

Universidad Andina Simón Bolívar

Sede Ecuador

Área de Gestión

Maestría de Investigación en Cambio Climático, Sustentabilidad y Desarrollo

Nichos térmicos de helechos terrestres en un gradiente altitudinal andino, provincia de Napo, Ecuador

Diego Roberto Torres Almeida

Tutor: William Sacher Freslon

Quito, 2024

Trabajo almacenado en el Repositorio Institucional UASB-DIGITAL con licencia Creative Commons 4.0 Internacional

	Reconocimiento de créditos de la obra No comercial Sin obras derivadas	
---	---	---

Para usar esta obra, deben respetarse los términos de esta licencia

Cláusula de cesión de derecho de publicación

Yo, Diego Roberto Torres Almeida, autor del trabajo intitulado “Nichos térmicos de helechos terrestres en un gradiente altitudinal andino, provincia de Napo, Ecuador”, mediante el presente documento dejo constancia de que la obra es de mi exclusiva autoría y producción, que la he elaborado para cumplir con uno de los requisitos previos para la obtención del título de Magíster en Cambio Climático, Sustentabilidad y Desarrollo, en la Universidad Andina Simón Bolívar, Sede Ecuador.

1. Cedo a la Universidad Andina Simón Bolívar, Sede Ecuador, los derechos exclusivos de reproducción, comunicación pública, distribución y divulgación, durante 36 meses a partir de mi graduación, pudiendo, por lo tanto, la Universidad utilizar y usar esta obra por cualquier medio conocido o por conocer, siempre y cuando no se lo haga para obtener beneficio económico. Esta autorización incluye la reproducción total o parcial en formato virtual, electrónico, digital u óptico, como usos en red local y en internet.
2. Declaro que, en caso de presentarse cualquier reclamación de parte de terceros respecto de los derechos de autor/a de la obra antes referida, yo asumiré toda responsabilidad frente a terceros y a la Universidad.
3. En esta fecha entrego a la Secretaría General, el ejemplar respectivo y sus anexos en formato impreso y digital o electrónico.

07 de mayo de 2024

Firma: _____

Resumen

Una de las principales consecuencias del cambio climático en el contexto actual y futuro es el aumento de temperatura en los trópicos, este hecho implica un gran reto fisiológico para toda la biodiversidad que ellos albergan. Los helechos, al ser un grupo de plantas con importante representatividad tropical y dependiente de la variabilidad climática asociada a la altitud, constituye un grupo focal de estudio. El objetivo de este trabajo fue caracterizar los rasgos de los nichos térmicos de helechos en un gradiente altitudinal para luego analizar el comportamiento de dichos rasgos en las especies y comunidades y evaluar su posible vulnerabilidad frente a las anomalías térmicas. Para realizar esta caracterización se obtuvieron los registros de colección de tres bases de datos globales y locales de 80 especies de helechos en una franja geográfica tropical. La información de la ocurrencia de las especies posteriormente fue ligada con la información climática de temperatura y se calcularon los valores de óptimo térmico y de la amplitud térmica y sus componentes. Los resultados muestran que los tres componentes del nicho térmico (óptimo, máximo y mínimo) y sus correspondientes comunitarios decrecen con el incremento de la altitud, en contradicción a lo propuesto por la Hipótesis de Variabilidad Climática (CVH). Por su parte, la amplitud térmica y su correspondiente comunitario parecen responder a un patrón gaussiano donde los valores máximos de este rasgo se encuentran en las altitudes medias del gradiente (2000-2500 m s.n.m) y decrecen tanto en las altitudes bajas (500-1500 m s.n.m) como en las altitudes altas (3000-4000 m s.n.m.). Se estima que, por su poca estabilidad ecológica, su puntaje de amplitud térmica estrecho y las amenazas externas a su hábitat, las comunidades de mayor elevación (3500-4000 m s.n.m.) podrían ser vulnerables al incremento de temperatura. Estos resultados constituyen un aporte al conocimiento de los rasgos térmicos de los helechos en esta zona del planeta. Si bien no permiten concluir respecto al patrón de la amplitud térmica en este grupo de plantas, se espera que sirvan de base para estudios que examinen los principios de la CVH en otras zonas montañosas de los trópicos.

Palabras clave: helechos, nicho térmico, gradiente altitudinal, variabilidad climática, rasgos funcionales

A mis tres amores.

Agradecimientos

A todos aquellos que fueron mi soporte para la estructuración, elaboración y finalización de este trabajo.

Tabla de contenidos

Figuras y tablas.....	13
Introducción.....	15
Capítulo primero: Marco conceptual de la investigación.....	19
1. Los helechos y sus generalidades	19
2. Diversidad de helechos	20
2.1 Diversidad global.....	21
2.2 Diversidad regional.....	21
2.3 Diversidad en Ecuador.....	22
3. Importancia de los helechos como grupo focal	22
4. Los gradientes altitudinales y su relevancia para evaluar los efectos a gran escala del cambio climático.....	24
4.1 Relación de los gradientes altitudinales neotropicales con los patrones de diversidad.....	24
4.2 Respuestas de las plantas tropicales a la variación climática relacionada a la elevación	27
4.3 Principales estudios del impacto del cambio climático en especies y comunidades de plantas	30
5. Rasgos funcionales	33
5.1 La temperatura y los rasgos del nicho térmico de las especies.....	35
Capítulo segundo: Metodología y análisis de la información	37
1. Área de estudio	37
2. Fuentes de información y proceso metodológico	39
2.1 Determinación del número de especies de helechos terrestres	41
2.3 Limpieza de datos de registros de especies	41
2.4 Obtención de la información climática.....	42
2.5. Establecimiento de los rasgos del nicho térmico	42
2.6. Análisis de datos	43
Capítulo tercero: Resultados de la caracterización de los rasgos térmicos de los helechos terrestres en el gradiente altitudinal y su posible vulnerabilidad frente a las variaciones de temperatura	45
1. Rasgos térmicos de los helechos terrestres en el año 2009.....	45

1.1 Resultados del Óptimo Térmico (OT) y de la Amplitud Térmica (AT) del nicho, a partir del Máximo Térmico (Tmax) y Mínimo Térmico (Tmin) de cada especie	45
1.2 Resultados del Puntaje de Óptimo Térmico Comunitario (POTC), Puntaje de la Amplitud Térmica Comunitaria (PATC), Puntaje del Máximo Térmico Comunitario (PTCmax) y el Puntaje del Mínimo Térmico Comunitario (PTCmin) para cada comunidad en el año 2009	46
1.3. Resultados del comportamiento de los rasgos térmicos de las especies con relación a la elevación	47
1.4. Resultados del comportamiento de los puntajes térmicos comunitarios con relación a la elevación.....	49
Capítulo cuarto: Discusión	55
1. Las características de los nichos térmicos de especies y comunidades de helechos en el gradiente altitudinal y su relación con la elevación	55
2. La vulnerabilidad de las especies y comunidades de helechos a la elevación de temperatura basada en sus rasgos térmicos.....	57
3. La dinámica de la amplitud térmica en las comunidades	58
4. Implicaciones ecológicas de los rasgos del nicho térmico	60
5. Importancia de los datos de campo para la investigación de respuestas térmicas .	61
Conclusiones y recomendaciones	63
Conclusiones.....	63
Recomendaciones	64
Lista de referencias	67
Anexos.....	83
Anexo 1: Información de las parcelas y rasgos del nicho térmico (óptimo, mínimo, máximo y amplitud térmica) de las especies de helechos en el gradiente altitudinal y los gráficos de sus rangos	83

Figuras y tablas

Figura 1. Ciclo de vida de un helecho	20
Figura 2. Gradiente altitudinal tropical donde se esquematiza mayor riqueza de helechos a elevaciones medias (1500-2500 m s. n. m.) y menor riqueza en los extremos del gradiente.	¡Error! Marcador no definido. 26
Figura 3. Esquema de la categoría térmica y grado de vulnerabilidad de las especies propuesta en la Hipótesis de Variabilidad Climática (CVH).	28
Figura 4. Esquema de la curva de aptitud térmica.	36
Figura 5. Ubicación de los rangos altitudinales de los sitios de estudio a lo largo del gradiente, en la provincia de Napo, Ecuador	38
Figura 6. Esquema del proceso metodológico desde lo general a lo específico.	47
Figura 7. Relación de los óptimos térmicos de las especies con su elevación media	49
Figura 8. Relación de la amplitud térmica de las especies con su elevación media.	50
Figura 9. Relación del Máximo Térmico (rojo) y el Mínimo Térmico (azul) de las especies con su elevación media.	50
Figura 10. Relación del Máximo Térmico (rojo) y el Mínimo Térmico (azul) de las especies por segmentos de la elevación media.	51
Figura 11. Relación del Puntaje del Óptimo Térmico Comunitario (POTC; verde), Puntaje del Máximo Térmico Comunitario (PTCmax; rojo) y Puntaje del Mínimo Térmico Comunitario (PTCmin; azul) de las especies con su elevación.	52
Figura 12. Relación del Puntaje de la amplitud térmica comunitaria con la elevación..	52
Figura 13. Relación del Máximo Térmico Comunitario (rojo) y el Mínimo Térmico Comunitario (azul) por segmentos de elevación.	53
Figura 14. Amplitud térmica comunitaria.	54
Figura 15. Rango del Óptimo Térmico de las especies presentes en el gradiente altitudinal	88
Figura 16. Rango de la Amplitud Térmica de las especies presentes en el gradiente altitudinal.	89
Figura 17. Rango del Máximo Térmico de las especies presentes en el gradiente altitudinal.	90

Figura 18. Rango del Mínimo Térmico de las especies presentes en el gradiente altitudinal	91
---	----

Tabla 1. Características de las 24 comunidades establecidas en los ocho niveles altitudinales.....	41
--	----

Tabla 2. Puntaje del óptimo térmico, amplitud térmica, temperaturas máximas y mínimas en las comunidades a lo largo del gradiente altitudinal	46
---	----

Tabla 3. Características de la composición de especies dentro de las comunidades a lo largo del gradiente altitudinal	55
---	----

Tabla 4. Información detallada de la elevación de las parcelas	85
--	----

Tabla 5. Especies en el gradiente con la caracterización de sus rasgos térmicos	86
---	----

Introducción

Uno de los posibles efectos del cambio climático sobre los ecosistemas sería el desequilibrio de los límites fisiológicos que experimentan las especies y las comunidades de plantas a nivel global, específicamente a los relacionados a la tolerancia térmica (Perez, Stroud, y Feeley 2016; Lancaster y Humphreys 2020). Numerosas investigaciones respaldan la existencia de cambios en la abundancia de especies mejor adaptadas a temperaturas más altas, este hecho deriva en cambios de la composición de comunidades de plantas leñosas alrededor del mundo (Walther 2003; Jump y Peñuelas 2005; Feeley y Silman 2010b; Feeley et al. 2011; Feeley, Rehm, y Machovina 2012; Feeley et al. 2013; Fadrique et al. 2018; Feeley et al. 2020).

Por lo expuesto anteriormente, el conocimiento sobre los rasgos de los nichos térmicos de las especies nos permite comprender por qué ciertas especies tienen menor o mayor éxito en una determinada temperatura y extender este conocimiento a más grupos de seres vivos constituye un importante recurso para predecir cómo podrían responder tales especies y sus ensamblajes comunitarios a eventuales aumentos de temperatura en el planeta (Fadrique et al. 2018; Cuesta et al. 2020). Los helechos son de interés principalmente porque su distribución a escala local tiene un patrón establecido que está fuertemente relacionado con las variables abióticas, así la presencia o la ausencia de helechos, expresa las características de los microhábitats donde ocurren, la textura y fertilidad del suelo, la temperatura y humedad atmosféricas, la precipitación y la intensidad de la luz (Patil et al. 2016).

Una revisión de la literatura indica que las investigaciones a nivel regional y local sobre los rasgos fisiológicos en general, y en este caso los térmicos, en grupos de plantas no leñosas son raras, más aún en un grupo específico como los helechos (Kessler y Kluge 2022). Este estudio propone llenar este vacío de conocimiento sobre las características térmicas de los helechos como grupo focal, puesto que existe una buena fuente de información de la relación de estas plantas a la variación de temperatura asociada a la altitud (Tito, Vasconcelos, y Feeley 2020). Y es aquí donde radica la importancia de los gradientes altitudinales, pues ofrecen una importante posibilidad de valorar el comportamiento fisiológico y de comprender mejor manera cómo las especies y comunidades de este grupo botánico podrían responder a las variaciones rápidas del clima

y cuáles podrían ser más vulnerables a esas variaciones (Lloret y González-Mancebo 2011)

Las montañas de América tropical poseen la mayor cantidad de especies de helechos, fundamentalmente por la combinación óptima de alta humedad y temperaturas moderadas en elevaciones medias (Kessler 2001; Hemp 2002a; Bhattarai, Vetaas, y Grytnes 2004). En el Ecuador este grupo se encuentran ampliamente distribuido desde el nivel del mar hasta los páramos con elevaciones mayores a 3500 m de altitud, aunque los páramos y los bosques tropicales son diversos en helechos, su concentración es mayor en bosques nublados entre 1000 y 3000 m de altitud (Navarrete et al. 2006).

En este contexto, el objetivo general planteado en este trabajo es caracterizar los rasgos de los nichos térmicos de los helechos terrestres en un gradiente altitudinal en la vertiente oriental de los Andes ecuatorianos. En relación con este se plantean los objetivos específicos siguientes: i) analizar el comportamiento de los rasgos de los nichos térmicos de especies y comunidades de helechos terrestres en el gradiente altitudinal y, ii) evaluar la posible vulnerabilidad de las especies y comunidades a variaciones de temperatura de acuerdo con sus óptimos y amplitudes térmicas. Para esto se probó la hipótesis (h1): las comunidades de helechos de elevaciones más bajas muestran a) amplitudes térmicas más extensas y b) óptimos térmicos, temperaturas mínimas (Cuesta et al. 2020) y temperaturas máximas más altas que comunidades de elevaciones más altas (Pintanel et al. 2019).

Se pretende convertir el trabajo asociado en un aporte al conocimiento de un grupo de plantas que es poco estudiado pero que constituye un elemento importante en los sistemas tropicales de montaña a nivel regional y local. La tesis se estructura de la manera expuesta a continuación: en el primer capítulo se presenta las características básicas del grupo de los helechos, cómo se relacionan estos con los gradientes altitudinales y los principales estudios realizados sobre ellos respecto al cambio climático. Además, se presenta la hipótesis que se pretende corroborar y que asocia a los sistemas montañosos tropicales con la amplitud de nicho térmico.

El segundo capítulo muestra la metodología usada para desarrollar este trabajo, se enfatiza el uso de plataformas digitales para el monitoreo de la biodiversidad. En este caso, se utilizaron tres de ellas de las cuales dos pertenecen a un nivel global y una a un nivel local, los registros de las especies obtenidos de estas plataformas fueron cruzados y depurados para luego determinar en qué temperaturas ellas están presentes y caracterizar sus nichos térmicos.

A continuación, el tercer capítulo comprende la parte numérica de este estudio y es donde se analizan las potenciales relaciones entre las variables del nicho térmico, de las especies y de los ensambles de especies en las comunidades, y la variación de la elevación impuesta por el gradiente que abarca desde las partes bajas en la Amazonía hasta las partes altas en los páramos andinos del Ecuador. Para ello, se calculó de óptimo térmico y de la amplitud del nicho térmico, a partir de máximos y mínimos térmicos de cada especie identificada en las comunidades del gradiente a partir de los registros georreferenciados.

En el cuarto capítulo se rebaten los resultados presentados en el capítulo anterior con los trabajos más relevantes sobre la temática de nichos climáticos en varios organismos, desde animales hasta plantas y los trabajos existentes sobre plantas leñosas principalmente y el grupo específico de helechos realizados en la región y el país. Adicionalmente, se mencionan las perspectivas de los estudios que pueden generarse a partir de los resultados de este estudio y complementar los vacíos asociados a la tolerancia térmica y la potencial vulnerabilidad de los helechos a los efectos del cambio climático.

En la sección final se presentan las conclusiones a las que se llegaron en este estudio y constituyen los principales aportes al conocimiento en el grupo de los helechos en los ecosistemas montañosos. Además, se incluye una sección de recomendaciones en donde se propone nuevas investigaciones y nuevos enfoques de carácter metodológico que permitan robustecer el conocimiento de los nichos térmicos en helechos.

Capítulo primero

Marco conceptual de la investigación

1. Los helechos y sus generalidades

Las plantas que se incluyen en los clados de licófitas y helechos comparten ciertas características como en la presencia de tejidos vasculares, la ausencia de semillas, la presencia de esporas, por tales razones históricamente sus miembros se agrupan como “pteridófitas” y “helechos y helechos afines” (Smith et al. 2006). Así, los helechos (monilofitos) y los llamados “helechos-afines” (cola de caballo, psilotáceas y licofitas), por conveniencia han sido agrupados en un grupo no-monofilético, denominado “helechos” (Pouteau et al. 2016). Y a pesar que estos grupos de plantas tienen una historia evolutiva que data de aproximadamente 300 millones de años (Yarborough y Powell 2002) aún en la actualidad se intenta entender las relaciones existentes entre y dentro de ellos (Christenhusz y Chase 2014).

De acuerdo a Sharpe y Mehlreter (2010) el ciclo de vida general de los helechos consiste de tres etapas básicas: espora, gametofito y esporofito (figura 1). En el esporofito, que es la planta que contiene el tallo (rizoma), las hojas (frondes) y las raíces, se encuentran los esporangios que producen las esporas, las cuales se dispersan a ambientes adecuados y germinan en un gametofito donde se da la reproducción sexual. Además, existe la posibilidad de que realicen propagación vegetativa a partir de brotes del esporofito. Es así como, se debe considerar al gametofito y al esporofito como dos formas de vida diferentes y que por tanto muestran diferencias ecológicas entre ellas. El estudio realizado por Watkins, Mack, y Mulkey (2007) establece que los estudios realizados en helechos alrededor del mundo se enfocan en comprender mejor la biología de los esporofitos, mientras que estudios en gametofitos son escasos a pesar de ser la forma de vida que inicialmente da lugar a las distribuciones de esporofitos.

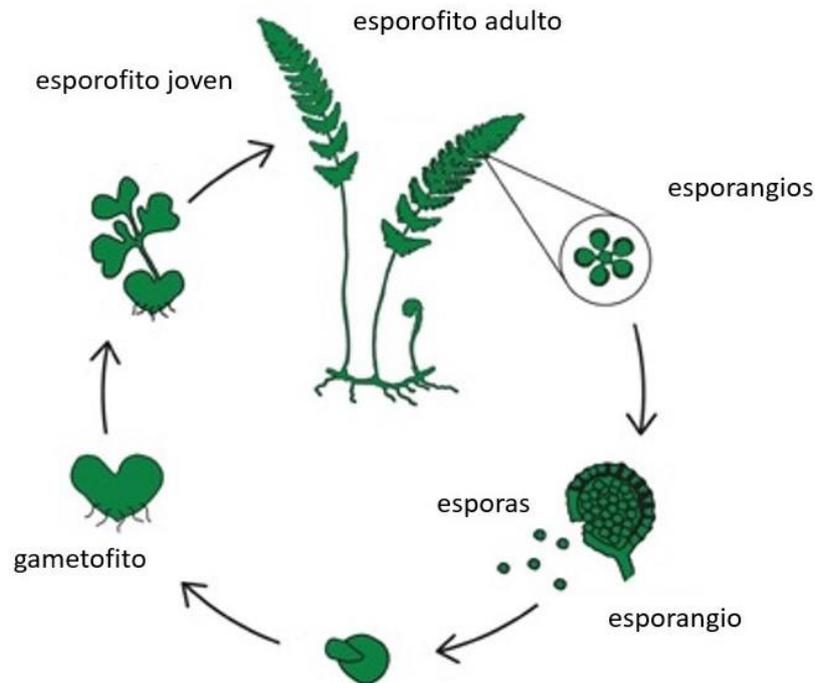


Figura 1. Ciclo de vida de un helecho. Se muestra sus tres etapas principales: espora, gametofito, esporofito.

Fuente: Elaboración propia con base en Grusz A. (2016).

El ciclo de vida de los helechos es de particular importancia, porque a pesar de que juegan un papel significativo a nivel del ecosistema en bosques templados y tropicales, todavía se desconocen muchos aspectos ecológicos sobre ellos (Page 2002). De hecho, Watkins y colaboradores (2007) mencionan que la escasez de información ecológica sobre los helechos es sorprendente, aunque se sabe que en los bosques tropicales y hábitats montanos tiene una importante representación con un 13 % de la flora vascular y en islas alcanzar un 15 % (Kessler 2010) y, en general, se determina que los helechos controlan el potencial de regeneración de los bosques en todo el mundo (Coomes et al. 2005). También podrían ser actores críticos en el establecimiento de ecosistemas, puesto que su hojarasca inmoviliza el nitrógeno y el fósforo y conserva estos nutrientes en el sistema (Russell y Vitousek 1997).

2. Diversidad de helechos

En cuanto a su distribución, los helechos pueden considerarse un grupo de plantas cosmopolitas, dado que están ampliamente diseminados y existen numerosas especies que están adaptadas a condiciones extremas de temperatura y disponibilidad de agua, por lo

que pueden encontrarse en una amplia diversidad de ecosistemas (Carvajal-Hernández et al. 2018; Hietz 2010). De acuerdo con Page (2002), existen cinco características evolutivas para que los helechos puedan ocupar esta gran variedad de hábitats: alta capacidad fotosintética en ambientes con poca luz; defensas contra herbívoros como presencia de nectarios (Koptur et al. 2013), tricomas y una combinación de rasgos químicos (Farias et al. 2020); tolerancia a sustratos bajos en nutrientes; dispersión a larga distancia a través de esporas; e independencia de vectores bióticos para su reproducción.

2.1 Diversidad global

En base a datos morfológicos y moleculares, el Grupo de Filogenia de Pteridofitas estima la existencia en el mundo de 11916 especies repartidas en 337 géneros, 51 familias, 14 órdenes y 2 clases (Schuettpelz et al. 2016). El 75 % de estas especies se distribuye en las montañas tropicales de dos grandes regiones: la primera está en América entre el sureste de México, Las Antillas, Centroamérica y Los Andes desde Venezuela hasta Bolivia y la segunda en el Sureste de Asia y Malasia (Given 1993; Tejero-Díez et al. 2011). Por su parte, las zonas templadas de ambos hemisferios y África tienen relativamente pocas especies (Aldasoro, Cabezas, y Aedo 2004), en este último continente debido probablemente a los cambios climáticos en el Pleistoceno (Tryon, Hodge, y Tryon 2012).

2.2 Diversidad regional

En lo que corresponde a la región americana, de acuerdo a Tryon y Tryon (2012), existen 3250 especies en América, de las cuales 3000 están en los trópicos, desde el sur de Florida y México hasta el norte de Chile y Uruguay. Estos autores también mencionan que la cuenca del Amazonas, a pesar de su gran tamaño, tiene una flora pobre en pteridofitas y que la mayor riqueza se encuentra en los Andes. Además, las especies de páramo presentan una estructura particular que probablemente está relacionada a la existencia de alta insolación y radiación ultravioleta y alternación de días muy calientes con noches frías. Cabe señalar que, en cuanto a los límites altitudinales, se propone que se considere Amazonía hasta los 700 m s. n. m. y por encima de esa altitud se considere como Andes (Eva et al. 2005).

