

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Recambio foliar en seis especies de plantas en dos localidades de los
páramos ecuatorianos**

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

CAMILO SEBASTIÁN RESTREPO VILLARROEL

Quito, 2020

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas del Sr. Camilo Sebastián Restrepo Villarroel ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, podría ser presentada para la calificación correspondiente.

Katya Romoleroux,

Katya Romoleroux, Ph.D.
Directora de la Disertación
Quito, 23 de octubre de 2020

“Y procurad que lo mejor de vosotros, sea para vuestro amigo. Si debe conocer vuestra bajamar, dejadlo conocer también vuestra pleamar. Porque ¿qué amigo es aquél que tuvierais que buscar para matar las horas? Buscadlo con horas para vivir. Porque es misión suya llenar vuestras necesidades, pero no vuestra vaciedad.

Y, que en la dulzura de la amistad, haya lugar para la risa, y, para los placeres compartidos. Porque en el rocío de las pequeñas cosas, el corazón encuentra su mañana, y, toma su frescura”.

Khalid Griban

DEDICATORIA

Detrás de cada logro existe el esfuerzo de muchos y no solo de uno. Dedico este trabajo a cada persona que ha sido y es parte de mí y lo que soy, pero en especial:

A mis padres,

Mis mentores y soporte en este largo camino. Además, por su amor infinito y paciencia.

A mis hermanas y hermano,

Quienes con cada ocurrencia alumbran mi camino y llenan mi ser.

A mis abuelos,

Quienes han sido mis segundos padres, y un gran apoyo y fuerza en mi vida.

Y por último, dedico al amor, la vida y la naturaleza,

Como los motores, motivos y maestros en mi vida.

AGRADECIMIENTOS

A las instituciones por las cuales pude realizar este estudio. En primer lugar, a mi *alma mater* la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, por todo lo aprendido dentro y fuera de sus aulas. A la Universidad Charles de Praga, por el financiamiento y equipo aportado al estudio. Al Ministerio del Ambiente y Agua (MAAE) y Empresa Pública Metropolitana de Agua Potable y Saneamiento de Quito (EPMAPS) por facilitar la entrada a las reservas y sus predios.

Al Dr. Petr Sklenář y su equipo, no solo por haberme incluido en su proyecto, sino por las enseñanzas impartidas, por la amistad generada y su incondicional ayuda en la realización y supervisión del estudio.

A la Dra. Katya Romoleroux, por las enseñanzas, paciencia, exigencia, incondicionalidad y afecto mostrado dentro y fuera del laboratorio. A David Espinel, Esteban Bastidas, Edison Javier Rea y Oswaldo Tejada, pues además de su amistad incondicional, por su valiosa ayuda y esfuerzo en este estudio. Al laboratorio de Botánica Sistemática, por la familia que formamos.

A mis amigos y amigas: Antonella B., Carla R., Érica C., Andrés G., Andrés S, Bryan M., Christopher G., John T., Daniel U., Duncan C., Francisco R., Josue F., Ignacio P., Richard B., Ricardo G. y Steven M, por haber sido un gran soporte a lo largo de mi vida.

A Isabela Vargas, por ser mi compañera incondicional, mi soporte, no solo en el proyecto sino en cada aspecto de mi vida.

A mi familia, que es mi esencia y fortaleza. A mi padre Camilo Restrepo y mi madre Susana Villarroel, por ser mi inspiración y mentores, a mis hermanas y hermano, por siempre creer en mi y siempre alegrarme, hasta en los días más grises.

TABLA DE CONTENIDOS

1.	RESUMEN _____	1
2.	ABSTRACT _____	2
3.	INTRODUCCIÓN _____	3
3.1.	LOS PÁRAMOS Y SU IMPORTANCIA _____	3
3.2.	FENOLOGÍA _____	4
3.3.	ANTECEDENTES _____	6
3.4.	JUSTIFICACIÓN _____	7
3.5.	HIPÓTESIS _____	9
3.6.	OBJETIVOS _____	10
3.6.1.	<i>GENERAL</i> _____	10
3.6.2.	<i>ESPECÍFICOS</i> _____	10
4.	MATERIALES Y MÉTODOS _____	11
4.1.	ÁREA DE ESTUDIO _____	11
4.1.1.	<i>PÁRAMO DEL ANTISANA (RESERVA ECOLÓGICA ANTISANA)</i> _____	12
4.1.2.	<i>PÁRAMO DE GUAMANÍ (RESERVA ECOLÓGICA CAYAMBE-COCA)</i> _____	13
4.2.	DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES _____	13
4.3.	POBLACIÓN _____	18
4.4.	UNIDAD EXPERIMENTAL _____	18
4.5.	FACTORES DE ESTUDIO _____	18
4.6.	MÉTODOS ESPECÍFICOS DEL MANEJO DEL EXPERIMENTO _____	19
4.6.1.	<i>FASE DE CAMPO Y TOMA DE DATOS</i> _____	19
4.6.2.	<i>ANÁLISIS ESTADÍSTICOS DE DATOS</i> _____	20
4.7.	DATOS CLIMATOLÓGICOS _____	22

5. RESULTADOS	25
5.1. TASAS DE PRODUCCIÓN, MORTALIDAD Y RECAMBIO FOLIAR MENSUAL, TEST DE FRIEDMAN Y POSTANÁLISIS	25
5.2. CORRELACIÓN DE TASAS Y DATOS CLIMÁTICOS (TEMPERATURA Y PLUVIOSIDAD)	31
6. DISCUSIÓN	38
6.1. TASAS DE PRODUCCIÓN, MORTALIDAD Y RECAMBIO FOLIAR	38
6.2. CORRELACIONES AMBIENTALES DE LAS TASAS DE PRODUCCIÓN, MORTALIDAD Y RECAMBIO CON LA TEMPERATURA Y LA PLUVIOSIDAD	40
7. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	45
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	46
9. ANEXOS	52

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de la localización de las especies en Antisana y en la Virgen _____	11
Figura 2. Especies monitoreadas en las localidades de la Virgen y Antisana. _____	17
Figura 3. Temperatura mensual promedio (en °c) en las localidades de la Virgen (azul) y el Antisana (rojo). _____	22
Figura 4. Pluviosidad mensual (en mm) en las localidades de la Virgen (azul) y el Antisana (rojo). _____	24
Figura 5. Gráfico de cajas de tasas de producción (verde), mortalidad (rojo) y recambio (azul) de las especies en el páramo de la Virgen. _____	26
Figura 6. Gráfico de cajas de tasas de producción (verde), mortalidad (rojo) y recambio (azul) de las especies en el páramo de Antisana. _____	30
Figura 7. Matriz de correlaciones de las tasas de producción, mortalidad y recambio de las especies en el páramo de Antisana con temperatura (t) y pluviosidad (p). _____	32
Figura 8. Matriz de correlaciones de las tasas de producción, mortalidad y recambio de las especies en el páramo de la Virgen con temperatura (t) y pluviosidad (p). _____	34
Figura 9. Comparación de las tasas de producción, mortalidad y recambio con la temperatura de las especies estudiadas en la reserva ecológica Antisana. _____	36
Figura 10. Comparación de las tasas de producción, mortalidad y recambio con la temperatura de las especies estudiadas en la Virgen. _____	37

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Lista de especies estudiadas con localidad, coordenadas geográficas, vegetación asociada y ecosistema.....	52
Anexo 2. Valores de p de la prueba de Friedman, obtenidos al comparar las tasas de producción, mortalidad y recambio foliar de dos poblaciones de <i>Valeriana microphylla</i> y <i>Cerastium floccosum</i> en las localidades de Antisana y la Virgen	53
Anexo 3. Tasas de producción, mortalidad y recambio foliar mensual de cada especie en Antisana y la Virgen.	54
Anexo 4. Valores P de la diferencia temporal de las tasas de producción, mortalidad y recambio foliar de las especies en páramo del Antisana	56
Anexo 5. Valores P de la diferencia temporal de las tasas de producción, mortalidad y recambio foliar de las especies en el páramo de la Virgen.....	56
Anexo 6. Valores de Rho y Valor P de las de las tasas de producción, mortalidad y recambio foliar de las especies en relación a la temperatura y la pluviosidad en el páramo del Antisana.	57
Anexo 7. Valores de Rho y Valor P de las tasas de producción, mortalidad y recambio foliar de las especies en relación a la temperatura y la pluviosidad en el páramo de la Virgen.	58
Anexo 8. Valores máximos, mínimos, promedio anual de la temperatura (T°) y precipitación (P) en las localidades de La Virgen y Antisana	59

1. RESUMEN

Los páramos son ecosistemas de alta diversidad vegetal y muy poco entendidos, no solo en el Ecuador sino a nivel global. Existen grandes vacíos de información acerca de la ecología de las especies vegetales del páramo. Este estudio ha servido como línea base en una de las ramas poco conocidas de la ecología del páramo, como lo es la fenología vegetativa (hojas) y cómo está correlacionada con factores ambientales, tales como la temperatura y la pluviosidad. Por lo cual, este estudio aportaría al entendimiento de la relación existente entre las especies estudiadas y el páramo con esos dos factores abióticos, pues el recambio foliar está ligado a la fijación y manejo del carbono por la planta. Este estudio se realizó en dos localidades del Ecuador, el páramo de la Virgen y el páramo del Antisana, en las cuales se escogió seis especies, dos de ellas fueron únicas para cada lugar y dos especies compartidas en ambos sitios. En las dos localidades se estudió las especies *Valeriana microphylla* y *Cerastium floccosum*, mientras que las especies únicas en cada sitio fueron: *Valeriana adscendens* y *Gentianella rapunculoides* en la Virgen y *Valeriana rigida* y *Gentianella foliosa* en Antisana. Se obtuvo datos de: tasa mensual de producción, mortalidad y recambio foliar de cada una de las poblaciones; y se comparó entre meses con un test de Friedman. De igual forma, se comparó las especies compartidas. Adicionalmente, se utilizó el test de Spearman para la correlación ambiental. No se observó un patrón general en las distintas tasas, pues se detectó que cada una de las especies tenía picos de mortalidad, producción y recambio en meses distintos. Esto dependía de varios factores como la calidad del suelo, la disponibilidad de agua y luz, entre otros. La correlación observada dependió de cada una de las especies estudiadas, pues en cada una de las tasas hubo especies con correlaciones positivas y negativas con la temperatura y pluviosidad. El valor p en relación a las correlaciones en su mayoría no fue significativo, lo que sugiere que las correlaciones obtenidas se deben más al azar que a las variables estudiadas, las cuales en su mayoría pueden correlacionarse o afectar a las distintas tasas de manera indirecta o secundaria.

2. ABSTRACT

The páramos are ecosystems of high plant diversity and very little understood, not only in Ecuador but globally. There are great information gaps about the ecology of the páramo plant species. This study has served as a baseline in one of the little-known branches of páramo ecology, such as vegetative phenology (leaves) and how it is correlated with environmental factors, such as temperature and rainfall. Therefore, this study would help a little to understand the relationship between the studied species and the páramo with these two abiotic factors, since leaf replacement is linked to the fixation and management of carbon by the plant. This study was carried out in two localities of Ecuador, the Páramo de la Virgen and the Páramo del Antisana, in which six species were chosen, two of them were unique for each place and two shared species in both sites. In the two locations, the *Valeriana microphylla* and *Cerastium floccosum* species were studied, while the unique species in each site were: *Valeriana adscendens* and *Gentianella rapunculoides* in La Virgen and *Valeriana rigida* and *Gentianella foliosa* in Antisana. Data were obtained on: monthly rate of production, mortality and leaf turnover from each of the populations; and it was compared between months with a Friedman test. Similarly, shared species were compared. In addition, the Spearman test was used for environmental correlation. A general pattern is not made in the different rates, since it was detected that each of the species had peaks of mortality, production and turnover in different months. This depends on several factors such as the quality of the soil, the availability of water and electricity, among others. The observed correlation depended on each of the species studied, since in each of the species rates with positive and negative correlations with temperature and rainfall. The p-value in relation to the correlations was mostly not significant, which suggests that the correlations obtained are due more to chance than to the variables studied, which for the most part can be correlated or affect the different rates indirectly or on secondary way.

3. INTRODUCCIÓN

3.1. LOS PÁRAMOS Y SU IMPORTANCIA

Hace alrededor de 40 m.a. comenzó el levantamiento de los Andes, siendo el último evento de emergencia hace aproximadamente 5 m.a. Al levantarse los Andes crearon un ecosistema nuevo: el páramo (Hofstede *et al.*, 2014). Este ecosistema está ubicado desde la latitud 11°N hasta 6° S, desde Costa Rica hasta el norte de Perú. En Ecuador abarca el 5% del territorio nacional (1.337.119 has) y alberga alrededor de 1.300 especies de plantas vasculares (Mena y Hofstede, 2006; Hofstede *et al.*, 2014). Según León-Yáñez (2011) en los páramos existe un alto porcentaje de endemismo en plantas (80%), uno de los sitios de más alta biodiversidad (a nivel de ecosistema de sistema montañoso) a nivel mundial (Versteegh y Favre, 2019); este alto nivel de diversidad y endemismo puede ser explicado por el aislamiento, la radiación adaptativa y flujo génico de las especies (Perrigo, Hoor y Antonelli, 2019; Muellner-Riehl *et al.*, 2019) generado por la geología, la diversidad paisajística, climática, microclimática y altitudinal existente en los Andes (León-Yáñez, 2011). Además, de la especiación y adaptación generada por varios eventos de glaciación (las cuales han servido como barreras geográficas (Flantua, O’Dea, Onstein, Giraldo y Hooghiemstra, 2019)) ocurridos dentro de los últimos 2 millones de años (Kerr, 2004). Se presume que la vegetación del páramo se origina aproximadamente hace 3,5 millones de años (Pleistoceno), cuando vegetación de zonas tropicales bajas y templadas migraron a este ecosistema al encontrar nichos disponibles (Kerr, 2004).

El páramo, pese a que solo abarca un porcentaje pequeño del territorio nacional, posee una amplia importancia biológica debido a que alberga un alto nivel de endemismo y especies que poseen adaptaciones propias para poder sobrevivir el clima diario, el cual es muy cambiante, como lo define Hedberg (1964): “Es verano de día e invierno de noche”. Además, este ecosistema es una importante barrera y puente biogeográfico para la dispersión y diversificación de especies, y como un potencial refugio de biodiversidad (Perrigon *et al.*, 2019). Por otro lado, para el ser humano la importancia radica en los recursos hídricos que provee para el consumo humano y animal o para la generación de energía (hidroeléctricas), además de contar con tierra fértil para la agricultura (Mena, Medina y Hofstede, 2001). Sin

embargo, este es un ecosistema frágil y de recuperación lenta a las perturbaciones tanto ambientales como antropogénicas, y debido al bajo territorio que ocupan varias de sus especies, estas podrían verse muy amenazadas, ya que cualquier cambio puede generar un gran impacto sobre ellas (Balslev y Luteyn, 1991). En esta situación, es importante generar información acerca de la biología y ecología reproductiva o vegetativa de las especies que crecen en estos ecosistemas, ya que su entendimiento ayudaría a disminuir o frenar, de cierta forma, los efectos adversos provocados; este puede ser el caso de la fenología y sus procesos, ya que su conocimiento en los páramos es escaso, no solo en Ecuador sino en toda su extensión.

3.2. FENOLOGÍA

La fenología comprende el estudio de procesos biológicos ligados con factores abióticos que rigen sus comportamientos y ciclos vitales. En las zonas templadas las fenofases (sucesión temporal en la que un evento biológico se da, en relación al efecto del ambiente) dependen mucho de la estación climática, mientras que en los trópicos son regidas por la pluviosidad, disponibilidad de agua, la disponibilidad de nutrientes en el ambiente y radiación solar, a más de la fisiología de la especie (Vilchez, Chazdon y Redondo, 2004; Williams-Linera y Meave, 2002; Wu *et al.*, 2016). La comprensión de procesos fenológicos está mejor entendida en zonas que están regidas por la estacionalidad que en aquellas donde no hay una estación bien definida (Morellato, Camargo y Gressler, 2013). En los últimos años la información fenológica en los trópicos ha aumentado, aunque de forma desigual entre los distintos tipos de vegetación debido a que el bosque tropical es el ecosistema mayormente estudiado. Los métodos de estudios fenológicos también han evolucionado en conjunto con la tecnología, por lo que la toma de datos e información se ha incrementado. Actualmente existen métodos que involucran seguimientos fenológicos a través de satélites, cámaras digitales o instrumentos digitales colocados dentro del individuo, como los termo acoples (Morellato *et al.*, 2013; Pérez *et al.*, 2016).

Los procesos fenológicos vegetales más estudiados o con mayor relevancia científica son: la longevidad de la flor y hojas, la época de floración y fructificación de la planta, la senescencia de las estructuras vegetativas y reproductivas, entre otros fenómenos, en los cuales se pueden incluir el avance o retroceso de la vegetación en respuesta al cambio

climático y la época de crecimiento, tanto vegetativo como reproductivo (Martínez, 2017; Ochoa, Pérez y de Jeong, 2007). La información fenológica, tal como: la época de floración, el crecimiento y la respuesta al cambio climático, en muchas especies vegetales de páramo y otros ecosistemas es desconocida, y su estudio contribuye al entendimiento del funcionamiento y equilibrio del ecosistema y su biodiversidad, pues como mencionan Cuesta y colaboradores (2015), la biodiversidad de las zonas andinas puede verse alterada por procesos de extinción local, desplazamiento altitudinal o al alterarse los procesos locales ecosistémicos como cambios en los patrones fenológicos (floración, senescencia y producción foliar). Por lo que el entender estos procesos ayudarían a evaluar y mitigar estas alteraciones.

