cojines poseen un menor número de especies asociadas que zonas abiertas, al permitir la persistencia de especies que no están presentes en zonas abiertas, están ayudando al aumento total de riqueza y abundancia de plantas de una comunidad. Es decir, que las relaciones especie-específicas que se han observado entre cojines y hospederos pueden tener un efecto importante en la estructura de la comunidad (Hupp et al., 2017).

Por otro lado, en este estudio se observó que la composición de hospederos cambió dependiendo de la banda altitudinal evaluada. En las Figuras 17 y 18 se puede apreciar que tanto en *Azorella aretioides* como en *Xenophyllum rigidum* la riqueza y composición de especies establecidas dentro de estos cojines es distinta en cada altitud. Por ejemplo, en la banda altitudinal A (4600–4700 m), *A. aretioides* se caracteriza por tener una mayor abundancia de *Baccharis caespitosa* (Ruiz y Pav.) Pers., *Chuquiraga jussieui* J.F. Gmel., *Werneria nubigena* Kunth y *Calamagrostis intermedia* (J. Presl) Steud.; sin embargo, en la última banda altitudinal (C: 4701–4800 m) las especies más abundantes son *Baccharis caespitosa* var. *alpina* (Kunth) Cuatrec., *Senecio nivalis* (Kunth) Cuatrec. y *Myrosmodes* sp. Esta última, además de aparecer en los análisis de ACOP como una de las más abundantes en la tercera altitud, es un ejemplo claro de que los cojines son un requisito importante para el establecimiento de ciertas asociadas. Desde la primera altitud, *Myrosmodes* sp. siempre presenta una interacción netamente positiva (IIR=1) con los cojines, patrón que no solo se ha observado en nuestro estudio, sino que también fue evidenciado por Anthelme y Dangles (2012) cuando evaluó a *A. aretioides* como especie facilitadora en el páramo del Antisana. Además, al igual que Sklenář (2009) encontramos que en nuestra área de estudio la mayoría de especies de asociadas prefieren crecer dentro de los cojines que fuera de ellos. Igualmente, a medida que la banda altitudinal aumenta el número de especies que se establece dentro de cojines es mayor al número de especies fuera de los mismos (Tabla A1) (Figura A1).

Todos estos resultados sustentan la idea de que algunas plantas nodrizas modifican su microambiente, reduciendo el estrés físico o las diferentes perturbaciones y permitiendo de ese modo que especies de plantas menos tolerantes puedan sobrevivir. En particular, la última banda altitudinal muestreada (4900–5000 m) es una zona próxima al glaciar del volcán y la estructura del paisaje cambia drásticamente, ya que la mayoría del sustrato está compuesto de grava, arena y cojines (Figura A2). En el estudio de Zimmer et al. (2018) sugieren que en zonas tempranas de retroceso glaciar, especies que son buenas dispersoras pudieran llegar antes que los cojines u otras nodrizas, por lo que inicialmente la facilitación biótica podría no ser tan importante. Sin embargo, los resultados de esta tesis sugieren que incluso al borde del glaciar, los cojines de *Xenophyllum rigidum* son plantas pioneras que pueden facilitar la colonización de otras especies; sin embargo, no sucede lo mismo con *Azorella aretioides*, que no está presente en estas zonas de sucesión primaria temprana.

La diversidad de plantas nodrizas y el hecho de que exista un efecto especie-específico entre ellas y sus especies facilitadas, nos sugiere que distintas especies de cojín, pueden contribuir al aumento de la diversidad de una comunidad; además, nos muestra que existe interdependencia y complementariedad en las interacciones entre especies y, que los efectos de facilitación no son equivalentes a los que pudieran tener las rocas. Por otro lado, estas especies de nodrizas tienen diferente habilidad de colonización de zonas tempranas de sucesión primaria, lo que también es importante, al menos en el caso de los páramos. Y nos indica que estas especies cumplen un papel dentro de la sucesión primaria y recolonización de sustrato en escenarios de retroceso de glaciar. Anthelme et al. (2014) enfatizan que algunas plantas nodrizas (como los cojines) pueden amortiguar condiciones ambientales a largo plazo y pueden asegurar la persistencia de otras plantas alpinas a través de eventos migratorios locales. Por lo que podemos sugerir que para las comunidades que migran a elevaciones más altas, la facilitación debe jugar un rol importante en la organización y ensamblaje de especies vegetales o animales, debido a que influyen sus condiciones medioambientales.

7 CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

La caracterización térmica del interior de *Azorella aretioides* y *Xenophyllum rigidum* demostró que existe desacoplamiento de los cojines con respecto a los controles. Esto se agudiza a medida que el gradiente altitudinal aumenta y la temperatura del suelo disminuye, en los primeros dos rangos (A: 4600 – 4701 m y B: 4701 y 4800 m) las dos especies de cojín tiene rangos de temperatura similares al control; sin embargo, en los dos últimos (C: 4800 – 4901 m y D: 4901 y 5000 m) su temperatura se muestra más cálida y constante que el control.

Azorella aretioides es la especie con cojines más grandes y compactos en todo el sitio; sin embargo, el tamaño de los cojines no tiene una relación directa con la abundancia o presencia de especies asociadas. Por otro lado, *Xenophyllum rigidum*, posee cojines con menor compactación y tamaño.

La compactación parece ser importante como determinante del efecto facilitador de los cojines, siendo los cojines con una compactación entre 80 y 120 kPa los que poseen más riqueza y cobertura de hospederos en ambas especies de nodrizas.

Ambas especies son importantes en ensamblaje comunitario y aumentan la riqueza total de especies de plantas alto andinas, a lo largo de un gradiente estudiado. Además, encontramos especies con relaciones específicas al facilitador, es decir, existen especies asociadas que solo fueron encontradas dentro de cojines y asociadas específicamente a uno de los facilitadores.

Los resultados obtenidos para ambas especies de cojines apoyan la Hipótesis del Gradiente de Estrés, ya que a medida que las condiciones ambientales son más severas, como consecuencia del aumento de la elevación, la frecuencia relativa de las relaciones positivas entre cojín-hospedero aumentan y las relaciones negativas disminuyen en frecuencia.

La información recogida en este estudio demuestra que si existen diferencias térmicas y morfológicas entre *Azorella aretioides* y *Xenophyllum rigidum*. Además, ambas especies se relacionan de diferente manera con la comunidad vegetal del sitio de

estudio. Sin embargo, no está completamente clara la influencia de los rasgos térmicos y morfológicos con el desempeño de los cojines como facilitadores. Esta información puede servir de guía para futuras investigaciones, y se propone complementar el estudio con la evaluación de características como cantidad de nutrientes, agua y materia orgánica dentro y fuera de los cojines.

8 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, M., Gorley, R. N., y Clarke, K. (2008). *PERMANOVA+ for primer: Guide to software and statistical methods*. Plymouth: Primer-E. Recuperado de http://updates.primer-e.com/primer7/manuals/PERMANOVA+_manual.pdf
- Anthelme, F., Buendia, B., Mazoyer, C., y Dangles, O. (2011). Unexpected mechanisms sustain the stress gradient hypothesis in a tropical alpine environment. *Journal of Vegetation Science*, 23(1), 62–72. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01333.x>
- Anthelme, F., Cavieres, L. A., y Dangles, O. (2014). Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. *Frontiers in Plant Science*, 5, 387. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00387>
- Anthelme, F., y Dangles, O. (2012). Plant–plant interactions in tropical alpine environments Fabien. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(5), 363–372.
- Anthelme, F., Jacobsen, D., Macek, P., Meneses, R. I., Moret, P., Beck, S., y Dangles, O. (2014). Biodiversity patterns and continental insularity in the tropical high andes. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 46(4), 811–828. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.4.811>
- Armas, C., Ordiales, R., y Pugnaire, F. I. (2004). Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology*, 85(10), 2682–2686. <https://doi.org/10.1890/03-0650>
- Azocar, A., y Rada, F. (2006). *Ecofisiología de Plantas de Páramo*. Mérida. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE)
- Begon, M., Townsend, C. R., y Harper, J. L. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*.
- Beltran, H. (2016). Sinópsis del Género *Xenophyllum* (Asteraceae: Senecioneae) del Perú. *Arnaldoa*, 23(1), 351–362. Retrieved from <http://www.scielo.org.pe/pdf/arnal/v24n1/a04v24n1.pdf>
- Bertness, M., y Callaway, R. (1994). Positive Interactions in Communities. *Trends in Ecology y Evolution* (Vol. 9). [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)
- Brooker, R. W., Maestre, F., Callaway, R. M., Lortie, C. J., Cavieres, L. A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C y Michalet, R. (2007). *Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future*. *Journal of Ecology* (Vol. 96). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01295.x>

- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., y Bertness, M. D. (2003). Incorporating facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(3), 119–125. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)00045-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)00045-9)
- Bueno, A., y Llambí, L. D. (2015). Facilitation and edge effects influence vegetation regeneration in old-fields at the tropical Andean forest line, 18 (2015), 613–623. <https://doi.org/10.1111/avsc.12186>
- Calviño, C. I., Fernández, M., y Martínez, S. G. (2016). Las especies de *Azorella* (Azorelloideae, Apiaceae) con distribución extra-Argentina. *Darwiniana*, 4(1), 57–82. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2016.41.681>
- Cavieres, L. A., Badano, E. I., Sierra-almeida, A., Gómez-gonzález, S., y Molina-montenegro, M. A. (2003). Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile, (2002).
- Cavieres, L. A., Badano, E. I., Sierra-almeida, A., Molina-montenegro, M. A., Badano, E. I., Sierra-almeida, A., y Molina-montenegro, M. A. (2007). Microclimatic modifications of cushion plants and their consequences for seedling survival of native and non-native herbaceous species in the high andes of central Chile microclimatic modifications of cushion plants and their consequences for seedling sur. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 39(2):229-236 (2007). [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2007\)39\[229:MMOCPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2007)39[229:MMOCPA]2.0.CO;2)
- Cavieres, L. A., Brooker, R. W., Butterfield, B. J., Cook, B. J., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., Pugnaire, F., Schöb, C., Xiao, S., Anthelme, F., Björk, R., Dickinson, K., Cranston, B., Gavilán, R., Kanka, R., Gutiérrez-Girón, A., Maalouf, J., Mark, Al., Noroozi, J., Parajuli, R., Parajuli, R., Phoenix, G., Reid, A., y Callaway, R. M. (2013). Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. *Ecology Letters*, 17(2), 193–202. <https://doi.org/10.1111/ele.12217>
- Cavieres, L. A., Hernández-Fuentes, C., Sierra-Almeida, A., y Kikvidze, Z. (2016). Facilitation among plants as an insurance policy for diversity in Alpine communities. *Functional Ecology*, 30, 52–59. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12545>
- Cavieres, L. A., Quiroz, C. L., Molina-montenegro, M. A., y Mun, A. A. (2005). Nurse effect of the native cushion plant *Azorella monantha* on the invasive non-native *Taraxacum officinale* in the high-Andes of central Chile. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 7 (3), 217- 226 <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2005.09.002>
- Cavieres, L. A., y Sierra-Almeida, A. (2012). Facilitative interactions do not wane with

- warming at high elevations in the Andes. *Oecologia*, 170(2), 575–584.
<https://doi.org/10.1007/s00442-012-2316-x>
- Clarke, K., y Gorley, R. N. (2006). *PRIMER v6: user manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth* (Vol. 29). Recuperado https://www.researchgate.net/publication/285668711_PRIMER_v6_user_manualtutorial_PRIMER-E_Plymouth
- Cleef, A. M. (1979). The phytogeographical position of the neotropical vascular paramo flora with special reference to the Colombian cordillera Oriental: 175-184 p. *Tropical Botany, Academic Press. London-New York-San Francisco, USA.*
- Cuesta, F., Muriel, P., Llambí, L. D., Halloy, S., Aguirre, N., Beck, S., Carilla, J., Meneses, R., Cuello, S., Grau, A., Gámez, L., Irazábal, J., Jácome, J., Jaramillo, R., Ramírez, L., Samaniego, N., Suárez-duque, D., Thompson, N., Tupayachi, A., Viñas, P., Yager, K., Becerra, M., y Pauli, Harald Gosling, W. D. (2016). Latitudinal and altitudinal patterns of plant community diversity on mountain summits across the tropical Andes Latitudinal and altitudinal patterns of plant community diversity on mountain summits across the tropical Andes. *Ecography*, 40(November 2017), 001–014. <https://doi.org/10.1111/ecog.02567>
- Funk, V. A. (1997). *Xenophyllum*, a New Andean Genus Extracted from *Werneria* s.l. (Compositae: Senecioneae). *Novon*, 7(3), 235. <https://doi.org/10.2307/3391934>
- Hupp, N., Llambí, L. D., Ramírez, L., y Callaway, R. M. (2017). Alpine cushion plants have species-specific effects on microhabitat and community structure in the tropical Andes. *Journal of Vegetation Science*, 28(5), 928–938. <https://doi.org/10.1111/jvs.12553>
- Irazábal, J. (2016). Efecto de las plantas en cojín sobre el ensamblaje comunitario en un gradiente altitudinal en el superpáramo del Antisana-Ecuador. (Disertación de Maestría) Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito
- Josse, C., Cuesta, F., Navarro, G., Barrena, V., Cabrera, E., Chacón-Moreno, E., Ferreira, W., Peralvo, M., Saito, J. y Tovar A., S. (2009). *Ecosistemas de los Andes del Norte y Centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela.* Recuperado: https://www.researchgate.net/publication/259477857_Ecosistemas_de_los_Andes_del_Norte_y_Centro_Bolivia_Colombia_Ecuador_Peru_y_Venezuela
- Kikvidze, Z., Michalet, R., Brooker, R. W., Cavieres, L. A., Lortie, C. J., Pugnaire, F. I., y Callaway, R. M. (2011). Climatic drivers of plant – plant interactions and diversity in alpine communities. <https://doi.org/10.1007/s00035-010-0085-x>