La región montañosa de América tropical posee la mayor cantidad de especies debido a su alta diversidad ecológica y la existencia de un mosaico de ambientes (Salazar et al. 2015), pero sobre todo se relacionaría a una combinación óptima de alta humedad y temperaturas moderadas en elevaciones medias (Kessler 2001; Hemp 2002; Bhattarai, Vetaas, y Grytnes 2004). En esta situación, la riqueza de especies puede verse limitada por diferentes variables climáticas en los extremos de los gradientes de elevación tropical, así, por las bajas temperaturas en los extremos superiores y por la disponibilidad limitada de agua en los extremos inferiores (Kluge, Kessler, y Dunn 2006).

2.3 Diversidad en Ecuador

Los helechos en el Ecuador se encuentran ampliamente distribuidos desde el nivel del mar hasta los páramos a más de 3500 m de altitud, aunque los páramos y los bosques tropicales son diversos en este grupo de plantas, su concentración es mayor en bosques nublados entre 1000 y 3000 m de altitud (Navarrete et al. 2006). Hasta hace 20 años se estimaba que este grupo estaba representado con alrededor de 1300 especies, lo que significaba el 8.5 % del total de plantas vasculares del país (Jorgensen y Leon-Yanez 1999). La información más actual dada por (Neill 2012), establece que en Ecuador existen alrededor de 17748 especies de plantas vasculares, de las cuales 1422 son helechos, lo que representa el 8 % de toda la flora vascular. Esta riqueza toma particular importancia, dado que, el Ecuador tiene una superficie pequeña en comparación a otros países de la región. Por ejemplo, se estima que en Colombia existen 1633 especies (Murillo Aldana y Murillo 2018), en Perú alrededor de 1200 especies (Smith et al. 2005) y en Bolivia 1.163 especies (Soria-Auza et al. 2007). Además, como referencia México posee 1010 especies y aproximadamente 1200 si se considera a las provincias fitogeográficas que incluyen las zonas áridas del sur de los Estados Unidos (parte de Arizona y Texas) hasta los bosques estacionales en el norte de Nicaragua (Tejero-Díez D. et al. 2011).

3. Importancia de los helechos como grupo focal

Es importante contextualizar que un indicador ecológico se considera a una especie o grupo de especies que refleja fácilmente el estado abiótico o biótico de hábitats clave o actúa como una alerta temprana a la acción de un estresor previsto, incluso se

podrían adoptar otros niveles taxonómicos como género o familia y hasta atributos ecológicos como riqueza y diversidad (Dale y Beyeler 2001). Della y Falkenberg (2019) recogen varios estudios que prueban que el uso de helechos como indicadores ecológicos es cada vez más convencional, no solo a nivel de especie sino también a nivel de géneros y familias. Además, establecen que este grupo de plantas vasculares puede actuar como indicador ecológico con diferentes propósitos: clasificación de vegetación, suelos, ambientes y ecosistemas; integridad o calidad ambiental; disturbio; regeneración o restauración de hábitats y/o ecosistemas; cambios climáticos; contaminación de aire, suelo o agua; y asociación con otros grupos de organismos.

Los helechos son de interés particular porque, por un lado, son un componente importante de la estructura de la mayoría de las comunidades vegetales, por lo que conocer la diversidad, distribución y dinámica de sus poblaciones es fundamental para entender los procesos de sucesión y restauración (Tuomisto y Ruokolainen 1994; Hill y Silander 2001; A. J. Duque et al. 2005; Barradas Paciencia y Prado 2005; Kessler, Karger, y Kluge 2016) y por otro, un gran número de géneros o especies son fácilmente reconocibles en el campo (Salovaara et al. 2004) lo que representa una gran ventaja metodológica. Además, los helechos pueden influir directamente en el asentamiento y crecimiento de otras plantas forestales en bosques templados, o sus patrones de distribución pueden correlacionarse con los de plantas forestales debido a una respuesta común a factores externos como inundaciones o topografía (Duque et al. 2005).

Dado que la distribución de los helechos a escala local tiene un patrón establecido y que está fuertemente relacionada con las variables abióticas, la presencia o la ausencia de helechos expresa las características de los microhábitats donde ocurren, la textura y fertilidad del suelo, la temperatura y humedad atmosféricas, la precipitación y la intensidad de la luz como *Adiantum poiretii*, *Dryopteris sparsa* y *Tectaria paradoxa* que crecen estrictamente en condiciones de alta precipitación, alta humedad atmosférica y baja temperatura (Patil et al. 2016). Adicionalmente, los gametofitos muestran un alto grado de sensibilidad a la disponibilidad de agua y a la temperatura, por lo que son considerados buenos indicadores de los cambios ambientales en los bosques, incluyendo parámetros microclimáticos y edáficos (Watkins, Mack, y Mulkey 2007).

Muchos estudios se enfocan en evaluar a los helechos como indicadores ecológicos de los cambios climáticos en zonas templadas del planeta (Bässler et al. 2010; Brady, Monleon, y Gray 2010; Kosenkov y Mardashova 2014; Traoré et al. 2015). Para

zonas tropicales existe un trabajo que brinda particular relevancia a los helechos en los cambios de composición de la flora, pero en condiciones de cambios paleo-climáticos (Hansen et al. 2003). Se evidencia la falta de estudios en los trópicos y específicamente en los neotrópicos que demuestren que los helechos pueden ser indicadores ecológicos en un contexto de variación climática.

4. Los gradientes altitudinales y su relevancia para evaluar los efectos a gran escala del cambio climático

Patil y colaboradores (2016) mencionan que los gradientes altitudinales son complejos y variados en factores climáticos, edáficos y bióticos y que su característica esencial es que, con el aumento de la elevación, hay una disminución de la temperatura y un aumento de la precipitación, la humedad relativa y la humedad del suelo. Lloret y González-Mancebo (2011) establecen que tales gradientes constituyen una herramienta versátil para estudiar la relación entre la distribución de las especies y el clima, puesto que es posible evaluar una importante variación climática dentro de distancias geográficas cortas. Indican también, que estos permitirían conocer de mejor manera los posibles impactos del cambio climático en diferentes grupos biológicos, valorando las respuestas de las especies y las comunidades a la variación climática, es decir, explorando su sensibilidad a nuevas condiciones climáticas y su capacidad de ajustar el rango de su distribución.

4.1 Relación de los gradientes altitudinales neotropicales con los patrones de diversidad

Existe una distribución diferencial de las especies a lo largo de las montañas, por tal razón los patrones de diversidad en gradientes altitudinales han sido objeto de estudio en varios grupos taxonómicos (Stevens 1992; McCain 2007; Sharma et al. 2019) . Así, para una gran variedad de taxa, en gradientes altitudinales tropicales, se consideraba que la riqueza de especies disminuye con el aumento de altitud (Rahbek 1995). Sin embargo, un meta-análisis realizado por Rahbek (2005) que incluyó el análisis de 204 gradientes de elevación, ha indicado un patrón de disminución monotónica de la riqueza de especies en un 25 % de los gradientes, y un patrón en forma de joroba (riqueza máxima en las

elevaciones medias) en casi 50 % de ellos (Colwell y Lees 2000). Cuando se considera el efecto del área, donde el grupo regional de especies disminuye con la elevación como resultado de la disminución del área del rango de elevación (McCain 2007), la proporción que muestra una distribución en forma de joroba alcanza el 80 % (Rahbek 2005).

Se intenta comprender mejor los patrones y las causas de las distribuciones de las especies a lo largo de los gradientes de elevación, pero aún no es posible alcanzar un consenso que establezca un patrón definitivo y los mecanismos asociados (Grytnes y McCain 2007), aun así, hay alternativas propuestas (Ricklefs 2007) para explicar los patrones de diversidad:

- a) *Las variables climáticas, tales como la temperatura y humedad, así como también la disponibilidad de energía y la productividad de los ecosistemas.* Kreft y colaboradores (2008) establecen como predictores claves de la riqueza de especies en escala global, a la evapotranspiración potencial, el número de días húmedos por año y la medida de la heterogeneidad topográfica y del hábitat. Cuesta y colaboradores (2017) con relación a los gradientes latitudinales o de elevación, encontraron una fuerte asociación de las características climáticas y del sustrato con la composición de la comunidad y la riqueza de especies en las cumbres altoandinas tropicales. Además, establecen que los factores ambientales que limitan la productividad en altitudes elevadas también podrían influir en la riqueza de especies. Por último, varios autores han interpretado comúnmente al patrón de alta riqueza de helechos en elevaciones medias como una consecuencia de las condiciones ambientales equilibradas, sin extremos como la sequía en elevaciones bajas y la congelación en elevaciones altas (Kessler 2001; Hemp 2002; Bhattarai, Vetaas, y Grytnes 2004; Kluge y Kessler 2007; Kessler et al. 2011).
- b) *Procesos históricos y evolutivos.* En el estudio realizado por Salazar y colaboradores (2015), se establece la alta riqueza de helechos en elevaciones medias posiblemente esté relacionada con la productividad del ecosistema (Currie et al. 2004; Evans, Warren, y Gaston 2005) y procesos evolutivos que derivan en mayores tasas de especiación o menores tasas de extinción bajo condiciones climáticas determinadas en el gradiente altitudinal. Griffiths y colaboradores (2021) investigaron patrones de diversidad taxonómica y evolutiva de árboles a través de un largo gradiente de elevación en bosques montanos tropicales en el flanco amazónico de los Andes peruanos, encontrando un predominio de linajes

más antiguos en las elevaciones medias y altas y una restricción de muchos linajes jóvenes a elevaciones más bajas. Estos resultados apoyan la hipótesis de una mezcla de floras de tierras bajas tropicales y montañas tropicales evolutivamente distintas en elevaciones medias.

En los helechos, como grupo de interés de este estudio, es establecido que el 58 % de todas las especies se encuentran en ocho zonas críticas principalmente montañosas tropicales y subtropicales que, en conjunto, comprenden solamente el 7 % de la superficie terrestre de la Tierra (Suissa, Sundue, y Testo 2021). La riqueza de especies de este grupo también muestra un patrón unimodal con respecto a la altitud, donde el pico máximo de especies se encuentra en elevaciones medias (Kluge, Kessler, y Dunn 2006; Salazar et al. 2015; Bhattarai, Vetaas, y Grytnes 2004) (figura 2). En Nepal, en un gradiente entre 100 y 4800 m s. n. m. se determinó el pico de riqueza en la mitad del gradiente, es decir a los 2000 m s. n. m. (Bhattarai, Vetaas, y Grytnes 2004). En Borneo, el pico de riqueza se encontró en los 1500 m s. n. m., en un gradiente entre 300 y 3910 m s. n. m (Grytnes y Beaman 2006). Por su parte en Bolivia, Kessler (2001) en un gradiente entre 200 y 4050, reporta un pico de riqueza entre los 1500 y 2000 m s. n. m.

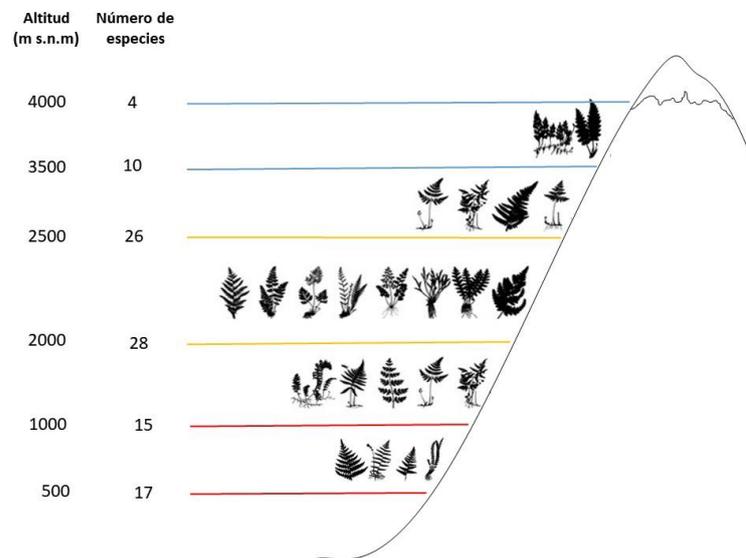


Figura 2. Gradiente altitudinal tropical donde se esquematiza mayor riqueza expresada con mayor número de especies de helechos en elevaciones medias (2000-2500 m s. n. m.) y menor riqueza en los extremos del gradiente.

Fuente: Elaboración propia con base en (Salazar et al. 2015)

Por otro lado, la riqueza de helechos generalmente decrece al alejarse del ecuador hacia latitudes más altas (Karger et al. 2011). En México, Hernández-Rojas y

colaboradores (2020) confirman que, en promedio los rangos de especies latitudinales de helechos se vuelven más amplios en latitudes más altas, lo que está de acuerdo con la regla de Rapoport que propone que el tamaño del rango latitudinal de las especies es mayor en latitudes más altas, y que las especies tropicales tienden a tener rangos más pequeños, lo que permite que más especies coexistan en las regiones tropicales frente a las templadas (Stevens 1989). En este estudio también confirmaron que la riqueza de especies aumentó gradualmente hasta alcanzar el rango de 1500 y 2000 m s. n. m., y luego decreció con el aumento de la elevación, aunque esto se apoyó solo en el lado del Atlántico (Golfo de México y el Caribe) de México, mientras que en el lado más seco del Pacífico no se detectó ninguna tendencia.

Hay evidencia también que la diversidad de helechos alcanza su punto máximo en los bosques nubosos montanos tropicales y disminuye hacia elevaciones más bajas y altas (Kessler et al. 2011; Khine et al. 2019). Aunque en sistemas con tendencias climáticas complejas como este tipo de bosques, el gradiente de diversidad altitudinal aún no se comprende completamente, en especial en las elevaciones medias (Nottingham et al. 2018). Y justamente son estos bosques de montaña de América del Sur, un excelente sitio para investigar los aspectos ambientales y evolutivos del gradiente de diversidad asociado a la elevación (Griffiths et al. 2021).

4.2 Respuestas de las plantas tropicales a la variación climática relacionada a la elevación

Un fundamento adicional sobre cómo se determina la distribución de especies en las montañas tropicales, constituye la Hipótesis de la Variabilidad Climática (en inglés CVH; Stevens 1989) que postula que condiciones climáticas con un fuerte componente estacional, lo que ocurre en la mayoría de las regiones templadas, favorece a que las especies presenten tolerancias térmicas más amplias. En contraste, en condiciones climáticas con poca variabilidad, como ocurre en gran parte de los trópicos, las especies deberían evolucionar para tener tolerancias térmicas estrechas (Gaston y Chown 1999; Perez, Stroud, y Feeley 2016)

Las ideas fundamentales para el establecimiento de esta hipótesis fueron propuestas por Janzen (1967) quien relacionó estas consideraciones climáticas y fisiológicas con los gradientes de elevación, sugiriendo que los pasos de montaña

tropicales son barreras más efectivas para la dispersión que los pasos de una región templada de altitud equivalente, simplemente porque los organismos tropicales que intentan subir (o bajar) una montaña probablemente encontrarían temperaturas para las que no están adaptados. Por lo tanto, los pasos de montaña son en términos fisiológicos “más altos en los trópicos” porque implican mayores costos de aptitud para la dispersión (Ghalambor 2006). Entonces, las especies que se encuentran en altitudes bajas de un gradiente deberían tener amplitudes térmicas más estrechas (especialistas térmicos) que las especies de altitudes elevadas (generalistas térmicos) (Muñoz y Bodensteiner 2019; Pintanel et al. 2019) (figura 3).

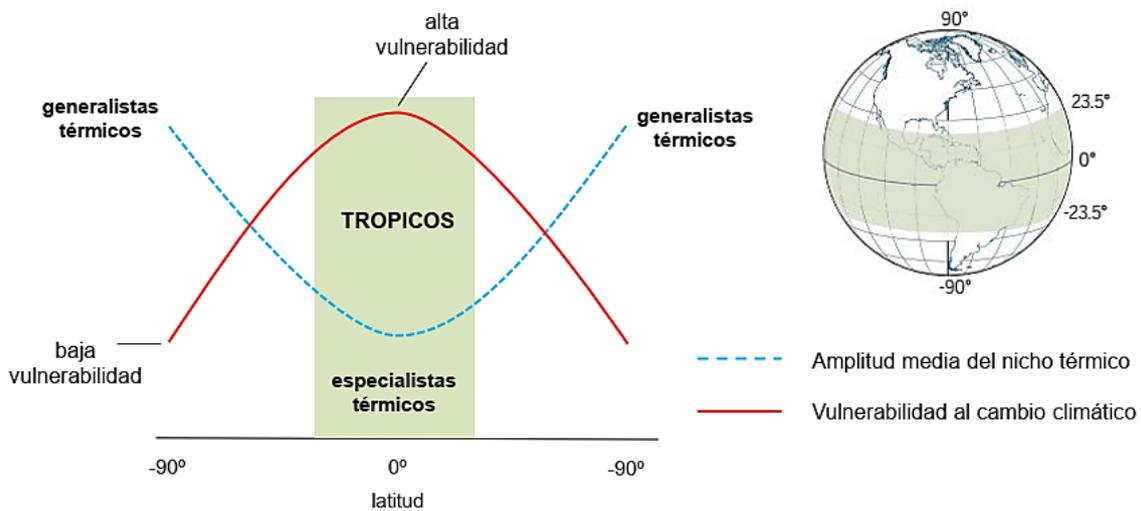


Figura 3. Esquema de la categoría térmica y grado de vulnerabilidad de las especies propuesta en la Hipótesis de Variabilidad Climática (CVH).

Fuente: Elaboración propia con base en Pérez, Stroud y Feeley (2016).

Esta hipótesis también se relaciona con la riqueza de especies, pues en un gradiente altitudinal tropical se genera una mayor estratificación térmica, lo que se traduciría en una disminución del tamaño del área de distribución y la amplitud del nicho de las especies, limitando la dispersión y el flujo de genes y estimulando la especiación (Rahbek 1995; Polato et al. 2018).

Importantes investigaciones han probado la CVH en diferentes grupos de organismos para intentar comprender las respuestas biológicas al cambio climático. Una de las más relevantes fue desarrollada por Chan y colaboradores (2016), en este trabajo se propuso relacionar a la CVH como el mecanismo conductor de la regla de Rapoport, que postula una correlación positiva entre el tamaño del área de distribución de las especies y la latitud o elevación. Ellos probaron esta hipótesis clásica para los tamaños de

rango altitudinal de más de 16592 especies de roedores, murciélagos, pájaros, lagartijas, serpientes, salamandras y ranas en 180 gradientes montañosos y sus resultados apoyan que el tamaño medio del rango altitudinal se correlaciona positivamente con el alcance de la variación de temperatura estacional y se correlaciona negativamente con la variación diaria de temperatura entre gradientes.

Trabajos más relacionados al Neotrópico y a Ecuador también han sido realizados para comprobar las propuestas de la CVH. Polato y colaboradores (2018) midieron la tolerancia térmica y los rasgos de dispersión de las especies tropicales en los Andes de Ecuador y especies templadas en Colorado, EE. UU. en tres órdenes de insectos de río: efímeras (Ephemeroptera), moscas de piedra (Plecoptera) y tricópteros (Trichoptera), comprobando que las especies del trópico de los tres órdenes tienen tolerancias térmicas notablemente más estrechas y una menor dispersión que las especies templadas, lo que implica tasas de especiación tropical más altas y una mayor acumulación de especies a lo largo del tiempo.

Shah y colaboradores (2021) midieron las amplitudes térmicas (es decir, la diferencia entre el máximo y el mínimo térmico crítico, conceptos que se desarrollarán posteriormente en este documento) de 62 especies de insectos acuáticos de arroyos templados (Colorado, EE. UU.) y tropicales (Papallacta, Ecuador) abarcando un gradiente altitudinal de 2000 metros. Como predice la CVH los insectos acuáticos templados exhibieron amplitudes térmicas más amplias que los insectos tropicales. Sin embargo, la elevación tuvo efectos contrarios en los patrones de amplitud térmica: en las especies templadas, la amplitud térmica disminuyó con el aumento de la elevación y en las especies tropicales, la amplitud se incrementó al aumentar la elevación.

Pintanel y colaboradores (2019; 2022) en dos estudios probaron las premisas de la CVH a gran escala (elevación) y pequeña (microhábitat), estimando los límites de tolerancia térmica de ranas en una cadena montañosa con bosques y hábitats abiertos a través de un gradiente altitudinal amplio a lo largo de los Andes tropicales de Ecuador. En tales estudios se corrobora que las especies de hábitats térmicos con menor estabilidad térmica ambiental exhiben tolerancias térmicas más estrechas que las especies de hábitats con mayor superposición climática con la elevación.

En relación con las plantas vasculares existen dos estudios muy relevantes en la región andina, en el primero de Cuesta y colaboradores (2020) se probó la CVH para 507 especies en 49 comunidades de cumbres altoandinas (>3000 m s.n.m.) a lo largo de un

transecto latitudinal de 4200 km y un gradiente altitudinal de cerca de 2000 metros. Se determinó que las especies restringidas al ecuador mostraron una amplitud de nicho térmico más estrecha que las especies cuyas áreas de distribución se extienden lejos de esa latitud. Sin embargo, no encontraron ninguna relación entre la amplitud del nicho de las especies y la elevación ni con el puntaje de la amplitud de las comunidades y la elevación. Además, sus resultados indican que las comunidades de plantas estudiadas que se localizan en elevaciones más altas y latitudes más bajas tendrían una mayor susceptibilidad al calentamiento

En el segundo estudio, Montaña-Centellas y colaboradores (2023) determinaron las distribuciones altitudinales de casi 2300 especies de plantas leñosas a lo largo de un gradiente altitudinal (~209-3800 m s.n.m.) en las vertientes orientales de los Andes bolivianos para probar la CVH con un enfoque a nivel de especie y evaluar si los tamaños de rango altitudinal se explican por los niveles de variabilidad térmica que experimentan las especies. Se comprobó que la variabilidad térmica tuvo un fuerte efecto positivo en el tamaño del área de distribución y las especies expuestas a una mayor variabilidad térmica tuvieron distribuciones altitudinales más amplias; el estudio también sugiere que las floras montanas tropicales serían potencialmente vulnerables a los efectos del calentamiento global en regiones más cálidas.

4.3 Principales estudios del impacto del cambio climático en especies y comunidades de plantas

Varios estudios están intentando demostrar que los cambios en el clima involucran cambios en la composición de las comunidades de plantas, donde determinados grupos de especies se vean beneficiadas y otros grupos sean perjudicados para la conformación de nuevas comunidades (De Frenne et al. 2013; Auffret et al. 2023; Feeley et al. 2023). Así, el calentamiento climático estaría aumentando el predominio de las especies adaptadas al calor en un proceso descrito como “termofilización”, el cual no está ocurriendo en todas las comunidades alrededor del planeta, pero en las que está ocurriendo, generalmente lo hace a velocidades más lentas que los aumentos de temperatura regionales (De Frenne et al. 2013). En Europa los cambios en abundancia de especies podrían explicarse no solo por la termofilización sino posiblemente por una disminución de especies adaptadas al frío y un aumento de las especies generalistas; un

aumento en las especies adaptadas al calor y una disminución en las especies generalistas; un aumento en todos los grupos de especies, pero con un mayor aumento relativo en las especies adaptadas al calor; o una disminución en todos los grupos de especies, pero con un menor incremento relativo en las especies adaptadas al calor (Gosselin 2016).

