

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Posgrados

**Análisis biogeográfico de *Espeletia pycnophylla* Cuatrecasas
(ASTERACEAE) en los Andes del norte de Ecuador y
suroccidente de Colombia**

Sandra Liboria Díaz Ibarra

Estebán Suárez R., Ph.D., Director de Trabajo de Titulación

Trabajo de titulación presentado como requisito
para la obtención del título de Magister en Ecología

Quito, 15 de diciembre de 2015

Universidad San Francisco de Quito USFQ
Colegio de Posgrados

HOJA DE APROBACIÓN DE TRABAJO DE TITULACIÓN

Análisis biogeográfico de *Espeletia pycnophylla* Cuatrecasas
(ASTERACEAE) en los Andes del Norte de Ecuador y
Suroccidente de Colombia

Sandra Liboria Díaz Ibarra

Esteban Suárez, Ph.D.
Director de Tesis

David Romo, Ph.D.
Miembro del Comité de Tesis

Christian Martínez, MSc.
Miembro del Comité de Tesis

Margarita Brandt, PhD
Director de la Maestría en Ecología

Stella De La Torre, Ph.D.
**Decano del Colegio de Ciencias
Biológicas y Ambientales**

Hugo Burgos, Ph.D.
Decano del Colegio de Posgrados

Quito, diciembre de 2015

© DERECHOS DE AUTOR

Por medio del presente documento certifico que he leído la Política de Propiedad Intelectual de la Universidad San Francisco de Quito y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo de investigación quedan sujetos a lo dispuesto en la Política.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo de investigación en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en el Art. 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

Firma:

Nombre: Sandra Liboria Díaz Ibarra

Código de Estudiante: 00101582

C. C.: 27277608 de La Cruz Nariño

Fecha: 15 de diciembre de 2015

AGRADECIMIENTOS

A Esteban Suarez Ph.D, Director de tesis, por su orientación durante esta investigación y la retroalimentación al plan de tesis y al documento de tesis.

A Christian Martínez M.Sc. y David Romo Ph.D, miembros del comité de tesis, por los comentarios y recomendaciones al documento.

A Margarita Brandt, Ph.D, Directora de la maestría en Ecología, y Paola Hidrobo, coordinadora académica por el apoyo y en la culminación de esta etapa.

A Martha Sofia González y su equipo de trabajo del Herbario PSO; y Pablo Riera del Herbario de la USFQ por su apoyo en el proceso de secado y permitirme la consulta de la colección y claves taxonómicas para identificación de las especies.

Al profesor Jhon Jairo Calderon de la Universidad de Nariño, por los contactos para realizar las salidas de campo al Páramo Ovejas.

A Andy Jarvis Ph.D, Beatriz Herrera y Emmanuel Zapata del Decision and Policy Analysis Research Area-DAPA CIAT, por su apoyo en la preparación de los datos de presencia.

A Julian, Rafael, Hugo, Don Franco, Cristian, Miguel Angel y Don Patricio, quienes me apoyaron en la fase de campo de esta investigación.

A mis compañeros de clase de la maestría: Cecilia Puertas, Alexandra Avila, Fernando Quizpi, Robert Lamb y Mauricio Fierro.

A la Universidad San Francisco de Quito USFQ, por la beca para cursar la maestría y realizar esta investigación.

A la Universidad de Amsterdam, por la beca para realizar el curso de verano 2011 “Computational Geo-Ecology: Modeling and Mapping Species Distributions”.

A la Fundación Carolina, por la beca para realizar el Curso “Análisis de datos ecológicos usando R Program” ofrecido por la Universidad de Granada, Granada, España.

Al Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT por el curso “Modelos de distribución de especies vegetales y plagas” y por recibirme en calidad de investigadora visitante.

A la familia Salazar Almeida, por su hospitalidad durante mi estadía en Quito.

RESUMEN

Entre las diversas formas de vida de los páramos, una de las más conspicuas son los frailejones, representados por más de 100 especies pertenecientes a los géneros *Espeletia*, *Coespeletia*, *Espeletiopsis*, *Carramboa*, *Libanothamnus*, *Paramiflos*, *Ruilopezia* y *Tamania*. Entre los frailejones, *Espeletia pycnophylla* es la especie con la distribución más meridional, sus poblaciones se presentan en parches discontinuos a lo largo de una amplia gama de condiciones ambientales desde el sur de Colombia hasta el centro de Ecuador. Esta investigación busca identificar las variables ambientales que controlan la distribución de *E. pycnophylla*, utilizando el enfoque de modelos de distribución de especies-SDM; y caracterizar la estructura y composición de la vegetación asociada a *E. pycnophylla* a lo largo del gradiente latitudinal, aplicando un análisis de similaridad a los datos florísticos recopilados en 80 levantamientos realizados en los páramos Doña Juana, Morazurco, Bordoncillo, Ovejas y El Ángel. Como resultado se generó un modelo lineal generalizado que explica el 66,3% de la distribución de *E. pycnophylla*. Se registraron un total de 108 especies. Las comunidades vegetales diferentes fueron las ubicadas en Ángel y Doña Juana (2 especies en común), y las comunidades similares fueron Morazurco y Bordoncillo (15 especies en común). Estos aportes contribuyen al conocimiento y a la planificación para la conservación y monitoreo biológico de *E. pycnophylla*.

ABSTRACT

Among the various forms of life of the páramos, one of the most conspicuous are the frailejones, represented by over 100 species belonging to the genera *Espeletia*, *Coespeletia*, *Espeletiopsis*, *Carramboa*, *Libanothamnus*, *Paramiflos*, *Ruilopezia* and *Tamania*. *Espeletia pycnophylla* is the species with the most southern distribution, their populations are presented in discontinuous patches over a wide range of environmental conditions from southern Colombia to central Ecuador. This research seeks to identify environmental variables that control the distribution of *E. pycnophylla*, using the approach of species distribution modeling (SDM); and characterize the structure and composition of vegetation associated with *E. pycnophylla* along the latitudinal gradient, using a similarity analysis of the data collected in 80 floristic surveys conducted in the páramos Juana, Morazurco, Bordoncillo, Ovejas and El Angel.

As a result a generalized linear model explaining 66,3% of the distribution of *E. pycnophylla* was generated. A total of 108 species were recorded, different plant communities were located in El Angel and Dona Juana (2 species in common), and the communities were Morazurco similes and Bordoncillo (15 species in common). This research contribute to knowledge and conservation planning and biological monitoring of *E. pycnophylla*.

TABLA DE CONTENIDO

	Pág.
1 INTRODUCCIÓN	11
2 PREGUNTAS Y OBJETIVOS DE INVESTIGACIÓN	15
3 ORGANISMO Y ÁREA DE ESTUDIO	16
4 METODOLOGÍA	19
5 RESULTADOS	28
6 DISCUSIÓN	40
7 CONCLUSIONES	46
8 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	47
ANEXOS	51

LISTA DE CUADROS

	Pág.	
1	Coordenadas referenciales de los páramos estudiados.	17
2	VARIABLES ambientales	21
3	Modelo GLM	28
4	Índices de similaridad de Jaccard	36
5	Índice de diversidad de Shannon_H	39

LISTA DE FIGURAS

	Pág
1 Área de estudio	18
2 Ocurrencias de <i>E. pycnophylla</i>	20
3 Esquema general para elaborar el Modelo de distribución	24
4 Mapa distribución de <i>E. pycnophylla</i>	30
5 Síntesis riqueza florística	31
6 Proximidades entre localidades de paramo.	35
7 Dendrograma de similitud entre comunidades de <i>E. pycnophylla</i> .	37
8 Dendrograma de similitud entre comunidades de <i>E. pycnophylla</i> .	38

LISTA DE ANEXOS

	Pág.
1 Fuentes de datos de ocurrencia de <i>E. pycnophylla</i>	51
2 Código R Program	53
3 Resultados análisis de correlación de variables	55
4 Modelos GLM-familia binomial	56
5 Cálculos relacionados con el modelo GLM	57

1. INTRODUCCIÓN

Por su topografía, su exposición y su elevada altitud, los ecosistemas de montaña exhiben amplias gradientes ambientales que condicionan la distribución, el desarrollo y la naturaleza de sus comunidades vegetales (Smith y Young, 1987). Por ejemplo, el número de especies vegetales, la cobertura, la biomasa y el número de estratos de las comunidades vegetales decrecen a medida que la altitud se incrementa (Sklenar y Jorgensen, 1999; Sklenár, 2006). En el caso de los ecosistemas de páramo, ubicados en el norte de la cordillera de los Andes, estos patrones podrían ser especialmente marcados, debido a las particulares condiciones ambientales que exhiben estos ecosistemas.

Los ecosistemas paramunos se distribuyen en espacios geográficos que se caracterizan por presentar alta radiación solar, baja presión atmosférica, gran evapotranspiración, estrés hídrico, vientos fuertes y temperaturas promedio diarias variables que fluctúan entre 0 y 12 °C (Balsley y Luteyn, 1992). En cuanto a precipitación anual, esta varía ampliamente entre localidades lo que permite clasificarlas como páramos secos (623–1196.5 mm), páramos semihúmedos (1197 y 1770 mm), páramos húmedos (1771-2344 mm), páramos muy húmedos (2345 y 2918 mm), páramos superhúmedos (2919 y 3492 mm), páramos superhúmedos-pluviales (3493–4066 mm), y páramos pluviales (mayores a 4061 mm) (Rangel, 2000). Por otro lado, los páramos se encuentran en áreas geológicamente jóvenes e influenciadas por la actividad volcánica y glacial lo que ha generado suelos heterogéneos, principalmente de origen volcánico, poco

desarrollados, ácidos y con bajos niveles de nutrientes inorgánicos (Baruch, 1979).

Respecto a la riqueza florística, los páramos son quizás uno de los ecosistemas mejor estudiados en la región andina (Hofstede *et al.*, 2003). Rangel (2000) generó una lista detallada de la riqueza de la franja paramuna, en los cuales se reportan cerca de 5000 especies de plantas a nivel regional que representan a entre el 10 y 20% de la diversidad vegetal en los Andes. Más aun, por la configuración “insular” de las cumbres de páramo más elevadas, la flora paramuna es reconocida por sus altos niveles de endemismo, que en algunos grupos puede alcanzar el 60% (Sklenár, 2006). Estos patrones de diversidad están relacionados a la gran heterogeneidad de ambientes y tipos de vegetación, principalmente determinados por la gradiente altitudinal, la topografía y las diferencias en la distribución local de las lluvias y la temperatura (Sklenár y Leaegaard, 2003). La interacción de estos factores permite la dominancia de un conjunto muy característico de formas de vida (e.g. rosetas gigantes, rosetas acaulescentes, pajonales o macolla; Ramsay y Oxley 1997; Vargas, 2002), y da lugar a complejos patrones de asociación y distribución de especies que aún no están totalmente comprendidos.

Entre las diversas formas de vida que exhiben los páramos andinos, una de las más conspicuas son los frailejones, representados por al menos 100 especies distribuidas en los géneros *Espeletia*, *Coespeletia*, *Espeletiopsis*, *Carramboa*, *Libanothamnus*, *Paramiflos*, *Ruilopezia* y *Tamania*. Estos géneros, endémicos de

los Andes del norte, exhiben una distribución desde los Andes de Mérida en Venezuela, hasta los páramos del norte de Ecuador, ubicándose su centro de distribución en los páramos de Venezuela. Además de su importancia ecológica y como elemento escénico de los páramos del norte de los Andes, los frailejones son uno de los ejemplos más interesantes de la diversificación genética reciente, como resultado del levantamiento de la cordillera de los Andes (Sánchez, 2005). Pero, a pesar de la importancia de este grupo, en la actualidad aun contamos con poca información acerca de la ecología general y estado de conservación de la mayoría de sus especies.