- León-Yáñez, S., Valencia, R., Pitman, N., Endara, L., Ulloa Ulloa, C., y Navarrete, H. (Eds.). (2011). *Libro rojo de las plantas endémicas del Ecuador* (2° edición). Quito, Ecuador: Publicaciones del Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Loza Herrera, S., Meneses, R. I., y Anthelme, F. (2015). Comunidades vegetales de los bofedales de la Cordillera Real (Bolivia) bajo el calentamiento global . *Ecología En Bolivia* . scielobo .
- Madriñán, S., Cortés, A. J., y Richardson, J. E. (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in Genetics*, 4, 192. <https://doi.org/10.3389/fgene.2013.00192>
- Manciati, C., Villacís, M., Taupin, J. D., Cadier, E., Galárraga-Sánchez, R., y Cáceres, B. (2014). Empirical mass balance modelling of South American tropical glaciers: Case study of Antisana volcano, Ecuador. *Hydrological Sciences Journal*, 59(8), 1519–1535. <https://doi.org/10.1080/02626667.2014.888490>
- Michalet, R., Schöb, C., Xiao, S., Zhao, L., Chen, T., An, L., y Callaway, R. M. (2016). Beneficiary feedback effects on alpine cushion benefactors become more negative with increasing cover of graminoids and in dry conditions. *Functional Ecology*, 30(1). <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12507>
- Molenda, O., Reid, A., y Lortie, C. J. (2012). The Alpine Cushion Plant *Silene acaulis* as Foundation Species : A Bug ' s-Eye View to Facilitation and Microclimate, 7(5): e37223. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037223>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., y Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403-853. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1038/35002501>
- Ramírez, L. (2013). *Interacciones entre un arbusto dominante (Hypericum laricifolium Juss) y otras especies de plantas en el páramo andino y altiandino*. Universidad de los Andes. Retrieved from <http://www.saber.ula.ve/handle/123456789/39862>
- Ramírez, L. A., Rada, F., y Llambí, L. D. (2015). Linking patterns and processes through ecosystem engineering: effects of shrubs on microhabitat and water status of associated plants in the high tropical Andes. *Plant Ecology*, 216(2), 213–225. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0429-5>
- 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. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/20050499>

- Sklenář, P. (2007). Temperature environment of *Xenophyllum humile* (Kunth) V . A . Funk , a high Andean cushion plant. *Funk* ,. *October*, 14(1), 97–104.
- Sklenář, P. (2009). Presence of cushion plants increases community diversity in the high equatorial Andes. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 204(4), 270–277. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.flora.2008.04.001>
- Sklenář, P., y Balslev, H. (2007). Geographic flora elements in the Ecuadorian superpáramo. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 202(1), 50–61. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2006.03.002>
- Sklenář, P., Kuèerová, A., Macková, J., y Macek, P. (2015). Temporal variation of climate in the high-elevation páramo of Antisana, Ecuador. *Geografía Física e Dinámica Cuaternaria* 38(1):67-78 <https://doi.org/10.4461/GFDQ.2015.38.07>
- Sklenář, P., Luteyn, J. L., Ulloa Ulloa, C., Jørgensen, P. M., y O Dillon, M. (2005). *Flora Genérica de los Páramos: Guía Ilustrada de las Plantas Vasculares*. Missouri Botanical Garden. Nueva York, Estados Unidos. The University of Chicago Press. <https://doi.org/10.1086/523148>
- Sklenář, Petr, 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. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2003\)035\[0008:RSITHA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2003)035[0008:RSITHA]2.0.CO;2)
- Tejedor Garavito, N., Newton, A. C., Golicher, D., y Oldfield, S. (2015). The Relative Impact of Climate Change on the Extinction Risk of Tree Species in the Montane Tropical Andes. *PLOS ONE*, 10(7), e0131388. Retrieved from <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0131388>
- Vásconez, P. M., y Hofstede, R. (2006). Los páramos ecuatorianos. *Botánica Económica de Los Andes Centrales*. La Paz, Universidad Mayor de San Andrés.
- Yang, Y., Niu, Y., Cavieres, L. A., y Sun, H. (2010). Positive associations between the cushion plant *Arenaria polytrichoides* (Caryophyllaceae) and other alpine plant species increase with altitude in the Sino-Himalayas. *Journal of Vegetation Science*, (Callaway 2007), 1048–1057. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01215.x>
- Zimmer, A., Meneses, R. I., Rabatel, A., Soruco, A., Dangles, O., y Anthelme, F. (2018). Time lag between glacial retreat and upward migration alters tropical alpine communities. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 30, 89–102. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.05.003>

9 FIGURAS

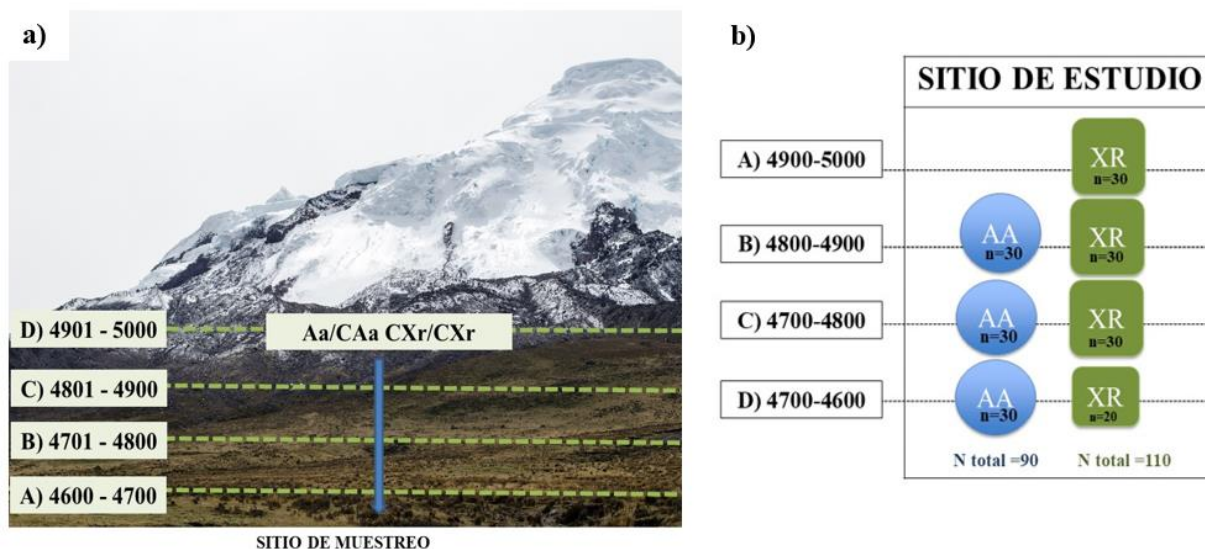


Figura 1A. Esquema del sitio de estudio y la distribución de los individuos. a) Volcán Antisana con los cuatro rangos altitudinales escogidos A: 4600– 4700 m; B: 4701– 4800 m; C: 4801– 4900 m; D: 4901– 5000 m b) número y distribución de individuos por especie y altitud.

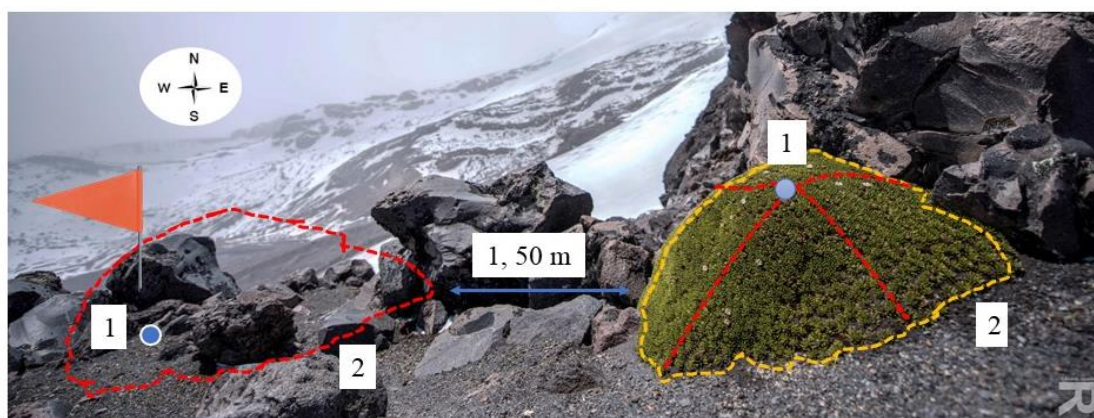


Figura 1B. Disposición de botones de temperatura y medición del perímetro de los individuos muestreados. 1) Sensores de temperatura representados con círculos azules, ubicados a 2 cm de profundidad en el cuadrante control y en el centro, norte, sur, este y oeste del cojín 2) Perímetro del cojín representado por líneas entrecortadas amarillas y en rojo, su control.

