

Evaluación de tasas de crecimiento de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. en tres elevaciones en el Parque Nacional Natural Chingaza

Sergio Andrés Venegas Carrillo

PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA

FACULTAD DE CIENCIAS

CARRERA DE BIOLOGIA

Bogotá

2011

Evaluación de tasas de crecimiento de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. en tres elevaciones en el Parque Nacional Natural Chingaza

Sergio Andrés Venegas Carrillo

Ingrid Schuler, Ph.D.

Decano Académico

Facultad de Ciencias

Andrea Forero

Director Carrera de Biología

Pontificia Universidad Javeriana

Evaluación de tasas de crecimiento de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. en tres elevaciones en el Parque Nacional Natural Chingaza

Sergio Andrés Venegas Carrillo

Jorge Hernán Jácome Reyes Ph.D.

Director

Néstor García

Jurado

NOTA DE ADVERTENCIA

Artículo 23 de la Resolución No 13 de Julio de 1946

“La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus tesis de grado. Solo velará porque no se publique nada contrario al dogma y a la moral católica y porque los trabajos de grado no contengan ataques personales contra persona alguna, antes bien sea vea en ellas el anhelo de buscar la Verdad y la Justicia”

TABLA DE CONTENIDO

	Página
RESUMEN	7
1. INTRODUCCION	7
2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	8
3. MARCO TEORICO	10
3.1 Nicho	10
3.2 Gradiente ambiental	10
3.2.1 Límites de distribución	12
3.2.1.1 Temperatura como factor limitante	12
3.2.1.2 Crecimiento vegetal	13
3.2.1.2.1 Producción primaria neta	13
3.3 <i>Espeletia grandiflora</i> Humb. & Bonpl.	13
4. OBJETIVOS	14
4. 1 General	14
4.2 Específicos	14
5. METODOLOGIA	14
5.1 Área de estudio	14
5.2 Caracterizar individuos de <i>Espeletia grandiflora</i> Humb. & Bonpl. respecto a su clase de tamaño en tres elevaciones diferentes.	15
5.3 Caracterizar las tasas de crecimiento de individuos de 5 clases de tamaño a tres elevaciones diferentes.	15
5.4 Relacionar las diferentes tasas de crecimiento con las tres elevaciones y las clases de tamaño	16

6. RESULTADOS	17
6.1 Caracterizar las tasas de crecimiento de individuos de 5 clases de tamaño a tres elevaciones diferentes.	17
6.1.1 Número de hojas (No. Hojas)	17
6.1.2 Altura total (AT), altura del fuste (AF) y altura a la base de la hoja (AH).	20
7. DISCUSION	22
8. BIBLIOGRAFIA	25

RESUMEN

Se evaluó la variación de tasas de crecimiento y producción de biomasa en individuos de 5 clases de tamaño de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. en tres elevaciones (3477, 3551 y 3688 m) en el Parque Nacional Natural Chingaza durante los meses de Agosto a Octubre de 2011. Para estimar las tasas de crecimiento se seleccionaron 5 individuos de cada clase de tamaño en cada elevación y se tomaron las siguientes medidas: altura total (AT), altura del fuste (AF), altura de la estaca (AE), altura a la base de una hoja marcada (AH) y número de hojas (No. Hojas). Debido a dificultades en el registro de las variables morfométricas, el análisis se basó principalmente en los registros del número de hojas, los cuales mostraron que la producción fue mayor en individuos con mayor altura total (clases 4 y 5), indicando que estos se encuentran mejor adaptados a las condiciones ambientales. Así mismo, se encontró una tendencia de disminución en la producción de hojas hacia zonas más altas presentando mayor producción a 3477 m; lo cual, debido al rango altitudinal utilizado, no puede ser generalizado como patrón de variación para la especie. De acuerdo a lo anterior, se requiere la realización de estudios a largo plazo abarcando un rango de distribución más amplio para estimar las tasas de crecimiento y producción de biomasa e identificar patrones asociados al nicho real de la especie.

1. INTRODUCCIÓN

El cambio climático global trae como consecuencia la variación en los patrones climáticos incluyendo eventos meteorológicos extremos como anomalías en la precipitación y grandes modificaciones y fluctuaciones en las temperaturas, generando fuertes impactos sobre los ecosistemas y su sostenibilidad. En Colombia, los páramos son considerados ecosistemas fundamentales para el desarrollo de las poblaciones ya que gracias a sus condiciones particulares brindan diferentes servicios ecosistémicos a las comunidades rurales y urbanas siendo el más importante la captura y regulación hídrica debido a su capacidad por retener grandes volúmenes de agua y controlar su flujo a través de cuencas hidrográficas. Sin embargo, y a pesar de su importancia social y ambiental, han sido objeto de diferentes perturbaciones como pastoreo, quemas y agricultura, y sumado a las condiciones de cambio climático se piensa que estos ecosistemas y sus especies asociadas recibirán un gran impacto, llegando a la extinción de numerosas especies. Dentro de estas, los frailejones y particularmente *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. debido a que es una especie endémica

de la cordillera Oriental, se consideran claves para los ecosistemas de páramo debido a su importancia a nivel de estructura de la vegetación y por sus aportes a los servicios ecosistémicos en particular a la regulación hídrica; por esta razón se hace evidente la necesidad de realizar estudios que involucren la influencia de variables ambientales sobre las poblaciones y los individuos. De acuerdo a lo anterior, el presente estudio tiene como propósito evaluar las tasas de crecimiento de individuos de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. en tres elevaciones en el Parque Nacional Natural Chingaza.

2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Los gradientes espaciales presentan dos límites entre los que se encuentran inmersas las especies. Estos límites son de diferente naturaleza, así, hacia un extremo las condiciones abióticas son más favorables que en el otro extremo (Dobzhanky 1950, MacArthur 1972). Esta naturaleza diferencial de los extremos de los gradientes determina una dinámica particular en las poblaciones debido a que en uno de los límites de distribución los organismos están determinados por factores bióticos como competencia, herbivoría, presencia de patógenos, entre otros, mientras que en otro extremo por variables abióticas como temperatura y humedad (Jácome 2005).

A lo largo de gradientes ambientales el lugar o espacio ecológico que ocupa una especie se denomina nicho (Hutchinson 1957). Los límites de estos nichos, que en el espacio real corresponderían a los extremos de los rangos de distribución se ha establecido que presentan una dinámica particular dependiendo de la naturaleza de los factores que los determinen, como se mencionó anteriormente. Esta dinámica particular está afectada por el desempeño de la especie y su efecto a nivel poblacional

Un ejemplo de esta dinámica particular se puede observar a lo largo del gradiente altitudinal, así, se presenta el límite inferior en donde las condiciones abióticas son favorables lo que conlleva a que la presión ejercida por factores bióticos sea alta; por otro lado, hacia el límite superior, el estrés es causado por condiciones abióticas desfavorables, lo anterior indica que a lo largo de cualquier gradiente ecológico, una especie será más abundante donde las condiciones permitan la máxima supervivencia y reproducción y será progresivamente menos abundante lejos de este punto hasta que se alcance un límite geográfico (Castilla *et al.* 2011) creando una tendencia en las especies a ocupar espacios intermedios en donde el estrés por factores bióticos y abióticos es moderado (Calero & Baruch 1986).

