

UNIVERSIDAD NACIONAL DE SAN ANTONIO ABAD DEL CUSCO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA PROFESIONAL DE BIOLOGÍA



**SOBREVIVENCIA, CRECIMIENTO Y HERBIVORIA DE *Weinmannia bangii*
Rusby (CUNNONIACEAE) EN RELACION A LA ALTITUD EN EL BOSQUE
NUBOSO DE KOSÑIPATA – PAUCARTAMBO – CUSCO**

TESIS PRESENTADO POR:

Bach. Richard Tito Leon

**PARA OPTAR AL TÍTULO
PROFESIONAL DE BIÓLOGO**

Asesora: Dra. Fructuosa De La Torre
Mayorga

Cusco – Perú

2019

Dedico este trabajo a la memoria de mi querida madre Brígida y de mi padre Juan Gualberto.

Dedico este trabajo a mis hermanos, especialmente a Saúl, Eulogio, Olivia, Felix así como a mi linda esposa Dulia, a mis hijos Pavel Sayri y Sumaqsis Iris. Para toda mi familia que siempre me apoyaron.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional de San Antonio Abad del Cusco, especialmente a los profesores de la escuela profesional de Biología por haberme brindado los conocimientos que fueron base de mi desarrollo académico.

A la Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica por la ayuda financiera y logística para el desarrollo del presente estudio. A Andes Biodiversity and Ecosystem Research Group (ABERG) y especialmente al Dr. Joshua M. Rapp por la orientación y apoyo logístico para el desarrollo del trabajo de campo. Al personal de la estación Biológica de Wayquecha.

A Dra. Fructuosa por el asesoramiento de la tesis y a Jimmy Chambi, Janet Mamani y Dulia Chocce por la ayuda en el trabajo de campo.

ÍNDICE

| | |
|--------------------------------|-----|
| RESUMEN | i |
| INTRODUCCIÓN | ii |
| PLANTEAMIENTO DE PROBLEMA..... | iii |
| JUSTIFICACIÓN | iv |
| OBJETIVOS..... | v |
| HIPÓTESIS..... | vi |

CAPÍTULO I

| | |
|---|----|
| 1. GENERALIDADES | 10 |
| 1.1. ANTECEDENTES | 10 |
| 1.2. MARCO TEÓRICO..... | 13 |
| 1.2.1. Interacciones bióticas | 13 |
| 1.2.2. Herbivoría..... | 13 |
| 1.2.3. Rango de distribución de especies..... | 14 |
| 1.2.4. Adaptación local..... | 14 |
| 1.2.5. Andes tropicales..... | 15 |
| 1.2.6. Bosque nuboso..... | 15 |

CAPÍTULO II

| | |
|---|----|
| 2. MATERIALES Y MÉTODOS | 16 |
| 2.1. ÁREA DE ESTUDIO | 16 |
| 2.2. MATERIALES..... | 19 |
| 2.3. MÉTODOS..... | 19 |
| 2.3.1. Determinación de la sobrevivencia, crecimiento y herbivoría de plántulas naturales en relación a la altitud..... | 20 |
| 2.3.2. Determinación de la sobrevivencia, crecimiento y herbivoría de plántulas trasplantadas en relación a la altitud..... | 22 |
| 2.3.3. Análisis de datos..... | 23 |

CAPÍTULO III

| | |
|----------------------------------|----|
| 3. RESULTADOS Y DISCUSIONES..... | 25 |
| 3.1. RESULTADOS | 25 |

| | |
|--|----|
| 3.1.1. Supervivencia, crecimiento y herbivoría de plántulas naturales en relación a la altitud..... | 25 |
| 3.1.2. Supervivencia, crecimiento y herbivoría de plántulas trasplantadas en relación a la altitud | 27 |
| 3.2. DISCUSIÓN..... | 31 |
| CONCLUSIONES..... | 34 |
| RECOMENDACIONES..... | 35 |
| BIBLIOGRAFÍA..... | 36 |
| ANEXOS | 41 |

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Localización del área de estudio (indicado por el punto rojo), en la Estación Biológica de Wayquecha localizada en el distrito de k'osñipata, provincia Paucartambo y región Cusco, en los Andes al sureste del Perú.....17
- Figura 2.** (a) Plántula de *Weinmannia bangii*. (b) Representación esquemática de las elevaciones donde se realizó el estudio: la evaluación de las plántulas naturales se realizó a 2650, 3000 y 3350 m de altitud, en estas mismas elevaciones se colectaron las plántulas y se trasplantaron a 2400, 3000 y 3600 m de altitud. Flechas de diferentes colores y letras en mayúscula indican el origen y destino del trasplante. La distribución de *W. bangii* es desde 2500 m hasta 3500 m de elevación (sombreado en verde).....20
- Figura 3.** (a) Supervivencia, (b) tasa promedio de crecimiento mensual, e (c) índice de herbivoría de las plántulas de *Weinmannia bangii* que crecen en tres elevaciones (2650, 3000 y 3350 m) dentro de su rango de distribución en el bosque nublado de Kosñipata, en los Andes al sureste del Perú. (d) Relación entre el índice de herbivoría y la supervivencia de las plántulas. Asterisco (*) o letras minúsculas diferentes encima o debajo de las barras de error estándar indican una diferencia significativa ($p < 0,05$) comparado entre las diferentes elevaciones.....26
- Figura 4.** Variación temporal (mes) del (a) tasa de crecimiento mensual e (b) índice de herbivoría de las plántulas de *Weinmannia bangii* que crecen a la mitad (3000 m) y cerca a los bordes (2650 y 3350 m) de su rango de distribución altitudinal. Asterisco (*) o letras minúsculas diferentes encima de las barras de error estándar indican una diferencia significativa ($p < 0,05$) entre las elevaciones comparadas para el mismo periodo de tiempo.....27
- Figura 5.** (a) Representación esquemática del experimento de trasplante de plántulas de *Weinmannia bangii*, mostrando el origen y destino del proceso de trasplante, representado con flechas de diferentes colores y letras. Resultados con los mismos colores de las flechas y/o letras respectivas están representadas en las figuras siguientes (b-f). (b) Supervivencia, (c) tasa promedio de crecimiento mensual, e (d) índice de herbivoría de las plántulas de *W. bangii* colectadas a 2650, 3000 y 3350 m de elevación,

y trasplantadas dentro (3000 m) y fuera (2650 y 3350 m) de su rango de distribución altitudinal, en el bosque nublado de Kosñipata, en los Andes al sureste del Perú. Asterisco (*) o letras minúsculas diferentes encima o debajo de las barras de error estándar indican una diferencia significativa ($p < 0,05$) comparado entre los diferentes tratamientos. (e) Tasa de crecimiento e (f) índice de herbivoría de las plántulas de *W. bangii* en relación a la elevación. Línea negra continua indica una tendencia significativa de la regresión lineal y línea discontinua indica una tendencia cuadrática no significativa.....29

Figura A1. (a) Vista panorámica del área de estudio, ubicada en la Estación Biológica de Wayquecha, en el distrito de K'osñipata, Cusco. (b) Imagen satelital del área de estudio, mostrando los lugares donde se realizaron el estudio.....42

Figura A2. (a) Planta adulta de *Weinmannia bangii* (imagen insertada: detalle de la inflorescencia y hojas). (b) Georeferenciación. (c) Plántulas de *W. bangii* colectadas para trasplantar. (d) Instalación de experimentos de trasplante de plántulas. (e) Plántula de *W. bangii* etiquetada para la evaluación.....43

Figura A3. Plántulas naturales (a) y trasplantadas (b) de *Weinmannia bangii* etiquetadas para realizar evaluaciones durante el periodo de estudio. Medición de altura de la plántula de *W. bangii* con una regla. Hojas de plántulas de *W. bangii* dañadas por herbívoros minadores (c) y masticadores (d).....44

Figura A4. Principales herbívoros encontrados en las plántulas de *Weinmannia bangii*, en el bosque nublado de Kosñipata, en los Andes al sureste del Perú. Orugas folívoros de lepidópteros.....45

LISTA DE TABLAS

| | |
|--|----|
| Tabla A1. Media (\pm DE) de sobrevivencia, tasa de crecimiento e índice de herbivoría de las plántulas naturales de <i>Weinmannia bangii</i> | 46 |
| Tabla A2. Media (\pm DE) de sobrevivencia de las plántulas de <i>Weinmannia bangii</i> trasplantadas a diferentes elevaciones (en la tabla representado por las letras mayúsculas, véase la Fig. 2b en el texto principal)..... | 46 |
| Tabla A3. Media (\pm DE) de tasa de crecimiento e índice de herbivoría de las plántulas de <i>Weinmannia bangii</i> trasplantadas a diferentes elevaciones (en la tabla representado por las letras mayúsculas, véase la Fig. 2b en el texto principal)..... | 46 |
| Tabla A4. Datos promedios de sobrevivencia, crecimiento y herbivoría de plántulas naturales de <i>Weinmannia bangii</i> , Los datos se muestran para cada bloque y elevación..... | 47 |
| Tabla A5. Datos promedios de sobrevivencia, crecimiento y herbivoría de plántulas trasplantadas de <i>Weinmannia bangii</i> , Los datos se muestran para cada bloque y elevación..... | 48 |
| Tabla A6. Datos de sobrevivencia, crecimiento y herbivoría de plántulas naturales de <i>Weinmannia bangii</i> | 49 |
| Tabla A7. Datos de sobrevivencia, crecimiento y herbivoría de plántulas naturales de <i>Weinmannia bangii</i> | 51 |

RESUMEN

La investigación sobre los posibles factores abióticos y/o bióticos que influyen en el desarrollo de las plantas que crecen a diferentes elevaciones puede ayudar a entender la distribución de especies y predecir la respuesta de las plantas al cambio climático, así como plantear estrategias de conservación en futuras condiciones climáticas cambiantes. En este estudio, se evaluaron la variación altitudinal de la sobrevivencia, crecimiento y herbivoría de plántulas naturales y trasplantadas de *Weinmannia bangii* Rusby (Cunnoniaceae) en el bosque nuboso de Kosñipata, al sureste del Ande tropical peruano. Las plántulas naturales se evaluaron al centro (3000 m) de su rango de distribución altitudinal y cerca a los bordes (i.e., 2650 y 3350 m) del rango. Plántulas colectadas en estas mismas elevaciones fueron trasplantadas a 2400, 3000 y 3600 m de elevación (2400 y 3600 m corresponden 100 m fuera del límite inferior y superior de su rango de distribución, respectivamente). El estudio se inició en diciembre del 2009 y se evaluaron a los 2, 4, 8 y 12 meses. Una evaluación adicional a los 46 meses después de la instalación se realizó en caso de plántulas trasplantadas. Los patrones de variación altitudinal de sobrevivencia, crecimiento y herbivoría fueron similares tanto en plántulas naturales como en las trasplantadas. Plántulas que crecieron al centro de su rango de distribución presentaron mayor porcentaje de sobrevivencia en comparación a las plántulas cerca a los bordes o fuera del rango. En caso de las plántulas trasplantadas, 46 meses (cerca a cuatro años) después del trasplante ~20 % de las plántulas continuaban vivos al centro del rango de distribución de *W. bangii*, mientras que sólo un individuo sobrevivió a 2400 m y ninguno a 3600 m de elevación (i.e., fuera del rango de distribución). El crecimiento de las plántulas fue mayor en sitios de menor elevación y disminuyó a mayores altitudes. Finalmente, plántulas que crecen al centro de su rango altitudinal de distribución sufrieron mayor herbivoría en comparación a aquellos que crecieron cerca o fuera del límite del rango. La alta mortalidad de las plántulas cerca al borde inferior del rango (dentro o fuera) sugiere que el aumento de temperatura afectará a las poblaciones que crecen en la parte más cálida del rango, mientras que la disminución en sobrevivencia en sitios cercanos a la parte superior de su rango sugiere la limitación de una posible migración ascendente de la especie en respuesta al cambio climático. Estos resultados indican una posible contracción del rango de distribución de la especie en futuras condiciones del calentamiento climático.

INTRODUCCIÓN

Las especies se desarrollan en condiciones de un gradiente ambiental variable (Rapp *et al.*, 2012, Tito *et al.*, n.d.). Comúnmente se asume que al centro del rango de distribución de una especie se encuentran condiciones más adecuadas para su desarrollo, mientras que hacia los bordes del rango las condiciones se vuelven cada vez más estresantes hasta limitar su ocurrencia a un espacio geográfico determinado (p.ej., Holt, 2003; Sexton *et al.*, 2009). Por ejemplo, las poblaciones locales cerca al borde inferior de su distribución crecen bajo condiciones más cálidas que los individuos que crecen a mayores elevaciones de su rango (Rapp & Silman, 2012; Tito Leon, 2017; Tito *et al.*, n.d.). Asimismo, debido a que la riqueza y abundancia de herbívoros disminuye con la elevación (Hodkinson, 2005; Rasmann *et al.*, 2014; pero véase Galmán *et al.*, 2018), los individuos que crecen a menores elevaciones probablemente sufren mayor presión de herbívoros. Por otro lado, factores abióticos como la radiación y bajas temperaturas limitan el desarrollo y persistencia de la especie a mayores elevaciones de su rango (Ettinger *et al.*, 2011; Rapp & Silman, 2012). En general, los rasgos fisiológicos y morfológicos de la planta varía en respuesta a esta variabilidad abiótica y biótica existente a lo largo del rango de la distribución de la especie (Sexton *et al.*, 2009).

La herbivoría es la interacción planta-animal más frecuente en la naturaleza y juega un papel importante en la estructuración de la vegetación (Janzen, 1970; Forrister *et al.*, 2019). El daño causado por los herbívoros puede generar efectos directos e indirectos en la sobrevivencia, crecimiento y reproducción de la planta, afectando así la capacidad competitiva frente a las especies menos consumidas (Maron & Crone, 2006; Agrawal *et al.*, 2012; Forrister *et al.*, 2019) y alterando la dinámica de la población y la

estructura de las comunidades (Strauss & Agrawal, 1999; Agrawal *et al.*, 2012; Forrister *et al.*, 2019). En la mayoría de los casos, la herbivoría causa efectos negativos en el desarrollo de la planta (Strauss & Agrawal, 1999; Boege & Marquis, 2005; Tito & De La Torre-Mayorga, 2016; Tito *et al.*, 2016), pero algunas especies muestran una compensación o sobrecompensación como respuesta al daño causado por los herbívoros (Agrawal, 2000; Tito *et al.*, 2016). La capacidad de defensa y respuesta de las plantas también depende en qué etapa fenológica de la planta ocurre el daño. Varios estudios han demostrado que las primeras fases de desarrollo de la planta son las fases más sensibles a la herbivoría (Boege & Marquis, 2005; Tito *et al.*, 2016).

Los Andes tropicales es uno de los ecosistemas más biodiversos del mundo (Myers *et al.*, 2000), pero también es una de las regiones más sensibles a sufrir los efectos del cambio climático (Feeley *et al.*, 2011; Rehm *et al.*, 2015; Tito *et al.*, n.d.), ya que se ha registrado tasas de aumento de temperatura superior a la media mundial (Vuille & Bradley, 2000; IPCC, 2007). Por lo tanto, existe una necesidad de realizar estudios que enfoquen a entender los factores que influyen en el desarrollo y distribución de las plantas andinas. En este estudio, se realizaron evaluaciones de sobrevivencia, crecimiento y herbivoría de plántulas naturales y trasplantadas de una especie de árbol abundante (*Weinmannia bangii* Rusby) en los bosques nubosos del Ande tropical peruano. Resultados del presente estudio podrá proporcionar información importante sobre la variación de la sobrevivencia, el desarrollo y la herbivoría de las plántulas que crecen a diferentes elevaciones de su rango de distribución altitudinal, y así ayudar el desarrollo de modelos de predicciones más realistas sobre futuras distribuciones de plantas, así como para plantear estrategias de gestión de conservación bajo escenarios del cambio climático.

