

**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA**

DIVISIÓN DE EDUCACIÓN

PROGRAMA DE POSGRADO

Título de la tesis

**Evaluación de diversidad taxonómica y funcional de lianas en el
gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills, Costa Rica**

Tesis sometida a consideración de la División de Educación y el Programa de Posgrado como requisito para optar por el grado de: Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad.


Edith Arellano Nicolás


Turrialba, Costa Rica


Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y el Programa de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de


**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN
DE BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**


FIRMANTES:


Bryan Finegan, Ph.D.
Director de tesis


Sergio Vilchez, M.Sc.
Miembro Comité Consejero


Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero


Francisco Jiménez, Dr. Sc.
Decano Programa de Posgrado


Edith Arellano Nicolás
Candidata

DEDICATORIA

A mi familia mis padres y hermanos por su apoyo y sacrificio
Y a mis sobrinos amados Sebastian y Valeria por ausentarme de sus vidas

AGRADECIMIENTOS

Agradezco especialmente a la Organización Internacional de Maderas Tropicales (OIMT). A Chisato Aoki por ayudarme en toda la gestión y administración de la beca, el apoyo financiero fue fundamental para estudiar en CATIE. De igual manera a la Organización de los Estados Americanos (OEA) por brindarme una beca académica para realizar la maestría y al Instituto de Investigación Forestal de Corea (KFRI) por el apoyo financiero para realizar el proyecto de tesis.

A los miembros del Comité de tesis; Bryan Finegan, Sergio Vílchez y Diego Delgado por la asesoría enseñanzas y gran trabajo en equipo. Gracias por ayudarme a buscar soluciones ante las dificultades que surgieron durante la investigación, pero sobre todo por alentarme siempre y hacerme disfrutar el proceso de investigación.

A los técnicos y asistentes Leo, Edwin, Vicente de la cátedra gracias por ayudarme a entender sobre lianas y facilitarme las cosas.

A Marcela Duran por ayudarme siempre con todo lo administrativo de última hora y por hacerme sentir cómoda durante mi fase de oficina.

A mi amigo y compañero de oficina Kauesiño, ¡gracias por las muchas tazas de café! Será muy difícil reemplazar tus servicios. Pero también muchas gracias por las muchas asesorías sobre cosas forestales.

A todos mis amigos del CATIE pero especialmente los que estuvieron más cerca a pesar de que muchas veces no estuvimos juntos (Marcela, Mónica, Suelen, Oriana, Sindy, Martha, Kaue, Adolfo, Sebastián, Jose). Gracias por aceptar que los molestara y me riera con ustedes y la mayoría de veces de ustedes, era mi manera de demostrarles que los quiero.

También gracias a los voluntarios que me ayudaron en algún momento de la tesis (campo, laboratorio, préstamo de equipos, apoyo moral, hacerme de comer y compañía).

Carla, Nicole, Isabelle, Néstor, Eduardo, Sindy, Oriana, Aleja, Kaue, Suelen y Francisco Javier gracias colega y a pepelín por acompañarme los fines de semana al laboratorio.

Finalmente agradezco a mi familia mis padres y hermanos por el apoyo estos dos años lejos de casa, especialmente a Vale y Sebas gracias por su paciencia niños, el amor que sentimos me ayudó siempre. 😊

BIOGRAFÍA

Edith Arellano Nicolás de nacionalidad Mexicana, licenciada en Biología graduada de la Universidad Autónoma Metropolitana UAM-Xochimilco en la promoción 2003-2007. Cuenta con un diplomado en Diseño y Evaluación de proyectos de educación ambiental y para la sostenibilidad impartido por la Universidad Autónoma de San Luis Potosí, México 2009. Estudiante de la Maestría de Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad en el CATIE 2013-2014.

CONTENIDO

RESUMEN.....	i
CAPÍTULO 1.....	0
1. Introducción y síntesis general de la tesis.....	0
1.1 Justificación e importancia	1
1.2 Objetivos.....	3
1.2.1 Objetivo general	3
1.2.2 Objetivos específicos	3
1.2.3 Preguntas de investigación	3
1.3 Marco teórico.....	3
1.3.1 Antecedentes	3
1.3.2 Aspectos generales de la biología de lianas y la ecología de sus comunidades en bosques tropicales6	
1.3.3 Crecimiento y absorción de nutrientes en lianas	7
1.3.4 Patrones de abundancia y distribución de especies de lianas en gradientes ambientales y su relación con el cambio climático	8
1.3.5 Diversidad funcional	10
1.3.6 Rasgos foliares	11
1.3.7 Rasgos del tallo.....	12
1.3.8 Principales resultados	13
1.4 Referencias	14
2. ARTÍCULO 1. Diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de lianas en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills, Costa Rica.....	0
2.1 Introducción.....	0
2.2 Materiales y métodos.....	1
2.2.1 Descripción del área de estudio	1
2.3 Procedimientos metodológicos	2
2.4 Análisis de datos.....	4
2.5 Diversidad funcional.....	4
2.6 Resultados.....	5
2.6.1 Diversidad de la comunidad de lianas	5
2.6.2 Composición de lianas	7
2.6.3 Relación de lianas con variables ambientales	7
2.6.4 Diversidad funcional	10
2.6.5 Tipos funcionales de especies de lianas.....	11
2.6.6 Diversidad y composición funcional	15

2.6.7	Relación de rasgos funcionales en relación con la altitud	16
2.6.8	Discusión	21
2.6.9	Conclusiones.....	23
2.6.10	Referencias.....	25
2.6.11	Anexos.....	1

Lista de cuadros

Cuadro 1. Servicios ecosistémicos brindados por comunidades de lianas en bosques tropicales.....	13
Cuadro 2. Análisis de Varianza MANOVA entre las zonas de vida por la composición de especies ($\alpha < 0.05$).	7
Cuadro 3. Análisis de la Varianza MANOVA con Modelos Lineales Generalizados y Mixtos para las variables de temperatura media anual y altitud ($\alpha < 0.05$).	9
Cuadro 4. Coeficientes de correlación de Pearson ($\alpha < 0.05$).	11
Cuadro 5. Análisis de la varianza MANOVA entre TF de plantas. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($\alpha < 0.05$) Prueba de Hotelling.....	11
Cuadro 6. Autovalores del análisis de componentes principales. Varianza explicada entre paréntesis.	13
Cuadro 7. Análisis de varianza con Modelos lineales generales y mixtos. Letras iguales indican que no existen diferencias significativas $p < 0.05$	15
Cuadro 8. Comparación de medias ajustadas y errores estándares por zona de vida para los índices multirasgo. Pruebas de hipótesis secuenciales realizadas con modelos lineales y mixtos ($\alpha < 0.05$).	16
Cuadro 9. Coeficientes de regresión simple para CWM de los rasgos ($\alpha < 0.05$). Ponderador Área basal.	17
Cuadro 10. Coeficientes de regresión para los índices de diversidad funcional en función de la altitud. ($\alpha = 0.05$) (tma) temperatura media anual.	17

Lista de Figuras Artículo 1

Figura 1. Área de estudio	2
Figura 2. Curvas de rarefacción de especies basada en individuos en las tres zonas de vida... 6	6
Figura 3. Curvas de rango abundancia de especies de lianas en las tres zonas de vida..... 6	6
Figura 4. Ordenación de las parcelas con base a la composición de especies. 8	8
Figura 5. Biplot del Análisis de Componentes Principales de las variables de suelo en el gradiente..... 9	9
Figura 6. Área basal, número de individuos y riqueza de especies en función de la altitud. ... 10	10
Figura 7. Dendograma para formar TFP basado en promedios de los rasgos foliares y de tallo por especie. 12	12
Figura 8. Análisis de componentes principales (ACP) especies y rasgos foliares, de tallos. Los cuadros son especies conservativas, los triángulos especies adquisitivas y los rombos a especies adquisitivas de hoja grande. Cada punto representa una especie..... 14	14
Figura 9. Mecanismos de ascenso de lianas. 14	14
Figura 10. Regresiones lineales entre las CWM de Potasio (K) y Fósforo (P) y la altitud..... 18	18
Figura 11. Regresiones lineales para las CWM en función de la altitud. 19	19
Figura 12. Regresiones entre los índices de diversidad funcional y la elevación. 20	20

Lista de Anexos

Anexo 1. Mecanismo de ascenso y trepado de las lianas del gradiente Caribe-Villa Mills. TV) tallos volubles, Z) zarcillos, RA) raíces adventicias, E) espinas, HS) hojas sensitivas, SAR) sarmentosas.	1
Anexo 2. Abundancia de especies de lianas por zona de vida.	2
Anexo 3. Abundancia de especies de lianas por zona de vida.	3
Anexo 4. Especies de las que se midieron rasgos funcionales por zona de vida.	4
Anexo 5. Cuadro de autovectores del análisis de componentes principales para las variables de suelo del gradiente altitudinal.	5
Anexo 6. Estadística descriptiva de los rasgos funcionales de especies de lianas.	5
Anexo 7. CWM de los rasgos funcionales en cada zona de vida.	6

Lista de acrónimos, abreviaturas y unidas

AF: Área foliar

AFE: Área específica foliar

BHP: Bosque muy húmedo tropical

BPMB: Bosque pluvial montano bajo

BPP: Bosque pluvial premontano

C/N: Relación nitrógeno / carbono

C: carbono

CE: Conductividad de electrolitos

CFMS: Contenido foliar de material seca

CWM:

EA: Esperanza de Atirro

INbio: Instituto Nacional de Biodiversidad

ITCR: Instituto Tecnológico de Costa Rica

ITTO: Organización Internacional de Maderas Tropicales

m.s.n.m: Metros sobre el nivel del mar

MEA: Evaluación de los Ecosistemas del Milenio

MO: Materia Orgánica

N: nitrógeno

NMS: Non metric Multidimensional Scaling

OEA: Organización de los Estados Americanos

PNB: Parque Nacional Barbilla

RBC: Reserva Biológica El Copal

SIG: Sistema de Información Geográfica

SINAC: Sistema Nacional de Áreas de Conservación

TF Tipo funcional

% SA: Porcentaje de Saturación Ácida

RESUMEN

Las lianas (woody vine) son especies representativas de bosques tropicales que, contribuyen a procesos ecológicos. En este trabajo se presenta información sobre la diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de lianas en el gradiente altitudinal Caribe Villa Mills, Costa Rica, el cual comprende tres zonas de vida: bosque muy húmedo premontano, bosque pluvial premontano y bosque pluvial montano bajo. De acuerdo a los resultados obtenidos en el gradiente se registraron un total de 47 especies. El número de individuos, la riqueza específica de especies, y el área basal de lianas disminuye desde las partes más bajas hasta la parte más alta del gradiente (bosque pluvial montano bajo). Respecto a la diversidad funcional, se midieron rasgos funcionales foliares y de tallo a 29 especies de lianas: (AF) área foliar, (AFE) área específica foliar, (CFMS) contenido foliar de materia seca (CFMS), Contenido foliar de nitrógeno (N), fósforo (P), potasio (K) y carbono (C), sensibilidad al frío de las hojas por la liberación de electrolitos (CE) y densidad específica del tallo (DM). Se identificaron, tres tipos funcionales significativos de lianas; especies conservativas, adquisitivas y especies adquisitivas de hoja grande. Para cada rasgo se estimó la media ponderada de la comunidad (CWM) y se encontraron diferencias significativas entre las zonas de vida para las CWM del AF, P, K, CE. Además se estimaron los índices de diversidad funcional FRic, FDiv, FEve, Fdis, se encontraron diferencias significativas entre las zonas de vida para los índices FRic, FDiv, FEve estimados a partir del número de individuos de cada parcela. Asimismo, se encontró una relación lineal negativa entre los índices FRic, FEve y FDiv. Los resultados son importantes porque forman parte de un estudio pionero de evaluación de la diversidad funcional de lianas en un gradiente altitudinal.

ABSTRACT

The lianas (woody vine) are representative species of tropical forests contribute to ecological processes. This paper presents information on the taxonomic and functional diversity of the community of lianas in the altitudinal gradient Caribe Villa Mills, Costa Rica, which comprises three life zones: very humid montane forest, montane rain forest and lower montane rain forest. According to the gradient results in a total of 47 species were recorded. The number of individuals, species richness of species and basal area of lianas decreases from the lowest to the highest parts of the gradient (montane rain forest). Regarding the functional diversity, leaf and stem 29 species of lianas functional traits were measured: (AF) leaf area (AFE) specific leaf area (CFMS) leaf dry matter content (CFMS), leaf nitrogen content (N), phosphorus (P), potassium (K) and carbon (C), cold brittleness of the leaves by the release of electrolyte (EC) and specific stem density (DM). We identified three significant functional types of vines; conservative species, acquisitive and purchasing broadleaf species. For each feature the weighted average of the community (CWM) was estimated and significant differences between the living areas for CWM AF, P, K, CE were found. Further functional diversity indices Fric, fdiv, LVEF, FDIs were estimated, significant differences between the living areas for Fric, fdiv, LVEF estimated rates were found from the number of individuals of each plot. Furthermore, a negative linear relationship between Fric, LVEF and fdiv indices was found. The results are important because they form part of a pioneering study evaluating the functional diversity of lianas in an altitudinal gradient

CAPÍTULO 1

1. Introducción y síntesis general de la tesis

Los bosques tropicales contienen la mayor riqueza y diversidad de especies del planeta (Putz 1984). Están amenazados por fenómenos naturales y actividades humanas como (incendios, contaminación, deforestación) además del impacto del cambio climático que es una de las principales amenazas para la biodiversidad (MEA 2005).

La distribución de bosques en gradientes altitudinales es influenciada por variables biofísicas y ambientales. En ecosistemas de montaña los patrones de diversidad de especies (aves, mamíferos, plantas y otros grupos biológicos disminuyen con respecto a la altitud (Gentry *et al.* 1995).

Un grupo representativo de plantas de bosques tropicales, son las lianas (trepadoras leñosas) que necesitan ascender al dosel de los árboles, debido a que tienen poco apoyo estructural, son más abundantes y diversas en las tierras bajas de los bosques tropicales, donde constituyen hasta el 40% de los tallos leñosos y más del 25% de las especies leñosas, además contribuyen a la superficie foliar y la biomasa forestal (Gentry 1991; Schnitzer 2005; Schnitzer y Bongers 2011).

Estas plantas influyen diversos aspectos y funciones ecológicas (Schnitzer y Bongers 2002; Schnitzer *et al.* 2012; Yorke *et al.* 2013). Contribuyen a la transpiración del bosque entero, secuestro de carbono (Wright *et al.* 2004) proveen alimentación para la fauna, contribuyen a la productividad primaria, al ciclaje de nutrientes. A pesar de su importancia son un grupo poco investigado, por lo tanto aún se desconocen aspectos de taxonomía, fisiología, distribución y sobre rasgos funcionales de estas especies.

La abundancia y biomasa de lianas se ha incrementado en los bosques tropicales (Gentry *et al.* 1995; Schnitzer y Bongers 2011; Laurance *et al.* 2013). Debido al aumento de la temperatura, a la perturbación de los bosques (Schnitzer y Bongers 2011) y al aumento de concentraciones de CO₂ atmosférico que estimulan su crecimiento (Laurance *et al.* 2013). Estas plantas tienen una alta capacidad de colonización, son más abundantes en los claros de los bosques, donde las condiciones son favorables para su establecimiento (Dewalt *et al.* 2000).

Considerando que a nivel mundial las modificaciones en el clima están provocando cambios en la distribución de la biodiversidad que incluyen la colonización de nuevas áreas y las extinciones locales (Anciães y Peterson 2006). Se requiere evaluar la respuesta de las lianas ante variables ambientales y también conocer su contribución en cuanto a servicios ecosistémicos., porque los cambios en la

temperatura y la precipitación tendrán impactos sobre la reproducción, la composición de especies y la capacidad de adaptarse de los organismos.

La presente investigación presenta datos sobre la diversidad taxonómica y funcional de especies de lianas en el gradiente altitudinal, esta información puede ser usada en futuros estudios que contribuyan al diseño de estrategias de mitigación y adaptación al cambio climático en el territorio de estudio.

Palabras clave: lianas, diversidad funcional, distribución, gradiente altitudinal, Caribe-Villa Mills, Costa Rica.

1.1 Justificación e importancia

Los bosques tropicales son valiosos porque brindan importantes servicios ecosistémicos a la población humana. pero su constante destrucción y degradación afectan la capacidad de los bosques para la captación y distribución del agua, el secuestro de gases de efecto invernadero, el mejoramiento de la calidad del suelo, el ciclaje de nutrientes, y su contribución en cuanto al mantenimiento de la diversidad biológica (OIMT 2005).

Las lianas cumplen funciones ecológicas claves en los bosques tropicales; son hábitat para la anidación de aves, producen frutos y semillas que son alimento para animales silvestres, y facilitan el movimiento de animales entre los árboles (Emmons y Gentry 1983). Además son una fuente de materias primas para la elaboración de muebles y artesanías en América y Asia (Schnitzer y Bongers 2002).

En cuanto a la interacción con árboles, compiten con ellos directamente por los nutrientes, la humedad y la luz solar, aumentan la susceptibilidad de los árboles a caer o sufrir daños por corrientes de viento (Putz 1984). En bosques templados se reporta que los árboles con tres o más lianas tienen mayores probabilidades de morir durante un huracán que aquellos que están libres de ellas (Allen *et al.* 2007).

De acuerdo con Schnitzer y Bongers (2002) las lianas reducen la regeneración de árboles tropicales, el crecimiento y sobrevivencia, así como la fecundidad y diversidad, e incrementan la tasa de mortalidad de los árboles. Estas plantas son perjudiciales para especies de árboles poco tolerantes a la sombra. Sin embargo, tomar medidas de manejo, como eliminarlas propiciaría consecuencias ecológicas inciertas por las funciones ecológicas que cumplen.

En las últimas décadas el interés en su estudio se ha incrementado entre científicos, así como la cantidad de investigaciones sobre diversos aspectos ecológicos, debido a las múltiples contribuciones de estas plantas dentro de los bosques tropicales.

El conocimiento sobre la diversidad y ecología de plantas trepadoras aún es escasa para bosques tropicales y bosques templados (Durigon y Waechter 2011). La información sobre la composición y distribución de lianas y su aporte en la dinámica ecológica en los bosques tropicales es poco conocida. De acuerdo a la información disponible han aumentado a lo largo de los neotrópicos (Mascaro *et al.* 2004; Schnitzer y Bongers 2011). Según Yorke *et al.* (2013) en bosques neotropicales la abundancia y biomasa de lianas es mayor y como consecuencia se puede alterar la composición y nivel de la dinámica de comunidades y ecosistemas.

Los eventos extremos pueden provocar condiciones favorables para el establecimiento y crecimiento de lianas. Al respecto, Allen *et al.* (2007) reportan que encontraron cambios en la densidad media en el Parque Nacional Congaree aspecto que refleja la historia de perturbación. Los autores encontraron que después del huracán Hugo la densidad de lianas se incrementó significativamente entre 1989 y 2002 de manera que varió de 0 a 293 tallos por hectárea. En 1989 la densidad de 50 a 202 tallos por ha en las parcelas.

En relación con lo anterior estas plantas han aumentado posiblemente por tener una alta capacidad para colonizar rápidamente los espacios abiertos por la caída de árboles, en especial por reproducción clonal y también por el cambio global debido al aumento de concentraciones de CO₂ (Schnitzer y Bongers 2011; Schnitzer *et al.* 2011; Laurance *et al.* 2013). Para apoyar o descartar estas hipótesis se requiere continuar evaluando la dinámica de las comunidades de lianas dentro de los bosques tropicales (Geertje y Phillips 2008).

Los bosques húmedos tropicales se encuentran fuertemente influenciados por múltiples variables ambientales, especialmente por los regímenes de temperatura y precipitación a lo largo de gradientes latitudinales y altitudinales, por esta razón, es importante evaluar la composición y distribución de especies. Según Schnitzer *et al.* (2012) actualmente son escasos los estudios que consideran unidades de muestreo que permitan conocer la distribución a escala del paisaje y que ayuden a determinar cuáles factores ambientales limitan o favorecen su distribución en gradientes altitudinales.

Geertje y Phillips (2008), realizaron una investigación para determinar cómo la densidad y el área basal de las lianas, varía a través de bosques neotropicales, se consideran variables de nutrientes del suelo, variables climáticas y de características estructurales de los bosques. Sus resultados indican que la precipitación anual y estacional no se relaciona con la densidad de lianas, esto no coincide con lo reportado por (Schnitzer 2005). Las diferencias entre los resultados puede deberse a que se han considerado diferentes regiones. En cuanto a la temperatura, esta se asocia negativamente con la densidad y el área basal cuando se consideran los bosques montanos en los transectos, así siendo que a mayor altitud se observó que la dominancia de lianas se redujo.