La importancia del estudio fenológico de las estructuras vegetativas (hojas) es alta, tal como el conocer aspectos sobre la ecología y respuestas morfológicas y fisiológicas de las plantas a cambios en el ambiente o el entendimiento del ciclo del carbono en el ecosistema (Denny *et al.*, 2014). Además, nos ayudan a entender cómo las plantas compensan y conservan los nutrientes absorbidos del ambiente y la capacidad fotosintética del individuo (Reich y Walters, 1992; Denny *et al.*, 2014). Las hojas son los órganos vegetativos con mayor interacción con la atmósfera, siendo las responsables del intercambio gaseoso, balance de carbono, oxígeno y agua, circulación de nutrientes (Dale y Milthorpe, 1981; Kikosawa y Lechowicz, 2014) y la producción primaria neta del ecosistema y transformación de energía (Mehltreter y Sherpe, 2013). Además, las hojas en el páramo cumplen una función muy especial, ya que algunas especies utilizan las hojas muertas como protección para evitar el congelamiento (Sklenář, Kucerová, Macek y Mackova, 2010). Adicionalmente, el estudio en hojas ayuda al mejor entendimiento de los procesos fotosintéticos y de la conservación de elementos esenciales.

3.3. ANTECEDENTES

La fenología puede estudiarse desde distintos ámbitos y con variados objetivos. Como ejemplos de fenología reproductiva Körner y Basler (2010) realizaron un estudio en las latitudes templadas donde el proceso de floración en primavera se desplaza 2,5 días cada década debido al calentamiento global. Otro estudio es el de Zhang *et al.* (2003), en el cual realizan un monitoreo fenológico con sensores remotos en Nueva Inglaterra (USA), donde se utilizaron cuatro variables fenológicas: renverdecimiento (la fecha del inicio de la actividad fotosintética), madurez (cuando el área foliar es máxima), senescencia (decrecimiento de la actividad fotosintética) y dormancia (cuando está en latencia los brotes foliares). Ellos observan que la época de renverdecimiento es a finales de marzo y a inicios de abril, sin embargo, señalan que existe una diferencia en el día del enverdecimiento de 1,7 días entre la latitud más al sur con la latitud más al norte de esta área de estudio. Además, mencionan que la hoja se tarda aproximadamente 35 días en llegar a la madurez; la senescencia empieza a finales de agosto y la dormancia a finales de octubre, y nuevamente encuentran esta diferencia mínima entre latitudes.

Existen también estudios realizados en fenología vegetativa relacionados con el recambio foliar y tiempo de vida de las hojas, Kikuwaza (1996) señala que las plantas que habitan en sitios con mayor cantidad de sombra poseen una mayor duración en la vida media de la hoja. Además, menciona que la luz y los nutrientes promueven una mayor tasa fotosintética, la cual a su vez al incrementarse provoca un rápido recambio foliar, aumentando la ganancia de carbono para la planta. Por lo que suelos pobres en nutrientes tienen que prolongar su vida para economizarlos y así ser más eficiente la distribución y conservación de nutrientes. Suarez (2010) realiza un estudio acerca de cómo la deficiencia de nutrientes como el calcio puede afectar en el tiempo de vida de la hoja y la tasa fotosintética de la especie *Ipomoea pes-caprae* (L.) R. Br., como resultado se obtuvo que en plantas con deficiencia de calcio se produjo una reducción en la vida útil de la planta y en la tasa de producción de hojas, pero también encuentra que a pesar de la reducción del tiempo de vida útil de la planta, el número total de hojas aumenta compensándose así el corto tiempo de vida con un mayor número de hojas, por lo que la tasa fotosintética no tiene diferencias significativas.

En el Ecuador existen algunos datos en cuanto a fenología reproductiva y foliar. Por ejemplo, Aguirre (2015) realiza un estudio en el Jardín Botánico El Padmi, Zamora Chinchipe, en dos tipos de vegetación: bosque siempreverde de tierras bajas y bosque siempreverde piemontano. En este estudio, utilizó 29 especies nativas, y se trabajó con dos variables dependientes: floración y fructificación, y dos variables independientes la temperatura y la precipitación, tomando datos cada 15 días durante un año. Como resultado se concluye que estos dos factores independientes alteran a la fenología, pero también se indica que existen factores genéticos y fisiológicos involucrados en las fenofases. Este estudio revela, además, que existen diferencias entre individuos de la misma especie, debido a que existieron irregularidades en los periodos fenológicos. Por otro lado, Diemer (1998) estudió la longevidad de las hojas y su dinámica en tres páramos ecuatorianos (Guamaní, Guagua Pichincha y Cayambe). Este estudio señala que la longevidad aumenta conforme aumenta la altitud, pero indica que el cambio no es significativo. De igual forma, observa una correlación positiva y significativa entre la duración del desarrollo de la hoja y la vida media de la hoja. Además, encuentra que en promedio se generan 1,6 hojas dentro de un período de 30 días en la especie *Luzula gigantea* Desv.. En el género *Polylepis*, Duchicela (2011) estudia el crecimiento radial, el recambio foliar y la descomposición en tres especies del género y encuentra que las especies *Polylepis pauta* Hieron. y *P. incana* Kunth poseen un recambio foliar más frecuente en relación a *P. reticulata* Hieron.; esto debido a que poseen un mayor índice de descomposición de hojas, lo cual genera una mayor cantidad de nutrientes en el suelo, los mismos que serán reabsorbidos por los árboles. Además, en el estudio se muestra que existe un pico de pérdida y ganancia (recambio) de hojas en el mes de noviembre del 2008 para *P. incana* y *P. pauta* mientras que para *P. reticulata* es en el mes de enero.

3.4. JUSTIFICACIÓN

El presente estudio se lo realizó con el objetivo de trazar una línea base y de generar nueva información en cuanto al entendimiento de la fenología foliar de seis especies de plantas de páramo en dos localidades de los Andes ecuatorianos: el páramo de Guamaní en el Parque Nacional Cayambe-Coca y el páramo occidental del Antisana en la Reserva Ecológica Antisana, pues como menciona Fernandez y Körner (2013) y Lan, Liu y Kai (2016) el estudio de recambio foliar debe ser el primer paso en cualquier estudio de dinámica

de productividad primaria, o interacción con herbívoros, además de ser el elemento central en el entendimiento de las estrategias por parte de la planta en cuanto la conservación de nutrientes y ganancia de carbono. Esta información obtenida en el estudio podrá servir para estudios futuros en relación a cambio climático, el cual afecta a las especies tanto temporal (tiempo de enverdecimiento, vida y floración) como espacialmente (avance o retroceso vegetal, en relación al límite de bosque actual) (Herzog, Martínez, Jørgensen y Tiessen, 2011). Además, puede ayudar a la conservación y manejo de estas especies y de los páramos donde crecen, ya que al conocer el recambio foliar de las especies, se puede inferir qué época o factor favorece o perjudica a la producción y mortalidad de hojas, la cual está altamente ligada a la ganancia y fijación de carbono, la tasa fotosintética de la planta, y sirve como un indicador de la productividad primaria neta del ecosistema (Kikosawa y Lechowicz, 2014; Chunchu y Chunchu, 2019).

Las especies estudiadas son: *Valeriana microphylla* Kunth, *Valeriana adscendens* Turcz., *Cerastium floccosum* Benth., *Gentianella rapunculoides* (Willd. ex Shcutl.) J.S. Pringle, *Gentianella foliosa* (Kunth) Fabris y *Valeriana rigida* (Ruiz & Pav.) Pers. Se escogieron estas seis especies debido a que son nativas y comunes en las localidades del páramo de Guamaní y del Antisana. Además, todas estas especies, pertenecen a familias (Valerianaceae, Gentianaceae y Caryophyllaceae) que poseen un amplio rango de distribución, con su origen y mayor diversificación en zonas templadas (Greenberg y Donoghue, 2011; Struwe, 2014; Judd, Campbell, Kellog, Stevens y Donoghue, 2016), por lo cual, los datos fenológicos que se generen de las especies de este estudio podrían ser comparados con especies de las mismas familias en latitudes templadas, con el objetivo de observar cómo la fenología cambia en especies semejantes dependiendo de la latitud, y cómo las especies tropicales han evolucionado y se han adaptado con presiones ambientales distintas a las de su origen ancestral, y se pretende llenar vacíos de información ecológicos existentes sobre el tema (Tropicos, 2019; BioWeb, 2019).

3.5. HIPÓTESIS

H0.1: La variación mensual de producción, mortalidad y recambio foliar no será estadísticamente significativa entre la comparación mensual en cada una de las especies. De igual manera las especies compartidas en ambas localidades no tendrán una diferencia significativa al ser comparadas entre sus tasas.

H1.1: Existirá una variación significativa al comparar entre los distintos meses en las tasas mensuales de producción, mortalidad y recambio, durante todo el año de estudio, en todas las especies estudiadas.

H2.1: Las especies compartidas en ambas localidades tendrán diferentes tasas de producción, mortalidad y recambio foliar.

H0.2. Al correlacionar las tasas mensuales de mortalidad, producción y recambio, no se observará alguna relación con la temperatura y la pluviosidad

H1.2: La variación mensual existente estará correlacionada con factores ambientales como la temperatura y la pluviosidad.

3.6. OBJETIVOS

3.6.1. GENERAL

Documentar la tasa de recambio foliar de seis especies de plantas de páramo y correlacionarlas con los cambios ambientales en las localidades de la Virgen y del Antisana.

3.6.2. ESPECÍFICOS

- Medir las tasas de producción, mortalidad y recambio foliar en seis especies de plantas de páramo.
- Correlacionar la tasa de recambio foliar de seis especies de plantas de páramo con la temperatura y precipitación.
- Trazar una línea base con información sobre la fenología foliar de seis especies de plantas de los páramos ecuatorianos.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. ÁREA DE ESTUDIO

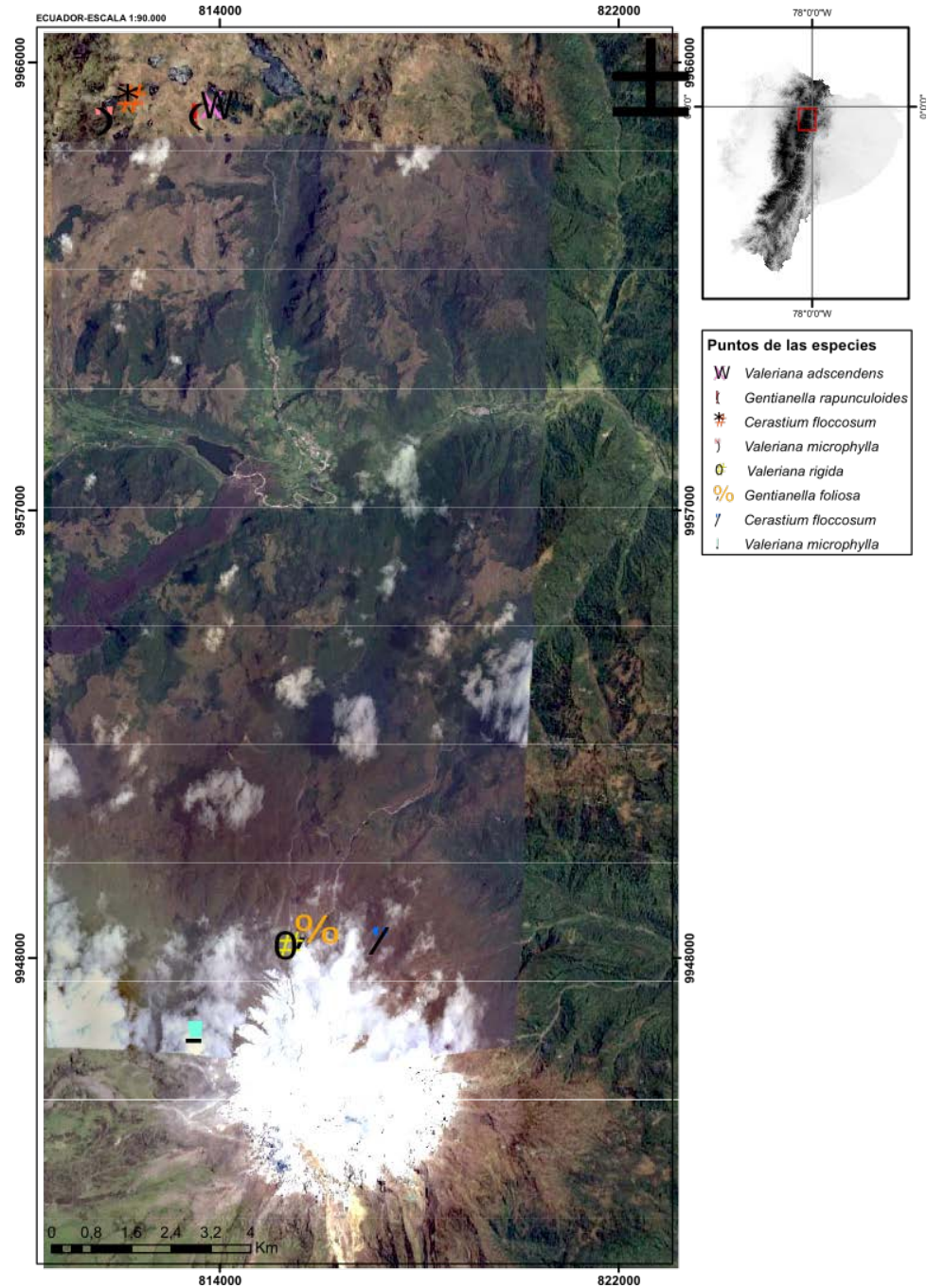


Figura 1. Mapa de la localización de las especies en Antisana y en la Virgen.

Para el estudio se escogieron dos localidades: El páramo de la Virgen o también conocido como páramo de Guamaní y el páramo del Antisana. Ambas localidades fueron escogidas por la facilidad de movilidad, accesibilidad y tiempo, debido a que ambos sitios se encuentran cerca de la ciudad de Quito. Además, de que son lugares conservados dentro de áreas protegidas, donde se conocía la presencia de poblaciones grandes de las especies escogidas para el estudio.

4.1.1. PÁRAMO DEL ANTISANA (RESERVA ECOLÓGICA ANTISANA)

La Reserva Ecológica Antisana, ubicada 50 km al Sureste de la ciudad de Quito, pertenece a la provincia del Napo, cantón Archidona en la cordillera oriental del Ecuador (Ferrona *et al.* 2016). El sitio de estudio se ubica en las laderas occidentales del volcán Antisana, se ingresa por la vía Pintag-La Mica. Esta zona se caracteriza por presentar una precipitación con un rango de 800–2.700 mm³ anuales, la temperatura anual varía entre 3–17 °C, y la humedad relativa tiene un valor promedio de 80% (GAD municipal Quijos, 2014). Se estudiaron especies en dos distintos ecosistemas. *Cerastium floccosum*, *Valeriana rigida* y *Gentianella foliosa* del ecosistema de Herbazal húmedo subnival del páramo, ubicado desde los 4.200–4.900 m s.n.m., en el piso bioclimático subnival; el relieve general de este ecosistema es de montaña y circos glaciares; la vegetación dominante son pastos de tallo corto, rosetas acaulescentes y almohadillas dispersas (Anexo 1) (Cuesta, Salgado, Baéz, Medina-Torres y Josse, 2013). El segundo ecosistema es el Herbazal de páramo, donde se localiza *Valeriana microphylla*; la altitud de este ecosistema va desde los 3.400–4.300 msnm, en los pisos climáticos: Montano alto y Montano superior; con un relieve general de montaña, valles glaciares y llanuras subglaciares; el suelo de esta zona es rico en material orgánico (60 kg-carbono/m²); está localizado a lo largo de toda la cordillera de los Andes, siendo el ecosistema de montaña predominante en el Ecuador; la vegetación es dominada por pajonales de gran tamaño (50 cm altura) (Anexo 1) (Salgado *et al.*, 2013).

4.1.2. PÁRAMO DE GUAMANÍ (RESERVA ECOLÓGICA CAYAMBE-COCA)

El páramo de Guamaní está localizado en las provincias de Napo y Pichincha, cantón Quijos a 45 km al Noreste de la ciudad de Quito (Diemer, 1998). Para acceder al sitio de estudio hay que dirigirse por la vía Pifo-Papallacta e ingresar por la entrada del Parque Nacional Cayambe-Coca a la altura de la Virgen de Papallacta. La condición climática en cuanto a la pluviosidad para esta zona (Guamaní, Oyacachi y Papallacta) es 1.000–500 mm cúbicos anuales, con temperaturas que oscilan entre los 5–7° C y una humedad relativa de 87% (Castañeda, 2015; GAD municipal Quijos, 2014), siendo este páramo más húmedo que el del Antisana. Las cuatro especies localizadas en este punto pertenecen a un solo ecosistema: el Herbazal inundable del páramo, entre los 3.300–4.500 msnm en los pisos climáticos conocidos como Montano alto y páramo. Este ecosistema se encuentra formado por valles glaciares y llanuras subglaciares, lo que provoca que el clima de esta zona sea hiperhúmedo; la vegetación asociada a este tipo de ecosistema hiperhúmedo es herbazal inundable con cojines aislados (Anexo 1) (Cuesta, Salgado, Baéz y Medina-Torres, 2013).

4.2. DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES|

Valeriana microphylla Kunth

Arbusto perenne erecto, con raíz axonomórfica y tallo terete. Hojas simples, enteras, decusadas, caulinares y separadas por internodos; lámina ovada o elíptica, coriácea, glabra y pilosa en las venas. Sin estípulas. Inflorescencia en forma de panícula. Flores ginodioicas, pentámeras y actinomórficas. El cáliz es membranoso y semejante a una hoja. La corola es glabra e infundiliforme de color blanco, rara vez rosa. El ovario es ínfero y tricarpelado. El fruto es un aquenio estrechamente elíptico y posee papus (Eriksen, 1989; Romoleroux, Cárate, Erlér y Navarrete, 2016) (Figura 2.a).