Para las especies presentes a lo largo de gradientes altitudinales de ecosistemas tropicales de montaña, se ha registrado que la producción primaria neta calculada como la diferencia entre fotosíntesis y respiración, disminuye conforme aumenta la elevación debido en parte al estrés generado por las bajas temperaturas y con ello las bajas tasas fotosintéticas (Soethe *et al.* 2008); sumado a lo anterior se encuentra la limitación de nutrientes presentes en el suelo y la baja capacidad de adquisición de nutrientes por parte de las raíces lo cual comprende la explotación espacial del suelo y la toma de nutrientes (Soethe *et al.* 2008). Cavelier *et al.* (1992) en un estudio realizado en frailejones encontraron que el estrés causado por las condiciones ambientales presentes a altas elevaciones afectan negativamente la producción de biomasa y con ello las tasas de crecimiento.

Esta tasa diferencial de crecimiento o al menos las condiciones contrastantes entre límite del rango de distribución inferior y el superior han sido propuestos por diferentes autores como condicionantes de la estructura poblacional de especies de plantas páramo a diferentes elevaciones (Sanchez 2004, Benavides *et al.* 2007). Así en estudios realizados por Baruch & Smith (1979) y Smith (1980) indican que el gradiente altitudinal condiciona la estructura poblacional de especies de páramo como las espeletias, observándose efectos sobre las tasas de crecimiento.

En un estudio reciente llevado a cabo por Fagua & Gonzales (2006) se plantea que para *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. el crecimiento disminuye a medida que aumenta la edad del individuo debido principalmente a cambios en la asignación de recursos, ya que en plántulas y plantas jóvenes, los nutrientes tomados se usan exclusivamente para crecimiento vegetativo, mientras que en adultos, estos mismos nutrientes serán utilizados para la formación de estructuras reproductivas. Este crecimiento y producción de estructuras además de estar condicionados por el tamaño o edad de los individuos, también se encuentran limitados por las condiciones ambientales a las cuales se encuentran expuestos, generando un gradiente de variación.

El propósito de la presente investigación es evaluar las tasas de crecimiento de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. y su variación respecto a tres alturas diferentes, teniendo en cuenta que la producción de biomasa se puede evidenciar tanto en la elongación del tallo como en la producción de nuevas hojas; adicionalmente se pretende caracterizar la tasa de crecimiento de acuerdo a categorías de tamaño.

3. MARCO TEORICO

3.1 Nicho

Gaston (2009), plantea la inexistencia de especies verdaderamente cosmopolitas en su distribución, por el contrario, la mayoría de estas se encuentran limitadas en pequeñas zonas; de allí que la ubicación de los límites presentes en estas zonas pueden llegar a ser muy persistentes a lo largo del tiempo o también presentar cambios constantes, lo cual indica que dentro de los rangos de distribución de especies se encuentren principalmente áreas en donde potencialmente las especies pueden encontrarse o nichos fundamentales y áreas en donde se encuentran las especies o también llamadas nichos reales.

El nicho fundamental o nicho ecológico de una especie (teóricamente) corresponde al hipervolumen formado por n-dimensiones que corresponden a todas las variables o factores ecológicos ($X_1 \dots X_n$), tanto bióticos como abióticos, que se encuentran relacionados con una especie y que permiten su existencia indefinida (Hutchinson 1957). De acuerdo a este modelo planteado, todos los puntos o variables dentro de cada nicho implican la misma probabilidad de persistencia de la especie; mientras que puntos fuera de este indican que la probabilidad de supervivencia es igual a cero, creando dentro del mismo una zona en la cual las condiciones son óptimas haciéndose cada vez más estresantes hacia los bordes (Hutchinson 1957). Por otro lado, el nicho real hace referencia a un subconjunto mucho más pequeño que el nicho fundamental que agrupa los diferentes factores bióticos y abióticos que determinan las tasas positivas de incremento de las especies (Gilman *et al.* 2010); este hipervolumen o espacio multidimensional se puede entender como aquel en donde está realmente presente una especie. (McGill *et al.* 2006)

En términos prácticos, el nicho real se puede interpretar como la suma de los recursos que potencialmente pueden ser aprovechados por una especie dadas las limitantes ecosistémicas; por su parte, el nicho real se entiende como el desempeño fisiológico o aprovechamiento de los recursos teniendo en cuenta las interacciones bióticas presentes a lo largo de gradientes ambientales (Guisan & Zimmermann 2000; Malanson 1997).

3.2 Gradiente Ambiental

El gradiente ambiental implica una razón de variación gradual bien sea en pasos discretos o en pequeños incrementos continuos espaciales o temporales de una magnitud, bien sea un

recurso esencial (luz, agua, etc.) o una condición ambiental (temperatura, pH, elevación, etc.) entre dos o más puntos (Lusk *et al.* 2008); de igual manera, es planteado como las diferencias espaciales, funcionales o temporales de estructuras o unidades tanto energéticas como materiales en sistemas o subsistemas ecológicos (Müller 1998); para ello, Austin & Smith (1989) reconocen tres tipos de gradientes ambientales:

1. Gradientes directos son aquellos que tienen un impacto fisiológico directo sobre el crecimiento, pero no son consumidos; ejemplos claros de estos, son la temperatura del aire y el pH del suelo.
2. Gradientes de recurso, en donde la demanda variante es consumida por plantas en orden de crecimiento; para organismos autótrofos hay un número limitado de este tipo de recursos, dentro de los que se encuentran: luz, agua, CO₂, O₂, entre otros.
3. Gradientes ambientales indirectos o gradientes complejos, son aquellos que tienen efectos colaterales sobre el crecimiento de las plantas repercutiendo directamente sobre factores directos; un ejemplo de este tipo de gradiente es la altitud, la cual actúa a través de variables como la temperatura y la humedad. Las relaciones basadas en este tipo de gradientes no pueden ser extrapoladas a otros sitios diferentes de donde fueron tomadas las medidas.

De igual manera, Austin (2002), plantea la existencia de predictores (gradientes) que pueden ser de naturaleza proximal o distal de acuerdo a la posición de este en la cadena de procesos que ligan al predictor con el impacto que genera sobre la planta; así, los gradientes de recurso y directos, pueden estar catalogados como predictores proximales debido a que su acción determina la respuesta de la planta frente a diferentes situaciones, mientras que los gradientes indirectos actúan como predictores distales ya que no ejercen influencia directa sobre la respuesta de las plantas.

El gradiente altitudinal y por ende la elevación, es un claro ejemplo de predictor distal, e implica la disminución de la temperatura al aumentar la altitud, fenómeno conocido como gradiente adiabático, el cual expresa la disminución de 1°C (para aire seco) o 0,5°C (para aire húmedo) por cada 100 m de elevación (Hopkins & Hüner 2004). La temperatura por su parte ejemplifica un predictor proximal debido a su influencia directa sobre los organismos; por esta razón también es considerada como un factor o condición que limita la distribución de las especies (Krebs 1985).

