



Evaluando caracteres funcionales de plantas en páramo y su relación con factores climáticos

Sara Sofía Pedraza

Director

Adriana Sanchez

Trabajo presentado como requisito para optar por el título de Biólogo

**Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas
Pregrado en Biología
Universidad del Rosario
Bogotá, 2018**

Evaluando caracteres funcionales de plantas en páramo y su relación con factores climáticos

Sara S. Pedraza¹ & Adriana Sánchez¹

¹ Programa de Biología. Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas. Universidad del Rosario, Bogotá D.C., Colombia

Correspondencia: sara.pedraza@urosario.edu.co

RESUMEN

Muchas de las plantas que habitan en el páramo tienen una distribución restringida en el ecosistema. Para lograr subsistir en este ecosistema, que posee condiciones abióticas extremas, las plantas cuentan con rasgos funcionales específicos. El análisis de rasgos funcionales es fundamental dada su importancia para el desarrollo y supervivencia de los organismos, sin embargo, para el páramo no hay análisis como estos a gran escala. El presente estudio se enfoca en entender la relación entre los caracteres funcionales de las plantas de páramo y las variables climáticas, con miras a analizar el posible efecto que el cambio climático pueda tener sobre la vegetación. Para ello se realizó una extensa revisión bibliográfica recolectando información de los caracteres funcionales; luego se compararon los rasgos entre páramo y sub-páramo, y por último se evaluó la correlación de los rasgos funcionales con las variables climáticas. Se encontró que todos los caracteres, a excepción de área foliar (LA), presentan diferencias significativas entre páramo y sub-páramo; además, los caracteres de contenido de materia seca foliar (LDMC), densidad de madera y altura máxima (Hmax) muestran correlaciones con algunas variables climáticas.

PALABRAS CLAVE

Cambio climático, caracteres funcionales, especies vegetales, impacto, páramo

ABSTRACT

Many of the plants that live in paramo have a restricted distribution in the ecosystem. To survive in an ecosystem like this, which has extreme abiotic conditions, plants have specific functional traits. The analysis of functional traits is key because of those traits' importance to the growth and survival of the organisms. However, there is no large-scale analysis of this kind for páramo. This study therefore examines the relationship between páramo plants' functional traits and climatic variables, which could allow us to understand the potential effect of climate change on the vegetation. To this end, we performed an extensive literature review and collected information on functional traits. Using this information, we then compared páramo and sub-páramo traits, and subsequently evaluated the correlation between functional traits and climatic variables. We found that there are significant differences between páramo and sub-páramo for all the functional traits except for leaf area (LA). In addition, LDMC, wood density, and maximum height were correlated with some climatic variables.

KEYWORDS

Climate change, functional traits, impact, páramo, vegetal species

INTRODUCCIÓN

En el Neotrópico hay una alta diversidad y un elevado número de endemismos de plantas y animales, gracias a las condiciones climáticas y geológicas que allí existen (Myers et al., 2000). El ecosistema de páramo es un bioma que se encuentra en esta región y es reconocido por poseer condiciones climáticas como una alta y variable radiación solar, cambios de temperatura extremos y congelamiento en cualquier noche del año; además, cuenta con un alto número de endemismos y la diversidad vegetal de alta montaña que alberga es inigualable (Cabrera & Ramírez, 2014; Hooghiemstra et al., 2006; Luteyn, 1999). En general, el páramo se encuentra en una franja altitudinal superior a los 3000 msnm que corresponde al límite con bosques y selvas andinas, mientras que su límite superior corresponde al punto donde colinda con las nieves perpetuas, correspondiente a una altura superior a los 4500 msnm. Los límites de frontera páramo-bosque dependen de variables ambientales tales como precipitación, temperatura media anual, pendiente, insolación-nubosidad, entre otras, lo que destaca un posible efecto del cambio climático sobre este ecosistema (Monasterio, 1980).

En cuanto a la vegetación presente en este ecosistema, las primeras descripciones fueron realizadas por Humboldt y Goebel, y desde 1934 Cuatrecasas se destacó por abordar este tipo de investigaciones (Monasterio, 1980). Este último autor dividió al páramo en tres secciones: (1) El sub-páramo, dominado especialmente por arbustos, (2) el páramo propiamente, caracterizado por gramíneas fasciculadas y grandes endemismos genéricos y específicos, así como una alta diversificación de *Espeletia* y (3) el superpáramo, donde hay escasa vegetación por el frío (Monasterio, 1980; Hofstede et al., 2014). Cada una de las secciones cuenta con condiciones climáticas diferentes, es así como el superpáramo se caracteriza por estar sometido a heladas recurrentes y frecuentes nevadas, por lo que se presentan varios endemismos (Monasterio, 1980), mientras que por debajo de los 4000 msnm hay pocas heladas y su ocurrencia se restringe a unas horas antes del amanecer; además, la variación de la temperatura es amplia, teniendo temperaturas medias multianuales inferiores a 8 ó 9 °C en sub-páramo, inferiores a 6 °C en páramo propiamente dicho y por debajo de 3 °C en superpáramo (Hofstede et al., 2014). La precipitación por su parte no sigue un patrón lineal, sino que está determinada por la topografía (Díaz et al., 2005) y vientos locales, de los cuales depende su alta variabilidad temporal y espacial (Hofstede et al., 2014). Esta subdivisión determina la variación de las comunidades vegetales y está relacionada con la posición

geográfica (Vargas, 2016). La vegetación de páramo está dominada principalmente por arbustos (exitosos especialmente en páramos bajos altitudinalmente), gramíneas perenes en macolla, rosetas leñosas y algunas pocas especies de árboles dentro de las que se encuentran *Polylepis* y *Aragoa*. Las combinaciones de estas formas de vida originan formaciones vegetales propias del ecosistema como lo son las estepas, los pajonales, los rosetales, los arbustales, entre otras. Algunas de las familias de plantas más importantes dentro del ecosistema son Poaceae, Cyperaceae, Asteraceae, Bromeliaceae, entre otras (Monasterio, 1980; Peyre et al., 2015).

Aunque existen otros ecosistemas de alta montaña, el páramo es exclusivo de ciertas áreas geográficas. La puna húmeda (encontrada en Perú), por ejemplo, es un ecosistema de alta montaña que se ha asociado mucho con el páramo, sin embargo, se diferencian en su franja latitudinal, dado que la puna se extiende hasta los 27°S (Monasterio, 1980). Esto trae consigo implicaciones ecológicas relevantes como el hecho de que en el páramo los patrones ambientales son ecuatoriales mientras que en la puna no. Dentro de dichos patrones, en el páramo hay una tendencia a fotoperiodismo constante e isoterminia a lo largo del año; además, en general se considera al páramo como una zona más húmeda que la puna (Monasterio, 1980).

Los caracteres funcionales de una especie brindan información acerca del papel que desempeña el organismo dentro del ecosistema y esto puede ser de utilidad para el planteamiento de planes de manejo y conservación a nivel de especies o incluso de ecosistemas. Gracias a ello, el estudio de los caracteres funcionales ha ganado mucha relevancia y, en consecuencia, en la actualidad existen protocolos para su medición en todo el mundo (Cornelissen et al., 2003). Estos rasgos son considerados una herramienta de clasificación importante puesto que reflejan el comportamiento de las especies en su medio y dan indicios de la respuesta que tienen frente a factores abióticos como la cantidad de luz y de humedad (Cabrera & Ramírez, 2014; Ruger et al., 2012; Lavorel et al., 2007). Las condiciones ambientales pueden ser determinantes sobre los caracteres funcionales de las especies (Wright et al., 2004), por ello a estos caracteres se les define como rasgos morfo-fisio-fenológicos que afectan la aptitud del individuo de forma directa al tener un efecto sobre el crecimiento, la reproducción y la supervivencia de éste; lo que en últimas determina su aptitud (*fitness*) en el medio en el que se encuentra (Reich, 2014). Por lo anterior, el análisis de estos caracteres es fundamental para tratar de entender el efecto que podría tener el cambio climático sobre la vegetación de un ecosistema como el páramo. Adicionalmente, estos rasgos presentan

variabilidad inter- e intraespecífica y se ha reportado que esta diversidad funcional puede estar estrechamente relacionada al gradiente altitudinal (Almeida et al., 2012).

A pesar de la relevancia de este tipo de rasgos, en general es poco lo que se conoce respecto al rol ecológico y las características funcionales en las plantas propias del páramo (Cabrera & Ramírez, 2014). Por lo anterior, este estudio pretende evaluar los caracteres funcionales de plantas presentes en páramo Andino con miras a entender el posible impacto que el cambio climático pueda tener sobre la vegetación. Dado que en las secciones de páramo (sub-páramo, páramo *per se*) existen diferentes condiciones y presiones abióticas (Hofstede et al., 2014), la hipótesis de este estudio es que los caracteres funcionales de las especies presentes en el sub-páramo y páramo serán diferentes; así mismo, se espera encontrar correlación entre los caracteres funcionales y algunas de las variables ambientales.

