

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

**Patrones altitudinales de descomposición de hojarasca en dos
localidades de páramo sometidas a diferentes regímenes
climáticos**

Sebastián Antonio Espín Meneses

Tesis de grado presentada para la obtención del título de Licenciatura en
Comunicación Ambiental

Quito

Mayo 2012

**Universidad San Francisco de Quito
Colegio de Ciencia Biológicas y Ambientales**

HOJA DE APROBACION DE TESIS

**Patrones altitudinales de descomposición de hojarasca en dos
localidades de páramo sometidas a diferentes regímenes
climáticos**

Sebastián Antonio Espín Meneses

Esteban Suárez, Ph.D.
Director de la Tesis y
Miembro del Comité de Tesis

Andrea Encalada, Ph.D.
Miembro del Comité de Tesis

Luis Vinueza, Ph.D.
Miembro del Comité de Tesis

Stella de la Torre, Ph.D.
Decana del Colegio de Ciencias
Biológicas y Ambientales

Quito, mayo de 2012

© Derechos de Autor

Sebastián Espín Meneses

2012

Agradecimientos

Este proyecto fue apoyado parcialmente por el Proyecto A/023862/09 concedido a la Universidad de Vigo y la Universidad San Francisco de Quito por la Agencia Española de Cooperación Internacional para el desarrollo (AECID).

Agradezco también a María Eugenia y Michelle, que son mi familia y lo mas importante que tengo en mi vida.

A las grandes mujeres de mi familia.

A mis profesores, a Esteban Suárez, de quien aprendí muchísimo.

A la USFQ y las artes liberales.

Resumen

En los últimos años el interés por conocer los posibles efectos del cambio climático han ido en aumento y, como consecuencia de ello, se ha incrementado la necesidad de establecer modelos locales que puedan advertir posibles escenarios para particulares zonas del planeta. Una de las zonas de principal afectación la constituyen los ecosistemas alto-andinos debido a su alta sensibilidad a las variaciones en el clima.

Esta investigación se enfocó en la dinámica de materia orgánica en los suelos del páramo, este proceso ecosistémico podría estar sujeto a mayores alteraciones durante escenarios de cambio climático. Para ello, utilizamos la gradiente altitudinal de las vertientes oriental y occidental de parte de la cordillera oriental de los Andes ecuatorianos, en la zona alta del Parque Nacional Cayambe-Coca, cerca de Papallacta. Se midieron las diferencias en la tasa de descomposición y temperatura a lo largo de la gradiente altitudinal en ambas vertientes, con dos tipos de hojarasca; buscando aprovechar la variación de temperatura a lo largo de la gradiente como proxy para escenarios de cambio climático. De esta forma, se pudo observar que existe una fuerte relación entre la temperatura a diferentes altitudes y la descomposición; igualmente, que a mayor temperatura (menor altitud) hay una mayor descomposición; pero que de la misma forma en la misma dinámica pueden influir factores como condiciones micro-climáticas, humedad, calidad de la hojarasca y entorno biótico, que pueden modificar la tendencia.

A través de esta investigación se ha concluido, que el uso de la gradiente altitudinal para esbozar posibles escenarios in situ sobre cambio climático es válido, pero que es importante visualizar la descomposición de una manera holística.

Abstract

In recent years the interest in knowing the possible effects of climate change has been increasing and, consequently, has increased the need for local models that can warn possible scenarios for particular areas of the planet. One of the main areas affected are the high-Andean ecosystems due to its high to climate variations.

This research has its center on the dynamics of organic matter in soils of the moor; this natural process may be subject to major variations during climate change scenarios. Therefore, we took as reference the altitudinal gradient of the eastern and western slopes from the eastern Cordillera of the Ecuadorian Andes, in the upper Cayambe Coca National Park, near Papallacta. We measured the differences in the rate of decomposition and temperature along the altitudinal gradient on both sides, with two types of litter, seeking to take the temperature variations along the altitudinal gradient as a proxy for climate change scenarios. Thus, there was a strong relationship between the temperature at different altitudes and decomposition, noting that at higher temperatures (lower altitudes) exists a major decomposition; but considering that in the same dynamics, factors such as micro-climate conditions, moisture, litter quality and biotic environment can influence, and modify the trend.

Finally it is possible to establish, that the use of the altitudinal gradient to outline possible scenarios in situ on climate change is valid, but it's important to visualize the decomposition in a holistic way.

Tabla de Contenido

Introducción	1
Justificación	6
Área de Estudio	7
Metodología	10
Experimento de descomposición	10
Análisis estadístico	12
Resultados	13
Discusión	15
Bibliografía	22
Anexos	27

Lista de figuras

Tabla 1. Temperatura promedio del aire ($^{\circ}\text{C}$) a lo largo de dos gradientes altitudinales en las vertientes occidental y oriental de la cordillera de los Andes, en el sector de Paluguillo y Papallacta (Napo y Pichincha, Ecuador).

Tabla 2. Coeficientes de descomposición (k) y coeficientes de correlación (R^2) para los modelos de regresión exponenciales utilizados para describir la dinámica de descomposición de hojarasca de dos especies de plantas (*Gynoxis* o *Baccharis*).

Tabla 3. Resultados del análisis de varianza que evalúa los efectos de la altitud, vertiente y especie de planta (*Gynoxis* o *Baccharis*), sobre las tasas de descomposición de hojarasca (% peso perdido/mes).

Figura 1. Representación gráfica del diseño experimental utilizado para estudiar los cambios en los patrones de descomposición de hojarasca de dos especies (*Gynoxis* o *Baccharis*).

Figura 2. Relación entre la temperatura promedio del aire ($^{\circ}\text{C}$) y la altitud (m) en las vertientes oriental (A) y occidental (B) de la cordillera de los Andes, en el sector de Paluguillo y Papallacta (Napo y Pichincha, Ecuador).

Figura 3. Patrones de descomposición de hojarasca de dos especies (*Gynoxis* y *Baccharis*).

Figura 4. Comparación de las tasas de descomposición de hojarasca de dos especies (*Gynoxis* o *Baccharis*) a lo largo de gradientes altitudinales en los páramos de las vertientes occidental (A) y oriental (B) de la cordillera de los Andes.

Figura 5. Relación entre la tasa de descomposición de hojarasca perdida por mes y la temperatura diurna promedio $^{\circ}\text{C}$, a lo largo de gradientes altitudinales en los páramos de las vertientes oriental (A) y occidental (B) de la cordillera de los Andes.

Material Complementario: Agua (10' 30'') Documental sobre el camino del agua desde su captación en los suelos del páramo hasta su uso en la ciudad.

Introducción

Durante los últimos 30 años ha aumentado la preocupación en torno al cambio climático y sus posibles efectos sobre los ecosistemas naturales y sobre las poblaciones humanas. El Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC) define a este fenómeno como una importante variación estadística en el estado medio del clima o en su variabilidad, que persiste durante un período prolongado (IPCC 2007). Si bien aun existe debate acerca de las causas y el origen de esta variación, existe abundante evidencia que sugiere que el cambio climático actual está relacionado directa o indirectamente con actividades humanas que alteran la composición de la atmósfera y los patrones climáticos a nivel global (IPCC 2007). Por ejemplo, de los 12 años que transcurrieron entre 1995 y 2006, 11 figuran entre los 12 más cálidos en los registros instrumentales de la temperatura de la superficie mundial (desde 1850). Adicionalmente, la tendencia lineal a 100 años (1906-2005), cifrada en $0,74^{\circ}\text{C}$ (entre $0,56^{\circ}\text{C}$ y $0,92^{\circ}\text{C}$) es superior a la tendencia correspondiente de $0,6^{\circ}\text{C}$ (entre $0,4^{\circ}\text{C}$ y $0,8^{\circ}\text{C}$) (1901-2000) indicada en el Tercer Informe de Evaluación implementado por el IPCC (IPCC 2007). Este patrón sugiere que los cambios en los niveles de CO_2 , temperatura, humedad y luz debido al cambio climático probablemente alterarán la estructura y función de las comunidades biológicas y los ecosistemas, incluyendo procesos como la dinámica de materia orgánica y el reciclaje de nutrientes (Dunne et al. 2004). De esta manera, el cambio climático podría alterar los patrones de distribución de las especies, las características del suelo, y otras propiedades de los ecosistemas, dando lugar a una disociación futura de las relaciones clima / ecosistema (Dunne et al. 2004).