Distribución: Ampliamente distribuida en páramos, zonas montanas, zonas disturbadas y cerca de carreteras de Colombia, Ecuador y Perú; crece desde los 2.500 hasta los 4.500 msnm (Jørgensen y León-Yáñez, 1999; Tropicos, 2020). En el país se encuentra en toda la sierra ecuatoriana incluyendo en cordilleras amazónicas de Napo, Morona Santiago y Zamora Chinchipe (Eriksen, 1989 & Romoleroux *et al.*, 2016).

***Valeriana adscendens* Turcz.**

Hierba perenne en roseta basal, con raíz axonomórfica y tallo basal. Hojas simples, enteras, decusadas; lámina de la hoja elíptica, coriácea y glabra, con pelos en las venas. Presencia de estípulas. Inflorescencia en corimbo. Flores ginodioicas, pentámeras, y actinomórficas. El cáliz es como hoja membranosa de color verde. La corola es glabra e infundiliforme de color blanco y rara vez rosa. El ovario es ínfero y tricarpelado. Fruto aquenio elíptico con presencia de pappus (Figura 2.d) (Eriksen, 1989 & Romoleroux *et al.*, 2016).

Distribución: Zonas húmedas de turbera y pantanos de Ecuador y Perú (Tropicos, 2020); desde los 2.500–4.500 msnm (Jørgensen y León-Yáñez, 1999; Tropicos, 2020). Es una especie poco común y se la encuentra en zonas donde existe humedad permanente en el suelo. En el Ecuador se encuentra en la mayoría de las provincias de la sierra salvo Chimborazo y Loja, además, se localiza en Napo y Morona Santiago (Eriksen, 1989 & Romoleroux *et al.*, 2016).

***Valeriana rigida* (Ruiz & Pav.) Pers.**

Hierba perenne en roseta acaulescente-subacaulescente, con raíz axonomórfica. Hojas simples con margen entero, en espiral; lámina de la hoja de forma lanceolada, coriácea y glabra. Sin estípulas. Inflorescencia parcial distribuida en anillos o discos concéntricos. Flores pentámeras, ginodioicas. Cáliz membranoso y semejante a una hoja. Corola infundiliforme y de color blanco. Ovario ínfero, tricarpelado. Fruto aquenio elíptico sin pappus (Figura 2.e) (Eriksen, 1989).

Distribución: Desde Colombia hasta Bolivia. Se encuentra en elevaciones desde los 2.500 a los 4.500 msnm (Jørgensen y León-Yáñez, 1999). En el Ecuador esta especie está ampliamente distribuida en los páramos desde Imbabura hasta Loja (Eriksen, 1989).

***Gentianella rapunculoides* (Willd. ex Shcutl.) J.S. Pringle**

Hierba prostrada perenne. Raíz axonomórfica en forma cónica y tallo decumbente o postrado, con ramas vegetativas y reproductivas. Hojas simples, opuestas; lámina de la hoja elíptica con margen entero, membranosa y glabra. Flores solitarias, a veces con inflorescencia en cima terminal. Flores pentámeras, actinomórficas y perfectas. Cáliz de color verde-morado. Corola campanulada de color violeta-azul pálido u oscuro, ocasionalmente rosa o rojizo y con tricomas en el margen. Ovario súpero con carpelos numerosos. Fruto cápsula (Figura 2.c) (Pringle, 1995).

Distribución: Se localiza generalmente en páramos abiertos de Ecuador y Colombia; crece en elevaciones entre los 2.500 y los 4.500 msnm (Jørgensen y León-Yáñez, 1999). En el Ecuador se encuentra en toda la cordillera de los Andes desde Carchi a Loja (Pringle, 1995).

***Gentianella foliosa* (Kunth) Fabris.**

Hierba erecta perenne. Raíz axonomórfica en forma cónica y tallos erectos, muchas veces aglomerados entre ramas reproductivas y vegetativas. Hojas simples, opuestas; lámina de la hoja va desde oblonga a oblanceolada, glabra y membranosa y con margen entero. Flores solitarias a veces en una inflorescencia cimosa e umbeliforme. Flores pentámeras, actinomórficas y perfectas. Cáliz de color verde-morado. Corola campanulada rosa a violeta fuertes o pálido, a veces con presencia de venas oscuras y tricomas. Ovario súpero y numerosos. Fruto cápsula (Figura 2.b) (Pringle, 1995).

Distribución: Es endémica del Ecuador. Está distribuida desde los 3000–4500 msnm en el ecosistema de Páramo húmedo de gramíneas, en las provincias de Pichincha, Chimborazo, Napo, Bolívar, Cañar, Cotopaxi y Tungurahua (León-Yáñez, 2011; Pringle, 1995).

***Cerastium floccosum* Benth.**

Hierba perenne, con ramas suberectas. Presencia de pubescencia tomentosa-flocosa en tallo, hojas y cáliz. Hojas simples, opuestas; lámina de la hoja lanceolada, gruesa, de margen entero y sin estípulas. Flor solitaria, ocasionalmente inflorescencia en umbela; pentámera, perfecta y actinomorfa. Cáliz campanulado y lanceolado de color verde. Corola campanulada, bilobada de color blanco. Fruto cápsula (Figura 2.f) (Macbride y Dahlgren, 1937).

Distribución: Colombia, Ecuador y Perú. En el Ecuador se localiza, en la cordillera de los Andes del norte y centro en las provincias de: Carchi, Imbabura, Cotopaxi, Pichincha, Napo, Tungurahua, Chimborazo, Azuay y Bolívar



Figura 2. Especies monitoreadas en las localidades de la Virgen y Antisana. a. *Valeriana microphylla*, b. *Gentianella foliosa*, c. *Gentianella rapunculoides*, d. *Valeriana adscendens*, e. *Valeriana rigida* y f. *Cerastium floccosum*.

4.3. POBLACIÓN

Para el presente estudio, se realizó el censo de 25 individuos de cada una de las especies antes mencionadas (200 individuos en total de las 8 poblaciones), estos fueron seleccionados al azar con una distancia mínima de cinco metros entre individuo, como lo menciona Diemer, 1998.

En el páramo del Antisana se estudió a *Valeriana microphylla*, *Cerastium floccosum*, *Gentianella foliosa* y *Valeriana rigida*; mientras que en el páramo de Guamaní: *Valeriana microphylla*, *Valeriana adscendens*, *Cerastium floccosum* y *Gentianella rapunculoides* (Anexo 1).

4.4. UNIDAD EXPERIMENTAL

Las hojas son consideradas como la unidad experimental del estudio, debido a que se midió el recambio de las mismas durante 12 meses. Una vez por mes se contabilizó en cada individuo el número total de hojas, el número de hojas nuevas generadas y el número de hojas muertas.

4.5. FACTORES DE ESTUDIO

Se estudió la tasa de natalidad, mortalidad y recambio de las hojas por individuo cada mes, y se calculó el promedio de los 25 individuos para obtener cada una de las tasas. Además, se analizó la correlación existente entre la temperatura y la precipitación con la producción, mortalidad y recambio foliar.

4.6. MÉTODOS ESPECÍFICOS DEL MANEJO DEL EXPERIMENTO

4.6.1. FASE DE CAMPO Y TOMA DE DATOS

Se escogió una población al azar de cada una de las especies (Anexo 1). En cada una de las poblaciones se seleccionó y marcó 25 individuos al azar, en función de los siguientes criterios: 1) los individuos no deberían encontrarse en etapa de floración y 2) los individuos debían estar separados mínimo por cinco metros de distancia para evitar escoger al mismo individuo. Para cada individuo se contó el número total de hojas en la planta, salvo *Valeriana microphylla* donde únicamente se contó las hojas en una rama, debido a su hábito arbustivo. Seguidamente, se localizó al primordio foliar, en el cual se amarró un hilo debajo del mismo, con el objetivo de dar seguimiento al número de hojas generadas y el total de las mismas en la planta o rama; estos datos fueron tomados cada mes durante un año, desde el mes de septiembre del 2018 hasta agosto del 2019 (Diemer,1998).

El número de hojas muertas (M) se obtuvo a partir de los datos de hojas generadas (P) y hojas totales (T), al sumar el número de hojas generadas en el mes en curso con el número de hojas totales del mes anterior y el producto de esto se lo restó del número de hojas totales del mes en curso.

$$M=T-P$$

Conteo de hojas totales y tasa de recambio: las hojas que se tomaron en cuenta en este conteo únicamente son las hojas vivas. Se consideró como hoja viva a toda hoja que aún posea capacidad fotosintética, aunque sea escasa. Hojas de color verde son hojas con alta capacidad de fotosíntesis, hojas de color amarillento o rojo con baja capacidad, hojas negras marrones son hojas muertas; además del color se observó la textura de la hoja, en la cual, si era endeble, muy frágil o sin turgencia se la consideraba como muerta. Al comparar la productividad con la senescencia (mortalidad) se obtiene la tasa de recambio, lo que quiere decir que cuando la tasa de recambio es estable (igual a 0) la producción y la mortalidad son iguales, valores mayores a 0 nos indican una mayor productividad y menores a 0 una mayor senescencia, por lo que el total mensual de hojas en la planta decrece.

Conteo de hojas nuevas: se consideró al primordio foliar, brotes u “hojas nacientes” a las hojas localizadas en el ápice de la rama en el caso de *Valeriana microphylla*, en el ápice de la planta en el caso de *Cerastium floccosum*, *Gentianella foliosa* y *G. rapunculoides*, y en el centro de la planta para *Valeriana rigida*. También se observó que las hojas no estén totalmente abiertas ni desarrolladas en su totalidad. Además, se constató que estas hojas aún no posean pecíolo y no se hayan separado totalmente de la hoja opuesta a la misma, sino que estas hojas estén entrelazadas.

Medición climática: Para la localidad del páramo del Antisana, se encuentran establecidas dos estaciones climáticas (4.300 y 4.600 msnm) calibradas para medir la temperatura, radiación solar, humedad relativa del ambiente y pluviosidad; estos Dataloggers pertenecen a la Universidad de Carolina de Praga y son manejados por el Dr. Petr Sklenář (Investigador asociado al Herbario QCA). Para el páramo de la Virgen los datos climatológicos se obtuvieron de la estación meteorológica M5025 “La Virgen” perteneciente al FONAG (Fondo para la protección del agua) (FONAG, 2019).

4.6.2. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS DE DATOS

Para poder medir el recambio foliar (*Turnover*) se utilizó el método de Duchicela, 2011 y se lo obtuvo al restar el número total de hojas (H_{t_0}) en la planta o rama del mes anterior al número de hojas total del mes actual (H_{t_1}), luego se calculó la media mensual para obtener el recambio foliar mensual por especie. Diemer (1998) expresa la tasa de producción (Δp) de hojas como el número de hojas producidas (H_p) por la planta en un lapso de tiempo (N_d), en este caso 30 días, obteniendo así una tasa de producción y una de mortalidad (Δm) mensual al dividir el número acumulativo de hojas mensual por el tiempo en días (N_d) (Suárez, 2010). Este proceso se realizó para cada uno de los conteos mensuales durante un año.

$$\text{Recambio} = H_{t_1} - H_{t_0}$$

$$\Delta p = H_p / N_d$$

$$\Delta m = H_p / N_d$$

$$\Delta r = H_p / N_d$$

Debido a la falta de normalidad encontrados en los datos y al no ser independientes, ya que los datos fueron obtenidos al medir los mismos individuos cada mes, se procedió a realizar un test de Friedman con un valor de p de 0,05 para datos no paramétricos, con el fin de observar si es que existen diferencias significativas mensuales. Además, se realizó una prueba de Pairwise Wilcoxon con una corrección de Holm y un alfa de 0,05 como post análisis a los resultados que hayan dado significancia estadística con la prueba de Friedman, con el fin de observar qué meses son los que más aportan en esta diferencia estadística. El mismo test de Friedman y el post análisis de Pairwise Wilcoxon también fueron utilizados para observar la diferencia estadística entre las poblaciones ubicadas en la localidad de la Virgen y de Antisana de las especies *Valeriana microphylla* y *Cerastium floccosum*.

Para el estudio de correlación se ocupó los datos de la tasa de recambio foliar, productividad y mortalidad foliar con la temperatura y la precipitación mediante prueba de correlación de Spearman, con un nivel de confianza (intervalo de confianza) de 0.95 obtenido con el paquete psych en el programa R. Para la correlación se ocupó los datos meteorológicos del mes en curso, y de uno y dos meses anteriores, para los resultados se tomó el de mayo valor de correlación (valor Rho (ρ)). El grado de correlación se midió según el valor de Rho, el cual se lo clasificó según la Anexo de Hernández & Fernández (1998) en la cual dividen en dos categorías: Correlación positiva y negativa, y estas a su vez en 5 subdivisiones: 0,91 a 1 es una correlación perfecta, 0,76 a 0,90 es una correlación muy fuerte, 0,51 a 0,75 correlación considerable, 0,11 a 0,50 correlación media y de 0,01 a 0,10 correlación baja, esto es igual en valores positivos y negativos. Con la finalidad de conocer si es que existe o no una influencia significativa de las variables abióticas sobre estas tres tasas.

Los datos como el test de Friedman, Pairwise Wilcoxon y Spearman fueron analizados en el programa R con los paquetes estadísticos STAT (Rcore team, 2020) y Agricole (Mendiburo, 2009), en ambos se obtuvo los mismos resultados en todas las pruebas. Los cálculos de las tasas mensuales de producción, mortalidad y recambio se realizaron en el programa Microsoft Excel.

4.7. DATOS CLIMATOLÓGICOS



Figura 3. Temperatura mensual promedio (en °C) en las localidades de la Virgen (azul) y el Antisana (rojo). Datos tomados desde septiembre del 2018 a agosto del 2019.

En la localidad de Antisana el clima obtenido para la temperatura fue de 8 °C de promedio anual. Los meses de febrero (5,9 °C) y marzo (5,6°C) son los más calurosos en promedio, mientras que agosto presenta temperaturas más bajas. Se registró en el mes de enero la temperatura más alta 21,5 °C, mientras que en septiembre se registró la más baja -6 °C. En la localidad de la Virgen se registró que la temperatura promedio anual es de 4,3 °C. Los meses más calurosos fueron abril y marzo con un valor en promedio de 5,4 y 5,3 °C respectivamente, mientras que agosto fue el mes más frío con un valor en promedio de 2,8 °C. Se registraron temperaturas desde los 14,5° C en octubre del 2018 hasta los -2,1° C en agosto (FONAG, 2019) (Anexo 8 y Figura 3).

La precipitación anual total para la localidad de Antisana fue de 1.268 mm, siendo el mes de mayo con 214,4 mm el mes que mayor cantidad de agua aportó, mientras que el mes de enero fue en el que se registró menor nivel de agua (38 mm). El rango diario de pluviosidad va desde el valor máximo que fue de 32,6 mm el 23 de abril hasta 0. En la localidad de la Virgen se registró un valor de pluviosidad anual de 1.599,4 mm; siendo junio el mes más lluvioso con una cantidad de 281,1 mm y el mes de octubre con 38,10 mm el de menor volumen de agua. El rango de lluvia diario fue desde los 38,2 mm el 24 de julio del 2019 hasta 0 (FONAG, 2019) (Anexo 8 y Figura 4).

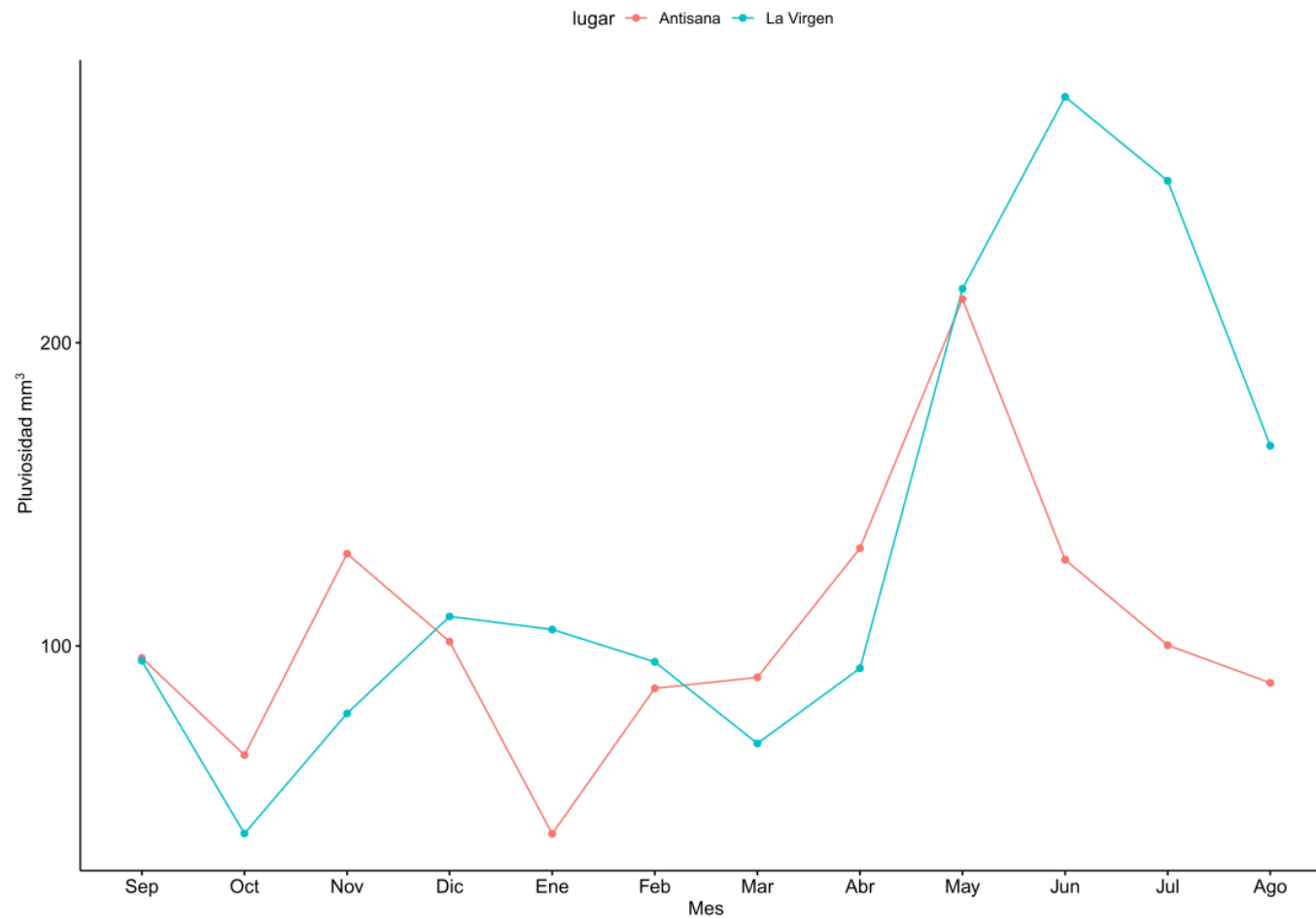


Figura 4. Pluviosidad mensual (en mm) en las localidades de la Virgen (azul) y el Antisana (rojo). Datos tomados desde septiembre del 2018 a agosto del 2019.

