**PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR**

**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES**

**ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

# Influencia del microambiente térmico sobre la Temperatura Interna Foliar (TIF) en nueve especies de plantas alto andinas del Volcán Antisana.

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

**ANTONELLA LUCIANA BERNARDI LARREA**

**Quito, 2019**

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la Srta. Antonella Luciana Bernardi Larrea ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Dra. Priscilla Muriel Mera

Directora de la Disertación

Quito, 19 de noviembre de 2019

# DEDICATORIA

Dedico este trabajo a los páramos y a todas las personas involucradas en el estudio y conservación de estos ecosistemas.

# AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Pontificia Universidad Católica de Ecuador y al Laboratorio de Ecofisiología, que, por medio del proyecto de investigación: “Monitoreo del Impacto del Cambio Climático en los Altos Andes (MICCAA)” (Convocatoria 2016), financiaron parte de la realización de esta tesis y apoyaron con la logística e infraestructura.

Al Comité para Investigación y Exploración de la Sociedad de la National Geographic (National Geographic Society´s Committee for Research and Exploration), por el financiamiento proporcionado.

Al Consorcio para el Desarrollo Sostenible de la Ecoregión Andina (CONDESAN), por proporcionar equipamiento necesario para este estudio.

Al Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología (INAMHI) por haber contribuido con información meteorológica del sitio.

A Priscilla Muriel por la tutoría, la confianza, las oportunidades dadas y por todo lo aprendido durante estos tres años.

A Ricardo Jaramillo por toda la ayuda, el apoyo, la paciencia y por todo lo que me enseñaste.

A mi familia por todo su cariño y apoyo y por estar siempre atentos a mis necesidades y pendientes de mi progreso.

A Redro por la valiosa ayuda en los análisis estadísticos de la investigación.

A Milena y Gabriel, que con su amistad y compañía hicieron de este largo proceso algo más llevadero.

A todas las personas que colaboraron en la fase de campo: Daniel, Felipe, Mili, Edu, Daya, Gaby, Andy, David, Leo, Wiki, Edi, Nacho y Daniel.

Al resto de mis amigos Camilo, Andrés, Mati, Kate, Oswaldo, Tebo, Carlita, Heisel, Nico y Pedro por todo el cariño, amistad y la buena onda que me brindaron mientras duró este trabajo.

# LISTA DE ABREVIATURAS

**$r_s$**: coeficiente de correlación de Spearman.

**TIF**: Temperatura Interna Foliar.

**$T_{aire}$**: Temperatura del aire inmediato a las hojas.

**ΔT**: desacoplamiento de las plantas, considerado como la diferencia entre la TIF y la $T_{aire}$.

**$\Delta T_{media}$**: desacoplamiento promedio de un individuo.

**$\Delta T_{máx}$**: desacoplamiento máximo (absoluto) de un individuo.

**$\Delta T_{mín}$**: desacoplamiento mínimo (absoluto) de un individuo.

**$\Delta T_{rango}$**: rango de desacoplamiento de un individuo, equivalente a la diferencia entre $\Delta T_{máx}$ y $\Delta T_{mín}$.

**GLM**: Modelos Lineales Generalizados, del inglés *Generalized Linear Model*.

**AICc**: Criterio de Información de Akaike corregido, del inglés *corrected Akaike Information Criterion*.

**ΔAICc**: diferencia entre AICc del modelo nulo con el AICc del mejor modelo.

***$R^2$* ajustado**: R cuadrado ajustado o coeficiente de determinación ajustado. Es una medida útil para definir el porcentaje de variación de la variable de respuesta que es explicado por una o más variables explicativas, ajustado para un número de predictores en el modelo.

**$T_{media}$**: temperatura promedio registrada por un punto de medición de temperatura microclimática, ya sea del suelo (−3 cm) o del aire a 15 cm sobre el suelo.

**$T_{máx}$**: temperatura máxima (absoluta) registrada por un punto de medición de temperatura microclimática, ya sea del suelo (−3 cm) o del aire a 15 cm sobre el suelo.

**$T_{mín}$**: temperatura mínima (absoluta) registrada por un punto de medición de temperatura microclimática, ya sea del suelo (−3 cm) o del aire a 15 cm sobre el suelo.

**$T_{rango}$**: rango de temperatura registrado por un punto de medición de temperatura microclimática, ya sea del suelo (−3 cm) o del aire a 15 cm sobre el suelo. Se lo considera como la diferencia entre $T_{máx}$ y $T_{mín}$.

**GDA**: Grados Día Acumulados.

# GLOSARIO DE TÉRMINOS

**Absorbancia**: Cantidad de intensidad de radiación solar que puede absorber los pigmentos de una hoja. Esta cantidad puede variar según el contenido de agua, la presencia de ceras y pubescencia epidermales (Curtis, Leigh y Rayburg, 2012).

**Arbustos enanos**: Forma de crecimiento de plantas leñosas con corteza delgada que mantienen una disposición de las ramas a ras del suelo y un tamaño pequeño.

**Arbustos erectos**: Forma de crecimiento de plantas leñosas que tienen su tallo en posición vertical.

**Arbustos prostrados**: Forma de crecimiento de plantas leñosas con corteza delgada que forman una cobertura densa y extensa al nivel del suelo.

**Calor latente**: Energía liberada o absorbida desde un cuerpo o sistema termodinámico por transferencia de calor el cual es requerido para la transición de fase de primer orden. Está transferencia de calor es imperceptible por los sentidos y no influencia en el balance de energía del entorno.

**Cojines**: Forma de crecimiento que comprende a una amplia gama de formas, desde los **tapetes** blandos hasta montículos semi esféricos compactos. Estos en general tienen tallos muy ramificados, con internodos cortos y conservan las hojas muertas en su interior. La disposición de las hojas es en rosetas y estas recubren a los tallos y las hojas muertas.

**Conducción estomatal**: La tasa de respiración y transpiración a través de los estomas de las hojas. Es una función de la densidad, apertura y tamaño de los estomas.

**Conductividad**: Proceso de pérdida de calor desde un cuerpo caliente hacia un cuerpo frío donde el cuerpo caliente permanece en reposo sin cambio en su estado; **conducción** (Geiger, 1957c).

**Convectividad**: Proceso de pérdida de calor desde un cuerpo caliente hacia un cuerpo frío con desplazamiento de masa del cuerpo caliente; **convección** (Geiger, 1957c).

**Desacoplamiento térmico**: Separar la interrelación térmica de objetos físicos. El desacoplamiento puede ser una diferencia significativa entre la temperatura experimentada

por las plantas a nivel del suelo con respecto la temperatura ambiental generalizada como también la diferencia térmica entre las plantas y el ambiente inmediato que los rodea.

**Drenaje del aire frío**: Movimiento nocturno de las masas de aire frío hacia abajo en las laderas de montañas (Dobrowski, 2010).

**Emisividad**: Medida de la habilidad de una superficie para emitir energía infrarroja por radiación (Chen, 2015).

**Enfriamiento evaporativo**: Pérdida de calor por medio de la evaporación de agua y el consumo de energía necesario para este cambio de estado (Geiger, 1957c).

**Factor abiótico**: Elementos físicos (climáticos, edáficos y antropológicos) que conforman un medio o un ecosistema.

**Factor biótico**: Elementos vivientes que interactúan entre ellos e influencian a un ecosistema.

**Factor edáfico**: Incluyen las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo que resultan de fenómenos biológicos y geológicos o de la actividad antropogénica que pueden influencia sobre la biota (Lincoln, Boxhall y Clark, 1998; Rajakaruna y Boyd, 2008).

**Fisionomía**: Proporción en que cada forma de vida (tomando en cuenta la cobertura, la estratificación y las características del follaje) contribuye a la comunidad vegetal de una región.

**Forma de crecimiento**: Carácter jerárquico que se mide a través de observaciones en el campo, de figuras, descripciones o fotografías provenientes de la literatura. La forma de crecimiento de una planta está determinada por la dirección y extensión del crecimiento de dicha planta, tomando en cuenta cualquier desviación de eje o ejes del tallo principal, lo que afecta a la estructura de la copa, distribución de las hojas y su altura (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

**Grados acumulativos**: Requerimiento de la acumulación de calor necesario para completar el ciclo de desarrollo de las plantas y otros organismos. Este parámetro representa el integral de la temperatura con el tiempo en días, calculado en base a un umbral (o temperatura base) predefinido para cada especie (Woodward y Kelly, 1997). Aunque, se ha estimado que umbral con significancia biológicas para las plantas varía entre 0 ºC y 10 ºC (Tuhkanen,

1980). El concepto también ha sido utilizado en comunidades enteras (Scherrer y Körner, 2010; Suggitt et al., 2011; Zhang et al., 2014); **Grados Día Acumulativos (GDA)**.

**Gramíneas en penacho**: Forma de crecimiento de pastizales donde las espiguillas erectas se producen a partir de tallos apretados en la superficie del suelo. Las hojas esclerómórficas son usualmente filiformes, plegadas o enrolladas. Además, las hojas muertas se retienen y se pudren mientras aún están unidas a las plantas.

**Hierbas erectas**: Forma de crecimiento que comprende hierbas con tallos erguidos y con hojas a lo largo del tallo.

**Hierbas prostradas**: Forma de crecimiento que comprende plantas herbáceas que carecen de tallos erectos con hojas y que poseen estolones u otros medios de esparcimiento vegetativo a lo largo de la superficie del suelo o por debajo de esta.

**Homeotermo**: Organismo capaz de termorregular la temperatura interna del cuerpo manteniéndola relativamente estable casi independientemente de la influencia térmica del ambiente.

**Homocedasticidad**: Término estadístico que expresa la varianza constante de los residuales (Dobson, 2001).

**Inversión de temperatura**: Fenómeno de aumento de la temperatura del aire con el aumento de la altitud. Este se da en condiciones atmosféricas estables, como en ausencia de vientos fuertes, donde masas de aire caliente poco denso se deposita sobre aire frío denso. Es común que este fenómeno se dé en valles y depresiones en zonas montañosas o después de que el aire cerca de la superficie pierda rápidamente calor durante noches despejadas (Dobrowski, 2010).

**Macroambiente**: El ambiente que afecta a los organismos observado desde una escala espacial y temporal grande; **macroambiental**.

**Macroclima**: Se entiende como las condiciones de temperatura, precipitación, humedad relativa, radiación y otros factores meteorológicos registrados a aproximadamente 1,5 m sobre el nivel del suelo, con el fin de evitar la influencia topológica, de la vegetación y edáficas; **macroclimático**.

**Mecanismos fisiológicos**: Procesos químicos y físicos internos, fundamentales para funcionamiento de las plantas. Entre estos se encuentran la fotosíntesis, respiración, reproducción y desarrollo.

**Microambiente**: El ambiente que afecta a los organismos observado desde una escala espacial y temporal pequeña; **microambiental**.

**Microambiente térmico**: Dinámicas térmicas que conforman el microambiente.

**Microclima**: Factores climáticos que caracterizan una zona reducida. Estos se distinguen los alrededores, en parte, por la influencia de la topografía, vegetación y suelo locales; **microclimático**.

**Microrefugio**: Ambientes más estables que proveen a las plantas de condiciones distintas a las atmosféricas que pueden ofrecer diversos hábitats adecuados para varias especies con diferentes preferencias.

**Microtopografía**: Variación del relieve sobre la tendencia media de una superficie en micro escala; **microtopográfico** (Thompson, Katul y Porporato, 2010).

**Modelo nulo**: Término estadístico que refiere a un modelo que cuenta con una variable respuesta y la constante o intercepto, excluyendo variables explicativas. Estos sirven para establecer una línea base para la estimación de la varianza explicada a partir del cual se va evaluando el aporte de los modelos más elaborados.

**Multicolinealidad**: Término estadístico que expresa una fuerte correlación entre una o varias variables explicativas dentro de un modelo (Dobson, 2001).

**Nicho fundamental**: Un hipervolumen *n*-dimensional de las condiciones ambientales dentro de las cuales una especie puede persistir indefinidamente (Hutchinson, 1957).

**Nicho térmico**: Los requerimientos térmicos que permiten crecimiento poblacional positivo (Gvoždík, 2018) o en otras palabras, las condiciones únicamente térmicas que conforman el nicho fundamental.

**Ombrotipo**: Componente ómbrica, régimen de humedad, de los pisos bioclimáticos. Este se puede reconocer a través del índice de ombricidad.

**Poiquilotermo**: Organismo con una temperatura interna corporal variable, que tiende a fluctuar con la temperatura del ambiente. El mecanismo de termorregulación de estos organismos es principalmente comportamental.

**Rosetas acaulescentes**: Forma de crecimiento definida como hierbas con disposición en roseta de las hojas, atadas al mismo nivel y basalmente, al nivel del suelo o por debajo. Además, las flores o inflorescencias suelen presentarse de forma sésil o sobre tallos más o menos desprovisto de hojas. Usualmente son plantas pequeñas (hasta 30 cm de diámetro); **rosetas acaules**.

**Rosetas basales**: Forma de crecimiento de plantas que se caracterizan por una roseta de hojas grande de la cual eventualmente se eleva un tallo floreciente.

**Rosetas caulescentes**: Forma de crecimiento que se caracteriza por tener plantas altas con tallos gruesos y sin ramificaciones. Estos tallos están cubiertos por una gran cantidad de hojas muertas y secas que permanecen unidas a la planta. Al final del único meristemo aéreo se produce inflorescencias laterales, policárpicas y sin un crecimiento determinado.

**Tasa de evaporación**: Cantidad de pérdida de humedad en forma de vapor de agua.

**Tasa de evapotranspiración**: Cantidad de pérdida total de agua por evaporación, desde el suelo o desde cuerpos de agua, y por transpiración de la vegetación, en un área con una temporalidad determinados.

**Termorregulación**: Capacidad de un organismo de mantener su temperatura corporal dentro de un rango determinado, incluso cuando la temperatura ambiental se encuentra fuera de estos rangos. Esto se da gracias a procesos para mantener de equilibrio pérdida y ganancia de calor.

**Termotipo**: Componente térmica de los pisos bioclimáticos. Este se puede reconocer a través del índice de termicidad compensado o del índice de temperaturas positivas, cuando se trata de temperaturas bajas.

**Tolerancia térmica**: Habilidad de un organismo para soportar condiciones de temperatura extrema. Incluye el rango de temperatura ambiental en el cual un organismo o población pueden sobrevivir.

**Vegetación azonal**: Composición de elementos florísticos independiente del clima regional y dependiente de características del suelo.

**Vegetación zonal**: Composición de elementos florísticos dependiente de las condiciones climáticas.

Las palabras incluidas en este glosario se encontrarán marcadas en negrillas dentro del texto, la primera vez que sea mencionada dentro de una sección.

# TABLA DE CONTENIDOS

1. RESUMEN ..... 1
2. ABSTRACT ..... 2
3. INTRODUCCIÓN ..... 3
OBJETIVOS ..... 9
OBJETIVO GENERAL ..... 9
OBJETIVOS ESPECÍFICOS ..... 9
4. MATERIALES Y MÉTODOS ..... 10
4.1 Sitio de estudio ..... 10
4.2 Selección de las especies ..... 12
4.3 Caracterización microtopográfica y cobertura vegetal ..... 12
4.4 Caracterización del microambiente térmico ..... 13
4.5 Medición de Temperatura Interna Foliar (TIF) *in situ* ..... 13
4.6 Análisis de datos ..... 14
5. RESULTADOS ..... 18
5.1 Caracterización del microambiente térmico ..... 18
5.1.1 Diferencias entre la temperatura micro y macroambiental ..... 18
5.1.2 Variación térmica microambiental del aire y suelo y su relación con el ambiente ..... 19
5.2 Temperatura Interna Foliar (TIF) ..... 21
6. DISCUSIÓN ..... 25
6.1 Caracterización del microambiente térmico ..... 25
6.1.1 Diferenciación entre la temperatura micro y macroambiental ..... 25
6.1.2 Variación térmica microambiental del aire y suelo y su relación con el ambiente ..... 27
6.2 Temperatura Interna Foliar (TIF) ..... 30

6.2.1 TIF y su relación con el aire ..... 30

6.2.2 Desacoplamiento de la Temperatura Interna Foliar (TIF) y relación con la forma de crecimiento, la microtopografía y el tipo de cobertura ..... 31

7. CONCLUSIONES ..... 36

8. RECOMENDACIONES ..... 38

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS ..... 39

10. FIGURAS ..... 50

11. TABLAS ..... 62

12. ANEXOS ..... 68

# LISTA DE FIGURAS

**Figura 1**. Esquema de la distribución de los puntos de clima. ..... 50

**Figura 2**. Esquema de las formas de crecimiento utilizadas. ..... 51

**Figura 3**. Registro de variables climáticas microambientales y macroambientales diarias durante el periodo de estudio. ..... 52

**Figura 4**. Promedio de temperaturas del aire y del suelo en cada sitio durante un día. ..... 54

**Figura 5**. Diferencias en la Temperatura Interna Foliar (TIF) para las especies de estudio en cada sitio. ..... 55

**Figura 6**. Valores promedio, máximo y mínimo de la Temperatura Interna Foliar (TIF) de nueve especies de plantas vasculares del Antisana durante el día. ..... 56

**Figura 7**. Diagramas de caja y bigotes representando el desacoplamiento térmico (ΔT) de nueve especies de plantas vasculares del Antisana con respecto al aire durante un día. ..... 59

# LISTA DE TABLAS

**Tabla 1**. Correlaciones de la temperatura microambiental, de suelo y de aire (a 15 y 100 cm), con las variables macroambientales. ..... 62
**Tabla 2**. Resumen de la temperatura microambiental registrada de aire (a 15 y a 100 cm) y de suelo (-3 cm). ..... 62
**Tabla 3**. GLMs de la temperatura microambiental de suelo. ..... 63
**Tabla 4**. GLMs de la temperatura microambiental de aire (a 15 cm). ..... 64
**Tabla 5**. Resumen de la Temperatura Interna Foliar (TIF) (°C)y de aire de cada especie de estudio. ..... 65
**Tabla 6**. Valores de temperatura promedio, máxima, mínima y rango de la Temperatura Interna Foliar (TIF) de cada especie a lo largo del día. ..... 66
**Tabla 7**. GLMs del desacoplamiento térmico (ΔT) de las plantas. ..... 67

# ANEXOS

**Anexo 1**. Imágenes de los sitios de estudio. ..... 68
**Anexo 2**. Porcentaje de cobertura por tipo de sustrato para cada sitio de estudio. ..... 69
**Anexo 3**. Descripción de las nueve especies de estudio. ..... 70
**Anexo 4**. Foto de cuadrilla rodeando a *Senecio nivalis*. ..... 71
**Anexo 5**. Detalle de la ubicación de los termopares en *Senecio nivalis*. ..... 72
**Anexo 6**. Comparación de temperatura del aire microambiental, velocidad del viento y radiación solar diarias durante el periodo de estudio. ..... 73
**Anexo 7**. GLMs de las variables de temperatura del suelo con los factores explicativos no estandarizados. ..... 74
**Anexo 8**. GLMs de las variables de temperatura del suelo con los factores explicativos estandarizados. ..... 76
**Anexo 9**. GLMs de las variables de temperatura del aire con los factores explicativos no estandarizados. ..... 78
**Anexo 10**. GLMs de las variables de temperatura del aire con los factores explicativos estandarizados. ..... 80
**Anexo 11**. GLMs de las variables de ΔT con los factores explicativos no estandarizados. 82
**Anexo 12**. GLMs de las variables de ΔT con los factores explicativos estandarizados. .... 84

# 1. RESUMEN

Las plantas alto andinas que constituyen los ecosistemas de páramo deben soportar condiciones térmicas extremas, con una amplia fluctuación diaria. Esto ha despertado un fuerte interés sobre el nicho térmico fundamental de estos organismos. A pesar que se conoce que las condiciones microclimáticas a nivel del suelo se diferencian de las atmosféricas, se han realizado pocos estudios que integren las condiciones microambientales y la respuesta de las plantas a estas. Por esto, en este estudio se planteó determinar la influencia del microambiente térmico sobre la Temperatura Interna Foliar (TIF) de plantas alto andinas. Esto se realizó en el superpáramo noroccidental del Volcán Antisana, entre 4600 y 4750 m.s.n.m., con un monitoreo del microambiente térmico y de la TIF de nueve especies de plantas vasculares, representando a tres formas de crecimiento: rosetas acaulescentes, cojines y hierbas erectas. Además, se obtuvo datos macroclimáticos (a 2 m del suelo) y se registró el porcentaje de cobertura del suelo y las variaciones microtopográficas que se encontraban alrededor de cada individuo monitoreado. Los resultados obtenidos muestran que: 1) los datos registrados a una escala macroambiental no permitieron observar las tendencias y la magnitud de las variaciones de la temperatura microambiental, debido al gradiente en los rangos térmicos que se forma a medida que aumenta la distancia de las capas de aire con respecto a la superficie; 2) la variación en la temperatura del aire y del suelo no fue fácil de explicar con las variables microtopográficas o de sustratos. Esto fue debido a que el efecto de estas variables sobre la temperatura microambiental fue inconstante y muy variable; 3) las plantas mostraron una relación incompleta con la temperatura del aire inmediato (0,81 % de dependencia) y una termorregulación positiva; 4) el desacoplamiento de las plantas estuvo afectado tanto por las diferentes formas de crecimiento, como por la microtopografía y la cobertura de la superficie. Aunque el efecto de los dos últimos dependió de los sitios de estudio y de los momentos del día (día y noche). Por ende, la diversidad en el efecto del ambiente térmico inmediato sobre la temperatura interna de las plantas nos lleva a insistir en la importancia de integrar escalas espaciales y temporales adecuadas para los organismos en estudio.

Palabras clave: Ecosistema alto andino, microambiente, microtopografía, desacoplamiento térmico, termorregulación.

# 2. ABSTRACT

High Andean plants that constitute the páramos ecosystems must withstand extreme thermal conditions, with wide daily fluctuations. This have aroused strong interest in the fundamental thermal niche of these organisms. Although it is known that the microclimatic conditions at ground level differ from the atmospheric ones, few studies have been carried out that integrate these microenvironmental conditions and their response. For this reason, the present study proposes to determine the influence of the thermal microenvironment on high Andean plants Inner Leaf Temperature (ILT). This study was carried out in Antisana Volcano northwestern superpáramo, from 4600 to 4750 m.a.s.l., through monitoring the thermal microenvironment (soil and air temperature 15 and 100 cm above ground) and the ILT of nine vascular plant species, representing three growth forms: acaulescent rosettes, cushions and erect herbs. In addition, macroclimatic data was obtained, plus ground coverage and the microtopographic conditions, around each individual monitored, were recorded. The results obtained show that: 1) the data recorded at a macroenvironmental scale did not allow us to observe the trends and the magnitude of the variations of the microenvironmental temperature, due to the gradient in the thermal ranges that are formed as the distance of the air layers increases with respect to the surface; 2) air and soil temperature variability was not easy to explain with the microtopographic or substrate cover variables. This was because the effect of these variables on the microenvironmental temperature was inconstant and very variable; 3) the plants showed an incomplete relationship with the immediate air temperature (0.81% dependence) and a positive thermoregulation; 4) the decoupling of the plants was affected both by the different forms of growth, as by the microtopography and the surface cover. Although the effect of the last two depended on the study sites and the times of day (day and night) when data was recorded. Thus, the diversity of the immediate thermal environment effect on plants inner temperature leads us to insist on the importance of integrating appropriate spatial and temporal scales for the organisms under study.

Keywords: high Andean ecosystem, microenvironment, microtopography, thermal decoupling, thermoregulation.

# 3. INTRODUCCIÓN

Los ambientes montañosos del planeta representan una unidad biogeográfica conocida como orobioma, en ella las condiciones climáticas difieren de aquellas de las zonas de las cuales se elevan y se van modificando a medida que aumenta la altitud (Breckle, 2002). Los ecosistemas presentes en las regiones más elevadas se conocen en general como ecosistemas alpinos, y se caracterizan por condiciones climáticas extremas, como son las temperaturas mínimas extremas, disminución en la presión atmosférica, aumento en la radiación solar y, además, por el alto grado de especialización de los organismos presentes en estas condiciones (Körner, 2003a, 2003d). Las plantas responden al duro ambiente alpino mediante adaptaciones como un crecimiento lento, que se evidencia en la disminución del tamaño y de la producción de biomasa, y la presencia de hojas especializadas —nanófilas, ericoides y frecuentemente con presencia de pubescencia o ceras— (Azócar y Rada, 2006).

Estos ecosistemas se encuentran en todas las latitudes y toman diferentes nombres como el de "afro alpino" en las montañas africanas o "alto andino" o "páramos" en los Andes del norte de Sudamérica (Körner, 2003b). Estos últimos son ecosistemas alpinos tropicales ubicados desde los 3200 m.s.n.m. y hasta por encima de los 5000 m.s.n.m. (Zimmer et al., 2018). Aunque la **fisionomía** de la vegetación alpina tropical es muy variable, en función de diversos **factores edáficos** y climáticos, se han creado clasificaciones de los páramos según su aspecto y las condiciones climáticas en las que viven, encontrando de forma general bosques de dosel cerrado (o subpáramo) en las zonas más bajas, seguidos por páramos de pajonal y **arbustos erectos**, y finalmente, sobre los 4200 m.s.n.m. aproximadamente, los páramos abiertos o superpáramos. Estos últimos se distinguen por tener una vegetación estrictamente alpina con predominancia de **hierbas** pequeñas, **cojines** y **arbustos enanos** (Ramsay, 2001; Sklenář y Lægaard, 2003; Sklenář y Balslev, 2007; Smith, 2008). En el Ecuador la vegetación de páramo empieza por encima de la línea de bosque a los 3700 m.s.n.m. en la cordillera oriental y a los 3400 m.s.n.m. en la cordillera occidental; y llega hasta la línea de nieve. Entre estos se distinguen **vegetaciones zonales** y **azonales** (Ministerio del Ambiente del Ecuador, 2013). Los tipos de páramos en Ecuador son los bosques siempre verdes del páramo, el arbustal siempre verde y herbazal del páramo, arbustal siempre verde montano alto en el sur del país, los páramos de frailejones en el norte del país, herbazal del páramo, herbazal húmedo montano alto superior, herbazal inundable, el herbazal y arbustal siempreverde subnival y los herbazales húmedo y ultrahúmedo

subnival (Ministerio del Ambiente del Ecuador, 2013). Aunque existen diferencias en el **ombrotipo** y **termotipo** de cada uno de estos diferentes páramos, en general, todos estos ecosistemas alto andinos están caracterizados por condiciones climáticas como las amplias fluctuaciones diarias de temperatura del aire y del suelo y, en las regiones más elevadas, episodios frecuentes de congelamiento, baja presión atmosférica, intensa radiación ultravioleta y el efecto deshidratante del viento (Azócar y Rada, 2006; Buytaert et al., 2006).

En los ecosistemas tropicales de alta montaña, las fluctuaciones diarias de temperaturas pueden ser más marcadas que las diferencias de temperaturas anuales (Azócar y Rada, 2006). Este factor, junto a los patrones frecuentes de congelamiento y descongelamiento, se considera son los principales promotores en la delimitación altitudinal de la vegetación de páramo (Sakai y Larcher, 1987; Azócar y Rada, 2006; Rundel, 2008; Daly, Conklin y Unsworth, 2010; Wisniewski, Gusta y Neuner, 2014). Esta asunción se ha hecho debido al efecto que tienen las temperaturas frías y congelantes sobre los tejidos de las plantas tropicales, por los daños directos e indirectos que producen sobre la vegetación, la necesidad de acumular una cantidad de temperatura o energía para completar su ciclo de desarrollo —**grados acumulativos** (o GDA, **Grados Día Acumulados**)— (Woodward y Kelly, 1997; Zhang, Chen y Taylor, 2014), y por la frecuencia de las bajas temperaturas en estos ecosistemas (Grigorieva, Matzarakis y de Freitas, 2010; Sakai y Larcher, 1987; Sierra-Almeida, Cavieres y Bravo, 2009).

Las plantas, por su estructura, están sometidas a dos ambientes térmicos distintos (aire y suelo), y se ven afectadas de diferentes formas por la temperatura. La temperatura del suelo es un factor importante en plantas de ambientes fríos, ya que esta afecta el crecimiento de las raíces, la germinación y supervivencia de las semillas (Diemer, 1996). Además, la temperatura del suelo tiene efectos indirectos sobre la vegetación al intervenir en procesos de descomposición, disponibilidad de agua, y en el ciclo de nutrientes (Graae et al., 2018). En cambio, la temperatura del aire tiene un efecto directo en procesos metabólicos como la fotosíntesis y la expansión e iniciación de las hojas (Diemer, 1996), e indirecto al influenciar en la abundancia de patógenos, herbívoros, polinizadores y dispersores de semillas (Graae et al., 2018).

Por otro lado, y aunque en páramos se ha estudiado poco el límite impuesto por las altas temperaturas en la supervivencia y distribución de la vegetación (Buchner y Neuner, 2001; Azócar y Rada, 2006), se conoce que las altas temperaturas también afectan el desempeño de las plantas. De Boeck, Van De Velde, De Groote y Nijs (2016) han observado

que, de forma generalizada, el estrés por calor se produce cuando la temperatura dentro del tejido excede los 40 ºC (un parámetro relativamente estable entre los biomas), pues a esta temperatura, el metabolismo de las plantas se ve afectado, reduciendo su crecimiento y rendimiento energético.

Las condiciones térmicas extremas diarias que deben soportar las plantas alto alpinas han despertado interés sobre el **nicho fundamental** de este tipo de organismos (Körner y Hiltbrunner, 2018). De hecho, la temperatura es considerada uno de los **factores abióticos** más determinantes en el nicho fundamental de las especies de altitud (Körner y Hiltbrunner, 2018). Sin embargo, al momento de modelar la distribución de las plantas alpinas, el concepto de **nicho térmico** es usualmente simplificado al enfocarse en la temperatura aérea (registrada a 2 m sobre el suelo). Esto caracteriza solo el **macroclima** y deja de lado las condiciones inmediatas a las que realmente están expuestas las plantas. De hecho, muchos de los estudios de modelamiento recurren a utilizar la temperatura del aire como un indicador de la temperatura de las plantas, incluso en ambientes con condiciones muy variables (Sanchez, Rey-Sánchez, Posada y Smith, 2018). Sin embargo, en los ecosistemas alpinos, existe un **desacoplamiento térmico**, que consiste en una diferencia significativa entre la temperatura experimentada por las plantas a nivel del suelo con respecto la temperatura ambiental generalizada (Buchner y Neuner, 2003; Körner y Hiltbrunner, 2018; Scherrer y Körner, 2010). El desacoplamiento tiene varias causas, algunas son inherentes a las especies (e.g. baja estatura de los individuos, la gran variedad morfológica de los individuos y el crecimiento lento), y otras tienen que ver con las variaciones térmicas impuestas en un gradiente altitudinal corto, como la cobertura de nubes, niveles de radiación solar, la tasa de precipitación y el viento (Scherrer y Körner, 2010; Ashcroft y Gollan, 2013; Sklenář, Kucerová, Macková y Romoleroux, 2016; Graae et al., 2018). Por ejemplo, si se considera la estatura de la planta, Buchner y Neuner (2003) y Körner y Hiltbrunner (2018) han demostrado que plantas más pequeñas (**rosetas basales**, **rosetas acaules**, **tapetes**, cojines, hierbas, **gramíneas en penacho** y **arbustos prostrados**) no van a verse fuertemente afectadas por la temperatura del aire a diferencia del dosel en plantas altas (árboles, arbustos y **rosetas caulescentes**). Sin embargo, las plantas más cercanas al suelo pueden estar mucho más expuestas a temperaturas altas durante el día (e.g. radiación solar alta), además de ser más susceptibles a episodios de congelamiento por las noches (e.g. pérdida de calor radiativo) (Buchner, Stoll, Karadar, Kranner y Neuner, 2015; Sklenář et al., 2016; Körner y

Hiltbrunner, 2018), por lo que deben afrontar una gama amplia de variaciones térmicas en un día.