Los ecosistemas de altura se encuentran entre los más vulnerables a los efectos del cambio climático (Walther et al. 2005, Nogués-Bravo et al. 2007). Por ejemplo, se prevé que los incrementos de temperatura sean mayores en los ecosistemas de alta montaña y que tengan impactos más dramáticos ya que el funcionamiento de estos ecosistemas está actualmente condicionado por las bajas temperaturas (Hobbie, Nadelhoffer, & Högberg, 2002);.(Robinson, 2002). Adicionalmente, los posibles aumentos del contenido de humedad del aire relacionados con el incremento de la temperatura y la evapotranspiración podrían resultar en una reducción en el gradiente adiabático, que es el cambio de temperatura a lo largo de una gradiente altitudinal. Como resultado, los posibles efectos del aumento de temperatura predicho por los escenarios climáticos actuales podría ser mayor en lugares de considerable altitud (Buytaert et al. 2011). Esto permite anticipar que en las regiones altas de las montañas tropicales los efectos del cambio climático podrían ser más dramáticos comparados con las tierras bajas circundantes (URRUTIA et al. 2009). Desde este punto de vista, en la actualidad se necesitan más estudios que evalúen los efectos del cambio climático en estos ecosistemas que, a pesar de su vulnerabilidad y de su importancia para la conservación de la biodiversidad y el desarrollo socioeconómico, se encuentran entre los ecosistemas menos estudiados y descritos en el mundo (Buytaert et al. 2011).

Entre los ecosistemas de altura, los páramos andinos son uno de los ambientes más importantes y posiblemente sensibles a los efectos del cambio climático (Buytaert et al. 2006, Buytaert et al. 2011). A nivel local, por ejemplo, se ha estimado que la temperatura media en los páramos colombianos de Cundinamarca, Tolima y Boyacá aumentó en 1 °C, 0,9 °C y 1,9 °C,

respectivamente, en el período de 1970 a 1990. Así mismo, se observó una disminución de la precipitación mensual de 5 a 10 mm aproximadamente. Hacia el sur en cambio, en la cuenca del río Paute en los Andes Ecuatorianos, no se encontró ninguna tendencia general con respecto a la precipitación, pero si se reportó un aumento de la estacionalidad. En general, las tendencias observadas en la mayoría de las variables apuntan a una intensificación del ciclo del agua en las últimas décadas, lo cual coincide con las proyecciones hechas sobre cambio climático en los ecosistemas de páramo (Buytaert et al. 2011). Pese a ello, aun contamos con muy pocas proyecciones climáticas detalladas y conocemos muy poco acerca de cómo esas variaciones climáticas podrían afectar procesos ecosistémicos como la dinámica de materia orgánica y el reciclaje de nutrientes.

Uno de los procesos ecosistémicos de los páramos andinos que podría ser sujeto de mayores alteraciones producidas por el cambio climático, es la dinámica de materia orgánica en los suelos. La importancia de este proceso radica no solo en su rol en el reciclaje de nutrientes dentro del ecosistema, sino también en su papel fundamental en el mantenimiento de la alta capacidad de regulación hidrológica que caracteriza a los suelos de los ecosistemas de páramo (Poulenard et al. 2003, Podwojewski and Poulenard 2004). En efecto, al encontrarse los páramos en un piso altitudinal elevado (>3200 m), las condiciones climáticas de baja temperatura y alto contenido de humedad determinan bajas tasas de descomposición de hojarasca que promueven, a su vez, grandes acumulaciones de materia orgánica en el suelo. Este fenómeno es particularmente importante en el fondo de los valles y depresiones con suelos profundos, donde la acumulación de turba es común y las concentraciones de carbono orgánico del suelo puede alcanzar valores superiores al 40% (Chimmer and Karberg 2008). Así, en posibles

escenarios de cambio climático las condiciones secas y cálidas del suelo podrían provocar una rotación más rápida del carbono orgánico, disminuyendo el almacenamiento subterráneo del mismo (Buytaert et al. 2011). Adicionalmente, esta aceleración generaría cambios en las tasas de reciclaje de nutrientes (Shaw and Harte 2001). De esta manera, potenciales incrementos de la temperatura promedio relacionados con el cambio climático podrían reducir significativamente el contenido orgánico del suelo, afectando de esta manera su capacidad de almacenar agua y regular su flujo. Si bien cambios comparables en la dinámica de MO ya han sido observados en relación con otras alteraciones antropogénicas en los páramos (e.g. quemadas, pastoreo y agricultura)(Hofstede 1995, Poulénard et al. 2001, Podwojewski et al. 2002, Farley et al. 2004, Farley et al. 2005, Chimmer and Karberg 2008, Podwojewski et al. 2008), hasta ahora no contamos con información empírica o experimental que pueda informar sobre posibles cambios en la dinámica de MO que podría ocurrir en diferentes escenarios de cambio climático.

La descomposición de hojarasca, componente clave de la dinámica del carbono en los ecosistemas, está jerárquicamente controlada por la tríada: clima > calidad de la hojarasca > organismos del suelo. Dada la sensibilidad de la descomposición a la temperatura (como es el caso para cualquier proceso biológico), sobre todo en los biomas fríos como el páramo, se ha planteado la hipótesis de que el calentamiento global conducirá a un aumento en las tasas de descomposición de la hojarasca y por lo tanto a un flujo mayor de dióxido de carbono a la atmósfera, tanto a través de efectos directos en la temperatura como a través de efectos indirectos sobre la calidad de la hojarasca y los organismos del suelo (Aerts 2006) (URRUTIA et al. 2009). Es por ello que varios estudios se

han enfocado en estudiar los controles relativos en la descomposición mediante el análisis de la diferencia en la descomposición de la hojarasca de plantas nativas a través de un gradiente climático (Murphy et al. 1998, Barrera et al. 2000, Shaw and Harte 2001, Drewnik 2006, Salinas et al. 2011). Aún así, hasta ahora ningún trabajo se han centrado específicamente en los Andes tropicales (URRUTIA et al. 2009).

En este contexto, y en el caso concreto de este estudio, utilizamos los cambios de temperatura que se dan a lo largo de una gradiente altitudinal en dos localidades de páramo, para evaluar indirectamente posibles cambios en procesos ecosistémicos que podrían darse en el futuro bajo escenarios de cambio climático. Este enfoque metodológico (el homologar los cambios en temperatura a lo largo de una gradiente altitudinal, con aquellos que podría generar el futuro cambio climático), tiene desventajas y está basado en muchas suposiciones difíciles de evaluar. Sin embargo, nos permite hacer una primera aproximación a la magnitud de los cambios que podrían darse en el funcionamiento de este ecosistema en el contexto del cambio ambiental global. Desde esta perspectiva, el principal objetivo de este estudio fue estimar las tasas de descomposición de hojarasca en un ecosistema de páramo del norte del Ecuador, evaluando específicamente la influencia de i) los cambios en la temperatura promedio a lo largo de una gradiente altitudinal, y ii) la influencia de dos regímenes climáticos diferentes. En último término, nuestro estudio aspira a generar información sobre la magnitud de los cambios en la dinámica de materia orgánica de ecosistemas de páramo que podrían esperarse bajo escenarios de cambio climático.

Justificación

El objetivo de esta investigación es el de determinar la incidencia de la temperatura y el clima en el proceso de descomposición de hojarasca a través de una gradiente altitudinal y sus efectos en la dinámica de materia orgánica en suelos del páramo. Este conocimiento permitirá evaluar la magnitud y dirección de posibles cambios en la dinámica de materia orgánica bajo futuros escenarios de cambio climático. Además, indirectamente este estudio proveerá información que permita estimar hasta que punto el cambio climático podría afectar significativamente la dinámica de materia orgánica y, por lo tanto, la capacidad del páramo para la captación y regulación de agua. Este proceso es de vital importancia en los ecosistemas y comunidades alto-andinas y repercute directamente en los subsecuentes ecosistemas que dependen de ese flujo hídrico. Adicionalmente, este conocimiento aporta información acerca de la importancia de la descomposición de hojarasca en los suelos de páramo, proceso clave en el almacenamiento de carbono en los suelos del páramo. Desde esta perspectiva, tanto el conocimiento sobre los posibles efectos de la descomposición en procesos a nivel hídrico, como también el conocimiento de los posibles efectos en el ciclo del suelo tienen implicaciones a nivel económico, cultural y social, pues todos estos posibles efectos podrían tener repercusiones para quienes estén a cargo de la toma de decisiones en esos aspectos. De esta manera, esta investigación busca aportar no sólo con el conocimiento científico ausente dentro de los modelos sobre posibles efectos en escenarios de cambio climático, sino que también pretende contribuir con información contextualizada a

nivel local que pueda servir para establecer planes de manejo para los ecosistemas de páramo del centro norte del Ecuador.