Uno de los factores menos estudiados sobre el grupo de los frailejones, se relaciona con los factores ambientales que han limitado hasta ahora la expansión de los frailejones hacia el sur. Desde este punto de vista, la especie *Espeletia pycnophylla*, se presenta como un excelente organismo modelo, no solo porque es el frailejón con distribución más meridional, sino porque sus poblaciones se presentan en parches discontinuos a lo largo de una amplia gama de condiciones ambientales desde el sur de Colombia hasta el extremo norte de Ecuador, con una pequeña población remanente en la sierra central de este país (Parque Nacional Natural Llanganates), a más de 200 km al sur del límite de su distribución continua en la provincia de Carchi. En este contexto, *E. pycnophylla* ofrece una oportunidad única para comprender los patrones de distribución de esta y otras especies emblemáticas de los páramos, en el marco del complejo conjunto de factores climáticos, edafológicos, y geográficos que condicionan a las especies de este tipo de ecosistemas.

Nuestro conocimiento actual sobre la ecología de *E. pycnophylla* se ha centrado en la subespecie *angelensis*, con énfasis en tres temas: botánica estructural, efecto del gradiente altitudinal sobre la morfología y demografía, y efectos del uso del suelo, en particular la influencia de quemas en la estructura de las poblaciones. Sobre la influencia de variables ambientales, Sánchez (2004), quien analizó el efecto del gradiente altitudinal sobre la morfometría y demografía de las poblaciones de *E. pycnophylla sub angelensis* en provincia ecuatoriana de Carchi, concluye que la altitud no influye sobre variables morfológicas como altura y diámetro de los frailejones, ni en variables demográficas como la densidad de sus poblaciones. Por su parte Benavides-Martínez *et al.*, (2007), estudiaron una población ubicada en el páramo Infiernillo (Nariño Colombia), y reportaron un patrón similar. Sin embargo, más allá de estos estudios sobre la variación local de las poblaciones de *E. pycnophylla*, aún no tenemos información suficiente que nos ayude a entender el porqué de su distribución discontinua y los factores ambientales que limitan la distribución hacia el sur del género *Espeletia*.

En este contexto esta investigación pretende generar información específica acerca de los factores ambientales de escala regional (clima y topografía) que caracterizan a las poblaciones de *E. pycnophylla* a lo largo de todo su rango de distribución geográfica. Con esta información pretendemos construir modelos de distribución que nos permitan discriminar los factores ambientales que explican la distribución de la especie. Al mismo tiempo, generaremos información acerca de la composición y estructura de la vegetación asociada a *E. pycnophylla*, contribuyendo de esta manera a la comprensión de la ecología de esta especie a lo largo de su rango de distribución.

2. PREGUNTAS Y OBJETIVOS DE INVESTIGACIÓN

2.1. Preguntas

- ¿Cuáles son las variables ambientales determinantes que condicionan la distribución geográfica de *Espeletia pycnophylla*?
- ¿Cuál es la estructura y composición de las comunidades vegetales asociadas con *E. pycnophylla* a lo largo del gradiente latitudinal?

2.2. Objetivos

- Identificar las variables climáticas y topográficas asociadas con la presencia de *E. pycnophylla*, a lo largo de su rango de distribución.
- Caracterizar la estructura y composición de las comunidades vegetales asociadas con *E. pycnophylla* a lo largo del gradiente latitudinal.
- Elaborar un modelo de distribución potencial de *E. pycnophylla*.

3. ORGANISMO Y ÁREA DE ESTUDIO

E. pycnophylla, es el último evento de especiación del género *Espeletia*, y está conformada por cinco subespecies: *E. pycnophylla sub. pycnophylla*, la cual se distribuye en los páramos del Complejo Volcánico Doña Juana y San Antonio del Bordoncillo (Nariño-Putumayo, Colombia); *E. pycnophylla sub pycnophylla var. galerana*, en el volcán Galeras (Nariño, Colombia); *E. pycnophylla sub pycnophylla var. lacinulata*, en el páramo de Quilinsayaco (Nariño-Putumayo); *E. pycnophylla sub angelensis*, en el páramo del Ángel (Carchi, Ecuador); y *E. pycnophylla sub llanaganatensis*, en la cordillera de Llanganates (Tungurahua Ecuador) (Cuatrecasas, 1980; Jørgensen y León-Yáñez, 1999; Rangel, 2000; Base de datos Herbario Nacional Colombiano; Base de datos TROPICOS).

E. pycnophylla se ha reportado en un amplio rango de altitudes, desde los 2800 m en páramos del Putumayo (Colombia) hasta los 4000 m de elevación en los páramos del volcán Galeras-Colombia (Base de datos Herbario Nacional Colombiano). Así mismo la especie está presente en áreas con niveles muy contrastantes de precipitación, desde 949 mm/año en el páramo del Cumbal hasta 4.634 mm/año en los páramos del Putumayo (Rangel, 2000).

Para analizar las variables ambientales que podrían determinar la actual distribución geográfica de *E. pycnophylla*, escogimos varias localidades ubicadas a lo largo del rango de distribución de la especie desde los páramos del Complejo Volcánico Doña Juana (cordillera oriental) en los departamentos de Nariño y Cauca, sur occidente de Colombia (N 01°31'24,4" W 076°56'12,5") hasta los

páramos de El Ángel (Cordillera Occidental) y cerro El Mirador (Cordillera Oriental) ubicados en la provincia del Carchi, al norte de Ecuador, incluyendo además una población aislada ubicada en el Parque Nacional de Llanganates, en el centro del país (coordenadas 01°10'S; 78°15' O), aproximadamente a 200 km en línea recta del páramo del Ángel.

Orográficamente la zona de estudio corresponde a los ramales Occidental y Oriental de la cordillera de los Andes, área que se caracteriza por la presencia de varios volcanes (Ánimas, Doña Juana, Galeras, Azufral, Cumbal y Chiles).

Los muestreos de vegetación se realizaron en cinco páramos ubicados a lo largo del gradiente latitudinal (Cuadro 1; Figura 1), en la jurisdicción del departamento de Nariño en el suroccidente de Colombia y en la provincia de Carchi (norte de Ecuador).

Cuadro 1. Coordenadas referenciales de los páramos estudiados (Proyección UTM, Zona 18 N, WGS84).

País/Departamento o provincia	Páramo	Este (X)	Norte (Y)
Colombia/Nariño	Volcán Doña Juana	284376	168777
Colombia/Nariño	Morazurco	250697	140348
Colombia/Nariño	Bordoncillo	266872	126192
Colombia/Nariño	Ovejas	242815	113536
Ecuador/Carchi	El Ángel	175617	88320

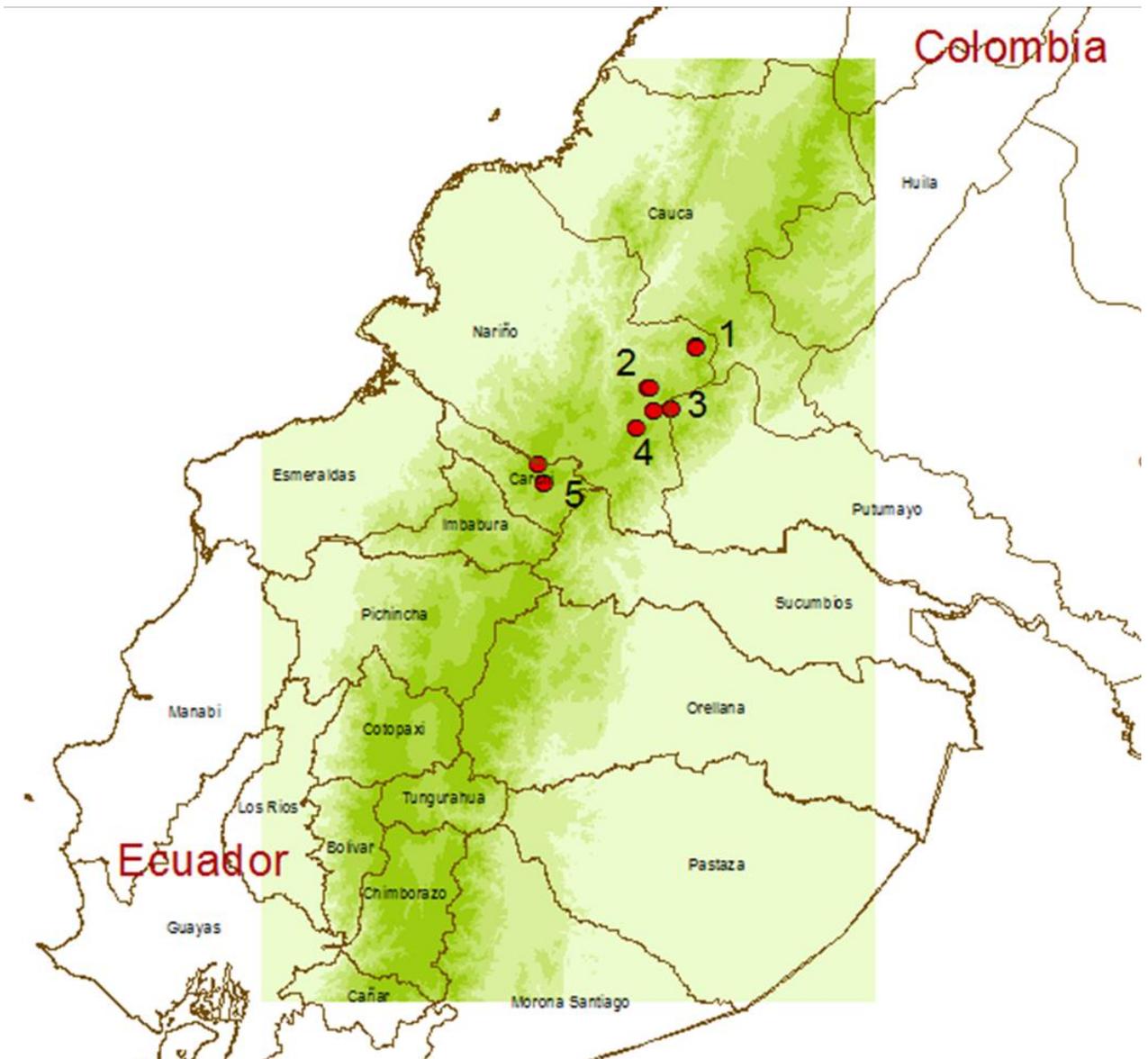


Figura 1. Área de estudio. 1 Doña Juana, 2 Morasurco, 3 Bordoncillo, 4 Ovejas y 5 El Ángel.