La escasez de datos ecológicos y biogeográficos básicos de los trópicos constituye un limitante para extrapolar patrones macroecológicos o para modelar futuras respuestas ambientales a cambios en el clima (Perez, Stroud, y Feeley 2016). Aun así, hay trabajos como el de Duque, Stevenson, y Feeley (2015) que analizaron los patrones de cambio de composición de 16 parcelas de árboles adultos y juveniles en los bosques tropicales del norte de los Andes y las tierras bajas adyacentes en el noroeste de Colombia, los análisis evidencian que la composición de las especies de árboles está fuertemente vinculada a la temperatura y que la composición está cambiando direccionalmente a lo largo del tiempo, potencialmente en respuesta al cambio climático y al aumento de las temperaturas. Es decir, se ratifica el proceso de termofilización, mismo que se está produciendo tanto en los árboles adultos como en los juveniles y en tasas compatibles con el calentamiento simultáneo. En la termofilización relacionada a la elevación, las especies con distribuciones centradas en elevaciones más bajas y cálidas (es decir, especies más termofílicas) aumentan en abundancia relativa y las especies con distribuciones centradas en elevaciones más altas y frías (es decir, especies menos termófilas o criófilas) disminuyen en abundancia relativa a lo largo del tiempo. Este patrón refleja lo observado en otros sitios montanos neotropicales (Feeley et al. 2011, 2013; Fadrique et al. 2018).

En cuanto a los cambios de distribución en los bosques tropicales la evidencia disponible sugiere que efectivamente muchas especies de plantas tropicales están “migrando” hacia arriba. El estudio realizado por Feeley y colaboradores (2011), valoró 38 géneros de árboles andinos dispuestos en un gradiente de elevación de 950 a 3400 m s.n.m. en el Parque Nacional Manu en el sureste del Perú para caracterizar los cambios en las distribuciones y analizar los cambios en su composición a través del tiempo, los resultados obtenidos determinan que la mayoría de los géneros modificaron sus distribuciones medias en pendiente ascendente durante el período de estudio la tasa media de migración es de aproximadamente 2.5 a 3.5 metros en vertical en pendiente por año.

En otro estudio de Feeley y colaboradores (2013), se analizó los cambios en la composición de especies de árboles en un gradiente altitudinal de 70 a 2800 m s.n.m. en Costa Rica y determinaron que los rangos de especies están cambiando en sentido

ascendente, apoyando la hipótesis de las migraciones de especies impulsadas por el clima, adicionalmente precisó que los cambios observados en la composición se debieron principalmente a eventos de mortalidad, proponiendo que los individuos de muchas especies de árboles tropicales no podrán tolerar el calentamiento futuro.

Por último, hay que mencionar el estudio de Morueta-Holme y colaboradores (2015), que documentó los cambios ascendentes en la distribución de las zonas de vegetación y los aumentos en los límites máximos de elevación de individuos de plantas en el volcán Chimborazo en Ecuador, los resultados muestran que el límite de crecimiento de las plantas ya ha sido fuertemente impulsado hacia altitudes mayores y evidencian que el calentamiento global está modificando fuertemente las distribuciones de las plantas tropicales, lo que concuerda con la propuesta de Humboldt de que el clima es el control primario sobre la distribución altitudinal de la vegetación (Rahbek et al. 2019).

Con relación a los helechos, varios estudios recogidos por Anderson (2018) en helechos han examinado los posibles efectos del cambio climático, evaluando la elevación de la concentración de CO₂, el incremento de temperatura y cambios de precipitación, en la adaptación y el éxito reproductivo respecto a germinación y vitalidad de la spora, crecimiento del gametofito y éxito reproductivo, crecimiento y maduración del esporofito. Los estudios reflejan que el grupo del género *Hymenophyllum* experimentarían una respuesta frágil a las principales variables del cambio climático y se podrían evidenciar grandes pérdidas de diversidad, sin embargo, el aumento de las concentraciones atmosféricas de CO₂ podría mejorar la supervivencia a través del aumento de la producción primaria. Las especies de *Osmunda*, por su parte, solo podrían mantener sus dinámicas poblacionales si los pantanos de primavera se mantienen sin alteración para que los propágulos provenientes de ellos constituyan un suministro continuo para sus poblaciones. Otra especie, *Asplenium nidus*, constituiría un ejemplo de una planta epífita adaptada a las demandas de existencia del alto dosel, que incluyen largos períodos prolongados de escasez de agua, lo que aumenta su potencial de supervivencia en un posible aumento del estrés hídrico y temperaturas más elevadas asociadas con el cambio climático global. También existe evidencia que dos especies del género *Lygodium* muestran una alta tasa de auto-fertilización intragametofítica, lo que probablemente ha facilitado su capacidad para colonizar y diseminarse a través de la Florida y otras regiones climáticas cálidas del continente americano, este hecho implicaría una gran ventaja para asegurar su supervivencia en el caso de incrementos de temperatura.

Finalmente, ciertas especies del género *Cheilanthes* muestran unas notables características adaptativas que les permiten resistir a condiciones de sequía y también revivir rápidamente cuando la humedad disponible es suficiente en desiertos y otras zonas áridas, este hecho podría asegurar su adaptación a una gran variedad de escenario de cambio climático.

En otro trabajo, Pouteau y colaboradores (2016) realizaron modelos climáticos e identificaron que los impactos del cambio climático incluirían cambios en diversidad y abundancia de helechos en Tahití y un eventual aumento de riesgo de extinción debido a la baja correspondencia entre las distribuciones de especies actuales y las proyectadas.

5. Rasgos funcionales

La evidencia previamente presentada demuestra que las plantas están respondiendo a las anomalías climáticas y aunque las respuestas de los organismos a ellas pueden resultar muy complejas, los autores Feeley, Rehm, y Machovina (2012) con base en una recopilación de estudios, indican que cualquier especie tiene cuatro respuestas posibles para enfrentar el cambio climático global:

- los individuos pueden aclimatarse a los cambios en el clima a través de la plasticidad fenotípica (aclimatación).
- las especies pueden adaptarse a través de los cambios genéticos (adaptación).
- las especies pueden cambiar sus distribuciones, o “migrar”, para permanecer en equilibrio con el clima (migración).
- si no se logra ninguna de estas primeras tres respuestas, las especies se extinguirán (extinción).

Las respuestas de las plantas y su capacidad de adaptación a los cambios ambientales se pueden reflejar a través de sus rasgos funcionales (Moor, Hylander, y Norberg 2015). Por tanto, tales rasgos son utilizados como herramientas para determinar las respuestas de las comunidades a los cambios en el ambiente (Lavorel y Garnier 2002; Nock, Vogt, y Beisner 2016). Los rasgos funcionales pueden ser características morfológicas, anatómicas, fisiológicas, reproductivas o comportamentales (Aros-Mualin et al. 2021). Según Belluau y Shipley (2018), una evaluación combinada de varios tipos de rasgos es más potente para predecir las respuestas de las plantas a cambios ambientales, que evaluar rasgos aislados.

Lavorel y Garnier (2002) sobre la base de varios trabajos de distintos autores, establecieron que los rasgos para valorar las respuestas de las plantas a los factores ambientales pueden considerarse como “suaves”, si son fáciles de medir para una gran cantidad de especies y sitios, pero no necesariamente relacionados de manera explícita con un mecanismo funcional específico, y rasgos “duros” que en general son menos accesibles, pero con un papel funcional directo. Estos rasgos comúnmente incluyen:

- forma de vida, rasgos de las hojas y tamaño del genoma en respuesta al clima.
- área foliar específica y composición química de la hoja para responder a la disponibilidad de recursos del suelo.
- ciclo de vida, tasa de crecimiento relativo y vía fotosintética para la respuesta al CO₂.
- morfología de las hojas y las raíces, y masa de semillas para la respuesta a la sombra.
- ciclo de vida, altura de la planta, arquitectura, rebrote y características de las semillas para responder a la perturbación.
- pruebas extensivas que relacionan grandes conjuntos de rasgos con gradientes ambientales complejos.

El estudio de Soudzilovskaia y colaboradores (2013), revela que los rasgos funcionales de las plantas alpinas en el noroeste de Rusia se pueden usar como predictores de la respuesta de la vegetación al calentamiento climático, en ese cinturón montañoso, los rasgos que promueven la conservación del agua de la hoja (mayor masa de hojas por área, hojas más gruesas) y grandes inversiones en reservas subterráneas (contenido de carbono en la raíz) fueron los mejores predictores del aumento de la abundancia de especies con el aumento de la temperatura. A pesar de las incertidumbres sobre los mecanismos exactos del efecto de la temperatura, los datos demuestran que los rasgos funcionales son una herramienta poderosa para pronosticar cambios en la estructura de la vegetación atribuible a los cambios climáticos (Tovar et al. 2013; Fadrique et al. 2018; Cuesta et al. 2020; Feeley et al. 2020).

En el estudio de Valencia, Quero, y Maestre (2016) se determina que los rasgos funcionales modularon las respuestas fotosintéticas al calentamiento, así, el calentamiento aumentó las tasas de fotosíntesis al comienzo de la temporada de crecimiento y las especies más grandes con hojas más cortas tuvieron tasas de fotosíntesis

más altas bajo calentamiento en comparación con las especies más pequeñas con hojas más grandes.

5.1 La temperatura y los rasgos del nicho térmico de las especies

La temperatura al incidir directamente en los procesos bioquímicos y fisiológicos de los organismos es uno de los factores que más influyen en la presencia y el rendimiento de las especies tanto en el tiempo como en el espacio (Lutterschmidt y Hutchison 1997). Y como se puntualizó en secciones anteriores, la temperatura ambiental se considera un factor crítico, aunque no el único, para determinar la distribución de las especies. En consecuencia, un número importante investigaciones sobre los efectos del cambio climático en la biodiversidad, cuyo indicador más común es el aumento de la temperatura, sugieren que tendría incidencia en la diversidad biológica, la distribución espacial de las especies y las tasas de crecimiento poblacional asociadas (Root et al. 2005; Colwell et al. 2008; Laurance et al. 2011; Maggini et al. 2011; Donnelly et al. 2012; De Frenne et al. 2013; García-Robledo et al. 2014; Urban 2015; Báez et al. 2016; Pecl et al. 2017; Fadrique et al. 2018).

Una herramienta clave para evaluar la susceptibilidad de las especies o comunidades a eventuales cambios de clima en el planeta es la caracterización de los rasgos que están relacionados a su nicho fisiológico, su tolerancia térmica y su capacidad de aclimatación (Addo-Bediako, Chown, y Gaston 2000). Considerando que las emisiones globales de gases de efecto invernadero seguirán aumentando en el futuro próximo, provocando un incremento de temperatura para los tópicos entre 2°C y 4°C, según la mayoría de los modelos climáticos, y que tal incremento tendría una incidencia en la ecofisiología de los organismos (Field, Barros, e Intergovernmental Panel on Climate Change. Working Group II 2014), la evaluación de los rasgos que están directamente relacionados a comprender mejor la dinámica fisiológica de la temperatura en las plantas y determinar adecuadamente los márgenes de seguridad térmica, constituyen una poderosa herramienta para plantear posibles respuestas a nivel evolutivo, de distribución de especies o a nivel ecológico dentro de las comunidades naturales (Lancaster y Humphreys 2020; Slot et al. 2020).

Huey y colaboradores (2012) establecen que, en ectotermos, es decir organismos que no poseen un mecanismo termorregulador y su temperatura depende de las condiciones ambientales, una curva de “rendimiento” o “aptitud” térmica sirve para

describir cómo un cambio en la temperatura influye en su sensibilidad fisiológica y su aptitud. En dicha curva existen dos límites críticos o “temperaturas críticas”, una máxima y otra mínima (TCmax y TCmin), dentro de las cuales se establece una amplitud térmica (At) y el punto donde el rendimiento alcanza un máximo se denomina temperatura óptima u óptimo térmico (Ot). Sin embargo, explican que las curvas de rendimiento térmico pueden cambiar algo según el rasgo, la aclimatación y el tiempo de exposición a la temperatura. Arnan y colaboradores (2015) igualmente establecen que el nicho térmico es definido por su óptimo térmico y su amplitud térmica, mientras que para determinar el nicho térmico comunitario y la amplitud térmica comunitaria se agrupan los nichos térmicos individuales de las especies que conviven dentro de ella (figura 4).

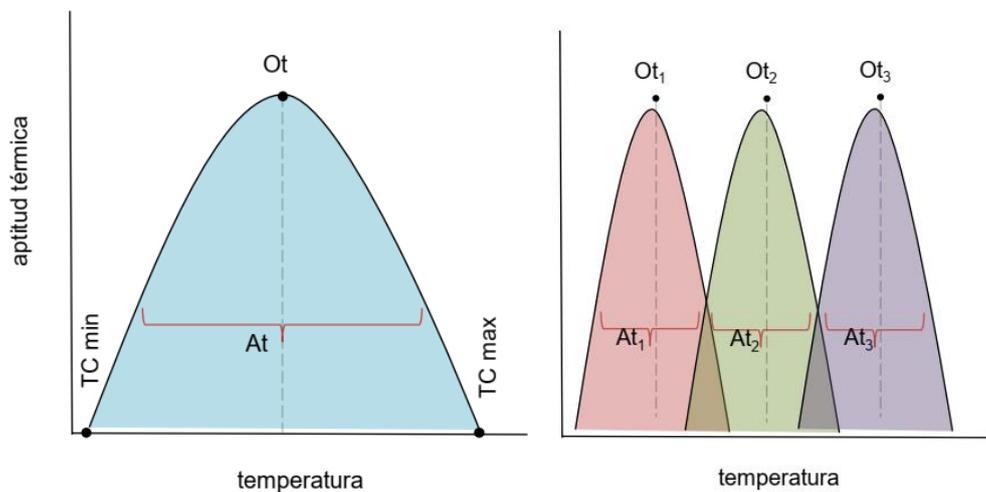


Figura 4. Esquema de la curva de aptitud térmica. En la parte izquierda se muestra la temperatura crítica mínima (TCmin), temperatura crítica máxima (TCmax), la amplitud térmica (At) y el óptimo térmico (Ot) para una especie. En la parte derecha se grafica la curva para una comunidad con tres especies.

Fuente: Elaboración propia con base en Arnan et al. (2015).

Un conocimiento más profundo de los rasgos del nicho térmico de las especies y de las comunidades de plantas en los trópicos, permitiría comprender mejor los efectos que tendrían los cambios de temperatura a largo plazo sobre ellas y además, identificar especies que puedan ser más susceptibles a los efectos del calentamiento en el sistema climático y comunidades con mayor riesgo de experimentar una variación en su composición, inducida por dicho calentamiento (Perez, Stroud, y Feeley 2016; Cuesta et al. 2020).

Capítulo segundo

Metodología y análisis de la información

1. Área de estudio

El estudio incluyó ocho niveles de elevación, ubicados en intervalos de 500 m de elevación en la ladera oriental de los Andes, en la provincia de Napo, Ecuador. Este gradiente abarcó sitios de estudio ubicados desde bosques siempreverde piemontanos en las cercanías de Río Napo - Reserva Jatun Sacha (500 m s.n.m) a través de la Reserva Biósfera Sumaco (1000 y 1500 m s.n.m), Reserva Ecológica Antisana (2000 m s.n.m), Estación Biológica Yanayacu (2500 m s.n.m) y Guango Lodge (3000 m s.n.m) hasta las elevaciones más altas en Reserva Ecológica Cayambe-Coca cerca de la línea forestal (3500 y 4000 m s.n.m) (figura 5). Las parcelas se ubicaron en bosques de ladera natural, evitando hábitats alterados antropogénica o naturalmente, así como microhábitats especiales como barrancos o cordilleras (Salazar et al. 2015), por tales razones las altitudes precisas de las parcelas difieren entre 5 y -156 m s.n.m de los niveles propuestos (Anexo 1 tabla 4).

En cada nivel altitudinal se establecieron tres parcelas, con un resultado de 24 parcelas, para este estudio cada parcela representa una comunidad de helechos terrestres (Tabla 1). La superficie de las parcelas fue de 400 m², siguiendo la metodología comúnmente utilizada para el estudio de comunidades de árboles y helechos a través de parcelas permanentes (Homeier et al. 2010; Kluge y Kessler 2011; Acebey, Krömer, y Kessler 2017). Además, Kessler y Bach (1999) indican que este tamaño de parcela es lo suficientemente grande para ser representativa en cuanto a la evaluación de la riqueza de especies de helechos y otros grupos de herbáceas, pero también lo suficientemente pequeño como para garantizar una estructura forestal suficientemente homogénea y permitir estudios rápidos pero precisos.

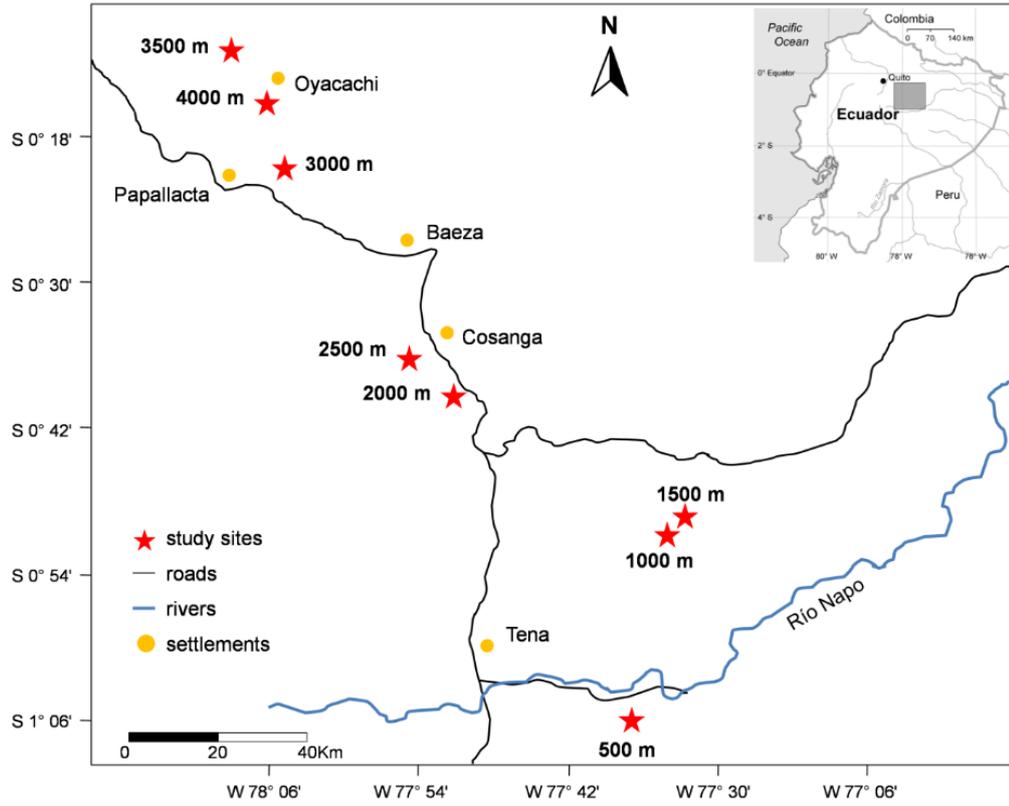


Figura 5. Ubicación de los rangos altitudinales de los sitios de estudio a lo largo del gradiente, en la provincia de Napo, Ecuador

Fuente: Modificado de Salazar *et al.*, 2015.

Tabla 1
Características de las 24 comunidades establecidas en los ocho niveles altitudinales

Comunidad	Código comunidad	Elevación (m s.n.m.)	Tipo de ecosistema
1	jatun9_500	500	Bosque siempreverde piemontano
2	jatun16_500		
3	jatun8_500		
4	gale15_1000	1000	Bosque siempreverde piemontano
5	gale13_1000		
6	gale14_1000		
7	gale10_1500	1500	Bosque siempreverde montano bajo
8	gale11_1500		
9	gale12_1500		
10	guaca2_2000	2000	Bosque siempreverde montano bajo
11	guaca5_2000		
12	guaca3_2000		
13	yana6_2500	2500	Bosque siempreverde montano bajo
14	yana7_2500		
15	yana4_2500		
16	guango22_3000	3000	Bosque siempreverde montano alto
17	guango23_3000		
18	guango24_3000		
19	oya21_3500	3500	Bosque siempreverde del páramo
20	oya20_3500		
21	oya18_3500		
22	oya19_4000	4000	Bosque siempreverde del páramo
23	oya17_4000		
24	oya1_4000		

Fuente: Elaboración propia basada en datos de Salazar *et al.*, 2015.

2. Fuentes de información y proceso metodológico

Para esta investigación se utilizó información de las especies de helechos terrestres registradas en 24 parcelas permanentes, dispuestas a lo largo de un gradiente altitudinal de 3500 m, en la vertiente oriental de los Andes, provincia de Napo. Estas

parcelas fueron establecidas en el 2009 por el grupo de investigación de Salazar y colaboradores para evaluar los patrones de riqueza y composición de especies de helechos (Salazar et al. 2015) y estimar la biomasa y productividad de estas especies (Kessler et al. 2014). En colaboración con la directora del grupo de investigación, Laura Salazar, la base de datos de las especies fue depurada y se corroboró la identificación de las especies.

Luego, se realizó una búsqueda de los registros de herbario de estas especies en tres bases de datos. A partir de estos registros, se recopiló la información de las coordenadas geográficas y elevación de cada registro y posteriormente se corroboró la exactitud de estos datos mediante el modelo digital de elevación Shuttle Radar Topography Mission. Con esta información, se estimó las temperaturas medias anuales en los sitios de recolección de cada registro de cada especie, extrayendo los valores de temperatura desde un mapa climático. Después, se estimó los rasgos del nicho térmico de cada especie y se calculó un puntaje térmico para cada comunidad, representada en este estudio por cada parcela (figura 6).



Figura 6. Esquema del proceso metodológico desde lo general a lo específico.

Fuente: Elaboración propia, 2024.

2.1 Determinación del número de especies de helechos terrestres

El grupo de investigación de Salazar y colaboradores identificó 83 especies de helechos terrestres en las 24 parcelas a lo largo del gradiente altitudinal estudiado. Posteriormente, los nombres científicos de las especies y sus sinónimos se verificaron de acuerdo con World Flora Online (2023). Luego de la revisión de las sinonimias, se determinó que *Blechnum chilense* es un sinónimo de *Blechnum cordatum*. Por lo que se continuó trabajando con 82 especies.

2.2 Búsqueda de registros de las especies

Se recopiló todos los registros georreferenciados de herbario disponibles en las siguientes tres bases de datos de acceso público:

- Global Biodiversity Information Facility (GBIF - www.gbif.org)
- Missouri Botanical Garden (MOBOT - www.missouribotanicalgarden.org)
- BioWeb (<https://bioweb.bio/>).

En la revisión de las bases de datos, no se obtuvieron registros georreferenciados para dos especies *Cyathea quitensis* y *Diplazium longisorum*, por tanto, al eliminar estas especies de la lista original, el número de especies se redujo a 80.

De acuerdo con Tryon y Tryon (2012), la zona tropical desde México hasta el norte de Chile y Uruguay posee una gran diversidad de especies de helechos, por tanto, la totalidad de los registros obtenidos de las bases de datos a nivel mundial fueron procesados en ArcGIS (Esri®ArcMap™10.6.19270) y luego restringidos para obtener una capa de puntos de la región de mayor diversidad en el continente americano ubicada entre los 20°N y 29°S de latitud.

2.3 Limpieza de datos de registros de especies

La base de datos con los registros de cada especie fue filtrada para obtener la información de altitud en cada uno de ellos.

De la región propuesta, 20°N y 29°S de latitud, se obtuvieron los datos de elevación del Modelo Digital de Elevación Shuttle Radar Topography Mission (SRTM DEM) de https://dds.cr.usgs.gov/srtm/version2_1/SRTM3/ con una resolución de 30 arco-segundos (Farr et al., 2007).