Área de Estudio

Este estudio se realizó utilizando la gradiente altitudinal de las vertientes oriental y occidental de la cordillera de Guamaní, que abarca la zona alta del Parque Nacional Cayambe Coca, en la zona de Papallacta y sus áreas de influencia, ubicadas en la cordillera oriental de los Andes ecuatorianos. Esta zona está conformada por suelos negros de gran espesor, con una pobre diferenciación de horizontes (andisoles o andepts), y formados a partir de cenizas volcánicas jóvenes. Al igual que otros suelos de páramo, los de esta localidad se caracterizan por tener una alta capacidad de retención de agua, alta permeabilidad, alta capacidad de fijación de fósforo y baja densidad (Hofstede et al. 2002). La topografía de esta zona es accidentada y está marcada por varios valles en forma de “U” o “V”, además de una gran cantidad de lagos y pozas de diferentes tamaños y condiciones de desarrollo (ECOLAP and MAE 2007). La vegetación, por su parte, está caracterizada por una matriz compleja de pajonales (e.g. *Calamagrostis* sp.), zonas arbustivas (e.g. *Diplotephium* sp., *Pentacalia* sp. *Loricaria* sp. *Baccharis* spp.), y bosques de altura (e.g. *Polylepis* sp. *Gynoxis* sp. *Buddleja* sp.). La temperatura promedio durante 2011 fue de 6.64 °C, con un rango promedio que osciló entre 0.68 °C y 16.51 °C. Durante el mismo año, nuestra zona de estudio recibió 1040 mm de precipitación y experimentó niveles de humedad promedio de 86%.

La zona específica donde realizamos este estudio se encuentra en el sector de los páramos de La Virgen y Papallacta, en lo que se conoce como la cordillera de Guamaní. Esta zona es parte de la divisoria de aguas de la cordillera oriental de los Andes y su altura máxima alcanza los 4300 m. A partir de esta altura, nuestra área de estudio se divide entre las dos vertientes (occidental y oriental) y en cada una de ellas escogimos tres alturas adicionales que tenían el objetivo de representar una gradiente térmica de aproximadamente 3°C. Si bien no contamos con información climática detallada para la vertiente oriental, se estima que esta vertiente recibe más precipitación anual y temperaturas ligeramente inferiores debido a la influencia casi permanente de nubes y viento que ascienden directamente desde la llanura amazónica y recorren esta vertiente antes de avanzar hacia el flanco occidental de la cordillera.

Para este estudio, utilizamos siete sitios de muestreo, uno en la cúspide la divisoria de aguas (4265 m), y tres sitios adicionales a lo largo de la gradiente altitudinal en cada vertiente de la cordillera (Figura 1). El sitio más alto correspondiente a la divisoria de aguas es una zona con bastante viento con predominancia de *Loricaria* sp., *Diplostephium rupestre*, *Valeriana microphylla*, y almohadillas de varias especies. Hacia el lado occidental, nuestros sitios de estudio se encontraron en las siguientes altitudes: i) 4245 m, cerca de un humedal pequeño dominado por *Loricaria* sp., *Diplostephium rupestre*, y algunos árboles de *Gynoxis* sp; ii) 3945 m a un lado de la vía hacia la Virgen, en una zona dominada por pajonales (*Calamagrotis* spp.), achupallas (*Puya hamata*) y algunos árboles de *Gynoxis* sp; y iii) 3800 m, cerca de la vía antigua hacia la Virgen del páramo, en una zona arbustiva dominada por *Diplostephium ericoides*. *Hypericum*

laricifolium, *Chuquiragua jussieu*, *Loricaria sp.* y *Pentacalia sp.* Hacia la vertiente oriental, que según (Hofstede et al. 2002) forma parte de uno de los páramos en mejor estado de conservación por su difícil acceso, utilizamos sitios en las siguientes altitudes: i) 4034 m a un lado del sendero Agua y Vida del Parque nacional Cayambe Coca, en una zona dominada por *Loricaria sp.*, *Diplostephium rupestre.*, y *Calamagrotis spp.*; ii) 3850 m cerca de la laguna de Antejos en el borde de un extenso humedal en donde habían especies de almohadillas como *Azorella sp.* y *Werneria sp.*, arbustos de *Loricaria sp.*, *Diplostephium spp.*, y *Valeriana microphylla*, y algunos árboles de *Gynoxis sp.*; y iii) 3680 m en un lugar cercano a la guardianía oriental del Parque Nacional, y dominado por *Diplostephium spp.* *Hypericum laricifolium*, *Chuquiragua Jussieu* y *Calamagrotis spp.* Las diferencias en las altitudes que utilizamos en cada vertiente respondieron a la disponibilidad de sitios relativamente planos y dominados por una matriz de pajonales y zonas arbustivas. Los promedio de temperatura de cada una de estas alturas se presenta en la Tabla 1.

Metodología

Experimento de descomposición

Para estimar posibles diferencias en las tasas de descomposición en las diferentes altitudes de ambas vertientes, hicimos un estudio estandarizado con bolsas de hojarasca. Las hojas para el experimento fueron colectadas de arbustos de *Gynoxis* sp., y *Baccharis latifolium* ubicados a 3800 m en la vertiente occidental de nuestra área de estudio. Estas dos especies se escogieron para evaluar posibles diferencias en las tasas de descomposición debidas a la calidad de la hojarasca. Las hojas fueron secadas a temperatura ambiental, tras lo cual se construyeron bolsas de hojarasca utilizando malla de plástico (ojo de malla 0,5 cm) y un peso promedio de 2,6 g de hojarasca en cada bolsa. El peso inicial de cada bolsa fue corregido por el contenido de humedad de la hojarasca, para lo cual utilizamos diez muestras de hojarasca de cada especie, las cuales fueron pesadas, secadas en un horno a 70°C por 24 horas, y pesadas nuevamente para estimar el porcentaje promedio de humedad del material original.

En cada altitud colocamos 20 bolsas de cada especie, tratando de ubicarlas en contacto con el suelo, bajo vegetación arbustiva relativamente densa. Las bolsas de la divisoria de aguas y de la vertiente occidental fueron colocadas el 3 de agosto de 2011, mientras que las bosas de la vertiente oriental fueron colocadas 23 días más tarde. En cada vertiente colocamos diez bolsas adicionales que fueron recuperadas inmediatamente y transportadas al laboratorio para estimar la pérdida de peso debida a la manipulación de la hojarasca. A partir de estas bolsas, calculamos el porcentaje promedio de peso perdido por

manipulación en cada vertiente, el mismo que fue utilizado para corregir el peso inicial de las bolsas al comienzo del experimento.

Adicionalmente, en cada sitio de muestreo colocamos loggers automáticos (HOBO ®) calibrados para registrar mediciones de temperatura. Los loggers fueron colocados entre el follaje de la vegetación a una altura de 1.3 m y fueron programados para registrar la temperatura a intervalos de 1 hora, desde el 19 de octubre hasta el 10 de diciembre de 2011, para un total de 1244 mediciones en cada altura.

Para evaluar la dinámica de la descomposición de hojarasca, colectamos cinco bolsas de hojarasca de cada especie y en cada altura luego de 72, 130, 223 y 254 días en la divisoria de aguas y en la vertiente occidental, y luego de 57, 140, 216 y 237 días en la vertiente oriental. En cada fecha, las bolsas fueron transportadas al laboratorio, en donde la hojarasca remanente fue extraída de las bolsas, secada en un horno por 24 horas (70°C), y pesada para determinar el porcentaje de peso perdido en cada muestra. A partir de la segunda fecha, los pesos finales de hojarasca fueron corregidos por su contenido de ceniza (ash-free dry mass), para lo cual una porción de las muestras fue pesada, quemada en un horno de mufla por 4 horas a 500 °C, y pesada nuevamente. El promedio de contenido de ceniza por cada fecha y especie fue utilizado para corregir los pesos finales, evitando así la sobreestimación del peso de hojarasca remanente en cada bolsa. Las curvas de descomposición para cada especie y altura fueron expresadas como modelos exponenciales negativos.

Análisis estadísticos

Para evaluar posibles diferencias en las tasas de descomposición en cada altura y vertiente, utilizamos los valores finales de peso de hojarasca remanente promedio registrados en la última muestra. Para evitar posibles sesgos debidos a que las bolsas de ambas vertientes no estuvieron en el campo por exactamente el mismo número de días, calculamos la tasa final de descomposición en cada sitio dividiendo el porcentaje total de peso de hojarasca perdido en cada muestra, por el número de días de exposición en el campo. Esta tasa (% peso perdido/mes) fue utilizada como variable dependiente en un ANOVA en el que las variables independientes fueron la altura, la vertiente (oriental y occidental), y la especie de hojarasca (*Gynoxis* o *Baccharis*). Adicionalmente, utilizamos modelos de regresión lineal para evaluar la relación entre las tasas de descomposición de hojarasca y los patrones de altitud y temperatura en cada una de las vertientes.

Resultados

En la vertiente occidental, la gradiente altitudinal tuvo una diferencia de 465 m (4265-3800 m) y estuvo relacionada con un rango de temperatura promedio diurna de 2.01 °C (Tabla 1). En el caso de la vertiente oriental, la gradiente fue de 585 m (4265-3680 m), con una diferencia de 2.97°C en el promedio de temperatura diurna (Tabla 1). Con base en esta información calculamos un gradiente adiabático de 1°C de disminución de temperatura por cada 233 m de incremento en altitud en la vertiente occidental, y de 1°C por cada 200 m en la oriental (Figura 2; Tabla 1).

