

## Gradientes de Diversidad Vegetal: Patrones y Procesos Locales

Michael Kessler, Jon-Arvid Grytnes, Stephan R.P. Halloy, Jürgen Kluge, Thorsten Krömer, Blanca León, Manuel J. Macía y Kenneth R. Young

Los patrones de diversidad vegetal pueden estudiarse a distintas escalas espaciales que, para mayor comodidad, se pueden dividir en dos categorías superpuestas (Srivastava 1999; Magurran 2004): la diversidad regional (conocida también como diversidad gamma) se refiere al número de especies en extensas regiones geográficas como países o biomas y es analizada por Jørgensen *et al.* en el Capítulo 13. La riqueza local (también conocida como diversidad alfa) se refiere al número de especies que coexisten en áreas de tamaño limitado, normalmente  $\leq 1$  ha. Los estudios de diversidad vegetal a ambas escalas están sujetos a diferentes limitaciones metodológicas y revelan aspectos ecológicos diferentes de la configuración de la diversidad vegetal. Ambas metodologías tienen sus características especiales: las listas regionales de especies suelen estar incompletas, especialmente en las regiones tropicales, mientras que los estudios locales tienden a ser mucho más completos. Por otra parte, los inventarios locales cubren solamente una minúscula porción de la superficie del terreno y con frecuencia se llevan a cabo con métodos de muestreo diferentes, haciendo difícil comparar los resultados de los distintos estudios. Además, mientras que a escala local todas las especies vegetales registradas coexisten y por tanto pueden interactuar a nivel ecológico a través de competencia o facilitación. A escala regional muchas especies se encuentran en lugares geográfica o ecológicamente remotos sin que existan interacciones directas. Sin embargo, debido a la dispersión de los individuos entre distintas poblaciones, también pueden producirse interacciones en regiones extensas ambientalmente heterogéneas y no solo al interior de comunidades locales en hábitats relativamente uniformes (Ricklefs 2004). La diversidad alfa y gamma se conectan a través del grado de diferencia entre la composición de las distintas parcelas (diversidad beta).

En este capítulo, revisamos primero de forma breve los patrones de riqueza de especies vegetales a nivel local a lo largo de tres importantes gradientes geográficos y ecológicos (latitud, altitud y cantidad/estacionalidad de la precipitación). No abordamos de forma específica otros gradientes como la disponibilidad de energía o la fertilidad del suelo porque en los Andes tropicales los datos

relevantes son muy escasos. Por tanto, nos centramos en los mecanismos y procesos que determinan e influyen en estos patrones, ya que la comprensión de las causas subyacentes es importante para pronosticar las posibles respuestas de las agrupaciones vegetales al cambio climático. Nuestra atención se centra en los hábitats naturales sin perturbaciones antropogénicas o naturales, pero la diversidad también está influenciada por el régimen de perturbaciones del área muestreada.

## Patrones

### *Latitud*

La latitud en sí misma no es un factor ecológico que afecte de forma directa a la diversidad vegetal (Hawkins y Diniz-Filho 2004). Más bien, numerosos factores ecológicos que varían con la latitud pueden ser responsables de la creación de patrones latitudinales de diversidad. Los patrones latitudinales de diversidad vegetal en los Andes tropicales se han estudiado principalmente a escala regional (Jørgensen *et al.*, Capítulo 13). Por el contrario, existen muy pocos estudios específicos que utilicen parcelas locales para evaluar tendencias latitudinales de diversidad vegetal. En Ecuador, Sklenár y Ramsay (2001) usaron un esquema de muestreo continuo para estudiar la diversidad vegetal y la composición de la comunidad en páramos volcánicos que abarcan unos cuatro grados de latitud, pero este estudio se centró en el efecto del clima, la geología y la topografía, más que en la latitud en sí. Young y León (2007) demostraron que la diversidad de árboles y arbustos era diez veces mayor en la línea de bosque de las áreas tropicales que en la de las zonas subtropicales y latitudes intermedias de los Andes.

Las recopilaciones procedentes de distintos estudios demuestran que la diversidad de plantas leñosas (árboles y lianas) aumenta al disminuir la latitud en hábitats y a altitudes similares, con marcados descensos alrededor de los trópicos de Cáncer y Capricornio (ej., Gentry 1982, 1988, 1995; Phillips y Miller 2002; Willig *et al.* 2003; Macía y Svenning 2005; Schnitzer 2005; Weiser *et al.* 2007). Mientras que los diferentes bosques andinos localizados a una determinada altura son similares en su composición florística a nivel de género y familia, la composición de especies varía mucho de una zona a otra. Los inventarios de epífitas a escala local muestran que en Colombia y Ecuador las tierras bajas presentan la mayor cantidad de especies (Ibisch 1996; Nieder *et al.* 1999; Acebey y Krömer 2001; Krömer y Gradstein 2003; Arévalo y Betancur 2004; Kreft *et al.* 2004; Benavides *et al.* 2005; Krömer *et al.* 2005, 2008). Estas tendencias están provocadas sobre todo por la disminución del número de Araceae y en menor grado de Orchidaceae lejos del ecuador. Por el contrario, los inventarios de epífitas en las áreas montañosas (Ibisch 1996; Krömer y Gradstein 2003; Krömer *et al.* 2005) no difieren mucho entre países, por ejemplo, 196 especies encontradas en 10 árboles de dosel y sus inmediaciones en Otonga, Ecuador (Nieder *et al.* 1999), frente a 207 especies en 9 parcelas de árboles de dosel en Mosetenes, Bolivia (Krömer *et al.* 2008). La diversidad de helechos también se mantiene más o menos constante en los bosques húmedos montañosos de altitudes similares en las regiones tropicales que se extienden

desde Costa Rica hasta el centro de Bolivia, y solo disminuye notoriamente más al norte y al sur conforme se alcanzan las latitudes subtropicales (Kessler 2001a; Kluge *et al.* 2006; Kessler y Kluge, datos no publicados).

### *Altitud*

Al igual que la latitud, la altitud como tal no ejerce influencia directa sobre las plantas (Körner 2000, 2007). Más bien, lo hacen tanto los factores directamente relacionados con la altura (ej., presión del aire, temperatura) como los que tienen una relación más compleja con ella (superficie disponible, precipitación, etc.), que afectan al crecimiento de las plantas a distintas alturas.