El tener un hábitat muy especializado es uno de los factores que se considera vuelve a las especies, teóricamente, más vulnerables a cambios ambientales locales y regionales (Tiessen, 2011). Hoy en día, una de las mayores amenazas para la biodiversidad es el cambio climático (Sánchez-Fernández et al., 2016). Se estima que los ecosistemas alto andinos verían reducida su extensión en un 30% para el 2049, debido a las anomalías climáticas (Tovar, Arnillas, Cuesta y Buytaert, 2013). Ante esto, las plantas deben responder ya sea tolerando y adaptándose a los cambios, migrando montaña arriba en busca de condiciones favorables, o extinguiéndose (Scherrer, Schmid y Körner, 2011; Tiessen, 2011; Báez, Jaramillo, Cuesta y Donoso, 2016). El tipo de respuesta difiere de una especie a otra, en función de su capacidad de reaccionar frente a estas presiones ambientales, además de la disponibilidad de **microambientes** que puedan actuar como refugios (Scherrer y Körner, 2010, 2011).

Por esta razón, es necesario definir y caracterizar los microambientes que rodean a las plantas, ya que de esta forma se puede cuantificar qué tan expuestas se encuentran a cambios atmosféricos generales (Scherrer y Körner, 2010; Scherrer et al., 2011; Mod, Scherrer, Luoto y Guisan, 2016). Sin embargo, localizar los sitios en los que se encuentran estos microambientes y los factores que vuelven a estos sitios **microrefugios** es un desafío (Ashcroft y Gollan, 2013).

Se entiende que los microambientes están conformados por interacciones entre factores abióticos y **bióticos** en escalas pequeñas (Mod et al., 2016), definidas como el área dentro de una circunferencia de hasta 10 $m_2$ (Carlson et al., 2013) o simplemente como las condiciones inmediatas alrededor de un individuo (Körner y Hiltbrunner, 2018). Al incluir en estas interacciones a las variaciones **microtopográficas** del terreno, se forma un mosaico de condiciones microambientales que puede ofrecer diversos hábitats adecuados para varias especies con diferentes preferencias (Scherrer et al., 2011; Mod et al., 2016). Se estima que esta interacción puede influir en la resistencia y resiliencia de las plantas a perturbaciones como el cambio climático (Graae et al., 2018).

Sin embargo, no ha sido fácil determinar la relación existente entre la topografía y las condiciones **microclimáticas**. Existen algunos estudios que han buscado esclarecer el efecto que tiene la topografía sobre las condiciones climáticas en regiones montañosas desde

diversas perspectivas espaciales y temporales. Por un lado, en escalas geográficas grandes, se ha visto que las variaciones térmicas (evaluadas mediante estaciones climáticas) generadas por la topografía (valles y laderas con 800 m altitudinales de diferencia) muestran diferencias significativas, considerando a estos valles como "reservorios" de aire frío (Daly et al., 2010). En otro estudio, Ashcroft y Gollan (2013) observaron que la variación topográfica a nivel regional produce una distribución irregular de la humedad, la cual posee un efecto amortiguador sobre la temperatura del aire. En otras palabras, los autores definieron que los relieves del terreno son causantes de delimitar regiones más secas, las cuales presentan un rango térmico mayor y están más influenciadas por eventos climáticos generales extremos (como cambios en patrones de precipitación, aumento en la frecuencia de olas de calor o de frío, amplificación de los extremos de temperatura, etc.). Esto también se comprobó en un estudio llevado a cabo en el volcán Antisana, donde se observó que, dentro de una misma montaña, las condiciones climáticas pueden ser lo suficientemente distintas según las diferentes exposiciones provistas por la topografía (Sklenář et al., 2016). En este caso, el costado oriental del volcán es mucho más húmedo y, por ello, menos variable térmicamente que el costado occidental. De esta forma, los estudios realizados a escalas grandes han contribuido a ilustrar cómo afecta la topografía de las regiones a la temperatura atmosférica del aire.

Sin embargo, debido a la alta irregularidad topográfica y al desacoplamiento térmico del aire a nivel del suelo en las regiones montañosas, algunos autores han enfatizado en la necesidad de realizar estudios a nivel de micro escala para entender las condiciones realmente experimentadas por las plantas alpinas (Scherrer y Körner, 2010, 2011; Scherrer et al., 2011). Scherrer et al. (2011) enfatizan en la importancia de estudiar los procesos microclimáticos y **microtopográficos**, y demuestran que la mayor variación térmica se encuentra en escalas pequeñas (en este caso en escalas de 1 cm a 1 m) y que esta variación va reduciéndose a medida que se aumenta la escala de estudio (comparando pendientes enteras y regiones diferentes). Scherrer et al. (2011) afirman que las variaciones microtopográficas, como la orientación de la cara de una pendiente y la inclinación de la pendiente, y las características de la vegetación (como la **forma de crecimiento**), son capaces de producir suficiente variedad de **microambientes térmicos** que permitan mayor resiliencia en los ecosistemas alpinos. En efecto, estos mismos autores estimaron que, en un escenario de aumento de 3 a 4 ºC en promedio a la temperatura ambiental, las predicciones de pérdida del 100% de los ecosistemas alpinos pueden ser disminuidas a un 40% de pérdida

de esos ecosistemas gracias a la variación microtopográfica. Es así que concluyen que la distribución actual de las especies y las proyecciones del impacto del cambio climático futuro son dependientes en la selección del modelo de distribución de especies tanto como de la resolución espacial de estos (Scherrer et al., 2011).

También se debe tomar en cuenta que muchos de los estudios realizados para comprender la respuesta de las plantas de páramo a la temperatura se han realizado bajo condiciones controladas en laboratorio, enfocándose en la caracterización de **mecanismos fisiológicos** y en los límites de **tolerancia térmicos** (Azócar, Rada y Goldstein, 1988; Sierra-Almeida, Cavieres y Bravo, 2010; Sklenář, Kučerová, Macek y Macková, 2012; Sklenář et al., 2016), e ignorando en gran medida los **ambientes térmicos** experimentados por las plantas (Scherrer y Körner, 2010) y la variación térmica *in situ* dentro de las misma plantas. Esto se vuelve problemático ya que los cambios en la temperatura de las hojas son resultado de la radiación neta solar y térmica, el intercambio de calor por **conductividad** y **convectividad** y de la pérdida de **calor latente** —cuando se asume que el almacenamiento de calor y la producción de calor metabólica tienen un efecto inapreciable— (Sanchez et al., 2018). Sanchez, Rey-Sánchez y Posada (2018) comprobaron que en condiciones de alta radiación puede haber diferencias de hasta 14 ºC entre la temperatura del aire y la de las plantas, a pesar de que estas estén altamente correlacionadas. Es por esto que consideran que asumir una linealidad total entre la temperatura del aire y de las plantas, especialmente cuando hay incidencia solar, puede llevar a errores en la estimación de los mecanismos fisiológicos sensibles a la temperatura. Dicho esto, es interesante no sólo localizar refugios para las plantas, pero también entender más a profundidad la ecología y fisiología de éstas y así poder tener un panorama más completo de las posibles respuestas *in situ* de estos organismos a variaciones de la temperatura.

Al estudiar el funcionamiento de la vegetación de los ecosistemas de alta montaña y su vulnerabilidad antes los cambios ambientales actuales se puede generar información científica que permita sustentar políticas de conservación, lo cual es algo necesario tomando en cuenta lo importantes que son estos para el humano. En efecto, los ecosistemas de alta montaña, entre ellos los páramos, proveen de servicios ecosistémicos importantes, como el recurso hidrológico permanente, del cual muchas ciudades y comunidades aledañas se abastecen (Cárdenas-Agudelo, 2016). Esto se debe a que este tipo de ecosistemas actúan como esponjas al capturar, retener y purificar grandes cantidades de agua dulce, proveniente de lluvia, neblina o vertientes glaciares (Grêt-Regamey, Hanna Brunner y Kienast, 2012).

Por esto, es fundamental conservar la calidad del ecosistema para mantener el buen desempeño de este (Tobón, 2009; Cárdenas-Agudelo, 2016).

# OBJETIVOS

## OBJETIVO GENERAL

Determinar la influencia del microambiente térmico sobre la Temperatura Interna Foliar (TIF) de plantas alto andinas.

## OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Comparar tendencias de la temperatura microambiental con las variables macroambientales (temperatura del aire, humedad relativa del aire, velocidad del viento y radiación solar).
- Relacionar variaciones en la temperatura microambiental con la microtopografía, el tipo de cobertura y las barreras bióticas o abióticas (rocas, arbustos, etc.).
- Identificar patrones de acoplamiento de las especies en estudio a la temperatura del aire inmediata.
- Determinar la influencia de la forma de crecimiento, la microtopografía y el tipo de cobertura en el desacoplamiento de las especies a la temperatura ambiental.

# 4. MATERIALES Y MÉTODOS

El presente estudio consistió en el monitoreo de la temperatura interna foliar de nueve especies de plantas vasculares y del **microambiente térmico** (temperatura ambiental del aire y del suelo) durante 11 meses (desde octubre de 2017 a agosto de 2018). Este monitoreo se llevó a cabo en el superpáramo noroccidental del Volcán Antisana (Sklenář y Lægaard, 2003).

## 4.1 Sitio de estudio

El Antisana es un volcán de 5704 m.s.n.m. ubicado en la Cordillera Oriental de Ecuador, a 50 km al sureste de Quito (0°30'S 78°10'W) (Sklenář et al., 2016). Este volcán se encuentra recubierto por un glaciar permanente, que desciende hasta los 4800 y 4600 m.s.n.m., según diferentes lenguas del glaciar. Debido al cambio climático, se ha observado un retroceso en el límite inferior del glaciar, el cual se ha visto amplificado desde 1970 por el cambio climático, produciendo una disminución del 33 % del área de sus glaciares (Cáceres, Maisincho y Taupin, 2008; Villacís, 2008; Cuesta et al., 2019), lo que ha dejado expuestas amplias zonas con roca y arena.

En cuanto al clima de la zona, las épocas más húmedas son de abril a junio, con precipitaciones promedio anuales de 1098 mm del lado occidental del volcán (Sklenář et al., 2016), siendo agosto y septiembre los meses más secos. Con respecto a la temperatura, las fluctuaciones anuales del aire atmosférico son menores a los 2 ºC. Sin embargo, las fluctuaciones diarias pueden variar entre 8 ºC y 10 ºC en el lado occidental del volcán (Sklenář et al., 2016).

Para este estudio, se trabajó dentro de la zona de ecotono nival (zona subnival) del volcán Antisana, que es la zona de transición entre la vegetación establecida y los ambientes y sustratos nuevos debido al retroceso del glaciar en los últimos años (Stern y Guerrero, 1997; Cuesta et al., 2019). Esta zona se caracteriza por presentar un suelo joven, por lo que la vegetación es más escasa y hay más presencia de rocas, grava y arena que en los sitios donde la vegetación ya está establecida. También presenta un terreno irregular y empinado, creando mayor variedad y contraste topográfico. Aquí, se seleccionaron dos sitios que, observando en una escala grande (> 100 m), tenían la misma orientación de la pendiente

(hacia el oeste) y una inclinación similar. Además, estos fueron cercanos, lo que permitió reducir las variaciones impuestas por procesos **macroambientales**.

El sitio uno (Sitio 1) se localizó a 4550 m.s.n.m. y el sitio dos (Sitio 2) se localizó a 4750 m.s.n.m., a aproximadamente 360 m de distancia en dirección sur con respecto al Sitio 1. Estos sitios de estudio se distinguieron en la cobertura del suelo, donde el Sitio 1 presentó una cobertura vegetal extensa, con mayor porcentaje de plantas vasculares (24,43 %) y musgos (20,75 %) en comparación al Sitio 2 (18,68 % y 11,25 %, respectivamente) (Anexos 1 y 2); mientras que en el segundo sitio, el terreno presentó mayor presencia de rocas grandes (22,40 %), grava (15,52 %) y arena (18,04 %) en comparación al Sitio 1 que presentó un 15,63 % de rocas expuestas, 9,49 % de grava y 13,15 % de arena (Anexos 1 y 2).

Entre ambos sitios de estudio se registró un total de 64 especies. Las especies más abundantes fueron *Azorella aretioides* (Kunth) Willd. ex DC, *Lupinus microphyllus* Desr. e *Hypochaeris sessiliflora* Kunth en ambos sitios; y *Baccharis caespitosa* (Ruiz & Pav.) Pers. y *Pernettya prostrata* (Cav.) DC. para el Sitio 1, mientras que en el sitio 2 *Baccharis caespitosa* var. *alpina* (Kunth) Cuatrec. y *Valeriana alypifolia* Kunth fueron las más abundantes. Las **formas de crecimiento** más representativas en ambos sitios fueron las **hierbas prostradas** (20,8 % para Sitio 1 y 11,3 % para Sitio 2), mientras que para ambos sitios se encontró poca abundancia de **gramíneas en penacho** (0,5 % y 0,01 % para Sitio 1 y Sitio 2 respectivamente) y casi ningún **arbusto erecto**. En cuanto a la cantidad de especies, en el Sitio 1 se encontraron 53 especies y 16 especies únicas (en comparación con el Sitio 2) y en el Sitio 2 se encontraron 48 especies y 11 especies únicas (en comparación con el Sitio 1).

En ambos sitios de estudio, las variaciones microtopográficas (< 1 m) presentaron orientaciones similares (Norte (N), Noreste (NE), Suroeste (SO), Oeste (O) y Noroeste (NO)), aunque el Sitio 1, al encontrase en un terreno relativamente homogéneo, tuvo una predominancia de superficie con orientación noroeste (NO) en relación al resto de orientaciones. En cambio, en el Sitio 2 tuvo un relieve del terreno más marcado y hubo una mayor variedad de orientaciones como noreste (NE), norte (N) y suroeste (SO), poco representadas en el Sitio 1. En cuanto a la inclinación, en ambos sitios existió prevalencia de terrenos entre 15–30 º de inclinación, con la diferencia que en el Sitio 2, también existieron terrenos con inclinaciones mayores a 35 º.

En cada uno de los sitio de estudio se definió un cuadrante de 80 x 50 m. Dentro de estos sitios se establecieron tres transectos paralelos de 80 m de largo con 25 m de separación entre cada uno (Figura 1).

### 4.2 Selección de las especies

Las especies de estudio fueron seleccionadas de acuerdo a su forma de crecimiento, abundancia dentro del sitio de estudio y facilidad de trabajo para medir la Temperatura Interna Foliar (TIF). Se utilizaron tres formas de crecimiento: **rosetas acaulescentes**, **cojines** y **hierbas erectas** (Figura 2). Para distinguir las formas de crecimiento se utilizó la clasificación propuesta por Ramsay y Oxley (1997). Se seleccionaron tres especies por forma de crecimiento (Anexo 3), que se listan a continuación:

- Cojines: *Azorella aretioides* (Kunth) Willd. ex DC, *Valeriana alypifolia* Kunth, *Xenophyllum rigidum* (Kunth) V.A. Funk
- Hierbas erectas: *Cerastium floccosum* Benth, *Gentiana sedifolia* Kunth, *Senecio nivalis* (Kunth) Cuatrec.,
- Rosetas acaulescentes: *Hypochaeris sessiliflora* Kunth, *Perezia pungens* (Bonpl.) Less y *Werneria pumila* Kunth.

### 4.3 Caracterización microtopográfica y cobertura vegetal

Se registró el porcentaje de cobertura de la vegetación (plantas vasculares, musgos y líquenes) y de sustratos (rocas, arena, grava y hojarasca) en los alrededores de cada individuo monitoreado. Para ello, se utilizó una cuadrilla de 1 $m^2$, con subdivisiones de 20 x 20 cm, con la cual se estimó visualmente el porcentaje de cobertura vegetal y de sustratos dentro de cada subdivisión (Cuesta et al., 2017).

Adicionalmente, se registró la presencia de elementos como rocas, cojines o plantas prominentes (e.g. *Phlegmariurus* sp.) que pudieran servir como barreras contra el viento, nieve y radiación solar directa dentro del metro cuadrado (Anexo 4). Esto con el fin de determinar su influencia sobre la temperatura **microambiental** a la que la planta pudiera estar expuesta. Cuando se consideró que las plantas o sitios estuvieran resguardados por alguno de estos elementos, se los agrupó en la categoría de “protegidos” y, a aquellos que no presentaron este tipo de barreras cercanas al individuo monitoreado, se los denominó “desprotegidos” (Pfitsch, 1994).

Finalmente, para la caracterización de la **microtopografía**, se registró la pendiente (en grados) y orientación (azimuth) del terreno donde se encontraba cada uno de los individuos de estudio, con la ayuda de un clinómetro (SUUNTO, Tandem /360PC/360R DG Clino/Compass) y la altitud con un GPS (GARMIN, GPSMAP 64s).

### 4.4 Caracterización del microambiente térmico

Para caracterizar la variación térmica microambiental, se ubicaron sobre cada transecto (80 m) cinco puntos de medición de la temperatura del aire y suelo (Figura 1), con una separación de 20 m entre ellos. En cada punto, se ubicaron botones registradores de temperatura (iButton, DS1921G-F5# - Thermochron) a 3 cm bajo el suelo y a 15 y 100 cm sobre el suelo (Figura 1). Se protegieron los botones con tubos PVC con un extremo abierto para permitir el paso de aire o el contacto con el suelo y fueron configurados para registrar la temperatura cada 15 minutos, con descargas de datos cada 21 días. Se instalaron 12 botones de temperatura por sitio que fueron reubicados a un nuevo punto cada 21 días. Adicionalmente, en cada punto de monitoreo, se realizó la caracterización microtopográfica y de cobertura descrita previamente.

Para fines comparativos, se obtuvieron los datos meteorológicos de: temperatura del aire, humedad relativa del aire y la radiación solar —radiación de onda corta—, durante el mismo periodo de tiempo, registrados por la estación climática Humboldt M5034, propiedad del Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología (INAMHI), ubicada a 4010 m.s.n.m. a aproximadamente 9,5 km en dirección sur del sitio de estudio.

### 4.5 Medición de Temperatura Interna Foliar (TIF) *in situ*

Dentro de cada sitio establecido, se seleccionaron entre siete y nueve individuos adultos para cada una de las especies de estudio. Se utilizaron termopares de Cobre-Constatán asociados a registradores de temperatura (Omega, OM-CP-TC101A) que registraron la temperatura interna de la hoja cada 15 minutos, por 21 días en cada individuo. Se insertaron los termopares en las hojas, procurando hacer el menor daño posible en el tejido. Se ha observado que, la diferencia en la medición de la temperatura foliar de superficie y en el mesófilo, en un solo punto, es comparable (Gale, Manes y Poljakoff-Mayber, 1970) por lo que se asume que los resultados no se verán afectados por esta metodología relativamente invasiva. Además, con otro termopar se registró la temperatura del aire (inmediata a la misma hoja, Anexo 5), usando el mismo intervalo de tiempo (Sklenář et al., 2016).

### 4.6 Análisis de datos

Debido a que la orientación del terreno es una variable de tipo circular que fue registrada en grados (0 a 360º), se realizó una transformación de datos al Coseno, convirtiéndolo un gradiente norte-sur continuo (de 1 a –1, respectivamente):

$$\text{orientación N} - \text{S} = \cos(\text{valor de orientación}),$$

y al Seno:

$$\text{orientación E} - \text{O} = \text{sen}(\text{valor de orientación}),$$

en este caso marcando un gradiente este-oeste continuo (de –1 a 1, respectivamente) (Guisan, Weiss y Weiss, 1999; Lassueur, Joost y Randin, 2006).

Para comprobar si existía una correlación entre la TIF con la temperatura del aire ($T_{aire}$), se realizó una correlación entre ambas variables utilizando el coeficiente de correlación de Spearman ($r_s$):

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum D^2}{N(N^2 - 1)}$$

donde D es la diferencia entre los correspondientes estadísticos de orden x–y, y N es el número de parejas de datos. Este mismo análisis se realizó para relacionar a las temperaturas microambientales del suelo y del aire a 15 y 100 cm del suelo con las variables **macroclimáticas** de temperatura del aire, humedad relativa del aire, velocidad del viento y radiación solar registradas por medio de la estación climática Humboldt M5034.

Además, se comparó las medias de la temperatura microambiental del suelo y del aire a 15 y 100 cm entre ambos sitios y entre los diferentes ambientes térmicos (suelo, aire a 15 cm y aire a 100 cm); y, también, las medias de la TIF de cada especie entre ambos sitios de estudio. Esto se realizó con una prueba de Kruskal-Wallis después de haber constatado una falta de normalidad en los residuales de las muestras.

En cuanto a los análisis realizados para los valores de temperatura en general, se separaron los registros de temperatura ambiental y TIF en diurnos (de 7:00 a 19:00) y nocturnos (19:00 a 7:00). Luego, debido a la gran cantidad de datos registrados durante el estudio se decidió manejar la información térmica de la siguiente manera. Para los registros de temperatura de las especies de estudio y mediciones de microambiente se calcularon los diferentes valores: temperatura media, rango absoluto de temperatura, temperaturas

máximas y mínimas absolutas por individuo, o por punto de registro de temperatura microambiental, para cada sitio por separado. Esto se hizo de manera independiente a los análisis de correlaciones anteriormente descritos. Adicionalmente, se utilizó en los siguientes análisis, el **desacoplamiento térmico** de las plantas, entendido como la diferencia entre TIF y la temperatura del aire inmediato a la hoja ($\Delta T = TIF - T_{aire}$) en cada registro.

Luego, se realizaron modelamientos por medio de Modelos Lineales Generalizados (GLM, del inglés *Generalized Linear Model*) para analizar el desacoplamiento térmico de las plantas ($\Delta T$), la temperatura microambiental del aire a 15 cm y la del suelo, con respecto a las variables explicativas. Para esto se utilizaron las siguientes variables: 1) $\Delta T$ ($\Delta T_{media}$, $\Delta T_{máx}$, $\Delta T_{mín}$ y $\Delta T_{rango}$), 2) la temperatura microambiental a –3 cm y 15 cm ($T_{media}$, $T_{máx}$, $T_{mín}$ y $T_{rango}$) y 3) las variables explicativas divididas en: a) Variables continuas: pendiente (en grados), orientación N−S y E−O, altitud (en metros) y cobertura de sustratos (en porcentajes) y b) Variables categóricas: protección (protegido/desprotegido) y forma de crecimiento (cojín/hierba erecta/roseta acaulescente). Los GLMs son útiles ya que permiten modelar la relación existente entre las variables dependientes (en este caso las variables de temperatura) y las variables explicativas por medio de múltiples regresiones.

Para realizar los GLMs, fue necesario buscar y evitar la **multicolinealidad** entre las variables explicativas dentro de los modelos. Esto se hizo debido a que la autocorrelación entre variables dentro de un mismo modelo podría causar problemas (Dobson, 2001). En base a lo encontrado, se crearon varias combinaciones de las variables explicativas donde, también, se comprobó el efecto de interacciones entre las variables de orientación y pendiente (e.g. Orientación N−S x pendiente y orientación E−O x pendiente). Luego, se utilizó el método de inferencia multivariada (Burnham y Anderson, 2002b) el cual permite escoger el modelo con el mejor soporte para cada variable de temperatura ($T_{media}$, $T_{máx}$, $T_{mín}$ y $T_{rango}$). Estos modelos se presentaron en el formato de los GLMs con un predictor lineal utilizando la función de enlace "identity", asumiendo normalidad. Después, se realizó pruebas diagnósticas para los mejores modelos creados. En el caso de las muestras pequeñas de los modelos de microclima, se comprobó la normalidad de los residuales con las pruebas de Shapiro-Wilks, mientras que, para los modelos del $\Delta T$ de las plantas con mayor tamaño de muestra, se utilizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Dobson, 2001; Schützenmeister, Jensen y Piepho, 2012, compairs). Adicionalmente, se comprobó la **homocedasticidad** con la prueba de Breusch-Pagan. Finalmente, se identificaron las muestras con una distancia de Cook mayor a 1 por medio de gráficos diagnóstico, las cuales fueron excluidas de los

análisis, ya que se consideran observaciones influénciales que afectan el ajuste del modelo (Dobson, 2001; Suggitt et al., 2011).

Finalmente, como parámetro de selección de modelo se utilizó el Criterio de Información Corregido de Akaike (AICc, por sus siglas en inglés *corrected Akaike Information Criterion*):

$$\mathrm{AICc} = \mathrm{AIC} + \frac{2k^2 + 2k}{n - k - 1}$$

donde,

$$\mathrm{AIC} = 2k - 2\ln\left(\frac{SCR}{n}\right)$$

k es el número de predictores utilizados en el modelo, n es el tamaño de la muestra, y SCR es la suma de cuadrados residuales.

Se utilizó el AICc debido al reducido tamaño de la muestra con respecto a las variables explicativas (n/k < 40) (Burnham y Anderson, 2002a). Además, se calculó el AICc del **modelo nulo** y se obtuvo el ΔAICc:

$$\Delta\mathrm{AICc} = \mathrm{AICc\ nulo} - \mathrm{AICc\ del\ mejor\ modelo},$$

con el fin de definir si la diferencia entre el mejor modelo obtenido y el modelo nulo era suficiente (ΔAICc > 2) para considerarlos como modelos distintos (Burnham y Anderson, 2002a). Después, se calcularon los coeficientes de las variables que fueron retenidas en cada uno de los mejores modelos junto al $R^2$ ajustado del modelo:

$$R^2_{\mathrm{ajustado}} = 1 - \frac{N-1}{N-k-1}[1 - R^2],$$

donde N es el tamaño de la muestra, k el número de variables explicativas y $R^2$ el R cuadrado normal. Este coeficiente se utilizó con el fin de estimar el ajuste adecuado del modelo. Finalmente, se estandarizaron las variables explicativas a una distribución con media = 0 y desviación estándar = 1 para identificar cuál variable explicativa tuvo el mayor efecto sobre cada variable de temperatura, según los modelos anteriormente creados.

Todos los análisis se llevaron a cabo con el programa R versión 3.5.3. En el caso de los análisis de GLM se usaron los paquetes: *glmulti* (Calcagno, 2013), *AICcmodavg* (Mazerolle, 2019), *nortest* (Gross y Ligges, 2015), *lmtest* (Zeileis y Hothorn, 2002), *car* (Fox y Weisberg, 2011) y *dplyr* (Wickham, François, Henry y Müller, 2018). Para crear los

gráficos se utilizaron los paquetes: *ggplot2* (Wickham, 2016), *scales* (Wickham, 2018), *gridExtra* (Auguie, 2017) y *lubridate* (Grolemund y Wickham, 2011). También, se utilizó el programa Inkscape versión 0.92.4 para editar los gráficos previamente creados (Inkscape Project, 2019).

# 5. RESULTADOS

## 5.1 Caracterización del microambiente térmico

### 5.1.1 Diferencias entre la temperatura micro y macroambiental

Como se mencionó anteriormente, se registró la temperatura **microambiental** a 15 y 100 cm de altura sobre el suelo y a 3 cm bajo el mismo. Estos valores microambientales fueron contrastados con los valores **macroclimáticos** registrados a 2 m sobre el suelo por la estación climática Humboldt M5034, se encontraron fuertes correlaciones entre las temperaturas microambientales a 15 y 100 cm del suelo y la temperatura del aire **macroambiental** ($r_{s2}$ = 0,83; $p < 0,001$ y $r_{s2}$ = 0,79; $p < 0,001$, respectivamente) y con la radiación solar ($r_{s2}$ = 0,71; $p < 0,001$ y $r_{s2}$ = 0,70; $p < 0,001$, respectivamente, Tabla 1). Por otro lado, se observó que la temperatura microambiental estuvo negativamente correlacionada con la humedad relativa (aire y suelo) y que presentó una correlación baja con la velocidad del viento ($r_{s2}$ = 0,12; $p < 0,001$ comparado al suelo, $r_{s2}$ = 0,43; $p < 0,001$ comparado al aire a 15 cm y $r_{s2}$ = 0,42; $p < 0,001$ comparado al aire a 100 cm). Por otro lado, la temperatura del suelo no presentó correlaciones significativas con las variables macroclimáticas utilizadas (Tabla 1).

A pesar de la fuerte correlación entre las temperaturas microambientales y las variables macroclimáticas, se observó diferencias claras en las tendencias de la temperatura microambiental con la temperatura macroambiental a lo largo del año. La Figura 3 muestra mayor fluctuación en la temperatura promedio máxima del aire a 15 cm (de 0,4 ºC hasta 23 ºC, Figura 3a), en comparación con la temperatura promedio máxima macroambiental que varió entre 4,3 ºC y 14,9 ºC (Figura 3b). Por otro lado, la temperatura promedio mínima del aire microambiental fue menos fluctuante (de –5,2 ºC hasta 1,2 ºC), alcanzando valores menores a 0 ºC en 269 días de los 298 días que duró el estudio, en comparación con la macroambiental, que presentó un rango de –5,6 ºC hasta 4,5 ºC pero solo en 98 días se registraron temperaturas inferiores a 0 ºC (Figura 3a y 3b). Además, en el caso del rango de temperatura diaria del aire, entendido como la diferencia entre la temperatura máxima absoluta y la mínima absoluta, fue distinto para el microambiente y el macroambiente. En el caso del microambiente, se registraron días con una variación de no más de 0,6 ºC y días con 27 ºC de variación. Para el macroambiente, las diferencias entre la temperatura máxima absoluta y la mínima absoluta oscilaron entre 2,9 ºC y 17,8 ºC (Figura 3b).

Por su lado, las temperaturas microambientales del suelo (Figura 3a) fueron menos variables en cuanto al rango térmico experimentado a lo largo del año, con días consecutivos difiriendo en rangos desde 1 ºC hasta 16,8 ºC. Además, la temperatura máxima diaria del suelo siguió un patrón similar a la del aire a 15 cm. Mientras que en el caso de la temperatura mínima no se vio este patrón (Figura 3a).

En el caso de la humedad relativa del aire, no se encontró una tendencia similar a la observada para la temperatura microambiental del aire y del suelo (Figura 3c). En cambio, sí se pudo ver una similitud en la tendencia a lo largo del año de la temperatura máxima promedio del microambiente con la velocidad del viento y la radiación solar (Figura 3d, 4e y Anexo 6).