5. RESULTADOS

5.1. TASAS DE PRODUCCIÓN, MORTALIDAD Y RECAMBIO FOLIAR MENSUAL, TEST DE FRIEDMAN Y POSTANÁLISIS

Se observó que los resultados de mayor tasa de producción de hojas fueron registrados para los individuos de *Valeriana microphylla* en ambas localidades, siendo los individuos de *V. microphylla* en el páramo de la Virgen en el mes de noviembre los que presentaron el valor de producción más alto con 6,87 hojas por mes (Anexo 2). De igual forma, noviembre es el mes que presentó el pico mayor de producción para cuatro de las ocho especies muestreadas en ambas localidades. Las especies mostraron menor tasa de producción de hojas fueron *Valeriana adscendens* en la Virgen y *Gentianella foliosa* en Antisana. *Valeriana adscendens* es la especie que registró la menor producción mensual de hojas, dentro de todas las especies estudiadas, con una tasa mensual de 0,56 hojas en el mes de septiembre del 2018 (Anexo 2). Según los resultados del test de Friedman la mayoría de las especies poseen una diferencia estadística en relación a su producción, exceptuando dos especies: *Gentianella foliosa* y *Gentianella rapunculoides*, en las cuales su valor p no fue menor a 0,05 (Anexos 4 y 5). Los resultados de la prueba de Pairwise mostraron que las diferencias calzaban con los meses de mayor producción con los de menor producción en todas las especies (Figuras 5 y 6).

En los resultados obtenidos del test de Friedman de las especies de la localidad de Antisana se observó que los picos más altos de producción en *Valeriana microphylla* fue en los meses de noviembre, septiembre y mayo, mientras que la menor producción fue en abril ($p=0,023$). *Cerastium floccosum* tiene picos de mayor producción en octubre y marzo, y los de menor en febrero y mayo ($p=3,45^{-7}$). En cuanto a *Gentianella foliosa*, los picos de mayor producción se dieron en los meses de marzo, mientras que en mayo, enero y febrero se observó el menor pico de producción ($p=0,24$). *Valeriana rigida* tuvo su mayor producción de hojas durante los meses de octubre y marzo, y los meses de menor producción fueron julio y febrero ($p=3,15^{-5}$).

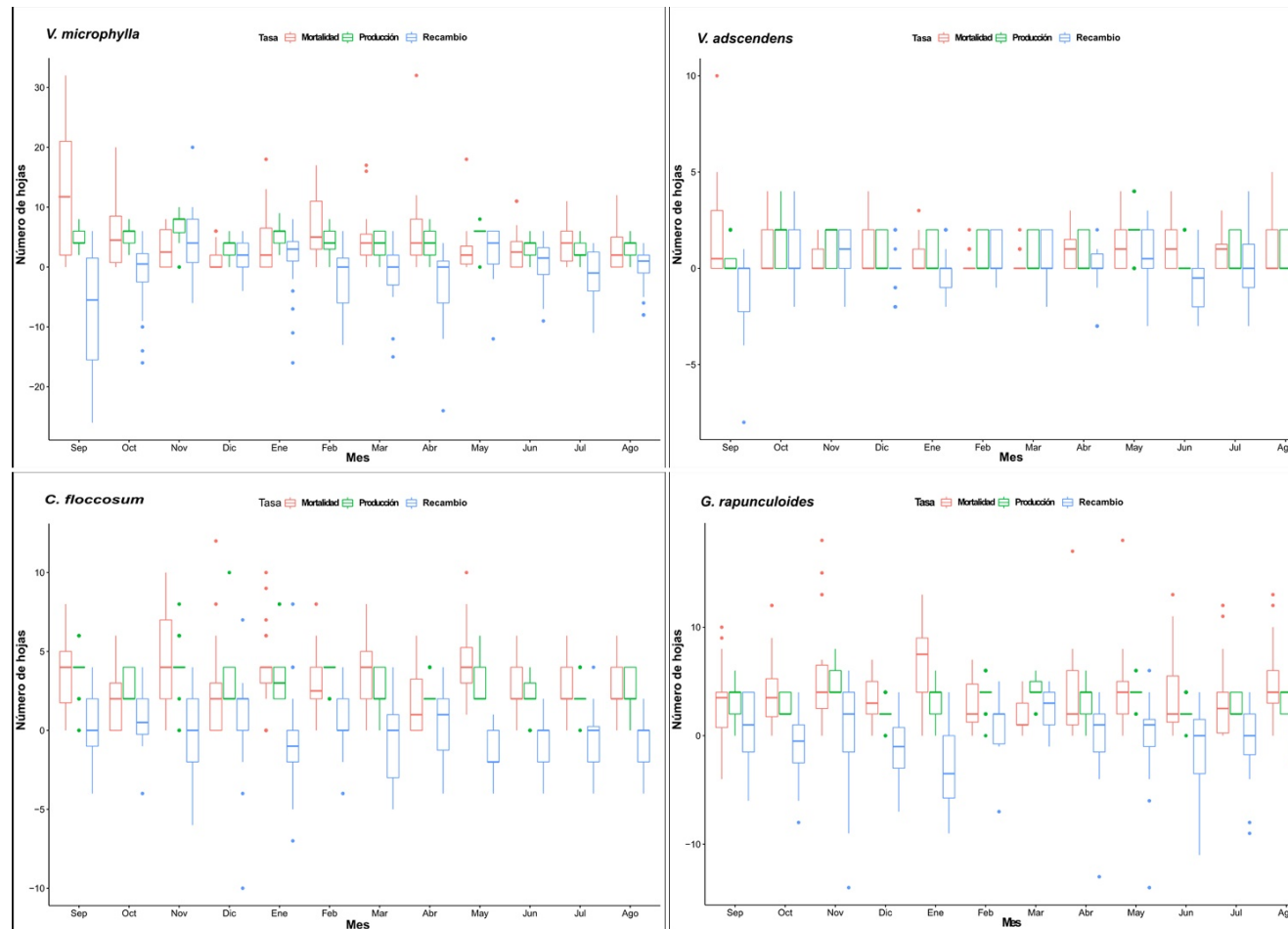


Figura 5. Gráfico de cajas de tasas de producción (verde), mortalidad (rojo) y recambio (azul) de las especies en el páramo de la Virgen. El estudio se realizó durante un año, desde septiembre de 2018 a agosto de 2019.

Para las especies en la localidad de la Virgen se observó dos picos de alta producción en *Valeriana adscendens*, que se dieron en los meses de mayo y octubre, mientras que los meses de junio y septiembre fueron los de menor producción foliar ($p=5,47^{-4}$); para *Gentianella rapunculoides* noviembre fue el mes con mayor producción, mientras que diciembre y junio fueron los de más baja producción ($p=0,16$). De igual forma, noviembre mostró el mayor pico de producción para *V. microphylla*, en cambio los meses de julio, agosto y diciembre fueron los de más baja producción ($p=1,35^{-6}$). Por otro lado, *Cerastium floccosum* tuvo 3 picos de mayor producción, noviembre, septiembre y febrero, por el contrario, los meses de menor producción fueron julio y junio ($p=0,014^*$) (Figuras 5 y 6).

Los resultados obtenidos para la tasa de mortalidad mostraron que la especie que presentó una mayor tasa mensual de mortalidad en el estudio fue *Valeriana microphylla* en la localidad de la Virgen, con una tasa de 11,77 hojas muertas. Mientras que *Valeriana rigida* es la especie de mayor tasa mensual en Antisana, con 6,31 hojas muertas, ambas especies en el mes de septiembre. *Valeriana adscendens* en la Virgen fue la especie con menor tasa de mortalidad dentro de todas las poblaciones, con un valor de 0,2 hojas muertas en el mes de febrero, mientras que *Gentianella foliosa* fue la especie con la menor tasa en Antisana, con un valor mensual de una hoja muerta en el mes de mayo (Anexo 2). Para la tasa de mortalidad, la significancia estadística obtenida con la prueba de Friedman mostró que solo *V. microphylla* (Antisana), *Gentianella foliosa* y *Gentianella rapunculoides* no poseen diferencia mensual significativa. Además, los resultados mostrados con el post análisis de Pairwise Wilcoxon para las especies que presentaron diferencias significativas en la tasa mensual de mortalidad, demostraron que los meses con mayor y menor mortalidad concuerdan con los meses que más aportan a la variación estadística. (Figuras 5 y 6).

Los datos mensuales de las tasas de mortalidad mostrados por cada una de las especies en la localidad de la Virgen fueron: *Valeriana microphylla*, la cual mostró dos picos bien definidos, el de mayor mortalidad en el mes de septiembre, y el de menor mortalidad en diciembre ($p=0,025$); *Cerastium floccosum* registró 4 picos, dos de mortalidad alta en noviembre y mayo, mientras que abril y octubre fueron los de menor mortalidad ($p=6,48^{-8}$); *Gentianella rapunculoides* en los meses de noviembre y enero se observó la mayor tasa de mortalidad, en cambio la más baja fue en el mes de marzo, aunque estadísticamente no hubo

diferencias ($p=0,10$). *Valeriana adscendens* mostró que el pico de mayor mortalidad fue en el mes de septiembre y los de menor fueron febrero y marzo ($p=0,037$). Por otro lado, en Antisana los meses de mayor senescencia de estas 4 especies fueron: *Valeriana microphylla*, la cual tuvo tres picos de alta mortalidad en los meses de julio, enero y septiembre, a diferencia de octubre que se observó el pico más bajo ($p=0,78$). *Valeriana rigida* de igual forma mostró tres picos altos de mortalidad: septiembre, junio y julio; mientras que el mes de enero se observó el pico más bajo ($p=0,0012$). *Cerastium floccosum* tuvo un pico de alta mortalidad en el mes de octubre, y para los meses de febrero, mayo y junio la tasa fue mucho más baja ($p=9,30^{-4}$). Por último, *Gentianella foliosa* registró la mayor tasa de muerte de hojas en julio y septiembre y en el mes de mayo se observó el menor valor de mortalidad ($p=0,50$) (Figuras 5 y 6; Anexos 4 y 5).

Se observó que en la mayoría de especies el número de hojas totales se mantiene estable, con una ligera tendencia a decrecer, debido a que las tasas de recambio anual de la mayoría de ellas fueron negativas, menos en *Valeriana adscendens* y *Valeriana microphylla* (la Virgen) las cuales poseían una tasa de recambio positiva. Al igual que se observó en la tasa de mortalidad no hubo diferencia estadística en *V. microphylla* en Antisana y en las dos especies de *Gentianella* (*G. foliosa* y *G. rapunculoides*). Una vez más, las diferencias mensuales observadas en el post análisis concordaron los meses en los cuales hay picos positivos y negativos en el recambio en todas las especies con los meses de mayor aporte a la diferencia estadística (Figuras 5 y 6).

Los datos obtenidos para la localidad de Antisana mostraron que para la especie *Valeriana microphylla* hubo una mayor producción (recambio positivo) en el mes de noviembre y la mayor mortalidad (recambio negativo) en abril y julio ($p=0,07$); para *Valeriana rigida* el mes de mayor producción fue enero y los meses con mortalidad más alta en septiembre y abril ($p=6.58^{-4}$). *Gentianella foliosa* registró que el mes de mayor recambio positivo fue en mayo y los de mayor recambio negativo fueron en diciembre y julio ($p=0,55$). Por último, para esta localidad, se registró que la especie *Cerastium floccosum* el mes de marzo fue diferente a julio, ya que en marzo hubo el valor positivo más alto, mientras que el de julio fue el de valor negativo más bajo ($p=0,015^*$). En la localidad de la Virgen los resultados de tasas mensuales fueron: *V. microphylla* el mes de noviembre el de mayor valor

positivo y septiembre y abril los de valor negativo más alto ($p=0,012$). *Valeriana adscendens*, en la cual la mayoría de meses fueron de alta producción, el mes de noviembre y mayo fueron los de mayor producción, y el mes de septiembre fue el de mayor mortalidad ($p=6,48^{-4}$). Para la especie *Gentianella rapunculoides* se observó que hubo meses con incremento foliar alto como marzo, mientras que los de mayor decrecimiento fueron agosto y junio ($p=0,06$). En *Cerastium floccosum* hubo mayor incremento en los meses de octubre, febrero y diciembre; por otro lado, mayo fue el de mayor decrecimiento en el número de hojas ($p=0,028$) (Figuras 5 y 6).

Al momento de comparar las poblaciones en las dos localidades de la especie *Valeriana microphylla*, se observó que tienen diferencias significativas en cuanto a su producción (6.22^{-6}) y mortalidad (1.47^{-3}) de las hojas. Siendo la localidad de la Virgen la que registra los valores más altos de producción y mortalidad. Al relacionar el recambio foliar en esta misma especie no se observó diferencia alguna (0.34). *Cerastium floccosum* tuvo el mismo resultado en cuanto a la comparación de productividad (1.22^{-9}) y mortalidad (0.001), ambas tasas son significativas, mientras que el recambio foliar no lo fue (0.78). Esto nos indica que sin importar las condiciones climáticas y otros factores, que no forman parte del estudio pero se encuentran involucrados en la producción y senescencia, las especies tienden a encontrar un equilibrio, y mantienen constante su número de hojas (Anexo 2).

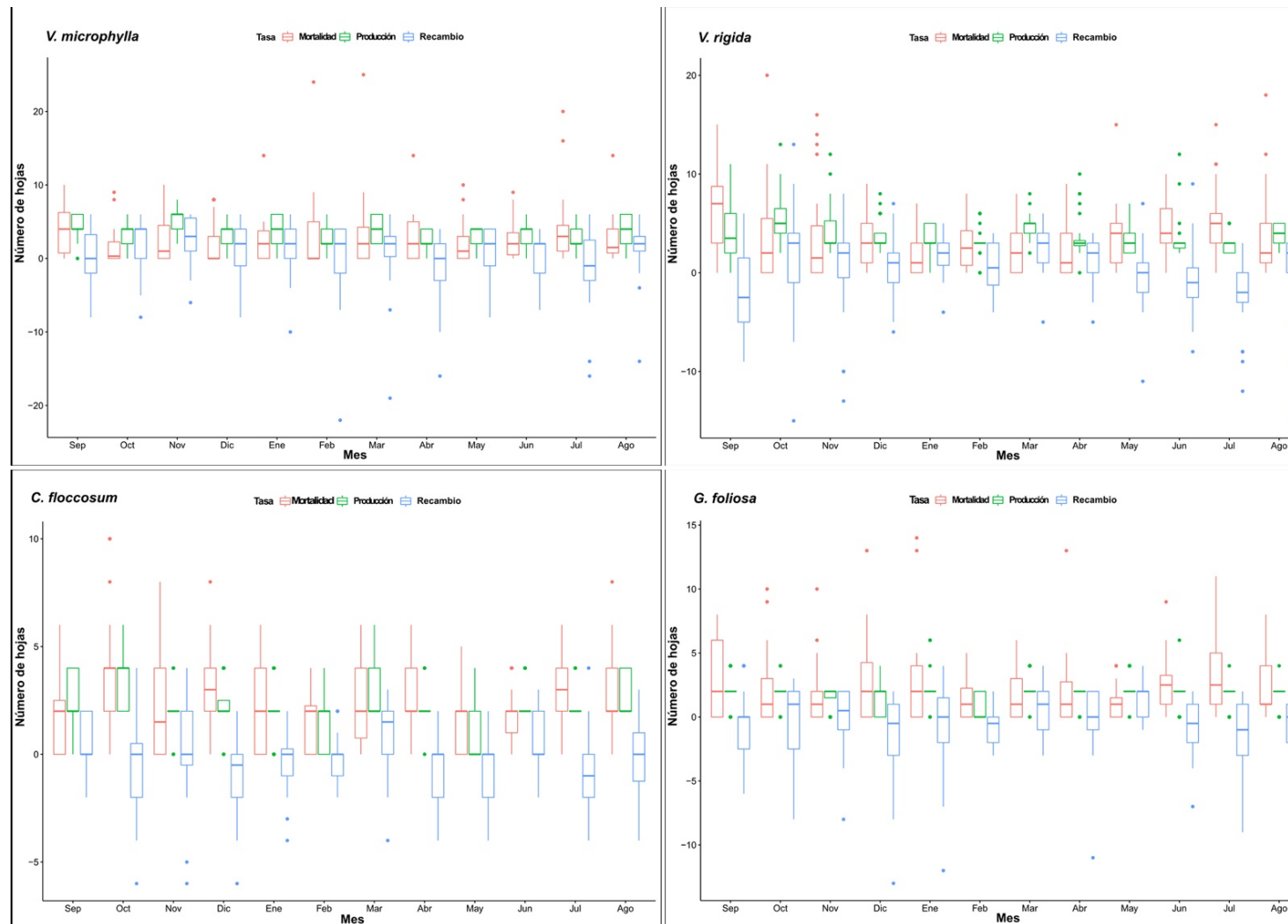


Figura 6. Gráfico de cajas de tasas de producción (verde), mortalidad (rojo) y recambio (azul) de las especies en el páramo de **Antisana**. El estudio se realizó durante un año, desde septiembre de 2018 a agosto de 2019.