PLANTEAMIENTO DE PROBLEMA

Existen diversos factores que determinan el desarrollo, el establecimiento y persistencia de las especies en su hábitat natural. Es ampliamente conocido que existen ciertos factores ambientales que limitan el desarrollo y expansión de las especies más allá de su rango de distribución (Sexton *et al.*, 2009) y que estos factores limitantes probablemente son diferentes en el borde superior en comparación al margen inferior de su distribución. Sin embargo, algunas preguntas básicas como cuáles son los factores específicos que influyen en la sobrevivencia, crecimiento y reproducción, y por tanto en la distribución de las plantas es aún poco conocida y actualmente continua en discusión (Alexander *et al.*, 2015; Ettinger & Hillerislambers, 2017; Tito *et al.*, n.d.). La hipótesis comúnmente aceptada es que las interacciones negativas (como la competencia, herbivoría y/o predación) podría ser los factores limitantes en el borde inferior de la distribución de las plantas, mientras que factores climáticos (principalmente, bajas temperaturas) serían los factores limitantes hacia el borde superior del rango (Ettinger *et al.*, 2011; Brown, 2014; Hargreaves *et al.*, 2014). Esto significa que las interacciones ecológicas, específicamente la herbivoría, varían en espacio y afectan los patrones espaciales de abundancia y distribución de las especies de plantas. Por lo tanto, responder cuál es la variación de la herbivoría en las diferentes poblaciones locales dentro del rango de distribución de la especie es importante para inferir en la función que cumple dentro de la ecología y distribución de la especie.

Otro de los factores importantes en la comprensión de distribución de las especies y la predicción de la respuesta de las plantas al cambio climático es la

adaptación local. A pesar de que hay un creciente esfuerzo de demostrar empíricamente la importancia de adaptación a condiciones ambientales locales, aún existen vacíos de conocimiento, especialmente cuando se trata de predecir cuál será la influencia para las futuras distribuciones de las especies frente al cambio climático (Ettinger & Hillerislambers, 2017; Tito *et al.*, n.d.). Se sabe que a través del gradiente de elevación ejercen variados factores locales a las cuales las poblaciones locales de muchas especies se han adaptado (Sexton *et al.*, 2009; Solarik *et al.*, 2018). Por lo tanto, entender si las poblaciones están adaptadas a las condiciones locales y cómo responde a las variaciones ambientales es indispensable para entender su influencia en la abundancia y distribución de las especies, y cómo esta característica pueda influir en cambios de distribución como consecuencia del cambio climático.

JUSTIFICACIÓN

Frente al acelerado cambio climático, uno de los desafíos actuales más importantes es entender los factores que influyen en la sobrevivencia, el desarrollo y la distribución de las especies de plantas. Estudiar la sobrevivencia y crecimiento de las plántulas es esencial para comprender los procesos de regeneración y la dinámica de poblaciones de plantas (Ibáñez *et al.*, 2007). Considerando que distintos factores abióticos y bióticos que influyen en el desarrollo de la planta varían espacialmente, la comprensión de cómo estos factores específicamente limitan o facilitan el desarrollo y establecimiento de la planta a lo largo de su rango de distribución es importante y actualmente es aún poco conocido (Urban *et al.*, 2016). Por otro lado, las relaciones planta-herbívoro es el vínculo crucial que sostiene los siguientes niveles tróficos. Por lo tanto, estudiar estas interacciones es fundamental para comprender la ecología y la evolución en cualquier ecosistema. Además, particularmente en el área de estudio es esperado que las interacciones bióticas jueguen un papel importante debido a la gran biodiversidad que existe en los ecosistemas Andinos, porque está demostrado que a medida que aumenta la riqueza de especies en una comunidad, el número y la complejidad de interacciones bióticas también aumenta (Brown, 2014).

Por otra parte, el entendimiento de la adaptación local proporciona información importante sobre los procesos evolutivos y la divergencia adaptativa de las poblaciones locales de una especie. Por ejemplo, de forma más práctica, estudios sobre la adaptación local puede proporcionar información sobre la amplitud de la tolerancia térmica de las

poblaciones locales específicas en comparación al nivel de tolerancia termal de la especie como un todo.

La fuerte gradiente de elevación/temperatura y la variación de los factores asociados a la temperatura en los ecosistemas montañosas (Rapp & Silman, 2012) ofrece un sistema ideal para simular en un ambiente natural la alteración de una serie de condiciones abióticos y bióticos e investigar los factores que influyen en el desarrollo y distribución de la planta (Malhi *et al.*, 2010; Tito *et al.*, n.d.). Además, el rango de distribución altitudinal definido de las especies (Rapp *et al.*, 2012; Farfan-Rios *et al.*, 2015) posibilita realizar experimentos de trasplante dentro y fuera de su rango de distribución y así entender los factores que influyen en la sobrevivencia y desarrollo de las plántulas de *W. bangii*, así como entender los patrones altitudinales de herbivoría. Comprender la variación de sobrevivencia, crecimiento y nivel de herbivoría a través del rango de distribución de la especie (i.e., en variadas condiciones ambientales locales) ayudará a desarrollar mejores predicciones de respuesta de las plantas al cambio climático y recomendar posibles estrategias de conservación bajo escenarios ambientales cambiantes.

OBJETIVOS

General

Evaluar la variación altitudinal de la sobrevivencia, crecimiento y herbivoría de las plántulas de *Weinmannia bangii* Rusby en el bosque nuboso de K'osñipata, ubicado en el distrito de K'osñipata, provincia de Paucartambo, región Cusco, al sureste de los Andes del Perú.

Específicos

1. Determinar la sobrevivencia y crecimiento de las plántulas naturales y trasplantadas dentro y fuera de su rango de distribución altitudinal.
2. Evaluar el índice de herbivoría en las plántulas naturales y trasplantadas dentro y fuera de su rango de distribución altitudinal.

HIPÓTESIS

La sobrevivencia de las plántulas de *Weinmannia bangii* Rusby disminuye hacia los bordes de su rango de distribución, mientras que el crecimiento y el nivel de herbivoría disminuye con la elevación.

CAPÍTULO I

1. GENERALIDADES

1.1. ANTECEDENTES

Tito *et al.*, (n.d.), con el objetivo de determinar los posibles impactos del cambio climático en la distribución de *W. bangii* realizaron un conjunto de experimentos de trasplante en el bosque nublado del Ande tropical y encontraron que la sobrevivencia y crecimiento de las plántulas disminuye con la elevación, mientras que el nivel de daño foliar no existe ninguna tendencia. Además, las poblaciones locales que crecen cerca al centro de su rango probablemente presentan una adaptación al clima local, principalmente a la variación de temperatura.

Alberto *et al.*, (2013), afirman que muchas especies presentan una adaptación a las condiciones ambientales locales y que la diferencia en la capacidad de tolerar entre poblaciones puede tener una fuerte influencia en el desarrollo y respuesta de las plantas a los cambios de estos factores estresores como consecuencia del cambio climático.

Girardin *et al.*, (2010), estudiando en parcelas permanentes distribuidas en varias elevaciones del bosque Andino del Perú demostraron que el crecimiento de las plantas y, por tanto la productividad primaria, disminuye a mayores elevaciones.

Maron & Crone, (2006), al revisar numerosos artículos sintetizaron que la mayoría de los estudios demuestran que los herbívoros limitan la abundancia y distribución de plantas.

Gatehouse, (2002), afirma que ciertas especies de plantas producen compuestos que funcionan como defensas y otras especies buscan reducir al mínimo el daño del

herbívoro con estrategias de crecimiento, desarrollo rápido, dispersión u opción del hábitat.

Metcalfé et al., (2014), estimaron que los herbívoros consumen una cantidad significativa de biomasa vegetal en los Andes tropicales, pudiendo causar cambios importantes en el patrón del ciclo de carbono. Además, los posibles cambios futuros en la abundancia y actividad de los herbívoros a causa del cambio climático podrían generar impactos importantes en el secuestro de carbono del ecosistema.

Boege & Marquis, (2005), sugirieron que las plantas cambian su capacidad de defensa dependiendo a la fase ontogenética en que son consumidos por los herbívoros, dado que la disponibilidad de recursos y la capacidad para asignar esos recursos dependen de la etapa de desarrollo de la planta. Según esta hipótesis, las plántulas son las más sensibles a sufrir efectos negativos como resultado al daño causado por los herbívoros.

Tito et al., (2016), corroboraron empíricamente la hipótesis planteada por Boege & Marquis, (2005) utilizando como modelo de estudio una especie monocárpica (*Actinocephalus polyanthus*) y demostrando que el efecto del daño causado por los herbívoros varía dependiendo a la etapa fenológica de la planta. Específicamente, la planta puede sufrir efectos negativos, puede compensar o sobrecompensar dependiendo si el daño ocurre durante la reproducción, fase juvenil o etapa pre-reproductiva, respectivamente.

Tito & De La Torre-Mayorga, (2016), demostraron que la infestación masiva del pulgón exótico *Aphis cytisorum* Hartig – probablemente facilitado por los cambios climáticos bruscos del 2005 – a la planta invasora retama (*Spartium junceum* L.) facilitó la proliferación de *Cappnodium* sp. Mostraron que esta infestación ha provocado la

muerte de una gran cantidad de individuos. Por otro lado, en respuesta a la infestación la planta modificó sus estructuras reproductivas para producir frutos y semillas con mayor tamaño y peso, y así garantizar la viabilidad de las semillas. Además, advirtieron el riesgo de que este herbívoro eventualmente pueda infestar otras especies de plantas andinas por ser un herbívoro polífago.

Asfaw *et al.*, (2019), demuestran que la coexistencia entre herbívoros y plantas depende en gran medida de los cambios ambientales, advirtiendo así sobre los riesgos frente a los posibles desajustes en las interacciones bióticas en condiciones futuras del cambio climático.

Tito *et al.*, (2018), a través de una serie de experimentos en campo realizado en los Andes al sur del Perú sugieren que nuevas especies de herbívoros afectarán fuertemente la sobrevivencia, el crecimiento y el rendimiento de las plantas en escenarios futuros del calentamiento climático.

1.2. MARCO TEÓRICO

1.2.1. Interacciones bióticas

Las interacciones bióticas son relaciones entre especies de una comunidad biológica en un ecosistema determinado. Los organismos en la naturaleza no se encuentran aislados. La sobrevivencia, el desarrollo y la persistencia de las especies dependen de otras especies coexistentes. Por lo tanto, los diversos mecanismos de interacciones bióticas regulan la dinámica poblacional de las especies y actúan de una forma diferente a los factores abióticos (Franklin *et al.*, 2016; Forrister *et al.*, 2019). En consecuencia, el estudio de las interacciones bióticas ha proporcionado importantes evidencias a la biología y distribución de las especies. Las interacciones más comunes en la naturaleza son la competencia, depredación, herbivoría, mutualismo, facilitación, comensalismo, parasitismo.

1.2.2. Heribivoría

Es un tipo de interacción biótica que ocurre entre animales y plantas. Específicamente, la herbivoría es el consumo de las estructuras vivas de la planta por parte de los herbívoros (Fig. A3). Las plantas han desarrollado diferentes estrategias de defensa para minimizar el consumo o compensar el daño causado, pero, por su parte, los herbívoros también han desarrollado adaptaciones que les permiten tolerar los mecanismos defensivos de la planta (Gatehouse, 2002; Boege & Marquis, 2005; Tito *et al.*, 2016). Algunos ejemplos de la estrategia de defensa de las plantas contra los herbívoros incluyen las defensas mecánicas (espinas, dureza foliar, tricomas) y químicas (taninos, fenoles). Generalmente, la herbivoría causa impactos negativos en la planta (Boege & Marquis, 2005; Tito & De La Torre-Mayorga, 2016; Tito *et al.*, 2016, 2018), aunque estudios más recientes vienen mostrando que algunas especies han evolucionado para beneficiarse del daño, mejorando su aptitud como resultado del estímulo causado por los herbívoros al dañar el tejido vegetal (Agrawal, 2000; Tito *et al.*, 2016; Garcia & Eubanks, 2018). Por lo tanto, la herbivoría juega un papel

importante en la dinámica de la población y la estructura de las comunidades de un ecosistema (Strauss & Agrawal, 1999; Agrawal *et al.*, 2012; Forrister *et al.*, 2019).

1.2.3. Rango de distribución de especies

El área o rango de distribución de una especie es el espacio geográfico donde ocurre una determinada especie. Diferentes factores climáticos y/o no climáticos limitan la presencia de especies a un espacio geográfico determinado (Sexton *et al.*, 2009). Varios estudios argumentan que la ocurrencia de las especies hacia los trópicos o a menores elevaciones son limitados por factores bióticos (como la herbivoría, competencia), mientras que la ocurrencia hacia mayores elevaciones o latitudes son limitadas por factores abióticos (como la temperatura, radiación) (Ettinger *et al.*, 2011; Brown, 2014; Ettinger & Hillerislambers, 2017). En general, la estimación de distribución espacial de las especies y la determinación de los factores que influyen en la distribución permiten entender procesos evolutivos y desarrollar estudios de predicción de futuras distribuciones de especies.

1.2.4. Adaptación local

La adaptación local es cuando una población ha evolucionado para adaptarse mejor a las condiciones particulares de su entorno local en comparación a otras poblaciones de la misma especie. Esta adaptación local ocurre debido a la variación del tipo y magnitud de los diferentes factores ambientales que generan presiones de forma variado a las poblaciones locales de la misma especie, pero que ocurren en ambientes espacialmente heterogéneas (Alberto *et al.*, 2013; Solarik *et al.*, 2018). Estudiar si las diferentes poblaciones locales dentro del rango de distribución de la especie son localmente adaptadas o no puede proveer informaciones importantes para la comprensión de la biología de la planta, así como para entender las posibles respuestas o vulnerabilidad a futuros cambios ambientales. Por ejemplo, si las poblaciones locales son adaptadas a las condiciones locales, la amplitud de tolerancias climáticas puede ser mucho más estrecha que la amplitud de la tolerancia para la especie en su conjunto (Kawecki & Ebert, 2004; Savolainen *et al.*, 2007) y pueden ser más susceptibles a pequeños cambios climáticos.

1.2.5. Andes tropicales

Son ecosistemas montañosos que ocurren en ambientes tropicales, situado entre el trópico de Cáncer y Capricornio. Los Andes neotropicales, comúnmente generalizado como “Andes tropicales”, se extiende desde norte de Argentina y Chile, atravesando Perú, Bolivia, Ecuador, Colombia, hasta Venezuela. Los Andes tropicales son una de las regiones más biodiversos del planeta, con alto porcentaje de especies endémicos y considerada áreas prioritarias para su conservación (Myers *et al.*, 2000). Sin embargo, también es una de las regiones más propensas a sufrir con mayor intensidad los efectos del cambio climático (IPCC, 2007; Vuille *et al.*, 2008), razón por lo que realizar estudios sobre la ecología y conservación de especies andinas viene siendo altamente estimulado y valorado.

1.2.6. Bosque nuboso

El bosque nuboso o nublado se caracteriza por la alta concentración de neblina, generalmente cerca a la superficie del suelo, razón por lo que la vegetación se encuentra generalmente inmersa en la niebla. Por esta característica, los bosques nublados son bastante húmedos, con alta ocurrencia de epífitos y vegetación densa, encontrándose en ecosistemas montanos tropicales o subtropicales. Al este del Ande tropical al sur del Perú, específicamente en el área de estudio, el bosque nublado se extiende aproximadamente desde 1750 m de elevación (Horwath *et al.*, 2019). Generalmente la radiación solar aumenta con elevación en ecosistemas montañosas, pero en bosques nubosos disminuye debido a la alta presencia de nubes (Rapp & Silman, 2012).