3.2.1 Límites de distribución

Un límite a nivel biológico representa una condición que restringe el desarrollo de un individuo y que determina la dinámica particular de las poblaciones, siendo esta condición de diferente naturaleza, se pueden encontrar límites dados por factores bióticos y abióticos, factores intrínsecos y extrínsecos, factores distales y proximales, fisiológicos y ecológicos, entre otros (Gaston 2009) por lo tanto, estos límites de distribución hacen referencia a las condiciones presentes hacia los extremos de los nichos, las cuales determinan la dinámica particular de las poblaciones (Dobzhansky 1950, MacArthur 1972), así hacia uno de los bordes las condiciones abióticas son favorables propiciando condiciones óptimas para la emergencia de factores estresantes de naturaleza biótica tal como la competencia y la herbivoría y hacia el otro extremo las condiciones abióticas como temperatura y humedad son las principales variables que determinan a los organismos (Jácome 2005).

3.2.1.1 Temperatura como factor limitante

La temperatura es considerada una de las principales variables abióticas que condicionan la distribución de una especie a lo largo de gradientes latitudinales y altitudinales, actuando en cualquier etapa del ciclo vital y afectando patrones de supervivencia, reproducción, desarrollo de organismos jóvenes y competencia cerca de los límites de tolerancia (Krebs 1985). Las bajas temperaturas traen consigo disminución en las tasas fotosintéticas y en la producción de biomasa, debido a la reducción en las tasas de transporte de electrones y en procesos bioquímicos como el metabolismo de la sacarosa (Hopkins & Hüner 2004). Por su parte, temperaturas extremas inferiores a 0°C pueden generar daños muy fuertes como consecuencia de la disminución en la fluidez de la membrana, cambios en la actividad enzimática asociada a la membrana y pérdida en la actividad de enzimas sensibles al frío (Lambers *et al.* 2008).

El rango de temperatura compatible con el crecimiento de plantas superiores se encuentra generalmente entre 0°C y 45°C, aunque existen algunas plantas que exceden estos límites, adicionalmente, los efectos de la temperatura sobre la fisiología y el metabolismo a su vez influyen en la distribución de las plantas, por lo cual la temperatura es considerada como el factor más importante que afecta la distribución relativa de plantas C3 y C4 (Hopkins & Hüner 2004).

3.2.1.2 Crecimiento Vegetal

El crecimiento de las plantas puede ser definido como el incremento en biomasa sobre unidad de tiempo y su tasa depende principalmente de la cantidad diaria de carbono fijado en fotosíntesis, la cantidad de carbono presente en el material formado y la cantidad de carbono usado para respiración (Poorter 2002).

3.2.1.2.1 Producción Primaria Neta

La producción primaria neta (PPN) está definida como la cantidad de Carbono incorporada en nueva materia orgánica producida por una planta en un ecosistema e intervalo de tiempo específicos. Dentro de sus componentes se incluyen la producción de tallos, ramas, hojas, flores, frutos, raíces, compuestos orgánicos volátiles y exudados radiculares (Girardin *et al.* 2010).

Así mismo, Odum & Barret (2006) proponen que PPN es la tasa de almacenamiento de materia orgánica en los tejidos vegetales que excede la respiración vegetal. También es llamada asimilación neta y en la práctica, la cantidad de respiración vegetal suele sumarse a las medidas de productividad primaria neta para estimar la producción primaria bruta así:

$$PPN = PPB - R$$

En donde PPB representa la producción primaria bruta que es la tasa total de fotosíntesis que incluye la materia orgánica empleada por la respiración durante el periodo de mediación; y R indica la respiración o cantidad de carbono reducido y liberado en forma de energía y CO₂. Este último debe ser en comparación al CO₂ absorbido durante la fotosíntesis en promedio menor, para así favorecer el almacenamiento y producción de biomasa, lo cual se denomina, ganancia neta de carbono (Johnson 2006).

3.3 *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl.

Especie endémica de la cordillera Oriental de Colombia, principalmente del departamento de Cundinamarca, su rango altitudinal oscila entre 2900 - 4100 m (Fagua & Gonzales 2006). Pertenece a la familia Asteraceae, tribu Heliantheae, subtribu Espeletiinae; esta subtribu comprende 8 géneros y más de 100 especies endémicas de Ecuador, Colombia y Venezuela (Smith & Koch 1935). *Espeletia grandiflora* es una roseta monocaule policárpica, de hasta 3 m de altura; presenta tallo densamente cubierto por una capa de hojas muertas (necromasa),

sus hojas son simples, enteras de textura coriácea, elíptico-oblongas a obovado-espatulado de 30 – 50 cm de largo y 4 - 8 cm de ancho, cubiertas por indumento denso de color blanco. Inflorescencia axilar sobrepasando la longitud de las hojas y compuesta por 6 - 15 cabezuelas. Fruto en aquenio de 0,1 - 0,3 cm de longitud (Smith & Koch 1935; Fagua & Gonzales 2006).

4. OBJETIVOS

4.1 General

Evaluar las tasas de crecimiento de individuos de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. en tres elevaciones en el Parque Nacional Natural Chingaza

4.2 Específicos

Caracterizar individuos de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. respecto a su clase de tamaño en tres elevaciones diferentes.

Caracterizar las tasas de crecimiento de individuos de 5 clases de tamaño a tres elevaciones diferentes.

Relacionar las diferentes tasas de crecimiento con las tres elevaciones y las clases de tamaño.

5. Metodología

5.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo desde Agosto de 2011 hasta Noviembre del mismo año en el Parque Nacional Natural Chingaza, ubicado en la cordillera Oriental de Colombia al nororiente de Bogotá entre los 4° 51' – 4° 20' de latitud Norte y los 73° 30' – 73° 55' de longitud Occidente entre los departamento de Cundinamarca y Meta, comprendiendo las cuencas de los ríos Negro, Guatiquía y Guavio de la vertiente Orinoquía; y Siecha y Tominé de la vertiente Magdalena. Su rango altitudinal está comprendido desde los 800 m en los Farallones de Medina hasta los 4020 m en el Cerro San Luis. Es un páramo húmedo con temperatura media de 6 - 7°C para la mayor área del parque presentando promedios de temperaturas máximas de 21,4°C en las zonas bajas y 4,5°C en las zonas elevadas; la precipitación sigue un patrón unimodal con lluvias máximas en junio y julio y un periodo seco de enero a febrero (Vargas & Pedraza 2004).

Para la toma de datos se tuvo en cuenta la elección de tres poblaciones *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. con similares condiciones ambientales de inclinación y exposición a diferentes elevaciones, la primera a los 3477 m ($4^{\circ} 44' 28,1''$ N y $73^{\circ} 51' 32,1''$ W), la segunda a 3551 m ($4^{\circ} 44' 51,7''$ N y $73^{\circ} 51' 13,1''$ W), finalizando en el sector denominado Lomas Peñas de Siecha a una elevación aproximada de 3688 m ($4^{\circ} 45' 9,09''$ N y $73^{\circ} 51' 41,22''$ W) (Figura 1).