4. METODOLOGÍA

4.1. Variables ambientales que condicionan la distribución geográfica de *E. pycnophylla*.

a. Recopilación de datos de presencia. Se realizó una revisión de los registros de *E. pycnophylla* mediante la consulta de varios repositorios de datos como “Global Biodiversity Information Facility-GBIF” (<http://data.gbif.org>); bases de datos de herbario como TROPICOS de Missouri Botanical Garden-MO y BIOVIRTUAL del Instituto de Ciencias Naturales de Colombia; y además de la revisión de literatura científica. De igual manera, se realizaron visitas al Herbario Nacional del Ecuador y al herbario PSO de la Universidad de Nariño. Además, se realizaron visitas a las oficinas de las autoridades ambientales, ONG’s ambientales y sabedores locales tanto en Ecuador como en Colombia, con el fin de recabar información sobre lugares con presencia de *E. pycnophylla* y organizar la logística de las expediciones de campo (Figura 3).

Adicionalmente, durante los muestreos de vegetación para caracterizar la estructura y composición de las comunidades de *E. pycnophylla* realizados en el marco de esta investigación se tomaron datos sobre la posición geográfica de las comunidades visitadas.

Luego, se realizó una depuración de los registros de *E. pycnophylla* obtenidos, usando un análisis de autocorrelación espacial (Moran I) una herramienta de

análisis geostadístico disponible en ArcGIS. El conjunto de datos se redujo de 78 a 33 datos de presencia de *E. pycnophylla* (Figura 3; Anexo 1).



Figura 2. Mapa de ocurrencia de *E. pycnophylla* (puntos en rojo).

b. Variables ambientales. Se utilizó un conjunto inicial de 20 variables ambientales, (19 bioclimáticas y de elevación; Cuadro 2) proveniente de la base de datos de “World Clim” (Hijmans et al, 2005). Mediante un análisis de correlación de variables usando la función $cor()$ de R-Program, el conjunto de datos se redujo a siete variables ya que se seleccionó las variables con valores de correlación menor a 0,7 (ver Anexo 3. Análisis de correlación de variables).

Cuadro 2. Variables bioclimáticas

Variables ambientales
BIO1= Temperatura media anual
BIO2=Rango de temperatura media diurna (media mensual de (temp. máxima-temp. mínima))
BIO3=Isotermalidad (bio2/bio7) * 100
BIO4=Estacionalidad de temperatura (desviación estándar *100)
BIO5=Temperatura máxima del mes más cálido
BIO6=Temperatura mínima del mes más frío
BIO7=Rango de temperatura anual (bio5-bio6)
BIO8=Temperatura media del cuarto más húmedo
BIO9=Temperatura media del cuarto más seco
BIO10=Temperatura media del cuarto más cálido
BIO11= temperatura media del cuarto más frío
BIO12=precipitación anual
BIO13=precipitación del mes más húmedo
BIO14 =precipitación del mes más seco
BIO15=estacionalidad de precipitaciones (coeficiente de variación)
BIO16 =precipitación del cuarto** más húmedo
BIO17=precipitación del cuarto más seco
BIO18=precipitación del cuarto más cálido
BIO19= precipitación del cuarto más frío
Elev= Elevación
Características: proyección geográfica (latitud-longitud), Dátum WGS84; Resolución espacial de 30 segundos (aprox. 1 Km), formato: ASCII GRID (.asc).
*temperatura en ° Celsius, precipitación en mm
**cuarto= período de tres meses

4.1.2. Modelos de distribución de especies SDM.

El enfoque metodológico de SDM está siendo ampliamente utilizado en distintas áreas de trabajo de la conservación de la biodiversidad tales como el manejo de recursos naturales, diseño de áreas protegidas, la planeación de la conservación, diseño de estudios de biodiversidad, la restauración ecológica, el riesgo e impacto de especies invasoras y los impactos del cambio global sobre las especies (Franklin, 2009).

Para la implementación del enfoque SDM están disponibles diversos métodos los cuales se clasifican en: a) según el tipo de datos de especies: modelo de solo presencias, o modelos de presencia-ausencia y b) Según el tipo de análisis en: métodos estadísticos, métodos aprendizaje automático y métodos de similaridad. Para predecir la distribución potencial de *E. pycnophylla* fueron usados: un GLM de la familia binomial (Método estadístico) y MaxEnt (Método de aprendizaje automático).

a) Modelo lineal generalizado. Para modelar la distribución de *E. pycnophylla* se utilizó un modelo lineal generalizado de la familia binomial (GLM, General Lineal Model), siguiendo los procedimientos propuesto por Hijmans y Elith (2011) y Cayuela (2011) (ver Anexo 2. Código R Program).

Los modelos lineales generalizados (GLM) son una extensión de los modelos lineales que permiten utilizar distribuciones no normales de los

errores (binomiales, Poisson, gamma etc.) y varianzas no constantes. Se recomiendan usarlos cuando la variable respuesta es a) una respuesta binaria (por ejemplo, presencia o ausencia), b) un conteo de casos (abundancia de una especie), c) conteo de casos expresados como proporciones (Cayuela, 2011).

Para el modelamiento se usaron 33 registros de ocurrencia de *E. pycnophylla* y 1000 puntos aleatorios (pseudausencias) generados usando R Program con la función randomPoints. Se obtuvieron cinco modelos de los cuales se seleccionó un modelo adecuado mínimo usando el índice de AIC (Criterio de información de Akaike). El criterio de selección fue el menor índice de AIC (Ver Anexo 4).

b) Método de aprendizaje automatizado. También se elaboró un modelo de distribución de *E. pycnophylla* usando la herramienta de modelamiento MaxEnt 3.3.1 (Phillips et al., 2006; Phillips y Dudík, 2008) y herramientas de análisis espacial de DIVA-GIS. En la elaboración del modelo se usaron 33 registros de ocurrencias *E. pycnophylla* divididos en un grupo de entrenamiento (25 registros) y otro de verificación (8 registros, 25% de la muestra), y cinco (5) variables bioclimáticas (Bio1, Bio2, Bio3, Bio4, Bio12) y la variable de elevación.

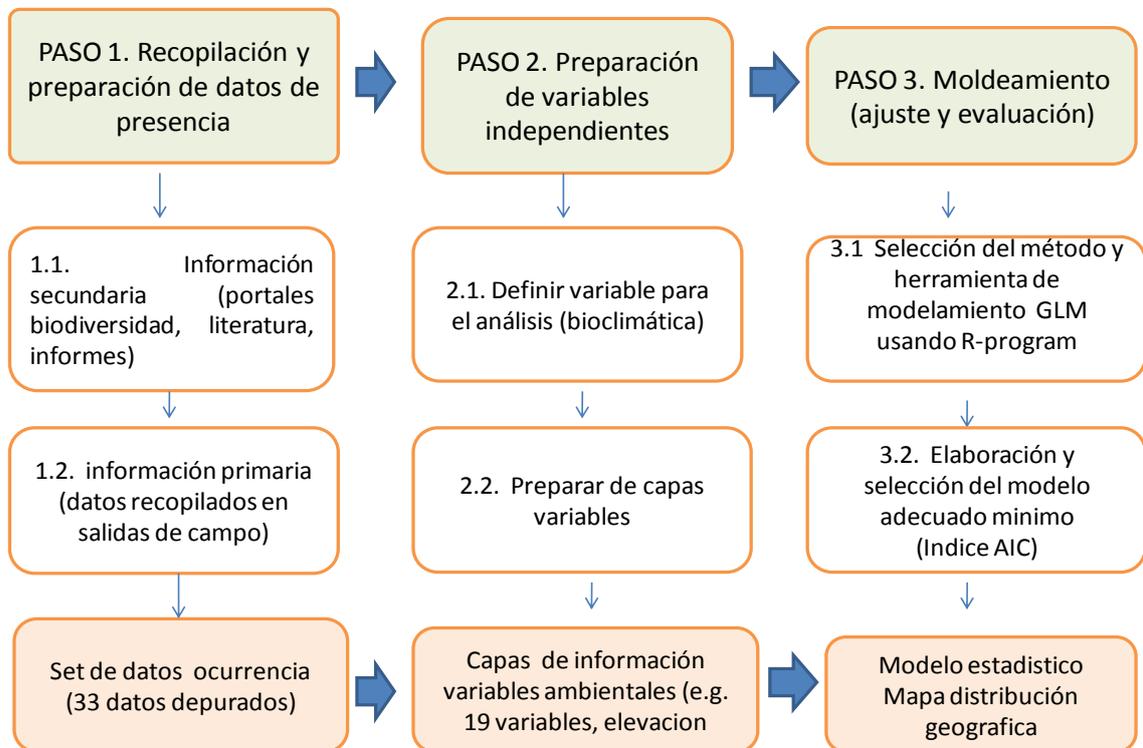


Figura 3. Esquema general para elaborar el modelo de distribución

4.2. Estructura y composición de las comunidades vegetales

4.2.1. Recopilación de datos

Los muestreos de vegetación se realizaron en cinco páramos: volcán Doña Juana, Serranía de Morazurco, Bordoncillo, páramos Ovejas y páramo El Ángel. En cada lugar de muestro se colectó información de campo sobre altitud y posición geográfica.

Para la caracterización de la vegetación asociada a *E. pycnophylla* se instalaron cuatro parcelas de 25 X 4 m (100m²) por páramo, en cada parcela se establecieron aleatoriamente cuatro subparcelas de 2 x 2 metros (4 m²), en las cuales se estimó el porcentaje (%) de cobertura vegetal por estrato (rasante: 0-0,3 m, herbáceo 0,3 a 1,5 m, arbustivo 1,5 a 4 m) y el porcentaje (%) de cobertura por especie. Adicionalmente, se anotó la forma de vida de las especies asociadas y, cuando fue necesario, se colectaron muestras botánicas para su posterior identificación.

4.2.2. Análisis de datos

a) Estructura y composición: Para cada páramo se realizó una descripción de la estructura y composición de cada uno de los estratos (rasante, herbáceo y arbustivo), se destacaron las especies predominantes es decir aquellas con mayores valores porcentajes de cobertura (%). La descripción contiene información sobre tipo de formación vegetal, el número de especies, número de géneros, número de familias, familias más diversas, tipos de formación vegetal, tipos de estratos y especies dominantes por estrato.

b) Similitud florística: Para determinar la similitud florística (especies) entre las comunidades de *E. pycnophylla* en los páramos ubicados a lo largo del gradiente latitudinal, se utilizó el índice de Jaccard calculado con base en datos de presencia (1) y ausencia (0) de las especies por páramo y parcela. El análisis de similaridad fue realizado en el software PAST-PAleontological STatistics versión 2.16. (Hammer, Harper y Ryan, 2001).

Adicionalmente, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nmds) usando el programa R. Según Cayuela (2011) “Es una técnica multivariante de interdependencia que trata de representar en un espacio geométrico de pocas dimensiones las proximidades existentes entre un conjunto de objetos”. Este análisis permite determinar qué tan

parecidos son los páramos usando datos de presencia (1) y ausencia (0) de las especies.

- c) Diversidad florística:** Se calculó el índice de Diversidad Shannon_H para cada páramo usando el software PAST-PAlaeontological STatistics versión 2.16. (Hammer, Harper y Ryan, 2001).

