

FERNANDO FERNÁNDEZ MÉNDEZ

**DIVERSIDADE MULTIDIMENSIONAL DE FLORESTAS TROPICAIS EM UM
GRADIENTE DE ALTITUDE NA CORDILHEIRA DOS ANDES**

Tese apresentada a Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de Doctor Scientiae.

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2018

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da
Universidade Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

F363d
2018
Fernandez Mendez, Fernando, 1978-
Diversidade multidimensional de florestas tropicais em um
gradiente de altitude na Cordilheira dos Andes / Fernando Fernandez
Mendez. - Viçosa, MG, 2018.
x, 115 f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador: Andreza Viana Neri.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.
Inclui bibliografia.

1. Comunidades vegetais - Andes, Cordilheira dos, Região.
2. Diversidade das plantas. 3. Filogenia. I. Universidade Federal de
Viçosa. Departamento de Biologia Vegetal. Programa de Pós-
Graduação em Botânica. II. Título.

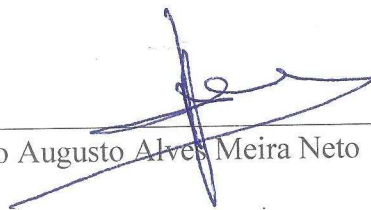
CDD 22. ed. 581.98612

FERNANDO FERNÁNDEZ MÉNDEZ

**DIVERSIDADE MULTIDIMENSIONAL DE FLORESTAS TROPICAIS EM UM
GRADIENTE DE ALTITUDE NA CORDILHEIRA DOS ANDES**

Tese apresentada a Universidade Federal de Viçosa como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

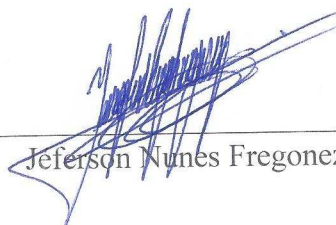
APROVADA: 07 de novembro de 2018.



João Augusto Alves Meira Neto



Jaqueline Alves Nunes



Jefferson Nunes Fregonezi



Vanessa Pontara



Andreza Viana Neri
(Orientadora)

Dedico este trabalho à minha família
Minha mãe Elizabeth Mendez de Fernandez
Meu pai Salvador Fernandez Correa
Minha esposa Maritza Perdomo Ramirez
Minhas duas lindas Filhas
Manuela Fernandez Perdomo
Gabriela Fernandez Perdomo
E minhas Irmãs e meu Irmão

AGRADECIMENTOS

Toda minha Família pelo apoio e compreensão na minha vida.

A professora orientadora Andreza Viana Neri pelo apoio em todas as fases de meu processo de doutorado na UFV e pela paciência com meu português.

O professor Joao Meira Neto pelos conselhos, suas disciplinas e o apoio durante meu tempo no Laboratório de Ecologia e Evolução de Planta (LEEP).

A Aristeia Azevedo e Angelo Valentim Lopes pela assistência durante todo meu processo no Programa de Pós-Graduação em Botânica.

O professor Luís Cayuela pelo tempo e sua amabilidade e apoio durante o tempo de meu sanduiche na Universidade Rey Juan Carlos na Espanha.

Meu colega Esteban Álvarez da rede ColTREE pelo apoio e trabalho conjunto no projeto de Monitoramento da Bacia do Rio Quindío.

Meu colega Omar Melo pelo apoio sempre na Universidade de Tolima e seus conselhos.

A minha sogra Nohemy Ramirez pelo apoio familiar.

A Universidade Federal de Viçosa por sua fraternidade.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

A Universidade de Tolima pelo apoio durante estes quatro anos.

O programa Talento Humano pelo financiamento de meu sanduiche.

O Comitê Central de Investigações da Universidade de Tolima pelo apoio ao projeto de pesquisa código 120130516.

A Coporacion Autónoma del Quindío (CRQ) pelo apoio ao projeto de pesquisa no projeto de Monitoramento da Bacia do Quindío (Convenio de cooperación No. 070 de noviembre 8 de 2013) entre CRQ-Universidad del Tolima-Jardín Botánico de Medellín).

Meus colegas do LEEP e do PPB, Pedro Manuel Villa, Gustavo Heringer, Nayara Amesquita, Primula Viana, Daniela Schmitz, Flavia Ferrari, Thiago Santana, Herval Junior, Larissa Muller, Anais Cordero, Marcelo Bueno, Vanessa Pontara, Carlos, Daniel Arruda, Evanilson, Genilon, Michael, Écio, Celso e todos os que compartilharam durante este tempo de minha vida na UFV.

A todas as terças concretas que me permitiram colocar em prática a ecosofia, momentos de inspiração, paixão e conexão com o universo. Foi assim, que minha vida acadêmica em Viçosa conseguiu ser mais leve, e por muito curioso que pareça, minha passagem por Viçosa já estava registrada na minha memória mais de 67 vezes. A final de contas momentos únicos gravados no meu coração.

Meus amigos da Colômbia Jimmy Arciniegas, Boris Moreno, Angelo Nieto e Hember Ramirez.

Meus amigos da Espanha Gloria, Hernan, Pablo e Gustavo.

SUMÁRIO

RESUMEN.....	viii
ABSTRACT.....	ix
RESUMO.....	x
INTRODUÇÃO GERAL.....	1
OBJETIVOS.....	6
Objetivo geral.....	6
Objetivos específicos.....	6
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	7
CAPÍTULO 1. PATRONES DE BIODIVERSIDAD DE ÁRBOLES EN UN GRADIENTE DE ALTITUD EN LOS ANDES DE COLOMBIA.....	10
RESUMEN.....	10
INTRODUCCIÓN.....	11
METODOLOGÍA.....	14
RESULTADOS.....	16
Composición florística.....	16
Efectos del gradiente de altitud en la diversidad.....	17
Efectos de la altitud sobre la estructura de la comunidad y las especies dominantes.....	18
Especies dominantes.....	18
Especies plásticas.....	19
Betadiversidad.....	20
DISCUSIÓN.....	21
Diversidad taxonómica.....	21
Dominancia.....	23
Betadiversidad.....	23
CONCLUSIONES.....	25
BIBLIOGRAFÍA.....	26
ANEXOS.....	29
CAPITULO 2. DIVERSIDAD FUNCIONAL DE BOSQUES EN UN GRADIENTE DE ALTITUD EN LOS ANDES DE COLOMBIA.....	43
RESUMEN.....	43
PALABRAS CLAVE.....	43
INTRODUCCIÓN.....	44
METODOLOGÍA.....	48
RESULTADOS.....	50

Análisis de los rasgos	50
Tendencias de los rasgos a través del gradiente	51
Densidad de madera	52
Análisis de Grupos funcionales	53
Relación de la Riqueza de los grupos funcionales con altitud	54
Dominancia por área basal de los grupos funcionales a través del gradiente	55
Efecto de la altitud sobre los Índices tradicionales de diversidad funcional.....	56
DISCUSIÓN	57
Descripción de los rasgos, rango, amplitud, distribución y correlación.....	57
Grupos funcionales.....	58
Índices y relación con la altitud.....	60
CONCLUSIONES	62
BIBLIOGRAFÍA	63
ANEXOS	68
CAPITULO 3. ESTRUCTURA FILOGENÉTICA DE COMUNIDADES DE ÁRBOLES EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN LOS ANDES DE COLOMBIA	76
RESUMEN.....	76
PALABRAS CLAVE	76
INTRODUCCIÓN	77
METODOLOGÍA	79
RESULTADOS.....	81
DISCUSIÓN	85
CONCLUSIONES	89
BIBLIOGRAFÍA	89
ANEXOS	94
CAPITULO 4. DIVERSIDAD MULTIDIMENSIONAL DE BOSQUES EN UN GRADIENTE DE ALTITUD EN LOS ANDES DE COLOMBIA	95
RESUMEN.....	95
PALABRAS CLAVE	96
INTRODUCCIÓN	96
METODOLOGÍA	99
RESULTADOS.....	102
Relaciones de la diversidad taxonómica y la diversidad funcional.....	102
Relaciones de la diversidad taxonómica y la diversidad filogenética	103
Relaciones de diversidad funcional y diversidad filogenética	103

Relación de la altitud con las tres diversidades a través de números de Hills.....	104
DISCUSIÓN	105
Relaciones de la diversidad taxonómica y la diversidad funcional.....	105
Relaciones de la diversidad taxonómica y la diversidad filogenética	106
Relaciones de diversidad funcional y diversidad filogenética	107
Relación de la altitud con las tres diversidades a través de números de Hills.....	108
CONCLUSIONES	109
BIBLIOGRAFÍA	109
ANEXOS	113
CONCLUSÕES GERAIS	114

RESUMEN

FERNANDEZ MENDEZ, Fernando. D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, noviembre de 2018. **Diversidad multidimensional de bosques tropicales en un gradiente de altitud en la Cordilleira de los Andes**. Orientadora: Andreza Viana Neri.

La diversidad es un tema prioritario en ecología y los patrones de estructuración de las comunidades vegetales en los trópicos son difíciles de entender y modelar para los ecólogos de vegetación. La región de Los Andes presenta una complejidad de gradientes de altitud, suelos, clima y microhábitats, que generan heterogeneidad de las comunidades vegetales. Es necesario realizar investigaciones incluyendo otras dimensiones de la diversidad además de la taxonómica. Las nuevas dimensiones para evaluar la relación entre diversidad y funcionamiento ecosistémico son la diversidad funcional y la diversidad filogenética. El objetivo principal de este estudio es conocer los patrones de la multidimensionalidad de la diversidad en bosques de una región de la cordillera de los Andes en Colombia y establecer los patrones de las tres dimensiones de la diversidad determinados por las variables ambientales a lo largo del gradiente altitudinal. El área de estudio fue la cuenca del Río Quindío en Colombia. El gradiente va de 2.100 a 3.500 m. Se establecieron 12 parcelas de 2.500 m² y se midieron los árboles con DAP $\geq$ 5 cm. Se midieron los rasgos funcionales área foliar específica, tamaño de hoja y densidad de madera para todas las especies. El Capítulo 1 aborda la diversidad taxonómica, se encontró una relación de disminución de la riqueza y aumento de la dominancia con la altitud. El Capítulo 2 aborda la diversidad funcional, fueron encontrados 5 grupos funcionales y la riqueza de los grupos disminuye con la altitud. Por su parte los índices de diversidad funcional mostraron una disminución con la altitud. El Capítulo 3 aborda la estructura filogenética de las comunidades, se encontró que el gradiente altitudinal genera un filtro ambiental que hace que las comunidades sean agrupadas filogenéticamente en la parte alta y dispersas filogenéticamente en la parte media y baja. Finalmente, el Capítulo 4 exploró las relaciones de las tres dimensiones de la diversidad, encontrándose una disminución de las tres dimensiones con la altitud. También fue explorada la diversidad verdadera de números de Hills, encontrándose una influencia menor de la altitud sobre la diversidad calculada con las especies dominantes, mostrando importancia de las especies raras en la comprensión de la relación de las tres dimensiones de la diversidad y generando nuevas preguntas para futuras investigaciones en la región de Los Andes.

ABSTRACT

FERNANDEZ MENDEZ, Fernando, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, November, 2018. **Multidimensional diversity of tropical forests along an altitudinal gradient in the Cordillera of the Andes.** Advisor: Andreza Viana Neri.

Diversity is a priority issue in ecology and the structuring patterns of plant communities in the tropics are difficult to understand and model for vegetation ecologists. The region of Los Andes presents a complexity of gradients of altitude, soils, climate and microhabitats, which generate heterogeneity of plant communities. It is necessary to carry out research including other dimensions of diversity besides taxonomy. The new dimensions to assess the relationship between diversity and ecosystem functioning are functional diversity and phylogenetic diversity. The main objective of this study is to know the patterns of multidimensionality of diversity in forests of a region of Los Andes mountain range in Colombia and to establish the patterns of the three dimensions of diversity determined by the environmental variables along the altitudinal gradient. The study area was the Río Quindío basin in Colombia. The gradient ranges from 2,100 to 3,500 m. Twelve plots of 2,500 m² were established and trees with DBH $\geq$ 5 cm were measured. The functional traits of specific leaf area, leaf size and wood density for all species were measured. Chapter 1 deal with taxonomic diversity, finding a relationship of diminution of richness of species and increase of dominance with altitude. Chapter 2 addresses functional diversity, 5 functional groups were found, and the richness of the groups decreases with altitude. On the other hand, functional diversity indexes showed a decrease with altitude. Chapter 3 deal with the phylogenetic structure of the communities, it was found that the altitudinal gradient generates an environmental filter that causes the communities to be phylogenetically grouped in the upper part and phylogenetically dispersed in the middle and lower parts. Finally, Chapter 4 explored the relationships of the three dimensions of diversity, finding a diminution of the three dimensions with altitude. The true diversity of Hills numbers was also explored, finding a lower influence of altitude on the diversity calculated with the dominant species, showing the importance of the rare species in understanding the relationship of the three dimensions of diversity and generating new questions for future research in Los Andes region.

RESUMO

FERNANDEZ MENDEZ, Fernando. D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, novembro de 2018. **Diversidade multidimensional de florestas tropicais em um gradiente de altitude na Cordilheira dos Andes**. Orientadora: Andreza Viana Neri.

A diversidade é uma questão prioritária na ecologia e os padrões de estruturação das comunidades vegetais nos trópicos são difíceis de entender e modelar para os ecologistas da vegetação. A região dos Andes apresenta uma complexidade de gradientes de altitude, solos, clima e microhabitats, que geram heterogeneidade de comunidades vegetais. É necessário realizar pesquisas incluindo outras dimensões da diversidade além da taxonomia. As novas dimensões para avaliar a relação entre diversidade e funcionamento do ecossistema são diversidade funcional e diversidade filogenética. O principal objetivo deste estudo é conhecer os padrões de multidimensionalidade da diversidade em florestas de uma região da Cordilheira dos Andes na Colômbia e estabelecer os padrões das três dimensões da diversidade determinadas pelas variáveis ambientais ao longo do gradiente de altitude. A área de estudo foi a bacia do Rio Quindío na Colômbia. O gradiente varia de 2.100 a 3.500 m. Doze parcelas de 2.500 m² foram estabelecidas e árvores com DAP ≥ 5 cm foram medidas. Os traços funcionais de área específica da folha, tamanho da folha e densidade da madeira para todas as espécies foram medidas. O Capítulo 1 trata da diversidade taxonômica, encontrando uma relação de diminuição da riqueza e aumento da dominância com a altitude. O Capítulo 2 aborda a diversidade funcional, 5 grupos funcionais foram encontrados e a riqueza dos grupos diminui com a altitude. Por outro lado, os índices de diversidade funcional mostraram uma diminuição com a altitude. O Capítulo 3 aborda a estrutura filogenética das comunidades, verificou-se que a altitude gera um filtro ambiental que faz com que as comunidades estejam aglomeradas filogeneticamente na parte alta e filogeneticamente dispersa no meio e inferior. Finalmente, o Capítulo 4 explorou as relações das três dimensões da diversidade, encontrando uma diminuição das três dimensões com a altitude. Também foi explorada a diversidade verdadeira dos números de Hills, encontrando uma menor influência da altitude na diversidade calculada com as espécies dominantes, mostrando a importância das espécies raras na compreensão da relação das três dimensões da diversidade e gerando novas questões para futuras pesquisas na região dos Andes.

INTRODUÇÃO GERAL

As florestas andinas são prioridade global de conservação por sua alta biodiversidade e endemismo (Myers et al., 2000; Bush et al., 2007; Pennington et al., 2010), além de fornecer muitos serviços ecossistêmicos para a região Andina (Anderson et al., 2011). Apesar de sua importância, é um dos ecossistemas menos conhecidos e mais ameaçados nos trópicos (Gentry, A.H, 1995; Bubb et al., 2004; Price et al., 2011). Essas florestas são afetadas por uma alta taxa de desmatamento e pela carência de estudos ecológicos (Young and León, 1999; Armenteras et al., 2007; Tejedor-Garavito et al., 2012).

A Colômbia é o segundo país em diversidade vegetal (Bernal, 2007) e conta com um total de 32 biomas terrestres. Da área total, 67.701,34 Km² são de floresta andina representando 2,85% das florestas do país (IDEAM et al., 2007). As florestas andinas ocorrem entre 1.000 e 3.500 m de altitude (Rangel, 2000; Kappelle and Brown, 2001) e possuem um conjunto diferenciado de ecossistemas com condições climáticas diversas quando comparado numa escala regional e local, apresentando alta concentração de biodiversidade e endemismos (Castaño-Urbe, 2003; Brehm et al., 2008).

Os fatores que regulam a distribuição de espécies em uma comunidade compreendem uma complexa combinação de processos ecológicos, evolutivos e biogeográficos (Ackerly et al., 2006; Ricklefs, 2007; Leibold et al., 2010). Para o entendimento desta complexidade, tem-se levantado várias hipóteses e dado o devido enfoque para diferentes considerações em escalas espacial-temporal. Na região tropical destacam-se os efeitos do tamanho e isolamento dos fragmentos, taxas biogeográficas e o equilíbrio estocástico dirigido pela estrutura espacial (Hubbell, 2001). Diferentes modelos relacionam a diversidade taxonômica das comunidades vegetais com fatores

ambientais, mas existe um problema com testes de hipóteses de linearidade porque a biodiversidade não funciona dessa maneira e não se acumula de forma linear (Gotelli and Colwell, 2001).

As análises tradicionais se concentram em um enfoque ecológico que resulta da associação da composição da comunidade e dos gradientes ambientais através do processo de identificação das espécies (Chase and Leibold, M.A., 2003) sem incluir os processos evolutivos baseados na especiação (Gavrilets and Losos, 2009). Deve-se também levar em consideração as circunstâncias históricas que podem afetar a distribuição de espécies dentro das assembleias locais (Ricklefs, 2007). Eventos anteriores podem produzir padrões que não podem ser explicados pelos padrões atuais da estrutura da paisagem ou da heterogeneidade ambiental, mas podem refletir a configuração da comunidade em algum momento no passado (Leibold et al., 2010).

Os atributos principais da diversidade das florestas andinas são o alto nível de troca no gradiente altitudinal e uma grande importância com relação à riqueza e o endemismo em uma limitada área coberta (Cuesta et al., 2012). Um fator chave para entender a diversidade de comunidades de uma região que possui uma elevada geo-diversidade é compreender os efeitos representados pelos fatores abióticos, como clima, geomorfologia, geologia e solos (Barthlott et al., 1996); os quais geram uma elevada beta-diversidade dentro de uma região ou paisagem. Além desses fatores devemos considerar a modificação das paisagens, que podem alterar a composição e estrutura das comunidades restantes (Gardner et al., 2009). Porém, o impacto relativo da nova configuração destes habitats nas diferenças espaciais e na composição de espécies (beta-diversidade) ainda são pouco conhecidos, especialmente nos trópicos (Karp et al., 2012).

Em áreas onde existem grandes contrastes regionais ou locais, a beta-diversidade é uma componente chave para entender como as espécies estão se organizando e se mantendo no tempo (Condit et al., 2002). Os padrões de beta-diversidade entre as localidades podem estar relacionados com os processos que operam em escalas locais e regionais (Lawton, 1999). Porém, as características evolutivas e biogeográficas como os processos de dispersão, extinção e colonização são os fatores mais importantes que limitam a troca de espécies à escalas espaço-temporais maiores (Ricklefs, 1987; Myers et al., 2013). As diferenças altitudinais, características da paisagem afetando o microclima também pode contribuir para os níveis mais altos de divergência entre as comunidades na paisagem (Laurance et al., 2007). Na escala local, a estrutura de nicho, as interações biológicas e as características ambientais têm papel mais importante (Ricklefs, 1987). Para o estudo dessa complexidade de fatores deve-se recorrer a um enfoque multiescalar, para analisar e compreender a diversidade de uma região como os Andes. Através deste enfoque, podemos provar como os mecanismos ecológicos que regem a estruturação da composição de espécies de árvores em paisagens fragmentados operam em pequena e/ou em escalas espaço-temporais maiores (Arroyo-Rodríguez et al., 2013a).

Recentemente, incorporaram-se outras dimensões da biodiversidade nos estudos de ecologia de comunidades. Uma destas dimensões conhece-se como diversidade funcional, baseada na medição de caracteres funcionais das espécies. O pressuposto principal desta linha de pesquisa é que os caracteres funcionais reflitam o grau de adaptação das espécies e as estratégias que estas utilizam para explorar os recursos. Adicionalmente, estes permitem relacionar a presença e abundância das espécies com processos ecossistêmicos (McGill et al., 2006). Por outro lado, as respostas das espécies podem ser avaliadas em função da sua variação funcional ao longo de gradientes

ambientais, permitindo entender como encontram-se distribuídas as espécies e seu grau de adaptação à variação climática ou de distúrbio (Ackerly and Cornwell, 2007). Portanto, conhecer o grau de variação de diferentes caracteres funcionais dentro da comunidade e entre indivíduos da mesma espécie em diferentes sítios permitiria conhecer outras dimensões da biodiversidade, auxiliando a conexão entre vetores das mudanças climáticas, como o aquecimento global e vetores das mudanças de uso do solo. Esta conexão reflete respostas diretas das espécies, gerando informações úteis para o planejamento e manejo dos ecossistemas (Enquist et al., 2015).

A outra dimensão da biodiversidade no marco da ecologia evolutiva é a diversidade filogenética, que busca conhecer quais são as relações evolutivas existentes entre e dentro as comunidades. Essa dimensão permite responder perguntas de como as comunidades configuram-se e como as espécies evoluíram dentro dos gradientes ambientais. Além disso, estudos em florestas também avaliam o papel dos fatores históricos e ambientais nos padrões subjacentes da composição de espécies da estrutura das comunidades, porém precisa-se de uma grande quantidade de pesquisas adicionais para integrar completamente a história evolutiva com análises ecológicas (Graham and Fine, 2008; González-Caro et al., 2014a; Gastauer and Meira-Neto, 2014).

A história biogeográfica de habitats diferentes, junto com a especialização de habitat impulsiona alta diversidade beta e diferentes padrões de estruturação da comunidade filogenética entre e dentro dos habitats. Ao mesmo tempo, um papel da limitação da dispersão sugere que a diversidade beta aumente com a distância espacial, mas, não é tão forte como o efeito do tipo de habitat. A influência dos processos biogeográficos e evolutivos na composição filogenética de uma comunidade pode interagir com o efeito dos processos locais, como a especialização do habitat e a limitação da dispersão, o que exige análises da estrutura de comunidades incorporando a

filodiversidade beta através de medidas filogenéticas para compreender a importância relativa desses processos (Fine and Kembel, 2011). Devido à dificuldade de estudos experimentais para resolver estas questões em grande escala biogeográfica, o estudo filogenético é uma alternativa para investigar a importância relativa dos processos locais e regionais na diversidade filogenética, que também influenciam no conjunto das comunidades florestais dentro das regiões (Fine and Kembel, 2011; Gastauer and Meira-Neto, 2014).

Os padrões da diversidade em gradientes ambientais são de grande interesse nos estudos ecológicos, e como esses padrões relacionam-se com processos e funções ecossistêmicas. Porém, para compreender esses padrões são necessários não somente a diversidade taxonômica, mas também a diversidade funcional, genética e filogenética (Swenson, 2011). No contexto da biogeografia funcional (Violle et al., 2014), entender as respostas dos ecossistemas às mudanças globais é fundamental para gerar soluções que permitam adaptações às condições ecológicas futuras. Por tanto, conhecer o padrão de distribuição das espécies ao longo de gradientes climáticos e de diferentes distúrbios antropogênicos, assim como suas consequências no funcionamento ecossistêmico, é fundamental para o planejamento territorial (McGill et al., 2015).

Neste contexto de carência de conhecimento da estruturação de comunidades florestais nos Andes, a presente tese tem como objetivo central estudar a beta diversidade taxonômica, funcional e filogenética das florestas ao longo do gradiente ambiental em uma bacia dos Andes da Colômbia. Pretende-se testar a hipótese de que a diversidade multidimensional (taxonômica, funcional e filogenética) diminui com a altitude. Espera-se que com o aumento da altitude ocorra diferenças na temperatura, na precipitação e nas características do solo, o que pode causar um efeito na complexidade das associações de plantas andinas.

OBJETIVOS

Objetivo geral

Conhecer os padrões de diversidade taxonômica, funcional e filogenética das comunidades de árvores em um gradiente de altitude nos Andes da Colômbia de 2.100 m a 3.500 m.

Objetivos específicos

1. Avaliar a diversidade taxonômica florestal em um gradiente altitudinal;
2. Avaliar a variação da diversidade funcional das comunidades de árvores ao longo do gradiente de elevação;

Hipótese para objetivos 1 e 2: em função das condições ambientais limitantes nas maiores altitudes espera-se uma menor diversidade taxonômica e funcional.

3. Avaliar a estrutura filogenética das comunidades de árvores no gradiente altitudinal

Hipótese: Em função do aumento das condições ambientais estressantes com o aumento da altitude espera-se que as comunidades nessas condições das regiões mais altas apresentem-se mais agrupamento filogenético que o esperado pelo acaso.

4. Avaliar as relações entre as três diversidades e conhecer a resposta da diversidade nas três dimensões com os números de diversidade verdadeira de Hill ao longo do gradiente altitudinal.

Hipótese: As três dimensões da diversidade têm correlações positivas e em função do aumento da altitude espera-se que a diversidade verdadeira nas três dimensões apresente relação de diminuição em diferentes tipos de modelos lineares, quadráticos ou GLM.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerly DD, Cornwell WK (2007) A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecol Lett* 10:135–145 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.01006.x
- Ackerly DD, Schwikl DW, Webb CO (2006) Niche evolution and adaptive radiation: testing the order of trait divergence. *Ecology* 87:
- Anderson EP, Marengo J, Villalba R, Halloy S, Young B, Cordero D, Gast F, Jaimes E, Ruiz D (2011) Consequences of climate change for ecosystems and ecosystem services in the tropical Andes. SK Herzog R Martínez PM Jørgensen H Tiessen Comps Clim Change Biodivers Trop Andes São José Campos París Inst Interam Para Investig Cambio Glob Com Científico Sobre Probl Medio Ambiente
- Armenteras D, Cadena Vargas CE, Moreno S. R del P (2007) Evaluación del estado de los bosques de niebla y de la meta 2010 en Colombia, IAvH. IAvH, Bogotá
- Arroyo-Rodríguez V, Rös M, Escobar F, Melo FPL, Santos BA, Tabarelli M, Chazdon R (2013) Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *J Ecol* 101:1449–1458 . doi: 10.1111/1365-2745.12153
- Barthlott W, Lauer W, Placke A (1996) Global Distribution of Species Diversity in Vascular Plants: Towards a World Map of Phytodiversity (Globale Verteilung der Artenvielfalt Höherer Pflanzen: Vorarbeiten zu einer Weltkarte der Phytodiversität). *Erdkunde* 50:317–327
- Bernal R (2007) Plant diversity of Colombia catalogued. *TAXON* 56:273–274
- Brehm G, Homeier J, Fiedler K, Kottke I, Illig J, Nöske NM, Werner FA, Breckle SW (2008) Mountain Rain Forests in Southern Ecuador as a Hotspot of Biodiversity – Limited Knowledge and Diverging Patterns. In: *Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 15–23
- Bubb P, May IA, Miles L, Sayer J (2004) Cloud forest agenda. UNEP World Conservation Monitoring Centre
- Bush MB, Hanselman JA, Hooghiemstra H (2007) Andean montane forests and climate change. In: *Tropical Rainforest Responses to Climatic Change*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 33–54
- Castaño-Urbe C (2003) Colombia Altoandina y la significancia ambiental del bioma páramo en el contexto de los Andes Tropicales: Una aproximación a los efectos futuros por el cambio global. IDEAM, Bogotá
- Chase JM, Leibold, M.A. (2003) *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. Interspecific Interactions, Chicago
- Condit R, Pitman N, Leigh EG, Chave J, Terborgh J, Foster RB, Núñez P, Aguilar S, Valencia R, Villa G, Muller-Landau HC, Losos E, Hubbell SP (2002) Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *Science* 295:666–669 . doi: 10.1126/science.1066854
- Cuesta F, Muriel P, Beck S, Meneses RI, Halloy S, Salgado S, Ortiz E, Becerra MT (2012) Biodiversidad y cambio climático en los Andes tropicales-Conformación de una red de investigación para monitorear sus impactos y delinear acciones de adaptación. Red Andina de Monitoreo GLORIA, Lima
- Enquist BJ, Norberg J, Bonser SP, Violle C, Webb CT, Henderson A, Sloat LL, Savage VM (2015) Chapter Nine - Scaling from Traits to Ecosystems: Developing a General Trait Driver Theory via Integrating Trait-Based and Metabolic Scaling Theories. In: Pawar S, Woodward G, Dell AI (eds) *Advances in Ecological Research*. Academic Press, pp 249–318
- Fine PVA, Kembel SW (2011) Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography* 34:552–565 . doi: 10.1111/j.1600-0587.2010.06548.x
- Gardner TA, Barlow J, Chazdon R, Ewers RM, Harvey CA, Peres CA, Sodhi NS (2009) Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecol Lett* 12:561–582 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01294.x

- Gastauer M, Meira-Neto JAA (2014) Interactions, Environmental Sorting and Chance: Phylostructure of a Tropical Forest Assembly. *Folia Geobot* 49:443–459 . doi: 10.1007/s12224-013-9181-1
- Gavrillets S, Losos JB (2009) Adaptive Radiation: Contrasting Theory with Data. *Science* 323:732–737 . doi: 10.1126/science.1157966
- Gentry, A.H (1995) Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests. In: Biodiversity and conservation of neotropical montane forests, New York Botanical Garden. New York Botanical Garden, New York, pp 103–126
- González-Caro S, Umaña MN, Álvarez E, Stevenson PR, Swenson NG (2014) Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional-scale environmental gradients in northwest South America. *J Plant Ecol* 7:145–153 . doi: 10.1093/jpe/rtt076
- Gotelli NJ, Colwell RK (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol Lett* 4:379–391
- Graham CH, Fine PVA (2008) Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecol Lett* 11:1265–1277 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01256.x
- Hubbell SP (2001) The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton
- IDEAM, Instituto Geográfico Agustín Codazzi (Bogotá), Instituto Alexander von Humboldt, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives De Andréis,” Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas (Colombia), Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico (2007) Ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia. IDEAM: IGAC: IAvH: Invemar: I. Sinchi: IIAP: Imprenta Nacional de Colombia, Bogotá
- Kappelle M, Brown AD (2001) Bosques Nublados del Neotropico, INBio. INBio, Santo Domingo de Heredia, CR
- Karp DS, Rominger AJ, Zook J, Ranganathan J, Ehrlich PR, Daily GC (2012) Intensive agriculture erodes β -diversity at large scales. *Ecol Lett* 15:963–970 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01815.x
- Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade A, Ewers RM, Harms KE, Luizão RCC, Ribeiro JE (2007) Habitat Fragmentation, Variable Edge Effects, and the Landscape-Divergence Hypothesis. *PLOS ONE* 2:e1017 . doi: 10.1371/journal.pone.0001017
- Lawton JH (1999) Are There General Laws in Ecology? *Oikos* 84:177–192 . doi: 10.2307/3546712
- Leibold MA, Economo EP, Peres-Neto P (2010) Metacommunity phylogenetics: separating the roles of environmental filters and historical biogeography: Phylogeny in metacommunities. *Ecol Lett* 13:1290–1299 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01523.x
- McGill BJ, Dornelas M, Gotelli NJ, Magurran AE (2015) Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends Ecol Evol* 30:104–113 . doi: 10.1016/j.tree.2014.11.006
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol Evol* 21:178–185 . doi: 10.1016/j.tree.2006.02.002
- Myers JA, Chase JM, Jiménez I, Jørgensen PM, Araujo-Murakami A, Paniagua-Zambrana N, Seidel R (2013) Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecol Lett* 16:151–157 . doi: 10.1111/ele.12021
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853
- Pennington RT, Lavin M, Sarkinen T, Lewis GP, Klitgaard BB, Hughes CE (2010) Contrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot. *Proc Natl Acad Sci* 107:13783–13787 . doi: 10.1073/pnas.1001317107
- Price MF, Schweiz (primero), Lalisa Alemayehu Duguma, Thomas Kohler, Daniel Maselli, Rosalaura (eds) (2011) Mountain forests in a changing world: realizing values, addressing challenges ; [International year of forests 2011]. FAO, Rome
- Rangel JO (2000) Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna, Instituto de Ciencias Naturales & Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá

- Ricklefs RE (1987) Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science* 235:167–171 . doi: 10.1126/science.235.4785.167
- Ricklefs RE (2007) History and Diversity: Explorations at the Intersection of Ecology and Evolution. *Am Nat* 170:S56–S70 . doi: 10.1086/519402
- Swenson NG (2011) Phylogenetic Beta Diversity Metrics, Trait Evolution and Inferring the Functional Beta Diversity of Communities. *PLOS ONE* 6:e21264 . doi: 10.1371/journal.pone.0021264
- Tejedor-Garavito N, Álvarez E, Caro SA, Murakami AA, Blundo C, Espinoza TB, Cuadros MLT, Gaviria J, Gutiérrez N, Jørgensen PM (2012) Evaluación del estado de conservación de los bosques montanos en los Andes tropicales. *Rev Ecosistemas* 21:
- Violle C, Reich PB, Pacala SW, Enquist BJ, Kattge J (2014) The emergence and promise of functional biogeography. *Proc Natl Acad Sci* 111:13690–13696 . doi: 10.1073/pnas.1415442111
- Young KR, León B (1999) Peru's humid Eastern montane forests: an overview of their physical settings, biological diversity, human use and settlement, and conservation needs. Centre for Research on the Cultural and Biological Diversity of Andean Rainforests (DIVA), Diversity of Andean Rainforests (DIVA)

CAPÍTULO 1. PATRONES DE BIODIVERSIDAD DE ÁRBOLES EN UN GRADIENTE DE ALTITUD EN LOS ANDES DE COLOMBIA

PATTERNS OF DIVERSITY OF TREES IN A GRADIENT OF ALTITUDE IN THE ANDES OF COLOMBIA

RESUMEN

La diversidad de especies sigue siendo un parámetro fundamental para conocer las comunidades vegetales y plantear medidas de conservación y restauración. Entender como interactúan los factores ambientales como altitud, temperatura y suelo en la estructuración de comunidades vegetales es clave para estudiar la dinámica de los bosques. Una región con bastantes interacciones aún desconocidas son los Andes tropicales, donde a escala regional existen múltiples gradientes ambientales que han generado alta diversidad y endemismos. En este estudio se seleccionó la parte alta de la cuenca del río Quindío en Colombia entre 2100 y 3500 metros para conocer la diversidad arbórea de comunidades boscosas y a la vez como la variabilidad de las comunidades vegetales está influenciada por la altitud, temperatura mínima, radiación y pH. Se establecieron 12 parcelas permanentes de monitoreo de 2500 m², y se determinaron y midieron todos los individuos con DAP superior a 5 cm. Se encontró un rango de 9 a 53 especies en las parcelas del gradiente, un total de 269 especies, 67 géneros y 34 familias. Se encontró que la riqueza de familias, géneros y especies están correlacionadas inversamente proporcional a la altura, al igual que la homogeneidad de las comunidades. Las variables significativas que explican la variabilidad de composición de especies son la altitud, la temperatura mínima, la radiación y el pH del suelo. En cuanto a betadiversidad el test de mantel mostro que está relacionada con la altitud. La betadiversidad β_{sim} mostro una clara división en tres zonas altitudinales en cuanto a composición y dominancia de los bosques. Los resultados están acordes a las predicciones y lo encontrado en otros gradientes en el rango de 2000 a 3500 m donde se ha demostrado un efecto significativo de la altura sobre la riqueza de especies. Se concluye que la altitud es el principal factor que determina que las comunidades vegetales por encima de 2000 m disminuyan su riqueza y aumenten la dominancia de pocas especies y a la vez es la que ayuda a la alta tasa de recambio de especies en el gradiente, lo que determina una alta betadiversidad a nivel de paisaje.

PALABRAS CLAVE

Alfadiversidad, dominancia, rareza, betadiversidad, GLM, Mantel

INTRODUCCIÓN

Los Andes tropicales son un bioma de alta importancia por su biodiversidad y endemismo considerado un hotspot de biodiversidad (Myers et al., 2000; Bush et al., 2007) y abastecen servicios ecosistémicos en zonas densamente pobladas en el norte de Suramérica (Tejedor-Garavito et al., 2012; Balthazar et al., 2015). Son ecosistemas vulnerables al cambio climático que afecta las interacciones ecológicas y la estructuración de comunidades vegetales (Hassan et al., 2005; Herzog et al., 2012; Girardin et al., 2014). En Colombia comprenden el 2,5% de los bosques y son un ecosistema en categoría de peligro (Etter et al., 2017). Estas particularidades hacen de los Andes una prioridad de investigación para la búsqueda de conocimiento ecológico útil para plantear medidas de conservación y restauración (Tejedor-Garavito et al., 2012; Balthazar et al., 2015).

Los gradientes de elevación en bosques tropicales son una herramienta robusta para entender la relación entre ambiente y la estructura de comunidades (Gentry, 1988; Lieberman et al., 1996; Malhi et al., 2010; Prada et al., 2017) a diferentes escalas (Qian, 2017). Desde el punto de vista ecológico los Andes contemplan una complejidad de interacciones por sus múltiples condiciones climáticas, geológicas y de intervención antrópica. Los gradientes de altitud andinos oscilan entre los 0 y 5500 m, y cada región en particular ostenta diferentes patrones del comportamiento contrastante de las variables ambientales en diferentes regiones (Quintero et al., 2009; Halbritter et al., 2013). Los estudios priorizan la altitud ya que está correlacionada en con la lluvia y la temperatura (Barrera et al., 2000), por lo cual es un proxy conveniente para investigar distribuciones de especies (Jump et al., 2009).

En cuanto a la relación de variables ambientales y la comunidad, lo primero para tener en cuenta es que las especies dentro de cualquier comunidad local necesariamente provienen del pool de especies (Metacomunidad) de la región (Qian, 2017). Y en la respuesta de cada comunidad dentro de un gradiente, se acepta ampliamente que el conservadurismo filogenético desempeña un papel importante en la estructuración de cada comunidad. En parte debido a que la mayoría de los clados ancestrales de las especies actuales se originaron cuando el planeta estaba predominantemente bajo ambientes tropicales (Behrensmeyer et al., 1992; Graham, 1999) y la tolerancia al clima frío evolucionó después del enfriamiento global iniciado en el temprano Eoceno hace aproximadamente 50 millones de años (Graham, 2011; Condamine et al., 2012). Estos procesos permitieron que algunos clados persistieran en ambientes fríos (Qian,

2017), debido a que los rasgos ecológicos (por ejemplo, la tolerancia al frío) se conservan filogenéticamente (Donoghue, 2008) y porque los eventos evolutivos que producen funciones novedosas son raros y se considera que estas innovaciones evolutivas ocurrieron en pocos clados (Latham and Ricklefs, 1993; Wiens and Donoghue, 2004; Ricklefs, 2006).

Después del surgimiento de Los Andes, desde la última glaciación ocurrieron eventos que forzaron la distribución de diferentes especies de árboles, algunas regiones de los Andes fueron sometidas a presiones ambientales que determinaron la estructuración de comunidades con diferentes patrones que han cambiado a través de diferentes escalas temporales, esto conllevó a que en estas regiones la temperatura mínima generará comunidades donde confluyen elementos de flora de zonas templadas adaptadas al frío con especies de origen tropical que se han adaptado a las temperaturas de las zonas altas (van der Hammen, 1974). Esta confluencia crea un mosaico de comunidades con diferentes riquezas y abundancias de familias, géneros y especies y a su vez múltiples patrones de acumulación de especies a través de los gradientes de altitud andinos.

Bajo estas premisas anteriores, el resultado es que sólo un número limitado de clados puede extenderse a áreas con clima frío en el proceso de filtrado ambiental. Este proceso daría como resultado un gradiente de relación filogenética creciente con la disminución de la temperatura. Los datos empíricos de gradientes latitudinales y gradientes de elevación en zonas templadas generalmente apoyan esta predicción de la estructura filogenética de estos gradientes (Qian, 2017). Sin embargo existen excepciones donde especies de clados distantemente relacionados podrían haber desarrollado los mismos rasgos ecológicos para adaptar un tipo particular de ambiente (Diaz et al., 2004; Gurevitch and Gordon, 2006). O simplemente estén en ese proceso de adaptación evolutiva permanente que subyace en todo muestreo temporal o permanente de comunidades vegetales sometidas a cambios de clima y presiones antrópicas.

En este contexto, la tendencia es a enfatizar en la importancia de la formación de nubes como un impulsor de la rotación de la composición de especies a lo largo de los gradientes de elevación de los Andes (Girardin et al., 2014). Para el caso de varios gradientes en el trópico, debido a que la elevación está fuertemente correlacionada con la temperatura, las curvas similares en forma de campana de la familia, género y riqueza de especies contra la elevación resultan en una relación similar cuando estas variables se

grafican contra la temperatura, con un pico en riqueza en un rango de temperatura de 21.9-20.2 °C (Qian, 2017). La fuerte disminución en el número de individuos a nivel de familias, géneros y especies entre 1500 m y 3500 m coincide con la formación de una zona de inmersión nubosa en ese rango altitudinal en los transectos andinos (Gentry, 1995; Girardin et al., 2014). Una prioridad clave para la investigación es determinar la tasa de migración de a nivel de género (Feeley et al., 2011) dentro de gradientes locales. En especial, en esos gradientes existen vacíos de información de la transición de los bosques secos a bosques nublados montanos (G. and Givnish, 1998) y en la transición de bosques andinos a bosques muy nublados y paramos (Alvear et al., 2010).

El estudio de la vegetación y el efecto del clima ha sido un amplio tema estudiado en el que se han planteado varias hipótesis y sus efectos a varias escalas. En la actualidad se contemplan varios enfoques para estudiar la biodiversidad, taxonómico, funcional y filogenético (Swenson, 2011; Violle et al., 2014) y a pesar de que el gran reto es la integración de estos tres componentes de la biodiversidad (Chao et al., 2014; Cardoso et al., 2014), sigue siendo necesario estudiar por separado dichos enfoques ya que sus diferentes resultados pueden tener aplicaciones prácticas en la toma de decisiones y comprensión de la biodiversidad. En consecuencia, realizar estudios bajo un enfoque taxonómico y sobre el concepto de nicho, es pertinente para comprender la actualidad de los ecosistemas y sus comunidades vegetales a escala regional o local y continuar generando insumos que puedan usarse en políticas y proyectos de conservación y restauración de manera directa.