Se realizó la comparación los datos de elevación reportados en los comprobantes de herbario de cada especie y sus correspondientes valores SRTM extraídos a través del programa ArcGIS. Los valores de altitud con diferencias de ± 200 metros fueron eliminados de la base de datos.

Similar a otros estudios (Feeley et al. 2013; Fadrique et al. 2018; Cuesta et al. 2020), los registros duplicados, con inconsistencias de georreferenciación (por ejemplo, cuando los puntos caen en grandes cuerpos de agua o fuera de la región seleccionada para el estudio) también fueron eliminados. La base de datos se estableció con 13239 registros de herbario.

2.4 Obtención de la información climática

Para la obtención de la información climática se extrajo los valores de temperatura media de cada mes de los sitios de cada registro de cada especie del mapa climático extrapolado de WorldClim (<http://www.worldclim.org/>; Hijmans et al. 2005) y luego se redujo a una resolución espacial de 90 m, utilizando el Modelo Digital de Elevación Shuttle Radar Topography Mission (SRTM DEM) de https://dds.cr.usgs.gov/srtm/version2_1/SRTM3/ con un lapso de $0,54^{\circ}\text{C}$ por 100 m^{-1} (Cuesta et al. 2020).

Con los valores de temperatura mensuales, se calculó las temperaturas medias anuales de cada sitio de recolección de todos los registros.

Posteriormente, se estimó la temperatura media, mínima y máxima del sitio de por especie para obtener 1.000 observaciones remuestreadas ("bootstrapped") de las tres variables por especie.

2.5. Establecimiento de los rasgos del nicho térmico

A partir de estas temperaturas remuestreadas se calculó el promedio de la temperatura media, mínima y máxima de cada especie.

Finalmente, se obtuvo los siguientes rasgos del nicho térmico de cada especie: Óptimo Térmico (OT; $^{\circ}\text{C}$) (media), Mínimo Térmico (Tmin; $^{\circ}\text{C}$), Máximo Térmico (Tmax; $^{\circ}\text{C}$) y Amplitud Térmica (AT; $^{\circ}\text{C}$) como el resultado de la diferencia entre Máximo Térmico y Mínimo Térmico (Tmax - Tmin) (Cuesta et al. 2020).

Para el caso de las comunidades se calculó el Puntaje del Óptimo Térmico Comunitario (POTC; °C) para cada una de las 24 comunidades, como el promedio del óptimo térmico de las especies de cada comunidad, ponderado por la abundancia relativa de cada especie de la siguiente manera:

$$\text{POTC} = \frac{\text{No. individuos de la especie en la comunidad}}{\text{No. total de individuos en la comunidad}} * \text{Óptimo térmico de la especie}$$

Siguiendo el mismo procedimiento, se estimó el Puntaje de la Amplitud Térmica Comunitaria (PATC; °C), Puntaje del Máximo Térmico Comunitario (PTCmax; °C) y el Puntaje del Mínimo Térmico Comunitario (PTCmin; °C).

Se utilizó la abundancia relativa en lugar del área basal relativa como en otros estudios (Feeley et al. 2013) debido a que la anatomía de los helechos no permite calcular el área basal como en los árboles. Además, ciertos estudios (Bowler y Böhning-Gaese 2017; Waldock et al. 2022) han utilizado la abundancia relativa para ponderar el peso de las características térmicas de las especies de una comunidad.

2.6. Análisis de datos

Para el análisis de la variación de los nichos térmicos de las especies de helechos a lo largo de la elevación, se realizó regresiones lineales usando como variables dependientes la temperatura óptima, temperatura mínima y temperatura máxima y los valores de la media de la elevación de los registros de cada especie en la franja tropical propuesta. Adicionalmente, se llevó a cabo una regresión polinómica simple para los valores de amplitud del nicho térmico.

Para el análisis del efecto de la elevación en los puntajes comunitarios se realizó regresiones lineales entre el Puntaje del Óptimo Térmico Comunitario (POTC), Puntaje del Máximo Térmico Comunitario (PTCmax) y el Puntaje del Mínimo Térmico Comunitario (PTCmin) y la elevación de cada comunidad. Mientras que, para evaluar la interacción entre Puntaje de la Amplitud Térmica Comunitaria (PATC) y la elevación se realizó una regresión polinómica simple.

Todos los análisis y gráficos se realizaron mediante la plataforma estadística R (R Core Team 2020). Para los gráficos se usó el paquete ggplot2 (Wickham 2014) y el programa Microsoft Excel (2018).

Capítulo tercero

Resultados de la caracterización de los rasgos térmicos de los helechos terrestres en el gradiente altitudinal y su posible vulnerabilidad frente a las variaciones de temperatura

1. Rasgos térmicos de los helechos terrestres en el año 2009.

En este apartado se presentan los resultados relacionados al primer objetivo específico planteado en la presente investigación, que es analizar el comportamiento de los rasgos de los nichos térmicos de especies y los puntajes térmicos comunitarios de los helechos terrestres en el gradiente altitudinal.

1.1 Resultados del Óptimo Térmico (OT) y de la Amplitud Térmica (AT) del nicho, a partir del Máximo Térmico (Tmax) y Mínimo Térmico (Tmin) de cada especie

En el Anexo1 (tabla 5), se presenta los óptimos térmicos y la amplitud del nicho térmico con sus componentes (máximo y mínimo térmico) de las 80 especies encontradas en el gradiente. La tabla incluye la cantidad de registros por especie encontrados en la región de mayor diversidad de helechos del continente americano entre los 20°N y 29°S de latitud, obteniendo 13253 registros de herbario evaluados.

Los óptimos térmicos de las especies se detallan gráficamente en el Anexo 1 (figura 15), donde se reflejan valores en un rango entre 5,97 y 25,84 °C.

En el Anexo 1 (figura 16) se detallan los valores de la amplitud térmica de cada especie de helechos terrestres, evidenciando que la amplitud se encuentra en un rango entre 2,49 y 30,09 °C. Adicionalmente, el Anexo 1 (figura 17) muestra el rango de la temperatura máxima del nicho térmico de las especies que está entre 7,90 y 30,07 °C; mientras que, en el Anexo 1 (figura 18) se exhibe el rango de la temperatura mínima del nicho térmico de las especies, que se encuentra entre -1,64 y 21,39 °C.

1.2 Resultados del Puntaje de Óptimo Térmico Comunitario (POTC), Puntaje de la Amplitud Térmica Comunitaria (PATC), Puntaje del Máximo Térmico Comunitario (PTCmax) y el Puntaje del Mínimo Térmico Comunitario (PTCmin) para cada comunidad en el año 2009

Los valores relacionados a los rasgos térmicos a nivel comunitario se presentan en la Tabla 2, donde constan las 24 comunidades ubicadas en las ocho elevaciones del gradiente.

Tabla 2
Puntaje del óptimo térmico, amplitud térmica, mínimo y máximo térmicos en las comunidades a lo largo del gradiente altitudinal

Altitud [m s.n.m.]	Comunidad	Puntaje Óptimo Térmico Comunitario	Puntaje Amplitud Térmica Comunitario	Puntaje Mínimo Térmico Comunitario	Puntaje Máximo Térmico Comunitario
		(°C)	(°C)	(°C)	(°C)
500	1	24,19	12,22	15,4	27,62
	2	24,87	12,01	16,06	28,07
	3	24,47	14,05	14,73	28,78
1000	4	22,88	14,94	12,9	27,85
	5	21,73	12,72	14,58	27,3
	6	23,62	13,82	14,36	28,19
1500	7	21,29	17,61	10,46	28,06
	8	22,87	13,96	13,31	27,27
	9	23,09	12,74	14,45	27,2
2000	10	19,73	19,39	8,67	28,06
	11	19	19,49	8,34	27,83
	12	15,14	14,22	6,38	20,6
2500	13	16,67	16,29	8,58	24,86
	14	17,03	16,03	9,63	25,66
	15	17,76	16,27	10,06	26,34
3000	16	14,75	19,13	5,71	24,84
	17	13,37	17,48	5,99	23,47
	18	14,72	20,65	4,71	25,36
3500	19	9,69	17,9	1,45	19,35
	20	8,62	10,21	3,5	13,71
	21	0,61	10,29	5,09	15,38
4000	22	6,23	4,02	4,38	8,41
	23	8,05	9,9	4,13	14,03
	24	6,59	5,38	4,14	9,52

Fuente: Elaboración propia, 2022

1.3. Resultados del comportamiento de los rasgos térmicos de las especies con relación a la elevación

En la figura 7 se presenta la relación entre los óptimos térmicos de las especies y las elevaciones medias donde se encuentran dichas especies. Se visualizan todos los valores calculados de los óptimos térmicos basados en las elevaciones medias de los registros en la franja tropical propuesta, evidenciando una tendencia decreciente de los óptimos térmicos con el aumento de la elevación, respaldada por el valor del R^2 de la muy a cercano a 1.

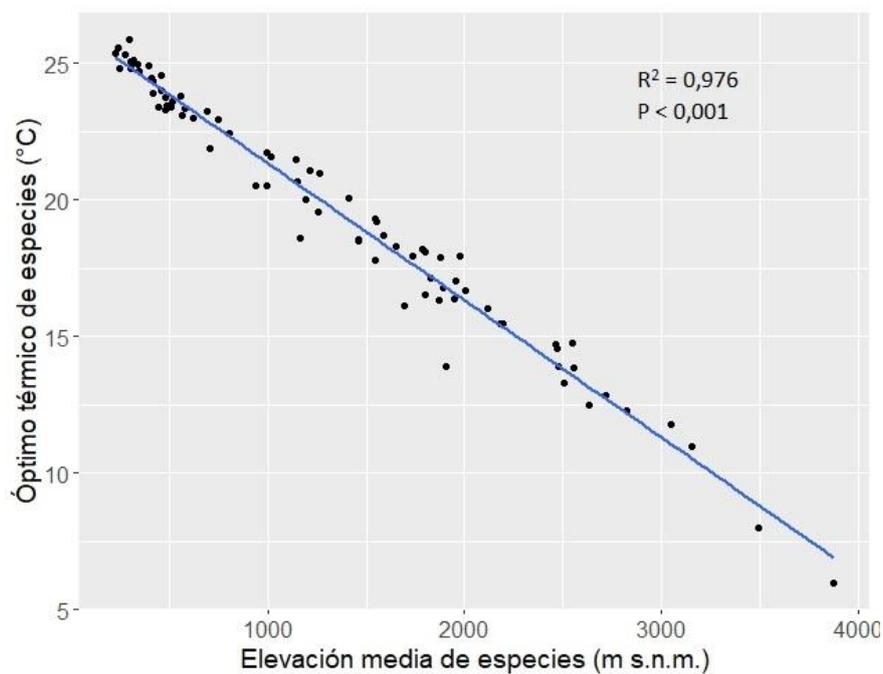


Figura 7. Relación de los óptimos térmicos de las especies con su elevación media
Fuente: Elaboración propia, 2022

En la Figura 8 se muestra la relación de la amplitud térmica (AT) con la elevación media de las especies. Se observa una leve tendencia polinómica, con un incremento de los valores de la amplitud térmica desde las elevaciones bajas hacia las medias, donde alcanzan sus máximos valores y vuelven a decrecer mientras aumenta la elevación.

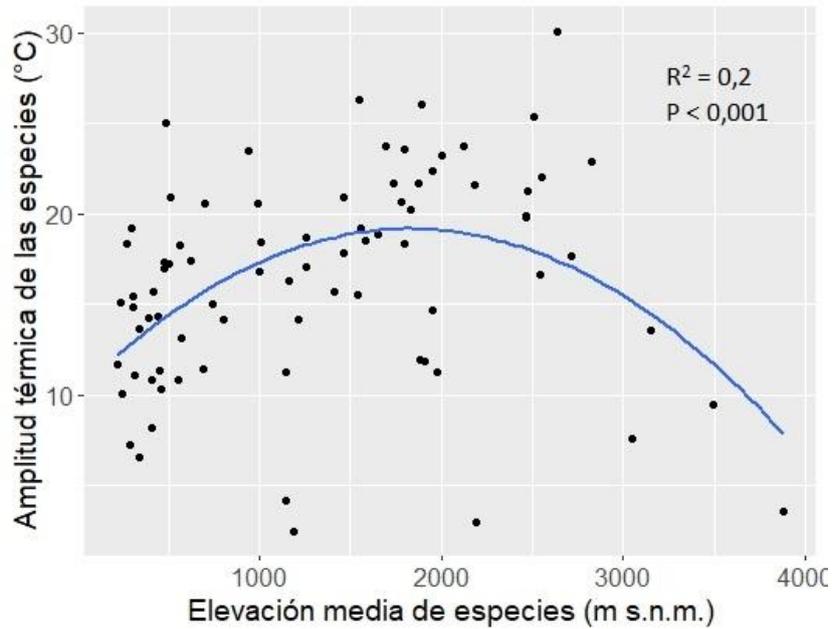


Figura 8. Relación de la amplitud térmica de las especies con su elevación media
Fuente: Elaboración propia, 2022

En la figura 9 se muestra cómo se relaciona el Máximo Térmico y el Mínimo Térmico de las especies con la elevación media donde las especies están presentes. Las dos variables presentan una relación negativa con respecto al aumento de la elevación media.

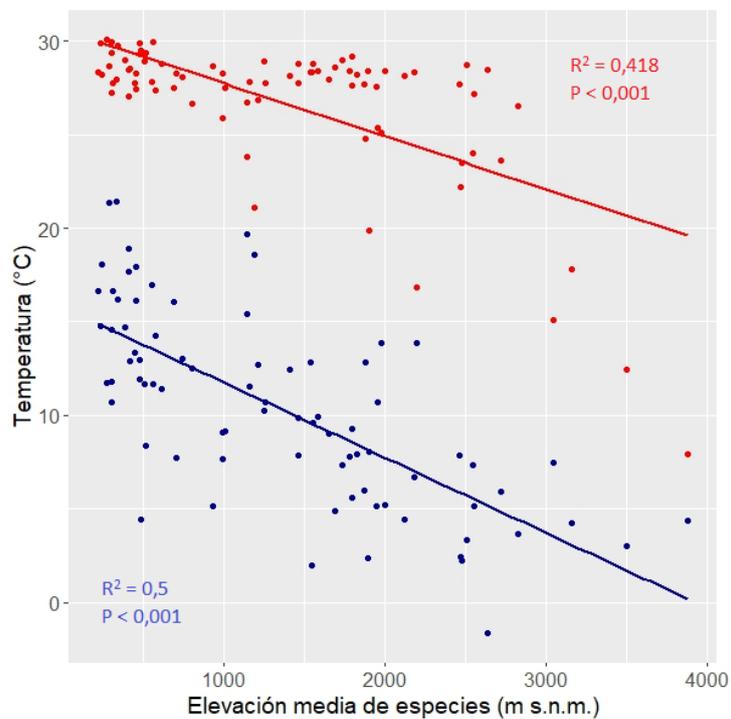


Figura 9. Relación del Máximo Térmico (rojo) y el Mínimo Térmico (azul) de las especies con su elevación media
Fuente: Elaboración propia, 2022

En la figura 10 se detalla el comportamiento de Máximo Térmico y el Mínimo Térmico en las especies de elevaciones bajas (a), elevaciones medias (b) y elevaciones altas (c). En las elevaciones bajas y medias, el Mínimo Térmico decrece más pronunciadamente que el Máximo Térmico. En las elevaciones altas, el Máximo Térmico decrece agudamente mientras que el Mínimo Térmico presenta ligero crecimiento hacia las elevaciones más altas.

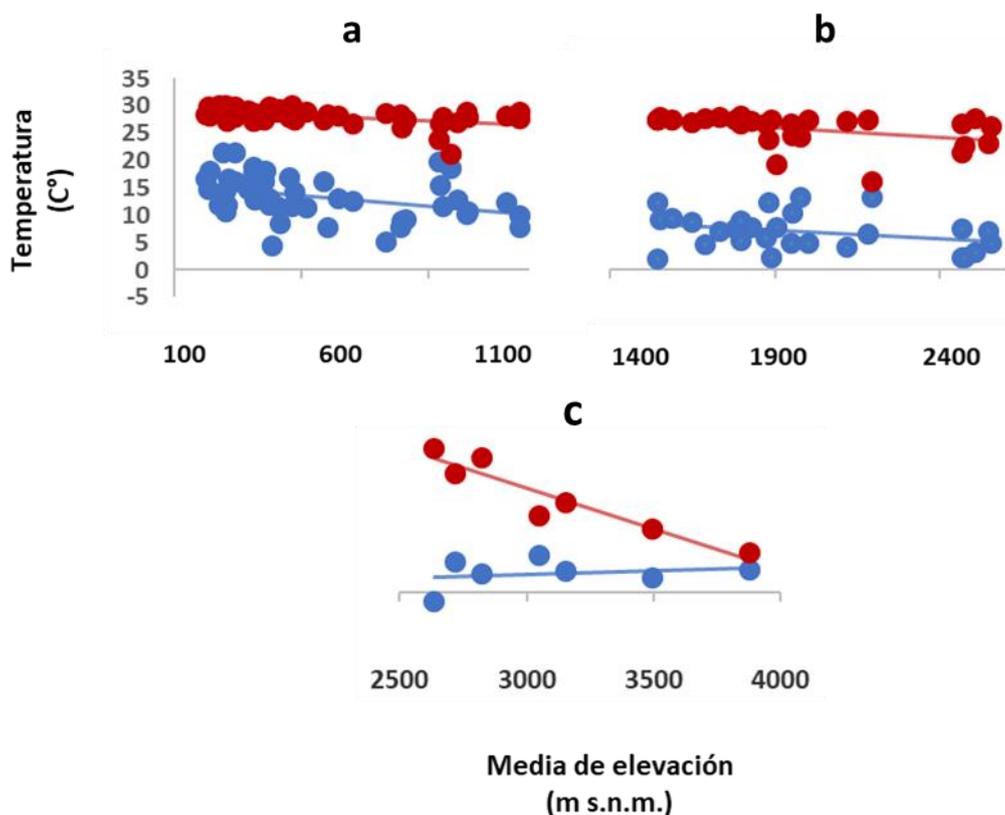


Figura 10. Relación del Máximo Térmico (rojo) y el Mínimo Térmico (azul) de las especies por segmentos de la elevación media. a) especies que se encuentran entre 222 y 1459 m s.n.m.; b) especies entre 1541 y 2553 m s.n.m; c) especies entre 2633 y 3878 m s.n.m.

Fuente: Elaboración propia, 2022

1.4. Resultados del comportamiento de los puntajes térmicos comunitarios con relación a la elevación

La relación de los puntajes del nicho térmicos de las comunidades con la elevación es presentada en la figura 11, donde se determina un decrecimiento de las tres variables POTC, PTCmax y PTCmin con el aumento de la elevación.

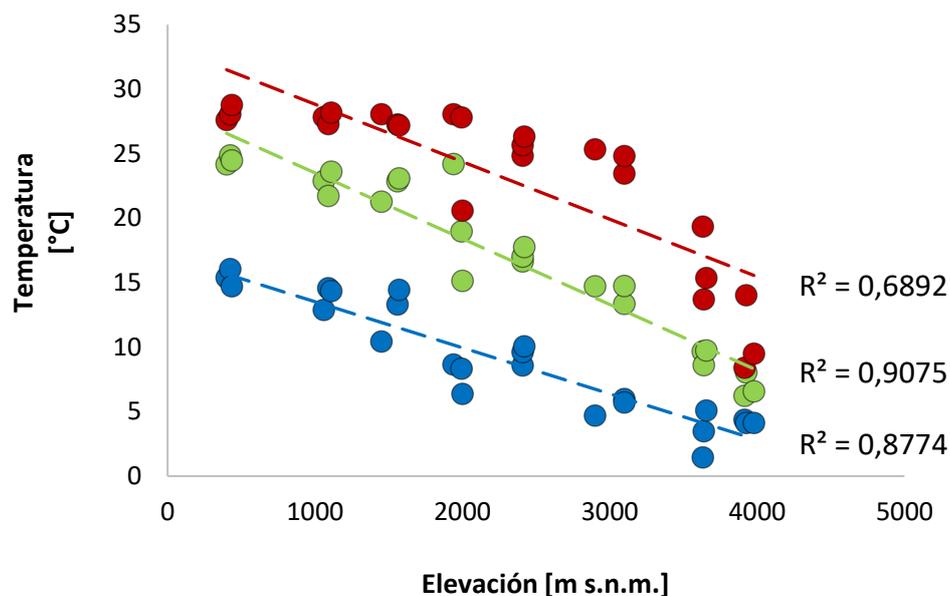


Figura 11. Relación del Puntaje del Óptimo Térmico Comunitario (POTC; verde), Puntaje del Máximo Térmico Comunitario (PTCmax; rojo) y Puntaje del Mínimo Térmico Comunitario (PTCmin; azul) de las especies con su elevación
Fuente: Elaboración propia, 2022

En la figura 12 se presenta la relación del PATC con la elevación, se observa un incremento de los valores mientras aumenta la elevación, en las elevaciones medias alcanzan sus máximos valores y decrecen en las elevaciones más altas.

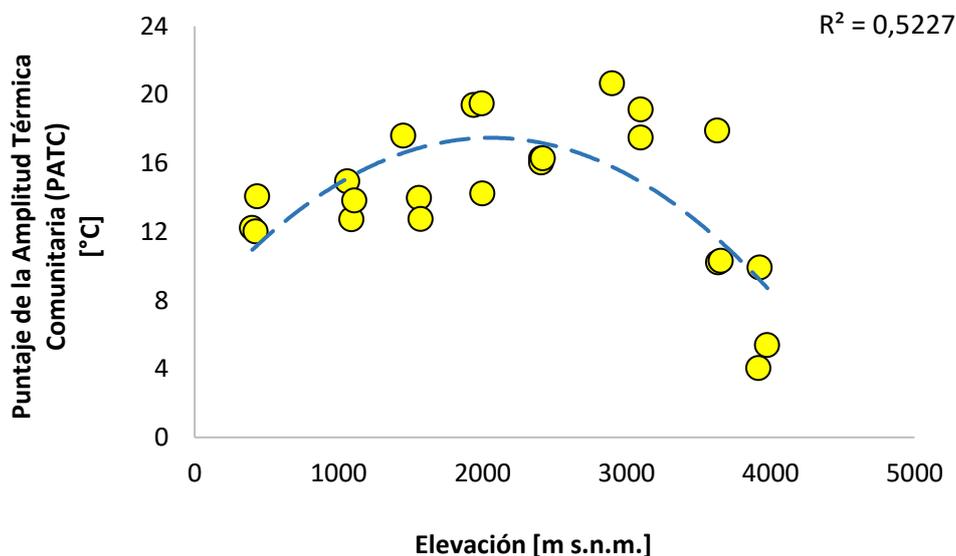


Figura 12. Relación del puntaje de la amplitud térmica comunitaria con la elevación
Fuente: Elaboración propia, 2022

En la figura 13 se establece un detalle del comportamiento de PTCmax y el PTCmin en las elevaciones bajas, elevaciones medias y elevaciones altas. En las elevaciones bajas

(a), el puntaje del mínimo térmico decrece en mayor medida que el máximo térmico. En las elevaciones medias (b), las dos variables permanecen estables. En las elevaciones altas (c) el puntaje del máximo térmico decrece agudamente mientras que el mínimo térmico decrece ligeramente hacia las elevaciones más altas.