5. RESULTADOS

5.1. Variables ambientales que condicionan la distribución geográfica de *E. pycnophylla*

5.1.1. Modelo estadístico de *E. pycnophylla* usando GLM-familia binomial ($y \sim x_1 + x_2 + x_3 + x_4 \dots x_n$)

Con un índice de AIC de 112,38 el modelo estadístico que explica la presencia de *E. pycnophylla* fue el siguiente:

Cuadro 3. Modelo GLM

Presencia de <i>E. pycnophylla</i> ~ bio1 + bio2 + bio3 + bio4 + bio12 + elev

El modelo resultante **explica aproximadamente el 66,3 %** de la presencia de *E. pycnophylla* en función de las variables: Temperatura media anual (bio1) + Rango de temperatura media diurna (bio2) + Isotermalidad (bio3) + Estacionalidad de temperatura (bio4) + Precipitación anual (bio12) + elevación. La temperatura media anual (bio 1) corresponde a la variable con mayor peso en el modelo, explica el **34,12%** de la presencia de *E. pycnophylla* (ver Anexo 5). Teniendo en cuenta la relación entre los puntos de ocurrencia y los valores de temperatura media anual, los sitios en los que se encuentra *E. pycnophylla* tienen valores desde los 6,3 °C hasta 9,8 °C.

5.1.2 Modelo de distribución potencial de *E. pycnophylla* usando MaxEnt

Se elaboró un modelo de distribución potencial de *E. pycnophylla* usando el conjunto de datos conformado por 33 registros de presencia y las seis (6) variables correlacionadas con la distribución de *E. pycnophylla* (bio1, bio2, bio3, bio4, bio12 y elevación) según del modelo GLM mínimo adecuado seleccionado (Figura 5). El modelo de distribución geográfica generado usando MaxEnt tiene un área bajo la curva ROC de 0,993 para el grupo de entrenamiento y 0,990 para el grupo de verificación es decir es un modelo de alta capacidad.

La temperatura media anual (bio1) contribuye al 40,6 % del modelo MaxEnt para *E. pycnophylla*, seguido de la elevación con el 24,2 %, la estacionalidad de temperatura (bio4) con el 11,3, el rango de temperatura media diurna (bio2) con 9,3 %, isothermalidad (bio3), con 9,2 %, y la precipitación anual (bio12) con 5,2 %.

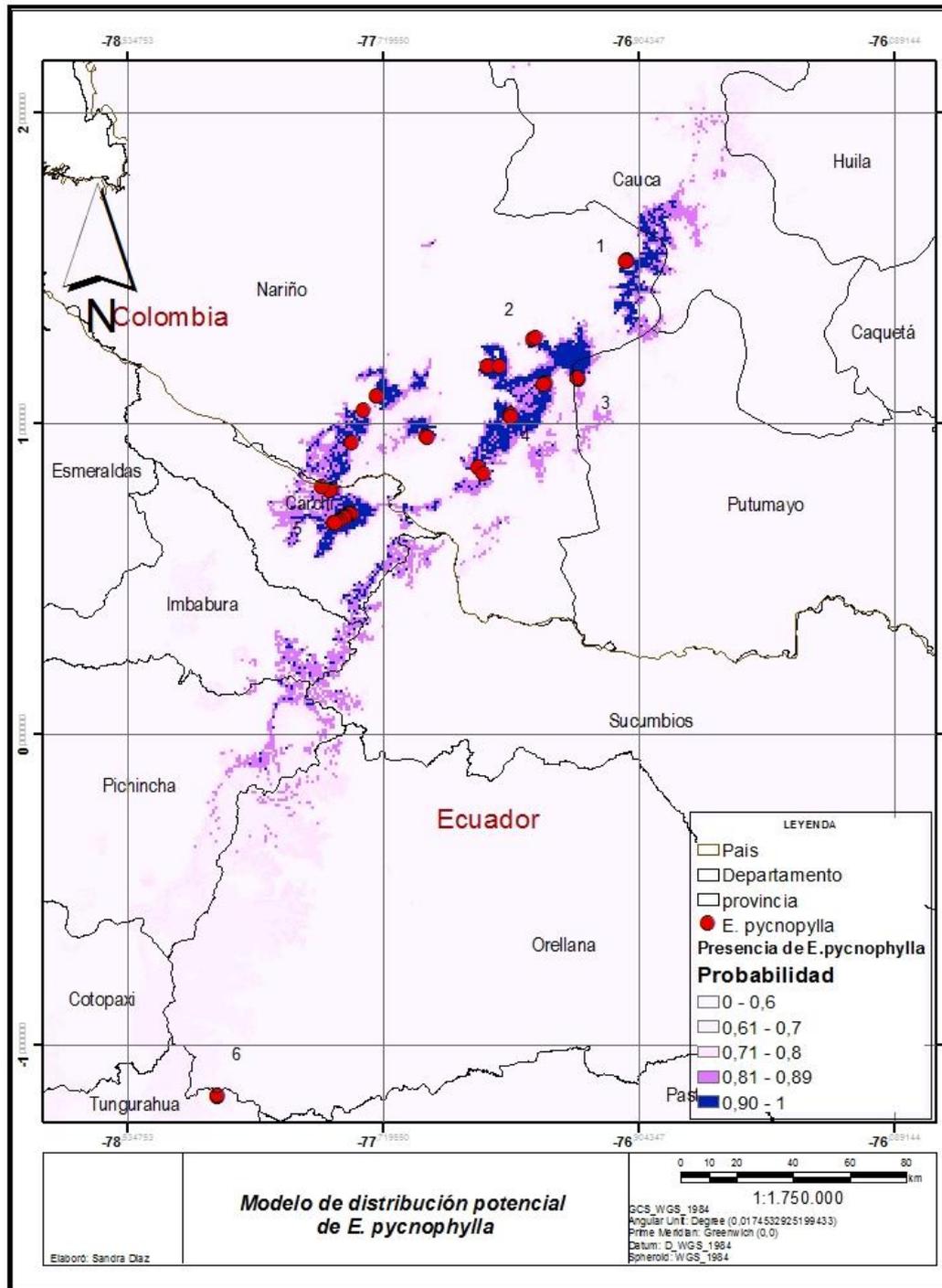


Figura 4. Mapa de distribución potencial de *E. pycnophylla*.

5.2. Gradientes de composición florística en comunidades vegetales asociadas con *E. pycnophylla*

5.2.1. Riqueza florística

En los cinco páramos estudiados a lo largo del gradiente latitudinal, se registraron un total de 108 especies de plantas vasculares pertenecientes a 60 géneros y 34 familias (Figura 5). Las familias más diversas en cuanto al número de especies fueron: Asteraceae (18 especies), Ericaceae (10 especies), Orchidaceae (9) y Melastomatacea (8). Las familias con mayor diversidad de géneros fueron: Asteraceae (9 géneros) y Ericaceae (6 géneros), mientras que los géneros más diversos fueron *Diplostegium* (7 especies) y *Miconia* (6).

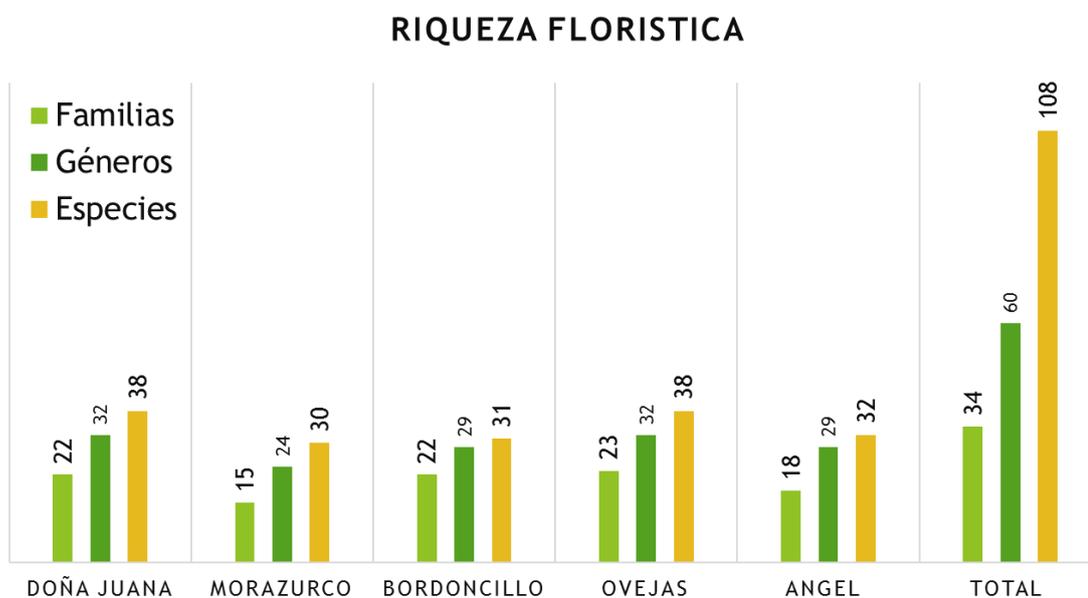


Figura 5. Síntesis riqueza florística

De las 108 especies registradas, 76 se presentan en una localidad, 17 especies en dos páramos, 8 especies están presentes en tres páramos y 5 especies se registran en cuatro páramos. La especie más frecuente fue *Blechnum loxense* (Kunth) Hook. ex Salomon (Blechnaceae) la cual se registró junto a *Espeletia pycnophylla* en 10 de las 10 localidades muestreadas.

5.2.2. Estructura y composición

a) **Doña Juana.** La comunidad vegetal asociada a *E. pycnophylla* en esta localidad presenta 38 especies de plantas vasculares, 32 géneros y 22 familias. Ericaceae (6 especies) y Orchidaceae (3 especies) corresponden a las familias más diversas. La fisionomía de la comunidad de *E. pycnophylla*, corresponde a un matorral-frailejónal conformado por tres estratos: un arbustivo, con presencia de especies como *Weinmannia brachystachya*, *Gaiadendron punctatum* y *Blechnum loxense*; herbáceo, con *Guzmania candelabrum* y especies de la familia Ericaceae; y un estrato rasante, con especies de helechos como *Elaphoglossum cf. melancholicum*, *Melpomene flabelliformis* y *Hymenophyllum myriocarpum*. *E. pycnophylla* está presente en los tres estratos de la comunidad vegetal.

b) **Morazurco.** Se registró un total de 30 especies, 24 géneros y 15 familias. Las familias más diversas fueron Asteraceae, con 6 especies y Ericaceae con 5 especies. En cuanto a estructura la comunidad corresponde a un

frailejonal-pajonal con tres estratos, un arbustivo con la presencia única de *E. pycnophylla*; un herbáceo, dominado por *E. pycnophylla*, *Blechnum loxense* y macollas de *Calamagrostis effusa* y *Cortaderia nítida*; y un rasante conformado por *Lycopodium clavatum*, *Oreobolus goeppingeri* y *Disterigma codonanthum*. Al igual que las comunidades caracterizadas en el Páramo Doña Juana, *E. pycnophylla* está presente en los tres estratos de la comunidad vegetal.

c) Bordoncillo. Se registró un total de 31 especies, 29 géneros y 22 familias. Las familias más diversas corresponden a Asteraceae (5 especies) y Ericaceae (3 especies). En cuanto estructura la comunidad vegetal, esta corresponde a un frailejonal-pajonal, con tres estratos. Arbustivo, con presencia de *E. pycnophylla*; estrato herbáceo dominado por *E. pycnophylla*, *Blechnum loxense*, *Calamagrostis effusa*, *Rhynchospora macrochaeta* y *Vaccinium floribundum*; estrato rasante, en el que predominan *Myrteola nummularia*, *Oreobolus goeppingeri*, *Puya cuatrecasasii*, *Sphanum sp2445*, *Jamesonia imbricata*, *Disterigma acuminatum* y *Geranium rhomboidale*.

d) Ovejas. Se registró un total de 38 especies, 32 géneros y 23 familias. Las familias más diversas corresponden a Asteraceae (6 especies), Orchidaceae (3 especies) y Poaceae (3 especies). La comunidad vegetal corresponde a un frailejonal-pajonal con tres estratos. El arbustivo con *E. pycnophylla* como única especie presente. En el estrato herbáceo, en el

que predominan las especies: *E. pycnophylla*, *Blechnum loxense*, *Calamagrostis effusa*, *Cortaderia nítida*, *Hypericum lancioides* y *Rhynchospora macrochaeta*, y el estrato rasante, donde se destacan: *Disterigma acuminatum*, *Geranium rhomboidale*, *Myrteola nummularia* y *poaceae sp2556*.