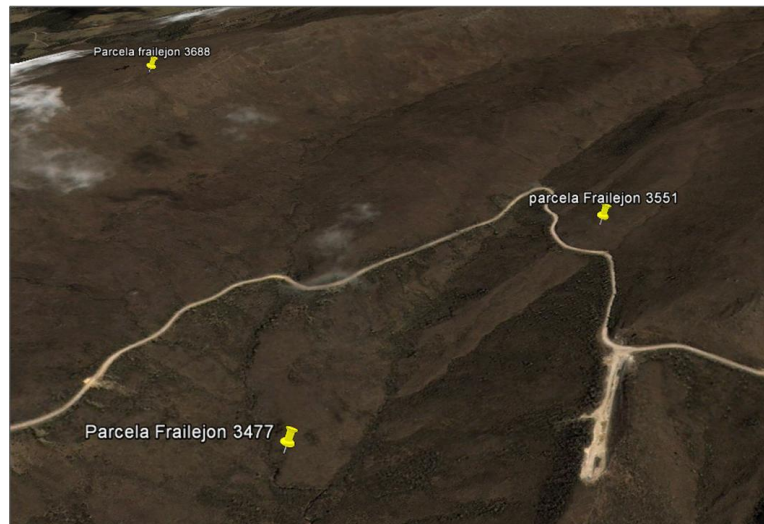


Figura 1. Ubicación de las tres poblaciones *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. a 3477 m, 3551 m y 3688 m en el Parque Nacional Natura Chingaza.

5.2 Caracterizar individuos de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. respecto a su clase de tamaño en tres elevaciones diferentes.

Para estimar la tasa de crecimiento, se definieron 5 clases de tamaño teniendo en cuenta la metodología propuesta por Fagua & Gonzales (2006) de la siguiente manera: Clase 1: Plántula (Plantas carentes de tallo); Clase 2: Juvenil (Planta con tallo sin evidencia de eventos reproductivos); la clase adulto (Planta con tallo, en estado fértil o evidenciando haberlo estado) fue subdividida en Clase 3: Adulto I (Tallo de 39 – 100 cm de longitud); Clase 4: Adulto II (Tallo de 100- 139 cm de longitud) y Clase 5: Adulto III (Tallo \geq 140 cm de longitud).

5.3 Caracterizar las tasas de crecimiento de individuos de 5 clases de tamaño a tres elevaciones diferentes.

Para estimar la tasa de crecimiento se seleccionaron y marcaron en cada elevación 5 individuos de cada clase de tamaño teniendo en cuenta la elección de individuos sanos (sin

presencia de hongos o herbivoría); para el marcaje de los individuos se usaron estacas cuadradas de aproximadamente 30 cm de largo, a la cual se le asignó un número consecutivo de 1 - 25 teniendo en cuenta su ubicación de acuerdo a un transecto de 30 m previamente ubicado. Las medidas tomadas fueron: 1. Altura total (AT_0) o longitud desde la estaca hasta la hoja más alta; 2. Altura del fuste (AF_0), longitud tomada desde la estaca hasta la primera hoja con un ángulo de la lámina mayor a 180° ; 3. Altura de la estaca (AE), longitud tomada desde el suelo hasta el extremo superior de la estaca (Figura 2). Adicionalmente se marcó una hoja joven en posición vertical y se tomó la medida a la cual se encuentra su base con respecto a la estaca (AH_1). Las medidas anteriormente mencionadas se tomaron con ayuda de una regleta de madera ubicada sobre la estaca en posición vertical, lo cual fue corroborado mediante el uso de un nivel. Finalmente se delimitó un perímetro con las hojas de la roseta en posición vertical y se hizo un conteo del número de hojas (No. Hojas) dentro de la circunferencia.

Todas las medidas descritas fueron tomadas cada mes.

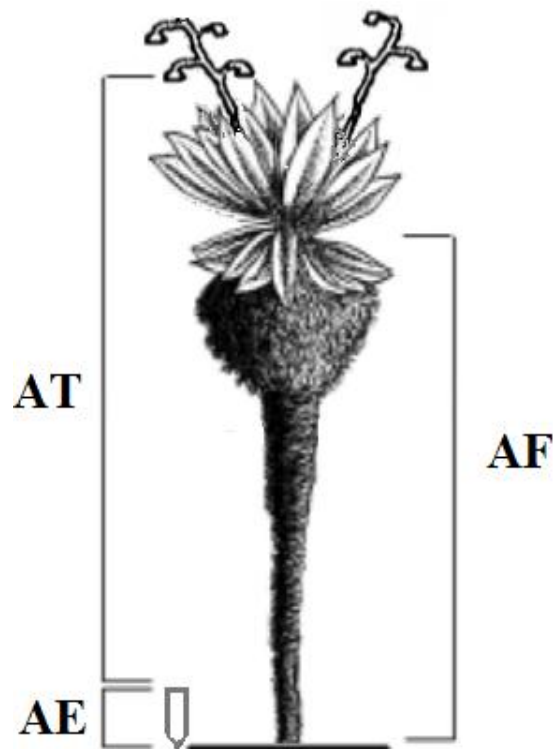


Figura 2. Variables morfológicas tomadas en individuos de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. en el Parque Nacional Natural Chingaza. Altura total (AT); Altura del fuste (AF); Altura de la estaca (AE). (Modificado de Benavides *et al.* 2007)

5.4 Relacionar las diferentes tasas de crecimiento con las tres elevaciones y las clases de tamaño.

Se realizó un Kruskal Wallis en donde el primer factor de diseño fue la elevación y el segundo la clase de tamaño. A continuación se realizó la prueba U de Mann - Whitney, para identificar diferencias entre clases de tamaño. Posteriormente se realizó una prueba de correlación de Spearman entre la producción de hojas y la altura inicial de los individuos.

6. RESULTADOS

6.1. Caracterizar las tasas de crecimiento de individuos de 5 clases de tamaño a tres elevaciones diferentes.

6.1.1 Número de hojas (No. Hojas)

La diferencia en el número de hojas producidas entre los meses de Agosto y Octubre mostró diferencias entre las tres elevaciones tenidas en cuenta (Kruskal- Wallis- Test: $H(2, N=74) = 2.745677$ $p = .0565$) disminuyendo la producción en los individuos de elevaciones mayores (Figura 3) y evidenciando que la producción de hojas en el tiempo fue significativamente (con un nivel de significancia del 90%) mayor en individuos presentes a menor altitud. Por otro lado, se encontró que dentro de las tres elevaciones hubo diferencias en la producción de hojas entre las clases de tamaño (*Alto*: Kruskal- Wallis- Test: $H(4, N=25) = 15.58327$ $p = .0036$; *Medio* Kruskal- Wallis- Test: $H(4, N=25) = 12.18345$ $p = .0160$; *Bajo*: Kruskal- Wallis- Test: $H(4, N=25) = 17.11829$ $p = .0018$) mostrando una clara tendencia a una menor producción de hojas en individuos de menor tamaño (plántulas y juveniles) incrementándose al aumentar el tamaño de la planta (Figura 4). De igual manera en un análisis realizado entre clases de tamaño sin tener en cuenta la elevación se corrobora este patrón y se observa que la producción de hojas es menor en individuos de la clase de tamaño 1 (plántulas) aumentando gradualmente hasta alcanzar la mayor altura y con esta mayor producción de hojas (Figura 5). Lo anterior es igualmente evidenciable al observar la relación entre la producción de hojas y el tamaño de los individuos (*Spearman Correlation* $N=74$, $R=0.7$, $t(N-2)=8.33$, $p=0.000$) (Figura 6).