Los patrones altitudinales de riqueza de especies vegetales a nivel local se han estudiado de forma mucho más exhaustiva que los latitudinales. La diversidad de árboles y lianas es constantemente elevada desde las tierras bajas hasta alrededor de los 1500 m, aunque se ha descubierto también un ligero incremento a altitudes intermedias (La Torre-Cuadros *et al.* 2007). Por debajo de los 1500 m, Leguminosae es la familia arbórea más importante, y Bignoniaceae y Leguminosae las más importantes en cuanto a lianas (Gentry 1991; Macía *et al.* 2007; Macía 2008). Más arriba, se observa una disminución lineal de la riqueza de especies con la altitud, y la composición florística pasa a estar dominada por familias montanas como Lauraceae, Melastomataceae y Rubiaceae (Gentry 1995; Macía y Fuertes 2008). En el caso de las lianas, Asteraceae se vuelve predominante. Los helechos arbóreos son mucho más abundantes en los bosques de altitudes intermedias, a 1200-1700 m (Gentry 1995). A grandes alturas, por encima de los 3000 m y cerca de la línea de bosque, la composición florística vuelve a cambiar drásticamente y Asteraceae se convierte en una de las familias más importantes junto con Melastomataceae y Myrsinaceae, aunque esta composición de familias puede variar a nivel local. Aquí, las lianas se vuelven escasas (Young 1993). Los bosques montanos más elevados (3000 a >5000 m) tienen una distribución en parches y consisten en manchas monoespecíficas de *Polylepis* spp. (Roseaceae) al sur de Ecuador, pero son más diversos en Colombia con alrededor de 4-6 especies distintas de árboles y pocas lianas.

Centrando la atención en determinadas familias de plantas leñosas o herbáceas, en Bolivia se han descubierto máximos del promedio de riqueza de Acanthaceae a alturas intermedias, mientras que Arecaceae y Melastomataceae presentan una riqueza más o menos constante alrededor de los 1000 m, seguida de fuertes disminuciones a grandes alturas (Kessler 2001b). La riqueza de especies de plantas epífitas muestra generalmente un incremento a alturas intermedias que llega a su máximo a 1500-1700 m (Cleef *et al.* 1984; Wolf 1994; Muñoz y Küper 2001; Krömer *et al.* 2005). Los helechos también presentan estos patrones en forma de U invertida, con valores máximos de riqueza a 1700-1800 m (Kessler 2001a, b; Kessler *et al.* 2001), mientras que la riqueza de las Bromeliaceas alcanza su máximo a 1000-1900 m (Kessler 2001a; Krömer *et al.* 2005, 2006). Arecaceae se desvía de este patrón general al presentar los mayores recuentos locales de especies en las tierras bajas (Ibisch *et al.* 1996; Kessler y Croat 1999). El límite altitudinal superior

documentado en plantas vasculares aumenta desde unos 4800 m en Ecuador hasta 5400 m en el sur de Perú y 5800 m en Bolivia (Halloy 1989; Seimon *et al.* 2007).

### *Cantidad y Estacionalidad de la Precipitación*

A diferencia de los dos factores anteriores, la disponibilidad de agua, ya sea a través de precipitación vertical (lluvia) y horizontal (niebla), o procedente de las aguas subterráneas, afecta de forma directa al crecimiento de las plantas y a la composición de la comunidad. La región de los Andes tropicales contiene la gama completa de condiciones de humedad que experimentan las plantas en el planeta, que van desde el desierto de Atacama, que se ha mantenido prácticamente sin lluvia durante unos 10 millones de años (Placzek *et al.* en prensa), hasta la región perhúmeda del Chocó en Colombia, una de las áreas más húmedas del mundo con una media anual de precipitación de 15 m (Galeano *et al.* 1998). Los patrones de disponibilidad de agua suelen cambiar a la par de otros gradientes ecológicos o geológicos, haciendo difícil distinguir la influencia individual de cada factor. Así, el área occidental de la cuenca del Amazonas experimenta los niveles de precipitación más altos en Ecuador y los valores disminuyen tanto hacia el norte como hacia el sur, aunque con focos locales de altas precipitaciones en la base andina oriental (Killeen *et al.* 2007). La condensación de las nubes suele llegar a su máximo a altitudes intermedias en las montañas tropicales, aunque también pueden encontrarse bosques nublados a bajas altitudes (Gradstein 2006). A pesar de que la humedad muestra algunos gradientes amplios, es altamente heterogénea a una escala mucho menor; en pocos kilómetros o incluso cientos de metros, las condiciones pueden pasar de perhúmedas a semiáridas, y esto se repite en todos los terrenos montañosos.

Hay pocas investigaciones específicamente diseñadas para estudiar la influencia de la disponibilidad de agua en la diversidad y composición de la comunidad vegetal de los Andes tropicales. Sin embargo, toda la información disponible demuestra que la diversidad vegetal total normalmente disminuye cuando se reduce la disponibilidad de agua, a excepción de unas pocas familias adaptadas a la sequía. En el centro de Bolivia, por ejemplo, en tres parcelas casi adyacentes de 1 ha que se diferencian en su disponibilidad de agua, la diversidad vegetal total disminuyó desde el lugar húmedo al seco, aunque algunas familias vegetales, como Bromeliaceae y Cactaceae, mostraron patrones opuestos (Linares-Palomino *et al.* 2008, 2009). Los árboles y lianas tienen una fuerte relación con la disponibilidad de agua, reflejando la precipitación anual y la estacionalidad de la precipitación en todas las escalas geográficas (Gentry 1988; Clinebell *et al.* 1995; Schnitzer 2005). El mismo patrón también fue documentado en las palmeras de toda la región de las Américas en Bjørholm *et al.* (2005), un ejemplo de estudio a gran escala que documenta patrones a escala local. Uno de los patrones de distribución más llamativos que presentan las epífitas es la enorme disminución del número tanto de individuos como de especies en los ambientes más secos. Schimper (1888) ya había supuesto que la humedad del aire era el factor determinante más importante de la diversidad de las plantas epífitas, una sugerencia seguida por Gentry y Dodson (1987), Kessler (2001a), Kreft *et al.* (2004), Küper *et al.* (2004) y Krömer *et al.* (2005),

entre otros. Ecofisiológicamente, esta relación parece estar justificada, ya que la disponibilidad de agua es muy importante para las epífitas (Benzing 1990; Zotz y Hietz 2001). Una diferencia fundamental entre los bosques de tierras bajas y los montanos es que los períodos secos regulares, pero también los eventos periódicos como El Niño, reducen la abundancia y diversidad de epífitas en los bosques amazónicos de tierras bajas. Por el contrario, en los bosques montanos lluviosos, el impacto de los períodos secos se ve mitigado por la “precipitación horizontal”, que en los bosques nublados contribuye frecuentemente con un 20% o más al aporte hídrico total (Hölscher *et al.* 2004; Thies *et al.* 2008). La riqueza de especies de helechos a nivel local también está íntimamente ligada a la disponibilidad de agua (León y Valencia 1989; Kessler 2001a).

## Procesos

Comprender los procesos ecológicos que determinan estos patrones nos ayudará a pronosticar los impactos potenciales de futuros cambios ambientales y la diversidad vegetal en las regiones no muestreadas, que es importante para identificar las áreas con un alto valor de conservación. Además, para mejorar la comprensión de los factores más importantes de la región, los estudios de los patrones de diversidad de los Andes tropicales, con sus fuertes gradientes ambientales, pueden desempeñar un papel importante en la comprensión de los procesos que están detrás de los patrones globales de diversidad.