CAPÍTULO II

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio se realizó en la estación biológica de Wayquecha ($13^{\circ}09'-13^{\circ}11'S$, $71^{\circ}35'-71^{\circ}36' O$), ubicada en el distrito de K'osñipata de la provincia de Paucartambo y región Cusco, aproximadamente a 40 Km en la vía Paucartambo – Kosñipata, a cerca de cinco horas de la ciudad de Cusco, Perú (Fig. 1). El área pertenece a la Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica (ACCA). La estación biológica de Wayquecha se ubica en la cabecera de la sub cuenca del Rio K'osñipata y la cuenca del Alto Madre de Dios. Específicamente, el estudio se realizó en una gradiente de elevación entre 2400 m a 3600 m de elevación (Fig. A1). En el área de estudio, un bosque nublado montano denso se extiende hasta línea de árbol y por encima de este ecotono se extiende ecosistemas de puna dominado por Poaceas hasta la cumbre de la montaña (Fig. A1). La línea de árbol es un ecotono de transición abrupta entre el bosque de dosel cerrado y los pajonales de la puna, en el área de estudio específico se encuentra aproximadamente a 3500 – 3800 m de elevación (Rehm & Feeley, 2015).

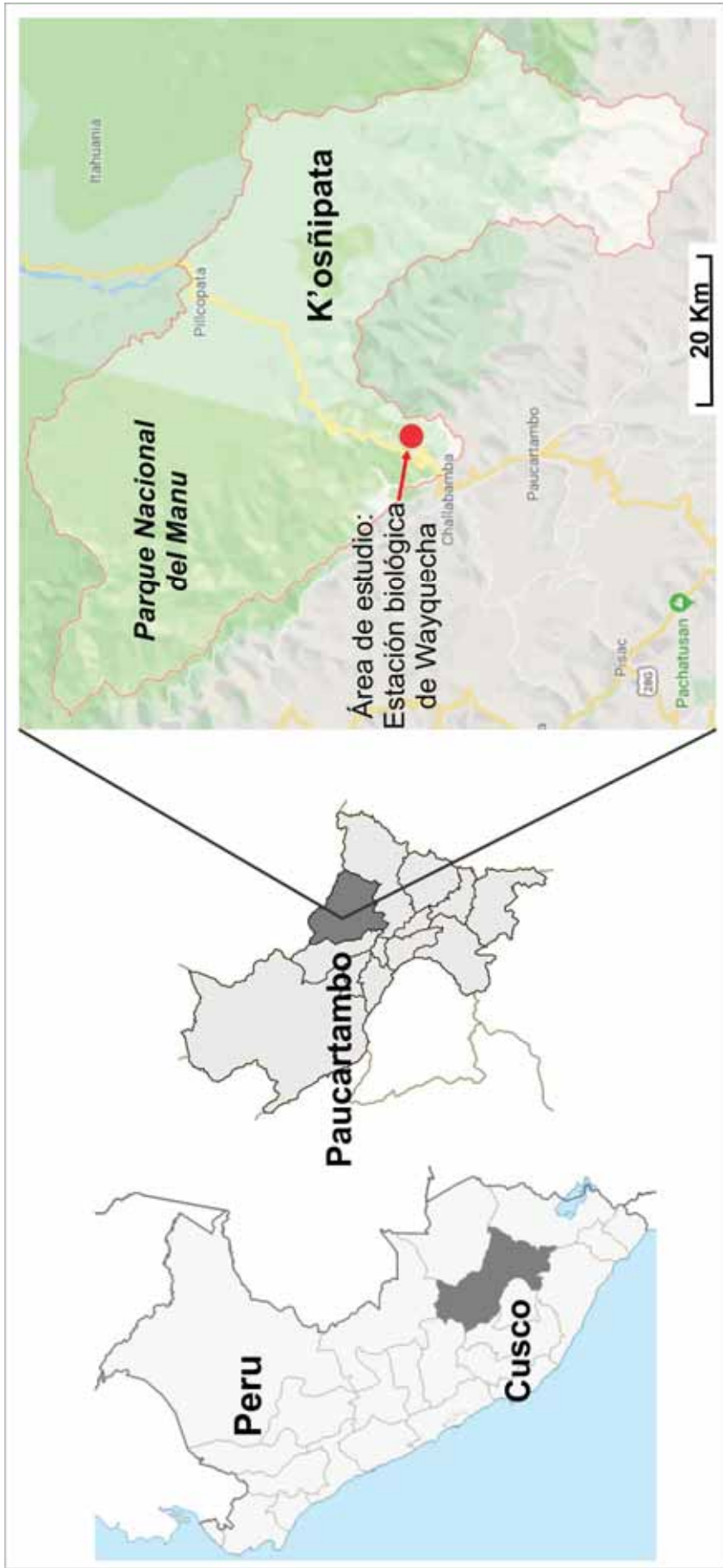


Figura 1. Ubicación del área de estudio (indicado por el punto rojo), en la Estación Biológica de Wayquecha localizada en el distrito de K'osñipata, provincia Paucartambo y región Cusco, en los Andes al sureste del Perú.

En el área de estudio, la temperatura media anual disminuye a lo largo del gradiente de elevación a una tasa media de 5,2 °C a cada mil metros de elevación (Rapp, 2010). Específicamente, la temperatura media varía de 14,9 ($\pm 1,1$) °C a 2020 m hasta 6,5 ($\pm 0,9$) °C a 3600 m de altitud, pero no existe una variación temporal (intra-anual) significativa (Rapp & Silman, 2012). Similarmente, la precipitación media anual varía desde ~4000 mm año⁻¹ a 2000 m hasta aproximadamente 1800 mm año⁻¹ a 3500 m de elevación, siendo los meses de enero – febrero y julio – agosto con mayor y menor precipitación, respectivamente (Rapp & Silman, 2012). La humedad y el déficit de presión de vapor también disminuye con la elevación (Rapp & Silman, 2012; Horwath *et al.*, 2019), pero la humedad es alta durante la mayor parte del año, con valores superiores a 95 % durante la estación lluviosa (Rapp & Silman, 2012). Véase Rapp & Silman, (2012) para información climática más finamente descrita a nivel temporal y espacial (p.ej., patrones diurnos y estacionales en el microclima) a través de un gradiente altitudinal de 3900 m en el valle de Kosñipata (Trocha Unión), Parque Nacional del Manu, en la ladera oriental de los Andes tropicales del sur del Perú. Según la clasificación ecológica de Holdridge, el área de estudio pertenece a zona de vida “Bosque Muy Húmedo Montano Bajo Tropical (bmh-MBT)”.

El suelo en el lugar de estudio se clasifica como Ubrisol, granito Pérmico, pizarra y pizarra de Ordovícico (Rapp *et al.*, 2012; Whitaker *et al.*, 2014). Las propiedades físicas y químicas del suelo varían a través de las elevaciones. La materia orgánica del suelo y el contenido de calcio aumenta con la elevación, pero la concentración de magnesio disminuye y el contenido de fósforo y potasio no muestra ninguna tendencia (Zimmermann *et al.*, 2010; Nottingham *et al.*, 2018; Tito *et al.*, 2018). Para las plantas que crecen a mayores elevaciones, el nitrógeno es el nutriente limitante (Zimmermann *et al.*, 2010). La productividad primaria neta de la planta, por encima y por debajo del suelo, también disminuye con la elevación (Girardin *et al.*, 2010).

2.2. MATERIALES

Biológico:

- Plántulas de *Weinmannia bangii* Rusby.

De campo:

- GPS
- Regla
- Cuchillo
- Etiquetas de aluminio
- Libreta de campo y lápiz

2.3. MÉTODOS

En este estudio se realizaron una combinación de métodos de estudio observacional y experimentos de trasplante en campo. Específicamente, se realizaron (1) evaluaciones en plántulas naturales de *Weinmannia bangii* Rusby (Cunnoniaceae) que crecen a diferentes elevaciones de su rango de distribución y (2) un conjunto de experimentos de trasplante de plántulas a diferentes elevaciones dentro y fuera de su rango de distribución (Fig. 2b, Fig. A1). Como modelo de estudio fue seleccionado *W. bangii* por ser la especie más abundante y representativo en el área de estudio (Fig. 2a, Fig. A2, A3). El género *Weinmannia* comprende aproximadamente 150 especies que ocurren en todo el trópico, siendo los Andes tropicales como su centro de diversidad (Bradford, 1998). Específicamente, en el área de estudio ocurren 17 especies conocidas de *Weinmannia*, siendo un componente dominante de la comunidad vegetal arbórea (representa >15 % de especies leñosas) del lugar (Rapp et al., 2012). Estudios previos han reportado que *W. bangii* ocurre desde 2500 a 3500 m de elevación (Rapp et al., 2012; Farfan-Rios et al., 2015). Esta área de distribución de *W. bangii* (1000 m verticales) corresponde a una variación de 5,2 °C. Es decir, las poblaciones locales de *W. bangii* que crecen en el borde inferior de su rango crecen en condiciones de +5,2 °C en comparación a los individuos que crecen en la margen superior de su rango. Las plántulas de *W. bangii* son fácilmente distinguibles de las plántulas de otras especies del

lugar, ya que presentan estípulas interpeciolares, la disposición de las hojas simples y decusadas con pubescencia densa y margen dentado (Fig. 2b, Fig. A2). Una especie con similares características morfológicas y que coocurre con *W. bangii* es la *W. crassifolia*, pero es fácilmente diferenciado porque *W. crassifolia* tiene hojas glabras.

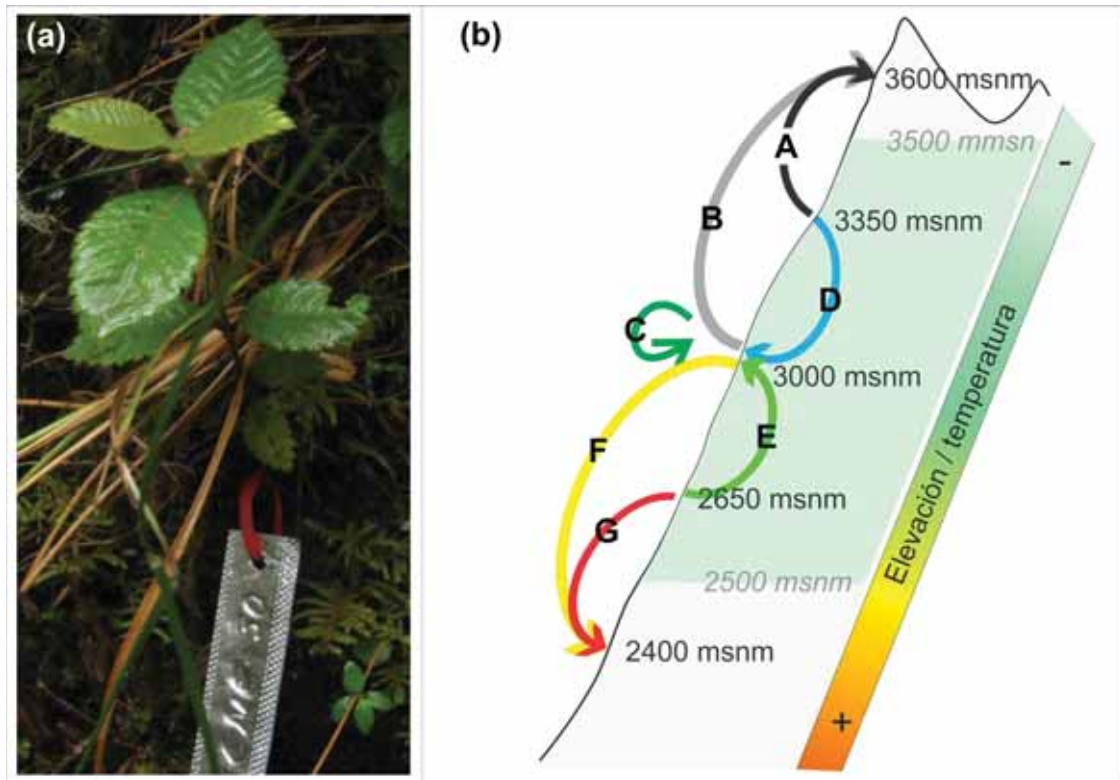


Figura 2. (a) Plántula de *Weinmannia bangii*. (b) Representación esquemática de las elevaciones donde se realizó el estudio: la evaluación de las plántulas naturales se realizó a 2650, 3000 y 3350 m de altitud, en estas mismas elevaciones se colectaron las plántulas y se trasplantaron a 2400, 3000 y 3600 m de altitud. Flechas de diferentes colores y letras en mayúscula indican el origen y destino del trasplante. La distribución de *W. bangii* es desde 2500 m hasta 3500 m de elevación (sombreado en verde).

2.3.1. Determinación de la sobrevivencia, crecimiento y herbivoría de plántulas naturales en relación a la altitud

Se realizó una exploración en toda el área de distribución para estimar la abundancia y las condiciones microclimáticas donde ocurren las plántulas de *W. bangii*. Con base a esta exploración, se escogió tres elevaciones para realizar las diferentes

evaluaciones en las plántulas de *W. bangii*. Estas tres elevaciones fueron: cerca al margen inferior de su distribución (a 2650 m), en el centro de su rango (a 3000 m) y cerca al borde superior de su distribución altitudinal (a 3350 m) (Fig. 2b).

En diciembre de 2009, a inicios de la época lluviosa, en cada una de las tres elevaciones se localizó diez sitios con presencia de plántulas de *W. bangii*, y en cada sitio se etiquetó 6-8 plántulas en un área/parcela $< 2 \text{ m}^2$. La selección de plántulas dentro de cada parcela fue aleatoria, pero considerando que tengan entre 5-25 cm de altura, menor a 20 hojas, con una o sin rama y separadas $\geq 10 \text{ cm}$ de una plántula a otra. Cada parcela estuvo separada a más de 30 m entre sí.

Al momento de la instalación, cada plántula se evaluó la altura (cm) utilizando una regla, el daño foliar (%) mediante la estimación visual, número de hojas sanas y número de hojas dañadas por herbívoros. Estos mismos variables se evaluaron a los 2, 4, 8 y 12 meses después de la primera evaluación. Con los datos obtenidos se calcularon la tasa de crecimiento y el índice de herbivoría. La tasa de crecimiento de las plántulas (TC) se calculó como la diferencia de altura (h) entre cada medida consecutiva del individuo dividido por la duración del intervalo de tiempo (t) de la evaluación [es decir, $TC = (h_2 - h_1) / (t_2 - t_1)$]. La estimación visual de herbivoría se basó en calcular el porcentaje del área foliar perdido en relación al área foliar intacta de cada una de las hojas existentes en la plántula. Hasta 20 % de herbivoría se calculó en intervalos de 5 %, pero con el fin de minimizar errores de estimación el intervalo fue aumentado a mayores porcentajes, siendo que entre 20 – 50 % de herbivoría se calculó en intervalos de 10 % y entre 50 – 100 % de herbivoría en intervalos de 25 %. Todas las estimaciones fueron realizadas por una sola persona (R. Tito). Basado en datos de porcentaje de herbivoría, se calculó el daño relativo causado por los herbívoros expresado en índice de herbivoría (IH), siguiendo el método propuesto por Dirzo & Domínguez, (1995). Específicamente, el porcentaje de herbivoría visualmente estimada se clasificó en una escala ordinal: 0 = 0 %, 1 = 1-5 %, 2 = 6-15 %, 3 = 16 – 25 %, 4 = 26-50 %, 5 = 51-75 %, 6 = 76-100 % de área foliar perdida. Así, el IH para cada plántula se calculó como el número de hojas dañadas multiplicado por la categoría del daño y dividido por el número total de hojas (Dirzo & Domínguez, 1995; Maguire *et al.*, 2016).

2.3.2. Determinación de la sobrevivencia, crecimiento y herbivoría de plántulas trasplantadas en relación a la altitud

En las mismas elevaciones donde se instaló las parcelas para la evaluación de las plántulas naturales (i.e., a 2650, 3000 y 3350 m), pero en diferentes sitios específicos, fueron colectados plántulas de *W. bangii*, siguiendo las mismas consideraciones en relación las características de las plántulas (tamaño, hojas y ramas). La colecta se realizó con la ayuda de un cuchillo para excavar a ~10 cm alrededor de la plántula seleccionada y extraer la plántula manteniendo el suelo hasta la hora de realizar el trasplante. Esta colecta de plántulas se realizó en un transecto horizontal de 200-500 m en las tres elevaciones (i.e., 2650, 3000 y 3350 m de elevación).