5.2. CORRELACIÓN DE TASAS Y DATOS CLIMÁTICOS (TEMPERATURA Y PLUVIOSIDAD)

Los resultados obtenidos evidenciaron correlaciones tanto positivas como negativas de la temperatura con la producción de hojas, esto varió de acuerdo a la especie y la localidad de estudio, mostrando que la temperatura puede aumentar o disminuir la producción foliar, en el estudio se registró 4 especies con correlación positiva : de las cuales tres fueron en la localidad de la Virgen *Valeriana microphylla*, *Gentianella rapunculoides* y *Valeriana adscendens* y una fue en Antisana *Gentianella foliosa*. Las otras cuatro especies dieron como resultado una correlación negativa con la temperatura: *Cerastium floccosum* (en ambas localidades), *Valeriana rigida* y *V. microphylla* en Antisana. Por el contrario, en cuanto a la correlación de la producción de hojas con la pluviosidad se observó que en todas las especies estudiadas, exceptuando una (*Gentianella foliosa*), existió una correlación negativa: por lo que se observó que cuando aumenta la pluviosidad las especies tienden a producir menos hojas. Al comparar estos datos de correlaciones en una gráfica se corroboraron las mismas correlaciones (Figuras 7,8, 9 y 10; Anexos 6 y 7).

Valeriana microphylla en la localidad de Antisana tuvo una correlación negativa con la temperatura ($\rho = -0,59$) y en la Virgen un valor positivo ($\rho = 0,60$). Esta especie al ser correlacionada con la pluviosidad resultó ser en ambos casos negativa: en la Virgen ($\rho = -0,54$) y en Antisana ($\rho = -0,34$). *Cerastium floccosum*, otra especie compartida en ambas localidades, al correlacionar la productividad y temperatura, se observó que existe una correlación negativa en ambas localidades, con un valor $\rho = -0,44$ en Antisana y $\rho = -0,36$ en la Virgen. En la misma especie, al correlacionar la productividad con la pluviosidad se observó que hay una interacción negativa en ambas localidades, los valores de ρ fueron similares en Antisana $-0,42$ y la Virgen $-0,41$. *Gentianella foliosa* ($\rho = 0,44$) y *Valeriana rigida* ($\rho = -0,37$) son especies que se estudiaron únicamente en Antisana. Para estas dos últimas especies en relación a pluviosidad se observó que en *Gentianella foliosa* mostró correlación positiva (la única) ($\rho = 0,34$) y en *Valeriana rigida* negativa ($\rho = -0,41$). Por otro lado, en *Valeriana adscendens* ($\rho = 0,30$) y *Gentianella rapunculoides* ($\rho = 0,54$), de la Virgen, la relación con la temperatura fue positiva (Figuras 7,8, 9 y 10; Anexos 6 y 7).

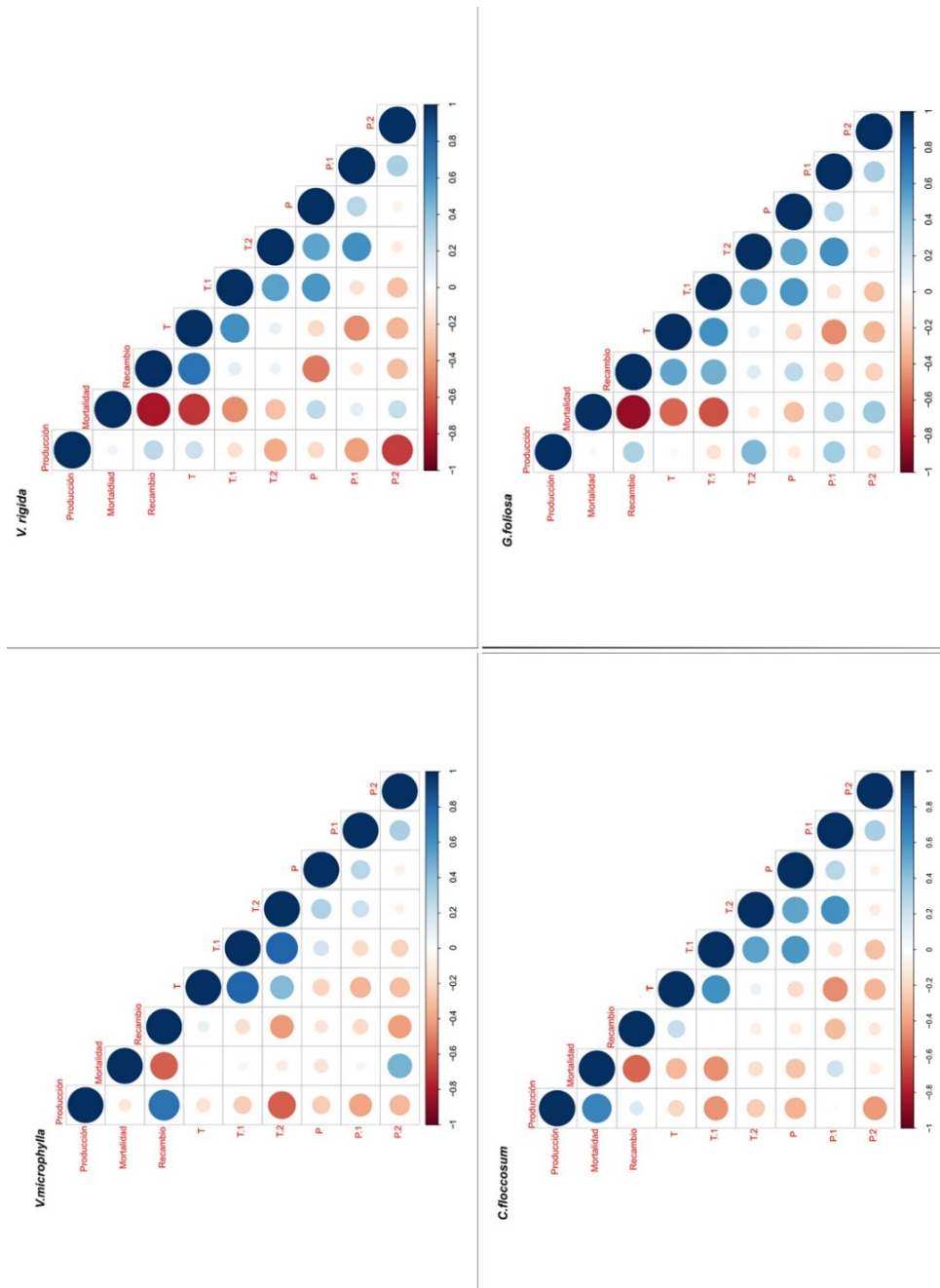


Figura 7. Matriz de correlaciones de las tasas de producción, mortalidad y recambio de las especies en el páramo de Antisana con temperatura (T) y pluviosidad (P). Donde T es temperatura y P es pluviosidad en el mes actual. T.1 es un mes anterior y T.2 dos meses antes al cursado, lo mismo con P.1 y P.2. El color es el tipo de correlación, rojo negativo y azul positivo. El tamaño del círculo indica el valor de la correlación.

La mortalidad de hojas en su mayoría tuvo como resultado una correlación negativa con la temperatura, aunque hubo dos especies en la que fue positiva (*Valeriana rigida* y *Valeriana microphylla* en Antisana), lo que indica que en la mayoría de las especies del estudio cada vez que hubo aumento en la temperatura se propició una mayor mortalidad de hojas, mientras que para las positivas, al aumentar la temperatura aumentó la cantidad de hojas muertas. Por otro lado, al correlacionar la mortalidad con la pluviosidad se observó que cuatro poblaciones tienen correlación positiva: *Valeriana microphylla* (Antisana), *Valeriana rigida*, *Cerastium floccosum* (La Virgen) y *Valeriana adscendens*, mientras que las cuatro poblaciones restantes resultaron con correlación negativa: *Valeriana microphylla* (La Virgen), *Gentianella foliosa*, *Gentianella rapunculoides* y *Cerastium floccosum* (Antisana) (Anexos 6 y 7).

En Antisana la tasa de mortalidad de todas las especies se observó un mismo patrón al correlacionarla con la temperatura, todas ellas estuvieron correlacionadas negativamente, de las cuales *Valeriana microphylla* fue la especie con el valor de correlación más bajo ($\rho = -0,09$) y *Valeriana rigida* ($\rho = -0,71$) la especie con la correlación más alta. En esta misma localidad en la correlación de la mortalidad y la pluviosidad se observó que la especie con correlación más alta fue *Gentianella foliosa* ($\rho = -0,16$) y la correlación más baja perteneció a *Valeriana rigida* ($\rho = 0.25$).

Para las especies localizadas en la Virgen se observó que dos especies fueron positivas y dos negativas al correlacionar con la temperatura, donde la mayor correlación de todas fue la de *V. microphylla* ($\rho = -46$) y la menor *G. rapunculoides* ($\rho = 0.16$). Por otro lado en esta misma localidad, la correlación con la pluviosidad y la mortalidad en su mayoría fue negativa (tres de las cuatro especies), donde se observó que *V. adscendens* obtuvo la correlación más alta ($\rho = 0.67$) y *G. rapunculoides* la más baja ($\rho = 0.21$) (Figuras 7, 8, 9 y 10; Anexos 6 y 7).

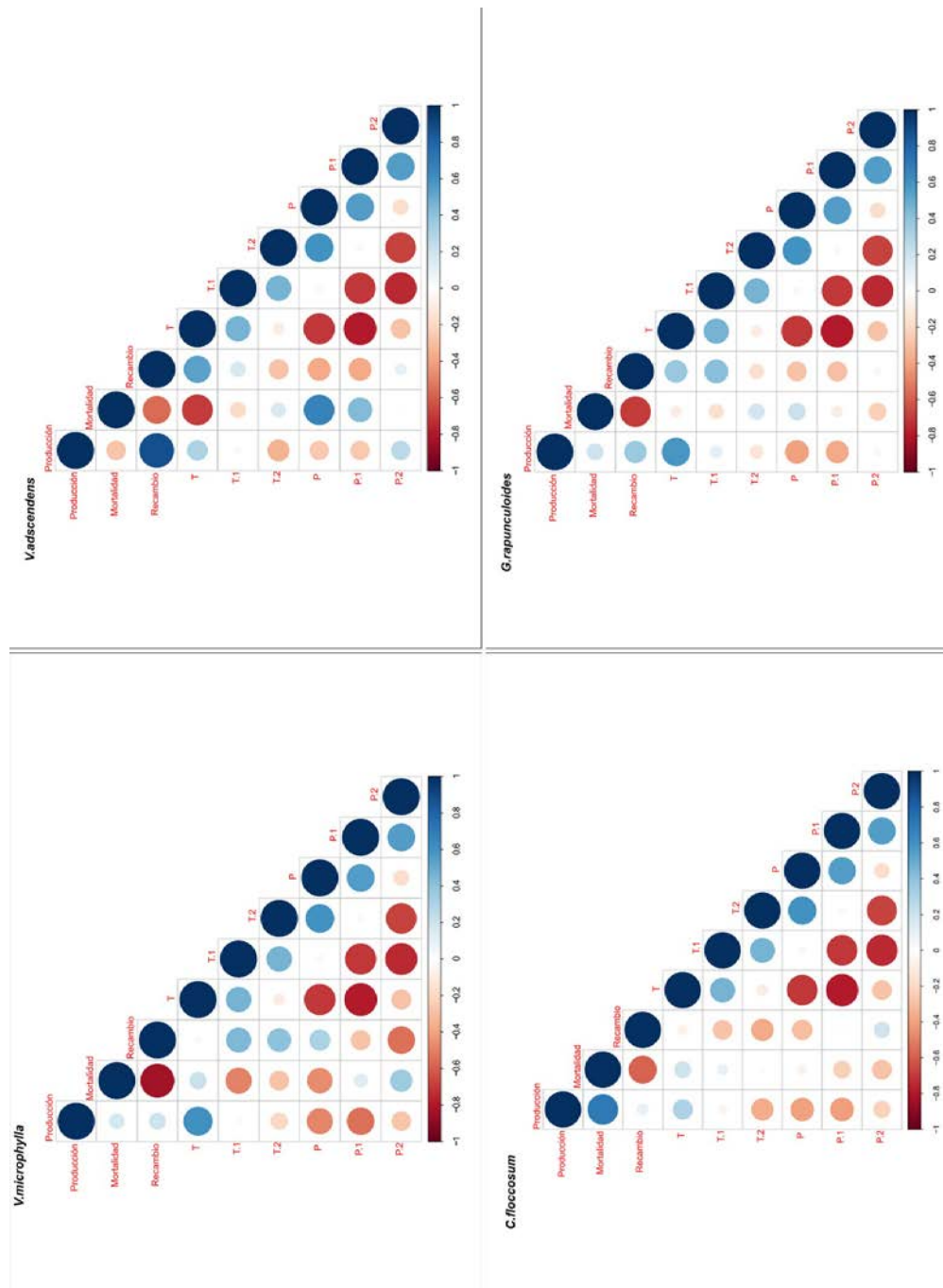


Figura 8. Matriz de correlaciones de las tasas de producción, mortalidad y recambio de las especies en el páramo de la Virgen con temperatura (T) y pluviosidad (P). Donde T es temperatura y P es pluviosidad en el mes actual. T.1 es un mes anterior y T.2 dos meses antes al cursado, lo mismo con P.1 y P.2. El color es el tipo de correlación, rojo negativo y azul positivo. El tamaño del círculo indica el valor de la correlación.

La correlación entre la tasa de recambio y la temperatura fue positiva en la mayoría de especies en ambas localidades, lo que indica que con el aumento de la temperatura la tasa de recambio incrementa, esto se traduce a que en meses con mayores temperaturas, las especies tuvieron una mayor producción de hojas que mortalidad de las mismas. En cuanto a la pluviosidad, todas las especies estudiadas presentaron una correlación negativa, lo cual indicó que hubo una mayor mortalidad que producción de hojas en los meses en los que hay más precipitación (Anexos 6 y 7).

Para *Valeriana microphylla* el recambio foliar y la temperatura estuvieron correlacionados positivamente en la Virgen ($\rho = 0,44$) y negativamente en Antisana ($\rho = -0,42$). Mientras que, la correlación entre el recambio y la pluviosidad en ambos sitios fue negativa: en la Virgen $\rho = -0,54$ y Antisana $\rho = 0,41$. Para *Cerastium floccosum* se obtuvo una correlación con la temperatura en la Virgen de $\rho = -0,37$ y en Antisana $\rho = 0,23$. La pluviosidad, correlacionada negativamente con la misma especie en ambas localidades, dio como valor de ρ en la Virgen $-0,30$ y en Antisana de $-0,31$. Las especies *Valeriana adscendens* ($\rho = 0,53$) y *Gentianella rapunculoides* ($\rho = 0,41$), ambas en la Virgen, están correlacionadas a la temperatura de manera positiva. Estas mismas especies al ser correlacionadas con la pluviosidad mostraron una relación negativa: *V. adscendens* obtuvo un valor ρ de $-0,40$, mientras que en *G. rapunculoides* $-0,29$. En Antisana, las especies *V. rigida* ($\rho = 0,73$) y *G. foliosa* ($\rho = 0,52$) poseen una correlación positiva con la temperatura. Estas especies al ser correlacionadas con la pluviosidad obtuvieron una correlación negativa, en *V. rigida* $-0,52$, mientras que *G. foliosa* mostró un valor $\rho = -0,25$. (Figuras 7,8, 9 y 10); Anexos 6 y 7). Cabe recalcar que las pruebas de intervalo de confianza se obtuvieron los mismos resultados que el valor de p para cada una de las correlaciones, los cuales en su mayoría fueron no significativos, mostrándonos que es posible que esta variación se deba al azar en su mayoría y no tanto al factor ambiente.