Las explicaciones parcialmente interrelacionadas de los patrones de riqueza, que se han analizado recientemente, incluyen cinco grupos de procesos y mecanismos (Grytnes y McCain 2007) (Cuadro 14.1). Como ocurre con los estudios de los patrones, los análisis de los procesos y mecanismos que influyen en los patrones deben distinguir entre las escalas regional y local. Las interacciones ecológicas directas como la competencia y la facilitación se producen a escala local mientras que es más probable que los patrones regionales reflejen los procesos históricos, evolutivos y biogeográficos, aunque la dispersión puede conectar estas escalas y sus procesos (Ricklefs 2004). Varias de las explicaciones, tanto a escala local como regional, involucran factores climáticos, los cuales por tanto permiten sacar conclusiones directas sobre los posibles efectos del cambio climático. Existe un consenso general en que varios de estos factores desempeñan algún papel y que su impacto relativo depende de la escala espacial y temporal, así como del taxón en cuestión, pero aún no está claro cuándo y cómo prevalecen algunos de estos factores (ej., Cornell y Lawton 1992; Gaston y Blackburn 2000; Ricklefs 2004; Shurin y Srivastava 2005). Los diferentes patrones de los Andes tropicales pueden aportar valiosos indicios para entender mejor esta cuestión.

La influencia de la superficie en la riqueza de especies está bien documentada a todas las escalas (Rosenzweig 1995) y ha formado parte de la determinación de los patrones de riqueza de especies a través de diversos mecanismos (ej., Losos & Schluter 2000; Stropp *et al.* 2009; véase Cuadro 14.1). Sin embargo, la superficie por sí sola probablemente no pueda explicar por completo los patrones de riqueza de especies a lo largo de los gradientes latitudinales y altitudinales y por lo general solo modifica los patrones más básicos determinados por factores climáticos y de otra

índole (Rahbek 1995; McCain 2007; Romdal y Grytnes 2007). Por ejemplo, la región del Altiplano de los Andes centrales tiene un área superficial mayor que las vertientes adyacentes, pero mucha menor diversidad vegetal debido a sus bajas temperaturas y su aridez. Así, aunque la superficie siempre debe tomarse en cuenta (o controlarse) al interpretar patrones de riqueza de especies, rara vez se puede pensar que sea su causa principal. Procesos poblacionales como la limitación de la dispersión o los efectos fuente-sumidero pueden potencialmente modificar los patrones de riqueza de especies a escala local (Grytnes *et al.* 2008a), pero no está claro cuán fuerte es su impacto (Kessler 2009). En esencia, no existen estudios que permitan una evaluación cuantitativa de la importancia de los procesos poblacionales en los patrones de riqueza de especies. Estos precisan estudios de la reproducción y dispersión a nivel de población, y aunque tales estudios requieren esfuerzos a largo plazo, son indispensables y urgentes.

Al analizar el resto de los complejos de factores, los modelos nulos son probablemente los más discutidos (Clark 2008). Se ha demostrado que los modelos de efecto de dominio medio (EDM) tienen una estrecha correlación con los patrones de diversidad, especialmente a lo largo de algunos gradientes altitudinales (Kessler 2001b; Colwell *et al.* 2004; McCain 2004), pero el significado y las implicaciones de estos modelos son objeto de acalorados debates en el terreno teórico (Bokma y Mönkkönen 2000; Colwell y Lees 2000; Jetz y Rahbek 2001; Hawkins y Diniz-Filho 2002; Grytnes 2003; Colwell *et al.* 2004; Herzog *et al.* 2005). En su forma más extrema, los modelos EDM pronostican que los patrones de diversidad deberían depender principalmente de los límites superior e inferior del dominio. Esto implicaría que todos los grupos de organismos deberían mostrar patrones muy similares y que se encontrarían patrones muy parecidos al comparar regiones distintas (ej., las vertientes occidental y oriental de los Andes), lo que evidentemente no ocurre, como lo demuestra la amplia gama de patrones de riqueza altitudinal discutidos anteriormente. Sin embargo, el efecto de dominio medio puede ser aún así un factor de modificación (Grytnes *et al.* 2008b). Se ha comprobado con frecuencia que el modelo nulo de Hubbel (2001), que asume que las especies son ecológicamente equivalentes, no aplica a escalas regionales ni a lo largo de gradientes ecológicos pronunciados, donde los modelos de agrupaciones de nichos parecen ser más adecuados (ej., Harms *et al.* 2001; Phillips *et al.* 2003; Tuomisto *et al.* 2003; Jones *et al.* 2006, 2007; Ruokolainen *et al.* 2007). Sin embargo, puede ser importante para mantener una diversidad local elevada cuando el ambiente es homogéneo (Hubbel 2001).

Lo más probable es que los otros dos complejos de factores (clima/productividad e historia/evolución) incluyan los procesos y mecanismos más importantes, por lo que posiblemente deberían recibir más atención de la investigación. Uno de los debates más tradicionales de la investigación de la biodiversidad es en qué medida la diversidad local se ve limitada por los recursos locales (disponibilidad de nicho o energía) en coordinación con las interacciones entre especies (competencia, herbivoría, etc.) o por un grupo limitado de especies a nivel regional (Terborgh y Faaborg 1980; Ricklefs 1987, 2004; Cornell y Karlson 1996; Herzog y Kessler 2006; Jiménez *et al.* 2009). En el último caso, podrían coexistir más especies en un determinado lugar

**Cuadro 14.1.** Resumen de los procesos y mecanismos potenciales más importantes que pueden determinar o influenciar los patrones de riqueza de especies a nivel regional (reg) y local (loc). “+” indica el nivel al que estos pueden volverse importantes, “-” indica que es improbable que el factor sea de gran importancia a un determinado nivel.

