



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

***Interacciones biológicas y patrones espaciales de
diversidad: plantas, artrópodos herbívoros y herbivoría en
gradientes altitudinales***

TESIS PRESENTADA PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE DOCTORA DE LA UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES EN
CIENCIAS BIOLÓGICAS

Carolina Samanta Ramos

Directora: Julieta Filloy

Consejera de estudios: María Isabel Bellocq

Lugar de trabajo: Laboratorio de Ecología de Comunidades y Macroecología,
Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y
Naturales, Universidad de Buenos Aires – Instituto de Ecología Genética y Evolución de
Buenos Aires (UBA-CONICET)

Buenos Aires, 15 de junio de 2018

Interacciones biológicas y patrones espaciales de diversidad: plantas, artrópodos herbívoros y herbivoría en gradientes altitudinales

Resumen

En esta tesis nos propusimos contribuir a la comprensión de los mecanismos que mantienen patrones espaciales de diversidad y de interacciones biológicas. Se analizó la variación en la riqueza y composición de especies de ortópteros y plantas, y la forma y congruencia de sus patrones altitudinales. Se evaluaron factores relacionados a la heterogeneidad ambiental y la energía para explicar dichos patrones, se analizó el patrón altitudinal de herbivoría por artrópodos en la comunidad de plantas y los posibles factores ambientales relacionados. El estudio se realizó en las Sierras Grandes de Córdoba. La riqueza decreció y la disimilitud en la composición de especies aumentó con la altitud. Ambos componentes de la diversidad se asociaron a la temperatura y los cambios en la temperatura respectivamente. La congruencia entre los patrones de diversidad de ambos taxones dio evidencias de reflejar una respuesta común a la temperatura. La magnitud de la herbivoría disminuyó con la altitud, asociándose a la productividad primaria. Los cambios en la riqueza estarían modelados por restricciones fisiológicas de las especies impuestas por la baja energía. La respuesta de la composición taxonómica a la temperatura sugiere que el patrón se encuentra asociado a los requerimientos de nicho de las especies. Finalmente, la herbivoría mostró indicios de estar regulada por la disponibilidad de recursos. En conclusión, la energía sería clave en el mantenimiento de los patrones de diversidad y de las interacciones biológicas.

Palabras clave: Congruencia entre Taxones, Disimilitud Taxonómica, Diversidad Beta, Energía, Folivoría, Gradientes de Elevación, Heterogeneidad Ambiental, Montañas, Ortópteros, Productividad Primaria, Riqueza.

Biological interactions and spatial patterns of diversity: plants, herbivorous arthropods and herbivory in altitudinal gradients

Abstract

This thesis investigates the underlying mechanisms causing altitudinal patterns of diversity and biological interactions. We study the main factors driving altitudinal patterns of plants and orthopteran diversity and their cross-taxon congruence. Factors related to environmental heterogeneity and energy availability were evaluated to explain these patterns. Also, we study the altitudinal pattern of herbivory by arthropods in the plant community and evaluate the potential environmental factors driving the pattern. The study was conducted at the Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. Species richness of both plants and orthopteran decreased with increasing elevation. Taxonomic dissimilarity increased with elevation. Temperature and temperature dissimilarity were the primary factors explaining the altitudinal patterns of richness and taxonomic dissimilarity respectively. The cross-taxon congruence pattern gave evidence to reflect a common response to temperature. Herbivory by arthropods declined with increasing elevation, and primary productivity was the main factor explaining the pattern. Our findings suggest that richness patterns were driven by physiological constraints and dissimilarity patterns were related with environmental niche-based processes. Finally, herbivory was accounted by resource availability. Summarizing energy appear to be playing a key role in maintaining patterns of diversity and of biological interactions.

Key words: Cross-Taxon Congruence, Composition Dissimilarity, Beta Diversity, Energy, Folivory, Elevational Gradient, Environmental Heterogeneity, Mountains, Orthoptera, Primary Productivity, Richness.