Por consiguiente, el presente estudio busca conocer cuáles son los patrones de la diversidad taxonómica de árboles en las comunidades vegetales existentes en una gradiente de altitud que ha sido sometido a múltiples actividades antrópicas durante los últimos cincuenta años. Los objetivos son 1) Describir la taxonomía y estructura de las comunidades. 2) Conocer el efecto del gradiente de altitud en la diversidad y estructura de las comunidades vegetales del gradiente. Planteando como hipótesis que la diversidad y estructura de las comunidades vegetales entre 2000 y 3500 m de altitud disminuyen su complejidad con el aumento de altitud, debido a los efectos de la dominancia de algunas especies que tienen mayor adaptación a las bajas temperaturas que se presentan en las mayores altitudes.

METODOLOGÍA

Área de estudio. La cuenca del río Quindío está localizada en el departamento del Quindío y abastece de agua los municipios de Armenia, Circasia, La Tebaida y Salento, en total 300.000 habitantes que representan el 55% de la población del departamento (CRQ, 2014). La cuenca tiene 65,35 km de largo y 750 km² de área, inicia en el extremo norte oriental del municipio de Salento en el páramo del Quindío (4.200 msnm). Recorre el departamento de norte a sur y desemboca en el río Barragán. Las coordenadas del área de estudio son 4.697°N;75.402°W en el nacimiento del río y 4.397°N;75.766°W en la desembocadura (Figura 1.1).

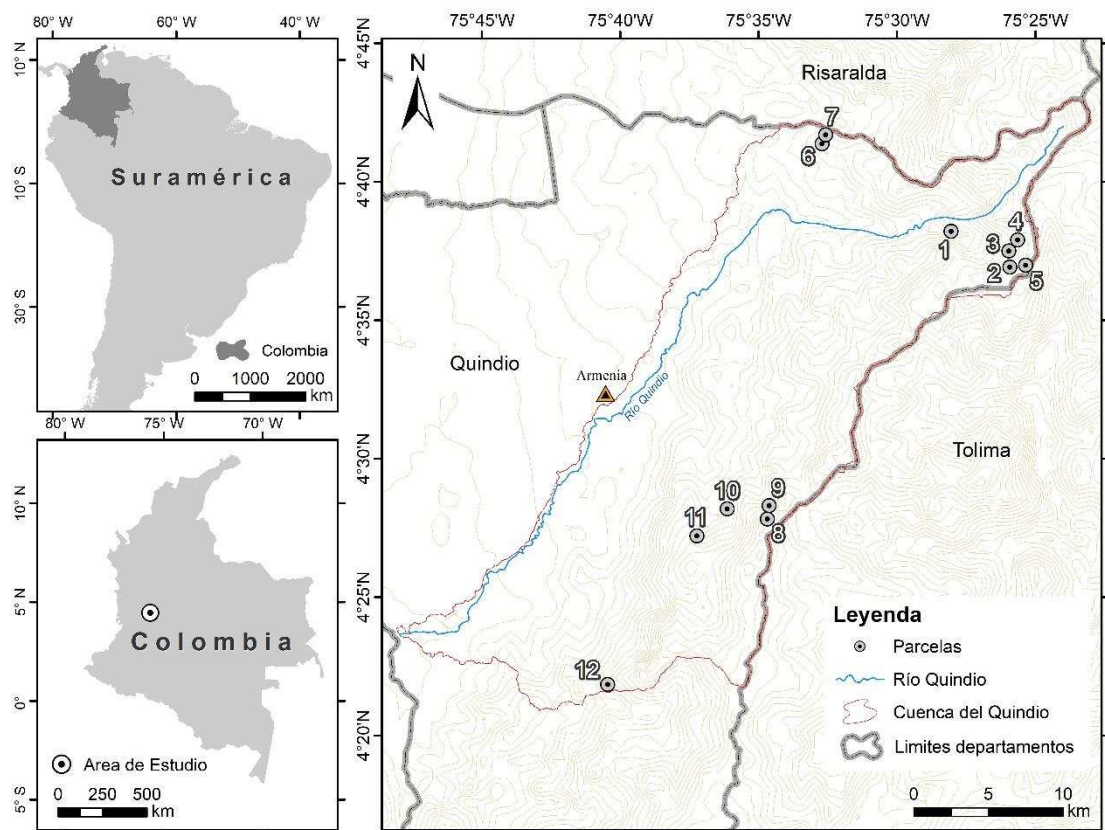


Figura 1.1. Ubicación del área de estudio en la cuenca alta del río Quindío, Colombia.

Toma de datos: se establecieron 12 parcelas permanentes de 50x50 m (¼ ha) donde se midieron todos los individuos por encima de 5 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP). Se tomaron muestras botánicas por morfoespecies y fueron identificadas y depositadas en el Herbario Toli de la Universidad del Tolima. Se midió diámetro, altura y posición de cada individuo. Las características de los suelos fueron obtenidas de dos muestras tomadas al azar dentro de cada parcela, cada muestra de suelos consistía en tres submuestras tomadas en el horizonte A entre 5 y 10 cm de profundidad a una

distancia de 10 m (Moreira, 2012). Las variables climáticas fueron tomadas de la base de datos WorldClim2 (Fick and Hijmans, 2017).

Procesamiento de datos: se realizó una matriz de individuos de la cual se extrajeron el número de familias, géneros y especies, se calculó el índice de Shannon y se hicieron las curvas de acumulación de especies con Vegan (Oksanen et al., 2017). Para conocer los patrones de familias, géneros, especies y el índice de Shannon a lo largo del gradiente se realizaron modelos lineales generalizados (GLM). Se realizó un análisis de correlación y multicolinealidad entre las variables ambientales y de suelos, de las cuales se seleccionaron para ver los efectos la altura sobre el nivel de mar (asnm), radiación, temperatura mínima en el mes más frío y el pH del suelo, la selección de variables se realizó con el paquete VIF de R (Lin et al., 2011). Para la estructura de las comunidades se calculó el valor de importancia (IVI) y se determinó que sigue un modelo exponencial muy usado en procesos biológicos y estructura de bosques (Koji Shimano, 2000), posteriormente se calcularon los parámetros de un modelo exponencial ($f(x) = a \cdot e^{bx}$) dichos parámetros fueron correlacionados con altitud para saber si esta determina la mayor o dominancia expresada por la pendiente del modelo, este proceso se realizó en Infostat Profesional (Di Rienzo et al., 2011). Para la comparación entre comunidades y valor de importancia o especies dominantes se escogió el Índice de Valor de Importancia (IVI) (Curtis and McIntosh, 1951) el cual toma en cuenta los parámetros de frecuencia, dominancia y abundancia, por lo cual ha sido más usado en ecosistemas forestales ya que es más completo que simplemente el valor indicador de la abundancia. Para el análisis de betadiversidad y efectos del gradiente de altitud sobre esta, se realizó un test de Mantel entre la matriz de distancia Bry-Curtis de la composición y abundancias de especies de las parcelas y la matriz de distancia euclídea de altitud. También se realizó otro test de mantel entre la distancia Bry-Curtis y las distancias geográficas de las parcelas para ver si las diferencias encontradas obedecen a autocorrelación espacial. Se realizó también un análisis de betadiversidad de β_{sim} que es la disimilaridad de Simpson (equivalente al componente de turnover de la disimilaridad de Sørensen), este análisis se realizó con el paquete betapart (Baselga and Orme, 2012). Además, se ejecutó un Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) con el paquete Vegan de R (Oksanen et al. 2017).

RESULTADOS

Composición florística

En total se encontraron 5207 individuos distribuidos en 269 especies dentro de 134 géneros de 65 familias (Anexo 1.1). La familia más abundante es la Melastomataceae con 1204 individuos, seguida de Cunoniaceae (487), Pentaphragaceae (439), Cyatheaceae (427), posteriormente se encuentran Rubiaceae (286) y Primulácea (242). Las familias menos abundantes son Acanthaceae, Juglandaceae, Styracaceae, Winteraceae, Dicksoniaceae, Gentianaceae, Hypericaceae y Polygalaceae con menos de dos individuos (Anexo 1.1).

Tabla 1.1. Variables abióticas, área basal y diversidad de familias, géneros y especies para las 12 parcelas del gradiente

Plot	Tbosque	asnm	TMin	Rad	pH	AB	Fam	Gen	Sp	Srare	H	Simp	α Fisher
12	BAnBa	2208	11,4	16070	5,3	7,18	25	31	40	37	4,46	40,41	12,9
7	BAnBa	2236	11,8	17629	5,8	7,65	30	49	59	45	3,87	20,52	20,2
6	BAnBa	2355	11,1	16512	5,3	3,97	14	23	27	22	3,56	16,39	6,8
10	BAnBa	2404	11,4	17552	5	6,41	27	35	39	34	4,27	33,57	11,9
9	BAnBa	2744	7,9	16253	5,1	10,33	30	44	50	36	4,14	29,96	12,4
8	BAnBa	2747	7,9	16253	5,2	3,28	12	15	18	16	3,93	23,17	4,4
11	BAnBa	2764	9,2	17131	5,2	6,73	30	43	51	45	4,35	36,5	18,1
1	BAnAl	3000	7,5	18215	5,9	10,15	33	42	53	46	3,52	25,09	17,8
4	BAnAl	3317	3,4	17736	4	14,62	13	18	23	15	3,38	13,67	4,6
3	BAnAl	3318	4,1	16988	4,37	7,23	15	18	22	20	3,42	12,73	5,6
2	BAlAn	3404	4,1	16988	4,53	9,56	23	33	44	32	3,34	9,99	9,7
5	BAlAn	3525	3,1	16445	4,2	7,8	4	5	9	9	3,31	12,62	1,9

Plot: parcela; Tbosque: clasificación de tipos de bosque por altitud según (Rangel, 2000); BAnBa: bosque andino bajo; BAnAl: bosque andino alto; BAlAn: bosque alto andino; asnm: altura sobre el nivel del mar; TMin: temperatura mínima del mes más frío; Rad: radiación; pH: grado de acidez del suelo; AB: área basal; Fam: número de familias; Gen: número de géneros; Sp: especies; Srare: especies raras; H: índice de Shannon; Simp: *índice de Simpson*; α Fisher: *índice Alpha de Fisher*

Las variables ambientales altitud, pH, temperatura mínima y radiación tienen correlaciones mayores a 0,50 y significativas (Anexo 1.2), estas correlaciones permitieron dejar solo como variable explicativa de las variables taxonómicas la altitud ya que ella recoge la variabilidad del resto y así usar un modelo más parsimonioso. En cuanto a las variables de diversidad taxonómica también existe una alta correlación superior a 0.75 entre ellas (Anexo 1.3).

El mayor número de familias fue de 33 en la parcela 1 a 3000 m de altitud y el menor número de familias fue de 4 en la parcela 5 a 3525 m de altitud. La mayor cantidad de géneros fue de 49 en la parcela 7 a 2236 m y la menor cantidad de géneros en la parcela

5. En cuanto a especies la mayor cantidad de especies está en la parcela 7 a 2236 m y la de menor especies sigue siendo la parcela 5 con 9 especies (Tabla 1.1). La curva de acumulación de especies muestra unos patrones de acumulación variados en todo el gradiente, en general las parcelas que alcanzan puntos de saturación más rápido son las parcelas de la parte alta del gradiente y las de la parte media y baja se entremezclan en patrones de acumulación que no muestran aún alto grado de saturación, esto es un efecto de las especies raras y la alta riqueza en la parte media y alta (Anexo 1.4).

Efectos del gradiente de altitud en la diversidad

El GLM para la relación de la altitud con el número de familias, numero de géneros, número de especies refaccionadas y el índice de Shannon fue significativa (Figura 1.2). A mayor altitud en general las variables taxonómicas a nivel de familia, género y especie disminuyen, al igual que la diversidad de Shannon que es un índice altamente correlacionado con el número de especies.

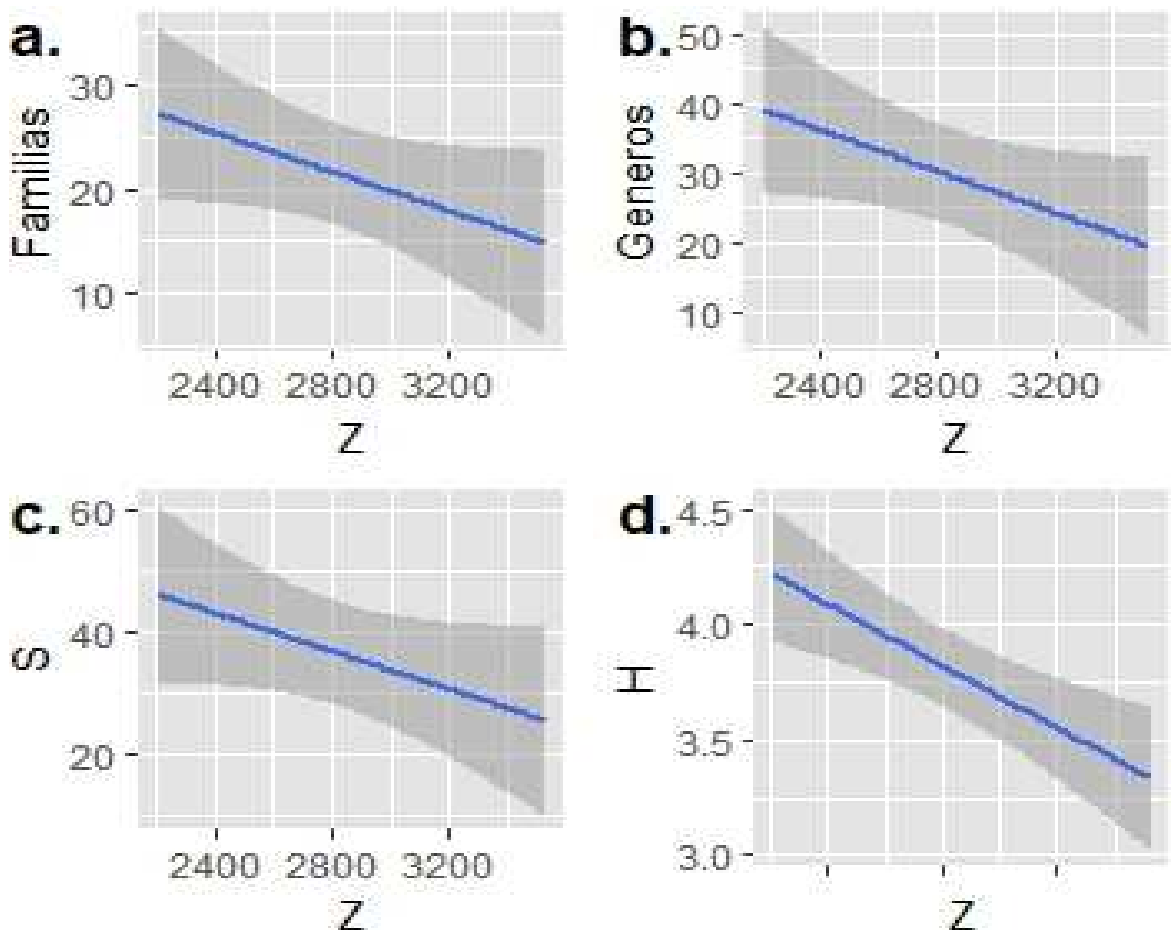


Figura 1.2. Relaciones de la altitud (Z) con el número de familias, numero de géneros, número de especies (S) e índice de Shannon (H) en el gradiente de altitud de la cuenca alta del rio Quindío. a) Familias AIC: 102.92; $p=0.00154$. b) Géneros AIC: 1126.77;

$p=0.0002$. c) Especies AIC: 105.92; $p=0.0409$; d) Índice de Shannon AIC: 125.12; $p=0.042$

En cuanto a la dominancia el efecto del gradiente sobre la estructura de la comunidad de árboles y las tendencias de dominancia se destaca que las distribuciones del índice de valor de importancia (IVI), describen una función exponencial para todas las parcelas ($p<0.05$) (Figura 1.3a). El parámetro del modelo que determina la curvatura de este modelo es la pendiente, el cual determina si existen especies más dominantes que contrastan con el resto del peso ecológico de las especies, el modelo GLM determinó que existen efectos significativos en la altitud sobre el parámetro, lo cual muestra que a mayor altitud las comunidades son más homogéneas y existe una o dos especies más dominantes sobre el resto ($p<0.001$ y AIC:inf) (Figura 1.3b).

Efectos de la altitud sobre la estructura de la comunidad y las especies dominantes

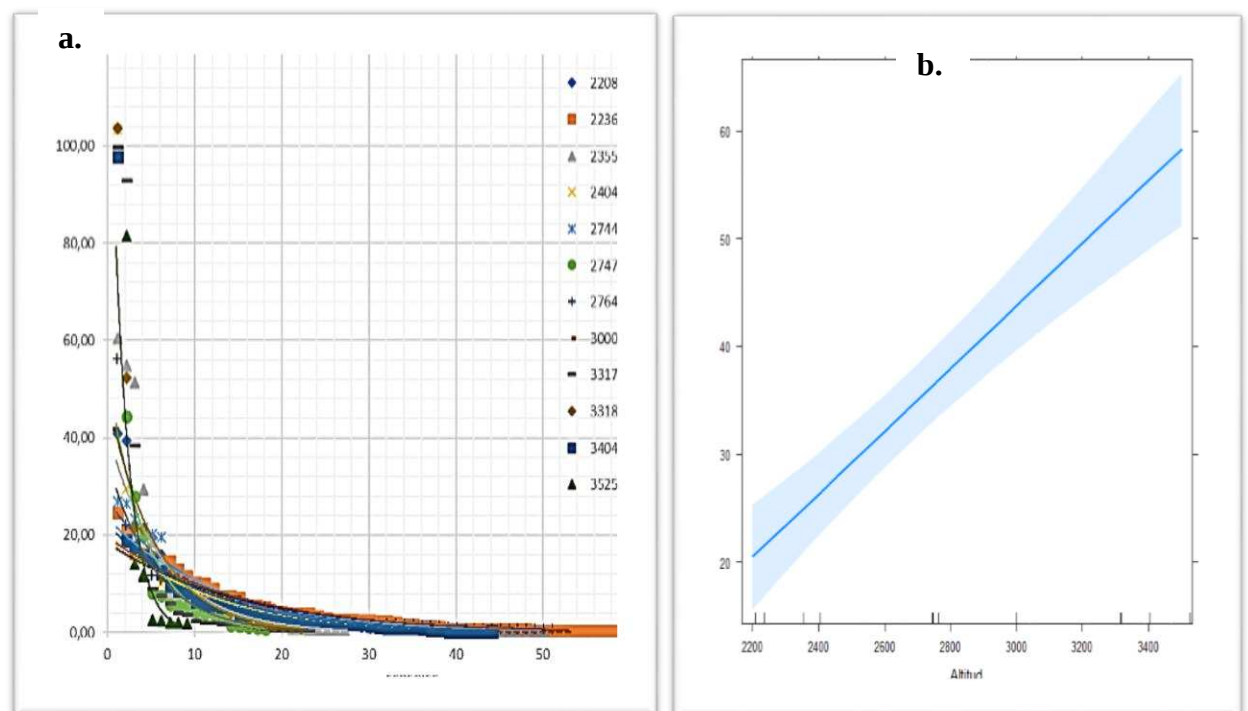


Figura 1.3. a. Modelo exponencial de las 12 parcelas en cada altitud. b. GLM Poisson-Logit de altitud y la pendiente de los modelos exponenciales.

Especies dominantes

En cuanto al IVI, que representa tres factores de la adaptabilidad al nicho en determinado tiempo y espacio (Que tan abundantes son, que tan frecuentes son y que

tan dominantes son), son diversas las especies que presentaron el mayor peso ecológico, se describen a continuación por sectores. Para las especies presentes entre 2100 a 2800 msnm se destacan *Cecropia telenitida*, *Chrysochlamys* sp, *Cyanthea* sp, *Psychotria sulvivaga*, *Cyathea caracasana*, *Lippia hirsuta*, *Quercus humboldtii*, *Cyathea divergens*, *Ageratina* sp, *Cyathea pallescens*, *Tibouchina lepidota*, *Morella pubescens*. Entre 2800 y 3300 msnm son dos especies las que se destacan *Brunellia goudotii* y *Viburnum undulatum*. Finalmente, para las parcelas por encima de 3300 msnm las especies con mayor peso ecológico son *Miconia tinifolia*, *Ardisia guianensis*, *Weinmannia reticulata*, *Freziera reticulata*, *Weinmannia rollottii* (Anexo 1.5).

Especies plásticas

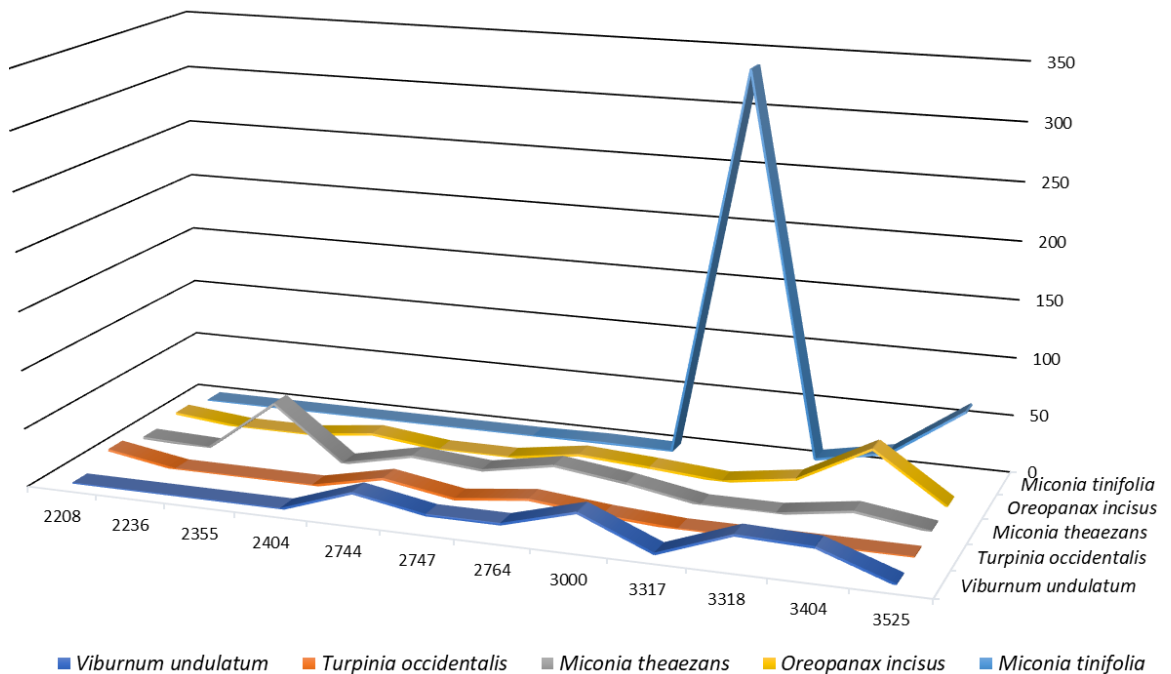


Figura 1.4. Abundancia de las especies que se encuentran en más de cinco sitios a lo largo del gradiente de altitud

Solamente cinco especies se encontraron en más de cinco lugares, *Viburnum undulatum* la especie más frecuente en todo el gradiente, estando desde los 2700 hasta 3300 m. Posteriormente está *Oreopanax incisus* y *Turpinia occidentalis* que se encuentran en la parte media del gradiente. Finalmente, *Miconia theaezans* que es la especie que está en 8 lugares a lo largo del gradiente y *Miconia tinifolia* que se destaca en las parcelas de la parte alta del gradiente (Figura 1.4).

Betadiversidad

El test de mantel entre distancia de Bry-Curtis y la altitud presentó diferencias significativas ($p < 0.05$), estableciendo que la altitud si tiene efecto sobre el recambio de la diversidad a nivel de especies. Por otro lado, dicho efecto es independiente de la distancia geográfica de las parcelas de acuerdo con el test de Mantel ($p > 0.05$) (Anexo 1.6). El NMDS muestra un efecto significativo en la composición de especies de la altitud y el pH como los factores que determinan la diferencia en composición y existe un efecto positivo sobre las tres tipos de bosque previamente descritas en la región que son Bosque andino bajo (2100-2800 msnm), Bosque andino alto (2800-3300 msnm) y Bosque alto andino o sub-paramo (3300-3800) (Figura 1.5). (van der Hammen, 1974; Rangel, 2000; Sarmiento-P and León-M, 2015).

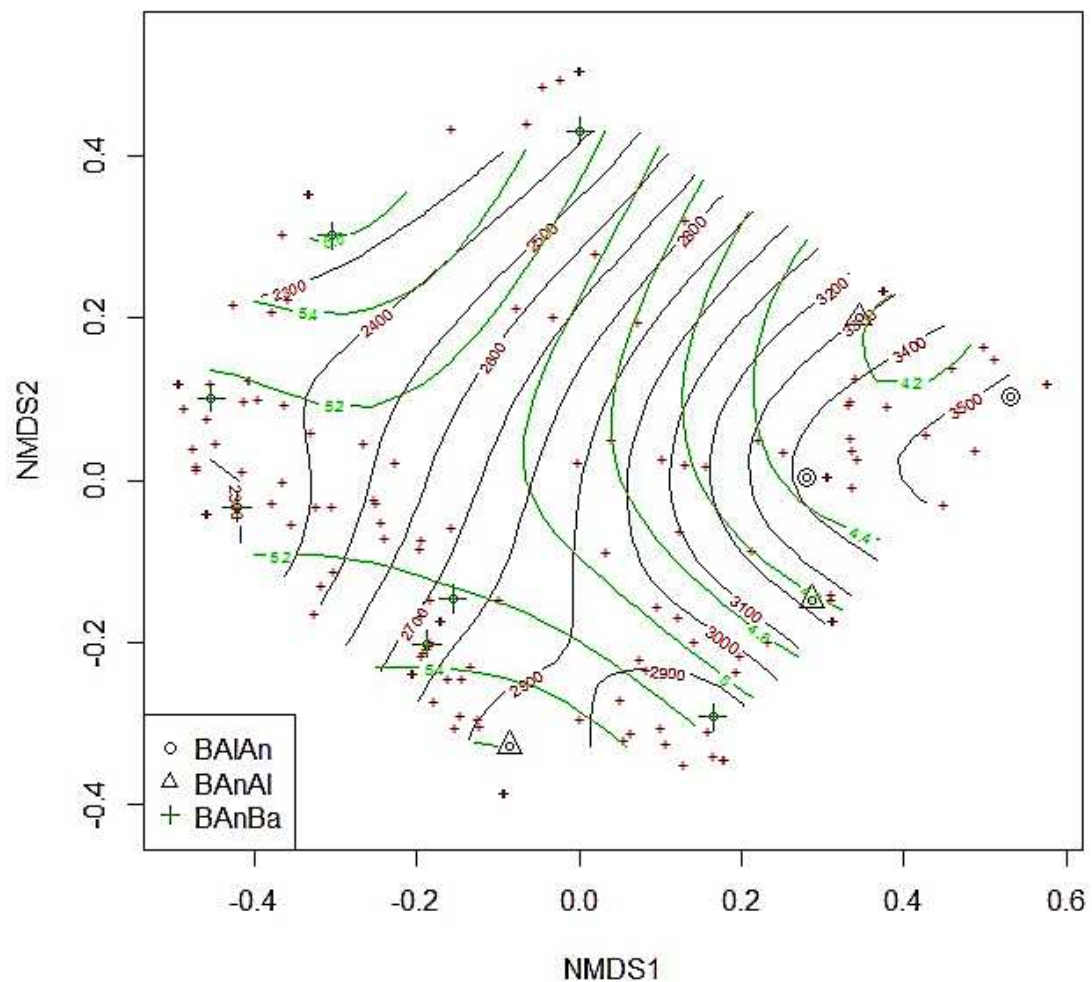


Figura 1.5 NMDS para las doce parcelas a partir de altitud, pH y tipos de bosque andinos. Líneas negras altitud en metros, línea verde pH. BAIA: Bosque Alto Andino. BAnAl: Bosque Andino Alto. BAnBa: Bosque Andino Bajo

El análisis de betapart con B_{Sin} que es una métrica de betadiversidad particionada presenta tres grupos bien definidos por composición aditiva (Figura 1.6).

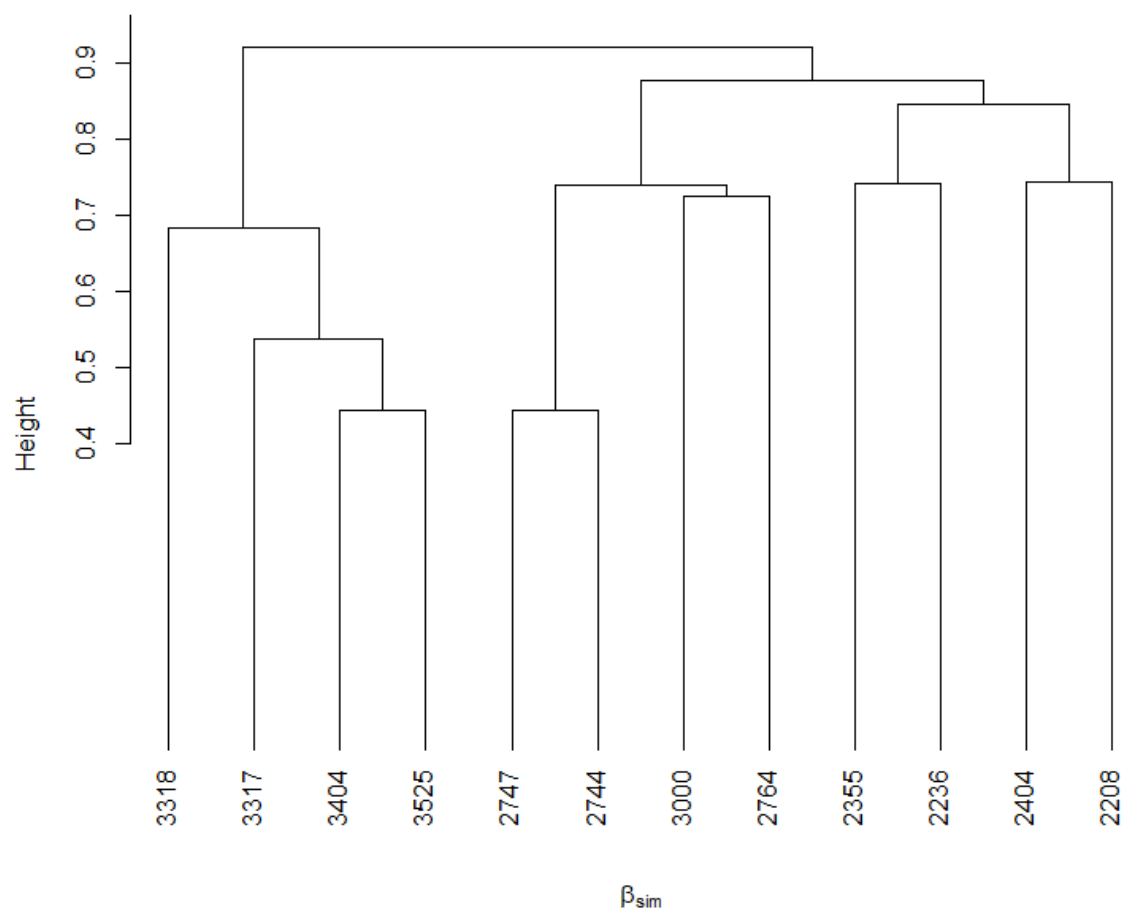


Figura 1.6. Dendrograma de análisis de Betadiversidad (Bsim).

DISCUSIÓN

Diversidad taxonómica

En los andes de Colombia se reportan 294 familias de plantas vasculares (Jørgensen et al., 2011), el estudio actual reporta 65 familias (22%) teniendo en cuenta que el muestreo es solo de árboles y arbustos por encima de 5 cm de diámetro. A nivel de géneros se estiman en los Andes colombianos 2.302 de los cuales se reportan aquí 134 con 269 morfoespecies, lo que representa una porción del 6% de los géneros. Dentro de las familias y géneros más ricos se reportan en toda la región de los Andes las familias Melastomataceae, Rubiaceae, Piperaceae, Arecaceae, Fabaceae, Solanaceae y Euphorbiaceae, de estas solamente Melastomataceae y Rubiaceae están como dominantes en todo el gradiente estudiado, representando patrones a nivel local, llenando un vacío taxonómico importante en esta localidad como lo recomienda (Jørgensen et al., 2011). Otro estudio donde solo coinciden las familias Solanaceae y Melastomataceae y no así la Asteraceae que no está dentro de las más abundantes en

nuestro estudio pero si en otras regiones de la cordillera central y en áreas con mayor intervención antrópica (Alvear et al., 2010), nuestro estudio está contribuyendo a mejorar los listados regionales sobre todo de áreas conservadas recientemente, lo cual se considera una muestra representativa de las comunidades que se estructuran con las condiciones actuales de fragmentación y efectos acumulados en la región.

Otros estudios en localidades de Colombia contrastan en un rango de 17 a 46 familias, reportadas en una revisión de 18 estudios de áreas de bosque andino (Galindo-T et al., 2003). Nuestras áreas de muestreo oscilan entre 4 a 33 familias. Estos contrastes entre comunidades están dentro de lo esperado, ya que la cantidad de asociaciones vegetales a nivel local en los andes es muy variable (D. León et al., 2008) lo cual depende del estado sucesional y variables localizadas, lo cual ha determinado dominancia de algunas especies como es el caso de *Quercus* sp. (D. León et al., 2008) que también fue muestreado aquí en comunidades que presentan valores bajos de riqueza y alta dominancia.

A nivel de géneros y especies la mejor recopilación la presenta (Qian, 2017) que muestra con claridad que entre 2000 y 3000 msnm existe un rango de 80 a 20 géneros y 120 a 50 especies por localidad de 34 áreas que fueron estudiadas. En general de las localidades del presente estudio solo una está en un rango inferior con 9 especies y es una zona conocida como la asociación Ensenillo (*Weinmannia* sp.) donde esta especie domina y ha sido también reportada como dominantes en áreas intermedias de bosques andinos entre los 2500 y 3000 msnm (Rangel, 2000; Alvear et al., 2010) y en transectos de vegetación cercanos a nuestra área de estudio (López et al., 2012).

En cuanto al patrón de disminución de la riqueza a los tres niveles taxonómicos familia, género y especies, se encontró un efecto significativo de la altitud, donde a medida que se sube en el gradiente los tres niveles taxonómicos disminuyen al igual que en Bolivia, Ecuador y Perú en diferentes sitios de investigación permanente (Jørgensen et al., 2011; Girardin et al., 2014) y para Colombia este patrón después de los 2000 msnm ha sido reportado también (Galindo-T et al., 2003; Alvear et al., 2010; Qian, 2017). Particularmente esta relación inversa se acrecienta después de los 2000 msnm (Alvear et al., 2010) para el nivel de especie.

La forma de los patrones como el funcionamiento de los procesos ecológicos dependen de la escala y ha atraído cada vez más el interés de los ecólogos en los últimos 25 años (Schneider, 2001), y representa un factor importante a la hora de interpretar los estudios ecológicos (García, 2012). La latitud por sí misma no es un factor que afecte

directamente la diversidad de plantas (Hawkins Bradford A. et al., 2007), pero ha sido bien estudiado, contrario a los estudios a escala de paisaje o local que son escasos (Jørgensen et al., 2011), la latitud no se discutió en el presente estudio ya que esta desarrollado a una escala de paisaje, donde las principales variables que influyen sobre los patrones de vegetación son la altitud y factores a escala local como el grado de intervención humana y los suelos (Alvear et al., 2010; Qian, 2017). Los datos entonces muestran que podemos en nuestra área de estudio aceptar la hipótesis de que la riqueza de especies disminuye y la dominancia aumenta en el gradiente de altitud y es producto de variables correlacionadas como la radiación y el pH del suelo las cuales también disminuyen a medida que se llega a la franja de mayor nubosidad (Jørgensen et al., 2011).

Dominancia

En cuanto a la dominancia, *Weinmannia pubescens*, *Alnus acuminata* y *Cordia barbata* acumularon el 42% de dominancia en la zona baja, *Alnus acuminata* y *Freziera canescens* cerca del 36% en la zona media y *Diplostephium tolimense*, *Oreopanax discolor*, *Gaultheria foliolosa* y *Tibouchina andreana* más del 50% en la zona alta (Anexos 1 a 3). Dicha dominancia de estas especies ha sido reportada también por varios autores (Alvear et al., 2010; Rangel, 2000; van der Hammen, 1974). La dominancia de pocas especies es mayor en la región del cambio entre los bosques andino y altoandino que se efectúa muy gradualmente y se ha relacionado principalmente con las diferencias en la temperatura ambiental, la humedad relativa, la precipitación y la exposición a la radiación solar (Mora-O. & Sturm 1994, Rangel-Ch. 1995b, van der Hammen 1998, Gradstein et al. 1995, Salamanca 1988) (Alvear et al., 2010). Dicha gradualidad se acrecienta al pasar de los 3300 msnm donde la dominancia se dispara por parte de especies más adaptadas al frío (Qian, 2017).

Betadiversidad

En una revisión reciente de la riqueza de plantas vasculares y el endemismo en los Andes, (Jørgensen et al., 2011) argumentaron que la alta variabilidad espacial de la topografía andina y el entrelazado de gradientes edáficos y microclimáticos explican la gran riqueza de especies registrada en los Andes. Sin embargo, dado que no comprendemos completamente los mecanismos que crean y mantienen los patrones de riqueza, basados solo en análisis correlativos, es casi imposible prever qué sucederá con la biodiversidad en el área cuando se induzca un cambio en uno o más parámetros

(Girardin et al., 2014). Aquí se encontró un efecto positivo de la altitud y el pH del suelo (Figura 1.5), las variables climáticas a gran escala no fueron significativas y tenían alta correlación con la altitud, por lo cual se dejó solo la altitud para el análisis. Es importante reconocer que la relación de la filogenética y la evolución de las comunidades con los patrones locales de los patrones ambientales determinan los patrones de la riqueza y diversidad de las comunidades en los Andes, donde se pueden encontrar tendencias tanto del conservadurismo de nicho como excepciones que moldean los patrones de la diversidad taxonómica en diferentes áreas a nivel local en los Andes (Qian, 2017).

Las excepciones de baja riqueza y alta dominancia particularmente se dan en áreas dominadas por *Quercus* sp. (Galindo et al., 2003), para nuestro caso se destacan áreas dominadas por *Alnus acuminata* y *Freziera canescens* que son especies dentro de géneros de origen cosmopolita y que en el trópico cuentan con pocas especies, mientras que en las áreas templadas son géneros con una mayor variabilidad a nivel de especie. Esta tendencia de dominancia de géneros monoespecíficos es acorde a la predicción que se ha dado de que las especies dominantes en las zonas altas de los andes provienen de zonas templadas y probablemente llegaron en la última glaciación (van der Hammen, 1974; Qian, 2017) y han logrado sobrevivir gracias a las bajas temperaturas de las zonas altas pero no se han diversificado como ha sucedido en las zonas templadas, lo cual es un tema de investigación importante para entender o predecir la permanencia de estas especies en escenarios futuros de cambio climáticos severo que se espera para los Andes (Bush et al., 2007).

Los bosques tropicales andinos son un laboratorio ideal para comprender las interacciones mecanicistas entre los ecosistemas forestales y los parámetros ambientales. Recientemente, en una red de transectos elevados establecidos en los trópicos apuntaron a la evidencia de un cambio en la estructura del bosque, y una disminución en la biomasa sobre el suelo y la riqueza de las plantas leñosas a lo largo de los gradientes de elevación y se encontró una tendencia en forma de joroba en la riqueza de plantas leñosas a lo largo de todos los gradientes de elevación, con un pico en los niveles de familia, géneros y riqueza de especies en los bosques montanos bajos, seguido de una riqueza decreciente dentro de la zona de inmersión en la región de bosque nublado (Girardin et al., 2014). Esa afirmación se evidenció en el presente estudio, donde la disminución de especies es evidente después de los 2800 msnm. En

general en cuanto a los patrones de acumulación y dominancia de especies en el gradiente se encontró que es antes de los 3000 msnm donde se encuentra las comunidades más ricas y más heterogéneas con mayor acumulación de especies y saturación a mayor cantidad de individuos, después de ese nivel de altitud las comunidades se saturan más rápido y presentan hiperdominancia por una o dos especies, estos contrastes de riqueza y diversidad son los que hacen que la zona de estudio presente una alta betadiversidad a través del gradiente de altitud después de los 2.000 m.

Un análisis preliminar de la riqueza de plantas leñosas en tres niveles taxonómicos destaca la necesidad de contar con datos básicos precisos sobre la distribución de la riqueza de especies a lo largo de los gradientes de elevación para proporcionar información sobre las especies de plantas leñosas andinas más vulnerables a los rápidos cambios climáticos, este tipo de estudios servirán para desarrollar una comprensión mecanicista del ciclo completo del carbono y las funciones del ecosistema en los Andes (Girardin et al., 2014). Nuestros análisis muestran las familias Phyllanthaceae, Cunilicaceae, Betulaceae, Fagaceae y Juglandaceae como familias que solo están en pequeños rangos de altitud, este comportamiento las hace de especial interés para estudiar sus poblaciones en los rangos de distribución altitudinal restringidos encontrados aquí, en especial los contrastes entre rareza de localización y rareza de abundancias. Lo cual es evidente en especial con el caso de *Juglans neotropica* que es una especie única en la familia Juglandaceae, pero al contrario de las otras familias es una de las especies más raras en todo el estudio y es un patrón en toda la región de los Andes de Colombia, tanto que dicha especie está declarada en categoría en peligro (EN) en Colombia (IUCN, 1998).

CONCLUSIONES

La hipótesis planteada es aceptada ya que existe una disminución en la riqueza de familias, géneros y especies a medida que se asciende en el gradiente y es respaldada por la similaridad en los patrones encontrados con otros estudios en los andes de Colombia. Igualmente, la homogeneidad y dominancia de las comunidades se acentúa a medida que se sube en el gradiente, encontrando comunidades boscosas en la parte alta por encima de los 3000 msnm que son menos diversas, más homogéneas y dominadas por una o dos especies.