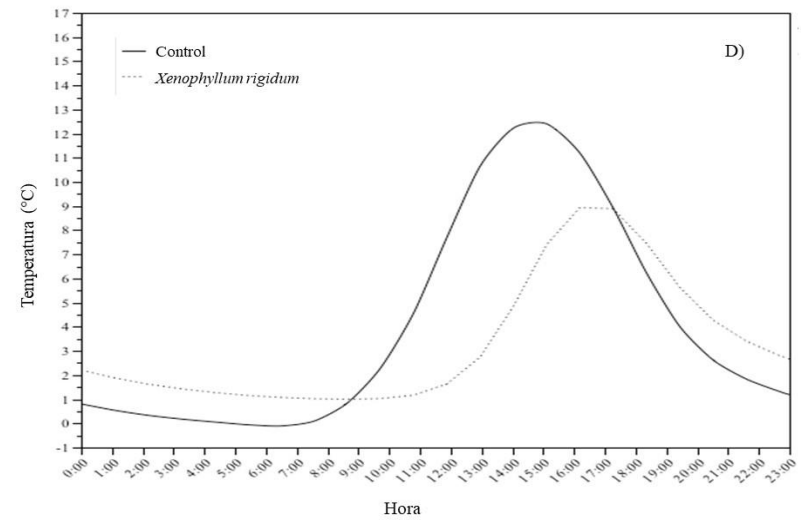
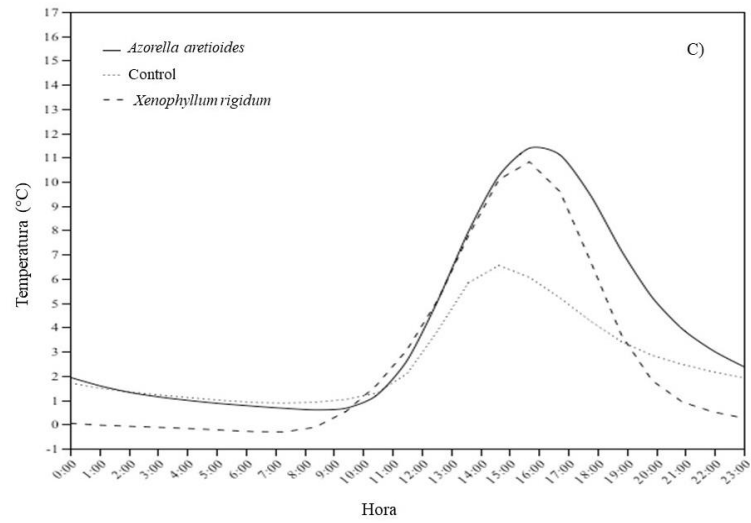
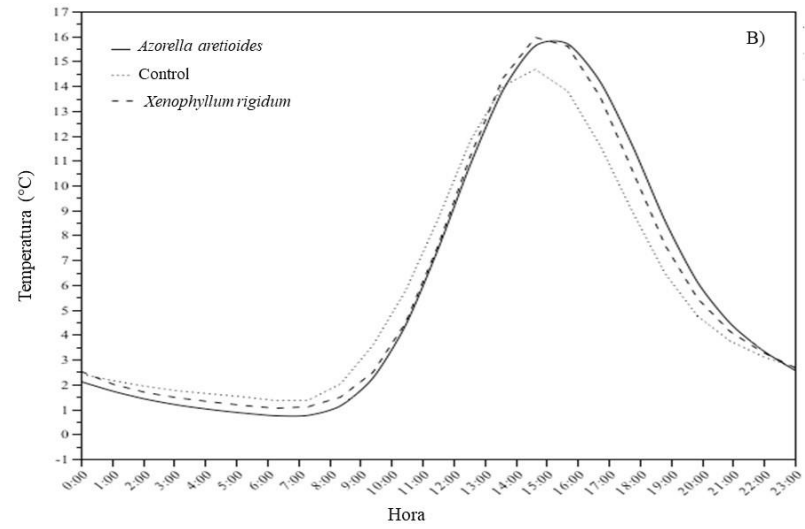
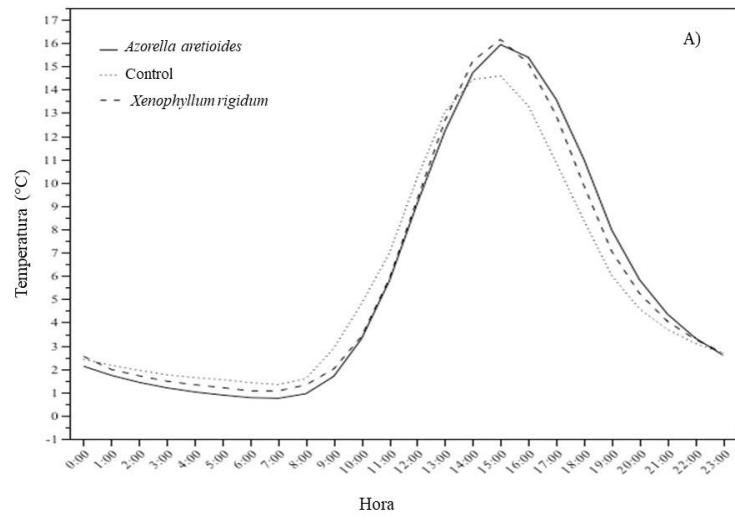


Figura 2. Diagramas del promedio de las fluctuaciones diarias de la temperatura interna de *Azorella aretioides*, *Xenophyllum rigidum* y un control ubicado en el suelo, durante las 24 horas del día, en las cuatro bandas altitudinales: A) 4600–4700 m; B) 4701–4800 m; C) 4801–4900 m y D) 4901–5000

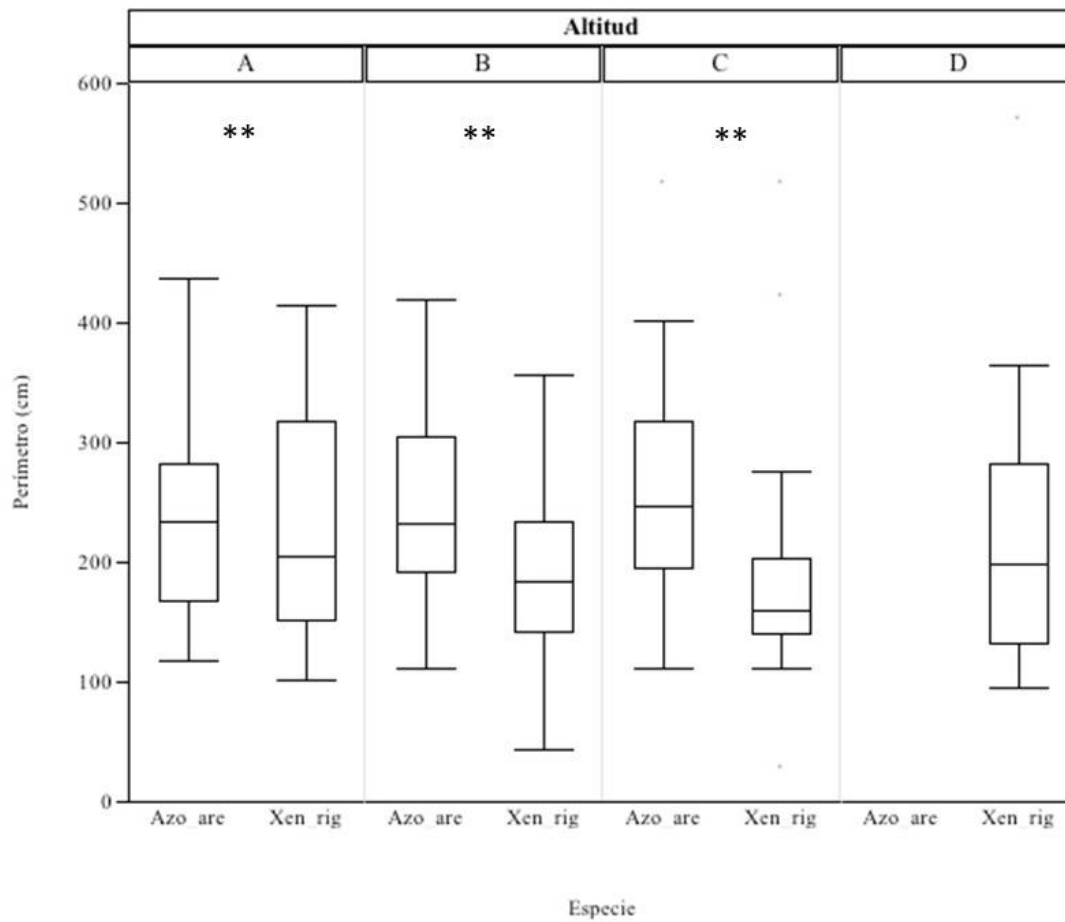


Figura 3. Diagrama de caja y bigotes del perímetro de todos los individuos de *Azorella aretioides* y *Xenophyllum rigidum* en las diferentes bandas altitudinales A (4600–4700 m); B (4701–4800 m); C (4801–4900 m) y D (4901–5000 m). El diagrama de caja y bigotes representa la mediana y los cuartiles superior e inferior, del tamaño de ambas especies en cojín. La presencia de dos asteriscos, indica diferencias altamente significativas ($p < 0,01$) entre el tamaño de ambas especies.

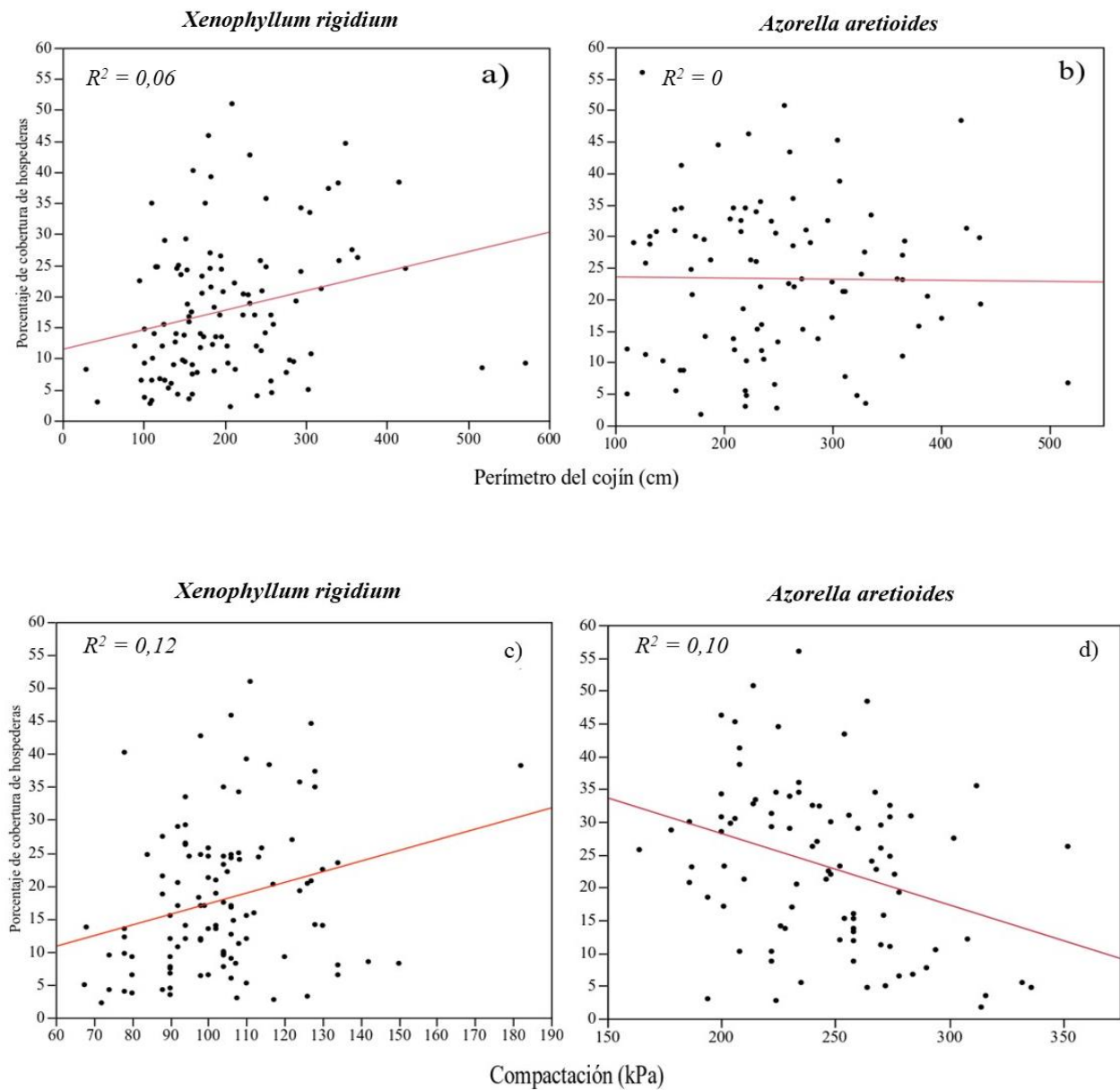


Figura 4. Gráficos de correlación entre: 1) el porcentaje de cobertura las plantas asociadas y el perímetro de las especies en cojín (gráficos a y b); 2) el porcentaje de cobertura las plantas asociadas y la compactación de las especies en cojín (gráficos c y d)

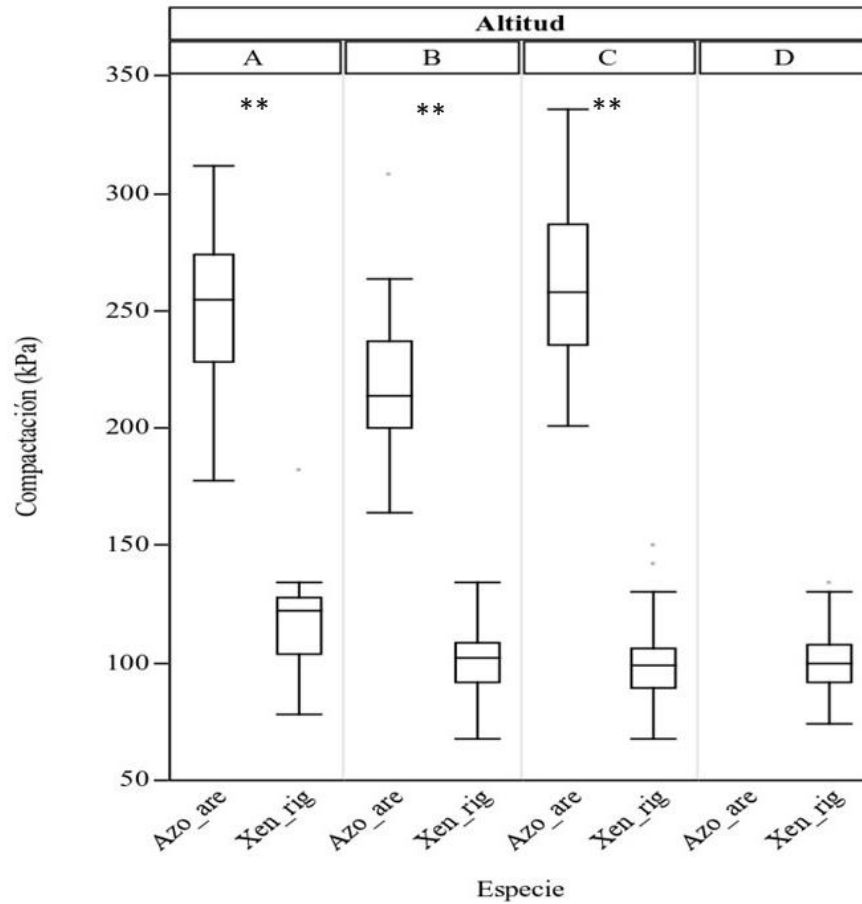


Figura 5. Diagrama de caja y bigotes de la compactación de todos los individuos de *Azorella aretioides* y *Xenophyllum rigidum* en las diferentes bandas altitudinales A (4600–4700 m); B (4701–4800 m); C (4801–4900 m) y D (4901–5000 m). El diagrama de caja y bigotes representa la mediana y los cuartiles superior e inferior, de la compactación de ambas especies en cojín. La presencia de dos asteriscos, indica diferencias altamente significativas ($p < 0,01$) entre la compactación de ambas especies.