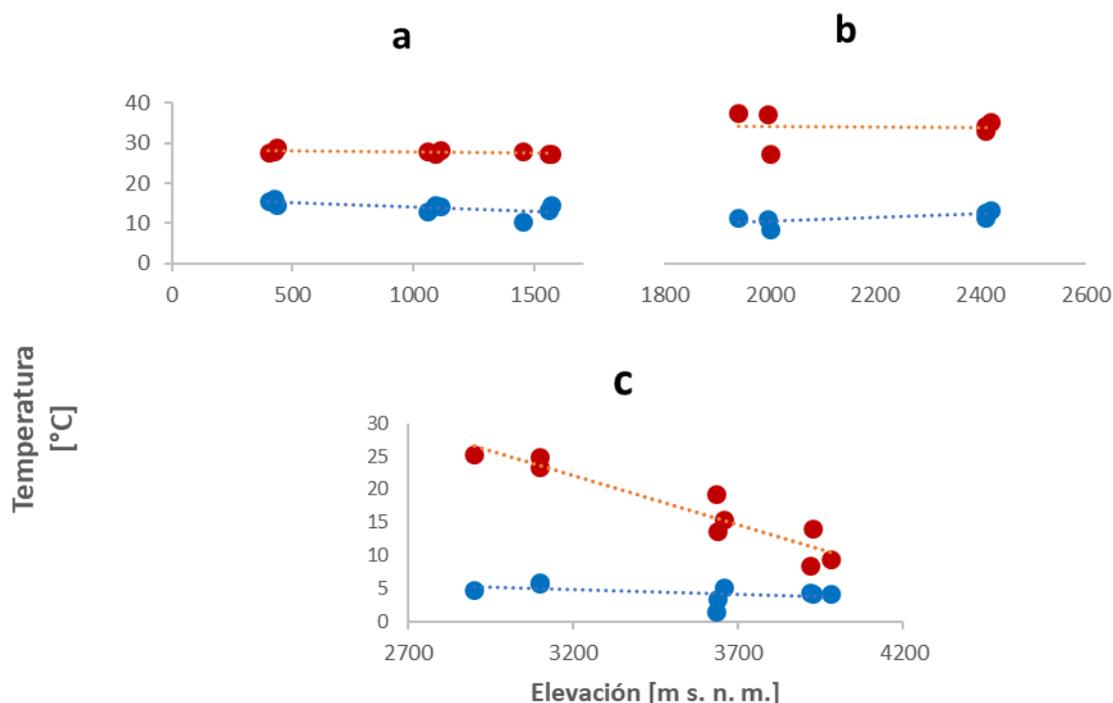


Figura 13. Relación del Máximo Térmico Comunitario (rojo) y el Mínimo Térmico Comunitario (azul) por segmentos de elevación. a) comunidades que se encuentran entre 400 y 1500 m s.n.m.; b) comunidades entre 2000 y 2500 m s.n.m.; c) comunidades entre 3000 y 4000 m s.n.m.
Fuente: Elaboración propia, 2022

2. Vulnerabilidad de los helechos terrestres en el gradiente altitudinal

En este apartado se presentan los resultados relacionados al segundo objetivo específico planteado en la presente investigación: evaluar la posible vulnerabilidad de las especies y comunidades a variaciones de temperatura de acuerdo con sus óptimos y amplitudes térmicas. Para esto se probó la hipótesis (h1): las comunidades de helechos de elevaciones más bajas muestran a) amplitudes térmicas más extensas y b) óptimos térmicos, temperaturas mínimas y temperaturas máximas más altas que comunidades de elevaciones más altas (Cuesta et al. 2020).

A nivel de especie se determinan cuatro potencialmente vulnerables debido a sus bajos valores de amplitud térmica: *Cyathea aemula* (AT= 2.49); *Cyathea guentheriana* (AT= 3.00); *Hypolepis crassa* (AT= 3.52) y *Alsophila paucifolia* (AT= 4.11). Por otro lado, en la riqueza de especies dentro de todo el gradiente, la única especie categorizada con algún grado de vulnerabilidad es *Elaphoglossum antisanae* con la categoría Vulnerable bajo el criterio B1ab (iii) (IUCN, 2003).

A nivel de comunidad, en la figura 14 se establece el comportamiento de la AT de cada especie dentro de cada una de las 24 comunidades en el gradiente altitudinal. En las comunidades de tierras bajas se puede apreciar una superposición importante de AT (comunidades 1 a 9); la mayor superposición se comprueba en las de altitudes medias (comunidades 10 a 15); baja superposición en las tierras altas (comunidades 16 a 21) y muy baja superposición en la mayor altitud (comunidades 22 a 24).

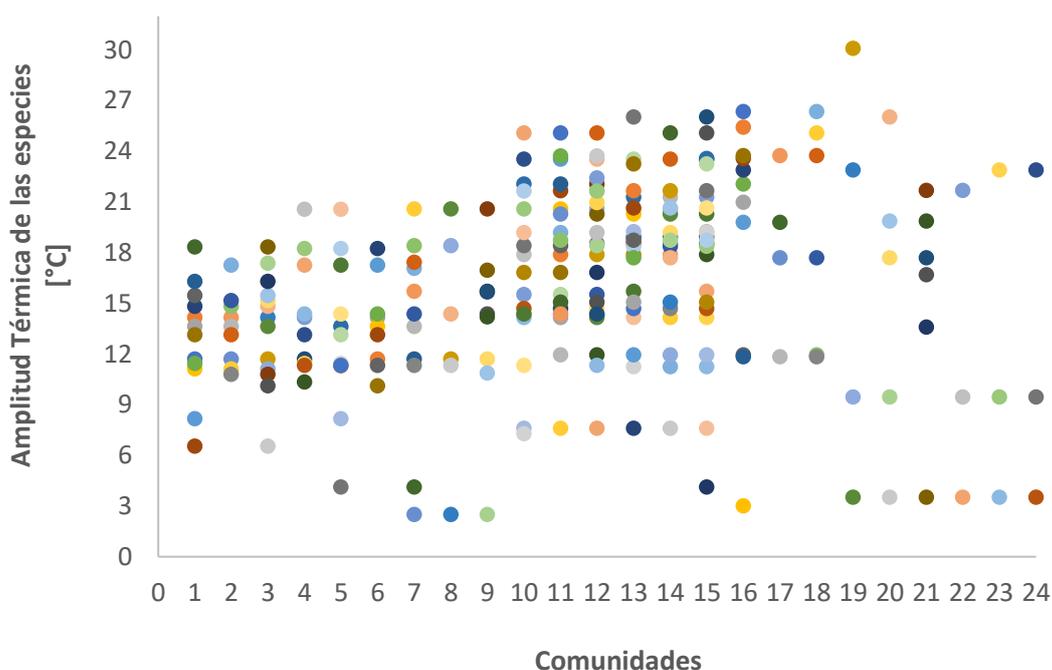


Figura 14. Amplitud térmica comunitaria (cada punto representa una especie dentro de cada comunidad) en las 24 comunidades, ordenadas de mayor a menor altitud. Los colores de los puntos son aleatorios en cada comunidad y simplemente sirven para representar la superposición del nicho térmico.

Fuente: Elaboración propia, 2023

Además, se establece la Tabla 3 para presentar las características más importantes entre las comunidades dentro del gradiente. En la tabla se determina cómo se componen las comunidades en cada elevación y las especies que propician una variación en el PATC de acuerdo con los valores de AT individual.

Tabla 3
Características de la composición de especies dentro de las comunidades a lo largo del gradiente altitudinal

Elevación [m s.n.m.]	Número de especies	Características de la composición de especies en la comunidad
500	17	Baja presencia de especies con AT bajo, única especie <i>Lindsaea taeniata</i> (AT= 6.5); considerable abundancia de <i>Cyclodium trianae</i> : 446 individuos (AT= 11.1)
1000	15	Única especie de AT bajo <i>Alsophila paucifolia</i> (AT= 4.12); considerable abundancia de <i>Ctenitis microchlaena</i> : 102 individuos (AT= 11.30)
1500	15	Única especie de AT bajo <i>A. paucifolia</i> y considerable abundancia de <i>Danea moritziana</i> : 134 individuos (AT= 20.6)
2000	28	Baja presencia y abundancia de especies con AT bajo como <i>Pteris coriacea</i> : 55 individuos (AT= 7.60); gran abundancia de <i>D. moritziana</i> : 868 individuos
2500	26	Baja presencia y abundancia de especies con AT bajo como <i>P. coriacea</i> y <i>A. paucifolia</i> ; alta abundancia de <i>Diplazium costale</i> : 1023 individuos (AT= 14.7)
3000	13	Considerable presencia de especies de AT media y alta; escasa abundancia de especies con AT bajo como <i>Cyathea guentheriana</i> : 2 individuos (AT= 3.0)
3500	10	Presencia de especies con valores de AT altos medios y bajos; considerable abundancia de <i>Hypolepis crassa</i> : 28 individuos (AT= 3.52); presencia de <i>Cystopteris fragilis</i> : 5 individuos (AT= 30.1)
4000	4	Gran abundancia de <i>Hypolepis crassa</i> : 183 individuos; presencia de <i>Hypolepis bogotensis</i> : 33 individuos (AT= 22.9)

Fuente: Elaboración propia, 2022

Capítulo cuarto

Discusión

1. Las características de los nichos térmicos de especies y comunidades de helechos en el gradiente altitudinal y su relación con la elevación

Como se mencionó en secciones previas de este documento, esta investigación es pionera para los helechos terrestres en el Ecuador en un gradiente altitudinal amplio y representa uno de los primeros avances dentro de la temática del nicho térmico en este grupo de plantas vasculares que tienen una considerable representación de la flora del país.

En este estudio se caracterizó los rasgos del nicho térmico en 80 especies de helechos terrestres y se esperaba comprobar que dichos rasgos, específicamente la amplitud térmica de las especies y de las comunidades de helechos decrecen sus valores a medida que la elevación aumenta en el gradiente. Los resultados demuestran que efectivamente tres rasgos del nicho térmico de las especies: Óptimo Térmico (OT), Máximo Térmico (Tmax) y Mínimo Térmico (Tmin) decrecen monotónicamente respecto al aumento de la media de elevación donde cada una ocurre (figura 7 y figura 9), es decir, las especies presentes en las medias de elevación más bajas presentan mayores valores de estos rasgos térmicos y, por el contrario, las especies de las medias de elevación más altas presentan menores valores de esas mismas variables.

Aunque el comportamiento es similar en Tmax y Tmin, la relación es más pronunciada con el último (figuras 9 y 10). Una tendencia parecida fue demostrada para insectos acuáticos (ectotermos) en los trópicos, donde Tmax decreció a medida que aumenta la elevación, mientras que Tmin también lo hizo, pero de una manera más pronunciada (Shah et al. 2017). En el caso de renacuajos del Ecuador se determinó también que los dos límites termales Tmax y Tmin decrecieron con el aumento de la elevación y de manera más pronunciada en Tmin (Pintanel et al. 2022). Y en el estudio realizado por Cuesta y colaboradores (2020) en 507 especies de plantas vasculares alpinas que habitan entre los 3000 y 5000 m s.n.m. de los Andes tropicales, incluyendo 19 especies de helechos, se demostró que los valores de OT y Tmin de las especies también

decrecen significativamente con el aumento de la elevación. En síntesis, tres variables del nicho evaluadas en este estudio corresponden con otros estudios en animales y plantas a nivel local y regional.

En un nivel comunitario se analizaron 24 comunidades y la tendencia antes mencionada fue corroborada, donde el Puntaje del Óptimo Térmico Comunitario (POTC), Puntaje del Máximo Térmico Comunitario (PTCmax) y el Puntaje del Mínimo Térmico Comunitario (PTCmin) disminuyen a medida que la altitud aumenta (figura 11).

Por su parte la variable de Amplitud Térmica (AT) de los estudios mencionados previamente, tanto en renacuajos como en insectos acuáticos, se esperaba que la amplitud térmica aumente con la elevación dado que la variación diaria de temperatura es más amplia en elevaciones más altas, estos resultados fueron corroborados y los valores de AT se incrementaron con el incremento de la elevación (Shah et al. 2017; Pintanel et al. 2022). En el estudio con plantas alpinas, la hipótesis proponía que las especies de altitudes más bajas tendrían mayores amplitudes térmicas que las de altitudes más altas, sin embargo, no se encontró ninguna relación significativa entre la amplitud térmica y el incremento de elevación (Cuesta et al. 2020).

En este estudio la variable AT muestra un comportamiento gaussiano, a pesar de que la relación es muy débil, las especies aumentan sus valores de amplitud con el aumento de la media de elevación, en las elevaciones medias alcanzan un máximo y luego decrecen (figura 8). Este hecho ocurre por un decrecimiento progresivo de CTmin y CTmax desde 500 hasta 2400 m s. n. m., pero en las elevaciones a partir de los 2500 m s. n. m. se evidencia un fuerte decrecimiento de CTmax y un leve repunte de valores de CTmin (figura 9). La misma también se presenta en el Puntaje de la Amplitud Térmica Comunitaria (PATC) y es una relación algo más fuerte a nivel de comunidad (figura 12) respecto al de las especies por separado. En el estudio con plantas alpinas tampoco se encontró una relación significativa entre el PATC y la elevación (Cuesta et al. 2020).

Se establece que existe un patrón diferente en plantas y animales con la relación entre la amplitud térmica y la elevación, donde el comportamiento debería tener influencia, pues las plantas se ven limitadas para evitar condiciones ambientales desfavorables, por lo que, experimentan una selección más exigente para la tolerancia fisiológica y presentan patrones más pronunciados (Ghalambor 2006). Es importante considerar que el estudio en plantas fue realizado exclusivamente en especies de plantas

alpinas (>3000 m s.n.m) donde el gradiente de altitudinal se puede considerar corto y no se encontraron diferencias entre las elevaciones.

Es claro que en este estudio el rasgo de amplitud térmica y su correspondiente comunitario (PATC) no muestran un patrón definitivo respecto al incremento de la elevación, pero hay importantes indicios de que la dinámica del nicho térmico de las especies dentro de las comunidades es diferencial a lo largo del gradiente altitudinal. Por tanto, en la próxima sección se analizará la dinámica de los valores comunitarios en las comunidades más relevantes en el gradiente.

2. La vulnerabilidad de las especies y comunidades de helechos a la elevación de temperatura basada en sus rasgos térmicos

Para establecer una potencial vulnerabilidad de las especies se debe considerar que los nichos térmicos estrechos de las especies tropicales ocurren porque han evolucionado en climas relativamente estables provocando rangos de elevación más estrechos de la distribución de estas especies (Janzen 1967), por tanto, las especies de montañas tropicales con una tolerancia térmica más estrecha y una capacidad de dispersión reducida, serán especialmente vulnerables al rápido cambio climático (Polato et al. 2018).

En este trabajo, se podrían considerar a cuatro especies potencialmente vulnerables debido a sus bajos valores de amplitud térmica, lo que implicaría una menor aptitud térmica y mayor vulnerabilidad. Sin embargo, es evidente que estos valores podrían considerarse cuestionables dado que, estas especies presentan la menor cantidad de registros en las bases de datos: *Cyathea aemula* (AT= 2.49; 3 registros), *Cyathea guentheriana* (AT= 3.00; 3 registros), *Hypolepis crassa* (AT= 3.52; 6 registros) y *Alsophila paucifolia* (AT= 4.12; 7 registros). Así, su distribución podría estar subestimada y los rasgos de sus nichos térmicos probablemente inexactos. La especie *Pteris coriacea* (AT=7.60; 5 registros) a pesar de no tener un valor de AT muy bajo también podría tener un valor subestimado por su bajo número de registros (Anexo 1 tabla 5).

La importancia de la exactitud de los registros será discutida en la última sección de este capítulo y aunque metodológicamente se pudieron reemplazar los valores de los registros más bajos por la media de la amplitud del género, era importante para este

estudio evidenciar que en el grupo de helechos hay aún especies que deben ser recolectadas en el campo y registradas con precisión en los herbarios.

Hay que considerar también a una especie, *Elaphoglossum antisanae*, que de acuerdo con la búsqueda en la IUCN 2022, es la única especie categorizada con algún grado de vulnerabilidad [Vulnerable bajo el criterio B1ab (iii)]. Se trata de un helecho endémico del Ecuador que está restringido a los páramos nororientales de gran altitud. En este estudio *E. antisanae* (AT= 13,59) tiene un valor de AT medio y aunque su presencia es baja (2 individuos) desde el punto de vista de aptitud térmica no se podría considerar vulnerable.

Es importante enfatizar que en el análisis de los resultados de este estudio se evidencia la relevancia de la estructura comunitaria en la estabilidad de las poblaciones a nivel térmico. Por lo tanto, el tópico de vulnerabilidad abordado desde el criterio comunitario supondría que las comunidades de helechos con bajos valores de puntaje de amplitud térmica (PATC) y menor superposición de AT de especies sean más vulnerables o menor resilientes a las anomalías climáticas. Por tanto, se sugiere que las comunidades que se encuentran en elevaciones más altas (3500-4000 m s. n. m.) son las más vulnerables, no solo por sus bajos valores de puntaje de óptimo térmico y de amplitud térmica, sino también porque estas comunidades están compuestas por solo tres o cuatro especies y se consideran ecológicamente poco estables, además de estar expuestas a fuertes amenazas humanas en su hábitat (Noh et al. 2022).

Por último, asumiendo que los valores de AT de las especies con pocos registros son correctos, las poblaciones de *Hypolepis crassa* son un caso particular porque presentan gran abundancia a los 4000 m s. n. m. exhibiendo una fuerte aptitud térmica para esa altitud y temperatura, sin embargo, podrían experimentar un alto grado de vulnerabilidad debido a sus altas tasas de mortalidad reportados en el estudio de productividad (Kessler et al. 2014), porque las comunidades en las que se encuentra son poco estables, y también por las amenazas de su hábitat antes mencionadas.

3. La dinámica de la amplitud térmica en las comunidades

Para abordar el comportamiento del rasgo de amplitud térmica dentro de las comunidades es necesario incorporar la información de la riqueza de especies en el gradiente altitudinal. Como se señaló en secciones previas de este documento, existe un

patrón de riqueza de helechos en las montañas tropicales, donde los picos de riqueza se encuentran en las elevaciones medias y además que este hecho es comúnmente atribuido a la ausencia de extremos climáticos en esas elevaciones (Kessler 2001; Bhattarai, Vetaas, y Grytnes 2004; Krömer et al. 2005; Kluge y Kessler 2007 Kessler et al. 2011). Además, la abundancia es otro aspecto fundamental para evaluar la amplitud térmica dentro de las comunidades, dado que, una mayor abundancia de determinada especie implicaría una mayor aptitud a cierta elevación y temperatura.

En las comunidades de tierras más bajas (500-1000 m s. n. m.) se determina que los valores individuales de AT son relativamente bajos, aunque la mayor abundancia se establece en una especie de valor medio. Un aspecto clave es que el número de especies es considerable y que existe una importante superposición de las amplitudes térmicas de las especies dentro de las comunidades. Por su parte las comunidades de 1500 m s. n. m. denotan mayor abundancia de especies con valores más altos de AT, pero se determina una menor superposición de las amplitudes térmicas.

En las altitudes medias (2000-2500 m s. n. m.) existe una marcada abundancia de especies con AT medio y este hecho implica un incremento del puntaje térmico. Se evidencia la mayor riqueza de especies dentro del gradiente y una fuerte superposición de amplitudes térmicas en todas las comunidades mencionadas.

Un caso algo inusual se presenta en las comunidades de 3000 m s. n. m. en las cuales hay considerable presencia de especies con valores de AT medios y altos, cuando se esperaría que exista una mayor presencia de especie con valores bajos de AT. Este hecho se traduce en valores de puntaje de amplitud más altos a lo que el ajuste de patrón gaussiano requeriría para ser más robusto.

Al referirnos a las comunidades de mayor elevación es necesario recalcar que en la composición de las parcelas de 3500 m s. n. m. no se evidencia una predominancia de especies con valores bajos de AT, sin embargo, sí existe una gran abundancia de una especie de muy bajo valor como *Hypolepis crassa*. Otro hecho destacable es que hay una considerable abundancia de *Cystopteris fragilis*, especie que posee el mayor valor de amplitud en el gradiente, lo cual provoca que en al menos una comunidad se obtenga un valor de puntaje de amplitud más alto, al igual que en las comunidades de 3000 m s. n. m.

Por su parte, las parcelas de 4000 m s. n. m. aunque muestran una muy baja riqueza, existe un considerable número de individuos y se evidencia la presencia de

especies con valores AT bajo, medio y alto. Los bajos valores de puntaje de amplitud térmica se debe a una evidente abundancia de una especie con valor de AT muy bajo (*Hypolepis crassa*). Se debe remarcar que todas las especies presentes en las comunidades de 4000 m s. n. m. también están en aquellas de 3500 m s. n. m., la diferencia radica en que la abundancia de las especies con valores de AT muy bajo es muy superior en las comunidades de mayor altitud.

Con todo lo expuesto, se puede sugerir que el patrón gaussiano de la riqueza de especies y la tendencia gaussiana del puntaje térmico dentro de las comunidades se relaciona con la aptitud térmica que presentan ciertas especies en una determinada parte del gradiente y la temperatura asociada a ella, acotando que estos rasgos térmicos no son los únicos responsables de la variación de la riqueza al largo del gradiente.

4. Implicaciones ecológicas de los rasgos del nicho térmico

Los resultados del presente estudio son de interés, dado que las especies por separado y las comunidades presentan mayor amplitud térmica en las elevaciones medias, donde además existe la mayor riqueza de especies. Este patrón gaussiano se contrapone a lo propuesto en la Hipótesis de la Variabilidad Climática (CVH; Stevens 1989), la cual establece que las comunidades de tierras bajas con menor variabilidad térmica tengan los menores valores de amplitud térmica y las comunidades de tierras altas con mayor variabilidad térmica tengan los mayores valores. Por otro lado, la hipótesis de compresión del rango de temperatura (en inglés, “temperature range squeeze” hypothesis) propone que la variación local (dentro de la montaña) de los rangos de elevación de las especies no está fuertemente vinculada a variabilidad de la temperatura, que sería el resultado de la interacción de variables locales como las interrelaciones de las especies, el uso de la tierra, las variaciones microclimáticas, el tipo de suelo (Gallou et al. 2023) o la variabilidad de niveles de humedad con la elevación (Kessler 2007) y que una mayor variabilidad de la temperatura es un mecanismo que tendería a reducir los rangos de elevación de las especies.

Las consideraciones antes expuestas conducen a un interesante debate ecológico dado que en este estudio se está evaluando un solo eje de todos los que incluye el nicho ecológico de una especie (definición de nicho de Hutchinson). Entonces podría suceder que la variabilidad en las condiciones ambientales esté correlacionada positivamente

entre los ejes del nicho y una baja amplitud a lo largo de un eje implicaría que una especie esté expuesta a una menor variación y muestre baja amplitud a lo largo de otros ejes de nicho, o por el contrario, que si la variabilidad ambiental estaría correlacionada negativamente entre los ejes de nicho, una baja amplitud a lo largo de un eje implicaría una amplitud más amplia en otro (Carscadden et al. 2020). Así, una especie podría estar confinada a un rango altitudinal particular porque es un especialista en hábitat, en lugar de un especialista térmico (Laurance et al. 2011), en consecuencia, no es la temperatura en sí misma la que determinaría la presencia y la abundancia de una especie en la comunidad, sino serían las correlaciones de la variabilidad térmica con los distintos ejes del nicho ecológico las que lo harían.

Podría suceder entonces, que los ensamblajes de especies en la mitad del gradiente se mantienen más estables porque sus poblaciones pueden tener un mejor rendimiento a las fluctuaciones del clima (Kessler et al. 2007) existiendo una mayor superposición de nichos térmicos (figura 14) y manteniendo una mayor riqueza de especies mediante la deriva neutral y la desaceleración de la exclusión competitiva (Carscadden et al. 2020) al menos a nivel térmico.