Las curvas de descomposición para cada sitio de muestreo fueron consistentes con el modelo exponencial negativo típicamente utilizado para describir patrones de desaparición de hojarasca (Figura3; Tabla 2). Al final del experimento (237 a 254 días), las muestras tenían un remanente de hojarasca que varió entre 43 y 49% en la divisoria de aguas, entre 39 y 52% en la altitud inferior de la vertiente occidental, y entre 36 y 43% en la altitud inferior de la vertiente oriental (Figura 3). En casi todos los sitios de muestreo, le descomposición inicial de *Baccharis* (fechas 1 y 2) fue hasta un 13% más rápida que la de *Gynoxis*. Sin embargo, hacia el final del experimento esta tendencia se invirtió y *Gynoxis* perdió hasta un 12% más que *Baccharis*. Este resultado se reflejó en los resultados finales del análisis de las tasas de descomposición que muestra que, al final del experimento, la hojarasca de *Gynoxis* se descompuso a tasas significativamente más altas que *Baccharis* (Tabla 3).

El análisis del resultado final de la descomposición a diferentes altitudes también mostró diferencias significativas (Figura 4; Tabla 3), pero estas diferencias no fueron de la misma magnitud en las dos vertientes que analizamos, tal como lo demuestra la interacción significativa (altitud x vertiente) que reportó el ANOVA. Así, mientras que en la vertiente occidental se vio una diferencia de alrededor del 6% en la tasa de descomposición entre el punto más alto (4265 m) en la divisoria y la zona más baja utilizada en el estudio (3800 m), en la vertiente oriental esta diferencia alcanzó casi un 20% entre la divisoria (4265 m) y el punto más bajo ubicado a 3680 m. Sin embargo, hay que notar que los rangos altitudinales no fueron los mismos en las dos vertientes y que en el punto más bajo de la vertiente occidental se vio una menor descomposición que en las demás zonas incluyendo el punto más alto en ambas vertientes.

El análisis de los patrones de temperatura y descomposición a lo largo de la gradiente altitudinal generó resultados opuestos. Mientras que en la vertiente oriental la tasa de descomposición de ambas especies se incrementó significativamente conforme aumentó la temperatura promedio (Figura 5a), en la vertiente occidental esta tendencia no fue clara. Específicamente, en la vertiente oriental observamos un incremento de casi 20% en la tasa mensual de descomposición entre la divisoria de aguas y la altitud inferior de la gradiente, mientras que en la vertiente occidental esta diferencia no alcanzó ni un 5% (Figura 5). Esta diferencia está determinada específicamente por la tasa de descomposición a 3800 (5.74 °C) en la vertiente occidental, que fue incluso más baja que las tasas promedio de la divisoria de aguas (3.73 °C.).

Discusión

El objetivo principal de este trabajo fue evaluar la magnitud de potenciales cambios en las tasas de descomposición de hojarasca a lo largo de la gradiente altitudinal en dos localidades de páramo expuestas a regímenes climáticos diferentes. En términos generales, nuestros datos apoyan la noción de que, en estos ecosistemas alto-andinos, las tasas de descomposición de hojarasca están controladas principalmente por la temperatura. Sin embargo, nuestro trabajo también sugiere que existe una amplia variación espacial en los procesos de descomposición, principalmente mediada por la influencia de la calidad de la hojarasca y por variaciones micro-climáticas, seguramente relacionadas con la presencia de tipos específicos de vegetación. En los siguientes páramos discutimos en detalle algunos de estos patrones.

Tal como se esperaba para un ecosistema frío como el páramo, las tasas de descomposición que medimos en este estudio fueron relativamente bajas en comparación con las que se han medido en otros ecosistemas tropicales. Aunque existe mucha heterogeneidad entre sitios, los coeficientes de descomposición (k) para ecosistemas tropicales típicamente fluctúan entre valores tan bajos como 0.71 yr^{-1} y otros tan altos como 8.98 yr^{-1} (Didham 1998, Loranger et al. 2002, Hirobe et al. 2004). En nuestro estudio, por el contrario, las tasas anuales nunca superaron valores de 1.508 yr^{-1} , valores consistentes con patrones de descomposición en un ecosistema limitado por las bajas temperaturas diurnas.

Apoyando los resultados que han sido presentados en varios trabajos anteriores, nuestro estudio encontró diferencias significativas en las tasas de descomposición de las dos especies que utilizamos. Sin embargo, estas diferencias no fueron consistentes con nuestra suposición inicial. Mientras al inicio de este experimento las hojas de *Baccharis* se descompusieron más rápido que las de *Gynoxis*, como se esperaba de una planta pionera y de hojas suaves y palatables, hacia el final del experimento esta tendencia se invirtió y el porcentaje de peso remanente de *Gynoxis* fue igual o menor que el de *Baccharis*, en todos los sitios de muestreo (Figura 2). Este resultado es llamativo ya que *Gynoxis* es una planta de crecimiento lento (E. Suárez obs. pers) que invierte mucha energía en la fabricación y mantenimiento de hojas coriáceas, mucho más duras que las de *Baccharis*. Si bien en este estudio no contamos con mediciones de la química foliar, este patrón podría ser explicado por dos fenómenos no excluyentes. Por un lado, se podría pensar que hacia el final del experimento *Baccharis* había alcanzado el punto en que todo el carbono que quedaba estaba en forma de estructuras rígidas como pecíolos o venas, donde el carbono es más difícil de descomponer, mientras que *Gynoxis* aun seguía perdiendo tejidos más suaves. Por otro lado, este patrón podría estar relacionado con la abundante pubescencia de las hojas de *Gynoxis*, que posiblemente podría alterar los procesos de descomposición de esta especie, al proveer una cantidad extra de carbono que quizás incrementa las tasas de descomposición una vez que el material más duro de la hoja ha sido acondicionado por la actividad microbiana o de la fauna del suelo. Este es un tópico que merecería futuras investigaciones, especialmente si se considera que la pubescencia de las hojas es una estrategia muy común entre las plantas de páramo.

En cuanto a la relación entre la altitud y las tasas de descomposición, nuestros resultados muestran que, a pesar de que las gradientes altitudinales que utilizamos son relativamente cortas (465 y 585 m), en ambas vertientes esta diferencia de altitud fue suficiente como para generar una diferencia de temperatura promedio diaria de 2.01 °C en la vertiente occidental, y de 2.97 °C en la oriental. Estas gradientes de temperatura estuvieron fuertemente correlacionados con los patrones altitudinales de descomposición que registramos en la vertiente oriental, pero no tanto en la occidental (Figura 5).

A partir de estos modelos de regresión, podemos concluir que, bajo condiciones como las prevalentes en la vertiente oriental, las tasas de descomposición de la hojarasca se incrementarán en un 0.44%/mes, por cada incremento de 1°C en la temperatura diaria promedio. En el caso de nuestro estudio, con una diferencia de temperatura de 2.97 °C entre las altitudes superior e inferior de la gradiente en el lado oriental, este patrón significó un aumento de hasta un 20% en la tasa mensual de descomposición. En el caso de la vertiente occidental, por el contrario, las relaciones entre temperatura promedio y descomposición no fueron tan claras (Figura 5). Este patrón parecería estar fuertemente determinado por las bajas tasas de descomposición que medimos en la altura inferior (3800 m) de la gradiente en ese lado de la cordillera, las cuales fueron iguales o incluso menores que las que medimos en la altitud superior. A partir de nuestras observaciones de campo, suponemos que estas bajas tasas de descomposición se deben a que este sitio estaba cubierto por un parche de *Diplostephium ericoides*, en densidades mucho más altas que en los otros sitios. La cerrada estructura de este tipo de vegetación, podría crear un microclima

húmedo y más frío que disminuiría las tasas de descomposición por debajo de los niveles que se esperarían para esta altitud. Desde esta perspectiva, nuestros resultados sugieren que, si bien la altitud y sus patrones asociados de temperatura promedio influyen significativamente sobre las tasas de descomposición de hojarasca en estos ecosistemas de páramo, estos patrones pueden ser alterados por la presencia de tipos específicos de vegetación que modifican los regímenes micro-climáticos.