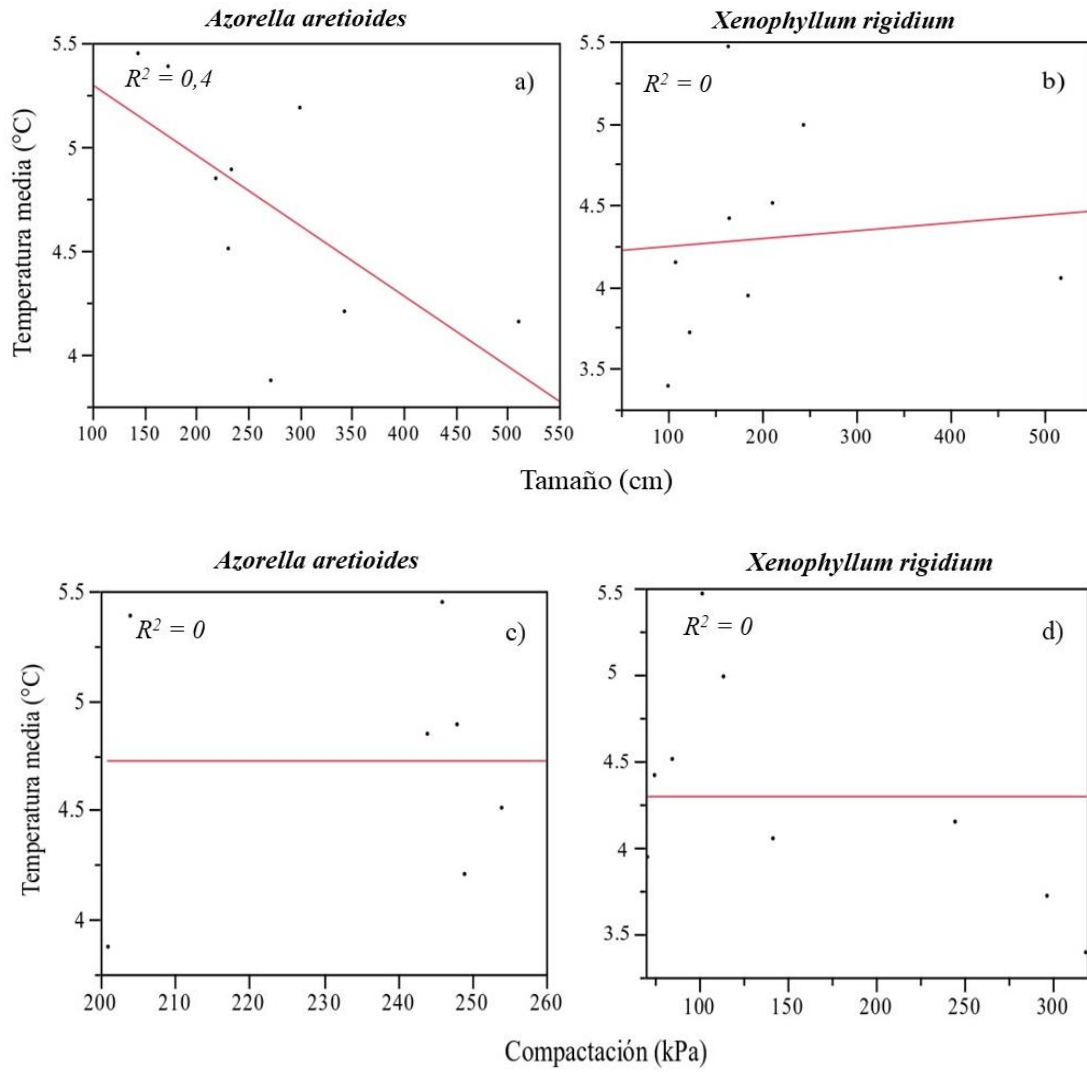


Figura 6. Gráficos de correlación entre: 1) la media de la temperatura interna de los cojines y su compactación (gráficos a y b); 2) la media de la temperatura interna de los cojines y su tamaño (gráficos c y d).

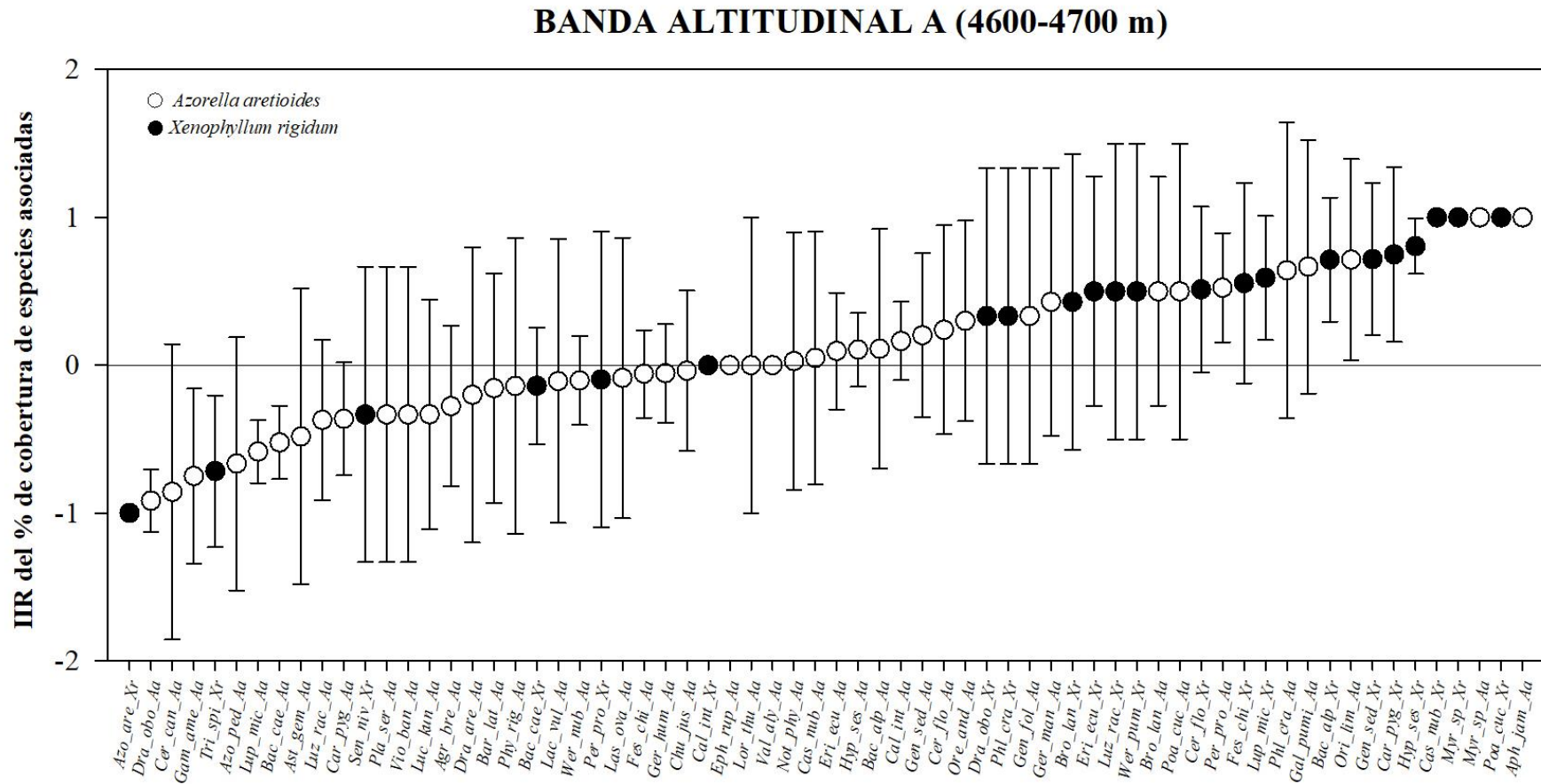


Figura 7. Índices de Intensidad de Interacción Relativa (IIR) de las especies asociadas con *Azorella aretioides* (círculos blancos) y *Xenophyllum rigidum* (círculos negros) en la banda altitudinal A (46000–4700 m). Las barras representan los intervalos de confianza del 95% del IIR para cada especie hospedera. las especies están ordenadas en función del valor del IIR de menor (izquierda) a mayor (derecha).

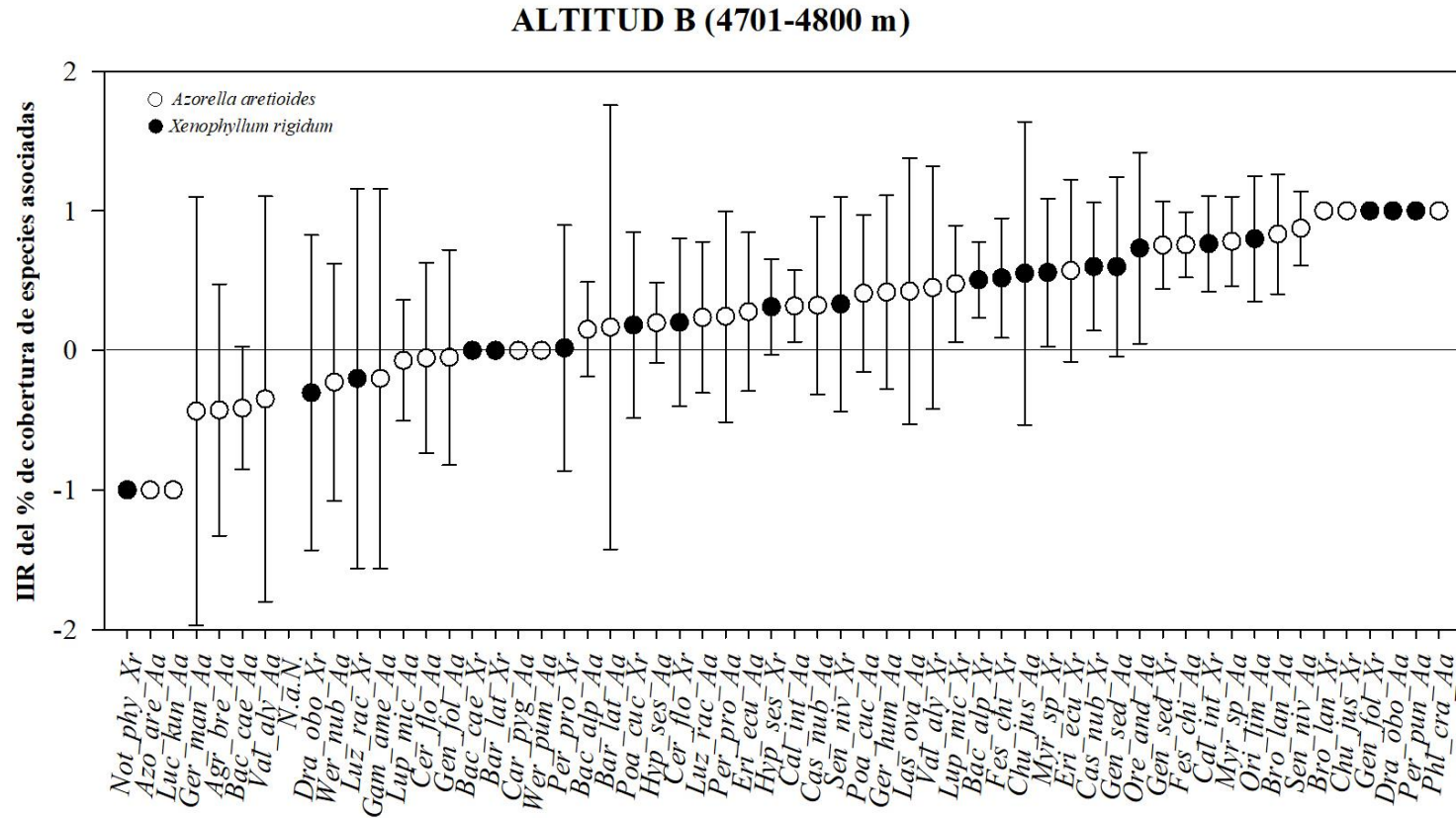


Figura 8. Índice de Intensidad de Interacción Relativa (IIR) de las especies asociadas con *Azorella aretioides* (círculos blancos) y *Xenophyllum rigidum* (círculos negros) en la banda altitudinal B (4701–4800 m). Las barras representan los intervalos de confianza del 95% del IIR para cada especie hospedera. las especies están ordenadas en función del valor del IIR de menor (izquierda) a mayor (derecha).