5. Importancia de los datos de campo para la investigación de respuestas térmicas

Luego del procesamiento de los datos es importante resaltar el estado de los registros obtenidos en las plataformas digitales de acceso público. De las 80 especies presentes en las comunidades previamente presentadas en este trabajo, se obtuvieron 63460 registros en las tres plataformas digitales, luego de restringir los registros a la zona entre los 20°N y 29°S de latitud y realizar las primeras depuraciones por evidente error de ubicación geográfica, se estableció un número de 23697 registros (datos no mostrados). Luego de una segunda depuración de datos por repetición y falta de correspondencia en la altitud, se utilizaron 13239 registros para el análisis de los nichos térmicos, esto significa que un 55 % de los registros iniciales presentaron conflictos. Aunque una depuración exhaustiva de los datos es muy importante para garantizar los resultados presentados en una investigación, se pueden generar dos situaciones, la primera es que persistan ciertos errores en los registros y la segunda, y más importante, es que se pierde información muy valiosa de especies que han sido registradas en los sitios

de estudio pero que han tenido que ser eliminadas. Este particular toma mayor relevancia en las zonas montañosas (Feeley y Silman 2010a) y este estudio no ha sido la excepción.

Es probado que la incertidumbre de la posición en los registros de una especie constituye un desafío esencial en el modelamiento de la distribución de estas (Naimi et al. 2014), predicción de las respuestas de las especies frente al cambio climático (Feeley y Silman 2011) y en este caso también para la caracterización de los rasgos térmicos en especies y comunidades de plantas.

Se enfatiza entonces que es fundamental seguir obteniendo registros en el campo, pero de una manera más prolija que permita vincular información correcta con los herbarios a nivel mundial y con las plataformas digitales que recopilan la información de la biodiversidad a nivel global, regional y local. Este trabajo sistemático permitiría reflejar de la mejor manera posible la realidad de la diversidad de plantas con énfasis en las regiones tropicales montañosas donde existe información que puede considerarse escasa y en consecuencia inexacta, en el caso de varias especies de helechos.

Conclusiones y recomendaciones

Conclusiones

En este estudio se caracterizó los rasgos del nicho térmico de 80 especies y 24 comunidades de helechos de la vertiente oriental de los Andes y se determinó que responden de manera diferencial a la variación de la elevación. Así, tres componentes del nicho térmico: el óptimo, el mínimo y el máximo térmicos y sus correspondientes puntajes comunitarios, decrecen con el aumento de la elevación, mientras la amplitud térmica no sigue esa tendencia, contraponiendo lo principios de la Hipótesis de Variabilidad Climática propuestos en otros estudios de la región montañosa neotropical.

Para comprobar la hipótesis propuesta en los trópicos, las comunidades de helechos de elevaciones más bajas y que presentan mayor variabilidad térmica (generalistas) deberían mostrar amplitudes térmicas más extensas que las comunidades de elevaciones más altas con menor variabilidad térmica (especialistas). En esta investigación la amplitud térmica de las especies y el Puntaje de Amplitud Térmica Comunitaria (PATC) muestra una ligera tendencia a ser mayor en la de elevaciones medias (2000-2500 m s. n. m.), lo cual abre un debate ecológico pues existiría una correspondencia con los picos de riqueza en tales elevaciones y abre una interesante línea de investigación para confirmar este patrón con este y otros rasgos funcionales en otras partes de los neotrópicos.

En cuanto a la susceptibilidad de los helechos a las anomalías térmicas, los resultados sugieren que las comunidades de tierras altas (3500-4000 m s. n. m.) podrían experimentar una potencial vulnerabilidad a este efecto del cambio climático en las zonas tropicales de montaña, dado que estos hábitats están amenazados por varias acciones humanas, son ecológicamente menos estables al tener poca riqueza de especies y presentan puntajes de amplitud térmica muy bajos, lo que implica que hay mayor abundancia de especies con amplitud térmica corta.

Se concluye también en este estudio que los metadatos de las colecciones botánicas de la región tropical y de Ecuador muestra considerables fallas referentes a la georreferenciación y la altitud. En el grupo de helechos específicamente, la información

de los herbarios fue inexistente o escasa para algunas especies, estableciendo cierto grado de incertidumbre en los resultados concernientes a dichas especies.

Recomendaciones

Con los resultados obtenidos en este estudio y aquellos que han sido revisados para la realización de este, se evidencia una necesidad de realizar un documento de revisión de la CVH en los trópicos en diferentes grupos de organismos. Esto porque la relación de la amplitud de nicho y la elevación no es clara, en este estudio se probó una hipótesis que se contrapone a lo propuesto por la CVH y los resultados de varios estudios respaldan que los principios de la CVH no se corroboran pronunciadamente a nivel regional como el caso de los trópicos (Gutiérrez-Pesquera et al. 2016; Cuesta et al. 2020; Sklenář et al. 2023).

Nuevas investigaciones en helechos terrestres podrían amplificar el análisis con gradientes altitudinales regionales que incluyan datos de diversidad y abundancia en localidades como México o Bolivia donde la literatura demuestra la disponibilidad de información y comparar los resultados con las tendencias presentadas en este estudiodebería.

A nivel local, se debería hacer un remuestreo en sitios de estudio para analizar la dinámica poblacional de las comunidades dentro del gradiente en un plazo de varios años y determinar si las especies con mayores valores de amplitud térmica aumentan su aptitud y, en consecuencia, aumentan sus poblaciones dentro de las comunidades. Mediante un estudio realizado en periodos prolongados de tiempo, se podría corroborar un posible predominio de las especies mejor adaptadas al calor, en este proceso descrito como “termofilización” o quizá, como en estudios previamente mencionados realizados en Europa, comprobar una disminución de especies adaptadas al frío e incremento de las especies generalistas; o aumento de especies adaptadas al calor y disminución en las especies generalistas. Estudios con remuestreos de pocas décadas en árboles han revelado cambios sustanciales en la composición de la comunidad y cambios en los límites del área de distribución (Feeley et al. 2011; Feeley et al. 2013; Scherrer et al. 2022).

Por otro lado, dado que los estudios de campo no permiten conocer procesos bióticos y fisiológicos asociados a los cambios dentro de las comunidades de plantas o cambios en su distribución, la experimentación en laboratorio es imprescindible (Kessler

2010). Entonces, a partir de la caracterización de los nichos térmicos de helechos presentados en este estudio, se podrían seleccionar especies clave provenientes de tierras bajas, medias y altas para establecer los límites fisiológicos de más variables fisiológicas y de factores abióticos o combinaciones de ellas como punto de congelamiento, estrés hídrico, estrés de calor, fotoperiodo, nutrientes del suelo, entre otras.

Otro hecho importante que se debe considerar en estudios con helechos es que el modo de reproducción incluye al esporofito, sobre los cuales se desarrolló este trabajo, sin embargo, resultaría muy informativo profundizar el conocimiento de los límites térmicos para la germinación de esporas o el desarrollo de gametofitos, pues estos constituyen la fuente de los esporofitos. Esto resulta importante puesto que un estudio de modelamiento (Sentinella et al. 2020) indica que la germinación de las especies tropicales se verá reducida para 2070, lo que podría derivar en un ciclo de retroalimentación negativa con reducciones en la cubierta del dosel, aumento de la temperatura y reducción de la humedad en los micrositios de germinación.

Finalmente, sería importante conjugar la información filogenética de las especies con las características de sus nichos térmicos para analizar las relaciones de las especies dentro de los ensamblajes comunitarios y su fisiología térmica como un posible mecanismo para mantener sus poblaciones en entornos con extremos climáticos y predecir eventuales disminuciones en la aptitud de las comunidades de plantas (Perez y Feeley 2021).

Lista de referencias

- Acebey, A. R., Thorsten Krömer, y Michael Kessler. 2017. “Species richness and vertical distribution of ferns and lycophytes along an elevational gradient in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico”. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 235 (octubre): 83-91. doi:10.1016/j.flora.2017.08.003.
- Addo-Bediako, Abraham, Steven L. Chown, y Kevin J. Gaston. 2000. “Thermal tolerance, climatic variability and latitude”. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267 (1445): 739-45.
- Aldasoro, J J., F. Cabezas, y C. Aedo. 2004. “Diversity and distribution of ferns in sub-Saharan Africa, Madagascar and some islands of the South Atlantic”. *Journal of Biogeography* 31: 1579–604. www.wmo.ch/indexflash.html.
- Anderson, O. R. 2018. “Ecophysiology and Adaptability of Terrestrial Ferns: Perspectives in a Changing Global Climate. Ferns: Ecology, Importance to Humans and Threats”. En *Ferns: Ecology, Importance to Humans and Threats*, editado por L. K. A. Nowicki, 1-55. New York: Nova Scientific Publishers.
- Arnan, Xavier, Nico Blüthgen, Roberto Molowny-Horas, y Javier Retana. 2015. “Thermal Characterization of European Ant Communities along Thermal Gradients and Its Implications for Community Resilience to Temperature Variability”. *Frontiers in Ecology and Evolution* 3: 138. doi:10.3389/fevo.2015.00138.
- Aros-Mualin, Daniela, Sarah Noben, Dirk N. Karger, César I. Carvajal-Hernández, Laura Salazar, Adriana Hernández-Rojas, Jürgen Kluge, et al. 2021. “Functional Diversity in Ferns Is Driven by Species Richness Rather Than by Environmental Constraints”. *Frontiers in Plant Science* 11 (enero). doi:10.3389/fpls.2020.615723.
- Auffret, Alistair G., Pieter Vangansbeke, Pieter De Frenne, Inger Auestad, Sofia Basto, Ulf Grandin, Hans Jacquemyn, et al. 2023. “More Warm-Adapted Species in Soil Seed Banks than in Herb Layer Plant Communities across Europe.” *Journal of Ecology* 111 (5): 1009–20. doi:10.1111/1365-2745.14074.

- Bach K, M. Kessler, y J. Gonzales. 1999. "Caracterización Preliminar de Los Bosques Deciduos Andinos de Bolivia En Base a Grupos Indicadores Botánicos". *Ecología En Bolivia* 32: 7–22.
- Báez, Selene, Liliana Jaramillo, Francisco Cuesta, y David A. Donoso. 2016. "Effects of climate change on Andean biodiversity: a synthesis of studies published until 2015". *Neotropical Biodiversity* 2 (1): 181-94 Taylor and Francis Ltd. doi:10.1080/23766808.2016.1248710.
- Barradas Paciencia, Mateus Luís, y Jefferson Prado. 2005. "Effects of forest fragmentation on pteridophyte diversity in a tropical rain forest in Brazil". *Plant Ecology* 180 (1): 87–104. doi:10.1007/s11258-005-3025-x.
- Bässler, Claus, Jörg Müller, Torsten Hothorn, Thomas Kneib, Franz Badeck, y Frank Dziock. 2010. "Estimation of the extinction risk for high-montane species as a consequence of global warming and assessment of their suitability as cross-taxon indicators". *Ecological Indicators* 10 (2): 341–52. doi:10.1016/j.ecolind.2009.06.014.
- Belluau, Michaël, y Bill Shipley. 2018. "Linking Hard and Soft Traits: Physiology, Morphology and Anatomy Interact to Determine Habitat Affinities to Soil Water Availability in Herbaceous Dicots". *PLoS ONE* 13 (3). doi:10.1371/journal.pone.0193130.
- Bhattarai, Khem R., Ole R. Vetaas, y John A. Grytnes. 2004. "Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient, Nepal". *Journal of Biogeography* 31: 389–400. www.blackwellpublishing.com/jbi.
- Bowler, Diana, y Katrin Böhning-Gaese. 2017. "Improving the community-temperature index as a climate change indicator". *PLoS ONE* 12 (9). doi:10.1371/journal.pone.0184275.
- Brady, Timothy J., Vicente J. Monleon, y Andrew N. Gray. 2010. "Calibrating vascular plant abundance for detecting future climate changes in Oregon and Washington, USA". *Ecological Indicators* 10 (3): 657–67. doi:10.1016/j.ecolind.2009.11.004.
- Carscadden, Kelly A., Nancy C. Emery, Carlos A. Arnillas, y Marc W. Cadotte. 2020. "The quarterly review of biology niche breadth: causes and consequences for ecology, evolution, and conservation". *The Quarterly Review of Biology* 95 (3): 179-214.

- Carvajal-Hernández, César I., Jorge A. Gómez-Díaz, Michael Kessler, y Thorsten Krömer. 2018. “Influence of elevation and habitat disturbance on the functional diversity of ferns and lycophytes”. *Plant Ecology and Diversity* 11 (3): 335–47. doi:10.1080/17550874.2018.1484526.
- Chan, Wei-Ping, I-Ching Chen, Robert K. Colwell, y Cho-ying Huang. 2016. “Seasonal and Daily Climate Variation Have Opposite Effects on Species Elevational Range Size” *Science* 351 (6280): 1437–39. <https://www.researchgate.net/publication/299442047>.
- Christenhusz, Maarten J.M., y Mark W. Chase. 2014. “Trends and concepts in fern classification”. *Annals of Botany* 113 (4): 571–94. doi:10.1093/aob/mct299.
- Colwell, R. K., y D. C. Lees. 2000. “The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness”. *Trends in ecology & evolution* 15 (2): 70–76.
- Colwell, Robert K., Gunnar Brehm, Catherine L. Cardelús, Alex C. Gilman, y John T. Longino. 2008. “Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics”. *Science* 322 (5899): 258–61. doi:10.1126/science.1162547.
- Coomes, David A., Robert B. Allen, Warren A. Bentley, Larry E. Burrows, Charles D. Canham, Laura Fagan, David M. Forsyth, et al. 2005. “The hare, the tortoise and the crocodile: The ecology of angiosperm dominance, conifer persistence and fern filtering”. *Journal of Ecology* 93 (5): 918–35. doi:10.1111/j.1365-2745.2005.01012.x.
- Cuesta, Francisco, Priscilla Muriel, Luis Daniel Llambí, Stephan Halloy, Nikolay Aguirre, Stephan Beck, Julieta Carilla, et al. 2017. “Latitudinal and Altitudinal Patterns of Plant Community Diversity on Mountain Summits across the Tropical Andes”. *Ecography* 40 (12): 1381–94. doi:10.1111/ecog.02567.
- Cuesta, Francisco, Carolina Tovar, Luis D. Llambí, William D. Gosling, Stephan Halloy, Julieta Carilla, Priscilla Muriel, et al. 2020. “Thermal niche traits of high alpine plant species and communities across the tropical Andes and their vulnerability to global warming”. *Journal of Biogeography* 47 (2): 408–20. doi:10.1111/jbi.13759.
- Currie, David J., Gary G. Mittelbach, Howard V. Cornell, Richard Field, Jean Francois Guégan, Bradford A. Hawkins, Dawn M. Kaufman, et al. 2004. “Predictions and

- tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness”. *Ecology Letters* 7 (12): 1121-34. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00671.x.
- Dale, Virginia H., y Suzanne C. Beyeler. 2001. “Challenges in the development and use of ecological indicators”. *Ecological Indicators* 1 (1): 3-10.
- De Frenne, Pieter, Francisco Rodríguez-Sánchez, David Anthony Coomes, Lander Baeten, Gorik Verstraeten, Mark Vellen, Markus Bernhardt-Römermann, et al. 2013. “Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming”. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110 (46): 18561–65. doi:10.1073/pnas.1311190110
- Della, Aline Possamai, y Daniel de Barcellos Falkenberg. 2019. “Pteridophytes as Ecological Indicators: An Overview”. *Hoehnea* 46 (1). doi:10.1590/2236-8906-52/2018.
- Donnelly, A., A. Caffarra, C. T. Kelleher, B. F. O’Neill, E. Diskin, A. Pletsers, H. Proctor, et al. 2012. “Surviving in a warmer world: Environmental and genetic responses”. *Climate Research* 53 (3): 245-62. doi:10.3354/cr01102.
- Duque, Alvaro J., Joost F. Duivenvoorden, Jaime Cavelier, Mauricio Sánchez, Carolina Polanía, y Andrea León. 2005. “Ferns and Melastomataceae as indicators of vascular plant composition in rain forests of Colombian Amazonia”. *Plant Ecology* 178 (1): 1-13. doi:10.1007/s11258-004-1956-2.
- Duque, Alvaro, Pablo R. Stevenson, y Kenneth J. Feeley. 2015. “Thermophilization of adult and juvenile tree communities in the northern tropical Andes”. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112 (34): 10744-49. doi:10.1073/pnas.1506570112.
- Eva, Hugh, Otto Huber, Stephan Beck, y Hermann Behling. 2005. “Una Propuesta para la Definición de los Límites Geográficos de la Amazonía”. *Síntesis de los resultados de un taller de consulta de expertos organizado por la Comisión Europea en colaboración con la Organización del Tratado de Cooperación Amazónica/CCI Ispra* 7(8). doi:10.13140/RG.2.1.2820.8728.
- Evans, Karl L., Philip H. Warren, y Kevin J. Gaston. 2005. “Species-energy relationships at the macroecological scale: A review of the mechanisms”. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 80 (1): 1-25. doi:10.1017/S1464793104006517.

- Fadrique, Belén, Selene Báez, Álvaro Duque, Agustina Malizia, Cecilia Blundo, Julieta Carilla, Oriana Osinaga-Acosta, et al. 2018. “Widespread but heterogeneous responses of Andean forests to climate change”. *Nature* 564 (7735). Nature Publishing Group: 207–12. doi:10.1038/s41586-018-0715-9.
- Farias, Rafael de Paiva, Lucas Erickson Nascimento da Costa, Antônio Fernando Morais de Oliveira, Iva Carneiro Leão Barros, y Klaus Mehlreter. 2020. “Leaf defense syndromes in tropical ferns”. *Plant Ecology* 221 (10): 853–65. doi:10.1007/s11258-019-00983-4.
- Farr, Tom G., Paul A. Rosen, Edward Caro, Robert Crippen, Riley Duren, Scott Hensley, Michael Kobrick, et al. 2007. “The Shuttle Radar Topography Mission.” *Reviews of Geophysics* 45 (2). <https://doi.org/10.1029/2005RG000183>.
- Feeley, Kenneth J., Johanna Hurtado, Sassan Saatchi, Miles R. Silman, y David B. Clark. 2013. “Compositional shifts in Costa Rican forests due to climate-driven species migrations”. *Global Change Biology* 19 (11): 3472–80. doi:10.1111/gcb.12300.
- Feeley, Kenneth J., Evan M. Rehm, y Brian Machovina. 2012. “Perspective: the responses of tropical forest species to global climate change: acclimate, adapt, migrate, or go extinct?”. *Frontiers of Biogeography* 4 (2). doi:10.21425/f5fbg12621.
- Feeley, Kenneth J., y Miles R. Silman. 2010a. “Modelling the responses of Andean and Amazonian plant species to climate change: The effects of georeferencing errors and the importance of data filtering”. *Journal of Biogeography* 37 (4): 733–40. doi:10.1111/j.1365-2699.2009.02240.x.
- . 2010b. “Biotic attrition from tropical forests correcting for truncated temperature niches”. *Global Change Biology* 16 (6): 1830–36. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02085.x.
- . 2011. “The data void in modeling current and future distributions of tropical species”. *Global Change Biology* 17 (1): 626–30. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02239.x.
- Feeley, Kenneth J., Miles R. Silman, Mark B. Bush, William Farfan, Karina Garcia Cabrera, Yadvinder Malhi, Patrick Meir, Norma Salinas Revilla, Mireya Natividad Raurau Quisiyupanqui, y Sassan Saatchi. 2011. “Upslope migration of Andean trees”. *Journal of Biogeography* 38 (4): 783–91. doi:10.1111/j.1365-2699.2010.02444.x.

- Feeley, Kenneth, Johanna Martinez-Villa, Timothy Perez, Andres Silva Duque, David Triviño Gonzalez, y Alvaro Duque. 2020. “The Thermal Tolerances, Distributions, and Performances of Tropical Montane Tree Species”. *Frontiers in Forests and Global Change* 3 (marzo). doi:10.3389/ffgc.2020.00025.
- Feeley, Kenneth J., Manuel Bernal-Escobar, Riley Fortier, y Alyssa T. Kullberg. 2023. “Tropical Trees Will Need to Acclimate to Rising Temperatures—But Can They?” *Plants*. 12 (17): 3142. doi:10.3390/plants12173142.
- Field, Christopher B., Vicente R. Barros, e Intergovernmental Panel on Climate Change. Working Group II. 2014. Part a: Global and sectoral aspects: Volume 1, global and sectoral aspects: Working group II contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. In *Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability* (pp. 1-1101). IPCC.
- Gallou, Arnaud, Alistair S. Jump, Joshua S. Lynn, Richard Field, Severin D. H. Irl, Manuel J. Steinbauer, Carl Beierkuhnlein, et al. 2023. “Diurnal Temperature Range as a Key Predictor of Plants’ Elevation Ranges Globally”. *Nature Communications* 14 (1): 7890. doi:10.1038/s41467-023-43477-8.
- García-Robledo, Carlos, Erin K. Kuprewicz, Charles L. Staines, Terry L. Erwin, y W. John Kress. 2016. “Limited tolerance by insects to high temperatures across tropical elevational gradients and the implications of global warming for extinction”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113 (3): 680-5. doi:10.5883/DS-BOFCR.
- Gaston, Kevin J., y Steven L. Chown. 1999. “Elevation and Climatic Tolerance: A Test Using Dung Beetles”. *Oikos* 86: 584-90.
- Ghalambor, C. K. 2006. “Are mountain passes higher in the tropics? Janzen’s hypothesis revisited”. *Integrative and Comparative Biology* 46 (1): 5–17. doi:10.1093/icb/icj003.
- Given, David R. 1993. “Changing Aspects of Endemism and Endangerment in Pteridophyta”. *Journal of Biogeography* (20): 293-302.
- Gosselin, Frédéric. 2016. “Putting floristic thermophilization in forests into a conservation biology perspective: beyond mean trait approaches”. *Annals of Forest Science* 73 (2): 215-218. doi:10.1007/s13595-015-0526-1.
- Griffiths, Andy R., Miles R. Silman, William Farfan-Rios, Kenneth J. Feeley, Karina García Cabrera, Patrick Meir, Norma Salinas, Ricardo A. Segovia, y Kyle G.