### 5.1.2 Variación térmica microambiental del aire y suelo y su relación con el ambiente

A micro escala, se observó que durante el periodo de estudio la temperatura máxima absoluta del aire (15 cm) alcanzó 38,18 °C y la del suelo 24,68 °C; además, se registraron valores mínimos absolutos del aire (15 cm) de –6,05 °C y de –2 °C para el suelo (Tabla 2). En cuanto a la temperatura del aire microambiental, se pudo ver que el promedio diario del rango térmico disminuyó a medida que aumentaba la distancia con respecto a la superficie del suelo (desde –4,8 a 39,7 ºC para el aire a 100 cm en comparación a la temperatura del aire a 15 cm: desde –6 a 44,2 ºC) (Tabla 2). En todos los casos, la diferencia de las medias de temperatura entre los ambientes (suelo y aire a 15 cm y a 100 cm) fueron altamente significativas ($p < 0,001$).

También, se observó diferencias en la temperatura microambiental entre ambos sitios de estudio. Por un lado, se vio que el Sitio 2 presentó temperaturas con una amplitud térmica promedio un poco más marcada para el suelo y el aire a 15 cm que el Sitio 1, al contrario de lo que sucedió con las temperaturas del aire a 100 cm (Tabla 2). Por otro lado, las temperaturas promedio para el Sitio 2 presentaron un rango más amplio, con mínimas más bajas y máximas más altas, con excepción a las máximas para aire a 100 cm del suelo (Tabla 2). La comparación de las medias de temperatura entre los sitios de estudio mostró que las diferencias observadas fueron altamente significativas ($p < 0,001$).

Estas diferencias también se vieron reflejadas en las temperaturas registradas a lo largo del día. En efecto, la temperatura del aire a 15 cm del suelo fue más elevada durante

el día (entre 9:00 a 18:00) y más baja durante la noche, en relación a la temperatura del aire a 100 cm sobre el suelo (Figura 4). Adicionalmente, se pudo constatar que el aire en el Sitio 1 llegaba a su punto más caliente a las 12:00 (15 cm: 8,6 ºC y 100 cm: 7,3 °C), mientras que para el Sitio 2 llegaba a las 14:00 (15 cm: 9,1 ºC y 100 cm: 6,8 °C) (Figura 4).

En relación a las variables **microtopográficas** (orientación, altitud y pendiente) y de cobertura de suelo que modificaban la temperatura a nivel microambiental, los Modelos Lineales Generalizados (GLMs) para la temperatura del suelo y del aire a 15 cm determinaron que el efecto de cada una de las diferentes variables explicativas sobre la temperatura en ambos sitios fue muy diverso de acuerdo a los sitios de estudio y al tipo de variables de temperatura tomadas en cuenta ($T_{media}$, $T_{máx}$, $T_{mín}$ y $T_{rango}$ del suelo y del aire) (Tabla 3 y 4). Aunque, cabe destacar la presencia de algunas variables que fueron recurrentes en los modelos.

En los modelos de la temperatura del suelo, se observó que hubo una fuerte influencia de la cobertura de musgo, particularmente en el Sitio 1, donde estuvo presente en 4 de 8 modelos. La presencia de musgo tuvo una relación inversa y significativa con $T_{máx}$, $T_{mín}$ y $T_{rango}$ (donde $\beta$ varió de –0,0664 hasta –0,1292), es decir que el aumento en la cobertura de musgo redujo la temperatura del suelo en el Sitio 1 (Anexo 7). Sin embargo, la cobertura de musgo tuvo un efecto positivo sobre la $T_{mín}$ diurna del Sitio 2, ($\beta$ = 0,0660; $p < 0,001$).

En los modelos de la temperatura del aire a 15 cm del suelo, la protección por barreras fue seleccionada más frecuentemente entre modelos, sobre todo para el Sitio 2 (presente en 5 de los 8 modelos del Sitio 2). En el Sitio 2, la presencia de barreras provocó un aumento en la $T_{media}$ (diurna: 1,04 °C y nocturna: 0,4 °C; $p < 0,05$) con respecto a los puntos donde no se observó ninguna barrera protectora (Anexo 9). Además, la protección por barreras provocó un aumento en $T_{máx}$ (diurna: 5,9 y nocturna: 0,9 °C; $p < 0,05$) y en $T_{rango}$ nocturno (con 6,03 °C; $p < 0,05$). De forma contraria, en el Sitio 1 esta protección ocasionó un aumento en la $T_{mín}$ nocturna (con 0,95 ºC, $p < 0,05$) y disminuyó el $T_{rango}$ nocturno (–0,8 °C, $p < 0,05$) (Anexo 9).

En general, se observó que los modelos obtenidos explicaban un porcentaje bajo de la variación de la temperatura del suelo y del aire. En efecto, la mayoría de estos modelos presentaron un ajuste bajo ($R^2_{ajustado} < 0,40$ en 9 de 16 modelos del suelo y en 9 de los 16 del aire) y, en 10 de los 32 modelos en total, el mejor modelo fue ya sea el **modelo nulo** o un modelo con una diferencia insuficiente para considerarlo distinto al modelo nulo ($\Delta AICc <$

2). Tan solo cuatro modelos del suelo y dos del aire presentaron un ajuste adecuado ($R^2_{ajustado}$ < 0,60), mostrando que tanto la temperatura del suelo como la del aire se ven influenciadas por una gran cantidad de factores diferentes a los considerados en este estudio.

Finalmente, los modelos creados para la temperatura del aire incluyeron menos variables topográficas que los modelos de temperatura del suelo (solo se incluyó la pendiente en el modelo de $T_{media}$ diurna del aire en el Sitio 1 y la orientación N–S en el modelo de $T_{rango}$ nocturna del aire del Sitio 2) y son más simples, es decir incluyeron menos variables explicativas que los modelos de la temperatura del suelo (Tabla 3 y 4). En general, la influencia de cada tipo de variable explicativa dentro de los modelos creados varió de un modelo a otro (Anexos 8 y 10). Por último, se constató que en ninguno de los modelos de temperatura microclimática, ya sea del suelo o del aire a 15 cm, fueron seleccionadas las interacciones entre las variables de orientación y pendiente como factores explicativos del modelo.

### 5.2 Temperatura Interna Foliar (TIF)

Se registró la TIF y la temperatura del aire inmediato a las hojas ($T_{aire}$). De forma general, se observó que la TIF promedio de todas las especies permaneció siempre más elevada que la $T_{aire}$ promedio (Tabla 5). Además, con excepción de *Hypochaeris sessiliflora*, todas las especies registraron una TIF máxima absoluta por encima de 30 °C y un promedio diario de la TIF máxima por debajo de los 22 °C. En cuanto a la TIF mínima absoluta, se registraron valores entre –3 °C (*Azorella aretioides*) y –7,2 °C (*Cerastium floccosum* y *Werneria pumila*) y para $T_{aire}$ se registraron temperaturas mínimas absolutas de hasta –8 °C. Estas diferencias entre la TIF y la $T_{aire}$ se vieron reflejadas en el rango diario de temperatura, donde la TIF presentó un rango térmico superior para que para $T_{aire}$ (con excepción de *Perezia pungens*) (Tabla 5).

Por otro lado, las especies presentaron diferencias en su TIF al comparar entre los sitios de estudio (Figura 5). En efecto, hubo una tendencia de los individuos presentes en el Sitio 1 a mostrar rangos de TIF más amplios y valores máximos más elevados. Además, se observó diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) entre la TIF media de las especies entre cada sitio, en donde los individuos en el Sitio 1 presentaron medias más altas, con excepción de *Valeriana alypifolia* (Sitio 1: 4,57 °C; Sitio 2: 4,50 °C; $p = 0,4136$) y *C. floccosum* (Sitio 1: 4,09 °C; Sitio 2: 3,63 °C; $p = 0,4133$) que no mostraron diferencias significativas entre ambos sitios, y *W. pumila* (Sitio 1: 4,31 °C; Sitio 2: 4,85 °C; $p <0,001$)

que presentó una TIF media más elevada para el Sitio 2. En el caso de las TIFs mínimas, éstas fueron parecidas entre sitios, sin embargo *V. alypifolia*, *P. pungens*, *G. sedifolia* y *W. pumila* registraron TIF mínimas más bajas en el Sitio 1 que en el Sitio 2. Por otro lado, la TIF máxima absoluta fue más cambiante entre sitios y entre especies. En general, se vio que hay una tendencia a que las especies experimenten TIF más elevados en el Sitio 1 que en el Sitio 2, aunque, con excepción de *A. aretioides* y *H. sessiliflora*. Además, de manera global, se vio que *W. pumila* presentó TIFs diferentes según los sitios (mostrando TIF más elevadas en el Sitio 2 que en el Sitio 1), y de *Xenophyllum rigidum*, que no tuvo mucha variación de su TIF entre sitios (Figura 5).

En cuanto a la TIF experimentada por las especies a lo largo del día en cada sitio, se observó una tendencia en los individuos del Sitio 1 a alcanzar TIF medias más elevadas durante el transcurso de la mañana (7:00–12:00) (Figura 6), además de valores diarios promedio más elevados que aquellos presentes en el Sitio 2 (Tabla 6). En cambio, en las tardes (15:00–18:00), el promedio de TIF fue igual o mucho más parecido entre ambos sitios. Ante esta diferencia entre sitios, parece que la mayoría de las especies alcanzaron TIFs promedio más altas aproximadamente 1 hora antes en el Sitio 1 que en el Sitio 2 (Figura 6). Esta tendencia de presentar temperaturas máximas más pronto en el Sitio 1 en comparación al Sitio 2 es similar a la ya mencionada para las temperaturas microclimáticas del aire y del suelo.

Al tener en cuenta la **forma de crecimiento** de cada especie, se identificaron los siguientes patrones. Las **hierbas erectas** mostraron un amplio rango de TIF nocturna, particularmente en el Sitio 1 (Tabla 6 y Figura 6). Además, este tipo de plantas presentaron grandes diferencias en el promedio de las TIFs diurnas máximas, donde las máximas registradas de 7:00 a 17:00 en el Sitio 1 fueron más elevadas en comparación al Sitio 2, mientras que fueron similares entre ambos sitios el resto del día (Figura 6 y Tabla 6). Se observó una tendencia similar en las **rosetas acaulescentes**, donde *H. sessiliflora* y *P. pungens* presentaron un promedio de las TIF máximas más alto para el Sitio 1 que para el Sitio 2. *W. pumila* fue la única roseta acaule que no presentó mayor diferencia entre el Sitio 1 y el Sitio 2 en términos del promedio de las TIF máximas (Tabla 6). Comparando con el resto de formas de crecimiento, las rosetas acaules presentaron los rangos diurnos de TIFs más pequeños de todas las formas de crecimiento. Además, estas mismas mostraron mantener su TIF promedio y el promedio máximo más elevadas durante la noche que el resto de especies de **cojines** y hierbas erectas. En efecto, las TIF promedio de las rosetas se

mantuvieron siempre por encima 0 ºC a lo largo de la noche. En cambio, tanto para las hierbas erectas como para los cojines, el promedio de TIF nocturnas se mantuvo muy cercano a 0 ºC. Finalmente, los cojines no presentaron características en común que las diferenciaran del resto de formas de crecimiento, en especial de las hierbas erectas, con las que fueron particularmente similares en sus tendencias de TIF a lo largo del día.

El coeficiente de Spearman demostró una correlación linear significativa entre TIF y $T_{aire}$ en ambos sitios y para todas las especies ($r_{s2}$ = 0,81; p < 0,001). La Figura 7 presenta los patrones de **desacoplamiento térmico** (ΔT) con respecto a $T_{aire}$ de las especies estudiadas, evidenciando que ΔT ocurre mayormente durante el día para todas las especies en ambos sitios de estudio. En la noche, solo las rosetas acaulescentes (*H. sessiliflora*, *P. pungens*, *W. Pumila*, Figura 7c) se desacoplaron positivamente, mientras que los cojines y hierbas se mantienen casi acoplados (ΔT ≈ 0, Figura 7a y 7b). Por otro lado, las rosetas acaulescentes tendieron a enfriarse más lentamente, es decir se mantuvieron con un ΔT positivo alto (ΔT > 0), que disminuyó más despacio durante la noche (a partir de las 18:00). Los cojines (Figura 7a) presentaron el rango más amplio de ΔT de las tres formas de crecimiento. El ΔT varió de una especie a otra según los sitios, a las horas en las que presentaron TIF más elevadas que $T_{aire}$ y en los rangos del desacoplamiento ($\Delta T_{rango}$) máximo y mínimo diario. Por ejemplo, en *P. pungens*, el desacoplamiento fue en promedio mayor a lo largo de todo el día en el Sitio 1 en comparación al Sitio 2 ($\Delta T_{media}$ = 2,25 y 1,03 ºC, respectivamente) (Figura 7b). Al contrario, los individuos de *W. pumila* en el Sitio 2 mantuvieron TIF promedio más altas que el aire en comparación a los individuos en el Sitio 1 ($\Delta T_{media}$ = 1,85 y 1,75 ºC, respectivamente) (Figura 7c). Por otro lado, hubo especies, como *A. aretioides*, *X. rigidum* y *G. sedifolia*, que de 7:00 a 19:00 presentaron un rango diurno de desacoplamiento mucho mayor y con valores máximos más elevados (superiores a 15 °C de ΔT). A diferencia de estas, especies como *H. sessiliflora*, *P. pungens*, *W. pumila* y especialmente *S. nivalis*, no se calentaron tanto durante el día con respecto a $T_{aire}$ (ΔT < 13 ºC).

Los Modelos Lineales Generalizados (GLMs) se utilizaron para determinar la relación entre el desacoplamiento térmico de las plantas (ΔT) en función de las condiciones aledañas microtopográficas, de los tipos de cobertura y sustratos y de las formas de crecimiento de las plantas. Esto se realizó para el ΔT promedio ($\Delta T_{media}$), para las temperaturas absolutas máximas y mínimas del desacoplamiento ($\Delta T_{máx}$ y $\Delta T_{mín}$) y para el rango entre $\Delta T_{máx}$ y $\Delta T_{mín}$ ($\Delta T_{rango}$). En la mayoría de los modelos obtenidos (12 de 16), la

forma de crecimiento fue un factor explicativo importante (Tabla 7 y Anexo 11). Las rosetas acaulescentes presentaron un desacoplamiento térmico más elevado en las noches, más bajo durante el día y un rango diurno menor y un rango nocturno mayor con respecto a los cojines y a las hierbas erectas (Anexo 11), al igual que se había observado anteriormente. Además, con excepción al $\Delta T_{máx}$ diurno, hubo una mayor diferencia entre las rosetas acaulescentes y las otras dos formas de crecimiento en Sitio 1 en comparación a Sitio 2. Por otra parte, se observó que las hierbas erectas se mantuvieron más frías que las otras dos formas de crecimiento, con excepción a $\Delta T_{máx}$ y $\Delta T_{rango}$ diurnos en Sitio 1, donde presentaron valores más altos con respecto a los cojines y a las rosetas acaulescentes (Anexo 11).

Al comparar los dos sitios de estudio, se pudo observar que, igual que para los modelos de temperatura microambiental, del suelo y del aire, la influencia de las variables explicativas microtopográficas y de coberturas fue bastante variada según los sitios de estudio y el tipo de variable de desacoplamiento ($\Delta T_{media}$, $\Delta T_{máx}$, $\Delta T_{mín}$ y $\Delta T_{rango}$) en cuestión (Anexo 11). En general, las variables que mejor explicaron el desacoplamiento durante el día fueron las variables topográficas —exceptuando a la orientación del terreno, la cual también fue incluida en modelos de la noche—, mientras que los diferentes sustratos, particularmente la cobertura de plantas vasculares, se incluyeron más en los modelos de la noche (Tabla 7 y Anexo 12 ).

Por otro lado, las variables explicativas retenidas en los modelos difirieron entre sitios y los $R^2_{ajustados}$ tendieron a ser bajos ($R^2_{ajustados} \leq 0{,}5264$) (Tabla 7). A pesar de esto, la mayoría de los modelos presentados son bastante diferentes a los modelos nulos ($\Delta AICc > 2$). De la misma forma que para los modelos de temperatura climática, los modelos creados de $\Delta T$ entre sitio no mantuvieron interacciones entre variables, particularmente la interacción entre la orientación y la pendiente.

Finalmente, notamos que los modelos relacionados al desacoplamiento de las plantas no fueron semejantes a los modelos de la temperatura del aire y del suelo microambiental ya que no mantuvieron similitud en cuanto a las variables explicativas seleccionadas para cada modelo (Tablas 3, 4 y 7).

# 6. DISCUSIÓN

## 6.1 Caracterización del microambiente térmico

### 6.1.1 Diferenciación entre la temperatura micro y macroambiental

Los resultados del presente estudio demuestran que la temperatura **microambiental** estuvo fuertemente correlacionada con la temperatura **macroambiental** y con la radiación solar registradas por la estación climática. Sin embargo, los datos registrados a una escala macroambiental no reflejaron las tendencias y la magnitud de las variaciones observadas para la temperatura microambiental. En efecto, la temperatura del aire microambiental (a 15 cm del suelo) llegó a valores máximos de hasta 8,1 °C superiores a la temperatura macroambiental registrada por la estación climática a 2 m del suelo; y a valores mínimos de hasta 3,9 °C inferiores (Figura 3).

Esta diferencia en el rango térmico según la distancia de las capas de aire con respecto al suelo se constató también al comparar la temperatura del aire a 15 cm del suelo con la temperatura del aire a 100 cm del suelo. En este caso también se presentó un rango térmico mayor en las capas de aire a 15 cm sobre el suelo en comparación aquellas a 100 cm (Figura 4 y Tabla 2). Este patrón también fue reportado en otro estudio en el volcán Antisana, donde el rango térmico del aire (desde 5 cm hasta 100 cm sobre el suelo) aumentó mientras más cercana al suelo se encontraba la capa de aire (Sklenář, Kucerová, Macková y Macek, 2015). Se sabe que las condiciones térmicas de la capa de aire cercana al suelo tienen más influencia de la radiación solar reflejada desde el suelo (Geiger, 1957a). Esta energía recibida por la superficie se difunde hacia arriba o hacia abajo y, de esta forma, el calor que absorbe el suelo se va perdiendo con la profundidad y la capa de aire caliente cercana a la superficie va perdiendo su calor a medida que aumenta la distancia a la superficie. En cambio, en las noches, la capa de aire cercana al suelo pierde calor al cederlo a la superficie debido a procesos de **conducción** y **convección** entre ambos ambientes (Geiger, 1957c). De esta forma, se genera un gradiente en la pérdida de calor según la distancia con la superficie, donde las capas más cercanas pierden más energía en la noche, pero la ganan durante el día (Geiger, 1957b). Esto explicaría el por qué en el presente estudio la capa más cercana al suelo presentó temperaturas máximas diurnas más calientes y mínimas nocturnas más frías, es decir un rango térmico diario mayor (Figura 3, 4 y Tabla 2); y cómo, a medida que se aumenta la distancia con respecto a la superficie, se registró menor variación térmica.

Además, la frecuencia de eventos congelantes a nivel del suelo fue superior a la registrada a nivel macroambiental, demostrando que la información **macroclimática** no logra detectar este tipo de eventos que suceden a nivel del suelo y que afectan a la vegetación prostrada de la zona. Esto también ocurrió durante finales de diciembre y mediados de enero, periodo durante el cual se registró temperaturas del suelo y del aire a 15 cm cercanas a cero y constantes (Figura 3). La diferencia entre las mediciones registradas a nivel **microclimático** con las registradas por la estación climática también pudieron ser consecuencia de la distancia entre la estación y el sitio de estudio (a 9,5 km hacia el sur) y una diferencia altitudinal de 400 a 600 m entre ambas ubicaciones, la cual es suficiente para que las condiciones climáticas varíen substancialmente entre los dos lugares (ver Lenoir et al., 2013 y Lembrechts et al., 2019)

Por otro lado, la temperatura del aire microambiental presentó una baja correlación con la velocidad del viento (Tabla 1). Esto pudo deberse a que no existió una verdadera correspondencia en las variaciones diarias, siendo así que el aumento o la disminución en la velocidad del viento no correspondió con la variación diaria en la temperatura a 15 cm del suelo (Anexo 6). Sin embargo, si se vio una similitud en la tendencia de los dos parámetros a lo largo del año. Por otro lado, la temperatura microambiental estuvo estrechamente correlación con la radiación solar además de tendencias diarias similares (Tabla 1, Anexo 6). Esta relación visual podría relacionarse con el efecto generado por la cobertura de nubes, traídas por el viento (Sklenář y Lægaard 2003). Geiger (1957a) afirma que la temperatura del suelo está muy influenciada por la radiación solar y que la cobertura de nubes actúa como un regulador de la misma, al disminuir, en días despejados, o elevar la temperatura cerca de la superficie. Sin embargo, para confirmar si existe relación entre la velocidad del viento, la cobertura de nubes y las temperaturas máximas del aire cercana a la superficie del suelo se deberá registrar a futuro los valores de nubosidad y velocidad del viento registrados en estos sitios de estudio.

Los resultados de este trabajo son consistentes con estudios previos realizados en regiones montañosas de zonas temperadas del hemisferio norte, en los que la variación espacial y temporal entre las mediciones microclimáticas y las **macroclimáticas** fue considerable (Ackerly et al., 2010; Scherrer y Körner, 2010; Lenoir et al., 2013; Körner y Hiltbrunner, 2018; Lembrechts et al., 2019). Scherrer y Körner (2010) indicaron que, en los Alpes suizos y en zonas montañosas nórdicas, la temperatura en la superficie del suelo demostró una fuerte desviación positiva (2−9 °C de diferencia) y negativa (3−8 °C de

diferencia) en comparación a la temperatura macroambiental del aire en condiciones despejadas con radiación solar directa.

Ante esta diferencia térmica entre el microambiente y el macroambiente, Körner y Hiltbrunner (2018) propusieron "la prohibición del uso de la temperatura promedio anual registrada por estaciones climáticas en la literatura científica, sobre la vida animal y vegetal, fuera de los trópicos, con el fin de reconocer el rol fundamental de la estacionalidad". En este caso, los autores hacen referencia a la alta variabilidad anual de la temperatura, según las estaciones. Sin embargo, en el presente estudio, se demuestra que, inclusive en los trópicos, no es aconsejable utilizar registros ambientales medidos por estaciones climáticas ya que estos registros no representan la variabilidad diaria experimentada a nivel del suelo (bajo los 15 cm de altura) por los organismos alto andinos en las regiones tropicales.

### 6.1.2 Variación térmica microambiental del aire y suelo y su relación con el ambiente

En el diseño de este estudio se planteó que ambos sitios de monitoreo fueran cercanos, tanto en distancia como en altitud, ya que se esperaba mantener condiciones macroclimáticas parecidas. Sin embargo, se observaron diferencias claras en las temperaturas microambientales entre ambos sitios de estudio. Primero, la temperatura microambiental (del suelo y del aire a 15 y 100 cm) varió entre ambos sitios a escalas temporales diarias. La temperatura microambiental del suelo y del aire a 15 cm fue más fluctuante a lo largo del día (presentando un mayor rango térmico diario) en el Sitio 2 (4750 m.s.n.m.) que en el Sitio 1 (4550 m.s.n.m.) (Figura 4 y Tabla 2). Se sabe que a mayor altitud hay mayor incidencia de radiación solar (Geiger, 1957a; Dobrowski, 2010), lo que explicaría las temperaturas máximas más altas durante el día en el Sitio 2. En cambio, la poca cobertura vegetal en el Sitio 2 pudo haber afectado en la cantidad de humedad y de calor retenido por el suelo durante las noches, provocando la disminución en las temperaturas de este lugar. Como se mencionó anteriormente, la humedad del aire y del suelo actúan como un amortiguador y evitan grandes fluctuaciones térmicas (Ashcroft y Gollan, 2013; Sanchez et al., 2018). Además, se sabe que la altitud amplifica la pérdida de calor durante la noche (Geiger, 1957b). La combinación de ambas condiciones podría explicar las bajas temperaturas nocturnas y con esto las amplias fluctuaciones diarias.

Adicionalmente, también se observó un retraso en el calentamiento del aire en el Sitio 2 en comparación al Sitio 1. El terreno en el Sitio 2 presentó un relieve más irregular, lo que

podría permitir que se mantenga el aire frío acumulado durante la noche, el fenómeno de **inversión de temperatura**, una mayor humedad y un mayor tiempo de perduración del suelo congelado o la nieve durante las primeras horas del día (Daly et al., 2010; Dobrowski, 2010; Thompson et al., 2010). Esto podría explicar el patrón observado en cuanto a la diferencia de tiempo en el calentamiento de la capa de aire cercana al suelo entre ambos sitios. Las implicaciones biológicas que puede tener esta diferencia en la velocidad del calentamiento del aire cercano al suelo, entre diferentes sitios se abordarán más adelante.

Los patrones de la temperatura del suelo y aire, que han sido descritos hasta ahora, no han sido fáciles de explicar. Los resultados sugieren que la influencia de las variables **microtopográficas** y de cobertura de sustratos sobre la temperatura del aire y suelo, fue dependiente del conjunto de condiciones presentes en una localidad y que interactuaron de diversas formas entre ellas, por lo que resulta difícil hacer generalizaciones en la escala escogida para el estudio. En este estudio, se encontró un bajo efecto de las variables microtopográficas utilizadas sobre la temperatura de la capa de aire cercana al suelo, además que estos modelos llegaron a explicar entre 16 % al 66 % de la variación térmica existente en los sitios de estudio. En cuanto a la temperatura del suelo, se vio que hubo mayor efecto de variables microtopográficas, pero el ajuste apenas mejoró un poco en comparación a los modelos de la temperatura del aire (entre 17 % y 87 %). Estos hechos nos llevan a pensar que: 1) la variación térmica estuvo influenciada por los aspectos locales y temporales a escalas extremadamente pequeñas y por lo tanto, 2) la posibilidad de que existan **microrefugios** aéreos definidos por la orientación, exposición y la inclinación del terreno, en los sitios de estudio, sea sobreestimada. De hecho, cuando se encuentra poca influencia de la topografía en la temperatura aérea se puede asumir que no se estén formando microrefugios o que su presencia esté condicionada debido a otros factores no tomados en cuenta (ver Dobrowski, 2010; Hylander, Ehrlén, Luoto y Meineri, 2015) como características topográficos (e.g. presencia de valles y terrenos cóncavos) o variaciones locales de la humedad relativa del aire y del suelo, las **tasas de evaporación** y **evapotranspiración**, que se conocen son buenos predictores de condiciones térmicas locales (Ashcroft, Chisholm y French, 2008; Bennie, Huntley, Wiltshire, Hill y Baxter, 2008; Ashcroft y Gollan, 2013; Hylander et al., 2015; Moore, Smolarz, Markle y Waddington, 2018). Como se mencionó antes, en grandes escalas espaciales y temporales, se ha visto que la humedad relativa del aire y la presión de vapor reducen la variación de la temperatura al tener un efecto amortiguador sobre esta última (Ashcroft y Gollan, 2013; Sanchez et al.,

2018). Es decir, que, a medida que aumenta la humedad relativa en el ambiente, disminuye la importancia del efecto de factores como la exposición topográfica, inclinación de la pendiente y el **drenaje del aire frío**, para crear un mosaico térmico. Sin embargo, el efecto de la microtopografía aumenta en ambientes secos y en condiciones despejadas (con máxima radiación solar) (Daly et al., 2010; Ashcroft y Gollan, 2013). Por esto, se cree que la humedad relativa del aire en el sitio de estudio del volcán Antisana podría ser lo suficientemente alta para atenuar el efecto de la microtopografía en la variación térmica del aire cercano a la superficie.

Sin embargo, también se observó que la protección por rocas u otros relieves fueron seleccionados como variables explicativas en varios modelos (Tabla 4). En estos casos, se vio que la protección que pueden ejercer rocas y la vegetación alta (**cojines** o pajonales), tuvo un efecto positivo sobre la temperatura del aire. Algunos autores aseguran que el efecto de "protección", puede estar ligado con la capacidad de conservar agua y de proteger ante el efecto deshidratante del viento (Dobrowski, 2010). En ambos casos, este tipo de protección podría actuar como aislamiento para impedir que la temperatura descienda o incremente demasiado. En este estudio, esto fue cierto para el Sitio 1, pero no para el Sitio 2, donde se produjo un efecto opuesto. Esto nos lleva a pensar que los ambientes con características de microrefugios están ligados a la protección que pueden ejercer rocas y posiblemente terrenos cóncavos (que no fueron tomados en cuenta) antes que la exposición e inclinación del terreno.

Por otro lado, en los modelos de temperatura del suelo, la variable explicativa más influyente parece haber sido el porcentaje de musgo que recubría la superficie del suelo. En el caso del Sitio 1, el musgo simplemente parece haber mantenido bajas las temperaturas del suelo. Pero, dentro del Sitio 2, tuvo un efecto amortiguador, ya que un mayor porcentaje de musgo se relacionó con ambientes con menor variación térmica. Otros estudios reportan que el musgo promueve el mantenimiento de la humedad del suelo (Soudzilovskaia, van Bodegom, Cornelissen y Schweitzer, 2013; Moore et al., 2018). Esto se debe a que parches de musgos pueden actuar como una barrera difusora de la pérdida de agua acumulada en el suelo. Esto fue comprobado durante el trabajo en campo, donde se pudo notar que la presencia de musgo aumentaba la humedad en el suelo circundante.

Estos dos ejemplos muestran claramente la complejidad de los ecosistemas y la dificultad en hacer predicciones en la variación térmica espacial según la microtopografía y la cobertura del suelo.

## 6.2 Temperatura Interna Foliar (TIF)

### 6.2.1 TIF y su relación con el aire

Los resultados de este estudiomuestran que todas las especies monitoreadas alcanzaron TIF máximas superiores a los 30 °C, además se registraron valores de $T_{aire}$ máximos de 28,3 °C hasta 46,8 ºC, los cuales variaron entre –10 °C y 14,9 °C con respecto a las TIF correspondientes (Tabla 5 y 6). En general, se acepta que el nivel de resistencia de las plantas a temperaturas mínimas y máximas está dado por las temperaturas que experimentan (Wahid, Gelani, Ashraf y Foolad, 2007; Sierra-Almeida et al., 2009). En cuanto al promedio de las máximas diarias, la $T_{aire}$ permaneció siempre por debajo que las TIF (con 0,98 a 6,91 ºC de diferencia). Esto es interesante recalcar porque, algunos autores consideran que la resistencia a temperaturas máximas se extiende entre 10 a 15 ºC por encima de la temperatura ambiental a la que se encuentran expuestas; dependiendo de la probabilidad y el periodo con la que las temperaturas máximas ocurran (Wahid et al., 2007). Por ello se asume que las TIFs máximas registradas se encontraron dentro de un rango de **tolerancia térmico** aceptable para las plantas.