Estudios anteriores que han analizado patrones de descomposición de hojarasca a lo largo de gradientes altitudinales, han encontrado importantes efectos de la altitud y del clima predominante. Estos efectos, sin embargo, no son homogéneos y parecen responder fuertemente a las condiciones locales. Así, por ejemplo, Majila et al. (2005) reportaron que en el Himalaya central las tasas de descomposición disminuían conforme se incrementaba la altitud, pero los mayores porcentajes de pérdida se daban al inicio de la estación lluviosa, mostrando un patrón fuertemente estacional. De igual manera, analizando un gradiente de 220 a 640 m en bosques *Nothofagus pumilio* en Tierra de Fuego, Barrera et al. (2000) reportaron una disminución en las tasas de descomposición de hojarasca desde las zonas más bajas (0.79 yr^{-1}), hasta las altitudes superiores (0.40 yr^{-1}). Por el contrario, Murphy et al. (1998) reportaron que en las montañas del norte de Arizona (EUA), las mayores tasas de descomposición se registraban en las altitudes superiores, patrón que estos autores atribuyeron a los mayores niveles de humedad y precipitación que se registraban en las zonas altas y que contrastaban con la aridez de las altitudes inferiores. En el caso de nuestro estudio, nuestros resultados no muestran una influencia importante de los climas

predominantes en ambas vertientes de la cordillera. Desde esta perspectiva, si bien tenemos evidencia de que la vertiente oriental es más húmeda y recibe más precipitación (al menos en forma de precipitación horizontal), estos contrastes no fueron suficientes como para forzar diferencias significativas en las tasas de descomposición. Sin embargo, este resultado debería ser tomado con precaución ya que nuestra zona de estudio es en general un área muy húmeda, por lo cuál las pequeñas diferencias entre las dos vertientes posiblemente no son suficientes como para influir en los patrones de descomposición. En páramos más áridos, por el contrario, las tasas de descomposición podrían llegar a ser limitadas por la disponibilidad de agua.

Desde el punto de vista de los posibles efectos del cambio climático sobre la dinámica de materia orgánica en los ecosistemas de páramo, nuestros datos sugieren que incluso una variación moderada (aprox. 2.7 °C) como la que está representada en nuestras gradientes altitudinales, podrían resultar en incrementos importantes en las tasas de descomposición de hojarasca (hasta un 5% de incremento en la tasa anual de descomposición por cada adición de 1°C en la temperatura diurna promedio). Más aun, si los incrementos de temperatura son superiores, esta aceleración del reciclaje de materia orgánica podría ser mucho más significativa. Desde esta perspectiva, nuestros resultados sugieren que los futuros escenarios de cambio climático podrían traer reducciones significativas en los reservorios de materia orgánica, generando de esa forma secuelas importantes en la capacidad de los ecosistemas de páramo para regular ciclos hidrológicos (Bradley et al. 2006, Buytaert et al. 2006, Buytaert et al. 2011) y para almacenar carbono atmosférico en el suelo (Pansu et al. 2006). Esta conclusión,

sin embargo, debe ser evaluada con cautela y en consideración de dos factores principales.

Por un lado, al utilizar la variación de temperatura a lo largo de la gradiente altitudinal como un proxy de lo que podría suceder en escenarios de cambio climático, nuestro estudio ignora que esos escenarios seguramente resultarán en cambios en la fauna edáfica y en su actividad en la descomposición y redistribución de la materia orgánica en el suelo. Este componente, que el enfoque de nuestro estudio no nos permitía evaluar, ha sido reportado como un elemento importante para determinar las diferencias en el reciclamiento de materia orgánica a lo largo de otras gradientes altitudinales (e.g. Olson 1994, Tonneijck and Jongmans 2008, Wang et al. 2009). Desde esta perspectiva, próximos estudios deberían concentrarse en entender las posibles respuestas de la estructura y función las comunidades edáficas ante cambios en la temperatura como los que se pronostican para el futuro. Por otro lado, nuestro enfoque también ignora los cambios que podrían darse en la productividad de la vegetación y en sus aportes de materia orgánica al suelo. Si bien nuestros resultados sugieren que un incremento de temperatura podría acelerar significativamente las tasas de descomposición de materia orgánica, dicho incremento podría resultar también en una mayor productividad del ecosistema y, por lo tanto, en mayores aportes de materia orgánica al suelo a través de la hojarasca, las raíces y la producción de exudados. Si esos aportes son suficientemente grandes como para compensar la acelerada pérdida de materia orgánica, el almacenamiento de materia orgánica en el páramo quizás no sería afectado. El resultado de este balance permanece incierto y solo podrá ser

explorado con modelos ecosistémicos que incorporen información específica acerca de la respuesta de diferentes componentes del páramo a los posibles cambios en temperatura y precipitación (Pansu et al. 2004, Pansu et al. 2008).

Finalmente, es necesario destacar que nuestro estudio se concentró apenas en uno de los componentes del reciclamiento de materia orgánica en los ecosistemas de páramo (la descomposición de hojarasca). Si bien este estudio nos ofrece una idea preliminar de los cambios que los procesos ecosistémicos podrían sufrir ante incrementos de temperatura en los páramos andinos, la respuesta a estos cambios seguramente será mucho más compleja. En particular, futuros estudios deberían analizar otros componentes de la dinámica de materia orgánica, como la respiración del suelo. Específicamente, incluso incrementos moderados en la descomposición como los que reportamos en este trabajo, pero que afecten a las tasas de respiración del suelo, podrían significar grandes exportaciones de carbono, ya que el principal reservorio de este elemento se encuentra en el suelo del páramo (Poulenard et al. 2003, Nierop et al. 2007) y no en su vegetación (Hofstede et al. 1995).

Bibliografía

- Aerts, R. 2006. The freezer defrosting: Global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology* **94**:713-724.
- Barrera, M. D., J. L. Frangi, L. L. Richter, M. H. Perdomo, and L. B. Pinedo. 2000. Structural and functional changes in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science* **11**:179-188.
- Bradley, R. S., M. Vuille, H. F. Diaz, and W. Vergara. 2006. Threats to Water Supplies in the Tropical Andes. *Science* **312**:1755-1756.
- Buytaert, W., F. Cuesta-Camacho, and C. Tobon. 2011. Potential impacts of climate change on the environmental services of humid tropical alpine regions. *Global Ecology and Biogeography* **20**:19-33.
- Buytaert, W., V. Iñiguez, and B. de Bièvre. 2006. The impact of climate change on the water supply of the Andean highlands. *Geophysical Research Abstracts* **8**.
- Chimmer, R. A. and J. M. Karberg. 2008. Long-term carbon accumulation in two tropical mountain peatlands, Andes Mountains, Ecuador. *Mires and Peat* **3**:1-10.
- Didham, R. 1998. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia* **116**:397-406.
- Drewnik, M. 2006. The effect of environmental conditions on the decomposition rate of cellulose in mountain soils. *Geoderma* **132**:116-130.
- Dunne, J. A., S. R. Saleska, M. L. Fischer, and J. Harte. 2004. Integrating experimental and gradient methods in ecological climate change research. *Ecology* **85**:904-916.
- ECOLAP and MAE. 2007. Guía del Patrimonio de Áreas Naturales Protegidas del Ecuador. *in* ECOFUND, FAN, DarwinNet, and IGM, editors., Quito, Ecuador.

- Farley, K., E. Kelly, and R. Hofstede. 2004. Soil Organic Carbon and Water Retention after Conversion of Grasslands to Pine Plantation in the Ecuadorian Andes. *Ecosystems* (2004) 7:729–739.
- Farley, K. A., E. G. Jobbágy, and R. B. Jackson. 2005. Effects of afforestation on water yield: a global synthesis with implications for policy. *Global Change Biology* 11:1565-1576.
- Hirobe, M., J. Sabang, B. K. Bhatta, and H. Takeda. 2004. Leaf-litter decomposition of 15 tree species in a lowland tropical rain forest in Sarawak: decomposition rates and initial litter chemistry. *Journal of Forest Research* 9:341-346.
- Hobbie, S. E., Nadelhoffer, K. J., & Högberg, P. (2002). A synthesis: The role of nutrients as constraints on carbon balances in boreal and arctic regions. *Plant and Soil*, 242(1), 163-170. doi: 10.1023/a:1019670731128
- Hofstede, R., R. Coppus, P. M. Vásconez, P. Segarra, J. Wolf, and J. Sevink. 2002. El estado de conservación de los páramos de pajonal en el Ecuador. *Ecotropicos* 15:3- 18.
- Hofstede, R. G. M. 1995. Effects of burning and grazing on a Colombian páramo ecosystem. University of Amsterdam, Amsterdam.
- Hofstede, R. G. M., M. X. Mondragón, and C. M. Rocha. 1995. Biomass of grazed, burned, and undisturbed páramo grasslands, Colombia I. Above ground vegetation. *Artic and Alpine Research* 27:1-12.
- IPCC. 2007. Fourth Assessment Report: Climate Change 2007: The AR4 Synthesis Report. Geneva: IPCC.
- Loranger, G., J. Ponge, D. Imbert, and P. Lavelle. 2002. Leaf decomposition in two semi-evergreen tropical forests: influence of litter quality. *Biology and Fertility of Soils* 35:247-252.
- Majila, B. S., G. C. Joshi, and C. P. Kala. 2005. Patterns in litter fall and litter decomposition along an altitudinal gradient in the Binsar Wildlife Sanctuary, Central Himalaya. *International Journal of Sustainable Development and World Ecology* 12:205-212.