METODOLOGÍA

1. Recolección de datos

Se realizó una exhaustiva revisión bibliográfica basada en palabras claves como “functional traits, plants, páramo, functional diversity”. Esta búsqueda permitió llegar a una lista de títulos de artículos, los cuales fueron revisados manualmente. Se seleccionaron los artículos cuya temática fueran plantas del ecosistema de páramo (de acuerdo a altitudes y latitudes) y donde se presentaran datos numéricos de caracteres funcionales. Luego se construyó una base de datos en la cual se identificó cada especie con sus respectivos datos de coordenadas (ubicación), altitud, caracteres funcionales y variables climáticas (base de datos por solicitud a la autora). Adicionalmente, se descargaron las bases de datos del sistema Ceiba (Instituto Alexander von Humboldt; <http://i2d.humboldt.org.co/ceiba/>) para los páramos de Chingaza y Nariño.

1.1. Variables ambientales

Se construyó una base de datos con datos climáticos de temperatura y precipitación, correspondientes a los lugares en donde se encontraban las plantas muestreadas. Para definir las condiciones climáticas se tuvieron en cuenta las coordenadas geográficas de las especies y se usó la herramienta WorldClim versión 1 (Global Climate Data) (Hijmans et al., 2005). Del total de

variables bioclimáticas presentes en WorldClim (19 variables bioclimáticas, BIO1-BIO19) se decidió trabajar con siete, que fueron las que se consideraron como las más representativas para describir las condiciones ambientales: coeficiente de la temperatura estacional (Bio4), máxima temperatura en el mes más caliente del año (Bio5), mínima temperatura en el mes más frío del año (Bio6), precipitación anual (Bio12), precipitación en el mes más húmedo (Bio13), precipitación en el mes más seco (Bio14) y coeficiente de variación de la precipitación estacional (Bio15). Adicionalmente, se tuvo en cuenta la variable temperatura promedio anual (TPA), medida a partir de la variable Bio1, pero ajustada (“downscaled”) a 90 m (estos datos fueron proporcionados por Francisco Cuesta, quien usó las ecuaciones alométricas de cambios de temperatura según la elevación).

1.2. Caracteres funcionales

Para la construcción de la base de datos de los caracteres funcionales, se introdujeron manualmente los datos numéricos de caracteres funcionales (presentes en los artículos revisados) para las distintas especies. Se tuvo en cuenta cualquier tipo de rasgo funcional y cada dato se asoció a una especie y coordenadas particulares. Del total de datos se seleccionaron los correspondientes a los seis caracteres funcionales con mayor representatividad, teniendo en cuenta que no todas las especies contaban con información para todos los caracteres funcionales presentes en la base. Bajo este criterio, los caracteres seleccionados fueron: área foliar (LA), masa foliar por unidad de área (LMA), LDMC, área foliar específica (SLA), densidad de madera y altura máxima (Hmax); estos rasgos, y su relevancia ecológica, se encuentran descritos en detalle en la Tabla 1.

2. Análisis estadístico

Para el análisis estadístico y la elaboración de gráficas, se utilizó el programa R versión 3.5.0 (R development core team 2015). Una vez construida la base de datos con los caracteres funcionales de las distintas especies, se promediaron los datos correspondientes a individuos de una misma especie que se encontraban en una misma ubicación, es decir, que compartían las coordenadas geográficas exactas. Esto se realizó por medio de un código en el software Stata 14 SE, resultando en una base de datos nueva en la cual cada especie asociada a determinada localización (coordenada geográfica) contaba con valores promedio y desviaciones estándar para sus respectivos caracteres funcionales. A partir de esta base se realizaron comparaciones de los caracteres funcionales entre los ecosistemas de páramo y sub-páramo, con el fin de identificar si el comportamiento de las

plantas de los dos lugares era similar en cuanto a sus rasgos. Para esta comparación, así como todas las comparaciones estadísticas realizadas en este documento, se realizó inicialmente una prueba Shapiro-Wilk para determinar si la distribución de los datos era normal. Luego se corrió una prueba paramétrica (T-test) y una no paramétrica (Wilcoxon), comparando, en este caso específico, los caracteres entre ambos sitios. En todas las oportunidades se realizaron diagramas de caja para estudiar la comparación de manera gráfica.

Para reducir el ruido generado por los datos de las especies compartidas (que se encuentran tanto en páramo como en sub-páramo) y poder hacer una comparación más eficaz de los dos lugares, se hizo una segunda comparación de los caracteres funcionales entre el ecotono (sub-páramo) y el ecosistema (páramo), descartando los datos de estas especies. Adicionalmente, se hizo una tercera comparación en la que se eliminaron aquellas especies cuyos datos para los caracteres de LMA y SLA eran muy atípicos (outliers por encima del 95%). Se eliminaron datos correspondientes a tres individuos de dos especies: *Hypericum lancoides* (un individuo) y *Aragoa perez-arbelaeziana* (dos individuos con diferente coordenada geográfica), ambas de sub-páramo. Esto con el fin de entender la dispersión de los datos, sin el ruido generado por estos individuos.

Teniendo en cuenta los datos climáticos recolectados para cada especie, se evaluó si existe algún tipo de relación con los caracteres funcionales mediante pruebas de correlación, corriendo regresiones lineales entre los datos climáticos y de caracteres funcionales de las plantas. Se realizaron diagramas de dispersión con línea de tendencia como representación gráfica de estos análisis. Cabe aclarar que se realizaron dos pruebas de correlación: la primera teniendo en cuenta el conjunto total de datos, sin discriminar páramo y sub-páramo. La segunda separándolos, corriendo una regresión independiente para páramo y una para sub-páramo, esto con el fin de identificar de manera detallada si el comportamiento de los caracteres en relación a las condiciones climáticas varía en cada sitio.

RESULTADOS

A partir de la revisión bibliográfica realizada se logró consolidar una base de datos con un total de 1882 individuos y 255 especies (base de datos por solicitud a la autora). Para los análisis estadísticos dicha base de datos fue modificada, inicialmente promediando los datos de los

individuos de una misma especie con una misma coordenada geográfica (base de datos colapsada) y luego eliminando a las especies que se encontraban tanto en el páramo como en el sub-páramo (base de datos sin repetidos). La descripción sobre el contenido de cada una de las bases de datos consolidadas se encuentra en la Tabla 2. La consolidación de dichas bases de datos permitió conocer los caracteres funcionales de las distintas especies presentes en el ecosistema de páramo y el ecotono sub-páramo.

Al analizar si el comportamiento de ambos era similar en cuanto a caracteres funcionales de las plantas, una primera comparación, teniendo en cuenta el total de especies, indicó diferencias significativas entre páramo y sub-páramo a nivel de Hmax y densidad de madera (Tabla S1; Fig. S1). Luego, al realizar esta misma comparación, pero solo teniendo en cuenta las especies que no comparten lugar, la mayoría de caracteres funcionales mostraron diferencia significativa entre el páramo y el sub-páramo (a excepción de LA; Tabla 3).

Para la comparación, los diagramas de cajas (Fig. 1, S2) muestran la tendencia reflejada por los resultados presentados en la Tabla 3. Una vez realizada la comparación global de los dos ecosistemas se excluyeron dos especies que correspondían a los datos más atípicos de los caracteres LMA y SLA, y así se redujo la dispersión de los datos. Luego de esto, se corrieron regresiones con el total de datos de páramo y sub-páramo tomado como un solo conjunto de datos (Tabla 4). Estas regresiones evidencian que en general los caracteres funcionales que tienen una relación con las variables climáticas son Hmax, LDMC y especialmente densidad de madera (Fig. 2).

En las regresiones separadas para cada lugar los caracteres densidad de madera y Hmax mostraron relación con las variables climáticas, tal como sucedió en la regresión general (Tabla 4); adicionalmente, el carácter LDMC mostró relación con las variables climáticas en el sub-páramo (Tabla 5; Fig. 3).

DISCUSIÓN

La base de datos conformada permitió entender y analizar el comportamiento del páramo y el sub-páramo, mostrando que estos dos comparten en gran medida similitudes a nivel de caracteres funcionales de plantas. Lo anterior se evidencia en el hecho de que el primer análisis realizado, en el que se tomó la totalidad de los datos (base de datos colapsada, Tabla S1), mostró muy pocas

diferencias significativas entre los caracteres funcionales de las plantas de páramo y las de sub-páramo. Este acercamiento resulta realista pues existen especies de plantas que habitan en ambas secciones, lo que indica que, desde una mirada global, el páramo y sub-páramo son similares funcionalmente. Sin embargo, el hecho de eliminar el ruido de los datos compartidos, permitió analizar de manera independiente las secciones, desvelando los efectos de las condiciones climáticas en cada una de estas.

Al excluir las especies compartidas, fue evidente que, actuando como entidades separadas, páramo y sub-páramo presentan diferencias significativas en todos los caracteres funcionales a excepción de LA (Tabla 3). Teniendo en cuenta que las hojas son el órgano de la planta implicado directamente en el proceso de fotosíntesis (Taiz et al., 2015), el área foliar (LA) se convierte en un carácter de alta importancia dado que influye directamente la captación de CO₂ y de luz solar (Bonan, 1993), necesarios para que la planta pueda fabricar sus propios nutrientes. Sin embargo, se ha demostrado que este carácter puede estar influido por la historia evolutiva (Cornelissen et al., 2003), lo que confundiría el efecto ambiental versus el efecto evolutivo.