Según Homeier *et al.* (2010) es necesario conocer y comprender los patrones de distribución de lianas en gradientes altitudinales y los factores que controlan sus cambios en abundancia para hacer predicciones sobre futuros cambios relacionados con los disturbios y las alteraciones en el clima de los bosques tropicales. Si se pretende comprender los patrones de abundancia y distribución considerando escalas geográficas amplias es necesario analizar los efectos directos e indirectos del clima, del suelo y de variables estructurales de los bosques (Geertje y Phillips 2008) Finalmente, los ecosistemas se están modificando rápidamente, en gran parte, por los impactos de los cambios y modificaciones ambientales y climáticas. En ese contexto, los estudios sobre rasgos funcionales serán de gran utilidad en la comprensión de las dinámicas de los ecosistemas, y permitirán realizar predicciones a futuro, y aportar así información necesaria para el diseño e implementación de estrategias de conservación. El presente trabajo aporta información pionera sobre diversidad taxonómica y funcional de lianas a lo largo de un gradiente altitudinal en Costa Rica.

1.2 Objetivos

1.2.1 Objetivo general

- Evaluar la diversidad taxonómica y funcional de comunidades de lianas en bosques húmedos tropicales a lo largo de un gradiente altitudinal en Costa Rica.

1.2.2 Objetivos específicos

- Determinar la diversidad taxonómica y funcional de lianas a lo largo de un gradiente altitudinal y su relación con la variación ambiental.
- Caracterizar tipos funcionales de lianas de acuerdo con rasgos funcionales en el gradiente altitudinal.

1.2.3 Preguntas de investigación

1. ¿Cómo varía la diversidad taxonómica y funcional de comunidades de lianas a lo largo del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills?
2. ¿Cuál es la variación en rasgos funcionales de comunidades de lianas a lo largo del gradiente altitudinal?

1.3 Marco teórico

1.3.1 Antecedentes

Las lianas son enredaderas leñosas que cumplen con funciones ecológicas importantes como provisión de alimento y refugio para animales silvestres, secuestro de carbono y ciclaje de nutrientes, pero desde la perspectiva del manejo forestal se les atribuyen impactos negativos, como reducción de

la regeneración natural, reducción de tasas de crecimiento de árboles e incremento de tasas de mortalidad de los árboles hospederos (Laurance *et al.* 2001).

La información existente hasta el momento ha permitido conocer algunos de los requerimientos de las lianas. Para su establecimiento dependen de la disponibilidad de soportes y disponibilidad de luz solar. Por esta razón la disponibilidad de estructuras de soporte para ascender al dosel limita el crecimiento de estas plantas (Putz 1984). La mayoría de las especies de lianas son intolerantes a la sombra y son favorecidas por la apertura de claros en los bosques.

Algunos investigadores plantean que las lianas son especies cuya dominancia y abundancia pueden ser indicadores de procesos de perturbación en bosques naturales. Según Laurance *et al.* (2001) la abundancia y diversidad es mayor dentro de los 100 metros de los bordes de los bosques fragmentados que en el interior.

De acuerdo con Schnitzer y Bongers (2002) este grupo de plantas ha incrementado en dominancia, como respuesta a perturbaciones en el dosel y la disponibilidad de soporte. Dupuy y Chazdon (2006), sugieren que el reclutamiento y densidad responde a la apertura de grandes claros en el dosel, especialmente en bosques secundarios.

Forero (2001) evaluó efectos de borde sobre la comunidad de plantas en fragmentos de bosque natural primarios en Sarapiquí, Costa Rica. Consideró árboles, palmas y lianas con ≥ 2.5 a 10 cm de DAP (diámetro a la altura del pecho). Pero reportan que no encontraron mayor abundancia de lianas en los bordes.

De igual manera Bouroncle y Finegan (2011) evaluaron los efectos de borde en bosques tropicales y márgenes de pastura sobre plantas leñosas (>0.2 y ≤ 1.3 m) en 34 parcelas en los bordes a una distancia de 150 y 300 m en Sarapiquí, no encontraron diferencias significativas respecto a la abundancia de lianas y árboles en los sitios muestreados.

Dewalt *et al.* (2000), realizaron un estudio, en Panamá, en una sucesión secundaria, sus resultados sugieren que el incremento de diámetro de árboles y la disminución de niveles de luz contribuyen a incrementar la altura del dosel y eso puede asociarse con la disminución de la densidad, diversidad y cambio en la composición de especies. Las lianas fueron aproximadamente dos veces más abundantes en rodales secundarios jóvenes (20 y 40 años) que en rodales de mayor edad (70, 100 y 500 años).

En cuanto a parámetros de abundancia y densidad en gradientes altitudinales, se cuenta con el estudio realizado por Homeier *et al.* (2010) en la Reserva de la Biosfera Sumaco. Como sugiere Phillips *et al.* (2005) la presencia de lianas (>10 cm) en árboles de mayor diámetro es más probable y eso puede ser porque la exposición a la luz solar puede ser mayor en árboles grandes. En Costa Rica Mascaro *et*

al. (2004) mencionan que se han realizado escasas investigaciones sobre la ecología de lianas en la Estación biológica La Selva a pesar de que es uno de los sitios tropicales más estudiados.

Teniendo en cuenta lo anterior, aunque hay estudios sobre lianas, todavía hay aspectos de su ecología que son pobremente conocidos (fisiología, crecimiento, supervivencia y tasas de mortalidad) no se han estudiado detalladamente (Alves *et al.* 2012), lo mismo sucede con aspectos de su abundancia, distribución en gradientes altitudinales (Homeier *et al.* 2010). Los estudios sobre diversidad funcional de lianas y sobre la modelación de distribución actual y potencial futura (Asner y Martin 2012) también son escasos.

En algunos lugares del mundo (Asia, América del Sur, África), se ha investigado la diversidad taxonómica, distribución e interacción con árboles (Solórzano *et al.* 2002; Lorea y Brassiolo 2007; Soininen *et al.* 2011), aunque la falta de unificación en metodologías para medición de individuos, el uso de criterios distintos para la identificación taxonómica dificultan su estudio (Schnitzer *et al.* 2006). Asimismo el uso de criterios distintos para la medición de individuos puede afectar las estimaciones de abundancia, área basal y biomasa y dificultar las comparaciones de resultados (Schnitzer *et al.* 2006).

Gerwing *et al.* (2006), proporcionó recomendaciones para el censo de lianas, que facilitan la comparación de resultados de diferentes estudios. El protocolo recomienda incluir a las plantas enredaderas que germinan en el suelo, las cuales necesitan de apoyo para ascender al dosel y que presentan crecimiento secundario (madera) o tallos fibrosos y medir a los individuos a una distancia fija a lo largo del tallo (1.3 m) para mantener consistencia en las mediciones (Gerwing *et al.* 2006).

En este trabajo se siguieron las recomendaciones del protocolo de Gerwing *et al.* (2006), previamente en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills en Costa Rica, Veintimilla Ramos (2013) caracterizó la composición florística de árboles, palmas y lianas. Respecto a las lianas se encontró un pico alto de abundancia a elevaciones intermedias y después esta declinó considerablemente.

Además con respecto a investigaciones sobre rasgos funcionales de lianas Letcher y Chazdon (2012) evaluaron rasgos funcionales (tamaño de las semillas, modo de dispersión, modo de ascenso) de 120 especies de 0 a-1.5 cm de DAP, en diferentes estados de sucesión en una crono secuencia de bosques tropicales en Sarapiquí, Costa Rica. Encontraron que la forma de crecimiento de las plántulas se relaciona con el tamaño de la semilla; también observaron una disminución de tallos volubles en la crono- secuencia, mientras que los zarcillos no disminuyen en abundancia durante la sucesión. Por ello, sugieren que el tamaño de la semilla es un mejor indicador del estado de sucesión que el mecanismo de ascenso.

Gerwing *et al.* (2006), analizó cinco especies de lianas en la amazonia de Brasil con rasgos reproductivos. En tres tipos de tratamientos; un bosque maduro, y dos bosques con tratamientos de tala uno de ellos con tala convencional y el otro con técnicas de corte de lianas de bajo impacto. Las

respuestas de las lianas ante tratamientos de explotación forestal difieren entre especies, debido a los modos de regeneración de cada una. Las lianas con reproducción vegetativa pueden tener la capacidad de aumentar en abundancia y la tala convencional puede favorecer a especies que pueden rebrotar a partir de tallos caídos.

Molina-Freaner *et al.* (2004), midió rasgos foliares de Área foliar (AL) y Área específica foliar (SLA) de especies de lianas en un gradiente de precipitación en el noroeste de México, concluye que las medias de la comunidad se reducen con la disminución de la precipitación (por mayor estrés hídrico).

Asimismo, se encuentra el estudio de Asner y Martin (2012), se evaluaron 22 rasgos foliares en 778 individuos y 6496 árboles en 48 sitios de bosques tropicales. Los resultados indican que las diferencias químicas entre lianas y árboles son influenciadas por condiciones climáticas, reportan que la masa foliar por área de lianas fue en promedio 16% más baja que la de árboles. Indicando que la superficie fotosintética por unidad de masa foliar es mayor. Las concentraciones de pigmentos fue entre 17% y un 21% mayor en lianas comparadas con árboles y las concentraciones de N y P fueron mayores 12 %y 9% en lianas respecto a las concentraciones foliares de los árboles.

La diferencia relativa de rasgos en la captura de luz y el crecimiento se correlaciona de manera negativa con la precipitación media anual y positivamente con la temperatura media anual. Los autores consideran que el aumento en abundancia y biomasa de lianas se podría deber al incremento en la demanda de equilibrio evapotranspirativo natural y las tasas de CO₂ así como la perturbación antropogénica (Schnitzer y Bongers 2011). Para probar esa hipótesis se necesita estudiar rasgos funcionales que ofrezcan una posible explicación de la respuesta de este grupo de plantas ante las variables ambientales.

1.3.2 Aspectos generales de la biología de lianas y la ecología de sus comunidades en bosques tropicales

Las lianas son un grupo de plantas trepadoras leñosas, presentes en muchas familias desde helechos y hasta en familias de Gimnospermas y Angiospermas, carecen de estructuras de soporte bien desarrolladas, por esa razón requieren deben apoyarse en otras plantas para subir al dosel de los árboles. La falta de capacidad de ser autosuficiente propicia que el tallo sea generalmente estrecho, flexible y con alta capacidad de crecer en altura y longitud (Putz 2004). Aunque hay especies que presentan grandes tallos.

Este grupo de plantas posee parénquima en sus tallos, y presentan vasos con gran diámetro en el xilema (Carlquist 1991). Los vasos le otorgan una gran capacidad de conducir líquidos hasta los tallos más delgados de la planta, y pueden abastecer cinco veces más de área foliar que un árbol del mismo diámetro (Gerwing y Farías 2000), por ello su contribución es mayor en cuanto a la biomasa foliar que

la de árboles con diámetros similares. Pero no toleran las bajas temperaturas, según Gentry (1991) su sistema vascular es eficiente y les proporciona grandes ventajas sobre otras formas de vida en ambientes secos pero también es muy propenso a congelamiento por temperaturas bajas, lo cual induce a embolia y a sufrir daño vascular irreversible en zonas frías (Ewers *et al.* 1991; Gentry 1991).

Respecto a los mecanismos para el ascenso algunas especies presentan raíces adventicias que surgen de los tallos, otras pueden enrollarse en forma de espiral sobre su hospedero, y también hay especies que producen zarcillos que les ayudan a trepar. Las espinas, y modificaciones en las hojas y raíces les permiten adherirse con firmeza a sus hospederos (Schnitzer y Bongers 2002; Toledo 2010).

La mayoría de las especies son intolerables a la sombra, son más abundantes en los bordes y claros de los bosques, en condiciones bien iluminadas crecen, florecen y fructifican, se desarrollan a nivel de dosel (Lorea y Brassiolo 2007).

En cuanto a la regeneración, tienen altas tasas de germinación, algunas especies presentan reproducción vegetativa, también surgen de bancos de semillas depositadas en el suelo, a partir de plántulas. Asimismo, hay adultos que se reproducen de forma lateral y en ocasiones las ramas caen al suelo y se extienden como si fueran un individuo independiente (Toledo 2010).

Sobre los mecanismos de dispersión, muchas especies tienen semillas pequeñas que son dispersadas por viento, otras producen frutos que son consumidos por animales silvestres, (Putz 2011). De acuerdo con Emmons y Gentry (1983) algunos primates dependen de hasta el 40% de los frutos, flores y hojas de especies de lianas, de modo que por todas las funciones ecológicas que cumplen dentro de los ecosistemas, estas plantas contribuyen al mantenimiento de la diversidad biológica.

1.3.3 Crecimiento y absorción de nutrientes en lianas

De acuerdo con Laurance *et al.* (2001) las lianas se incrementan en relación con la fertilidad del suelo. Este factor, además, tiene efecto sobre el crecimiento. Según Chazdon *et al.* (2002) la intensidad de luz solar que es importante para la fijación de carbono y la absorción de nutrientes por parte de las plantas en bosques húmedos, influyendo directamente en la fotosíntesis que es indispensable para el crecimiento de plantas. Durante la fotosíntesis el dióxido de carbono se transforma en compuestos de carbono que ayudan a la formación de tejido vegetal (Chazdon *et al.* 2002). El proceso es influenciado por factores ambientales y por la distribución, retención y asignación de recursos dentro de las plantas.

Según Valladares *et al.* (2011) la dominancia de lianas en un bosque húmedo templado se relaciona positivamente con la eficiencia en la captación de luz solar y la eficiencia fotosintética y el crecimiento.

Por esta razón, las hojas de las lianas generalmente están expuestas a la máxima cantidad de flujo de fotones. Se encuentran por encima del dosel donde prevalecen niveles altos de radiación solar,

de temperatura del aire, y un déficit de presión de vapor agua. Según Holbrook y Putz (1996) no existe una diferencia marcada respecto a la fotosíntesis a nivel de hoja entre lianas y árboles.

Además, la adquisición de carbono atmosférico se debe al nivel de nitrógeno de las hojas, de tal modo que la disponibilidad de nutrientes, agua y luz solar son fundamentales para la fotosíntesis y el crecimiento de las plantas (Chazdon *et al.* 2002).

Schnitzer *et al.* (2011), menciona que el nitrógeno depositado está aumentando rápidamente en los trópicos y podría favorecer a las lianas. Las hojas de estas tienden a ser más pequeñas y delgadas con niveles más altos de nitrógeno, fósforo y potasio por unidad de área que las hojas de los árboles hospederos. Los rasgos de la hoja se caracterizan por la plasticidad fenotípica de las especies que pueden responder fuertemente a la fertilización a través de la deposición de nutrientes y del aumento de las concentraciones de CO₂ y tasas de crecimiento más rápido.

1.3.4 Patrones de abundancia y distribución de especies de lianas en gradientes ambientales y su relación con el cambio climático

La abundancia y diversidad de lianas en bosques es influenciada por factores abióticos, como la precipitación, el tipo de suelo, y las perturbaciones (Schnitzer y Bongers 2002). En áreas con estación seca pronunciada y baja precipitación anual pueden encontrarse altas densidades de estas plantas (Gentry 1991; Parthasarathy *et al.* 2004; Schnitzer 2005).

Entre los estudios que han documentado el incremento de lianas se encuentra el de Phillips *et al.* (2002) en el que se evaluaron parcelas en bosques interiores de Perú, Bolivia y Ecuador, y se analizaron datos publicados de 37 sitios neotropicales, se encontró que la densidad y el área basal se ha incrementado en dos décadas del siglo XX.

En Barro Colorado, Panamá, se evaluó la densidad y diversidad de lianas a lo largo de una cronosecuencia del bosque tropical secundario (Dewalt *et al.* 2000). Se midieron 1998 lianas ≥ 5 cm de 89 especies en bosques secundarios con edades de 20, 40, 70 y 100 años de abandono y en un bosque maduro de más de 500 años. Se encontró que la densidad y riqueza de especies en los bosques mayores de 70 años disminuye, aunque también mencionan que su área basal aumentó.

Con respecto a las condiciones de suelo Geertje y Phillips (2008) que no encontró relación entre la fertilidad de suelo y densidad de lianas. Según Phillips *et al.* (2005) estas plantas pueden depender mucho más de la disponibilidad de árboles hospederos que de las condiciones de suelo.

En cuanto a la influencia de las perturbaciones (Geertje y Phillips 2008) sugieren que probablemente las perturbaciones puedan influir la densidad de lianas a escala local, y puede ser un predictor no muy importante cuando se consideran escalas geográficas amplias.

En gradientes ambientales y latitudinales se ha reportado que la diversidad de plantas leñosas como árboles y lianas, se incrementa (Gentry 1982; Schnitzer 2005). De tal forma que la diversidad de lianas y árboles es mayor desde las tierras bajas hasta aproximadamente los 1500 metros.

En cuanto a la influencia de variables climáticas Londré y Schnitzer (2006) mencionan que la temperatura media de invierno, sequías estacionales, así como otras variables ambientales como el aumento de CO₂ y la fragmentación de bosques por actividades humanas han disminuido el almacenamiento y secuestro de carbono de los bosques, y son factores que potencialmente favorecen el crecimiento, y proliferación de lianas en los bosques templados y tropicales (Schnitzer y Bongers 2011).

Alves *et al.* (2012) realizaron un estudio en el bosque Atlántico brasileño en un gradiente altitudinal con un rango de 0 a 1100 msnm, tras lo cual reportan una variación de la abundancia y biomasa entre las tierras bajas y otros tipos de bosque en Brasil. Las lianas grandes representaron aproximadamente entre 26% y un 35% de la biomasa total en elevaciones bajas, pero no se registraron en los bosques montanos (1025 msnm). Aparentemente los niveles de perturbación y la variación de temperatura influyen la estructura de las comunidades en bosques húmedos tropicales, especialmente a lo largo de gradientes altitudinales cortos y empinados (Alves *et al.* 2012). En Costa Rica, Veintimilla- Ramos (2013) no encontró lianas con dap ($\geq 2\text{cm}$) después de los 1600 msnm de altitud y reporta su ausencia total a los 2600 msnm.

Con base en lo anterior los estudios realizados con lianas en bosques tropicales y templados indican aumento en abundancia y área basal de lianas, si la tendencia continúa podrían modificar la dinámica de los bosques tropicales en el futuro y es importante conocer cuáles serían las implicaciones ecológicas, por los servicios ecosistémicos a los que contribuyen. Aunque las lianas al igual que los árboles contribuyen a la captura de carbono, en caso de que impidan la regeneración y el crecimiento de los árboles disminuyen la capacidad de captura de carbono por parte de estos. Además, es importante mencionar que podrían convertirse en fuente emisora de CO₂.

De igual forma es importante indagar cómo la distribución de las especies de lianas podría modificarse en gradientes altitudinales y determinar si la variación en las condiciones ambientales podría propiciar que las especies migren hacia mayores altitudes.

Para comprender mejor cómo la densidad de lianas y el área basal son influenciadas a través de escalas geográficas amplias Geertje y Phillips (2008) mencionan que se debe saber cuáles son los efectos directos e indirectos del clima, el suelo, y las variables estructurales de los bosques.

1.3.5 Diversidad funcional

La ecología funcional es un enfoque útil para simplificar la complejidad florística y entender las respuestas de la vegetación ante variables ambientales. Los ecosistemas cumplen con funciones importantes como la productividad de la biomasa, el ciclo de nutrientes y energía, así como de la regulación del ciclo hidrológico.

Según Martín *et al.* (2007) la diversidad funcional se refiere al valor, rango abundancia relativa y distribución de los rasgos funcionales de los organismos de un ecosistema (Casanoves *et al.* 2011). La diversidad funcional evalúa las relaciones causales entre los impulsores del cambio global, la biodiversidad, el funcionamiento ecológico y los servicios que brindan los ecosistemas a la humanidad.

La diversidad funcional regula la provisión de servicios ecosistémicos a través del efecto sobre los procesos ecosistémicos especialmente los relacionados con el de carbono, ciclo del agua y ciclo de nutrientes y los regímenes de perturbación (Díaz *et al.* 2007).

Los rasgos funcionales son características morfológicas, fisiológicas, y fenotípicas medibles a nivel individual que influyen en el crecimiento, reproducción, y supervivencia de los organismos en el ecosistema (Cornelissen *et al.* 2003) y aportan información sobre servicios ecosistémicos. La evaluación de los rasgos funcionales de plantas sirve para conocer las estrategias ecológicas de las plantas y cómo responden a factores ambientales, las dinámicas en los ecosistemas. (ciclaje de nutrientes, regulación del clima, secuestro de carbono, fertilidad de suelos), y a comprender procesos ecológicos y evolutivos (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

Mediante la medición y evaluación de rasgos funcionales se puede conocer la contribución para la provisión de un servicio ecosistémico, se sugiere elegir aquellos rasgos que proporcionen la mayor información ecológica que sean fáciles de medir y para los cuales se requiera el menor costo económico (Cornelissen *et al.* 2003).