- Murphy, K. L., J. M. Klopatek, and C. C. Klopatek. 1998. The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. *Ecological Applications* **8**:1061-1071.
- Nierop, K. G. J., F. H. Tonneijck, B. Jansen, and J. M. Verstraten. 2007. Organic matter in volcanic ash soils under forest and páramo along an Ecuadorian altitudinal transect. *SSSAJ* **71**:1119-1127.
- Nogués-Bravo, D., M. B. Araújo, M. P. Errea, and J. P. Martínez-Rica. 2007. Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st century. *Global Environmental Change* **17**:420-428.
- Olson, D. M. 1994. The distribution of leaf litter invertebrates along a Neotropical altitudinal gradient. *Journal of Ecology* **10**:129-150.
- Pansu, M., P. Bottner, L. Sarmiento, and K. Metselaar. 2004. Comparison of five soil organic matter decomposition models using data from a C-14 and N-15 labeling field experiment. *Global Biogeochemical Cycles* **18**.
- Pansu, M., Y. Martineau, and B. Saugier. 2008. A modelling method to quantify in situ the input of carbon from roots and the resulting C turnover in soil. *Plant and Soil*.
- Pansu, M., L. Sarmiento, K. Metselaar, D. Hervé, and P. Bottner. 2006. Modelling the transformations and sequestration of soil organic matter in two contrasting ecosystems of the Andes. *European Journal of Soil Science* **58**:775-785.
- Podwojewski, P., J. L. Janeau, and Y. Leroux. 2008. Effects of agricultural practices on the hydrodynamics of a deep tilled hardened volcanic ash-soil (Cangahua) in Ecuador. *Catena* **72**:179-190.
- Podwojewski, P. and J. Poulénard. 2004. Paramo Soils. *Encyclopedia of soil science*:1-4.

- Podwojewski, P., J. Poulénard, T. Zambrano, and R. G. M. Hofstede. 2002. Overgrazing effects on vegetation cover and properties of volcanic ash soil in the páramo of Llangahua and La Esperanza (Tungurahua, Ecuador). *Soil Use and Management* **18**:45-55.
- Poulénard, J., P. Podwojewski, and A. J. Herbillon. 2003. Characteristics of non-allophanic Andisols with hydric properties from the Ecuadorian paramos. *Geoderma* **117**:267-281.
- Poulénard, J., P. Podwojewski, J. L. Janeau, and J. Collinet. 2001. Runoff and soil erosion under rainfall simulation of Andisols from the Ecuadorian páramo: effect of tillage and burning. *Catena* **45**:185-207.
- Robinson, C. H. (2002). Controls on decomposition and soil nitrogen availability at high latitudes. *Plant and Soil*, *242*(1), 65-81. doi: 10.1023/a:1019681606112
- Salinas, N., Y. Malhi, P. Meir, M. Silman, R. R. Cuesta, J. Huaman, D. Salinas, V. Huaman, A. Gibaja, M. Mamani, and F. Farfan. 2011. The sensitivity of tropical leaf litter decomposition to temperature: results from a large-scale leaf translocation experiment along an elevation gradient in Peruvian forests. *New Phytologist* **189**:967-977.
- Shaw, M. R. and J. Harte. 2001. Control of litter decomposition in a subalpine meadow–sagebrush steppe ecotone under climate change. *Ecological Applications* **11**:1206-1223.
- Tonneijck, F. H. and A. G. Jongmans. 2008. The influence of bioturbation on the vertical distribution of soil organic matter in volcanic ash soils: a case study in northern Ecuador. *European Journal of Soil Science* **59**:1063–1075.
- URRUTIA, #160, Rocio, VUILLE, #160, and Mathias. 2009. Climate change projections for the tropical Andes using a regional climate model : Temperature and precipitation simulations for the end of the 21st century. American Geophysical Union, Washington, DC, ETATS-UNIS.
- Walther, G., S. Berger, and M. T. Sykes. 2005. An ecological ‘footprint’ of climate change. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **272**:1427-1432.

Wang, S., H. Ruan, and B. Wang. 2009. Effects of soil microarthropods on plant litter decomposition across an elevation gradient in the Wuyi Mountains. *Soil Biology & Biochemistry* **41**:891-897.

Anexos (tablas y figuras)

Tabla 1. Temperatura promedio del aire (°C) a lo largo de dos gradientes altitudinales en las vertientes occidental y oriental de la cordillera de los Andes, en el sector de Paluguillo y Papallacta (Napo y Pichincha, Ecuador). Para cada vertiente se incluyen, el coeficiente de correlación y el respectivo modelo de regresión lineal que relaciona la altura con la temperatura diurna promedio de cada vertiente.

Vertiente Occidental		Vertiente Oriental	
Altura (m)	Temperatura (°C)	Altura (m)	Temperatura (°C)
3800	5.74	3680	6.70
3945	5.18	3850	5.60
4245	3.86	4034	4.82
4265	3.73	4265	3.73
Modelo	$y = -0.0043*(alt.) + 22.155$	Modelo	$y = -0.005*(alt.) + 24.911$
R ²	0.998	R ²	0.992

Tabla 2. Coeficientes de descomposición (k) y coeficientes de correlación (R^2) para los modelos de regresión exponenciales utilizados para describir la dinámica de descomposición de hojarasca de dos especies de plantas (*Gynoxis* o *Baccharis*) a lo largo de dos gradientes altitudinales en las vertientes occidental y oriental de la cordillera de los Andes, en el sector de Paluguillo y Papallacta (Napo y Pichincha, Ecuador).

Vertiente						
Occidental			Oriental			
Altitud (m)	k	R^2	Especie	Altitud (m)	k	R^2
3800	-0,003	0,78	<i>Baccharis</i>	3680	-0,004	0,72
	-0,004	0,97	<i>Gynoxis</i>		-0,004	0,96
3945	-0,004	0,76	<i>Baccharis</i>	3850	-0,004	0,75
	-0,004	0,98	<i>Gynoxis</i>		-0,003	0,95
4245	-0,003	0,76	<i>Baccharis</i>	4034	-0,003	0,55
	-0,003	0,97	<i>Gynoxis</i>		-0,003	0,86
4265	-0,003	0,85	<i>Baccharis</i>	4265	-0,003	0,90
	-0,003	0,98	<i>Gynoxis</i>		-0,003	0,99

Tabla 3. Resultados del análisis de varianza que evalúa los efectos de la altitud, vertiente y especie de planta (*Gynoxis* o *Baccharis*), sobre las tasas de descomposición de hojarasca (% peso perdido/mes), a lo largo de dos gradientes altitudinales en las vertientes occidental y oriental de la cordillera de los Andes, en el sector de Paluguillo y Papallacta (Napo y Pichincha, Ecuador).

Factor	DF	Sum of Squares	Mean square	F Ratio	Prob > F
Altitud	1	2.6889787	2.68897	5.2247	0.0262*
Vertiente	1	1.2763929	1.27639	2.4800	0.1211
Especie	1	8.8341222	8.83412	17.1648	0.0001*
Vertiente*Altitud	1	3.5917994	3.59179	6.9789	0.0108*
Error	54	27.791939	0.51467		

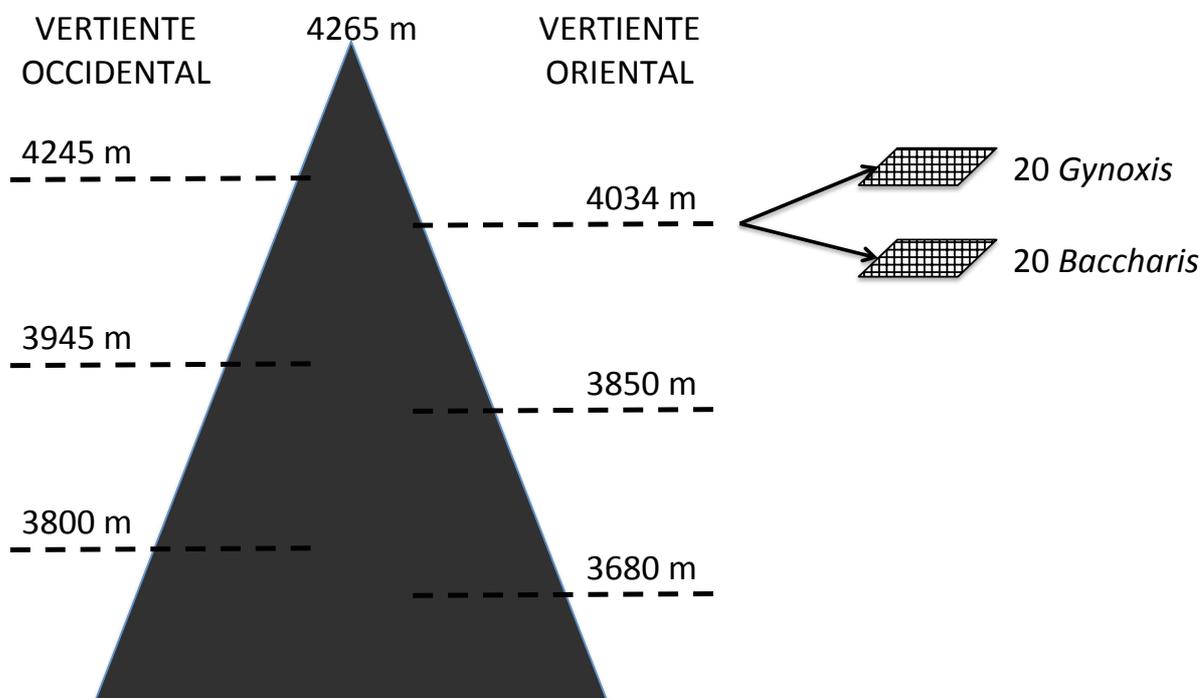


Figura 1. Representación gráfica del diseño experimental utilizado para estudiar los cambios en los patrones de descomposición de hojarasca de dos especies (*Gynoxis* o *Baccharis*), a lo largo de gradientes altitudinales en los páramos de las vertientes occidental y oriental de la cordillera de los Andes, en el sector de Paluguillo y Papallacta (Napó y Pichincha, Ecuador).