Encontrar diferencias a nivel de caracteres funcionales entre páramo y sub-páramo tiene distintas implicaciones y, en general, indica que las plantas se están comportando de manera distinta en ambos lugares. De este modo, encontrar densidades de madera más altas en páramo sugiere que allí las plantas son más estables y resistentes en tallo y tronco (Cornelissen et al., 2003; Hietz, et al., 2017). Sin embargo, el hecho de encontrar LMA, SLA, LDMC y Hmax más altos en sub-páramo, sugiere que las plantas que habitan en el ecotono tienen mayor crecimiento (Harguindeguy et al., 2013) y hojas más resistentes, densas y duraderas (Cornelissen et al., 2003; Ruger et al., 2012; Wright et al., 2004). Lo anterior indica que en el páramo la estructura del tallo es más resistente, probablemente para resistir los fuertes vientos, mientras que en el sub-páramo la estructura foliar es más resistente.

El hecho de que se presenten diferencias en todos los caracteres del páramo y sub-páramo sugiere que las especies que habitan en ambos lugares (especies compartidas) son las que se verían menos afectadas por el cambio climático, dado que tener una distribución más amplia y por ello estar expuestas a un rango mayor de condiciones ambientales, permite que éstas estén mejor adaptadas a aspectos climáticos variables. Así mismo, las especies compartidas representan un punto en común que pone en sintonía a páramo y sub-páramo, por lo que puede ocurrir que, en algún

momento, la respuesta de estos dos lugares sea similar. Por otro lado, la razón por la que se presentan diferencias entre el ecosistema (páramo) y el ecotono (subpáramo) se debe principalmente a que la composición vegetal de cada uno de ellos es distinta cuando se excluyen las 40 especies compartidas (Tabla 2). Respecto a las características particulares que pueden causar la diferenciación a nivel de caracteres funcionales foliares, se ha sugerido que la forma de vida es una de las principales características determinantes en los rasgos funcionales de las hojas (Santiago & Wright, 2007). Lo anterior podría explicar parcialmente la diferencia encontrada en cuanto a los caracteres funcionales, dado que se encontraron diferencias significativas entre los dos sitios en cuanto a las formas de vida árbol y arbusto, pero no en las demás formas de vida (resultados no mostrados).

Al evaluar la relación con los factores abióticos (temperatura y precipitación), se tomó inicialmente el conjunto total de datos como una unidad y se observó correlación entre rasgos y condiciones climáticas (Fig. 2). De los caracteres analizados, los que más relación mostraron con las variables climáticas fueron Hmax y densidad de madera, que mostraron significancia estadística en casi todos los casos (Tabla 4). Estos caracteres están asociados principalmente al crecimiento de la planta, por lo que son los que más relación muestran con las condiciones climáticas. Si bien las plantas cuentan con estrategias adaptativas, su crecimiento dependerá de la energía con la que cuenten para poder hacerlo (Taiz et al., 2015), por ello, las condiciones climáticas como temperatura y precipitación tendrán gran influencia dado que pueden ser factores de estrés que impliquen un gasto energético (p.ej. en reparación y mantenimiento) y de esta manera limiten el crecimiento del organismo.

Las variables climáticas con mayor significancia para los caracteres funcionales fueron precipitación anual (Bio12) y precipitación en el mes más húmedo (Bio13), mientras que TPA solo fue significativa para densidad de madera. Esto demuestra que, entre los dos factores más influyentes en la funcionalidad de la planta (precipitación y temperatura), precipitación parecería jugar un rol más determinante (Pérez et al., 2012). La influencia de la precipitación probablemente está relacionada con la apertura estomática, el ingreso de nutrientes a la planta y la transpiración (Taiz et al., 2015; Yan et al., 2012; Pregitzer & King, 2005; Raven et al., 1992; Dong & Liu, 2017); en el caso de temperatura, hay un impacto sobre el desempeño del aparato fotosintético y de la respiración (Taiz et al., 2015; Ribas & González, 2000).

Adicionalmente, a pesar de que en todos los casos la correlación no fue siempre estadísticamente significativa (Tabla 4), los resultados muestran que, al aumentar la temperatura o la precipitación, hay una disminución del carácter, es decir, hay una relación inversa entre caracteres funcionales y condiciones climáticas. Esta relación se evidencia especialmente para los caracteres SLA, LDMC y densidad de madera, los cuales, con todas las variables climáticas (a excepción de Bio15), muestran una pendiente negativa (Tabla 4). Para el caso de SLA, el aumento de las condiciones climáticas, es decir, condiciones climáticas extremas, favorece su disminución. Si se tiene en cuenta que un alto SLA está asociado a hojas delgadas y de baja densidad (Anderson & Gezon, 2015), una disminución del SLA (hojas más gruesas) indica que la respuesta de la planta frente a condiciones extremas es hacer hojas más resistentes que perduren y no tengan que ser fabricadas constantemente. Además, el aumento del grosor de las hojas puede estar asociado a un mayor contenido de agua, dado el aumento en la disponibilidad de agua gracias a mayores precipitaciones (Taiz et al., 2015; Afzal et al., 2017). En ese sentido, eventos de condiciones climáticas extremas podrían ocasionar que el recambio de hojas sea menor, mientras que la duración de las mismas aumente; sin embargo, esto expone a las plantas a mayor riesgo bajo eventos de herbivoría. Lo anterior también se corrobora con el hecho de que LMA, que es inverso a SLA (Cornelissen et al., 2003), muestra relación directa con la mayoría de variables climáticas, lo que sugiere que ante aumento en temperatura y precipitación, la tendencia de la planta es a hacer hojas más resistentes. Cabe aclarar que al hacer hojas más resistentes y tratar de hacer un mayor ahorro, habrá un retorno más lento de nutrientes al ecosistema (Wright et al., 2004; Nock et al., 2016), lo que puede, en últimas, cambiar algunas de sus propiedades. Sin embargo, la hipótesis de que frente a condiciones climáticas extremas las plantas desarrollan hojas más resistentes no se cumple para los resultados de LDMC (medida de resistencia de la hoja) (Hietz et al., 2017) pues muestra una relación inversa con las variables climáticas. Los resultados encontrados son consistentes con el hecho de que LDMC bajo tiende a estar asociado a ambientes perturbados y de estrés para la planta (Cornelissen et al., 2003; Lavorel et al., 2011).

Densidad de madera mostró correlación con todas las variables climáticas (Tabla 4), lo que sugiere que es un carácter sensible a los factores externos. La estrecha relación con las condiciones climáticas puede ser debida a que se relaciona de forma directa con la estructura de la planta y a que su construcción depende del acceso a recursos (Taiz et al., 2015); por lo tanto, una disminución en sus valores ante el aumento en condiciones de temperatura y precipitaciones extremas puede

deberse a disminución en la disponibilidad de recursos. A pesar de que se podría pensar que temperaturas más frías limitarían el acceso a recursos como agua y nutrientes (Yan et al., 2012; Pregitzer & King, 2005) y estarían relacionadas con densidades de madera bajas, los resultados muestran una relación inversa con la temperatura (Fig. 2). Esta respuesta al frío puede ser una medida de defensa del organismo y podría ser una estrategia para prevenir daños por factores abióticos como embolismos (Tabla 1); sin embargo, cabe aclarar que hay un reducido número de datos para este carácter en el ecosistema de páramo (3 especies), por lo cual se necesitan más resultados para corroborar este patrón. Estos resultados son concordantes con lo reportado en la literatura, pues como indica Ducey et al. (2017), en temperaturas más frías, hay una tendencia a presentar mayores densidades, y esto se corrobora al encontrar una relación inversa con la temperatura del mes más frío (Bio6) (Tabla 4). Según Ducey et al. (2017) no está clara la razón de esta tendencia, notoria en especies tolerantes a la sombra, sin embargo, indican que puede estar relacionada con reducciones en costos para mantener la respiración, diferencias en demanda de evapotranspiración o mayor disponibilidad de humedad durante la temporada de crecimiento. Respecto a esta tendencia, podría decirse que ante eventos de condiciones climáticas extremas puede que las plantas leñosas tengan un tiempo de vida más corto (Hietz et al., 2017), dado que si la densidad de madera disminuye mucho existe el riesgo de que se fracturen; además, de no mantenerse erguidas puede que se afecte su capacidad de absorción de luz solar y con ello el proceso de fotosíntesis.

Los caracteres LA y Hmax guardan una relación directa con las variables climáticas, lo que significa que un aumento en las precipitaciones o la temperatura los favorece. En cuanto a la importancia de la disponibilidad de agua como determinante para la altura de las plantas, una de las explicaciones mejor aceptadas es la hipótesis de limitación hidráulica, la cual se basa en la observación de que al aumentar la altura aumenta también la dificultad de llevar agua a las hojas (Moles et al., 2009). Con base en lo anterior, para evitar embolia, las plantas se ven obligadas a cerrar sus estomas dado que, sin la apertura de estos, la fotosíntesis se ve afectada y con ello el crecimiento (Taiz et al., 2015). Sin embargo, al tener una fuerte disponibilidad de agua, es posible solventar esta limitación y así se favorece el crecimiento de la planta. Por otra parte, al analizar el efecto de la temperatura se debe tener en cuenta que las temperaturas contempladas en el páramo se encuentran por debajo de los 22 °C. Teniendo en cuenta lo anterior, se puede decir que, a pesar de que algunos estudios han encontrado una relación inversa entre la altura de la planta y la

temperatura (Dierig et al., 2005), con el rango contemplado en este estudio, el aumento de la temperatura es favorable para la planta porque a medida que aumenta disminuiría el riesgo de congelamiento. Otros estudios también han reportado una relación directa entre el crecimiento de algunas especies de plantas y el aumento de la temperatura en rangos inferiores a 20 °C (Windauer et al., 2004); así mismo, existe una relación entre el aumento de la temperatura y mayor abundancia de especies (Soudzilovskaia et al., 2013).