El número de plántulas colectadas varió dependiendo a la elevación. Un total de 140 plántulas fueron colectadas a 3350 m de elevación para trasplantar la mitad de las plántulas a 3600 m de elevación (100 m fuera de su rango de distribución superior) y la otra mitad en el centro de su rango (i.e., 3000 m de elevación) (Fig. 2b). Así mismo, la mitad de las 140 plántulas colectadas a 2650 m de elevación fueron trasplantadas a 3000 m y la otra mitad a 2400 m de elevación (100 m fuera de su rango de distribución inferior) (Fig. 2b). A 3000 m de elevación fueron colectadas 210 plántulas, de los cuales 70 fueron trasplantadas a 3600 m de elevación, 70 plántulas a 3000 m (control) y el resto a 2400 m de elevación (Fig. 2b). En otras palabras, hubo tres elevaciones de origen o colecta de plántulas (i.e., 2650, 3000 y 3650 m) y otras tres elevaciones de destino o donde fueron trasplantados (i.e., 2400, 3000 y 3600 m) (Fig. 2b). De esta forma, a 2400 m se trasplantaron plántulas provenientes de 3000 m y 2650 m de elevación; a 3000 m fueron trasplantadas las plántulas provenientes de las tres elevaciones de colecta; y, finalmente, a 3600 m se trasplantaron plántulas colectadas a 3000 m y 3350 m de elevación (Fig. 2b). Las parcelas a 2400 m y 3000 m de elevación se instalaron en los claros del bosque, porque en esos sitios es donde se encuentran naturalmente las plántulas de *W. bangii*. En cambio, las parcelas experimentales a 3600 m de elevación fueron instaladas en el ecotono de transición entre el bosque y la puna, en áreas con vegetación arbustiva ralo con dominancia de poaceas, porque a esa elevación en el área de estudio ya no se encuentra bosque de dosel continuo (Fig. A1). Las parcelas fueron instaladas separados por lo menos a 30 m de distancia entre una a otra.

En cada una de elevaciones destino, donde fueron trasplantadas, seis parcelas experimentales fueron instaladas y en cada parcela se plantaron 5-10 plántulas. Para trasplantar en una determinada elevación y parcela, las plántulas fueron seleccionadas al azar del conjunto de plántulas colectadas en una determinada altitud. De esta forma, sus características de la plántula (altura, número de hojas, ramas) fueron similares en todas las parcelas y elevaciones. El suelo original de las plántulas se retiró cuidadosamente para no afectar las raíces y luego se trasplantaron con el suelo del lugar de trasplante (Fig. A2). Las plántulas que sufrieron algún tipo de daño por causa de la recolección o trasplante fueron excluidas. Cada plántula se trasplantó a 30 cm de distancia como mínimo entre otra plántula adyacente y se eliminó los competidores dentro de la parcela.

La sobrevivencia, altura de la plántula (cm), porcentaje estimada de herbivoría, número de hojas dañadas y número de hojas sanas de cada plántula fueron evaluadas al momento de instalar el experimento y se repitieron a los 2, 4, 8, 12 y 46 meses después del trasplante. La tasa de crecimiento y el índice de herbivoría de las plántulas de *W. bangii* trasplantadas a diferentes elevaciones fueron calculadas siguiendo los mismos procedimientos indicados para las plántulas naturales.

2.3.3. Análisis de datos

Diferencias en la sobrevivencia de las plántulas naturales en las tres elevaciones se probó mediante el Modelo Lineal Generalizado (GLM). En cambio, la diferencia en la supervivencia de las plántulas trasplantadas a diferentes elevaciones se determinó utilizando Modelos Lineales Generalizado Mixtos (GLMM). La elevación origen de la plántula se incluyó como una variable explicativa en el modelo y la parcela como un efecto aleatorio. Para ambos análisis se utilizó la función “cbind” y una distribución de error binomial con función de enlace logit. La función “cbind” permite la fusión de dos columnas de variables (en este caso, número de plántulas vivas y muertas en cada parcela) para crear la variable dependiente que se utiliza en el análisis.

Tanto para las plántulas naturales como para las trasplantadas, las diferencias en la tasa de crecimiento de las plántulas y el nivel de herbivoría en relación a la elevación se evaluaron utilizando el GLM con una distribución gaussiana. Para probar si estos

variables varían entre los meses del año se utilizó un Análisis de Variancia (ANOVA) de medidas repetidas.

Para probar si la sobrevivencia, tasa de crecimiento e índice de herbivoría de las plántulas depende con la elevación donde crecieron, independientemente al sitio de origen, se realizó análisis de regresión lineal. Todos los análisis fueron efectuados en el software estadístico R, versión 3.5.2 (www.r-project.org, R Foundation for Statistical Computing, Viena, Austria), utilizando la función “glm” o “glmer” del paquete lme4 (Bates *et al.*, 2014). La verificación de las premisas (homogeneidad de varianza de los datos) para realizar pruebas paramétricas se realizó mediante la exploración de los residuos.

CAPÍTULO III

3. RESULTADOS Y DISCUSIONES

3.1. RESULTADOS

3.1.1. Supervivencia, crecimiento y herbivoría de plántulas naturales en relación a la altitud

Plántulas de *Weinmannia bangii* que crecieron al centro de su rango altitudinal de distribución (3000 m) presentaron mayor supervivencia en comparación a las plántulas que se encontraban cerca a los bordes de su rango (2650 y 3350 m), y esta diferencia se muestra más evidente a medida que pasa el tiempo, llegando a ser hasta de 30-47 % mayor supervivencia a los 12 meses ($\chi^2 = 64,8$, $gl = 2$; $p < 0,05$; Fig. 3a, Tabla A1). Las plántulas que crecen a menor elevación (2650 m) presentaron más del doble de tasa de crecimiento en comparación a las plántulas que crecieron a mayores elevaciones ($F_{2,27} = 13,08$; $p < 0,001$; Fig. 3b, Tabla A1) y esta diferencia se mantuvo durante el año (Fig. 4a). El nivel de herbivoría varió dependiendo a la elevación donde crecen las plántulas de *W. bangii* ($F_{2,27} = 6,36$; $p = 0,005$; Fig. 3c, Tabla A1), siendo que plántulas a la mitad de su distribución sufrieron mayor daño foliar que las plántulas que crecen en la parte alta de su rango (Fig. 3c). La mortalidad de las plántulas no presentó ninguna relación con el nivel de herbivoría (Fig. 3d).

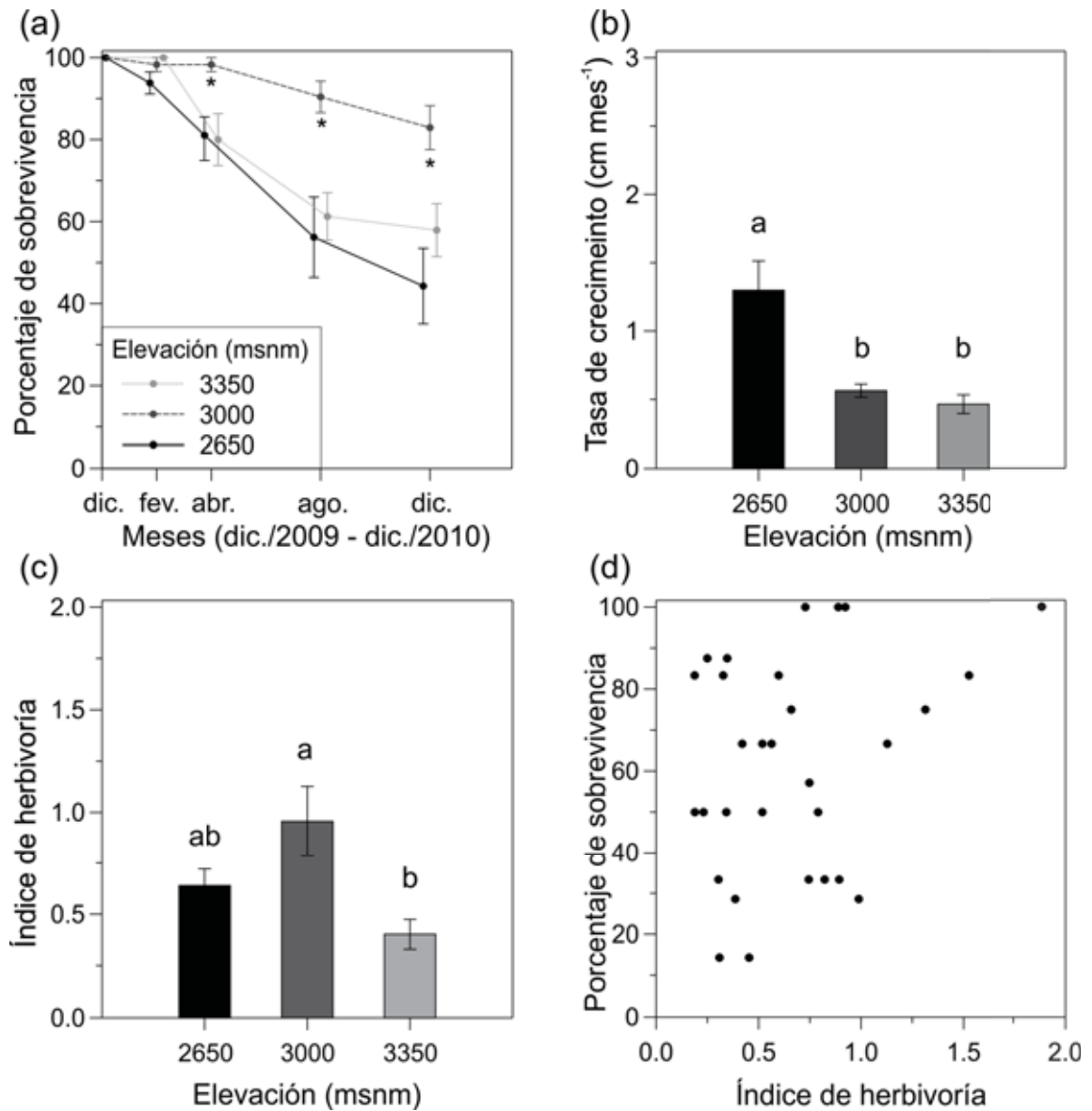


Figura 3. (a) Sobrevivencia, (b) tasa promedio de crecimiento mensual, e (c) índice de herbivoría de las plántulas de *Weinmannia bangii* que crecen en tres elevaciones (2650, 3000 y 3350 m) dentro de su rango de distribución en el bosque nublado de Kosñipata, en los Andes al sureste del Perú. (d) Relación entre el índice de herbivoría y la sobrevivencia de las plántulas. Asterisco (*) o letras minúsculas diferentes encima o debajo de las barras de error estándar indican una diferencia significativa ($p < 0,05$) comparado entre las diferentes elevaciones.

Independientemente a la elevación, la tasa de crecimiento mensual y el nivel de herbivoría fueron similares en todos los meses del año (Fig. 4). Orugas de los lepidópteros fueron los principales herbívoros de las plántulas de *W. bangii* (Fig. A2).

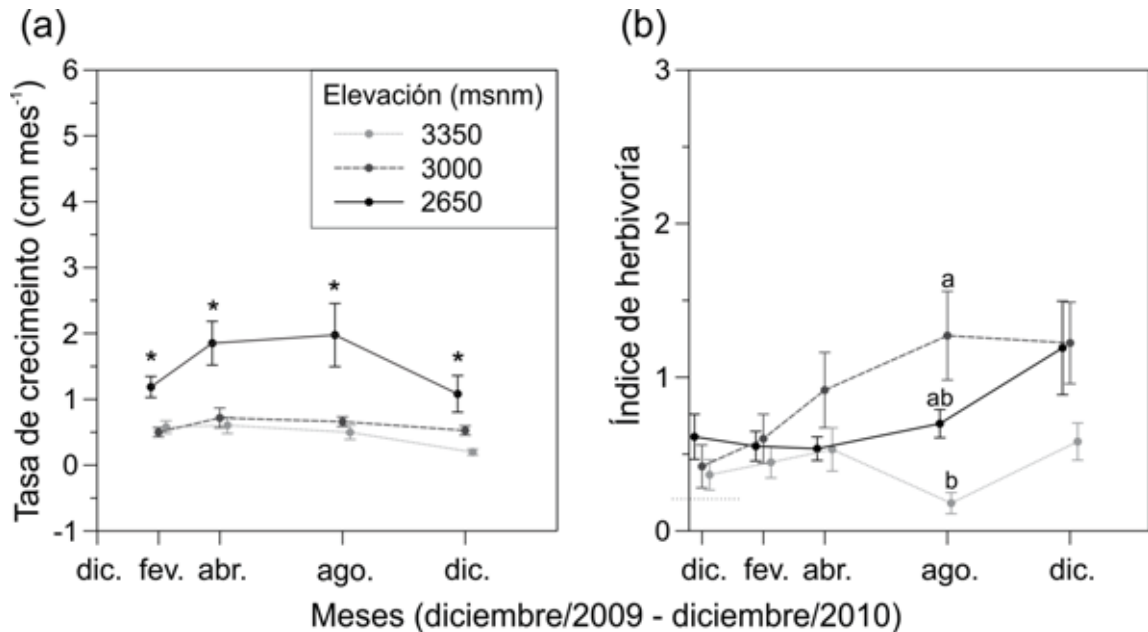


Figura 4. Variación temporal (mes) del (a) tasa de crecimiento mensual e (b) índice de herbivoría de las plántulas de *Weinmannia bangii* que crecen a la mitad (3000 m) y cerca a los bordes (2650 y 3350 m) de su rango de distribución altitudinal. Asterisco (*) o letras minúsculas diferentes encima de las barras de error estándar indican una diferencia significativa ($p < 0,05$) entre las elevaciones comparadas para el mismo periodo de tiempo.

3.1.2. Supervivencia, crecimiento y herbivoría de plántulas trasplantadas en relación a la altitud

La elevación donde fueron trasplantados las plántulas determinó la supervivencia de plántulas ($\chi^2 = 47.9$, $gl = 2$; $p < 0.05$) y no así la elevación origen donde fueron colectados. La supervivencia de las plántulas de *W. bangii* trasplantadas fuera de su rango de distribución disminuyó fuertemente durante el primer año y casi ninguno sobrevivió 46 meses después del trasplante, siendo esto independiente de elevación origen de las plántulas (Fig. 5b, Tabla A2). En cambio, plántulas trasplantadas en el centro de su rango presentaron relativamente alta supervivencia y

también independientemente a la elevación origen, incluso 46 meses (cerca a cuatro años) después del trasplante aproximadamente ~20 % del total de las plántulas continuaban vivos (Fig. 5b).

Plántulas que fueron trasplantadas tanto dentro (3000 m) como fuera (2400 y 3600 m) de su rango de distribución altitudinal crecieron a una tasa diferente ($F_{1,36} = 20,54$; $p < 0,001$; Fig. 5c, Tabla A3) y la magnitud de esta variación dependió a la elevación origen (2650, 3000 y 3350 m) desde donde fueron trasplantados ($F_{2,36} = 3,52$; $p = 0,04$; Fig. 5c). Sin embargo, esta diferencia determinó el mayor crecimiento de las plántulas trasplantadas desde 2650 m (cerca al límite inferior de su rango) a 2400 m de elevación (100 m más debajo de su límite inferior de su distribución) (Fig. 5c).