Los rasgos se pueden clasificar en rasgos funcionales de efecto y de respuesta, los de efecto afectan las propiedades fundamentales y los servicios ecosistémicos (ciclos biogeoquímicos, o propensión a las perturbaciones). Los rasgos de respuesta se refieren a la reacción ante la selección natural en determinadas condiciones ambientales (Casanoves *et al.* 2011).

Una vez obtenida la información sobre rasgos funcionales, existen dos maneras de expresar la diversidad funcional una de ellas discontinua que considera la riqueza de grupos funcionales de plantas en una comunidad y la otra de manera continua por medio de la medición de la diversidad funcional a partir de índices (FRic, FDiv, FDis y FEve) (Petchey y Gaston 2006; Casanoves *et al.* 2011).

Además, para evaluar el efecto de las especies en el funcionamiento del ecosistema es necesario considerar las propiedades de las especies, de tal forma que diferentes especies pueden desempeñar funciones ecológicas semejantes dentro del ecosistema, o responder de forma similar ante variables

ambientales (Díaz *et al.* 2007; Casanoves *et al.* 2011). Estas especies pueden ser caracterizadas mediante tipos funcionales de plantas (TPF).

Los TPF pueden ser identificados de acuerdo con un sólo rasgo o en función de varios rasgos funcionales. Asimismo también se pueden clasificar en tipos funcionales de respuesta, es decir aquellas especies que responden de forma parecida al ambiente (Casanoves *et al.* 2011). Los TPF pueden ser identificados mediante análisis de conglomerados jerárquicos con base en el rasgo de interés del estudio. La medida de distancia o similitud se elige de acuerdo con las variables; cuantitativas, cualitativas o ambas. El método de agrupamiento más usado es el de Ward y la medida de distancia más usada es la Euclídea (Casanoves *et al.* 2011).

También se puede calcular la media ponderada de la comunidad (CWM) es una medida adecuada para representar el valor de un rasgo en una muestra (Casanoves *et al.* 2011). Se debe calcular para cada rasgo por separado y se puede usar un ponderador por ejemplo; el número de individuos registrados o algún otro parámetro como el área basal.

1.3.6 Rasgos foliares

A continuación se muestra una breve descripción de la información que proporcionan algunos rasgos foliares y de tallo.

Área Foliar: Es importante porque se relaciona con el transporte de agua y la tasa fotosintética. Se refiere a un sólo lado de una hoja expresada en mm². La variación en el área foliar puede ser debida a las condiciones climáticas. (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

Área específica foliar (AFE): Corresponde al área de un solo lado de una hoja fresca dividido por su masa secada al horno expresada en m² kg⁻¹ o en mm² mg⁻¹. Se relaciona positivamente con la tasa relativa de crecimiento (RGR) a través de especies y tiende a subir positivamente con la biomasa basada en la tasa de saturación fotosintética y con el contenido de nitrógeno en la hoja (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Aporta información biofísica sobre la producción primaria, el balance de agua, la absorción de carbono, y el intercambio de gases del dosel con la atmósfera y la caracterización de estados de sucesión de ecosistemas tropicales. En ambientes ricos en recursos las especies tienden a presentar mayor AFE que en los ambientes en los que existe stress por los recursos, por ejemplo por competencia por la luz solar.

Contenido de materia seca foliar: Es la masa de una hoja secada al horno (mg) dividida por su masa fresca saturada de agua expresada en mg g⁻¹. Las hojas con alto contenido de materia seca son

relativamente duras y probablemente más resistentes a amenazas de herbívoros o ataque de plagas. Las hojas con bajo contenido de materia seca se asocian comúnmente con ambientes productivos frecuentemente perturbados. Las hojas con alto contenido de materia seca se descomponen lentamente respecto a las que tienen bajo contenido (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

Concentraciones de nitrógeno, fósforo y potasio foliar: Son las cantidades totales de nitrógeno (N) y fósforo (P) por unidad de masa seca foliar expresada en mg g^{-1} . Se relacionan con la tasa fotosintética máxima (A_{max}) y con el (AFE) (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Es decir que contenidos altos en estos elementos son indicador de mayor capacidad de fotosíntesis para la planta. Las concentraciones de N y P se asocian con alta calidad nutricional para consumidores en la cadena alimenticia. La disponibilidad de N y P es limitante del crecimiento de las plantas.

Sensibilidad al frío: Se vincula con el clima y en parte con la distribución geográfica. Es una limitación fisiológica puede ser importancia ecológica en las montañas en latitudes más bajas. Se puede evaluar por la técnica la liberación de electrolitos, expresada como el porcentaje de la fuga de electrolitos (PEL) (Cornelissen *et al.* 2003).

1.3.7 Rasgos del tallo

Densidad específica del tallo: Es la masa, de una sección del tallo principal fresco, secada al horno a 70°C por 72 horas, (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Es importante porque indica estabilidad y defensa así como almacenamiento de carbono y potencial de crecimiento de la planta. Se expresa en $(\text{mg}, \text{mm}^{-3})$ o kg dm^{-3} (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Una baja densidad de tallos (con grandes vasos) conduce a un rápido crecimiento, mientras que la densidad alta de tallos conlleva a una supervivencia alta.

En el cuadro 1 se muestran algunos rasgos funcionales que pueden proporcionar información sobre el crecimiento, dispersión y productividad primaria de las especies de lianas

Cuadro 1. Servicios ecosistémicos brindados por comunidades de lianas en bosques tropicales.

Servicio ecosistémico	Propiedad ecosistémica	Rasgos foliares
Fertilidad de suelos	Ciclado de nutrientes	Tamaño de hoja Contenido foliar de N y P Contenido foliar de materia seca Fuerza ténsil foliar
Regulación del clima	Productividad primaria Captura de carbono	Altura de la planta Contenido de agua en tejidos (xilema) Contenido de materia seca Área foliar, Área específica, foliar Número de especies dominantes Forma de vida y de crecimiento Dispersión Densidad del tallo
Regulación de la cantidad y calidad del agua	Evapotranspiración	Tamaño de la planta Área foliar Forma de crecimiento Fuerza ténsil foliar

Fuente: Adaptado de Casanoves *et al.* (2011).

1.3.8 Principales resultados

- ❖ En el gradiente altitudinal Caribe Villa – Mills se registraron un total de 47 especies de lianas \geq a 2 cm de diámetro de tallo en 14 parcelas de 0.25 ha (3.5 ha área total muestreada). Las especies de lianas pertenecen a 20 familias.
- ❖ La riqueza específica, el número de individuos y el área basal disminuyen conforme incrementa la altitud en el gradiente.
- ❖ Se identifican 2 estrategias de conservación de recursos para las especies de lianas: especies conservativas y especies adquisitivas.
- ❖ La diversidad funcional disminuye desde las tierras bajas hasta las partes más altas del gradiente.

1.4 Referencias

- Alves, L.F.; Assis, M.A.; van Melis, J.; Barros, A.L.; Vieira, S.A.; Martins, F.R.; Martinelli, L.A.; Joly, C.A. 2012. Variation in liana abundance and biomass along an elevational gradient in the tropical Atlantic Forest (Brazil) (0). *Ecological research* 27(2): 323-332.
- Allen, B.P.; Sharitz, R.R.; Goebel, P.C. 2007. Are lianas increasing in importance in temperate floodplain forests in the southeastern United States? (0). *Forest Ecology and Management* 242(1): 17-23.
- Anciães, M.; Peterson, A.T. 2006. Climate change effects on neotropical manakin diversity based on ecological niche modeling (0). *The Condor* 108(4): 778-791.
- Asner, G.P.; Martin, R.E. 2012. Contrasting leaf chemical traits in tropical lianas and trees: implications for future forest composition (0). *Ecology Letters* 15(9): 1001-1007.
- Bouroncle, C.; Finegan, B. 2011. Tree regeneration and understory woody plants show diverse responses to forest-pasture edges in Costa Rica (0). *Biotropica* 43(5): 562-571.
- Carlquist, S. 1991. Anatomy of vine and liana stems: a review and synthesis (0). Putz, F, E., Mooney, H, A ed (s). *The biology of vines*. Cambridge Univ. Press: Cambridge: 53-71.
- Casanoves, F.; Pla, L.; Di Rienzo, J.A.; CATIE, T. 2011. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos (0). *Serie Técnica. Informe Técnico (CATIE)* (384).
- Cornelissen, J.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Diaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, D.; Reich, P.; Ter Steege, H.; Morgan, H.; Van Der Heijden, M. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide (0). *Australian Journal of Botany* 51(4): 335-380.
- Chazdon, R.L.; Montgomery, R.A.; Guariguata-Urbano, M.R.; Kattan, G. 2002. Ecología y conservación de bosques neotropicales (0).
- DeWalt, S.J.; Schnitzer, S.A.; Denslow, J.S. 2000. Density and Diversity of Lianas along a Chronosequence in a Central Panamanian Lowland Forest (0). *Journal of Tropical Ecology* 16(1): 1-19. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/3068829> 10.2307/3068829
- Diaz, S.; Lavorel, S.; McIntyre, S.; Falczuk, V.; Casanoves, F.; Milchunas, D.G.; Skarpe, C.; Rusch, G.; Sternberg, M.; NOY-MEIR, I. 2007. Plant trait responses to grazing—a global synthesis (0). *Global Change Biology* 13(2): 313-341.
- Díaz, S.; Lavorel, S.; de Bello, F.; Quétier, F.; Grigulis, K.; Robson, T.M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments (1398886077). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(52): 20684-20689. Disponible en: <http://www.pnas.org/content/104/52/20684.abstract> 10.1073/pnas.0704716104
- Dupuy, J.M.; Chazdon, R.L. 2006. Effects of Vegetation Cover on Seedling and Sapling Dynamics in Secondary Tropical Wet Forests in Costa Rica (0). *Journal of Tropical Ecology* 22(1): 65-76. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/4092144> 10.2307/4092144
- Durigon, J.; Waechter, J.L. 2011. Floristic composition and biogeographic relations of a subtropical assemblage of climbing plants (1399678985). *Biodiversity and Conservation* 20(5): 1027-1044.
- Emmons, L.; Gentry, A.H. 1983. Tropical forest structure and the distribution of gliding and prehensile-tailed vertebrates (0). *American Naturalist*: 513-524.
- Ewers, F.; Fisher, J.; Fichtner, K. 1991. Water flux and xylem structure in vines (0). Putz, F, E., Mooney, H, A ed (s). *The biology of vines*. Cambridge Univ. Press: Cambridge: 127-60.
- Geertje, M.F.v.d.H.; Phillips, O.L. 2008. What Controls Liana Success in Neotropical Forests? (0). *Global Ecology and Biogeography* 17(3): 372-383. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/30137868> 10.2307/30137868
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity (0). *In*. 1982. *Evolutionary biology*. Springer. p. 1-84.
- _____. 1991. Distribution and evolution of climbing plantas (0). Putz, F.E.; Mooney, H.A. eds., Cambridge University Press, Cambridge. 3-49 p.
- Gentry, A.H.; Churchill, S.; Balslev, H.; Forero, E. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests (0). *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*: 103-126.
- Gerwing, J.J.; Schnitzer, S.A.; Burnham, R.J.; Bongers, F.; Chave, J.; DeWalt, S.J.; Ewango, C.E.; Foster, R.; Kenfack, D.; Martínez-Ramos, M. 2006. A Standard Protocol for Liana Censuses1 (0). *Biotropica* 38(2): 256-261.
- Holbrook, N.M.; Putz, F.E. 1996. Physiology of tropical vines and hemiepiphytes: plants that climb up and plants that climb down (0). *In*. 1996. *Tropical forest plant ecophysiology*. Springer. p. 363-394.

- Homeier, J.; Englert, F.; Leuschner, C.; Weigelt, P.; Unger, M. 2010. Factors controlling the abundance of lianas along an altitudinal transect of tropical forests in Ecuador (0). *Forest Ecology and Management* 259(8): 1399-1405.
- Laurance, W.F.; Pérez-Salicrup, D.; Delamônica, P.; Fearnside, P.M.; D'Angelo, S.; Jerozolinski, A.; Pohl, L.; Lovejoy, T.E. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities (0). *Ecology* 82(1): 105-116.
- Laurance, W.F.; Andrade, A.S.; Magrach, A.; Camargo, J.C.; Valsko, J.J.; Campbell, M.; Fearnside, P.M.; Edwards, W.; Lovejoy, T.E.; Laurance, S.G. 2013. Long-term changes in liana abundance and forest dynamics in undisturbed Amazonian forests (1407519427). *Ecology*.
- Letcher, S.G.; Chazdon, R.L. 2012. Life history traits of lianas during tropical forest succession (0). *Biotropica* 44(6): 720-727.
- Londré, R.A.; Schnitzer, S.A. 2006. The Distribution of Lianas and Their Change in Abundance in Temperate Forests over the past 45 Years (0). *Ecology* 87(12): 2973-2978. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/20069325> 10.2307/20069325
- Lorea, L.; Brassiolo, M. 2007. Establecimiento de lianas sobre los árboles de un bosque del Chaco Húmedo Argentino (0). *Revista Forestal Venezolana* 51(1): 47-55.
- Martín, L.; González, J.; Díaz, S.; Castro, I.; García, L.M. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional (0). *Revista Ecosistemas* 16(3).
- Mascaro, J.; Schnitzer, S.A.; Carson, W.P. 2004. Liana diversity, abundance, and mortality in a tropical wet forest in Costa Rica (0). *Forest Ecology and Management* 190(1): 3-14.
- MEA. 2005. Ecosystems and Human Well-Being: Our Human Planet: Summary for Decision Makers (0). Island Press. (5).
- Molina-Freaner, F.; Gámez, R.C.; Tinoco-Ojanguren, C.; Castellanos, A.E. 2004. Vine species diversity across environmental gradients in northwestern Mexico (0). *Biodiversity & Conservation* 13(10): 1853-1874.
- OIMT. 2005. Restaurando el paisaje forestal (0). Organización Internacional de las Maderas Tropicales. (Serie Técnica OIMT) Disponible en: www.itto.int/direct/.../topics_id=10050000&no=3ISBN_4_902045_26_5
- Parthasarathy, N.; Muthuramkumar, S.; Reddy, M.S. 2004. Patterns of liana diversity in tropical evergreen forests of peninsular India (0). *Forest Ecology and Management* 190(1): 15-31.
- Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Garnier, E.; Lavorel, S.; Poorter, H.; Jaureguiberry, P.; Bret-Harte, M.; Cornwell, W.; Craine, J.; Gurvich, D. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide (0). *Australian Journal of Botany*.
- Petchey, O.L.; Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward (0). *Ecology Letters* 9(6): 741-758.
- Phillips, O.L.; Martínez, R.V.; Arroyo, L.; Baker, T.R.; Killeen, T.; Lewis, S.L.; Malhi, Y.; Mendoza, A.M.; Neill, D.; Vargas, P.N. 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests (0). *Nature* 418(6899): 770-774.
- Phillips, O.L.; Martínez, R.V.; Mendoza, A.M.; Baker, T.R.; Vargas, P.N. 2005. Large Lianas as Hyperdynamic Elements of the Tropical Forest Canopy (0). *Ecology* 86(5): 1250-1258. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/3450887> 10.2307/3450887
- Putz, F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama (0). *Ecology* 65(6): 1713-1724.
- _____. 2011. La ecología de las trepadoras (0). Consultado 10 de Septiembre de 2013. Disponible en: <http://www.xn--ecologa-dza.info/trepadoras.htm>
- Schnitzer, S.A.; Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests (0). *Trends in Ecology & Evolution* 17(5): 223-230.
- Schnitzer, S.A. 2005. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution (0). *The American Naturalist* 166(2): 262-276.
- Schnitzer, S.A.; DeWalt, S.J.; Chave, J. 2006. Censusing and Measuring Lianas: A Quantitative Comparison of the Common Methods (0). *Biotropica* 38(5): 581-591. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/30045367> 10.2307/30045367
- Schnitzer, S.A.; Bongers, F. 2011. Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms (0). *Ecology Letters* 14(4): 397-406.
- Schnitzer, S.A.; Bongers, F.; Wright, S.J. 2011. Community and ecosystem ramifications of increasing lianas in neotropical forests (0). *Plant signaling & behavior* 6(4): 598-600.

- Schnitzer, S.A.; Mangan, S.A.; Dalling, J.W.; Baldeck, C.A.; Hubbell, S.P.; Ledo, A.; Muller-Landau, H.; Tobin, M.F.; Aguilar, S.; Brassfield, D. 2012. Liana abundance, diversity, and distribution on Barro Colorado Island, Panama (0). *PloS one* 7(12): e52114.
- Soininen, J.; Heino, J.; Lappalainen, J.; Virtanen, R. 2011. Expanding the ecological niche approach: Relationships between variability in niche position and species richness (0). *Ecological Complexity* 8(1): 130-137. 10.1016/j.ecocom.2010.12.001
- Solórzano, S.; Ibarra-Manríquez, G.; Oyama, K. 2002. Liana diversity and reproductive attributes in two tropical forests in Mexico (0). *Biodiversity & Conservation* 11(2): 197-212.
- Toledo, A.T. 2010. Las lianas y la dinámica de los bosques tropicales (0). *Ciencias* (98): 15-20.
- Valladares, F.; Gianoli, E.; Saldaña, A. 2011. Climbing plants in a temperate rainforest understorey: searching for high light or coping with deep shade? (0). *Annals of botany* 108(2): 231-239.
- Veintimilla Ramos, D.A. 2013. Identificación y caracterización de tipos de bosque tropical sobre un gradiente altitudinal en Costa Rica: el caso "Caribe-Villa Mills" (0).
- Wright, S.J.; Calderón, O.; Hernández, A.; Paton, S. 2004. Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama (0). *Ecology* 85(2): 484-489.
- Yorke, S.R.; Schnitzer, S.A.; Mascaro, J.; Letcher, S.G.; Carson, W.P. 2013. Increasing Liana Abundance and Basal Area in a Tropical Forest: The Contribution of Long-distance Clonal Colonization (0). *Biotropica*.

2. ARTÍCULO 1. Diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de lianas en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills, Costa Rica.

Edith Arellano Nicolás

2.1 Introducción

Las lianas son un grupo de plantas representativas de bosques tropicales, aunque se distribuyen en bosques de todo el mundo son más abundantes y diversas en los trópicos (Schnitzer y Bongers 2002), cumplen un rol importante en los procesos ecológicos de los bosques tropicales, son importantes por su abundancia y diversidad de especies y por las funciones ecológicas que brindan como; el secuestro de carbono, el ciclaje de nutrientes, la regulación del clima, la provisión de alimento y refugio para especies de animales silvestres. Además, cumplen un papel relevante en la dinámica de los bosques por la interacción con especies de árboles (reducción de tasas de crecimiento, aumento de tasas de mortalidad de árboles hospederos).

Evaluar la contribución de las lianas en cuanto a los servicios ecosistémicos es posible a partir de la ecología funcional, que es una aproximación conceptual sobre las relaciones causales entre las especies, el beneficio de la población humana y los impulsores de cambio como la fragmentación, el aprovechamiento forestal y el cambio climático (Díaz *et al.* 2007). La ecología funcional enfoca en el funcionamiento y complejidad de los ecosistemas mediante la interpretación de las funciones ecológicas y la reacción de las especies que lo conforman ante variables ambientales (Díaz *et al.* 2007).

Este enfoque se basa en el análisis de "rasgos funcionales" de las especies. Los rasgos funcionales, estos se pueden definir como características fenotípicas y morfológicas de las especies que influyen indirectamente a través de sus efectos en el crecimiento, reproducción y sobrevivencia (Lavorel y Garnier 2002; Violle *et al.* 2007), estos aportan información sobre los servicios ecosistémicos en los que participan, como el ciclaje de nutrientes, la regulación del clima, y la calidad del suelo o su respuesta ante variables ambientales, además brindan información sobre la producción primaria, la transferencia de energía a través de la cadena trófica, el ciclo de nutrientes, la resiliencia y resistencia del ecosistema (Martín *et al.* 2007). De acuerdo con Cornelissen *et al.* (2003) las especies más dominantes en un ecosistema son representativas de la comunidad y los valores de sus rasgos aportan suficiente información que puede ser ampliada a nivel de la comunidad entera para analizar su funcionamiento.

La realización de estudios en gradientes ambientales es importante porque puede aportar información que contribuya a entender el funcionamiento de los ecosistemas y permita la elaboración de estrategias de conservación, así como de mitigación y adaptación ante el cambio climático.

En Costa Rica se han realizado investigaciones sobre lianas especialmente sobre diversidad taxonómica (Mascaro *et al.* 2004; Veintimilla Ramos 2013), pero no existen estudios sobre diversidad

funcional en gradientes altitudinales. La presente investigación es la primera sobre diversidad funcional de lianas en un gradiente altitudinal. La información generada contribuye a la construcción de una línea base de información sobre diversidad funcional necesaria para elaborar estrategias de mitigación y adaptación al cambio climático.