Procesos y Mecanismos	Escala pronosticada de impacto	
	rec	loc
<b>1. Superficie</b>		
<i>Fuente principal:</i> Lomolino 2001		
a. Mayor superficie- mayor número de individuos- menor riesgo de extinción- mayor número de especies ( <i>"Biogeografía de Islas":</i> MacArthur y Wilson 1967).	+	-
b. Superficie más pequeña- menor número de individuos- cambios genéticos más rápidos a nivel de población- evolución más rápida de nuevas especies (Losos y Schluter 2000).	+	-
c. Mayor superficie- mayor número de hábitats- mayor número de especies (Kallimanis <i>et al.</i> 2008).	+	+
d. Mayor cantidad de especies debido a una mayor superficie (véase arriba) - mayor riqueza a nivel local ( <i>"Efecto eco":</i> Rosenzweig y Ziv 1999).	-	+
e. Superficies de muestreo más amplias- mayor número de especies registradas (Gleason 1922; Rosenzweig 1995).	+	+
<b>2. Variables climáticas- energía- productividad</b>		
<i>Fuentes principales:</i> Rohde 1992; Mittelbach <i>et al.</i> 2001; Rahbek y Graves 2001; Hawkins <i>et al.</i> 2003; Willig <i>et al.</i> 2003; Currie <i>et al.</i> 2004; Evans <i>et al.</i> 2005; Mönkkönen <i>et al.</i> 2006; Laanisto <i>et al.</i> 2008		
a. Más energía- mayor productividad- mayor número de individuos- mayor número de especies ( <i>"Hipótesis de Muestreo":</i> Srivastava y Lawton 1998; Kaspari <i>et al.</i> 2000).	-	+
b. Más energía- mayor productividad- mayor número de individuos- menos riesgos de extinción- mayor número de especies ( <i>"Hipótesis del Tamaño de la Población":</i> Kaspari <i>et al.</i> 2000; Hurlbert 2004; Pautasso y Gaston 2005, 2006).	+	+
c. Más energía- mayor productividad- mayor número de recursos escasos- mayor número de especialistas de posición de nicho ( <i>"Hipótesis de Posición de Nicho":</i> Abrams 1995).	-	+
d. Más energía- mayor productividad- menor amplitud del nicho concentrándose en los tipos de recursos preferidos- incremento de la coexistencia ( <i>"Hipótesis de la Amplitud de Nicho":</i> Evans <i>et al.</i> 2005).	-	+

Cont. Cuadro 14.1.

Procesos y Mecanismos	Escala pronosticada de impacto	
	rec	loc
<b>3. Procesos históricos y evolutivos</b>		
<i>Fuentes principales:</i> Wiens y Donoghue 2004; Ricklefs 2005, Roy y Goldberg 2007; Jablonski et al. 2006		
a. En determinadas condiciones, las tasas de especiación pueden ser mayores, aumentando la riqueza de especies (" <i>Hipótesis de los Trópicos como Cuna</i> ": Cardillo 1999).	+	-
b. En determinadas condiciones, las tasas de extinción pueden ser más altas, reduciendo la riqueza de especies (" <i>Hipótesis de los Trópicos como Museo</i> ": Stebbins 1974).	+	+
c. Los linajes filogenéticos pueden ser más antiguos en unas áreas que en otras, proporcionando así más tiempo para la diversificación (" <i>Hipótesis Fuera de los Trópicos</i> ": Jablonski et al. 2006; " <i>Hipótesis del Conservatismo de los Nichos</i> ": Wiens y Donoghue 2004).	+	-
<b>4. Modelos nulos y teorías neutrales</b>		
<i>Fuentes principales:</i> Gotelli y Graves 1996		
a. Las variaciones en la capacidad de dispersión de las especies, su tamaño poblacional y la tasa de inmigración (o especiación) determinan la composición y la distribución de la abundancia de las especies (" <i>Teoría Neutral de la Biodiversidad y la Biogeografía</i> ": Hubbell 2001).	+	+
b. El emplazamiento aleatorio de las especies con diferentes amplitudes geográficas o ecológicas específicas dentro de un dominio geográfico o ecológico estrecho, conduce a un máximo de riqueza en la parte media del dominio (" <i>Efecto de Dominio Medio</i> ": Colwell y Hurtt 1994; Colwell et al. 2004).	+	-
<b>5. Dinámicas de población</b>		
a. La dispersión desde hábitats adecuados hacia hábitats menos adecuados puede dar lugar a poblaciones no auto-suficientes especialmente en las áreas rodeadas por numerosos hábitats, como las altitudes intermedias de las montañas (" <i>Efectos Fuente-Sumidero</i> ": Shmida y Wilson 1985; Pulliam 1998; Kessler 2000; Grytnes et al. 2008a).	-	+
b. Las limitaciones en la dispersión pueden restringir el número de especies que se encuentra en una zona o lugar, aunque las condiciones sean potencialmente adecuadas (" <i>Limitación de la Dispersión</i> ": Tilman 1997; Turnbull et al. 2000).	+	+



pero simplemente no estar disponibles dentro del marco histórico y evolutivo de esa región en particular.

Se asume que los ecosistemas con un alto nivel de productividad presentan una gran riqueza de especies, y existen varios mecanismos que podrían constituir el nexo entre estas dos características de los ecosistemas. Estos mecanismos incluyen el número de individuos y la cantidad de nichos y recursos (véase Cuadro 14.1) y todos ellos pronostican una correlación positiva entre el aporte de energía y la riqueza de especies a escala local. Sin embargo, el mayor desafío a la hora de abordar la hipótesis especie-energía es obtener la cuantificación correcta de la productividad a nivel de ecosistema (Waide *et al.* 1999) y de la cantidad de energía utilizada por un determinado grupo focal (Gaston 2000; Chase y Leibold 2002). Recientemente se han realizado importantes avances teóricos y empíricos, al menos en lo que se refiere a árboles, y se esperan importantes puntos de vista en un futuro próximo (Mittelbach *et al.* 2001; Hawkins *et al.* 2007).

En los últimos años se han hecho grandes esfuerzos para generar hipótesis filogenéticas con referencias temporales que permitan la evaluación de las hipótesis evolutivas históricas (Antonelli 2008). Sin embargo, solo se ha incluido una pequeña proporción de las plantas de los Andes tropicales en estos esfuerzos, y en el caso de los grupos con datos disponibles, la interpretación de estos suele verse limitada por un muestreo geográfica o taxonómicamente incompleto o por dificultades en la obtención de estimaciones de edad fidedignas. Por ejemplo, Linder (2008) propuso que las radiaciones de las plantas pueden saturarse (es decir, alcanzar límites estables de riqueza de especies) después de aproximadamente 10 millones de años, y que las radiaciones recientes son típicas de ambientes jóvenes (Plioceno), mientras las radiaciones antiguas son características de regiones que han sido geológica y climáticamente estables a lo largo del Neógeno. Concluyó que “la hiperdiversa flora neotropical es el resultado tanto de las radiaciones antiguas como de las recientes y rápidas”. Aunque es intrigante, el estudio de Linder (2008) solo incluyó siete ejemplos neotropicales. Está claro que los nuevos esfuerzos deben centrarse en la generación de un mayor número de hipótesis filogenéticas de las plantas de los Andes tropicales que sean geográfica y temporalmente explícitas. Además, los enfoques analíticos tienen que perfeccionarse para poder distinguir entre hipótesis alternativas. Por ejemplo, en un estudio de caso de ranas neotropicales, Algar *et al.* (2009) concluyen que los procesos filogenéticos solo pueden determinar qué especies se encuentran en una determinada zona, pero no cuántas especies, y que el número de especies en realidad puede estar determinado por procesos ecológicos locales. Sin embargo, para niveles taxonómicos mayores (familias, géneros), existen hipótesis filogenéticas satisfactorias para muchos taxones (<http://www.tolweb.org/tree/>; <http://www.mobot.org/mobot/research/apweb/welcome.html>) y el trabajo reciente se ha traducido en software público y gratuito que permite a los ecólogos hacer uso de la información filogenética disponible (<http://www.phylodiversity.net/phylocom/>). Está claro que es el momento perfecto para conectar la información ecológica y filogenética.