Sin embargo, es necesario recordar que hubo una exposición diferencial a temperaturas máximas de los individuos de acuerdo al sitio de estudio. En el Sitio 1, la mayoría de las especies presentaron TIFs máximas más elevadas que en el Sitio 2 (Figuras 6 y 7). El intercambio de energía de las plantas está generalmente más influenciado por la radiación solar directa que por la convección y conducción (Little, Eidesen, Müller, Dickinson y Lord, 2016). Además, la tolerancia al calor de un individuo puede variar de acuerdo a las condiciones de radiación solar, velocidad del viento y disponibilidad de agua experimentadas (Buchner y Neuner, 2003). Por esto, se cree que según su ubicación los organismos pueden presentar variación en la exposición a temperaturas máximas y, por ello, diferentes tolerancias a estas. Sería interesante realizar estudios de la tolerancia térmica al calor en varios gradientes altitudinales o en sitios con diferente topografía para buscar si esta diferencia en las temperaturas ambientales experimentadas es suficiente para generar una tolerancia al calor significativamente distinta según los rangos altitudinales o las localidades de las plantas (Cuesta et al., en prensa).

Por otro lado, la diferencia en las TIFs mínimas experimentadas entre las especies y entre sitios no fue tan variable (aproximadamente 5 ºC de diferencia entre las especies), pero todas se mantuvieron por debajo de 0 ºC (Tabla 5 y Figura 5). Hay que recalcar que existen pocos estudios realizados en los Andes, particularmente para medir los **nichos térmicos** de las especies. Los estudios que se han llevado a cabo se han enfocado en la tolerancia a las temperaturas mínimas. En estos, encontraron que algunas de las especies de plantas en los andes centrales de Chile y en el volcán Antisana toleran temperaturas por debajo de –10 ºC. antes de presentar daños irreversibles en sus tejidos vegetativos (Sklenář, Kučerová, Macek y Macková, 2010). En este caso, todas especies experimentaron temperaturas mínimas superiores a los –10 °C.

Por otro lado, se observó que los individuos de las especies presentes en el Sitio 1 y el Sitio 2 presentaron diferencias en los patrones de calentamiento y enfriamiento. En general, los individuos del Sitio 1 alcanzaron TIFs promedio más altas antes que los individuos del Sitio 2 en el trascurso del día (Figura 6). Además, como se mencionó en la sección anterior, las diferencias temporales en el calentamiento de los sitios se observó también en el patrón de calentamiento de la TIF de las plantas. Dicho esto, sería interesante realizar estudios con respecto a diferencias en **grados acumulativos** (GDA) disponibles para los individuos entre ambos sitios de estudio. Sin embargo, para el caso de los páramos, aún no se ha establecido un umbral con significancia biológica para las plantas, lo cual dificultó el cálculo los GDAs disponibles para las especies seleccionadas. Aunque, en base a los resultados encontrados, el hecho de que el Sitio 2 haya presentado un retraso en el calentamiento, pero no en el enfriamiento, con respecto al Sitio 1, pudo ocasionar una integral de temperatura promedio diaria inferior. Esto indicaría que existe una cantidad diferencial de calor acumulado disponible para el crecimiento y reproducción de plantas en localidades poco distantes de acuerdo a las condiciones climáticas y las características del terreno, de manera similar a lo reportado por Grigorieva et al. (2010).

### 6.2.2 Desacoplamiento de la Temperatura Interna Foliar (TIF) y relación con la forma de crecimiento, la microtopografía y el tipo de cobertura

Los resultados de este estudio demostraron que las plantas no tuvieron una relación completa con la temperatura del aire inmediato. Las plantas han demostrado tener mecanismos de regulación de la temperatura de sus hojas que les permite desacoplarse

parcialmente (Michaletz et al., 2016). El hecho que no dependan completamente de la temperatura exterior y que no puedan regular por completo su temperatura interna, hace que se considere a las plantas un organismo intermedio entre un verdadero **poiquilotermo** y un verdadero **homeotermo** (Michaletz et al., 2016). Como se vio en estos resultados, esta **termorregulación** es principalmente positiva, en beneficio de las plantas. Éstas consiguen esta diferencia a favor al recibir mayor radiación neta y/o al disminuir el **enfriamiento evaporativo** (Caillon, Suppo, Casas, Woods y Pincebourde, 2014; Fauset et al., 2018). Sin embargo, en algunos casos las plantas presentaron un **desacoplamiento térmico** menor que el aire, posiblemente al recibir menor radiación solar o al aumentar el enfriamiento evaporativo (Michaletz et al., 2016).

Michaletz et al. (2016) mencionan que existen patrones termorregulatorios según la **forma de crecimiento** de las especies. Estos son un reflejo de las diferentes morfologías y estaturas adaptativas que promueven el calentamiento en ambientes fríos, al igual que minimizan el enfriamiento por el viento, abrasión y desecación (Little et al., 2016; Michaletz et al., 2016). En este estudio, se observó claras diferencias entre las formas de crecimiento. Por un lado, se pudo ver que las **hierbas erectas** mostraron un amplio rango en la TIF nocturna, donde la $T_{media}$ fue cercana a 0 ºC (Figura 6b). También se observó diferencias en el desacoplamiento nocturno de esta forma de crecimiento con respecto a las otras formas de crecimiento estudiadas, siendo este desacoplamiento el más bajo en promedio (Figura 7b). Esto indica que, durante la noche, las hierbas erectas mantienen una temperatura similar a la temperatura del aire, mientras este se mantenga cercano a 0 ºC y, es posible que, las hierbas erectas toleren bien estas temperaturas nocturnas del aire. Además, cuando la temperatura del aire disminuyó o aumentó mucho, las hierbas erectas fueron capaces de variar levemente su temperatura interna. Esto implica que las plantas pueden regular su temperatura durante la noche. Aunque se desconoce el mecanismo detrás de esto, es posible que procesos moleculares de ruptura de ATP permitan aumentar levemente la temperatura del tejido ante el descenso de la temperatura ambiental (Watling, Grant, Miller y Robinson, 2008).

En cambio, las **rosetas acaulescentes** mostraron el menor desacoplamiento diurno (Figura 7c), que también se expresó en TIF medias bajas durante el día (Figura 6c y Tabla 6). Sin embargo, las rosetas mantuvieron TIF más altas durante la noche en comparación con los cojines y hierbas erectas, consecuencia de un alto desacoplamiento nocturno. Esto se vio reflejado en la poca fluctuación de su TIF a los largo de todo el día. Se considera que

mientras más cercanas al suelo se encuentren las plantas, más se desacoplan del ambiente aéreo y mayor es la acumulación de calor bajo el dosel de las hojas (Körner, 2003c). Los resultados obtenidos para la TIF de las rosetas acaulescentes son diferentes a los reportados en la literatura. Particularmente, el estudio de Diemer (1996) encontró una mayor fluctuación en la TIF (con temperaturas máximas más elevadas y mínimas más bajas) de *Hypochaeris sonchoides* Kunth (roseta acaulescente) a lo largo del día en comparación con la TIF de *Senecio nivalis*, lo cual concuerda con los procesos térmicos de la capa de aire cercana al suelo descritos anteriormente y con los resultados obtenidos en nuestras mediciones de temperatura del aire microambiental. Sin embargo, en el presente estudio obtuvimos temperaturas más fluctuantes para *S. nivalis* y el resto de hierbas erectas que para *H. sessiliflora* y que el resto de rosetas acaulescentes. Aunque la diferencia a partir de los resultados de este trabajo no es clara, se puede decir que la capacidad de las rosetas acaulescentes de mantener su TIF nocturna más elevada, y de disminuirla más lentamente durante la noche, es producto de la estatura de la planta y de la absorción de calor del suelo. En efecto, durante la noche, cuando no hay radiación solar, la tierra librera radiación (radiación de onda larga) que absorbió durante el día (Geiger, 1957b). Esto se expresa en una liberación de calor del suelo cuando el aire se enfría (Geiger, 1957c). De esta manera, debido a la localización del punto de inserción de los termopares en la base de las hojas de las rosetas, se registró mayor influencia de las temperaturas del suelo, donde la temperatura es menos fluctuante y con menor pérdida nocturna de calor por **conducción**.

Finalmente, los cojines no mostraron un patrón concreto, pero sí observamos que se asemejan más a las hierbas erectas, que a las rosetas acaulescentes en cuanto a su TIF y el desacoplamiento de este con la temperatura del aire (Figura 6, 8 y Tabla 6). Los cojines, de forma similar que las hierbas erectas, presentaron un amplio rango en el desacoplamiento diurno y nocturno, una TIF diurna promedio más elevada y el estrecho rango de sus TIF nocturnas. Los cojines han sido reportados en varias ocasiones como buenos facilitadores para otras especies, al generar ambientes más estables para su establecimiento y desarrollo (Reid, Lamarque y Lortie, 2010; Anthelme, Cavieres y Dangles, 2014), pues tienen, en efecto, la ventaja de poder almacenar agua y nutrientes en suelos poco desarrollados y fríos debido a su morfología compacta (Azócar y Rada, 2006; Molenda, Reid y Lortie, 2012). Por esto, se esperaba encontrar patrones en la TIF más parecida a los de las rosetas acaulescentes: con menor variación térmica diurna y temperaturas nocturnas más elevadas (Buchner et al., 2017). A pesar de esto, Michaletz et al. (2016) demostraron que además de variables

climáticas los rasgos térmicos de las hojas (**absorbancia**, **emisividad**, tamaño, geometría y **conducción estomatal**) también influyen en la termorregulación de las plantas. Esto concuerda con lo encontrado en este estudio, pues se evidenciaron variaciones específicas para cada especie, de las cuales cuatro especies resaltaron. Por un lado, *Xenophyllum rigidum* demostró tener la menor variación en su TIF entre ambos sitios cuando comparamos con el resto de especies (Figura 5). Es probable que *X. rigidum* sea capaz de termorregular mejor su TIF en ambos sitios de estudio. De hecho, fue la especie que alcanzó el rango de distribución altitudinal más elevado de todas las especies estudiadas (ver Anexo 3), por lo que podría tener adaptaciones específicas (como sus hojas suculentas) para estos ambientes. Por el contrario, *Perezia pungens* fue la especie con el rango de distribución más bajo y la que presentó mayor diferencia en su TIF y en el desacoplamiento entre ambos sitios (Figura 5 y Anexo 3). Sin embargo, otra roseta acaulescente, *Werneria pumila*, fue la única que presentó TIFs más elevadas en el Sitio 2 que en el Sitio 1. Por último, *Senecio nivalis*, fue la especie que presentó menor desacoplamiento diurno y nocturno y TIFs medias y máximas más bajas en comparación al resto de hierbas erectas (Figura 7). Es posible que esta diferencia se haya dado por dos motivos: primero, tiene hojas recubiertas con pelos blancos, lo que aumenta su albedo (coeficiente de reflexión para la radiación solar) y disminuye su absorción de radiación solar (lo que explicaría su bajo desacoplamiento diurno) (Monteith y Unsworth, 2013); y segundo, la forma de crecimiento no es de una hierba erecta netamente, pero sí de una **roseta basal**. En este el estudio consideramos a *S. nivalis* una roseta acaulescente porque sus hojas basales no crecían desde un origen en común, pero se extendían desde el suelo. Esta confusión podría causar las diferencias térmicas observadas. En base a los ejemplos mencionados, creemos que sería interesante integrar rasgos morfológicos y ecológicos de las especies en estudios de termorregulación y dependencia de factores microtopográficos en el futuro.

En cuando al efecto de las variables microtopográficas y de cobertura vegetal y de sustratos, se vio que las variables microtopográficas explicaron mejor la variación térmica de las plantas en el día, mientras que variables de cobertura vegetal y los sustratos fueron más influyentes durante la noche. Esto podría implicar que en el día las variaciones en la incidencia de radiación solar, impuestas por la pendiente, la orientación y la altitud, tienen mucha importancia. Mientras que, en las noches, la diferencia en el desacoplamiento está fuertemente influenciada por el tipo y porcentaje de cobertura vegetal y de sustratos, lo que podría tener relación con la cantidad de humedad retenida y, por ello, que estos ambientes

sean más estables térmicamente (Caillon et al., 2014; Michaletz et al., 2015). A pesar de esto, los modelos para el desacoplamiento fueron diferentes entre ambos sitios de estudio y a los de la temperatura microambiental del aire y del suelo. Por lo que, en este caso también, el efecto de variables utilizadas sobre al desacoplamiento es muy dependiente del lugar y variable a escalas muy pequeñas. Puede ser que las plantas apliquen diferentes estrategias según las condiciones que tienen alrededor para regular su TIF, además de que cada especie tiene requerimientos particulares relacionados a los factores medioambientales (Velazco, Galvão, Villalobos y De Marco Júnior, 2017). Es por esto, que tiene sentido que los modelos de desacoplamiento de las plantas entre diferentes ambientes hayan sido tan variables y que mantengan porcentajes de variación dentro de cada modelo tan elevados.

# 7. CONCLUSIONES

Esta investigación se enfocó en determinar la influencia del **microambiente térmico** en la Temperatura Interna Foliar (TIF) de las plantas del páramo del volcán Antisana. Los resultados demostraron que las especies aprovechan de forma activa y distinta las condiciones en la temperatura del aire y suelo, la **microtopografía** y la cobertura vegetal y de sustratos presentes para la regulación de su temperatura foliar.

Por otro lado, se pudo constatar que la temperatura anual medida por estaciones climáticas no es representativa de las condiciones térmicas experimentadas por las plantas prostradas de los superpáramos y, por lo tanto, tampoco debería ser utilizada para estudios de la vida vegetal en páramo.

Se observó que existió un gradiente en el rango térmico diario, es decir entre las temperaturas máximas y mínimas diarias, a medida que aumentaba la distancia de las capas de aire con respecto a la superficie. Además, hubo diferencias claras en las temperaturas **microambientales** entre los dos sitios de estudio en escalas temporales diarias y en escalas espaciales cortas. Sin embargo, la variación en la temperatura dentro de cada sitio de estudio no fue fácil de explicar con las variables microtopográficas o de sustratos —incluyendo la cobertura vegetal—. La dificultad para predecir el efecto que poseen estas variables microtopográficas y de cobertura de sustratos sobre la temperatura del aire y del suelo entre cada sitio de estudio se basó en la inconstancia y la variabilidad de estos. En este caso, se atribuye esto a que la variación térmica está influenciada por los aspectos locales y temporales a escalas extremadamente pequeñas, a la alta humedad relativa del ambiente, que puede estar actuando como amortiguador térmico para la temperatura del suelo, y a otras condiciones no incluidas en este estudio que deben estar produciendo esta variación térmica en la capa del aire cercana al suelo.

La alta variación topográfica podría tener un efecto sobre las tolerancias a las temperaturas de las plantas al presentar variación en la exposición a temperaturas máximas. Además, las variaciones en la disponibilidad de calor podrían tener importancia biológica para las plantas en cuando a su crecimiento y desarrollo, en función de diferentes patrones de calentamiento y enfriamiento de los ambientes.

Las plantas mostraron tener una **termorregulación** positiva, en beneficio de estas, y por esto no mostraron una relación completa con la temperatura del aire inmediato, particularmente durante el día. Se vio que el **desacoplamiento térmico** de las plantas estuvo afectado tanto por las diferentes **formas de crecimiento**, como por la microtopografía y la cobertura de la superficie, aunque no siempre fueron los resultados esperados según la literatura. A pesar de esto, también existieron variaciones específicas de cada especie. Se cree que estas fueron consecuencia de las diferentes morfologías de las hojas, distribuciones altitudinales y otros rasgos ecológicos de las especies. Además, se vio que variables microtopográficas explicaron más el desacoplamiento diurno de las plantas, mientras que variables de cobertura vegetal y los sustratos fueron más influyentes en la noche. Esto podría implicar que, en el día, la variación en el desacoplamiento tiene relación con diferencias en la incidencia solar, según el micro relieve del terreno. En cambio, durante la noche, el desacoplamiento de las plantas podría ser dependiente del tipo de cobertura vegetal y de sustratos. Pensamos que esto está relacionado con ambientes que retengan mayor humedad y, por ello, sean más estables térmicamente.

A pesar de esto, los modelos fueron diferentes que los modelos de la temperatura microambiental del aire y del suelo. Incluso, fueron diferentes entre ambos sitios de estudio. Por lo que se piensa que, en este caso también, existe mucha variabilidad en el efecto de la microtopografía y la cobertura vegetal sobre la termorregulación de las plantas a escalas muy pequeñas. Y, seguramente, las plantas aplican diferentes estrategias según las condiciones que tienen alrededor para regular su TIF.

# 8. RECOMENDACIONES

Este estudio presentó una pequeña muestra de los resultados obtenidos al haber incluido variables **microtopográficas** y de cobertura de la superficie en moldeamiento de nichos. Para obtener una visión más amplia del efecto de la topografía en las plantas se recomienda:

- Incluir en modelos variables climáticas localizadas, particularmente la humedad relativa, esto ayudaría a tener mejor idea de que variables afecta y como se relacionan con topografía y sustratos.
- Evaluar si parámetros como la nubosidad, humedad relativa y radiación solar son mejores indicadores de la temperatura experimentada por los organismos en su superficie.
- Incluir la respuesta de las plantas a la variación en las condiciones locales, no solo incluir la respuesta de variables climáticas/abióticas como han hecho la mayoría de los estudios enfocados en microrefugios.
- Incluir rasgos morfológicos y ecológicos de las especies de plantas dentro de los estudios.

# 9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS


Ackerly, D. D., Loarie, S. R., Cornwell, W. K., B., W. S., Hamilton, H., Branciforte, R., y Kraft, N. J. B. (2010). The geography of climate change: implications for conservation biogeography. *Diversity and Distributions*, *16*(3), 476–487.

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*.

Ashcroft, M. B., Chisholm, L. A., y French, K. O. (2008). The effect of exposure on landscape scale soil surface temperatures and species distribution models. *Landscape Ecology*, *23*(2), 211–225.

Ashcroft, M. B., y Gollan, J. R. (2013). Moisture, thermal inertia, and the spatial distributions of near-surface soil and air temperatures: Understanding factors that promote microrefugia. *Agricultural and Forest Meteorology*, *176*, 77–89.

Auguie, B. (2017). gridExtra: Miscellaneous Functions for "Grid" Graphics (Version R package version 2.3). Disponible en: https://CRAN.R-project.org/package=gridExtra

Azócar, A., y Rada, F. (2006). *Ecofisiología de plantas de páramo*. Mérida (Venezuela): Centro Editorial Litorama, c.a.

Azócar, A., Rada, F., y Goldstein, G. (1988). Freezing tolerance in *Draba chionophila*, a 'miniature' caulescent rosette species. *Oecologia*, *75*(1), 156–160.

Báez, S., Jaramillo, L., Cuesta, F., y Donoso, D. A. (2016). Effects of climate change on Andean biodiversity: a synthesis of studies published until 2015. *Neotropical Biodiversity*, *2*(1), 181–194.

Beltrán, H. (2017). Sinopsis del género *Werneria* (Asteraceae: Senecioneae) del Perú. *Arnaldoa*, *24*(1), 45–62.

Bennie, J., Huntley, B., Wiltshire, A., Hill, M. O., y Baxter, R. (2008). Slope, aspect and climate: Spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland. *Ecological Modelling*, *216*(1), 47–59.

Breckle, S.-W. (2002). *Walter's vegetation of the earth: the ecological systems of the geo-biosphere*. Springer.

Buchner, O., y Neuner, G. (2001). Determination of heat tolerance: A new equipment for field–measurements. *Journal of Applied Botany and Food Quality, 75*, 130–137.

Buchner, O., y Neuner, G. (2003). Variability of Heat Tolerance in Alpine Plant Species Measured at Different Altitudes. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 35*(4), 411–420.

Buchner, O., Roach, T., Gertzen, J., Schenk, S., Karadar, M., Stöggl, W., Miller, R., Bertel, C., Neuner, G., y Kranner, I. (2017). Drought affects the heat-hardening capacity of alpine plants as indicated by changes in xanthophyll cycle pigments, singlet oxygen scavenging, a-tocopherol and plant hormones. *Environmental and Experimental Botany, 133*(January 2017), 159–175.

Buchner, O., Stoll, M., Karadar, M., Kranner, I., y Neuner, G. (2015). Application of heat stress *in situ* demonstrates a protective role of irradiation on photosynthetic performance in alpine plants. *Plant, Cell & Environment, 38*(4), 812–826.

Burnham, K. P., y Anderson, D. R. (2002a). Information and Likelihood Theory: A Basis for Model Selection and Inference. In Model Selection and Multimodel Inference : a Practical Information-Theoretic Approach (2nd ed., pp. 49–97). USA: Springer-Verlag New York.

Burnham, K. P., y Anderson, D. R. (2002b). *Model Selection and Multimodel Inference : a Practical Information-Theoretic Approach*. 2nda edición. USA: Springer-Verlag New York.

Buytaert, W., Célleri, R., De Bièvre, B., Cisneros, F., Wyseure, G., Deckers, J., y Hofstede, R. (2006). Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *Earth-Science Reviews, 79*(1–2), 53–72.

Cáceres, B., Maisincho, L., y Taupin, J. (2008). *Glaciares del Ecuador: Antisana y Carihuayrazo: Informe del año 2006*

Caillon, R., Suppo, C., Casas, J., Woods, H. A., y Pincebourde, S. (2014). Warming decreases thermal heterogeneity of leaf surfaces: implications for behavioural thermoregulation by arthropods. *Functional Ecology, 28*(6), 1449–1458.

Calcagno, V. (2013). glmulti: Model selection and multimodel inference made easy (Version R package version 1.0.7). Disponible en: https://CRAN.R-project.org/package=glmulti

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.

Cárdenas-Agudelo, M. F. (2016). *Ecohydrology of paramos in Colombia: Vulnerability to climate change and land use.* (Ph.D.), Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia.

Carlson, B. Z., Randin, C. F., Boulangeat, I., Lavergne, S., Thuiller, W., y Choler, P. (2013). Working toward integrated models of alpine plant distribution. *Alpine Botany, 123*(2), 41–53.

Chen, C. (2015). Determining the Leaf Emissivity of Three Crops by Infrared Thermometry. *Sensors, 15(5)*, 11387–11401.

Cuesta, F., Llambí, L. D., Huggel, C., Drenkhan, F., Gosling, W. D., Muriel, P., Jaramillo, R., y Tovar, C. (2019). New land in the Neotropics: a review of biotic community, ecosystem, and landscape transformations in the face of climate and glacier change. *Regional Environmental Change, 9*(6), 1623–1642.

Cuesta, F., Muriel, P., Llambí, L. D., Halloy, S., Aguirre, N., Beck, S., Carilla, J., Meneses, R. I., Cuello, S., Grau, A., Gámez, L. E., Irazábal, J., Jácome, J., Jaramillo, R., Ramírez, L., Samaniego, N., Suárez-Duque, D., Thompson, N., Tupayachi, A., Viñas, P., Yager, K., Becerra, M. a. T., Pauli, H., y Gosling, W. D. (2017). Latitudinal and altitudinal patterns of plant community diversity on mountain summits across the tropical Andes. *Ecography, 40*(12), 1381–1394.

Cuesta, F., Tovar, C., Llambí, L. D., Gosling, W., Halloy, S., Carilla, J., Muriel, P., Meneses, R. I., Beck, S., Ulloa Ulloa, C., Yager, K., Aguirre, N., Viñas, P., Jácome, J., Suárez-Duque, D., Buytaert, W., y Pauli, H. (en prensa). Thermal niche traits of high alpine plant species and communities across the tropical Andes and their vulnerability to global warming. *Journal of Biogeography*.

Curtis, E. M., Leigh, A., y Rayburg, S. (2012). Relationships among leaf traits of Australian arid zone plants: alternative modes of thermal protection. *Australian Journal of Botany, 60(6)*, 471–483.

Daly, C., Conklin, D. R., y Unsworth, M. H. (2010). Local atmospheric decoupling in complex topography alters climate change impacts. *International Journal of Climatology, 30*(12), 1857–1864.

De Boeck, H. J., Van De Velde, H., De Groote, T., y Nijs, I. (2016). Ideas and perspectives: Heat stress: more than hot air. *Biogeosciences, 13*(20), 5821–5825.

Diemer, M. (1996). Microclimatic convergence of high-elevation tropical páramo and temperate-zone alpine environments. *Journal of Vegetation Science, 7*(6), 821–830.

Dobrowski, S. Z. (2010). A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global Change Biology, 17*(2), 1022–1035.

Dobson, A. J. (2001). *An introduction to generalized linear models*. 2nda edición. United States Chapman and Hall/CRC.

Fauset, S., Freitas, H. C., Galbraith, D. R., Sullivan, M. J. P., Aidar, M. P. M., Joly, C. A., Phillips, O. L., Vieira, S. A., y Gloor, M. U. (2018). Differences in leaf thermoregulation and water use strategies between three co-occurring Atlantic forest tree species. *Plant Cell Environment, 41*(7), 1618–1631.

Fox, J., y Weisberg, S. (2011). Multivariate linear models in R. En *An R Companion to Applied Regression.* (third edición.). Los Angeles: Thousand Oaks.

Funk, V. A. (1997). *Xenophyllum*, a new Andean genus extracted from *Werneria* s.l. (Compositae: Senecioneae). *Novon, 7*(3), 235–241.

Gale, J., Manes, A., y Poljakoff-Mayber, A. (1970). A Rapidly Equilibrating Thermocouple Contact Thermometer for Measurement of Leaf-Surface Temperatures. *Ecology, 51*(3), 521–525.

Geiger, R. (1957a). Chapter 1: Midday Heat Exchange at the Ground Surface. The Incoming Radiational Type. En *The Climate Near the Ground* (pp. 2–11). Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

Geiger, R. (1957b). Chapter 2: Nocturnal Heat Exchange at the Ground Surface. The Outgoing Radiational Type. En *The Climate Near the Ground* (pp. 26–35). Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

Geiger, R. (1957c). Chapter 3: True Heat Conduction. The Normal Course of Ground Temperature. En *The Climate Near the Ground*: Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.

Graae, B. J., Vandvik, V., Armbruster, W. S., Eiserhardt, W. L., Svenning, J. C., Hylander, K., Ehrlén, J., Speed, J. D. M., Klanderud, K., Bråthen, K. A., Milbau, A., Opedal, Ø. H., Alsos, I. G., Ejrnæs, R., Bruun, H. H., Birks, H. J. B., Westergaard, K. B., Birks, H. H., y Lenoir, J. (2018). Stay or go – how topographic complexity influences alpine plant population and community responses to climate change. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics, 30*, 41–50.

Grêt-Regamey, A., Hanna Brunner, S., y Kienast, F. (2012). Mountain Ecosystem Services: Who Cares? *Mountain Research and Development, 32*(S1), 23.

Grigorieva, E. A., Matzarakis, A., y de Freitas, C. R. (2010). Analysis of growing degree-days as a climate impact indicator in a region with extreme annual air temperature amplitud. *Climate Research, 42(2)*, 143–154.

Grolemund, G., y Wickham, H. (2011). Dates and Times Made Easy with lubridate. *Journal of Statistical Software, 40*(3), 1–25.

Gross, J., y Ligges, U. (2015). nortest: Tests for Normality (Version R package version 1.0-4). Disponible en: https://CRAN.R-project.org/package=nortest

Guisan, A., Weiss, S. B., y Weiss, A. D. (1999). GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. *Plant Ecology, 143*, 107–122.

Gvoždík, L. (2018). Just what is the thermal niche? *Oikos, 127*, 1701–1710.

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22*, 415–427.

Hylander, K., Ehrlén, J., Luoto, M., y Meineri, E. (2015). Microrefugia: Not for everyone. *Ambio, 44*(Suppl 1), 60–68.

Inkscape Project. (2019). Inkscape: Open Source Scalable Vector Graphics Editor. Free Software Foundation, Inc. Boston. USA. Disponible en: https://inkscape.org/

Körner, C. (2003a). Alpine climate. En *Alpine plant life : functional plant ecology of high mountain ecosystems* (2nd edición., pp. 21–26). Germany: Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.

Körner, C. (2003b). The alpine life zone. En *Alpine plant life : functional plant ecology of high mountain ecosystems* (2nd edición., pp. 9–18). Germany: Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.

Körner, C. (2003c). The climate plants experience. En *Alpine plant life : functional plant ecology of high mountain ecosystems* (2nd edición., pp. 31–45). Germany: Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.

Körner, C. (2003d). Plant ecology at high elevations. En *Alpine plant life : functional plant ecology of high mountain ecosystems* (2nd edición., pp. 1–7). Germany: Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.

Körner, C., y Hiltbrunner, E. (2018). The 90 ways to describe plant temperature. *Plant Ecology, Evolution and Systematics, 30*, 16–21.

Lassueur, T., Joost, S., y Randin, C. F. (2006). Very high resolution digital elevation models: Do they improve models of plant species distribution? *Ecological Modelling, 198*, 139–153.

Lembrechts, J. J., Lenoir, J., Roth, N., Hattab, T., Milbau, A., Haider, S., Pellissier, L., Pauchard, A., Backes, A. R., Dimarco, R. D., Nuñez, M. A., Aalto, J., y Nijs, I. (2019). Comparing temperature data sources for use in species distribution models: From *in-situ* logging to remote sensing. *Global Ecology and Biogeography*, *00*, 1–19.

Lenoir, J., Graae, B. J., Aarrestad, P. A., Alsos, I. G., Armbruster, W. S., Austrheim, G., Bergendorff, C., Birks, H. J., Bråthen, K. A., Brunet, J., Bruun, H. H., Dahlberg, C. J., Decocq, G., Diekmann, M., Dynesius, M., Ejrnæs, R., Grytnes, J. A., Hylander, K., Klanderud, K., Luoto, M., Milbau, A., Moora, M., Nygaard, B., Odland, A., Ravolainen, V. T., Reinhardt, S., Sandvik, S. M., Schei, F. H., Speed, J. D., Tveraabak, L. U., Vandvik, V., Velle, L. G., Virtanen, R., Zobel, M., y Svenning, J. C. (2013). Local temperatures inferred from plant communities suggest strong spatial buffering of climate warming across Northern Europe. *Global Change Biology, 19*, 1470–1481.

León-Yánez, S., Valencia, R., Pitman, N., Endara, L., Ulloa Ulloa, C., y Navarrete, H. (2011). *Libro rojo de las plantas endémicas del Ecuador*. 2nda edición. Quito: Publicaciones del Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Lincoln, R. J., Boxhall, G. A., y Clark, P. F. (1998). *A Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics*. 2nda edición. Cambridge University Press, Reino Unido.

Little, L., Eidesen, P. B., Müller, E., Dickinson, K. J. M., y Lord, J. M. (2016). Leaf and floral heating in cold climates: do sub-Antarctic megaherbs resemble tropical alpine giants? *Polar Research, 35*(1).

Mazerolle, M. J. (2019). AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c) (Version R package version 2.2-0.). Disponible en: https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg

Michaletz, S. T., Weiser, M. D., McDowell, N. G., Zhou, J., Kaspari, M., Helliker, B. R., y Enquist, B. J. (2016). The energetic and carbon economic origins of leaf thermoregulation. *Nat Plants, 2*, 16129.

Michaletz, S. T., Weiser, M. D., Zhou, J., Kaspari, M., Helliker, B. R., y Enquist, B. J. (2015). Plant Thermoregulation: Energetics, Trait-Environment Interactions, and Carbon Economics. *Trends in Ecology and Evolution*, *30*(12), 714–724.

Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2013). *Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental*. Quito.

Missouri Botanical Garden (base de datos en línea). (2019). Flora Ilustrada del Páramo del Cajas, Azuay, Ecuador. Disponible en: http://www.mobot.org/MOBOT/research/paramo/welcome.flash.asp (fecha de consulta: 18 junio 2019).