El nivel de herbivoría en las plántulas fue diferente entre las elevaciones donde fueron trasplantadas ($F_{1,36} = 10,8$; $p = 0,002$; Fig. 5c, Tabla A3) y la dimensión de esta variación también dependió a la elevación origen (2650, 3000 y 3350 m) donde se colectaron las plántulas para trasplantar ($F_{2,36} = 7,03$; $p = 0,003$; Fig. 5d). De forma general, plántulas que crecieron a la mitad de su rango de distribución sufrieron mayores niveles de daño foliar (Fig. 5d).

Independiente de la elevación origen donde fueron colectados las plántulas, la tasa de crecimiento disminuye a medida que la elevación aumenta (Fig. 5e), pero el nivel de herbivoría no muestra una relación convincente de variación altitudinal (Fig. 5f).

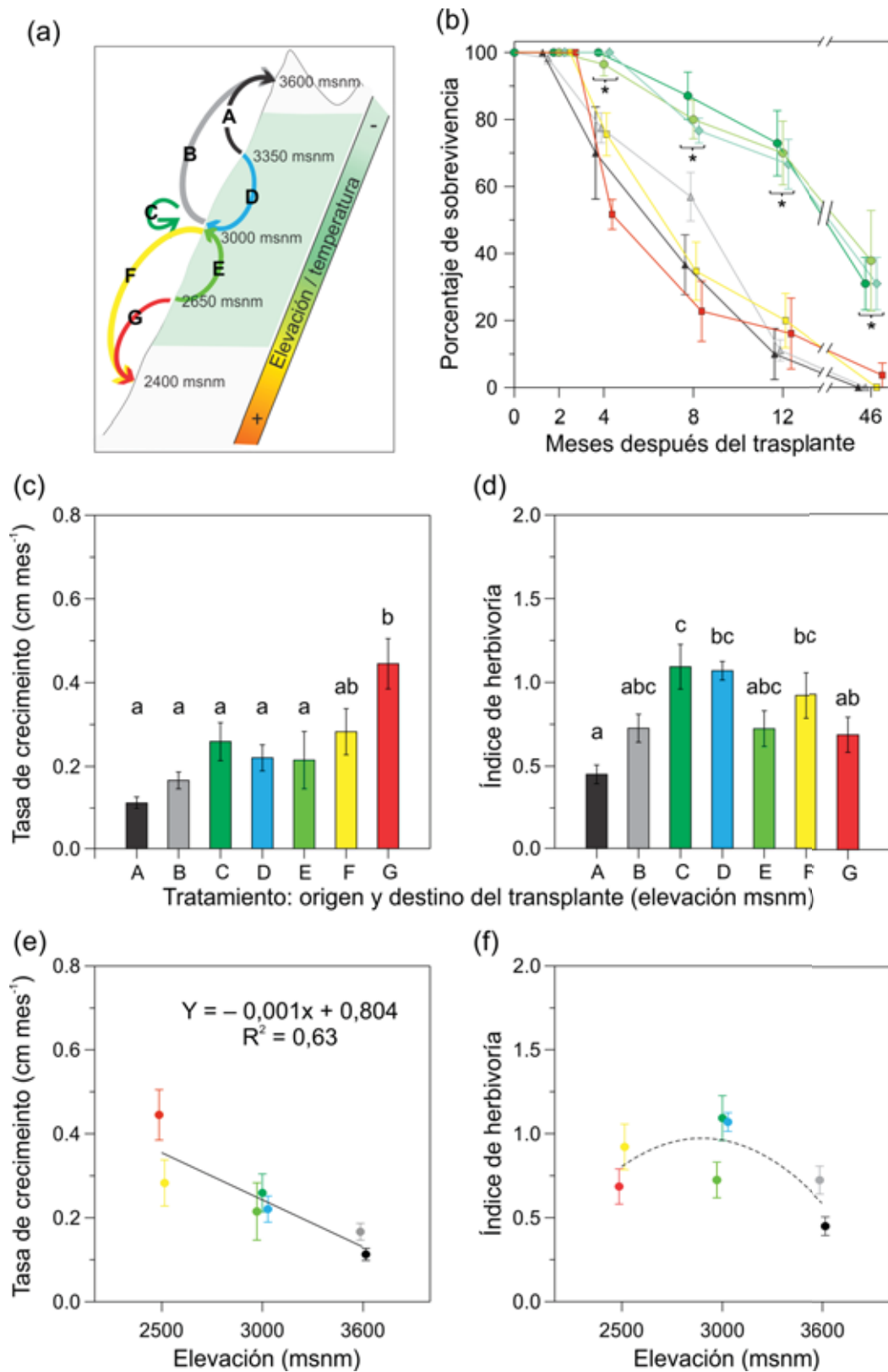


Figura 5. (a) Representación esquemática del experimento de trasplante de plántulas de *Weinmannia bangii*, mostrando el origen y destino del proceso de trasplante, representado con flechas de diferentes colores y letras. Resultados con los mismos

colores de las flechas y/o letras respectivas están representadas en las figuras siguientes (b-f). (b) Supervivencia, (c) tasa promedio de crecimiento mensual, e (d) índice de herbivoría de las plántulas de *W. bangii* colectadas a 2650, 3000 y 3350 m de elevación, y trasplantadas a dentro (3000 m) y fuera (2650 y 3350 m) de su rango de distribución altitudinal, en el bosque nublado de Kosñipata, en los Andes al sureste del Perú. Asterisco (*) o letras minúsculas diferentes encima o debajo de las barras de error estándar indican una diferencia significativa ($p < 0,05$) comparado entre los diferentes tratamientos. (e) Tasa de crecimiento e (f) índice de herbivoría de las plántulas de *W. bangii* en relación a la elevación. Línea negra continua indica una tendencia significativa de la regresión lineal mejor ajustada y línea discontinua indica una tendencia cuadrática no significativa.

3.2. DISCUSIÓN

Mediante la evaluación de las plántulas de *W. bangii* en su ambiente natural y a través de una serie de experimentos de trasplante a diferentes elevaciones dentro y fuera de su rango de distribución, en este estudio se muestra que la sobrevivencia, crecimiento y herbivoría de las plántulas varía dependiendo al lugar donde crecen. Mayor sobrevivencia de plántulas de *W. bangii* al centro de su rango de distribución fue coherente tanto para plántulas naturales así como para plántulas trasplantadas. Estos resultados son además consistentes con la hipótesis de nicho comúnmente aceptada, el cual sostiene que las poblaciones locales que crecen cerca al centro de su distribución presentan condiciones más favorables (Sexton *et al.*, 2009; Ettinger & Hillerislambers, 2017). Sin embargo, es contrario a los resultados encontrados por Tito *et al.* (n.d.) que mostraron mayor sobrevivencia en la parte superior de su distribución de *W. bangii*, probablemente por la diferencia en cobertura vegetal en ambas áreas. Tito *et al.* (n.d.) estudiaron en un ambiente de floresta de dosel cerrado continua, mientras que a mayores elevaciones (3350 y 3600 m) donde se realizaron el presente estudio estaban localizadas en línea de árbol o dentro del pajonal, es decir, en ambientes con poca o ninguna cobertura de dosel de especies arbóreas.

La mortalidad de las plántulas no está relacionada a la herbivoría y no fue posible detectar causas específicas, pero probablemente está relacionado a la variación de factores abióticos. Por ejemplo, la alta mortalidad de las plántulas trasplantadas a 2400 m de elevación (100 m debajo del límite inferior del rango) posiblemente está relacionada al efecto del aumento de temperatura. La ocurrencia de *W. bangii* se limita hasta 2500 m (Rapp *et al.*, 2012; Farfan-Rios *et al.*, 2015; Tito *et al.*, n.d.) y los individuos a esta elevación probablemente crecen en condiciones cerca al límite de su tolerancia termal (Sexton *et al.*, 2009; Canham & Murphy, 2016; Lesica & Crone, 2016) y serían más sensibles a pequeños aumentos de temperatura. Debido a que en el área de estudio la temperatura disminuye 5,2 °C cada 1000 m de elevación (Rapp, 2010), 100 m equivale un aumento de 0,52 °C. En concordancia, Tito *et al.*, (n.d.) demostraron que la mortalidad de las plántulas a menores elevaciones estaba relacionado a mayor estrés

fisiológico provocado por la variación de factores abióticos, como la temperatura. Por otro lado, la alta mortalidad de las plántulas trasplantadas a 3600 m de elevación (100 m más arriba del límite superior del rango) podría estar relacionada a las condiciones ambientales particulares donde fueron trasplantados. Las plántulas a esta elevación se trasplantaron en un ambiente abierto dominado por poaceas, con poca cobertura del dosel, ya que en el área de estudio específico el bosque de dosel cerrado no llega hasta estas elevaciones (Rehm & Feeley, 2015). Estudios experimentales previos que han trasplantado plántulas de varias especies de árboles andinos, incluyendo especies del género *Weinmannia*, también demostraron una fuerte disminución de sobrevivencia debido a la alta variabilidad climática (principalmente de temperatura) en los pajonales (Rehm & Feeley, 2015, 2016). En adición, otro estudio reciente (Ettinger & Hillerislambers, 2017) mostró que a mayores elevaciones los árboles adultos facilita el establecimiento de las plántulas.

El crecimiento similar de las plántulas en todo el año probablemente se debe a que las variables climáticas (como la humedad) en el área de estudio no son limitantes en ninguno de los meses del año (Rapp & Silman, 2012). En general e independiente a los tratamientos, y aunque hubo poca sobrevivencia, la tasa crecimiento de plántulas de *W. bangii* aumenta a menores elevaciones. Esta relación es esperado, ya que en condiciones de temperaturas más cálidas los procesos fisiológicos y bioquímicos se acelera, resultando en un mayor crecimiento y productividad primaria (Girardin *et al.*, 2010).

Considerando que la abundancia y riqueza de herbívoros es mayor a menores elevaciones y disminuye a mayores altitudes (Hodkinson, 2005; Rasmann *et al.*, 2014), inicialmente se preveía una relación similar para la herbivoría. Sin embargo, tanto las plántulas naturales así como las plántulas de *W. bangii* trasplantadas que crecieron a la mitad de su rango sufrieron mayores niveles de daño foliar. Dos posibles razones se puede deducir para explicar este tipo de variación altitudinal de herbivoría. Primero, la hipótesis de nicho sugiere que en el centro del rango existe mayor abundancia y densidad de plantas huésped y hacia los bordes del rango disminuye (Root, 1973; Sexton *et al.*, 2009), por tanto este mayor disponibilidad del recurso atrae mayor diversidad y abundancia de herbívoros (Root, 1973). Segundo, siendo que individuos en los bordes del rango crecen en condiciones de mayor estrés (Sexton *et al.*, 2009),

individuos que crecen en estos sitios han desarrollado adaptaciones a las condiciones locales y algunas especies presentan mayor rango de tolerancia a los cambios de estas condiciones (Sexton *et al.*, 2009; Alberto *et al.*, 2013; Solarik *et al.*, 2018). Una observación específica puede sustentar esta idea, por ejemplo, plántulas trasplantadas desde 2650 m de elevación tanto a al centro (3000 m) o a menor elevación fuera de su rango (2400 m) sufrieron similar y relativamente baja herbivoría, lo que podría sugerir una adaptabilidad local de defensa contra los herbívoros. Por otro lado, en cuanto a la variación temporal, también se esperaba que el nivel de herbivoría pudiera variar a través de los meses, ya que el ciclo biológico (periodo de reproducción) de la mayoría de los herbívoros, principalmente de insectos, es temporalmente definido (Molleman, 2018). Al contrario a esta previsión, el nivel de daño foliar no varió entre los meses en ninguna de las elevaciones, tanto en plántulas naturales como en las trasplantadas. Una posible explicación podría ser el lento crecimiento de las plántulas de *W. bangii* (en promedio 0,5 – 1,3 cm en un año) y por tanto una lenta producción de hojas nuevas, lo que puede sugerir que las evaluaciones hayan sido de las mismas hojas a través de los meses que duró el estudio.

Existen fuertes evidencias de que las especies de plantas están migrando a mayores elevaciones en respuesta al calentamiento climático (Kelly & Goulden, 2008; Lenoir *et al.*, 2008; Chen *et al.*, 2011; Feeley *et al.*, 2011; Fadrique *et al.*, 2018). Esta migración ascendente podría compensar la drástica disminución de sobrevivencia hacia los bordes más cálidos de su rango de distribución mostrados en este estudio, así como en otros estudios (Lenoir *et al.*, 2008; Tito *et al.*, n.d.). Sin embargo, los resultados encontrados en este estudio, así como en otros estudios experimentales (Rehm & Feeley, 2015, 2016), demuestran claras evidencias de que especies arbóreas no presentan la capacidad de colonizar nuevas áreas a mayores elevaciones de puna fuera de su rango de distribución. Por lo tanto, la alta mortalidad de plántulas de *W. bangii* a menores elevaciones más cálidas y la imposibilidad de invadir nuevas áreas a mayores elevaciones por encima de su rango de distribución (línea de árbol), probablemente conducirá a una posible contracción del rango de la especie en un futuro cambio climático.

CONCLUSIONES

1. Tanto en las plántulas naturales como en las trasplantadas de *Weinmannia bangii*, un mayor porcentaje de sobrevivencia se encontró en las plántulas que crecieron al centro (3000 m) del rango de distribución altitudinal de la especie. En caso de las plántulas trasplantadas a la mitad del rango (3000 m), 46 meses (cerca a cuatro años) después de la instalación ~20 % continuaban vivos mientras que sólo una plántula sobrevivió a 2400 m y ninguna a 3600 m de elevación. El crecimiento de las plántulas de *W. bangii* fue mayor a menores altitudes y disminuye a medida que aumenta la elevación.
2. El daño foliar causado por los herbívoros fue mayor cuando las plántulas crecieron al centro (3000 m) de su rango de distribución, disminuyendo hacia los bordes (2650 y 3350 m) o fuera (2400 y 3600 m) del límite de rango de distribución altitudinal de *W. bangii*.

RECOMENDACIONES

1. Realizar más estudios de experimentación (p.ej., trasplantes recíprocos) con más especies de plantas y en otros sistemas es necesario para determinar los factores específicos que influyen en el desarrollo y distribución de las especies. Además, este tipo de estudios puede ser importante para entender las posibles respuestas de las plantas al cambio climático.
2. Un estudio de monitoreo a largo plazo podría ser importante para determinar la variación interanual de herbivoría y los efectos de la variación de los factores abióticos y bióticos en diferentes etapas ontogenéticas de la planta.
3. La variación de los rasgos fisiológicos y morfológicos de las plantas a lo largo de su distribución también es necesario para comprender la plasticidad de las plantas a los cambios ambientales.

BIBLIOGRAFÍA

- Agrawal, A.A. (2000) Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends in Plant Science*, **5**, 309–313.
- Agrawal, A.A., Hastings, A.P., Johnson, M.T.J., Maron, J.L. & Salminen, J.P. (2012) Insect herbivores drive real-time ecological and evolutionary change in plant populations. *Science*, **338**, 113–116.
- Alberto, F.J., Aitken, S.N., Alía, R., González-Martínez, S.C., Hänninen, H., Kremer, A., *et al.* (2013) Potential for evolutionary responses to climate change - evidence from tree populations. *Global Change Biology*, **19**, 1645–1661.
- Alexander, J.M., Diez, J.M. & Levine, J.M. (2015) Novel competitors shape species' responses to climate change. *Nature*, **525**, 515–518.
- Asfaw, M.D., Kassa, S.M., Lungu, E.M. & Bewket, W. (2019) Effects of temperature and rainfall in plant–herbivore interactions at different altitude. *Ecological Modelling*, **406**, 50–59.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2014) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, **arXiv**, 1406.5823.
- Boege, K. & Marquis, R.J. (2005) Facing herbivory as you grow up: The ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 441–448.
- Bradford, J.C. (1998) A Cladistic Analysis of Species Groups in Weinmannia (Cunoniaceae) Based on Morphology and Inflorescence Architecture. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **85**, 565–593.
- Brown, J.H. (2014) Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography*, **41**, 8–22.
- Canham, C.D. & Murphy, L. (2016) The demography of tree species response to climate : seedling recruitment and survival, **7**, 1–16.
- Chen, I.C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D. & Thomas, C.D. (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, **333**, 1024–1026.
- Dirzo, R. & Domínguez, C.A. (1995) Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. In *Seasonally dry tropical forests* (ed. by Bullock, S., Medina, E. & Mooney, H.). Cambridge University Press, pp. 304–325.
- Ettinger, A. & HillerisLambers, J. (2017) Competition and facilitation may lead to asymmetric range shift dynamics with climate change. *Global Change Biology*, **1–13**.
- Ettinger, A.K., Ford, K.R. & HilleRisLambers, J. (2011) Climate determines upper, but not lower, altitudinal range limits of Pacific Northwest conifers. *Ecology*, **92**, 1323–1331.