Agradecimientos

¡A Juli, gracias por todo! Por la oportunidad de desarrollar mi carrera científica. Por acompañarme en todas las etapas de la tesis, desde la planificación, al trabajo de campo, análisis de datos, redacción de la tesis y cosas de las que seguro ahora me olvido. Por tus consejos y charlas, pero sobre todo por tu constante buena energía. ¡Espero haber aprendido un poco!

La tesis es, en parte, un trabajo colectivo que no habría sido posible sin el ECoMa. Gracias Malé por acompañar atenta el proceso de mi tesis y por todo el conocimiento transmitido ¡Por marcar el norte, Gracias! Gracias también a Ana, Caro, Pame, Lucas, Flor y Martin por su compañía diaria, las charlas y discusiones, los mates y el acompañamiento estos últimos días. Gracias también por acompañarme al campo en varias oportunidades. Me gustaría agradecer especialmente a Santi por tu compañía en toda la tesis, las discusiones sobre beta y otros temas. Gracias por tus consejos e impulso en todo el camino.

Varias personas me ayudaron en el trabajo de campo y también con la limpieza de muestras, gracias a todas ellas. Especialmente a Vero Loetti por su aporte en mis campañas.

La ecología no tendría nada que decir si no fuera por los taxónomos, gracias a Pablo Picca por venir al campo y enseñarme a reconocer las diferentes plantas y por su trabajo previo con los herbarios de Melisa que ayudaron a que pudiera identificar mis plantas. Gracias también a Martina Pocco, por su trabajo de identificación con los Ortópteros.

A mi mamá y mi papá ambos hicieron de todo para facilitar la existencia de esta tesis. Mi mama vino conmigo al campo y se trepo a la montaña, cuido a Olivia durante el verano y algunos fines de semana y mi papá se lució como mecánico de emergencia. A mi hermana, por su compañía en la vida y algunos sábados de escritura. ¡A la familia toda!

Agradecimientos

A mis amigos por acompañar estos años, la vida sin ellos no sería lo mismo. Gracias, Nachu, Ceci, Silvi, Lucas, Florcita y Cin.

A todes les que le lucharon y luchan en defensa de la universidad pública. A JCP, gracias a ellos las becarias tenemos la licencia por maternidad. Gracias a los compañeros de IPPM y el TdA, ambos grupos son y fueron indispensables para mi desarrollo como persona y como científica. Gracias por darme la oportunidad de construir un mundo mejor.

A Martín, por tu gran compañía en todo este proceso. Por tu apoyo a lo largo de la tesis y en la vida en general. Por mapaternar juntas y por asumir parte de mis responsabilidades este último tiempo. ¡No alcanzan las palabras, gracias!!

A Olivia

A mi mamá y mi papá

A las mujeres

Índice

Resumen	i
Abstract	iii
Agradecimientos	v
Índice	ix
Índice de tablas	xi
Índice de figuras	xiii
I. Patrones ecológicos en gradientes ambientales: una perspectiva general	1
Gradientes altitudinales en ecología	1
Patrones espaciales de diversidad	3
Congruencia de patrones de diversidad	5
Interacciones biológicas	6
Objetivo general del trabajo	6
Organización de la tesis	7
II. Métodos	9
Área de estudio	9
Diseño de muestreo	13
Estimación de variables ambientales	17
Análisis de datos: abordaje general	21
El gradiente ambiental	24
III. Patrones altitudinales de riqueza específica: contraste de múltiples factores explicativos	29
Introducción	29
Objetivos	33
Hipótesis y predicciones	34
Materiales y métodos	35
Resultados	39
Discusión	45

IV. Cambios en la composición de especies en gradientes altitudinales: evidencias de procesos involucrados	49
Introducción	49
Objetivos	52
Hipótesis y predicciones	52
Materiales y métodos	53
Resultados	56
Discusión	61
V. Herbivoría en las montañas: desentrañando el patrón altitudinal y sus causas	65
Introducción	65
Objetivos	69
Hipótesis y predicciones	69
Materiales y métodos	71
Resultados	72
Discusión	74
VI. Consideraciones finales	77
Anexo	83
Literatura citada	93