Luego del análisis contemplando el conjunto de datos como una sola entidad, se realizó un análisis separando páramo y sub-páramo. Los resultados de esto muestran tendencias similares a lo descrito previamente, siendo densidad de madera y LDMC dos de los caracteres con significancia estadística en cuanto a relación con las variables climáticas. Sin embargo, cabe aclarar que al hacer la separación, pudo notarse que algunos caracteres muestran más relación con las variables climáticas en uno de los dos lugares; es así como en el caso de LDMC y densidad de madera, el sub-páramo es el que muestra relaciones más significativas entre rasgos y factores climáticos (Tabla 5). Lo anterior puede deberse, en el caso de densidad de madera se contempló un mayor número de especies. En el caso del LDMC, haber encontrado esta relación predominantemente en el sub-páramo corresponde con el hecho de que es una zona de transición entre el ecosistema de bosque y el páramo propiamente dicho, pues a pesar de que la mayoría de las plantas están adaptadas a condiciones particulares, no todas las allí presentes son tolerantes a condiciones extremas como las que tienen lugar en el páramo *per se*.

De esta manera, se podría pensar en que las plantas que habitan el páramo *per se* son más estables y no muestran una marcada dependencia de las condiciones ambientales (menor significancia en correlaciones respecto a lo encontrado en sub-páramo), como sí sucede en el sub-páramo. Sin embargo, rasgos como SLA y Hmax muestran patrones interesantes con respecto a la precipitación anual (Bio12) y precipitación en el mes más húmedo (Bio13). Lo anterior evidencia que en el páramo hay una alta relevancia de la disponibilidad de agua para las plantas y que la precipitación es uno de los factores climáticos más influyentes para los rasgos funcionales de estas plantas (Ribas & González, 2000; Afzal et al., 2017).

Teniendo en cuenta que los caracteres funcionales han sido considerados una buena herramienta para la predicción de los efectos del cambio climático (Ruger et al., 2012; Lavorel et al., 2007; Reich, 2014; Nock et al., 2016; Soudzilovskaia et al., 2013; Suding & Goldstein, 2008; Lavorel et

al., 2010), su estudio es relevante, pues también pueden ser indicadores de los servicios ecosistémicos y la distribución de estos en determinada área (Lavorel et al., 2011). Cabe aclarar que, a pesar de que estos caracteres tienen efecto (influencia en las propiedades del ecosistema) y respuesta (influencia las habilidades de las especies de colonizar y persistir ante los cambios ambientales) (Nock et al., 2016), en este estudio se hace una evaluación de la respuesta dado que no se está evaluando directamente cómo se afecta el ecosistema ante los cambios en los caracteres funcionales de las plantas. Adicionalmente, las bases de datos construidas permiten tener idea de las condiciones generales del ecosistema, pues la desviación estándar alta, presentada para cada carácter, especialmente en rasgos foliares como LA, LMA y LDMC (Tabla S2), indica una alta diversidad dentro del ecosistema (Nock et al., 2016), que puede estar asociada a su gradiente altitudinal (Hijmans et al., 2005).

Como conclusión, páramo y sub-páramo como entidades independientes presentan diferencias en cuanto al comportamiento de las plantas. La precipitación es el factor climático más determinante sobre los caracteres funcionales, siendo los más relacionados Hmax y densidad de madera. Las tendencias indican que bajo eventos de temperatura y precipitación elevadas hay propensión a la elaboración de hojas más resistentes, mayores alturas y áreas foliares, y menores densidades de madera.

Para profundizar con este tipo de análisis es importante evaluar la respuesta en caracteres adicionales y considerar otras variables climáticas, además, futuros estudios deberán considerar el contexto biótico y abiótico (Hijmans et al., 2005), así como el contexto de la comunidad (Kimball et al., 2016). Así mismo, aquí no se hizo una descripción de la anatomía de las hojas de la planta, lo que puede ser determinante para los caracteres funcionales foliares (Afzal et al., 2017), por lo que se recomienda tener estas consideraciones para futuros estudios.

AGRADECIMIENTOS

A todas las personas que colaboraron con la elaboración de este proyecto, principalmente a colaboradores del Grupo de Ecología Funcional y Ecosistémica y en especial a Marius Jean Bottin y Francisco Cuesta por proporcionar datos climáticos.

REFERENCIAS

1. Afzal A, Duijter A W & Watson J E. 2017. Leaf thickness to predict plant water status. *Biosystemsengineering*. 156: 148-156.
2. Almeida J P, Montufar R & Anthelme F. 2012. Patterns and origin of intraspecific functional variability in a tropical alpine species along an altitudinal gradient. *Plant Ecology & Diversity*. First: 1–11.
3. Anderson J T & Gezon Z J. 2015. Plasticity in functional traits in the context of climate change: a case study of the subalpine forb *Boechera stricta* (Brassicaceae). *Global Change Biology*. 21: 1689–1703.
4. Bonan G B. 1993. Importance of Leaf Area Index and Forest Type When Estimating Photosynthesis in Boreal Forests. *REMOTE SENS. ENVIRON*. 43: 303-314
5. Cabrera M & Ramírez W. 2014. Restauración ecológica de los páramos de Colombia. Transformación y herramientas para su conservación. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). 296 pp.
6. Cornelissen J H, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Reich P B, ter Steege H, Mirgan H D, van del Heijden M, Pausas J G & Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*. 51: 335-380.
7. Díaz M A, Navarrete J D, & Suárez T. 2005. Páramos: Hidrosistemas Sensibles. *Revista de Ingeniería*. 22: 64-75.
8. Dierig DA, Adam N R, Mackey B E, Dalquist GH & Coffelt T A. 2005. Temperature and elevation effects on plant growth, development, and seed production of two *Lesquerella* species. *Industrial Crops and Products*. 24: 17–25.
9. Dong Y & Liu Y. 2017. Response of Korean pine's functional traits to geography and climate. *PLoS ONE*. 12(9).
10. Ducey M, Woodall C M & Bravo-Oviedo A. 2017. Climate and species functional traits influence maximum live tree stocking in the Lake States, USA. *Forest Ecology and Management*. Elsevier. 386: 51-61.
11. Harguindeguy N P, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M, Cornwell W K, Craine J M, Gurvich D E, Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, de Vos A C, Buchmann N, Funes G,

- Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, van der Heijden M G A, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S & Cornelissen J H C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*: A- BO.
12. Hietz P, Rosner S, Hietz-Seifert U & Wright J. 2017. Wood traits related to size and life history of trees in a Panamanian rainforest. *New Phytologist*. 213: 170–180.
 13. Hijmans R J, Cameron S E, Parra J L, Jones P G & Jarvis A. 2005. World Clim. Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25: 1965-1978.
 14. Hofstede R, Calles J, López V, Polanco R, Torres F, Ulloa J, Vásquez A & Cerra M. 2014. Los Páramos Andinos ¿Qué sabemos? Estado de conocimiento sobre el impacto del cambio climático en el ecosistema páramo. UICN. Ecuador.
 15. Hooghiemstra H, Wijniga V & Cleef A. 2006. The paleobotanical record of Colombia: Implications for biogeography and biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 93 (2): 297-325.
 16. Kimball S, Funk J L, Spasojevic M J, Suding K N, Parker S & Goulden M L. 2016. Can functional traits predict plant community response to global change?. *Ecosphere*. 7(12): e01602.
 17. Lavorel S, Diaz S, Cornelissen H C, Garnier E, Harrison S P, McIntyre S, Pausas J, Pérez-Harguindeguy N, Roumet C & Urcelay C. 2007. Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail?. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. The IGBP Series, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. Cap.13: 149-160.
 18. Lavorel S, Gachet S, Sahl A, Colace M, Gaucherand S, Burylo M & Bonet R. 2010. A Plant Functional Traits Database for the Alps-Application to the Understanding of Functional Effects of Changed Grassland Management. A plant functional traits data base for the Alps. Cap. 12.
 19. Lavorel S, Grigulis K, Lamarque P, Colace M, Garden D, Girel J, Pellet G & Douzet R. 2011. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*. 99: 135-147.
 20. Luteyn J L. 1999. Páramo ecosystem. Based on *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 84.