- Fadrique, B., Báez, S., Duque, Á., Malizia, A., Blundo, C., Carilla, J., *et al.* (2018) Widespread but heterogeneous responses of Andean forests to climate change. *Nature*, **564**, 207–212.
- Farfan-Rios, W., Garcia-Cabrera, K., Salinas, N., Raurau-Quisiyupanqui, M.N. & Silman, M.R. (2015) Lista anotada de árboles y afines en los bosques montanos del sureste peruano: La importancia de seguir recolectando. *Revista Peruana de Biología*, **22**, 145–174.
- Feeley, K.J., Silman, M.R., Bush, M.B., Farfan, W., Cabrera, K.G., Malhi, Y., *et al.* (2011) Upslope migration of Andean trees. *Journal of Biogeography*, **38**, 783–791.
- Forrister, D.L., Endara, M.-J., Younkin, G.C., Coley, P.D. & Kursar, T.A. (2019) Herbivores as drivers of negative density dependence in tropical forest saplings. *Science*, **363**, 1213–1216.
- Franklin, J., Serra-Diaz, J.M., Syphard, A.D. & Regan, H.M. (2016) Global change and terrestrial plant community dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **113**, 3725–3734.
- Galmán, A., Abdala-Roberts, L., Zhang, S., Berny-Mier y Teran, J.C., Rasmann, S. & Moreira, X. (2018) A global analysis of elevational gradients in leaf herbivory and its underlying drivers: Effects of plant growth form, leaf habit and climatic correlates. *Journal of Ecology*, **106**, 413–421.
- Garcia, L.C. & Eubanks, M.D. (2018) Overcompensation for insect herbivory: a review and meta-analysis of the evidence. *Ecology*, **100**, ecy.2585.
- Gatehouse, J.A. (2002) Plant resistance towards insect herbivores: A dynamic interaction. *New Phytologist*, **156**, 145–169.
- Girardin, C.A.J., Malhi, Y., Aragão, L.E.O.C., Mamani, M., Huaraca Huasco, W., Durand, L., *et al.* (2010) Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology*, **16**, 3176–3192.
- Hargreaves, A.L., Samis, K.E. & Eckert, C.G. (2014) Are Species' Range Limits Simply Niche Limits Writ Large? A Review of Transplant Experiments beyond the Range. *The American Naturalist*, **183**, 157–173.
- Hodkinson, I.D. (2005) Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews*, **80**, 489–513.
- Holt, R.D. (2003) On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary Ecology Research*, **5**, 159–178.
- Horwath, A.B., Royles, J., Tito, R., Gudiño, J.A., Salazar Allen, N., Farfan-Rios, W., *et al.* (2019) Bryophyte stable isotope composition, diversity and biomass define tropical montane cloud forest extent. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **286**, 20182284.
- Ibáñez, I., Clark, J.S., LaDeau, S. & Lambers, J.H.R. (2007) Exploiting temporal variability to understand tree recruitment response to climate change. *Ecological*

Monographs, **77**, 163–177.

- IPCC. (2007) *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist*, **104**, 501–528.
- Kawecki, T.J. & Ebert, D. (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, **7**, 1225–1241.
- Kelly, A.E. & Goulden, M.L. (2008) Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 11823–11826.
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., Ruffray, P. de & Brisse, H. (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science (New York, N.Y.)*, **320**, 1768–71.
- Lesica, P. & Crone, E.E. (2016) Arctic and boreal plant species decline at their southern range limits in the Rocky Mountains. *Ecology Letters*, 166–174.
- Maguire, D.Y., Buddle, C.M. & Bennett, E.M. (2016) Within and among patch variability in patterns of insect herbivory across a fragmented forest landscape. *PLoS ONE*, **11**, 1–15.
- Malhi, Y., Silman, M., Salinas, N., Bush, M., Meir, P. & Saatchi, S. (2010) Introduction: Elevation gradients in the tropics: Laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology*, **16**, 3171–3175.
- Maron, J.L. & Crone, E. (2006) Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 2575–2584.
- Metcalf, D.B., Asner, G.P., Martin, R.E., Silva Espejo, J.E., Huasco, W.H., Farfán Amézquita, F.F., *et al.* (2014) Herbivory makes major contributions to ecosystem carbon and nutrient cycling in tropical forests. *Ecology Letters*, **17**, 324–332.
- Molleman, F. (2018) Moving beyond Phenology: New Directions in the Study of Temporal Dynamics of Tropical Insect Communities. *Current Science*, **114**, 982.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. da & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853–858.
- Nottingham, A.T., Hicks, L.C., Ccahuana, A.J.Q., Salinas, N., Bååth, E. & Meir, P. (2018) Nutrient limitations to bacterial and fungal growth during cellulose decomposition in tropical forest soils. *Biology and Fertility of Soils*, **54**, 219–228.
- Rapp, J. & Silman, M. (2012) Diurnal, seasonal, and altitudinal trends in microclimate across a tropical montane cloud forest. *Climate Research*, **55**, 17–32.

- Rapp, J.M. (2010) *Climate Control on Plant Performance across an Andean Altitudinal Gradient. Dissertation, Wake Forest University, Winston Salem, North Carolina, USA.*
- Rapp, J.M., Silman, M.R., Clark, J.S., Girardin, C.A.J., Galiano, D. & Tito, R. (2012) Intra- and interspecific tree growth across a long altitudinal gradient in the Peruvian Andes. *Ecology*, **93**, 2061–2072.
- Rasmann, S., Pellissier, L., Defosse, E., Jactel, H. & Kunstler, G. (2014) Climate-driven change in plant-insect interactions along elevation gradients. *Functional Ecology*, **28**, 46–54.
- Rehm, E.M. & Feeley, K.J. (2015) The inability of tropical cloud forest species to invade grasslands above treeline during climate change: Potential explanations and consequences. *Ecography*, **38**, 1167–1175.
- Rehm, E.M. & Feeley, K.J. (2016) Seedling transplants reveal species-specific responses of high-elevation tropical treeline trees to climate change. *Oecologia*, **181**, 1233–1242.
- Rehm, E.M., Feeley, K.J. & Meinzer, F.C. (2015) Freezing temperatures as a limit to forest recruitment above tropical Andean treelines. *Ecology*, **96**, 1856–1865.
- Root, R.B. (1973) Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecological Monographs*, **43**, 95–124.
- Savolainen, O., Pyhäjärvi, T. & Knürr, T. (2007) Gene Flow and Local Adaptation in Trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **38**, 595–619.
- Sexton, J.P., McIntyre, P.J., Angert, A.L. & Rice, K.J. (2009) Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology & Systematics*, **40**, 415–436.
- Solarik, K.A., Messier, C., Ouimet, R., Bergeron, Y. & Gravel, D. (2018) Local adaptation of trees at the range margins impacts range shifts in the face of climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **27**, 1507–1519.
- Strauss, S. & Agrawal, A. (1999) The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in ecology & evolution*, **14**, 179–185.
- Tito Leon, R. (2017) *Plant responses to climate change in an Andean region of Peru.* Tesis de Doctorado, Universidade Federal de Uberlândia, Brasil. 93 p.
- Tito, R., Castellani, T.T., Fáveri, S.B., Lopes, B.C. & Vasconcelos, H.L. (2016) From over to undercompensation : Variable responses to herbivory during ontogeny of a Neotropical monocarpic plant. *Biotropica*, **48**, 608–617.
- Tito, R. & la Torre-Mayorga, F. de. (2016) Effects of an aphid pest on an invasive plant in the Peruvian Andes. *Plant Ecology*, **217**, 817–823.
- Tito, R., Vasconcelos, H.L. & Feeley, K.J. (2018) Global climate change increases risk of crop yield losses and food insecurity in the tropical Andes. *Global Change Biology*, **24**, e592–e602.

- Tito, R., Vasconcelos, H.L. & Feeley, K.J. (n.d.) Multi-population seedling and soil transplants show possible responses of a common tropical montane tree species (*Weinmannia bangii*) to climate change. *Journal of Ecology*.
- Urban, M.C., Bocedi, G., Hendry, A.P., Mihoub, J.-B., Peer, G., Singer, A., *et al.* (2016) Improving the forecast for biodiversity under climate change. *Science*, **353**, aad8466-aad8466.
- Vuille, M. & Bradley, R.S. (2000) Mean annual temperature trends and their vertical structure in the tropical Andes. *Geophysical Research Letters*, **27**, 3885–3888.
- Vuille, M., Francou, B., Wagnon, P., Juen, I., Kaser, G., Mark, B.G., *et al.* (2008) Climate change and tropical Andean glaciers: Past, present and future. *Earth-Science Reviews*, **89**, 79–96.
- Whitaker, J., Ostle, N., Nottingham, A.T., Ccahuana, A., Salinas, N., Bardgett, R.D., *et al.* (2014) Microbial community composition explains soil respiration responses to changing carbon inputs along an Andes-to-Amazon elevation gradient. *Journal of Ecology*, **102**, 1058–1071.
- Zimmermann, M., Meir, P., Bird, M.I., Malhi, Y. & Ccahuana, A.J.Q. (2010) Temporal variation and climate dependence of soil respiration and its components along a 3000 m altitudinal tropical forest gradient. *Global Biogeochemical Cycles*, **24**, 1–13.

ANEXOS

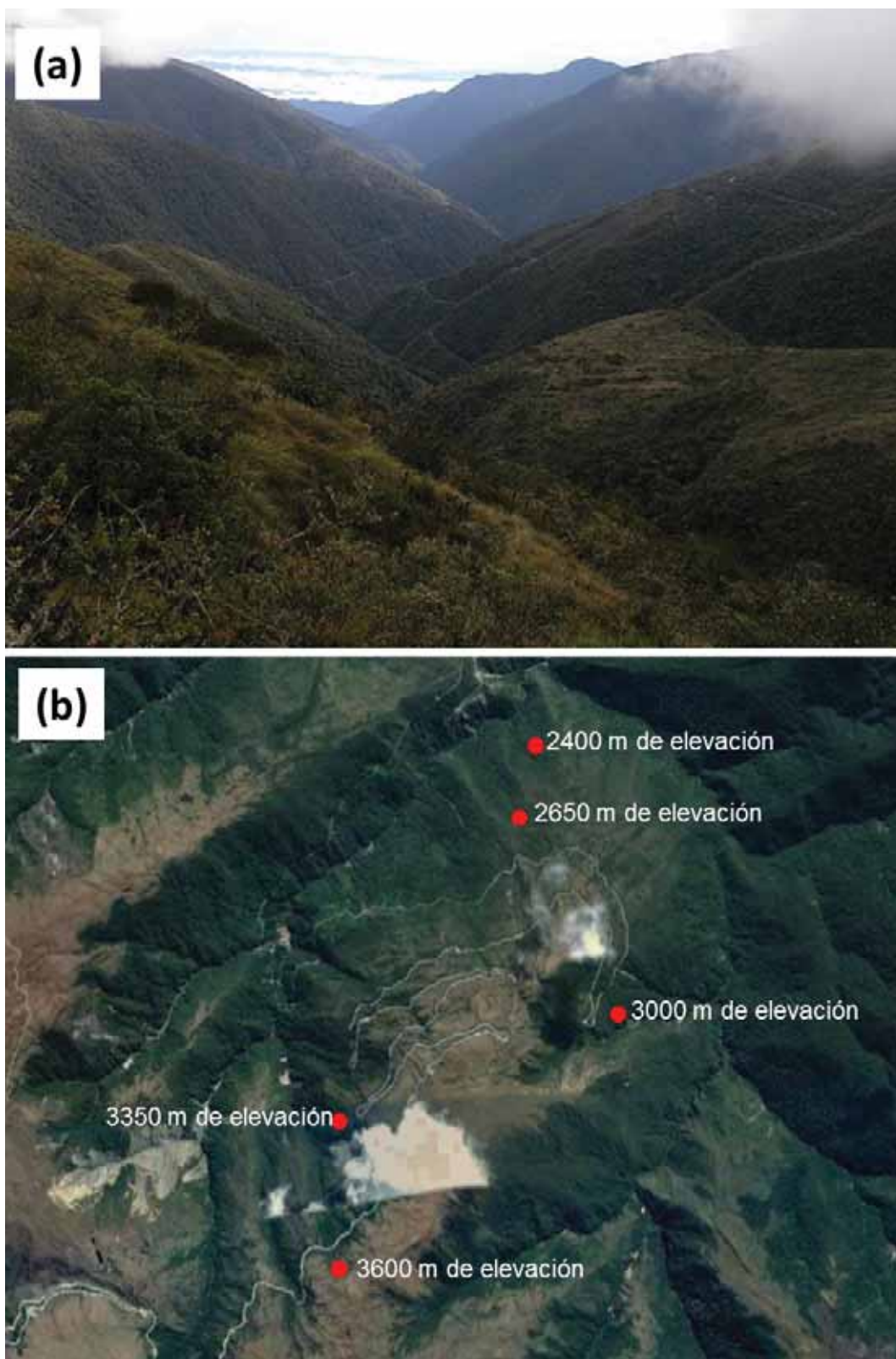


Figura A1. (a) Vista panorámica del área de estudio, ubicada en la Estación Biológica de Wayquecha, en el distrito de K'osñipata, Cusco. (b) Imagen satelital del área de estudio, mostrando los lugares donde se realizaron el estudio.



Figura A2. (a) Planta adulta de *Weinmannia bangii* (imagen insertada: detalle de la inflorescencia y hojas). (b) Georeferenciación. (c) Plántulas de *W. bangii* colectadas para trasplantar. (d) Instalación de experimentos de trasplante de plántulas. (e) Plántula de *W. bangii* etiquetada para la evaluación.