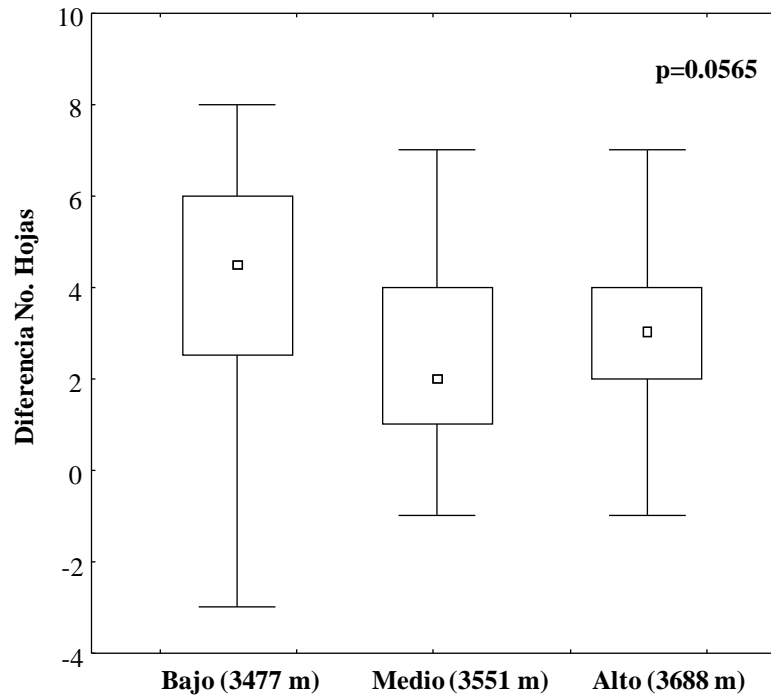


Figura 3. Cambio en el número de hojas de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. para diferentes elevaciones (3477, 3551 y 3688 m) en el Parque Nacional Natural Chingaza. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables. El valor de significancia para la prueba *Kruskal - Wallis* fue $p < 0.1$.

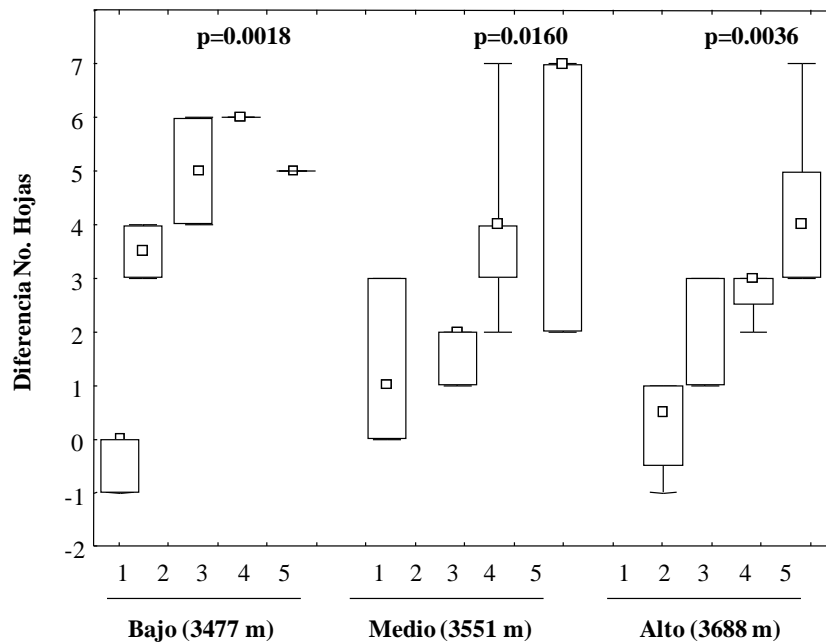


Figura 4. Cambio en el número de hojas de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. para 5 clases de tamaño (1: Plántulas; 2: Juveniles; 3: Adulto 39 - 100 cm.; 4: Adulto 100 - 140 cm.; 5: Adulto ≥ 140 cm.) y tres elevaciones (3477, 3551 y 3688 m) en el Parque Nacional Natural Chingaza. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables. El nivel de significancia para la prueba *Kruskal - Wallis* fue $p < 0.05$.

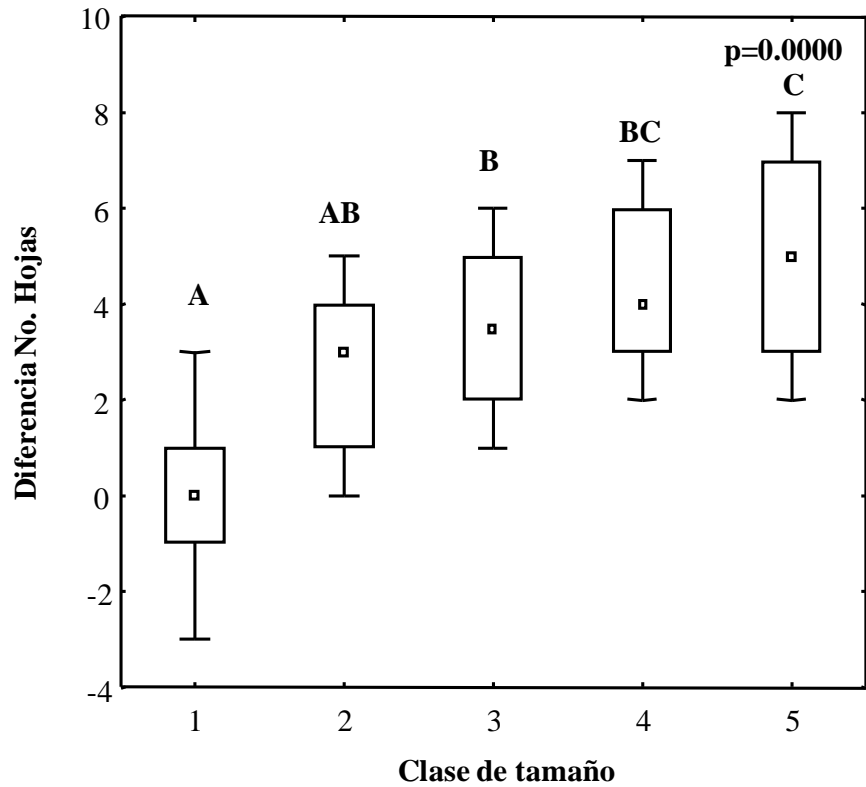


Figura 5. Cambio en el número de hojas de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. para 5 clases de tamaño (1: Plántulas; 2: Juveniles; 3: Adulto 39 - 100 cm.; 4: Adulto 100 - 140 cm.; 5: Adulto \geq 140 cm.) en el Parque Nacional Natural Chingaza. Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables. El valor de significancia para la prueba *Kruskal - Wallis* fue $p < 0.05$. Valores con letras iguales (A, B o C) no presentaron diferencias significativas.