21. Moles A T, Warton D I, Warman L, Swenson N G, Laffan S W, Zanne A E, Pitman A, Hemmings F A & Leishman M R. 2009. Global patterns in plant height. *Journal of Ecology*. 97: 923–932.
22. Monasterio M. 1980. Los Páramos Andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidad con otras regiones andinas. En: Monasterio, M. (Ed): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Editorial de la Universidad de Los Andes: 15-27.
23. Myers N, Mittermeier R A, Mittermeier C G, da Fonseca G A & Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 403: 853–858.
24. Nock C A, Vogt R J & Beisner B E. 2016. *Functional Traits*. eLS. John Wiley & Sons. Ltd: Chichester.
25. Pérez L, Rebollo S, Hernández V, García G, Pavón J & Gómez A. 2012. Plant functional trait responses to interannual rainfall variability, summer drought and seasonal grazing in Mediterranean herbaceous communities. *Functional Ecology*. 26: 740-749.
26. Peyre G, Balslev H, Martí D & Font X. 2015. VegPáramo, a flora and vegetation database for the Andean páramo. *Phytocoenologia*. 45.
27. Pregitzer K S & King J S. 2005. Effects of Soil Temperature on Nutrient Uptake. *Ecological Studies*. Volumen 181. H. BassiriRad (Ed.) *Nutrient Acquisition by Plants An Ecological Perspective*
28. Raven P, Evert R & Eichhorn S. 1992. *Biología de las plantas*. Editorial Reverte. Vol 2.
29. Reich PB. 2014. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. Special feature – forum the tree of life in ecosystems. *Journal of Ecology*. 102: 275–301.
30. Ribas M & González M A. 2000. Fisiología de la respiración de las plantas. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Capítulo 14. Editorial Mc Graw-Hill Interamericana, 217-234.
31. Ruger N, Wirth C, Wright S J & Condit R. 2012. Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. *Ecological Society of America. Ecology*. 93: 2626–2636.
32. Sanchez A, Posada J M & Smith W K. 2014. Dynamic cloud regimes, incident sunlight, and leaf temperatures in the endemic *Espeletia grandiflora* and the indigenous *Chusquea*

- tessellata, northern Andean páramo, Colombia. Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 46(2): 371-378.
33. Santiago L S & Wright S J. 2007. Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. Functional Ecology. 21: 19-27.
 34. Soudzilovskaia N A, Elumeeva T G, Onipchenko V G, Shidakov I, Salpagarova F S, Khubiev A B, Tekeev D K & Cornelissen J H C. 2013. Functional traits predict relationship between plant abundance dynamic and long-term climate warming. PNAS. 110 (45): 18180-18184.
 35. Suding K N & Goldstein L J. 2008. Testing the Holy Grail framework: using functional traits to predict ecosystem change. New Phytologist. 180: 559-562.
 36. Taiz L, Zeiger E, Møller IM. & Murphy A. 2015. Plant Physiology and Development. Ed 6. Sinauer Associates, Inc.
 37. Vargas-Cardenas O L. 2016. Distribución altitudinal, papel en los ecosistemas y amenazas de las poblaciones del género *Espeletia* (Asteráceae) en Colombia. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Facultad de Ciencias y Educación. 62 pp.
 38. Vile D, Garnier E, Shipley B, Laurent G, Navas M L, Roumet C, Lavorel S, Díaz S, Hodgson J G, Lloret, F, Midgley G F, Poorter H, Rutherford M C, Wilson P J & Wright I J. 2005. Specific Leaf Area and Dry Matter Content Estimate Thickness in Laminar Leaves. Annals of Botany. 96(6): 1129–1136.
 39. Windauer L B, Slafer G A & Ravetta D A. 2004. Phenological responses to temperature of an annual and a perennial *Lesquerella* species. Annals of botany. 94(1): 139-44.
 40. Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J, Diemer M, Flexas J, Ganier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J, Navas M, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V, Roumet C, Thomas S, Tjoelker M G, Veneklaas E J & Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. Nature. 428: 821-827.
 41. Yan Q, Duan Z, Mao J, Li X & Dong F. 2012. Effects of root-zone temperature and N, P, and K supplies on nutrient uptake of cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings in hydroponics, Soil Science and Plant Nutrition. 58(6): 707-717.

TABLAS Y LEYENDAS DE FIGURAS

I. Tablas

Tabla 1. Descripción de caracteres funcionales representativos.

Rasgo funcional	Siglas	Unidades frecuentes	Descripción
Área foliar (Leaf area)	LA	mm ²	El área foliar, que habla del tamaño de la hoja, es el área de la superficie de un lado de una hoja simple. Este carácter tiene implicaciones importantes a nivel energético y de su balance de agua, y se ha relacionado con las condiciones climáticas a las que está expuesta la planta, pues la variación interespecífica en el tamaño de las hojas se ha asociado con la variación climática, la geología, la altitud o la latitud. Así mismo, dicha variación en el tamaño de las hojas se ha relacionado con factores alométricos y estrategias ecológicas de respuesta a condiciones de estrés y perturbaciones. De la misma manera, se cree que los factores filogenéticos también tienen relevancia dentro de este carácter funcional (Cornelissen et al., 2003).
Grosor foliar (Leaf thickness)	LT	mm	El grosor de la hoja es un caracter que desempeña un importante papel en cuanto al funcionamiento de la hoja y con esto al de la planta. Este rasgo está asociado a estrategias de adquisición y uso de recursos; es así como la cantidad de luz absorbida y la ruta de difusión del CO ₂ en una hoja dependen, al menos de manera parcial, del grosor que esta tenga. Así mismo, se ha encontrado relación de este caracter con otros rasgos de la planta. Por ejemplo, se han asociado hojas gruesas con un aumento en la longevidad y los costos de construcción de la hoja (Vile et al., 2005). Sin embargo, este es un rasgo difícil de medir dadas las variaciones morfológicas de las hojas y las estructuras de defensa presentes en la superficie de las mismas (Sanchez et al., 2014).
Densidad de madera (Wood density)	WD	g cm ⁻³	La densidad de madera en el tallo corresponde a la masa seca al horno en una sección del tallo principal de una planta dividida por el volumen de la misma sección aún fresca. Un tallo denso constituye una alta resistencia estructural, necesaria para que una planta pueda mantenerse erguida, y una alta durabilidad, requerida para mantenerse en el tiempo. Este carácter parece ser central en una compensación entre la tasa de crecimiento de la planta y las defensas del tallo contra patógenos, herbívoros

			o el daño por factores abióticos. Adicionalmente, esta característica desempeña un importante rol a nivel global en el almacenamiento de carbono (Cornelissen et al., 2003). Estudios previos han mostrado que densidades de madera altas tienen menores tasas de mortalidad que densidades bajas.
Maximum Height	Hmax	m	Es la altura máxima que un individuo maduro de una especie alcanza en un hábitat dado. Este carácter está asociado con la forma de crecimiento, la posición de las especies en relación a la luz, el vigor de la planta y el tamaño de reproducción, entre otras características (Ietz et al., 2017).
Specific leaf area	SLA	m ² Kg ⁻¹	Corresponde al área de un lado de la hoja fresca dividido por su masa seca. Este carácter, en muchos casos, está correlacionado con la tasa de crecimiento relativo o la tasa fotosintética basada en masa de la planta. Valores bajos sugieren inversiones altas en fabricar defensas foliares y hojas duraderas. Las especies en ambientes ricos en recursos suelen presentar altos valores de SLA mientras que las que se encuentran en ambientes con limitaciones de recursos o condiciones de alto estrés tienden a presentar SLA bajos (Cornelissen et al., 2003).
Leaf dry matter content	LDMC	mg g ⁻¹	Es la masa seca de la hoja dividida por su masa fresca saturada de agua. Este carácter está relacionado con la densidad promedio de los tejidos foliares y se correlaciona negativamente con la tasa de crecimiento relativo potencial. Adicionalmente, el LDMC está correlacionado con la durabilidad de la hoja, siendo las hojas con alto LDMC relativamente más resistentes que las que tienen bajo LDMC. Se ha establecido que las especies cuyo LDMC es bajo tienden a estar más asociadas a ambientes perturbados (Cornelissen et al., 2003).
Leaf mass per area	LMA	Kg m ⁻²	De manera simplificada en la literatura se ha descrito como 1/SLA (Cornelissen et al., 2003). Este rasgo foliar es usado para describir la estrategia de crecimiento de la planta (Ruger et al., 2012), es decir la inversión de energía realizada para la fabricación de hojas, que son el órgano fotosintético de la planta. De esta manera las especies con alto LMA tienen hojas más gruesas y resistentes (Wright et al., 2004).

Tabla 2. Contenido bases de datos. Número de individuos y especies presentados en cada una de las bases de datos usadas en los análisis. En los datos de conteo de las bases de datos “Original” y “Colapsada” se incluyen datos del ecosistema Polylepis, pero estos no fueron incluidos para el análisis de los caracteres funcionales.

Número de especies										
Base de datos	Total	Páramo	Sub-páramo	Compartidas	LA	LMA	SLA	Hmax	Densidad de madera	LDMC
Original	255	125	88	40	170	219	219	57	91	154
Colapsada	255	125	88	40	170	219	219	57	91	154
Sin repetidos	213	125	88	0	129	177	177	36	67	114
Número de individuos										
Base de datos	Total	Páramo	Sub-páramo	LA	LMA	SLA	Hmax	Densidad de madera	LDMC	
Original	1882	859	1020	1749	1811	1811	195	551	1739	
Colapsada	585	301	281	462	524	524	157	247	452	
Sin repetidos	326	168	158	219	279	279	69	121	202	

Tabla 3. Resultados Wilcoxon/ T-test de comparación entre páramo y sub-páramo. Valores de la W de Wilcoxon o T del T-test y significancia estadística de la prueba, basada en el P-valor. La prueba corresponde a la comparación de caracteres entre páramo y sub-páramo usando los datos de las especies que no se encontraban en ambos lugares sino únicamente en uno de ellos (base de datos sin repetidos). También se muestra la significancia de la prueba de normalidad para cada uno de los caracteres funcionales evaluados. Se presenta el valor de la W para los casos donde se rechaza la hipótesis de normalidad (Normalidad: $p < 0.05$) y la T en los casos donde no se rechaza (Normalidad: $p > 0.05$).