- e) El Ángel.** Se registró un total de 32 especies, 29 géneros y 18 familias. Las familias más diversas corresponden Asteraceae (7 especies) y Rosaceae (3 especies). En cuanto al aspecto fisionómico la comunidad corresponde a un frailejonal-Pajonal en el que el estrato arbustivo, está formado solo por *E. pycnophylla*. El estrato herbáceo, está dominado por *Espeletia pycnophylla*, *Stipa ichu*, *Blechnum loxense* y *Rhynchospora sp2521*; mientras que el rasante está dominado por *Lachemilla orbiculata* y *Oreobolus sp2500*.

5.2.3. Similaridad florística

5.2.3.1. Similaridad florística entre comunidades vegetales de *E. pycnophylla* usando NMDS

Según los resultados del análisis NMDS se diferencian los siguientes grupos: el grupo de localidades correspondientes al páramo Doña Juana (dj1, dj2, dj3, dj4) y al páramo Morazurco (mo2, mo1, mo3) en el cuadrante I; Bordoncillo y Ovejas en

el cuadrante III; la localidad an1, las localidades an3 y an4, y la mo4, en el cuadrante II, y la localidad an2 en el cuadrante IV.

Los grupos extremos según el valor NMD1 coinciden con las localidades con las latitudes periféricas del área de estudio (hábitats periféricos de *E. pycnophylla* estudiados), Doña Juana-dj1-4 (valor de nmd1 entre -1 y 0) y El Ángel-an1-4 (valor nmd1 entre 1 a 2).

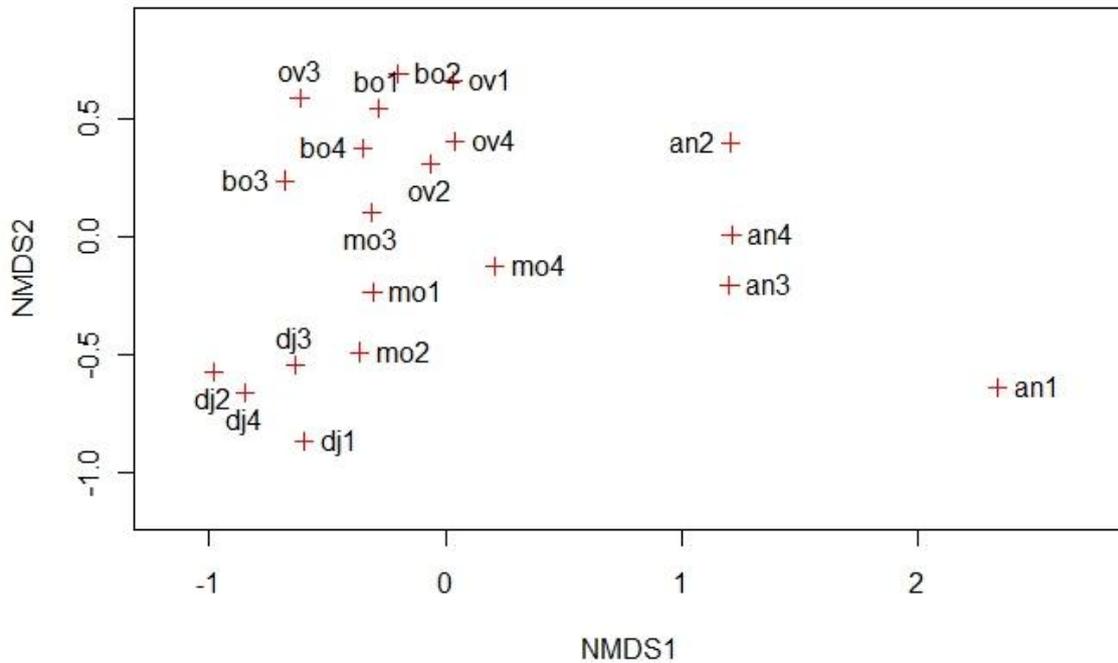


Figura 6. Similitud florística usando NMDS.

5.2.3.2. Similitud florística entre comunidades vegetales de *E. pycnophylla* usando el índice de Jaccard

De acuerdo al análisis de similaridad usando el índice Jaccard (escala de 0 a 1), ampliamente utilizado en estudios de composición florística, al comparar las comunidades vegetales de *E. pycnophylla* se obtienen como resultados valores bajos de similitud (Cuadro 4.), es decir las comunidades difieren en su composición florística lo que evidencia un gradiente de composición florística a lo largo del gradiente latitudinal (Figura 6).

Cuadro 4. Índice de similaridad de Jaccard

	Doña Juana	Morazurco	Bordoncillo	Ovejas	Ángel
Doña Juana	1	0,26	0,23	0,14	0,03
Morazurco	0,26	1	0,32	0,22	0,05
Bordoncillo	0,23	0,32	1	0,23	0,06
Ovejas	0,14	0,22	0,23	1	0,11
Ángel	0,03	0,05	0,06	0,11	1

Las comunidades que comparten menos elementos florísticos (especies) son las comunidades del páramo Doña Juana y del páramo el Ángel (0,03 índice de Jaccard), la primera se encuentra sobre la Cordillera Real Oriental y la segunda sobre la Cordillera Occidental. Doña Juana y Ángel suman un total de 65 especies y tienen en común solo dos especies: *E. pycnophylla* y *Blechnum loxense*.

Las comunidades vegetales de *E. pycnophylla* que comparten más elementos florísticos son las comunidades de la Serranía Morazurco y Bordoncillo, ubicadas

sobre la Cordillera Real Oriental. Morazurco (con 30 especies en total) y Bordoncillo (con 31 especies en total) tiene en común 15 especies.

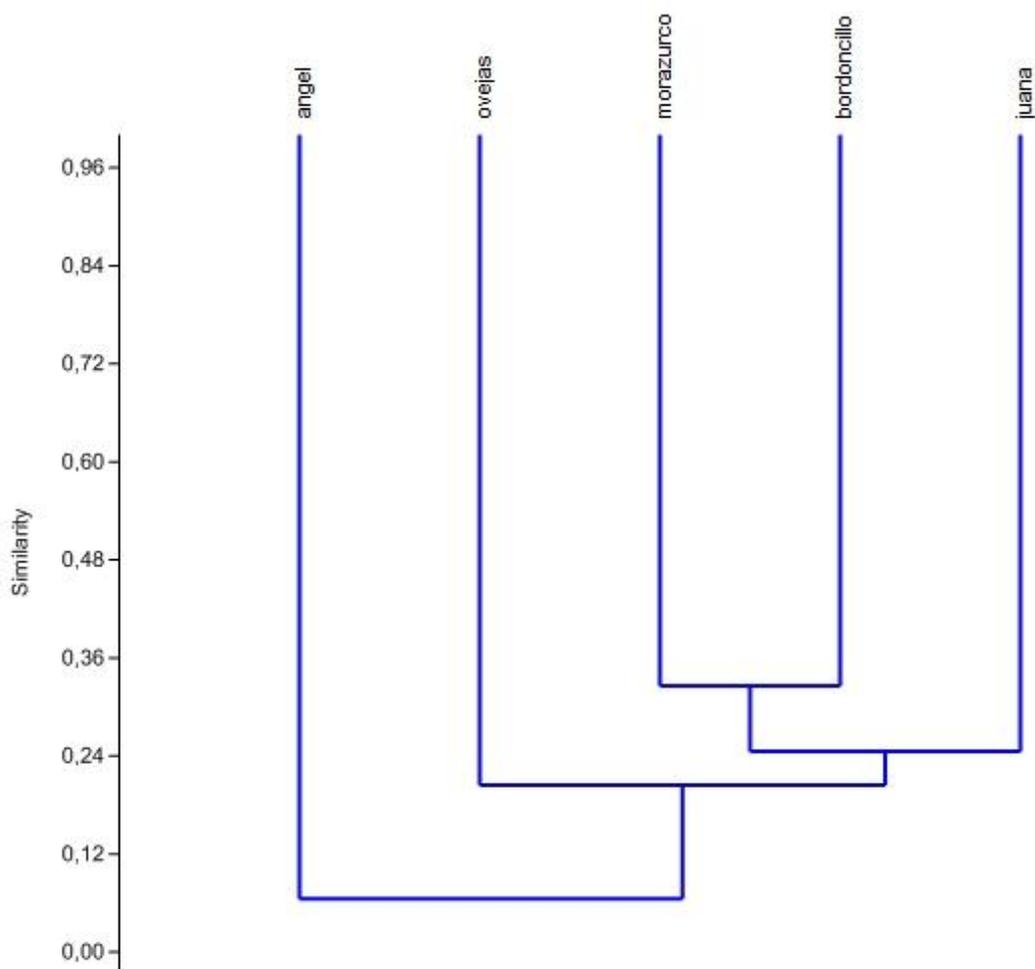


Figura 7. Dendrograma de similitud entre comunidades asociadas a de *E. pycnophylla* (Páramos).

En el dendrograma de similaridad de Jaccard (Figura 7) se pueden observar los siguientes grupos afines en cuanto a similitud florística: grupo 1 conformado por la localidad an1 del Páramo el Ángel; grupo 2, por las localidades an2, an3 y an4 del Páramo del Ángel; grupo 3, mo1, mo3, mo4 del Páramo Serranía del Morazurco;

grupo 4, conformado por las localidades de los Páramo Bordoncillo (bo1, bo2, bo3, bo4) y Ovejas (ov1, ov2, ov3, ov4); y el grupo 5, conformado por las localidades muestreadas en el Páramo Doña Juana (dj1,dj2,dj3,dj4).