Índice de tablas

Tabla II.1: Variables ambientales utilizadas para cuantificar los factores explicativos considerados.....	17
Tabla II.2. Valores de correlación (r) entre los puntajes de los sitios en los componentes de nutrientes y de salinidad y las características fisicoquímicas del suelo. ...	25
Tabla III.1. Patrones altitudinales considerados y modelo matemático utilizado para su representación.....	37
Tabla III.2. Modelos considerados para describir el tipo de patrón altitudinal de cada taxón.	41
Tabla III.3. Parámetros de los modelos seleccionados para describir el tipo de patrón altitudinal de cada taxón.....	41
Tabla III.4. Variables explicativas utilizadas para modelar la riqueza de plantas y ortópteros.	41
Tabla III.5. Modelos para la riqueza de ortópteros y plantas, seleccionados con una confianza del 90%.	42
Tabla III.6. Parámetros, en escala del predictor lineal, del mejor modelo para describir la respuesta de la riqueza de ortópteros y plantas.	42
Tabla III.7. Efectos estandarizados obtenidos a partir del modelo de ecuaciones estructurales para explicar la riqueza de ortópteros a partir de la riqueza de plantas y la temperatura.....	45
Tabla IV.1. Variables explicativas consideradas para cada taxón.	55
Tabla IV.2. Modelos de regresión para la similitud de los ensambles de ortópteros en función de la disimilitud de las distintas variables dependientes, seleccionados con una confianza del 90%.	58
Tabla IV.3. Parámetros, en escala del predictor lineal, de los mejores modelos para describir la respuesta de la disimilitud taxonómica de ortópteros y plantas entre todos los pares de sitios de cada montaña.	58
Tabla IV.4. Variabilidad explicada por los componentes de recambio y anidamiento para cada taxón en función de la disimilitud que mejor explica el patrón de diversidad beta.....	60

Tabla V.1. Variables propuestas para explicar la frecuencia de herbivoría. 72

Tabla V.2. Modelos para la frecuencia de herbivoría, seleccionados con una confianza del 90%. 73

Tabla V.3. Parámetros, en escala del predictor lineal, del mejor modelo para describir la respuesta de la frecuencia de herbivoría. 74

Índice de figuras

Figura I.1. “Geografía de las Plantas Equinocciales”	2
Figura II.1. Ubicación del área de estudio y los sitios de muestreo.....	11
Figura II.2. Foto ilustrativa del muestreo de artrópodos con red de arrastre.....	15
Figura II.3. Imágenes ilustrativas del tipo de herbivoría considerado y los principales organismos causantes.....	16
Figura II.4. Representación gráfica de la técnica utilizada para la toma de muestra de suelo.....	19
Figura II.5. Correlaciones de Spearman entre todas las variables que caracterizan el suelo.....	25
Figura II.6. Variación altitudinal de las distintas variables ambientales consideradas.	27
Figura III.1. Tipos de patrones altitudinales descritos en la literatura.	30
Figura III.2. Patrón altitudinal de riqueza de ortópteros y plantas para cada una de las montañas.....	40
Figura III.3. Mejor modelo ajustado para la riqueza de ortópteros ($\Delta AICc < 2$).	43
Figura III.4. Mejor modelo ajustado para la riqueza de plantas ($\Delta AICc < 2$).	44
Figura III.5. Modelo de ecuación estructural ajustado a los datos.....	45
Figura IV.1. Patrón altitudinal de disimilitud en la composición de especies de ortópteros y de plantas para cada una de las montañas.....	57
Figura IV.2. Modelos para la disimilitud de los ensambles de ortópteros en función de la disimilitud en temperatura y en los ensambles de plantas.....	59
Figura IV.3. Modelo del decaimiento en la similitud de los ensambles de plantas en función de la disimilitud de temperatura.....	60
Figura V.1. Patrón altitudinal de la frecuencia de herbivoría	73
Figura V.2. Mejor modelo ajustado para la frecuencia de herbivoría ($\Delta AICc < 2$). ..	74