Caracter funcional	Normalidad (P-valor)	Wilcoxon (W)/ T-test (T)
LA	***	5125
LMA	***	7200***
SLA	***	11988***
LDMC	***	3206*
Hmax	***	92.5***
Densidad de madera	0.05	3.30*

Significancia estadística del P-valor * <0.05 , ** <0.01 , *** <0.001

Tabla 4. Regresiones lineales entre caracteres funcionales y variables climáticas. Se reportan valores del R-cuadrado ajustado, tendencia de la pendiente (+/-) y significancia estadística de la regresión corrida tomando el total de datos como un solo conjunto. Las columnas 2-10 corresponden a las variables climáticas: temperatura promedio anual (TPA), coeficiente de la temperatura estacional (Bio4), máxima temperatura en el mes más caliente del año (Bio5), mínima temperatura en el mes más frío del año (Bio6), precipitación anual (Bio12), precipitación en el mes más húmedo (Bio13), precipitación en el mes más seco (Bio14) y coeficiente de variación de la precipitación estacional (Bio15).

Carácter funcional	TPA	BIO4	BIO5	BIO6	BIO12	BIO13	BIO14	BIO15
LA	-0.00 (+)	-0.00 (-)	-0.00 (+)	0.00 (+)	0.00 (+)	0.00 (+)	0.01 (+)	0.00 (-)
LMA	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (+)	-0.00 (+)	-0.00 (+)	0.00 (+)	0.00 (-)
SLA	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (+)
LDMC	-0.00 (-)	-0.00 (-)	0.00 (-)	0.01 (-)	0.05 (-)***	0.04 (-)***	0.05 (-)***	0.01 (+)*
Hmax	-0.00 (+)	0.22 (-)***	0.00 (+)	0.06 (+)*	0.17 (+)***	0.16 (+)***	0.05 (+)*	-0.00 (-)
Densidad de madera	0.20 (-)***	0.25 (-)***	0.13 (-)***	0.25 (-)***	0.20 (-)***	0.16 (-)***	0.36 (-)***	0.23 (+)***

Significancia estadística del P-valor * <0.05, ** <0.01, *** <0.001

Tabla 5. Regresiones lineales entre caracteres funcionales y variables climáticas separando por lugar. Se reportan valores del R-cuadrado ajustado, tendencia de la pendiente (+/-) y significancia estadística. Se realiza una regresión por separado páramo y sub-páramo. Las columnas 2-10 corresponden a las variables climáticas: temperatura promedio anual (TPA), coeficiente de la temperatura estacional (Bio4), máxima temperatura en el mes más caliente del año (Bio5), mínima temperatura en el mes más frío del año (Bio6), precipitación anual (Bio12), precipitación en el mes más húmedo (Bio13), precipitación en el mes más seco (Bio14) y coeficiente de variación de la precipitación estacional (Bio15).

Ecosistema	Caracter funcional	TPA	BIO4	BIO5	BIO6	BIO12	BIO13	BIO14	BIO15
Páramo	LDMC	-0.01 (+)	0.07 (+)*	-0.01 (-)	-0.02 (+)	-0.01 (-)	-0.01 (-)	-0.01 (+)	0.01 (-)
Sub-páramo	LDMC	0.01 (-)	0.07 (-)***	0.00 (-)	0.04 (-)**	0.15 (-)***	0.12 (-)***	0.20 (-)***	0.10 (+)***
Páramo	LA	-0.01 (-)	0.03 (-)	-0.01 (+)	-0.00 (+)	0.03 (+)	0.06 (+)*	-0.01 (+)	-0.01 (+)
Sub-páramo	LA	-0.00 (+)	-0.00 (+)	-0.00 (+)	0.01 (+)	0.00 (+)	-0.00 (+)	0.03 (+)*	0.02 (-)*
Páramo	SLA	-0.00 (-)	0.00 (+)	-0.00 (-)	-0.00 (-)	0.02 (-)*	0.03 (-)*	-0.00 (-)	-0.00 (-)
Sub-páramo	SLA	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (-)	0.00 (+)
Páramo	LMA	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (-)	0.01 (+)	0.00 (+)	-0.00 (+)	-0.00 (-)
Sub-páramo	LMA	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (-)	-0.00 (+)	-0.00 (-)
Páramo	Densidad de madera	0.54 (-)	0.74 (-)	-0.33 (-)	-0.39 (-)	-0.49 (+)	-0.49 (+)	-0.39 (+)	-0.37 (+)
Sub-páramo	Densidad de madera	0.20 (-)***	0.24 (-)***	0.13 (-)***	0.25 (-)***	0.20 (-)***	0.15 (-)***	0.35 (-)***	0.22 (+)***
Páramo	Hmax	-0.01 (+)	0.21 (-)**	0.00 (+)	0.07 (+)	0.18 (+)*	0.23 (+)**	-0.00 (+)	-0.03 (-)
Sub-páramo	Hmax	0.02 (+)	0.00 (-)	-0.01 (+)	-0.00 (+)	-0.02 (+)	-0.01 (+)	-0.02 (-)	-0.00 (+)

Significancia estadística del P-valor * <0.05, ** <0.01, *** <0.001

II. Figuras

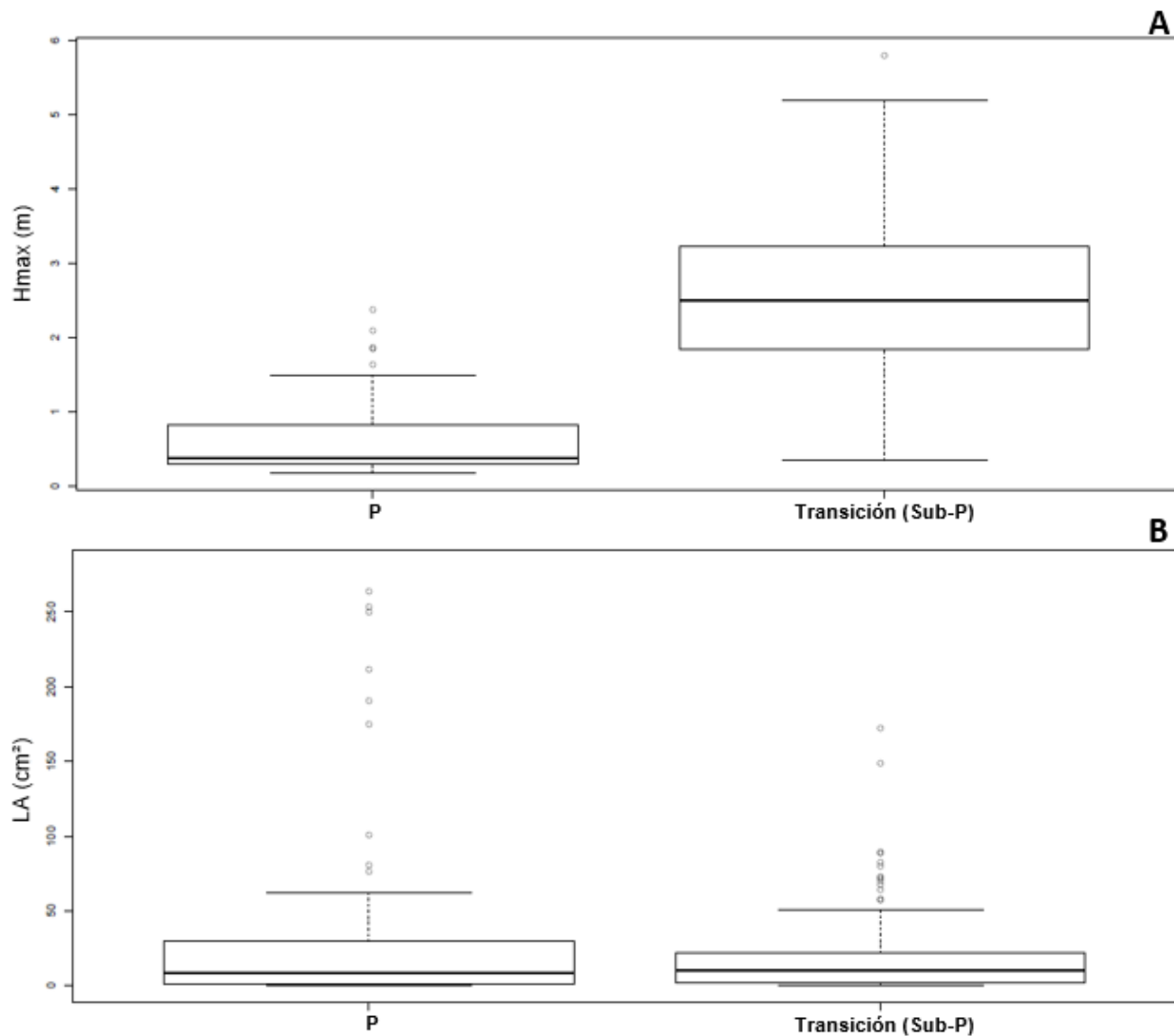


Figura 1. Diagrama de cajas para la comparación entre páramo y sub-páramo. La gráfica corresponde a la comparación de caracteres entre páramo y sub-páramo excluyendo los datos de especies compartidas. A) Diferencia significativa en el carácter Hmax (como ejemplo de diferencias entre los dos sitios) y B) Diferencia no-significativa en el carácter LA (ejemplo de no diferencia entre los dos lugares).