Mod, H. K., Scherrer, D., Luoto, M., y Guisan, A. (2016). What we use is not what we know: environmental predictors in plant distribution models. *Journal of Vegetation Science, 27*(6), 1308–1322.

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. *PLoS ONE, 7*(5), e37223.

Monteith, J. L., y Unsworth, M. H. (2013). *Principles of Environmental Physics: Plants, Animals, and the Atmosphere*. Fourth edition edición. USA, California, San Diego: Academic Press.

Moore, P. A., Smolarz, A. G., Markle, C. E., y Waddington, J. M. (2018). Hydorlogical and thermal properties of moss and lichen species on rock barrens: implications for turtle nesting habitat. *Ecohydrology, 12*(2), e2057.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., y Wagner, H. (2019). vegan: Community Ecology Package (Version R package version 2.5-4). Disponible en: https://CRAN.R-project.org/package=vegan

Pfitsch, W. (1994). Morphological and physiological radiation in páramo *Draba*. En P. Rundel, A. S., & F. Meinzer (Ed.), *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function )* (pp. 151–166). Cambridge: Cambridge University Press.

Rajakaruna, N., y Boyd, R. S. (2008). *Edaphic Factor*. (pp. 1201-1207). Encyclopedia of Ecology. Academic Press.

Ramsay, P. M. (2001). The zonal páramo vegetation of Volcán Chiles. En Ramsay, P. M. (Ed.), *The ecology of Volcán Chiles: high-altitude ecosystems on the Ecuador-Colombia border* (pp. 27–38). UK: Plymouth: Pebble & Shell.

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.

Reid, A. M., Lamarque, L. J., y Lortie, C. J. (2010). A systematic review of the recent ecological literature on cushion plants: champions of plant facilitation. *Web Ecology, 10*(1), 44–49.

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., de Vos, A. C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J. G., Thompson, K., Morgan, H. D., ter Steege, H., van der Heijden, M. G. A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, A. C., Aquino, S., y Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standarised measurement of plants functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany, 61(3)*, 167–234.

Rundel, P. W. (2008). Tropical alpine climates. En Rundel, P. W., Smith, A. P., y Meinzer, F. C. (Eds.). *Tropical alpine environments : plant form and function* (pp. 21–44). New York: Cambridge University Press.

Sakai, A., y Larcher, W. (1987). *Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.

Salomón, L., Sklenář, P., y Freire, S. E. (2018). Synopsis of *Senecio* series *Culcitium* (Asteraceae: Senecioneae, Senecioninae) in the Andean region of South America. *Phytotaxa, 340*(1), 1.

Sanchez, A., Rey-Sánchez, A. C., Posada, J. M., y Smith, W. K. (2018). Interplay of seasonal sunlight, air and leaf temperature in two alpine páramo species, Colombian Andes. *Agricultural and Forest Meteorology, 253*, 38–47.

Sánchez-Fernández, D., Rizzo, V., Cieslak, A., Faille, A., Fresneda, J., y Ribera, I. (2016). Thermal niche estimators and the capability of poor dispersal species to cope with climate change. *Scientific Reports, 6*(23381).

Scherrer, D., y Körner, C. (2010). Infra-red thermometry of alpine landscapes challenges climatic warming projections. *Global Change Biology, 16*(9), 2602–2613.

Scherrer, D., y Körner, C. (2011). Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. *Journal of biogeography, 38*(2), 406–416.

Scherrer, D., Schmid, S., y Körner, C. (2011). Elevational species shifts in a warmer climate are overestimated when based on weather station data. *International Journal of Biometeorology, 55*(4), 645–654.

Schützenmeister, A., Jensen, U., y Piepho, H. P. (2012). Checking Normality and Homoscedasticity in the General Linear Model Using Diagnostic Plots. *Communications in Statistics - Simulation and Computation*, *41*(2), 141–154.

Sierra-Almeida, A., Cavieres, L. A., y Bravo, L. A. (2009). Freezing resistance varies within the growing season and with elevation in high-Andean species of central Chile. *New Phytologist*, *182*(2), 469.

Sierra-Almeida, A., Cavieres, L. A., y Bravo, L. A. (2010). Freezing resistance of high-elevation plant species is not related to their height or growth-form in the Central Chilean Andes. *Environmental and Experimental Botany*, *69*(3), 273–278.

Sklenář, P., y Balslev, H. (2007). Geographic flora elements in the Ecuadorian superpáramo. *Flora*, *202*, 50–61.

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

Sklenář, P., Kučerová, A., Macek, P., y Macková, J. (2012). The frost-resistance mechanism in páramo plants is related to geographic origin. *New Zealand Journal of Botany*, *50*(4), 400.

Sklenář, P., Kučerová, A., Macek, P., y Macková, J. (2010). Does plant height determine the freezing resistance in the páramo plants? *Austral Ecology*, *35*(8), 929–934.

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

Sklenář, P., Kucerová, A., Macková, J., y Romoleroux, K. (2016). Temperature microclimates of plants in a tropical alpine environment: How much does growth form matter? *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *48*(1), 61–78.

Sklenář, P., y Lægaard, S. (2003). Rain-Shadow in the High Andes of Ecuador Evidenced by Páramo Vegetation. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *35*(1), 17.

Smith, A. P. (2008). Intrdoduction to tropical alpine vegetation. En Rundel, P. W., Smith, A. P., y Meinzer, F. C. (Eds.). *Tropical alpine environments : plant form and function* (pp. 1–19). New York: Cambridge University Press.

Soudzilovskaia, N. A., van Bodegom, P. M., Cornelissen, J. H. C., y Schweitzer, J. (2013). Dominant bryophyte control over high-latitude soil temperature fluctuations predicted by heat transfer traits, field moisture regime and laws of thermal insulation. *Functional Ecology*, *27*(6), 1442–1454.

Stern, M., y Guerrero, M. (1997). Sucesión primaria en el Volcán Cotopaxi y sugerencias para el manejo de hábitats frágiles dentro del Parque Nacional. *Estudios sobre diversidad y ecología de plantas*, 217–229.

Suggitt, A. J., Gillingham, P. K., Hill, J. K., Huntley, B., Kunin, W. E., Roy, D. B., y Thomas, C. D. (2011). Habitat microclimates drive fine-scale variation in extreme temperatures. *Oikos, 120*, 1–8.

Thompson, S. E., Katul, G. G., y Porporato, A. (2010). Role of microtopography in rainfall-runoff partitioning: An analysis using idealized geometry. *Water Resources Research, 46*(7).

Tiessen, H. (2011). Introduction. In Herzog, S. K., Martínez, R., Jørgensen, P. M., y Tiessen, H. (Eds.), Climate Change and biodiversity in the Tropical Andes (pp. xi–xiv): Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific.

Tobón, C. (2009). Los bosques andinos y el agua, serie investigación y sistematización. *Quito, Ecuador: Programa Regional ECOBONA–INTERCOOPERATION–CONDESAN*.

Tovar, C., Arnillas, C. A., Cuesta, F., y Buytaert, W. (2013). Diverging responses of tropical Andean biomes under future climate conditions. *PLoS ONE, 8*(5), e63634.

Tropicos.org (base de datos en línea). (2019). Missouri Botanical Garden. Disponible en: https://www.tropicos.org/projectwebportal.aspx?pagename=Home&projectid=2 (fecha de consulta: 18 junio 2019).

Tuhkanen, S. (1980). *Climatic Parameters and Indices in Plant Geography*. Vol. 67. Suecia: Uppsala.

Ulloa Ulloa, C., Acevedo-Rodríguez, P., Beck, S., Belgrano, M. J., Bernal, R., Berry, P. E., Brako, L., Celis, M., Davidse, G., y Forzza, R. C. (2017). An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science, 358*(6370), 1614–1617.

Velazco, S. J. E., Galvão, F., Villalobos, F., y De Marco Júnior, P. (2017). Using worldwide edaphic data to model plant species niches: An assessment at a continental extent. *PLoS ONE, 12*(10), e0186025.

Villacís, M. (2008). *Ressources en eau glaciaire dans les Andes d'Equateur en relation avec les variations du climat: le cas du volcan Antisana.* (Docteur de l'Université Montpellier II), Université Montpellier II, Montpellier, France.

Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., y Foolad, M. R. (2007). Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany, 61*(3), 199–223.

Watling, J. R., Grant, N. M., Miller, R. E., y Robinson, S. A. (2008). Mechanisms of thermoregulation in plants. *Plant Signaling & Behavior*, *3*(8), 595–597.

Wickham, H. (2016). ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis.

Wickham, H. (2018). scales: Scale Functions for Visualization (Version R package version 1.0.0). Disponible en: https://CRAN.R-project.org/package=scales

Wickham, H., François, R., Henry, L., y Müller, K. (2018). dplyr: A Grammar of Data Manipulation (Version R package version 0.7.8). Disponible en: https://CRAN.R-project.org/package=dplyr

Wisniewski, M., Gusta, L., y Neuner, G. (2014). Adaptive mechanisms of freeze avoidance in plants: a brief update. *Environmental and Experimental Botany, 99*, 133–140.

Woodward, F. I., y Kelly, C. K. (1997). Plant functional types: towards a definition by environmental constraints. En Smith, T. M., Shugart, H. H., y Woodward, F. I. (Eds.). *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change* (pp. 47–65). New York: Cambridge University Press.

Zeileis, A., y Hothorn, T. (2002). Diagnostic Checking in Regression Relationships. *R News, 2*(3), 7–10.

Zhang, Y., Chen, H. Y. H., y Taylor, A. (2014). Multiple drivers of plant diversity in forest ecosystems. *Global Ecology and Biogeography, 23*(8), 885–893.

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.

# 10. FIGURAS

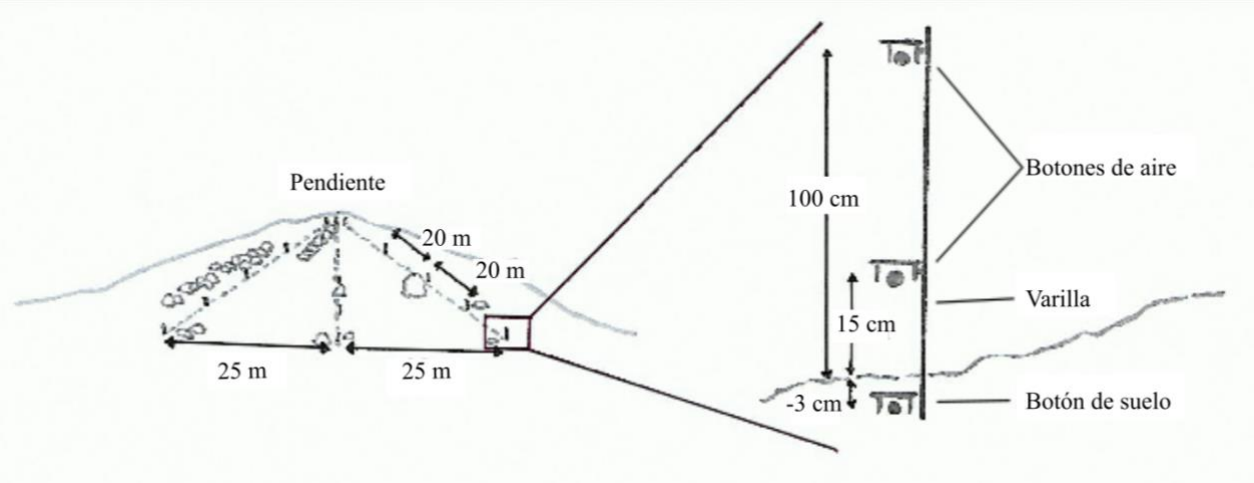



**Figura 1. Esquema de la distribución de los puntos de clima.** Estos se encuentran marcados por la presencia de varillas sobre tres transectos, con 25 m de diferencia entre transecto y 20 m de diferencia entre puntos, dentro de los transectos. En estos puntos, se registró la temperatura del aire (a 15 y 100 cm sobre el suelo) y del suelo (a 3 cm bajo el suelo).

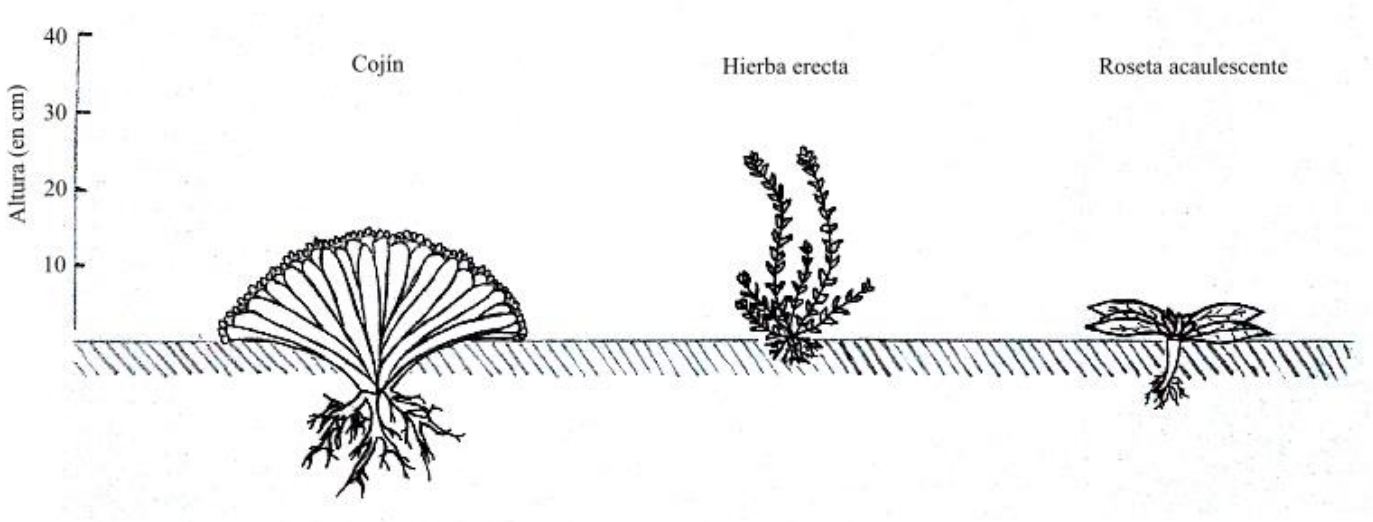



**Figura 2. Esquema de las formas de crecimiento utilizadas.** De izquierda a derecha se encuentra cojines, hierbas erectas y rosetas acaulescentes.

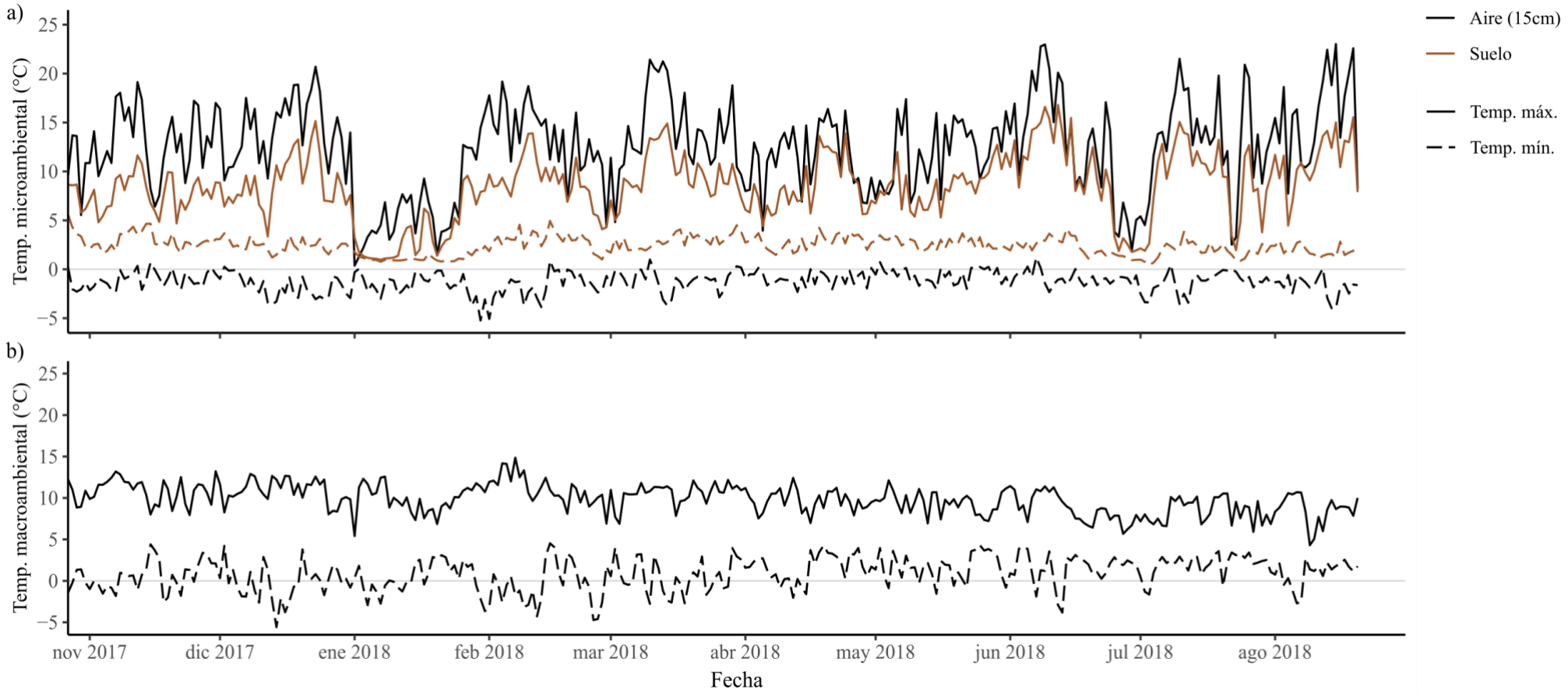



**Figura 3. Registro de variables climáticas microambientales y macroambientales diarias durante el periodo de estudio.** a) Promedio diario de la temperatura máxima y mínima del aire y del suelo microambiental tomando en cuenta a todos los sensores funcionando ese día. Valores diarios máximos y mínimos macroambientales de b) temperatura del aire, c) humedad relativa del aire, d) velocidad del viento y e) radiación solar. Fuente de los datos para las figuras b–e: Estación Climática Humboldt M5034, INAMHI.

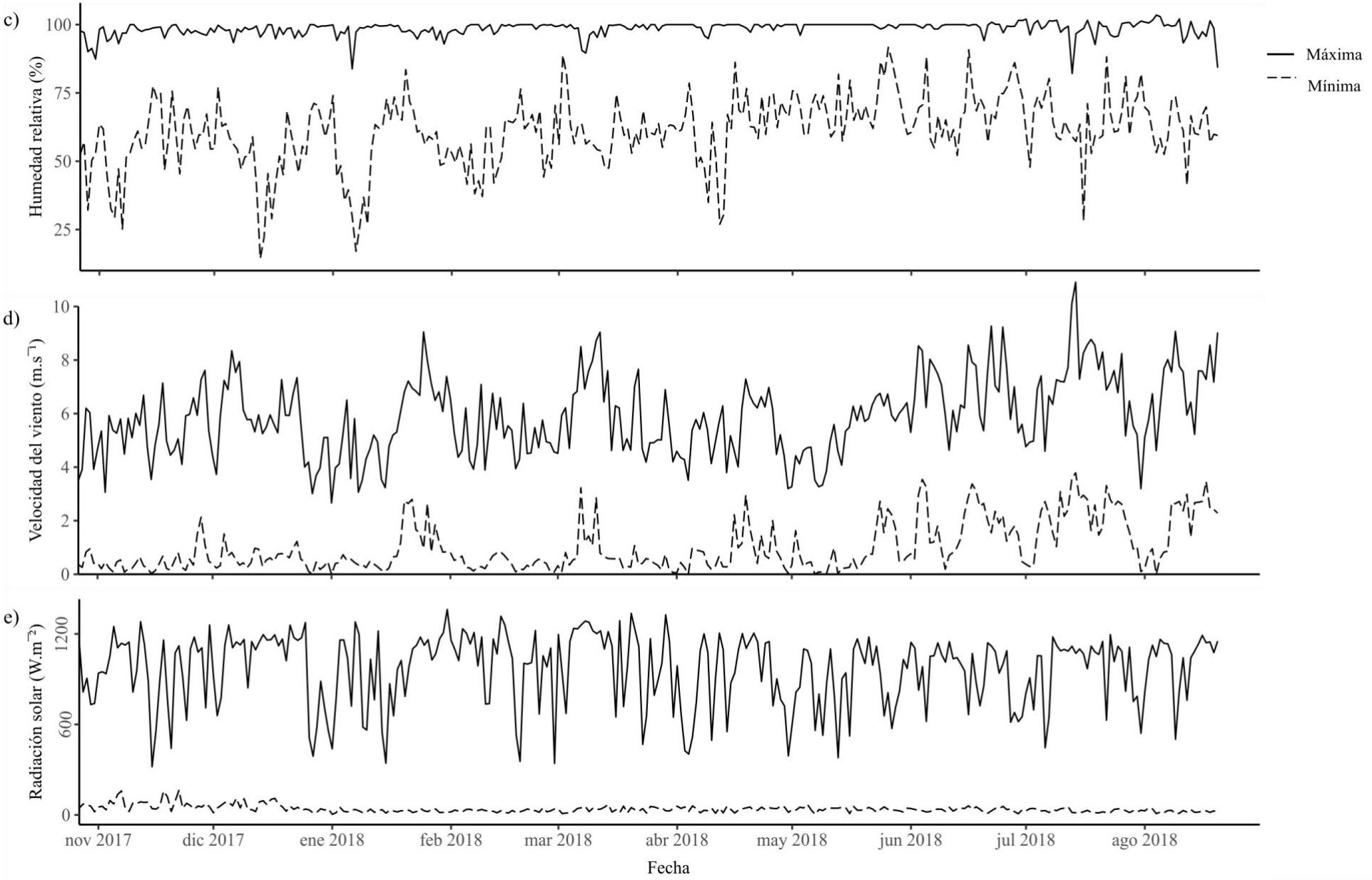



**Figura 3. Registro de variables climáticas microambientales y macroambientales diarias durante el periodo de estudio (Continuación).**

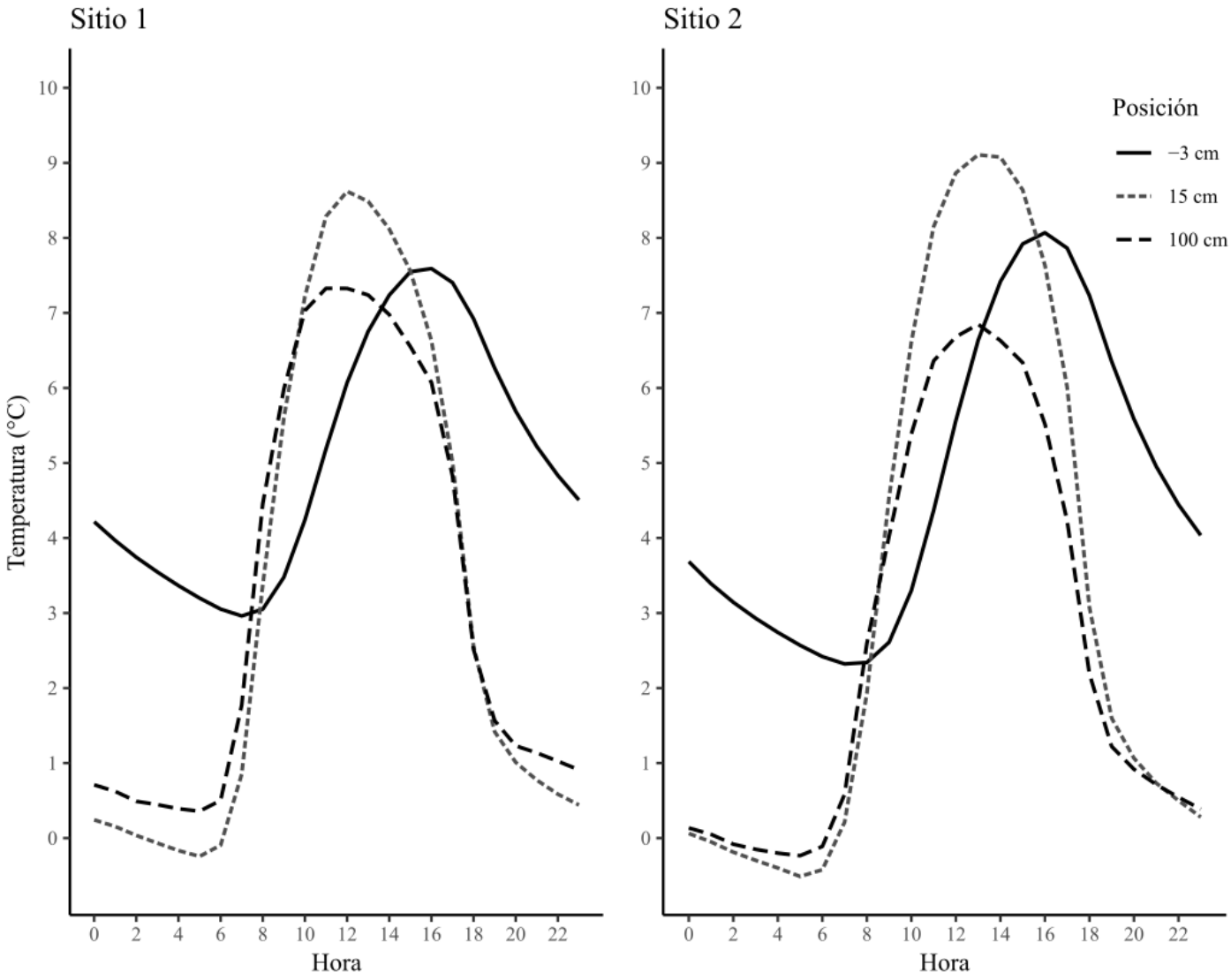



**Figura 4. Promedio de temperaturas del aire y del suelo en cada sitio durante un día.** Se diferencia según las posiciones en las que fueron ubicados los sensores (a –3 cm bajo el suelo, a 15 cm sobre el suelo y a 100 cm sobre el suelo).

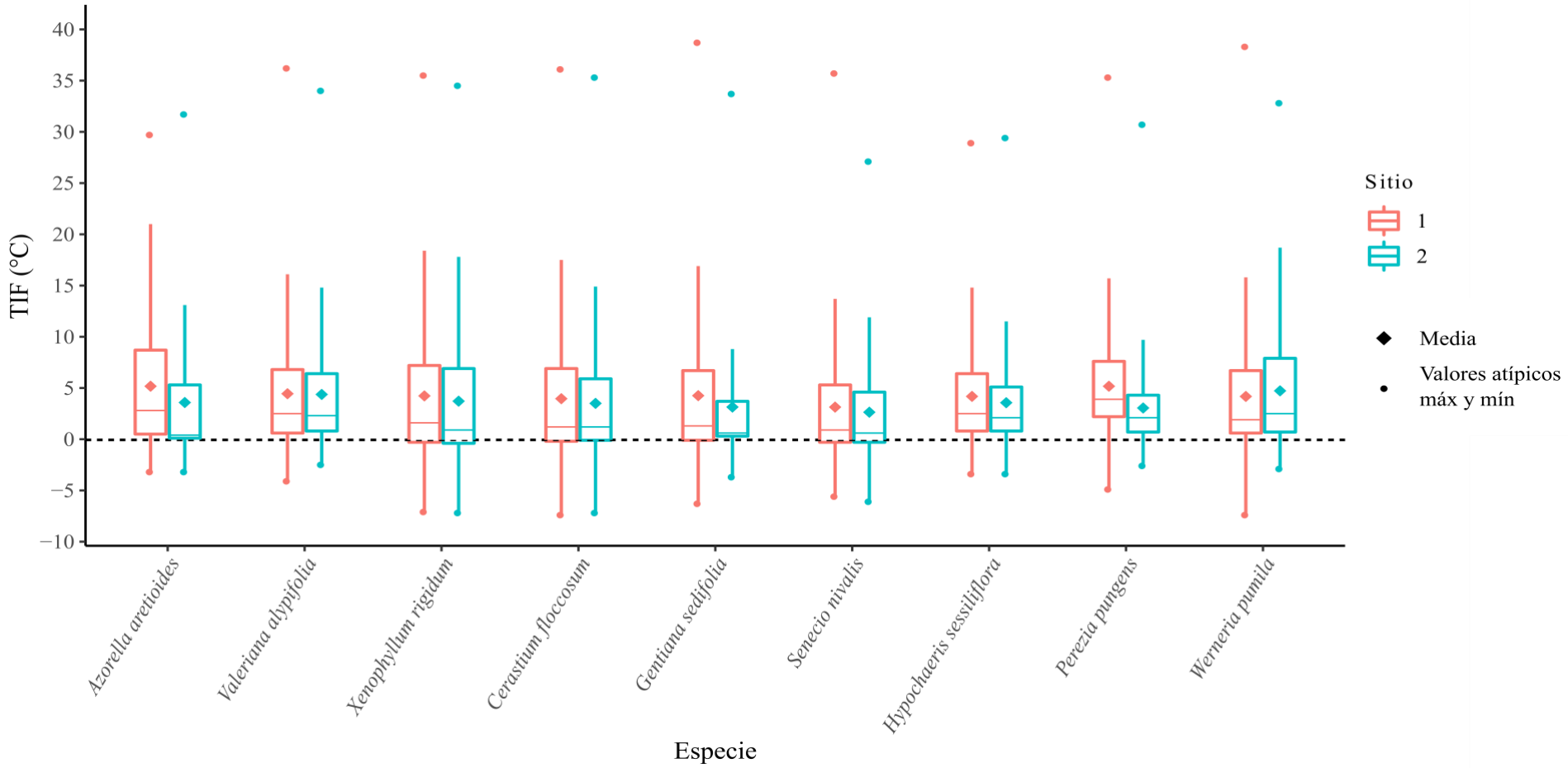



**Figura 5. Diferencias en la Temperatura Interna Foliar (TIF) para las especies de estudio en cada sitio.** Las cajas representan la mediana y los cuartiles al 25% y 75%. Los bigotes se extienden hasta 1,5 veces el rango intercuartil. Los rombos muestran la media y los puntos muestran el valor atípico máximo y mínimo absolutos de cada especie por sitio.

a)