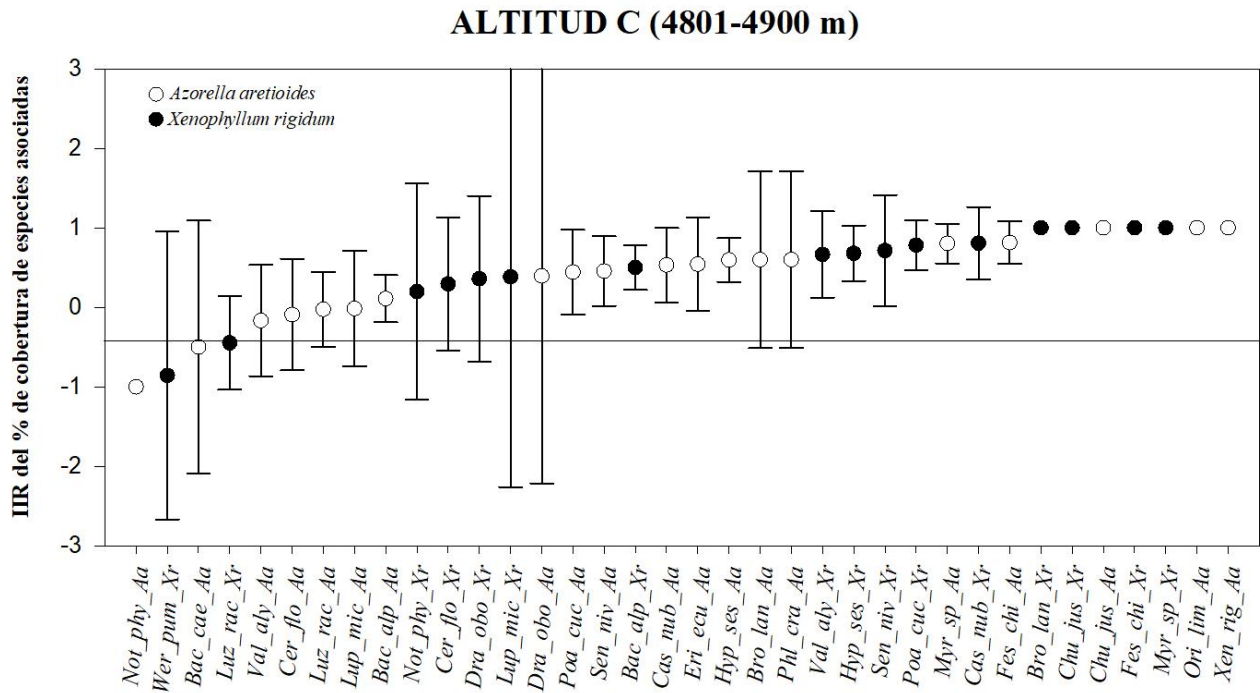


Figura 9. Índice de Intensidad de Interacción Relativa (IIR) de las especies asociadas con *Azorella aretioides* (círculos blancos) y *Xenophyllum rigidum* (círculos negros) en la banda altitudinal C (4801–4900 m). Las barras representan los intervalos de confianza del 95% del IIR para cada especie hospedera. Las especies están ordenadas en función del valor del IIR de menor (izquierda) a mayor (derecha).

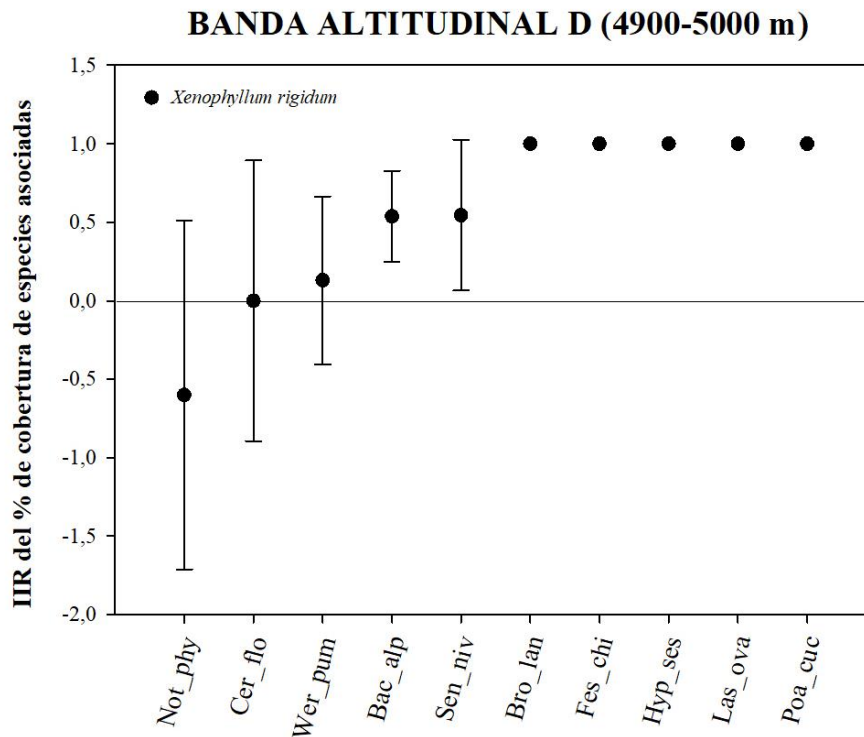


Figura 10. Índice de Intensidad de Interacción Relativa (IIR) entre las especies asociadas y *Xenophyllum rigidum* en la banda altitudinal D (4901–5000 m). Las barras representan los intervalos de confianza del 95% del IIR para cada especie hospedera. Las especies están ordenadas en función del valor del IIR de menor (izquierda) a mayor (derecha).

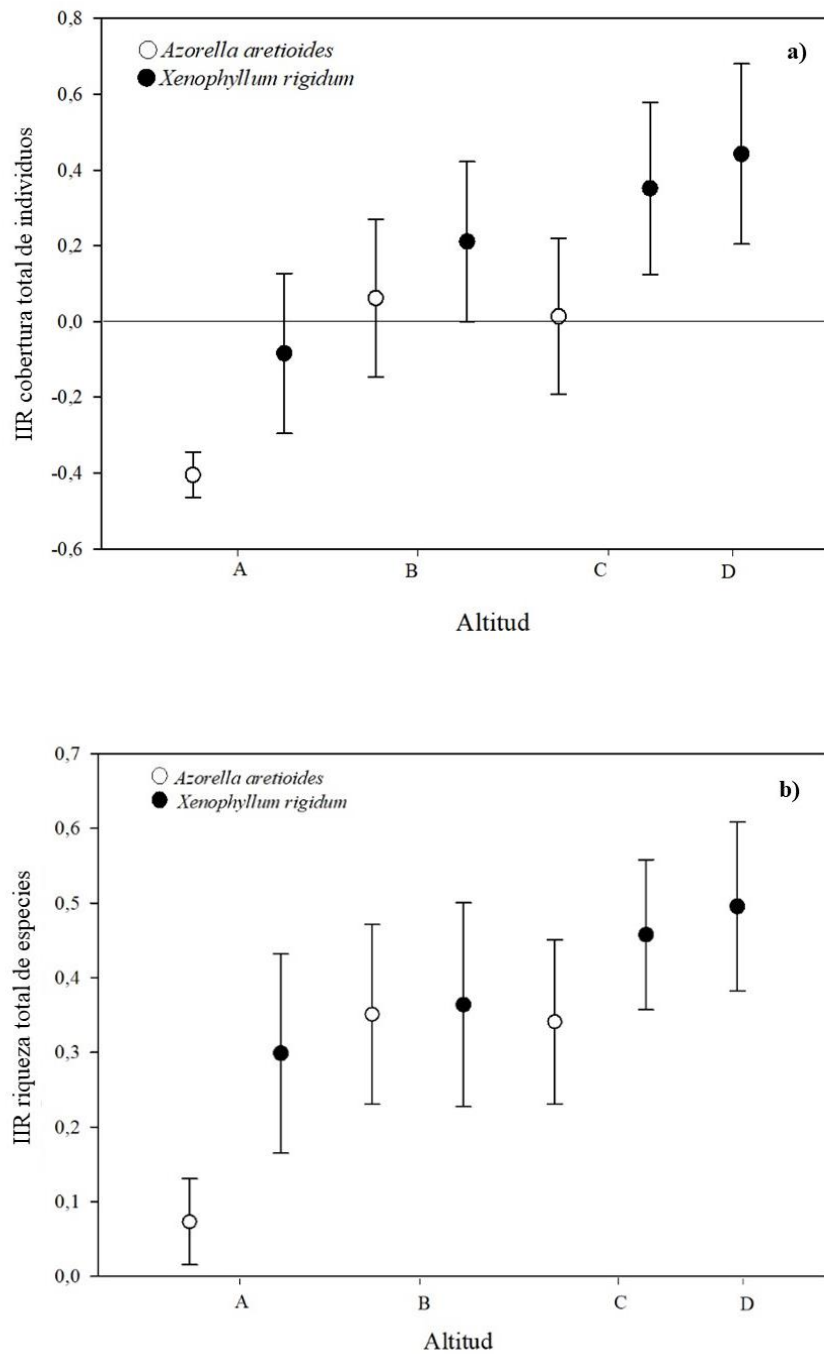


Figura 11. Índice de Intensidad de Interacción Relativa (IIR) de: a) la cobertura total de especies asociadas y b) de la riqueza de especies asociadas presentes en *Azorella aretioides* (círculos blancos) y *Xenophyllum rigidum* (círculos negros) en las cuatro altitudes estudiadas A (4600–4700 m); B (4701–4800 m); C (4801–4900 m) y D (4901–5000 m). Las barras representan los intervalos de confianza del 95% para cada especie hospedera.