## Conclusiones y Recomendaciones para la Investigación

El conocimiento de los patrones locales de diversidad vegetal de los Andes tropicales sigue siendo fragmentario. Los patrones altitudinales están mejor documentados, mientras que los gradientes latitudinales y de humedad se han descuidado. Para complicar más las cosas, muchos estudios han empleado métodos diferentes (tamaño y forma de la parcela, diferentes grupos de plantas), que hacen difícil comparar los datos de diferentes estudios y regiones. A pesar de estas deficiencias, parece posible llegar a ciertas generalizaciones preliminares aproximadas de los patrones de diversidad vegetal. En las tierras bajas del occidente de la Amazonía, la diversidad vegetal total parece ser mayor alrededor de las latitudes ecuatoriales, disminuyendo hacia latitudes más altas. Por el contrario, en la vertiente andina oriental la riqueza se mantiene más o menos constante en las regiones tropicales del sur hasta los 18°S, y solo entonces disminuye marcadamente. La vertiente andina occidental presenta una alta diversidad local en Colombia y el norte de Ecuador, que disminuye fuertemente más al sur. Probablemente, el recambio florístico de un lugar a otro es elevado en los Andes tropicales, pero se necesitan estudios específicos de diversidad beta a lo largo de los gradientes ambientales. Por debajo de la línea de árboles, la riqueza de especies exhibe complejos patrones latitudinales relacionados con la topografía y su influencia en los regímenes de humedad. La gran riqueza de especies de los páramos ecuatoriales disminuye hacia el norte y hacia el sur a medida que disminuye la humedad. Al sur, hasta alrededor de los 10°S, también se vuelve dominante un gradiente este-oeste, con pastizales nublados diversos al este y un altiplano más pobre, árido o semiárido, en el centro y oeste. A lo largo de los gradientes altitudinales, la diversidad vegetal total parece mostrar un patrón en forma U invertida con un máximo de riqueza alrededor de los 1000-1500 m en las regiones húmedas (Rahbek 1995, 2005) y a mayor altura en las zonas áridas (Lauer 1976). Este patrón parece estar generado principalmente por los taxones herbáceos terrestres y epífitos, mientras que las plantas leñosas muestran una disminución más gradual de la riqueza con la altura. Por encima de la línea de árboles, la desaparición de la competencia arbórea puede producir un fuerte incremento en la riqueza de especies herbáceas y arbustivas, particularmente en los páramos de matas y arbustos. Por último, a excepción de unos pocos taxones especializados, la diversidad vegetal generalmente disminuye al aumentar la aridez. Por lo tanto, estos patrones en general reflejan fielmente los patrones regionales descritos en el Capítulo 13 por Jørgensen *et al.* Sin embargo, solo se han llevado a cabo en helechos comparaciones detalladas de los patrones locales y regionales a lo largo de gradientes altitudinales, donde revelan diferencias pequeñas, pero biológicamente importantes (Kessler *et al.* 2009).

A pesar de la amplia discusión sobre los procesos que determinan los patrones de riqueza, los enfoques más prometedores son, sin duda, los de evolución/historia a escala regional y clima/productividad a escala local. La literatura reciente ofrece hipótesis que ponen a prueba los mecanismos subyacentes, pero los estudios específicos de campo son pocos, porque normalmente no existen árboles filogenéticos completamente resueltos de los grupos de estudio y porque el desarrollo de una medida consistente de la productividad es una tarea difícil. Sin embargo, la

comparación de los patrones predominantes de riqueza con los sustitutos de la productividad puede conducir a conclusiones preliminares acerca de los procesos que impulsan estos patrones. Por ejemplo, las comparaciones entre las vertientes andinas occidentales áridas y las orientales húmedas de Perú pueden ayudar a descifrar el impacto de la disponibilidad de agua en la riqueza de las especies vegetales a nivel local. Como los factores climáticos influyen directamente los niveles de productividad de los ecosistemas, comprender las relaciones causales entre la productividad y la riqueza de especies será fundamental para pronosticar las respuestas de las agrupaciones vegetales al cambio climático (Colwell *et al.* 2008).

Para satisfacer las necesidades de documentación y monitoreo de los niveles de riqueza de especies, y para pronosticar las respuestas al cambio climático, se necesitan tres líneas principales de actividad. En primer lugar, se necesitan estudios adicionales bien diseñados, dirigidos a poner a prueba las hipótesis, mejor si abordan aquellos gradientes ecológicos que han sido descuidados hasta ahora. En segundo lugar, se necesitan redes de parcelas permanentes para monitorear los futuros cambios en la riqueza y composición de la comunidad vegetal para determinar los efectos del cambio climático en las comunidades vegetales. El proyecto GLORIA ([www.gloria.ac.at](http://www.gloria.ac.at)), que se centra en las áreas de altura por encima de la línea de árboles (Halloy *et al.* 2008), y la red extensiva de parcelas de árboles de 1 ha en la Amazonía, son pasos importantes en esta dirección, ([www.geog.leeds.ac.uk/projects/rainfor/](http://www.geog.leeds.ac.uk/projects/rainfor/)) y una iniciativa similar muy necesaria (Rainfor-Andes) está a punto de comenzar en los bosques andinos altamente diversos. En tercer lugar, se necesitan estudios experimentales y observacionales bien diseñados de la relación entre la productividad de los ecosistemas y la riqueza de especies a nivel local, con el objetivo de distinguir entre diferentes mecanismos potenciales que pronostiquen a su vez las respuestas al cambio climático (Evans *et al.* 2005). Estos datos también deberían enlazarse con la cada vez más abundante información filogenética.

## Literatura Citada

- Abrams, P. A. 1995. Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients, what does competition theory predict? *Ecology* 76:2019-2027.
- Acebey, A. y T. Krömer. 2001. Diversidad y distribución vertical de epífitas en los alrededores del campamento río Eslabón y de la laguna Chalalán, Parque Nacional Madidi, Dpto. La Paz, Bolivia. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica* 3:104-123.
- Algar, A. C., J. T. Kerr y D. J. Currie. 2009. Evolutionary constraints on regional faunas: whom, but not how many. *Ecology Letters* 12:57-65.
- Antonelli, A. 2008. *Spatiotemporal evolution of Neotropical organisms*. PhD thesis. Gothenburg: Department of Plant and Environmental Sciences, University of Gothenburg.
- Arévalo, R. y J. Betancur. 2004. Diversidad de epífitas vasculares en cuatro bosques del sector suroriental de la serranía de Chiribiquete, Guayana colombiana. *Caldasia* 26:359-380.