CAPÍTULO

I

Patrones ecológicos en gradientes ambientales: una perspectiva general

Gradientes altitudinales en ecología

En 1805 Alexander von Humboldt y Aimé Bonpland invitaban a sus alumnos a empezar a pensar en una nueva disciplina científica, “*La geografía de las plantas*”, y esbozaban las primeras preguntas biogeográficas, al preguntarse cuáles eran las características del ambiente físico que determinan la distribución de las plantas (Humboldt & Bonpland 1807). Parte importante del trabajo de Humboldt fue inspirada en los cambios altitudinales que ocurren en la vegetación y en el ambiente físico (Figura I.1), estudiando también los cambios latitudinales de la vegetación como analogía a los

cambios altitudinales (Humboldt 1849). A su vez, Darwin y Wallace también dedicaron parte de sus trabajos a describir los cambios en los gradientes altitudinales (Lomolino 2001). Ecólogos como Grinnell y Whittaker encontraron inspiración en los gradientes altitudinales para desarrollar la teoría de nichos y la de formación de ensamblajes comunitarios, respectivamente (McCain & Grytnes 2010). Aún después de tantos años de ser foco de estudios, los gradientes altitudinales continúan siendo relevantes para aportar fundamentos novedosos a la teoría ecológica. Por lo tanto, en la actualidad se ha renovado el interés por el estudio de los patrones altitudinales de diversidad como fenómenos clave para entender las causas y mecanismos que determinan la distribución de los organismos en el planeta (McCain & Grytnes 2010; Sundqvist *et al.* 2013; Graham *et al.* 2014)