- Dexter. 2021. “Evolutionary Diversity Peaks at Mid-Elevations Along an Amazon-to-Andes Elevation Gradient”. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9 (agosto). doi:10.3389/fevo.2021.680041.
- Grusz, Amanda L. 2016. “A Current Perspective on Apomixis in Ferns”. *Journal of Systematics and Evolution* 54 (6): 656-65. doi:10.1111/jse.12228.
- Grytnes, John Arvid, y John H. Beaman. 2006. “Elevational species richness patterns for vascular plants on Mount Kinabalu, Borneo”. *Journal of Biogeography* 33 (10): 1838–49. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01554.x.
- Grytnes, John-Arvid, y Christy M. McCain. 2007. “Elevational trends in biodiversity”. *Encyclopedia of biodiversity* 2: 1-8. doi:10.1016/B0122-2686(52)00503-4.
- Gutiérrez-Pesquera, L. M., M. Tejedó, M. A. Olalla-Tárraga, H. Duarte, A. Nicieza, y M. Solé. 2016. “Testing the Climate Variability Hypothesis in Thermal Tolerance Limits of Tropical and Temperate Tadpoles.” *Journal of Biogeography* 43 (6): 1166–78. <https://doi.org/10.1111/jbi.12700>.
- Hansen, B. C.S., D. T. Rodbell, G. O. Seltzer, B. León, K. R. Young, y M. Abbott. 2003. “Late-glacial and Holocene vegetational history from two sites in the western Cordillera of southwestern Ecuador”. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 194 (1-3): 79-108. doi:10.1016/S0031-0182(03)00272-4.
- Hemp, Andreas. 2002. “Ecology of the pteridophytes on the southern slopes of Mt. Kilimanjaro I. Altitudinal distribution”. *Plant Ecology* 159 (2): 211-39. doi:10.1023/A:1015569125417.
- Hernández-Rojas, Adriana C., Jürgen Kluge, Thorsten Krömer, César Carvajal-Hernández, Libertad Silva-Mijangos, Georg Miehe, Marcus Lehnert, Anna Weigand, y Michael Kessler. 2020. “Latitudinal Patterns of Species Richness and Range Size of Ferns along Elevational Gradients at the Transition from Tropics to Subtropics”. *Journal of Biogeography* 47 (6): 1383–97. doi:10.1111/jbi.13841.
- Hietz, Peter. 2010. “Fern adaptations to xeric environments”. *Fern Ecology*: 140-76. Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9780511844898.006.
- Hijmans, Robert J., Susan E. Cameron, Juan L. Parra, Peter G. Jones, y Andy Jarvis. 2005. “Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas”. *International Journal of Climatology* 25 (15): 1965-78. doi:10.1002/joc.1276.
- Hill, James D., y John A. Silander. 2001. “Distribution and dynamics of two ferns: *Dennstaedtia punctilobula* (Dennstaedtiaceae) and *Thelypteris noveboracensis*

- (Thelypteridaceae) in a Northeast mixed hardwoods-hemlock forest”. *American Journal of Botany* 88 (5): 894-902. doi:10.2307/2657041.
- Homeier, Jürgen, Siegmund W. Breckle, Sven Günter, Rütger T. Rollenbeck, y Christoph Leuschner. 2010. “Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest”. *Biotropica* 42 (2): 140-8. doi:10.1111/j.1744-7429.2009.00547.x.
- Huey, Raymond B., Michael R. Kearney, Andrew Krockenberger, Joseph A.M. Holtum, Mellissa Jess, and Stephen E. Williams. 2012. “Predicting Organismal Vulnerability to Climate Warming: Roles of Behaviour, Physiology and Adaptation.” *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367 (1596): 1665–79. doi:10.1098/rstb.2012.0005.
- IUCN. 2022. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2. <https://www.iucnredlist.org>. Acceso el: 26 jun 2022.
- Janzen, Daniel H. 1967. “Why Mountain Passes are Higher in the Tropics”. *The American Naturalist* 101 (919): 233-49. <http://www.jstor.org>URL:<http://www.jstor.org/stable/2458977>.
- Jump, Alistair S., y Josep Peñuelas. 2005. “Running to stand still: Adaptation and the response of plants to rapid climate change”. *Ecology Letters* 8 (9): 1010-20. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x.
- Karger, Dirk Nikolaus, Jürgen Kluge, Thorsten Krömer, Andreas Hemp, Marcus Lehnert, y Michael Kessler. 2011. “The effect of area on local and regional elevational patterns of species richness”. *Journal of Biogeography* 38 (6): 1177-85. doi:10.1111/j.1365-2699.2010.02468.x.
- Kessler, M. 2001. “Pteridophyte species richness in Andean forests in Bolivia”. *Biodiversity and Conservation* 10 (9): 1473-95. doi:10.1023/A:1011811224595.
- . 2010. “Biogeography of ferns”. *Fern Ecology*: 22-60. Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9780511844898.003.
- Kessler, Michael, Yvonne Siorak, Meike Wunderlich, y Caroline Wegner. 2007. “Patterns of morphological leaf traits among pteridophytes along humidity and temperature gradients in the Bolivian Andes”. *Functional Plant Biology* 34 (11): 963-71. doi:10.1071/FP07087.
- Kessler, Michael, Jürgen Kluge, Andreas Hemp, y Ralf Ohlemüller. 2011. “A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns”. *Global*

- Ecology and Biogeography* 20 (6): 868-80. doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00653.x.
- Kessler, Michael, Laura Salazar, Jürgen Homeier, y Jürgen Kluge. 2014. “Species richness-productivity relationships of tropical terrestrial ferns at regional and local scales”. *Journal of Ecology* 102 (6): 1623-33. doi:10.1111/1365-2745.12299.
- Kessler, Michael, Dirk Nikolaus Karger, y Jürgen Kluge. 2016. “Elevational diversity patterns as an example for evolutionary and ecological dynamics in ferns and lycophytes”. *Journal of Systematics and Evolution* 54 (6): 617-625. doi:10.1111/jse.12218.
- Kessler, Michael, and Jürgen Kluge. 2022. “Mountain Ferns: What Determines Their Elevational Ranges and How Will They Respond to Climate Change?”. *American Fern Journal* 112 (4). doi:10.1640/0002-8444-112.4.285.
- Khine, Phyto Kay, Jürgen Kluge, Michael Kessler, Georg Miehe, y Dirk N. Karger. 2019. “Latitude-independent, continent-wide consistency in climate–richness relationships in Asian ferns and lycophytes”. *Journal of Biogeography* 46 (5): 981-91. doi:10.1111/jbi.13558.
- Kluge, Jürgen, y Michael Kessler. 2007. “Morphological characteristics of fern assemblages along an elevational gradient: patterns and causes”. *Ecotropica* 13: 27-43. <https://www.researchgate.net/publication/247162262>.
- . 2011. “Influence of niche characteristics and forest type on fern species richness, abundance and plant size along an elevational gradient in Costa Rica”. *Plant Ecology* 212 (7): 1109-21. doi:10.1007/s11258-010-9891-x.
- Kluge, Jürgen, Michael Kessler, y Robert 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 (4): 358-71. doi:10.1111/j.1466-822X.2006.00223.x.
- Koptur, Suzanne, Mónica Palacios-Rios, Cecilia Díaz-Castelazo, William P. Mackay, y Víctor Rico-Gray. 2013. “Nectar secretion on fern fronds associated with lower levels of herbivore damage: Field experiments with a widespread epiphyte of Mexican cloud forest remnants”. *Annals of Botany* 111 (6): 1277-83. doi:10.1093/aob/mct063.

- Kosenkov, Alexey, y Maria Mardashova. 2015. "Distribution of adder's tongue (*Ophioglossum vulgatum* L.) in the vicinity of the White Sea Biological Station of Moscow State University (Kandalaksha Gulf)". *EARSeL eProceedings* 14 (S1): 37-42. doi:10.12760/02-2015-1-05.
- Kreft, Holger, Walter Jetz, Jens Mutke, Gerold Kier, and Wilhelm Barthlott. 2008. "Global Diversity of Island Floras from a Macroecological Perspective". *Ecology Letters* 11 (2): 116-27. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01129.x.
- Krömer, Thorsten, Michael Kessler, S. Robbert Gradstein, y Amparo Acebey. 2005. "Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes". *Journal of Biogeography* 32 (10): 1799-1809. doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01318.x.
- Lancaster, Lesley T., y Aelys M. Humphreys. 2020. "Global variation in the thermal tolerances of plants" 117 (24). *PNAS*: 13580-7. doi:10.1073/pnas.1918162117/-/DCSupplemental.
- Laurance, William F., D. Carolina Useche, Luke P. Shoo, Sebastian K. Herzog, Michael Kessler, Federico Escobar, Gunnar Brehm, et al. 2011. "Global warming, elevational ranges and the vulnerability of tropical biota". *Biological Conservation* 144 (1): 548-57. doi:10.1016/j.biocon.2010.10.010.
- Lavorel, S., y E. Garnier. 2002. "Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail". *Functional Ecology* 16 (5): 545-556.
- Lloret, Francisco, y Juana María González-Mancebo. 2011. "Altitudinal Distribution Patterns of Bryophytes in the Canary Islands and Vulnerability to Climate Change". *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 206 (9): 769-81. doi:10.1016/j.flora.2011.04.007.
- Lutterschmidt, William I., y Victor H. Hutchison. 1997. "The critical thermal maximum: history and critique". *Canadian Journal of Zoology* 75 (10): 1561-1574.
- Maggini, Ramona, Anthony Lehmann, Marc Kéry, Hans Schmid, Martin Beniston, Lukas Jenni, y Niklaus Zbinden. 2011. "Are Swiss birds tracking climate change?. Detecting elevational shifts using response curve shapes". *Ecological Modelling* 222 (1): 21-32. doi:10.1016/j.ecolmodel.2010.09.010.
- Mccain, Christy M. 2007. "Area and mammalian elevational diversity". *Ecology* 88 (1): 76-86. <http://edcftp.cr.usgs.gov/pub/data/srtn/i>.

- Montaño-Centellas, Flavia, Alfredo F. Fuentes, Leslie Cayola, Manuel J. Macía, M. Isabel Loza, Beatriz Nieto-Ariza, y J. Sebastián Tello. 2023. “Elevational Range Sizes of Woody Plants Increase with Climate Variability in the Tropical Andes”. *BioRxiv* 2023 (02). doi:10.1101/2023.02.21.529430.
- Moor, Helen, Kristoffer Hylander, y Jon Norberg. 2015. “Predicting climate change effects on wetland ecosystem services using species distribution modeling and plant functional traits”. *Ambio* 44 (1): 113–26. doi:10.1007/s13280-014-0593-9.
- Morueta-Holme, Naia, Kristine Engemann, Pablo Sandoval-Acuña, Jeremy D. Jonas, R. Max Segnitz, y Jens Christian Svenning. 2015. “Strong Upslope Shifts in Chimborazo’s Vegetation over Two Centuries since Humboldt.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112 (41): 12741-5. doi:10.1073/pnas.1509938112.
- Muñoz, M. M., y B. L. Bodensteiner. 2019. “Janzen’s hypothesis meets the bogert effect: Connecting climate variation, thermoregulatory behavior, and rates of physiological evolution”. *Integrative Organismal Biology* 1 (1). Oxford: 1-12. doi:10.1093/iob/oby002.
- Murillo Aldana, José, y M. T. Murillo. 2018. “Diversidad de los helechos y licófitos de Colombia”. *Acta Botánica Malacitana* 42 (1): 23–32. doi:10.24310/abm.v42i1.2654.
- Naimi, Babak, Nicholas A. S. Hamm, Thomas A. Groen, Andrew K. Skidmore, y Albertus G. Toxopeus. 2014. “Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling?” *Ecography* 37 (2): 191-203. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x.
- Navarrete, Hugo, Blanca León, Jasivia Gonzales, Diana Karina Aviles, Javier Salazar Lecaro, Franco Mellado, Joaquina Alban, y Benjamin Øllgaard. 2006. “Helechos”. En *Botanica Económica de los Andes Centrales*, editado por Moraes R., B. Øllgaard, Kvist L. P, Borchsenius F., y Balslev H., 385-411. La Paz: Universidad Mayor de San Andrés.
- Neill, D. A. 2012. “¿Cuántas especies nativas de plantas vasculares hay en Ecuador?” *Revista Amazónica Ciencia y Tecnología* 1 (1): 70-83.
- Nicholas R. Polato, Brian A. Gill, Alisha A. Shah, Miranda M. Gray, Kayce L. Casner, Antoine Barthelet, Philipp W. Messer, et al. 2018. “Narrow thermal tolerance and

- low dispersal drive higher speciation in tropical mountains”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115 (49): 12471-6. doi:10.5061/dryad.m728c47.
- Nock, Charles A., Richard J. Vogt, y Beatrix E. Beisner. 2016. “Functional Traits”. *eLS*: 1-8. Wiley. doi:10.1002/9780470015902.a0026282.
- Noh, Jin Kyoung, Cristian Echeverria, Gabriel Gaona, Janina Kleemann, Hongmi Koo, Christine Fürst, y Pablo Cuenca. 2022. “Article Forest Ecosystem Fragmentation in Ecuador: Challenges for Sustainable Land Use in the Tropical Andean”. *Land* 11 (2). MDPI. doi:10.3390/land11020287.
- Nottingham, Andrew T., Noah Fierer, Benjamin L. Turner, Jeanette Whitaker, Nick J. Ostle, Niall P. McNamara, Richard D. Bardgett, et al. 2018. “Microbes follow Humboldt: temperature drives plant and soil microbial diversity patterns from the Amazon to the Andes”. *Ecology* 99 (11): 2455-66. doi:10.1002/ecy.2482.
- Page, Christopher N. 2002. “Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview”. *Review of palaeobotany and palynology* 119 (1-2): 1-33. www.elsevier.com/locate/revpalbo.
- Patil, Sachin, Rajendra Lavate, Vineet Rawat, y Meena Dongare. 2016. “Diversity and distribution of Pteridophytes from Satara District, Maharashtra (India)”. *Plant Science Today* 3 (2): 149-56. doi:10.14719/pst.2016.3.2.216.
- Pecl, Gretta T., Miguel B. Araújo, Johann D. Bell, Julia Blanchard, Timothy C. Bonebrake, I. Ching Chen, Timothy D. Clark, et al. 2017. “Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being”. *Science* 355 (6332): eaai9214. doi:10.1126/science.aai9214.
- Perez, Timothy M., y Kenneth J. Feeley. 2021. “Weak phylogenetic and climatic signals in plant heat tolerance”. *Journal of Biogeography* 48 (1): 91-100. doi:10.1111/jbi.13984.
- Perez, Timothy M., James T. Stroud, y Kenneth J. Feeley. 2016. “Thermal trouble in the tropics”. *Science* 351 (6280): 1392-1393. doi:10.1126/science.aaf3343.
- Pintanel, Pol, Miguel Tejado, Andrés Merino-Viteri, Freddy Almeida-Reinoso, Sofia Salinas-Ivanenko, Andrea C. López-Rosero, Gustavo A. Llorente, y Luis M. Gutiérrez-Pesquera. 2022. “Elevational and local climate variability predicts thermal breadth of mountain tropical tadpoles”. *Ecography* 2022 (5). doi:10.1111/ecog.05906.

- Pintanel, Pol, Miguel Tejedo, Santiago R. Ron, Gustavo A. Llorente, y Andrés Merino-Viteri. 2019. "Elevational and microclimatic drivers of thermal tolerance in Andean *Pristimantis* frogs". *Journal of Biogeography* 46 (8): 1664-75. doi:10.1111/jbi.13596.
- Pouteau, Robin, Jean Yves Meyer, Pauline Blanchard, Joel H. Nitta, Maruti Terorotua, y Ravahere Taputuarai. 2016. "Fern species richness and abundance are indicators of climate change on high-elevation islands: evidence from an elevational gradient on Tahiti (French Polynesia)". *Climatic Change* 138 (1–2): 143-56. doi:10.1007/s10584-016-1734-x.
- Rahbek, Carsten. 1995. "The elevational gradient of species richness: a uniform pattern?" *Ecography* 18 (2): 200-5. <http://www.jstor.org/stable/3682769>.
- . 2005. "The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns". *Ecology Letters*. 8 (2): 224-39. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x.
- Rahbek, Carsten, Michael K Borregaard, Robert K Colwell, Bo Dalsgaard, Benjamin G Holt, Naia Morueta-Holme, David Nogués-Bravo, Robert J Whittaker, y Jon Fjeldså. 2019. "Humboldt's enigma: what causes global patterns of mountain biodiversity?". *Science* 365 (6458): 1108-13.
- Ricklefs, Robert E. 2007. "History and Diversity: Explorations at the Intersection of Ecology and Evolution". *The American Naturalist* 170 (S2): S56-S70.
- Root, Terry L., Dena P. Macmynowski, Michael D. Mastrandrea, y Stephen H. Schneider. 2005. "Human-modified temperatures induce species changes: Joint attribution". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102 (21): 7465-9. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0502286102.
- Russell, Ann E., y Peter M. Vitousek. 1997. "Decomposition and potential nitrogen fixation in *Dicranopteris linearis* litter on Mauna Loa, Hawai'i". *Journal of Tropical Ecology* 13 (4): 579-94.
- Salazar, Laura, Jürgen Homeier, Michael Kessler, Stefan Abrahamczyk, Marcus Lehnert, Thorsten Krömer, y Jürgen Kluge. 2015. "Diversity patterns of ferns along elevational gradients in Andean tropical forests". *Plant Ecology and Diversity* 8 (1): 13-24. doi:10.1080/17550874.2013.843036.
- Salovaara, Kati J., Glenda G. Cárdenas, Hanna Tuomisto, K. J. Salovaara, y H. Tuomisto. 2004. "Forest classification in an Amazonian rainforest landscape using pteridophytes as indicator species". *Ecography* 27 (6): 689-700.

- Scherrer, Daniel, Matthias Bürgi, Arthur Gessler, Michael Kessler, Michael P. Nobis, y Thomas Wohlgemuth. 2022. “Abundance changes of neophytes and native species indicate a thermophilisation and eutrophisation of the Swiss flora during the 20th century”. *Ecological Indicators* 135: 108558. doi:10.1016/j.ecolind.2022.108558.
- Schuettpelz, Eric, Harald Schneider, Alan R. Smith, Peter Hovenkamp, Jefferson Prado, Germinal Rouhan, Alexandre Salino, et al. 2016. “A community-derived classification for extant lycophytes and ferns”. *Journal of Systematics and Evolution* 54 (6): 563-603. doi:10.1111/jse.12229.
- Sentinella, Alexander T., David I. Warton, William B. Sherwin, Catherine A. Offord, y Angela T. Moles. 2020. “Tropical plants do not have narrower temperature tolerances, but are more at risk from warming because they are close to their upper thermal limits”. *Global Ecology and Biogeography* 29 (8): 1387–98. doi:10.1111/geb.13117.
- Shah, Alisha A., Brian A. Gill, Andrea C. Encalada, Alexander S. Flecker, W. Chris Funk, Juan M. Guayasamin, Boris C. Kondratieff, et al. 2017. “Climate variability predicts thermal limits of aquatic insects across elevation and latitude”. *Functional Ecology* 31 (11): 2118-27. doi:10.1111/1365-2435.12906.
- Sharma, Narpati, Mukunda Dev Behera, Abhaya Prasad Das, y Rajendra Mohan Panda. 2019. “Plant Richness Pattern in an Elevation Gradient in the Eastern Himalaya.” *Biodiversity and Conservation* 28 (8–9). doi:10.1007/s10531-019-01699-7.
- Sharpe, Joanne M., y Klaus Mehltreter. 2010. “Ecological Insights from Fern Population Dynamics.” En *Fern Ecology*, editado por K. Mehltreter, L. R. Walker, J. M. Sharpe, 61-110. Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9780511844898.004.
- Sklenář, Petr, Ricardo Jaramillo, Susanne Sivila Wojtasiak, Rosa Isela Meneses, Priscilla Muriel, y Adam Klimeš. 2023. “Thermal Tolerance of Tropical and Temperate Alpine Plants Suggests That “Mountain Passes Are Not Higher in the Tropics.” *Global Ecology and Biogeography* 32 (7): 1073–86. <https://doi.org/10.1111/geb.13678>.
- Slot, Martijn, Daniela Cala, Jorge Aranda, Aurelio Virgo, Sean Michaletz, y Klaus Winter. 2020. “Leaf heat tolerance of 147 tropical forest species varies with elevation and leaf functional traits, but not with phylogeny”. *Plant, Cell & Environment* 44 (7): 2414-27. doi:10.22541/au.160647491.19235940/v1.

- Smith, A. R., K. M. Pryer, E. Schuettpelz, P. Korall, H. Schneider, y P. G. Wolf. 2006. "A classification for extant ferns". *Taxon* 55 (3): 705-31.
- Smith, Alan R., Blanca León, Hanna Tuomisto, Henk Van Der Werff, Robbin C. Moran, Marcus Lehnert, y Michael Kessler. 2005. "New records of pteridophytes for the flora of Peru". *SIDA Contributions to Botany*: 2321-42.
- Soria-Auza, Rodrigo. W., y Michael Kessler. 2007. "Estado del conocimiento y conservación de los helechos y plantas afines en Bolivia". *Ecología en Bolivia* 42 (2): 148-56.
- Soudzilovskaia, Nadejda A., Tatiana G. Elumeeva, Vladimir G. Onipchenko, Islam I. Shidakov, Fatima S. Salpagarova, Anzor B. Khubiev, Dzhamal K. Tekeev, and Johannes H. C. Cornelissen. 2013. "Functional Traits Predict Relationship between Plant Abundance Dynamic and Long-Term Climate Warming." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110 (45): 18180-84. doi:10.1073/pnas.1310700110.
- Stevens, George C. 1989. "The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics". *The American Naturalist* 133 (2): 240-56. <http://www.journals.uchicago.edu/t-and-c>.
- . 1992. "The Elevational Gradient in Altitudinal Range: An Extension of Rapoport's Latitudinal Rule to Altitude." *The American Naturalist* 140 (6). <http://www.journals.uchicago.edu/t-and-c>.
- Suissa, Jacob S., Michael A. Sundue, y Weston L. Testo. 2021. "Mountains, climate and niche heterogeneity explain global patterns of fern diversity". *Journal of Biogeography* 48 (6): 1296-308. doi:10.1111/jbi.14076.
- Tejero-Díez D., Torres-Díaz A., Mickel J. T., Mehlreter V. K., y Krömer T. 2011. "Helechos y licopodios". En *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado, editado por Gobierno del Estado de Veracruz Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*, volumen II:97–115. México D.F.: Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C.
- Tito, Richard, Heraldo L. Vasconcelos, y Kenneth J. Feeley. 2020. "Mountain Ecosystems as Natural Laboratories for Climate Change Experiments". *Frontiers in Forests and Global Change* 3: 38. doi:10.3389/ffgc.2020.00038.

- Tovar, Carolina, Carlos Alberto Arnillas, Francisco Cuesta, y Wouter Buytaert. 2013. "Diverging Responses of Tropical Andean Biomes under Future Climate Conditions". *PLoS ONE* 8 (5): e63634. doi:10.1371/journal.pone.0063634.
- Traoré, Djakanibé Désiré, Yansheng Gu, Humei Liu, Ceven Shemsanga, y Jiwen Ge. 2015. "Vegetation types and climate conditions reflected by the modern phytolith assemblages in the subalpine Dalaoling Forest Reserve, central China". *Frontiers of Earth Science* 9 (2): 268-5. doi:10.1007/s11707-014-0475-2.
- Tryon, R. M., y A. F. Tryon. Ferns and allied plants: with special reference to tropical America. Springer Science & Business Media, 2012.
- Tuomisto, Hanna, y Kalle Ruokolainen. 1994. "Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest". *Journal of Vegetation Science* 5 (1): 25-34. doi:10.2307/3235634.
- Urban, Mark C. 2015. "Accelerating extinction risk from climate change". *Science* 348 (6234): 571-3. doi:10.1126/science.aaa4984.
- Valencia, Enrique, José L. Quero, and Fernando T. Maestre. 2016. "Functional Leaf and Size Traits Determine the Photosynthetic Response of 10 Dryland Species to Warming." *Journal of Plant Ecology* 9 (6): 773-83. doi:10.1093/jpe/rtv081.
- Waldock, Conor, Rick D. Stuart-Smith, Camille Albouy, William W. L. Cheung, Graham J. Edgar, David Mouillot, Jerry Tjiputra, y Loïc Pellissier. 2022. "A quantitative review of abundance-based species distribution models". *Ecography*. 2022 (1). doi:10.1111/ecog.05694.
- Walther, G. R. 2003. "Plants in a warmer world". *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics* 6 (3): 169-85.
- Watkins, James E., Michelle K. Mack, y Stephen S. Mulkey. 2007. "Gametophyte ecology and demography of epiphytic and terrestrial tropical ferns". *American Journal of Botany* 94 (4): 701-8. doi:10.3732/ajb.94.4.701.
- WFO. 2023. World Flora Online. Published on the Internet. <http://www.worldfloraonline.org>. Accessed on: 04 sep 2023.
- Wickham, Maintainer Hadley. 2014. "Package 'ggplot2' Type Package Title An implementation of the Grammar of Graphics". Houston, TX, USA.
- Yarborough, Sharon C. y A. Michael Powell. Ferns and Fern Allies of the TransPecos and Adjacent Areas. Lubbock, Texas: Texas Tech University Press, 2002.