Palabras clave: lianas, diversidad funcional, Caribe- Villa Mills, Costa Rica.

2.2 Materiales y métodos

2.2.1 Descripción del área de estudio

El gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills se extiende desde el Parque Nacional Barbilla hasta la Reserva Forestal Río Macho perteneciente a la cordillera de Talamanca, Costa Rica (Veintimilla Ramos 2013). Con un rango de altitud que abarca desde los 300msnm hasta los 2800 msnm. Cuenta con 227.674 hectáreas de extensión, la temperatura media anual oscila entre los 24°C hasta los 10°C. El rango de las precipitaciones anuales varía entre 2000 mm a 4000 mm en el Parque Nacional Tapantí Macizo de la Muerte (Veintimilla Ramos 2013) Existen 4 zonas de vida: (i) bosque muy húmedo Premontano entre 300 a 900 msnm, (ii) bosque pluvial premontano desde 900 hasta 1600 msnm, (iii) bosque pluvial montano bajo desde 1600 a 2300 msnm y (iv) bosque pluvial montano desde 2300 hasta 2800 msnm. A lo largo del gradiente se encuentra una red de investigación a largo plazo en bosques primarios no intervenidos establecida por el Programa Producción y Conservación en Bosques del CATIE (Veintimilla Ramos 2013), cuya finalidad es el monitoreo de árboles, helechos, palmas y lianas. La estratificación se realizó utilizando la capa de zonas de vida del Atlas de Costa Rica en ArcGis (ITCR 2004). El estudio se realizó en 14 parcelas pertenecientes a la red de parcelas permanentes de 50 m x 50 m (0.25 ha). No se incluyeron las parcelas del bosque montano, porque no hay presencia de lianas arriba de los 1600 msnm.

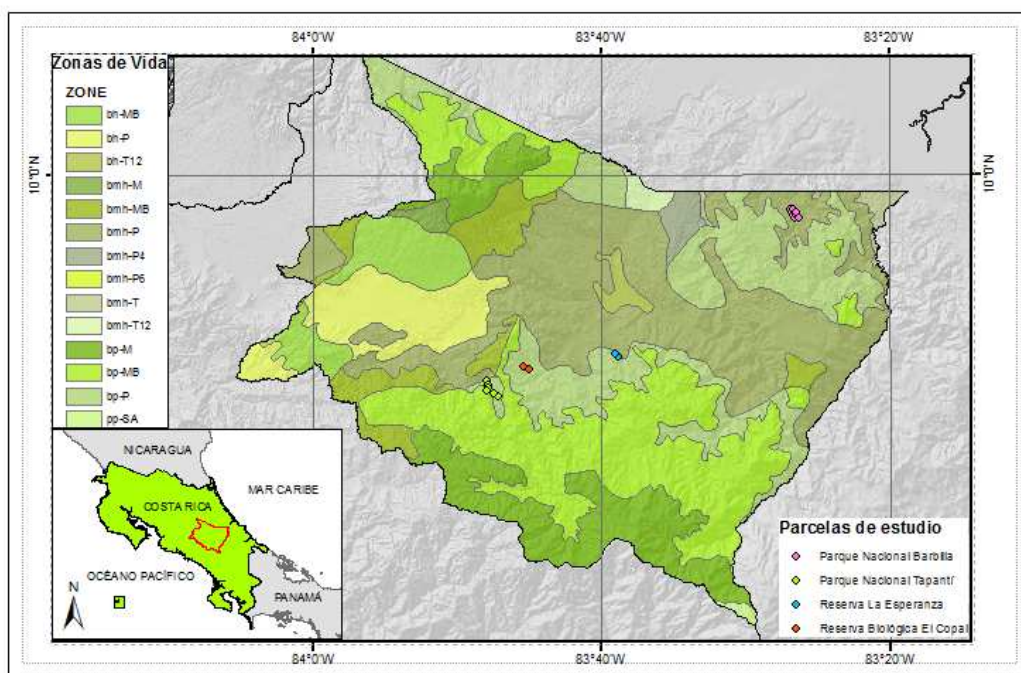


Figura 1. Área de estudio

2.3 Procedimientos metodológicos

La investigación se realizó en 2 fases; en la primera (marzo y abril de 2014) enfocada a la determinación taxonómica en 15 parcelas con un área total de 3.75 ha (6 del BHP, 4 del BPP y 5 del BPMB) cada parcela está subdividida en 4 subparcelas. En primer lugar un parataxónomo identificó a los individuos de cada parcela de los cuales no se tenía el nombre científico, para coleccionar muestras foliares que fueron identificadas por el botánico especialista Nelson Zamora del Instituto de Biodiversidad de Costa Rica (INBio) y posteriormente depositadas en el Herbario Biodiversidad de plantas del CATIE.

Una vez determinadas las especies de cada parcela se elaboró una base de datos con los nombres científicos actualizados. Posteriormente se usó el índice de importancia ecológica (IVI) para determinar cuáles especies conforman el 80% de la dominancia relativa (área basal) y la frecuencia relativa de cada parcela en cada zona de vida.

En la segunda fase (mayo-agosto de 2014) para medir rasgos funcionales se coleccionaron muestras foliares y de tallos, de las especies que conforman el 80% del área basal por parcela en cada zona de vida. Únicamente en el caso del bosque montano bajo se coleccionaron muestras de todas las especies (6 especies), se tomaron muestras de 5 individuos de cada especie seleccionada para rasgos foliares y 3 para muestras de tallos. La colecta de hojas la realizó un escalador capacitado con una podadora de extensión (Anexo 2).

Las muestras fueron trasladadas en una hielera en un periodo menor de 48 horas al laboratorio de tejido foliar del CATIE. Se midió el área foliar (AF), área específica foliar (AFE), contenido foliar de materia seca (CFMS), concentraciones foliares de nitrógeno y fósforo, sensibilidad al frío determinada por la liberación de electrolitos que se calcula a partir de la medición de la conductividad eléctrica (CE) y la densidad específica de tallo.

En el laboratorio se rehidrataron las muestras 6 horas antes de iniciar la medición porque ese factor puede afectar las mediciones. Se emplearon los métodos sugeridos en los protocolos (Cornelissen *et al.* 2003; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Los rasgos medidos fueron los siguientes:

Modo de ascenso: se consultó información de la literatura científica publicada y de datos mundiales (The tropicos y The Plant List) así como observaciones en campo y de muestras del herbario del CATIE.

Área foliar (AF mm²): Se seleccionaron y colectaron hojas de los tallos terminales jóvenes del estrato superior las más expuestas a la luz solar directa y fotosintéticamente activas (500 gramos aproximadamente). En el laboratorio se tomaron 5 hojas frescas de cada muestra, posteriormente se escanearon para calcular el AF con el software Image J (exceptuando el peciolo y raquis).

Área específica foliar (AFE, mm²/g): A partir de las muestras foliares colectadas se obtuvo el peso en fresco de las hojas con una balanza analítica con una precisión de 0.005 (g) y posteriormente fueron secadas en una estufa a 70°C por 48 horas. Posteriormente se dividió el peso de la hoja fresca entre su peso seco (Cornelissen *et al.* 2003).

Contenido foliar de materia seca (CFMS): Se cortaron las hojas a partir del tallo, luego fueron secadas en horno para determinar la masa (Cornelissen *et al.* 2003; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

Concentración de N, P y K y C foliar (mg g⁻¹): se realizó la medición por el método de combustión seca en autoanalizador. (Cornelissen *et al.* 2003; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

Sensibilidad al frío: Se colectaron 5 hojas al azar de cada especie y se aplicaron tratamientos de control y congelamiento de las muestras. Ver el procedimiento completo en el protocolo de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013). Se calculó el porcentaje de electrolitos para el tratamiento control y el tratamiento de congelamiento con la fórmula: $PEL = (e_s/e_t) \times 100$.

Densidad específica de tallo: Se seleccionaron plantas adultas sanas (fuera de las parcelas para no afectar las abundancias de las parcelas) se cortó una sección del tallo de 10 cm cerca de la base del tallo, entre 10 a 40 cm de altura. Las muestras se trasladaron en hielera al laboratorio, para la medición se empleó el método de remplazo de volumen que está descrito en (Williamson y Wiemann 2010).

Datos de variables ambientales: La información de las variables de suelo y altitud fue tomada del trabajo de (Veintimilla Ramos 2013). La información de la temperatura media anual fue tomada de la capa digital de Worldclim (1950-2000) con una resolución espacial de 1 km² (30 segundos). A cada parcela

se asignó los valores de las variables climáticas de acuerdo con el valor del pixel correspondiente a las coordenadas centrales de la parcela.

2.4 Análisis de datos

Diversidad taxonómica:

Se determinó la riqueza específica de cada parcela en cada zona de vida, además se calculó la abundancia, área basal (cm^2) del total de especies en cada parcela permanente del gradiente y se elaboró una matriz con las abundancias de cada especie en las parcelas para la elaboración de curvas de rarefacción, empleando el software EstimateS v 9.1 (Colwell 2011). También se elaboraron curvas de rango abundancia en el software Infostat (Di Rienzo *et al.* 2011).

La composición de especies entre zonas de vida se evaluó con un Análisis de similitud ANOSIM (Clarke 1993), porque este análisis es útil para comparaciones de medias multivariadas entre dos o más comunidades. El análisis se realizó a partir de una matriz de composición de especies, con los datos de abundancias de cada especie en cada parcela; empleando la distancia de Bray-Curtis por tener datos cuantitativos. La hipótesis nula es que no hay diferencias significativas entre 2 o más tratamientos y la alternativa que al menos un par de tratamientos son diferentes.

Se realizó un análisis de ordenación mediante el escalamiento Multidimensional No-métrico (Non-metric Multidimensional Scaling N,S) en el software Qeco para visualizar relaciones entre individuos y unidades de muestreo (parcelas) (Kruskal 1964). Se consideraron únicamente datos de las parcelas que contaban con dos o más especies.

Complementariamente se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para once variables de suelo de las zonas de vida. Por otra parte, se evaluó la relación entre la riqueza, el número de individuos y área basal de las especies de lianas en función de la altitud y la temperatura media anual, empleando modelos lineales generalizados y mixtos (MLGM) con función de distribución Gamma en Infostat. En los modelos se declaró como variable dependiente el número de individuos y el área basal respectivamente y como variable de regresión la altitud, y temperatura de cada parcela que corresponden a las tres zonas de vida del gradiente.

2.5 Diversidad funcional

Se caracterizaron, además (TF) tipos funcionales de especies de lianas con los datos de los rasgos funcionales, a partir de una matriz de especies y los valores de rasgos se realizó un análisis de conglomerados jerárquicos con el método de agrupamiento Ward y la medida de distancia Euclídea para la construcción del árbol binario. Para determinar diferencias significativas entre los TF identificados se realizó un análisis de la varianza multivariado mediante la prueba de Hotelling con un nivel de

significancia de $p < 0.05$. Para explicar la separación de los TF con base en los rasgos funcionales se realizó un (ACP) en Infostat.

También, se calcularon las medias ponderadas de la comunidad (CWM) para todos los rasgos usando como ponderador la abundancia y el área basal por separado. Para la caracterización funcional de la comunidad de lianas se calcularon cuatro índices multidimensionales; riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve) y diversidad funcional (FDiv) propuestos por Villéger *et al.* (2008) con el software FDiversity a partir de las variables (rasgos) estandarizadas. Para determinar diferencias significativas para las CWM e índices de diversidad en relación con la altitud se emplearon modelos lineales generales y mixtos con un nivel de significancia de $p < 0.05$ usando la función REML (Estimador de máxima verosimilitud restringida).

2.6 Resultados

2.6.1 Diversidad de la comunidad de lianas

Se registraron 47 especies de lianas \geq a 2 cm de diámetro de tallo en 14 parcelas de 0.25 ha (3.5 ha área total muestreada) del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills (Anexos 1, 2, 3). En el bosque pluvial montano bajo (1.0 ha) se encontraron seis especies, en el bosque muy húmedo premontano (1.5 ha) treinta especies y en el bosque pluvial premontano (1.0 ha) se registraron seis especies. Respecto a la densidad de individuos en el BPMB es de 28 individuos ha^{-1} , en el BPP 98 individuos ha^{-1} y en el BHP 164 individuos ha^{-1} .

En la Figura 2 se presentan las curvas de rarefacción de especies basadas en el número de individuos por zona de vida. En el BPP y BHP la riqueza de especies es similar, los intervalos de confianza de ambas curvas se sobrelapan. Las curvas de rango-abundancia para las especies registradas en cada zona de vida (Figura 3) son útiles para observar la dominancia de especies en cada zona de vida. En el BP la especie (*Odontadenia puncticulosa*) es dominante, porque tiene la mayor abundancia respecto a las demás especies. En el BT las mayores abundancias corresponden a (*Fridericia schumanniana* y *Dicranostyles ampla*).

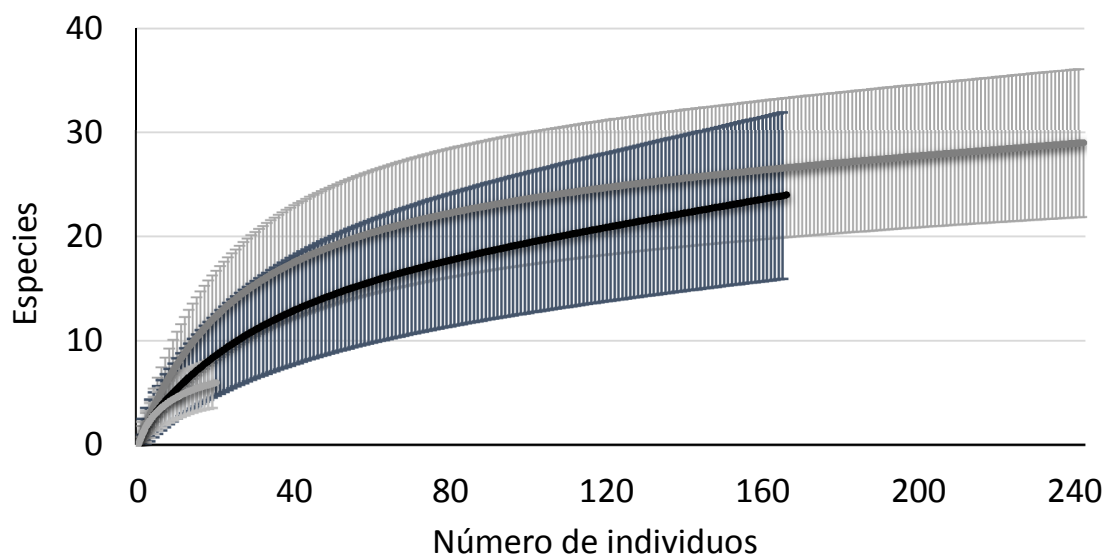


Figura 2. Curvas de rarefacción de especies basadas en individuos en las tres zonas de vida.

Las barras representan los intervalos de confianza, la línea negra representa al bosque pluvial premontano, línea gris bosque muy húmedo premontano y línea gris claro bosque pluvial montano bajo.

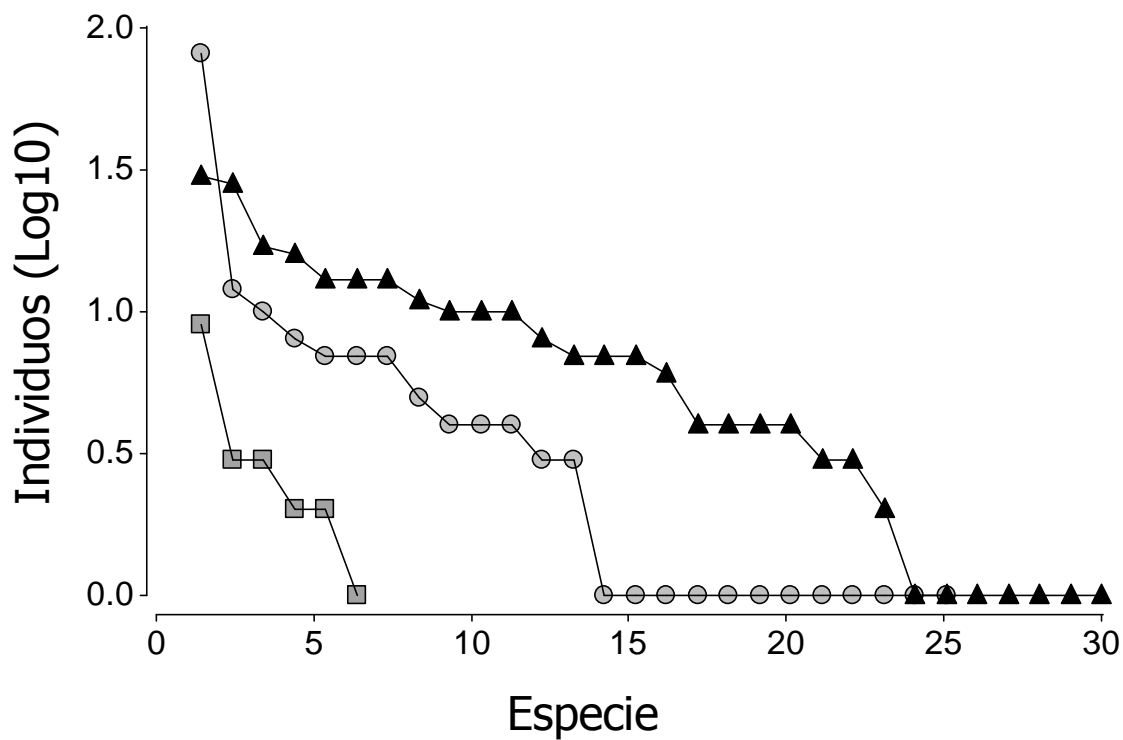


Figura 3. Curvas de rango abundancia de especies de lianas en las tres zonas de vida.

Triángulos representan el bosque muy húmedo premontano, los círculos el bosque pluvial premontano, y los cuadros el bosque pluvial montano bajo.

2.6.2 Composición de lianas

De acuerdo con los resultados de ANOSIM se encontraron diferencias significativas en la composición de especies entre las tres zonas de vida ($R=0.82$, $p \leq 0.001$). Del análisis de ordenación NMS se obtuvo un valor de Stress de 15.0 que indica que los datos están ordenados razonablemente considerando la escala propuesta por (Kruskal 1964). Las zonas de vida se separan a lo largo del eje 1 que explica el 58% de la variabilidad de los datos. El eje 2 explica 42%. El eje 1 separa al BT del BP mientras en el eje 2 se separa el BMB donde se registraron 6 especies y las abundancias son las menores respecto a las otras zonas de vida (Cuadro 3, Figura 4).

Cuadro 2. Análisis de Varianza MANOVA entre las zonas de vida por la composición de especies ($\alpha < 0.05$).

zona[i]	zona[j]	R	p-value	SidakSS
BPMB	BHP	0.79	0.03	0.08
BMB	BP	0.85	0.02	0.05
BHP	BP	0.9	0.005	0.01

BMB) Bosque pluvial montano bajo, BHP) Bosque muy húmedo premontano, BP) Bosque pluvial premontano.

2.6.3 Relación de lianas con variables ambientales

A partir de los datos de suelo de Veintimilla Ramos (2013) se presenta la caracterización de las zonas de vida donde se han registrado especies de lianas. El ACP explica en dos ejes el 56% de la variabilidad de los datos. El eje 1 explica el 37.2% de la variabilidad y el nitrógeno (N) es la variable con mayor peso. El eje 2 explica el 19.2% la variable de mayor peso es la CICE (capacidad de intercambio catiónico efectivo). El BPMB presenta altos valores de materia orgánica (MO), bajos valores de nitrógeno (N) y cobre (Cu). El BHP se caracteriza por el Zinc (Zn) y la capacidad de intercambio catiónico (CICE). El BPMB tiene altos valores de MO y de Fe (Figura 5, Anexo 5).