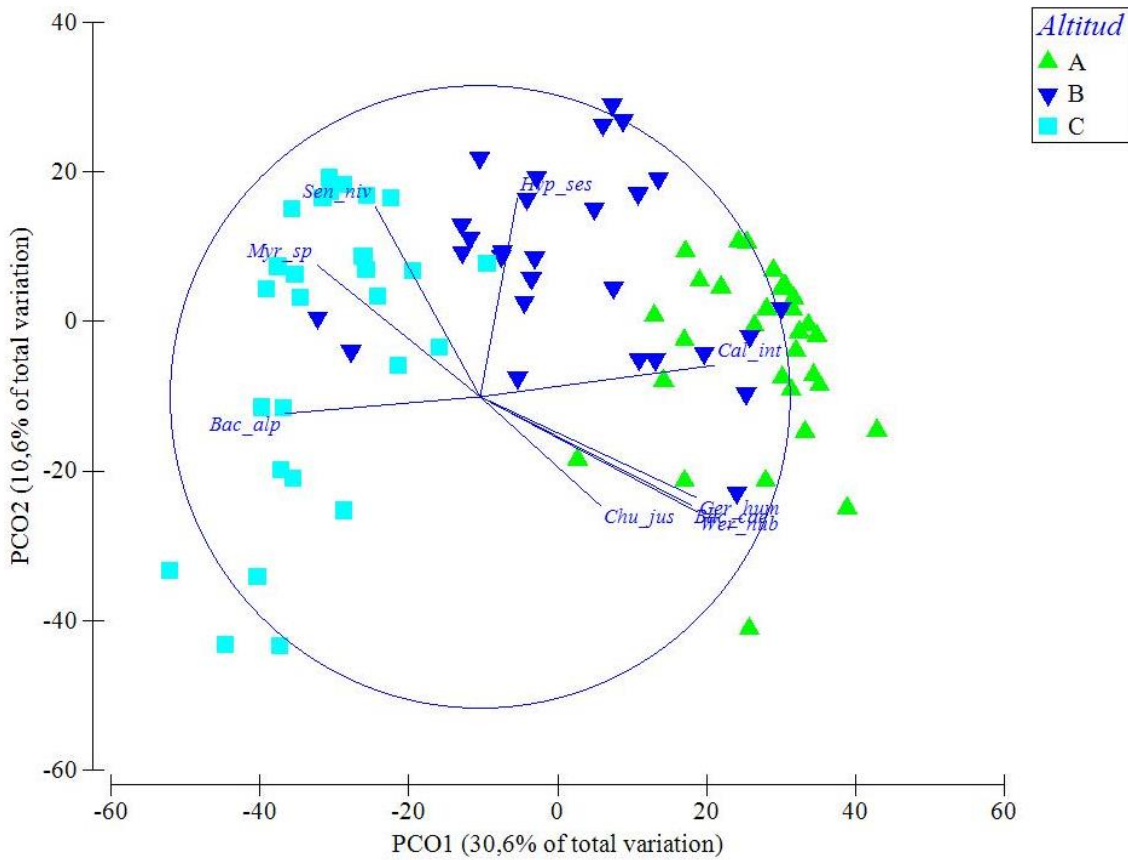


Figura 12. Análisis de Coordenadas Principales (ACoP) de todos los individuos hospederos de *Azorella aretioides* separados por cada banda altitudinal, donde A: 4600–4700 m, B: 4701–4800 m y C: 4801–4900 m. El análisis se basa en el índice de similitud de Bray-Curtis. Los vectores representan el coeficiente de correlación de Pearson de la abundancia de las especies asociadas con los dos primeros ejes de ordenación (para especies con correlaciones superiores a 0,4).

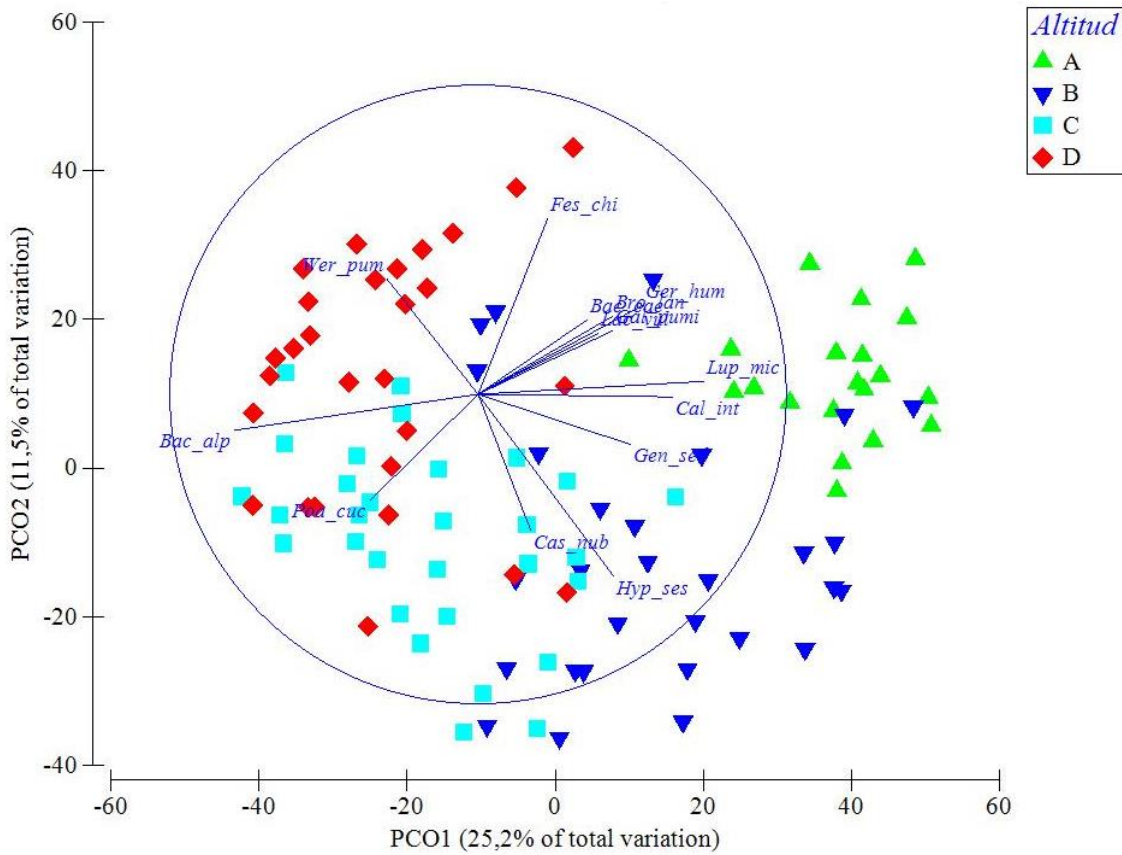


Figura 13. Análisis de Ordenación de Coordenadas Principales (ACOP) de todos los individuos hospederos de *Xenophyllum rigidum* separados por cada rango altitudinal, donde A: 4600–4700 m, B: 4701–4800 m, C: 4801–4900 m y D: 4901–5000 m. Todas las especies de plantas vasculares graficadas presentaron un grado de relación con los cojines mayor a 0,04 según el índice de Pearson que permite estimar el grado de correlación de dos variables.

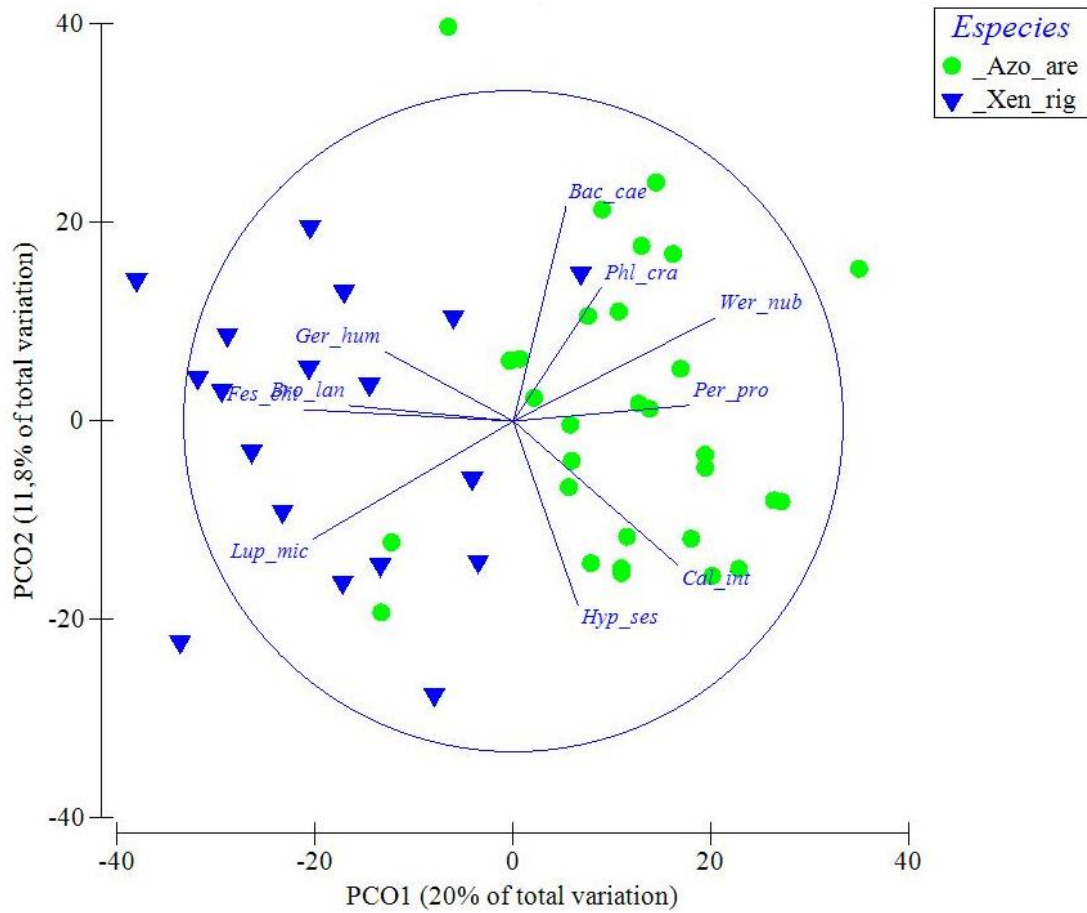


Figura 14. Análisis de Ordenación Coordenadas Principales (ACOP) Análisis de Coordenadas Principales (ACOP) de todos los individuos de *Xenophyllum rigidum* y *Azorella aretioides* en la banda altitudinal A (4600–4700 m). Todas las especies de plantas vasculares graficadas presentaron un grado de relación con los cojines mayor a 0,04 según el índice de Pearson que permite estimar el grado de correlación de dos variables.

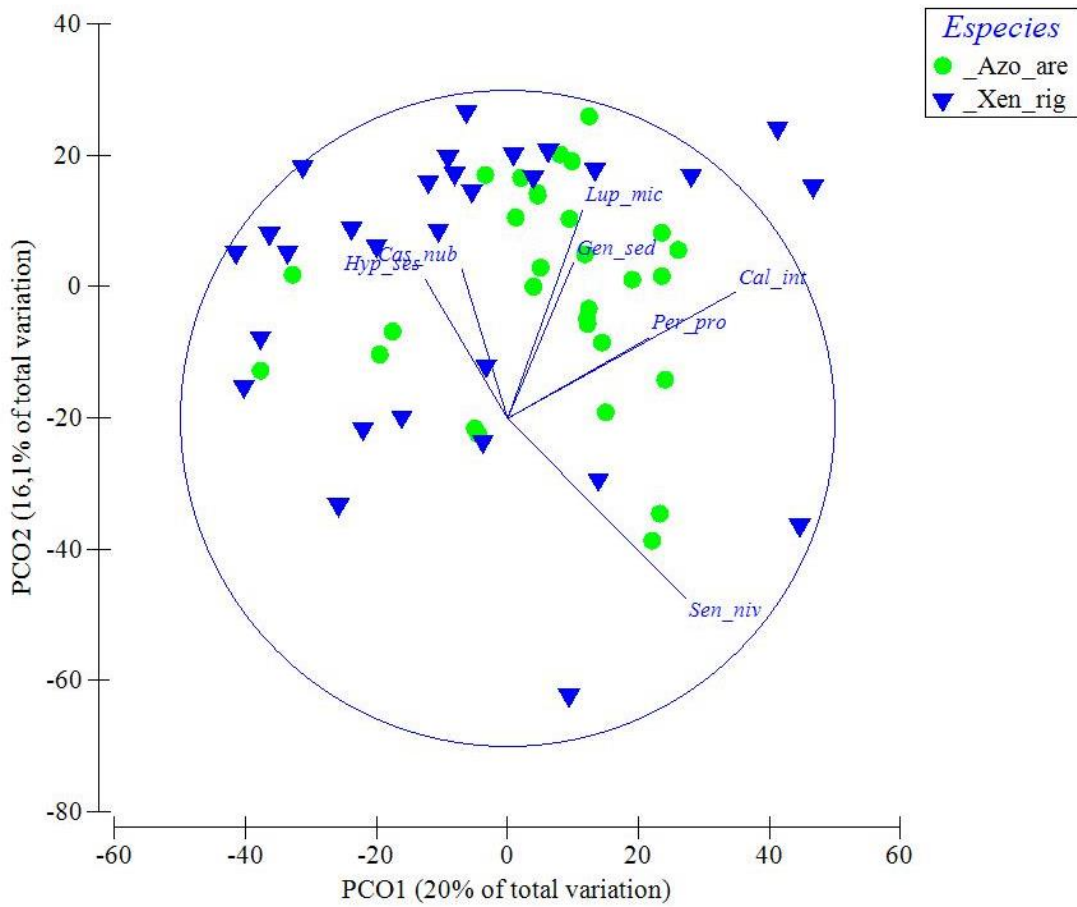


Figura 15. Análisis de Ordenación de Coordenadas Principales (ACOP) de todos los individuos hospederos de *Xenophyllum rigidum* y *Azorella aretioides* en la banda altitudinal B (4701–4800 m). Todas las especies de plantas vasculares graficadas presentaron un grado de relación con los cojines mayor a 0,04 según el índice de Pearson que permite estimar el grado de correlación de dos variables.