Anexos

Anexo 1: Información de las parcelas y rasgos del nicho térmico (óptimo, mínimo, máximo y amplitud térmica) de las especies de helechos en el gradiente altitudinal y los gráficos de sus rangos

Tabla 4
Información detallada de la elevación de las parcelas

nivel de elevación en el gradiente [m s.n.m.]	parcela	elevación real [m s.n.m.]
500	1	400
	2	425
	3	435
1000	1	1060
	2	1090
	3	1110
1500	1	1450
	2	1560
	3	1570
2000	1	1940
	2	1995
	3	2000
2500	1	2409
	2	2409
	3	2420
3000	1	2900
	2	3098
	3	3098
3500	1	3631
	2	3637
	3	3656
4000	1	3916
	2	3926
	3	3978

Fuente: Elaboración propia, 2024

Tabla 5
Especies en el gradiente con la caracterización de sus rasgos térmicos

Especie	Número de registros	Óptimo térmico	Mínimo Térmico	Máximo Térmico	Amplitud Térmica
		(°C)	(°C)	(°C)	(°C)
<i>Adiantum humile</i>	148	25,34	16,62	28,32	11,70
<i>Alsophila erinacea</i>	167	19,31	12,82	28,34	15,52
<i>Alsophila paucifolia</i>	7	21,46	19,69	23,81	4,12
<i>Asplenium flabellulatum</i>	102	18,30	9,03	27,94	18,91
<i>Asplenium laetum</i>	202	23,42	4,43	29,51	25,07
<i>Asplenium rutaceum</i>	209	18,69	9,90	28,44	18,54
<i>Asplenium serra</i>	596	17,77	1,97	28,33	26,35
<i>Blechnum cordatum</i>	285	16,76	2,38	28,41	26,03
<i>Blechnum divergens</i>	168	18,54	9,87	27,74	17,87
<i>Blechnum sprucei</i>	36	13,92	2,22	23,49	21,27
<i>Bolbitis lindigii</i>	72	24,55	17,96	28,29	10,33
<i>Campyloneurum amphostenon</i>	283	13,28	3,32	28,74	25,42
<i>Cnemidaria ewanii</i>	64	23,77	16,98	27,84	10,86
<i>Ctenitis microchlaena</i>	30	20,68	15,42	26,72	11,30
<i>Cyathea aemula</i>	3	20,03	18,60	21,10	2,49
<i>Cyathea bipinnatifida</i>	157	20,04	12,44	28,14	15,70
<i>Cyathea fulva</i>	83	18,48	7,85	28,82	20,97
<i>Cyathea guentheriana</i>	3	15,47	13,85	16,85	3,00
<i>Cyathea lasiosora</i>	226	24,92	14,73	29,01	14,28
<i>Cyathea microdonta</i>	273	24,80	10,71	29,96	19,24
<i>Cyathea pallescens</i>	57	14,54	2,44	22,23	19,78
<i>Cyathea tortuosa</i>	94	22,43	12,48	26,64	14,16
<i>Cyathea xenoxyla</i>	27	17,95	13,87	25,11	11,24
<i>Cyclodium meniscioides</i>	341	24,71	16,17	29,79	13,62
<i>Cyclodium trianae</i>	101	25,12	16,67	27,78	11,11
<i>Cystopteris fragilis</i>	201	12,48	-1,65	28,45	30,09
<i>Danaea elliptica</i>	176	23,41	11,67	28,93	17,26
<i>Danaea humilis</i>	27	24,33	18,91	27,08	8,16
<i>Danaea moritziana</i>	192	20,51	7,68	28,27	20,59
<i>Dennstaedtia auriculata</i>	28	18,08	9,28	27,65	18,37
<i>Dennstaedtia dissecta</i>	195	20,50	5,13	28,66	23,53
<i>Dicksonia sellowiana</i>	409	16,10	4,89	28,60	23,71
<i>Diplazium alienum</i>	30	20,95	10,72	27,79	17,07
<i>Diplazium costale</i>	13	17,01	10,68	25,37	14,69
<i>Diplazium expansum</i>	66	21,86	7,74	28,30	20,56
<i>Diplazium hians</i>	79	17,96	7,31	28,97	21,66
<i>Diplazium macrophyllum</i>	114	21,58	9,12	27,53	18,42
<i>Diplazium pinnatifidum</i>	69	23,24	16,09	27,52	11,44
<i>Diplazium tungurahuae</i>	32	21,74	9,08	25,90	16,82

<i>Elaphoglossum antisanae</i>	27	10,96	4,21	17,80	13,59
<i>Elaphoglossum bellermannianum</i>	129	16,33	6,01	27,67	21,67
<i>Elaphoglossum castaneum</i>	37	13,87	5,12	27,18	22,06
<i>Elaphoglossum notatum</i>	35	14,74	7,33	24,02	16,69
<i>Hypolepis bogotensis</i>	77	12,26	3,66	26,55	22,89
<i>Hypolepis crassa</i>	6	5,97	4,38	7,90	3,52
<i>Hypolepis hostilis</i>	71	22,93	13,01	28,07	15,06
<i>Lindsaea divaricata</i>	199	25,07	14,58	29,40	14,82
<i>Lindsaea taeniata</i>	20	24,97	21,40	27,94	6,54
<i>Lophosoria quadripinnata</i>	475	16,53	5,60	29,17	23,57
<i>Marattia laevis</i>	100	17,14	7,95	28,22	20,27
<i>Maxonia apiifolia</i>	23	23,40	13,38	27,74	14,36
<i>Megalastrum andicola</i>	25	17,89	12,83	24,77	11,94
<i>Metaxya rostrata</i>	760	25,58	14,77	29,92	15,15
<i>Polybotrya crassirhizoma</i>	81	24,96	11,81	27,26	15,46
<i>Polystichum lehmannii</i>	49	12,84	5,93	23,62	17,69
<i>Polystichum muricatum</i>	78	16,38	5,17	27,58	22,41
<i>Pteris altissima</i>	492	22,98	11,40	28,83	17,43
<i>Pteris coriacea</i>	5	11,79	7,48	15,08	7,60
<i>Pteris livida</i>	73	19,19	9,63	28,82	19,19
<i>Pteris muricata</i>	122	16,01	4,44	28,18	23,74
<i>Pteris podophylla</i>	161	18,19	7,77	28,40	20,63
<i>Saccoloma elegans</i>	196	23,27	11,92	29,29	17,37
<i>Saccoloma inaequale</i>	635	23,58	8,40	29,36	20,96
<i>Salpichlaena hookeriana</i>	58	25,84	21,38	28,65	7,27
<i>Salpichlaena volubilis</i>	642	23,08	11,70	29,94	18,24
<i>Schizaea elegans</i>	498	23,75	12,95	29,90	16,96
<i>Serpocaulon fraxinifolium</i>	552	19,55	10,23	28,96	18,73
<i>Serpocaulon subandinum</i>	31	14,70	7,87	27,73	19,87
<i>Tectaria antioquiensis</i>	94	23,35	14,23	27,36	13,13
<i>Thelypteris biformata</i>	45	23,99	16,15	27,46	11,31
<i>Thelypteris caucaensis</i>	28	8,00	3,01	12,46	9,45
<i>Thelypteris funckii</i>	45	15,45	6,72	28,36	21,65
<i>Thelypteris gardneriana</i>	53	18,61	11,57	27,86	16,29
<i>Thelypteris glandulosa</i>	68	24,46	17,71	28,50	10,79
<i>Thelypteris glandulosolanosa</i>	8	13,91	8,04	19,87	11,83
<i>Thelypteris macrophylla</i>	114	24,81	18,08	28,19	10,10
<i>Thelypteris rudis</i>	247	16,65	5,18	28,42	23,25
<i>Trichomanes elegans</i>	549	23,92	12,88	28,55	15,67
<i>Trichomanes pinnatum</i>	911	25,30	11,74	30,07	18,34
<i>Trichomanes plumosum</i>	55	21,08	12,69	26,87	14,18

Fuente: Elaboración propia, 2022

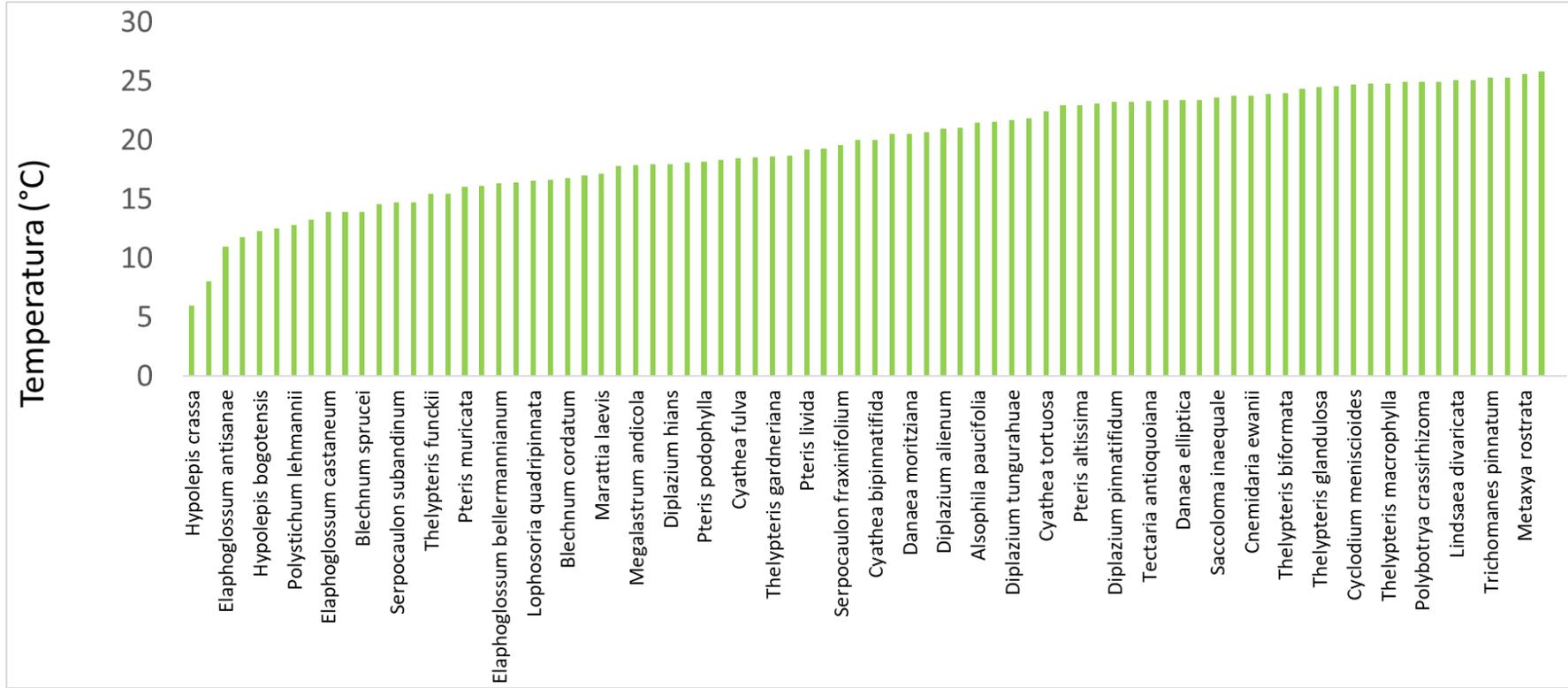


Figura 5. Rango del Óptimo Térmico de las especies presentes en el gradiente altitudinal
 Fuente: Elaboración propia, 2022

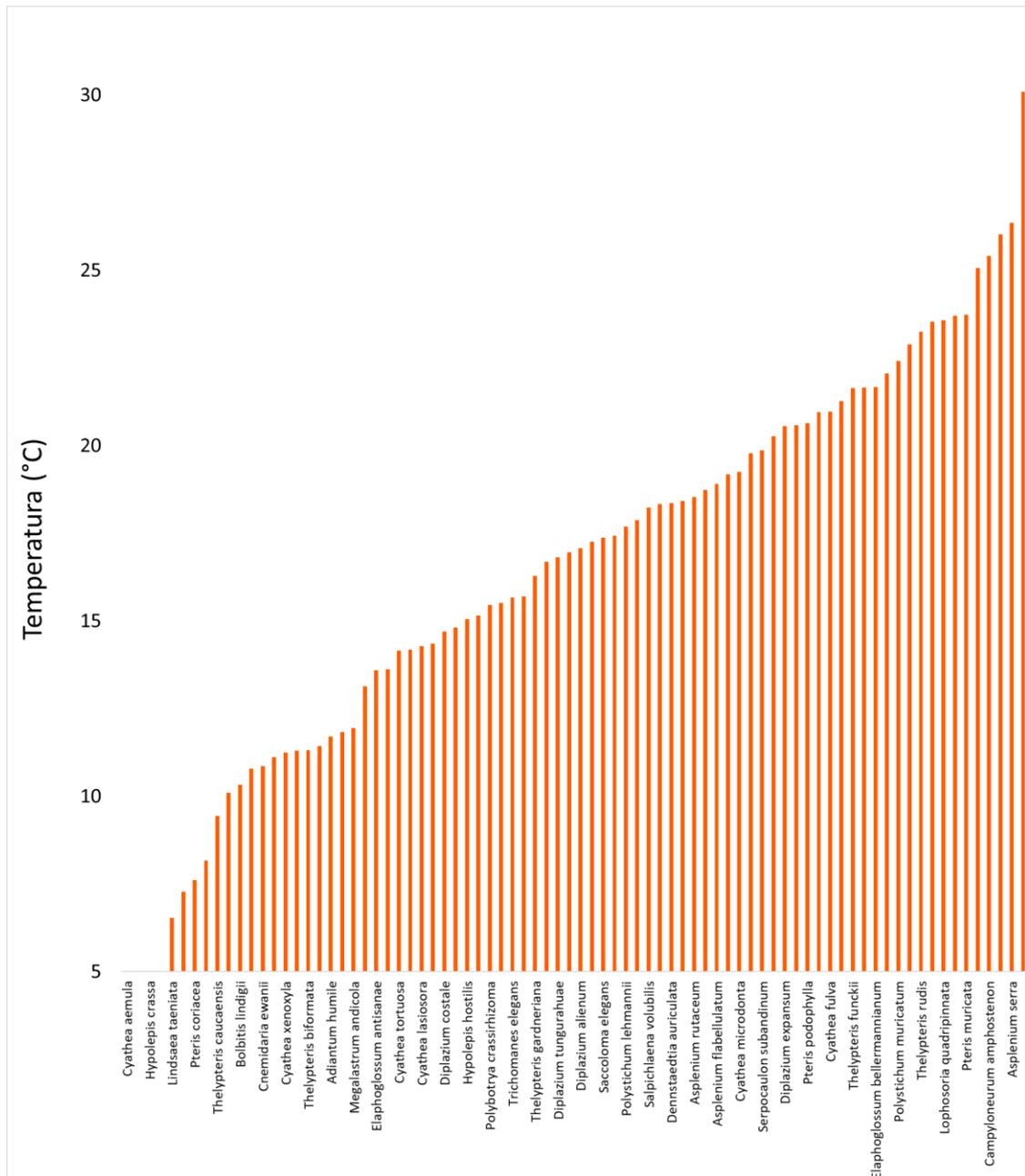


Figura 6. Rango de la Amplitud Térmica de las especies presentes en el gradiente altitudinal
Fuente: Elaboración propia, 2022

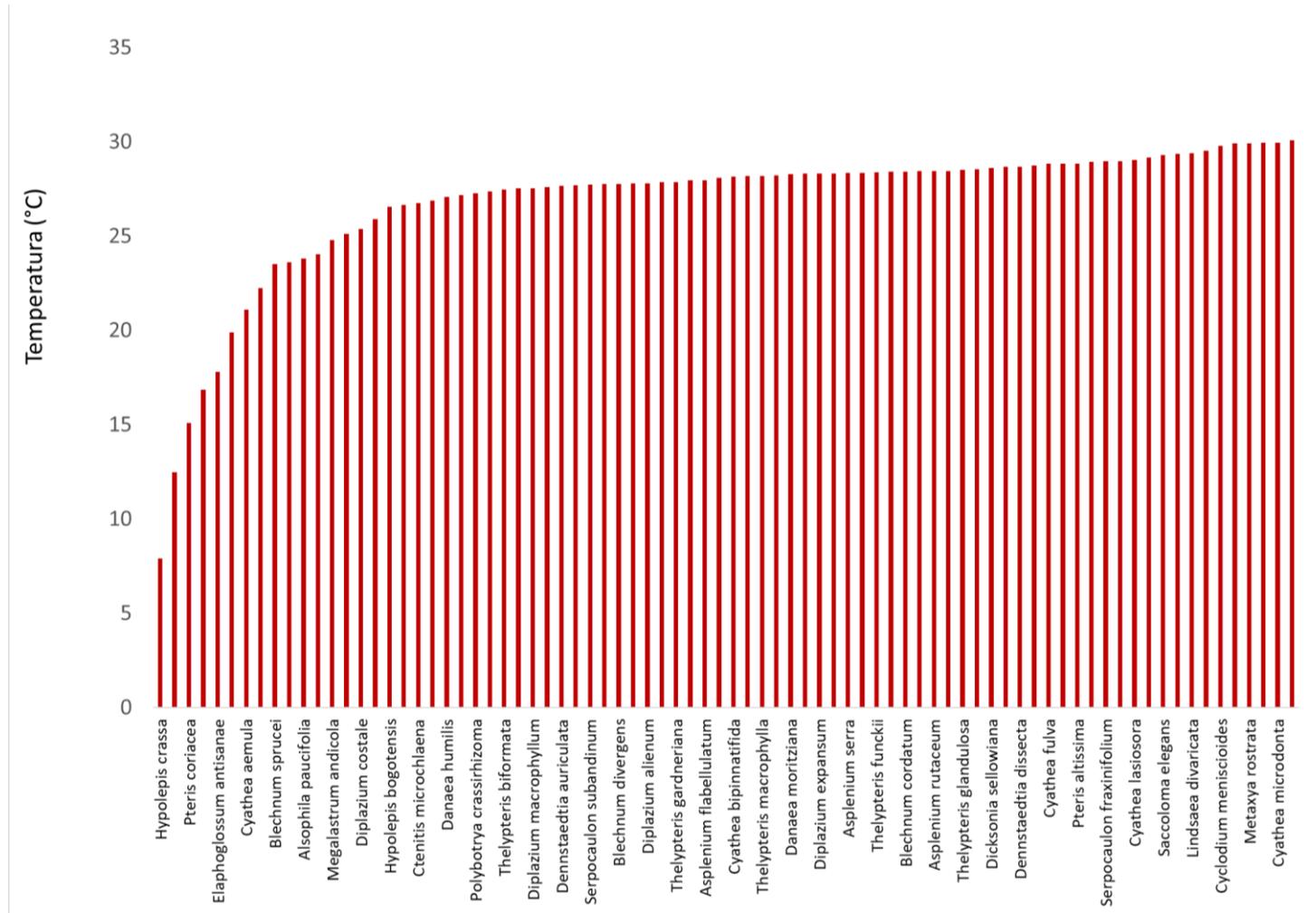


Figura 17. Rango del Máximo Térmico de las especies presentes en el gradiente altitudinal
 Fuente: Elaboración propia, 2022

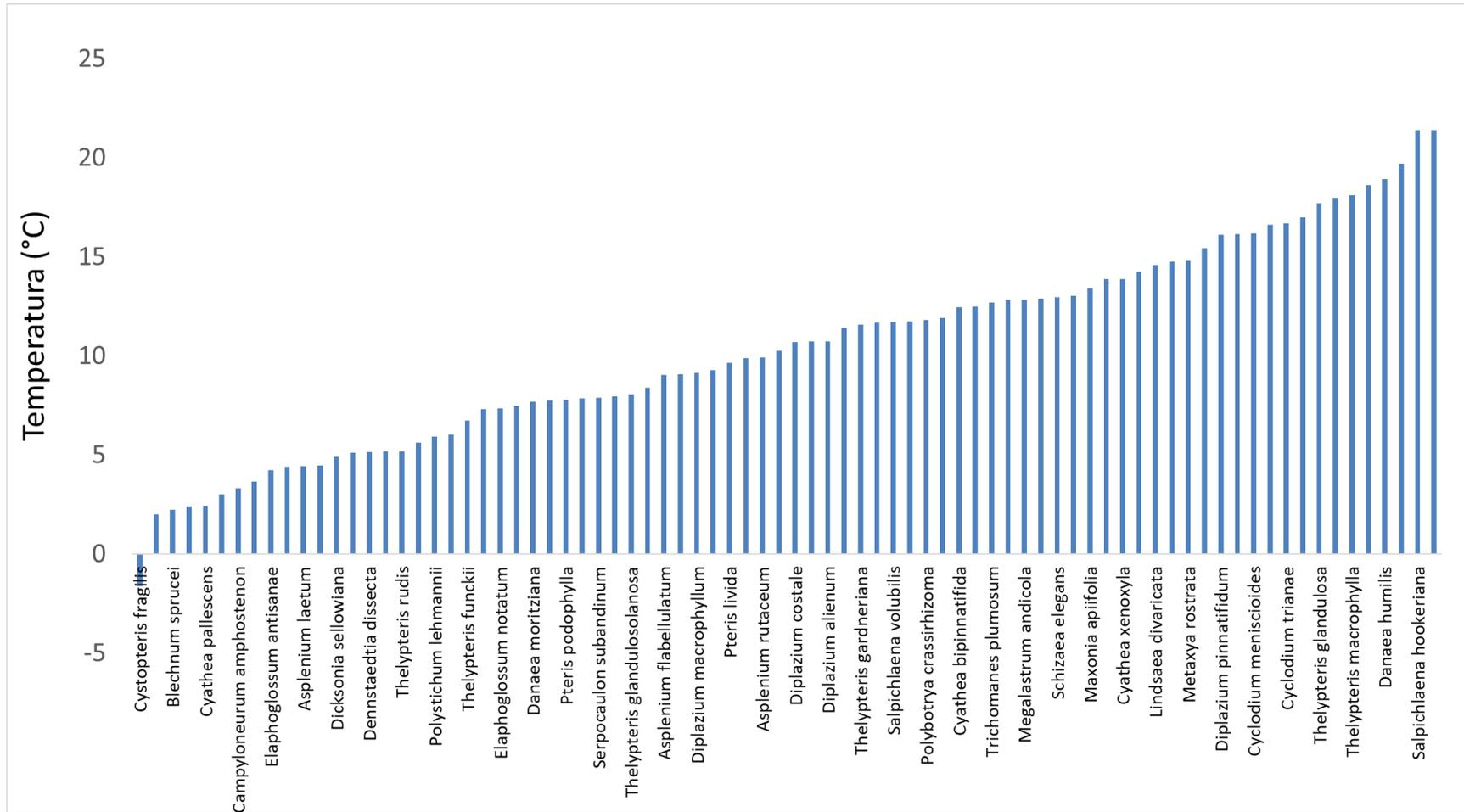


Figura 18. Rango del Mínimo Térmico de las especies presentes en el gradiente altitudinal
 Fuente: Elaboración propia, 2022