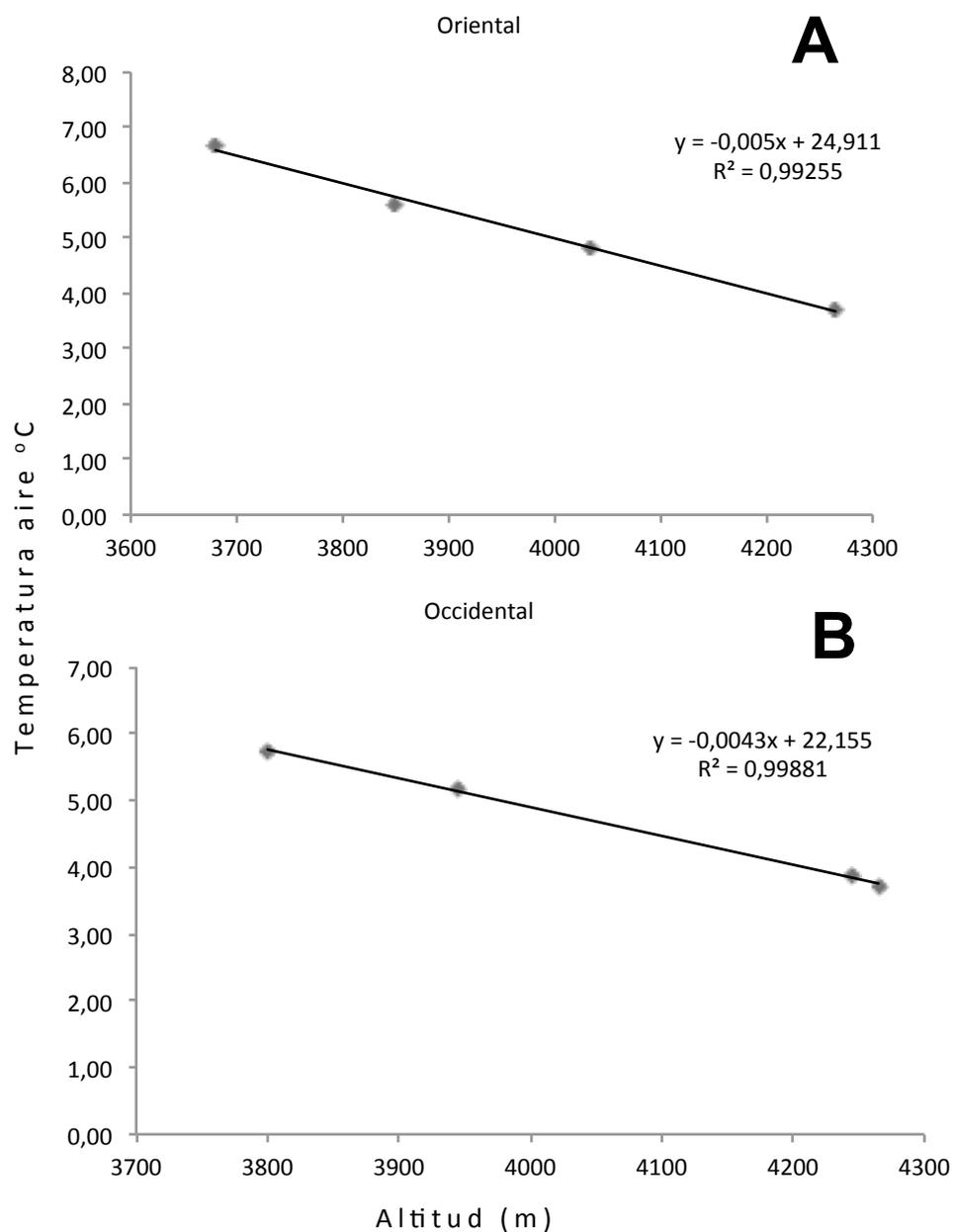


Figura 2. Relación entre la temperatura promedio del aire (°C) y la altitud (m) en las vertientes oriental (A) y occidental (B) de la cordillera de los Andes, en el sector de Paluguillo y Papallacta (Napó y Pichincha, Ecuador).

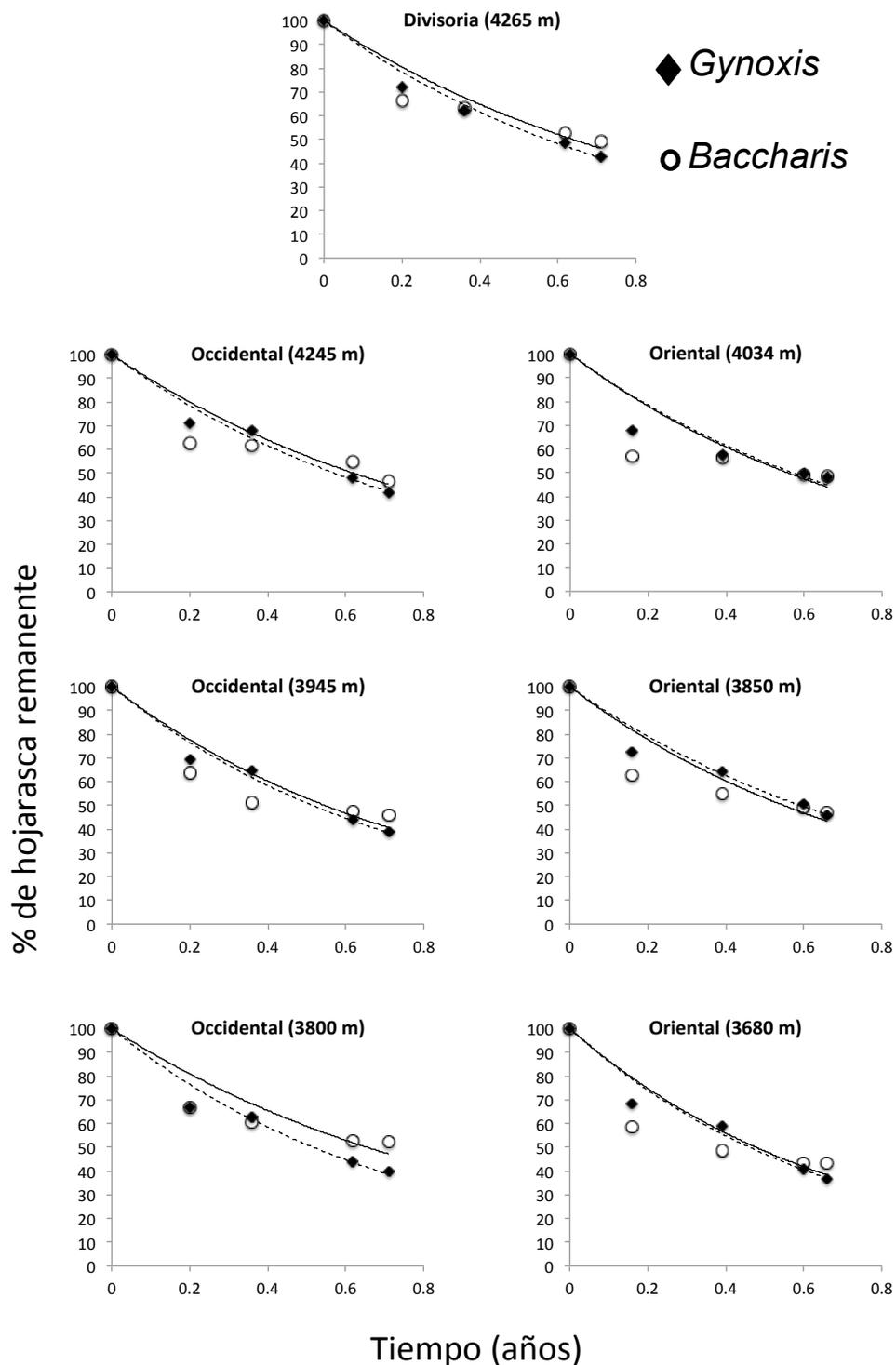


Figura 3. Patrones de descomposición de hojarasca de dos especies (*Gynoxis* y *Baccharis*) a lo largo de gradientes altitudinales en los páramos de las vertientes occidental y oriental de la cordillera de los Andes, en el sector de Paluguillo y Papallacta (Napo y Pichincha, Ecuador).