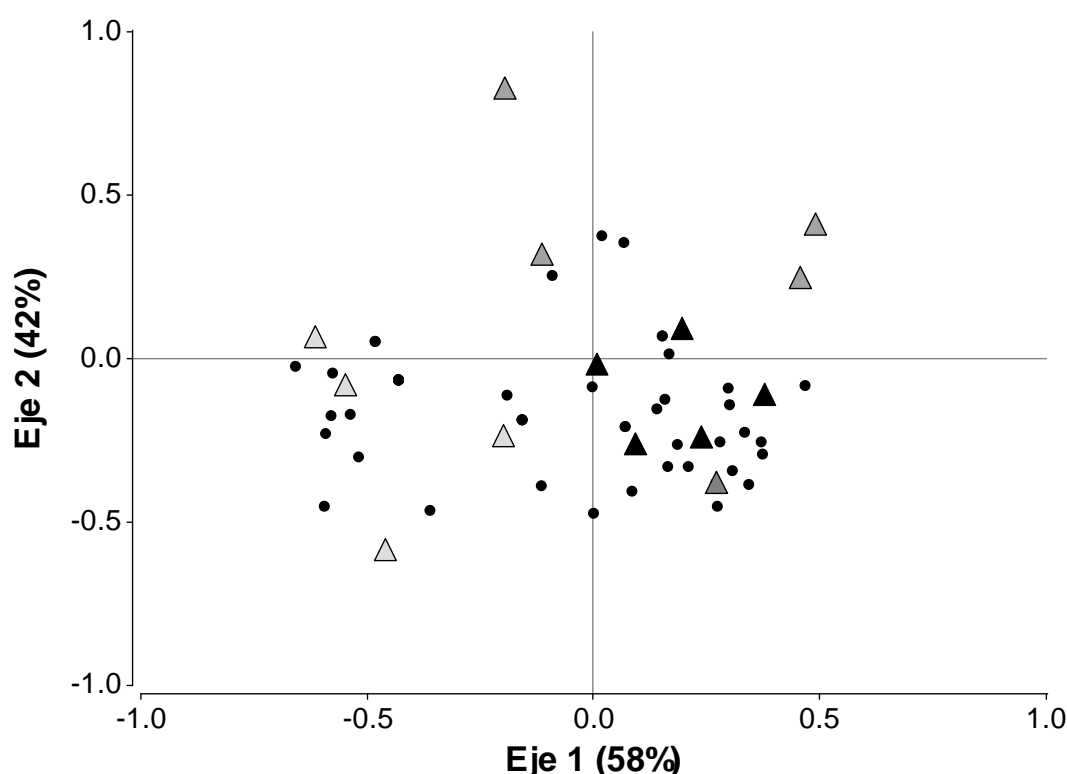


Figura 4. Ordenación de las parcelas con base a la composición de especies.

Los triángulos color gris representan parcelas del BPMB, triángulos blancos BPP y negros BHP. Círculos negros representan a las especies *Abupta panamensis* (Abutpa), *Salacia multiflora* (Salamu), *Allomarkgrafia brenesiana* (Allobr), *Mendoncia tonduzii* (Mendoto), *Odontadenia puncticulosa* (Odonpu), *Aristolochia tonduzii* (Aristo), *Mikania hookeriana* (Mikaho), *Amphilophium pannosum* (Ampha), *Fridericia schumanniana* (Fridsc), *Bignonia hyacinthina* (Bignhy), *Tanaecium pyramidata* (Tanapy), *Amphilophium crucigerum* (Amphc), *Schlegelia parviflora* (Schlpa), *Callichlamys latifolia* (Calila), *Combretum laxum* (Combla), *Dicranostyles ampla* (Dicram), *Doliocarpus hispidus* (Dolihi), *Doliocarpus multiflorus* (Dolimu), *Pinzona coriacea* (Pinzco), *Tetracera portobellensis* (Tetrpo), *Dioclea reflexa* (Diocre), *Bauhinia guianensis* (Bauhgu), *Machaerium floribundum* (Machfl), *Machaerium seemannii* (Machse), *Mucuna monticola* (Mucumu), *Strychnos aff. Colombiana* (Strycco), *Strychnos chlorantha* (Strych), *Heteropterys laurifolia* (Hetela), *Heteropterys panamensis* (Hetepa), *Hiraea smilacina* (Hirasm), *Jubelina wilburii* (Jubewi), *Tetrapterys discolor* (Tetradi), *Tetrapterys schiedeana* (Tetrasch), *Marcgravia* sp. (Marcgr), *Anomospermum reticulatum* (Anomre), *Pisonia aculeata* (Pisoac), *Passiflora ambigua* (Passam), *Manekia naranjoana* (Manena), *Gouania colombiana* (Gouaco), *Paullinia granatensis* (Paulga), *Paullinia grandifolia* (Paulgr), *Paullinia ingifolia* (Paulin), *Serjania aff. Caracasana* (Serjca), *Serjania decapleura* (Serjde), *Serjania paucidentata* (Serjpa), *Cissus biformifolia* (Cissbi), *Vitis tiliifolia* (Vititi).

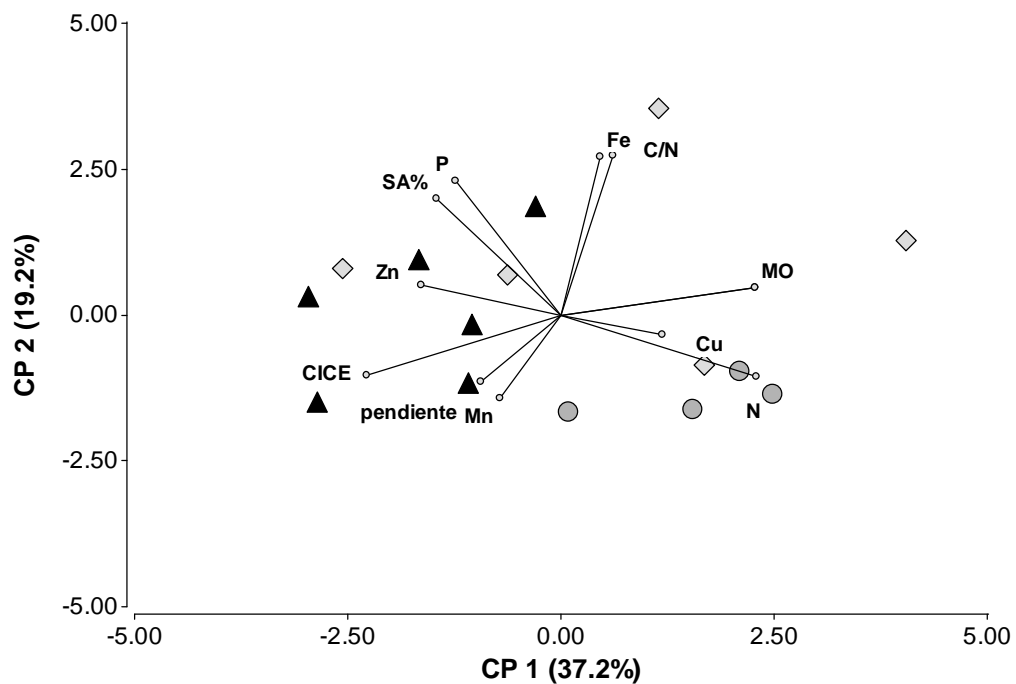


Figura 5. Biplot del análisis de componentes principales de las variables de suelo en el gradiente.

Triángulos negros: bosque muy húmedo premontano, círculos grises bosque pluvial premontano, rombos grises bosque pluvial montano bajo. %SA: porcentaje de saturación de aluminio, P: fósforo, C/N: relación carbono/nitrógeno, Zn: Zinc, Cu) cobre, MO: materia orgánica, Mn: Magnesio, CICE: capacidad de intercambio catiónico.

De igual manera se evaluó la influencia de la altitud y temperatura mediante MLGM (Cuadro 2). Se observa una relación cuadrática negativa para las variables de respuesta, número de individuos, área basal y riqueza de especies que disminuyen conforme incrementa la altitud (Cuadro 4, Figura 4). En cuanto a la temperatura no se encontraron diferencias significativas entre las zonas de vida.

Cuadro 3. Análisis de la Varianza MANOVA con Modelos Lineales Generalizados y Mixtos para las variables de temperatura media anual y altitud ($\alpha < 0.05$).

variable dependiente	Variable de regresión	N	AIC	BIC	Parámetro Estimado	Error estándar	z valor	P valor
área basal	altitud	15	225.4	227.53	3.10E-06	1.50E-06	2.16	0.0498
Individuos	altitud	15	303.4	304.82	-1.20E-03	1.20E-04	-9.9	<0.0001
Riqueza	altitud	15	91.65	93.78	1.6E-04	5.2E-05	3.16	0.0003
área basal	temperatura media anual	15	137.21	139.33	-0.01	4.70E-03	-1.21	0.2482
Individuos	temperatura media anual	15	2.28E+02	2.31E+02	-4.40E-04	2.50E-04	-1.74	0.1057

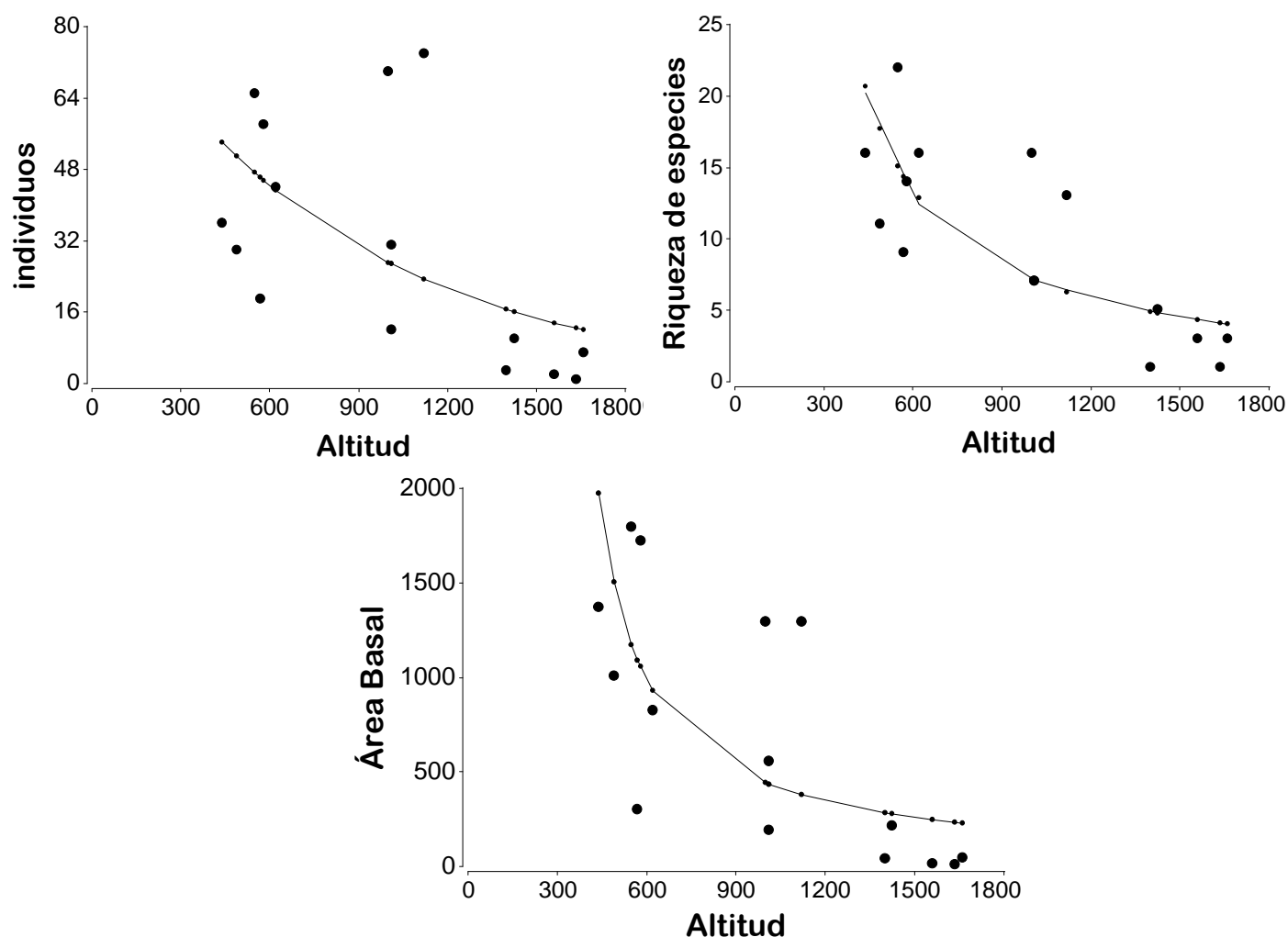


Figura 6. Área basal, número de individuos y riqueza de especies en función de la altitud.

2.6.4 Diversidad funcional

Se midieron rasgos funcionales de 29 especies de lianas dentro de las parcelas permanentes del gradiente, 18 especies están presentes en el bosque muy húmedo premontano, 15 en el bosque pluvial premontano y 6 en el bosque pluvial montano bajo (Anexo 4).

El Anexo 6 muestra los valores promedio de los rasgos funcionales foliares y de tallo de todas las especies (CFMS, AFE, AF, K, P, N, C, CE, densidad de madera). En el cuadro 5 se presentan los resultados del análisis de correlación de Pearson para visualizar las tendencias entre cada par de rasgos. Se observa una correlación negativa entre el CFMS y el AFE. De igual manera entre CFMS y el K foliar.

Entre el CFMS y la densidad de madera existe una correlación positiva. Entre el C y el K existe una correlación negativa.

Cuadro 4. Coeficientes de correlación de Pearson ($\alpha < 0.05$).

Rasgos	AF	CFMS (mg g ⁻¹)	AFE	K	P	N	C	DM	CE
AF	1	0.2671	0.9124	0.6084	0.7217	0.9121	0.8041	0.8707	0.4859
CFMS (mg g⁻¹)	-0.18	1	0.038	0.001	0.213	0.254	0.173	0.019	0.12
AFE	0.02	-0.33	1	0.749	0.026	0	0.445	0.592	0.414
K	0.08	-0.52	0.053	1	0.009	0.177	0.002	0.055	0.002
P	0.06	-0.2	0.356	0.413	1	0.0001	0.103	0.163	0.662
N	-0.02	-0.19	0.57	0.221	0.744	1	0.2	0.11	0.66
C	0.04	0.22	-0.126	-0.472	-0.265	-0.21	1	0.606	0.019
DM	0.03	0.38	-0.089	-0.309	-0.228	-0.26	0.085	1	0.419
C.E	0.11	-0.25	0.134	0.479	0.072	0.07	-0.373	0.133	1

Los Valores de la diagonal hacia arriba representan el valor de P. Los valores de la diagonal hacia abajo son los coeficientes de correlación entre cada par de rasgos ($\alpha < 0.05$). AF: Área foliar, AFE: Área foliar específica, CFMS: Contenido foliar de materia seca, K: potasio, P: fósforo, N: nitrógeno, C: carbono, DM: densidad de madera, CE: % de liberación de electrolitos.

2.6.5 Tipos funcionales de especies de lianas

A partir del agrupamiento de rasgos foliares AF, AFE, CE, K, P, N, C, mecanismos de ascenso y DM rasgo del tallo, se formaron los 3 tipos funcionales de lianas (Figura 7) especies conservativas, especies adquisitivas y especies adquisitivas de hoja grande. De acuerdo con el Análisis de Varianza Multivariado (MANOVA) mediante la prueba de Hotelling existen diferencias significativas entre los TF ($p < 0.0001$). En el cuadro 6 se presentan los valores de la comparación de medias.

Cuadro 5. Análisis de la varianza MANOVA entre TF de plantas. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($\alpha < 0.05$) Prueba de Hotelling.

Conglomerado	AF (mm ²)	CFMS	AFE	DM	C.E	K	P	N	C	n
Especies adquisitivas	9754.59	377.26	15.21	0.46	43.88	12.83	1.54	27.35	474.95	12 A
especies adquisitivas de hoja grande	26556.11	220.23	17.05	0.3	67.72	25.15	1.5	24.1	450.85	2 B
especies conservativas	8118.04	419.53	10.58	0.5	34.98	8.66	1.01	17.17	488.71	15 C

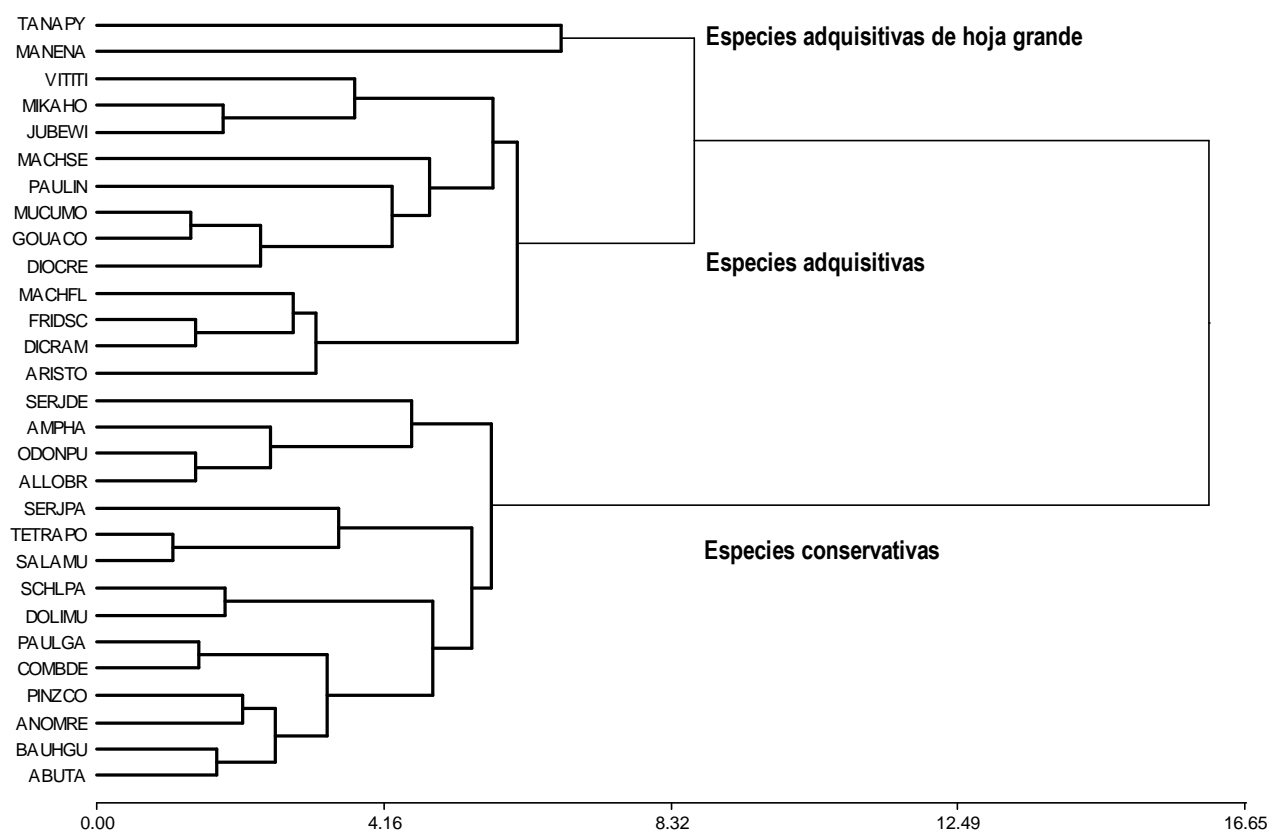


Figura 7. Dendrograma para formar TFP basado en promedios de los rasgos foliares y de tallo por especie.

Método de agrupamiento Ward, distancia Euclídea.

Por otra parte, el análisis de componentes principales (ACP) explica la separación de los TF en base a los rasgos funcionales. En dos ejes se explica 56% de la variabilidad de los datos. El primer eje explica el (38%) de la variabilidad, los rasgos que mayor peso tienen en este eje son el K y el P. El eje 2 explica el (18%) las variables más importantes son la C.E y el N. El TF de especies conservativas se encuentra principalmente separado por los rasgos CFMS, DM, AF, C. El TF especies adquisitivas se distingue por los altos valores de N, P, AFE y bajos valores de K y C.E. El TF de las especies adquisitivas de hoja grande conformado por *T. pyramidata* y *M. naranjoana* se encuentra separado por el potasio y nitrógeno foliar (K, N) se caracterizan por área foliar grande y porque presentaron la mayor liberación de electrolitos (CE) (Figura 8). En el cuadro 8 se encuentran los autovectores y entre paréntesis el porcentaje de variabilidad explicada.

Las especies de lianas se agrupan por los rasgos de densidad de madera y contenido foliar de materia seca. Se pueden distinguir dos tipos funcionales con base en los rasgos funcionales que fueron más importantes para su caracterización, las especies del TF son especies conservativas con valores altos de DM, valores intermedios de CFMS y carbono rasgos que pueden asociarse a especies que tienden a conservar recursos. El TF de especies adquisitivas con altos valores de AFE, N y P que son rasgos que se asocian con el crecimiento rápido.

Cuadro 6. Autovalores del análisis de componentes principales. Varianza explicada entre paréntesis.