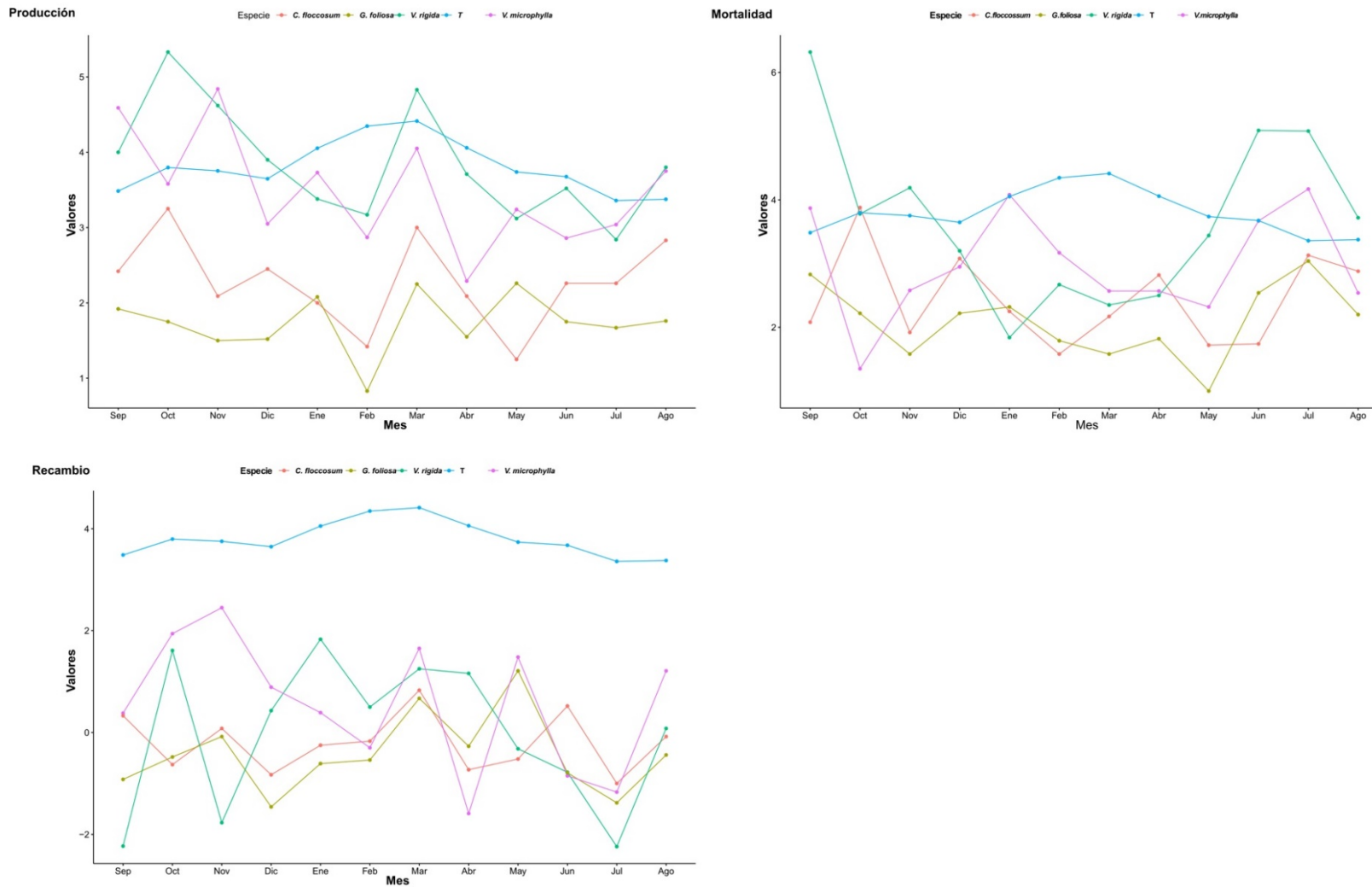


Figura 9. Comparación de las tasas de producción, mortalidad y recambio con la temperatura de las especies estudiadas en la Reserva Ecológica Antisana. Datos tomados desde septiembre del 2018 hasta agosto del 2019.

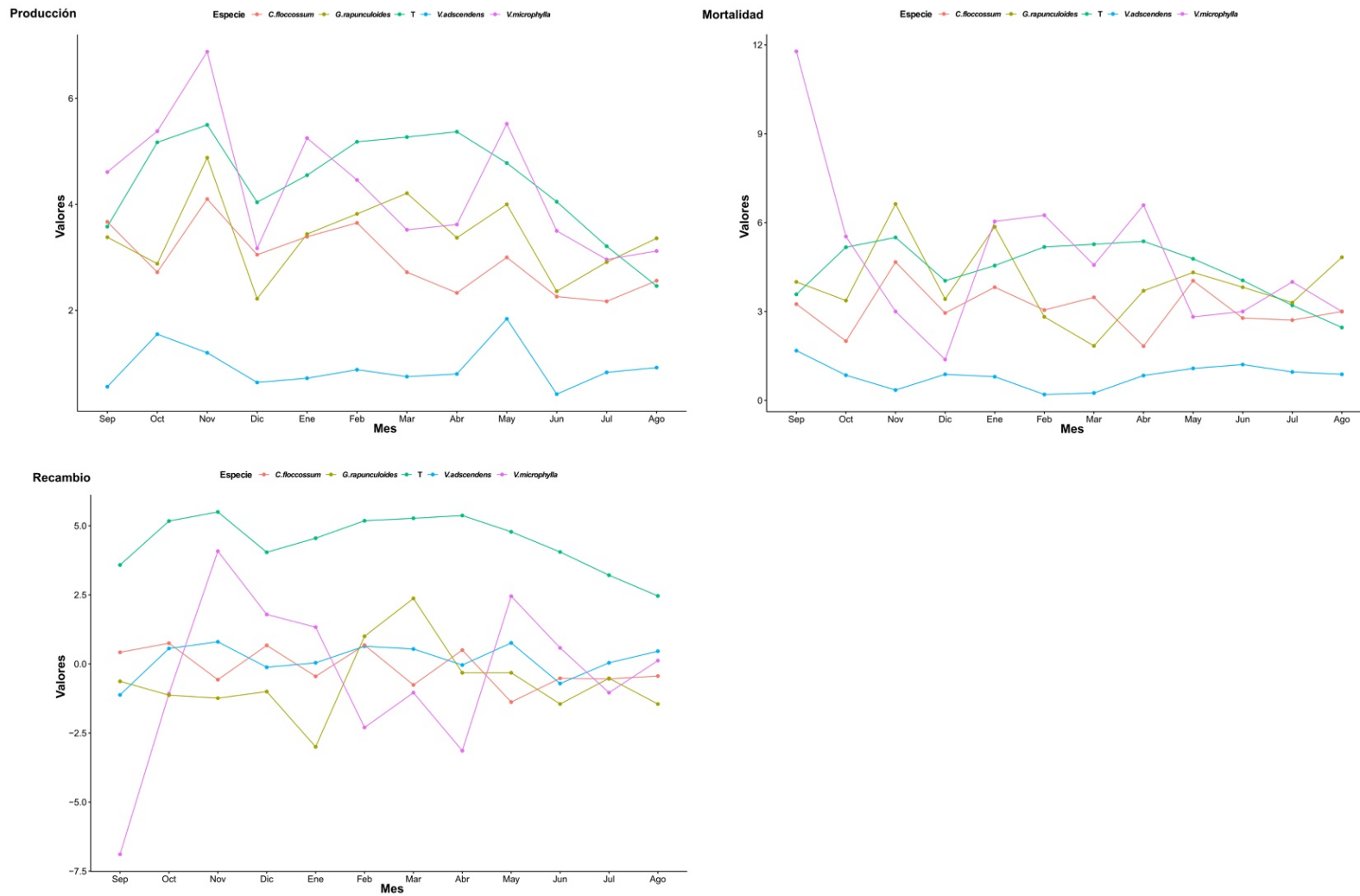


Figura 10. Comparación de las tasas de producción, mortalidad y recambio con la temperatura de las especies estudiadas en la Virgen. Datos tomados desde septiembre del 2018 hasta agosto del 2019.

6. DISCUSIÓN

6.1. TASAS DE PRODUCCIÓN, MORTALIDAD Y RECAMBIO FOLIAR

En este estudio, en el año de muestreo se observó que las tasas de producción, mortalidad y recambio fluctuaban mensualmente, hubo meses de alta producción y mortalidad, mientras que otros fueron de baja o media. Esto puede deberse a que la tasa de productividad y mortalidad de las hojas está determinada por varios factores, tanto directa como indirectamente, y el cambio en estos factores provocaría la fluctuación en el número de hojas producidas y muertas; los factores involucrados en esta variación pueden ser ambientales (temperatura, pluviosidad, etc.), bióticos (parasitismo, herbivoría, etc.), fisiológicos (pubescencia) o genéticos (Kikosahua y Lechowicz, 2014). Por ejemplo, Loubry (1994) encontró que en los trópicos la producción estacional de hojas no está correlacionada con la precipitación ni está ligada a la estación seca; en contraste, la caída de hojas parece estar estrechamente relacionada con las variaciones en el fotoperiodo, aunque éstas sean débiles. Se conoce también que especies sometidas a factores adversos como baja cantidad de nutrientes o baja disponibilidad de luz para realizar fotosíntesis tienden a poseer tiempos de vida largos y por ende tasas de producción, mortalidad y recambio foliar lento, debido a que sus esfuerzos en recolectar y mantener sus nutrientes son altos (Schlapfer y Ryser, 1996; Reich *et al.*, 2003). Este podría ser el caso de *Cerastium floccosum* en la localidad de Antisana y *Gentianella rapunculoides* en la Virgen.

Otros rasgos funcionales que afectan directamente a la tasa de desarrollo foliar son el tamaño y el grosor de las hojas, como ejemplo en el presente estudio *Valeriana adscendens*, es una especie con longevidad prolongada, lo que nos indica un recambio, producción y mortalidad bajo. Esto puede explicarse porque se necesita mayor recurso y energía para generar hojas más grandes y gruesas (Santiago y Mulkey, 2005). Kikosahua y Lechowicz, (2014) y Reich y colaboradores (1992) mencionan que las hojas que invierten más en costo en su desarrollo tienden a durar más para recompensar el costo efectuado en su desarrollo, que las hojas más pequeñas y más delgadas (menor costo). En cuanto al recambio foliar, Kikosahua (2005) menciona que las especies que tienen un crecimiento lento tienden a tener un tiempo de vida de hojas más largo, por ende, una producción y mortalidad mucho

más lenta y en menor cantidad, al igual que el recambio. Esto concuerda con los resultados obtenidos, por ejemplo *V. adscendens*, tiene tasas de producción y mortalidad lentos, y su recambio fue el más bajo. Además, incluso se observó que las hojas con las cuales se realizó el primer censo continuaban vivas, por lo que se asume que su longevidad es más alta que las del resto de especies del estudio.

Otra parte del estudio fue la comparación de una misma especie pero entre localidades distintas. Al comparar las dos especies que se compartían en ambos sitios se observó que obtuvieron un resultado no significativo en el recambio, pero significativo en las tasas de mortalidad y producción. Esto nos indica que aunque existan diferencias en la producción y mortalidad en cada una de las poblaciones de las distintas localidades, las especies tienen un recambio foliar y un tiempo de vida similar o constante por especie, a pesar de que las condiciones a las que esté sometida la planta en cada sitio sean distintas. Como ejemplo en este estudio tenemos a *Cerastium floccosum*, el cual en la localidad de Antisana la tasa de producción y mortalidad es menor que la de La Virgen. Esto puede deberse a la diferencia del tipo de suelo y clima en el que se encuentran las dos poblaciones de esta especie, pues la población estudiada en Antisana se la encontraba en el arenal, en donde la tierra tiene baja capacidad de retención de agua y bajos niveles de material orgánico, por lo que agua y nutrientes escasean y la planta los dosifica (Cárdenas, 2015), lo que causaría que la producción y mortalidad sea bajas; mientras que, en la Virgen al tener gran cantidad de agua y materia orgánica, se propicia una mayor producción y senescencia. Sin embargo, el recambio foliar fue similar en las dos localidades, lo que puede explicarse porque al incrementar la producción de igual forma aumenta la mortalidad, en porcentaje similar al que fue producido, manteniendo un equilibrio en producción y mortalidad, equiparando así el número de valor del recambio en las especies, por lo cual se mantiene el recambio y tiempo de vida de hoja constante en la especie, sea en elevaciones o localidades distintas (Llambí, Soto, Celleri, De Bievre, Ochoa y Borja, 2012), tal y como lo encontró Diemer (1998). Algo similar lo encuentra Diemer en 1998 quien observa que no existe diferencia significativa en el recambio foliar y la longevidad de la especie *Luzula gigantea*, entre distintas poblaciones y alturas en los páramos ecuatorianos.

Adicionalmente, existen otros factores que pueden influenciar a las correlaciones y a las tasas de producción, recambio y mortalidad de hojas, tal y como es la herbivoría. Se conoce que aproximadamente el 5% de la materia vegetal de la planta muere a causa de la herbivoría (Kikosahua y Lechowicz, 2014). La herbivoría pudo generar un poco de ruido al realizar los análisis, pues en algunos casos se encontró casi completamente depredada la rama o planta, por lo que hubo una mortalidad de hojas alta debido a este factor, por ejemplo, el registro de mortalidad más alto en una planta se dio en *Valeriana microphylla* en la localidad de la Virgen con 35 hojas muertas en un individuo en un mes, siendo la mayoría de ellas por herbivoría.

6.2. CORRELACIONES AMBIENTALES DE LAS TASAS DE PRODUCCIÓN, MORTALIDAD Y RECAMBIO CON LA TEMPERATURA Y LA PLUVIOSIDAD

El desarrollo de las hojas (producción, senescencia y longevidad) en las zonas tropicales del planeta, a diferencia de las templadas, no están mayormente regidas por los factores climáticos, sino que es una conjunción entre los factores abióticos (primarios y secundarios) y factores fisiológicos (Reich, 1995; Wu *et al.*, 201). En este estudio se ha observado que las tasas de desarrollo y sus correlaciones ambientales dependen de cada una de las especies, no se ha observado un patrón general de correlación ambiental con la temperatura o la pluviosidad. Esto se debe a que posiblemente existen otros factores más importantes rigiendo al desarrollo observado, tales como radiación solar (Reich *et al.*, 2004), concentración de nutrientes en la planta y suelo (Zhang, Zhang, Ferry y Cao, 2011), la temperatura de la planta en relación al aire (Sanchez, Rey-Sanchez, Posada y Smith, 2018), disponibilidad de agua en el suelo, o concentración del CO₂ (Kikosawa y Lechowicz, 2014). Esta falta de patrones pueden ser explicados debido a que cada una de las especies del estudio se localizaban bajo presiones ambientales diferentes. Por ende, cada una de las especies reaccionó al ambiente de manera distinta, pues incluso se observó diferencias en las respuestas ambientales en poblaciones de la misma especie en las dos localidades censadas.

Con el test de Spearman se observó que existe correlación ambiental con las diferentes tasas involucradas, pero estas no resultan ser consistentes, debido a que en la mayoría de casos el valor de p nos ha resultado no significativo, es decir mayor a 0.05, incluso habiendo medido intervalos de confianza (Anexos 6 y 7), lo cual nos indica que las correlaciones

ambientales obtenidas en relación con las tasas, puede deberse al azar y no a los factores ambientales (Hernández y Fernández, 1998; Mondragón, 2014). Por lo que asumimos que estas correlaciones no pueden explicar en su totalidad el aumento en producción y mortalidad de las hojas. Resultados parecidos los encuentran Reich y colaboradores en 2004, al estudiar la demografía foliar en un bosque tropical en Venezuela, donde se menciona que las especies tropicales están mayormente influenciadas por la disponibilidad de la luz y agua, antes que a los factores ambientales como la temperatura y la pluviosidad en sí, pues estos factores no son consistentes totalmente, sino que serían factores indirectos o secundarios en el desarrollo foliar de las plantas. Por otro lado, como menciona Sánchez y colaboradores (2018) la temperatura de la hoja es distinta a la temperatura del aire con grandes diferencias, aunque la temperatura foliar está altamente correlacionada con la temperatura del aire; por lo que puede ser un factor a considerar como una razón por la que la correlación no haya sido significativa; además, concordaría con la hipótesis de que la temperatura sería un factor secundario.

Como se mencionó con anterioridad, la variación en las tasas no se puede explicar totalmente con estas dos correlaciones climáticas, pero se puede mencionar cómo éstas junto a otros factores explicarían parte de los resultados obtenidos. En la localidad de Antisana la temperatura y pluviosidad obtuvieron una correlación negativa en tres de las cuatro especies de estudio, y solo una fue positiva (*Gentianella foliosa*). Para las especies con correlación negativa entre la temperatura y producción, puede deberse, en parte, a que el páramo del Antisana es menos húmedo y el aumento de la temperatura puede generar desecación tanto al suelo como a la humedad relativa del aire, lo que provocaría que el agua sea escasa y la planta regule el uso de este recurso, impidiendo que la planta pueda generar más hojas. Además, otro aspecto que puede afectar la productividad en estas especies sería las adaptaciones fisiológicas o morfológicas que ellas tienen para sobrevivir al frío, más no al calor, por lo cual podrían verse afectadas al subir demasiado la temperatura; pues este aumento generaría que la planta se sobrecaliente, la humedad del ambiente que la rodea sea baja y por ende exista pérdidas en el potencial hídrico del ambiente, y que la planta se deseeque. Por otro lado, al aumentar la temperatura no se podría absorber nutrientes del suelo, por lo que el metabolismo se relentizaría, y los individuos empezarán a almacenar los recursos obtenidos (agua y nutrientes), afectando así a la producción de hojas (Körner, 2003; Suresh, Dattaraja y Sukumar, 2010). Reich y colaboradores (2003) señalan que las poblaciones en

ambientes más secos tiene una mayor eficiencia en el uso del agua a nivel de la hoja, y esto podría ser una explicación para *Valeriana microphylla*, *Cerastium floccosum* y *Valeriana rigida*. Por otro lado, *Gentianella foliosa* podría no verse afectada de esa forma, debido a que su especie se encuentra junto a un humedal, lo cual podría suplir la falta de agua provocada por las altas temperaturas o a su vez, se puede deber al micro hábitat generado por los pajonales, brindándoles sombra y temperatura más estable y óptima, para que la planta pueda realizar sus procesos fisiológicos de mejor forma, por lo que esto pudo provocar que la temperatura tenga una correlación positiva (Körner, 2004).