- Benavides, A. M., A. Duque, J. Duivenvorden, A. Vasco y R. Callejas. 2005. A first quantitative census of vascular epiphytes in rain forests of Colombian Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 14:739-758.
- Benzing, D. H. 1990. *Vascular epiphytes: general biology and related biota*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bjørholm, S., J.-C. Svenning, F. Skov, F. y H. Balslev. 2005. Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecology and Biogeography* 14:423-429.
- Bokma, F. y M. Mönkkönen 2000. The mid-domain effect and the longitudinal dimension of continents. *Trends in Ecology and Evolution* 15:288-289
- Cardillo, M. 1999. Latitude and rates of diversification in birds and butterflies. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 266:1221-1225.
- Chase, J. M. y M. A. Leibold. 2002. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature* 416:427-430.
- Clark, J. S. 2008. Beyond neutral science. *Trends in Ecology and Evolution* 24:8-15.
- Cleef, A. M., O. Rangel, T. van der Hammen y R. Jaramillo. 1984. La Vegetación de las selvas del transecto Buritaca. Pp. 267-407 en *Studies on tropical Andean ecosystems 2*, editado por T. van der Hammen y P. M. Ruíz. Berlín: J. Cramer.
- Clinebell, R., O. L. Phillips, A. H. Gentry, N. Stark y H. Zuuring. 1995. Prediction of Neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation* 4:56-90.
- Colwell, R. K., G. Brehm, C. L. Cardelús, A. C. Gilman y J. T. Longino. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322:258-261.
- Colwell, R. K. y G. C. Hurtt. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *American Naturalist* 144:570-595
- Colwell, R. K. y D. C. Lees. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15:70-76.
- Colwell, R. K., C. Rahbek y N. J. Gotelli. 2004. The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *American Naturalist* 163:E1-E23.
- Cornell, H. V. y R. D. Karlson. 1996. Species richness of reef-building corals determined by local and regional processes. *Journal of Animal Ecology* 65:233-241.
- Cornell, H. V. y J. H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61:1-12.
- Currie, D. J., G. G. Mittelbach, H. V. Cornell, R. Field, J.-F. Guégan, B. A. Hawkins, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, T. Oberdorff, E. O'Brien y J. R. G. Turner. 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7:1121-1134.
- Evans, K. L., P. H. Warren y K. J. Gaston. 2005. Species-energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological Reviews* 80:1-25.

- Galeano, G., S. Suárez y H. Balslev. 1998. Vascular plant species count in a wet forest in the Chocó area on the Pacific coast of Colombia. *Biodiversity and Conservation* 7:1563-1575.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220-227.
- Gaston, K. J. y T. M. Blackburn. 2000. *Pattern and process in macroecology*. London: Blackwell.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15:1-84.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:1-34.
- Gentry, A. H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. Pp. 3-42 en *The biology of vines*, editado por F. E. Putz y H. A. Mooney. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gentry, A. H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. Pp. 103-126 in *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*, editado por S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn. New York: The New York Botanical Garden.
- Gentry, A. H. y C. H. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74:205-233.
- Gleason, H. A. 1922. On the relation between species and area. *Ecology* 3:158-162.
- Gotelli, N. J. y G. R. Graves. 1996. *Null models in ecology*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Gradstein, S. R. 2006. The lowland cloud forest of French Guiana – a liverwort hotspot. *Cryptogamie, Bryologie* 27:141-152.
- Grytnes, J. A. 2003. Ecological interpretations of the mid-domain effect. *Ecology Letters* 6:883-888
- Grytnes, J. A., J. H. Beaman, T. S. Romdal y C. Rahbek. 2008b. The mid-domain effect matters: simulation analyses of range-size distribution data from Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Biogeography* 35:2138-2147.
- Grytnes, J. A., E. Heegaard y T. S. Romdal. 2008a. Can the mass effect explain the midaltitudinal peak in vascular species richness? *Basic and Applied Ecology* 9:371-382.
- Grytnes, J. A. y C. M. McCain. 2007. Elevational patterns in species richness. Pp. 1-8 en *Encyclopedia of biodiversity*, editado por S. Levin. The Hague: Elsevier.
- Halloy, S. R. P. 1989. Altitudinal limits of life in subtropical mountains: what do we know? *Pacific Science* 43:170-184.
- Halloy, S. R. P., K. Yager, C. García, S. G. Beck, J. Carilla, A. Tupayachi, J. Jácome, R. I. Meneses, J. Farfán, A. Seimon, T. A. Seimon, P. Rodríguez, S. Cuello y A. Grau. 2008. South America: climate monitoring and adaptation integrated across regions and disciplines. Pp. 86-91 en *Atlas of biodiversity risks – from Europe to the globe, from stories to maps*, editado por J. Settele, L. Penev, T. Georgiev, R. Grabaum, V. Grobelnik, V. Hammen, S. Klotz, M. Kotarac y I. Kühn. Sofia y Moscú: Pensoft.
- Harms, K. E., R. Condit, S. P. Hubbell y R. B. Foster. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha Neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89:947-959.
- Hawkins, B. A., F. S. Albuquerque, M. B. Araújo, J. Beck, L. M. Bini, F. J. Cabrero-Sañudo, I. Castro-Parga, J. A. F. Diniz-Filho, D. Ferrer-Castán, R. Field, J. F. Gómez, J. Hortal, J. T. Kerr, I. J. Kitching, J. L. León-Cortés, J. M. Lobo, D. Montoya, J. C. Moreno, M. Á. Olalla-Tárraga, J. G.