BIBLIOGRAFÍA

- Alvear M, Betancur J, Franco P (2010) Diversidad florística y estructura de remanentes de bosque andino en la zona de amortiguación del Parque Nacional Natural los Nevados, Cordillera Central Colombiana. *Caldasia* 32:
- Balthazar V, Vanacker V, Molina A, Lambin EF (2015) Impacts of forest cover change on ecosystem services in high Andean mountains. *Ecol Indic* 48:63–75 . doi: 10.1016/j.ecolind.2014.07.043
- Barrera MD, Frangi JL, Richter LL, Perdomo MH, Pinedo LB (2000) Structural and functional changes in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. *J Veg Sci* 11:179–188
- Baselga A, Orme CDL (2012) betapart : an R package for the study of beta diversity: Betapart package. *Methods Ecol Evol* 3:808–812 . doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x
- Behrensmeyer AK, Damunth JD, DiMichele WA, Potts R, Sues H., Wing S. (1992) *Terrestrial Ecosystems Through Time: Evolutionary Paleoecology of Terrestrial Plants and Animals*. University of Chicago Press., Chicago
- Bush MB, Hanselman JA, Hooghiemstra H (2007) Andean montane forests and climate change. In: *Tropical Rainforest Responses to Climatic Change*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 33–54
- Cardoso P, Rigal F, Carvalho JC, Fortelius M, Borges PAV, Podani J, Schmera D (2014) Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness difference components. *J Biogeogr* 41:749–761 . doi: 10.1111/jbi.12239
- Chao A, Chiu C-H, Jost L (2014) Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 45:297–324 . doi: 10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540
- Condamine FL, Sperling FAH, Wahlberg N, Rasplus J-Y, Kergoat GJ (2012) What causes latitudinal gradients in species diversity? Evolutionary processes and ecological constraints on swallowtail biodiversity. *Ecol Lett* 15:267–277 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01737.x
- CRQ (2014) ORDENAMIENTO DEL RECURSO HÍDRICO DEL RÍO QUINDÍO
- Curtis JT, McIntosh RP (1951) An Upland Forest Continuum in the Prairie-Forest Border Region of Wisconsin. *Ecology* 32:476–496 . doi: 10.2307/1931725
- D. León J, Vélez G, P. Yepes A (2008) Estructura y composición florística de tres robledales en la región norte de la cordillera central de Colombia. *Rev Biol Trop* 57: . doi: 10.15517/rbt.v57i4.5454
- Di Rienzo J, Casanoves F, Balzarini M, Gonzalez L, Tablada M, Robledo C (2011) *InfoStat*. Universidad Nacional de Córdoba
- Diaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat-Martí G, Grime JP, Zarrinkamar F, Asri Y, Band SR, Basconcelo S, Castro- Díez P, Funes G, Hamzehee B, Khoshnevi M, Pérez- Harguindeguy N, Pérez-Rontomé MC, Shirvany FA, Vendramini F, Yazdani S, Abbas- Azimi R, Bogaard A, Boustani S, Charles M, Dehghan M, Torres- Espuny L de, Falczuk V, Guerrero- Campo J, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi- Saeed F, Maestro- Martínez M, Romo- Díez A, Shaw S, Siavash B, Villar- Salvador P, Zak MR (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *J Veg Sci* 15:295–304 . doi: 10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x

- Donoghue MJ (2008) A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proc Natl Acad Sci* 105:11549–11555 . doi: 10.1073/pnas.0801962105
- Etter A, Andrade A, Saavedra K, Amaya P, Arevalo P, Cortes J, Pacheco C, Soler D (2017) Lista roja de ecosistemas de Colombia. Pontificia Universidad Javeriana
- Feeley KJ, Silman MR, Bush MB, Farfan W, Cabrera KG, Malhi Y, Meir P, Revilla NS, Quisíyupanqui MNR, Saatchi S (2011) Upslope migration of Andean trees. *J Biogeogr* 38:783–791 . doi: 10.1111/j.1365-2699.2010.02444.x
- Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: new 1- km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 37:4302–4315 . doi: 10.1002/joc.5086
- G. JAV, Givnish TJ (1998) Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *J Ecol* 86:999–1020 . doi: 10.1046/j.1365-2745.1998.00325.x
- Galindo-T R, BETANCUR J, CADENA-M JJ (2003) Estructura y Composición Florística de Cuatro Bosques Andinos del Santuario de Flora y Fauna Guanentá-Alto Río Fonce, Cordillera Oriental Colombiana. *Caldasia* 25:313–335
- García D (2012) La escala y su importancia en el análisis espacial. *Ecosistemas* 15:7–18
- Gentry, A.H (1995) Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests. In: *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests*, New York Botanical Garden. New York Botanical Garden, New York, pp 103–126
- Gentry AH (1988) Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. *Ann Mo Bot Gard* 75:1 . doi: 10.2307/2399464
- Girardin CAJ, Farfan-Rios W, Garcia K, Feeley KJ, Jørgensen PM, Murakami AA, Cayola Pérez L, Seidel R, Paniagua N, Fuentes Claros AF, Maldonado C, Silman M, Salinas N, Reynel C, Neill DA, Serrano M, Caballero CJ, La Torre Cuadros M de los A, Macía MJ, Killeen TJ, Malhi Y (2014) Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecol Divers* 7:161–171 . doi: 10.1080/17550874.2013.820806
- Graham A (1999) Late Cretaceous and Cenozoic History of North American Vegetation: North of Mexico: North of Mexico. Oxford University Press, USA
- Graham A (2011) The age and diversification of terrestrial New World ecosystems through Cretaceous and Cenozoic time. *Am J Bot* 98:336–351 . doi: 10.3732/ajb.1000353
- Gurevitch J, Gordon AF (2006) *The Ecology of Plants*, Second Edition. Oxford University Press, Oxford, New York
- Halbritter AH, Alexander JM, Edwards PJ, Billeter R (2013) How comparable are species distributions along elevational and latitudinal climate gradients?: Elevational and latitudinal climate limits. *Glob Ecol Biogeogr* 22:1228–1237 . doi: 10.1111/geb.12066
- Hassan RM, Scholes RJ, Ash N, Millennium Ecosystem Assessment (Program) (eds) (2005) *Ecosystems and human well-being: current state and trends: findings of the Condition and Trends Working Group of the Millennium Ecosystem Assessment*. Island Press, Washington, DC
- Hawkins Bradford A., Albuquerque Fabio S., Araújo Miguel B., Beck Jan, Bini Luis Mauricio, Cabrero-Sañudo Francisco J., Castro-Parga Isabel, Diniz-Filho José Alexandre Felizola, Ferrer-Castán Dolores, Field Richard, Gómez José F., Hortal Joaquín, Kerr Jeremy T., Kitching Ian J., León-Cortés Jorge L., Lobo Jorge M., Montoya Daniel, Moreno Juan Carlos, Olalla-Tárraga Miguel Á., Pausas Juli G.,

- Qian Hong, Rahbek Carsten, Rodríguez Miguel Á., Sanders Nathan J., Williams Paul (2007) A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology* 88:1877–1888 . doi: 10.1890/06-1444.1
- Herzog SK, Martinez R, Jorgensen P, Tiessen H (2012) Cambio climático y biodiversidad en los Andes tropicales. Inter-Am Inst Glob Change Res IAI Sci Comm Probl Enviroment SCOPE 348pp
- IUCN (1998) *Juglans neotropica*: Americas Regional Workshop (Conservation & Sustainable Management of Trees, Costa Rica, November 1996): The IUCN Red List of Threatened Species 1998: e.T32078A9672729
- Jørgensen P, Ulloa C, Leon B, Leon S, Beck S, Nee M, Zarucchi JL, Celis M, Berna R, Gradstein R (2011) Regional patterns of vascular plant diversity and endemism. In: *Climate change effects on the biodiversity of the tropical Andes: an assessment of the status of scientific knowledge*. São José dos Campos (Brazil) and Paris (France): Inter-American Institute of Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE)., In: Herzog SK, Martinez R, Jorgensen PM, Tiessen H, editors. pp 192–203
- Jump AS, Mátyás C, Peñuelas J (2009) The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends Ecol Evol* 24:694–701 . doi: 10.1016/j.tree.2009.06.007
- Koji Shimano (2000) A Power Function for Forest Structure and Regeneration Pattern of Pioneer and Climax Species in Patch Mosaic Forests. *Plant Ecol* 146:207–220
- Latham RE, Ricklefs RE (1993) Global Patterns of Tree Species Richness in Moist Forests: Energy-Diversity Theory Does Not Account for Variation in Species Richness. *Oikos* 67:325–333 . doi: 10.2307/3545479
- Lieberman D, Lieberman M, Peralta R, Hartshorn GS (1996) Tropical Forest Structure and Composition on a Large-Scale Altitudinal Gradient in Costa Rica. *J Ecol* 84:137 . doi: 10.2307/2261350
- Lin D, Foster DP, Ungar LH (2011) VIF Regression: A Fast Regression Algorithm for Large Data. *J Am Stat Assoc* 106:232–247
- López LG, Ramírez H. YA, Zamora, S. YD (2012) Evaluación De La Diversidad Florística En Cuatro Bosques De La Zona Amortiguadora Del Parque Nacional Natural Los Nevados. *Bol Cient Mus Hist Nat* 16:41–59
- Malhi Y, Silman M, Salinas N, Bush M, Meir P, Saatchi S (2010) Introduction: Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research: ELEVATION GRADIENTS IN THE TROPICS. *Glob Change Biol* 16:3171–3175 . doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02323.x
- Moreira FMS (2012) Manual de biología de suelos tropicales. Instituto Nacional de Ecología
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853
- Oksanen J, Guillaume F, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHM, Szoecs E, Wagner H (2017) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-4.
- Prada CM, Morris A, Andersen KM, Turner BL, Caballero P, Dalling JW (2017) Soils and rainfall drive landscape-scale changes in the diversity and functional composition of tree communities in premontane tropical forest. *J Veg Sci* 28:859–870 . doi: 10.1111/jvs.12540

- Qian H (2017) Climatic correlates of phylogenetic relatedness of woody angiosperms in forest communities along a tropical elevational gradient in South America. *J Plant Ecol*. doi: 10.1093/jpe/rtx006
- Quintero M, Wunder S, Estrada RD (2009) For services rendered? Modeling hydrology and livelihoods in Andean payments for environmental services schemes. *For Ecol Manag* 258:1871–1880 . doi: 10.1016/j.foreco.2009.04.032
- Rangel JO (2000) Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna, Instituto de Ciencias Naturales & Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá
- Ricklefs RE (2006) Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. *Ecology* 87:S3-13
- Sarmiento-P CE, León-M OA (2015) Transición bosque–páramo: Bases conceptuales y métodos para su identificación en los Andes colombianos, Instituto Humboldt. IAvH, Bogotá
- Schneider DC (2001) The Rise of the Concept of Scale in Ecology The concept of scale is evolving from verbal expression to quantitative expression. *BioScience* 51:545–553 . doi: 10.1641/0006-3568(2001)051[0545:TROTCO]2.0.CO;2
- Swenson NG (2011) Phylogenetic Beta Diversity Metrics, Trait Evolution and Inferring the Functional Beta Diversity of Communities. *PLOS ONE* 6:e21264 . doi: 10.1371/journal.pone.0021264
- Tejedor-Garavito N, Álvarez E, Caro SA, Murakami AA, Blundo C, Espinoza TB, Cuadros MLT, Gaviria J, Gutiérrez N, Jørgensen PM (2012) Evaluación del estado de conservación de los bosques montanos en los Andes tropicales. *Rev Ecosistemas* 21:
- van der Hammen T (1974) The Pleistocene Changes of Vegetation and Climate in Tropical South America. *J Biogeogr* 1:3 . doi: 10.2307/3038066
- Violle C, Reich PB, Pacala SW, Enquist BJ, Kattge J (2014) The emergence and promise of functional biogeography. *Proc Natl Acad Sci* 111:13690–13696 . doi: 10.1073/pnas.1415442111
- Wiens JJ, Donoghue MJ (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends Ecol Evol* 19:639–644 . doi: 10.1016/j.tree.2004.09.011

ANEXOS

Anexo 1.1. Composición florística de 12 parcelas en la cuenca alta del Rio Quindío

FAMILIA	GENERO	SPECIES	N
Acanthaceae	Aphelandra	Aphelandra runcinata	2
Actinidiaceae	Saurauia	Saurauia sp.1	2
Actinidiaceae	Saurauia	Saurauia sp.2	2
Actinidiaceae	Saurauia	Saurauia sp.4	1
Actinidiaceae	Saurauia	Saurauia ursina	35
Adoxaceae	Viburnum	Viburnum sp.	2
Adoxaceae	Viburnum	Viburnum undulatum	115
Amaranthaceae	Uretia	Uretia sp.1	5
Anacardiaceae	Mauria	Mauria heterophylla	12
Anacardiaceae	Toxicodendron	Toxicodendron striatum	11
Annonaceae	Annonaceae	Annonaceae sp.2	10
Apocynaceae	Rauvolfia	Rauvolfia leptophylla	6

FAMILIA	GENERO	SPECIES	N
Araliaceae	Dendropanax	Dendropanax macrophyllus	1
Araliaceae	Oreopanax	Oreopanax albanensis	3
Araliaceae	Oreopanax	Oreopanax capitatus	1
Araliaceae	Oreopanax	Oreopanax cecropifolius	10
Araliaceae	Oreopanax	Oreopanax discolor	34
Araliaceae	Oreopanax	Oreopanax incisus	78
Araliaceae	Oreopanax	Oreopanax liebmannii	7
Araliaceae	Oreopanax	Oreopanax ruizianum	6
Araliaceae	Oreopanax	Oreopanax sp.1	21
Araliaceae	Schefflera	Schefflera sp.1	3
Arecaceae	Ceroxylon	Ceroxylon quindiuense	1
Arecaceae	Chamaedorea	Chamaedorea sp.1	12
Arecaceae	Chamaedorea	Chamaedorea sp.2	1
Arecaceae	Geonoma	Geonoma orbignyana	2
Arecaceae	Geonoma	Geonoma sp.1	3
Arecaceae	Geonoma	Geonoma undata	1
Arecaceae	Prestoea	Prestoea acuminata	3
Arecaceae	Prestoea	Prestoea decurrens	8
Arecaceae	Wettinia	Wettinia kalbreyeri	22
Asteraceae	Ageratina	Ageratina popayanensis	6
Asteraceae	Ageratina	Ageratina sp.2	73
Asteraceae	Asteraceae	Asteraceae sp.2	5
Asteraceae	Asteraceae	Asteraceae sp.4	1
Asteraceae	Asteraceae	Asteraceae sp.5	1
Asteraceae	Baccharis	Baccharis latifolia	18
Asteraceae	Critoniopsis	Critoniopsis sp.1	3
Asteraceae	Critoniopsis	Critoniopsis sp.2	3
Asteraceae	Diplostephium	Diplostephium sp.1	4
Asteraceae	Gynoxys	Gynoxys sp.1	14
Asteraceae	Lepidaploa	Lepidaploa sp.1	7
Asteraceae	Verbesina	Verbesina humboldtii	1
Asteraceae	Verbesina	Verbesina nudipes	5
Asteraceae	Verbesina	Verbesina sp.2	7
Betulaceae	Alnus	Alnus jorullensis	13
Boraginaceae	Cordia	Cordia bogotensis	8
Boraginaceae	Tournefortia	Tournefortia fuliginosa	17
Brunelliaceae	Brunellia	Brunellia goudotii	15
Caricaceae	Carica	Carica sp.	3
Celastraceae	Gymnosporia	Gymnosporia sp.1	2
Celastraceae	Maytenus	Maytenus theoides	1
Chloranthaceae	Chloranthaceae	Chloranthaceae sp.1	25
Chloranthaceae	Hedyosmum	Hedyosmum bonplandianum	90
Chloranthaceae	Hedyosmum	Hedyosmum cuatrecasum	44
Clethraceae	Clethra	Clethra fagifolia	13

FAMILIA	GENERO	SPECIES	N
Clethraceae	Clethra	Clethra ovalifolia	18
Clethraceae	Clethra	Clethra sp.	3
Clusiaceae	Chrysochlamys	Chrysochlamys colombiana	31
Clusiaceae	Chrysochlamys	Chrysochlamys sp.1	60
Clusiaceae	Clusia	Clusia alata	2
Clusiaceae	Clusia	Clusia sp.	1
Clusiaceae	Clusia	Clusia sp.1	1
Clusiaceae	Clusia	Clusia sp.2	26
Cunoniaceae	Weinmannia	Weinmannia auriculata	31
Cunoniaceae	Weinmannia	Weinmannia multijuga	64
Cunoniaceae	Weinmannia	Weinmannia reticulata	46
Cunoniaceae	Weinmannia	Weinmannia rollottii	71
Cunoniaceae	Weinmannia	Weinmannia sp.1	275
Cyatheaceae	Alsophila	Alsophila cuspidata	27
Cyatheaceae	Alsophila	Alsophila engelii	1
Cyatheaceae	Alsophila	Alsophila erinacea	21
Cyatheaceae	Cyathea	Cyathea caracasana	80
Cyatheaceae	Cyathea	Cyathea divergens	50
Cyatheaceae	Cyathea	Cyathea pallescens	116
Cyatheaceae	Cyathea	Cyathea sp.1	91
Cyatheaceae	Cyathea	Cyathea sp.2	37
Cyatheaceae	Sphaeropteris	Sphaeropteris quindiuensis..	4
Dicksoniaceae	Dicksonia	Dicksonia sellowiana	1
Elaeocarpaceae	Vallea	Vallea stipularis	7
Ericaceae	Cavendishia	Cavendishia bracteata	7
Ericaceae	Cavendishia	Cavendishia guatapeensis	19
Escalloniaceae	Escallonia	Escallonia myrtilloides	8
Escalloniaceae	Escallonia	Escallonia paniculata	7
Euphorbiaceae	Alchornea	Alchornea latifolia	4
Euphorbiaceae	Croton	Croton mutisianus	5
Euphorbiaceae	Sapium	Sapium glandulosum	4
Euphorbiaceae	Sapium	Sapium stylare	13
Fabaceae	Inga	Inga edulis	21
Fagaceae	Quercus	Quercus humboldtii	127
Gentianaceae	Macrocarpa	Macrocarpaea macrophylla	1
Hypericaceae	Vismia	Vismia guianensis	1
Icacinaceae	Calatola	Calatola costaricensis	17
Juglandaceae	Juglans	Juglans neotropica	2
Lamiaceae	Aegiphila	Aegiphila sp.1	2
Lamiaceae	Cornutia	Cornutia sp.1	3
Lamiaceae	Salvia	Salvia pauciserrata	7
Lauraceae	Aniba	Aniba riparia	15
Lauraceae	Beilschmiedia	Beilschmiedia sp.1	3
Lauraceae	Beilschmiedia	Beilschmiedia sp.2	5

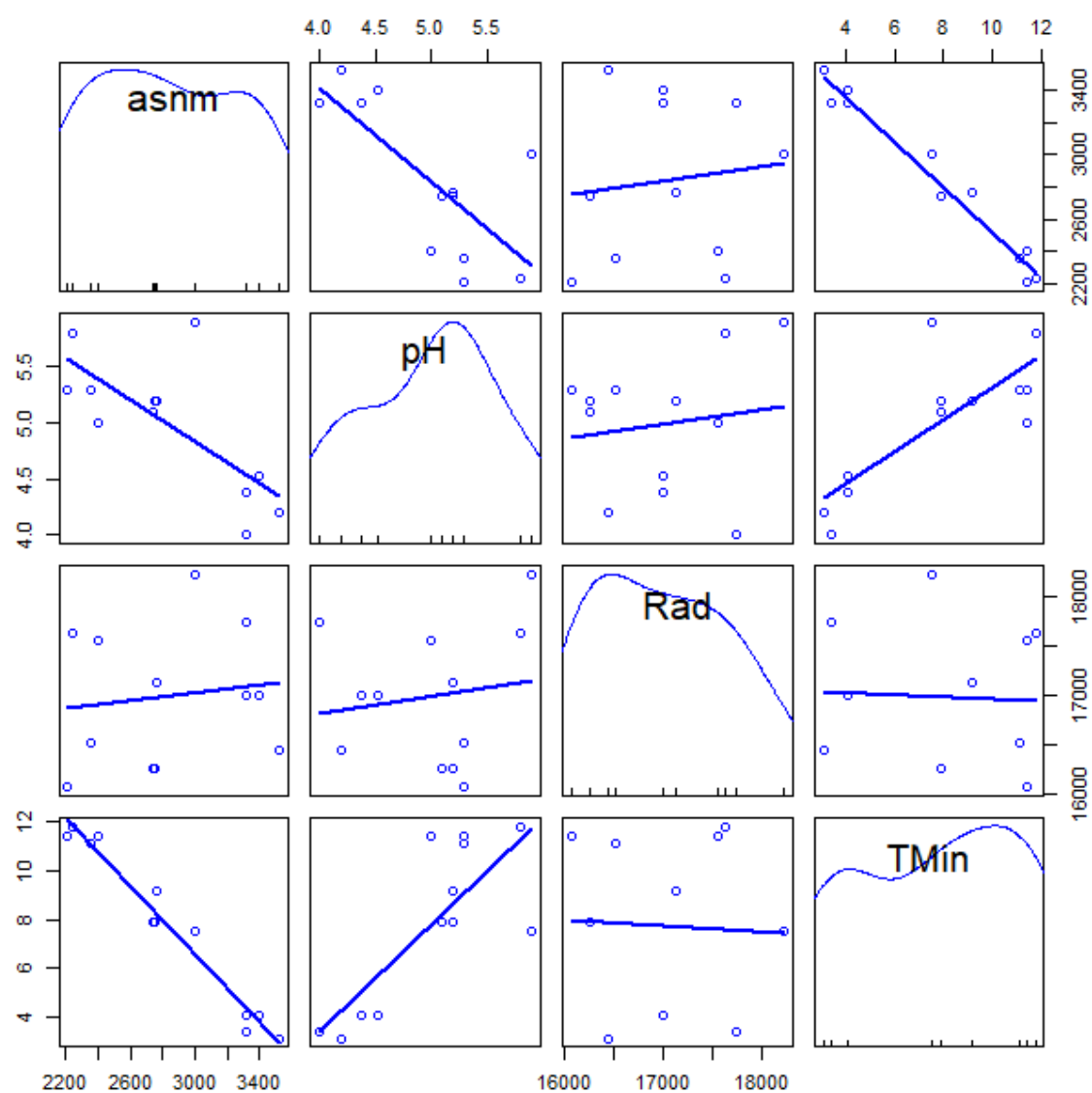
FAMILIA	GENERO	SPECIES	N
Lauraceae	Beilschmiedia	Beilschmiedia towarensis	2
Lauraceae	Lauraceae	Lauraceae sp.1	2
Lauraceae	Lauraceae	Lauraceae sp.2	11
Lauraceae	Lauraceae	Lauraceae sp.3	15
Lauraceae	Lauraceae	Lauraceae sp.4	4
Lauraceae	Lauraceae	Lauraceae sp.5	25
Lauraceae	Lauraceae	Lauraceae sp.6	1
Lauraceae	Nectandra	Nectandra sp.1	7
Lauraceae	Nectandra	Nectandra sp.2	8
Lauraceae	Ocotea	Ocotea calophylla	1
Lauraceae	Ocotea	Ocotea floribunda	1
Lauraceae	Ocotea	Ocotea infrafoveolata	4
Lauraceae	Ocotea	Ocotea multinervis	1
Lauraceae	Ocotea	Ocotea sericea	1
Lauraceae	Ocotea	Ocotea smithiana	2
Lauraceae	Ocotea	Ocotea sp.1	5
Lauraceae	Persea	Persea mutisii	10
Lauraceae	Persea	Persea subcordata	1
Loranthaceae	Gaiadendron	Gaiadendron punctatum	5
Loranthaceae	Gaiadendron	Gaiadendron sp.1	41
Malvaceae	Ochroma	Ochroma pyramidale	10
Melastomataceae	Axinaea	Axinaea colombiana	3
Melastomataceae	Axinaea	Axinaea lehmannii	4
Melastomataceae	Axinaea	Axinaea macrophylla	46
Melastomataceae	Graffenrieda	Graffenrieda sp.1	12
Melastomataceae	Melastomataceae	Melastomataceae sp.1	45
Melastomataceae	Melastomataceae	Melastomataceae sp.2	1
Melastomataceae	Melastomataceae	Melastomataceae sp.3	2
Melastomataceae	Meriania	Meriania sp.1	9
Melastomataceae	Meriania	Meriania tomentosa	47
Melastomataceae	Miconia	Miconia codonostigma	14
Melastomataceae	Miconia	Miconia pustulata	22
Melastomataceae	Miconia	Miconia sandemanii	21
Melastomataceae	Miconia	Miconia smaragdina	4
Melastomataceae	Miconia	Miconia sp.1	17
Melastomataceae	Miconia	Miconia sp.2	3
Melastomataceae	Miconia	Miconia sp.3	85
Melastomataceae	Miconia	Miconia sp.4	3
Melastomataceae	Miconia	Miconia sp.5	10
Melastomataceae	Miconia	Miconia sp.6	2
Melastomataceae	Miconia	Miconia theaezans	108
Melastomataceae	Miconia	Miconia tinifolia	426
Melastomataceae	Miconia	Miconia versicolor	1
Melastomataceae	Miconia	Miconia wurdackii	3

FAMILIA	GENERO	SPECIES	N
Melastomataceae	Ossaea	Ossaea micrantha	6
Melastomataceae	Tibouchina	Tibouchina grossa	3
Melastomataceae	Tibouchina	Tibouchina lepidota	295
Melastomataceae	Tibouchina	Tibouchina mollis	12
Meliaceae	Guarea	Guarea sp.1	4
Meliaceae	Ruagea	Ruagea glabra	19
Meliaceae	Ruagea	Ruagea hirsuta	1
Meliaceae	Ruagea	Ruagea smithii	2
Monimiaceae	Mollinedia	Mollinedia sp.1	6
Monimiaceae	Mollinedia	Mollinedia tomentosa	11
Moraceae	Ficus	Ficus apollinaris	9
Moraceae	Ficus	Ficus dulciaria	2
Moraceae	Ficus	Ficus hartwegii	2
Moraceae	Ficus	Ficus maxima	15
Moraceae	Ficus	Ficus sp	3
Moraceae	Helicostylis	Helicostylis tovarensis	4
Moraceae	Moraceae	Moraceae sp.1	1
Moraceae	Naucleopsis	Naucleopsis capirensis	1
Moraceae	Naucleopsis	Naucleopsis naga	4
Myricaceae	Morella	Morella pubescens	80
Myrtaceae	Calycolpus	Calycolpus moritzianus	5
Myrtaceae	Calyptanthus	Calyptanthus lozanoi	1
Myrtaceae	Eugenia	Eugenia dittocrepis	2
Myrtaceae	Eugenia	Eugenia florida	1
Myrtaceae	Myrcianthes	Myrcianthes rhopaloides	11
Myrtaceae	Myrtaceae	Myrtaceae sp.1	2
Myrtaceae	Psidium	Psidium cattleianum	1
Nyctaginaceae	Guapira	Guapira costaricana	6
Papaveraceae	Bocconia	Bocconia frutescens	10
Pentaphylacaceae	Freziera	Freziera arbutifolia	11
Pentaphylacaceae	Freziera	Freziera candicans	70
Pentaphylacaceae	Freziera	Freziera reticulata	353
Pentaphylacaceae	Freziera	Freziera sp.2	1
Pentaphylacaceae	Ternstroemia	Ternstroemia macrocarpa	4
Phyllanthaceae	Hieronyma	Hieronyma huilensis	8
Piperaceae	Piper	Piper crassinervium	3
Piperaceae	Piper	Piper daniel-gonzalezii	2
Piperaceae	Piper	Piper glanduligerum	1
Piperaceae	Piper	Piper obliquum	1
Piperaceae	Piper	Piper sp.1	17
Polygalaceae	Monnina	Monnina sp.1	1
Polygonaceae	Coccoloba	Coccoloba sp.1	3
Primulaceae	Ardisia	Ardisia guianensis	146
Primulaceae	Clavija	Clavija sp.1	2

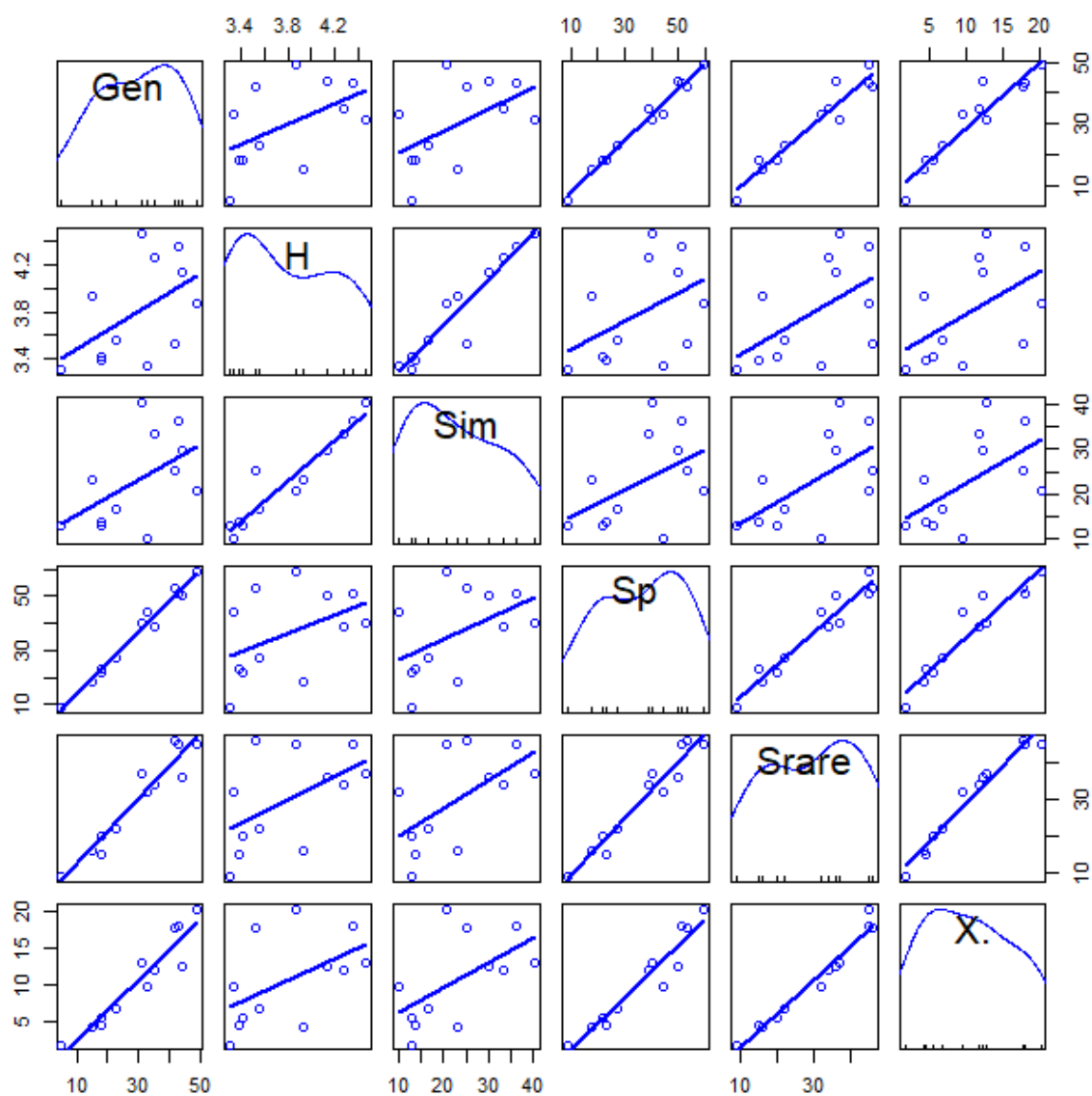
FAMILIA	GENERO	SPECIES	N
Primulaceae	Cybianthus	Cybianthus venezuelanus	1
Primulaceae	Geissanthus	Geissanthus occidentalis	12
Primulaceae	Myrsine	Myrsine coriacea	24
Primulaceae	Myrsine	Myrsine dependens	25
Primulaceae	Myrsine	Myrsine latifolia	4
Primulaceae	Myrsine	Myrsine pellucida	26
Primulaceae	Myrsine	Myrsine sp.	2
Proteaceae	Panopsis	Panopsis sp.1	18
Proteaceae	Panopsis	Panopsis suaveolens	5
Proteaceae	Roupala	Roupala sp.1	9
Rosaceae	Hesperomeles	Hesperomeles ferruginea	5
Rosaceae	Hesperomeles	Hesperomeles sp.2	1
Rosaceae	Prunus	Prunus falcata	2
Rosaceae	Prunus	Prunus integrifolia	23
Rosaceae	Prunus	Prunus urotaenia	2
Rubiaceae	Aracnothryx	Arachnothryx colombiana	5
Rubiaceae	Cinchona	Cinchona antioquiae	1
Rubiaceae	Faramea	Faramea jasminoides	1
Rubiaceae	Faramea	Faramea sp.1	3
Rubiaceae	Guettarda	Guettarda crispiflora	19
Rubiaceae	Guettarda	Guettarda tournefortiopsis..	22
Rubiaceae	Ladenbergia	Ladenbergia macrocarpa	2
Rubiaceae	Palicourea	Palicourea acetosoides	1
Rubiaceae	Palicourea	Palicourea angustifolia	31
Rubiaceae	Palicourea	Palicourea apicata	3
Rubiaceae	Palicourea	Palicourea calophlebia	6
Rubiaceae	Palicourea	Palicourea demissa	24
Rubiaceae	Palicourea	Palicourea pyramidalis	14
Rubiaceae	Posoqueria	Posoqueria coriacea	1
Rubiaceae	Psychotria	Psychotria sylvivaga	116
Rubiaceae	Rubiaceae	Rubiaceae sp.	1
Rubiaceae	Rubiaceae	Rubiaceae sp.1	5
Rubiaceae	Rubiaceae	Rubiaceae sp.2	31
Sabiaceae	Meliosma	Meliosma sp.1	12
Sabiaceae	Meliosma	Meliosma sp.2	1
Sabiaceae	Meliosma	Meliosma sp.3	2
Sabiaceae	Meliosma	Meliosma sp.4	3
Sabiaceae	Meliosma	Meliosma sp.5	1
Salicaceae	Abatia	Abatia parviflora	5
Salicaceae	Casearia	Casearia mariquitensis	1
Salicaceae	Hasseltia	Hasseltia floribunda	7
Sapindaceae	Allophylus	Allophylus excelsus	5
Sapindaceae	Billia	Billia rosea	5
Scrophulariaceae	Buddleja	Buddleja sp.1	33

FAMILIA	GENERO	SPECIES	N
Siparunaceae	Siparuna	Siparuna echinata	5
Siparunaceae	Siparuna	Siparuna laurifolia	4
Solanaceae	Cestrum	Cestrum humboldtii	3
Solanaceae	Cestrum	Cestrum ochraceum	2
Solanaceae	Cestrum	Cestrum sp.1	2
Solanaceae	Lycianthes	Lycianthes sp.1	32
Solanaceae	Sessea	Sessea sp.	6
Solanaceae	Solanaceae	Solanaceae sp.1	10
Solanaceae	Solanaceae	Solanaceae sp.2	2
Solanaceae	Solanaceae	Solanaceae sp.3	7
Solanaceae	Solanum	Solanum aphyodendron	3
Solanaceae	Solanum	Solanum asperolanatum	6
Solanaceae	Solanum	Solanum hypaleurotrichum	13
Solanaceae	Solanum	Solanum lepidotum	2
Solanaceae	Solanum	Solanum sp.3	21
Solanaceae	Solanum	Solanum sp.4	15
Staphyleaceae	Turpinia	Turpinia occidentalis	40
Styracaceae	Styrax	Styrax glabratus	1
Styracaceae	Styrax	Styrax sp.1	1
Symplocaceae	Symplocos	Symplocos lehmannii	9
Symplocaceae	Symplocos	Symplocos quitensis	3
Symplocaceae	Symplocos	Symplocos rimbachii	4
Theaceae	Gordonia	Gordonia fruticosa	1
Theaceae	Gordonia	Gordonia pubescens	2
Theaceae	Gordonia	Gordonia robusta	1
Theaceae	Gordonia	Gordonia sp.1	26
Urticaceae	Cecropia	Cecropia sp.	2
Urticaceae	Cecropia	Cecropia telenitida	19
Urticaceae	Urera	Urera simplex	20
Urticaceae	Urera	Urera sp.1	10
Verbenaceae	Citharexylum	Citharexylum montanum	8
Verbenaceae	Citharexylum	Citharexylum sp.1	1
Verbenaceae	Lippia	Lippia hirsuta	56
Verbenaceae	Lippia	Lippia sp.1	12
Verbenaceae	Verbenaceae	Verbenaceae sp.1	3
Verbenaceae	Verbenaceae	Verbenaceae sp.2	12
Winteraceae	Drymis	Drimys granadensis	2

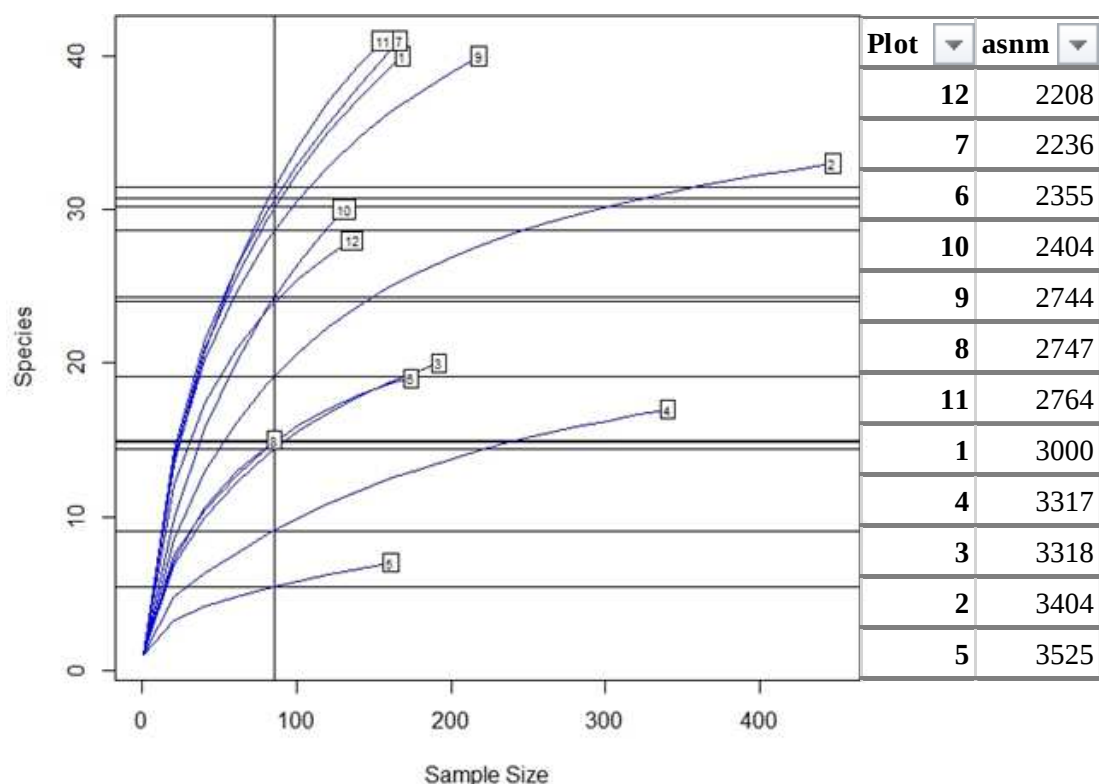
Anexo 1.2. Relaciones de correlación lineal entre las cuatro variables ambientales



Anexo 1.3. Matriz de correlaciones pareadas de las variables de diversidad taxonómica



Anexo1.4. Curvas de acumulación de especies para estimación de especies rarefaccionadas. El valor de individuos para comparación fue de 96.



Anexo 1.5. Índice de importancia para las 10 especies ecológicamente más importantes en cada una de las 12 parcelas en el gradiente de altitud de la parte alta de la cuenca del Quindío.