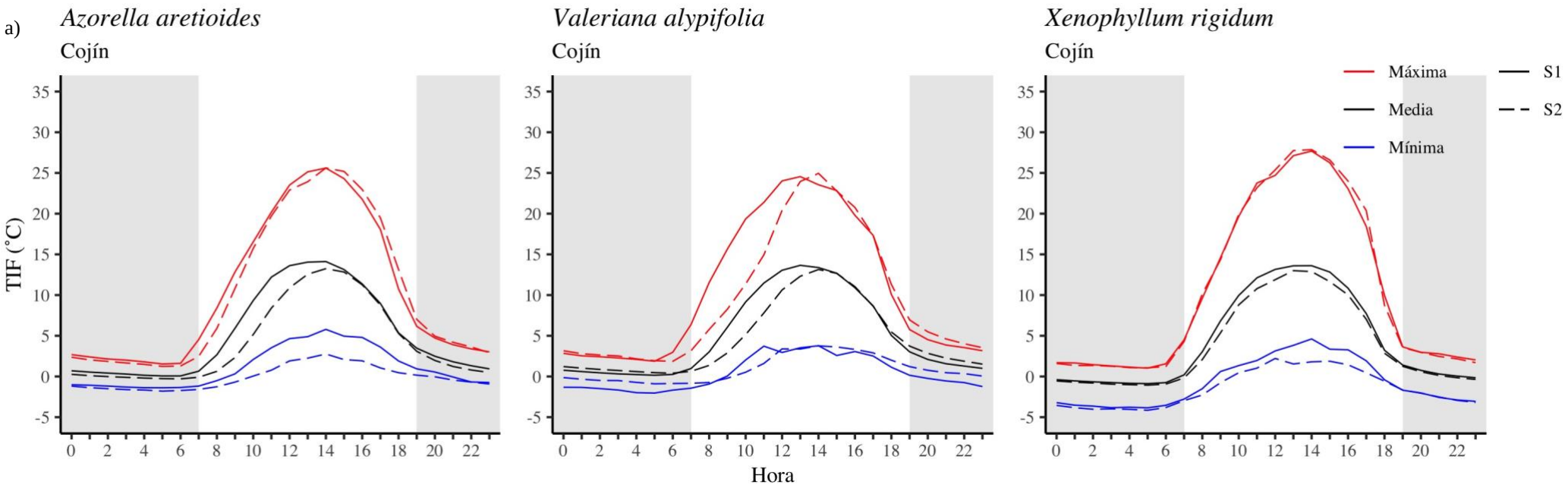



**Figura 6. Valores promedio, máximo y mínimo de la Temperatura Interna Foliar (TIF) de nueve especies de plantas vasculares del Antisana durante el día.** Para los valores máximos (rojo), se utilizó el promedio de las temperaturas máximas absolutas registradas en cada hora para cada individuo de una especie. Los valores mínimos (azul) se obtuvieron de la misma forma, pero con la temperatura mínima absoluta registrada en cada hora para cada individuo monitoreado de una especie. Se separaron las especies según su forma de crecimiento: a) cojines, b) hierbas erectas y c) rosetas acaulescentes.

b)

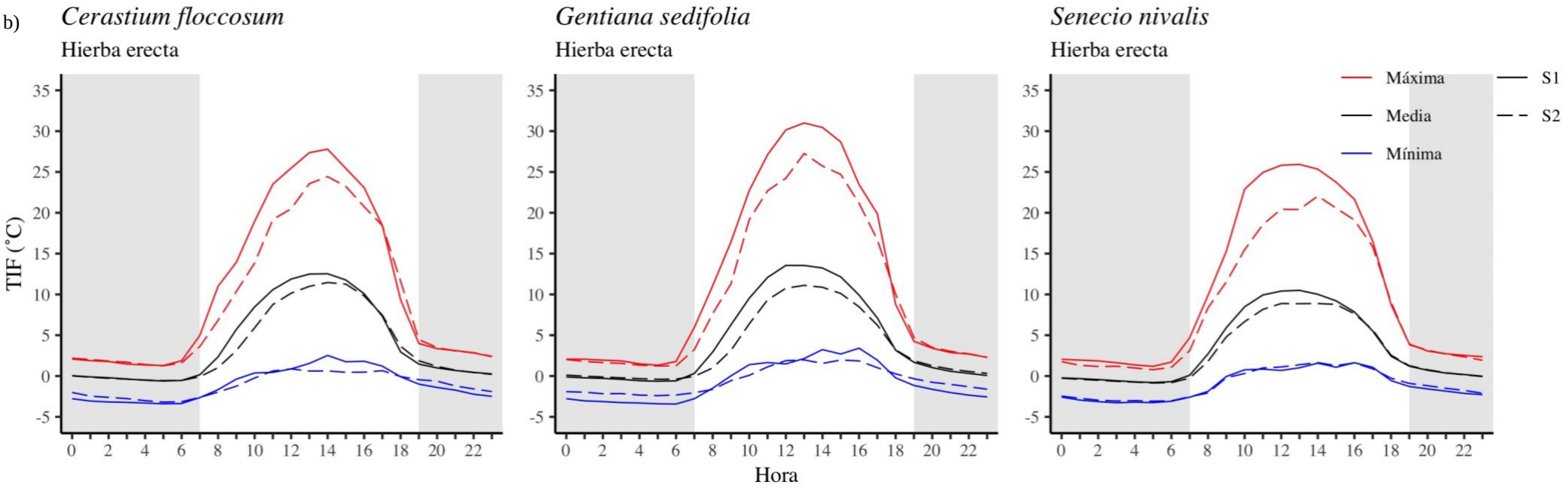



**Figura 6. Temperatura promedio, máxima y mínima de la Temperatura Interna Foliar (TIF) de nueve especies de plantas vasculares del Antisana durante el día (Continuación…).**

c)

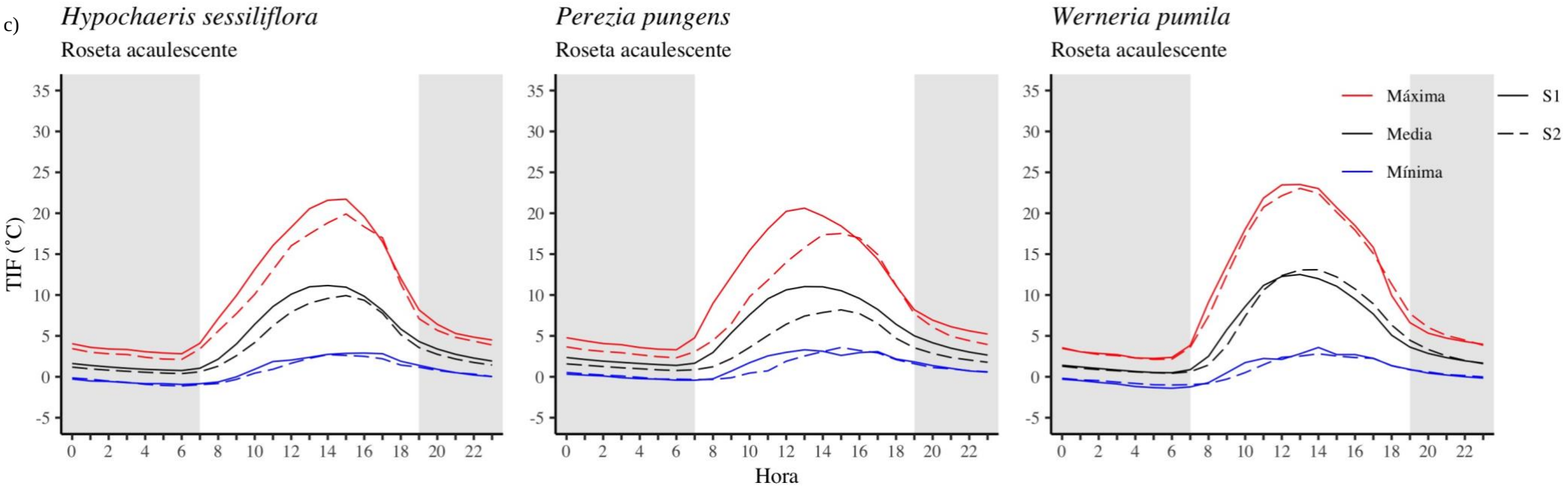



**Figura 6. Temperatura promedio, máxima y mínima de la Temperatura Interna Foliar (TIF) nueve especies de plantas vasculares del Antisana durante el día (Continuación).**

a)

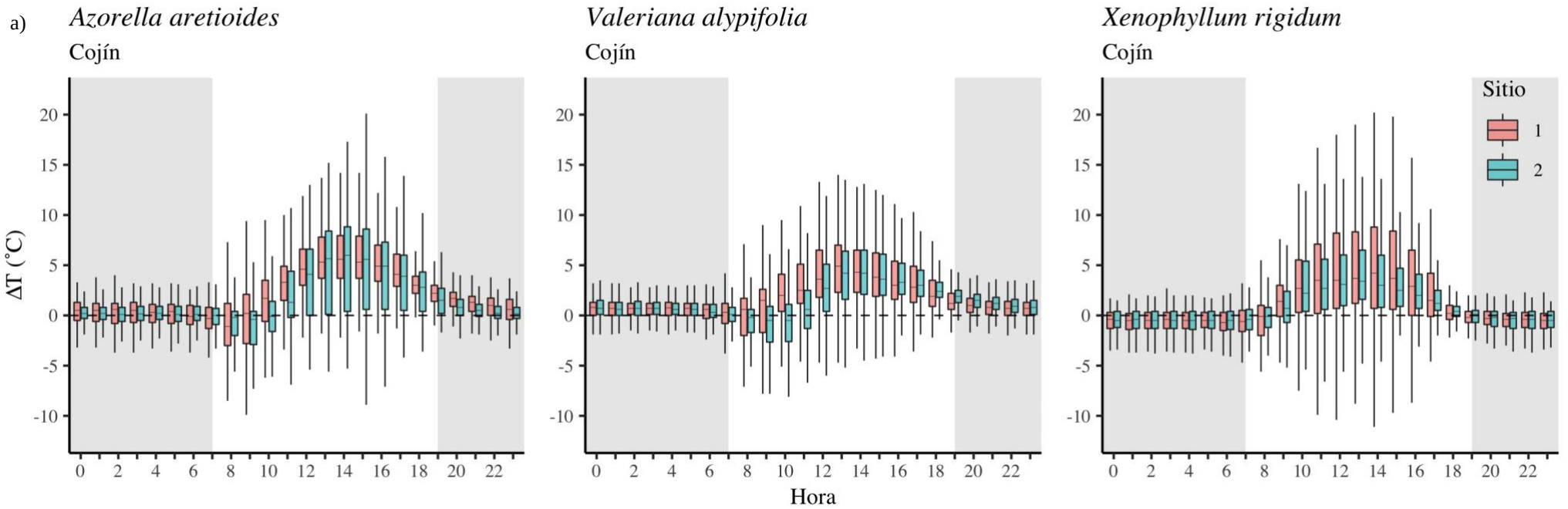



**Figura 7. Diagramas de caja y bigotes representando el desacoplamiento térmico (ΔT) de nueve especies de plantas vasculares del Antisana con respecto al aire durante un día.** Las cajas azules representan a las especies para el Sitio 1 y en rojo aquellas correspondientes al Sitio 2. Las cajas representan la mediana y los cuartiles al 25% y 75%. Los bigotes se extienden hasta 1,5 veces el rango intercuartil. Valores superiores a cero representan a mayor calentamiento por parte de las hojas de las plantas con respecto a la temperatura del aire y valores inferiores a cero al enfriamiento de las hojas de las plantas con respecto al aire. Valores iguales a cero representan igualdad térmica entre las hojas de las plantas y el aire. Las áreas con gris representan las horas nocturnas. Se separaron las especies según su forma de crecimiento: cojín, hierba erecta y roseta acaulescente.

b)

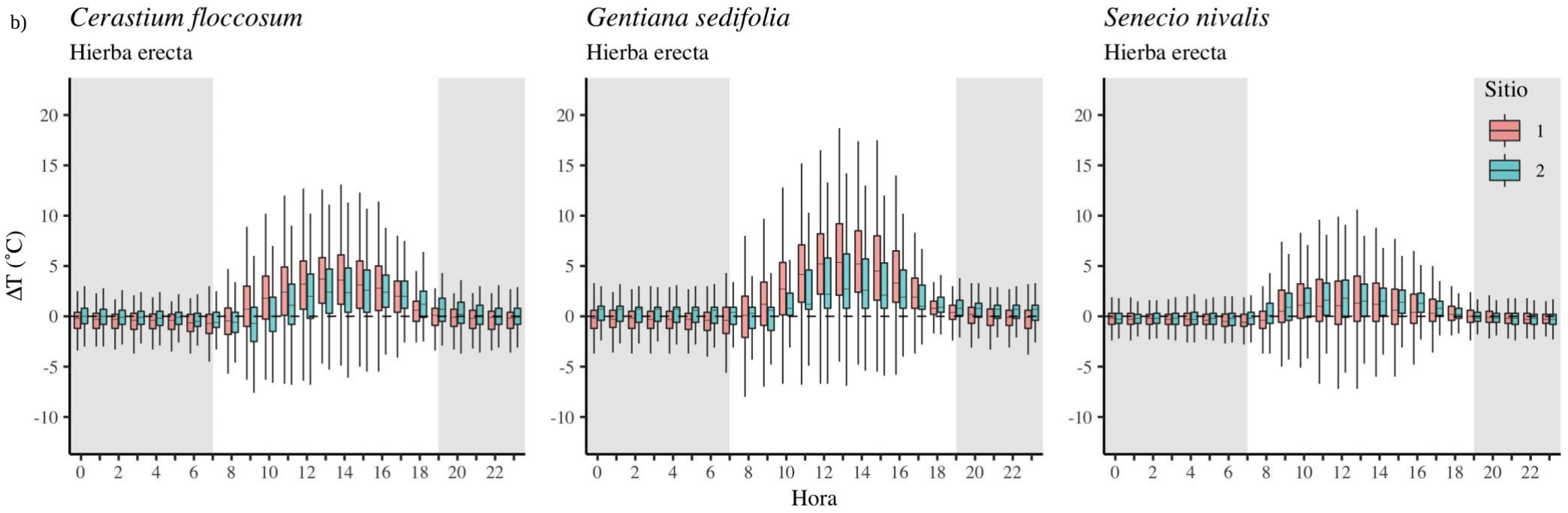



**Figura 7. Diagramas de caja y bigotes representando el desacoplamiento térmico (ΔT) de nueve especies de plantas vasculares del Antisana con respecto al aire durante un día (Continuación…).**

c)

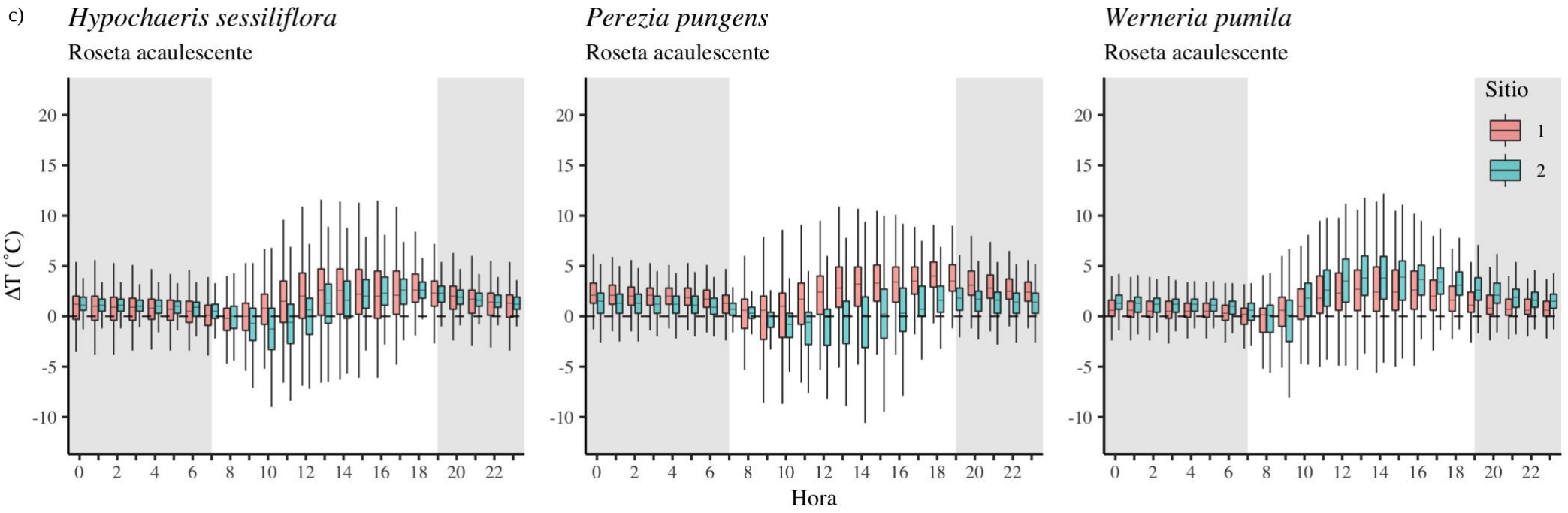



**Figura 7. Diagramas de caja y bigotes representando el desacoplamiento térmico (ΔT) de nueve especies de plantas vasculares del Antisana con respecto al aire durante un día (Continuación).**

# 11. TABLAS

**Tabla 1. Correlaciones de la temperatura microambiental, del suelo y del aire (a 15 y 100 cm), con las variables macroambientales.**

| Temperatura microambiental | Macroambiental | | | |
|---|---|---|---|---|
| | Temperatura aérea | Humedad relativa | Velocidad del viento | Radiación solar |
| Suelo | 0,41** | -0,21** | 0,12** | 0,18** |
| Aire a 15 cm | 0,83** | -0,56** | 0,43** | 0,71** |
| Aire a 100 cm | 0,79** | -0,61** | 0,42** | 0,70** |

Se puede observar los valores del $r_{s2}$. Los asteriscos demuestran la significancia de la pendiente, donde * representa valores inferiores a 0,05 y ** a valores inferiores a 0,001.

**Tabla 2. Resumen de la temperatura microambiental registrada del aire (a 15 y a 100 cm) y del suelo (–3 cm).** Las medidas fueron realizadas con intervalos de 15 min desde octubre 2017 hasta agosto 2018.

| Posición desde suelo (cm) | -3 (Suelo) | | 15 | | 100 | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Sitio | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
| $N_{Datos}$ | 165353 | 221060 | 181240 | 234463 | 29286 | 41018 |
| Promedio | 5,00 (±2,6) | 4,67 (±3,2) | 3,17 (±4,3) | 3,17 (±4,8) | 3,22 (±3,7) | 2,53 (±3,5) |
| Máxima absoluta | 24,69 | 20,68 | 37,26 | 38,18 | 34,93 | 31 |
| Mínima absoluta | -0,03 | -2 | -5,94 | -6,05 | -4,84 | -4,01 |
| Rango absoluto | 24,71 | 22,68 | 43,21 | 44,23 | 39,76 | 35,01 |
| Promedio: máximo diario | 9,93 (±3,8) | 10,11 (±4,2) | 15,70 (±5,5) | 15,94 (±5,8) | 12,45 (±5,3) | 11,18 (±4,8) |
| Promedio: mínimo diario | 2,04 (±0,9) | 1,53 (±1,1) | -1,70 (±1,4) | -1,78 (±1,2) | -0,80 (±1,2) | -1,24 (±1,0) |
| Rango promedio diario | 7,88 (±3,6) | 8,58 (±4,3) | 17,39 (±5,9) | 17,72 (±6,1) | 13,25 (±5,7) | 12,42 (±5,1) |

Entre paréntesis se encuentra la desviación estándar correspondiente a cada promedio.

**Tabla 3. GLMs de la temperatura microambiental del suelo.** Para cada variable de temperatura (media, máxima y mínima absolutas y rango) se realizó un modelo diferente según el sitio y el momento del día (de día o de noche).

| | Variable | Variables explicativas | AICc | ΔAICc | $R^2$ ajustado |
|---|---|---|---|---|---|
| Sitio 1 | | | | | |
| Día | $T_{media}$ | **Altitud** | 35.18 | 2,07 | 0,2414 |
| | $T_{máx}$ | **Pendiente** | 59,29 | 2,01 | 0,2841 |
| | $T_{mín}$ | Musgo | 3,11 | 6,83 | 0,4751 |
| | $T_{rango}$ | **Pendiente** | 55,68 | 3,25 | 0,3491 |
| Noche | $T_{media}$ | Roca | 20,47 | 2,17 | 0,2461 |
| | $T_{máx}$ | Musgo | 22,85 | 12,77 | 0,6872 |
| | $T_{mín}$ | Musgo | 9,39 | 0,76 | 0,2113 |
| | $T_{rango}$ | **Orientación N-S** x **Altitud** x Plantas vasculares x Musgo | 43,44 | 14,23 | 0,8646 |
| Sitio 2 | | | | | |
| Día | $T_{media}$ | Roca x Plantas vasculares | 33,71 | 2,05 | 0,3621 |
| | $T_{máx}$ | – | 74,06 | – | – |
| | $T_{mín}$ | **Altitud** x Musgo | 11,02 | 14 | 0,8107 |
| | $T_{rango}$ | Musgo | 75,75 | 3,03 | 0,2879 |
| Noche | $T_{media}$ | **Orientación N-S** x Plantas vasculares | 20,63 | 11,81 | 0,6671 |
| | $T_{máx}$ | **Pendiente** x Arena | 48,56 | 2,58 | 0,4600 |
| | $T_{mín}$ | Liquen | 22,56 | 4,17 | 0,3939 |
| | $T_{rango}$ | **Orientación E-O** | 71,54 | 0,85 | 0,1773 |

Se incluyó en las tablas los el AICc, el ΔAICc (AICc nulo − AICc) y $R^2$ ajustado para cada modelo. En negrillas están marcadas las variables explicativas del tipo microtopográficas.

**Tabla 4. GLMs de la temperatura microambiental del aire (a 15 cm).** Para cada variable de temperatura (media, máxima y mínima absolutas y rango) se realizó un modelo diferente según el sitio y el momento del día (de día o de noche).

| | Variable | Variables explicativas | AICc | ΔAICc | $R^2$ ajustado |
|---|---|---|---|---|---|
| Sitio 1 | | | | | |
| Día | $T_{media}$ | **Pendiente** x Roca | 26,72 | 3,6 | 0,4245 |
| | $T_{máx}$ | Plantas vasculares | 97,31 | 1,76 | 0,2252 |
| | $T_{mín}$ | Musgo | 30,49 | 1,57 | 0,3254 |
| | $T_{rango}$ | Plantas vasculares | 92,03 | 2,02 | 0,2600 |
| Noche | $T_{media}$ | – | 10,36 | – | – |
| | $T_{máx}$ | – | 46,51 | – | – |
| | $T_{mín}$ | *Protección* | 26,82 | 4,83 | 0,4241 |
| | $T_{rango}$ | *Protección* | 39,14 | 2,01 | 0,2381 |
| Sitio 2 | | | | | |
| Día | $T_{media}$ | *Protección* | 38,77 | 3,71 | 0,3196 |
| | $T_{máx}$ | Musgo x Liquen x Protección | 90,89 | 5,12 | 0,5843 |
| | $T_{mín}$ | Arena | 35,09 | 0,57 | 0,1613 |
| | $T_{rango}$ | Musgo x Liquen x Protección | 88,47 | 7,56 | 0,6467 |
| Noche | $T_{media}$ | *Protección* | 10,11 | 2,88 | 0,2812 |
| | $T_{máx}$ | *Protección* | 45,59 | 0,57 | 0,1616 |
| | $T_{mín}$ | Roca | 43,67 | 0,54 | 0,1598 |
| | $T_{rango}$ | **Orientación N-S** x Arena x Grava | 18,17 | 6,20 | 0,6559 |

Se incluyó en las tablas los el AICc, el ΔAICc (AICc nulo − AICc) y $R^2$ ajustado para cada modelo. En negrillas están marcadas las variables explicativas del tipo microtopográficas. En itálicas se marcaron a los factores (variables categóricas) de protección.

**Tabla 5. Resumen de la Temperatura Interna Foliar (TIF) (°C) y del aire imediato de cada especie de estudio.** Las medidas fueron realizadas con intervalos de 15 min desde octubre 2017 hasta agosto 2018.

| | | | | Valores absolutos | | | | Promedios diarios | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Forma de crecimiento | Especie | $N_{individuos}$ | Temperatura | Promedio | Máxima | Mínima | Rango | Máxima | Mínima | Rango |
| Cojín | *Azorella aretioides* | 16 | Hoja | 4,27 (±6,3) | 31,90 | -3,00 | 34,90 | 18,21 (±8,1) | -0,80 (±0,8) | 19,01 (±8,5) |
| | | | Aire | 2,66 (±4,4) | 46,80 | -5,40 | 52,20 | 14,04 (±8,5) | -1,50 (±1,2) | 15,54 (±9,0) |
| | *Valeriana alypifolia* | 16 | Hoja | 4,53 (±5,5) | 36,40 | -3,90 | 40,30 | 19,50 (±6,7) | -0,42 (±1,1) | 19,92 (±7,1) |
| | | | Aire | 3,01 (±4,0) | 29,30 | -6,40 | 35,70 | 14,28 (±5,6) | -1,40 (±1,2) | 15,68 (±6,0) |
| | *Xenophyllum rigidum* | 16 | Hoja | 4,17 (±6,8) | 35,70 | -7,00 | 42,70 | 21,13 (±7,6) | -2,24 (±1,4) | 23,37 (±8,2) |
| | | | Aire | 3,34 (±4,9) | 46,80 | -5,20 | 52,00 | 15,84 (±8,6) | -1,61 (±1,2) | 17,44 (±9,1) |
| Hierba erecta | *Cerastium floccosum* | 16 | Hoja | 3,78 (±6,0) | 36,30 | -7,20 | 43,50 | 18,88 (±7,9) | -1,56 (±1,5) | 20,44 (±8,4) |
| | | | Aire | 3,08 (±4,6) | 42,10 | -5,70 | 47,80 | 14,45 (±7,1) | -1,33 (±1,2) | 15,78 (±7,6) |
| | *Gentiana sedifolia* | 17 | Hoja | 3,63 (±6,5) | 38,90 | -6,10 | 45,00 | 20,18 (±9,9) | -1,44 (±1,4) | 21,62 (±10,7) |
| | | | Aire | 2,37 (±4,5) | 28,90 | -6,10 | 35,00 | 13,27 (±6,6) | -1,71 (±1,3) | 14,98 (±7,0) |
| | *Senecio nivalis* | 18 | Hoja | 2,96 (±5,4) | 35,90 | -5,90 | 41,80 | 16,64 (±7,4) | -1,89 (±1,2) | 18,53 (±7,8) |
| | | | Aire | 2,46 (±4,2) | 28,30 | -6,60 | 34,90 | 14,10 (±6,4) | -1,69 (±1,2) | 15,78 (±6,6) |
| Roseta acaulescente | *Hypochaeris sessiliflora* | 18 | Hoja | 3,99 (±4,7) | 29,60 | -3,20 | 32,80 | 15,35 (±7,9) | -0,12 (±1,0) | 15,47 (±8,4) |
| | | | Aire | 2,79 (±4,2) | 29,70 | -6,40 | 36,10 | 13,18 (±7,4) | -1,63 (±1,2) | 14,82 (±8,0) |
| | *Perezia pungens* | 16 | Hoja | 3,94 (±4,3) | 35,50 | -4,70 | 40,20 | 13,80 (±7,7) | 0,40 (±1,2) | 13,40 (±8,2) |
| | | | Aire | 2,70 (±4,6) | 42,10 | -6,40 | 48,50 | 12,82 (±7,2) | -1,34 (±1,2) | 14,16 (±7,6) |
| | *Werneria pumila* | 16 | Hoja | 4,63 (±5,6) | 38,50 | -7,20 | 45,70 | 17,12 (±7,0) | -0,23 (±1,4) | 17,35 (±7,9) |
| | | | Aire | 2,96 (±4,5) | 29,50 | -8,00 | 37,50 | 14,86 (±6,3) | -1,51 (±1,2) | 16,37 (±6,7) |

Entre paréntesis se encuentra la desviación estándar correspondiente a cada promedio. Las franjas en gris diferencian a la temperatura del aire inmediata a la hoja.

**Tabla 6. Valores de temperatura promedio, máxima, mínima y rango de la Temperatura Interna Foliar (TIF) de cada especie a lo largo del día.** Para cada promedio, se obtuvieron las temperaturas máximas y mínimas diarias y la hora en la que fueron registradas.

| | | | TIF Promedio | | | | TIF Máxima promedio* | | | | TIF Mínima promedio* | | | | Rango de TIF | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Forma de crecimiento | Especie | Sitio | Máximo diario | Hora | Mínimo diario | Hora | Máximo diario | Hora | Mínimo diario | Hora | Máximo diario | Hora | Mínimo diario | Hora | Máximo diario | Mínimo diario |
| Cojín | *Azorella aretioides* | 1 | 14,11 (±6,04) | 14:00 | 0,07 (±1.22) | 05:00 | 25,6 (±3,02) | 14:00 | 1,54 (±1,29) | 05:00 | 5,79 (±4,35) | 14:00 | -1,39 (±0,87) | 05:00 | 19,81 | 2,93 |
| | | 2 | 13,24 (±8,02) | 14:00 | -0,29 (±0.84) | 06:00 | 25,6 (±3,57) | 14:00 | 1,24 (±0,91) | 05:00 | 2,76 (±4,83) | 14:00 | -1,8 (±0,94) | 05:00 | 22,85 | 3,04 |
| | *Valeriana alypifolia* | 1 | 13,65 (±5,88) | 13:00 | 0,15 (±1,20) | 05:00 | 24,55 (±4,24) | 13:00 | 1,88 (±0,84) | 05:00 | 3,78 (±2,65) | 14:00 | -2,04 (±1,27) | 05:00 | 20,78 | 3,91 |
| | | 2 | 13,15 (±6,34) | 14:00 | 0,41 (±0,76) | 06:00 | 24,95 (±5,98) | 14:00 | 1,86 (±0,52) | 06:00 | 3,76 (±4,42) | 14:00 | -0,9 (±0,82) | 05:00 | 21,19 | 2,76 |
| | *Xenophyllum rigidum* | 1 | 13,61 (±6,62) | 14:00 | -0,88 (±1,39) | 05:00 | 27,69 (±6,02) | 14:00 | 1,03 (±0,89) | 05:00 | 4,61 (±3,99) | 14:00 | -3,85 (±1,57) | 05:00 | 23,08 | 4,88 |
| | | 2 | 13,00 (±6,45) | 13:00 | -1,07 (±1,47) | 05:00 | 27,86 (±5,36) | 14:00 | 1,06 (±0,79) | 05:00 | 2,21 (±2,63) | 12:00 | -4,15 (±1,94) | 05:00 | 25.65 | 5,21 |
| Hierba erecta | *Cerastium floccosum* | 1 | 12,53 (±7,07) | 14:00 | -0,61 (±1,52) | 05:00 | 27,79 (±6,34) | 14:00 | 1,29 (±0,95) | 05:00 | 2,53 (±2,17) | 14:00 | -3,4 (±1,80) | 05:00 | 25,26 | 4,69 |
| | | 2 | 11,45 (±6,15) | 14:00 | -0,56 (±1,25) | 05:00 | 24,43 (±5,24) | 14:00 | 1,26 (±0,74) | 05:00 | 0,88 (±1,13) | 12:00 | -3,19 (±1,57) | 05:00 | 23.55 | 4,45 |
| | *Gentiana sedifolia* | 1 | 13,55 (±7,73) | 12:00 | -0,64 (±1,40) | 05:00 | 31 (±3,12) | 13:00 | 1,33 (±0,62) | 05:00 | 3,41 (±2,87) | 16:00 | -3,43 (±1,19) | 06:00 | 27,59 | 4.75 |
| | | 2 | 11,11 (±8,23) | 13:00 | -0,39 (±1,13) | 05:00 | 27,27 (±3,76) | 13:00 | 1,23 (±0,77) | 05:00 | 1,98 (±3,35) | 13:00 | -2,4 (±1,10) | 05:00 | 25,29 | 3,63 |
| | *Senecio nivalis* | 1 | 10,51 (±6,52) | 13:00 | -0,79 (±1,24) | 05:00 | 25,92 (±5,18) | 13:00 | 1,19 (±0,85) | 05:00 | 1,63 (±2,21) | 16:00 | -3,28 (±1,06) | 03:00 | 24,29 | 4,47 |
| | | 2 | 8,89 (±5,66) | 12:00 | -0,85 (±1,07) | 05:00 | 22,06 (±4,19) | 14:00 | 0,78 (±0,48) | 05:00 | 1,64 (±2,50) | 14:00 | -3,08 (±1,44) | 05:00 | 20,41 | 3,86 |
| Roseta acaulescente | *Hypochaeris sessiliflora* | 1 | 11,16 (±5,86) | 14:00 | 0,76 (±1,19) | 06:00 | 21,72 (±5,40) | 15:00 | 2,81 (±0,63) | 06:00 | 2,9 (±2,51) | 16:00 | -0,93 (±1,21) | 06:00 | 18,82 | 3,74 |
| | | 2 | 9,93 (±6,55) | 15:00 | 0,39 (±0,92) | 06:00 | 19,91 (±5,42) | 15:00 | 2,12 (±0,47) | 06:00 | 2,71 (±3,27) | 14:00 | -1,12 (±1,09) | 06:00 | 17.2 | 3,24 |
| | *Perezia pungens* | 1 | 11,03 (±4,71) | 13:00 | 1,39 (±1,29) | 06:00 | 20,62 (±3,44) | 13:00 | 3,3 (±0,87) | 06:00 | 3,3 (±2,23) | 13:00 | -0,42 (±1,56) | 07:00 | 17,32 | 3,72 |
| | | 2 | 8,18 (±6,47) | 15:00 | 0,77 (±1,05) | 06:00 | 17,51 (±7,89) | 15:00 | 2,33 (±0,87) | 06:00 | 3,59 (±4,37) | 15:00 | -0,33 (±1,03) | 07:00 | 13,93 | 2,66 |
| | *Werneria pumila* | 1 | 12,51 (±6,35) | 13:00 | 0,50 (±1,83) | 06:00 | 23,51 (±6,31) | 13:00 | 2,25 (±1,40) | 05:00 | 3,59 (±2,59) | 14:00 | -1,4 (±2,55) | 06:00 | 19,93 | 3.65 |
| | | 2 | 13,13 (±5,41) | 14:00 | 0,43 (±1,00) | 06:00 | 23,04 (±4,37) | 13:00 | 2,13 (±0,97) | 05:00 | 2,81 (±2,63) | 14:00 | -1 (±0,81) | 06:00 | 20,23 | 3,13 |

(*) La TIF máximas se obtuvo del promedio de las temperaturas máximas absolutas registradas en cada hora para cada individuo de una especie. La TIF mínima se obtuvo de la misma forma, pero con la temperatura mínima absoluta registrada en cada hora. El rango de TIF es equivalente a la resta de TIF máxima promedio y la TIF mínima promedio.