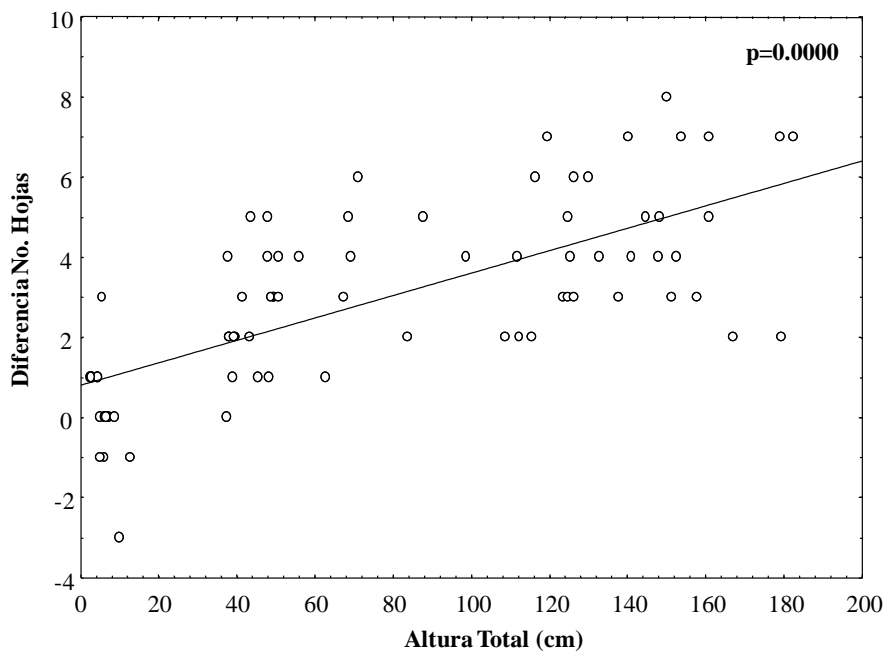


Figura 6. Correlación entre la diferencia en el número de hojas y la altura total de individuos de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. en el Parque Nacional Natural Chingaza. El nivel de significancia de la correlación fue $p < 0.05$.

6.1.2 Altura total (AT), altura del fuste (AF) y altura a la base de la hoja (AH).

El análisis para las tres variables de longitud indicó que la altura total (AT) (*Kruskal- Wallis- Test: $H(12, N= 41)= 16.38197 p= .1744$*), la altura del fuste (AF) (*Kruskal- Wallis- Test: $H(11, N= 41)= 12.24480 p= .3455$*) y la altura a la base de la hoja (AH) (*Kruskal- Wallis- Test: $H(10, N= 36)= 11.48919 p= .3207$*) de individuos de clases de tamaños diferentes en las tres elevaciones no presenta ningún patrón claro (Figura 7 a, b y c). Observándose por ejemplo en la altura total clases con incrementos fuertes a una elevación y no otra y en apariencia no fácilmente relacionado con su clase de tamaño (Figura 7a). Por su parte tanto para la altura del fuste (Figura 7b) como para la altura a la base de la hoja (Figura 7c), se evidencia que la mayor parte de los valores usados para el análisis oscilan entre 1 y 4 cm con algunos valores extremos como 17 cm para la última variable; reflejando la inexistencia de alguna tendencia clara.