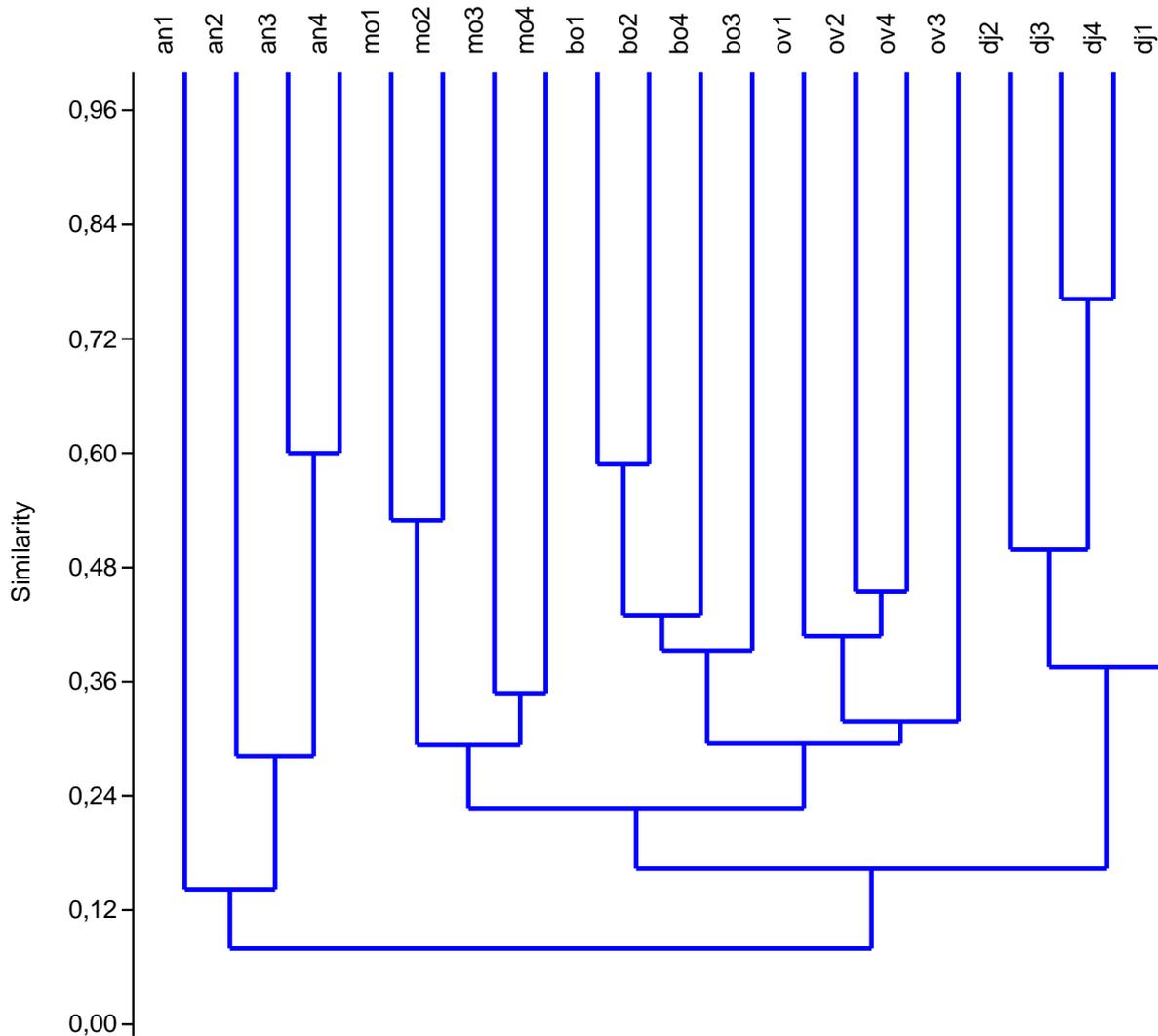


Figura 8. Dendrograma de similitud entre comunidades asociadas a *E. picnophylla* (parcelas).

5.2.4. Diversidad Shannon_H

En cuanto al número de especies de plantas vasculares, la comunidad asociada a *E. pycnophylla* más diversa corresponde a la ubicada en el páramo Ovejas, (con 38 especies) el cual está localizado sobre la cordillera centro-Oriental de Colombia. De igual manera, la comunidad presente en el páramo Ovejas presenta un índice de Shannon de 3,6 siendo con el valor mas alto frente a los otros páramos (Cuadro 5). Bordoncillo, Doña Juana, Morazurco y El Angel presentaron índices con el mismo valor 3,4.

Cuadro 5. Índice de diversidad Shannon_H

Indicador	Juana	Morazurco	Bordoncillo	Ovejas	Angel
Número de especies	33	30	31	38	32
Shannon_H	3,497	3,401	3,401	3,638	3,466

6. DISCUSION

6.1. Variables ambientales que condicionan la distribución geográfica de *E. pycnophylla*

El modelo mínimo adecuado, "**Presencia de *E. pycnophylla* ~ bio1 + bio2 + bio3 + bio4 + bio12 + elevación**", contempla seis variables que explican el 66% de la presencia de *E. pycnophylla*, mientras que el 34% restante debe estar relacionado con otro tipo de variables como el sustrato geológico, suelo y aspectos bióticos (dispersión, interacciones biológicas).

En general, los modelos de distribución de especies han incluido variables climáticas (Coudun *et al.*, 2006). En el modelo propuesto, como se mencionó anteriormente, se incluyen dos factores clima y topografía. Otro trabajo como el de Coudun *et al.* (2006) para explicar la distribución *Acer campestre* (L.) en Francia (Europa) incluyeron clima y suelo (nutrientes), resaltando que la variable suelo mejoro significativamente el modelo de distribución. Esta variable, sin embargo, no fue disponible para este estudio.

Los factores incorporados al modelo corresponden al clima y la topografía los cuales son determinantes ambientales en la distribución de especies a escala regional (200-2000km) según Pearson y Dawson (2003) y esto se adecua a la escala de trabajo de esta investigación.

La temperatura media anual fue la variable con mayor peso en el modelo, los sitios con *E. pycnophylla* tienen valores entre los 6,3 °C y 9,8 °C, lo que coincide con el rango de los páramos (6 a 10 °C), ecosistema en el cual *Espeletia* es uno de los géneros endémicos. Según Bayona, *et al* (2005) las espeletias soportan bajas temperaturas mediante mecanismos como la acumulación de carbohidratos que evitan el congelamiento. Beck, 1994 citado en Bonilla *et al* (2005), menciona que la forma en roseta y la acumulación de la necromasa son características adaptativas para evitar el congelamiento.

Las variables que determinan la presencia de *E. pycnophylla* son coherentes con el planeamiento de Franklin (2011) quien con base en Austin (2008) menciona que existen dos tipos de factores que controlan la distribución de las especies: 1) factores directos los cuales inciden en la fisiología del organismo tales como la temperatura y el pH y 2) factores indirectos como la latitud, la longitud, la elevación, pendiente y exposición.

Los factores bióticos, que no fueron contemplados en el modelo, son importantes mencionarlos, en particular las micorrizas las cuales cumplen un papel determinante en el reciclaje de nutrientes y en la adaptación a condiciones extremas del clima, los suelos y disponibilidad de nutrientes (García *et al.*, 2005).

En cuanto al modelo MaxEnt elaborado a partir de las variables que resultaron estadísticamente significativas. Las áreas de distribución actual coinciden con

aquellas áreas con probabilidades entre 0,8 y 1 de mapa potencial, excepto los datos de ocurrencia en Llanganates.

El área de la población de *E. pycnophylla* en Llanganates fue subestimada en el modelo de distribución geográfica, una posible explicación es que su distribución esté relacionada más con factores de tipo antrópico y que climático, o que se trata de una nueva especie de frailejón para Ecuador. Esta investigación recomienda un análisis genético para la primera hipótesis y una revisión taxonómicamente de esta población para la segunda hipótesis.

Por otro lado, se observa en el modelo MaxEnt que las áreas ubicada en el departamento del Cauca, el noreste de la provincia de Pichincha, las áreas limítrofes entre la provincia de Sucumbios y las provincias del Carchi, Imbabura y Pichincha presentan probabilidades de presencia entre 0,8 y 0,9. Sin embargo, estas áreas no existen registros actuales de *E. pycnophylla*. Una posible explicación sería que estas áreas presentaban *E. pycnophylla* en el pasado y desaparecieron por alguna razón. Se necesitaría contar con análisis palinológicos en dichas áreas para probar esta posible hipótesis.

Otra razón por la cual el modelo MaxEnt sobreestima el área de distribución de *E. pycnophylla*, es la importancia de otros factores como el suelo y la capacidad de dispersión en la distribución de dicha especie.

6.2. Gradientes de composición florística en comunidades vegetales asociadas con *Espeletia pycnophylla*

La composición florística de las comunidades vegetales de *E. pycnophylla* a lo largo del gradiente está representada por las familias (Asteraceae, Ericaceae, Orchidaceae y Melastomataceae) y géneros (*Diplostegium* y *Miconia*) relevantes por su diversidad en los ecosistemas paramunos (Rangel, 2000).

Asteraceae representa a la familia más diversa en la mayoría de los páramos estudiados en este trabajo (excepto Doña Juana, en el cual Orchidaceae es la familia con mayor número de especies). Dicho taxón también representa la familia botánica con mayor número de géneros y especies en los ecosistemas paramunos de Colombia (Rangel, 2000). Otras familias registradas son relevantes en la composición de los páramos ubicados al norte del área de estudio como Ericaceae en Doña Juana, Morazurco y Bordoncillo; Poaceae y Orchidaceae, en Ovejas; y Rosaceae, en El Ángel.

A nivel de especies los valores de similitud florística entre las paramos ubicados en diferentes latitudes son bajos (de 0,03 a 0,32), lo que evidencia un gradiente de composición florística a lo largo del gradiente latitudinal. Existe una mayor afinidad entre aquellos páramos ubicados a distancias cercanas. Doña Juana y Ángel son los páramos ubicados al norte y sur respectivamente del área de estudio y corresponden a las comunidades de *E. pycnophylla* con mayor diferencia florística, ya que solo tienen en común a la especie *B. loxense*. En

próximas investigaciones sería interesante determinar qué factores inciden en la clara disimilitud florística que exhiben las comunidades vegetales de *E. pycnophylla* a lo largo del gradiente latitudinal.

Una posible explicación de diferencia florística entre los sitios podría estar relacionada con la precipitación, la humedad y la insularidad de los sitios. Mientras Doña Juana es un páramo muy húmedo (2440 mm precipitación) que se localiza en la cordillera centro oriental, con una fuerte influencia de las masas de aire cargadas de humedad de la Amazonia; El Ángel es un páramo semihúmedo húmedo (1336 mm), localizado en la cordillera occidental.

La especie frecuente fue *B. loxense* (Kunth) Hook. ex Salomon (Blechnaceae) la cual se registró junto a *E. pycnophylla* en todos los páramos estudiados. En otras localidades paramunas de los andes de Colombia *B. loxense* se ha registrado formando asociaciones vegetales con diversas especies del género *Espeletia*, por ejemplo, con *E. harwegiana* en el páramo Púrace-Cordillera Central (Duque y Rangel, 1989), *E. murilloi* en el páramo de la Rusia-Cordillera Oriental (Hernandez y Rangel, 2002) y *E. frontinoensis*, en el páramo de Frontino-Cordillera Occidental (Rangel *et al*, 1999).

Retomando los resultados de similitud se evidencia que *E. pycnophylla* se asocia con diferentes comunidades vegetales a lo largo del gradiente latitudinal, lo que nos da indicios de que la distribución de *E. pycnophylla* no está siendo limitada por condiciones florísticas.

En cuanto a tipos fisionómicos, se registraron dos tipos: frailejones-matorrales en el páramo Doña Juana, y frailejones-pajones en los páramos Bordoncillo, Ovejas y Morazurco (cordillera real oriental) compuestos por *Calamagrostis effusa* y en el páramo de El Ángel por *Stipa ichu*. Otro tipo fisionómico no incluido en este trabajo de investigación fue registrado por Díaz (2003) en el páramo Doña Juana y corresponde a un frailejonal-Chuscal compuesto por *Neurolepis acuminatissima*.