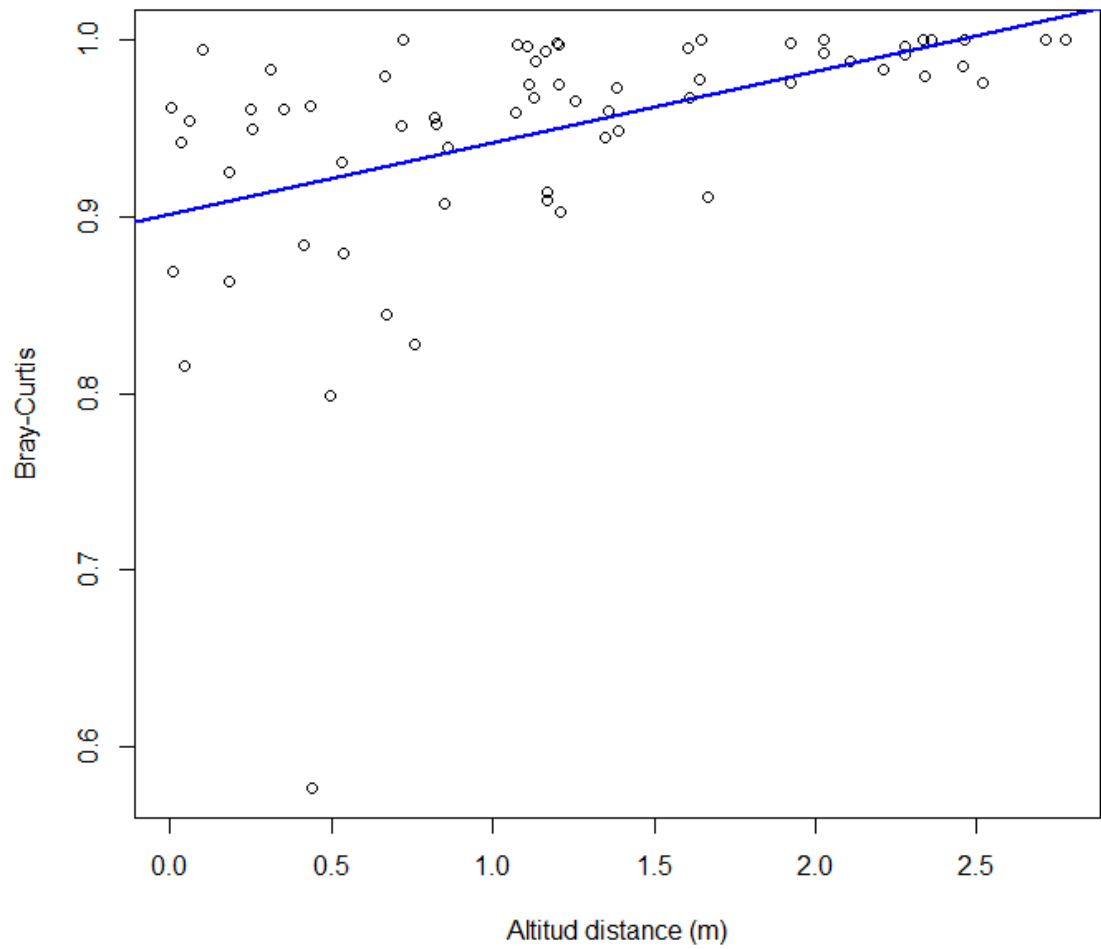
asnm	Plot	Especie	n	IVI
2208	12	Cecropia telenitida	12	41,29
2208	12	Chrysochlamys sp.1	56	39,78
2208	12	Ochroma pyramidale	10	22,60
2208	12	Rubiaceae sp.2	31	21,67
2208	12	Buddleja sp.1	22	19,74
2208	12	Calatola costaricensis	17	16,27
2208	12	Ficus maxima	15	14,03
2208	12	Ficus apollinaris	7	13,42
2208	12	Solanum sp.4	13	9,81
2208	12	Annonaceae sp.2	10	8,61
2208	12	Otras	105	92,78
2236	7	Lauraceae sp.5	25	24,97
2236	7	Cyathea sp.2	37	21,27
2236	7	Wettinia kalbreyeri	22	16,75
2236	7	Saurauia ursina	28	16,70
2236	7	Palicourea demissa	24	15,72
2236	7	Alsophila cuspidata	26	14,97
2236	7	Chrysochlamys colombiana	12	14,97

asnm	Plot	Especie	n	IVI
2236	7	Urera simplex	20	13,35
2236	7	Cecropia telenitida	7	11,88
2236	7	Ocotea multinervis	1	10,65
2236	7	Otras	153	138,76
2355	6	Psychotria sylvivaga	116	60,82
2355	6	Cyathea caracasana	76	55,27
2355	6	Lippia hirsuta	50	51,72
2355	6	Miconia theaezans	46	29,85
2355	6	Lycianthes sp.1	31	19,11
2355	6	Baccharis latifolia	16	14,71
2355	6	Weinmannia multijuga	9	8,02
2355	6	Freziera arbutifolia	11	7,70
2355	6	Miconia sp.5	10	6,76
2355	6	Gordonia robusta	1	6,00
2355	6	Otras	46	40,03
2404	10	Quercus humboldtii	88	103,81
2404	10	Cyathea divergens	42	29,88
2404	10	Inga edulis	20	17,66
2404	10	Alsophila erinacea	21	15,45
2404	10	Guettarda crispiflora	18	15,43
2404	10	Mauria heterophylla	12	10,39
2404	10	Hedyosmum bonplandianum	8	9,18
2404	10	Guettarda tournefortiopsis	4	7,37
2404	10	Oreopanax incisus	7	6,75
2404	10	Ageratina popayanensis	6	5,68
2404	10	Otras	80	78,41
2744	9	Cyathea sp.1	86	27,17
2744	9	Ageratina sp.2	61	26,84
2744	9	Cyathea pallescens	83	23,67
2744	9	Hedyosmum bonplandianum	80	21,77
2744	9	Clusia sp.2	26	20,56
2744	9	Gaiadendron sp.1	41	19,90
2744	9	Freziera candicans	39	13,42
2744	9	Weinmannia auriculata	27	12,50
2744	9	Viburnum undulatum	21	10,39
2744	9	Meriania tomentosa	23	10,17
2744	9	Otras	192	113,60
2747	8	Tibouchina lepidota	290	147,55
2747	8	Morella pubescens	79	44,82
2747	8	Weinmannia multijuga	42	28,29
2747	8	Freziera candicans	27	20,19
2747	8	Tibouchina mollis	12	8,53
2747	8	Viburnum undulatum	10	7,92
2747	8	Alnus jorullensis	9	6,22

asnm	Plot	Especie	n	IVI
2747	8	Miconia theaezans	8	6,02
2747	8	Miconia sp.1	9	6,00
2747	8	Cavendishia guatapeensis	7	4,62
2747	8	Otras	18	19,83
2764	11	Quercus humboldtii	37	56,46
2764	11	Meriania tomentosa	24	22,23
2764	11	Ruagea glabra	18	21,55
2764	11	Miconia theaezans	19	16,09
2764	11	Turpinia occidentalis	10	12,05
2764	11	Mollinedia tomentosa	11	11,14
2764	11	Tournefortia fuliginosa	9	10,77
2764	11	Roupala sp.1	7	10,11
2764	11	Solanum sp.3	15	9,71
2764	11	Ageratina sp.2	12	9,37
2764	11	Otras	123	120,51
3000	1	Brunellia goudotii	15	42,07
3000	1	Viburnum undulatum	27	19,75
3000	1	Palicourea angustifolia	31	16,46
3000	1	Lippia sp.1	12	16,30
3000	1	Miconia pustulata	16	14,97
3000	1	Miconia theaezans	11	13,87
3000	1	Alnus jorullensis	4	12,82
3000	1	Panopsis sp.1	18	12,16
3000	1	Myrsine coriacea	17	11,75
3000	1	Prunus integrifolia	11	10,66
3000	1	Otras	169	129,18
3317	4	Weinmannia sp.1	156	100,17
3317	4	Miconia tinifolia	337	93,31
3317	4	Miconia sp.3	85	38,88
3317	4	Miconia sandemanii	16	11,14
3317	4	Symplocos lehmannii	9	9,48
3317	4	Oreopanax discolor	11	8,03
3317	4	Myrsine dependens	8	6,55
3317	4	Oreopanax ruizianum	6	4,44
3317	4	Solanum hypoleurotrichum	4	4,17
3317	4	Clethra ovalifolia	6	2,88
3317	4	Otras	27	20,95
3318	3	Ardisia guianensis	130	104,05
3318	3	Weinmannia reticulata	38	52,70
3318	3	Cyathea pallescens	23	21,90
3318	3	Viburnum undulatum	24	21,74
3318	3	Myrcianthes rhopaloides	11	15,00
3318	3	Oreopanax incisus	9	11,82
3318	3	Oreopanax sp.1	9	10,88

asnm	Plot	Especie	n	IVI
3318	3	Myrsine dependens	5	10,15
3318	3	Axinaea colombiana	3	7,94
3318	3	Ocotea infrafoveolata	4	7,59
3318	3	Otras	30	36,24
3404	2	Freziera reticulata	353	98,14
3404	2	Weinmannia rollottii	71	19,32
3404	2	Melastomataceae sp.1	44	17,98
3404	2	Hedyosmum cuatrecazanum	39	16,19
3404	2	Axinaea macrophylla	41	14,97
3404	2	Oreopanax incisus	42	13,03
3404	2	Oreopanax discolor	19	10,03
3404	2	Viburnum undulatum	22	8,90
3404	2	Gordonia sp.1	26	8,45
3404	2	Ardisia guianensis	16	6,63
3404	2	Otras	210	86,37
3525	5	Weinmannia sp.1	114	178,32
3525	5	Miconia tinifolia	62	81,89
3525	5	Miconia sp.1	8	14,39
3525	5	Miconia sandemanii	5	12,39
3525	5	Hesperomeles ferruginea	2	3,03
3525	5	Melastomataceae sp.3	2	2,90
3525	5	Hesperomeles sp.2	1	2,39
3525	5	Melastomataceae sp.1	1	2,39
3525	5	Oreopanax discolor	1	2,29

Anexo 1.6. Resultados de Test de Mantel para Betadiversidad y altitud. Test de Mantel para Betadiversidad y Distancias geográfica



Altitud

Mantel statistic r: **0.4687**

Significance: **0.001**

Distancia Geográfica

Mantel statistic r: **0.1707**

Significance: **0.091**

CAPITULO 2. DIVERSIDAD FUNCIONAL DE BOSQUES EN UN GRADIENTE DE ALTITUD EN LOS ANDES DE COLOMBIA

FUNCTIONAL DIVERSITY OF FOREST ALONG AN ELEVATIONAL GRADIENT IN THE ANDES OF COLOMBIA

RESUMEN

La diversidad funcional es una dimensión de la diversidad que puede ayudar a entender el comportamiento de comunidades vegetales con respecto a variables ambientales. Los Andes tropicales son un bioma que aún tiene pocos estudios sobre ecología funcional y las características de sus comunidades. Se selecciono un área de bosque andino en el centro de Los Andes donde se pudieran estudiar comunidades vegetales que tuvieran un grado bajo de intervención en la cuenca del río Quindío en Colombia. Se establecieron 12 parcelas permanentes de 2500 m², donde se midieron e identificaron los árboles con DAP > 5cm y se les midieron el área foliar y el área foliar específica y se consultó la densidad de la madera en bases de datos. Se analizó con esos rasgos los grupos funcionales existentes a partir de análisis multivariado y se calcularon índices de diversidad funcional. Esas medidas de DF fueron relacionadas con la altitud para entender como la altitud entre 2200 y 3500 m influye sobre la configuración funcional de los ensamblajes. Se encontraron 5 tipos funcionales de plantas los cuales son influenciados por altitud mostrando dominancia de tres de ellos en la parte alta del gradiente. Los índices de diversidad funcional fueron influenciados negativamente por altitud, mostrando que a mayor elevación la DF disminuye evidenciando que las especies tienden a ser más parecidas funcionalmente con una tendencia hacia el conservacionismo fisiológico. Se concluye que los efectos del gradiente hacen que las comunidades sean más homogéneas funcionalmente y se recomienda explorar tendencias de esa DF en futuros escenarios de cambio climático esperados para Los Andes.

PALABRAS CLAVE

Índices de diversidad funcional, redundancia funcional, rasgos funcionales, área foliar específica

INTRODUCCIÓN

La diversidad de especies es un factor que aumenta la productividad, la biomasa y la estabilidad de los bosques tropicales (Phillips et al., 1994; Poorter et al., 2015). Pero debido a la alta diversidad y la respuesta individual de las especies forestales a gradientes ambientales, el efecto sobre los procesos ecosistémicos tiene un comportamiento asintótico atribuido a la redundancia funcional (Wright, 1996). Esa importancia de la diversidad en el funcionamiento y estabilidad de los ecosistemas aún es foco de debate, e investigaciones teóricas y empíricas en torno a la relación de riqueza de especies y funcionamiento ecosistémico son fundamentales para entender y planear el manejo de los bosques. Ese entendimiento se puede profundizar con la inclusión de otras dimensiones de la biodiversidad como la diversidad funcional (Fonseca and Ganade, 2001; Swenson, 2014).

La diversidad funcional (DF) es una de las cuatro dimensiones de la biodiversidad, está definida como el grado de diferencias de rasgos funcionales entre y dentro de las especies, comprende también el valor, rango, distribución y abundancia relativa de los rasgos dentro de las comunidades y los gradientes ambientales. Por otro lado, los rasgos son características morfológicas, fisiológicas o fenológicas medibles a nivel individual, que determinan el desempeño biológico en los procesos de ensamblaje comunitario (Violle et al., 2007; Valladares et al., 2007; Díaz et al., 2007; Mason and de Bello, 2013; Swenson, 2014). Esa dimensión funcional trasciende el análisis descriptivo, se puede hacer de forma relativamente fácil, económica y estandarizada, lo que permite la comparación entre comunidades a través de gradientes ambientales (Pla et al., 2012).

Para entender el funcionamiento ecosistémico la riqueza y abundancia de las especies no son suficientes, por lo cual se requiere conocer los rasgos funcionales de las especies presentes (Naeem et al., 1994; Hooper and Vitousek, 1997). Ya que los tipos y rango de esos rasgos son los que determinan el desempeño y la respuesta en determinada función de un individuo dentro de los procesos ecosistémicos (Chapin III et al., 2000; Díaz and Cabido, 2001).

La búsqueda de valores para DF ha permitido abordar muchas preguntas ecológicas importantes que han generado un aumento en la importancia e interés en el estudio de DF, pero aún en términos concretos es confuso lo que es DF o como debería medirse, por lo que su poder explicativo permanece en gran parte inexplorado (Tilman and Lehman, 2002; Mason et al., 2003; Petchey et al., 2004; Petchey and Gaston, 2006). En

la actualidad las medidas concretas de DF se dividen en discontinuas y continuas, el primer grupo se refiere al número de grupos funcionales de organismos presentes en una comunidad y estos grupos se pueden definir a priori o a posteriori. El segundo grupo consiste en índices que relacionan la diversidad de especies con los rasgos de los individuos de determinada comunidad (Petchey and Gaston, 2006), entre los más conocidos se encuentran el índice FD (Functional Diversity) (Petchey and Gaston, 2002), la diversidad de atributos funcionales FAD2 (Walker et al., 1999), el índice FD_{var} (Mason et al., 2003), Dispersión funcional (FDis), Media ponderada de la comunidad (MPC), Equitatividad funcional (FEve) y Riqueza funcional (FRic), cada uno muestra diferentes atributos y contrastes de los valores de los rasgos en una comunidad (Mason et al., 2013). El fundamento para abordar la medición de DF es que las plantas responden a los diferentes cambios en las condiciones biofísicas de un sitio y que los caracteres vegetativos son valiosos funcionalmente por su capacidad de reflejar presiones selectivas que afectan los procesos ecosistémicos (Díaz et al., 2002). Medir DF es medir la diversidad de rasgos funcionales, asumiendo que los rasgos funcionales son los componentes del fenotipo de un organismo que influyen y a su vez responden a los procesos ecosistémicos (Petchey and Gaston, 2006). Para el caso de los bosques neotropicales la medida de DF más usada ha sido la medida discontinua representada en el potencial de agrupar las especies en grupos ecológicos (Köhler et al., 2000).

La medición de DF depende de los procesos ecológicos de interés, el tipo de ecosistema y la escala espacio-temporal conveniente (Hooper et al., 2002). Eso hace que definir la función de interés lo más detalladamente posible sea crítico (Petchey and Gaston, 2006), para posteriormente escoger los rasgos de las plantas a evaluar según sea su respuesta a las variaciones del ambiente para manifestar su relación con esa función (Díaz et al., 2002). La medición de DF un ecosistema requiere de cuatro etapas (Petchey and Gaston, 2006). 1. Determinar los rasgos funcionales apropiados de los organismos que serán objeto de la medición. 2. Ponderar rasgos de acuerdo con su importancia funcional relativa. 3. Definir el tipo de variables y la metodología estadística para el procesamiento de datos y 4. Determinar la medida, la escala y el rango dentro los rasgos que explicarían la variación en los procesos a nivel del ecosistema.

Para cumplir las cuatro etapas y llegar a una medida de DF es fundamental el conocimiento específico acerca de cómo los organismos particularmente interactúan con el ambiente y entre ellos, y cómo varían los rasgos sobre gradientes ambientales. Ese conocimiento comprende el conocimiento experto o subjetivo de la fisiología de las

plantas (Mason et al., 2003), estudios observacionales de cómo los rasgos se distribuyen sobre un área con determinada variabilidad ambiental, estudios experimentales de interacciones entre especies, la literatura existente con caracterización de rasgos y modelos teóricos de comunidades y ecosistemas (Petchey and Gaston, 2006). Así mismo, es importante que existan metodologías que faciliten la captura de los rasgos de interés y brinden pautas generales de sus interacciones con procesos ecosistémicos (Cornelissen et al., 2003).

La evaluación del grado de redundancia funcional de un ecosistema requiere una definición de grupos funcionales (Fonseca and Ganade, 2001). Y el enfoque de tipos funcionales de plantas (TFP's) permite reducir la complejidad de la diversidad de especies en torno a una función ecológica, agrupando especies con funcionamiento similar independiente de su filogenia (Gitay et al., 1999; Díaz and Cabido, 2001). Esos grupos funcionales en una comunidad son efecto y respuesta frente a los procesos ecosistémicos (Lavorel and Garnier, 2002), por lo cual pueden ser usados para una mejor comprensión de los efectos de las variables ambientales en las comunidades vegetales.

Las características fisiológicas como tasa fotosintética, respuesta fotosintética a cambios de la luz, respuesta a la variabilidad ambiental entre otros son indicadoras del funcionamiento de cada especie en el ecosistema (Mason et al., 2003). Y pueden ser estimadas indirectamente usando los caracteres simples que son indicativos funcionales (Garnier et al., 2001; Violle et al., 2014).

Ejemplos de rasgos usados para comprender la funcionalidad de las especies de árboles tropicales son el tamaño de la planta y la arquitectura, los cuales están directamente ligados con la adquisición de luz de las plantas, su productividad primaria y el aumento de biomasa (Poorter, 1999; Cornelissen et al., 2003). El área foliar específica (AFE) está relacionada con la estrategia de aprovechamiento de luz (Garnier et al., 2001). Por su parte la densidad de madera es un rasgo que está correlacionado con el contenido de carbono e influye directamente sobre la acumulación y flujo de carbono (Fearnside, 1997; Wiemann and Williamson, 2002; Finegan et al., 2015).

Existe una disyuntiva fundamental entre la adquisición rápida de recursos y su conservación en la flora y sus grupos filogenéticos, la cual está ligada a rasgos que afectan procesos ecosistémicos. Esa disyuntiva se debe profundizar en gradientes ambientales y de perturbación para hacer aproximaciones del funcionamiento ecosistémico en procesos como la productividad, ciclaje de nutrientes, almacenamiento

de carbono, resiliencia y resistencia (Díaz et al., 2004) para aportar información que puede ser usada en procesos de restauración forestal y generar medidas de mitigación y adaptación al cambio climático.

Los Andes tropicales son un bioma de alta importancia por su biodiversidad y endemismo considerado un hotspot de biodiversidad (Myers et al., 2000; Bush et al., 2007) y abastecen servicios ecosistémicos en zonas densamente pobladas en el norte de Suramérica (Tejedor-Garavito et al., 2012; Balthazar et al., 2015). Son ecosistemas vulnerables al cambio climático que afecta las interacciones ecológicas y la estructuración de comunidades vegetales (Hassan et al., 2005; Herzog et al., 2012; Girardin et al., 2014). En Colombia comprenden el 2,5% de los bosques y son un ecosistema en categoría de peligro (Etter et al., 2017). Estas particularidades hacen de los Andes una prioridad de investigación para la búsqueda de conocimiento ecológico útil para plantear medidas de conservación y restauración (Tejedor-Garavito et al., 2012; Balthazar et al., 2015). Evaluar DF en zonas como los Andes donde los gradientes ambientales son tan determinantes para la selección de especies en la estructuración de comunidades es un potencial para mayor comprensión del efecto de nicho sobre la diversidad funcional. Sin embargo son pocos los estudios que han realizado análisis de DF en gradientes altitudinales de bosques montanos o andinos, se destacan un estudio enfocado a modelar la DF en escenarios de cambio climático en Costa Rica (Ruiz-Osorio, 2013) y un estudio en los Andes del Ecuador (Demol, 2016). En el marco de la investigación de ecología funcional, el objetivo del presente artículo es conocer los efectos de un gradiente altitudinal sobre las medidas de diversidad funcional en 12 comunidades arbóreas. Nuestra hipótesis es que existe un efecto de la altitud sobre los índices de diversidad funcional disminuyendo la riqueza funcional, la equitatividad funcional y la dispersión funcional. De acuerdo con la hipótesis de conservadurismo de nicho la DF en rasgos foliares disminuye con la existencia de filtros ambientales fuertes (Prinzing et al., 2001; Ackerly and Renner, 2004; Wiens and Graham, 2005; Cavender-Bares et al., 2009), como en este caso se presenta con la altitud y su efecto sobre la nubosidad y la temperatura mínima. Por otro lado esto hace que la redundancia funcional sea mayor en las comunidades que se encuentran más alto, donde la presión por recursos como luz y humedad se acentúa en el gradiente, es decir las especies tienden a ser más parecidas funcionalmente.

METODOLOGÍA

Área de estudio: la cuenca del río Quindío está localizada en el departamento del Quindío abastece de agua los municipios de Armenia, Circasia, La Tebaida e Salento, en total 300.000 habitantes que representan el 55% de la población del departamento (CRQ, 2014). La cuenca tiene 65,35 km de largo y 750 km² de área, inicia en el extremo norte oriental del municipio de Salento en el páramo del Quindío (4.200 msnm). Recorre el estado de norte a sur y desemboca en el río Barragán. Las coordenadas del área de estudio son 4.697°N;75.402°W en el nacimiento del río y 4.397°N;75.766°W en la desembocadura (Figura 2.1).

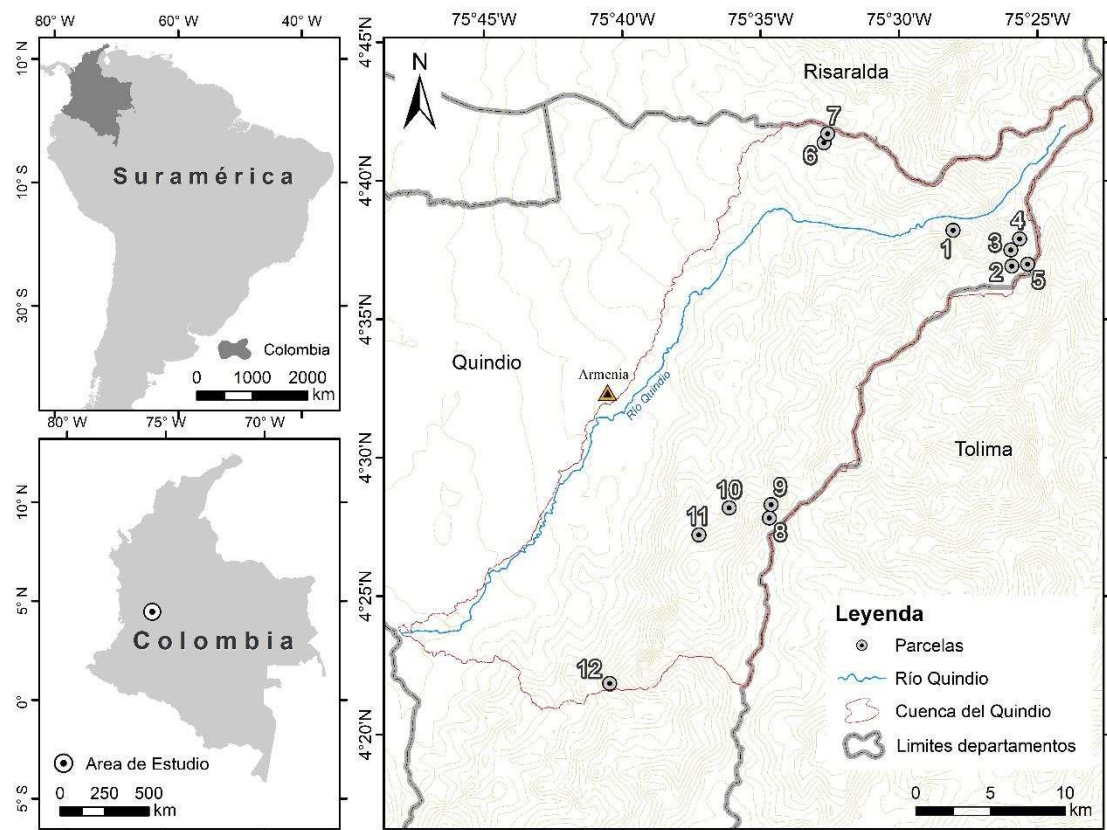


Figura 2.1. Ubicación del área de estudio en la cuenca alta del río Quindío y perfil del transecto de vegetación de las 12 unidades de muestro.

Toma de datos: se establecieron 12 parcelas permanentes de un $\frac{1}{4}$ ha (50x50 m) donde se midieron todos los individuos por encima de 5 cm de DAP. Se tomaron muestras botánicas por morfoespecies y fueron identificadas y depositadas en el Herbario Toli de la Universidad del Tolima. Se midió diámetro, altura y posición de cada individuo. Se midieron los rasgos funcionales de área foliar específica (AFE), área foliar (AF) y densidad básica de la madera (DM). Para los rasgos foliares se seleccionaron mínimo

dos árboles de cada una de las 269 especies encontradas en las 12 parcelas y se tomaron mínimo tres hojas frescas maduras, las mediciones se realizaron de acuerdo con los protocolos establecidos para estos rasgos (Cornelissen et al., 2003; Perez-Harguindeguy et al., 2016). La densidad de la madera fue tomada de la base de datos mundial de densidad de la madera (Chave et al., 2009), para las especies que no fueron encontradas en la base de datos se complementó con datos de densidad de la madera de bosques andinos del Laboratorio de Dendrología de la Universidad del Tolima (Datos sin publicar). La altitud fue medida en campo con GPS y posteriormente ajustada con las coordenadas de acuerdo con el modelo de elevación digital de la zona.

Procesamiento de datos: con todos los rasgos se construyeron matrices de especie-rasgo y sitio-especie para crear un árbol general de tipos funcionales de plantas de la región (Casanoves et al., 2011; Pla et al., 2012). Se calculó la estadística descriptiva de los tres rasgos. Se realizó un análisis de grupos funcionales con los tres rasgos, distancia de Gower y método de Ward, un análisis discriminante canónico de los grupos funcionales resultantes y un análisis de varianza multivariado para ver las diferencias en cada rasgo de los grupos resultantes, esta sección de análisis de grupos funcionales se hizo con el software Infostat (Di Rienzo et al., 2017). Para los tres rasgos se realizó una prueba de señal filogenética a través del test de mantel la cual es recomendada siempre que se aborden relaciones ambiente y diversidad funcional (Anexo 2.1) (Swenson, 2014). Se calcularon un total de 14 índices de DF multi rasgo (Anexo 2.2) y se evaluaron las correlaciones entre ellos para seleccionar los índices a ser analizados con relación a la altitud. Seis índices monorasgo unidimensionales (Anexo 2.3). Los índices de DF calculados fueron CWM (media ponderada de la comunidad de cada rasgo), wFDc (Diversidad funcional ponderada), Q (Entropía cuadrática), FDis (Dispersión funcional), FDiv (Divergencia funcional), FEve (Equidad funcional) y FRic (Riqueza funcional) (Pla et al., 2012), los procesamientos se desarrollaron con Fdiversity (Pla et al., 2012). Debido a que muchas métricas de DF están altamente correlacionadas (Villéger et al., 2008; Swenson, 2014), se seleccionó la riqueza de grupos funcionales junto con cuatro índices de DF, dichos índices fueron la media ponderada de la comunidad del AFE (MPC) y los índices de riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve) y la dispersión funcional (FDis), los cuales se analizaron para determinar el efecto de la altitud sobre la DF, esa relación fue explorada con un GLM Poisson Log mediante el programa R (R. Development Core Team, 2008).

RESULTADOS

Análisis de los rasgos

El área foliar específica tuvo valores entre 3.08 y 41.08 $\text{mm}^2\text{mg}^{-1}$, promedio de 10.68 y coeficiente de variación de 51.81%. El área foliar osciló entre 72 y 3.553.833, promedio de 152.477 y coeficiente de variación superior al 100%. La densidad de madera osciló entre 0.14 y 0.87, promedio de 0.57 y coeficiente de variación de 19.42%. Las dos variables foliares presentan asimetría positiva, es decir dentro de la curva normal tienden a existir más valores menores que la media. Por el contrario, DM tiene asimetría negativa, es decir existe mayor frecuencia de valores mayores a la media (0.57). En cuanto a la Kurtosis las tres variables son mesocúrticas, es decir las frecuencias tienden a estar por debajo de lo que sería una curva normal ajustada (Tabla 2.1, Figura 2.2).

Tabla 2.1. Estadística descriptiva de los rasgos funcionales

Variable	Media	DE	CV	Mín	Máx	Asimetría	Kurtosis
AFE ($\text{mm}^2\text{mg}^{-1}$)	10,68	5,54	51,87	3,08	41,08	2,05	6,34
AF (mm^2)	152477	570611	374,23	72	3.553.833	4,68	21,88
DM (gcm^{-3})	0,57	0,11	19,42	0,14	0,87	-0,71	0,98

AFE: área foliar específica; AF: área foliar; DM: densidad de madera; DE: desviación estándar; CV: coeficiente de variación; Mín: valor mínimo; Max: valor máximo

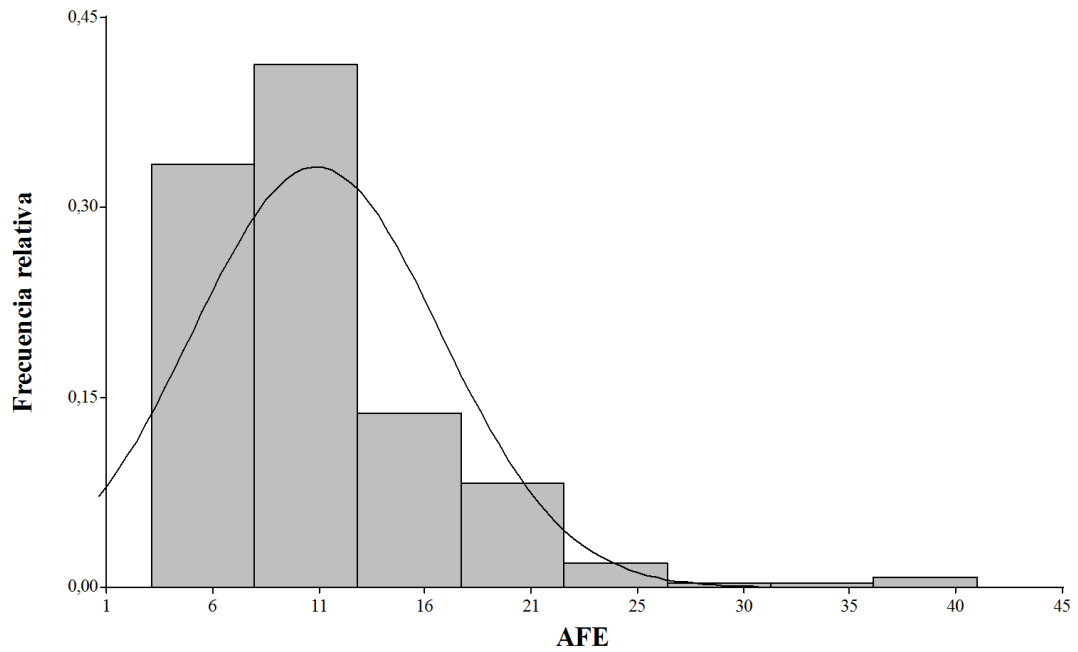


Figura 2.2. Histograma de Área Foliar Específica (AFE) para 269 especies del gradiente

Tendencias de los rasgos a través del gradiente

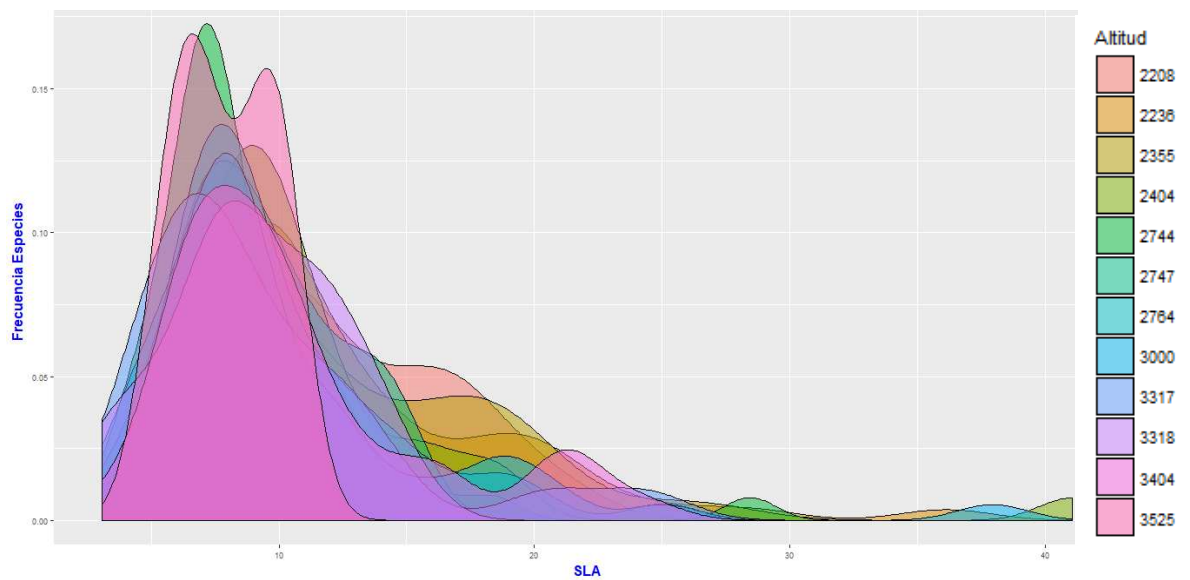


Figura 2.3. Distribuciones del AFE para las 12 parcelas en el gradiente de altitud

En general en todas las altitudes la mayoría de las especies están ubicadas en un promedio de $8.8 \text{ mm} \cdot \text{mg}^{-1}$ y la distribución se amplía hacia valores mayores en la parte media del gradiente entre los 2500 y 3000 m, esto se presenta principalmente por la presencia de especies pioneras que tienen valores altos de AFE debido a la influencia de

su bajo peso y mayor área foliar, también influyen las especies de hoja compuesta. Los valores bajos de AFE se concentran hacia la izquierda de la distribución y esta tendencia es marcada en las áreas altas del gradiente donde las especies presentan los valores más bajos de AFE (Figura 2.3).

Densidad de madera

En cuanto a DM, la distribución es más irregular que el AFE, la densidad de la madera a través del gradiente tiene una tendencia muy heterogénea en la distribución del rasgo, solamente a la mayor altitud se concentran más los valores de densidad en un valor de 62 g.cm^{-3} (Figura 2.4).

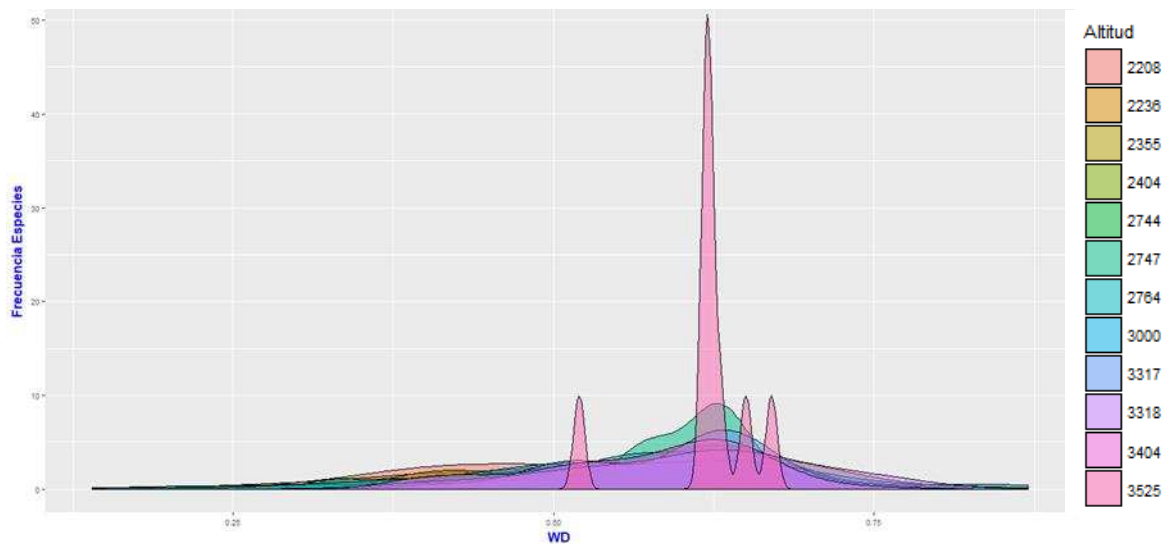


Figura 2.4. Distribuciones del DM para las 12 parcelas en el gradiente de altitud

Análisis de Grupos funcionales

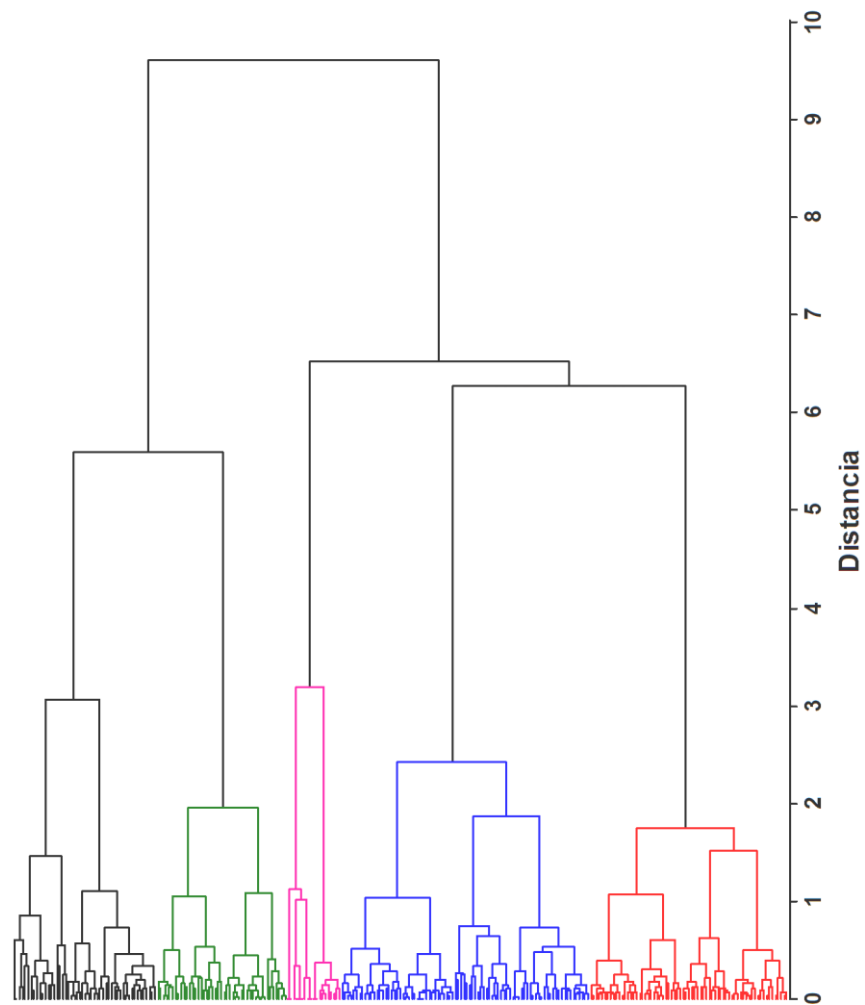


Figura 2.5. Análisis de conglomerados de las 269 especies de la metacomunidad del gradiente

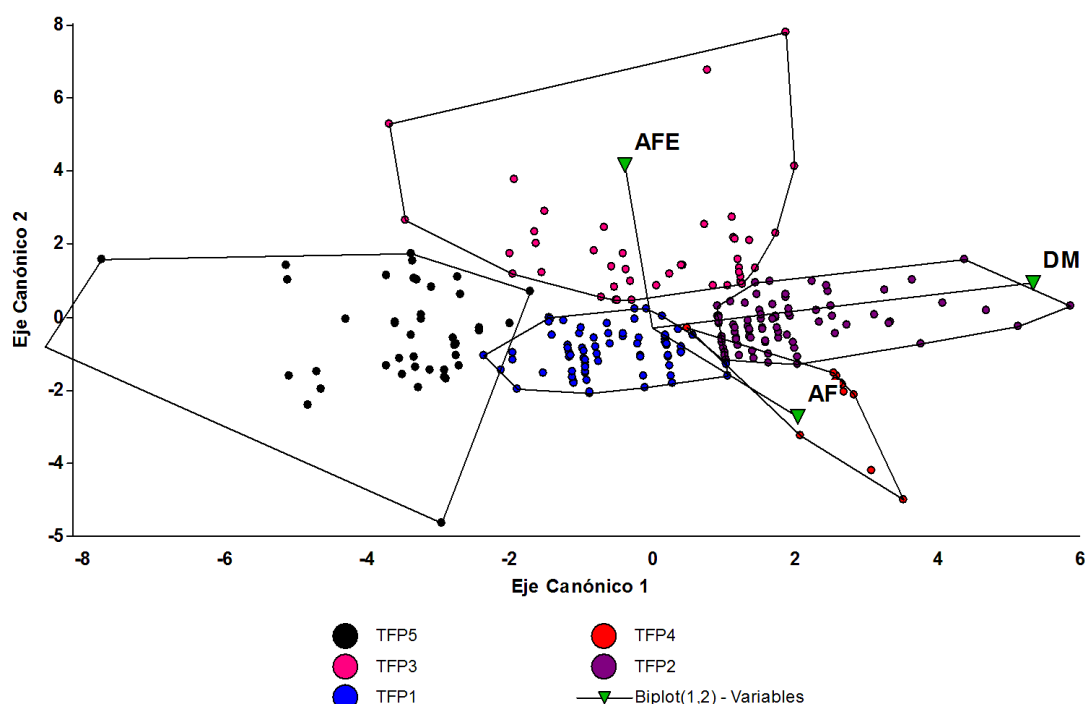


Figura 2.6. Análisis discriminante para cinco grupos funcionales. AFE: Área Foliar Específica (AFE); AF: Área foliar; DM densidad de madera.

El análisis de conglomerados (Figura 2.5) diferencia 5 grupos los cuales se evidencia en el análisis discriminante canónico que los cinco grupos funcionales están influenciados en su separación en el primer eje por la densidad de la madera y en el segundo eje principalmente por el área foliar específica (Figura 2.6).

El análisis de varianza multivariado mostro diferencias significativas en los tres rasgos y diferencio claramente los cinco grupos funcionales del Dendrograma, los detalles de cada grupo funcional se detallan en la Tabla 2.2 (Anexo 2.4). Y la composición de especies de cada grupo funcional se encuentra detallada en el Anexo 2.5.