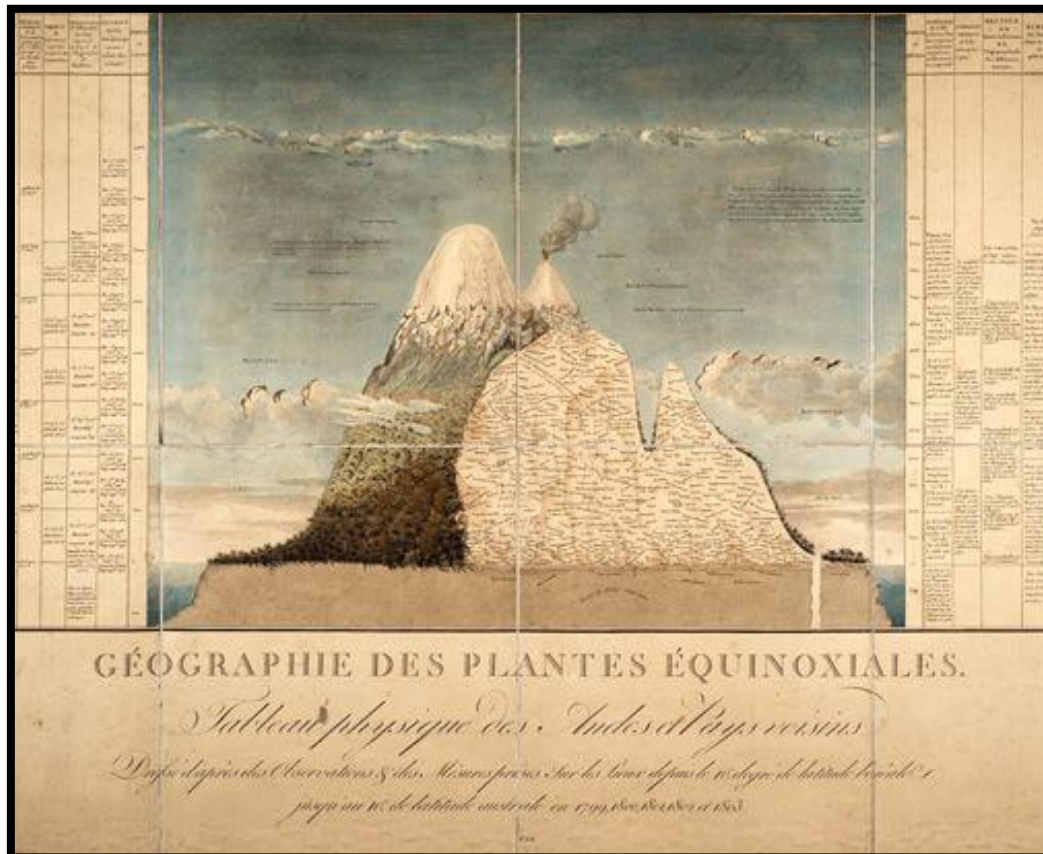


Figura I.1. “Geografía de las Plantas Equinociales”. Ilustración que muestra la distribución de especies vegetales, cultivos y animales; también se indican condiciones físicas como la presión del aire y la temperatura, entre otros registros.

Fuente: (Humboldt & Bonpland 1807)

La importancia de los gradientes altitudinales en estudios ecológicos radica en que se le reconocen ciertas ventajas para estudiar gradientes de diversidad. Por un lado, suelen reflejar a los gradientes espaciales de gran escala pero a una escala espacial pequeña, debido a que ocurren grandes variaciones ambientales en distancias relativamente cortas (Fosaa 2004; McCain 2009). Una de las ventajas consiste en trabajar con un mismo conjunto regional de especies. Este conjunto regional de especies posee una única historia evolutiva, a diferencia de lo que sucede en gradientes latitudinales. Esta característica ayudaría a separar los efectos de los factores ecológicos de los factores evolutivos en la generación del patrón (Graham *et al.* 2014). Ofrecen también, la posibilidad de encontrar gradientes donde las diferentes variables ambientales no estén correlacionadas, como sí ocurre en los estudios a gran escala (McCain 2009). Además, también se evitan los cambios en la estacionalidad que ocurren en los gradientes latitudinales (Sundqvist *et al.* 2013). Otra de las ventajas que ofrecen las montañas es que habría posibilidad de encontrar réplicas, ya que hay una gran cantidad de sistemas montañosos (Graham *et al.* 2014). Todo esto hace de los patrones de diversidad en las montañas un objeto de estudio apropiado para comprender los mecanismos involucrados en dar forma a los patrones espaciales de diversidad de las especies.

Patrones espaciales de diversidad

“To do science is to search for repeated patterns”

MacArthur 1972

La investigación de los mecanismos que generan patrones en atributos de las comunidades, desde una perspectiva espacial o geográfica, es un tema de actualidad en ecología (e.g.; Sundqvist *et al.* 2013; Brown 2014; Graham *et al.* 2014; Ulrich *et al.* 2014; Fraser *et al.* 2015; Kinlock *et al.* 2017). En la última década, ha ocurrido un gran avance en el reconocimiento de cuáles son los mecanismos que generan y mantienen esos patrones (e.g.; Hawkins *et al.* 2007; Fraser *et al.* 2015). A meso y macro escala existe bastante consenso en que factores relacionados con la disponibilidad de energía y la heterogeneidad ambiental juegan un papel clave en el mantenimiento de un patrón

particular de diversidad (Rahbek & Graves 2001; Hawkins & Porter 2003b; Apellaniz *et al.* 2012; Graham *et al.* 2014; Stein *et al.* 2014; Moura *et al.* 2016).