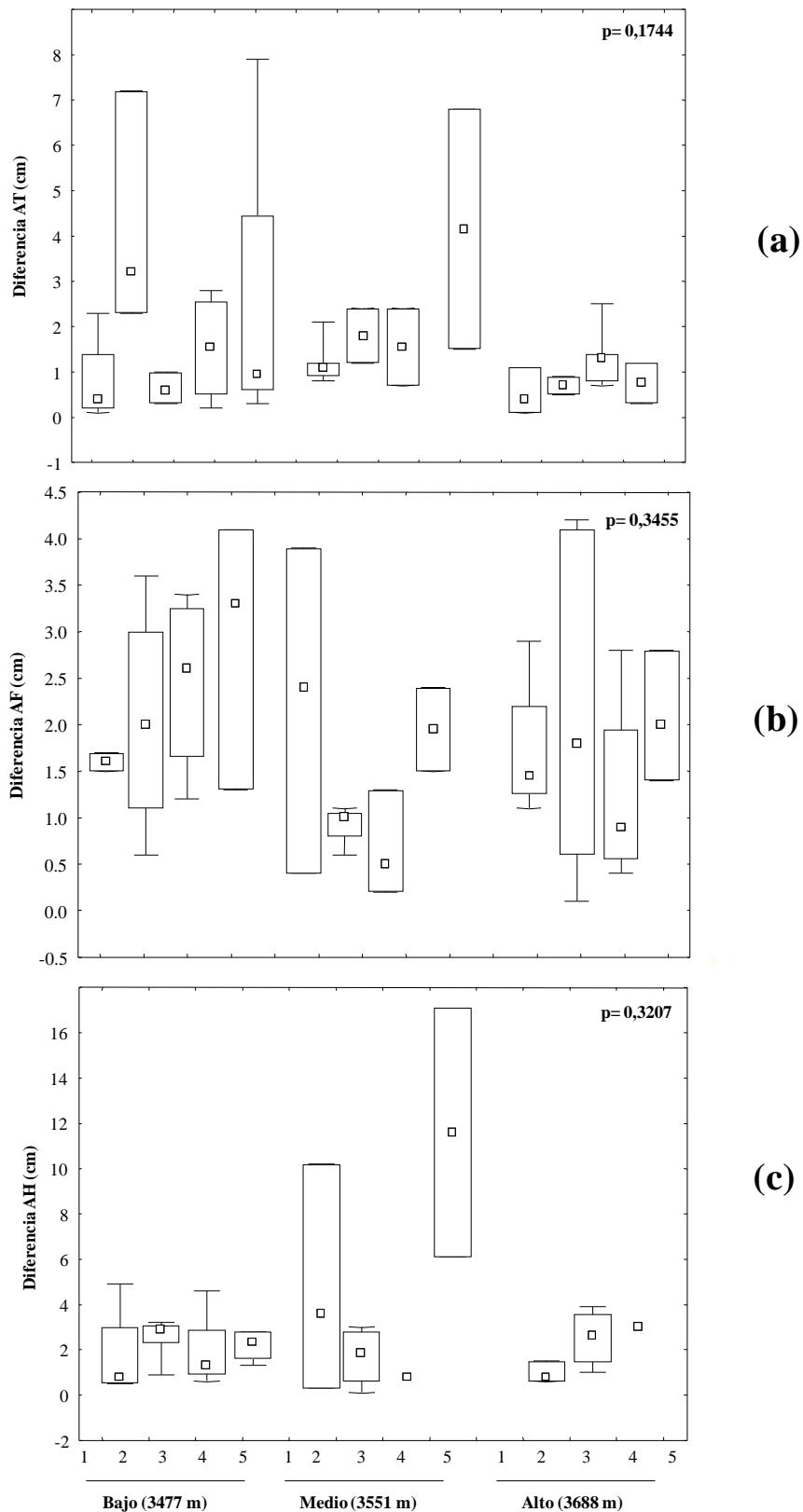


Figura 7. Variación de longitudes registradas para individuos de 5 clases de tamaño de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. (1: Plántulas; 2: Juveniles; 3: Adulto 39 - 100 cm.; 4: Adulto 100 - 140 cm.; 5: Adulto \geq cm.) en tres elevaciones (3477, 3551 y 3688 m) en el Parque Nacional Natural Chingaza. (a) Altura total (AT); (b) Altura del fuste (AF); (c) Altura a la base de la hoja (AH). Los valores observados corresponden a mediana, cuartiles (25 - 75%), mínimos y máximos de las variables. El nivel de significancia para la prueba *Kruskal - Wallis* fue $p < 0.05$.

7. DISCUSIÓN

Debido a las condiciones abióticas desfavorables como consecuencia del incremento de la altitud, las tasas de crecimiento serán menores en poblaciones ubicadas a altas elevaciones y mayores en poblaciones ubicadas a menor elevación; los resultados obtenidos corroboran este planteamiento, al observar que individuos de *E. grandiflora* tienden a presentar mayor producción de hojas a menor elevación, disminuyendo con el aumento en la altitud (figura 4). Estos resultados coinciden con los encontrados por Raich *et al.* (1997) y Girardin *et al.* 2010 quienes encontraron que tanto la producción primaria neta como la producción de biomasa disminuyen con el incremento en la elevación. Lambers (2008) explica que este incremento conlleva a una disminución en la temperatura repercutiendo directamente sobre funciones metabólicas y alterando propiedades de las membranas celulares como la fluidez y las tasas de transporte de electrones, causando disminución en la fotosíntesis bruta y con ello reducción en la producción primaria neta. En contraste a lo anterior, Calero & Baruch (1986) y Smith (1980) encuentran que para *Hypericum lyricifolium* y *Espeletia schultzii* respectivamente, la producción de biomasa por individuo fue mayor en poblaciones de zonas altas, debido principalmente a la reducción en las interacciones bióticas de competencia y predación.

El presente trabajo tuvo como base la medición de diferentes variables identificándose principalmente dos: medidas morfométricas (altura) y medidas de cantidad (número de hojas); el registro de las medidas de longitud se dificultó debido al uso de un instrumento que no permitió la toma de medidas precisas, adicionalmente resultó problemática la ubicación de este instrumento en la posición y lugar exacto del primer muestreo; para esto, se intentó dar solución clavando una estaca al lado de cada individuo muestreado, la cual actuó como punto base para todos los registros; adicionalmente se usó un nivel de burbuja, con el fin de reducir la variación de la posición del instrumento respecto al suelo. Debido a las dificultades presentadas con anterioridad, las medidas de longitud registradas presentaron alto error de medición, evitando la visualización de algún patrón de variación existente (Figura 8).

Con base en las aclaraciones previamente mencionadas, la discusión se basó principalmente en los resultados obtenidos para el número de hojas, en donde se observó que además de la disminución en la producción de hojas al aumentar la elevación, hubo una tendencia entre clases de tamaño hacia menor producción de hojas en plántulas y juveniles, incrementándose al aumentar el tamaño de los individuos (Figuras 4 y 5), tendencia que fue igualmente identificada al observar la correlación positiva existente entre la altura inicial de la planta y la

producción de hojas (Figura 6). Este patrón fue reportado de igual manera por Cavalier *et al.* (1992) para individuos de *Espeletia barclayana* encontrando que individuos menores a 30 cm produjeron significativamente menor cantidad de biomasa que individuos con alturas superiores a 60 cm. Esta tendencia en plántulas y juveniles se presenta como consecuencia de la ausencia o poco desarrollo de adaptaciones morfológicas para responder a las bajas temperaturas (Fagua & Gonzales 2006), algunas de estas son presentadas por Monasterio & Sarmiento (1991) quien indica como estrategias adaptativas la disposición y consolidación de las hojas en una roseta para optimizar la captación de luz a lo largo del día aumentando la asimilación fotosintética; de igual manera, esta disposición ayuda en el aislamiento de la yema apical y las hojas jóvenes permaneciendo protegidas por hojas maduras, procurando su óptimo desarrollo, ya que de acuerdo con Kozlowsky & Pollardy (2002) las hojas jóvenes son particularmente sensibles a las bajas temperaturas. De igual manera la presencia de necromasa desempeña funciones como aislante térmico, reservorio de nutrientes y canalizador de agua (Monasterio & Sarmiento 1991). Respecto a lo anterior, individuos de mayor tamaño se encuentran mejor adaptados que individuos en etapas tempranas del desarrollo, confiriéndoles ventajas adaptativas debido en gran medida a la acumulación de biomasa y con ello una respuesta positiva a condiciones climáticas variables.

De acuerdo a lo anteriormente expuesto, se pudo concretar que para los individuos de *E. grandiflora* evaluados, la producción de hojas se incrementa en individuos de mayor tamaño presentes a bajas elevaciones (Figuras 4, 5 y 7). Estos resultados contrastan lo planteado por diferentes autores (Sagarin & Gaines 2002; Castilla & Herrera 2011), los cuales indican que las poblaciones tienden a presentar mejor adaptación en las zonas intermedias de sus rangos de distribución debido a la disminución de condiciones estresantes, indicando que su producción primaria neta y por ende, la producción de biomasa es mayor en este sitio que hacia los límites del rango. Esta discrepancia con los modelos teóricos propuestos puede deberse al rango altitudinal utilizado para este estudio (3477 - 3688), ya que *E. grandiflora* tiene sus límites inferior y superior aproximadamente entre 2700 y 4200 m de acuerdo al Herbario Nacional Colombiano (2011) o entre 3100 y 3800 m basándose en Smith & Koch (1935); lo cual sugiere que su rango óptimo de elevación estaría cercano a los 3400 m. Lo anterior indica que la altitud tomada como baja (3477) y en donde se esperó observar gran producción de hojas, corresponde, en el rango de distribución de la especie, a la zona en donde las condiciones son mas óptimas, presentando mayor densidad poblacional y mejor desempeño fisiológico (Sagarin & Gaines 2002; Castilla & Herrera 2011).