7. CONCLUSIONES

- El modelo mínimo adecuado fue: **Presencia de *E. pycnophylla* ~ bio1 + bio2 + bio3 + bio4 + bio12 + elevación**, el cual contempla seis variables ambientales que explican el 66% de la presencia de *E. pycnophylla*, el 34% puede estar relacionado con otro tipo de variables como el sustrato geológico, suelo y aspectos bióticos (dispersión, interacciones biológicas).
- La composición florística de las comunidades vegetales de *E. pycnophylla* a lo largo del gradiente está representada por las familias: Asteraceae, Ericaceae, Orchidaceae y Melastomataceae; y los géneros *Diplostephium* y *Miconia*.
- Los valores de similitud florística entre las paramos ubicados en diferentes latitudes fueron bajos (de 0,03 a 0,32), lo que evidencia que existe un gradiente de composición florística a lo largo del gradiente latitudinal.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Balslev, H., y J.L.E. Luteyn.1992. Páramo: An Andean Ecosystem Under Human Influence. Academic Press, London.
- Bonilla, M.A., S. Sendoya, L. Trujillo y A. Díaz. 2005. Relaciones alométricas en la roseta y la necromosa de *Espeletia grandiflora* en el páramo El Granizo, p 323-345. En Bonilla M.A. Estrategias adaptativas de plantas del páramo y el bosque altoandino en la cordillera oriental de Colombia. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C.
- Baruch, Z. 1979. Elevation differentiation in *Espeletia schultzii* (Compositae), A giant rosette plant of the Venezuelan paramos. Ecology 60:85-98.
- Bayona, C., L.M. Melgarejo, X. Manrique y L.F. Grajales. 2005. Fluctuaciones de potencial hídrico, prolina y azúcares reductores en *Espeletia corymbosa*, p 25-36. En Bonilla M.A. Estrategias adaptativas de plantas del páramo y el bosque altoandino en la cordillera oriental de Colombia. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C.
- Cuatrecasas, J. 1980. Miscellaneous notes on neotropical flora. Phytologia 45:17-21.
- García, J.F., D.C. García y M. Correa de Restrepo. 2005. Incidencia de micorrizas arbusculares y vesículo-arbusculares como estrategia adaptativa de plantas del páramo y del bosque altoandino, p 53-83. En Bonilla M.A. Estrategias adaptativas de plantas del páramo y el bosque altoandino en la cordillera oriental de Colombia. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C.

- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Hijmans, R.J, Cameron, S.E., Parra, J.L, Jones, P.G. y Jarvis, A. 2005. "Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas". *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Hofstede, R., P.Segarra y P.Mena V. 2003. Los páramos del Mundo. Proyecto Atlas mundial de los Páramos. Global Peatland initiative/NC.IUCN/EcoCiencia. Quito.
- Jørgensen, P.M. y S. León-Yáñez (Eds.). 1999. Catalogue of vascular plants of Ecuador. *Monographs in Systematic Botany from Missouri Botanical Garden*, Vol 75.
- Luteyn, J.L. 1999. Paramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 84, The New York Botanical Garden Press, New York, USA.
- Morales, M., Otero J., Van der Hammen T., Torres A., Cadena C., Pedraza C., Rodríguez N., Franco C., Betancourth J.C., Olaya E., Posada E. y Cárdenas L. 2007. Atlas de páramos de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. y R.P. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3/4):231-259.
- Phillips, S.J. y M. Dudík. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31:161-175.

- Podwojewski, P. y J. Poulénard, 2004. Páramo soils. Encyclopedia of soil Science: 1-4. Ramsay, P. M. y E. R. B, Oxley, 1997. The growth form composition of plant communities in the Ecuadorian paramos. *Plant Ecology*, 131: 173-192.
- Poulénard, J., P. Podwojewski, J. Janeau, y J. Collinet. 2001. Runoff and soil erosion under rainfall simulation of Andisols from the Ecuadorian Paramo: effect of tillage and burning. *Catena* 45:185–207
- Rangel, J. O. 2000. Clima de la región paramuna en Colombia, p. 85-125. *En* Rangel, J. O. Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna. Instituto de Ciencias Naturales-Instituto Alexander Von Humboldt. Santafé de Bogotá
- Rangel, J.O. 2000. Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna. Instituto de Ciencias Naturales-Instituto Alexander Von Humboldt. Santafé de Bogotá.
- Sánchez, A. 2004. Análisis morfométrico y demográfico de *Espeletia pycnophylla* Cuatrecasas en un gradiente altitudinal provincia de Carchi-Ecuador. Tesis de pregrado. Programa de Ciencias biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes. Bogotá D. C., Colombia.
- Sánchez, A. 2005. Filogenética molecular de Espeletiinae una radiación adaptativa andina. Tesis de postgrado. Programa de Ciencias biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes. Bogotá D. C., Colombia.
- Sarmiento, F.2002. Anthropogenic change in the landscapes of highland Ecuador. *The Geographical Review* 92 (2):213-234.
- Sklenár, P. 2006. Searching for altitudinal zonation: species distribution and vegetation composition in the superpáramo of Volcán Iliniza, Ecuador. *Plant Ecology* 184:337-350.

Sklenár, P., y P. M. Jorgensen. 1999. Distribution patterns of paramo plants in Ecuador. *Journal of Biogeography* 26:681-691.

Sklenár, P., y S. Laegaard. 2003. Rain-shadow in the high Andes of Ecuador evidenced by páramo vegetation. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 35:8-17.

Smith, A. P. y T.P. Young, 1987. Tropical Alpine Plant Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 137-158.

Van Wesenbeeck, B., T. van Mourik, J. F. Duivenvoorden, A. M. Cleef. 2003. Strong effects of a plantation with *Pinus patula* on Andean subpáramo vegetation: a case study from Colombia. *Biological Conservation* 114:207–218.

Vargas, O. 2002. Disturbios, patrones sucesionales y grupos funcionales de especies en la interpretación de matrices de paisaje en los páramos. *Perez-Arbelaezia* 13:73-89.

Verweij, P.A. y P.E. Budde. 1992. Burning and grazing gradients in paramo vegetation: Initial ordination analyses, p 177-195. *En* Balslev, H. y J.L. Luteyn. Editores. *Páramo: an Andean ecosystem under human influence*. Academic Press, London ; San Diego.

BASE DE DATOS HERBARIO NACIONAL COLOMBIANO.
www.biovirtual.unal.edu.co.

TROPICOS. <http://www.tropicos.org/> de datos Herbario Nacional Colombiano-COL, Herbario PSO. Base de datos W3Tropicos.

ANEXOS

Anexo 1. Fuente de datos de ocurrencia de *E. pycnophylla*.

Species	long	lat
e_py	-76,93807	1,5261
e_py	-76,93895	1,52209
e_py	-76,94523	1,52026
e_py	-77,24019	1,26916
e_py	-77,23088	1,2738
e_py	-77,09411	1,13979
e_py	-77,09972	1,14398
e_py	-77,31154	1,02759
e_py	-77,30896	1,02283
e_py	-77,19838	1,12857
e_py	-77,88256	0,78557
e_py	-77,89072	0,7844
e_py	-77,91416	0,79802
e_py	-77,8202	0,70813
e_py	-77,82645	0,70783
e_py	-77,84142	0,70212
e_py	-77,84549	0,69607
e_py	-77,85497	0,68811

e_py	-77,86494	0,68532
e_py	-77,87625	0,67857
e_py	-77,87493	0,68065
e_py	-78,25	-1,16667
e_py	-78,24972	-1,16028
e_py	-77,78111	1,04222
e_py	-77,38722	1,18222
e_py	-77,41611	0,85778
e_py	-77,5825	0,95972
e_py	-77,81694	0,93556
e_py	-77,74194	1,08611
e_py	-77,57917	0,955
e_py	-77,34917	1,18333
e_py	-77,39944	0,83722
e_py	-77,20583	1,12389

Anexo 2. Código R Program para el análisis GLM¹

```

# glm estructura de error binomial
#archivos de trabajo "C:/Users/user/Documents/railewc"
#directorio de trabajo
setwd("C:/Users/user/Documents/railewc")
dir()
#instalacion de paquetes
install.packages(c('raster', 'rgdal', 'dismo', 'rJava'))
library(dismo)
#abrir archivos variables ambientales
files <- list.files(pattern='asc', full.names=TRUE)
predictors <- stack(files)
predictors
layerNames(predictors)
#explorar variables ambientales
plot(predictors)
#leer los datos de Espeletia pycnophylla
railewc<- read.table('railewc.txt', header=TRUE, sep="\t", dec=",")
head(railewc)
railewc<-railewc[,-1]
railewc
dim(railewc)
## More exploration
## Look at the occurrence locations
library(maptools)
data(wrld_simpl)
plot(predictors, 1)
plot(wrld_simpl, add=TRUE)
points(railewc$lon,railewc$lat, col='red', cex=0.5)
#extraer datos de puntos de presencia
presvals <- extract(predictors, railewc)
presvals
edit(presvals)
#generar puntos aleatorios (ausencias)
backgr <- randomPoints(predictors, 1000)
#extraer datos de puntos aleatorios
absvals <- extract(predictors, backgr)
#juntar datos
allvals <- rbind(presvals, absvals)
presabs <- c( rep(1, nrow(presvals)), rep(0, nrow(absvals)) )
sdmdata <- data.frame( cbind(presabs,allvals) )
sdmdata
edit(sdmdata)
head(sdmdata)
tail(sdmdata)
summary(sdmdata)

```

¹ Elaborado con base en: Introduction to generalized linear model for analyzing species-environment relations. Material Curso de verano. Universidad Amsterdam. Modelos lineales generalizado usando R. Luis Cayuela. Material curso de verano Universidad de Granada. Species distribution modeling with R by Robert J. Hijmans and Jane Elith.

```

#análisis de correlación gráficos (IMPORTANTE)
pairs(sdmdata[,2:20], cex=0.1, fig=TRUE)
sdmdata<- na.omit(sdmdata)
sdmdata
#análisis de correlación datos
cor(sdmdata[,2:21])
names(sdmdata)
#ajuste del modelo de datos con la función glm()
glm1 <- glm(presabs ~ bio1 + bio2 + bio3 + bio4 + bio12 + bio15, data= sdmdata,family =
binomial)
summary(glm1)
anova(glm1, test = "Chi")
#explorando los residuos con la función genérica plot()
par(mfcol = c(2, 2))
plot(glm1)
# test de normalidad de residuos con la función shapiro.test()
shapiro.test(residuals(glm1))
#simplificación del modelo
glm2 <- glm(presabs ~ bio1 + bio2 + bio3 + bio4 + bio12, data= sdmdata,family =
binomial)
summary(glm2)
anova(glm2, test = "Chi")
glm3 <- glm(presabs ~ bio1 + bio2 + bio3 + bio4, data= sdmdata,family = binomial)
summary(glm3)
anova(glm3, test = "Chi")
anova(glm2,glm1,test = "Chi")
glm1 <- glm(presabs ~ bio1 + bio2 + bio3 + bio4 + bio12 + bio15, data= sdmdata,family =
binomial)
stepAIC(glm1)