- Pausas, H. Qian, C. Rahbek, M. Á. Rodríguez, N. J. Sanders y P. Williams. 2007. A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology* 88:1877-1888.
- Hawkins, B. A. y J. A. F. Diniz-Filho. 2002. The mid-domain effect cannot explain the diversity gradient of Nearctic birds. *Global Ecology and Biogeography* 11:419-426.
- Hawkins, B. A. y J. A. F. Diniz-Filho. 2004. 'Latitude' and geographic patterns inspecies richness. *Ecography* 27:268-272.
- Hawkins, B. A., R. Field, H. V. Cornell, D. J. Currie, J.-F. Guègan, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, G. G. Mittelbach, T. Oberdorff, E. M. O'Brien, E. E. Porter y J. R. G. Turner. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84:3105-3117.
- Herzog, S. K. y M. Kessler. 2006. Local vs. regional control of species richness: a new approach to test for competitive exclusion at the community level. *Global Ecology and Biogeography* 15:163-172.
- Herzog, S. K., M. Kessler y K. Bach. 2005. The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography* 28:209-222.
- Hölscher, D., L. Köhler, A. I. J. M. Van Dijk y L. A. Bruijnzeel. 2004. The importance of epiphytes to total rainfall interception by a tropical montane rain forest in Costa Rica. *Journal of Hydrology* 292:308-322.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton University Press.
- Hurlbert, A. H. 2004. Species-energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters* 7:714-720.
- Ibisch, P. L. 1996. *Neotropische Epiphytendiversität – das Beispiel Bolivien*. Archiv naturwissenschaftlicher Dissertationen, Band 1. 357 pp.
- Ibisch, P. L., A. Boegner, J. Nieder y W. Barthlott. 1996. How diverse are Neotropical epiphytes? An analysis based on the "Catalogue of flowering plants and gymnosperms of Peru". *Ecotropica* 2:13-28.
- Jablonski, D., K. Roy y J. W. Valentine. 2006. Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science* 314:102-106.
- Jetz, W. y C. Rahbek. 2001. Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 98:5661-5666.
- Jiménez, I., T. Distler y P. M. Jørgensen. 2009. Estimated plant richness patterns across northwest South America provides similar support for the species-energy and spatial heterogeneity hypotheses. *Ecography* 32:433-448.
- Jones, M. M., P. Olivás-Rojas, H. Tuomisto y D. B. Clark. 2007. Environmental and neighbourhood effects on tree fern distributions in a Neotropical lowland rain forest. *Journal of Vegetation Science* 18:13-24.
- Jones, M. M., H. Tuomisto, D. B. Clark y P. Olivás. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology* 94:181-195.

- Kallimanis, A. S., A. D. Mazaris, J. Tzanopoulos, J. M. Halley, J. D. Pantis y S. P. Sgardelis. 2008. How does habitat diversity affect the species-area relationship? *Global Ecology and Biogeography* 17:532-538.
- Kaspari, M., S. O'Donnell y J. R. Kercher. 2000. Energy, density, and constraints to species richness: ant assemblages along a productivity gradient. *American Naturalist* 155:280-293.
- Kessler, M. 2000. Upslope-directed mass effect in palms along an Andean elevational gradient: a cause for high diversity at mid-elevations? *Biotropica* 32:756-759.
- Kessler, M. 2001a. Pteridophyte species richness in Andean forests in Bolivia. *Biodiversity and Conservation* 10:1473-1495.
- Kessler, M. 2001b. Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation* 10:1897-1920.
- Kessler, M. 2009. The impact of population processes on patterns of species richness: lessons from elevational gradients. *Basic and Applied Ecology* 10:295-299.
- Kessler, M. y T. Croat. 1999. State of knowledge of Bolivian Araceae. *Selbyana* 20:224-234.
- Kessler, M., S. K. Herzog, J. Fjeldså y K. Bach. 2001. Species richness and endemism of plant and bird communities along two gradients of elevation, humidity, and land use in the Bolivian Andes. *Diversity and Distributions* 7:61-77.
- Kessler, M., T. Krömer, J. Kluge, D. N. Karger, A. Acebey, A. Hemp, S. K. Herzog y M. Lehnert. 2009. Elevational gradients of species richness derived from local field surveys versus 'mining' of archive data. Pp. 57-63 en *Data mining for global trends in mountain biodiversity*, editado por E. M. Spehn y C. Körner. Boca Ratón, FL: CRC Press/Taylor and Francis.
- Killeen, T. J., M. Douglas, T. Consiglio, P. M. Jørgensen, J. Mejía. 2007. Wet spots and dry spots in the Andean hotspot. *Journal of Biogeography* 34:1357-1373.
- Kluge, J., M. Kessler y R. R. Dunn. 2006. What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography* 15:358-371.
- Körner, C. 2000. Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *Trends in Ecology and Evolution* 15:513-514.
- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22:569-574.
- Kreft, H., N. Köster, W. Küper, J. Nieder, y W. Barthlott. 2004. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in western Amazonia, Yasuní, Ecuador. *Journal of Biogeography* 31:1463-1476.
- Krömer, T. y S. R. Gradstein. 2003. Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana* 24:190-195.
- Krömer, T., I. Jiménez y M. Kessler. 2008. Diversity and vertical distribution patterns of vascular epiphytes in the Cordillera Mosestenes, Cochabamba, Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 23:27-38.
- Krömer, T., M. Kessler y S. K. Herzog. 2006. Distribution and flowering ecology of bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica* 38:183-195.

- Krömer, T., M. Kessler, S. R. Gradstein y A. Acebey. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* 32:1799-1810.
- Küper, W., H. Kreft, J. Nieder, N. Köster y W. Barthlott. 2004. Large-scale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forests. *Journal of Biogeography* 31:1477-1487.
- Laanisto, L., P. Urbas y M. Pärtel. 2008. Why does the unimodal species richness productivity relationship not apply to woody species: a lack of clonality or a legacy of tropical evolutionary history. *Global Ecology and Biogeography* 17:320-326.
- La Torre-Cuadros, M. de los A., S. Herrando-Pérez y K. R. Young. 2007. Diversity and structural patterns for tropical montane and premontane forests of central Peru, with an assessment of the use of higher-taxon surrogacy. *Biodiversity and Conservation* 16:2965-2988.
- Lauer, W. 1976. Zur hygrischen Höhenstufung tropischer Gebirge. Pp. 169-181 en *Neotropische Ökosysteme. Biogeographica VII*, editado por O. Schmidhüsen. The Hague: Junk.
- León, B. y N. Valencia. 1989. Pteridophytes of Zarate, a forest on the western side of the Peruvian Andes. *Fern Gazette* 13:217-224.
- Linares-Palomino, R., V. Cardona, E. I. Hennig, I. Hensen, D. Hoffmann, J. Lenzion, D. Soto, S. K. Herzog y M. Kessler. 2009. Non-woody life form contribution to vascular plant species richness in a tropical American forest. *Plant Ecology* 201:87-99.
- Linares-Palomino, R., V. Cardona, D. Soto, S. K. Herzog y M. Kessler. 2008. Tree community patterns along a deciduous to evergreen forest gradient in central Bolivia. *Ecología en Bolivia* 43:1-20.
- Linder, P. 2008. Plant species radiations: where, when, why? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 363:3097-3105.
- Lomolino, M. V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10:3-13.
- Losos, J. B. y D. Schluter. 2000. Analysis of an evolutionary species-area relationship. *Nature* 408:847-850
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography. Monographs in Population Biology no. 1*. Princeton: Princeton University Press.
- Macía, M. J. 2008. Woody plants diversity, floristic composition and land use history in the Amazonian rain forests of Madidi National Park, Bolivia. *Biodiversity and Conservation* 17:2671-2690.
- Macía, M. J. y J. Fuertes. 2008. Composición florística y estructura de los árboles en un bosque tropical montano de la Cordillera Mosestenes, Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 23:1-14.
- Macía, M. J., K. Ruokolainen, H. Tuomisto, J. Quisbert y V. Cala. 2007. Congruence between floristic patterns of trees and lianas in a southwest Amazonian rain forest. *Ecography* 30:561-577.
- Macía, M. J. y J.-C. Svenning. 2005. Oligarchic dominance in western Amazonian plant communities. *Journal of Tropical Ecology* 21:613-626.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Oxford: Blackwell.
- McCain, C. M. 2004. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography* 31:19-31