La riqueza específica ha sido el componente de la diversidad biológica más comúnmente estudiado en de gradientes altitudinales (Rahbek 1995). A partir de las observaciones de los primeros naturalistas (i.e. Darwin, Wallace y Humboldt), se extendió la idea de que la riqueza de especies disminuye con la altitud (Lomolino 2001). Sin embargo, se han documentado una variedad de patrones (Terborgh 1977; Rahbek 1995; McCain & Grytnes 2010; Graham *et al.* 2014) que, según meta-análisis recientes, dependen del grupo taxonómico estudiado (McCain 2005, 2009; Szewczyk & McCain 2016) y del contexto climático en el cual se encuentra ubicado el gradiente altitudinal (McCain & Grytnes 2010). Se han registrado cambios altitudinales de la riqueza específica en muchos taxones incluyendo plantas vasculares (Vetaas & Grytnes 2002), plantas acuáticas (Jones *et al.* 2003), helechos (Bhattarai *et al.* 2004), artrópodos (Janzen *et al.* 1976), hormigas (Sanders *et al.* 2003), herpetofauna (Fauth *et al.* 1989), aves (Ruggiero & Hawkins 2008; McCain 2009), pequeños mamíferos (McCain 2005), y murciélagos (McCain 2007), entre otros taxones.

La variación espacial en la composición de especies (diversidad beta) ha sido relegada frente a la diversidad alfa, a pesar de constituir un componente clave de la biodiversidad. Recién en la década del 2000 se ha comenzado a enfatizar el estudio de patrones latitudinales en la diversidad beta, por ejemplo, en aves (Gaston *et al.* 2007), mamíferos (Qian *et al.* 2009) y plantas vasculares (Qian & Ricklefs 2007), con un enfoque multi-taxón (Keil *et al.* 2012), y en gradientes altitudinales, por ejemplo, en aves (Jankowski *et al.* 2009), plantas (Sang 2009) e insectos lepidópteros (Brehm *et al.* 2003). En líneas generales, la variación en la composición o la similitud taxonómica entre ensamblajes depende de la capacidad de dispersión de las especies y de la similitud ambiental (Soininen *et al.* 2007). En gradientes altitudinales la escala geográfica a la cual ocurren los cambios ambientales es relativamente pequeña (McCain 2009), reduciendo así los efectos de las limitaciones de las especies para dispersarse. Por tal motivo la similitud entre ensamblajes depende principalmente de la similitud ambiental entre sitios, la cual tiende a disminuir a medida que aumenta la distancia geográfica entre sitios

(Legendre 1993; McKnight *et al.* 2007). Esta tesis propone como uno de sus objetivos analizar los patrones altitudinales de riqueza específica y de diversidad beta de plantas e insectos, e identificar los principales factores ambientales que modelan cada uno de los patrones.

Congruencia de patrones de diversidad

Los patrones espaciales de diversidad de diferentes taxones se encuentran en general asociados (i.e. correlacionados) entre sí, observándose lo que se conoce como congruencia de los patrones de diversidad (Özkan *et al.* 2014). Las hipótesis planteadas para explicar la congruencia de patrones pueden dividirse en dos grupos. Por un lado, se plantea que la congruencia podría estar dada por una misma respuesta al gradiente ambiental (factores abióticos). Por otro lado, se plantea que podría estar dada por relaciones funcionales o interacciones entre los taxones (factores bióticos) (Toranza & Arim 2010; Rooney & Azeria 2015; Duan *et al.* 2016). La existencia de congruencia entre la diversidad de diferentes taxones tiene profundas implicancias en términos de conservación global y regional. En particular, permitiría evaluar hasta qué punto es válido utilizar taxones indicadores para definir áreas prioritarias para conservación (Howard *et al.* 1998; Schulze *et al.* 2004; Lamoreux *et al.* 2006). Sin embargo, la congruencia de patrones de diversidad ha sido poco estudiada (pero ver Wolters *et al.* 2006; Kissling *et al.* 2008). En particular, las plantas son la base de las tramas tróficas y proveen una gran variedad de recursos relevantes para los animales que las consumen (Hutchinson 1959; Shanahan *et al.* 2001; Kissling *et al.* 2007). Una correlación positiva entre diversidad de animales y plantas puede deberse a la existencia de relaciones tróficas entre ellas (Kissling *et al.* 2007), a una respuesta a la complejidad en la estructura del hábitat que conforman las plantas (MacArthur & MacArthur 1961; Tews *et al.* 2004; Lee & Rotenberry 2005), o a una misma respuesta ante un factor ambiental (Hawkins & Porter 2003a). Estas causas no son necesariamente excluyentes y solo unos pocos estudios a escala regional lograron discriminar los roles relativos de las relaciones bióticas y abióticas en la determinación de patrones geográficos de riqueza de especies animales (Hawkins & Porter 2003b; Márquez *et al.* 2004; Kissling *et al.* 2007; Menendez *et al.* 2007; Moura *et al.* 2016). En consecuencia, es fundamental un mejor