Variable	Eje 1 (38%)	Eje 2 (18%)
CFMS	-0.37	0.25
AFE	0.34	0.38
K	0.44	-0.28
P	0.38	0.41
N	0.37	0.48
C	-0.32	0.35
DM	-0.24	-0.05
C.E	0.33	-0.43
AF	0.07	-0.1

El tipo TF de especies conservativas agrupa a las especies: *Abuta panamensis*, *Bauhinia guianensis*, *Anomospermum reticulatum*, *Pinzona coriacea*, *Combretum laxum*, *Paullinia grandifolia*, *Dolioscarpus multiflorus*, *Schlegelia parviflora*, *Salacia multiflora*, *Tetracera portobellensis*, *Serjania paucidentata*, *Allomarkgrafia brenesiana*, *Odontadenia puncticulosa*, *Amphilophium pannosum*, *Serjania decapleura* (Figura 8).

El TF especies adquisitivas está formado por *Aristolochia tonduzii*, *Dicranostyles ampla*, *Fridericia schumanniana*, *Machaerium floribundum*, *Dioclea reflexa*, *Gouania colombiana*, *Mucuna monticola*, *Paullinia ingifolia*, *Machaerium seemannii*, *Jubelina wilburii*, *Mikania hookeriana*, *Vitis tiliifolia*. Estas especies presentan altos valores de AFE, N, P, y bajos de K por esta razón este grupo se puede clasificar como especies adquisitivas por encontrarse del lado positivo del eje y presentar valores altos para estos rasgos que dan indicios del rápido crecimiento de las plantas. El TF de especies adquisitivas de hoja grande está formado únicamente por dos especies *T. pyramidata* y *M. naranjoana*. Se encuentra separado en el eje 1 por el potasio y el nitrógeno (Figura 8).

En la Figura 9 se muestra la relación de las proporciones de los mecanismos de ascenso empleados por las especies de las que se midieron rasgos funcionales. En las tres zonas de vida los zarcillos representan la estrategia de mayor importancia, contrariamente las espinas no se encuentran representadas en el BPMB.

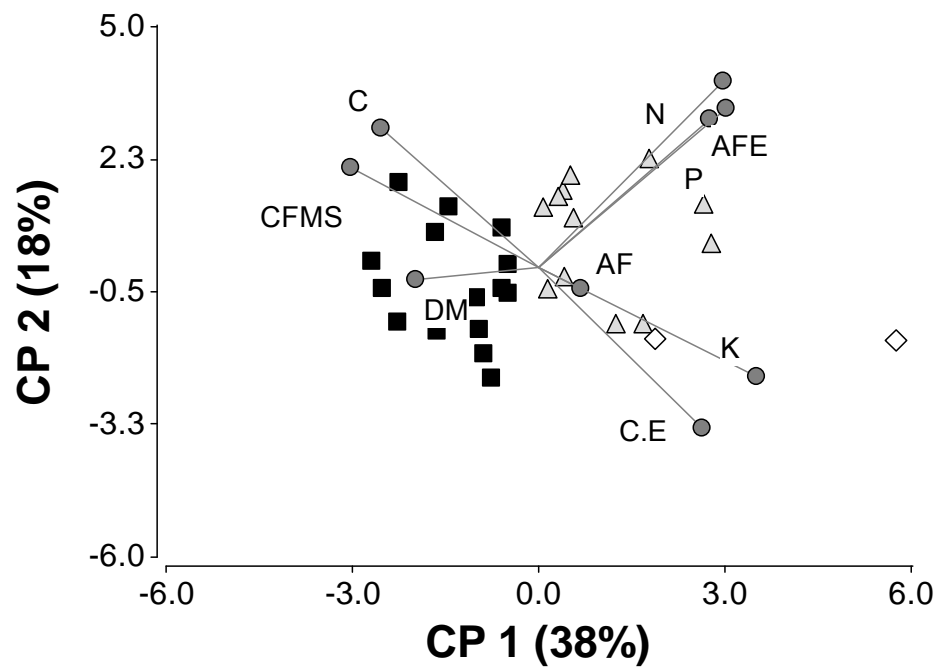


Figura 8. Análisis de componentes principales (ACP) especies y rasgos foliares, de tallos. Los cuadros son especies conservativas, los triángulos especies adquisitivas y los rombos a especies adquisitivas de hoja grande. Cada punto representa una especie.

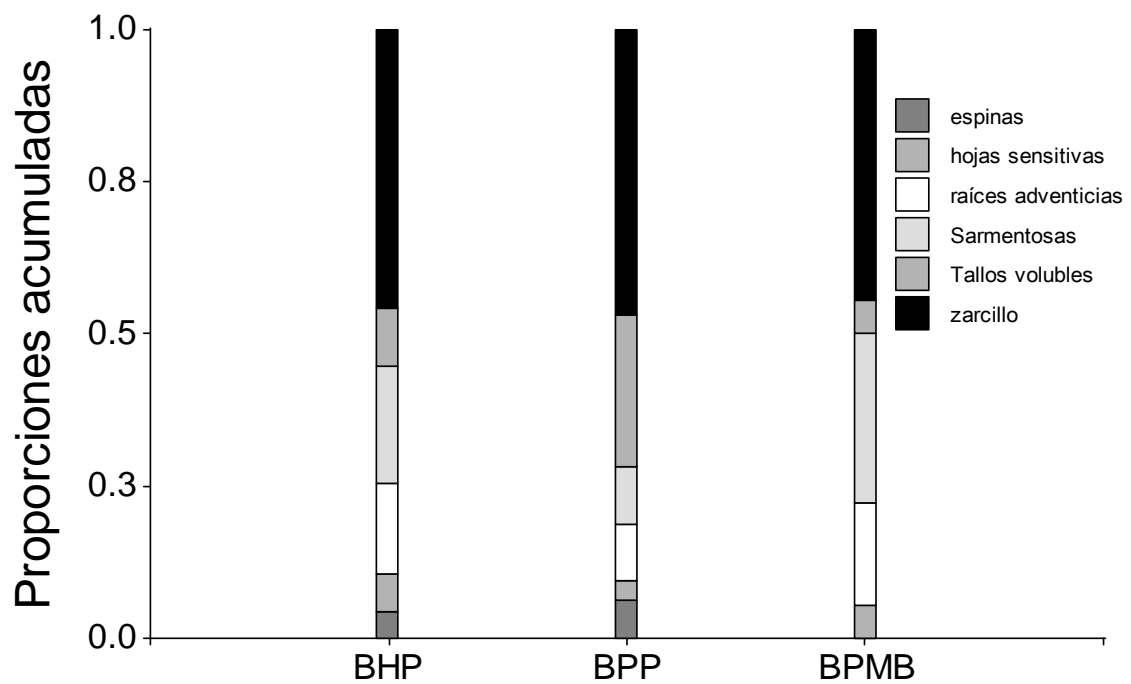


Figura 9. Mecanismos de ascenso de lianas.

2.6.6 Diversidad y composición funcional

Se calcularon las medias ponderadas de la comunidad CWM para todos los rasgos (Anexo 6) posteriormente a partir de un MANOVA se compararon las medias de los rasgos entre zonas de vida. Se encontraron diferencias significativas para las CWM del AF, K, P, DM, CE, N/P ponderadas con el área basal, de igual forma se encuentran diferencias significativas para las CWM de los rasgos AF, N, K, P, CE ponderadas con el número de individuos (Cuadro 9).

Cuadro 7. Análisis de varianza con Modelos lineales generales y mixtos. Letras iguales indican que no existen diferencias significativas $p < 0.05$.

CWM rasgos	BHP	BPP	BPMB	P valor	Ponderador
N/P	10.6 ± 0.52 A	18.2 ± 0.32 A	17.5 ± 0.90 B	0.0097	Área basal
AF	9173.8 ± 293.6 A	6197.1 ± 564.4 B	5682.7 ± 1095.2 B	0.0379	
AFE	12.58 ± 0.51 A	12.03 ± 0.63 A	13.32 ± 0.70 A	0.4238	
CFMS	389.3 ± 17.05 A	412.2 ± 55.3 A	403.16 ± 23.13 A	0.8488	
C	481.8 ± 5.69 A	488.3 ± 5.74 A	478.9 ± 17.5 A	0.1562	
N	19.1 ± 0.81 B	23.3 ± 0.68 A	24.08 ± 0.90 A	0.1048	
K	10.5 ± 0.59 B	11.2 ± 2.50 B	12.4 ± 1.02 A	0.0014	
P	0.20 ± 0.02 B	0.31 ± 0.03 A	0.40 ± 0.02 A	0.0013	
DM	0.36 ± 0.04 AB	0.26 ± 0.04 B	0.45 ± 0.4 A	0.0389	
CE	42.3 ± 2.1 A	31.5 ± 10.2 A	53.6 ± 3.5 B	0.0172	
N/P	18.4 ± 0.35 A	17.2 ± 0.8 A	17.1 ± 1.01 B	0.0059	Individuos
AF	10453.2 ± 791.7 A	7455.2 ± 902.6 B	6061.2 ± 1138.08 B	0.0172	
AFE	12.5 ± 0.25 A	12.5 ± 0.68 A	14.3 ± 1.04 A	0.1473	
CFMS	369.9 ± 11.0 A	391.6 ± 37.6 A	385.1 ± 23.3 A	0.5945	
N	19.2 ± 0.4 B	23.2 ± 0.9 A	24.7 ± 1.07 A	0.007	
C	481.6 ± 4.07 A	485.7 ± 4.2 A	474.2 ± 17.5 A	0.1109	
K	11.8 ± 0.29 B	12.7 ± 2.26 B	14.0 ± 1.60 A	0.0065	
P	1.05 ± 0.02 B	1.37 ± 0.07 A	1.47 ± 0.12 A	0.0009	
DM	0.49 ± 0.01 A	0.42 ± 0.03 A	0.49 ± 0.02 A	0.3608	
CE	43.6 ± 2.0 B	36.2 ± 8.15 B	54.6 ± 2.6 A	0.0063	

BHP) Bosque muy húmedo premontano, BPP) Bosque pluvial premontano, BPMB) Bosque pluvial montano bajo.

En cuanto a los índices de diversidad funcional, el índice de riqueza funcional (FRic) indica el volumen ocupado por la comunidad en el espacio de los rasgos. Se obtuvo el mayor valor en el BHP el valor más bajo corresponde al BPMB. El índice de divergencia funcional (FDiv) cuantifica la dispersión de los valores de los rasgos en el espacio multivariado, es decir cómo se distribuyen las abundancias de las especies en el espacio de los rasgos. Para este índice se obtuvo el valor más alto en el BPP y el

valor más bajo en el BPMB (Cuadro 10). Los valores de estos índices son mayores cuando las especies más abundantes tienen valores extremos de rasgos.

El índice de dispersión funcional (FDis) indica la distancia promedio de cada especie al centroide de cada comunidad. El valor más alto corresponde al BHP y el más bajo al BPMB (Cuadro 10). El índice regularidad funcional (FEve) se mide entre 0 y 1, valores cercanos a 0 indican carencia completa de equidad, 1 equidad completa. En el BHP se obtuvo la mayor equidad en la abundancia de las especies el BPMB presenta la menor equidad.

Asimismo, los resultados de la comparación de medias, indican que existen diferencias significativas entre las zonas de vida para los índices FRic, FEve, FDiv usando como ponderador el número de individuos y área basal. Para el índice FDis no se encontraron diferencias significativas (Cuadro 9).

Cuadro 8. Comparación de medias ajustadas y errores estándares por zona de vida para los índices multirasgo. Pruebas de hipótesis secuenciales realizadas con modelos lineales y mixtos ($\alpha < 0.05$).

Ponderador	Índice	BHP	BP	BMB	F valor	P valor
Individuos	FRic*	11±1.93 A	5.47±2.37AB	2.72 ± 2.37 B	3.99	0.0499
área basal		0.71 ± 0.08 A	0.84 ± 0.10 A	0.18 ± 0.10 B	3.99	0.0016
Individuos	FDiv	0.71 ± 0.08 A	0.80 ± 0.10 A	0.19 ± 0.10 B	0.34	0.0024
área basal		0.66 ± 0.11 A	0.57 ± 0.13 AB	0.17 ± 0.13 B	4.2	0.0442
Individuos	FEve*	0.76 ± 0.10 A	0.68 ± 0.12 A	0.21 ± 0.12 B	6.91	0.0114
área basal		0.65±0.07 A	0.57 ± 0.13 AB	0.17 ± 0.13 B	2.73	0.0442
Individuos	FDis	2.94 ± 0.38 A	2.53 ± 0.47 A	2.23 ± 0.47 A	0.96	0.845
área basal		2.68 ± 0.41 A	2.09 ± 0.51 A	1.82 ± 0.51 A	0.72	0.5102

BPP) Bosque pluvial Premontano, BHP) Bosque muy húmedo premontano, BPMB) Bosque pluvial Montano Bajo.

2.6.7 Relación de rasgos funcionales en relación con la altitud

De acuerdo con los análisis de regresión simple existen relaciones lineales significativas entre las CWM de los rasgos (AF, P, K, CE) ponderadas con el área basal y la variable de regresión la altitud. El AF muestra una relación lineal negativa con la altitud ($R = 0.26$ $P = 0.0372$). Entre las CWM del P y del CE y la altitud se observa una relación positiva, para la CWM K se observa una relación cuadrática negativa (Figura 9).

Cuadro 9. Coeficientes de regresión simple para CWM de los rasgos ($\alpha < 0.05$). Ponderador Área basal.

Variable	N	R ²	R ² Aj	F	P valor
CWM P	14	0.67	0.64	24.43	0.0003
CWM AF	14	0.31	0.26	5.49	0.0372
CWM N	14	0.19	0.12	2.84	0.1179
CWM CFMS	14	0.02	0.00	0.24	0.6302
CWM AFE	14	0.01	0.00	0.06	0.8068
CWM K	14	0.29	0.24	5.01	0.0449
CWM C	14	0.02	0.00	0.28	0.6038
CWM DM	14	0.09	0.01	1.12	0.3110
CWM CE	14	0.31	0.26	5.50	0.0371
CWM N/P	14	0.24	0.18	3.76	0.0763

Variable regresora altitud. CWM) Media ponderada de la comunidad.

Por otra parte, de acuerdo al análisis de regresión existe una relación lineal negativa entre los índices FRic y FEve respecto al incremento de la altitud. También, se observa una relación cuadrática negativa para el índice FDiv, de manera que al incrementar la altitud la diversidad funcional tiende a disminuir. La disminución de los valores del índice FEve indica que la uniformidad con que las especies se distribuyen en el espacio de los rasgos es menor a mayores altitudes (Figura 10).

Cuadro 10. Coeficientes de regresión para los índices de diversidad funcional en función de la altitud ($\alpha=0.05$), (tma) temperatura media anual.

Variable	Regresora	Ponderador	N	R ²	R ² Aj	F	p valor
FRic	altitud	Área basal	14	0.43	0.38	9.02	0.0110
FEve			14	0.42	0.37	8.52	0.0129
FDiv			14	0.72	0.67	14.20	0.0009
FDis			14	0.13	0.06	1.84	0.2005
FRic	tma	Individuos	14	0.43	0.38	9.02	0.0110
FEve			14	0.54	0.51	14.34	0.0026
FDiv			14	0.73	0.68	14.63	0.0008
FDis			14	0.10	0.03	1.37	0.2650

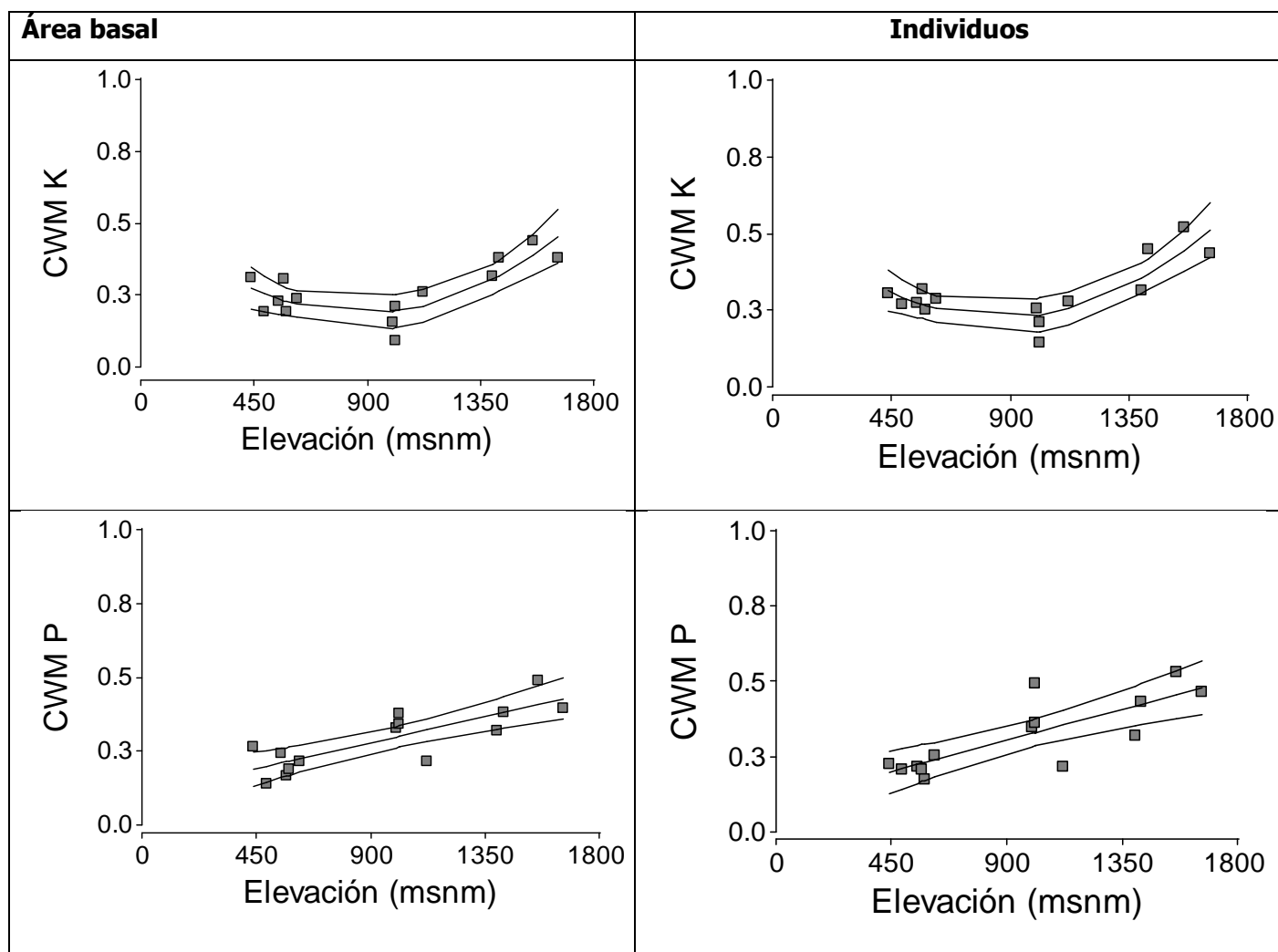


Figura 10. Regresiones lineales entre las CWM de Potasio (K) y Fósforo (P) y la altitud.

Líneas superior e inferior representan intervalos de ajuste de los modelos de regresión. Los valores de las CWM están ajustados a una escala de 0 a 1.