**Tabla 7. GLMs del desacoplamiento térmico (ΔT) de las plantas.** Para cada variable de temperatura (media, máxima, mínima y rango absolutas) se realizó un modelo diferente según el sitio y el momento del día (de día o de noche).

| | Variable | Variables explicativas | AICc | ΔAICc | $R^2$ ajustado |
|---|---|---|---|---|---|
| Sitio 1 | | | | | |
| Día | $\Delta T_{media}$ | **Pendiente** x Roca | 258,59 | 23,16 | 0,2985 |
| | $\Delta T_{máx}$ | **Pendiente** x **Orientación N-S** x **Orientación E-O** x Forma de crecimiento | 446,52 | 8,74 | 0,1837 |
| | $\Delta T_{mín}$ | Liquen | 365,47 | 2,80 | 0,0528 |
| | $\Delta T_{rango}$ | **Pendiente** x **Orientación N-S** x **Orientación E-O** x Liquen x Forma de crecimiento x *Protección* | 450,29 | 7,07 | 0,1972 |
| Noche | $\Delta T_{media}$ | **Altitud** x Arena x Liquen x Forma de crecimiento | 204,06 | 49,81 | 0,5264 |
| | $\Delta T_{máx}$ | Plantas vasculares x Musgo x Forma de crecimiento | 315,01 | 41,14 | 0,4588 |
| | $\Delta T_{mín}$ | Arena x Plantas vasculares x Forma de crecimiento | 252,13 | 23,71 | 0,3208 |
| | $\Delta T_{rango}$ | **Orientación N-S** x **Orientación E-O** x Roca x Plantas vasculares x Forma de crecimiento | 323,29 | 15,96 | 0,2564 |
| Sitio 2 | | | | | |
| Día | $\Delta T_{media}$ | **Orientación N-S** x **Orientación E-O** x **Altitud** x Grava x Musgo x *Protección* | 261,14 | 25,51 | 0,3657 |
| | $\Delta T_{máx}$ | **Pendiente** x **Altitud** x Grava x Forma de crecimiento | 422,79 | 15,91 | 0,2590 |
| | $\Delta T_{mín}$ | **Orientación N-S** x Forma de crecimiento | 398,34 | 12,55 | 0,2012 |
| | $\Delta T_{rango}$ | **Orientación N-S** x Grava x *Protección* | 450,62 | 0,68 | 0,0572 |
| Noche | $\Delta T_{media}$ | **Orientación E-O** x Forma de crecimiento | 190,22 | 29,55 | 0,3611 |
| | $\Delta T_{máx}$ | Roca x Forma de crecimiento | 296,49 | 27,33 | 0,3417 |
| | $\Delta T_{mín}$ | Pendiente x **Orientación N-S** x **Orientación E-O** x Forma de crecimiento | 208,66 | 24,25 | 0,3419 |
| | $\Delta T_{rango}$ | **Orientación N-S** x Roca x Plantas vasculares x Forma de crecimiento | 296,84 | 11,01 | 0,2110 |

Se incluyó en las tablas los el AICc, el ΔAICc (AICc nulo − AICc) y $R^2$ ajustado para cada modelo. En negrillas están marcadas las variables explicativas del tipo microtopográficas. En itálicas se marcaron a los factores (variables categóricas) de protección.

# 12. ANEXOS

**Anexo 1. Imágenes de los sitios de estudio.** En la imagen de arriba se encuentra una fotografía de el Sitio 1 y en la de debajo del Sitio 2. Se puede observar las diferencias en cobertura y en el relieve del terreno entre cada sitio.

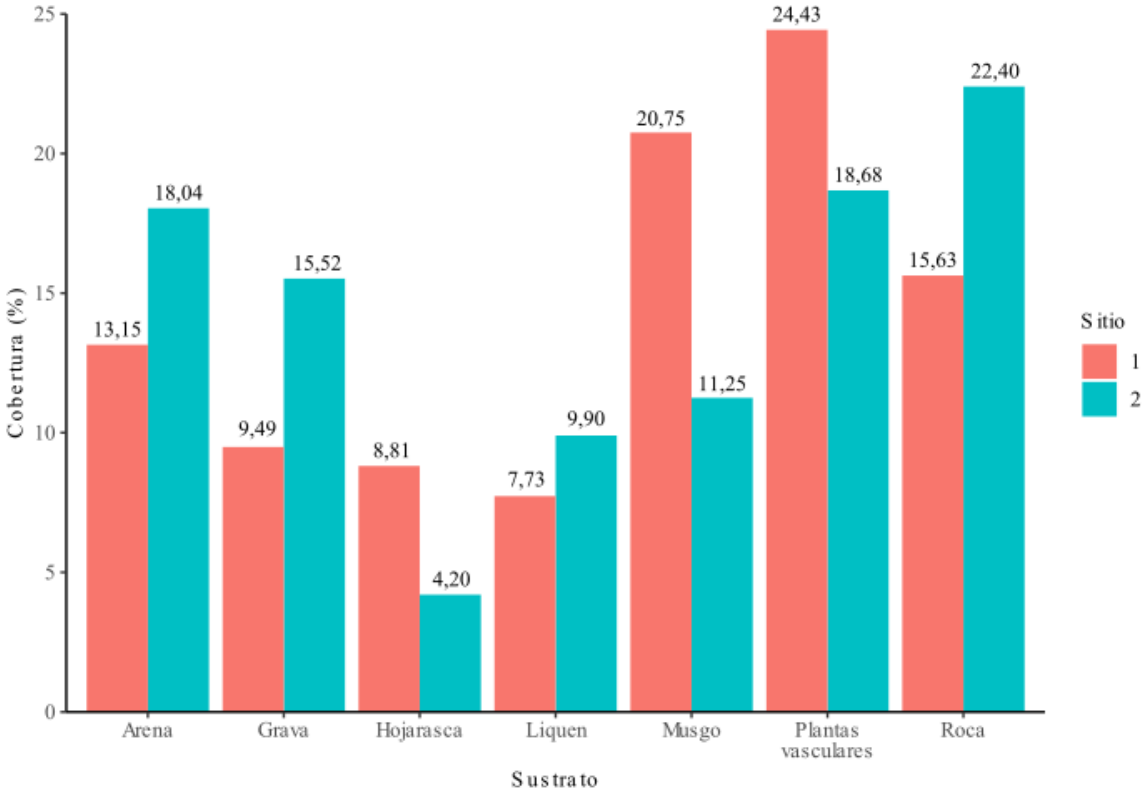
**a)**



**b)**



**Anexo 2. Porcentaje de cobertura por tipo de sustrato para cada sitio de estudio.**



**Anexo 3. Descripción de las nueve especies de estudio.**

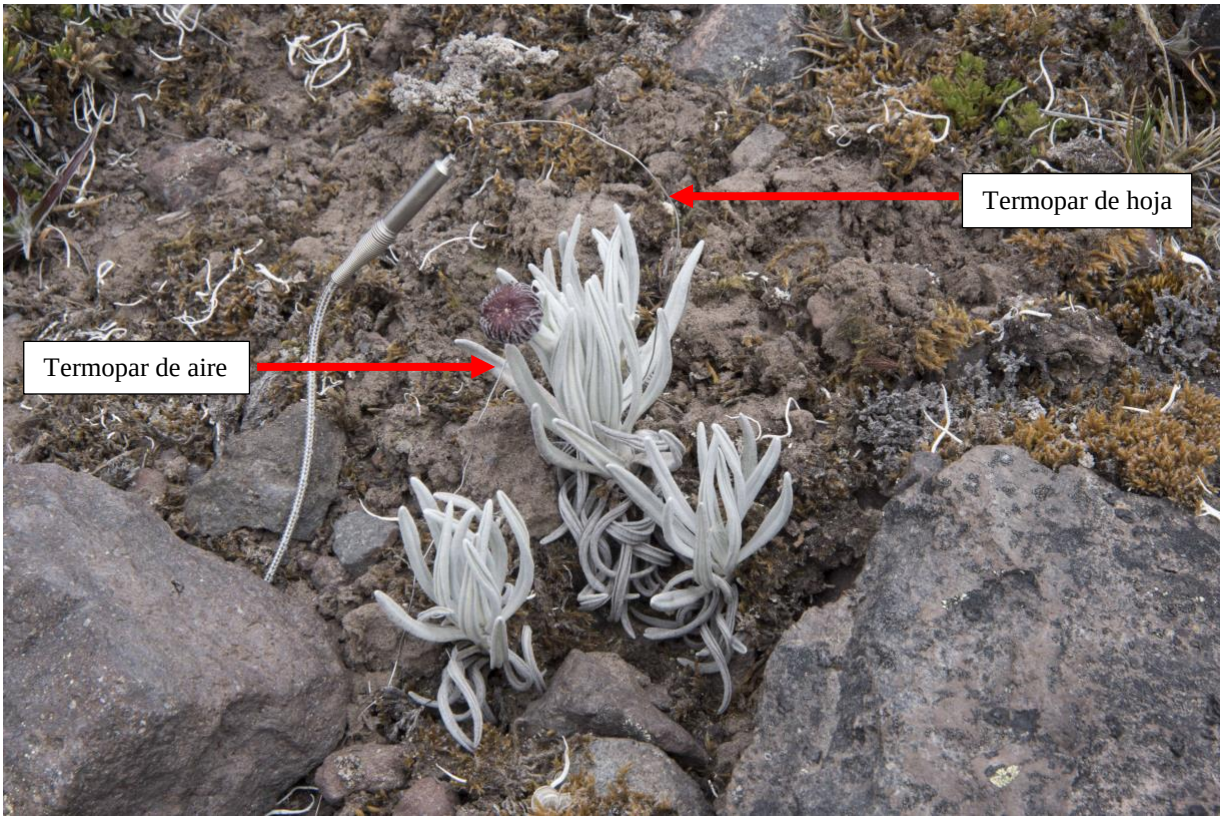
| Familia | Especie | Forma de crecimiento | Descripción | Origen geográfico del género (Sklenář, Dušková y Balslev, 2011) | Estado de la especie en Ecuador (León-Yánez et al., 2011; Tropicos.org, 2019) | Rango altitudinal (Tropicos.org, 2019) | Distribución de la especie (Ulloa Ulloa et al., 2017) | Otras referencias |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Apiaceae | *Azorella aretioides* | Cojín | Hojas distribuidas en pequeñas rosetas, coriáceas, lobadas y glabras. | Temperado Sur | Nativo | 3000 – >5000 | Ecuador y Colombia | (Calviño, Fernández y Martínez, 2016) |
| Caryophyllaceae | *Cerastium floccosum* | Hierba erecta | Hasta 15 cm del alto, hojas opuestas con pelos glandulares. | Temperado Norte | Nativo | 2500 – 4500 | Ecuador, Colombia y Perú | (Missouri Botanical Garden, 2019) |
| Gentianaceae | *Gentiana sedifolia* | Hierba erecta | Hasta 4 cm de alto, hojas opuestas, lanceoladas (hasta 0,7 cm) y estrechas. | Temperado | Nativo | 2500 – 4500 | México hasta Bolivia | (Missouri Botanical Garden, 2019) |
| Asteraceae | *Hypochaeris sessiliflora* | Roseta acaulescente | Hasta 5 cm de alto, hojas alargadas (hasta 2,5 cm) y estrechas. | Temperado Norte | Nativo | 2500 – >5000 | Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia | (Missouri Botanical Garden, 2019) |
| Asteraceae | *Perezia pungens* | Roseta acaulescente | Escapiforme. Hasta 25 cm de alto, hojas basales alargadas (hasta 15 cm), bordes espinosos. | Neotropical | Nativo | 2000 – 4500 | Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia, Cono Sur | (Missouri Botanical Garden, 2019) |
| Asteraceae | *Senecio nivalis* | Hierba erecta / Roseta basal | Escapiforme. Hasta 30 cm de alto, hojas lanceoladas-oblongas con pelos blancos comprimidos | Tropical | Nativo | 3500 – >5000 | Ecuador y Perú | (Salomón, Sklenář y Freire, 2018) |
| Caprifoliaceae | *Valeriana alypifolia* | Cojín | Hojas opuestas, poco densas. | Temperado | Endémica | 3000 – >5000 | Ecuador | (León-Yánez et al., 2011) |
| Asteraceae | *Werneria pumila* | Roseta acaulescente | Hasta 5 cm alto, hojas coriáceas, oblongas-lanceoladas (hasta 4 cm) y estrechas. | Neotropical | Endémica* | 2500 – >5000 | Colombia, Ecuador, Perú y Cono Sur* | (Beltrán, 2017; Missouri Botanical Garden, 2019) |
| Asteraceae | *Xenophyllum rigidum* | Cojín | Hojas en terete, levemente elípticas, carnosas, erectas y rígidas. | Neotropical | Endémica | 4000 – >5000 | Ecuador | (Funk, 1997; León-Yánez et al., 2011) |

(*) Existen discrepancias sobre su estado en Ecuador y su distribución.

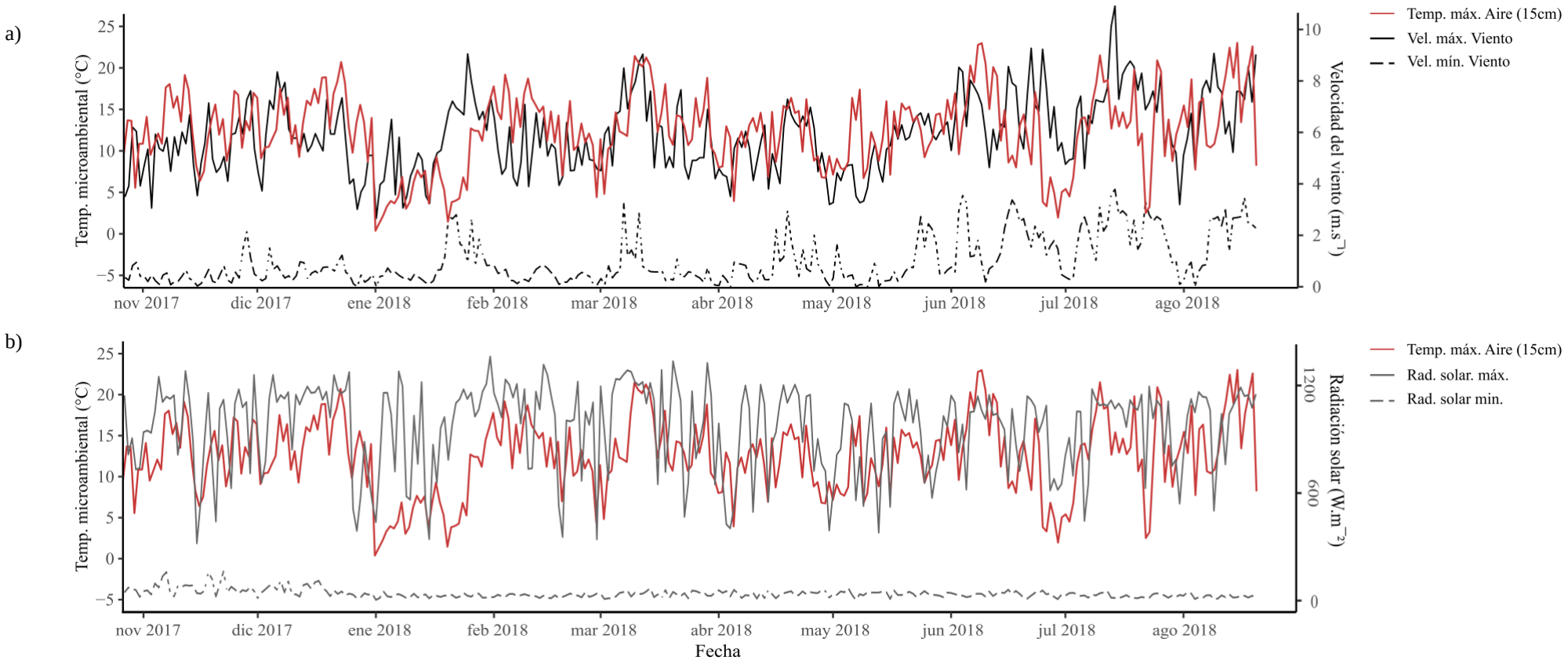
**Anexo 4. Foto de cuadrilla rodeando a *Senecio nivalis*.** En la foto se puede apreciar rocas dentro del cuadrante que fueron consideradas elementos protectores contra el viento y radiación solar.



**Anexo 5. Detalle de la ubicación de los termopares en *Senecio nivalis*.** El termopar de la hoja se encontraba insertado en la base de una hoja seleccionada al azar, mientras que el termopar del aire se encontraba cercano a esta hoja, sin estar en contacto con ella.



**Anexo 6. Comparación de temperatura del aire microambiental, velocidad del viento y radiación solar diarias durante el periodo de estudio.** Se comparó la tendencia anual del promedio diario de la temperatura máxima del aire microambiental a 15 cm del suelo (rojo), tomando en cuenta a todos los sensores funcionando ese día, con los valores diarios máximos y mínimos macroambientales (negro) de a) velocidad del viento y b) radiación solar. Fuente de los datos paralas mediciones macroambientales: Estación Climática Humboldt M5034, INAMHI.



**Anexo 7. GLMs de las variables de temperatura del suelo con los factores explicativos no estandarizados.** Para cada variable de temperatura (media, máxima, mínima y rango absolutas) se realizó un modelo diferente según el sitio y el momento del día (de día o de noche).

| | | Sitio 1 | | | | Sitio 2 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Variable | Variables explicativas | Día | | Noche | | Día | | Noche | |
| | | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE |
| $T_{media}$ | Pendiente | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación N-S | o | | o | | o | | -0,7346* | 0,3075* |
| | Orientación E-O | o | | o | | o | | o | |
| | Altitud | -0,0101* | 0,0043* | o | | o | | o | |
| | Roca (%) | o | | 0,0373* | 0,0158* | -0,0319* | 0,0113* | o | |
| | Arena (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Grava (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Plantas vasculares (%) | o | | o | | 0,0645* | 0,0239* | 0,0709** | 0,0133** |
| | Musgo (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Liquen (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Protección | o | | o | | o | | o | |
| | Intercepción | 51,155* | 19,4857* | 3,8522** | 0,2347** | 6,3063** | 0,3262** | 3,7010** | 0,1789** |
| | $N_{puntos}$ | 15 | | 15 | | 15 | | 15 | |
| | AICc | 35,18 | | 20,47 | | 33,71 | | 20,63 | |
| | AICc nulo | 37,25 | | 22,64 | | 35,76 | | 32,44 | |
| | ΔAICc | 2,07 | | 2,17 | | 2,05 | | 11,81 | |
| | $R^2$ ajustado | 0,2414 | | 0,2461 | | 0,3621 | | 0,6671 | |
| $T_{máx}$ | Pendiente | -0,3698* | 0,1541* | o | | o | | -0,1043 | 0,0495 |
| | Orientación N-S | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación E-O | o | | o | | o | | o | |
| | Altitud | o | | o | | o | | o | |
| | Roca (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Arena (%) | o | | o | | o | | -0,1516* | 0,0449* |
| | Grava (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Plantas vasculares (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Musgo (%) | o | | -0,0664** | 0,0127** | o | | o | |
| | Liquen (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Protección | o | | o | | o | | o | |
| | Intercepción | 23,3471** | 3,2352** | 12,7029** | 0,2582** | 18,6239** | 0,4256** | 19,5392** | 1,7809** |
| | $N_{puntos}$ | 13 | | 13 | | 13 | | 13 | |
| | AICc | 59,29 | | 22,85 | | - | | 48,56 | |
| | AICc nulo | 61,3 | | 35,62 | | 74,06 | | 51,14 | |
| | ΔAICc | 2,01 | | 12,77 | | - | | 2,58 | |
| | $R^2$ ajustado | 0,2841 | | 0,6872 | | | | 0,4600 | |

**Anexo 7. GLMs de las variables de temperatura del suelo con los factores explicativos no estandarizados (Continuación).**

| Variable | Variables explicativas | Sitio 1 | | | | Sitio 2 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Día | | Noche | | Día | | Noche | |
| | | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE |
| $T_{mín}$ | Pendiente | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación N-S | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación E-O | o | | o | | o | | o | |
| | Altitud | o | | o | | -0,0254* | 0,0071* | o | |
| | Roca (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Arena (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Grava (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Plantas vasculares (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Musgo (%) | -0,0170* | 0,0048* | -0,0127 | 0,0062 | 0,0660** | 0,0115** | o | |
| | Liquen (%) | o | | o | | o | | 0,0883* | 0,0298* |
| | Protección | o | | o | | o | | o | |
| | Intercepción | 0,8572** | 0,1018** | 0,8535** | 0,1369** | 120,478* | 33,6448* | 0,1468 | 0,1914 |
| | $N_{puntos}$ | 14 | | 13 | | 12 | | 13 | |
| | AICc | 3,11 | | 9,39 | | 11,02 | | 22,56 | |
| | AICc nulo | 9,94 | | 10,15 | | 25,02 | | 26,73 | |
| | ΔAICc | 6,83 | | 0,76 | | 14 | | 4,17 | |
| | $R^2$ ajustado | 0,4751 | | 0,2113 | | 0,8107 | | 0,3939 | |
| $T_{rango}$ | Pendiente | -0,3657* | 0,1341* | o | | o | | o | |
| | Orientación N-S | o | | -5,2352** | 0,7785** | o | | o | |
| | Orientación E-O | o | | o | | o | | -3,2860 | 1,6400 |
| | Altitud | o | | -0,0159* | 0,0047* | o | | o | |
| | Roca (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Arena (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Grava (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Plantas vasculares (%) | o | | 0,0788* | 0,0179* | o | | o | |
| | Musgo (%) | o | | -0,1292* | 0,0165* | -0,2837* | 0,1099* | o | |
| | Liquen (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Protección | o | | o | | o | | o | |
| | Intercepción | 22,7441** | 2,8163** | 86,3133** | 21,2891** | 18,8115** | 0,8403** | 10,3920** | 1,3880** |
| | $N_{puntos}$ | 13 | | 14 | | 15 | | 15 | |
| | AICc | 55,68 | | 43,44 | | 75,75 | | 71,54 | |
| | AICc nulo | 58,93 | | 57,67 | | 78,78 | | 72,39 | |
| | ΔAICc | 3,25 | | 14,23 | | 3,03 | | 0,85 | |
| | $R^2$ ajustado | 0,3491 | | 0,8646 | | 0,2879 | | 0,1773 | |

Los valores representan la pendiente ($\beta$) de la relación entre las variables de temperatura con las variables explicativas, con el error estándar correspondiente (SE, del inglés standard error). Los asteriscos demuestran la significancia de la pendiente (Pr (>|t|)); * valor significativo (p<0,05), ** valor altamente significativo (p<0,001). Las variables que no fueron seleccionadas en el mejor modelo se marcaron con o (omitido). Se incluyó en las tablas los valores de la intercepción, el número de datos utilizados ($N_{puntos}$), el AICc, el AICc del modelo nulo correspondiente (AICc nulo), ΔAICc (AICc nulo − AICc) y $R^2$ ajustado para cada modelo. Se marcó los factores explicativos (categóricos) con una franja gris.

**Anexo 8. GLMs de las variables de temperatura del suelo con los factores explicativos estandarizados.** Para cada variable de temperatura (media, máxima, mínima y rango absolutas) se realizó un modelo diferente según el sitio y el momento del día (de día o de noche).

| | | Sitio 1 | | | | Sitio 2 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Variable | Variables explicativas | Día | | Noche | | Día | | Noche | |
| | | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE |
| $T_{media}$ | Pendiente | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación N-S | o | | o | | o | | -0,2356* | 0,0986* |
| | Orientación E-O | o | | o | | o | | o | |
| | Altitud | -0,3990* | 0,1708* | o | | o | | o | |
| | Roca (%) | o | | 0,2470* | 0,1046* | -0,5016* | 0,1771* | o | |
| | Arena (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Grava (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Plantas vasculares (%) | o | | o | | 0,4777* | 0,1771* | 0,5254** | 0,0986** |
| | Musgo (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Liquen (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Protección | o | | o | | o | | o | |
| | Intercepción | 5,8040* | 0,1650* | 4,3521** | 0,1011** | 5,8459** | 0,1440** | 3,9599** | 0,0931** |
| | $N_{puntos}$ | 15 | | 15 | | 15 | | 15 | |
| | AICc | 35,18 | | 20,47 | | 33,71 | | 20,63 | |
| | AICc nulo | 37,25 | | 22,64 | | 35,76 | | 32,44 | |
| | ΔAICc | 2,07 | | 2,17 | | 2,05 | | 11,81 | |
| | $R^2$ ajustado | 0,2414 | | 0,2461 | | 0,3621 | | 0,6671 | |
| $T_{máx}$ | Pendiente | -1,2774* | 0,5322* | o | | o | | -0,7119 | 0,3377 |
| | Orientación N-S | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación E-O | o | | o | | o | | o | |
| | Altitud | o | | o | | o | | o | |
| | Roca (%) | o | | o | | o | | O | |
| | Arena (%) | o | | o | | o | | -1,1410* | 0,3377* |
| | Grava (%) | o | | o | | o | | O | |
| | Plantas vasculares (%) | o | | o | | o | | O | |
| | Musgo (%) | o | | -0,6854** | 0,1310** | o | | o | |
| | Liquen (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Protección | o | | o | | o | | o | |
| | Intercepción | 15,6795** | 0,5113** | 11,5235** | 0,1259** | 18,6239** | 0,4256** | 14,0578** | 0,3004** |
| | $N_{puntos}$ | 13 | | 13 | | 13 | | 13 | |
| | AICc | 59,29 | | 22,85 | | - | | 48,56 | |
| | AICc nulo | 61,3 | | 35,62 | | 74,06 | | 51,14 | |
| | ΔAICc | 2,01 | | 12,77 | | - | | 2,58 | |
| | $R^2$ ajustado | 0,2841 | | 0,6872 | | | | 0,4600 | |

**Anexo 8. GLMs de las variables de temperatura del suelo con los factores explicativos estandarizados (Continuación).**

| Variable | Variables explicativas | Sitio 1 | | | | Sitio 2 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Día | | Noche | | Día | | Noche | |
| | | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE |
| $T_{mín}$ | Pendiente | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación N-S | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación E-O | o | | o | | o | | o | |
| | Altitud | o | | o | | -0,2700* | 0,0755* | o | |
| | Roca (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Arena (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Grava (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Plantas vasculares (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Musgo (%) | -0,2144* | 0,0600* | -0,1604 | 0,0781 | 0,4349** | 0,0755** | o | |
| | Liquen (%) | o | | o | | o | | 0,3843* | 0,1296* |
| | Protección | o | | o | | o | | o | |
| | Intercepción | 0,5576** | 0,0578** | 0,6185** | 0,0750** | 0,4864** | 0,0721** | 0,5782** | 0,1245** |
| | $N_{puntos}$ | 14 | | 13 | | 12 | | 13 | |
| | AICc | 3,11 | | 9,39 | | 11,02 | | 22,56 | |
| | AICc nulo | 9,94 | | 10,15 | | 25,02 | | 26,73 | |
| | ΔAICc | 6,83 | | 0,76 | | 14 | | 4,17 | |
| | $R^2$ ajustado | 0,4751 | | 0,2113 | | 0,8107 | | 0,3939 | |
| $T_{rango}$ | Pendiente | -1,2634* | 0,4633* | o | | o | | o | |
| | Orientación N-S | O | | -1,3793** | 0,2051** | o | | o | |
| | Orientación E-O | o | | O | | o | | -1,1505 | 0,5740 |
| | Altitud | o | | -0,5860* | 0,1746* | o | | o | |
| | Roca (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Arena (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Grava (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Plantas vasculares (%) | o | | 0,9235* | 0,2110* | o | | o | |
| | Musgo (%) | o | | -1,6978** | 0,2171** | -1,7052* | 0,6607* | o | |
| | Liquen (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Protección | o | | o | | o | | o | |
| | Intercepción | 15,1607** | 0,4451** | 10,9661** | 0,1615** | 17,4007** | 0,6383** | 12,9431** | 0,5546** |
| | $N_{puntos}$ | 13 | | 14 | | 15 | | 15 | |
| | AICc | 55,69 | | 43,44 | | 75,75 | | 71,54 | |
| | AICc nulo | 58,93 | | 57,67 | | 78,78 | | 72,39 | |
| | ΔAICc | 3,24 | | 14,23 | | 3,03 | | 0,85 | |
| | $R^2$ ajustado | 0,3491 | | 0,8646 | | 0,2879 | | 0,1773 | |

Los valores representan la pendiente ($\beta$) de la relación entre las variables de temperatura con las variables explicativas, con el error estándar correspondiente (SE, del inglés standard error). Los asteriscos demuestran la significancia de la pendiente (Pr (>|t|)); * valor significativo (p<0,05), ** valor altamente significativo (p<0,001). Las variables que no fueron seleccionadas en el mejor modelo se marcaron con o (omitido). Se incluyó en las tablas los valores de la intercepción, el número de datos utilizados ($N_{puntos}$), el AICc, el AICc del modelo nulo correspondiente (AICc nulo), ΔAICc (AICc nulo − AICc) y $R^2$ ajustado para cada modelo. Se marcó los factores explicativos (categóricos) con una franja gris.