entendimiento acerca de las relaciones funcionales entre taxones, la congruencia espacial en sus patrones, y los mecanismos que los mantienen (Fattorini *et al.* 2012; Rooney & Azeria 2015). Por lo tanto, en esta tesis se propone explorar las relaciones de los patrones espaciales de riqueza específica de plantas e insectos con factores ambientales, considerando conjuntamente las relaciones directas e indirectas (i.e. por una respuesta común al ambiente) entre ellos, en gradientes de altitud.

Interacciones biológicas

Los gradientes ambientales pueden además generar cambios en las relaciones planta-animal, como las interacciones plantas-herbívoros (Alonso 1999). Por ejemplo, se ha observado una disminución en la tasa de herbivoría con la latitud (Andrew & Hughes 2005; Salazar & Marquis 2012; Kozlov & Klemola 2017); en cambio, en gradientes altitudinales se han descrito diferentes patrones de herbivoría (Alonso 1999; Scheidel & Bruelheide 2001; Scheidel *et al.* 2003; Garibaldi *et al.* 2011a; Galmán *et al.* 2018) (Garibaldi *et al.* 2011a). Los mecanismos propuestos para explicar los patrones de herbivoría por artrópodos incluyen factores relacionados a las plantas y/o a los herbívoros. Entre ellos encontramos a la temperatura (Bale *et al.* 2002; Galmán *et al.* 2018), la productividad primaria (Cyr & Pace 1993; Mazía *et al.* 2004) y la diversidad de plantas (Root 1973; Finch & Collier 2000; Kozlov & Zvereva 2016). El estudio de los factores que influyen en la herbivoría por artrópodos ha sido abordado mediante una variedad de diseños muestrales y experimentales. Sin embargo, en general, incluyen una o unas pocas especies de plantas y poco se ha estudiado en la comunidad de plantas en su conjunto (Scherber *et al.* 2006). Por lo tanto, un aspecto original de este trabajo es explorar el patrón de herbivoría sobre toda la comunidad de plantas en gradientes altitudinales, evaluando el rol de los principales factores (abióticos y bióticos) implicados.

Objetivo general del trabajo

En este trabajo de tesis nos propusimos contribuir a la comprensión de los mecanismos potenciales que mantienen patrones espaciales de diversidad (alfa y beta),

explorando múltiples hipótesis propuestas y evaluando el grado de congruencia en los patrones de diferentes taxones.

Organización de la tesis

Esta tesis se focalizó en contrastar las hipótesis que se proponen en la literatura para explicar los patrones espaciales de diversidad biológica y de sus interacciones en gradientes de altitud. En el primer capítulo se realizó una introducción del marco teórico general de la tesis, presentando los conceptos que serán el eje de los capítulos siguientes. El Capítulo 2 contiene la información sobre el área de estudio, el diseño general de muestreo y los detalles de los métodos de estimación de las variables ambientales consideradas para los análisis en los capítulos subsiguientes. Además, se incluyó una descripción general del abordaje metodológico que se utilizó para el análisis de datos y una descripción del patrón altitudinal de las diferentes variables consideradas.