Tabla 2.2. Análisis de varianza multivariado y medias de los tres rasgos para los cinco grupos funcionales

Grupo Funcional	SLAmm ² mg ⁻¹	AFmm ²	DM	*
5	13,36	195094,15	0,40	a
4	9,94	649738,83	0,58	b
3	17,8	6050,46	0,59	c
2	8,61	13129,4	0,66	d
1	7,74	9785,16	0,54	e

*Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

SLA: Área Foliar específica; AF: Área foliar; DM: densidad de madera

Relación de la Riqueza de los grupos funcionales con altitud

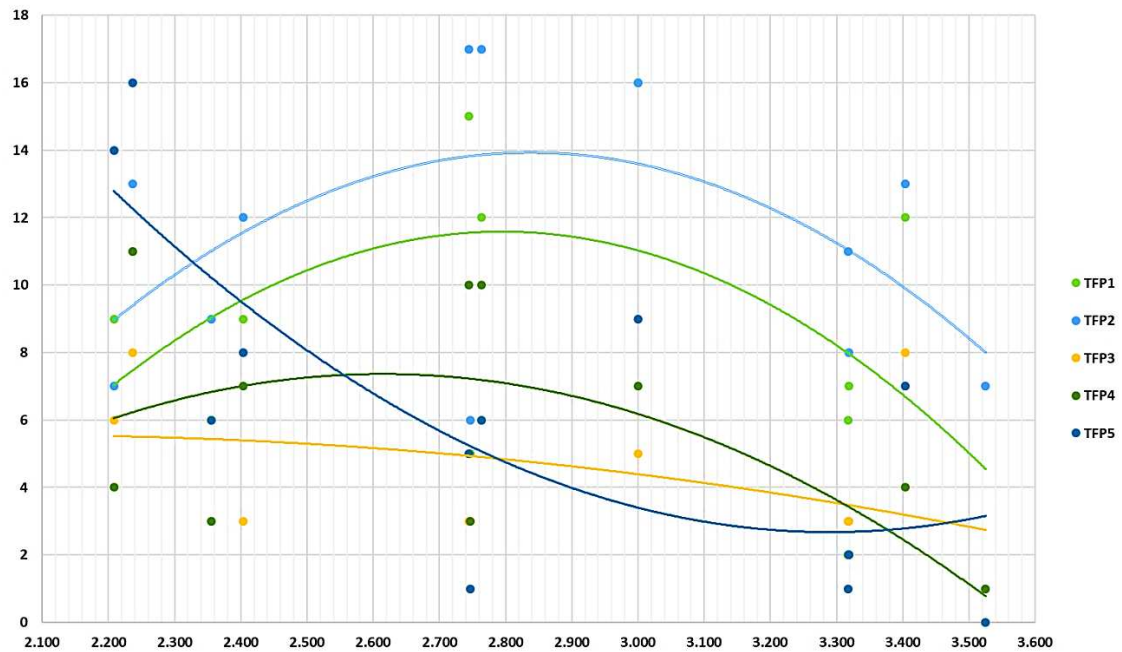


Figura 2.7. Relación de riqueza funcional de los cinco grupos funcionales a través del gradiente. TFP: Tipos Funcionales de Plantas. N: Número de especies dentro de cada TFP. asnm: altura sobre el nivel del mar

En cuanto a la riqueza de los grupos funcionales solo se encontraron efectos significativos ($p < 0,05$) con un GLM (Poisson, Log) sobre la abundancia de los TFP 4 y 5 (Figura 2.7). Los otros tres grupos tienen una tendencia a disminuir su riqueza pero los efectos de altitud no fueron estadísticamente significativos.

Dominancia por área basal de los grupos funcionales a través del gradiente

El TFP 2 es el que tiene la mayor presencia en todo el gradiente en cuanto a dominancia en área basal. La dominancia del TFP4 va aumentando a medida que el gradiente sube. El TFP1 también aumenta su dominancia en la parte más alta del gradiente, tanto el TFP4 como el TFP1 tienen el AFE baja lo que denota dominancia en las partes altas de hojas más gruesas y pesadas. El TFP3 aumenta su dominancia en la mitad del gradiente y baja a medida que se sube en el gradiente. El TFP5 está presente en 9 de los puntos del gradiente y aumenta su dominancia en las regiones bajas (Figura 2.8).

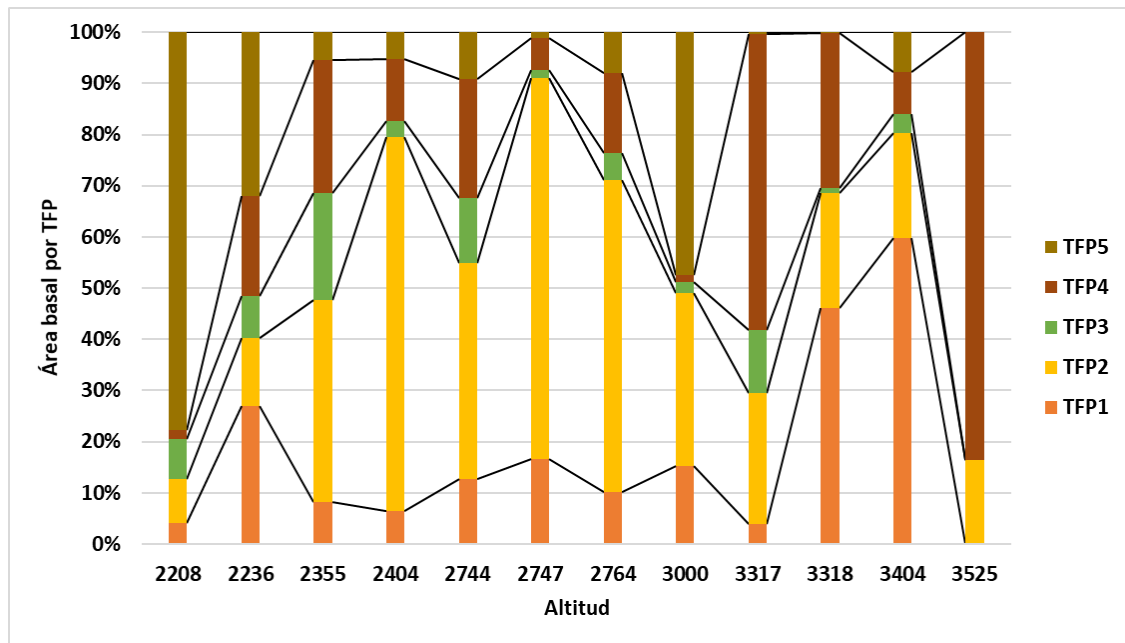


Figura 2.8. Porcentaje de dominancia en área basal de los cinco TFP's a través de la altitud. TFP: Tipos funcionales de plantas

Efecto de la altitud sobre los Índices tradicionales de diversidad funcional

Los efectos de la altitud sobre los índices de diversidad funcional son significativos ($p < 0.05$). La media ponderada de la comunidad para AFE disminuye a medida que se sube en el gradiente. La riqueza funcional (FRic) disminuye pero su gradiente es menos drástica que la equitatividad funcional (FEve) y que la dispersión funcional (FDis), es decir que las tres métricas de la DF disminuyen, entonces a medida que se sube en el gradiente la DF es menos rica, menos equitativa, ósea, dominan más especies con rasgos más parecidos y las comunidades son menos dispersas funcionalmente y tienden a estar todas las especies sobre los mismos valores de los rasgos, es decir son más similares y con menos rango de valores de los rasgos (Figura 2.9).

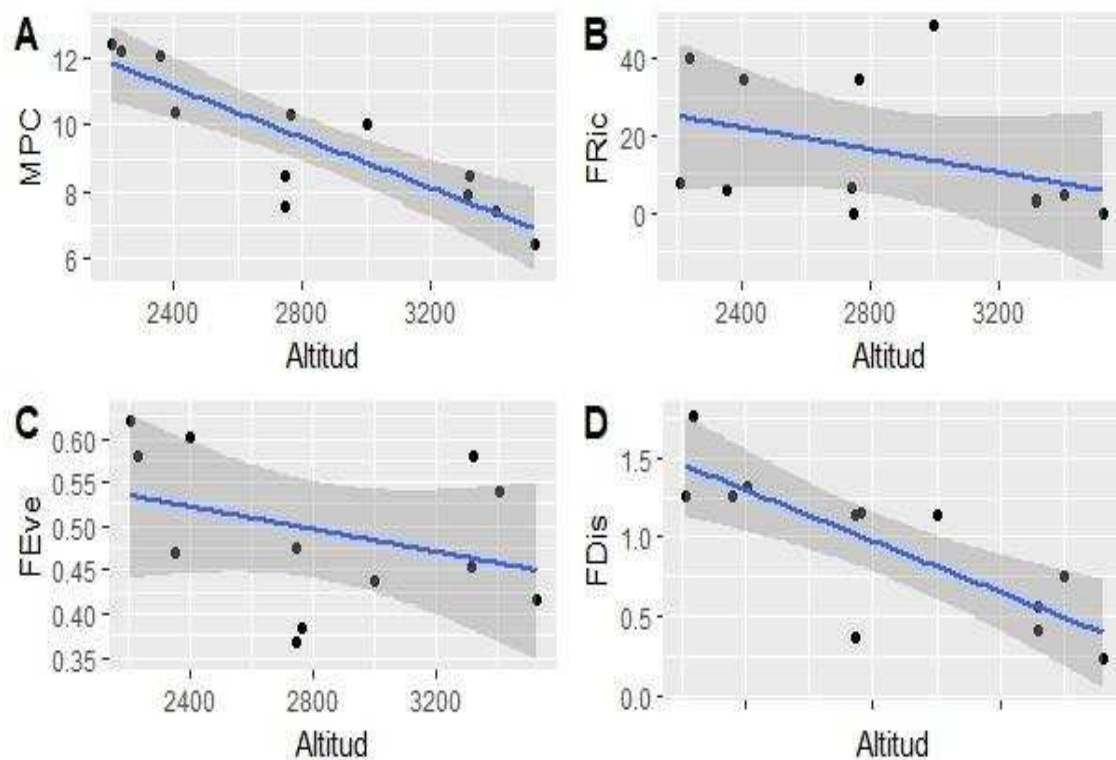


Figura 2.9. Relaciones de altitud con los índices de diversidad funcional. MPC: media ponderada de la comunidad del área foliar específica; FRic: Riqueza funcional; FEve: equitatividad funcional; FDis: dispersión funcional.

DISCUSIÓN

Descripción de los rasgos, rango, amplitud, distribución y correlación

El rango de AFE encontrado en las 269 especies de bosques andino se encuentra dentro del rango encontrado para un muestreo de 45.733 registros de la base de datos de rasgos funcionales TRY donde el cuantil 97.5 no supera el valor de $47.7 \text{ mm}^2\text{mg}^{-1}$ (Kattge et al., 2011) y en el mismo rango de un gradiente de altitud estudiado en Ecuador (Demol, 2016). En el caso de AF los valores tienen un rango más amplio presentando un AF máximo de $3.553.833 \text{ mm}^2$, estos valores que elevan el rango del área foliar en el presente estudio están dados por la presencia de palmas (Arecaceae) y helechos arbóreos (Cyatheaceae) que pueden tener en algunos casos áreas foliares superiores a tres metros cuadrados, lo cual es muy común en bosques tropicales donde estos dos grupos dominan en algunas regiones (Finegan et al., 2015). Para el caso de la densidad de la madera el rango encontrado en los bosques andinos al igual que el AFE se encuentra dentro del rango esperado para otros muestreos en diferentes tipos de bosques tanto templados como tropicales (Kattge et al., 2011). En cuanto a la señal filogenética

de los rasgos el test de mantel no mostro evidencia de que exista señal filogenética en los rasgos estudiados (Anexo 2.1) lo cual permite abordar las clasificaciones funcionales que derivan del presente estudio netamente desde el punto de vista funcional.

Grupos funcionales

Diversas clasificaciones funcionales se han realizado para ecosistemas forestales (Köhler et al., 2000). En general, se han clasificado las especies en dos extremos, en primer lugar las especies típicamente de hábitats de recurso alto o estrategia de metabolismo alto, las cuales pueden ser caracterizadas como de crecimiento rápido y alto potencial para la captura de recursos, mientras que al otro extremo del espectro funcional están las especies tienen un crecimiento en volumen lento y rasgos que realzan la conservación nutritiva. En términos generales, las especies de crecimiento rápido con una estrategia de vida adquisitiva de recursos tienden a tener hojas de vida corta, mientras que las especies conservadoras de crecimiento lento invierten más recursos en hojas gruesas y duraderas (Read et al., 2014). Este espectro o trade-off se vio manifestado en la clasificación funcional hallada en este estudio donde los grupos funcionales 4 y 2 son los de menor AFE y a la vez son los que dominan en las zonas altas donde el estrés ambiental es mayor.

En cuanto a agrupaciones que se han desarrollado con rasgos foliares y que ayudan a inferir sobre el comportamiento de las especies en cuanto su fisiología se destacan dos autores (Bongers and Popma, 1990; Rijkers et al., 2000) pero para bosques tropicales en general, no se encontró una clasificación comparable para bosques andinos de Colombia. Las agrupaciones funcionales a diferentes escalas tienen un margen amplio de variabilidad y se necesitan de una muestra considerable de individuos para poder determinar esta variación en rasgos foliares y de densidad de madera, ya que los gradientes sucesionales, las respuestas evolutivas y las adaptaciones funcionales de poblaciones son parte de un proceso dinámico, más bien regional que de un solo patrón de sitio (Reich et al., 2003; Chazdon et al., 2007, 2010).

Para el caso de nuestro análisis no solamente se observa el desempeño fisiológico de las especies sino que al someter todo el pool de especies de la metacomunidad del gradiente a un análisis de grupos funcionales, se está frente a el espectro funcional de acuerdo con los rasgos usados de DM, AFE y AF. Lo que permitió encontrar 5 tipos funcionales de plantas en toda la metacomunidad. Para evaluaciones funcionales, no hay ningún

número objetivo de rasgos, el número correcto de rasgos es el número que es funcionalmente importante y puede cambiar el nivel de redundancia funcional que una medida de DF pueda expresar (Petchey y Gaston 2002, Rosenfeld 2002). Un mayor número de rasgos tiende a hacer una medida menos redundante, ya que discriminará en más ejes (Funciones) las especies, por lo que en este caso la diversidad funcional es sensible a cambios de la riqueza de especies. Por el contrario, un número más pequeño mostrará una medida más redundante, es decir que cambios de la riqueza de especies tendrán poco efecto sobre la medida de DF, haciendo que la redundancia sea una característica bastante subjetiva (Petchey y Gaston 2006).

Sin embargo, es sólo subjetivo si los rasgos que construyen la clasificación no son bien justificados por una pregunta ecológica y el conocimiento sobre los rasgos funcionalmente importantes de las especies (Walker et al. 1999). Para el presente estudio los rasgos funcionales fueron seleccionados como desempeño de las especies frente a las variaciones de factores ambientales que están determinados por la altitud. Por lo que se espera que al existir un gradiente en estas variables las especies o grupos funcionales dominantes en algún extremo del gradiente estén reflejando la adaptación de las especies a las condiciones favorables o no que existen en el gradiente. Lo cual ha sido demostrado en análisis globales de diferentes gradientes (Read et al., 2014)

Se supone que a menor perturbación de un bosque, este conservará mayores propiedades en cuanto a funcionamiento ecosistémico, por el contrario un bosque perturbado o producto de una sucesión secundaria tendrá menos propiedades en cuanto a servicios ecosistémicos (Silver et al. 1997). Esta hipótesis ha sido explorada mediante comparaciones de bosques con otros sistemas como plantaciones monoespecíficas y mixtas (Lugo 1992, Haggar y Ewel 1997). Sin embargo, por la complejidad de los procesos que se dan en un bosque húmedo, esta hipótesis no ha sido completamente evaluada en muchas zonas del neotrópico, por lo que una medida de que en teoría abarque múltiples dimensiones del funcionamiento de bosques y las lleve a un índice, es una necesidad para seguir evaluando esas diferencias asumidas entre los tipos de bosque que se van generando producto de la intervención antrópica o filtros ambientales bien marcados.

Los cinco grupos funcionales hallados responden al gradiente (Figuras 2.7 y 2.8) y tienen significancia estadística (Anexo 2.4). Se espera que a medida que se sube en el gradiente altitudinal las especies tiendan a tener menor área foliar específica, pues son especies que están sometidas a menores temperaturas durante mayor tiempo. Esto

mismo fue encontrado en Costa Rica en un gradiente de altitud, donde los grupos funcionales hallados en esta región disminuían su riqueza a mayor altitud (Ruiz-Osorio, 2013). Este comportamiento de la riqueza dentro de un grupo demuestra como a medida que se avanza en el gradiente la diversidad de grupos funcionales en este caso fisiológicos disminuya y a su vez la redundancia dentro de los grupos que quedan sea mayor. Es decir, menos grupos pero dentro de ellos más redundantes. Esto muestra el efecto de las variables ambientales a seleccionar las especies con capacidad adaptativa a las condiciones del gradiente.

Índices y relación con la altitud

El índice monorrasgo de la media ponderada de la comunidad MPC-AFE tiende a disminuir a medida que se sube en el gradiente, es decir, las especies tienden a tener menor área con respecto a la masa que contienen, esto es típico de especies conservacionistas o que están sometidas a fuertes condiciones ambientales, lo misma relación del AFE con la altitud fue encontrada en bosques de Ecuador y Costa Rica (Ruiz-Osorio, 2013; Demol, 2016) y en general en gradientes de altitud a nivel global (Read et al., 2014) y es lo esperado en las tendencias de variabilidad de rasgos foliares (Callaway et al., 2002). Este comportamiento se debe principalmente a que mayor altura las temperaturas menores hacen que las especies tengan menor tasa fotosintética o se estén adaptando a estas condiciones limitantes tanto en temperaturas extremas como a menor mineralización y mayor acidez de los suelos (Körner, 2007; Read et al., 2014). En general dentro del gradiente se combinan varios factores que van determinando la dominancia de especies con menor AFE entre ellos se destacan menor precipitación, temperaturas bajas, pH ácido de los suelos de altura donde hay menor tasa de descomposición pero mucha acumulación y la presión atmosférica, haciendo que las especies sean más conservacionistas de los recursos (Díaz et al., 2004; Demol, 2016)

La mayoría de los estudios en este sentido se han basado en un enfoque cualitativo y subjetivo a la vez y no se han explorado los índices de DF propuestos en la literatura reciente, esto puede darse en parte por la gran diversidad de especies de este tipo de ecosistemas y la complejidad que implica caracterizar rasgos para muchas especies. También debido a que la diversidad funcional se ve afectada por el tamaño del

fragmento y otras variables ambientales (Magnago et al., 2014). Por lo cual se espera que este estudio aporte a futuras discusiones en más gradientes Andinos.

Sin embargo, análisis de los índices se han realizado para bosques andinos en Ecuador (Demol, 2016) y en bosques de montaña en Costa Rica (Ruiz-Osorio, 2013). Los valores de los índices de diversidad funcional para los bosques de Ecuador tienen una correlación significativa y un efecto de disminución sobre la diversidad funcional tanto en riqueza funcional, divergencia funcional y equidad funcional, siendo la FEve la que no tiene una relación marcada o significativa en los bosques de Ecuador (Demol, 2016). Los efectos aquí encontrados de la altitud sobre DF en general están influenciados por el rango de altitud del gradiente estudiado, ya que entre los 2.100 m y 3500 se encuentran las mayores transiciones de temperatura en los gradientes de los Andes centrales de Colombia, donde por la pendiente los cambios transicionales de condiciones ambientales se dan con mayor tasa de cambio con respecto a la distancia horizontal (Balthazar et al., 2015).

Un factor importante en el uso de estos índices de diversidad funcional es que están ponderados por una medida de dominancia para su cálculo, lo que hace que dicha medida ponderadora determine las diferencias de DF entre comunidades. En nuestro caso la medida ponderadora fue la abundancia y se encuentra que ella determina el valor de DF de la comunidad (Pla et al., 2012). Por lo cual es importante mencionar que lo que muestra esta tendencia es que la comunidad vegetal a medida que se sube en el gradiente tiene a ser más homogénea tanto en diversidad taxonómica (Cap. 1) que a su vez determina una acumulación de recursos o nicho por parte de las especies más adaptadas en la zona a las condiciones extremas de la altitud las cuales son las más dominantes (Bello et al., 2007).

Finalmente, la métricas usadas aquí son las recomendadas para estudios de comunidad (Petchey et al., 2004; Mason and de Bello, 2013; Swenson, 2014) que puedan resumir en un solo valor el valor funcional de dicha comunidad de acuerdo a los factores determinantes estudiados (van der Plas et al., 2017), que para este caso es la altitud, y mostro que la predicción planteada para la hipótesis del estudio está acorde con lo esperado en los estudios a pequeña escala o escala de paisaje donde se espera que la DF disminuya donde las condiciones ambientales o de nicho fundamental son extremas.

La rigidez de la relación entre los rasgos foliares es más fuerte donde la temperatura es más baja, lo que proporciona apoyo a la hipótesis de que la fuerza de los filtros

ambientales, que operan en organismos completos y no en rasgos individuales, cambia a lo largo de los gradientes ambientales (Read et al., 2014). Lo que se encontró en el presente estudio ya que a mayor altura la varianza del área foliar específica es menor y disminuye la media ponderada de la comunidad.

Específicamente, las presiones selectivas asociadas con temperaturas más bajas en las elevaciones más altas promueven los síndromes de rasgos foliares asociados con una tolerancia superior al estrés pero una competitividad inferior (Read et al., 2014). Esto apoya la hipótesis de que el papel del filtrado ambiental en el ensamblaje comunitario aumenta con la elevación (Callaway et al., 2002) y nuestra área de estudio no es la excepción de esta tendencia global en gradientes de altitud.

Finalmente para continuar entendiendo el comportamiento de las comunidades es relevante continuar tratando de encontrar efectos a varias escalas sobre los ensamblajes para poder particionar en algún momento ya que se considera que la composición de un conjunto de plantas es el resultado de una jerarquía de filtros que seleccionan especies y rasgos de un conjunto regional durante el tiempo ecológico y evolutivo, que comprende filtros abióticos e interacciones bióticas (Lavorel and Garnier, 2002). Y es recomendable empezar a conocer la variabilidad intraespecífica en los gradientes ambientales (Read et al., 2014), ya que pueden ayudar a entender los efectos de cambios climáticos. Para ello es importante seleccionar las especies o géneros más plásticos en el gradiente (Cap 1) y poder entender que está sucediendo con los factores evolutivos dentro de algunas poblaciones de especies plásticas. Ya que la variabilidad intraespecífica permite a las plantas pasar a través de filtros abióticos en un rango más amplio de elevaciones (Jung et al., 2010) y esa variación es un importante direccionador de la estructuración de las comunidades y el funcionamiento ecosistémico (Read et al., 2014)

CONCLUSIONES

De acuerdo con la hipótesis planteada en el estudio se concluye que en el gradiente de altitud evaluado las comunidades vegetales arbóreas tienden a tener menor diversidad funcional a medida que se asciende. Dicha disminución de la DF es la respuesta a las condiciones menos favorables para las especies que se encuentran en los bosques ubicados en la mayor altitud por encima de 3000 m. En la parte intermedia y baja del gradiente donde las condiciones son favorables en temperatura, precipitación y pH la

diversidad funcional es mayor como lo han encontrado otros autores anteriormente discutidos.

Las implicaciones que tiene esta ratificación del efecto sobre la DF de la altitud y todas las variables conexas son de relevancia para poder evaluar en escenarios climáticos futuros como podrían configurarse nuevos ensamblajes con especies de las partes medias del gradiente y ver como especies de alto valor para la conservación puedan requerir de medidas para poder garantizar su presencia en estos nuevos escenarios o futuros nichos.

BIBLIOGRAFÍA

- Ackerly DD, Renner AESS (2004) Adaptation, Niche Conservatism, and Convergence: Comparative Studies of Leaf Evolution in the California Chaparral. *Am Nat* 163:654–671 . doi: 10.1086/383062
- Balthazar V, Vanacker V, Molina A, Lambin EF (2015) Impacts of forest cover change on ecosystem services in high Andean mountains. *Ecol Indic* 48:63–75 . doi: 10.1016/j.ecolind.2014.07.043
- Bello F, Lepš J, Lavorel S, Moretti M (2007) Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities. *Community Ecol* 8:163–170 . doi: 10.1556/ComEc.8.2007.2.3
- Bongers F, Popma J (1990) Leaf dynamics of seedlings of rain forest species in relation to canopy gaps. *Oecologia* 82:122–127 . doi: 10.1007/BF00318543
- Bush MB, Hanselman JA, Hooghiemstra H (2007) Andean montane forests and climate change. In: *Tropical Rainforest Responses to Climatic Change*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 33–54
- Callaway RM, Brooker RW, Choler P, Kikvidze Z, Lortie CJ, Michalet R, Paolini L, Pugnaire FI, Newingham B, Aschehoug ET, Armas C, Kikodze D, Cook BJ (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417:844–848 . doi: 10.1038/nature00812
- Casanoves F, Pla L, Di Rienzo JA (2011) Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. CATIE
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol Lett* 12:693–715 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x
- Chapin III FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Díaz S (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234–242 . doi: 10.1038/35012241
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol Lett* 12:351–366 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x
- Chazdon RL, Finegan B, Capers RS, Salgado-Negret B, Casanoves F, Boukili V, Norden N (2010) Composition and Dynamics of Functional Groups of Trees During Tropical Forest Succession in Northeastern Costa Rica: Functional Groups of Trees. *Biotropica* 42:31–40 . doi: 10.1111/j.1744-7429.2009.00566.x
- Chazdon RL, Letcher SG, van Breugel M, Martínez-Ramos M, Bongers F, Finegan B (2007) Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 362:273–289 . doi: 10.1098/rstb.2006.1990
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Steege H ter, Morgan HD, Heijden MGA van der, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of

- protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 51:335–380 . doi: 10.1071/bt02124
- CRQ (2014) ORDENAMIENTO DEL RECURSO HÍDRICO DEL RÍO QUINDÍO
- Demol M (2016) Functional diversity in natural forests along an altitudinal gradient in northern Ecuador. *Magister Scientiae*, Universiteit Gent
- Di Rienzo J., F. Casanoves, Balzarini M.G, Gonzalez L., Tablada M, Robledo C.W. (2017) InfoStat versión 2017. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Díaz S, Gurvich DE, Pérez Harguindeguy N, Cabido MR (2002) ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Bol Soc Argent Bot* 37:135–140
- Diaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat- Martí G, Grime JP, Zarrinkamar F, Asri Y, Band SR, Basconcelo S, Castro- Díez P, Funes G, Hamzehee B, Khoshnevi M, Pérez- Harguindeguy N, Pérez- Rontomé MC, Shirvany FA, Vendramini F, Yazdani S, Abbas- Azimi R, Bogaard A, Boustani S, Charles M, Dehghan M, Torres- Espuny L de, Falczuk V, Guerrero- Campo J, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi- Saeed F, Maestro- Martínez M, Romo- Díez A, Shaw S, Siavash B, Villar- Salvador P, Zak MR (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *J Veg Sci* 15:295–304 . doi: 10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x
- Díaz S, Lavorel S, Bello F de, Quétier F, Grigulis K, Robson TM (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc Natl Acad Sci* 104:20684–20689 . doi: 10.1073/pnas.0704716104
- Díaz S, Cabido M (2001) Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol Evol* 16:646–655
- Etter A, Andrade A, Saavedra K, Amaya P, Arevalo P, Cortes J, Pacheco C, Soler D (2017) Lista roja de ecosistemas de Colombia. Pontificia Universidad Javeriana
- Fearnside PM (1997) Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *For Ecol Manag* 90:59–87 . doi: 10.1016/S0378-1127(96)03840-6
- Finegan B, Peña-Claros M, de Oliveira A, Ascarrunz N, Bret-Harte MS, Carreño-Rocabado G, Casanoves F, Díaz S, Eguiguren Velepucha P, Fernandez F, Licona JC, Lorenzo L, Salgado Negret B, Vaz M, Poorter L (2015) Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *J Ecol* 103:191–201 . doi: 10.1111/1365-2745.12346
- Fonseca CR, Ganade G (2001) Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *J Ecol* 89:118–125 . doi: 10.1046/j.1365-2745.2001.00528.x
- Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G (2001) A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Funct Ecol* 15:688–695 . doi: 10.1046/j.0269-8463.2001.00563.x
- Girardin CAJ, Farfan-Rios W, Garcia K, Feeley KJ, Jørgensen PM, Murakami AA, Cayola Pérez L, Seidel R, Paniagua N, Fuentes Claros AF, Maldonado C, Silman M, Salinas N, Reynel C, Neill DA, Serrano M, Caballero CJ, La Torre Cuadros M de los A, Macía MJ, Killeen TJ, Malhi Y (2014) Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecol Divers* 7:161–171 . doi: 10.1080/17550874.2013.820806
- Gitay H, Noble IR, Connell JH (1999) Deriving functional types for rain-forest trees. *J Veg Sci* 10:641–650 . doi: 10.2307/3237079
- Hassan RM, Scholes RJ, Ash N, Millennium Ecosystem Assessment (Program) (eds) (2005) Ecosystems and human well-being: current state and trends: findings of the Condition and Trends Working Group of the Millennium Ecosystem Assessment. Island Press, Washington, DC
- Herzog SK, Martinez R, Jorgensen P, Tiessen H (2012) Cambio climático y biodiversidad en los Andes tropicales. *Inter-Am Inst Glob Change Res IAI Sci Comm Probl Enviroment SCOPE* 348pp
- Hooper DU, Solan M, Symstad A, DöÅaz S, Gessner MO, Buchmann N, Degrange V, Grime P, Hulot F, Mermillod-Blondin F, Roy J, Spehn E (2002) Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. In: *Biodiversity and Ecosystem functioning*.

- Synthesis and perspectives, Loreau M; Naeem, S. y Inchausti P. Oxford. University Press, Oxford. UK., p 283
- Hooper DU, Vitousek PM (1997) The Effects of Plant Composition and Diversity on Ecosystem Processes. *Science* 277:1302–1305 . doi: 10.1126/science.277.5330.1302
- Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S (2010) Intraspecific variability and trait-based community assembly. *J Ecol* 98:1134–1140 . doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01687.x
- Kattge J, Díaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, Bönisch G, Garnier E, Westoby M, Reich PB, Wright IJ, Cornelissen JHC, Violle C, Harrison SP, Van BODEGOM PM, Reichstein M, Enquist BJ, Soudzilovskaia NA, Ackerly DD, Anand M, Atkin O, Bahn M, Baker TR, Baldocchi D, Bekker R, Blanco CC, Blonder B, Bond WJ, Bradstock R, Bunker DE, Casanoves F, Cavender-Bares J, Chambers JQ, Chapin Iii FS, Chave J, Coomes D, Cornwell WK, Craine JM, Dobrin BH, Duarte L, Durka W, Elser J, Esser G, Estiarte M, Fagan WF, Fang J, Fernández-Méndez F, Fidelis A, Finegan B, Flores O, Ford H, Frank D, Freschet GT, Fyllas NM, Gallagher RV, Green WA, Gutierrez AG, Hickler T, Higgins SI, Hodgson JG, Jalili A, Jansen S, Joly CA, Kerkhoff AJ, Kirkup D, Kitajima K, Kleyer M, Klotz S, Knops JMH, Kramer K, Kühn I, Kurokawa H, Laughlin D, Lee TD, Leishman M, Lens F, Lenz T, Lewis SL, Lloyd J, Llusià J, Louault F, Ma S, Mahecha MD, Manning P, Massad T, Medlyn BE, Messier J, Moles AT, Müller SC, Nadrowski K, Naeem S, Niinemets Ü, Nöller S, Nüske A, Ogaya R, Oleksyn J, Onipchenko VG, Onoda Y, Ordoñez J, Overbeck G, Ozinga WA, Patiño S, Paula S, Pausas JG, Peñuelas J, Phillips OL, Pillar V, Poorter H, Poorter L, Poschlod P, Prinzing A, Proulx R, Rammig A, Reinsch S, Reu B, Sack L, Salgado-Negret B, Sardans J, Shiodera S, Shipley B, Siefert A, Sosinski E, Soussana J-F, Swaine E, Swenson N, Thompson K, Thornton P, Waldram M, Weiher E, White M, White S, Wright SJ, Yguel B, Zaehle S, Zanne AE, Wirth C (2011) TRY – a global database of plant traits. *Glob Change Biol* 17:2905–2935 . doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x
- Köhler P, Ditzer T, Huth A (2000) Concepts for the Aggregation of Tropical Tree Species into Functional Types and the Application to Sabah's Lowland Rain Forests. *J Trop Ecol* 16:591–602
- Körner C (2007) The use of 'altitude' in ecological research. *Trends Ecol Evol* 22:569–574 . doi: 10.1016/j.tree.2007.09.006
- Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct Ecol* 16:545–556 . doi: 10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x
- Magnago LFS, Edwards DP, Edwards FA, Magrach A, Martins SV, Laurance WF (2014) Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *J Ecol* 102:475–485 . doi: 10.1111/1365-2745.12206
- Mason NWH, de Bello F (2013) Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *J Veg Sci* 24:777–780 . doi: 10.1111/jvs.12097
- Mason NWH, de Bello F, Mouillot D, Pavoine S, Dray S (2013) A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *J Veg Sci* 24:794–806 . doi: 10.1111/jvs.12013
- Mason NWH, MacGillivray K, Steel JB, Wilson JB (2003) An index of functional diversity. *J Veg Sci* 14:571–578 . doi: 10.1111/j.1654-1103.2003.tb02184.x
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853
- Naeem S, Thompson LJ, Lawler SP, Lawton JH, Woodfin RM (1994) Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368:368734a0 . doi: 10.1038/368734a0
- Perez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quetier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC (2016) Corrigendum to:

- New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 64:715 . doi: 10.1071/BT12225_CO
- Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol Lett* 9:741–758 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x
- Petchey OL, Gaston KJ (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol Lett* 5:402–411 . doi: 10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x
- Petchey OL, Hector A, Gaston KJ (2004) HOW DO DIFFERENT MEASURES OF FUNCTIONAL DIVERSITY PERFORM? *Ecology* 85:847–857 . doi: 10.1890/03-0226
- Phillips OL, Hall P, Gentry AH, Sawyer SA, Vásquez R (1994) Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proc Natl Acad Sci U S A* 91:2805–2809
- Pla L, Casanoves F, Di Rienzo J (2012) *Quantifying Functional Biodiversity*. Springer Netherlands, Dordrecht
- Poorter L (1999) Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Funct Ecol* 13:396–410 . doi: 10.1046/j.1365-2435.1999.00332.x
- Poorter L, van der Sande MT, Thompson J, Arets EJMM, Alarcón A, Álvarez-Sánchez J, Ascarrunz N, Balvanera P, Barajas-Guzmán G, Boit A, Bongers F, Carvalho FA, Casanoves F, Cornejo-Tenorio G, Costa FRC, de Castilho CV, Duivenvoorden JF, Dutrieux LP, Enquist BJ, Fernández-Méndez F, Finegan B, Gormley LHL, Healey JR, Hoosbeek MR, Ibarra-Manríquez G, Junqueira AB, Levis C, Licona JC, Lisboa LS, Magnusson WE, Martínez-Ramos M, Martínez-Yrizar A, Martorano LG, Maskell LC, Mazzei L, Meave JA, Mora F, Muñoz R, Nytch C, Pansonato MP, Parr TW, Paz H, Pérez-García EA, Rentería LY, Rodríguez-Velazquez J, Rozendaal DMA, Ruschel AR, Sakschewski B, Salgado-Negret B, Schiatti J, Simões M, Sinclair FL, Souza PF, Souza FC, Stropp J, ter Steege H, Swenson NG, Thonicke K, Toledo M, Uriarte M, van der Hout P, Walker P, Zamora N, Peña-Claros M (2015) Diversity enhances carbon storage in tropical forests: Carbon storage in tropical forests. *Glob Ecol Biogeogr* 24:1314–1328 . doi: 10.1111/geb.12364
- Prinzing A, Durka W, Klotz S, Brandl R (2001) The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proc R Soc B Biol Sci* 268:2383–2389 . doi: 10.1098/rspb.2001.1801
- R. Development Core Team (2008) R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R , . ISBN , URL. R. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Read QD, Moorhead LC, Swenson NG, Bailey JK, Sanders NJ (2014) Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Funct Ecol* 28:37–45 . doi: 10.1111/1365-2435.12162
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, Walters MB (2003) The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *Int J Plant Sci* 164:S143–S164 . doi: 10.1086/374368
- Rijkers T, Pons TL, Bongers F (2000) The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Funct Ecol* 14:77–86 . doi: 10.1046/j.1365-2435.2000.00395.x
- Ruiz-Orsio EC (2013) Impacto potencial del cambio climático en bosques de un gradiente a través de rasgos funcionales. CATIE
- Swenson NG (2014) *Functional and Phylogenetic Ecology in R*. Springer New York, New York, NY
- Tejedor-Garavito N, Álvarez E, Caro SA, Murakami AA, Blundo C, Espinoza TB, Cuadros MLT, Gaviria J, Gutiérrez N, Jørgensen PM (2012) Evaluación del estado de conservación de los bosques montanos en los Andes tropicales. *Rev Ecosistemas* 21:
- Tilman D, Lehman C (2002) Biodiversity, composition, and ecosystem processes: theory and concepts. In: *The functional consequences of biodiversity. Empirical progress and theoretical extensions*, Kinzig, A.P; Pacala, W. y Tilman, D. Eds. Princeton University Press, New Jersey. EU., p 365

- Valladares F, Gianoli E, Gómez JM (2007) Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytol* 176:749–763 . doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02275.x
- van der Plas F, van Klink R, Manning P, Olff H, Fischer M (2017) Sensitivity of functional diversity metrics to sampling intensity. *Methods Ecol Evol* 8:1072–1080 . doi: 10.1111/2041-210X.12728
- Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290–2301
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892 . doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x
- Violle C, Reich PB, Pacala SW, Enquist BJ, Kattge J (2014) The emergence and promise of functional biogeography. *Proc Natl Acad Sci* 111:13690–13696 . doi: 10.1073/pnas.1415442111
- Walker B, Kinzig A, Langridge J (1999) Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems* 2:95–113 . doi: 10.1007/s100219900062
- Wiemann M C., Williamson GB (2002) GEOGRAPHIC VARIATION IN WOOD SPECIFIC GRAVITY: EFFECTS OF LATITUDE, TEMPERATURE, AND PRECIPITATION. *Wood Fibre Sci* 34:96–107
- Wiens JJ, Graham CH (2005) Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36:519–539 . doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431
- Wright SJ (1996) Plant Species Diversity and Ecosystem Functioning in Tropical Forests. In: *Biodiversity and Ecosystem Processes in Tropical Forests*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 11–31

ANEXOS

Anexo 2.1. Resultados de test de señal filogenética para los tres rasgos

AFE: Mantel statistic based on Pearson's product-moment correlation

Mantel statistic r: -0.03291

Significance: 0.892

AF Mantel statistic based on Pearson's product-moment correlation

Mantel statistic r: 0.01491

Significance: 0.32

DM: Mantel statistic based on Pearson's product-moment correlation

Mantel statistic r: -0.04926

Significance: 0.893

Anexo 2.2. Resultados de los 14 índices de DF multi rasgo

P	asnm	FAD1	FAD2	MFAD	FDp	FDc	wFDp	wFDc	Rao	rRao	FRic	FEve	FDiv	FDis	FSpe
12	2208	40	258,15	6,45	7,28	7,42	5,88	6,05	0,06	0,35	1188146	0,13	0,63	99513,69	129120,86
7	2236	57	714,51	11,56	10,58	10,83	9,49	9,44	0,14	0,69	3156192	0,15	0,63	608876,51	480978,54
6	2355	27	116,06	4,3	5,03	5,36	4,1	4,17	0,1	0,65	1188887	0,01	0,94	362614,03	294227,17
10	2404	39	292,28	7,49	7,92	7,9	6,25	6,17	0,13	0,61	3156453	0,13	0,63	423320,06	334551,14
9	2744	50	449,68	8,99	7,66	8,09	6,49	6,64	0,12	0,76	1045609	0,24	0,63	362514,63	297932,41
8	2747	18	50,64	2,81	3,6	3,9	1,71	1,92	0,04	0,33	98143	0,3	0,94	736,55	115963,68
11	2764	50	514,32	9,56	9,48	9,71	7,25	7,33	0,08	0,39	3553094	0,09	0,94	150418,45	175821,9
1	3000	53	492,25	9,29	9,81	9,96	7,67	7,65	0,05	0,23	3553547	0,03	0,94	75547,85	146058,34
4	3317	23	73,91	3,21	4,35	4,5	2,46	2,61	0,08	0,55	936265	0,02	0,94	3363,71	117860,38
3	3318	22	69,6	3,16	4,5	4,76	3,18	3,46	0,08	0,6	999928	0,06	0,63	147442,43	176733,2
2	3404	44	287,25	6,53	7,05	7,26	4,64	4,77	0,06	0,39	999928	0,07	0,94	27680,25	122999,28
5	3525	9	9,16	1,02	1,99	2,19	1,61	1,77	0,1	0,91	28965	0,27	0,63	489,16	117211,49

Anexo 2.3. Índices monorasgo para las 12 parcelas en el gradiente de altitud

Parcela	asnm	FRO.SLA	FRO.AF	FRO.WD	CWM.SLA	CWM.AF	CWM.WD
12	2208	0,55	0,15	0,36	12,42	72718,49	0,48
7	2236	0,36	0,16	0,39	12,18	452209,95	0,54
6	2355	0,4	0,05	0,34	12,2	228257,65	0,59
10	2404	0,34	0,15	0,52	10,39	283827,36	0,62
9	2744	0,29	0,26	0,28	8,23	248320,17	0,59
8	2747	0,58	0,35	0,36	7,37	2233,87	0,61
11	2764	0,39	0,11	0,37	10,33	88885,88	0,6
1	3000	0,27	0,05	0,4	9,96	45490,47	0,57
4	3317	0,48	0,06	0,44	7,93	2797,74	0,62
3	3318	0,5	0,1	0,41	8,5	83292,72	0,62
2	3404	0,34	0,1	0,35	7,1	17864,08	0,59
5	3525	0,49	0,36	0,26	6,42	986,05	0,63

Anexo 2.4. Análisis de varianza multivariado para los 5 tipos funcionales de plantas.