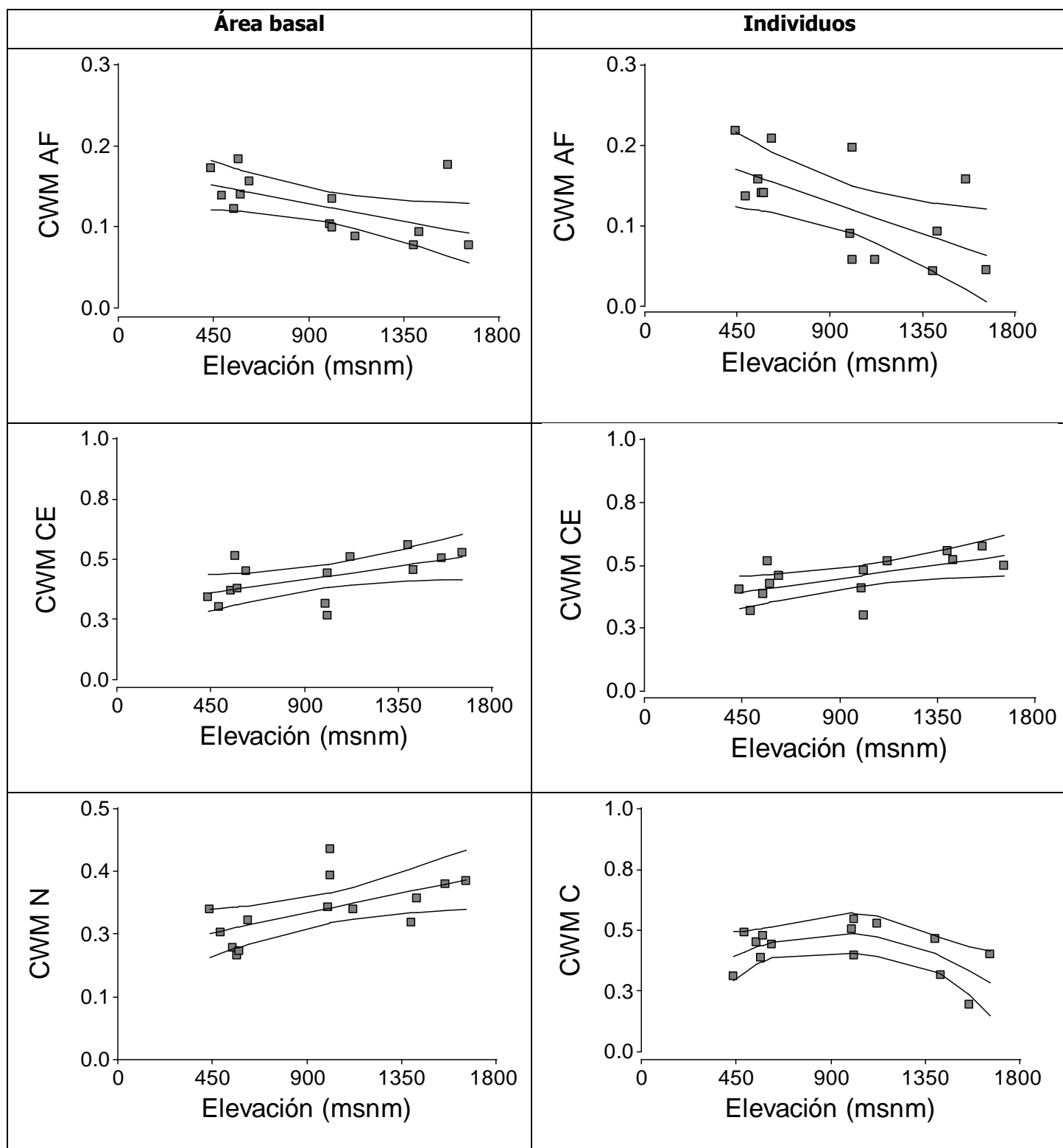


Figura 11. Regresiones lineales para las CWM en función de la altitud.

Líneas superior e inferior representan intervalos de ajuste de los modelos de regresión. Los valores de las CWM están ajustados a una escala de 0 a 1.

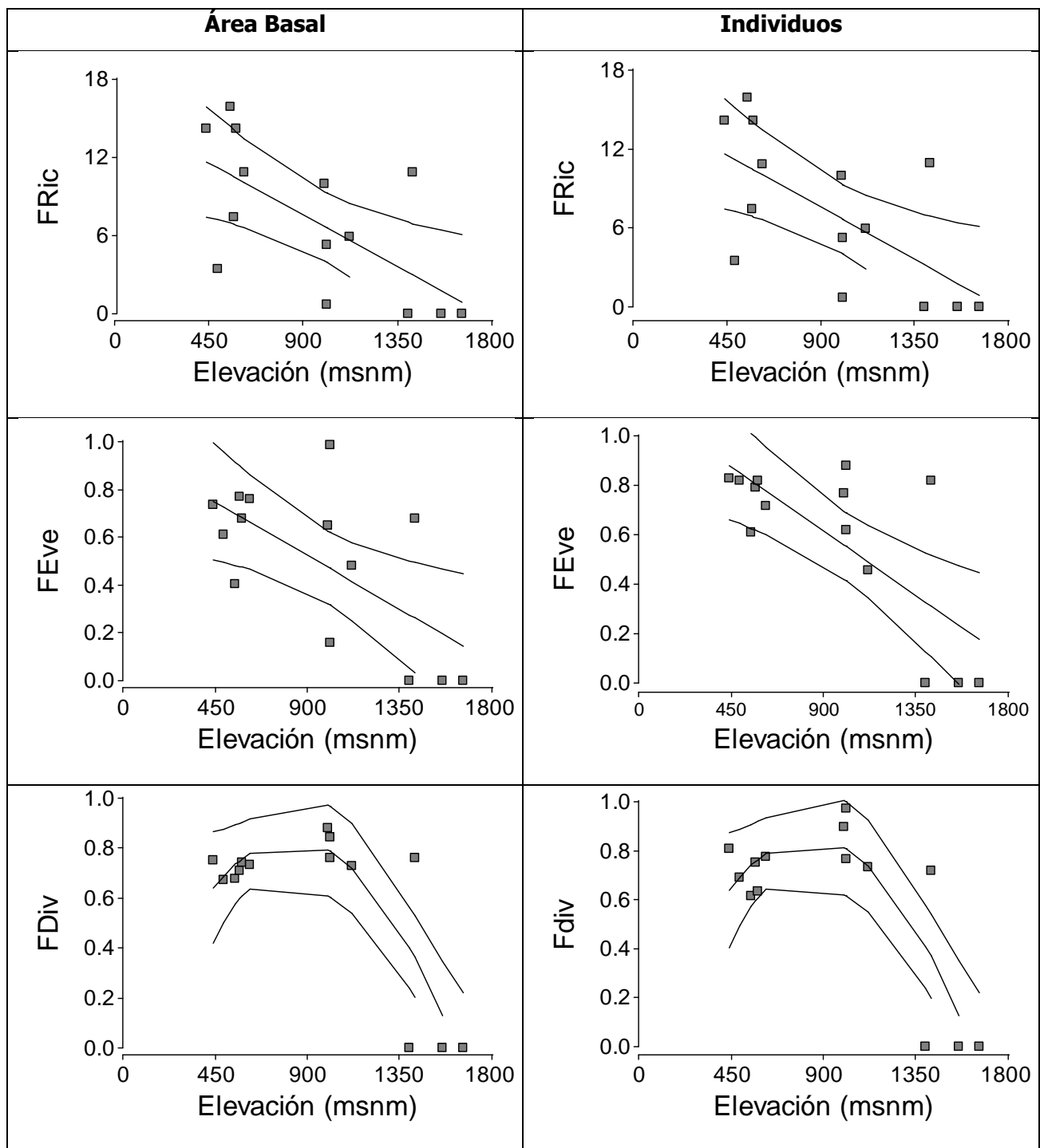


Figura 12. Regresiones entre los índices de diversidad funcional y la elevación.

Líneas superior e inferior representan intervalos de ajuste de los modelos de regresión. Los valores de las CWM están ajustados a una escala de 0 a 1.

2.6.8 Discusión

Las familias más diversas del gradiente son: Bignoniaceae, Malpighiaceae, Sapindaceae. En otras investigaciones estas familias también se han reportado como las más diversas (Dewalt *et al.* 2000; Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos 2002; Solórzano *et al.* 2002; Mascaro *et al.* 2004; Dewalt *et al.* 2006). Por otra parte, la densidad promedio de lianas en el gradiente es (96 ± 68) individuos por ha^{-1} siendo menor a la encontrada por Malizia *et al.* (2010) 392 individuos ha^{-1} en un bosque montano subtropical en Argentina.

Según Gentry (1991) la diversidad de especies tiende a disminuir conforme aumenta la latitud. De acuerdo con Parthasarathy *et al.* (2004) la densidad de lianas disminuye por la altitud y la riqueza de especies es mayor en elevaciones intermedias entre los 600 y 700 m de altitud. En el gradiente Caribe Villa Mills, la riqueza específica, el área basal y el número de individuos de lianas disminuyen desde las partes más bajas hasta las más altas del gradiente. Entre los 490 y 580 msnm se registró la mayor riqueza específica.

Molina-Freaner *et al.* (2004), reportan que las lianas disminuyen inversamente a la altitud y que la precipitación y la temperatura mínima influyen en la distribución en un gradiente ambiental en el noroeste de México. Según Alves *et al.* (2012) en un bosque montano (1025 msnm) no encontraron individuos > 10 cm. En las parcelas del BPMB del gradiente (1400-1660 msnm) de igual forma no se registraron individuos > 10 cm. Parthasarathy *et al.* (2004) también sugiere que la temperatura mínima limita la distribución de lianas en pisos altitudinales cortos en los trópicos. De acuerdo con Heaney y Proctor (1990) las lianas son más grandes y abundantes en elevaciones bajas que en las partes superiores de laderas y bordes de los bosques.

Geertje y Phillips (2008) encontraron relación entre la precipitación anual y estacional con la densidad y área basal de lianas en bosques neotropicales a diferencia de lo reportado por Gentry (1991) pero las diferencias en los hallazgos pueden ser debidas a las diferentes regiones geográficas donde se han realizado las investigaciones (Geertje y Phillips 2008).

Según Alves *et al.* (2012) además de la variación de temperatura mínima, los niveles de perturbación de dosel influyen la estructura de las comunidades de lianas en los bosques húmedos tropicales en pisos cortos de gradientes altitudinales.

La influencia de factores ambientales se ha documentado por Parthasarathy *et al.* (2004) y Schnitzer (2005) se sugiere que en zonas con estación seca intensa y con escasa precipitación anual se tienen altas densidades de lianas. Sin embargo, en los trópicos la influencia de variables ambientales no es completamente clara.

Por otra parte, según Malizia *et al.* (2010) la composición y densidad de lianas se relaciona con la concentración del P en el suelo. Geertje y Phillips (2008), no encontraron relaciones entre la densidad,

la fertilidad y otros gradientes del suelo. En la presente investigación tampoco se encontraron relaciones significativas debidas a variables de suelo. Hasta la fecha no existe un consenso entre los resultados encontrados en varios estudios, pero las diferencias en los resultados tienen una relación con la escala geográfica de análisis y las características particulares de las regiones de estudio.

Respecto a la diversidad funcional, la información de los rasgos funcionales medidos es valiosa porque integran tanto la historia evolutiva y ecológica de las especies, y puede usarse para predecir respuestas y la influencia en el funcionamiento del ecosistema (Chaturvedi *et al.* 2011). Los datos obtenidos en esta investigación son útiles para conformar una línea base de información para este grupo de plantas en Costa Rica. En otras investigaciones se han medido rasgos foliares y de semillas de especies de lianas en bosques tropicales (Zhu y Cao 2010; Asner y Martin 2012). La generación de datos de varias investigaciones servirá para poder hacer comparaciones en el corto plazo.

Respecto a los mecanismos de ascenso el 34% de las especies del gradiente usan los zarcillos como estrategia de ascenso al dosel y representa el mecanismo de mayor importancia en las tres zonas de vida, lo que sugiere que estas especies de plantas son un grupo diversificado. Dewalt *et al.* (2000) y Cai y Bongers (2007) señalan que las especies con zarcillos son más comunes en ambientes de sucesión temprana, bordes de bosques y bosques perturbados donde hay árboles con diámetros de tallos más delgados que en bosques primarios.

De acuerdo con Gallagher y Leishman (2012) la variación de los mecanismos de ascenso varía más entre tipos de bosques que entre bosques a lo largo de gradientes latitudinales. En bosques tropicales de Etiopía los tallos volubles son de mayor importancia (Senbeta *et al.* 2005). Los mecanismos de ascenso de especies de lianas pueden variar tanto por la influencia de disponibilidad de árboles hospederos como la limitación de luz y agua.

Asimismo, el espectro de economía foliar del gradiente muestra un patrón global de inversión de recursos de las hojas señalado por Wright *et al.* (2004b), además se identifican dos estrategias: especies conservativas y especies adquisitivas. Las especies con estrategia conservativa tienen altos valores de masa foliar por área, alta densidad de tejidos, bajas concentraciones de N foliar y hojas de larga vida útil, para incrementar sus habilidades en ambientes secos y son pobres en nutrientes (Wright *et al.* 2004b). Las especies con estrategia adquisitiva, tienen altas tasas de crecimiento y captura de luz que les permiten ser más dominantes en áreas húmedas y más fértiles (Wright *et al.* 2004b).

En esta investigación a partir de individuos de bosques primarios se obtuvo un valor promedio para el AFE de (123.55 ± 44.83) , este valor es menor al reportado por (Zhu y Cao 2010) (203.66 ± 14.99) de individuos de bosques primarios, bordes de bosque, bosques perturbados y bosques secundarios, y esta puede ser una fuente importante de variación.

El área específica foliar (AFE) es un indicador de adaptaciones ambientales y puede ser usado para separar en grupos de respuesta a diferentes especies de plantas (Laliberte *et al.* 2010). Además es un indicador o diferencial de las estrategias funcionales en plantas

A escala global se han realizado análisis a través de especies que han demostrado que la masa foliar por área, las concentraciones de [N], [P] foliar así como la capacidad fotosintética son fuertemente intercorrelacionadas (Wright *et al.* 2004a).

Las concentraciones promedio de N foliar (2.19 ± 0.68) y P (0.13 ± 0.04) foliar y porcentaje de carbono (48.04 ± 2.72) de lianas en el gradiente son similares a los reportados por Asner y Martin (2012) y son mayores al promedio reportado por Zhu y Cao (2010) P (1.58 ± 0.13) y N (1.50 ± 0.10). De acuerdo con Zhu y Cao (2010) la producción de hojarasca de las lianas contribuye a la distribución de N y P en el suelo. Cai y Bongers (2007), señalan que las lianas producen hojarasca con concentraciones más altas de P que las especies de árboles, contribuyendo a la disponibilidad de nutrientes en donde son más abundantes.

Además, se encontró que las CWM del área foliar (AF), fósforo (P) y carbono (C) disminuyen en función del incremento de la altitud. Gallagher y Leishman (2012), encontraron variación funcional a lo largo de un gradiente latitudinal para los rasgos de AF, SLA, masa de semillas a partir de datos de plantas trepadoras con datos de Asia, América, Australia. Sugieren que el AF podría incrementar en los trópicos. También encontraron una relación positiva entre la altitud con el AFE de manera que especies con bajo AFE se caracterizan por tener tejido de la hoja grueso, y mayor durabilidad de la vida, estas especies son más comunes en los trópicos (Gallagher y Leishman 2012).

Por otra parte, el tamaño de la hoja se relaciona con la capacidad de crecimiento y fotosíntesis por parte de las plantas y representa una estrategia para optimizar la temperatura foliar para la fotosíntesis, para reducir la herbivoría y para conservar agua (Moles y Westoby 2000).

Respecto a la vulnerabilidad de las plantas a temperaturas frías Lukatkin *et al.* (2012) indica que temperaturas entre (1 a 10° C) conducen alteraciones fisiológicas (procesos de respiración, fotosíntesis y metabolismo de la planta) que provocan daños en los tejidos de las plantas que son sensibles al frío las especies de zonas tropicales y subtropicales especialmente son vulnerables porque no desarrollaron capacidad de soportar temperaturas frías. Finalmente es importante mencionar que las especies de lianas están restringidas en distribución a tierras altas por la vulnerabilidad de los tallos al congelamiento, pero todavía no se han desarrollado estudios específicos a investigar el efecto del estrés por frío y congelamiento.

2.6.9 Conclusiones

Para el gradiente Caribe Villa Mills se encontró un patrón de disminución de la riqueza específica, abundancia y área basal de especies de lianas en relación con la altitud, de manera que más allá de

1600 msnm ya no se encuentran lianas con diámetro de tallo > 2 cm. De igual forma la diversidad funcional es mayor en tierras bajas y disminuye en la parte más alta. Estos patrones de diversidad son concordantes con lo reportado en otras investigaciones realizadas en bosques tropicales.

Por otra parte, a través de la medición de rasgos funcionales se puede observar un espectro de variación foliar que permite identificar entre las 29 especies de lianas estudiadas dos estrategias de inversión de recursos de las plantas; especies adquisitivas y especies conservativas. La variación de las medias ponderadas (CWM) de los valores de los rasgos de la comunidad de lianas indica que en la parte más baja del gradiente hay limitación por P y K, de acuerdo con las predicciones. La disminución de la CWM del área foliar en relación con la altitud sugiere la relación de este rasgo a las condiciones ambientales. El AF es menor en las partes más altas donde las condiciones de luz y disponibilidad de recursos son más limitadas.

Respecto a la sensibilidad al frío de las hojas de las especies evaluadas, los resultados obtenidos no coinciden con el patrón esperado en el gradiente, pero son importantes porque sugieren que este factor no limita la distribución de las lianas. En esta investigación no se evaluó la sensibilidad al frío de los tallos y se recomienda evaluar este rasgo en futuras investigaciones.

De acuerdo con lo anterior, a pesar de ser plantas trepadoras, el estudio indica que en el espectro de rasgos foliares que muestran las especies estudiadas, y en las tendencias altitudinales de los valores de rasgos, las lianas se parecen a las especies arbóreas con las cuales conviven.

El presente estudio es pionero en evaluar la diversidad funcional de lianas en un gradiente altitudinal. La información generada contribuye al desarrollo de una línea base de información sobre rasgos funcionales de lianas que es útil para el diseño de estrategias de adaptación y mitigación al cambio climático en el gradiente estudiado. Por otra parte, los datos generados pueden ser útiles para futuros estudios que evalúen la contribución de estas plantas en procesos ecosistémicos y modelación de futuros cambios de distribución en los bosques tropicales.

2.6.10 Referencias

- Alves, L.F.; Assis, M.A.; van Melis, J.; Barros, A.L.; Vieira, S.A.; Martins, F.R.; Martinelli, L.A.; Joly, C.A. 2012. Variation in liana abundance and biomass along an elevational gradient in the tropical Atlantic Forest (Brazil) (0). *Ecological research* 27(2): 323-332.
- Asner, G.P.; Martin, R.E. 2012. Contrasting leaf chemical traits in tropical lianas and trees: implications for future forest composition (0). *Ecology Letters* 15(9): 1001-1007.
- Cai, Z.-q.; Bongers, F. 2007. Contrasting nitrogen and phosphorus resorption efficiencies in trees and lianas from a tropical montane rain forest in Xishuangbanna, south-west China (1413393282). *Journal of Tropical Ecology* 23(01): 115-118.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. (1415470416). *Aust. J. Ecol.* 18(117-143).
- Colwell, R.K. 2011. EstimateS, Versión 8.2: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide). (1417379069). Version 9.1. Consultado 15 de Septiembre de 2014. Disponible en <http://viceroy.eeb.uconn.edu/Colwell/>
- Cornelissen, J.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Diaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, D.; Reich, P.; Ter Steege, H.; Morgan, H.; Van Der Heijden, M. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide (0). *Australian Journal of Botany* 51(4): 335-380.
- Chaturvedi, R.K.; Raghubanshi, A.; Singh, J. 2011. Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests: A review (0). *Journal of biosciences* 36(5): 963-981.
- DeWalt, S.J.; Schnitzer, S.A.; Denslow, J.S. 2000. Density and Diversity of Lianas along a Chronosequence in a Central Panamanian Lowland Forest (0). *Journal of Tropical Ecology* 16(1): 1-19. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/3068829> 10.2307/3068829
- DeWalt, S.J.; Ickes, K.; Nilus, R.; Harms, K.E.; Burslem, D.F.R.P. 2006. Liana Habitat Associations and Community Structure in a Bornean Lowland Tropical Forest (0). *Plant Ecology* 186(2): 203-216. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/20146984> 10.2307/20146984
- Di Rienzo, J.; Casanoves, F.; Balzarini, M.; Gonzalez, L.; Tablada, M.; Robledo, C. 2011. InfoStat versión 2011 (0). Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.
- Diaz, S.; Lavorel, S.; McIntyre, S.; Falczuk, V.; Casanoves, F.; Milchunas, D.G.; Skarpe, C.; Rusch, G.; Sternberg, M.; NOY-MEIR, I. 2007. Plant trait responses to grazing—a global synthesis (0). *Global Change Biology* 13(2): 313-341.
- Díaz, S.; Lavorel, S.; de Bello, F.; Quétier, F.; Grigulis, K.; Robson, T.M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments (1398886077). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(52): 20684-20689. Disponible en: <http://www.pnas.org/content/104/52/20684.abstract> 10.1073/pnas.0704716104
- Gallagher, R.V.; Leishman, M.R. 2012. A global analysis of trait variation and evolution in climbing plants (0). *Journal of Biogeography* 39(10): 1757-1771.
- Geertje, M.F.v.d.H.; Phillips, O.L. 2008. What Controls Liana Success in Neotropical Forests? (0). *Global Ecology and Biogeography* 17(3): 372-383. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/30137868> 10.2307/30137868
- Gentry, A.H. 1991. Distribution and evolution of climbing plantas (0). Putz, F.E.; Mooney, H.A. eds., Cambridge University Press, Cambridge. 3-49 p.
- Heaney, A.; Proctor, J. 1990. Preliminary studies on forest structure and floristics on Volcan Barva, Costa Rica (0). *Journal of Tropical Ecology* 6(03): 307-320.
- Ibarra-Manríquez, G.; Martínez-Ramos, M. 2002. Landscape Variation of Liana Communities in a Neotropical Rain Forest (0). *Plant Ecology* 160(1): 91-112. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/20051237> 10.2307/20051237
- ITCR. 2004. Atlas de Costa Rica (1418012251). Costa Rica, Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Kruskal, J.B. 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness-of-fit to a nonmetric hypothesis (1416602856). *Psychometrika* 29(1-28).
- Laliberte, E.; Wells, J.A.; DeClerck, F.; Metcalfe, D.J.; Catterall, C.P.; Queiroz, C.; Aubin, I.; Bonser, S.P.; Ding, Y.; Fraterrigo, J.M. 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities (1416002089). *Ecology Letters* 13(1): 76-86.
- Lavorel, S.; Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail (1417322342). *Functional Ecology* 16(5): 545-556. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x> 10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x