**Anexo 9. GLMs de las variables de temperatura del aire con los factores explicativos no estandarizados.** Para cada variable de temperatura (media, máxima, mínima y rango absolutos) se realizó un modelo diferente según el sitio y el momento del día (de día o de noche).

| | | Sitio 1 | | | | Sitio 2 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Variable | Variables explicativas | Día | | Noche | | Día | | Noche | |
| | | *β* | SE | *β* | SE | *β* | SE | *β* | SE |
| $T_{media}$ | Pendiente | -0,0496* | 0,0152* | o | | o | | o | |
| | Orientación N-S | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación E-O | o | | o | | o | | o | |
| | Altitud | o | | o | | o | | o | |
| | Roca (%) | 0,0380 | 0,0184 | o | | o | | o | |
| | Arena (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Grava (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Plantas vasculares (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Musgo (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Liquen (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Protección | o | | o | | 1,0452* | 0,3798* | 0,3719* | 0,1461* |
| | Intercepción | 6,7602** | 0,3730** | 0,3855** | 0,0773** | 5,7512** | 0,2942** | -0,0184 | 0,1132 |
| | $N_{puntos}$ | 15 | | 15 | | 15 | | 15 | |
| | AICc | 26,72 | | - | | 38,77 | | 10,11 | |
| | AICc nulo | 30,32 | | 10,36 | | 42,48 | | 12,99 | |
| | ΔAICc | 3,6 | | - | | 3,71 | | 2,88 | |
| | $R^2$ ajustado | 0,4245 | | | | 0,3196 | | 0,2812 | |
| $T_{máx}$ | Pendiente | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación N-S | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación E-O | o | | o | | o | | o | |
| | Altitud | o | | o | | o | | o | |
| | Roca (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Arena (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Grava (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Plantas vasculares (%) | 0,2281* | 0,1013* | o | | o | | o | |
| | Musgo (%) | o | | o | | 0,4738* | 0,1760* | o | |
| | Liquen (%) | o | | o | | -0,9953* | 0,2569* | o | |
| | Protección | o | | o | | 5,9618* | 2,0430* | 0,9167 | 0,4767 |
| | Intercepción | 19,0925** | 2,4481** | 4,8170** | 0,2580** | 25,0519** | 1,4868** | 4,6362** | 0,3692** |
| | $N_{puntos}$ | 15 | | 15 | | 15 | | 15 | |
| | AICc | 97,31 | | - | | 90,89 | | 45,59 | |
| | AICc nulo | 99,07 | | 46,51 | | 96,01 | | 46,16 | |
| | ΔAICc | 1,76 | | | | 5,12 | | 0,57 | |
| | $R^2$ ajustado | 0,2252 | | - | | 0,5843 | | 0,1616 | |

**Anexo 9. GLMs de las variables de temperatura del aire con los factores explicativos no estandarizados (Continuación).**

| Variable | Variables explicativas | Sitio 1 | | | | Sitio 2 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Día | | Noche | | Día | | Noche | |
| | | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE |
| $T_{mín}$ | Pendiente | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación N-S | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación E-O | o | | o | | o | | o | |
| | Altitud | o | | o | | o | | o | |
| | Roca (%) | o | | o | | o | | 0,0276 | 0,0144 |
| | Arena (%) | o | | o | | -0,0325* | 0,0169* | o | |
| | Grava (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Plantas vasculares (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Musgo (%) | -0,0419* | 0,0174* | o | | o | | o | |
| | Liquen (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Protección | o | | 0,9453* | 0,3014* | o | | o | |
| | Intercepción | -1,9991** | 0,4179** | -5,2171** | 0,1869** | -2,4267** | 0,3672** | -5,1726** | 0,4960** |
| | $N_{puntos}$ | 11 | | 13 | | 15 | | 15 | |
| | AICc | 30,49 | | 26,82 | | 35,09 | | 43,67 | |
| | AICc nulo | 32,06 | | 31,65 | | 35,66 | | 44,21 | |
| | ΔAICc | 1,57 | | 4,83 | | 0,57 | | 0,54 | |
| | $R^2$ ajustado | 0,3254 | | 0,4241 | | 0,1613 | | 0,1598 | |
| $T_{rango}$ | Pendiente | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación N-S | o | | o | | o | | -1,6633* | 0,3855* |
| | Orientación E-O | o | | o | | o | | o | |
| | Altitud | o | | o | | o | | o | |
| | Roca (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Arena (%) | o | | o | | o | | 0,0486* | 0,0109* |
| | Grava (%) | o | | o | | o | | -0,0263** | 0,0053** |
| | Plantas vasculares (%) | 0,2873* | 0,1218* | o | | o | | o | |
| | Musgo (%) | o | | o | | 0,4823* | 0,1623* | o | |
| | Liquen (%) | o | | o | | -1,0696** | 0,2369** | o | |
| | Protección | o | | -0,8914* | 0,3845* | 6,0355* | 1,8843* | o | |
| | Intercepción | 21,6320** | 2,6542** | 9,9511** | 0,2432** | 28,3720** | 1,3714** | 10,4332** | 0,2425** |
| | $N_{puntos}$ | 14 | | 15 | | 15 | | 15 | |
| | AICc | 92,03 | | 39,14 | | 88,47 | | 18,17 | |
| | AICc nulo | 94,05 | | 41,15 | | 96,03 | | 24,37 | |
| | ΔAICc | 2,02 | | 2,01 | | 7,56 | | 6,2 | |
| | $R^2$ ajustado | 0,2600 | | 0,2381 | | 0,6467 | | 0,6559 | |

Los valores representan la pendiente ($\beta$) de la relación entre las variables de temperatura con las variables explicativas, con el error estándar correspondiente (SE, del inglés standard error). Los asteriscos demuestran la significancia de la pendiente (Pr (>|t|)); * valor significativo (p<0,05), ** valor altamente significativo (p<0,001). Las variables que no fueron seleccionadas en el mejor modelo se marcaron con o (omitido). Se incluyó en las tablas los valores de la intercepción, el número de datos utilizados ($N_{puntos}$), el AICc, el AICc del modelo nulo correspondiente (AICc nulo), ΔAICc (AICc nulo − AICc) y $R^2$ ajustado para cada modelo. Se marcó los factores explicativos (categóricos) con una franja gris.

**Anexo 10. GLMs de las variables de temperatura del aire con los factores explicativos estandarizados.** Para cada variable de temperatura (media, máxima, mínima y rango absolutas) se realizó un modelo diferente según el sitio y el momento del día (de día o de noche).

| Variable | Variables explicativas | Sitio 1 | | | | Sitio 2 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Día | | Noche | | Día | | Noche | |
| | | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE |
| $T_{media}$ | Pendiente | -0,3976* | 0,1219* | o | | o | | o | |
| | Orientación N-S | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación E-O | o | | o | | o | | o | |
| | Altitud | o | | o | | o | | o | |
| | Roca (%) | 0,2519 | 0,1219 | o | | o | | o | |
| | Arena (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Grava (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Plantas vasculares (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Musgo (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Liquen (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Protección | o | | o | | 1,0452* | 0,3798* | 0,3719* | 0,1461* |
| | Intercepción | 6,2142** | 0,1141** | 0,3855** | 0,0773** | 5,7512** | 0,2942** | -0,0184 | 0,1132 |
| | $N_{puntos}$ | 15 | | 15 | | 15 | | 15 | |
| | AICc | 26,72 | | - | | 38,77 | | 10,11 | |
| | AICc nulo | 30,32 | | 10,36 | | 42,48 | | 12,99 | |
| | ΔAICc | 3,6 | | - | | 3,71 | | 2,88 | |
| | $R^2$ ajustado | 0,4245 | | | | 0,3196 | | 0,2812 | |
| $T_{máx}$ | Pendiente | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación N-S | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación E-O | o | | o | | o | | o | |
| | Altitud | o | | o | | o | | o | |
| | Roca (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Arena (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Grava (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Plantas vasculares (%) | 3,0520* | 1,3550* | o | | o | | o | |
| | Musgo (%) | o | | o | | 2,8480* | 1,0580* | o | |
| | Liquen (%) | o | | o | | -4,2440* | 1,0950* | o | |
| | Protección | o | | o | | 5,9618* | 2,0430* | 0,9167 | 0,4767 |
| | Intercepción | 23,7490** | 1,3100** | 4,8170** | 0,2580** | 22,7370** | 1,5010** | 4,6362** | 0,3692** |
| | $N_{puntos}$ | 15 | | 15 | | 15 | | 15 | |
| | AICc | 97,31 | | - | | 90,89 | | 45,59 | |
| | AICc nulo | 99,07 | | 46,51 | | 96,01 | | 46,16 | |
| | ΔAICc | 1,76 | | | | 5,12 | | 0,57 | |
| | $R^2$ ajustado | 0,2252 | | - | | 0,5843 | | 0,1616 | |

**Anexo 10. GLMs de las variables de temperatura del aire con los factores explicativos estandarizados (Continuación).**

| Variable | Variables explicativas | Sitio 1 | | | | Sitio 2 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Día | | Noche | | Día | | Noche | |
| | | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE |
| $T_{mín}$ | Pendiente | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación N-S | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación E-O | o | | o | | o | | o | |
| | Altitud | o | | o | | o | | o | |
| | Roca (%) | o | | o | | o | | 0,4339 | 0,2267 |
| | Arena (%) | o | | o | | -0,3274 | 0,1704 | o | |
| | Grava (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Plantas vasculares (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Musgo (%) | -0,5319* | 0,2204* | o | | o | | o | |
| | Liquen (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Protección | o | | 0,9453* | 0,3014* | o | | o | |
| | Intercepción | -2,8710** | 0,2101** | -5,2171** | 0,1869** | -3,2740** | 0,1646** | -4,3209** | 0,2191** |
| | $N_{puntos}$ | 11 | | 13 | | 15 | | 15 | |
| | AICc | 30,49 | | 26,82 | | 35,09 | | 43,67 | |
| | AICc nulo | 32,06 | | 31,65 | | 35,66 | | 44,21 | |
| | ΔAICc | 1,57 | | 4,83 | | 0,57 | | 0,54 | |
| | $R_{2\ ajustado}$ | 0,3254 | | 0,4241 | | 0,1613 | | 0,1598 | |
| $T_{rango}$ | Pendiente | o | | o | | o | | o | |
| | Orientación N-S | o | | o | | o | | -0,5066* | 0,1174* |
| | Orientación E-O | o | | o | | o | | o | |
| | Altitud | o | | o | | o | | o | |
| | Roca (%) | o | | o | | o | | o | |
| | Arena (%) | o | | o | | o | | 0,5049* | 0,1131* |
| | Grava (%) | o | | o | | o | | -0,6162** | 0,1240** |
| | Plantas vasculares (%) | 3,3900* | 1,4370* | o | | o | | o | |
| | Musgo (%) | o | | o | | 2,8992* | 0,9757* | o | |
| | Liquen (%) | o | | o | | -4,5613** | 1,0103** | o | |
| | Protección | o | | -0,8914* | 0,3845* | 6,0355* | 1,8843* | o | |
| | Intercepción | 26,9750** | 1,3840** | 9,9511** | 0,2432** | 25,7504** | 1,3844** | 9,7936** | 0,0784** |
| | $N_{puntos}$ | 14 | | 15 | | 15 | | 15 | |
| | AICc | 92,03 | | 39,14 | | 88,47 | | 18,17 | |
| | AICc nulo | 94,05 | | 41,15 | | 96,03 | | 24,37 | |
| | ΔAICc | 2,02 | | 2,01 | | 7,56 | | 6,2 | |
| | $R_{2\ ajustado}$ | 0,2600 | | 0,2381 | | 0,6467 | | 0,6559 | |

Los valores representan la pendiente ($\beta$) de la relación entre las variables de temperatura con las variables explicativas, con el error estándar correspondiente (SE, del inglés standard error). Los asteriscos demuestran la significancia de la pendiente (Pr (>|t|)); * valor significativo (p<0,05), ** valor altamente significativo (p<0,001). Las variables que no fueron seleccionadas en el mejor modelo se marcaron con o (omitido). Se incluyó en las tablas los valores de la intercepción, el número de datos utilizados ($N_{puntos}$), el AICc, el AICc del modelo nulo correspondiente (AICc nulo), ΔAICc (AICc nulo − AICc) y $R_{2\ ajustado}$ para cada modelo. Se marcó los factores explicativos (categóricos) con una franja gris.

**Anexo 11. GLMs de las variables de ΔT con los factores explicativos no estandarizados.** Para cada variable de desacoplamiento (media, máxima, mínima y rango absolutas) se realizó un modelo diferente según el sitio y el momento del día (de día o de noche).

| Variable | Variables explicativas | | Sitio 1 | | | | Sitio 2 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Día | | Noche | | Día | | Noche | |
| | | | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE |
| $\Delta T_{media}$ | Pendiente | | 0,0486 | 0,0298 | o | | o | | o | |
| | Orientación N-S | | o | | o | | 1,0930* | 0,4603* | o | |
| | Orientación E-O | | o | | o | | -1,1060 | 0,6974 | 0,6516 | 0,3763 |
| | Altitud | | o | | 0,0049* | 0,0016* | 0,0239* | 0,0072* | o | |
| | Roca (%) | | -0,0748** | 0,0132** | o | | o | | o | |
| | Arena (%) | | o | | -0,0196* | 0,0072* | o | | o | |
| | Grava (%) | | o | | o | | 0,0521** | 0,0114** | o | |
| | Plantas vasculares (%) | | o | | o | | o | | o | |
| | Musgo (%) | | o | | o | | 0,0707* | 0,0247* | o | |
| | Liquen (%) | | o | | -0,0261 | 0,0143 | o | | o | |
| | Forma de crecimiento | Hierba erecta | o | | -0,5875* | 0,2539* | o | | -0,4191 | 0,2368 |
| | | Roseta acaule | o | | 1,5736** | 0,2651** | o | | 1,0975** | 0,2415** |
| | Protección | | o | | o | | -0,8431 | 0,4346 | o | |
| | Intercepción | | 2,6748** | 0,6842** | 23,1234* | 7,4212* | -113,300* | 34,4700* | 0,8473* | 0,3365* |
| | | $N_{individuos}$ | 72 | | 75 | | 73 | | 74 | |
| | | AICc | 258,59 | | 204,06 | | 261,14 | | 190,22 | |
| | | AICc nulo | 281,75 | | 253,87 | | 286,65 | | 219,77 | |
| | | ΔAICc | 23,16 | | 49,81 | | 25,51 | | 29,55 | |
| | | $R_{2\ ajustado}$ | 0,2985 | | 0,5264 | | 0,3657 | | 0,3611 | |
| $\Delta T_{máx}$ | Pendiente | | 0,2154* | 0,1029* | o | | -0,1258 | 0,0742 | o | |
| | Orientación N-S | | 15,8804* | 7,3366* | o | | o | | o | |
| | Orientación E-O | | -20,8219* | 9,8259* | o | | o | | o | |
| | Altitud | | o | | o | | 0,0564* | 0,0193* | o | |
| | Roca (%) | | o | | o | | o | | -0,0419* | 0,0153* |
| | Arena (%) | | o | | o | | o | | o | |
| | Grava (%) | | o | | o | | 0,0899* | 0,0292* | o | |
| | Plantas vasculares (%) | | o | | 0,0585** | 0,0166** | o | | o | |
| | Musgo (%) | | o | | 0,0388* | 0,0168* | o | | o | |
| | Liquen (%) | | o | | o | | o | | o | |
| | Forma de crecimiento | Hierba erecta | 2,3749 | 1,3572 | -1,4941* | 0,5389* | -1,3972 | 1,1371 | -1,1982* | 0,4871* |
| | | Roseta acaule | -2,7848* | 1,3591* | 2,6719** | 0,5579** | -2,8843* | 1,1687* | 1,5105* | 0,4948* |
| | Protección | | o | | o | | o | | o | |
| | Intercepción | | -15,1332 | 12,4980 | 1,2946 | 0,7304 | -251,040* | 91,3290* | 4,7771** | 0,4486** |
| | | $N_{individuos}$ | 74 | | 75 | | 74 | | 74 | |
| | | AICc | 446,52 | | 315,01 | | 422,79 | | 296,49 | |
| | | AICc nulo | 455,26 | | 356,15 | | 438,7 | | 323,82 | |
| | | ΔAICc | 8,74 | | 41,14 | | 15,91 | | 27,33 | |
| | | $R_{2\ ajustado}$ | 0,1837 | | 0,4588 | | 0,2590 | | 0,3417 | |

**Anexo 11. GLMs de las variables de ΔT con los factores explicativos no estandarizados (Continuación).**

| Variable | Variables explicativas | | Sitio 1 | | | | Sitio 2 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Día | | Noche | | Día | | Noche | |
| | | | *β* | SE | *β* | SE | *β* | SE | *β* | SE |
| $\Delta T_{mín}$ | Pendiente | | o | | o | | o | | 0,0555* | 0,0177* |
| | Orientación N-S | | o | | o | | 1,7242 | 0,9987 | -0,7506* | 0,2912* |
| | Orientación E-O | | o | | o | | o | | 1,2178* | 0,4867* |
| | Altitud | | o | | o | | o | | o | |
| | Roca (%) | | o | | o | | o | | o | |
| | Arena (%) | | o | | -0,0379* | 0,0111* | o | | o | |
| | Grava (%) | | o | | o | | o | | o | |
| | Plantas vasculares (%) | | o | | -0,0216 | 0,0123 | o | | o | |
| | Musgo (%) | | o | | o | | o | | o | |
| | Liquen (%) | | 0,0949* | 0,0424* | o | | o | | o | |
| | Forma de crecimiento | Hierba erecta | o | | -0,1189 | 0,3654 | -0,9465 | 1,0654 | -0,3345 | 0,2705 |
| | | Roseta acaule | o | | 1,7024** | 0,3802** | -4,3810** | 1,0853** | 0,9174* | 0,2793* |
| | Protección | | o | | o | | o | | o | |
| | Intercepción | | -8,0520** | 0,5458** | -2,4441** | 0,4898** | -7,4312** | 0,8493** | -2,7598** | 0,6734** |
| | | $N_{individuos}$ | 73 | | 74 | | 72 | | 73 | |
| | | AICc | 365,47 | | 252,13 | | 398,34 | | 208,66 | |
| | | AICc nulo | 368,27 | | 275,84 | | 410,89 | | 232,91 | |
| | | ΔAICc | 2,8 | | 23,71 | | 12,55 | | 24,25 | |
| | | $R^2$ ajustado | 0,0528 | | 0,3208 | | 0,2012 | | 0,3419 | |
| $\Delta T_{rango}$ | Pendiente | | 0,3309* | 0,1086* | o | | o | | o | |
| | Orientación N-S | | 25,6749* | 7,6120* | 6,9006* | 2,8943* | -2,6254 | 1,4535 | 0,9905* | 0,4766* |
| | Orientación E-O | | -32,1832* | 9,7354* | -8,1956* | 3,9007* | o | | o | |
| | Altitud | | o | | o | | o | | o | |
| | Roca (%) | | o | | -0,0291 | 0,0193 | o | | -0,0346* | 0,0161* |
| | Arena (%) | | o | | o | | o | | o | |
| | Grava (%) | | o | | o | | 0,0596 | 0,0391 | o | |
| | Plantas vasculares (%) | | o | | 0,0563* | 0,0180* | o | | -0,0327 | 0,0213 |
| | Musgo (%) | | o | | o | | o | | o | |
| | Liquen (%) | | -0,1532 | 0,0773 | o | | o | | o | |
| | Forma de crecimiento | Hierba erecta | 1,8652 | 1,3753 | -0,8877 | 0,5719 | o | | -1,0968* | 0,4946* |
| | | Roseta acaule | -1,6884 | 1,3544 | 1,3153* | 0,5956* | o | | 0,5029 | 0,5064 |
| | Protección | | 3,2981* | 1,5535* | o | | -2,3667 | 1,5104 | o | |
| | Intercepción | | -26,4034 | 13,3069 | -5,0068 | 4,5897 | 23,5615 | 1,6613 | 7,6115** | 0,7041** |
| | | $N_{individuos}$ | 74 | | 75 | | 73 | | 73 | |
| | | AICc | 450,29 | | 323,29 | | 450,62 | | 296,84 | |
| | | AICc nulo | 457,36 | | 339,25 | | 451,3 | | 307,85 | |
| | | ΔAICc | 7,07 | | 15,96 | | 0,68 | | 11,01 | |
| | | $R^2$ ajustado | 0,1972 | | 0,2564 | | 0,0572 | | 0,2110 | |

Los valores representan la pendiente (*β*) de la relación entre las variables de temperatura con las variables explicativas, con el error estándar correspondiente (SE, del inglés standard error). Los asteriscos demuestran la significancia de la pendiente (Pr (>|t|)); * valor significativo (p<0,05), ** valor altamente significativo (p<0,001). Las variables que no fueron seleccionadas en el mejor modelo se marcaron con o (omitido). Se incluyó en las tablas los valores de la intercepción, el número de individuos utilizados ($N_{individuos}$), el AICc, el AICc del modelo nulo correspondiente (AICc nulo), ΔAICc (AICc nulo − AICc) y $R^2$ ajustado para cada modelo. Se marcó los factores explicativos (categóricos) con una franja gris.

**Anexo 12. GLMs de las variables de ΔT con los factores explicativos estandarizados.** Para cada variable de desacoplamiento (media, máxima, mínima y rango absolutas) se realizó un modelo diferente según el sitio y el momento del día (de día o de noche).

| | | | Sitio 1 | | | | Sitio 2 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Variable | Variables explicativas | | Día | | Noche | | Día | | Noche | |
| | | | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE | $\beta$ | SE |
| $\Delta T_{media}$ | Pendiente | | 0,2801 | 0,1718 | o | | o | | o | |
| | Orientación N-S | | o | | o | | 0,4773* | 0,2010* | o | |
| | Orientación E-O | | o | | o | | -0,2903 | 0,1830 | 0,1702 | 0,0983 |
| | Altitud | | o | | -0,344* | 0,1125* | 0,5931* | 0,1795* | o | |
| | Roca (%) | | -0,9741** | 0,1718* | o | | o | | o | |
| | Arena (%) | | o | | -0,2997* | 0,1106* | o | | o | |
| | Grava (%) | | o | | o | | 0,8506** | 0,1858** | o | |
| | Plantas vasculares (%) | | o | | o | | o | | o | |
| | Musgo (%) | | o | | o | | 0,5422* | 0,1898* | o | |
| | Liquen (%) | | o | | -0,2072 | 0,1136 | o | | o | |
| | Forma de crecimiento | Hierba erecta | o | | -0,5875* | 0,2539* | o | | -0,4191 | 0,2368 |
| | | Roseta acaule | o | | 1,5736** | 0,2651** | o | | 1,0975** | 0,2415** |
| | Protección | | o | | o | | -0,8431 | 0,4346 | o | |
| | Intercepción | | 2,6783** | 0,1653** | 0,1692* | 0,1841* | 2,4970** | 0,3686** | 0,3455* | 0,1706* |
| | | $N_{individuos}$ | 72 | | 75 | | 73 | | 74 | |
| | | AICc | 258,59 | | 204,06 | | 261,14 | | 190,22 | |
| | | AICc nulo | 281,75 | | 253,87 | | 286,65 | | 219,77 | |
| | | ΔAICc | 23,16 | | 49,81 | | 25,51 | | 29,55 | |
| | | $R^2$ ajustado | 0,2985 | | 0,5264 | | 0,3657 | | 0,3611 | |
| $\Delta T_{máx}$ | Pendiente | | 1,2280* | 0,5869* | o | | -0,8030 | 0,4734 | o | |
| | Orientación N-S | | 3,1829* | 1,4705* | o | | o | | o | |
| | Orientación E-O | | -3,0278* | 1,4288* | o | | o | | o | |
| | Altitud | | o | | o | | 1,3938* | 0,4765* | o | |
| | Roca (%) | | o | | o | | o | | -0,5516* | 0,2015* |
| | Arena (%) | | o | | o | | o | | o | |
| | Grava (%) | | o | | o | | 1,4576* | 0,4726* | o | |
| | Plantas vasculares (%) | | o | | 0,8124** | 0,2307** | o | | o | |
| | Musgo (%) | | o | | 0,5068* | 0,2192* | o | | o | |
| | Liquen (%) | | o | | o | | o | | o | |
| | Forma de crecimiento | Hierba erecta | 2,3749 | 1,3572 | -1,4941* | 0,5389* | -1,3972 | 1,1371 | -1,1982* | 0,4871* |
| | | Roseta acaule | -2,7848* | 1,3591* | 2,6719** | 0,5579** | -2,8843* | 1,1687* | 1,5105* | 0,4948* |
| | Protección | | o | | o | | o | | o | |
| | Intercepción | | 15,1398** | 0,9644** | 3,5864** | 0,3904** | 14,1358** | 0,8203** | 3,9568** | 0,3503** |
| | | $N_{individuos}$ | 74 | | 75 | | 74 | | 74 | |
| | | AICc | 446,52 | | 315,01 | | 422,79 | | 296,49 | |
| | | AICc nulo | 455,26 | | 356,15 | | 438,7 | | 323,82 | |
| | | ΔAICc | 8,74 | | 41,14 | | 15,91 | | 27,33 | |
| | | $R^2$ ajustado | 0,1837 | | 0,4588 | | 0,2590 | | 0,3417 | |

**Anexo 12. GLMs de las variables de ΔT con los factores explicativos estandarizados (Continuación).**

| Variable | Variables explicativas | | Sitio 1 | | | | Sitio 2 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Día | | Noche | | Día | | Noche | |
| | | | *β* | SE | *β* | SE | *β* | SE | *β* | SE |
| $\Delta T_{mín}$ | Pendiente | | o | | o | | o | | 0,3558* | 0,1136* |
| | Orientación N-S | | o | | o | | 0,7540 | 0,4367 | -0,3296* | 0,1279* |
| | Orientación E-O | | o | | o | | o | | 0,3196* | 0,1277* |
| | Altitud | | o | | o | | o | | o | |
| | Roca (%) | | o | | o | | o | | o | |
| | Arena (%) | | o | | -0,5825* | 0,1705* | o | | o | |
| | Grava (%) | | o | | o | | o | | o | |
| | Plantas vasculares (%) | | o | | -0,3018 | 0,1711 | o | | o | |
| | Musgo (%) | | o | | o | | o | | o | |
| | Liquen (%) | | 0,7577* | 0,3384* | o | | o | | o | |
| | Forma de crecimiento | Hierba erecta | o | | -0,1189 | 0,3654 | -0,9465 | 1,0654 | -0,3345 | 0,2705 |
| | | Roseta acaule | o | | 1,7024** | 0,3802** | -4,3810** | 1,0853** | 0,9174* | 0,2793* |
| | Protección | | o | | o | | o | | o | |
| | Intercepción | | -7,0890** | 0,3360** | -3,450** | 0,2633** | -6,8076** | 0,7839** | -2,5576** | 0,1948** |
| | | $N_{individuos}$ | 73 | | 74 | | 72 | | 73 | |
| | | AICc | 365,47 | | 252,13 | | 398,34 | | 208,66 | |
| | | AICc nulo | 368,27 | | 275,84 | | 410,89 | | 232,91 | |
| | | ΔAICc | 2,8 | | 23,71 | | 12,55 | | 24,25 | |
| | | $R^2$ ajustado | 0,0528 | | 0,3208 | | 0,2012 | | 0,3419 | |
| $\Delta T_{rango}$ | Pendiente | | 1,8812* | 0,6173* | o | | o | | o | |
| | Orientación N-S | | 5,2319* | 1,5511* | 1,3980* | 0,5864* | -1,1466 | 0,6348 | 0,4350* | 0,2093* |
| | Orientación E-O | | -4,9215* | 1,4887* | -1,2450* | 0,5926* | o | | o | |
| | Altitud | | o | | o | | o | | o | |
| | Roca (%) | | o | | -0,0291 | 0,0193 | o | | -0,4512* | 0,2103* |
| | Arena (%) | | o | | o | | o | | o | |
| | Grava (%) | | o | | o | | 0,9730 | 0,6387 | o | |
| | Plantas vasculares (%) | | o | | 0,7818* | 0,2500* | o | | -0,3151 | 0,2053 |
| | Musgo (%) | | o | | o | | o | | o | |
| | Liquen (%) | | -1,2164 | 0,6135 | o | | o | | o | |
| | Forma de crecimiento | Hierba erecta | 1,8652 | 1,3753 | -0,8877 | 0,5719 | o | | -1,0968* | 0,4946* |
| | | Roseta acaule | -1,6884 | 1,3544 | 1,3153* | 0,5956* | o | | 0,5029 | 0,5064 |
| | Protección | | 3,2981* | 1,5535* | o | | -2,3667 | 1,5104 | o | |
| | Intercepción | | 19,4079** | 1,6046** | 6,8146** | 0,4138** | 23,3511** | 1,3012** | 6,6185** | 0,3550** |
| | | $N_{individuos}$ | 74 | | 75 | | 73 | | 73 | |
| | | AICc | 450,29 | | 323,29 | | 450,62 | | 296,84 | |
| | | AICc nulo | 457,36 | | 339,25 | | 451,3 | | 307,85 | |
| | | ΔAICc | 7,07 | | 15,96 | | 0,68 | | 11,01 | |
| | | $R^2$ ajustado | 0,1972 | | 0,2564 | | 0,0572 | | 0,2110 | |

Los valores representan la pendiente (*β*) de la relación entre las variables de temperatura con las variables explicativas, con el error estándar correspondiente (SE, del inglés standard error). Los asteriscos demuestran la significancia de la pendiente (Pr (>|t|)); * valor significativo (p<0,05), ** valor altamente significativo (p<0,001). Las variables que no fueron seleccionadas en el mejor modelo se marcaron con o (omitido). Se incluyó en las tablas los valores de la intercepción, el número de individuos utilizados ($N_{individuos}$), el AICc, el AICc del modelo nulo correspondiente (AICc nulo), ΔAICc (AICc nulo − AICc) y $R^2$ ajustado para cada modelo. Se marcó los factores explicativos (categóricos) con una franja gris.