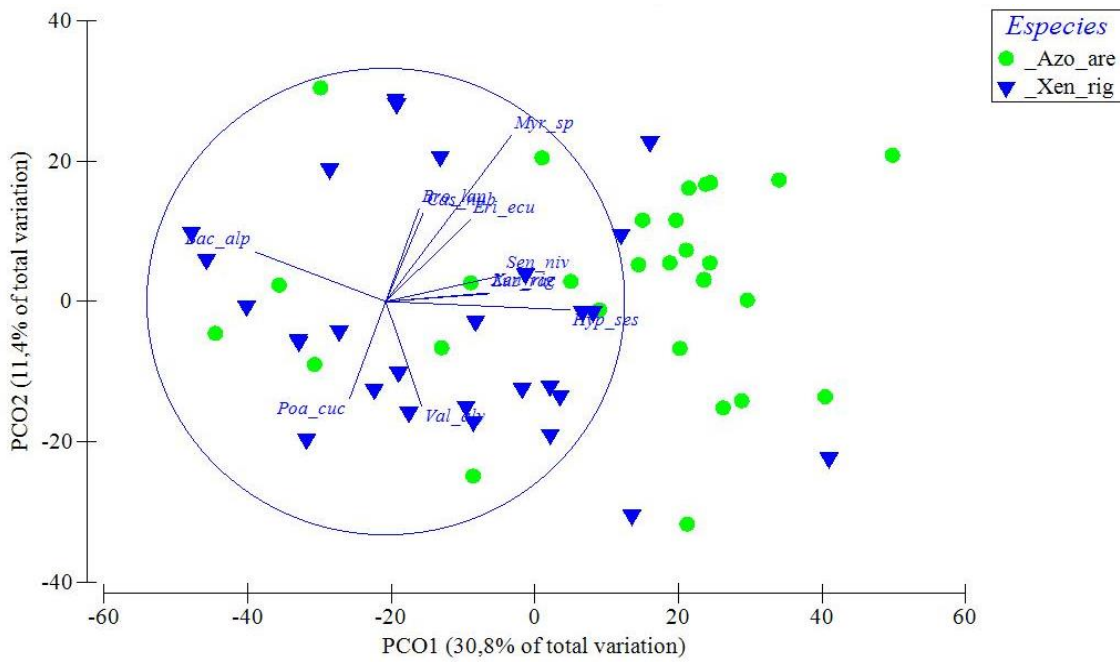


Figura 16. Análisis de Ordenación de Coordenadas Principales (ACOP) Análisis de Coordenadas Principales (ACOP) de todos los individuos de *Xenophyllum rigidum* y *Azorella aretioides* en la banda altitudinal C (4801–4900 m). Todas las especies de plantas vasculares graficadas presentaron un grado de relación con los cojines mayor a 0,04 según el índice de Pearson que permite estimar el grado de correlación de dos variables.

10 TABLAS

Tabla 1. Temperaturas máximas absolutas, mínimas absolutas y medias de las especies de cojín y sus respectivos controles en cada una de las bandas altitudinales A (4600–4700 m); B (4701–4800 m); C (4801–4900 m) y D (4901–5000 m).

Banda altitudinal	Condición	Temp. Mínima	Medias	Temp. Máxima
A	<i>Azorella aretioides</i>	0,17	5,735	22,88
	<i>Xenophyllum rigidum</i>	-1,07	5,76	24,10
	Control	-0,5	5,64	24,082
B	<i>Azorella aretioides</i>	-0,18	4,50	16,96
	<i>Xenophyllum rigidum</i>	0	3,50	15,5
	Control	0,30	5,85	24,08
C	<i>Azorella aretioides</i>	0,21	3,96	17,65
	<i>Xenophyllum rigidum</i>	-1,81	3	19,23
	Control	-0,02	2,58	14,61
D	<i>Xenophyllum rigidum</i>	0,40	3,87	17,58
	Control	-0,9	3,95	31,94

Tabla 2. Lista de familias y especies de plantas asociadas presentes en los cojines y controles. Además, se observa la presencia (1) o ausencia (0) de cada especie hospedera dentro de los cojines facilitadores.

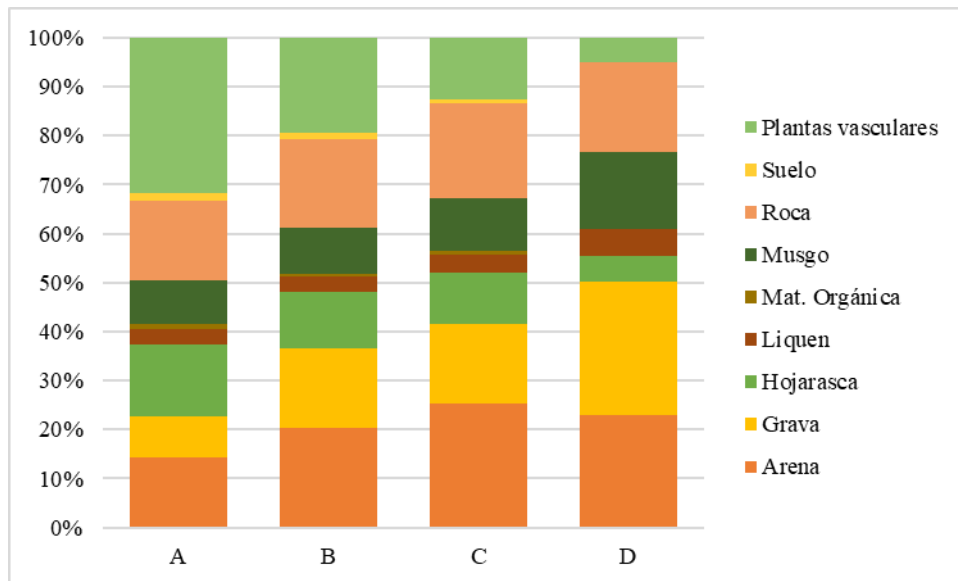
Familia	Nombre final	Control	<i>Azorella aretioides</i>	<i>Xenophyllum rigidum</i>
Apiaceae	<i>Azorella aretioides</i>	1	1	1
	<i>Azorella pedunculata</i>	0	1	0
	<i>Oreomyrrhis andicola</i>	1	1	1
Asteraceae	<i>Aphanactis jamesoniana</i>	0	1	0
	<i>Baccharis alpina</i>	1	0	1
	<i>Baccharis caespitosa</i>	1	1	1
	<i>Chuquiraga jussieui</i>	1	1	1
	<i>Erigeron ecuadoriensis</i>	1	1	1
	<i>Gamochaeta americana</i>	1	1	1
	<i>Hypochaeris sessiliflora</i>	1	1	1
	<i>Lasiocephalus ovatus</i>	1	1	1
	<i>Loricaria thuyoides</i>	1	1	1
	<i>Lucilia kunthiana</i>	1	1	1
	<i>Oritrophium limnophilum</i>	1	1	0
	<i>Perezia pungens</i>	1	1	1
	<i>Senecio canescens</i>	1	1	1
	<i>Senecio nivalis</i>	1	1	1
	<i>Werneria nubigena</i>	1	1	1
	<i>Werneria pumila</i>	1	1	1
<i>Xenophyllum rigidum</i>	1	1	1	
Brassicaceae	<i>Draba aretioides</i>	1	1	1
	<i>Draba obovata</i>	1	1	1
Caprifoliaceae	<i>Phyllactis rigida</i>	1	1	1
	<i>Valeriana alypifolia</i>	1	1	1
	<i>Valeriana aretioides</i>	0	1	0
Caryophyllaceae	<i>Cerastium candicans</i>	1	1	1
	<i>Cerastium floccosum</i>	1	1	1
	<i>Silene thysanodes</i>	1	1	0
Cyperaceae	<i>Carex pygmaea</i>	1	1	1
Ephedraceae	<i>Ephedra rupestris</i>	1	0	0
Ericaceae	<i>Pernettya prostrata</i>	1	1	1

Familia	Nombre final	Control	<i>Azorella aretioides</i>	<i>Xenophyllum rigidum</i>
Fabaceae	<i>Astragalus geminiflorus</i>	1	1	1
	<i>Lupinus alopecuroides</i>	1	1	0
	<i>Lupinus microphyllus</i>	1	1	0
Gentianaceae	<i>Gentianella foliosa</i>	0	0	1
	<i>Gentianella rupicola</i>	1	1	1
	<i>Gentiana sedifolia</i>	1	1	1
	<i>Geranium humboldtii</i>	1	1	1
	<i>Geranium maniculatum</i>	1	1	1
Lycopodiaceae	<i>Phlegmariurus crassus</i>	1	1	1
Malvaceae	<i>Nototriche phyllanthos</i>	1	1	1
Orchidaceae	<i>Myrosmodes sp.</i>	1	1	0
Orobanchaceae	<i>Bartsia laticrenata</i>	1	1	0
	<i>Castilleja nubigena</i>	1	1	1
Plantaginaceae	<i>Plantago rigida</i>	1	0	0
	<i>Plantago sericea</i>	1	1	1
Poaceae	<i>Agrostis breviculmis</i>	1	1	1
	<i>Bromus lanatus</i>	1	1	0
	<i>Calamagrostis intermedia</i>	0	1	0
	<i>Festuca chimborazensis</i>	0	1	0
	<i>Poa cucullata</i>	1	1	1
Ranunculaceae	<i>Ranunculus praemorsus</i>	0	1	1
Rosaceae	<i>Lachemilla hispidula</i>	1	1	1
	<i>Lachemilla vulcanica</i>	1	0	0
	<i>Potentilla dombeyi</i>	1	1	1
Rubiaceae	<i>Galium pumilio</i>	1	1	1
Violaceae	<i>Viola bangii</i>	1	1	1

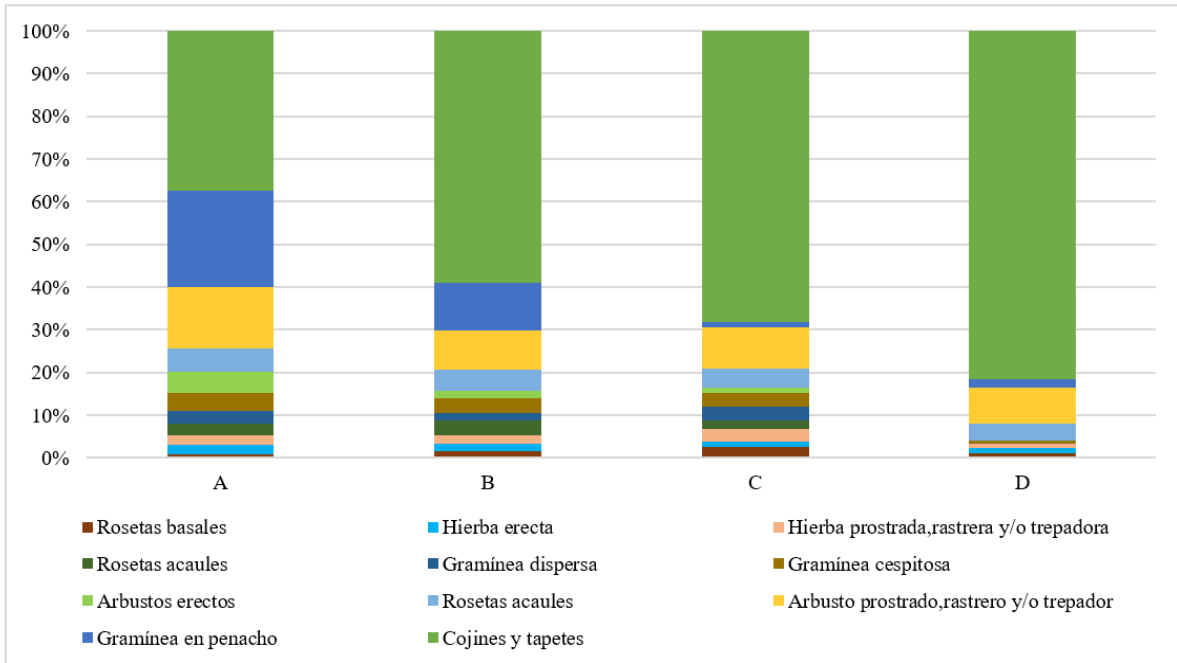
Tabla 3. Análisis de Varianza Multivariado con base en Permutaciones PERMANOVA para comparar la similitud en la estructura y composición florística de la comunidad (índice de Bray-Curtis) dentro y fuera de los cojines en cada una de las bandas de elevación.