- McCain, C. M. 2007. Area and mammalian elevational diversity. *Ecology* 88:76-86.
- Mittelbach, G. G., C. F. Steiner, S. M. Scheiner, K. L. Gross, H. L. Reynolds, R. B. Waide, M. R. Willig, S. I. Dodson y L. Gough. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82:2381-2396.
- Mönkkönen, M., J. T. Forsman y F. Bokma. 2006. Energy availability, abundance, energy use and species richness in forest bird communities: a test of the species-energy theory. *Global Ecology and Biogeography* 15:290-302.
- Muñoz, A. y W. Küper. 2001. Diversity and distribution of vascular epiphytes along an altitudinal gradient in an Andean cloud forest (Reserva Otonga, Ecuador). Epiphytes and canopy fauna of the Otonga rain forest (Ecuador). Pp. 189–216 en *Results of the Bonn-Quito epiphyte project, funded by the Volkswagen Foundation, Vol. 2*, editado por J. Nieder y W. Barthlott. Norderstedt: Books on Demand.
- Nieder, J., S. Engwald y W. Barthlott. 1999. Patterns of Neotropical epiphyte diversity. *Selbyana* 20:66-75.
- Pautasso, M. y K. J. Gaston. 2005. Resources and global avian assemblage structure in forests. *Ecology Letters* 8:282-289.
- Pautasso, M. y K. J. Gaston. 2006. A test of the mechanisms behind avian generalized individuals-area relationships. *Global Ecology and Biogeography* 15:303-317.
- Phillips, O. L. y J. S. Miller. 2002. *Global patterns of plant diversity: Alwyn H. Gentry's forest transect data set*. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press.
- Phillips, O. L., P. Núñez Vargas, A. Lorenzo Monteagudo, A. Peña Cruz, M.-E. Chuspe Zans, W. Galiano Sánchez, M. Yli-Halla y S. Rose. 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology* 91:757-775.
- Placzek, C., J. Quade, J. L. Betancourt, P. J. Patchett, J. A. Rech, C. Latorre, A. Matmon, C. Holmgren y N. B. English. 2009. Climate in the dry, central Andes over geologic, millennial, and interannual timescales. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96:386-397.
- Pulliam, H. R. 1998. Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist* 132:652-661
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18:200-205.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8:224-239.
- Rahbek, C. y G. R. Graves. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 98:4534-4539.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167-171.
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7:1-15.
- Ricklefs, R. E. 2005. Phylogenetic perspectives on patterns of regional and local richness. Pp. 16-40 en *Tropical rainforest: past, present, and future*, editado por E. Bermingham, C. W. Dick y C. Moritz. Chicago: University of Chicago Press.

- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65:514-527.
- Romdal, T. S. y J. A. Grytnes. 2007. An indirect area effect on elevational species richness patterns. *Ecography* 30:440-448.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rosenzweig, M. L. y Y. Ziv. 1999. The echo pattern of species diversity: pattern and process. *Ecography* 22:614-628.
- Roy, K. y E. E. Goldberg. 2007. Origination, extinction, and dispersal: integrative models for understanding present-day diversity gradients. *American Naturalist* 170:S71-S85.
- Ruokolainen, K., H. Tuomisto, M. J. Macía, M. A. Higgins y M. Yli-Halla. 2007. Are floristic and edaphic patterns in Amazonian rain forests congruent for trees, pteridophytes and Melastomataceae? *Journal of Tropical Ecology* 23:13-25.
- Schimper, A. F. W. 1888. *Die epiphytische Vegetation Amerikas*. Jena: G. Fischer.
- Schnitzer, S. A. 2005. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *American Naturalist* 166:262-276.
- Seimon, A., S. R. P. Halloy y T. A. Seimon. 2007. Global high-altitude limits for aquatic vascular plants. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 39:340-341.
- Shmida, A. y M. W. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12:1-20.
- Shurin, J. y D. S. Srivastava. 2005. New perspectives on local and regional diversity: beyond saturation. Pp. 399-417 en *Metacommunities*, editado por M. Holyoak, M. Leibold y R. Holt. Chicago: University of Chicago Press.
- Sklenár, P. y P. M. Ramsay. 2001. Diversity of zonal páramo plant communities in Ecuador. *Diversity and Distributions* 7:113-124.
- Srivastava, D. S. 1999. Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology* 68:1-17.
- Srivastava, D. S. y J. H. Lawton. 1998. Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities. *American Naturalist* 152:510-529.
- Stebbins, G. L. 1974. *Flowering plants: evolution above the species level*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Stropp, J., H. ter Steege y Y. Malhi. 2009. Disentangling regional and local tree diversity in the Amazon. *Ecography* 32:46-54.
- Terborgh, J. W. y J. Faaborg. 1980. Saturation of bird communities in the West Indies. *American Naturalist* 116:178-195.
- Tilman, D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78:81-92.
- Thies, B., T. Nauss y J. Bendix. 2008. Discriminating raining from non-raining clouds at mid-latitudes using Meteosat Second Generation daytime data. *Atmospheric and Chemical Physics* 8:2341-2349.

- Tuomisto, H., K. Ruokolainen y M. Yli-Halla. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299:241-244.
- Turnbull, L. A., M. J. Crawley y M. Rees. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88:225-238.
- Waide, R. B., M. R. Willig, C. F. Steiner, G. G. Mittelbach, L. Gough, S. I. Dodson, G. P. Juday y R. Parmenter. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30:257-300.
- Weiser, M. D., B. J. Enquist, B. Boyle, T. J. Killeen, P. M. Jørgensen, G. Fonseca, M. D. Jennings, A. J. Kerkhoff, T. E. Lacher Jr., A. Monteagudo, M. P. Núñez V., O. L. Phillips, N. G. Swenson y R. Vásquez M. 2007. Latitudinal patterns of range size and species richness of New World woody plants. *Global Ecology and Biogeography* 16:679-688.
- Wiens, J. J. y M. J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19:639-644.
- Willig, M. R., D. M. Kaufman y R. D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Reviews of Ecology Evolution and Systematics* 34:273-309.
- Wolf, J. H. D. 1994. Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes. *Vegetatio* 112:15-28.
- Young, K. R. 1993. Tropical timberlines: changes in forest structure and regeneration between two Peruvian timberline margins. *Arctic and Alpine Research* 25:167-174.
- Young, K. R. y B. León. 2007. Tree-line changes along the Andes: implications of spatial patterns and dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 362:263-272.
- Zotz, G. y P. Hietz. 2001. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany* 52:2067-2078.