```

Código R programa para el análisis de Similaridad usando NMDS

```

install.packages("vegan", dep=T)
library(vegan)
espeletia<-read.table("PruebaR.txt", header=T,sep="\t",dec=",")
espeletia
names<-espeletia[,1]
names
Tespeletia<-t(espeletia[,-1])
Tespeletia<-as.data.frame(Tespeletia)
colnames(Tespeletia)<-names
str(Tespeletia)
edit(Tespeletia)
set.seed(0)
nmDS1 <- metaMDS(Tespeletia)
plot(nmDS1)
plot(nmDS1, type= "t", display=c("species"))
plot(nmDS1, type="n")
points(nmDS1, display=c("sites"), choices=c(1,2), pch=3, col="red")
text(nmDS1, display=c("species"), choices=c(1,2),col="blue", cex=0.5)
fig <- ordiplot(nmDS1)
identify(fig, "spec")
identify(fig, "site")

```

Anexo 3. Resultados análisis de correlación

```

> cor(scmdata[,2:21])
      bio1      bio10      bio11      bio12      bio13      bio14      bio15      bio16      bio17      bio18      bio19      bio2
bio1  1.00000000  0.999575680  0.99939050  0.6802741  0.69991647  0.5575203 -0.018512336  0.71273230  0.5605257  0.6650754  0.51619747 -0.16173762
bio10 0.99957568  1.000000000  0.99823388  0.6735930  0.70059105  0.5471858 -0.002757211  0.71368910  0.5495221  0.6701310  0.50409777 -0.16925429
bio11 0.99939050  0.998233876  1.00000000  0.6851235  0.70249888  0.5614440 -0.023518692  0.71476652  0.5658782  0.6664448  0.52165437 -0.16064642
bio12 0.68027406  0.673592983  0.68512347  1.00000000  0.89891905  0.9186497 -0.341071539  0.90480092  0.9300825  0.7792155  0.88912765 -0.27384045
bio13 0.69991647  0.700591045  0.70249888  0.8989191  1.00000000  0.6796520  0.068912688  0.99495318  0.6973271  0.9165853  0.67478059 -0.37660935
bio14 0.55752027  0.547185787  0.56144404  0.9186497  0.67965200  1.00000000 -0.625308274  0.68535729  0.9939914  0.5543807  0.89494416 -0.19276110
bio15 -0.01851234  -0.002757211 -0.02351869 -0.3410715  0.06891269 -0.6253083  1.000000000  0.06308612 -0.6162890  0.1838436 -0.56382974 -0.09546784
bio16 0.71273230  0.713689102  0.71476652  0.9048009  0.99495318  0.6853573  0.063086124  1.00000000  0.7009523  0.9184194  0.68349065 -0.36125837
bio17 0.56052568  0.549522103  0.56587825  0.9300825  0.69732713  0.9939914 -0.616289003  0.70095231  1.0000000  0.5747396  0.89767107 -0.20582821
bio18 0.66507542  0.670131011  0.66644483  0.7792155  0.91658528  0.5543807  0.183843612  0.91841940  0.5747396  1.0000000  0.45075094 -0.47618300
bio19 0.51619747  0.504097771  0.52165437  0.8891276  0.67478059  0.8949442 -0.563829741  0.68349065  0.8976711  0.4507509  1.00000000 -0.01569541
bio2  -0.16173762  -0.169254286 -0.16064642 -0.2738405  -0.37660935 -0.1927611 -0.095467838 -0.36125837 -0.2058282 -0.4761830 -0.01569541  1.00000000
bio3  -0.16738373  -0.188355236 -0.14826809  0.1524319 -0.15004469  0.3488048 -0.684030102 -0.15156805  0.3563604 -0.2316356  0.35797099 -0.18623928
bio4  0.26558884  0.291073809  0.23435185 -0.0280035  0.15005156 -0.1148581  0.363446463  0.16550093 -0.1470020  0.2398471 -0.17908701 -0.18412362
bio5  0.99505511  0.994782369  0.99371635  0.6532183  0.67321209  0.5308412 -0.007522480  0.68747542  0.5324591  0.6292937  0.50815591 -0.07354819
bio6  0.99474159  0.994494977  0.99454130  0.7032099  0.72189503  0.5813387 -0.036473896  0.73278771  0.5858297  0.6930256  0.52471983 -0.25566273
bio7  -0.10340617  -0.103510721 -0.10907357 -0.3239981 -0.31943101 -0.3136648  0.148508825 -0.30373860 -0.3284948 -0.3915788 -0.13813637  0.93694038
bio8  0.99794149  0.998474345  0.99728506  0.6657719  0.70521322  0.5307877  0.024584311  0.71710196  0.5353387  0.6866266  0.47963108 -0.18798285
bio9  0.99825281  0.997075198  0.99775287  0.6916584  0.69316170  0.5806394 -0.060026007  0.70674267  0.5821089  0.6456563  0.54637649 -0.14223323
elev  -0.99507933  -0.996141754 -0.99352676 -0.6803800 -0.71495158 -0.5510375 -0.010280071 -0.72856962 -0.5537827 -0.6987690 -0.48942822  0.22985601

      bio3      bio4      bio5      bio6      bio7      bio8      bio9      elev
bio1  -0.1673837  0.26558884  0.99505511  0.9947416 -0.10340617  0.99794149  0.99825281 -0.99507933
bio10 -0.1883552  0.29107381  0.99478237  0.9944950 -0.10351072  0.99847435  0.99707520 -0.99614175
bio11 -0.1482681  0.23435185  0.99371635  0.9945413 -0.10907357  0.99728506  0.99775287 -0.99352676
bio12 0.1524319 -0.02800350  0.65321832  0.7032099 -0.32399808  0.66577192  0.69165843 -0.68038004
bio13 -0.1500447  0.15005156  0.67321209  0.7218950 -0.31943101  0.70521322  0.69316170 -0.71495158
bio14 0.3488048 -0.11485815  0.53084122  0.5813387 -0.31366483  0.53078775  0.58063938 -0.55103751
bio15 -0.6840301  0.36344646  -0.00752248 -0.0364739  0.14850883  0.02458431 -0.06002601 -0.01028007
bio16 -0.1515680  0.16550093  0.68747542  0.7327877 -0.30373860  0.71710196  0.70674267 -0.72856962
bio17 0.3563604 -0.14700200  0.53245908  0.5858297 -0.32849480  0.53533873  0.58210893 -0.55378267
bio18 -0.2316356  0.23984710  0.62929367  0.6930256 -0.39157876  0.68662658  0.64565634 -0.69876901
bio19 0.3579710 -0.17908701  0.50815591  0.5247198 -0.13813637  0.47963108  0.54637649 -0.48942822
bio2  0.1862393 -0.18412362 -0.07354819 -0.2556627  0.93694038 -0.18798285 -0.14223323  0.22985601
bio3  1.0000000 -0.72562330 -0.19041981 -0.1539201 -0.16613311 -0.19843741 -0.14013989  0.20238450
bio4  -0.7256233  1.00000000  0.27977420  0.2598249  0.07226102  0.28355099  0.24948270 -0.30388790
bio5  -0.1904198  0.27977420  1.00000000  0.9806057 -0.00657477  0.99137045  0.99452516 -0.98456698
bio6  -0.1539201  0.25982485  0.98060572  1.0000000 -0.20243389  0.99411601  0.99229805 -0.99548007
bio7  -0.1661331  0.07226102 -0.00657477 -0.2024339  1.00000000 -0.11862526 -0.09358683  0.15957943
bio8  -0.1984374  0.28355099  0.99137045  0.9941160 -0.11862526  1.00000000  0.99300048 -0.99602936
bio9  -0.1401399  0.24948270  0.99452516  0.9922980 -0.09358683  0.99300048  1.00000000 -0.99097927
elev  0.2023845 -0.30388790 -0.98456698 -0.9954801  0.15957943 -0.99602936 -0.99097927  1.00000000

```

Anexo 4. Modelos GLM-familia binomial

Selección de modelo adecuado mínimo: Usando el índice de AIC se seleccionó un modelo de los cinco propuestos, el criterio de selección fue aquel modelo que registraba el menor índice de AIC.

Valores AIC para los modelos propuestos.

Modelo glm-familia binomial ($y \sim X_1 + X_2 + X_3 + X_4 \dots X_n$)	Índice AIC
Presencia de <i>E. pycnophylla</i> ~ bio1 + bio2 + bio3 + bio4 + bio12 + bio15 + elevación	114,33
Presencia de <i>E. pycnophylla</i> ~ bio1 + bio2 + bio3 + bio4 + bio12 + elevación	112,38
Presencia de <i>E. pycnophylla</i> ~ bio1 + bio2 + bio3 + bio4 + bio12	121,96
Presencia de <i>E. pycnophylla</i> ~ bio1 + bio2 + bio3 + bio4	130,96
Presencia de <i>E. pycnophylla</i> ~ bio1 + bio2 + bio3	150,2

```
> anova(glm6,glm5,glm3,glm2,glm1,test = "Chi")
Analysis of Deviance Table

Model 1: presabs ~ bio1 + bio2 + bio3
Model 2: presabs ~ bio1 + bio2 + bio3 + bio4
Model 3: presabs ~ bio1 + bio2 + bio3 + bio4 + bio12
Model 4: presabs ~ bio1 + bio2 + bio3 + bio4 + bio12 + elev
Model 5: presabs ~ bio1 + bio2 + bio3 + bio4 + bio12 + bio15 + elev
  Resid. Df Resid. Dev Df Deviance P(>|Chi|)
1      1029      142.099
2      1028      120.958  1   21.1405 4.268e-06 ***
3      1027      109.965  1   10.9931 0.0009145 ***
4      1026       98.376  1    11.5889 0.0006635 ***
5      1025       98.332  1    0.0436 0.8346745
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

El modelo adecuado mínimo seleccionado fue el modelo:

Presencia de *E. pycnophylla* ~ bio1 + bio2 + bio3 + bio4 + bio12 + Elev

Anexo 5. Cálculos relacionados con el modelo GLM

```
> anova(glm2, test = "Chi")
Analysis of Deviance Table

Model: binomial, link: logit

Response: presabs

Terms added sequentially (first to last)

      Df Deviance Resid. Df Resid. Dev P(>|Chi|)
NULL                1032    292.220
bio1    1    99.730    1031    192.490 < 2.2e-16 ***
bio2    1    24.147    1030    168.343 8.925e-07 ***
bio3    1    26.244    1029    142.099 3.009e-07 ***
bio4    1    21.140    1028    120.958 4.268e-06 ***
bio12   1    10.993    1027    109.965 0.0009145 ***
elev    1    11.589    1026     98.376 0.0006635 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

Para calcular ¿Cuánto explica el modelo? se usó la siguiente formula:

Desviación Residual de las variables (bio1 + bio2 + bio3 + bio4 + bio12 + elev) /
Desviación Residual Null*100

$(99.730 + 24.147 + 26.244 + 21.140 + 10.993 + 11.589) / 292.220 * 100$

$(193.843/292.220) * 100 = \mathbf{66,334611}$

El modelo explica el 66,3% de la presencia de *E. pycnophylla* en función de las variables bio1 + bio2 + bio3 + bio4 + bio12 + elev.

Para calcular ¿Cuánto explica cada variable?

Desviación Residual de la variable / Desviación Residual Null*100

Bio1 explica el 34,12%

Bio3 explica el 8,98%

Bio2 explica el 8,26%

Bio4 explica el 7,23%

La elevación explica el 3,96%

Bio12 (precipitación anual) explica 3,76%.

Las variables bioclimáticas bio1, bio2, bio3, bio4 y bio12, y la elevación tiene un efecto significativo estadísticamente ($P(>|Chil|) < 0.05$) sobre la distribución de *E. pycnophylla*.