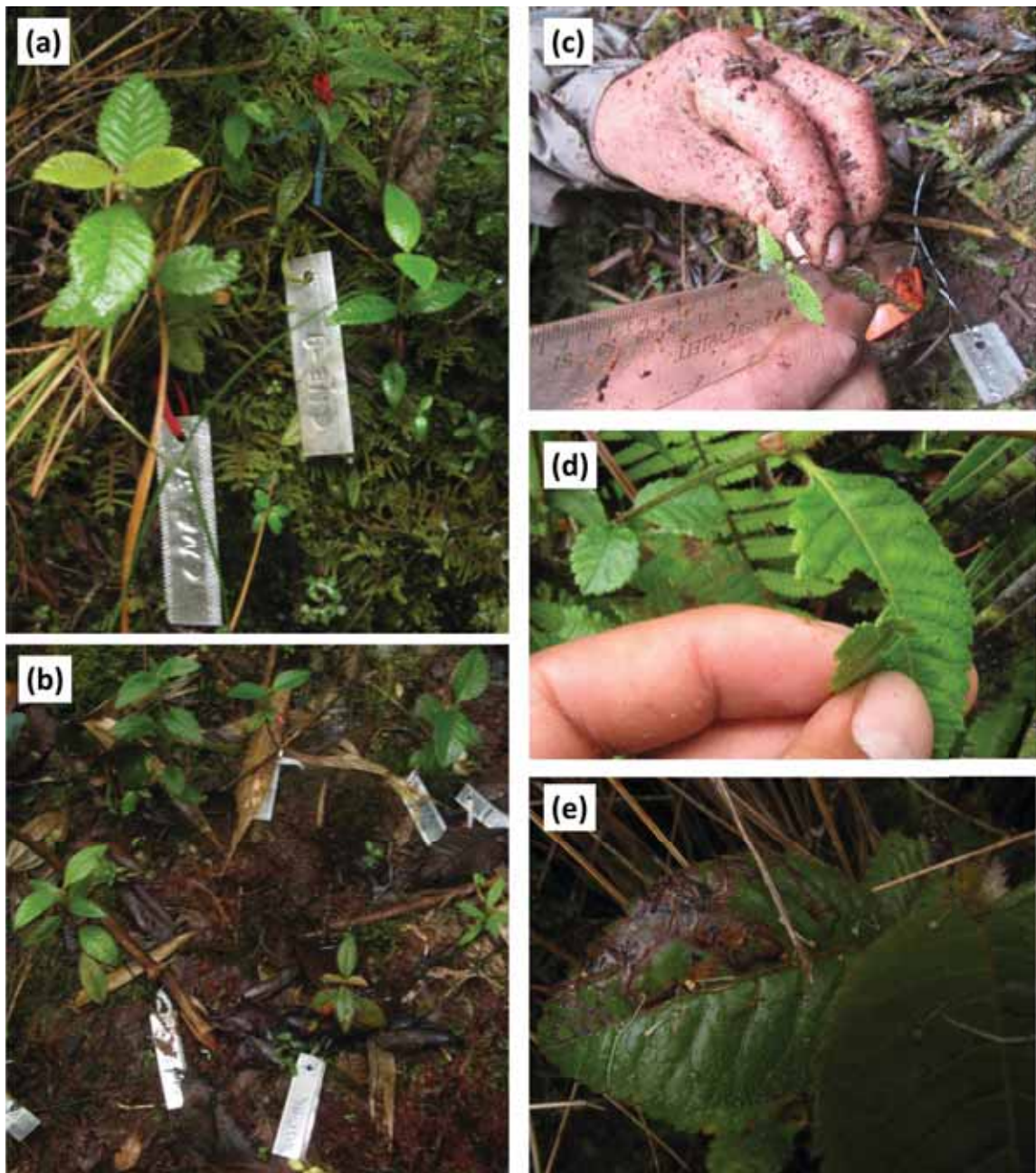


Figura A3. Plántulas naturales (a) y trasplantadas (b) de *Weinmannia bangii* etiquetadas para realizar evaluaciones durante el periodo de estudio. Medición de altura de la plántula de *W. bangii* con una regla. Hojas de plántulas de *W. bangii* dañadas por herbívoros minadores (c) y masticadores (d).



Figura A4. Principales herbívoros encontrados en las plántulas de *Weinmannia bangii*, en el bosque nublado de Kosñipata, en los Andes al sureste del Perú. Orugas folívoros de lepidópteros.

Tabla A1. Media (\pm DE) de sobrevivencia, tasa de crecimiento e índice de herbivoría de las plántulas naturales de *Weinmannia bangii*.

| Variables/ elevación (m) | Meses | | | | | Media |
|------------------------------|---------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|---------------|
| | 0 | 2 | 4 | 8 | 12 | |
| Sobrevivencia (%) | | | | | | |
| 2650 | | 93,8 \pm 8,0 | 80,2 \pm 15,9 | 56,2 \pm 29,3 | 44,3 \pm 27,5 | |
| 3000 | | 98,3 \pm 5,3 | 98,3 \pm 5,3 | 90,4 \pm 11,5 | 82,9 \pm 16,0 | |
| 3350 | | 100,0 \pm 0,0 | 80,0 \pm 18,9 | 61,3 \pm 17,4 | 57,9 \pm 19,3 | |
| Tasa de crecimiento (cm/mes) | | | | | | |
| 2650 | | 1,2 \pm 0,5 | 1,9 \pm 1,0 | 2,0 \pm 1,4 | 1,1 \pm 0,8 | 1,3 \pm 0,6 |
| 3000 | | 0,5 \pm 0,2 | 0,7 \pm 0,3 | 0,7 \pm 0,2 | 0,5 \pm 0,2 | 0,6 \pm 0,1 |
| 3350 | | 0,6 \pm 0,3 | 0,6 \pm 0,4 | 0,5 \pm 0,3 | 0,2 \pm 0,1 | 0,5 \pm 0,2 |
| Índice de herbivoría | | | | | | |
| 2650 | 0,6 \pm 0,4 | 0,6 \pm 0,3 | 0,5 \pm 0,2 | 0,7 \pm 0,3 | 1,2 \pm 0,9 | 0,6 \pm 0,2 |
| 3000 | 0,4 \pm 0,4 | 0,6 \pm 0,5 | 0,9 \pm 0,7 | 1,3 \pm 0,9 | 1,2 \pm 0,8 | 1,0 \pm 0,5 |
| 3350 | 0,4 \pm 0,3 | 0,5 \pm 0,3 | 0,5 \pm 0,4 | 0,2 \pm 0,2 | 0,6 \pm 0,4 | 0,4 \pm 0,2 |

Tabla A2. Media (\pm DE) de sobrevivencia de las plántulas de *Weinmannia bangii* trasplantadas a diferentes elevaciones (en la tabla representado por las letras mayúsculas, véase la Fig. 2b en el texto principal).

| Tratamiento | Porcentaje de sobrevivencia en los meses: | | | | |
|-------------|---|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| | 2 | 4 | 8 | 12 | 46 |
| A | 100,0 \pm 0,0 | 70,0 \pm 30,3 | 36,7 \pm 19,7 | 10,0 \pm 16,7 | 0,0 \pm 0,0 |
| B | 98,3 \pm 4,1 | 77,5 \pm 9,9 | 56,9 \pm 16,0 | 11,1 \pm 6,9 | 0,0 \pm 0,0 |
| C | 100,0 \pm 0,0 | 100,0 \pm 0,0 | 87,1 \pm 15,5 | 72,9 \pm 21,5 | 30,0 \pm 16,7 |
| D | 100,0 \pm 0,0 | 96,7 \pm 8,2 | 80,0 \pm 12,7 | 70,0 \pm 21,0 | 36,7 \pm 32,0 |
| E | 100,0 \pm 0,0 | 100,0 \pm 0,0 | 76,7 \pm 8,2 | 66,7 \pm 16,3 | 30,0 \pm 16,7 |
| F | 100,0 \pm 0,0 | 75,5 \pm 14,1 | 34,7 \pm 19,2 | 20,0 \pm 17,9 | 0,0 \pm 0,0 |
| G | 100,0 \pm 0,0 | 51,7 \pm 9,8 | 22,8 \pm 19,8 | 16,1 \pm 23,3 | 3,3 \pm 8,7 |

Tabla A3. Media (\pm DE) de tasa de crecimiento e índice de herbivoría de las plántulas de *Weinmannia bangii* trasplantadas a diferentes elevaciones (en la tabla representado por las letras mayúsculas, véase la Fig. 2b en el texto principal).

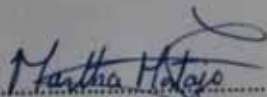
| Variables | Tratamientos (destino y origen del trasplante) | | | | | | |
|------------------------------|--|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|----------------|
| | A | B | C | D | E | F | G |
| Tasa de crecimiento (cm/mes) | 0,1 \pm 0,1 | 0,2 \pm 0,1 | 0,3 \pm 0,1 | 0,2 \pm 0,1 | 0,2 \pm 0,2 | 0,3 \pm 0,1 | 0,5 \pm 0,13 |
| Índice de herbivoría | 0,5 \pm 0,1 | 0,7 \pm 0,2 | 0,1 \pm 0,3 | 1,1 \pm 0,1 | 0,7 \pm 0,2 | 0,9 \pm 0,3 | 0,7 \pm 0,2 |

Tabla A4. Datos promedios de sobrevivencia, crecimiento y herbivoría de plántulas naturales de *Weinmannia bangii*, Los datos se muestran para cada bloque y elevación.

| Altitud | Bloque | # Sobrevivencia | | | | | % sobrevivencia | | | | Tasa de cresc. (cm/mes) | | | | | Índice de herbivoría | | | | | |
|---------|--------|-----------------|---|---|---|----|-----------------|-------|-------|-------|-------------------------|-----|------|------|-------|----------------------|-----|-----|-----|-----|-------|
| | | 0 | 2 | 4 | 8 | 12 | 2 | 4 | 8 | 12 | 2 | 4 | 8 | 12 | Media | 0 | 2 | 4 | 8 | 12 | Media |
| 2650_m | 1 | 6 | 6 | 5 | 5 | 4 | 100,0 | 83,3 | 83,3 | 66,7 | 1,1 | 2,3 | 2,0 | 1,9 | 1,6 | 0,5 | 0,3 | 0,4 | 0,9 | 1,3 | 0,6 |
| 2650_m | 2 | 7 | 7 | 7 | 6 | 2 | 100,0 | 100,0 | 85,7 | 28,6 | 1,8 | 3,8 | 1,0 | | 2,6 | 0,7 | 0,3 | 0,3 | 0,6 | 0,0 | 0,4 |
| 2650_m | 3 | 7 | 7 | 4 | 2 | 1 | 100,0 | 57,1 | 28,6 | 14,3 | 0,5 | 1,5 | 0,1 | 0,2 | 0,7 | 0,3 | 0,4 | 0,6 | 0,7 | 0,6 | 0,5 |
| 2650_m | 4 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 1,8 | 2,1 | 2,3 | 1,1 | 1,8 | 0,4 | 0,7 | 0,6 | 0,5 | 1,9 | 0,9 |
| 2650_m | 5 | 7 | 6 | 5 | 5 | 4 | 85,7 | 71,4 | 71,4 | 57,1 | 1,8 | 2,4 | 1,1 | 0,5 | 1,8 | 0,7 | 0,9 | 0,7 | 1,0 | 0,6 | 0,7 |
| 2650_m | 6 | 6 | 6 | 6 | 4 | 4 | 100,0 | 100,0 | 66,7 | 66,7 | 1,2 | 2,4 | 1,9 | 0,7 | 1,2 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,6 | 1,1 | 0,4 |
| 2650_m | 7 | 6 | 5 | 4 | 2 | 2 | 83,3 | 66,7 | 33,3 | 33,3 | 0,5 | 1,3 | 1,7 | 1,1 | 0,7 | 1,7 | 0,6 | 0,6 | 1,3 | 3,0 | 0,7 |
| 2650_m | 8 | 7 | 7 | 5 | 2 | 2 | 100,0 | 71,4 | 28,6 | 28,6 | 0,9 | 1,2 | 2,2 | 1,3 | 0,9 | 0,6 | 1,1 | 0,8 | 0,5 | 1,1 | 1,0 |
| 2650_m | 9 | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 83,3 | 66,7 | 50,0 | 33,3 | 1,1 | 1,4 | 5,6 | 2,6 | 1,2 | 0,8 | 0,7 | 0,9 | 0,4 | 2,0 | 0,9 |
| 2650_m | 10 | 7 | 6 | 6 | 1 | 1 | 85,7 | 85,7 | 14,3 | 14,3 | 1,1 | 0,2 | 2,0 | 0,4 | 0,6 | 0,4 | 0,3 | 0,3 | 0,5 | 0,2 | 0,3 |
| 3000_m | 1 | 6 | 6 | 6 | 4 | 4 | 100,0 | 100,0 | 66,7 | 66,7 | 0,2 | | 0,6 | 0,5 | 0,3 | 0,2 | 0,2 | 1,0 | 2,4 | 2,1 | 1,1 |
| 3000_m | 2 | 6 | 6 | 6 | 6 | 5 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 83,3 | 0,3 | | 1,1 | 0,6 | 0,6 | 0,3 | 0,7 | 1,0 | 2,4 | 2,0 | 1,5 |
| 3000_m | 3 | 8 | 8 | 8 | 8 | 6 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 75,0 | 0,5 | | 0,9 | 0,9 | 0,8 | 0,1 | 0,1 | 0,8 | 2,2 | 2,7 | 1,3 |
| 3000_m | 4 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 0,7 | 0,5 | 0,8 | 0,5 | 0,6 | 0,3 | 0,9 | 0,8 | 1,1 | 0,8 | 0,9 |
| 3000_m | 5 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 0,4 | 0,8 | 0,4 | 0,6 | 0,6 | 1,3 | 1,6 | 2,9 | 2,0 | 1,1 | 1,9 |
| 3000_m | 6 | 6 | 6 | 6 | 5 | 5 | 100,0 | 100,0 | 83,3 | 83,3 | 0,3 | | 0,5 | 0,5 | 0,4 | 0,3 | 0,5 | 0,2 | 0,5 | 0,2 | 0,3 |
| 3000_m | 7 | 6 | 6 | 6 | 5 | 5 | 100,0 | 100,0 | 83,3 | 83,3 | 0,8 | | 0,5 | 0,5 | 0,6 | 0,1 | 0,2 | 0,6 | 0,8 | 0,9 | 0,6 |
| 3000_m | 8 | 8 | 8 | 8 | 7 | 7 | 100,0 | 100,0 | 87,5 | 87,5 | 0,5 | | 0,8 | 0,8 | 0,6 | 0,1 | 0,1 | 0,4 | 0,4 | 0,5 | 0,3 |
| 3000_m | 9 | 6 | 5 | 5 | 5 | 3 | 83,3 | 83,3 | 83,3 | 50,0 | 0,6 | 0,5 | 0,5 | 0,1 | 0,4 | 1,0 | 1,0 | 0,8 | 0,5 | 0,6 | 0,8 |
| 3000_m | 10 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 0,7 | 1,0 | 0,7 | 0,4 | 0,7 | 0,6 | 0,6 | 0,6 | 0,5 | 1,2 | 0,7 |
| 3350_m | 1 | 8 | 8 | 8 | 6 | 6 | 100,0 | 100,0 | 75,0 | 75,0 | 1,1 | 0,9 | 0,8 | 0,1 | 0,8 | 0,4 | 0,7 | 0,6 | 0,5 | 0,8 | 0,7 |
| 3350_m | 2 | 6 | 6 | 6 | 5 | 5 | 100,0 | 100,0 | 83,3 | 83,3 | 0,5 | 1,3 | 0,8 | 0,3 | 0,7 | 0,1 | 0,1 | 0,2 | 0,2 | 0,3 | 0,2 |
| 3350_m | 3 | 6 | 6 | 6 | 3 | 3 | 100,0 | 100,0 | 50,0 | 50,0 | 0,3 | 0,6 | 0,8 | -0,1 | 0,3 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,0 | 0,2 | 0,2 |
| 3350_m | 4 | 6 | 6 | 4 | 3 | 3 | 100,0 | 66,7 | 50,0 | 50,0 | 0,3 | 0,5 | 0,4 | 0,2 | 0,3 | 0,8 | 0,5 | 0,2 | 0,1 | 0,4 | 0,3 |
| 3350_m | 5 | 6 | 6 | 4 | 4 | 2 | 100,0 | 66,7 | 66,7 | 33,3 | 0,4 | 0,4 | 0,1 | 0,4 | 0,3 | 0,9 | 1,1 | 1,6 | 0,0 | 0,8 | 0,8 |
| 3350_m | 6 | 8 | 8 | 8 | 7 | 7 | 100,0 | 100,0 | 87,5 | 87,5 | 1,1 | 1,0 | 0,6 | 0,2 | 0,7 | 0,1 | 0,4 | 0,4 | 0,0 | 0,2 | 0,2 |
| 3350_m | 7 | 6 | 6 | 4 | 3 | 3 | 100,0 | 66,7 | 50,0 | 50,0 | 0,3 | 0,6 | 0,7 | 0,3 | 0,3 | 0,2 | 0,2 | 0,4 | 0,0 | 0,3 | 0,2 |
| 3350_m | 8 | 6 | 6 | 4 | 3 | 3 | 100,0 | 66,7 | 50,0 | 50,0 | 0,6 | 0,6 | 0,7 | 0,3 | 0,4 | 0,2 | 0,6 | 0,8 | 0,4 | 1,1 | 0,5 |
| 3350_m | 9 | 6 | 6 | 5 | 4 | 4 | 100,0 | 83,3 | 66,7 | 66,7 | 0,7 | 0,0 | 0,2 | 0,1 | 0,3 | 0,6 | 0,5 | 0,7 | 0,1 | 1,2 | 0,5 |
| 3350_m | 10 | 6 | 6 | 3 | 2 | 2 | 100,0 | 50,0 | 33,3 | 33,3 | 0,5 | 0,3 | -0,1 | 0,3 | 0,4 | 0,2 | 0,2 | 0,3 | 0,5 | 0,7 | 0,3 |

Tabla A5. Datos promedios de sobrevivencia, crecimiento y herbivoría de plántulas trasplantadas de *Weinmannia bangii*, Los datos se muestran para cada bloque y elevación.