- Lukatkin, A.S.; Brazaityte, A.; Bobinas, C.; Duchovskis, P. 2012. Chilling injury in chilling-sensitive plants: a review (1417632891). *Agriculture* 99(2): 111-124.
- Malizia, A.; Grau, H.R.; Lichstein, J.W. 2010. Soil phosphorus and disturbance influence liana communities in a subtropical montane forest (1413417097). *Journal of Vegetation Science* 21(3): 551-560.
- Martín, L.; González, J.; Díaz, S.; Castro, I.; García, L.M. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional (0). *Revista Ecosistemas* 16(3).
- Mascaro, J.; Schnitzer, S.A.; Carson, W.P. 2004. Liana diversity, abundance, and mortality in a tropical wet forest in Costa Rica (0). *Forest Ecology and Management* 190(1): 3-14.
- Moles, A.T.; Westoby, M. 2000. Do small leaves expand faster than larger leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage (1418016037). *Oikos* 90: 517-526.
- Molina-Freaner, F.; Gámez, R.C.; Tinoco-Ojanguren, C.; Castellanos, A.E. 2004. Vine species diversity across environmental gradients in northwestern Mexico (0). *Biodiversity & Conservation* 13(10): 1853-1874.
- Parthasarathy, N.; Muthuramkumar, S.; Reddy, M.S. 2004. Patterns of liana diversity in tropical evergreen forests of peninsular India (0). *Forest Ecology and Management* 190(1): 15-31.
- Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Garnier, E.; Lavorel, S.; Poorter, H.; Jaureguiberry, P.; Bret-Harte, M.; Cornwell, W.; Craine, J.; Gurvich, D. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide (0). *Australian Journal of Botany*.
- Schnitzer, S.A.; Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests (0). *Trends in Ecology & Evolution* 17(5): 223-230.
- Schnitzer, S.A. 2005. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution (0). *The American Naturalist* 166(2): 262-276.
- Senbeta, F.; Schmitt, C.; Denich, M.; Demissew, S.; Velk, P.L.G.; Preisinger, H.; Woldemariam, T.; Teketay, D. 2005. The diversity and distribution of lianas in the Afromontane rain forests of Ethiopia (1415811232). *Diversity and Distributions* 11(5): 443-452. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00180.x> 10.1111/j.1366-9516.2005.00180.x
- Solórzano, S.; Ibarra-Manríquez, G.; Oyama, K. 2002. Liana diversity and reproductive attributes in two tropical forests in Mexico (0). *Biodiversity & Conservation* 11(2): 197-212.
- Veintimilla Ramos, D.A. 2013. Identificación y caracterización de tipos de bosque tropical sobre un gradiente altitudinal en Costa Rica: el caso "Caribe-Villa Mills" (0).
- Villéger, S.; Mason, N.W.; Moullot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology (0). *Ecology* 89(8): 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! (1417322607). *Oikos* 116(5): 882-892.
- Williamson, G.B.; Wiemann, M.C. 2010. Measuring wood specific gravity... correctly (1415901670). *American Journal of Botany* 97(3): 519-524.
- Wright, I.J.; Groom, P.K.; Lamont, B.B.; Poot, P.; Prior, L.D.; Reich, P.B.; Schulze, E.-D.; Veneklaas, E.J.; Westoby, M. 2004a. Short communication: leaf trait relationships in Australian plant species (1399317174). *Functional Plant Biology* 31(5): 551-558.
- Wright, I.J.; Reich, P.B.; Westoby, M.; Ackerly, D.D.; Baruch, Z.; Bongers, F.; Cavender-Bares, J.; Chapin, T.; Cornelissen, J.H.; Diemer, M. 2004b. The worldwide leaf economics spectrum (1416003065). *Nature* 428(6985): 821-827.
- Zhu, S.-D.; Cao, K.-F. 2010. Contrasting cost-benefit strategy between lianas and trees in a tropical seasonal rain forest in southwestern China (1413392911). *Oecologia* 163(3): 591-599.

2.6.11 Anexos

Anexo 1. Mecanismo de ascenso y trepado de las lianas del gradiente Caribe-Villa Mills. TV) tallos volubles, Z) zarcillos, RA) raíces adventicias, E) espinas, HS) hojas sensitivas, SAR) sarmentosas.

Familia	Especie	Autor	TV	Z	RA	E	HS	SAR
Acanthaceae	<i>Mendoncia tonduzii</i>	Turriel	1	0	0	0	0	0
Apocynaceae	<i>Allomarkgrafia brenesiana</i>	Woodson	1	0	0	0	0	0
	<i>Odontadenia puncticulosa</i>	(Richt) Pulle	1	0	0	0	0	0
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia tonduzii</i>	O.C.Schmidt	1	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Mikania hookeriana</i>	DC.	1	0	0	0	1	0
Bignoniaceae	<i>Amphilophium pannosum</i>	(DC.) Bureau & K.Schum.	0	1	0	0	0	0
	<i>Fridericia schumanniana</i>	(Loes.) L.G.Lohmann	0	1	0	0	0	0
	<i>Bignonia hyacinthina</i>	(Standl.) L.G.Lohmann	0	1	0	0	0	0
	<i>Tanaecium pyramidata</i>	Rich.) L.G.Lohmann	0	1	0	0	0	0
	<i>Amphilophium crucigerum</i>	(L.) L.G.Lohmann	0	1	0	0	0	0
Schlegeliaceae	<i>Schlegelia parviflora</i>	(Oerst.) Monach.	0		1	0	0	0
	<i>Callichlamys latifolia</i>	(Rich.) K. Schum.	0	1	0	0	0	0
Celastraceae	<i>Salacia multiflora</i>	(Lam.) DC.	1	0	0	0	1	0
Combretaceae	<i>Combretum laxum</i>	Jacq.	1	0	0	0	0	1
Convolvulaceae	<i>Dicranostyles ampla</i>	Ducke	1	0	0	0	0	1
Dilleniaceae	<i>Dolioscarpus hispidus</i>	Standl. & L.O.Williams	0	0	0	0	0	1
	<i>Dolioscarpus multiflorus</i>	Standl.	1	0	0	0	1	1
	<i>Pinzona coriacea</i>	Mart. & Zucc.	0	0	0	0	0	1
	<i>Tetracera portobellensis</i>	Beurl.	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Dioclea reflexa</i>	Hook. f.	1	0	0	0	1	0
	<i>Bauhinia guianensis</i>	Aubl.	0	1	0	0	0	0
	<i>Machaerium floribundum</i>	Benth.	0	0	0	1	0	0
	<i>Machaerium seemannii</i>	Beth ex. Seem.	1	0	0	1	0	0
		N. Zamora, T.M. Moura & A.M.G.						
	<i>Mucuna monticola</i>	Azevedo	1	0	0	0	0	0
Loganiaceae	<i>Strychnos aff. colombiana</i>		0	1	0	0	0	0
	<i>Strychnos chlorantha</i>	Progel	0	1	0	0	0	0
Malpighiaceae	<i>Heteropterys laurifolia</i>	(L.) A. Juss.	1	0	0	0	0	1
	<i>Heteropterys panamensis</i>	Cuatrec. & Croat	0	0	0	0	0	1
	<i>Hiraea smilacina</i>	Standl.	0	0	0	0	0	1
	<i>Jubelina wilburii</i>	W.R. Anderson	0	0	1	0	0	1
	<i>Tetrapteryx discolor</i>	(G. Mey) DC.	0	0	0	0	0	1
	<i>Tetrapteryx schiedeana</i>	Schldtl. & Cham.	1	0	0	0	0	1
Marcgraviaceae	<i>Marcgravia sp.</i>		0	0	1	0	0	0
Menispermaceae	<i>Abuta panamensis</i>	(Standl.) Krukoff & Barneby	1	0	0	0	0	0
	<i>Anomospermum reticulatum</i>	(Mart.) Eichler	1	0	0	0	0	0
Nyctaginaceae	<i>Pisonia aculeata</i>	L.	0	0	0	1	0	0
Passifloraceae	<i>Passiflora ambigua</i>	Hemsl.	0	1	0	0	0	0
		(C. DC.) Callejas ex N. Zamora,						
Piperaceae	<i>Manekia naranjoana</i>	Hammel & Grayum	0	0	0	0	0	1
		(C. DC.) Callejas ex N. Zamora,						
Piperaceae	<i>Manekia naranjoana</i>	Hammel & Grayum	0	0	0	0	0	1
Rhamnaceae	<i>Gouania colombiana</i>	Suess.	0	1	0	0	0	0
		(Planch. & Linden ex Triana &						
Sapindaceae	<i>Paullinia granatensis</i>	Planch.) Radlk.	0	1	0	0	0	0
	<i>Paullinia grandifolia</i>	Benth. ex Radlk.	0	1	0	0	0	0
	<i>Paullinia ingifolia</i>	Rich.	0	1	0	0	0	0
	<i>Serjania aff. caracasana</i>	(Jacq.) Willd.	0	1	0	0	0	0
	<i>Serjania decapleura</i>	Radlk.	0	1	0	0	0	0
	<i>Serjania paucidentata</i>	DC.	0	1	0	0	0	0
Vitaceae	<i>Cissus biformifolia</i>	Standl.	0	1	0	0	0	0
	<i>Vitis tiliifolia</i>	Humb. & Bonpl. ex Schult	0	1	0	0	0	0

Anexo 2. Abundancia de especies de lianas por zona de vida.

BHP: Bosque muy húmedo premontano.

ZONA	Familia	Especie	Abundancia
BHP	Apocynaceae	<i>Allomarkgrafia brenesiana</i>	17
BHP	Apocynaceae	<i>Odontadenia puncticulosa</i>	6
BHP	Asteraceae	<i>Mikania hookeriana</i>	30
BHP	Bignoniaceae	<i>Callichlamys latifolia</i>	10
BHP	Bignoniaceae	<i>Fridericia schumanniana</i>	13
BHP	Bignoniaceae	<i>Mussatia hyacinthina</i>	27
BHP	Bignoniaceae	<i>Schlegia parviflora</i>	6
BHP	Bignoniaceae	<i>Tanaecium pyramidata</i>	2
BHP	Celastraceae	<i>Salacia multiflora</i>	4
BHP	Convolvulaceae	<i>Dicranostyles ampla</i>	1
BHP	Dilleniaceae	<i>Doliocarpus hispidus</i>	1
BHP	Dilleniaceae	<i>Doliocarpus multiflorus</i>	1
BHP	Dilleniaceae	<i>Pinzonia coriacea</i>	19
BHP	Dilleniaceae	<i>Tetracera portobellensis</i>	11
BHP	Fabacea	<i>Bauhinia guianensis</i>	1
BHP	Fabacea	<i>Machaerium floribundum</i>	3
BHP	Fabacea	<i>Machaerium seemannii</i>	7
BHP	Malpighiaceae	<i>Heteropterys panamensis</i>	7
BHP	Malpighiaceae	<i>Heteropterys parviflora</i>	15
BHP	Malpighiaceae	<i>Hiraea smilacina</i>	10
BHP	Malpighiaceae	<i>Jubelina wilburii</i>	1
BHP	Menispermaceae	<i>Anomospermum reticulatum</i>	1
BHP	Passifloraceae	<i>Passiflora ambigua</i>	4
BHP	Piperaceae	<i>Manekia naranjoana</i>	3
BHP	Rhamnaceae	<i>Gouania colombiana</i>	17
BHP	Sapindaceae	<i>Paullinia aff. Duckei</i>	7
BHP	Sapindaceae	<i>Paullinia granatensis</i>	4
BHP	Sapindaceae	<i>Paullinia grandifolia</i>	1
BHP	Sapindaceae	<i>Serjania aff. Caracasana</i>	13
BHP	Sapindaceae	<i>Serjania paucidentata</i>	4

Anexo 3. Abundancia de especies de lianas por zona de vida.

BPP: bosque pluvial premonano, BPMB: bosque pluvial montano bajo.

ZONA	Familia	Especie	Abundancia
BPP	Acanthaceae	<i>Mendoncia tonduzii</i>	1
BPP	Apocynaceae	<i>Odontadenia puncticulosa</i>	30
BPP	Apocynaceae	<i>Odontadenia puncticulosa</i>	51
BPP	Aristolochiaceae	<i>Aristolochia tonduzii</i>	4
BPP	Asteraceae	<i>Mikania hookeriana</i>	6
BPP	Asteraceae	<i>Mikania hookeriana</i>	1
BPP	Bignoniaceae	<i>Amphilophium pannosum</i>	8
BPP	Bignoniaceae	<i>Phitecoctenium crucigerum</i>	2
BPP	Bignoniaceae	<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	1
BPP	Combretaceae	<i>Combretum laxum</i>	2
BPP	Combretaceae	<i>Combretum sp.</i>	1
BPP	Convolvulaceae	<i>Dicranostyles ampla</i>	3
BPP	Fabaceae	<i>Bauhinia guianensis</i>	11
BPP	Fabaceae	<i>Dioclea reflexa</i>	3
BPP	Fabaceae	<i>Machaerium seemannii</i>	7
BPP	Fabaceae	<i>Mucuna monticola</i>	1
BPP	Loganiaceae	<i>Strychnos aff. Colombiana</i>	5
BPP	Loganiaceae	<i>Strychnos chlorantha cf</i>	4
BPP	Malpighiaceae	<i>Heteropterys panamensis</i>	1
BPP	Malpighiaceae	<i>Jubelina wilburii</i>	1
BPP	Malpighiaceae	<i>Tetrapteryx discolor</i>	1
BPP	Malpighiaceae	<i>Tetrapteryx schiedeana</i>	1
BPP	Malpighiaceae	<i>Tetrapteryx sp</i>	5
BPP	Marcgraviaceae	<i>Marcgravia sp.</i>	1
BPP	Nyctaginaceae	<i>Pisonia acuelata</i>	1
BPP	Rhamnaceae	<i>Gouania colombiana</i>	4
BPP	Sapindaceae	<i>Paullinia ingifolia</i>	7
BPP	Sapindaceae	<i>Paullinia ingifolia</i>	5
BPP	Sapindaceae	<i>Serjania Decapleura</i>	1
BPP	Vitaceae	<i>Cissus biformifolia</i>	1
BPP	Vitaceae	<i>Vitis tilifolia</i>	3
BPMB	Apocynaceae	<i>Odontadenia puncticulosa</i>	1
BPMB	Asteraceae	<i>Mikania hookeriana</i>	2
BPMB	Convolvulaceae	<i>Dicranostyles ampla</i>	9
BPMB	Menispermaceae	<i>Abuta panamensis</i>	3
BPMB	Piperaceae	<i>Manekia naranjoana</i>	5
BPMB	Sapindaceae	<i>Paullinia granatensis</i>	3

Anexo 4. Especies de las que se midieron rasgos funcionales por zona de vida.

zona de vida	Especie	No individuos
Bosque Pluvial Montano Bajo	<i>Abuta panamensis</i>	5
	<i>Dicranostyles ampla</i>	5
	<i>Manekia naranjoana</i>	5
	<i>Mikania hookeriana</i>	5
	<i>Odontadenia puncticulosa</i>	5
	<i>Paullinia granatensis</i>	5
Bosque Pluvial Premontano	<i>Amphilophium pannosum</i>	5
	<i>Aristolochia tonduzii</i>	5
	<i>Bauhinia guianensis</i>	5
	<i>Combretum decandrum</i>	5
	<i>Dicranostyles ampla</i>	5
	<i>Dioclea reflexa</i>	5
	<i>Gouania colombiana</i>	5
	<i>Jubelina wilburii</i>	5
	<i>Machaerium seemannii</i>	5
	<i>Mikania hookeriana</i>	5
	<i>Mucuna monticola</i>	5
	<i>Odontadenia puncticulosa</i>	5
	<i>Paullinia ingifolia</i>	5
	<i>Serjania decapleura</i>	5
	<i>Vitis tilifolia</i>	5
Bosque muy húmedo premontano	<i>Allomarkgrafia breneisiana</i>	5
	<i>Anomospermum reticulatum</i>	5
	<i>Fridericia schumanniana</i>	5
	<i>Bauhinia guianensis</i>	5
	<i>Dicranostyles ampla</i>	5
	<i>Doliocarpus multiflorus</i>	5
	<i>Gouania colombiana</i>	5
	<i>Jubelina wilburii</i>	5
	<i>Machaerium floribundum</i>	5
	<i>Machaerium seemannii</i>	5
	<i>Odontadenia puncticulosa</i>	5
	<i>Tanaecium pyramidata</i>	5
	<i>Paullinia granatensis</i>	5
	<i>Pinzonia coriacea</i>	5
	<i>Salacia multiflora</i>	5
	<i>Schlegelia parviflora</i>	5
	<i>Serjania decapleura</i>	5
	<i>Tetracera portobellensis</i>	5

Anexo 5. Cuadro de autovectores del análisis de componentes principales para las variables de suelo del gradiente altitudinal.

variable	Eje 1 (37%)	Eje 2 (19%)
pendiente	-0.17	-0.21
CICE	-0.41	-0.19
SA%	-0.27	0.36
P	-0.22	0.42
Zn	-0.3	0.09
Cu	0.22	-0.06
Fe	0.08	0.49
Mn	-0.13	-0.26
C	0.41	0.08
N	0.42	-0.19
C/N	0.11	0.5
MO	0.41	0.08

Anexo 6. Estadística descriptiva de los rasgos funcionales de especies de lianas.

Variable	n	Media	E.E.	Mediana	CV	Mínimo	Máximo
AF (mm ²)	39	9150.1	1172.1	6966.7	80.0	2946.6	43297.3
CFMS (mg g ⁻¹)	39	385.8	13.0	393.0	21.0	194.8	549.6
AFE	39	13.2	0.8	12.3	38.4	6.7	31.9
K (mg g ⁻¹)	39	11.7	1.0	10.0	55.6	3.2	34.7
P (mg g ⁻¹)	39	1.3	0.1	1.2	28.3	0.8	2.2
N (mg g ⁻¹)	39	22.7	1.2	22.1	32.7	10.6	47.6
C (mg g ⁻¹)	39	480.4	4.4	485.8	5.7	427.6	555.4
DM	39	0.5	0.0	0.5	26.9	0.3	0.8
C.E	39	40.8	2.6	41.0	39.5	9.5	88.7

Anexo 7. CWM de los rasgos funcionales en cada zona de vida.

ZONA VIDA	ID Parcela	CWM AF	CWM CFMS	CWM AFE	CWM K	CWM P	CWM N	CWM C	CWM DM	CWM CE	CWM N/P
BP	EA1	4968.5	474.1	10.9	0.9	0.1	2.3	49.4	0.3	15.6	17.5
BP	EA2	5729.3	533.2	11.0	0.7	0.1	2.4	50.2	0.3	13.4	18.9
BP	RBC1	6472.7	348.8	13.2	1.1	0.1	2.5	47.9	0.4	41.6	18.7
BP	RBC2	7618.0	292.8	13.0	1.8	0.1	2.2	47.9	0.5	55.4	18.1
BT	PNB1	9051.8	435.4	11.2	0.9	0.1	1.8	49.3	0.5	35.6	17.7
BT	PNB2	8698.1	396.3	11.6	1.1	0.1	1.9	49.1	0.5	40.4	17.0
BT	PNB3	9846.3	379.0	13.2	1.1	0.1	2.0	48.5	0.6	47.6	18.7
BT	PNB4	8077.4	376.5	12.3	1.1	0.1	1.7	46.9	0.5	48.6	19.2
BT	PNB5	9975.3	320.3	14.6	1.3	0.1	2.3	46.1	0.5	38.1	20.7
BT	PNB6	9394.3	428.2	12.6	0.9	0.1	1.9	49.4	0.4	44.0	18.3
BMB	PNT1	6066.7	385.9	13.8	1.4	0.1	2.3	47.9	0.5	47.3	17.3
BMB	PNT2	8621.6	467.8	14.6	1.4	0.2	2.6	43.0	0.6	48.2	15.1
BMB	PNT5	3810.4	399.6	11.3	1.0	0.1	2.3	50.6	0.5	62.3	18.9
BMB	PNT7	4232.2	359.3	13.7	1.2	0.1	2.5	50.2	0.5	56.8	18.9

AF) área foliar, AFE) área específica foliar, CFMS) contenido foliar de materia seca, K) potasio, N) nitrógeno, C) carbono, DM) densidad de madera, CE) conductividad de electrolitos, N/P) relación nitrógeno - fósforo).