Finalmente los resultados obtenidos sugieren que independiente de la altitud, los individuos de mayor tamaño y por ende mayor edad, debido a su mayor diferenciación presentan dentro de la población, tasas de producción de biomasa mayor que individuos juveniles o plántulas gracias a la implementación de diferentes estructuras y estrategias adaptativas. Por otra parte, se logró identificar que para la población evaluada, la producción de biomasa disminuyó con el aumento de la elevación; esta tendencia aunque clara, no puede ser generalizada y no se puede inferir que para *Espeletia grandiflora* la mayor producción se presenta a bajas elevaciones, debido a que no se utilizó el rango completo de distribución de la especie; sin embargo, se puede aseverar que el aumento en la elevación afecta negativamente la producción de biomasa.

Por último, se recomienda realizar estudios a largo plazo para identificar patrones en las tasas de crecimiento que puedan haber sido enmascarados debido a errores en las mediciones. De igual manera se hace evidente la necesidad de realizar este tipo de seguimientos por al menos un año para estimar las tasas de producción de biomasa teniendo en cuenta su realización en poblaciones más contrastantes o intentando abarcar todo el rango de distribución de *Espeletia grandiflora* y así identificar los patrones asociados al nicho real de la especie.

8. BIBLIOGRAFÍA

Dobzhansky T. Evolution in the tropics. *American Scientist* 1950; 38: 209-221.

MacArthur RH. *Geographical Ecology: patterns in the Distribution of Species*. Harper and Row 1972, New York.

Jácome J. Factors controlling the lower elevational limits in tropical montane plants in the Andes and their implications under the current climatic change. Tesis doctoral. Facultad de Biología. Georg-August-Universität Göttingen. Göttingen, 2005, 82p

Hutchinson G.E. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia in Quantitative Biology* 1957, 22: 415-427.

Castilla A., Alonso C. & Herrera C. Exploring local borders of distribution in the shrub *Daphne laureola*: Individual and populations traits. *Acta Oecologica* 2011. 37: 269- 276.

Calero A. Baruch Z. Patterns in Altitudinal and Seasonal Biomass Allocation in Two Contrasting Plant Life Forms from a Tropical Mountain Biome. *Biotropica* 1986; 18 (3): 189-194

Soethe, N., W. Wilcke, J. Homeier, J. Lehmann, and C. Engels (2008). Plant growth along the altitudinal gradient: role of plant nutritional status, fine root activity, and soil properties. In *Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador*, eds. E. Beck, J. Bendix, I. Kottke, F. Makeschin, and R. Mosandl, pp. 259–266. Berlin: Springer-Verlag.

Cavelier J., Machado J., Valencia D., Montoya J., Laignelet A., Hurtado A., Varela A. & Mejia C. Leaf demography and growth rates of *Espeletia barclayana* Cuatrec. (Compositae), a caulescent rosette in a Colombian paramo. *Biotropica* 1992. 24(1): 52 - 63.

Sanchez A. Análisis morfológico y demográfico de *Espeletia pycnophylla* Cuatrecasas. en un gradiente altitudinal provincia de Carchi-Ecuador. Tesis de pregrado. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Bogotá, 2004. 101p

Benavides I, Burbano D, Urbano S. & Solarte M. Efecto del gradiente altitudinal sobre aspectos autoecológicos de *Espeletia pycnophylla* ssp. *Angelensis* Cuatrec. (Asteraceae) en el páramo el infiernillo (Nariño-Colombia). *Actualidades Biológicas* 2007. 29 (86): 41-53

Baruch Z. & Smith A. Morphological and Physiological Correlates of Niche Breadth in Two Species of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Oecologia* 1979. 38: 71-82

Smith A. The Paradox of plant height in Andean giant rosette species. *Journal of Ecology* 1980. 68: 63-73.

Fagua C. & Gonzales H. Growth Rates, Reproductive Phenology, and Pollination Ecology of *Espeletia grandiflora* (Asteraceae), a Giant Andean Caulescent Rosette. *Plant Biology* 2007. 9: 127-135

Gaston K. Geographic range limits of species. *Proceeding of the Royal Society* 2009. 276: 1391 – 1393.

Gilman S., Urban M., Tewksbury J., Gilchrist G. & Holt R. A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology and Evolution* 2010, 25(6): 325- 331.

McGill B., Enquist B., Weiher E. & Westoby M. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 2006. 21(4): 178 – 185.

Guisan A. & Zimmermann N. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 2000. 135: 147 - 186.

Malanson G. Simulated responses to hypothetical fundamental niches. *Journal of Vegetation Science* 1997. 8: 307 - 316.

Lusk C., Reich P., Montgomery R., Ackerly D. & Cavender-Bares J. Why are evergreen leaves so contrary about shade?. *Trends in Ecology and Evolution* 2008. 23(6): 299 - 303.

Müller F. Gradients in Ecological systems. *Ecological Modelling* 1998. 108: 3-21

Austin M. & Smith M. A New Model for the Continuum Concept. *Vegetatio* 1989. 83(1): 35 – 47.

Austin M. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modeling. *Ecological Modelling* 2002. 157: 101-118.

Hopkins W. & Hüner N. Introduction to plant physiology. Tercera edición. Wiley. USA. 2004. 450 - 454 pp.

Krebs C. Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia. Segunda edición. Harla. Mexico. 1985, 71-91 pp.

Gaston K. Geographic range limits: achieving synthesis. Proceedings of The Royal Society Biological Sciences 2009. 276: 1395 - 1406.

Lambers H., Stuart F. & Pons T. Plant physiological ecology. Segunda edición. Springer Science. New York, USA. 2008, 61 - 63 pp.

Poorter H. Plant growth and carbon economy. En: Encyclopedia of life sciences. Macmillan. Londres. 2002. 1 - 6 pp.

Girardin C., Malhi Y., Aragao L., Mamani M., Huaraca W., Durand L., Feeley J., Rapp J., Silva-Espejo E., Silman M., Salinas N. & Whittaker R. Net primary productivity allocation and cycling of carbón along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. Global Change Biology 2010, 16: 3176 - 3192.

Odum E. & Barret G. Fundamentos de ecología. Quinta edición. International Thomson Editores. Mexico. 2006, 598 p.

Johnson G. Photosynthesis: Ecology. En: Encyclopedia of life sciences. Macmillan. Londres. 2005. 1 - 7 pp.

Smith A. & Koch M. The genus *Espeletia*: A study in phylogenetic taxonomy. Brittonia. 1935. 1 (7): 479 - 530.

Vargas O. & Pedraza P. Parque Nacional Natural Chingaza. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 2004. 68 - 85 pp.

Raich J., Rusell A. & Vitousek P. Primary productivity and ecosystem development along an elevational gradient on Mauna Loa, Hawai'i. Ecology. 1997. 78(3): 707 - 721.

Monasterio M. & Sarmiento L. Adaptive reaction of *Espeletia* in the cold Andean tropics. Trends in Ecology & Evolution. 1991. 6(12): 387 - 391.

Kozlowsky T. & Pollardy S. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stress. The Botanical Review. 2002. 68(2): 270 - 334.

Sagarin R. & Gaines S. The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule?. Ecology Letters 2002. 5: 137 - 147.