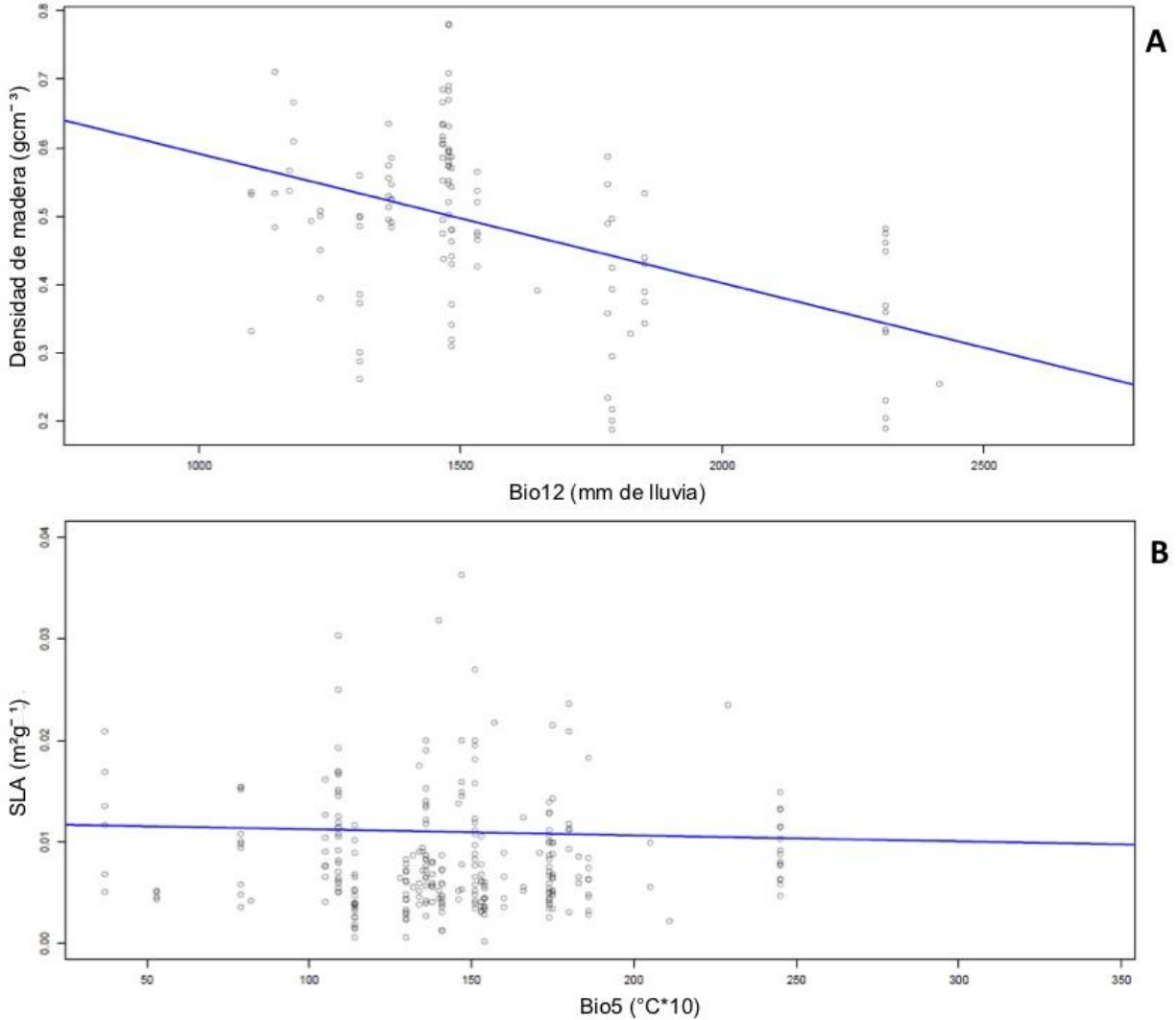


Figura 2. Diagrama de puntos de caracteres funcionales y variables climáticas. La gráfica representa regresiones tomando el total de datos como un solo conjunto. A) ejemplo de buena correlación entre el caracter y la variable climática, correspondiente a densidad de madera y precipitación anual (Bio12), con ecuación de la recta: $y = -0.00018915x + 0.78039536$ y B) ejemplo de falta de correlación entre el caracter y la variable climática, correspondiente a SLA y máxima temperatura en el mes más caliente del año (Bio5), con ecuación de la recta: $y = -0.00000597x + 0.01183436$.

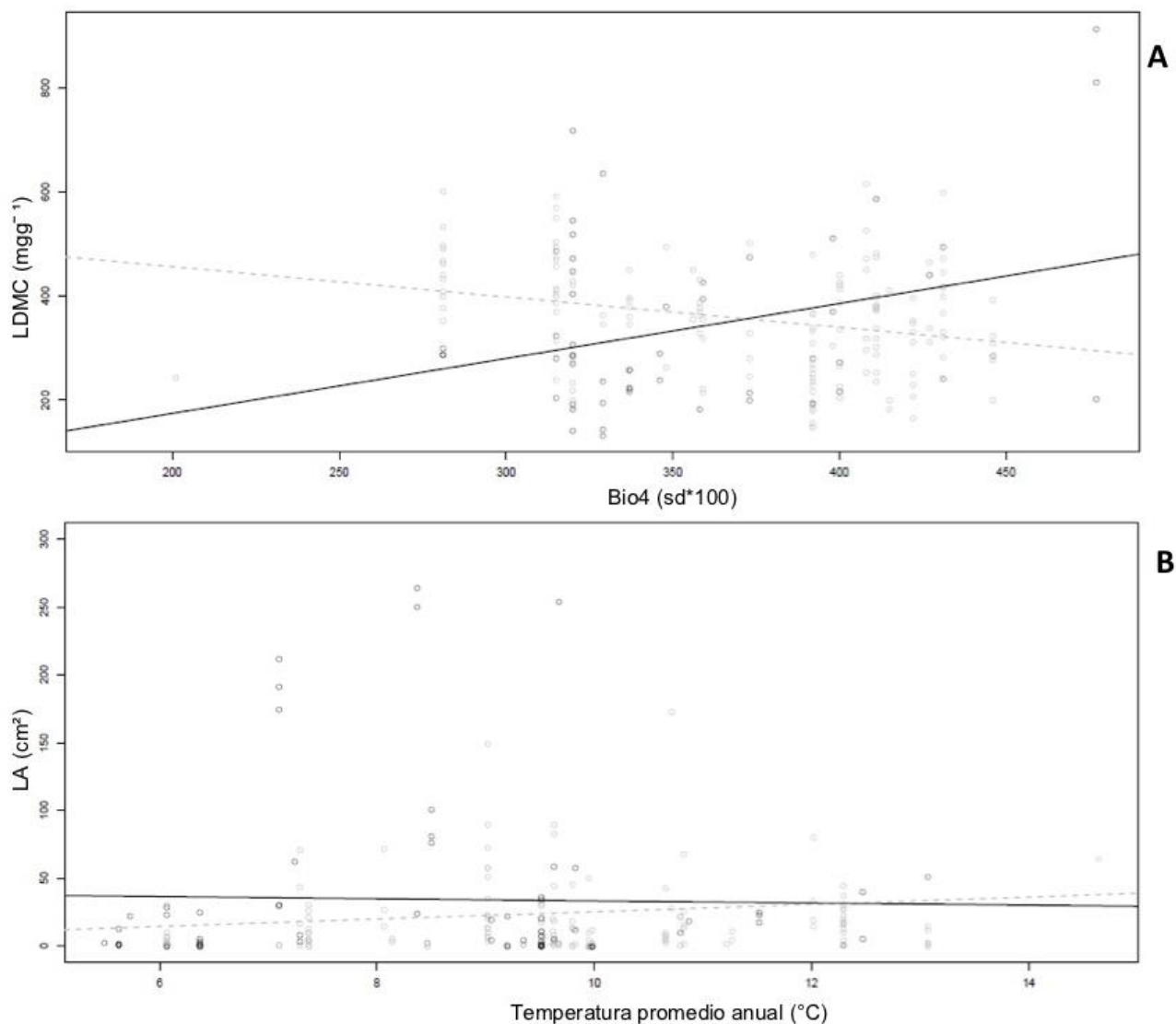


Figura 3. Diagrama de puntos de caracteres funcionales y variables climáticas, separando páramo y sub-páramo. La gráfica representa regresiones por separado para cada sitio, correspondiendo la línea sólida al páramo y la línea punteada al sub-páramo. A) ejemplo de buena correlación entre el caracter y la variable climática, correspondiente a LDMC y coeficiente de la temperatura estacional (Bio4), con ecuaciones de la recta: $y = 1.0548x - 36.0349$ para páramo y $y = -0.5821x + 572.9930$ para sub-páramo. B) ejemplo de mala correlación entre el caracter y la variable climática, correspondiente a LA y temperatura promedio anual (TPA), con ecuaciones de la recta: $y = -0.8038x + 41.4013$ para páramo y $y = 2.707x - 1.733$ para sub-páramo.