Altitud	Comparaciones de la cobertura de plantas vasculares dentro y fuera de cojines		
	<i>Azorella aretioides</i> vs <i>Xenophyllum rigidum</i>	<i>Azorella aretioides</i> vs Control	<i>Xenophyllum rigidum</i> vs Control
A (4600–4700 m)	0,0001**	0,0001**	0,0006**
B (4701–4800 m)	0,0001**	0,0001**	0,034*
C (4801–4900 m)	0,0001**	0,0001**	0,0002**

11 ANEXOS:



Anexo 1 Porcentaje de cobertura total de los sustratos y plantas vasculares presentes en los controles de los individuos muestreados, según su altitud. En donde cada color representa la media de los porcentajes de cobertura de un componente, dentro de las unidades control en cada banda altitudinal: A) 4600– 4700 m, B) 4701– 4800 m; C) 4801– 4900 m y D) 4901– 5000 m



Anexo 2 Porcentaje de cobertura de las formas de crecimiento de las plantas vasculares presentes en las altitudes muestreadas. En donde cada color representa la media de los porcentajes de cobertura de un componente, dentro del total de plantas vasculares presentes en cada altitud: A) 4600– 4700 m, B) 4701– 4800 m., C) 4801– 4900 m y D) 4901– 5000 m

Anexo 3 Número de especies asociadas encontradas en cada una de las altitudes, dentro de los controles y en los cojines. En la columna de cojín se especifica cuantas especies de asociadas fueron encontradas dentro de esta forma de crecimiento. Además, en las columnas con los nombres *Xenophyllum rigidum* y *Azorella aretioides* se especifica el número de asociadas encontradas dentro de cada especie de cojín, cabe recalcar que hay especies asociadas que se encontraron en ambos cojines

ALTITUD	CONTROL	COJÍN	<i>Xenophyllum rigidum</i>	<i>Azorella aretioides</i>
A) 4600–4700 m	45 especies	47 especies	33 especies	46 especies
B) 4701–4800 m	41 especies	45 especies	30 especies	41 especies
C) 4801–4900 m	18 especies	30 especies	18 especies	27 especies
D) 4901–5000 m	5 especies	16 especies	16 especies	

Anexo 4 Lista de familias y especies de plantas asociadas presentes en los cojines y controles en el primer rango altitudinal (A: 4600–4700 m). Además, se observa la presencia (1) o ausencia (0) de cada especie hospedera dentro de los cojines facilitadores.

Banda altitudinal A (4600 - 4700 m)				
Especie	Control Azo_are	Control Xen_rig	<i>A. aretioides</i>	<i>X. rigidum</i>
<i>Agrostis breviculmis</i>	1	1	1	1
<i>Aphanactis jamesoniana</i>	0	0	1	0
<i>Astragalus geminiflorus</i>	1	1	1	1
<i>Azorella pedunculata</i>	1	1	1	1
<i>Baccharis alpina</i>	1	1	1	1
<i>Baccharis caespitosa</i>	1	1	1	1
<i>Bartsia laticrenata</i>	1	1	1	1
<i>Bromus lanatus</i>	1	1	1	1
<i>Calamagrostis intermedia</i>	1	1	1	1
<i>Carex pygmaea</i>	1	1	1	1
<i>Castilleja nubigena</i>	1	0	1	0
<i>Cerastium candicans</i>	1	0	1	0
<i>Cerastium floccosum</i>	1	1	1	1
<i>Chuquiraga jussieui</i>	1	1	1	1
<i>Draba aretioides</i>	1	0	1	1
<i>Draba obovata</i>	1	1	1	1
<i>Ephedra rupestris</i>	1	0	1	1
<i>Erigeron ecuadoriensis</i>	1	1	1	1
<i>Festuca chimborazensis</i>	1	1	1	1
<i>Galium pumilio</i>	1	1	1	1
<i>Gamochoa americana</i>	1	1	1	1
<i>Gentiana sedifolia</i>	1	1	1	1
<i>Gentianella foliosa</i>	1	0	1	0
<i>Gentianella rupicola</i>	0	0	1	0
<i>Geranium humboldtii</i>	1	1	1	1
<i>Geranium maniculatum</i>	1	0	1	0
<i>Hypochaeris sessiliflora</i>	1	1	1	1
<i>Lachemilla hispidula</i>	1	0	0	0
<i>Lachemilla vulcanica</i>	1	1	1	1
<i>Lasiocephalus ovatus</i>	1	1	1	1

Banda altitudinal A (4600 - 4700 m)

Especie	Control Azo_are	Control Xen_rig	<i>A. aretioides</i>	<i>X. rigidum</i>
<i>Loricaria thuyoides</i>	1	0	1	0
<i>Lucilia kunthiana</i>	1	0	1	0
<i>Lupinus microphyllus</i>	1	1	1	1
<i>Luzula racemosa</i>	1	0	1	1
<i>Myrosmodes sp.</i>	0	0	1	1
<i>Nototriche phyllanthos</i>	1	1	1	1
<i>Oreomyrrhis andicola</i>	1	1	1	0
<i>Oritrophium limnophilum</i>	1	0	1	0
<i>Perezia pungens</i>	0	1	0	0
<i>Pernettya prostrata</i>	1	1	1	1
<i>Phlegmariurus crassus</i>	1	0	1	0
<i>Phyllactis rigida</i>	1	0	1	1
<i>Plantago rigida</i>	1	0	0	0
<i>Plantago sericea</i>	1	1	1	1
<i>Poa cucullata</i>	1	0	1	0
<i>Ranunculus praemorsus</i>	0	0	1	0
<i>Silene thysanodes</i>	0	0	0	1
<i>Valeriana alypifolia</i>	1	0	1	1
<i>Viola bangii</i>	1	0	1	0
<i>Werneria nubigena</i>	1	1	1	1

Anexo 5 Lista de familias y especies de plantas asociadas presentes en los cojines y controles en el segundo rango altitudinal (B: 4701–4800 m). Además, se observa la presencia (1) o ausencia (0) de cada especie hospedera dentro de los cojines facilitadores.

Banda altitudinal B (4701–4800 m)				
Especie	Especie	Especie	Especie	Especie
<i>Agrostis breviculmis</i>	1	1	1	1
<i>Azorella aretioides</i>	1	0	0	1
<i>Azorella pedunculata</i>	1	0	1	0
<i>Baccharis alpina</i>	1	1	1	1
<i>Baccharis caespitosa</i>	1	1	1	1
<i>Bartsia laticrenata</i>	1	1	1	1
<i>Bromus lanatus</i>	1	0	1	1
<i>Calamagrostis intermedia</i>	1	1	1	1
<i>Carex pygmaea</i>	1	0	1	0
<i>Castilleja nubigena</i>	1	1	1	1
<i>Cerastium floccosum</i>	1	1	1	1
<i>Chuquiraga jussieui</i>	1	0	1	1
<i>Draba obovata</i>	0	1	1	1
<i>Ephedra rupestris</i>	0	0	1	0
<i>Erigeron ecuadoriensis</i>	1	1	1	1
<i>Festuca chimborazensis</i>	1	1	1	1
<i>Galium pumilio</i>	0	0	0	1
<i>Gamochaeta americana</i>	1	1	1	1
<i>Gentiana sedifolia</i>	1	1	1	1
<i>Gentianella foliosa</i>	1	0	1	1
<i>Gentianella rupicola</i>	0	0	1	0
<i>Geranium humboldtii</i>	1	0	1	1
<i>Geranium maniculatum</i>	1	0	1	0
<i>Hypochaeris sessiliflora</i>	1	1	1	1
<i>Lachemilla vulcanica</i>	1	0	0	0
<i>Lasiocephalus ovatus</i>	1	0	1	0
<i>Lucilia kunthiana</i>	1	0	0	0
<i>Lupinus alopecuroides</i>	0	0	0	1
<i>Lupinus microphyllus</i>	1	1	1	1
<i>Luzula racemosa</i>	1	1	1	1
<i>Myrosmodes sp.</i>	1	1	1	1
<i>Nototriche phyllanthos</i>	0	1	1	0

Banda altitudinal B (4701–4800 m)

Especie	Control Azo_are	Control Xen_rig	<i>A. aretioides</i>	<i>X. rigidum</i>
<i>Oreomyrrhis andicola</i>	1	0	1	1
<i>Oritrophium limnophilum</i>	1	0	1	1
<i>Perezia pungens</i>	0	1	1	0
<i>Pernettya prostrata</i>	1	1	1	1
<i>Phlegmariurus crassus</i>	0	1	1	0
<i>Poa cucullata</i>	1	1	1	1
<i>Potentilla dombeyi</i>	1	0	1	0
<i>Senecio canescens</i>	0	0	1	0
<i>Senecio nivalis</i>	1	1	1	1
<i>Silene thysanodes</i>	0	0	1	0
<i>Valeriana alypifolia</i>	1	1	1	1
<i>Valeriana aretioides</i>	1	0	0	0
<i>Viola bangii</i>	0	0	0	1
<i>Werneria nubigena</i>	1	1	1	0
<i>Werneria pumila</i>	1	1	1	0
<i>Xenophyllum rigidum</i>	1	0	1	0

Anexo 6. Lista de familias y especies de plantas asociadas presentes en los cojines y controles en el tercer rango altitudinal (C: 4801–4900 m). Además, se observa la presencia (1) o ausencia (0) de cada especie hospedera dentro de los cojines facilitadores.

Banda altitudinal C (4801–4900 m.s.n.m)

Especie	Control Azo_are	Control Xen_rig	A. aretioides	X. rigidum
<i>Agrostis breviculmis</i>	0	0	1	0
<i>Azorella aretioides</i>	0	0	0	1
<i>Azorella pedunculata</i>	0	0	1	0
<i>Baccharis alpina</i>	1	1	1	1
<i>Baccharis caespitosa</i>	1	0	1	0
<i>Bartsia laticrenata</i>	0	0	1	0
<i>Bromus lanatus</i>	1	0	1	1
<i>Calamagrostis intermedia</i>	0	0	1	0
<i>Castilleja nubigena</i>	1	1	1	1
<i>Cerastium floccosum</i>	1	1	1	1
<i>Chuquiraga jussieui</i>	0	0	1	1
<i>Draba obovata</i>	1	1	1	1
<i>Ephedra rupestris</i>	0	0	1	0
<i>Erigeron ecuadoriensis</i>	1	0	1	1
<i>Festuca chimborazensis</i>	1	0	1	1
<i>Hypochaeris sessiliflora</i>	1	1	1	1
<i>Lupinus microphyllus</i>	1	1	1	1
<i>Luzula racemosa</i>	1	1	1	1
<i>Myrosmodes sp.</i>	1	0	1	1
<i>Nototriche phyllanthos</i>	1	1	0	1
<i>Oreomyrrhis andicola</i>	0	0	1	0
<i>Oritrophium limnophilum</i>	0	0	1	0
<i>Pernettya prostrata</i>	0	0	1	0
<i>Phlegmariurus crassus</i>	1	0	1	0
<i>Poa cucullata</i>	1	1	1	1
<i>Senecio nivalis</i>	1	1	1	1
<i>Valeriana alypifolia</i>	1	1	1	1
<i>Werneria nubigena</i>	0	0	1	0
<i>Werneria pumila</i>	1	1	0	1
<i>Xenophyllum rigidum</i>	0	0	1	0

Anexo 7 Lista de familias y especies de plantas asociadas presentes en los cojines y controles en el cuarto rango altitudinal (D: 4901–5000 m). Además, se observa la presencia (1) o ausencia (0) de cada especie hospedera dentro de los cojines facilitadores.

Banda altitudinal D (4901–5000 m)		
Especie	Control Xen_rig	X. rigidum
<i>Baccharis alpina</i>	1	1
<i>Baccharis caespitosa</i>	0	1
<i>Bromus lanatus</i>	0	1
<i>Castilleja nubigena</i>	0	1
<i>Cerastium floccosum</i>	1	1
<i>Erigeron ecuadoriensis</i>	0	1
<i>Festuca chimborazensis</i>	0	1
<i>Hypochaeris sessiliflora</i>	0	1
<i>Lasiocephalus ovatus</i>	0	1
<i>Lupinus microphyllus</i>	0	1
<i>Myrosmodes sp.</i>	0	1
<i>Nototriche phyllanthos</i>	1	1
<i>Poa cucullata</i>	0	1
<i>Senecio nivalis</i>	1	1
<i>Valeriana alypifolia</i>	0	1
<i>Werneria pumila</i>	1	1