Conglomerado	AFE	AF	DM	n	*
TFP5	13,4	195094,2	0,4	75	A
TFP4	9,94	649738,8	0,6	64	B
TFP3	17,8	6050,46	0,6	54	C
TFP2	8,61	13129,4	0,7	136	D
TFP1	7,74	9785,16	0,5	106	E

*Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

AFE: Área Foliar Específica; AF: Área Foliar; DM: Densidad de la Madera; TFP: Tipo Funcional de Planta

Anexo 2.5. Composición de especies de cada uno de los cinco TFPs

TFP	Especies	AFE
1	Abatia parviflora	6,59
1	Annonaceae sp.2	8,06
1	Ardisia guianensis	8,35
1	Beilschmiedia sp.2	3,08
1	Beilschmiedia tovarensis	4,42
1	Cestrum ochraceum	11,8
1	Cestrum sp.1	10,3
1	Cinchona antioQUIAE	8,52
1	Clethra fagifolia	7,61
1	Clethra ovalifolia	6,11
1	Clethra sp.	7,48
1	Clusia alata	6,7
1	Clusia sp.	6,97
1	Cordia bogotensis	11,8
1	Cybianthus venezuelanus	10,2
1	Escallonia paniculata	11,9
1	Faramea jasminoides	7,95
1	Faramea sp.1	10,9
1	Freziera arbutifolia	8,63
1	Freziera candicans	4,06
1	Freziera reticulata	3,24
1	Freziera sp.2	5,31
1	Gordonia fruticosa	5,51
1	Gordonia pubescens	7,28
1	Gordonia robusta	6,52
1	Gordonia sp.1	6,65
1	Hasseltia floribunda	10,8

TFP	Especies	AFE
1	Lauraceae sp.2	8,32
1	Lauraceae sp.4	8,15
1	Lauraceae sp.5	11
1	Lauraceae sp.6	9,01
1	Meliosma sp.1	5,98
1	Meliosma sp.2	9
1	Meliosma sp.3	7,87
1	Meliosma sp.4	7,62
1	Meliosma sp.5	8,16
1	Mollinedia tomentosa	9,2
1	Morella pubescens	8,56
1	Naucleopsis naga	9,73
1	Nectandra sp.1	8,83
1	Nectandra sp.2	7,64
1	Ocotea calophylla	6,78
1	Ocotea infrafoveolata	3,26
1	Ocotea multinervis	4,81
1	Ocotea sericea	5,68
1	Ocotea smithiana	7,18
1	Ocotea sp.1	6,22
1	Oreopanax albanensis	3,42
1	Oreopanax cecropifolius	8,52
1	Oreopanax discolor	6,41
1	Oreopanax incisus	8,07
1	Oreopanax liebmannii	10,8
1	Oreopanax ruizantum	7,25
1	Oreopanax sp.1	10,1
1	Palicourea apicata	9,12
1	Panopsis sp.1	4,81
1	Panopsis suaveolens	8,67
1	Persea mutisii	5,33
1	Persea subcordata	4,54
1	Posoqueria coriacea	9,5
1	Prunus falcata	6,27
1	Prunus integrifolia	6,41
1	Prunus urotaenia	7,73
1	Sapium stylare	4,62
1	Sessea sp.	12,2
1	Symplocos lehmannii	6,72
1	Symplocos quitensis	9,33
1	Symplocos rimbachii	8,39
2	Aegiphila sp.1	9,17

TFP	Especies	AFE
2	Aniba riparia	11,4
2	Arachnothryx colombiana	8,52
2	Axinaea colombiana	3,7
2	Axinaea lehmannii	9,57
2	Axinaea macrophylla	11,7
2	Calycolpus moritzianus	13,3
2	Calyptranthes lozanoi	8,55
2	Cavendishia bracteata	5,6
2	Cavendishia guatapeensis	7,74
2	Chloranthaceae sp.1	10,3
2	Citharexylum montanum	6,98
2	Citharexylum sp.1	9,41
2	Clavija sp.1	5,32
2	Clusia sp.1	9,29
2	Clusia sp.2	4,65
2	Coccoloba sp.1	9,51
2	Critoniopsis sp.2	8,22
2	Diplostephium sp.1	8,1
2	Escallonia myrtilloides	5,59
2	Eugenia dittocrepis	8,23
2	Eugenia florida	6,59
2	Gaiadendron punctatum	4,26
2	Gaiadendron sp.1	6,54
2	Geissanthus occidentalis	12,1
2	Guettarda crispiflora	9,3
2	Guettarda tournefortiopsis..	5,71
2	Gymnosporia sp.1	7,51
2	Helicostylis tovarensis	11,3
2	Hesperomeles ferruginea	5,97
2	Hesperomeles sp.2	7,13
2	Hieronyma huilensis	7,24
2	Lauraceae sp.1	8,33
2	Lauraceae sp.3	8,05
2	Lepidaploa sp.1	7,46
2	Lippia hirsuta	8,69
2	Lippia sp.1	9,72
2	Maytenus theoides	7,43
2	Melastomataceae sp.1	9,17
2	Melastomataceae sp.2	9,78
2	Melastomataceae sp.3	9,29
2	Meriania sp.1	8,13
2	Meriania tomentosa	6,31

TFP	Especies	AfE
2	<i>Miconia codonostigma</i>	6,45
2	<i>Miconia pustulata</i>	4,68
2	<i>Miconia sandemanii</i>	10,2
2	<i>Miconia</i> sp.1	10,2
2	<i>Miconia</i> sp.2	9,35
2	<i>Miconia</i> sp.4	3,27
2	<i>Miconia</i> sp.5	9,42
2	<i>Miconia</i> sp.6	7,41
2	<i>Miconia theaezans</i>	10
2	<i>Miconia tinifolia</i>	7,41
2	<i>Miconia versicolor</i>	4,81
2	<i>Miconia wurdackii</i>	7,41
2	<i>Moraceae</i> sp.1	9,17
2	<i>Myrcianthes rhopaloides</i>	4,38
2	<i>Myrsine coriacea</i>	11,5
2	<i>Myrsine dependens</i>	10,8
2	<i>Myrsine latifolia</i>	7,19
2	<i>Myrsine pellucida</i>	7,11
2	<i>Myrsine</i> sp.	6,65
2	<i>Myrtaceae</i> sp.1	6,79
2	<i>Ossaea micrantha</i>	10,1
2	<i>Psidium cattleianum</i>	7,21
2	<i>Quercus humboldtii</i>	12,1
2	<i>Roupala</i> sp.1	5,05
2	<i>Rubiaceae</i> sp.	10,1
2	<i>Rubiaceae</i> sp.1	10,1
2	<i>Rubiaceae</i> sp.2	10,1
2	<i>Siparuna laurifolia</i>	10,8
2	<i>Ternstroemia macrocarpa</i>	5,15
2	<i>Tibouchina grossa</i>	4,95
2	<i>Tibouchina lepidota</i>	6,63
2	<i>Verbenaceae</i> sp.1	9,29
2	<i>Verbenaceae</i> sp.2	9,43
2	<i>Viburnum</i> sp.	8,59
2	<i>Viburnum undulatum</i>	11,6
3	<i>Ageratina popayanensis</i>	18,7
3	<i>Ageratina</i> sp.2	16,2
3	<i>Alchornea latifolia</i>	15,5
3	<i>Asteraceae</i> sp.2	16,3
3	<i>Asteraceae</i> sp.4	14,7
3	<i>Asteraceae</i> sp.5	38
3	<i>Baccharis latifolia</i>	14,4

TFP	Especies	AFE
3	Beilschmiedia sp.1	18,5
3	Bocconia frutescens	18,4
3	Calatola costaricensis	15,1
3	Casearia mariquitensis	13,4
3	Cestrum humboldtii	17,5
3	Cornutia sp.1	16,4
3	Critoniopsis sp.1	14,3
3	Graffenrieda sp.1	18,8
3	Guapira costaricana	16,5
3	Gynoxys sp.1	13,5
3	Ladenbergia macrocarpa	13,9
3	Macrocarpaea macrophylla	26,1
3	Miconia smaragdina	20,6
3	Miconia sp.3	13,7
3	Mollinedia sp.1	15,5
3	Monnina sp.1	41,1
3	Naucleopsis capirensis	13,4
3	Palicourea acetosoides	17,2
3	Palicourea angustifolia	13,3
3	Palicourea calophlebia	13,5
3	Palicourea demissa	14,8
3	Palicourea pyramidalis	15,3
3	Psychotria sylvivaga	16,7
3	Rauvolfia leptophylla	17,7
3	Salvia pauciserrata	19,1
3	Siparuna echinata	13,4
3	Solanaceae sp.1	24,3
3	Solanaceae sp.2	20,9
3	Solanaceae sp.3	22,2
3	Solanum aphyodendron	13,4
3	Solanum lepidotum	36,1
3	Tibouchina mollis	13,8
3	Uretia sp.1	20
3	Vallea stipularis	21,7
3	Verbesina humboldtii	21,2
3	Verbesina nudipes	18,5
3	Verbesina sp.2	14,7
4	Allophylus excelsus	8,18
4	Alsophila cuspidata	6,34
4	Alsophila engelii	7,19
4	Alsophila erinacea	6,73
4	Aphelandra runcinata	11,3

TFP	Especies	AFE
4	<i>Billia rosea</i>	12,8
4	<i>Carica</i> sp.	25,1
4	<i>Ceroxylon quindiuense</i>	8,97
4	<i>Chamaedorea</i> sp.1	8,97
4	<i>Chamaedorea</i> sp.2	8,66
4	<i>Cyathea caracasana</i>	6,73
4	<i>Cyathea divergens</i>	7,99
4	<i>Cyathea pallescens</i>	7,11
4	<i>Cyathea</i> sp.1	7
4	<i>Cyathea</i> sp.2	7,75
4	<i>Dicksonia sellowiana</i>	7,14
4	<i>Geonoma orbignyana</i>	8,66
4	<i>Geonoma</i> sp.1	8,66
4	<i>Geonoma undata</i>	9,94
4	<i>Guarea</i> sp.1	15,4
4	<i>Inga edulis</i>	11,8
4	<i>Juglans neotropica</i>	28,5
4	<i>Mauria heterophylla</i>	9,32
4	<i>Ruagea glabra</i>	12,4
4	<i>Ruagea hirsuta</i>	12,4
4	<i>Ruagea smithii</i>	12,4
4	<i>Schefflera</i> sp.1	10,7
4	<i>Sphaeropteris quindiuensis</i>	7,35
4	<i>Toxicodendron striatum</i>	13,3
4	<i>Turpinia occidentalis</i>	7,46
4	<i>Weinmannia auriculata</i>	7,33
4	<i>Weinmannia multijuga</i>	7,3
4	<i>Weinmannia reticulata</i>	9,02
4	<i>Weinmannia rollottii</i>	7,5
4	<i>Weinmannia</i> sp.1	5,38
4	<i>Wettinia kalbreyeri</i>	11,5
5	<i>Alnus jorullensis</i>	9,07
5	<i>Brunellia goudotii</i>	5,64
5	<i>Buddleja</i> sp.1	16,1
5	<i>Cecropia</i> sp.	16,9
5	<i>Cecropia telenitida</i>	16,9
5	<i>Chrysochlamys colombiana</i>	9,32
5	<i>Chrysochlamys</i> sp.1	10,5
5	<i>Croton mutisianus</i>	25,1
5	<i>Dendropanax macrophyllus</i>	17,4
5	<i>Drimys granadensis</i>	8,03
5	<i>Ficus apollinaris</i>	14,3

TFP	Especies	AFE
5	Ficus dulciaria	6,87
5	Ficus hartwegii	9,71
5	Ficus maxima	9,37
5	Ficus sp	8,01
5	Hedyosmum bonplandianum	8,9
5	Hedyosmum cuatrecazanum	11,7
5	Lycianthes sp.1	18,1
5	Ochroma pyramidale	15,8
5	Ocotea floribunda	11,4
5	Oreopanax capitatus	8,21
5	Piper crassinervium	13,9
5	Piper daniel gonzalezii	7,89
5	Piper glanduligerum	19,3
5	Piper obliquum	13,7
5	Piper sp.1	18,5
5	Prestoea acuminata	9,94
5	Prestoea decurrens	9,94
5	Sapium glandulosum	12,1
5	Saurauia sp.1	8,48
5	Saurauia sp.2	12,2
5	Saurauia sp.4	6,26
5	Saurauia ursina	9,67
5	Solanum asperolanatum	13,9
5	Solanum hypaleurotrichum	20,6
5	Solanum sp.3	18,6
5	Solanum sp.4	21,4
5	Styrax glabratus	6,97
5	Styrax sp.1	7,79
5	Tournefortia fuliginosa	8,94
5	Urera simplex	21,7
5	Urera sp.1	20
5	Vismia guianensis	7,11

CAPITULO 3. ESTRUCTURA FILOGENÉTICA DE COMUNIDADES DE ÁRBOLES EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN LOS ANDES DE COLOMBIA

PHYLOGENETIC STRUCTURE OF COMMUNITIES OF TREES IN AN ALTITUDINAL GRADIENT IN THE ANDES OF COLOMBIA

RESUMEN

Los análisis filogenéticos son un enfoque reciente que está generando la posibilidad de entender más a fondo la estructura y ensamblaje de comunidades vegetales. Esta dimensión de la diversidad logra integrar el factor evolutivo en los análisis ecológicos de comunidades. El objetivo del estudio es conocer el efecto de la altitud sobre la estructura filogenética de 12 áreas de bosques andinos en un gradiente altitudinal. Se establecieron 12 parcelas de 50x50 m donde se midieron e identificaron todos los individuos arbóreos con diámetros superiores a 5 cm. Se realizó el árbol filogenético de toda la metacomunidad y se calcularon las métricas de diversidad filogenética NRI y NTI para cada una de las 12 parcelas y se correlacionaron con la altitud. También se realizó una comparación de medias de la estructura filogenética con NRI y NTI para los tres sectores del gradiente dividido en tres niveles alto, medio y bajo. Se encontró que la altitud genera un efecto de agrupamiento filogenético en la parte alta. Y en la parte media y baja una estructura sobredispersa filogenéticamente. Los resultados coinciden con estudios en otros gradientes a escala de paisaje. Pero contrastan con estudios a escalas regionales. Existe un efecto significativo en el gradiente de la altitud sobre la estructura filogenética de las comunidades y se necesitan mayores áreas de muestreo en los andes dada la gran variabilidad en las tres cordilleras en Colombia. También se requieren estudios detallados a nivel local para entender otros factores de nicho o estocásticos que moldean la estructura de las comunidades a nivel local. Los cuales pueden ser insumos importantes para medidas de mitigación de cambio climático, conservación y restauración en la región andina que es altamente vulnerable.

PALABRAS CLAVE

NRI, NTI, Bosque Alto Andino, Conservadurismo de Nicho, Sobredispersión, Clúster filogenético

INTRODUCCIÓN

Comprender los efectos relativos de los determinantes ambientales para predecir la variación en la biodiversidad a lo largo de los gradientes ambientales es uno de los principales temas de relevancia en ecología (Götzenberger et al., 2012). Las restricciones ambientales pueden ser el principal factor en la estructuración de las comunidades, lo que resulta en el establecimiento de especies funcionalmente similares bajo el filtrado ambiental (Götzenberger et al., 2012; Wang et al., 2016). Por ejemplo, la altitud puede ser un filtro ambiental importante en escalas espaciales locales y regionales, y en particular, uno de los patrones de biodiversidad más conspicuos es la disminución de la diversidad de especies en la medida que incrementa (McCain and Grytnes, 2010; Neri et al., 2016). Sin embargo, la mayoría de los estudios previos sobre gradientes altitudinales se han enfocado principalmente en la diversidad taxonómica (Qian et al. 2014; Dreiss et al. 2015; Zou et al. 2016), que trata a todas las especies como evolutivamente independientes y ecológicamente equivalentes, por lo tanto, no proporcionan suficiente información sobre los mecanismos subyacentes de la historia evolutiva o rasgos funcionales (Web et al. 2002).

En este contexto, recientemente, para complementar la debilidad de este enfoque centrado en la diversidad taxonómica, se propuso un análisis de la estructura filogenética como una nueva matriz de biodiversidad alternativa para mejorar nuestra comprensión de los factores que determinan patrones de distribución (Pavoine and Bonsall, 2011; Swenson, 2014; Slik et al., 2018). Además, el enfoque basado en diversidad filogenética puede ser relevante para diferenciar la importancia relativa de los procesos determinísticos y neutrales en la estructuración de las comunidades (Webb et al., 2002; Swenson, 2011). Los procesos determinísticos están basados en la teoría de nicho tradicional que predice que factores tales como el filtrado ambiental y las interacciones interespecíficas desempeñan un papel primordial en la estructuración las comunidades locales, lo que causa diferentes grupos de especies entre diferentes tipos de hábitats (Tilman, 2004) 2004).

Las restricciones ambientales, como por ejemplo amplitudes de temperatura que se observa en los sistemas de montaña seleccionan especies que poseen determinados rasgos de adaptación (Kraft et al., 2015). De este modo, cuando los nichos ecológicos se conservan dentro de nichos evolutivos, las especies relacionadas filogenéticamente comparten más rasgos funcionales y muestran una mayor superposición de nichos de lo

que se esperaría en un escenario impulsado por eventos aleatorios (Webb et al., 2002; Cavender-Bares et al., 2009). En ese caso, el filtrado ambiental desencadena la coexistencia de más especies relacionadas evolutivamente que cuando las especies se encuentran en un conjunto aleatorio, lo que determina el agrupamiento filogenético (Webb et al., 2002; Hardy and Jost, 2008; Cianciaruso et al., 2009).

En contraste, los patrones de sobredispersión filogenética generalmente se presentan cuando la diferenciación de nicho determina la estructuración de las comunidades (Cavender-Bares et al., 2004; Bryant et al., 2008). La sobredispersión puede resultar de procesos dependientes de la densidad (competencia, facilitación), si los rasgos de las especies se conservan a lo largo de la filogenia (Cavender-Bares et al., 2009; Swenson and Enquist, 2009; Mayfield and Levine, 2010). Diversas predicciones se hacen sobre el comportamiento de la diversidad filogenética en gradientes ambientales, donde los factores contrastantes intervienen sobre la estructuración de las comunidades (Xu et al., 2017; Chun and Lee, 2017, 2018). En este sentido, predomina la predicción de la hipótesis de conservadurismo de nicho, en la que se espera que a mayor presión de un filtro ambiental las comunidades tienden a tener sus especies más emparentadas y donde los recursos son menos limitantes las comunidades tienden a ser más diferentes filogenéticamente (Cavender-Bares et al., 2009).

Los gradientes de elevación en bosques tropicales representan un escenario ecológico ideal para entender la relación entre ambiente y la estructura de comunidades (Gentry, 1988; Lieberman et al., 1996; Malhi et al., 2010; Prada et al., 2017) a diferentes escalas (Qian, 2017). Desde el punto de vista ecológico los Andes contemplan una complejidad de interacciones por sus múltiples condiciones climáticas, geológicas y de intervención antrópica (Jørgensen et al., 2011). Los gradientes de altitud andinos oscilan entre de 0 a 5500 m, y cada región en particular presenta diferentes patrones del comportamiento de las variables ambientales (Quintero et al., 2009; Halbritter et al., 2013). La variable más usada para buscar patrones de biodiversidad en zonas montañosas ha sido la altitud, ya que está correlacionada con la lluvia y la temperatura (Barrera et al., 2000), por lo cual es un proxy conveniente para investigar distribuciones de especies (Jump et al., 2009) y en análisis multivariados siempre resulta ser la mejor variable explicativa de patrones de comunidades vegetales (Xu et al., 2017).

El objetivo del estudio es determinar patrones de estructura filogenética de las comunidades de árboles a través de un gradiente altitudinal en los Andes de Colombia. Se usaron datos de inventario de 12 parcelas permanentes de 50x50 m distribuidas entre

2100 y 3500 msnm, para evaluar el efecto de la altitud sobre la estructura filogenética de comunidades arbóreas. En este sentido, se establece como hipótesis que la altitud tiene una relación directa sobre la estructura filogenética de árboles. Por este motivo, se proponen como predicción que el incremento de la altitud como filtro ambiental induce un agrupamiento filogenético en las comunidades que están a mayor altitud.

METODOLOGÍA

Área de estudio. la cuenca del río Quindío está localizada en el departamento del Quindío y abastece de agua los municipios de Armenia, Circasia, La Tebaida y Salento, en total 300.000 habitantes que representan el 55% de la población del departamento (CRQ, 2014). La cuenca tiene 65,35 km de largo y 750 km² de área, inicia en el extremo norte oriental del municipio de Salento en el páramo del Quindío (4.200 msnm). Recorre el estado de norte a sur y desemboca en el río Barragán. Las coordenadas del área de estudio son 4.697°N; 75.402°W en el nacimiento del río y 4.397°N;75.766°W en la desembocadura (Figura 3.1).

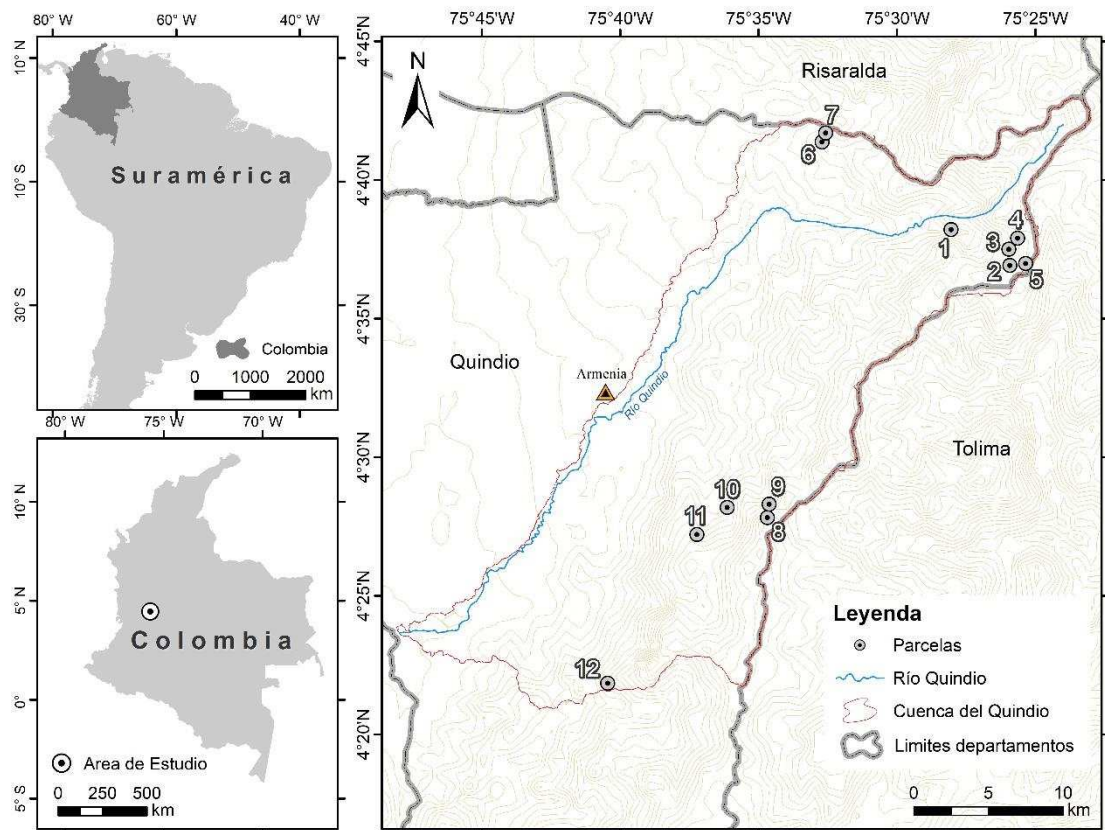


Figura 3.1. Ubicación del área de estudio del gradiente de altitud en la cuenca del Río Quindío, Colombia.

Muestreo de vegetación. Se establecieron 12 parcelas permanentes de 50x50 m (¼ ha) donde se midieron todos los individuos por encima de 5 cm de DAP. Se tomaron muestras botánicas por morfoespecies y fueron identificadas y depositadas en el Herbario Toli de la Universidad del Tolima. La altitud fue tomada de la base de datos WorldClim2 (Fick y Hijmans, 2017) y ajustada midiendo en campo con GPS.

Análisis de datos. La filogenia para las especies fue obtenida con la función Phylomatic del software Phylocom 4.2 (Webb and Donoghue, 2005). Phylomatic utiliza el mega árbol de filogenia R20120829 de APGIII (2009) como columna vertebral sobre la que adicionan las especies en función de su taxonomía. La resolución dentro de los géneros depende de la mayor identificación al nivel de especies (González-Caro et al., 2014). Las edades de nodo se calculan utilizando el algoritmo de Bladj em Phylocom (Webb et al., 2008) y las fechas estimadas de (Wikström et al., 2001). Los nodos que no tienen fecha son estimados por el Bladj (Webb et al., 2008), el procedimiento en general se realizó siguiendo el protocolo para Análisis Filogenéticos V2 (Gastauer, 2014). Realizando dos árboles filogenéticos, uno con todas las especies y otro excluyendo los helechos arbóreos (pteridofitos).

Diversidad filogenética. Fueron calculados dos métricas, el índice de parentesco líquido (NRI) y el índice del taxón más próximo (NTI) ponderado por la abundancia de especies. El NRI es calculado a partir de las distancias medias de pares (MPDs) entre todos los individuos que coexisten y que por tanto indica la dispersión "basal" de los linajes dentro de la comunidad, el NTI mide la distancia media entre el taxón más próximo (MNTD) entre los individuos y por tanto, estima la dispersión filogenética "terminal" de la comunidad (Webb et al., 2008). Para estandarizar los MPD e MNTD observados, se comparará cada métrica con una distribución nula de comunidades aleatorizadas 1000 veces, usando el modelo nulo de intercambio independiente (Gotelli, 2000). El pool regional serán todas las especies presentes en las 12 parcelas de estudio. Posteriormente se multiplican los resultados NRI y NTI por -1 y si los valores transformados son >0, entonces las comunidades se agrupan filogenéticamente (individuos íntimamente relacionados) y si los valores son negativos las comunidades son dispersas filogenéticamente (Webb et al., 2008).

Análisis estadísticos. Antes de hacer los análisis, se revisó la normalidad de los datos de las comunidades mediante el test de Shapiro-Wilcoxon. Después, se evaluó la influencia de la altitud mediante un modelo lineal generalizado (GLM). Finalmente se realizó un ANOVA para NRI y NTI tomando como factores tres niveles de altitud (Alta,

media y baja) con cuatro comunidades cada uno que fueron resultantes del análisis de betadiversidad de Baselga (Ver Capítulo 1), los análisis se realizaron con el software R (R. Development Core Team, 2008).

RESULTADOS

En total el árbol filogenético para las 269 especies tuvo 150 nodos (Figura 3.2). Dentro de los grandes grupos filogenéticos de las plantas con hábito arbóreo estudiadas se destaca las magnoliopsidas que es el más abundante, la clase liliopsida del orden arecales, otra clase que existe dentro del gradiente son los helechos arbóreos del orden Cyatheales. Estos dos últimos grupos son los que representan la mayor distancia filogenética entre el resto de las especies que componen la metacomunidad y son abundantes sobre todo en la mitad del gradiente (Ver Cap. 1) (Figura 3.2).

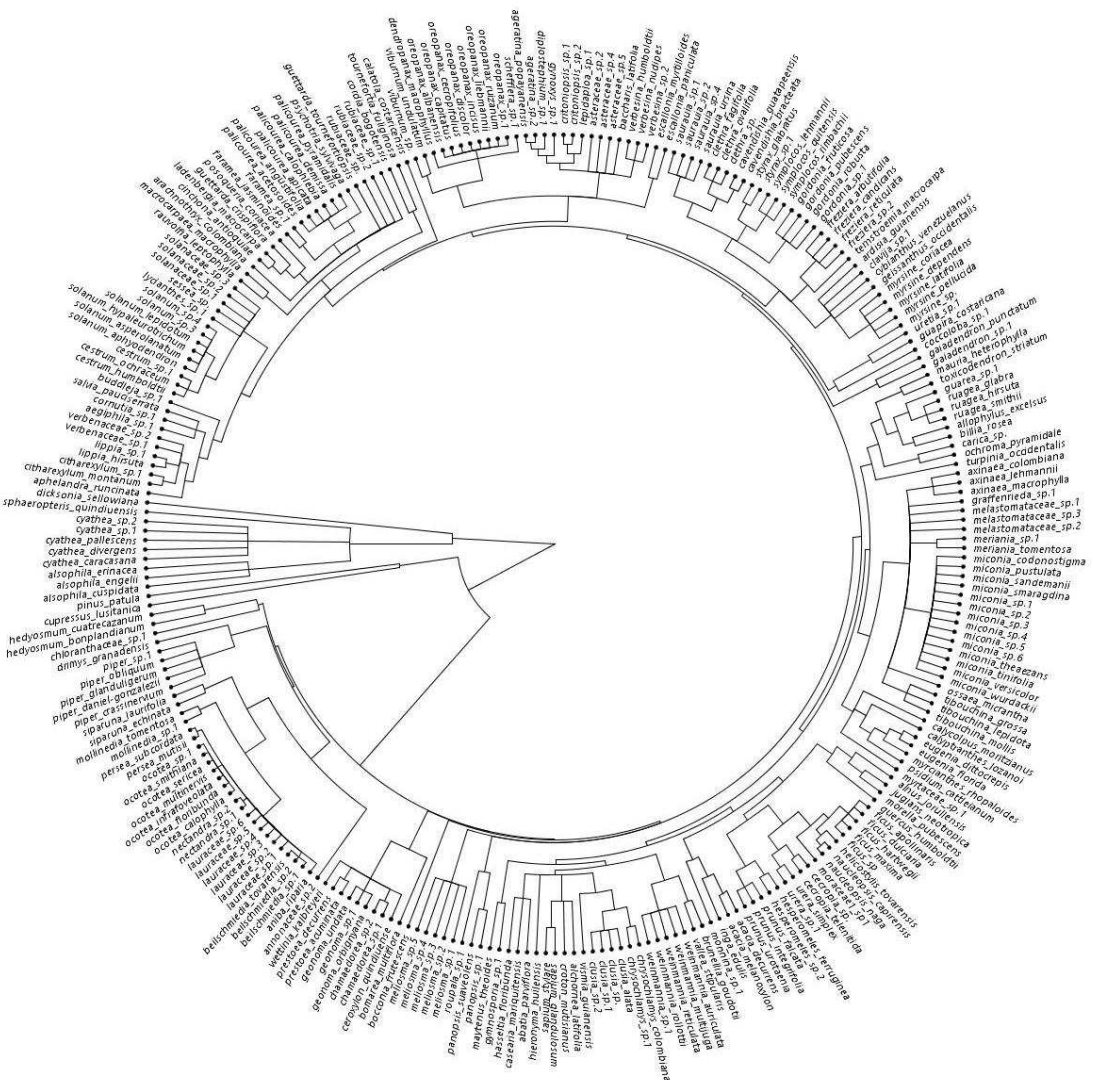


Figura 3.2. Árbol filogenético para la metacomunidad de todo el gradiente de elevación en la cuenca del río Quindío

El segundo árbol filogenético excluyendo los pteridofitos tuvo 262 especies y 149 nodos, destacándose como especies más abundantes dentro de la filogenia las especies del género *Weinmannia*, *Quercus humboldtii*, *Miconia tinifolia* y *Freziera reticulata*. Disminuyendo las distancias filogenéticas por la ausencia de los helechos arbóreos (Figura 3.3).

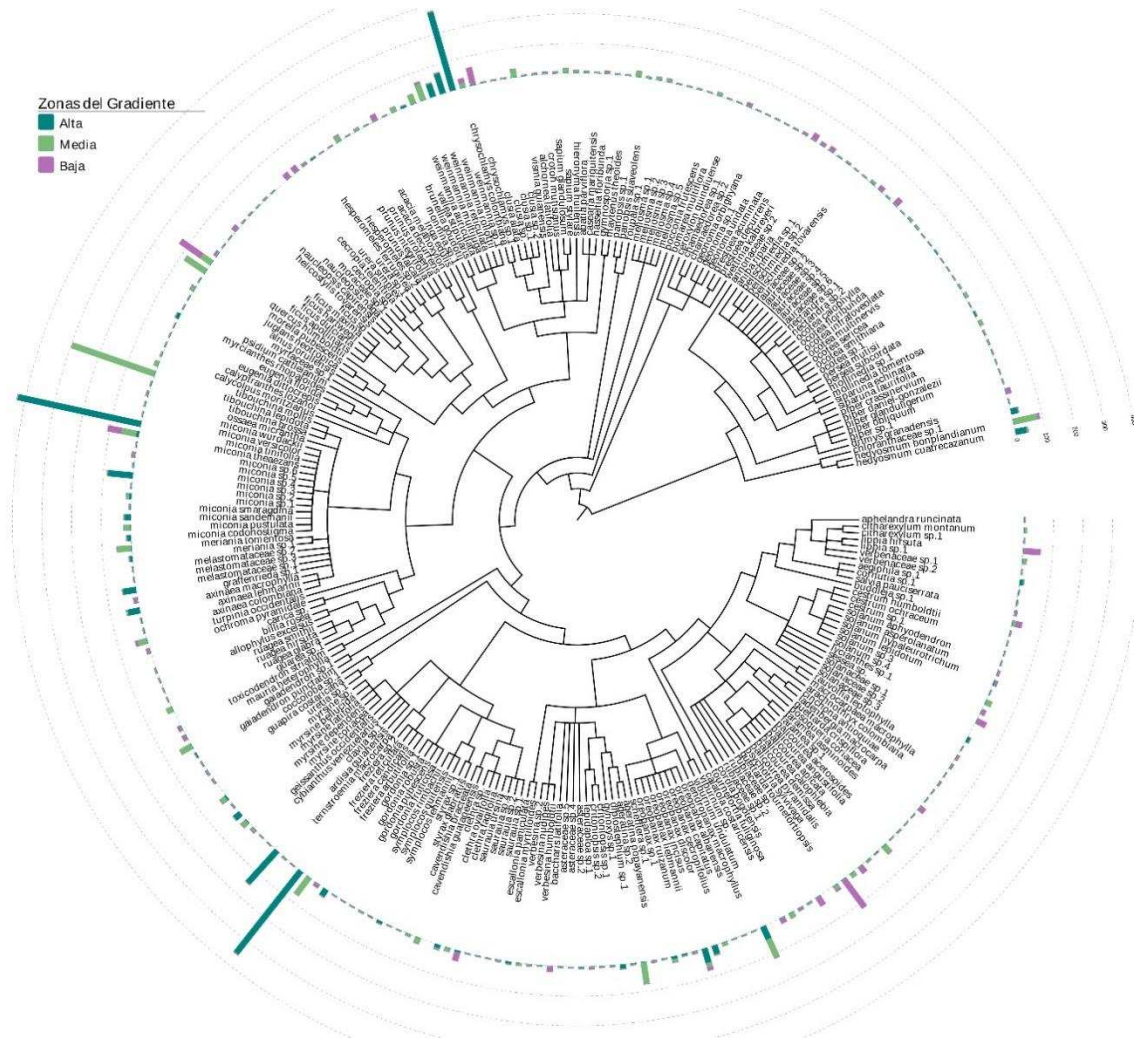


Figura 3.3. Árbol filogenético para la metacomunidad de todo el gradiente de elevación en la cuenca del río Quindío sin los pteridófitos

Los valores de NRI oscilan entre -0.26 y 1.12, los valores antes de 3000 m son negativos exceptuando dos parcelas. Los valores de NTI oscilaron entre -0.34 y 1.78, solo hay cuatro valores negativos y al igual que el NRI están por debajo de los 3000 m (Tabla 3.1). NRI y NTI mostraron una agrupación filogenética en la medida que incrementaba la altitud. Por el contrario, los resultados revelaron una sobredispersión

filogenética más alta en menores altitudes, es decir, valores NRI y NTI más bajos, así como valores MPD y MNTD más altos. Sin embargo, NTI no mostró diferencias significativas entre parcelas de altitudes intermedias y bajas (Figura 3.6).

Tabla 3.1. Índices filogenéticos para las 12 parcelas en el gradiente

Parcela	Altitud	ntaxa	MPD	MPD.rnd	MPD.sd	NRI	MNTD	NTI
12	2208	41	295	285	38	-0,26	111,24	0,92
7	2236	59	303	284	30	-0,63	105,55	0,55
6	2355	28	334	282	47	-1,12	147,62	-0,34
10	2404	39	333	284	38	-1,28	134,2	-0,37
9	2744	50	334	285	33	-1,48	125,63	-0,6
8	2747	21	261	281	54	0,37	131,38	0,82
11	2764	51	284	284	31	0,01	104,44	1,05
1	3000	53	257	283	32	0,82	125,09	-0,72
4	3317	23	265	285	53	0,38	131,66	0,74
3	3318	22	282	282	53	0	140,59	0,47
2	3404	44	252	282	35	0,84	106,24	1,08
5	3525	9	187	278	81	1,12	106,08	1,78

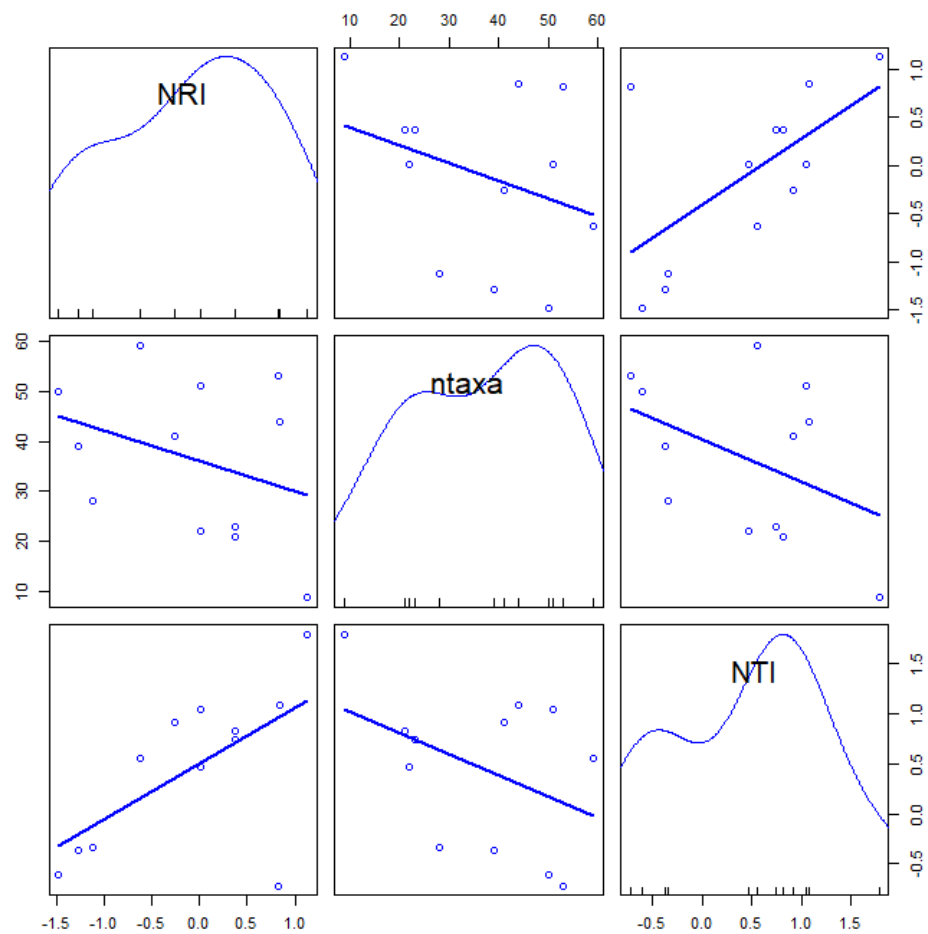


Figura 3.4. Relaciones entre número de taxones y los dos índices de diversidad filogenética en las 12 parcelas. NRI: índice de relación neta (Net Relatedness Index);

NTI: índice del taxón más cercano Nearest Taxon Index;ntaxa: número de taxones (especies).

En cuanto a correlaciones entre número de taxones y los índices NRI y NTI existen correlaciones positivas solamente entre NTI y NRI. Entre los dos índices filogenéticos la correlación lineal es alta y significativas (Figura 3.4).

La altitud explica el comportamiento del NRI ($P < 0.05$; $R^2 = 0.53$), por el contrario el modelo lineal no tiene efectos significativos de la altitud sobre el índice NTI ($P > 0.05$; $R^2 = 0.17$). (Figura 3.5; Anexo 3.1).

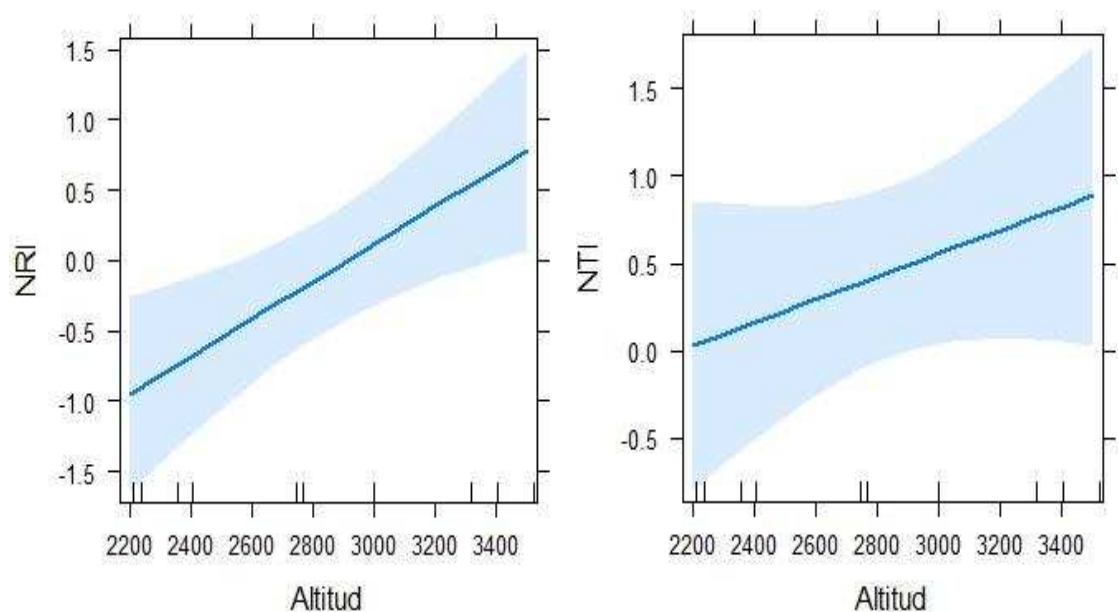


Figura 3.5. Efectos de la altitud sobre los índices filogenéticos NRI y NTI.

Por otro lado el análisis de varianza mostro efectos significativos ($p < 0.05$) para el NRI y no significativos para el NTI entre los sectores Alto, Medio y Bajo del gradientes resultados de la betadiversidad de Baselga BSim (Cap 1), mostrando principalmente que la estructura filogenética de las comunidades de la parte alta es extremadamente agrupada, mientras que entre la parte media y baja no existen diferencias significativas para los dos índices (Figura 3.6; Anexo 3.2)

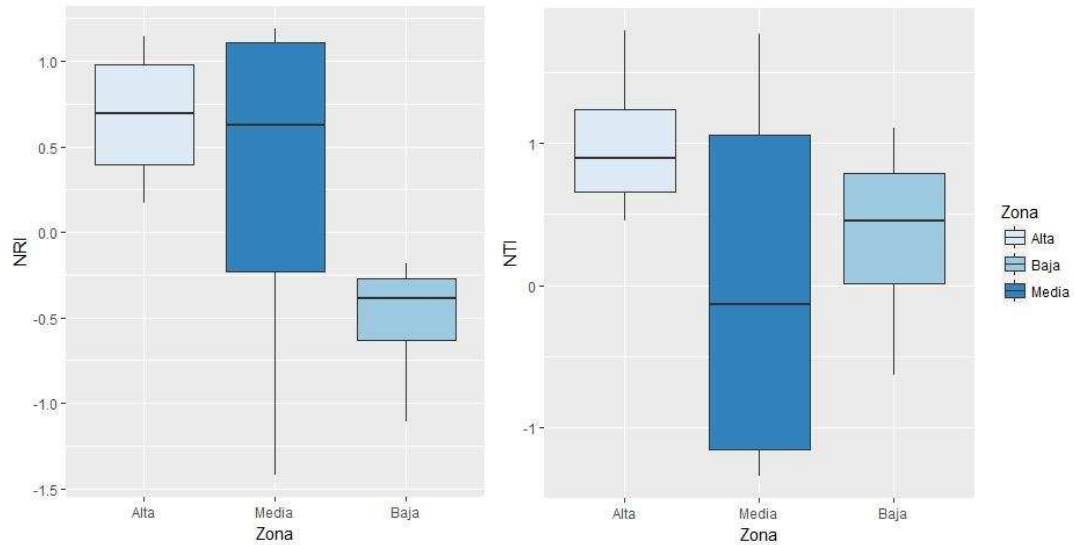


Figura 3.6. Análisis de varianza para la estructura filogenética de tres sectores dentro del gradiente dados por la betadiversidad Bsim de Baselga (Cap. 1). ANOVA: NRI; ($p < 0.05$) Alta (a) – Media (b) – Baja (b). NTI; No significativo ($p > 0.05$) Alta (a) – Media (a) – Baja (a).

DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran un marcado patrón de estructura filogenética determinado por la elevación. La estructura filogenética de comunidades de árboles mostró una agrupación filogenética, presumiblemente regulada por procesos determinísticos, especialmente el filtrado ambiental a través del aumento de la elevación creciente de un sistema de montañas andino. Aunque los resultados observados sobre NTI y NRI en rangos de altitud intermedios (2700-3000) probablemente describen la aleatoriedad filogenética como resultado de procesos neutros. Estos resultados indican que los procesos deterministas y neutrales pueden afectar simultáneamente las estructura filogenética de las comunidades a lo largo de gradientes de elevación a pequeña escala, aunque el proceso determinístico puede ser el principal factor. Estos resultados arrojan luz sobre estudios previos que informan la ausencia de señales filogenéticas en las comunidades y abren nuevas perspectivas sobre cómo analizar el conservadurismo de nichos y rasgos en todos los linajes.

La respuesta de NRI y NTI mantuvo una relación positiva lineal con el aumento de la elevación. En este sentido, (Rahbek, 2005) estimó que aproximadamente el 50% de los patrones filogenéticos de plantas vasculares en relación con la elevación eran unimodales, aproximadamente el 25% siguió una disminución monotónica, y el 25%

restante siguió otros patrones. Otros estudios también han revelado una estructura filogenética de comunidades vegetales con patrones unimodales a lo largo de un gradiente altitudinal (Chun and Lee, 2017, 2018). De este modo, nuestro estudio indica que los patrones de diversidad exhiben uno de los tipos predominantes de distribución unimodal posiblemente por cambios de variables climáticas (ej. temperatura) como proxy de la elevación. Así mismo, muchos estudios han revelado que las variables climáticas desempeñan un papel importante en los patrones de diversidad de plantas (Storch et al., 2006), y la estructura filogenética de la comunidad varía comúnmente a lo largo de los gradientes de elevación (Sundqvist et al., 2013; Xu et al., 2017; Chun and Lee, 2018). Sin embargo, todavía son limitados los estudios que evalúen los efectos de la altitud sobre la estructura filogenética en comunidades de árboles de los Andes Colombianos (González-Caro et al. 2014). Y Se necesitaran de áreas de muestreo mucho más grandes en las diferentes vertientes de las tres cordilleras de Colombia para detectar patrones claros de acuerdo con las propiedades biofísicas de cada subregión Andina colombiana. Y a la vez estudios a nivel local que puedan mostrar efectos de los cambios en áreas pequeñas a nivel de parcela por ejemplo lo encontrado por (Gastauer and Meira-Neto, 2014).

En este sentido, destacamos que el patrón filogenético observado en este estudio coincide con estudios previos en otra regiones con sistemas de montañas donde la elevación ha sido reconocida como uno de los filtros ambientales más importantes para inducir la agrupación filogenética (Qian et al., 2014; Li et al., 2014; Miazaki et al., 2015; Chun and Lee, 2017, 2018). Este patrón observado de relación filogenética con la elevación indica que la estructuración de estas comunidades de árboles puede derivarse de filtros ambientales (Graham and Fine, 2008; Machac et al., 2011; Qian et al., 2014; Li et al., 2014) en lugar de procesos dependientes de la densidad (ej. exclusión competitiva), donde las especies están estrechamente relacionadas con características adaptativas a las condiciones ambientales adversas (Webb et al., 2002; Cavender-Bares et al., 2009). La disminución de la relación filogenética a bajas elevaciones se puede explicar por las diferencias en las capacidades competitivas entre las especies relacionadas con similitud ecológica es más fuerte que el efecto de filtrado ambiental, y por lo tanto muestran una sobredispersión filogenética (Mayfield and Levine, 2010; Gerhold et al., 2015; Chun and Lee, 2018). Los estudios previos también documentaron que el efecto de filtrado por las condiciones climáticas adversas en elevaciones más

altas y la exclusión competitiva en elevaciones más bajas impulsan simultáneamente el aumento de la relación filogenética al aumentar la elevación (e.j., Qian et al. 2014). Sin embargo, los mecanismos de coexistencia pueden ser difíciles de inferir si no se tiene en cuenta la señal filogenética en los datos de rasgos o si el entorno abiótico es relativamente homogéneo a escala local (Mayfield and Levine, 2010). Esto mueve el enfoque filogenético al estudio de ensamblajes de plantas más hacia el análisis de la importancia de procesos históricos o evolutivos que explican la gran mayoría de la variabilidad en distribuciones de especies y lejos de simplemente analizar las dicotomías abiótica versus biótica o nicho versus neutral (Swenson, 2013; Swenson and Umaña, 2014).

En ese estudio, se informó que la relación filogenética de las comunidades arbóreas presenta patrones crecientes y aleatorios a lo largo del gradiente de elevación. Qian et al. (2014) encontraron que el patrón de dispersión de comunidades arbóreas estaba controlado por la combinación de factores climáticos y edáficos, mientras que el patrón de la asociación de plantas herbáceas estaba controlado principalmente por factores climáticos. Además, nuestros resultados son diferentes de algunos estudios (Bryant et al., 2008; Culmsee and Leuschner, 2013; Culmsee et al., 2013; González-Caro et al., 2014b), que mostraron que la estructura filogenética de angiospermas tiene un patrón de superdispersión en elevaciones altas. Sin embargo, una comparación directa entre nuestro estudio y esos estudios es difícil porque esos estudios consideraron la estructura de la comunidad filogenética de especies de plantas enteras sin la separación de formas de vida de plantas (por ejemplo, plantas leñosas) o especies de plantas de formas de crecimiento específicas (por ejemplo, especies arbóreas). Además, el tipo de muestreo puede ser determinante también, pues la ausencia de algunas especies más raras en la comunidad, que es más probable que influya en NTI que en NRI, simplemente porque la ausencia de especies influirá inmediatamente en la dispersión filogenética con nodos poco profundos (Chun and Lee, 2018). Es decir, es menos probable que la ausencia de una especie lleve a la ausencia de toda una familia de plantas o un orden en la comunidad, pero influye en el número de especies coexistentes dentro de los géneros (Mo et al., 2013). Nuestros resultados sugieren que las estructuras filogenéticas y sus impulsores pueden ser diferentes entre las mediciones de estructura filogenética de la comunidad. Estudios recientes también han reportado pruebas relevantes para diferentes

patrones entre NRI y NTI, incluso en comunidades de plantas iguales (Mo et al., 2013; Arroyo-Rodríguez et al., 2013b). (Arroyo-Rodríguez et al. 2012; Mo et al. 2013).

Varios estudios han mostrado patrones de estructura filogenética que son opuestos a los patrones predichos por la hipótesis del conservadurismo de nicho para las plantas en comunidades forestales distribuidas a lo largo de gradientes de elevación tropicales (Qian, 2017). Por ejemplo, la filogenética de las especies leñosas disminuye con el aumento de la elevación en Asia tropical (Culmsee et al., 2013; Qian and Ricklefs, 2016), y algunos casos en América tropical (González-Caro et al., 2014b; Qian and Ricklefs, 2016) a gran escala como en el caso de los bosques a través de grandes regiones de Colombia (González-Caro et al., 2014b). Este patrón sugiere que, con el aumento de la elevación y la disminución de la temperatura, las especies leñosas en las comunidades forestales están más distantes, sugiriendo que la tolerancia al frío de las especies de plantas a través de elevaciones en los trópicos evolucionó entre los clados distantemente relacionados a través de convergencia de nicho, lo cual determina un patrón de disminución de la diversidad taxonómica con el aumento de la altitud en el trópico (Qian and Ricklefs, 2016).

Para el norte de Suramérica Los Andes se analizaron filogenéticamente 4677 especies en cinco regiones incluyendo los Andes, y como patrón general NTI y NRI están correlacionados positivamente con las variables de temperatura a escala grande (González-Caro et al., 2014b). Específicamente, las altas elevaciones frías tenían una diversidad alfa filogenética mayor a la esperada y los bosques cálidos de tierras bajas tendían a tener una diversidad alfa filogenética inferior a la esperada o no diferente de la esperada. Estos resultados son consistentes con los resultados de diversidad alfa que sugieren que la temperatura está fuertemente asociada con la composición filogenética dentro de la parcela. En última instancia, estos resultados pueden sugerir que las especies tienden a conservar sus distribuciones ambientales ancestrales y limitan sus movimientos a otros rangos ambientales (Silvertown et al., 2006; Eiserhardt et al., 2013).

Para el caso de varios gradientes en el trópico, debido a que la elevación está fuertemente correlacionada con la temperatura, las curvas similares en forma de campana a nivel de familia, género y riqueza de especies contra la elevación resultan en una relación similar cuando estas variables se relacionan con la temperatura, con un pico en riqueza en un rango de temperatura de 21.9-20.2 °C (Qian, 2017). La fuerte

disminución en el número de individuos a nivel de familias, géneros y especies entre 1500 m y 3500 m coincide con la formación de una zona de inmersión de nubes típica en ese rango altitudinal en los transectos andinos (Gentry, A.H, 1995; Girardin et al., 2014), lo cual se manifestó también en nuestro estudio. Una prioridad clave para la investigación futura es determinar la tasa de migración de a nivel de género (Feeley et al., 2011) dentro de gradientes locales. En especial, en esos gradientes existen vacíos de información de la transición de los bosques secos a bosques nublados montanos (G. and Givnish, 1998) y en la transición de bosques andinos a bosques muy nublados y paramos (Alvear et al., 2010).

CONCLUSIONES

Los resultados de esta investigación relevan la importancia de la elevación como principal factor que determina la diversidad filogenética de comunidades arboles n un sistema de montaña de los Andes colombianos. Se mostró un evidente agrupamiento filogenético con el aumento de la elevación, por el contrario en los sitios de menor elevación se observaron valores negativos de NTI y NRI, que indica una sobredispersión filogenética en las comunidades de árboles. En sitios de elevación intermedia, con valores neutros representaron una aleatoriedad filogenética. Nuestros hallazgos sugieren que los procesos determinísticos, especialmente el filtrado ambiental controla la estructura filogenética de las comunidades a lo largo de gradientes de elevación a escala de paisaje en Los Andes.

BIBLIOGRAFÍA

- Alvear M, Betancur J, Franco P (2010) Diversidad florística y estructura de remanentes de bosque andino en la zona de amortiguación del Parque Nacional Natural los Nevados, Cordillera Central Colombiana. *Caldasia* 32:
- APG - Angiosperm Phylogeny Group III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- Arroyo-Rodríguez V, Rös M, Escobar F, Melo FPL, Santos BA, Tabarelli M, Chazdon R (2013) Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *J Ecol* 101:1449–1458 . doi: 10.1111/1365-2745.12153
- Barrera MD, Frangi JL, Richter LL, Perdomo MH, Pinedo LB (2000) Structural and functional changes in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. *J Veg Sci* 11:179–188
- Bryant JA, Lamanna C, Morlon H, Kerkhoff AJ, Enquist BJ, Green JL (2008) Microbes on mountainsides: Contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proc Natl Acad Sci* 105:11505–11511 . doi: 10.1073/pnas.0801920105

- Cavender- Bares J, Ackerly DD, Baum DA, Bazzaz FA (2004) Phylogenetic Overdispersion in Floridian Oak Communities. *Am Nat* 163:823–843 . doi: 10.1086/386375
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol Lett* 12:693–715 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x
- Chun J-H, Lee C-B (2017) Disentangling the local-scale drivers of taxonomic, phylogenetic and functional diversity in woody plant assemblages along elevational gradients in South Korea. *PLoS ONE* 12: . doi: 10.1371/journal.pone.0185763
- Chun J-H, Lee C-B (2018) Partitioning the regional and local drivers of phylogenetic and functional diversity along temperate elevational gradients on an East Asian peninsula. *Sci Rep* 8: . doi: 10.1038/s41598-018-21266-4
- Cianciaruso MV, Silva IA, Batalha MA (2009) Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica* 9:93–103 . doi: 10.1590/S1676-06032009000300008
- Culmsee H, Leuschner C (2013) Consistent patterns of elevational change in tree taxonomic and phylogenetic diversity across Malesian mountain forests. *J Biogeogr* 40:1997–2010 . doi: 10.1111/jbi.12138
- Culmsee H, Leuschner C, Richardson J (2013) Consistent patterns of elevational change in tree taxonomic and phylogenetic diversity across Malesian mountain forests. *J Biogeogr* 40:1997–2010 . doi: 10.1111/jbi.12138
- Eiserhardt WL, Svenning J-C, Baker WJ, Couvreur TLP, Balslev H (2013) Dispersal and niche evolution jointly shape the geographic turnover of phylogenetic clades across continents. *Sci Rep* 3: . doi: 10.1038/srep01164
- Feeley KJ, Silman MR, Bush MB, Farfan W, Cabrera KG, Malhi Y, Meir P, Revilla NS, Quisíyupanqui MNR, Saatchi S (2011) Upslope migration of Andean trees. *J Biogeogr* 38:783–791 . doi: 10.1111/j.1365-2699.2010.02444.x
- G. JAV, Givnish TJ (1998) Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *J Ecol* 86:999–1020 . doi: 10.1046/j.1365-2745.1998.00325.x
- Gastauer M, Meira-Neto JAA (2014) Interactions, Environmental Sorting and Chance: Phylostructure of a Tropical Forest Assembly. *Folia Geobot* 49:443–459 . doi: 10.1007/s12224-013-9181-1
- Gastauer M. 2014. Protocolo para a análise filogenética V2.0. Viçosa, MG. Brasil. 6p.
- Gentry, A.H (1995) Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests. In: Biodiversity and conservation of neotropical montane forests, New York Botanical Garden. New York Botanical Garden, New York, pp 103–126
- Gentry AH (1988) Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. *Ann Mo Bot Gard* 75:1 . doi: 10.2307/2399464
- Gerhold P, Cahill JF, Winter M, Bartish IV, Prinzing A (2015) Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Funct Ecol* 29:600–614 . doi: 10.1111/1365-2435.12425
- Girardin CAJ, Farfan-Rios W, Garcia K, Feeley KJ, Jørgensen PM, Murakami AA, Cayola Pérez L, Seidel R, Paniagua N, Fuentes Claros AF, Maldonado C, Silman M, Salinas N, Reynel C, Neill DA, Serrano M, Caballero CJ, La Torre Cuadros M de los A, Macía MJ, Killeen TJ, Malhi Y (2014) Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecol Divers* 7:161–171 . doi: 10.1080/17550874.2013.820806
- González-Caro S, Umaña MN, Álvarez E, Stevenson PR, Swenson NG (2014) Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional-scale environmental gradients in northwest South America. *J Plant Ecol* 7:145–153 . doi: 10.1093/jpe/rtt076
- Gotelli NJ (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81:2606–2621
- Götzenberger L, Bello F de, Bråthen KA, Davison J, Dubuis A, Guisan A, Lepš J, Lindborg R, Moora M, Pärtel M, Pellissier L, Pottier J, Vittoz P, Zobel K, Zobel M (2012) Ecological

- assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biol Rev* 87:111–127 . doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x
- Graham CH, Fine PVA (2008) Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecol Lett* 11:1265–1277 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01256.x
- Halbritter AH, Alexander JM, Edwards PJ, Billeter R (2013) How comparable are species distributions along elevational and latitudinal climate gradients?: Elevational and latitudinal climate limits. *Glob Ecol Biogeogr* 22:1228–1237 . doi: 10.1111/geb.12066
- Hardy OJ, Jost L (2008) Interpreting and estimating measures of community phylogenetic structuring. *J Ecol* 96:849–852 . doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01423.x
- Jørgensen P, Ulloa C, Leon B, Leon S, Beck S, Nee M, Zarucchi JL, Celis M, Berna R, Gradstein R (2011) Regional patterns of vascular plant diversity and endemism. In: Climate change effects on the biodiversity of the tropical Andes: an assessment of the status of scientific knowledge. São José dos Campos (Brazil) and Paris (France): Inter-American Institute of Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE)., In: Herzog SK, Martinez R, Jorgensen PM, Tiessen H, editors. pp 192–203
- Jump AS, Mátyás C, Peñuelas J (2009) The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends Ecol Evol* 24:694–701 . doi: 10.1016/j.tree.2009.06.007
- Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, James EC, Fuller S, Levine JM (2015) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Funct Ecol* 29:592–599 . doi: 10.1111/1365-2435.12345
- Li X-H, Zhu X-X, Niu Y, Sun H (2014) Phylogenetic clustering and overdispersion for alpine plants along elevational gradient in the Hengduan Mountains Region, southwest China. *J Syst Evol* 52:280–288 . doi: 10.1111/jse.12027
- Lieberman D, Lieberman M, Peralta R, Hartshorn GS (1996) Tropical Forest Structure and Composition on a Large-Scale Altitudinal Gradient in Costa Rica. *J Ecol* 84:137 . doi: 10.2307/2261350
- Machac A, Janda M, Dunn RR, Sanders NJ (2011) Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. *Ecography* 34:364–371 . doi: 10.1111/j.1600-0587.2010.06629.x
- Malhi Y, Silman M, Salinas N, Bush M, Meir P, Saatchi S (2010) Introduction: Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research: ELEVATION GRADIENTS IN THE TROPICS. *Glob Change Biol* 16:3171–3175 . doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02323.x
- Mayfield MM, Levine JM (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecol Lett* 13:1085–1093 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01509.x
- McCain CM, Grytnes J-A (2010) Elevational Gradients in Species Richness. In: eLS. American Cancer Society
- Miazaki AS, Gastauer M, Meira-Neto JAA, Miazaki AS, Gastauer M, Meira-Neto JAA (2015) Environmental severity promotes phylogenetic clustering in campo rupestre vegetation. *Acta Bot Bras* 29:561–566 . doi: 10.1590/0102-33062015abb0136
- Mo X-X, Shi L-L, Zhang Y-J, Zhu H, Slik JWF (2013) Change in Phylogenetic Community Structure during Succession of Traditionally Managed Tropical Rainforest in Southwest China. *PLoS ONE* 8:e71464 . doi: 10.1371/journal.pone.0071464
- Neri AV, Borges GRA, Meira-Neto JAA, Magnago LFS, Trotter IM, Schaefer CEGR, Porembski S (2016) Soil and altitude drive diversity and functioning of Brazilian Páramos (campo de altitude). *J Plant Ecol* rtw088 . doi: 10.1093/jpe/rtw088
- Pavoine S, Bonsall MB (2011) Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biol Rev* 86:792–812 . doi: 10.1111/j.1469-185X.2010.00171.x
- Prada CM, Morris A, Andersen KM, Turner BL, Caballero P, Dalling JW (2017) Soils and rainfall drive landscape-scale changes in the diversity and functional composition of tree

- communities in premontane tropical forest. *J Veg Sci* 28:859–870 . doi: 10.1111/jvs.12540
- Qian H (2017) Climatic correlates of phylogenetic relatedness of woody angiosperms in forest communities along a tropical elevational gradient in South America. *J Plant Ecol*. doi: 10.1093/jpe/rtx006
- Qian H, Hao Z, Zhang J (2014) Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. *J Plant Ecol* 7:154–165 . doi: 10.1093/jpe/rtt072
- Qian H, Ricklefs RE (2016) Out of the Tropical Lowlands: Latitude versus Elevation. *Trends Ecol Evol* 31:738–741 . doi: 10.1016/j.tree.2016.07.012
- Quintero M, Wunder S, Estrada RD (2009) For services rendered? Modeling hydrology and livelihoods in Andean payments for environmental services schemes. *For Ecol Manag* 258:1871–1880 . doi: 10.1016/j.foreco.2009.04.032
- R. Development Core Team (2008) R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R , . ISBN , URL. R. Foundation for Statistical Computing, Viena, Austria
- Rahbek C (2005) The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecol Lett* 8:224–239 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x
- Silvertown J, McConway K, Gowing D, Dodd M, Fay MF, Joseph JA, Dolphin K (2006) Absence of phylogenetic signal in the niche structure of meadow plant communities. *Proc R Soc B Biol Sci* 273:39–44 . doi: 10.1098/rspb.2005.3288
- Slik JWF, Franklin J, Arroyo-Rodríguez V, Field R, Aguilar S, Aguirre N, Ahumada J, Aiba S-I, Alves LF, K A, Avella A, Mora F, C GAA, Báez S, Balvanera P, Bastian ML, Bastin J-F, Bellingham PJ, Berg E van den, Bispo P da C, Boeckx P, Boehning-Gaese K, Bongers F, Boyle B, Brambach F, Brearley FQ, Brown S, Chai S-L, Chazdon RL, Chen S, Chhang P, Chuyong G, Ewango C, Coronado IM, Cristóbal-Azkarate J, Culmsee H, Damas K, Dattaraja HS, Davidar P, DeWalt SJ, Din H, Drake DR, Duque A, Durigan G, Eichhorn K, Eler ES, Enoki T, Ensslin A, Fandohan AB, Farwig N, Feeley KJ, Fischer M, Forshed O, Garcia QS, Garkoti SC, Gillespie TW, Gillet J-F, Gonmadje C, Cerda IG la, Griffith DM, Grogan J, Hakeem KR, Harris DJ, Harrison RD, Hector A, Hemp A, Homeier J, Hussain MS, Ibarra-Manríquez G, Hanum IF, Imai N, Jansen PA, Joly CA, Joseph S, Kartawinata K, Kearsley E, Kelly DL, Kessler M, Killeen TJ, Kooyman RM, Laumonier Y, Laurance SG, Laurance WF, Lawes MJ, Letcher SG, Lindsell J, Lovett J, Lozada J, Lu X, Lykke AM, Mahmud KB, Mahayani NPD, Mansor A, Marshall AR, Martin EH, Matos DCL, Meave JA, Melo FPL, Mendoza ZHA, Metali F, Medjibe VP, Metzger JP, Metzker T, Mohandass D, Munguía-Rosas MA, Muñoz R, Nurtjahy E, Oliveira EL de, Onrizal, Parolin P, Parren M, Parthasarathy N, Paudel E, Perez R, Pérez-García EA, Pommer U, Poorter L, Qi L, Piedade MTF, Pinto JRR, Poulsen AD, Poulsen JR, Powers JS, Prasad RC, Puyravaud J-P, Rangel O, Reitsma J, Rocha DSB, Rolim S, Rovero F, Rozak A, Ruokolainen K, Rutishauser E, Rutten G, Said MNM, Saiter FZ, Saner P, Santos B, Santos JR dos, Sarker SK, Schmitt CB, Schoengart J, Schulze M, Sheil D, Sist P, Souza AF, Spironello WR, Sposito T, Steinmetz R, Stevart T, Suganuma MS, Sukri R, Sultana A, Sukumar R, Sunderland T, Supriyadi, Suresh HS, Suzuki E, Tabarelli M, Tang J, Tanner EVJ, Targhetta N, Theilade I, Thomas D, Timberlake J, Valeriano M de M, Valkenburg J van, Do TV, Sam HV, Vandermeer JH, Verbeeck H, Vetaas OR, Adekunle V, Vieira SA, Webb CO, Webb EL, Whitfeld T, Wich S, Williams J, Wiser S, Wittmann F, Yang X, Yao CYA, Yap SL, Zahawi RA, Zakaria R, Zang R (2018) Phylogenetic classification of the world's tropical forests. *Proc Natl Acad Sci* 201714977 . doi: 10.1073/pnas.1714977115
- Storch D, Davies RG, Zajíček S, Orme CDL, Olson V, Thomas GH, Ding T-S, Rasmussen PC, Ridgely RS, Bennett PM, Blackburn TM, Owens IPF, Gaston KJ (2006) Energy, range dynamics and global species richness patterns: reconciling mid-domain effects and environmental determinants of avian diversity. *Ecol Lett* 9:1308–1320 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00984.x

- Sundqvist MK, Sanders NJ, Wardle DA (2013) Community and Ecosystem Responses to Elevational Gradients: Processes, Mechanisms, and Insights for Global Change. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 44:261–280 . doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110512-135750
- Swenson NG (2014) Functional and Phylogenetic Ecology in R. Springer New York, New York, NY
- Swenson NG (2011) Phylogenetic Beta Diversity Metrics, Trait Evolution and Inferring the Functional Beta Diversity of Communities. *PLOS ONE* 6:e21264 . doi: 10.1371/journal.pone.0021264
- Swenson NG (2013) The assembly of tropical tree communities – the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography* 36:264–276 . doi: 10.1111/j.1600-0587.2012.00121.x
- Swenson NG, Enquist BJ (2009) Opposing assembly mechanisms in a neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology* 90:2161–2170
- Swenson NG, Umaña MN (2014) Phylofloristics: an example from the Lesser Antilles. *J Plant Ecol* 7:166–175 . doi: 10.1093/jpe/rtt074
- Tilman D (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proc Natl Acad Sci U S A* 101:10854–10861 . doi: 10.1073/pnas.0403458101
- Wang Q, PUNCHI-Manage R, Lu Z, Franklin SB, Wang Z, Li Y, Chi X, Bao D, Guo Y, Lu J, Xu Y, Qiao X, Jiang M (2016) Effects of topography on structuring species assemblages in a subtropical forest. *J Plant Ecol* rtw047 . doi: 10.1093/jpe/rtw047
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24:2098–2100 . doi: 10.1093/bioinformatics/btn358
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and Community Ecology. *Annu Rev Ecol Syst* 33:475–505 . doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448
- Webb CO, Donoghue MJ (2005) Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Mol Ecol Notes* 5:181–183 . doi: 10.1111/j.1471-8286.2004.00829.x
- Wikström N, Savolainen V, Chase MW (2001) Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 268:2211–2220 . doi: 10.1098/rspb.2001.1782
- Xu J, Chen Y, Zhang L, Chai Y, Wang M, Guo Y, Li T, Yue M (2017) Using phylogeny and functional traits for assessing community assembly along environmental gradients: A deterministic process driven by elevation. *Ecol Evol* 7:5056–5069 . doi: 10.1002/ece3.3068

ANEXOS

Anexo 3.1. Resultados de modelos lineales de altura con NRI y NTI

Modelo Lineal NRI y Altitud

Altitud ($p=0.00750$). Significativo

Multiple R-squared= 0.5272, Adjusted R-squared= **0.48**

Modelo Lineal NTI y Altitud

Altitud ($p=0.1970$). No Significativo

Anexo 3.2. Resultados de ANOVA y contrastes de Tukey de tres regiones alta, media y baja para los índices de NRI y NTI

Tukey Contrasts NRI

Baja - Alta ($p= 0.045$). Significativo

Media - Alta ($p=0.415$). No Significativo

Media - Baja ($p=0.324$). No Significativo

Tukey Contrasts NTI

Baja - Alta ($p=0.2930$). No Significativo

Media - Alta ($p=0.256$) No Significativo

Media - Baja ($p=0.994$). No Significativo

CAPITULO 4. DIVERSIDAD MULTIDIMENSIONAL DE BOSQUES EN UN GRADIENTE DE ALTITUD EN LOS ANDES DE COLOMBIA

MULTIDIMENSIONAL DIVERSITY OF FOREST ALONG AN ELEVATIONAL GRADIENT IN THE ANDES OF COLOMBIA

RESUMEN

El estudio de la diversidad aún tiene muchos campos de profundización y áreas por estudiar que permitan entender los patrones que exhiben las comunidades como respuesta a factores determinísticos y estocásticos. Existe un vacío de información en las relaciones existente entre las dimensiones taxonómica, funcional y filogenética de la diversidad. Diversas hipótesis se han planteado pero se hace necesario probarlas con datos empíricos en diferentes tipos de ecosistemas y comunidades. Se pretende conocer la relación entre métricas de diversidad taxonómica, funcional y filogenética con el enfoque correlacional. Por otro lado, explorar el enfoque de diversidad verdadera de números de Hills para comprender el efecto de la altitud sobre las tres dimensiones de la diversidad. Se establecieron 12 parcelas permanentes de 2500 m² en bosques naturales en un gradiente de altitud en los andes centrales de Colombia, se midieron los arboles con DAP $\geq$ 5 cm. Se calcularon métricas de diversidad taxonómica, funcional y Filogenética y se correlacionaron. Se calcularon atributos de la diversidad en niveles q0, q1 y q2 para las tres dimensiones de diversidad y se exploraron modelos para relacionarlos con la altitud. La diversidad funcional y la diversidad filogenética tuvieron relación positiva y significativa con la dimensión taxonómica. La filogenética y la relacionaron significativamente con la divergencia funcional y la riqueza funcional. La altitud tiene efectos lineales sobre la diversidad taxonómica y efecto cuadrático con la diversidad funcional y filogenética. Los resultados son acordes con predicciones de relaciones de las dimensiones de la diversidad propuestos en ecología teórica de varios autores y similares a lo encontrado en otros grupos como murciélagos, ratones y helechos arborescentes. Las predicciones de disminución de la diversidad por efecto de un filtro ambiental y la exclusión competitiva son predominantes en el área de estudio en zonas de transición de 2800 a 3500 metros, se deben ampliar los estudios para conocer detalles de la dinámica del ensamblaje de las comunidades de bosques en la región andina por los múltiples contrastes en factores ambientales diferentes escalas. Los resultados son insumo importante para dilucidar posibles efectos del cambio climático en la región de los Andes.

PALABRAS CLAVE

Números de Hills, diversidad verdadera, multidimensionalidad de la biodiversidad, diversidad filogenética, diversidad funcional, bosque andino

INTRODUCCIÓN

El concepto de biodiversidad es multidimensional, incluidas las dimensiones taxonómica, funcional, filogenética y genética (Willig et al. 2003; Swenson 2014; Violle et al. 2014; Willig and Presley 2017). La dimensión taxonómica representa el número de taxones y sus abundancias en un determinado lugar o a través de diferentes escalas espaciales (McGill et al. 2015). La diversidad funcional comprende el valor, rango, distribución y abundancia relativa de los rasgos dentro de las comunidades y los gradientes ambientales, determinando el desempeño biológico en los procesos de ensamblaje comunitario (Violle et al. 2007; Valladares et al. 2007; Díaz et al. 2007; Mason and de Bello 2013; Swenson 2014). Y la dimensión filogenética se ha definido como la longitud total mínima de todas las ramas filogenéticas requeridas para abarcar un conjunto dado de taxones en el árbol filogenético (Faith 1992; Faith 2002; Faith and Baker 2007; Swenson 2014).

La investigación en biodiversidad se ha enfocado en la dimensión taxonómica medida por la riqueza de especies y a la vez se asume como un proxy para todos los aspectos de la biodiversidad como la uniformidad, dominancia, dispersión, diversidad, así como para las dimensiones genética, filogenética y funcional. En general, ha surgido un consenso de que el enfoque taxonómico no capta adecuadamente la variación las dimensiones funcionales y filogenéticas, que a menudo responden a los gradientes ambientales de forma diferente que la dimensión taxonómica (Webb et al., 2002; Hooper et al., 2005; Safi et al., 2011; Cisneros et al. 2014). Mejor aún, pueden mostrar otras facetas del ensamblaje de comunidades generando información adicional para entender procesos ecológicos.

La dimensión filogenética refleja las diferencias evolutivas entre especies en función de lo tiempo desde la divergencia de un ancestro común (Faith 1992) y representa una estimación exhaustiva de las diferencias fenotípicas y ecológicas filogenéticamente conservadas entre especies (Cavender-Bares et al. 2009). La dimensión funcional refleja la variabilidad de atributos ecológicos entre las especies y proporciona un vínculo mecanicista con la resistencia, la resiliencia y el funcionamiento del ecosistema (Petchey and Gaston 2006). La evaluación simultánea de la variación en las

dimensiones taxonómicas, filogenéticas y funcionales de la biodiversidad a lo largo de los gradientes ambientales proporciona información sobre la importancia relativa de los mecanismos ecológicos y evolutivos que estructuran los diferentes componentes de los ensamblajes (Cisneros et al. 2014).

Los Andes tropicales son un bioma de alta importancia por su biodiversidad y endemismo considerado un hotspot de biodiversidad (Myers et al. 2000; Bush et al. 2007) y abastecen servicios ecosistémicos en zonas densamente pobladas en el norte de Suramérica (Tejedor-Garavito et al. 2012; Balthazar et al. 2015). Son ecosistemas vulnerables al cambio climático que afecta las interacciones ecológicas y la estructuración de comunidades vegetales (Hassan et al. 2005; Herzog et al. 2012; Girardin et al. 2014). En Colombia comprenden el 2,5% de los bosques y son un ecosistema en categoría de peligro (Etter et al. 2017). Estas particularidades hacen de los Andes una prioridad de investigación para la búsqueda de conocimiento ecológico útil para plantear medidas de conservación y restauración (Tejedor-Garavito et al. 2012; Balthazar et al. 2015). Evaluar la multidimensionalidad de la biodiversidad en zonas como los Andes donde los gradientes ambientales son tan determinantes para la selección de especies en la estructuración de comunidades es un potencial para mayor comprensión los efectos aleatorios y determinísticos en la diversidad como un todo. Sin embargo son pocos los estudios que han realizado análisis multidimensionales en gradientes altitudinales de bosques andinos.

En muchos casos las métricas diversidad taxonómica están altamente correlacionadas con las diversidad funcional y filogenética de las comunidades (Swenson 2014). Si un proceso o mecanismo en particular domina consistentemente el ensamblaje de un grupo completo de sitios en una región, uno esperaría una fuerte relación entre las dimensiones (Petchey et al. 2007; Flynn et al. 2009; Kluge and Kessler 2011; Safi et al. 2011). En contraste, la falta de una relación significativa entre las dimensiones puede ser evidencia de que la importancia relativa de los mecanismos difiere entre los sitios, con la ubicación de sitios particulares en el espacio de biodiversidad bidimensional que indica el tipo de mecanismo que domina el ensamblaje comunitario. Por ejemplo en elevaciones altas se sugiere la importancia del filtrado abiótico que favorece a las especies de murciélagos de pequeño tamaño que pueden entrar más fácilmente en el letargo (Cisneros et al. 2014).

En la actualidad se está trabajando en desarrollar aún más un marco integrado (Scheiner 2012) basado en Hill numbers (Hill 1973) que utiliza el mismo enfoque conceptual para

medir la biodiversidad para cada dimensión (Presley et al. 2014). Este marco es prometedor para el desarrollo de métricas de diversidad que tienen propiedades deseables (por ejemplo, el principio de replicación) y unidades explícitas que facilitan comparaciones ecológicamente significativas entre dimensiones y entre estudios (Cisneros et al. 2014; Presley et al. 2014). El concepto de biodiversidad multidimensional comprende las dimensiones taxonómica, funcional, filogenética y genética (Willig et al. 2003; Swenson 2011). Cada dimensión responde diferenciadamente a los gradientes ambientales (Díaz and Cabido 2001; Webb et al. 2002; Hooper et al. 2005) y es necesario lograr integrar estas dimensiones (Chao et al. 2014).

Hasta la fecha, solo pocos estudios han examinado los efectos de la altitud en la diversidad taxonómica en bosques andinos (Gentry, A.H 1995) y más recientemente, también en la diversidad funcional (Duivenvoorden and Cuello A 2012) y la diversidad filogenética (Qian 2017). No hay estudios en la actualidad que investiguen los efectos de gradientes de altitud en las tres dimensiones de la diversidad desde una perspectiva integradora en los Andes de Colombia.

En este estudio se evaluaron los efectos de la altitud sobre la diversidad taxonómica, funcional y filogenética de árboles en bosques andinos. Para lograr la integración se aborda desde dos enfoques: 1) Conociendo las correlaciones que existen entre las métricas propuestas para cada una de las dimensiones de la diversidad mediante herramientas tradicionales de regresión. 2) Construyendo un marco de diversidad de atributos propuesto recientemente (es decir, el número efectivo de entidades) basado en los números de Hill de entidades taxonómicas, funcionales y filogenéticas, para medir las dimensiones complementarias de la biodiversidad (Chao et al. 2014). La comparación de todas estas diversidades de atributos en 12 comunidades en un gradiente de altitud se realizará con las siguientes preguntas: 1) ¿Cuál es el efecto de la altitud en la diversidad de atributos? 2) ¿La diversidad de atributos de los árboles varía a lo largo de un gradiente de altitud? En el contexto del bosque andino, esperamos que todas las dimensiones de la biodiversidad disminuyan a lo largo del gradiente. Específicamente, planteamos la hipótesis de que: 1) la altitud disminuirá las tres dimensiones de la diversidad de atributos para todas las órdenes q , pero el efecto del nicho se mostrará en el tipo de modelo o relación estadística que tenga la altitud o en la pendiente de cada modelo determinando el nivel del efecto en cada dimensión. 2) La diversidad taxonómica y filogenética disminuirá a lo largo del gradiente altitudinal. A

través de un enfoque novedoso, este estudio proporciona una evaluación integrada de los efectos de la altitud en la diversidad de árboles.

METODOLOGÍA

Área de estudio: la cuenca del río Quindío está localizada en el departamento del Quindío abastece de agua los municipios de Armenia, Circasia, La Tebaida y Salento, en total 300.000 habitantes que representan el 55% de la población del departamento (CRQ 2014). La cuenca tiene 65,35 km de largo y 750 km² de área, inicia en el extremo norte oriental del municipio de Salento en el páramo del Quindío (4.200 msnm). Recorre el departamento de norte a sur y desemboca en el río Barragán. Las coordenadas del área de estudio son 4.697°N;75.402°W en el nacimiento del río y 4.397°N;75.766°W en la desembocadura (Figura 4.1).

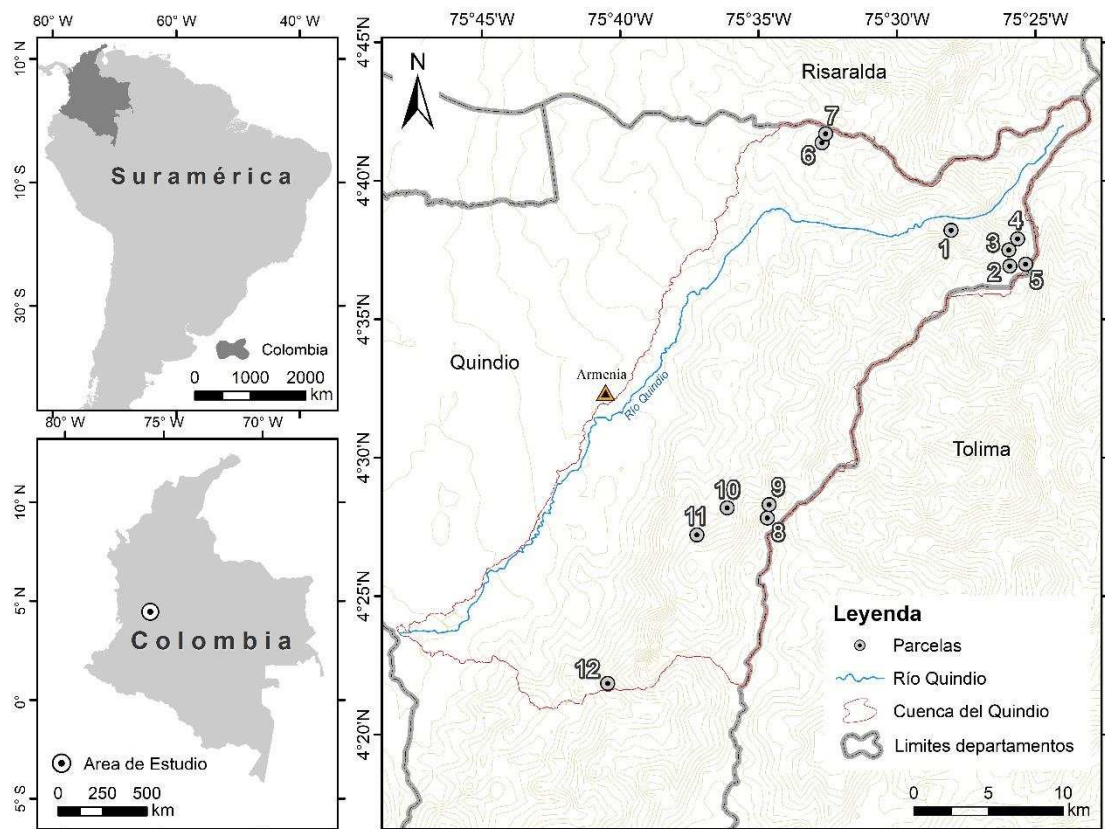


Figura 4.1. Ubicación del área de estudio en la cuenca alta del río Quindío y perfil del transecto de vegetación de las 12 unidades de muestreo.

Toma de datos: se establecieron 12 parcelas permanentes de un ¼ ha donde se midieron todos los individuos por encima de 5 cm de DAP. Se tomaron muestras botánicas por morfoespecies y fueron identificadas y depositadas en el Herbario Toli de

la Universidad del Tolima. Se midió diámetro, altura y posición de cada individuo. Se midieron los rasgos funcionales de área foliar específica (AFE), área foliar (AF) y densidad básica de la madera (DM). Para los rasgos foliares se seleccionaron mínimo dos árboles de cada una de las 269 especies encontradas en las 12 parcelas y se tomaron mínimo tres hojas frescas maduras, las mediciones se realizaron de acuerdo a los protocolos establecidos para estos rasgos (Perez-Harguindeguy et al. 2016). La densidad de la madera fue tomada de la base de datos mundial de densidad de la madera (Chave et al. 2009), para las especies que no fueron encontradas en la base de datos se complementó con datos de densidad de la madera de bosques andinos del Laboratorio de Dendrología de la Universidad del Tolima (Datos sin publicar). La altitud fue medida en campo con GPS y posteriormente ajustada con las coordenadas de acuerdo con el modelo de elevación digital de la zona.