En la localidad de la Virgen, dado que es mucho más fría y húmeda, el aumento de la temperatura tuvo el efecto contrario que en el Antisana. Las especies en esta localidad están correlacionadas de manera positiva con la temperatura, esto puede deberse a varios factores. Uno de ellos puede ser que la temperatura, al estar relacionada de forma directa y positiva con la disponibilidad de luz, ya que con el aumento de la temperatura se generará una menor cantidad de nubes y neblina, permitiendo a las plantas captar mayor cantidad de luz, por lo cual se captaría mayor cantidad de fotones para realizar la fotosíntesis y esto generaría una mayor energía para la planta. y por ende habrá mayor captación de nutrientes para elevar la producción y senescencia de las hojas, lo cual nos indicaría igual un mayor recambio foliar (Kikosahua y Lechowicz, 2014).

La pluviosidad en la mayoría de casos obtuvo una relación negativa con la producción en ambas localidades, únicamente *Gentianella foliosa* fue positiva. Una de las razones que influyen para que la correlación sea negativa puede ser que en sitios con mayor precipitación, como el páramo de La Virgen, la disponibilidad de agua comienza a exceder la demanda, provocando que los niveles de PPNA (productividad primaria neta del área) disminuya. Además, con el aumento de la precipitación, también aumentan las tasas de lixiviación de nutrientes, menor disponibilidad de oxígeno a través del anegamiento del suelo, e inclusive una menor disponibilidad de luz, la cual está asociada con las nubes que provocan la lluvia (Santiago y Mulkey, 2005).

Por otro lado, la especie *Gentianella foliosa* presentó una correlación positiva con la producción, lo que puede explicarse mediante la competencia, pues esta especie habita en lugares con gran cantidad de pajonales, los cuales competirían con esta especie por el recurso

hídrico, por lo que al haber mayor disponibilidad de agua la competencia disminuye y obtiene mayor cantidad de agua y nutrientes para generar más hojas. Por otro lado, en la mayoría de especies la pluviosidad aumentó el número de hojas muertas (5 de las 8 poblaciones), esto puede tener varias explicaciones, por ejemplo, al exceder la cantidad de agua disponible, muchas veces es mayor que la requerida por las plantas, generando que este excedente de agua no sea absorbido sino se quede en el ambiente, esto generaría que órganos como hojas y raíces se pudran y aumente su mortalidad. Además, en casos extremos el exceso de agua genera que las plantas cierren sus estomas, evitando así la entrada del CO₂ y disminuyendo la fotosíntesis, por lo cual no tendría ni la energía ni los nutrientes suficientes para mantener y producir más hojas, este sería el caso de las especies del páramo de la Virgen (Jiménez, Moreno y Magnitskiy, 2012). Las especies con correlación negativa puede explicarse por disponibilidad de luz, y la lixiviación del suelo (acción por la cual el agua lava el suelo y lo deja sin nutrientes), pues al no tener disponibilidad necesaria de nutrientes las plantas tienden a prolongar la vida de sus hojas y por ende a decrecer su tasa de mortalidad, además como en estas especies se observó que la pluviosidad hace que disminuya el número de hojas producidas, es natural que la mortalidad también decrezca, ya que se observó que es similar el número de hojas que se crean y en número de hojas que mueren (Kikosahua y Lechowicz, 2014 y Reich *et al.*, 2003).

El recambio foliar es la interacción entre la producción y mortalidad de las hojas, además de estar relacionado negativamente con el tiempo de vida de una hoja. Por lo tanto, el valor de recambio dependerá de si la planta esta en crecimiento o muriendo, pues si la planta esta en crecimiento tenderá a tener mayormente un recambio positivo, es decir habrá mayor producción que mortalidad de hojas, mientras que si la planta esta por morir, esto se revertirá, y será mayormente el recambio un valor negativo (Kikosahua y Lechowicz, 2014). Lo mencionado explicaría la interacción entre las tasas de productividad y mortalidad y el recambio, y explicaría la razón por la que en el estudio se obtuvo tasas positivas y tasas negativas. Körner, 2012 menciona que el recambio foliar está controlado primordialmente por la tasa de producción de la hoja. Esto concordaría con lo observado en este estudio, pues el recambio varió mensualmente por los factores que afectan a la producción, y esta producción afectó a la tasa de mortalidad mensual de la planta, ya que se observó que los

picos de producción eran seguidos por el de mortalidad, y la proporción de mortalidad era muy similar a la de producción, salvo en individuos que sufrieron mucha herbivoría.

7. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Este estudio constituye un primer paso en el levantamiento de información importante sobre la fenología foliar de seis especies de plantas en dos páramos del Ecuador, en el cual se ha constatado que las especies poseen picos altos de producción y de mortalidad de hojas, los mismos que suelen ser consecutivos. Adicionalmente, se constató que incluso poblaciones de las mismas especies pero ubicadas en distintas localidades, se comportan de forma similar pero no igual, pues tienen distintas tasas de mortalidad y producción, pero el recambio foliar y longevidad de las hojas son semejantes, generando que el número total de hojas sea constante en la especie, sin importar las condiciones externas a las cuales están sujetas. Además, se concluye que los factores ambientales como la precipitación y la temperatura no se los puede correlacionar por sí solos, pues en especies tropicales los factores ambientales afectan este tipo de rasgos funcionales de manera secundaria, ya que la fisiología juega un rol más importante o esencial que los factores mencionados.

Como recomendaciones para estudios futuros en relación a la toma de datos, se debería utilizar datos climatológicos de radiación solar, humedad del suelo, calidad y cantidad de nutrientes en el suelo, mediciones microclimáticas, o en su efecto estaciones climatológicas más cercanas a las especies estudiadas, pues mientras más lejos este el medidor climático de la muestra de estudio, menos se acerca a la realidad de la zona de la muestra de estudio, por lo que la correlación será menos precisa. En relación a las mediciones, se recomienda en especies arbustivas como *V. microphylla* muestrear mínimo 5 ramas para el conteo, para poder así tener más cobertura de datos del individuo.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguirre, Z. (2015). Fenología de especies forestales nativas en el jardín botánico el Padmi, Zamora Chinchipe, Ecuador. CEDAMAZ. 5(1).
- Balslev, H. y Luteyn, J. (1991). Páramo: An Andean Ecosystem Under Human Influence. Academic Express. San Diego-California: USA.
- Bio-Web. (2019). *Cerastium floccosum*. Página web. Recopilado de : <https://bioweb.bio/portal/cerastium%20floccosum>. Consultado el 22 de octubre del 2019.
- Cárdenas. M. (2015). Evaluación de la calidad de suelos del páramo (Trabajo de pregrado). Universidad Politécnica Salesiana. Quito-Ecuador.
- Castañeda, D. (2015). La incidencia de la pobreza en el deterioro de paisajes altoandinos: un análisis comparativo entre los poblados de Oyacachi y Papallacta en el Parque Nacional Cayambe-Coca (Trabajo de pregrado). PDF en línea. Quito-Ecuador. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Recuperado de: http://repositorio.puce.edu.ec/bitstream/handle/22000/8612/Incidencia_Pobreza_en_Deterioro_Paisajes_Altoandinos_Oyacachi_Papallacta.pdf?sequence=1&isAllowed=y. Consultado el: 27 de octubre del 2020.
- Cuesta, F., Salgado, S., Baéz, S., Medina-Torres, B. y Josse, C., (2013). Herbazal inundable del Páramo. En Galeas, R., Guevara, J., Medina-Torres, B., Chinchero, M. y Herrera, X. (Eds.). Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental (pp. 143–145; 149-151). Publicación de: Secretaría de Patrimonio Natural: Proyecto Mapa de Vegetación. Ministerio del Ambiente del Ecuador. Quito-Ecuador.
- Cuesta, F., Merino-Viteri, A., Muriel, P., Baquero, F., Freile, J., Torres, O. y Peralvo M. (2015). Escenarios de impacto del cambio climático sobre la biodiversidad en el Ecuador continental y sus implicaciones en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas. MAE. Quito: Ecuador. p. 21.
- Dale, J. y Milthorpe, F. (1981). The Growth and Functioning of Leaves. Recuperado de: <https://books.google.com.ec/books?id=xCE9AAAAIAAJ&pg=PA489&dq=leaf+function&hl=es-419&sa=X&ved=0ahUKEwjNkfmqm67iAhVQpFkKHdr2CL8Q6AEIWTAG#v=onepage&q&f=false>. Consultado el: 02 de noviembre del 2020.
- Denny, E., Gertz, K., Miller-Rushin, A., Tierny, G., Crimmins, T., Enquist, C., Guertin, P., Rosemartin A. y Schwartz, M. (2014). Standardized phenology monitoring methods to track plant and animal activity for science and resource management applications. International Journal of Biometeorology. 58. pp. 591–601.

- Diemer, M. (1998). Life span and dynamics of leaves of herbaceous perennials in high-elevation environments: 'news from the elephant's leg'. *Functional Ecology*. 12. pp. 413–425.
- Duchicela, S. (2011). Estudio sobre crecimiento radial, intercambio y descomposición foliar de tres especies de *Polylepis* (Rosaceae) en dos localidades de los Andes ecuatorianos (Trabajo de pregrado). PDF en línea. Quito-Ecuador. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. recuperado de: <http://repositorio.puce.edu.ec/handle/22000/3286>
- Eriksen, B. (1989). Valerianaceae. En: Harling, G. y Andersson, L. (Eds). *Flora of Ecuador* vol 34 (p. 26,30,54). Göteborg, Stockholm y Quito: University of Gothenburg, Riksmuseum, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Fernández, J. y Körner, C. (2013). Leaf turnover and herbivory in the tall tussock grass *Festuca orthophylla* in the Andean Altiplano. *Alp Botany Journal*. 123. pp. 13–20.
- Flantua, S. G. A., O'Dea, A., Onstein, R. E., Giraldo, C., & Hooghiemstra, H. (2019). The flickering connectivity system of the north Andean páramos. *Journal of biogeography*, 41, 1227.
- FONAG. (2019). Consultas. Página web. Disponible en: <http://sedc.fonag.org.ec/reportes/consultas/M>. Consultado el 11 de noviembre del 2019.
- GAD municipal del cantón Quijos. (2014). Áreas Protegidas. Página web. Disponible en: <http://canton.quijos.gob.ec/areas-protegidas/>. Consultado el: 25 de mayo del 2019.
- Greenberg, A. y Donoghue, M. (2011). Molecular systematics and character evolution in Caryophyllaceae. *Taxon journal*. 60. Pp. 1637–1652
- Hedberg, O. (1964). Features of Afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeographica Suecica* 49. 1–144.
- Hernández, R. y Fernández. C. (1998). *Metodología de la investigación*. Libro. McGraw-Hill. Mexico D.F. Mexico.
- Herzog, S., Martínez, R. y Jørgensen, P. (2011). Climate change and biodiversity in the tropical Andes. Libro. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE). p. 348.
- Hofstede, R., Calles J., López, V., Polanco, R., Torres, F., Ulloa, J., Vázquez, A. y Carrera, M. (2014). Los Páramos Andinos ¿Qué sabemos? Estado de conocimiento sobre el impacto del cambio climático en el ecosistema páramo. UICN, Quito, Ecuador. pp. 28–30.
- Jiménez, J., Moreno, L. y Magnitskiy, S. (2012). Respuesta de las plantas a estrés por inundación. *Revista colombiana de ciencias histológicas*. 6. pp. 96–109.

- Judd, W., Campbell, C., Kellogg, E., Stevens, P. y Donoghue, M. (2016). *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*. 4ta edición. Sunderland. Massachusetts: USA. pp. 446, 499, 532.
- Kerr, M.S. (2004). *A Phylogenetic and Biogeographic analysis of Sanguisorbea (Rosaceae), with emphasis on the Pleistocene radiation of the high Andean genus *Polylepis**. Ph.D. Thesis. Faculty of the Graduate School of the University of Maryland.
- Kikuzawa, K. y Umeki, K. (1996). Effect of Canopy Structure on Degree of Asymmetry of Competition in Two Forest Stands in Northern Japan. *Annals of Botany*. 77, pp. 565–571.
- Kikuzawa, K. y Lechowicz, M. (2014). *Ecology of leaf longevity*. Springer. Londres. Reino Unido.
- Körner, C. (2003). Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*. 91. Pp. 4–17
- Körner, C. (2004). *Alpine plant life*. Libro. Springer. Londres. Reino Unido. Cap. 8, pp.111–116.
- Körner, C. y Basler, D. (2010). Phenology Under Global Warming. *Science*. 327, 1461–1462.
- Körner, C. (2012). *Alpines treelines, functional ecology of the global high elevation tree limits*. 1ra edición. Springer. London. England. pp. 70.
- Lan, F., Liu, X. y Kai, W. (2016). Leaf lifespan is positively correlated with periods of leaf production and reproduction in 49 herb and shrub species. *Ecology and Evolution*. 6. pp. 3822–3831
- León-Yáñez, S. (2011). Endemismo en los páramos. En León-Yáñez, S., Valencia, R., Pitman, N., Endara, L., Ulloa, C. y Navarrete, H. (Eds.). *Libro Rojo de Plantas Endémicas del Ecuador* (pp. 34–38). 2da edición. Publicaciones del Herbario QCA. Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Llambí, L., Soto, A., Celleri, R., Bert De Bievre, B., Ochoa, B. y Borja P. (2012). *Ecología, hidrología y suelos de páramos*. CONDESAN. Quito-Ecuador.
- Loubry, D. (1994). La phénologie des arbres caducifoliés en forêt guyanaise (50 de latitude nord): illustration d'un déterminisme a composantes endogene et exogene. *Canadian Journal of Botany* 72.1843–1857.
- MAE. (2007). *Áreas protegidas: Reserva Ecológica Antisana*. Ministerio del Ambiente del Ecuador. Quito, Ecuador.
- Macbride, J. y Dalhgren, B. (1937). *Flora of Perú*. Libro en línea. 1ra edición. Field Museum. Chicago-Illinoiz, U.S.A. Recuperado de:

- <https://www.biodiversitylibrary.org/item/19766#page/9/mode/1up> Consultado el: 02 de noviembre del 2020.
- Martínez, S. (2017). Fenología Agrícola Teoría Climatología y Fenología Agrícola. Facultad de Ciencias Ambientales-Universidad Nacional de la Plata. Buenos Aires: Argentina.
- Martínez-Garza, C. y Howe, H. (2010). Características Foliare y Tasas Vitales de Árboles Sucesionales Tardíos de un Bosque Topical Perennifolio. Boletín Socio Botánico. 56. 1–10.
- Mehltreter, K. & Sharpe, J. M. (2013). Causes and consequences of the variability of leaf lifespan of ferns. *Fern Gazette* 19. pp. 193–202.
- Mena, P. y Hofstede, R. (2006). Los páramos ecuatorianos. Botánica económica de los Andes centrales. Universidad de San Andrés. La Paz-Bolivia.
- Mena, P., Medina, G. y Hofstede, R. (2001). Los páramos del Ecuador. Particularidades, Problemas y Perspectivas. 1ra edición. Aby Yala. Quito-Ecuador.
- Mendiburu, F. (2009). Una herramienta de análisis estadístico para la investigación agrícola Agricolae. Tesis. Universidad Nacional de Ingeniería (UNI-PERU). Paquete de R
- Mondragón, A. (2014). Uso de la correlación de Spearman en un estudio de intervención en fisioterapia. Libro. Iberoamericana. Universidad CES. Medellín-Colombia.
- Mollerato, P., Camargo, M, y Gressler, E. (2013). A Review of Plant Phenology in South and Central America. En Schwartz, M. 2013. Phenology: An Integrative Environmental Science. 2da edición. Springer. New York- USA. Pp, 91–113.
- Muellner-Riehl, A. N., Shnitzler, J., Kissling, W. D., Mosbrugger, V., Rijdsdijk, K. F., Seijmonsbergen, A. C., Versteegh, H., & Favre, A. (2019). Origins of global mountain plant biodiversity: Testing the “mountain-geobiodiversity hypothesis”. *Journal of biogeography*, 19. pp.75.
- Ochoa, S., Pérez, I. y H.J. de Hong, B. (2007). Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México. *Biología Tropical*. 56. pp. 657–673. Recuperado de: https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442008000200020. Consultado el: 02 de noviembre del 2020.
- Pérez, D., Guevara, M. y Bone, D. (2006). Temporal variation of biomass and productivity of *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) in Venezuela, Southern Caribbean. *Biología Tropical*. 56. pp. 329–339. Recuperado de: https://www.researchgate.net/publication/5356674_Temporal_variation_of_biomass_and_productivity_of_Thalassia_testudinum_Hydrocharitaceae_in_Venezuela_Southern_Caribbean. Consultado el: 02 de noviembre del 2020.

- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M., Cornwell, W., Craine, J., Gurvich, D., Urcelay, C., Veneklaas, E., Reich, P., Poorter, L., Wright, I., Ray, P., Enrico, L., Pausas, L., Vos A., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, G., Thompson, K., Morgan, H., ter Steege, H., van der Heijden, A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M., Conti, G., Staver, A., Aquino S. y Cornelissen, J. (2016). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*. 61. pp.167–174
- Perrigo, A., Hoorn, C., & Antonelli, A. (2020). Why mountains matter for biodiversity. *Journal of Biogeography*, 47, pp. 315–325.
- Reich, P.B., Walters, M.B. y Ellsworth, D.S. (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62. 365–392.
- Reich, P. (1995). Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. *Canadian Journal of Botany*. 73. pp. 164–174.
- Reich, P., Wright, J., Cavender, J., Craine, J., Oleksyn., J., Wetsoby, M y Walters, M. (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *Plant science*. 164. 143–164.
- Reich, P., Uhl, C., Walters, M., Prugh, L. y Ellsworth, D. (2004). Leaf demography and phenology in amazonian rain forest: a census of 40 000 leaves of 23 tree species. *Ecological Monographs*. 74. pp. 3–23.
- Romoleroux, K., Cárate, D., Erler, R. y Navarrete, H. (2016). Plantas Vasculares de los Bosques de *Polylepis* en los páramos de Oyacachi. 1ra edición. Centro de publicaciones de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito-Ecuador. Pp. 148–152.
- Salgado, S., Cuesta, F., Báez, S., Medina-Torres, B., Josse, C. y Romoleroux, K. (2013). Herbazal del Páramo. En Galeas, R., Guevara, J., Medina-Torres, B., Chinchero, M. y Herrera, X. (Eds.). (2011). Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental (pp. 139–141). Publicación de: Secretaría de Patrimonio Natural: Proyecto Mapa de Vegetación. Ministerio del Ambiente del Ecuador. Quito-Ecuador.
- Sánchez, A, Rey-Sánchez, C., Posada, J. y Smith, W. (2018). Interplay of seasonal sunlight, air and leaf temperature in two alpine páramo species, Colombian Andes. *Agricultural and Forest Meteorology*. 253. pp. 38–40.
- Santiago, F. y Mulkey, S. (2005). Leaf productivity along a precipitation gradient in lowland Panama: patterns from leaf to ecosystem. *Trees-Springer*. 19. pp.349–356.
- Schlapfer, B. y Ryser P. (1996). Leaf and root turnover of three ecologically contrasting grass species in relation to their performance along a productivity gradient. *Okios*.75. pp.398–406.

- Sklenář, P., Kucerová, A., Macek, P. y Mackova, J. (2010). Does plant height determine the freezing resistance in the páramo plants?. *Austral Ecology Journal*. 35. pp. 929–934.
- Suarez, N. (2010). Leaf lifetime photosynthetic rate and leaf demography in whole plants of *Ipomoea pes-caprae* growing with a low supply of calcium, a ‘non-mobile’ nutrient. *Journal of Experimental Botany*. 61. pp. 843–855.
- Suresh, H., Dattaraja, H. y Sukurmar, R. (2010). Relationship between annual rainfall and tree mortality in a tropical dry forest: Results of a 19-year study at Mudumalai, southern India. *Forest Ecology and Management*. 259. pp. 762–769.
- Struwe, L. (2014). *Classification and Evolution of the Family Gentianaceae*. 1ra edición. Springer-Verlag. Berlín. Alemania. pp. 13.
- Tena, N. (2017). *Composición florística y diversidad de la ladera norte en el sector arista del Illiniza sur, Reserva ecológica Illinizas (REI), Pichincha – Ecuador (Disertación de pregrado)*. Universidad Central del Ecuador. Quito: Ecuador.
- Tropicos.org. (2019). *Cerstium floccosum*:distribución. Página web. Disponible en: <http://www.tropicos.org/Name/6300620?projectid=2>. Consultado el: 22 de octubre del 2019
- Vilchez, B., Chazdon, R. y Redondo, A. (2004). Fenología reproductiva de cinco especies forestales del Bosque Secundario Tropical. *Forestal*. 1. pp. 1–10. Recopilado de: <http://revistas.tec.ac.cr/index.php/kuru/article/view/568>.
- Williams-Linera, G. y Meave, J. (2002). *Ecología y conservación de bosques neotropicales: Patrones Fenológicos*. 1ra edición. Libro Universitario Regional. pp. 407–431. Recopilado de : https://www.researchgate.net/profile/Jorge_Meave/publication/281348224_Patrones_fenologicos/links/55ed3cff08ae21d099c74924.pdf.
- Wu, J., Albert, L., López, A., Restrepo-Coupe, N., Hayek, M., Wiedeman, K., Guan, K., Stark, S., Christoffence, B., Prhaska, N., Tavares, J., Marostica, S., Kobayashi, H., Ferreira, M., Campos, K., Da Silva, R., Brando, P., Dye, D., Huxman, T., Huete, A., Nelson, B. y Saleska, S. (2016). Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. *Science*. 351. pp 972–976.
- Zhang, X., Friedl, M. A., Schaaf, C. B., Strahler, A. H., Hodges, J. C. F., Gao, F., Reed, B. y Huete, A. (2003). Monitoring vegetation phenology using MODIS. *Remote Sensing of Environment*, 84. pp. 471–475.

9. Anexos

Anexo 1. Lista de especies estudiadas con localidad, coordenadas geográficas, vegetación asociada y ecosistema.

Localidad	Familia	Especies	Hábito	Coordenadas	Altitud msnm.	Ecosistema	Vegetación asociada
Antisana	Caprifoliaceae	<i>Valeriana microphylla</i>	Arbusto erecto	S 00°29.304' W 078°11.832	4.267	Herbazal de páramo.	<i>Valeriana microphylla</i> , <i>Hypochoeris</i> spp., <i>Werneria nubigena</i> Kunth, <i>Diplostephyum</i> spp., <i>Calamagrostis</i> y <i>Agrostis</i> .
	Caprifoliaceae	<i>Valeriana rigida</i>	Roseta acaulescente	S 00°28.561' W 078°10.422'	4.462	Herbazal húmedo	<i>Xenophyllum rigidum</i> (Kunth) V.A. Funk, <i>Chuquiraga jussieui</i> J.F. Gmel., <i>Baccharis caespitosa</i> (Ruiz & Pav.) Pers. y <i>Astragalus geminiflorus</i> Bonpl.
	Caryophyllaceae	<i>Cerastium floccosum</i>	Hierba rastrera	S 00°28.536' W 078°09.869'	4.653	subnival de páramo.	
	Gentianaceae	<i>Gentianella foliosa</i>	Hierba erecta	S 00°28.836' W 078°10.095'	4.532		
La Virgen	Caprifoliaceae	<i>Valeriana microphylla</i>	Arbusto erecto	S 00°19.803' W 078°11.589'	4.302	Herbazal inundable del páramo.	<i>Sphagnum</i> spp., <i>Campylopus</i> spp., <i>Lophozia laxifolia</i> (Mont.) Grolle, <i>Cortaderia sericantha</i> (Steud.) Hitchc., <i>Distichia muscoides</i> Nees Meyen, <i>Plantago rigida</i> Kunth, <i>Werneria humilis</i> Kunth, <i>W. rigida</i> Kunth.
	Caprifoliaceae	<i>Valeriana adscendens</i>	Roseta	S 00°19.803' W 078°11.589'	4.302		
	Caryophyllaceae	<i>Cerastium floccosum</i>	Hierba rastrera	S 00°19.899' W 078°12.216'	4.064		

Anexo 2. Lista de especies estudiadas con localidad, coordenadas geográficas, vegetación asociada y ecosistema. (Continuación).

Localidad	Familia	Especie	Hábito	Coordenadas	Altitud msnm	Ecosistema	Vegetación asociada
La Virgen	Gentianaceae	<i>Gentianella rapunculoides</i>	Hierba decumbente-postrada	S 00°19.899' W 078°12.216'	4.064	Herbazal inundable del páramo.	<i>Sphagnum</i> spp., <i>Campylopus</i> spp., <i>Lophozia laxifolia</i> (Mont.) Grolle, <i>Cortaderia sericantha</i> (Steud.) Hitchc., <i>Distichia muscoides</i> Nees Meyen, <i>Plantago rigida</i> Kunth, <i>Werneria humilis</i> Kunth, <i>W. rigida</i> Kunth.

Anexo 3. Valores de p de la prueba de Friedman, obtenidos al comparar las tasas de producción, mortalidad y recambio foliar de dos poblaciones de *Valeriana microphylla* y *Cerastium floccosum* en las localidades de Antisana y la Virgen.

Especie	Producción	Mortalidad	Recambio
<i>V. microphylla</i>	6.22 ⁻⁶	1.47 ⁻³	0.34
<i>C. floccosum</i>	1.228 ⁻⁹	0.001	0.78

Anexo 4. Tasas de producción, mortalidad y recambio foliar mensual de cada especie en Antisana y la Virgen.

Localidad	Especie	Tasa	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto
Antisana	<i>V. microphylla</i>	Producción	4,59	3,58	4,84	3,05	3,73	2,87	4,05	2,29	3,24	2,86	3,04	3,75
		Mortalidad	3,87	1,35	2,58	2,95	4,08	3,,17	2,57	2,57	2,32	3,67	4,17	2,54
		Recambio	0,38	1,94	2,45	0,89	0,39	-0,30	1,65	1,59	1,48	0,85	1,17	1,21
	<i>V. rigida</i>	Producción	4,00	5,33	4,62	3,90	3,38	3,17	4,83	3,71	3,12	3,52	2,84	3,80
		Mortalidad	6,32	3,78	4,19	3,20	1,84	2,67	2,35	2,50	3,44	5,,09	5,08	3,72
		Recambio	-2,23	1,61	-1,77	0,43	1,83	0,50	1,25	1,16	-0,32	0,78	2,24	0,08
	<i>C. floccosum</i>	Producción	2,42	3,25	2,09	2,45	2,00	1,42	3,00	2,09	1,25	2,26	2,26	2,83
		Mortalidad	2,08	3,88	1,92	3,08	2,25	1,58	2,17	2,82	1,72	1,74	3,13	2,88
		Recambio	0,33	-0,63	0,08	-0,83	-0,25	-0,17	0,83	0,73	-0,52	0,52	1,00	-0,08
	<i>G. foliosa</i>	Producción	1,92	1,75	1,50	1,52	2,08	0,83	2,25	1,55	2,26	1,,75	1,67	1,76
		Mortalidad	2,83	2,22	1,58	2,22	2,32	1,79	1,58	1,82	1,00	2,54	3,04	2,20
		Recambio	-0,92	-0,48	-0,08	-1,46	-0,61	-0,54	0,67	0,27	1,21	0,79	1,38	-0,44
La Virgen	<i>V. microphylla</i>	Producción	4,61	5,38	6,88	3,17	5,25	4,46	3,52	3,62	5,52	3,50	2,96	3,12
		Mortalidad	11,78	5,53	3,00	1,38	6,04	6,,25	4,57	6,59	2,82	3,00	4,00	3,00
		Recambio	-6,89	-1,08	4,08	1,79	1,33	-2,30	-1,04	3,14	2,45	0,58	1,04	0,12
	<i>V. adscendens</i>	Producción	0,56	1,55	1,20	0,64	0,72	0,88	0,75	0,80	1,84	0,42	0,83	0,92
		Mortalidad	1,68	0,85	0,35	0,88	0,80	0,20	0,25	0,84	1,08	1,21	0,96	0,88
		Recambio	-1,12	0,56	0,80	-0,12	0,04	0,64	0,54	0,04	0,76	0,71	0,04	0,46

Anexo 5. Tasas de producción, mortalidad y recambio foliar mensual de cada especie en Antisana y la Virgen. (Continuación).

Localidad	Especie	Tasa	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto
La Virgen	<i>C. floccosum</i>	Producción	3,67	2,72	4,10	3,05	3,39	3,65	2,72	2,33	3,00	2,26	2,17	2,56
		Mortalidad	3,25	2,00	4,67	2,95	3,82	3,05	3,48	1,83	4,04	2,78	2,71	3,00
		Recambio	0,42	0,75	-0,57	0,67	-0,45	0,68	-0,76	0,50	-1,38	0,52	0,54	-0,44
	<i>G. rapunculoides</i>	Producción	3,38	2,88	4,88	2,22	3,44	3,82	4,21	3,37	4,00	2,36	2,91	3,36
		Mortalidad	4,00	3,37	6,63	3,42	5,86	2,82	1,84	3,70	4,32	3,82	3,30	4,83
		Recambio	-0,63	-1,13	-1,24	-1,00	-3,00	1,00	2,37	0,32	-0,32	1,45	0,52	-1,45

Anexo 6. Valores P de la diferencia temporal de las tasas de producción, mortalidad y recambio foliar de las especies en páramo del Antisana.

Valores de p de la prueba de Friedman entre meses para las especies en el páramo del Antisana

ESPECIE\ TASA	Producción	Mortalidad	Recambio
<i>V. microphylla</i>	0,023	0,78	0,07
<i>C. floccosum</i>	3,45 ⁻⁷	9,30 ⁻⁴	0,015
<i>G. foliosa</i>	0,24	0,50	0,55
<i>V. rigida</i>	3,15 ⁻⁵	0,0012	6,58 ⁻⁴

Anexo 7. Valores P de la diferencia temporal de las tasas de producción, mortalidad y recambio foliar de las especies en el páramo de la Virgen.

Valores de p de la prueba de Friedman entre meses para las especies en el páramo de la Virgen (Guamaní)

ESPECIE	Producción	Mortalidad	Recambio
<i>V. microphylla</i>	1,35 ⁻⁶	0,025 ⁸	0,012
<i>C. floccosum</i>	0,014	6,48 ⁻⁸	0,028
<i>G. rapunculoides</i>	0,16	0,10	0,06
<i>V. adscendens</i>	5,47 ⁻⁴	0,037	6,48 ⁻⁴

Anexo 8. Valores de Rho y Valor P de las de las tasas de producción, mortalidad y recambio foliar de las especies en relación a la temperatura y la pluviosidad en el páramo del Antisana. Además se muestra los valores altos y bajos de intervalo de confianza.

Especie	Factor	Tasa	C.I bajo	Rho	C.I alto	Valor p
<i>V. microphylla</i>	Temperatura	H.nuevas	-0.87	-0.59	-0.03	0.04
		H.muertas	-0.63	-0.09	0.51	0.78
		Recambio	-0.8	-0.43	0.2	0.17
	Pluviosidad	H.nuevas	-0.76	-0.32	0.31	0.31
		H.muertas	-0.15	0.46	0.82	0.13
		Recambio	-0.8	-0.42	0.2	0.17
<i>V. rigida</i>	Temperatura	H.nuevas	-0.78	-0.38	0.25	0.23
		H.muertas	-0.91	-0.71	-0.24	0.01
		Recambio	0.28	0.73	0.92	0.01
	Pluviosidad	H.nuevas	-0.91	-0.69	-0.2	0.01
		H.muertas	-0.38	0.25	0.72	0.43
		Recambio	-0.84	-0.52	0.07	0.08
<i>G. foliosa</i>	Temperatura	H.nuevas	-0.17	0.45	0.81	0.14
		H.muertas	-0.89	-0.64	-0.1	0.03
		Recambio	-0.07	0.52	0.84	0.08
	Pluviosidad	H.nuevas	-0.29	0.34	0.77	0.27
		H.muertas	-0.74	0.3	0.33	0.35
		Recambio	-0.72	-0.26	0.7	0.42
<i>C. floccosum</i>	Temperatura	H.nuevas	-0.81	-0.45	0.17	0.15
		H.muertas	-0.82	-0.45	0.16	0.14
		Recambio	-0.4	0.23	0.71	0.47
	Pluviosidad	H.nuevas	-0.8	-0.42	0.2	0.17
		H.muertas	-0.74	-0.29	0.34	0.37
		Recambio	-0.75	-0.31	0.32	0.32

Anexo 9. Valores de Rho y Valor P de las tasas de producción, mortalidad y recambio foliar de las especies en relación a la temperatura y la pluviosidad en el páramo de la Virgen. Además se muestra los valores altos y bajos de intervalo de confianza.

Especie	Factor	Tasa	I.C bajo	Rho	I.C alto	Valor p
<i>V.microphylla</i>	Temperatura	H.nuevas	0.05	0.61	0.88	0.04
		H.muertas	-0.83	-0.49	0.11	0.1
		Recambio	-0.17	0.45	0.81	0.14
	Pluviosidad	H.nuevas	-0.85	-0.55	0.04	0.07
		H.muertas	-0.86	-0.46	0.15	0.13
		Recambio	-0.85	-0.55	0.04	0.07
<i>V.adscendens</i>	Temperatura	H.nuevas	-0.33	0.3	0.75	0.34
		H.muertas	-0.91	-0.69	-0.19	0.01
		Recambio	-0.06	0.53	0.85	0.06
	Pluviosidad	H.nuevas	-0.73	-0.27	0.36	0.4
		H.muertas	0.15	0.67	0.9	0.02
		Recambio	-0.78	-0.38	0.25	0.23
<i>G.rapunculoides</i>	Temperatura	H.nuevas	0.02	0.59	0.87	0.4
		H.muertas	-0.67	-0.16	0.46	0.62
		Recambio	-0.21	0.41	0.8	0.18
	Pluviosidad	H.nuevas	-0.79	-0.41	0.22	0.19
		H.muertas	-0.71	-0.23	0.4	0.47
		Recambio	-0.74	-0.28	0.35	0.37
<i>C.floccosum</i>	Temperatura	H.nuevas	-0.78	-0.37	0.26	0.24
		H.muertas	-0.41	0.21	0.7	0.51
		Recambio	-0.74	-0.29	0.34	0.37
	Pluviosidad	H.nuevas	-0.8	-0.41	0.21	0.19
		H.muertas	-0.74	-0.29	0.34	0.37
		Recambio	-0.43	0.2	0.69	0.54

Anexo 10. Valores máximos, mínimos, promedio anual de la temperatura (T°) y precipitación (P) en las localidades de La Virgen y Antisana. Período comprendido desde el 1 de septiembre del 2018 hasta el 31 de agosto del 2019.

	ANTISANA	LA VIRGEN
T	4.97 °C	4.30 °C
T MAX	21.53 °C	14.5 °C
T MIN	-5.96 °C	-2.12 °C
P	214.40 mm	281.10 mm
P MAX	32.6 mm	38.2 mm
P MIN	0 mm	0 mm
P	1268.40 mm	1599.4 mm