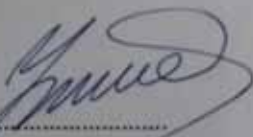
| Altitud | Trat | Origen | Bloque | Sobrevivencia | | | | | % sobrevivencia | | | | | Tasa de cresc. (cm/mes) | | | | | Índice de herbivoría | | | | | | | | |
|---------|------|-----------|--------|---------------|----|----|---|----|-----------------|-------|-------|-------|-------|-------------------------|-----|------|------|-----|----------------------|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-------|
| | | | | 0 | 2 | 4 | 8 | 12 | 46 | 2 | 4 | 8 | 12 | 46 | 2 | 4 | 8 | 12 | 46 | Media | 0 | 2 | 4 | 8 | 12 | 46 | Media |
| 3600 | a | upp limit | 1 | 5 | 5 | 3 | 1 | 0 | 0 | 100,0 | 60,0 | 20,0 | 0,0 | 0,0 | 0,2 | -0,1 | 0,1 | | | 0,1 | 0,1 | 1,5 | 0,7 | 0,3 | | | 0,6 |
| 3600 | a | upp limit | 2 | 5 | 5 | 1 | 1 | 0 | 0 | 100,0 | 20,0 | 20,0 | 0,0 | 0,0 | 0,2 | 0,2 | -0,1 | | | 0,2 | 0,1 | 0,5 | 0,2 | 0,2 | | | 0,3 |
| 3600 | a | upp limit | 3 | 5 | 5 | 5 | 3 | 2 | 0 | 100,0 | 100,0 | 60,0 | 40,0 | 0,0 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | | 0,1 | 0,0 | 0,5 | 0,9 | 0,3 | 0,1 | | 0,4 |
| 3600 | a | upp limit | 4 | 5 | 5 | 5 | 3 | 0 | 0 | 100,0 | 100,0 | 60,0 | 0,0 | 0,0 | 0,2 | 0,0 | 0,2 | | | 0,1 | 0,1 | 0,5 | 0,3 | 0,4 | | | 0,3 |
| 3600 | a | upp limit | 5 | 5 | 5 | 4 | 1 | 0 | 0 | 100,0 | 80,0 | 20,0 | 0,0 | 0,0 | 0,1 | 0,0 | 0,2 | | | 0,1 | 0,0 | 1,1 | 1,1 | 0,4 | | | 0,6 |
| 3600 | a | upp limit | 6 | 5 | 5 | 5 | 3 | 2 | 1 | 0 | 100,0 | 60,0 | 40,0 | 20,0 | 0,0 | 0,1 | 0,2 | 0,1 | 0,0 | | 0,1 | 0,1 | 0,7 | 1,0 | 0,3 | 0,0 | 0,5 |
| 3600 | b | mid | 1 | 10 | 9 | 8 | 5 | 1 | 0 | 90,0 | 80,0 | 50,0 | 10,0 | 0,0 | 0,2 | 0,0 | 0,0 | | | 0,1 | 1,6 | 0,9 | 0,6 | 0,4 | 0,0 | 0,8 | |
| 3600 | b | mid | 2 | 10 | 10 | 8 | 7 | 1 | 0 | 100,0 | 80,0 | 70,0 | 10,0 | 0,0 | 0,3 | 0,2 | 0,1 | | | 0,2 | 1,2 | 0,6 | 0,3 | 0,1 | 0,0 | 0,7 | |
| 3600 | b | mid | 3 | 10 | 10 | 8 | 6 | 2 | 0 | 100,0 | 80,0 | 60,0 | 20,0 | 0,0 | 0,1 | 0,4 | 0,1 | | | 0,2 | 1,0 | 0,7 | 0,3 | 0,3 | 0,0 | 0,6 | |
| 3600 | b | mid | 4 | 10 | 10 | 9 | 8 | 0 | 0 | 100,0 | 90,0 | 80,0 | 0,0 | 0,0 | 0,1 | 0,2 | 0,2 | | | 0,1 | 1,7 | 1,1 | 0,4 | 0,2 | | 0,9 | |
| 3600 | b | mid | 5 | 10 | 10 | 6 | 4 | 1 | 0 | 100,0 | 60,0 | 40,0 | 10,0 | 0,0 | 0,2 | 0,3 | 0,1 | | | 0,2 | 1,3 | 0,7 | 0,1 | 0,6 | 0,3 | 0,9 | |
| 3600 | b | mid | 6 | 12 | 12 | 9 | 5 | 2 | 0 | 100,0 | 75,0 | 41,7 | 16,7 | 0,0 | 0,2 | 0,2 | 0,1 | | | 0,2 | 0,6 | 0,5 | 0,2 | 0,1 | 0,0 | 0,4 | |
| 3000 | c | mid | 1 | 5 | 5 | 5 | 4 | 3 | 1 | 100,0 | 100,0 | 80,0 | 60,0 | 20,0 | 0,3 | 0,4 | 0,1 | 0,2 | 0,2 | 0,3 | 3,0 | 1,2 | 0,7 | 1,8 | 1,3 | 1,0 | 1,6 |
| 3000 | c | mid | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 | 4 | 2 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 80,0 | 40,0 | 0,4 | 0,3 | 0,1 | 0,1 | 0,0 | 0,2 | 1,5 | 1,4 | 1,1 | 0,5 | 0,5 | 1,0 | 1,0 |
| 3000 | c | mid | 3 | 5 | 5 | 5 | 4 | 4 | 2 | 100,0 | 100,0 | 80,0 | 80,0 | 40,0 | 0,6 | 0,5 | 0,2 | 0,1 | 0,2 | 0,4 | 1,0 | 0,7 | 0,6 | 0,2 | 0,4 | 1,9 | 0,7 |
| 3000 | c | mid | 4 | 5 | 5 | 5 | 5 | 4 | 2 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 80,0 | 40,0 | 0,3 | 0,3 | 0,0 | 0,2 | 0,1 | 0,2 | 1,4 | 1,7 | 1,4 | 0,8 | 0,4 | 1,5 | 1,1 |
| 3000 | c | mid | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 2 | 0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 40,0 | 0,5 | 0,5 | 0,3 | 0,1 | 0,1 | 0,3 | 0,7 | 0,8 | 0,8 | 0,6 | 2,0 | 1,5 | 1,0 |
| 3000 | c | mid | 6 | 8 | 8 | 8 | 5 | 3 | 0 | 100,0 | 100,0 | 62,5 | 37,5 | 0,0 | 0,4 | 0,2 | -0,1 | 0,2 | | 0,1 | 0,7 | 1,1 | 1,2 | 1,3 | 1,6 | 1,1 | |
| 3000 | d | upp limit | 1 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 3 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 60,0 | 0,3 | 0,3 | 0,2 | 0,0 | 0,1 | 0,2 | 1,0 | 1,2 | 1,3 | 0,7 | 0,9 | 0,8 | 1,0 |
| 3000 | d | upp limit | 2 | 5 | 5 | 5 | 4 | 4 | 4 | 100,0 | 100,0 | 80,0 | 80,0 | 80,0 | 0,3 | 0,2 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,2 | 0,5 | 1,4 | 1,4 | 0,8 | 1,0 | 1,1 | 1,1 |
| 3000 | d | upp limit | 3 | 5 | 5 | 4 | 4 | 2 | 2 | 100,0 | 80,0 | 80,0 | 40,0 | 40,0 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,1 | | 0,2 | 0,8 | 1,4 | 1,2 | 0,7 | 1,3 | 1,1 | |
| 3000 | d | upp limit | 4 | 5 | 5 | 5 | 4 | 3 | 0 | 100,0 | 100,0 | 80,0 | 60,0 | 0,0 | 0,4 | 0,4 | 0,3 | 0,1 | 0,0 | 0,3 | 1,2 | 1,4 | 0,8 | 0,8 | 1,1 | 2,3 | 1,2 |
| 3000 | d | upp limit | 5 | 5 | 5 | 5 | 3 | 3 | 2 | 100,0 | 100,0 | 60,0 | 60,0 | 40,0 | 0,3 | 0,2 | 0,1 | 0,2 | 0,1 | 0,2 | 1,0 | 1,2 | 1,0 | 1,1 | 1,4 | 2,0 | 1,2 |
| 3000 | d | upp limit | 6 | 5 | 5 | 5 | 4 | 4 | 0 | 100,0 | 100,0 | 80,0 | 80,0 | 0,0 | 0,4 | 0,4 | 0,3 | 0,3 | 0,2 | 0,3 | 0,8 | 1,0 | 0,9 | 0,4 | 1,4 | 1,1 | 0,9 |
| 3000 | e | low limit | 1 | 5 | 5 | 5 | 4 | 3 | 2 | 100,0 | 100,0 | 80,0 | 60,0 | 40,0 | 0,0 | 0,4 | 0,2 | 0,1 | 0,3 | 0,2 | 0,3 | 0,3 | 0,7 | 0,7 | 0,6 | 1,8 | 0,6 |
| 3000 | e | low limit | 2 | 5 | 5 | 5 | 4 | 4 | 2 | 100,0 | 100,0 | 80,0 | 80,0 | 40,0 | 0,2 | 0,8 | 0,8 | 0,2 | 0,2 | 0,5 | 0,1 | 0,4 | 0,6 | 0,3 | 0,7 | 2,1 | 0,7 |
| 3000 | e | low limit | 3 | 5 | 5 | 5 | 4 | 4 | 0 | 100,0 | 100,0 | 80,0 | 80,0 | 0,0 | 0,1 | 0,0 | 0,3 | 0,2 | 0,2 | 0,1 | 0,4 | 1,9 | 1,5 | 0,9 | 1,4 | 3,8 | 1,2 |
| 3000 | e | low limit | 4 | 5 | 5 | 5 | 4 | 4 | 2 | 100,0 | 100,0 | 80,0 | 80,0 | 40,0 | 0,2 | 0,3 | 0,4 | | | 0,3 | 0,4 | 0,9 | 1,0 | 0,4 | 0,5 | 0,7 | |
| 3000 | e | low limit | 5 | 5 | 5 | 5 | 4 | 3 | 1 | 100,0 | 100,0 | 80,0 | 60,0 | 20,0 | 0,2 | 0,2 | 0,1 | 0,2 | | 0,2 | 0,2 | 0,4 | 0,7 | 0,4 | 0,8 | 2,2 | 0,5 |
| 3000 | e | low limit | 6 | 5 | 5 | 5 | 3 | 2 | 2 | 100,0 | 100,0 | 60,0 | 40,0 | 40,0 | 0,1 | 0,2 | 0,1 | 0,1 | | 0,1 | 0,5 | 0,5 | 1,3 | 0,6 | 0,7 | 0,6 | |
| 2400 | f | mid | 1 | 10 | 10 | 7 | 2 | 1 | 0 | 100,0 | 70,0 | 20,0 | 10,0 | 0,0 | 0,1 | 0,5 | -0,1 | 0,3 | | 0,2 | 1,0 | 1,1 | 0,6 | 0,6 | 0,0 | 1,0 | |
| 2400 | f | mid | 2 | 10 | 10 | 7 | 5 | 3 | 0 | 100,0 | 70,0 | 50,0 | 30,0 | 0,0 | 0,3 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | | 0,3 | 1,1 | 1,0 | 0,3 | 1,1 | 0,4 | 1,0 | |
| 2400 | f | mid | 3 | 10 | 10 | 6 | 4 | 2 | 0 | 100,0 | 60,0 | 40,0 | 20,0 | 0,0 | 0,3 | -0,1 | 0,1 | 0,0 | | 0,2 | 1,0 | 0,7 | 0,8 | 0,3 | 0,5 | 0,8 | |
| 2400 | f | mid | 4 | 10 | 10 | 10 | 6 | 5 | 0 | 100,0 | 100,0 | 60,0 | 50,0 | 0,0 | 0,5 | 0,5 | 0,4 | 0,1 | | 0,4 | 1,8 | 1,9 | 0,4 | 0,8 | 1,1 | 1,3 | |
| 2400 | f | mid | 5 | 10 | 10 | 7 | 3 | 1 | 0 | 100,0 | 70,0 | 30,0 | 10,0 | 0,0 | 0,2 | 0,1 | 0,0 | 0,1 | | 0,2 | 1,0 | 1,3 | 1,1 | 0,2 | 0,4 | 1,0 | |
| 2400 | f | mid | 6 | 12 | 12 | 10 | 1 | 0 | 0 | 100,0 | 83,3 | 8,3 | 0,0 | 0,0 | 0,4 | 0,1 | | | | 0,4 | 0,5 | 0,4 | 0,3 | 0,0 | | 0,4 | |
| 2400 | g | low limit | 1 | 5 | 5 | 2 | 1 | 0 | 0 | 100,0 | 40,0 | 20,0 | 0,0 | 0,0 | 0,5 | 1,2 | 0,2 | | | 0,7 | 1,2 | 0,4 | 0,6 | 0,7 | | 1,0 | |
| 2400 | g | low limit | 2 | 5 | 5 | 3 | 0 | 0 | 0 | 100,0 | 60,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,4 | 0,3 | | | | 0,5 | 0,8 | 0,2 | 0,2 | | | 0,4 | |
| 2400 | g | low limit | 3 | 5 | 5 | 2 | 1 | 0 | 0 | 100,0 | 40,0 | 20,0 | 0,0 | 0,0 | 0,7 | 0,1 | 0,2 | | | 0,5 | 0,8 | 0,3 | 0,3 | 2,0 | | 0,5 | |
| 2400 | g | low limit | 4 | 5 | 5 | 3 | 1 | 1 | 0 | 100,0 | 60,0 | 20,0 | 20,0 | 0,0 | 0,4 | 0,1 | 0,1 | 0,5 | | 0,3 | 1,7 | 0,5 | 0,5 | 0,3 | 0,7 | 0,9 | |
| 2400 | g | low limit | 5 | 5 | 5 | 3 | 3 | 3 | 1 | 100,0 | 60,0 | 60,0 | 60,0 | 20,0 | 0,5 | 0,4 | 0,2 | 0,3 | 0,2 | 0,4 | 0,9 | 0,5 | 0,4 | 0,4 | 0,3 | 0,6 | 0,6 |
| 2400 | g | low limit | 6 | 6 | 6 | 3 | 1 | 1 | 0 | 100,0 | 50,0 | 16,7 | 16,7 | 0,0 | 0,6 | 0,1 | 0,2 | 0,1 | | 0,4 | 1,1 | 0,4 | 0,3 | 1,0 | 0,2 | 0,7 | |



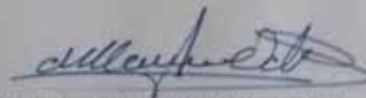
M.Sc. MARTHA NATIVIDAD MOSTAJO ZAVALA
PRIMER REPLICANTE



Blgo. JOSE EUFEMIO YABARRENA URDAY
SEGUNDO REPLICANTE
PRESIDENTE DEL JURADO



Mgt. ISABEL RODRIGUEZ SANCHEZ
PRIMER DICTAMINANTE



Blga. MARIA LUISA OCHOA CAMARA
SEGUNDO DICTAMINANTE