Procesamiento de datos: con todos los rasgos se construyeron matrices de especie-rasgo y sitio-especie para crear un árbol general de tipos funcionales de plantas de la región (Casanoves et al. 2011; Pla et al. 2012). Se calcularon los índices FDis (Dispersión funcional), FDiv (Divergencia funcional), FEve (Equidad funcional) y FRic (Riqueza funcional) (Pla et al. 2012), los procesamientos se desarrollaron con Fdiversity (Pla et al. 2012). Se calcularon los índices NRI y NTI de diversidad filogenética con Phylocom (Webb et al. 2008), siguiendo el protocolo de análisis filogenético de Gastauer (2014). Para las correlaciones entre diversidad taxonómica con la diversidad funcional y filogenética se realizó un análisis de regresión lineal en R (R. Development Core Team 2008). Para el análisis de atributos de diversidad se calcularon las métricas de diversidad taxonómica, funcional y filogenética con el enfoque de Numero de Hill con valor de q (0, 1 y 2) (Chao et al. 2014)

Diversidad de atributos. Hay muchas combinaciones de número de especies y abundancia relativa que convergen en el mismo valor de diversidad. Para comparar diferentes ensamblajes, podemos hacer referencia a una comunidad idealizada con todas las especies igualmente comunes, donde la diversidad corresponde a su número de especies. Este valor, conocido como número efectivo de especies, satisface el principio de replicación (Hill 1973) y, en consecuencia, cambia proporcionalmente a la riqueza cuando las especies tienen frecuencias constantes, a diferencia de los índices de entropía tradicionales (Chao et al. 2014).

El índice de diversidad "verdadero" de Jost (2006), qD (Ecuación 1) vinculó los números efectivos con la entropía a través de una generalización de los números de Hill (Rényi 1961; MacArthur 1965; Hill 1973):

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}; q \geq 0, q \neq 1 \quad \text{Ecuación 1}$$

donde S es el número de especies en el ensamblaje j, p_i es la abundancia relativa de las i^{th} especies, y q es un índice sensible a la abundancia.

A medida que aumenta q, se vuelve más sensible a las especies comunes y menos dependiente de las raras. Para $q = 0$, las frecuencias de las especies no se consideran, y su valor es igual a la riqueza de especies (${}^0D = S$). Para $q = 1$, todas las especies están ponderadas por su frecuencia, y el límite de la ecuación 1 es igual a la exponencial de la entropía de Shannon (${}^1D = \exp(H')$). Finalmente, para $q = 2$, a las especies dominantes se les da más peso y las especies raras no son relevantes, lo que representa la inversa de la concentración de Simpson (${}^2D = 1 / \lambda$).

Recientemente, Chao et al. (2014) creó un marco unificado para una evaluación global de la biodiversidad, que se denominó "diversidad de atributos" (ver fórmulas en Chao et al., 2014). Cada dimensión de la diversidad de atributos se mide en diferentes unidades denominadas entidades taxonómicas, funcionales y filogenéticas que obedecen al principio de replicación y están relacionadas con los números de Hill. Estas entidades están ponderadas por su valor de atributo medio "V" que tiene en cuenta la abundancia u otra medida de importancia:

Para cada entidad μ (especie, segmento de rama o par de especies), su valor de atributo "V" (unidad, longitud de rama o distancia de rasgo entre pares) se multiplica por (**a**), su abundancia relativa en el caso de la diversidad de especies, el producto del relativo abundancias de pares de especies para la diversidad funcional, o abundancia de la rama (suma de las abundancias relativas de todos los descendientes) para la diversidad filogenética. El número efectivo de entidades (es decir, número de especies igualmente comunes, pares de especies con unidad de distancia funcional o segmentos de rama de longitud unitaria) define la diversidad taxonómica (qTD), funcional (qFD) y filogenética (qPD), y corresponde a Números de Hill, diversidad funcional basada en la distancia de (Chiu and Chao 2014), y diversidad filogenética de (Chao et al. 2014), respectivamente. Las contrapartes de riqueza para $q = 0$ son la diversidad de atributos funcionales de Walker, (Functional attribute diversity) FAD (Walker et al. 1999) y la diversidad filogenética de Faith (Faith 1992).

Calculamos las diversidades de atributos (AD) a nivel de parcela ($n = 12$). Para estimar los números de Hill para la diversidad taxonómica, utilizamos la función 'Renyi' del paquete R 'Vegan' (Oksanen et al. 2017). Calculamos la diversidad funcional con un código R proporcionado por A. Chao, sobre la base de los cálculos descritos en Chiu y Chao (2014). La diversidad filogenética se calculó con la función 'ChaoPD' del paquete R 'entropart' (Marcon and Hérault 2015). Finalmente, para todos los atributos de las tres dimensiones de la diversidad se evaluaron modelos lineales, cuadráticos y un GLM Poisson de las tres entidades de diversidad verdadera de Hill con la altitud con el software R (R. Development Core Team 2008).

RESULTADOS

Relaciones de la diversidad taxonómica y la diversidad funcional

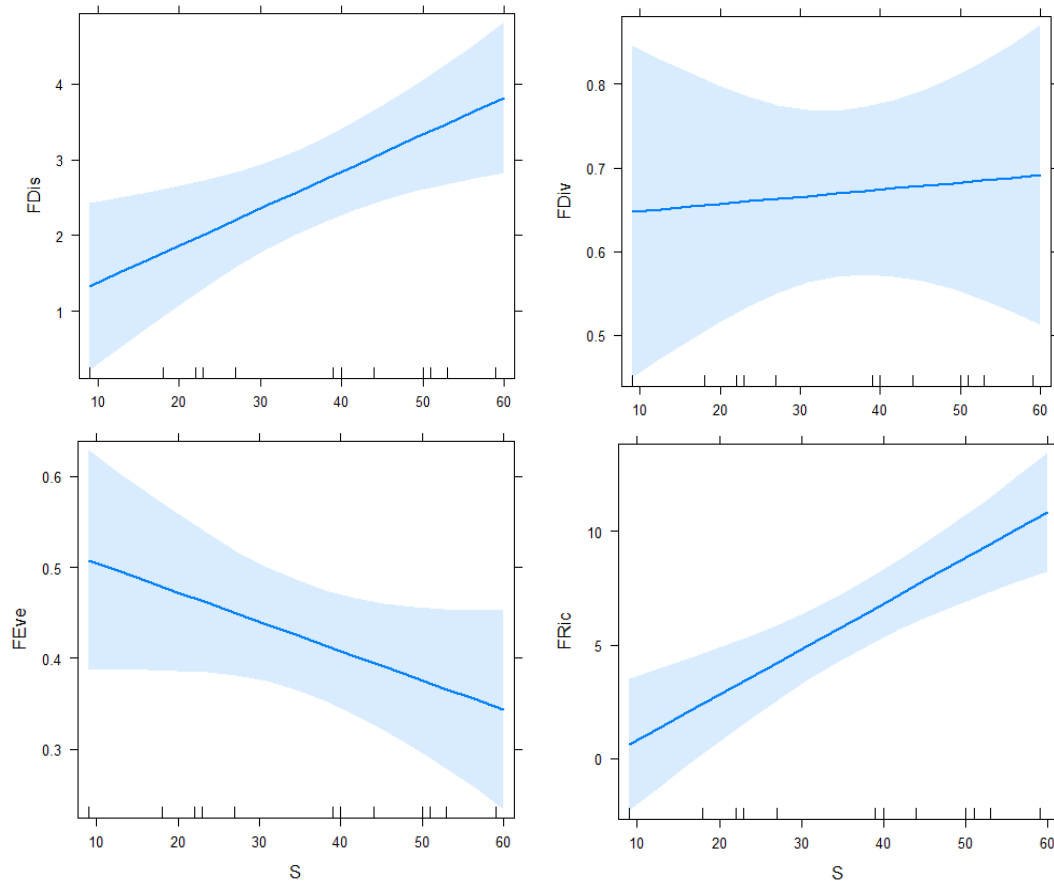


Figura 4.2. Relaciones lineales de la diversidad taxonómica con la diversidad funcional. FDis: dispersión funcional; FDiv: divergencia funcional; FEve: equitatividad funcional; FRic: Riqueza funcional

Existe una relación positiva entre la diversidad taxonómica y los índices de riqueza funcional (FRic) y la dispersión funcional (FDis). Por el contrario la relación de la

diversidad taxonómica es inversa con la equitatividad funcional (FEve). Con la divergencia funcional (FDiv) no se encontró un patrón significativo (Figura 4.2, Anexo 4.1).

Relaciones de la diversidad taxonómica y la diversidad filogenética

La diversidad taxonómica tiene relación directa, a mayor número de especies en cada comunidad las comunidades son más dispersas filogenéticamente ya que tanto el índice NTI como el NRI tienden a ser negativos (Figura 4.3, Anexo 4.2).

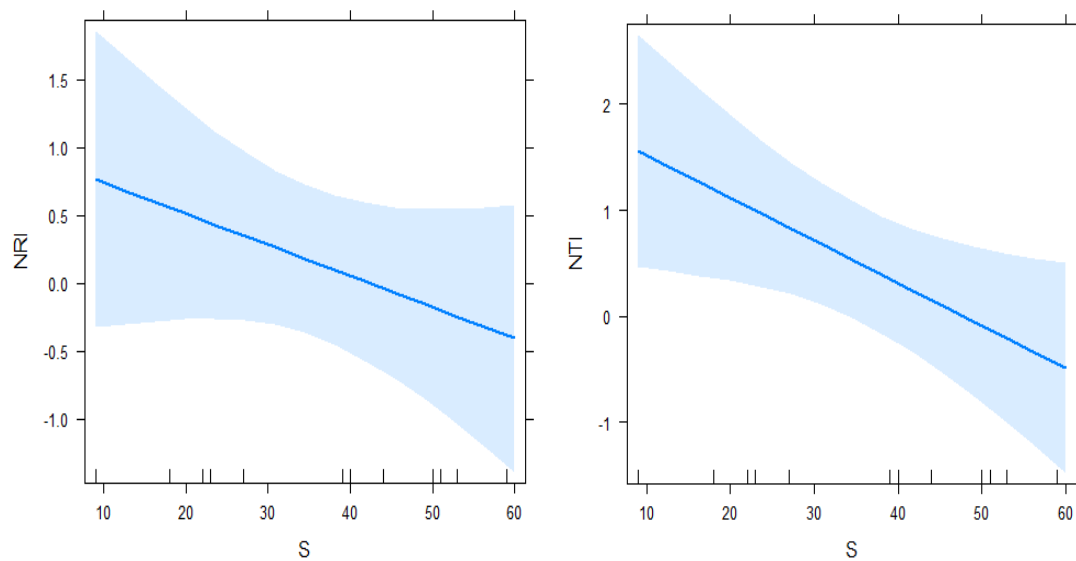


Figura 4.3. Relaciones de diversidad taxonómica (S) y diversidad filogenética (NRI y NTI).

Relaciones de diversidad funcional y diversidad filogenética

Tabla 4.1. Correlaciones de Pearson entre los índices de diversidad funcional y diversidad filogenética.

	FDis	FDiv	FEve	FRic
NRI	-0,29	0,02	0,32	-0,30
NTI	-0,27	0,13	0,75	-0,78

En cuanto a las métricas de diversidad funcional y filogenética la correlación de Pearson muestra una relación más fuerte y significativa entre la riqueza y equitatividad funcional con el índice NTI, el resto de las relaciones entre diversidad funcional y diversidad filogenética no mostraron valores significativos de correlación (Tabla 4.1, Anexo 4.3).

En cuanto a la prueba de mantel para detectar huella filogenética de los rasgos funcionales no dio relación significativa entre los rasgos de hoja y densidad de madera (Anexo 4.4)

En lo que respecta a las relaciones de la altitud con las tres dimensiones de la diversidad, todas las dimensiones tienen una relación de disminución a medida que se sube en el gradiente de altitud. En cuanto a q_0 la mayor influencia y contraste en el gradiente se da para la diversidad funcional (Pendiente del modelo -9.85). El q_1 que representa la diversidad que tiene efecto considerable de las especies raras, el mayor efecto se da igualmente en la diversidad funcional. En q_2 el mayor efecto del gradiente se manifiesta también en la diversidad funcional (Tabla 4.2, Figura 4.4).

Relación de la altitud con las tres diversidades a través de números de Hills

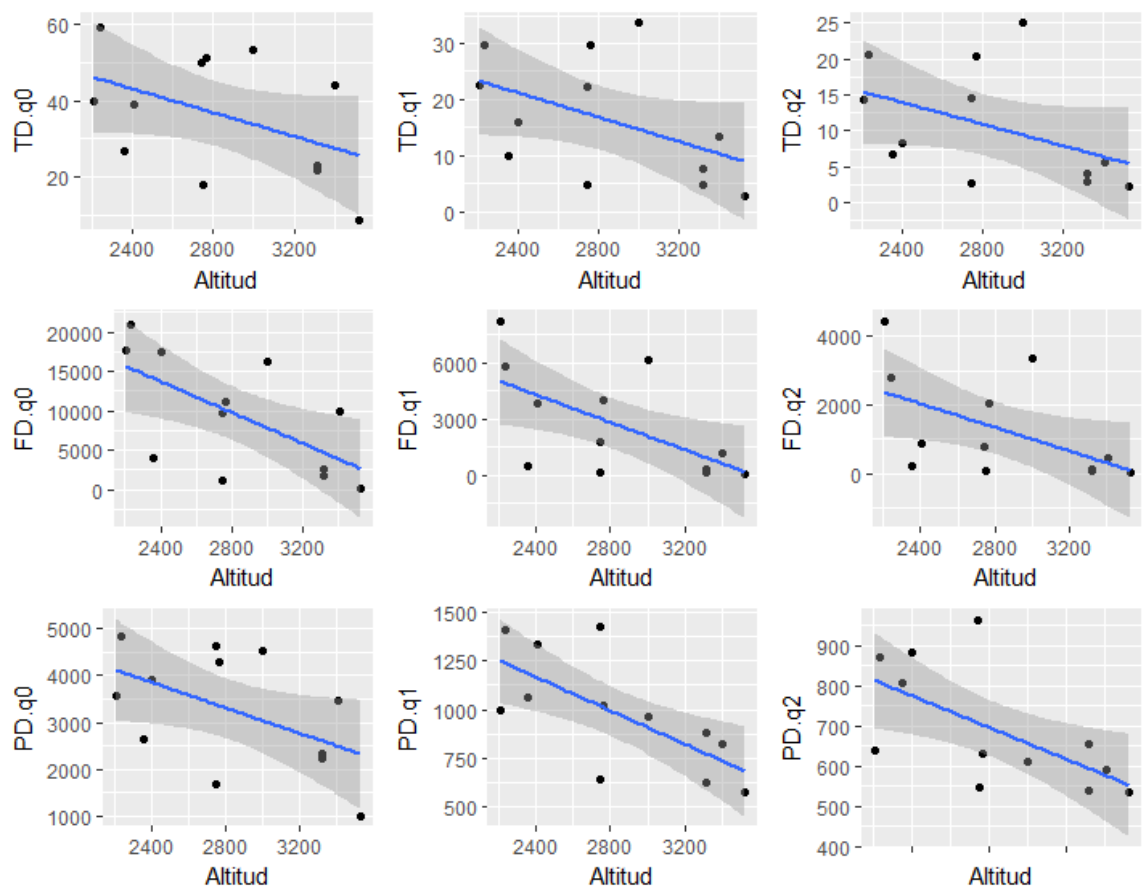


Figura 4.4. Modelos del efecto de la altitud sobre las tres dimensiones de la diversidad en las entidades q_0 , q_1 y q_2 .

De todos los modelos evaluados para encontrar una tendencia del efecto de la altitud sobre los atributos de la diversidad en las tres dimensiones se destaca lo siguiente: 1) La

diversidad taxonómica no tiene una tendencia lineal pura, ni cuadrática que muestre efectos directos de la altitud. El modelo que más describió esta relación fue el GLM, el cual si muestra una tendencia negativa y significativa, es decir que a mayor altitud existe una tendencia a disminuir consistentemente la riqueza de especies (q0). La tendencia para la diversidad influenciada por la especies raras (q1) y la que toma las especies dominantes como prioridad (q2) es la misma de la riqueza. 2) Para la diversidad funcional el modelo lineal no tiene efectos, pero un modelo cuadrático si tiene efectos positivos y significativos de la altura sobre la diversidad funcional en dos atributos (q0, q1), para q2, ningún modelo dio significativo. Este es un resultado interesante para discutir el papel de la buena medición de la diversidad funcional ya que muestra que no tiene las mismas tendencias que la diversidad taxonómica por lo cual puede tener implicaciones importantes tanto para entender los ensamblajes como para futuras investigaciones más detalladas con miras a generar medidas de manejo y conservación. 3) La diversidad filogenética no tiene en su atributo q0 ninguna tendencia significativa. Los atributos q1 y q2 tienen una tendencia cuadrática (Tabla 4.2).

Tabla 4.2. Parámetros, significancia, AIC y R2 para los modelos de la relación entre la altitud y los atributos de las tres dimensiones de la diversidad

Atributo	Modelo	Intercepto	Pendiente	AIC	p-valor	R ²
TD_q0	asnm Poisson	84,60	-0,02	135,80	0,0000507 ***	NA
TD_q1	asnm Poisson	4,69	0,00	inf	0,0000297 ***	NA
TD_q2	asnm Poisson	37,55	-0,01	inf	0,0000008 ***	NA
FD_q0	asnm +asnm ²	37.349,41	-9,85	246,87	0,0281 *	0,40
FD_q1	asnm +asnm ²	13.050,01	-3,66	224,34	0,0353 *	0,37
FD_q2	asnm +asnm ²	61.637,85	-1,72	210,84	0,0718ns	0,29
PD_q0	asnm +asnm ²	7.111,91	-1,36	206,53	0,0867ns	0,27
PD_q1	asnm +asnm ²	2.190,47	-0,44	167,70	0.01308 *	0,48
PD_q2	asnm +asnm ²	1.247,45	-0,20	153,48	0.03078 *	0,39

TD: Diversidad taxonómica; **FD:** Diversidad Funcional; **PD:** Diversidad filogenética; **q0:** Atributo riqueza; **q1:** atributo con especies raras; **q2:** atributo con especies abundantes; **asnm:** altitud sobre el nivel del mar; **AIC:** Criterio de información de Akaike; **p-valor:** significancia; ***: p<0.001; *: p<0.05; **ns:** no significativo; **R²:** coeficiente de correlación

DISCUSIÓN

Relaciones de la diversidad taxonómica y la diversidad funcional

En general se atribuye una relación directamente proporcional entre la diversidad taxonómica y la diversidad funcional (Petchey and Gaston 2002) asumiendo que entre

más riqueza de especies habrá un mayor espectro funcional. Sin embargo, esta relación tiene unos límites que son dados por lo que se ha llamado redundancia funcional (Walker et al. 1999). En general se ha observado que la redundancia funcional aumenta donde las condiciones de nicho son favorables a la mayoría de las especies de una región como el caso de los bosques húmedos tropicales (Finegan et al. 2015). Para el caso de los bosques andinos y en gradientes de altitud la redundancia funcional disminuye a medida que se asciende en el gradiente, lo cual es el caso de este estudio donde a medida que la altitud aumenta las condiciones de nicho se van haciendo más rigurosas disminuyendo las temperaturas, aumenta la acidez del suelo y las horas de radiación disponibles disminuyen durante el día. Esto hace que la diversidad taxonómica disminuya y por consiguiente son menos el número de especies adaptadas a estas condiciones extremas que se dan por encima de los 3.000 m.

En el caso vegetación pocos estudios han abordado esta relación correlacionando métricas funcionales y taxonómicas. Se ha encontrado que en murciélagos la elevación hace disminuir la diversidad funcional junto con la taxonómica en bosques andinos de Perú, infiriendo que lo que puede dar este resultado es el filtro ambiental generado por la altitud aumentando el mecanismo de exclusión competitiva entre especies, es decir ciertos rasgos permiten que sobrevivan especies funcionalmente similares a mayor altitud (Cisneros et al. 2014). Para el presente estudio se tiene la misma tendencia, es decir las plantas que dominan la mayor altitud tienden a ser similares en cuanto a sus propiedades foliares, en este caso la diversidad funcional disminuye haciendo dominantes las especies que tiene mayor Área Foliar Específica (AFE), las cuales se hacen más dominantes.

Cuando sucede esta alta relación entre diversidad funcional y diversidad taxonómica se asume que existe un fuerte motor mecanicístico (Kluge and Kessler 2011; Safi et al. 2011), lo cual está sucediendo en nuestro gradiente estudiado en los Andes a una escala de paisaje.

Relaciones de la diversidad taxonómica y la diversidad filogenética

En general la relación de diversidad taxonómica y diversidad filogenética es directamente proporcional, a mayor número de taxones la comunidad tiene mayor probabilidad de ser dispersamente filogenética. En el caso de gradientes de altitud se ha visto que a mayor presencia de filtros ambientales las comunidades tienden a ser más emparentadas filogenéticamente, lo que es conocido como clúster (Cavender-Bares et

al. 2009). Específicamente en gradientes ambientales de altitud se ha mostrado que a mayor altitud las comunidades son menos diversas y más emparentadas (Qian 2017), lo cual se demostró en las relaciones encontradas en nuestro gradiente.

Por otro lado el nivel de métricas de estructura filogenética y riqueza en general tienen una alta correlación pues es un mecanismo de lo que se ha llamado inercia filogenética que da lugar a la expectativa a priori de que las especies más estrechamente relacionadas serán más funcionalmente similares, y las especies más distantemente relacionadas serán menos funcionalmente similares (Safi et al., 2011). Y por tanto la parte alta del gradiente es dominada por esta inercia filogenética, mientras que la parte media del gradiente es la que genera la mayor diversidad de especies y la mayor diversidad filogenética.

Relaciones de diversidad funcional y diversidad filogenética

La hipótesis de conservadurismo de nicho muestra que la diversidad funcional es dependiente de la diversidad filogenética (Cianciaruso et al. 2009), pues las adaptaciones funcionales son producto de la selección natural y la especiación. En nuestro caso no se encontró relación de huella filogenética entre los rasgos funcionales y las distancias filogenéticas de las 269 especies estudiadas (Anexo 4.4). Sin embargo, a nivel de métricas si se encontró una relación entre la riqueza y la equitatividad funcional con el índice NTI, esta relación ha sido poco explorada pero demuestra que la relación de la diversidad funcional y la diversidad filogenética depende de cual métrica sea medida, ya que la dispersión funcional muestra comunidades contrastantes en cuanto a rasgos y la equitatividad muestra dominancia de algunas especies que son funcionalmente diferentes al resto de la comunidad pero dominantes en sitios donde sus condiciones de adaptabilidad son óptimas. Esto quiere decir que estas dos medidas de diversidad funcional la dispersión y la equitatividad son contrastantes y su escala y valores debe interpretarse en cada estudio de forma detallada para entender que está sucediendo en la comunidad de árboles.

Para el caso de Los Andes sería necesario descomponer más las dos dimensiones de la diversidad a escala local para poder encontrar más relaciones tanto de los rasgos funcionales foliares y la diversidad filogenética como respuesta a factores locales como pendiente, particularidades de suelo o alguna intervención antrópica fuerte como encontraron (Gastauer and Meira-Neto 2014) en una parcela de una hectárea donde la

pendiente hace diferenciar filogenéticamente a pequeña escala dos comunidades vegetales muy cercanas.

Relación de la altitud con las tres diversidades a través de números de Hills

Ellison (2010), destaca y concluye que hay un acuerdo general entre los algunos autores e investigadores en biodiversidad que “si el interés de una investigación se centra en describir la diversidad de un ensamblaje, entonces los números efectivos de especies deben ser las medidas de diversidad elegidas y no la entropía” lo cual es lo más usado en los estudios tradicionales de ecología de comunidades y biodiversidad en general (Moreno et al. 2011; Chao et al. 2014). De acuerdo con eso, el abordaje del presente artículo intenta explorar el enfoque de números efectivos (diversidad verdadera, Números de Hills) para poder ver el efecto de la altitud en las tres atributos de diversidad propuesto en este nuevo enfoque (Presley et al. 2014; Chao et al. 2014).

Partiendo del enfoque anterior hemos encontrado que efectivamente la relación de diversidad y altitud cambia de acuerdo a cómo se analice, simplemente la entropía o el enfoque de Hills, que como se verá más adelante puede tener implicaciones de interpretación teórica y dar posibilidades de estudiar la diversidad más detalladamente.

En concreto en nuestros hallazgos, el hecho de que la diversidad taxonómica responda linealmente al gradiente altitudinal denota que hay un clara disminución tanto de la riqueza q_0 como de la entropía q_1 como de las especies dominantes q_2 lo cual ha sido encontrado en murciélagos, ratones y helechos arbóreos (Kluge and Kessler 2011; Cisneros et al. 2014; Cisneros et al. 2014). Mientras que las entidades DFq_0 , DFq_1 y DFq_2 se comporten cuadráticamente quiere decir que a pesar de existir una riqueza parecida en la parte media del gradiente, allí se alcanza una diversidad funcional máxima y después de 3.000 m empieza a disminuir, lo cual tiene que ver con que las especies raras disminuyen, que son las que aportan a aumentar la riqueza, la dispersión funcional y la divergencia funcional. Aquí las interpretaciones biológicas toman un peso importante para poder diferenciar los efectos en la diversidad funcional que no se presentan en la taxonómica. Es un hallazgo interesante para profundizar en futuras investigaciones detalladas en cada rasgo o en futuros rasgos a incluir en la medición de la diversidad funcional.

En cuanto a la PDq_0 , PDq_1 y PDq_2 las especies raras son determinantes en mantener la mayor diversidad filogenética de la parte media del gradiente, pues la PD es muy dependiente de la diversidad taxonómica. Esto hace que al igual que la diversidad

funcional, la diversidad filogenética tenga un patrón cuadrático, que muestra que en la parte media del gradiente se alcanzan los mayores valores de NRI que muestra comunidades dispersas filogenéticamente y donde las especies raras ayudan a aumentar las distancias filogenéticas de la comunidad. La influencia en estas métricas es evidente en el Dendrograma donde los Pteridofitos (Kluge and Kessler 2011) y las Arecaceas (Velásquez-Puentes and Bacon 2016) hacen alta presencia en las comunidades andinas entre los 2500 y 3100 metros (Alvear et al. 2010).

CONCLUSIONES

Las tres dimensiones de la diversidad tienden a disminuir con la altitud. Esto muestra inicialmente que pesa sobre el ensamblaje de la comunidad el filtro ambiental generado por la altitud, que es el que más se refleja a escala de paisaje. Sin embargo es necesario continuar monitoreando y ampliar en número de parcelas para poder entender más el comportamiento de las tres dimensiones de la diversidad y las relaciones entre ellas.

Los modelos evaluados para los tres atributos de la biodiversidad (q), muestran que el efecto de la altitud disminuye en la diversidad funcional donde el q_1 que es afectado por la rareza presenta el patrón más diferente, lo cual expresa que la diversidad funcional es la más dependiente de las especies raras y a la vez que es la diversidad funcional la que se manifiesta más en las áreas de transición del gradiente donde pueden estar existiendo mezcla de especies totalmente adaptadas a la altitud y especies que están en proceso de adaptación y provienen de otras ecorregiones como puede ser el bosque húmedo tropical o el bosque seco tropical dependiendo de que cordillera de Colombia se analice. Para lo cual se requieren nuevos muestreos y análisis de turnover funcional para conocer a futuro posibles efectos de cambio climático en el gradiente sobre la diversidad en los Andes.

BIBLIOGRAFÍA

- Alvear M, Betancur J, Franco P (2010) Diversidad florística y estructura de remanentes de bosque andino en la zona de amortiguación del Parque Nacional Natural los Nevados, Cordillera Central Colombiana. *Caldasia* 32(1):39-63
- Balthazar V, Vanacker V, Molina A, Lambin EF (2015) Impacts of forest cover change on ecosystem services in high Andean mountains. *Ecol Indic* 48:63–75 . doi: 10.1016/j.ecolind.2014.07.043

- Bush MB, Hanselman JA, Hooghiemstra H (2007) Andean montane forests and climate change. In: *Tropical Rainforest Responses to Climatic Change*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 33–54
- Casanoves F, Pla L, Di Rienzo JA (2011) Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. CATIE
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol Lett* 12:693–715 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x
- Chao A, Chiu C-H, Jost L (2014) Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 45:297–324 . doi: 10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol Lett* 12:351–366 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x
- Chiu C-H, Chao A (2014) Distance-Based Functional Diversity Measures and Their Decomposition: A Framework Based on Hill Numbers. *PLoS ONE* 9:e100014. doi: 10.1371/journal.pone.0100014
- Cianciaruso MV, Silva IA, Batalha MA (2009) Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica* 9:93–103 . doi: 10.1590/S1676-06032009000300008
- Cisneros LM, Burgio KR, Dreiss LM, Klingbeil BT, Patterson BD, Presley SJ, Willig MR (2014) Multiple dimensions of bat biodiversity along an extensive tropical elevational gradient. *J Anim Ecol* 83:1124–1136 . doi: 10.1111/1365-2656.12201
- CRQ (2014) ORDENAMIENTO DEL RECURSO HÍDRICO DEL RÍO QUINDÍO
- Díaz S, Lavorel S, Bello F de, Quétier F, Grigulis K, Robson TM (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc Natl Acad Sci* 104:20684–20689 . doi: 10.1073/pnas.0704716104
- Díaz S, Cabido M (2001) Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol Evol* 16:646–655
- Duivenvoorden JF, Cuello A NL (2012) Functional trait state diversity of Andean forests in Venezuela changes with altitude. *J Veg Sci* 23:1105–1113 . doi: 10.1111/j.1654-1103.2012.01428.x
- Ellison AM (2010) Partitioning diversity ¹. *Ecology* 91:1962–1963 . doi: 10.1890/09-1692.1
- Etter A, Andrade A, Saavedra K, Amaya P, Arevalo P, Cortes J, Pacheco C, Soler D (2017) Lista roja de ecosistemas de Colombia. Pontificia Universidad Javeriana
- Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol Conserv* 61:1–10 . doi: 10.1016/0006-3207(92)91201-3
- Faith DP (2002) Quantifying Biodiversity: a Phylogenetic Perspective. *Conserv Biol* 16:248–252 . doi: 10.1046/j.1523-1739.2002.00503.x
- Faith DP, Baker AM (2007) Phylogenetic diversity (PD) and biodiversity conservation: some bioinformatics challenges. *Evol Bioinforma Online* 2:121–128
- Finegan B, Peña-Claros M, de Oliveira A, Ascarrunz N, Bret-Harte MS, Carreño-Rocabado G, Casanoves F, Díaz S, Eguiguren Velepucha P, Fernandez F, Licona JC, Lorenzo L, Salgado Negret B, Vaz M, Poorter L (2015) Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *J Ecol* 103:191–201 . doi: 10.1111/1365-2745.12346
- Flynn DFB, Gogol- Prokurat M, Nogueira T, Molinari N, Richers BT, Lin BB, Simpson N, Mayfield MM, DeClerck F (2009) Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecol Lett* 12:22–33 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x
- Gastauer M (2014) Protocolo analise filogenetica V2.0.docx
- Gastauer M, Meira-Neto JAA (2014) Interactions, Environmental Sorting and Chance: Phylostructure of a Tropical Forest Assembly. *Folia Geobot* 49:443–459 . doi: 10.1007/s12224-013-9181-1

- Gentry, A.H (1995) Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests. In: Biodiversity and conservation of neotropical montane forests, New York Botanical Garden. New York Botanical Garden, New York, pp 103–126
- Girardin CAJ, Farfan-Rios W, Garcia K, Feeley KJ, Jørgensen PM, Murakami AA, Cayola Pérez L, Seidel R, Paniagua N, Fuentes Claros AF, Maldonado C, Silman M, Salinas N, Reynel C, Neill DA, Serrano M, Caballero CJ, La Torre Cuadros M de los A, Macía MJ, Killeen TJ, Malhi Y (2014) Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecol Divers* 7:161–171 . doi: 10.1080/17550874.2013.820806
- Hassan RM, Scholes RJ, Ash N, Millennium Ecosystem Assessment (Program) (eds) (2005) Ecosystems and human well-being: current state and trends: findings of the Condition and Trends Working Group of the Millennium Ecosystem Assessment. Island Press, Washington, DC
- Herzog SK, Martinez R, Jorgensen P, Tiessen H (2012) Cambio climático y biodiversidad en los Andes tropicales. Inter-Am Inst Glob Change Res IAI Sci Comm Probl Enviroment SCOPE 348pp
- Hill MO (1973) Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology* 54:427–432 . doi: 10.2307/1934352
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecol Monogr* 75:3–35 . doi: 10.1890/04-0922
- Jost L (2006) Entropy and diversity. *Oikos* 113:363–375 . doi: 10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x
- Kluge J, Kessler M (2011) Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. *J Biogeogr* 38:394–405 . doi: 10.1111/j.1365-2699.2010.02433.x
- MacArthur RH (1965) Patterns of species diversity. *Biol Rev* 40:510–533
- Marcon E, Hérault B (2015) entropart : An R Package to Measure and Partition Diversity. *J Stat Softw* 67: . doi: 10.18637/jss.v067.i08
- Mason NWH, de Bello F (2013) Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *J Veg Sci* 24:777–780 . doi: 10.1111/jvs.12097
- McGill BJ, Dornelas M, Gotelli NJ, Magurran AE (2015) Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends Ecol Evol* 30:104–113 . doi: 10.1016/j.tree.2014.11.006
- Moreno CE, Barragán F, Pineda E (2011) Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Rev Mex Biodivers* 13
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853
- Oksanen J, Guillaume F, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHM, Szoecs E, Wagner H (2017) Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-4.
- Perez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quetier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC (2016) Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 64:715 . doi: 10.1071/BT12225_CO
- Petchey OL, Evans KL, Fishburn IS, Gaston KJ (2007) Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *J Anim Ecol* 76:977–985 . doi: 10.1111/j.1365-2656.2007.01271.x
- Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol Lett* 9:741–758 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x

- Petchey OL, Gaston KJ (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol Lett* 5:402–411 . doi: 10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x
- Pla L, Casanoves F, Di Rienzo J (2012) *Quantifying Functional Biodiversity*. Springer Netherlands, Dordrecht
- Presley SJ, Scheiner SM, Willig MR (2014) Evaluation of an Integrated Framework for Biodiversity with a New Metric for Functional Dispersion. *PLoS ONE* 9:e105818 . doi: 10.1371/journal.pone.0105818
- Qian H (2017) Climatic correlates of phylogenetic relatedness of woody angiosperms in forest communities along a tropical elevational gradient in South America. *J Plant Ecol*. doi: 10.1093/jpe/rtx006
- R. Development Core Team (2008) R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R, . ISBN , URL. R. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Rényi A (1961) On measures of entropy and information. In: *Proceedings of the Fourth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability, Volume 1: Contributions to the Theory of Statistics*. The Regents of the University of California
- Safi K, Cianciaruso MV, Loyola RD, Brito D, Armour-Marshall K, Diniz-Filho JAF (2011) Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 366:2536–2544 . doi: 10.1098/rstb.2011.0024
- Scheiner SM (2012) A metric of biodiversity that integrates abundance, phylogeny, and function. *Oikos* 121:1191–1202 . doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.20607.x
- Swenson NG (2014) *Functional and Phylogenetic Ecology* in R. Springer New York, New York, NY
- Swenson NG (2011) Phylogenetic Beta Diversity Metrics, Trait Evolution and Inferring the Functional Beta Diversity of Communities. *PLOS ONE* 6:e21264 . doi: 10.1371/journal.pone.0021264
- Tejedor-Garavito N, Álvarez E, Caro SA, Murakami AA, Blundo C, Espinoza TB, Cuadros MLT, Gaviria J, Gutiérrez N, Jørgensen PM (2012) Evaluación del estado de conservación de los bosques montanos en los Andes tropicales. *Rev Ecosistemas* 21:
- Valladares F, Gianoli E, Gómez JM (2007) Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytol* 176:749–763 . doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02275.x
- Velásquez-Puentes FJ, Bacon CD (2016) Una introducción a la estructura filogenética de comunidades: Un caso de estudio en palmas de Bolivia. *Ecol En Boliv* 51:126–140
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892 . doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x
- Violle C, Reich PB, Pacala SW, Enquist BJ, Kattge J (2014) The emergence and promise of functional biogeography. *Proc Natl Acad Sci* 111:13690–13696 . doi: 10.1073/pnas.1415442111
- Walker B, Kinzig A, Langridge J (1999) Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems* 2:95–113 . doi: 10.1007/s100219900062
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24:2098–2100 . doi: 10.1093/bioinformatics/btn358
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and Community Ecology. *Annu Rev Ecol Syst* 33:475–505 . doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448
- Willig M., Kaufman D., Stevens RD (2003) Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:273–309 . doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032
- Willig MR, Presley SJ (2017) Latitudinal Gradients of Biodiversity☆. In: *Reference Module in Life Sciences*. Elsevier

ANEXOS

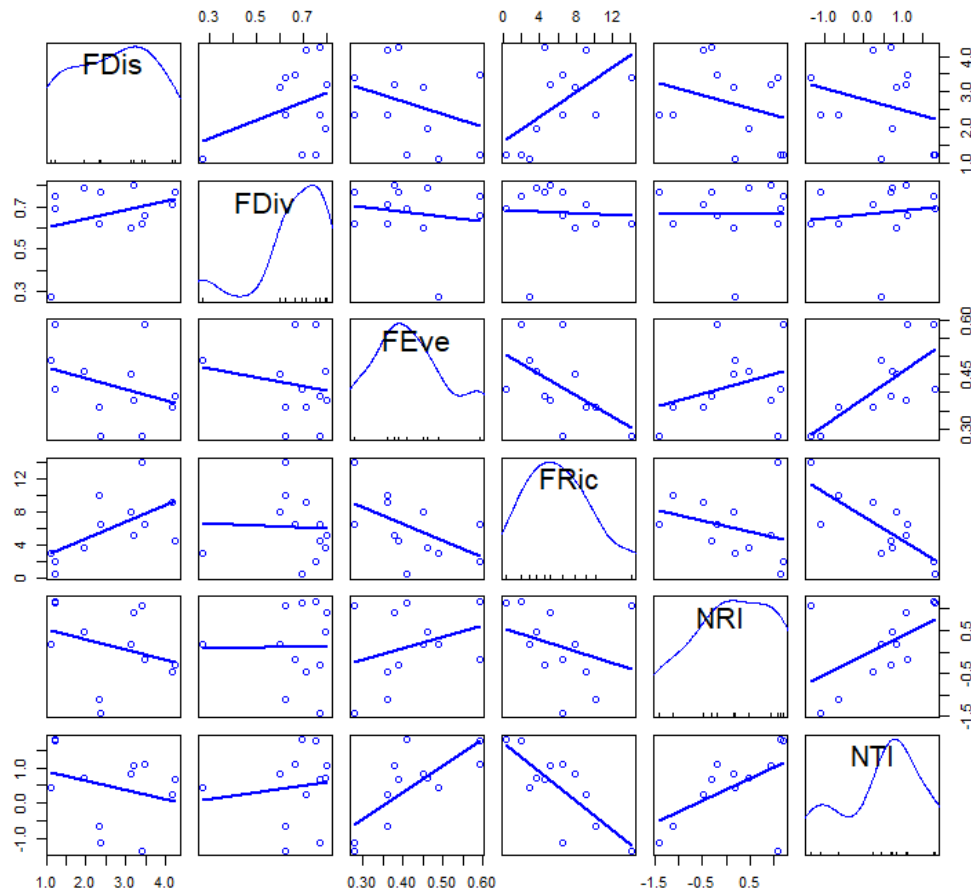
Anexo 4.1. Resultados de modelos lineales simples de la relación diversidad taxonómica con diversidad funcional

Modelo	DF	Predictor	Intercepto	Constante	P	R Cuadrado
Lineal	FDis	S	0,8893	0,0488	0,0115	0,49
Lineal	FDiv	S	0,6397	0,0009	0,7683	0,01
Lineal	Feve	S	0,5368	0,0032	0,0924	0,26
Lineal	FRic	S	-11797	0,2003	0,0007	0,70

Anexo 4.2. Resultados de modelos lineales simples entre diversidad taxonómica y diversidad filogenética

Modelo	DFg	Predictor	Intercepto	Constante	P	R Cuadrado
Lineal	NRI	S	0,9700	-0,0229	0,1728	0,18
Lineal	NTI	S	1,9185	-0,0401	0,0286	0,40

Anexo 4.3. Relaciones de diversidad funcional y diversidad filogenética



Anexo 4.4. Resultados de tes te mantel entre distancias filogenéticas y el rasgo de área foliar específica. Test de huella filogenética

AFE: Mantel statistic based on Pearson's product-moment correlation

Mantel statistic r: -0.03291

Significance: 0.892

CONCLUSÕES GERAIS

O gradiente de altitude avaliado apresenta alta riqueza de espécies. A riqueza e a diversidade (entropia) são influenciadas pela altitude, gerando um padrão de diminuir a riqueza em altitudes mais elevadas e aumentar a dominância de algumas espécies que são mais adaptadas às necessidades de condições de baixa temperatura, menor radiação e de maior acidez do solo.

A diversidade funcional alcança seus maiores valores na parte média do gradiente de altitude, a parte mais alta do gradiente apresenta a menor diversidade funcional representada em menor quantidade de grupos funcionais fisiológicos do que a parte média e inferior do gradiente. Este comportamento da diversidade funcional está associado aos efeitos da altitude como uma variável que determina as condições ambientais mais adversas em altitudes acima de 3.000 m.

O efeito de altitude produz um aglomerado filogenética em comunidades do gradiente superior, cumprindo a predição de conservatismo filogenética teórica, o que indica que quando um forte filtro ambiental se apresenta as comunidades vegetais tendem a ser mais estreitamente relacionado filogeneticamente.

As relações de correlação entre as três dimensões da diversidade apresentam um padrão diretamente proporcional, conforme previsto teoricamente, de modo que a diversidade taxonômica é altamente correlacionada com a diversidade funcional e a diversidade filogenética. Apenas o eixo funcional da divergência não tem relação direta com a riqueza de espécies, com exceção, e é por isso que devemos considerar que cada métrica de diversidade funcional tem uma relação particular com a diversidade taxonômica.

A diversidade de atributos (Número de Hills) para diferenciar os efeitos da altitude nas três dimensões de diversidade (taxonômico, funcional e filogenética), apresentando diferentes não apenas as relações lineares, mas quadrática no caso da diversidade funcional e filogenética. Isso mostra que os números de Hills permitem que mais se estabeleça os efeitos das variáveis ambientais sobre os atributos da diversidade em suas três dimensões. Que é um potencial de mais pesquisas para identificar possíveis efeitos ambientais de outras variáveis em pequena escala e ao mesmo tempo ser capaz de

modelar os efeitos das mudanças climáticas futuras sobre as três dimensões da diversidade nos três atributos da verdadeira diversidade.

Finalmente, foi demonstrado na presente tese que os padrões de diversidade taxonômica, funcional e filogenética podem apresentar diferentes relações com os diferentes fatores ambientais que influenciam as assembleias em um gradiente altitudinal. Além disso, as três dimensões da diversidade são afetadas diferentemente em cada atributo pela altitude. O que faz com que essa partição dos efeitos possa ser testada para modelagem futura dos efeitos da mudança climática na diversidade multifuncional.