ANEXOS

I. Tablas

Tabla S1. Resultados Wilcoxon de comparación entre páramo y sub-páramo. Valores de la W de Wilcoxon y significancia estadística de la prueba basada en el P-valor. La prueba corresponde a la comparación de caracteres entre los dos lugares usando el total de datos presente en la base de datos colapsada. También se presenta la significancia de la prueba de normalidad para cada uno de los caracteres funcionales evaluados.

Caracter funcional	Normalidad (P-valor)	Wilcoxon (W)
LA	***	26972
LMA	***	31892
LDMC	***	22196
SLA	***	35754
Hmax	***	1194***
Densidad de madera	***	6798.5***

Significancia estadística del P-valor *0.05, **0.01, ***0.001

Tabla S2. Desviaciones estándar para los caracteres funcionales. Valores de las desviaciones estándar considerando distintos conjuntos de datos: la totalidad (páramo + sub-páramo) y por separado de páramo y sub-páramo.

	LA (cm ²)	LMA (gm ⁻²)	SLA (m ² g ⁻¹)	LDMC (mgg ⁻¹)	Densidad de madera (gcm ⁻³)	Hmax (m)
Páramo + sub-páramo	67,81	391,32	0,04	124,98	0,13	1,44
Páramo	63,57	151,28	0,01	170,02	0,11	0,68
Sub-páramo	69,66	514,52	0,06	103,72	0,13	1,32

II. Figuras

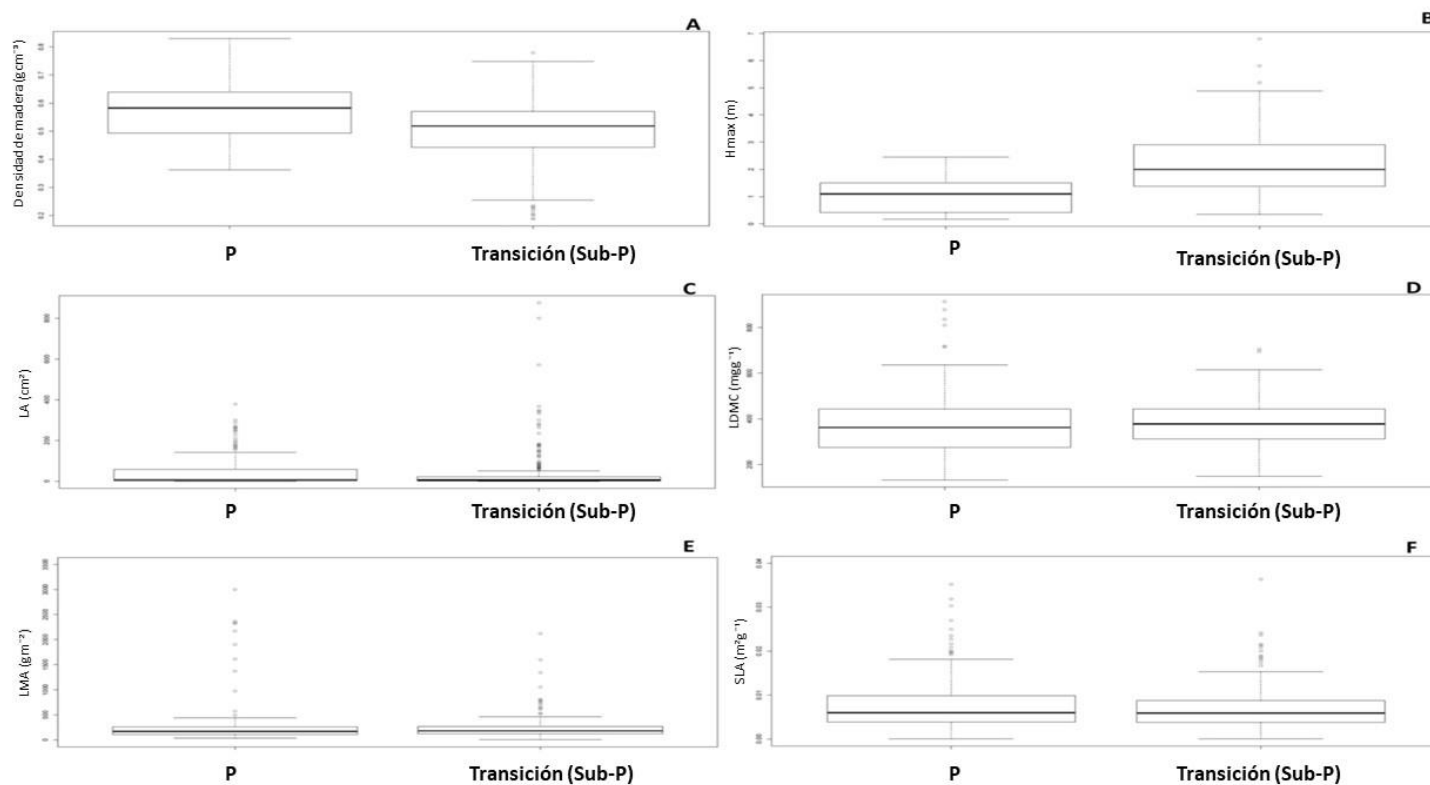


Figura S1. Diagrama de cajas para la comparación preliminar entre páramo y subpáramo. La gráfica corresponde a la comparación de caracteres entre páramo y sub-páramo incluyendo los datos de especies compartidas, es decir con el total de especies de la base de datos colapsada. Donde A) Diferencia en el carácter Densidad de madera, B) Diferencia en el carácter Hmax, C) Diferencia en el carácter LA, D) Diferencia en el carácter LDMC, E) Diferencia en el carácter LMA y F) Diferencia en el carácter SLA.

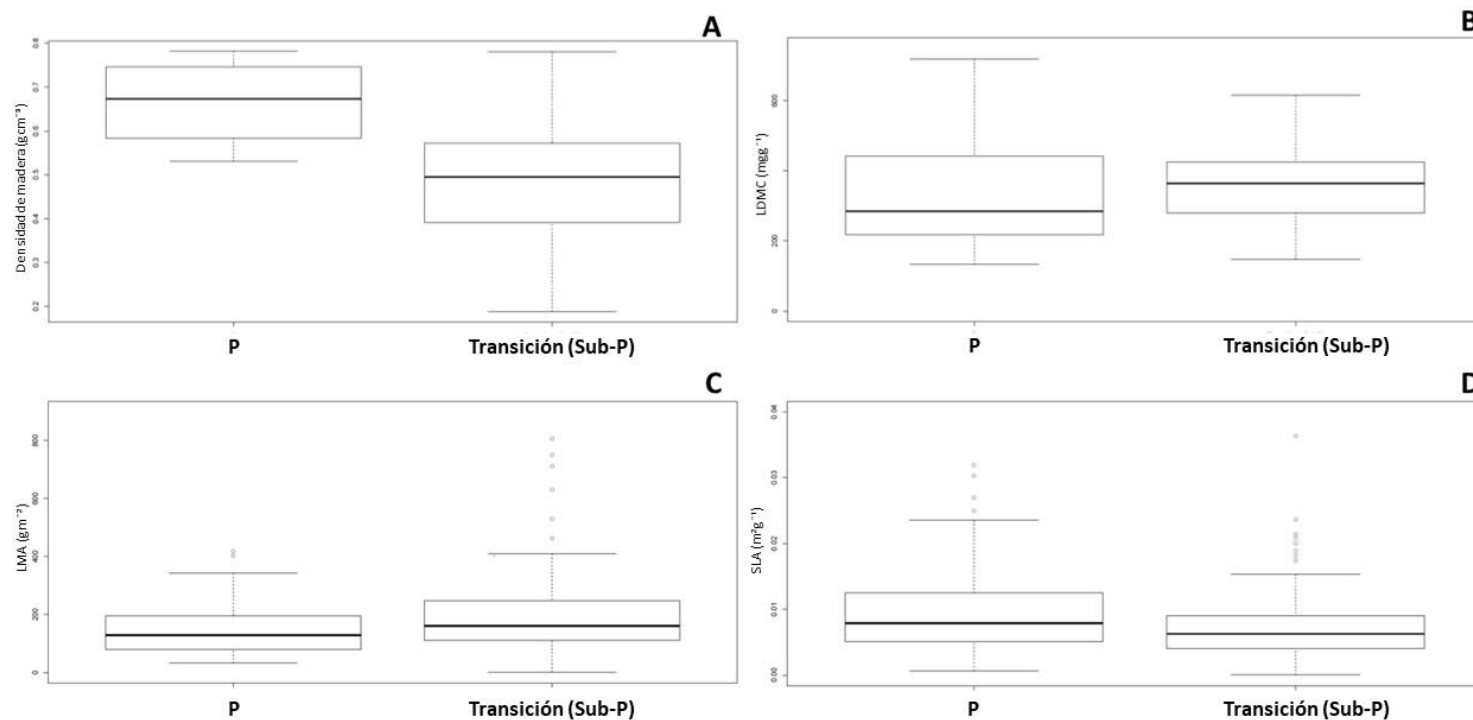


Figura S2. Diagrama de cajas para la comparación entre páramo y subpáramo excluyendo especies compartidas. La gráfica corresponde a la comparación de caracteres entre páramo y sub-páramo excluyendo los datos de especies compartidas. A) Diferencia en el caracter densidad de madera, B) Diferencia en el caracter LDMC, C) Diferencia en el caracter LMA y D) Diferencia en el caracter SLA.