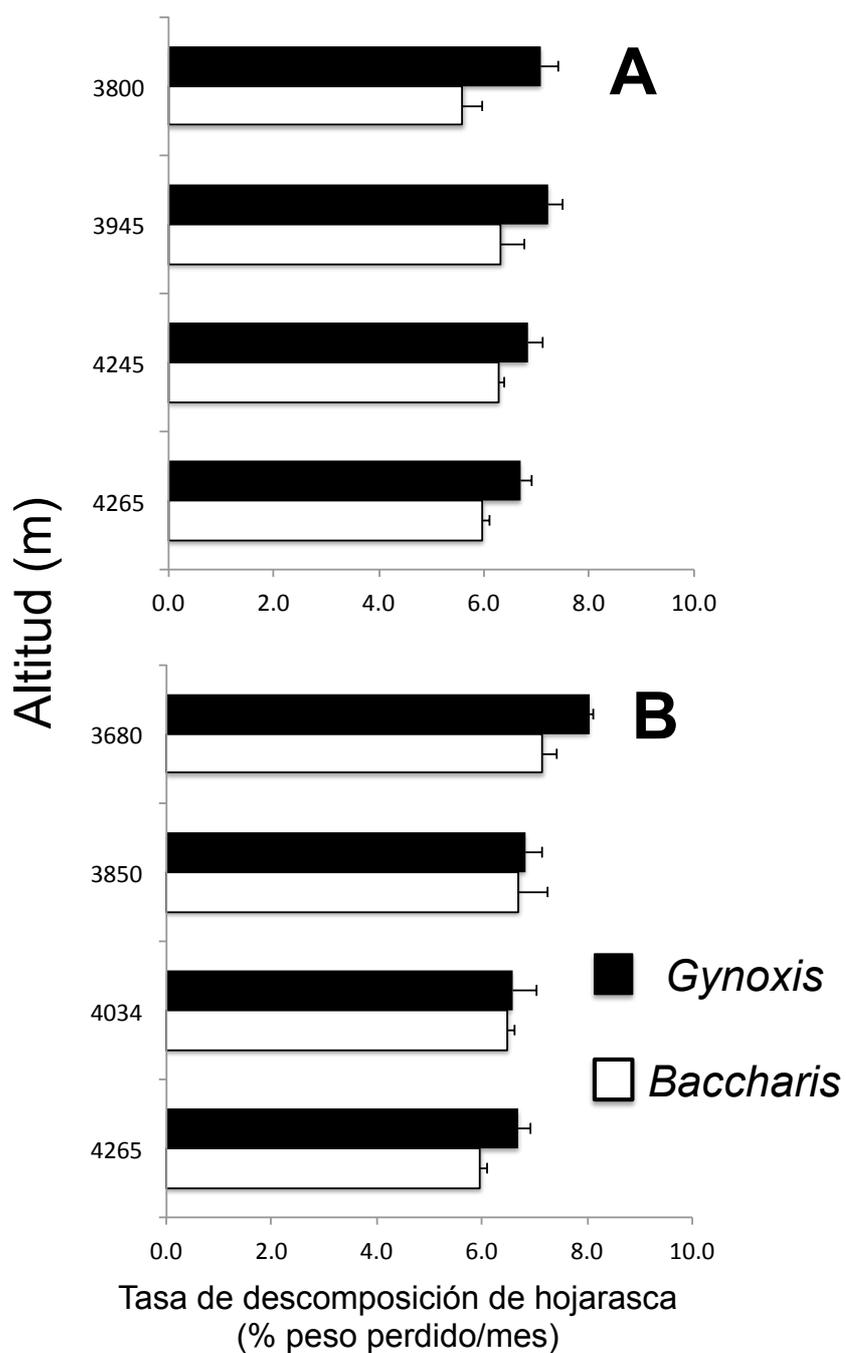


Figura 4. Comparación de las tasas de descomposición de hojarasca de dos especies (*Gynoxis* o *Baccharis*) a lo largo de gradientes altitudinales en los páramos de las vertientes occidental (A) y oriental (B) de la cordillera de los Andes, en el sector de Paluguillo y Papallacta (Napó y Pichincha, Ecuador). Para valores de significancia estadística ver Tabla 3.

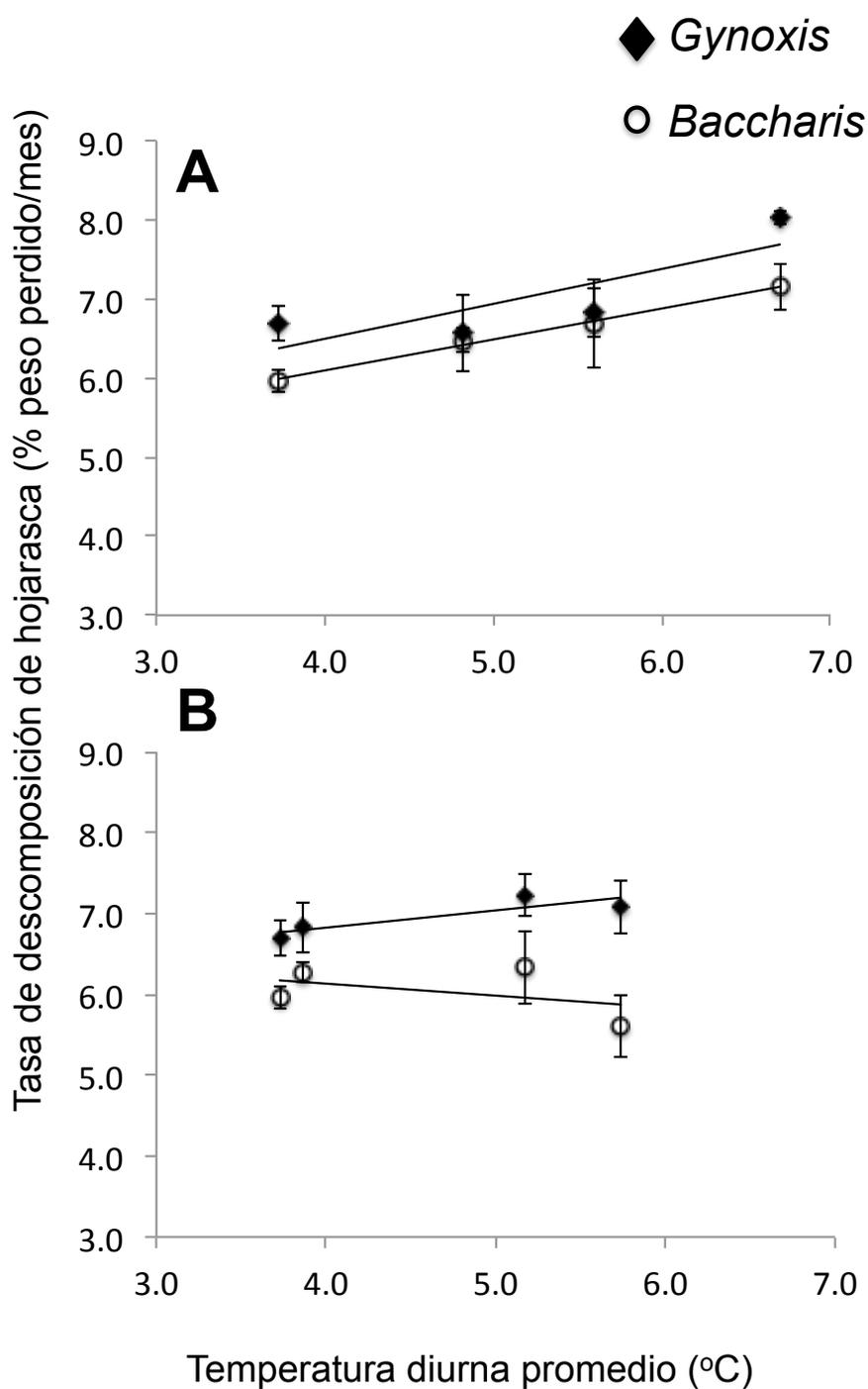


Figura 5. Relación entre la tasa de descomposición de hojarasca perdida por mes y la temperatura diurna promedio °C, a lo largo de gradientes altitudinales en los páramos de las vertientes oriental (A) y occidental (B) de la cordillera de los Andes, en el sector de Paluguillo y Papallacta (Napó y Pichincha, Ecuador).