En el Capítulo 3 se estudian los patrones altitudinales de riqueza de especies (diversidad alfa), su congruencia y se examinan de forma simultánea las distintas hipótesis explicativas de los patrones. Además, se generó un modelo conceptual para analizar la congruencia de los patrones de riqueza mediante modelos de ecuaciones estructurales (SEM) un método poco utilizado pero apropiado para los objetivos de esta tesis, ya que permite considerar relaciones directas e indirectas entre diferentes variables. El Capítulo 4 se centra en los patrones de similitud de la composición de especies (diversidad beta), su congruencia y las principales variables ambientales explicativas. Para completar el entendimiento de los patrones altitudinales, en el Capítulo 5 se estudió el patrón altitudinal de herbivoría (i.e., folivoría), examinándose en forma simultánea las diferentes hipótesis y factores propuestos para su explicación. Cada uno de los capítulos cuenta con una introducción, hipótesis y predicciones, una explicación acerca de los métodos particulares del análisis de datos, resultados y una discusión. En el capítulo final se integran los resultados de los capítulos previos intentando proponer respuestas generales acerca de los mecanismos que moldean los patrones de diversidad de especies.

CAPÍTULO

II

Métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en las Sierras Grandes, uno de los cuatro cordones que componen las Sierras de Córdoba, Argentina. Éstas se encuentran en el centro noroeste de la provincia de Córdoba y poseen una orientación norte-sur. Las alturas máximas corresponden al cerro Champaquí (2884 m s. n. m.) y al cerro Los Gigantes (2380 m s. n. m.), mientras que la elevación máxima media es de aproximadamente 2000 m s. n. m. (Bonalmi *et al.* 1999). El clima es semi-húmedo con tendencias al semi-seco de montaña (Giorgis *et al.* 2011). El periodo de precipitaciones abarca de septiembre a marzo con un promedio anual de 700-800 mm. Altitudinalmente se

registra un aumento de las precipitaciones, alcanzando un valor promedio de 900 mm anuales (Acosta *et al.* 1992; Giorgis *et al.* 2017). La temperatura media anual oscila entre 14°C en las zonas bajas y 8°C en las zonas más altas, donde no hay periodo libre de heladas (Cabido *et al.* 1998).

Según Cabrera (1971) las Sierras Grandes se encuentran en la región fitogeográfica del Chaco Serrano, la cual se extiende desde el sur de Bolivia hasta el centro de Argentina en las Sierras Pampeanas y Sub-andinas (Figura II.1). Según Burkart *et al.* (1999) las Sierras Grandes se encuentran incluidas en la Ecorregión Chaco Seco. En particular las laderas bajas y quebradas de las Sierras Grandes pertenecen a la subregión Chaco Serrano. Los sectores más altos son mencionados como estepas gramíneas que conforman islas biogeográficas con rasgos de la Puna (Burkart *et al.* 1999). De acuerdo a las descripciones basadas en la fitogeografía se pueden distinguir, a pesar de la complejidad de sus bordes, tres cinturones de vegetación: Bosque Serrano de 700 a 1200 m s. n. m., Matorral Serrano de 1000 a 1500 m s. n. m. y pastizales de altura de 1500 a 2600 m s. n. m. (Cabido *et al.* 1998). A su vez, los pastizales de altura son divididos en pastizales de géneros subtropicales de 1500 a 1900 m s. n. m. y pastizales con predominancia de géneros de origen andino a partir de los 1900 m s. n. m. (Cabido *et al.* 1998), lo cual concuerda con la observación de Burkart *et al.* (1999). Recientemente, Martínez *et al.* (2016), en un estudio que tomó en consideración la biota de vertebrados y plantas vasculares, propusieron la delimitación de una nueva provincia biogeográfica, Comechingones, que abarca las porciones altas de las Sierras Grandes de Córdoba y de las Sierras de San Luis.

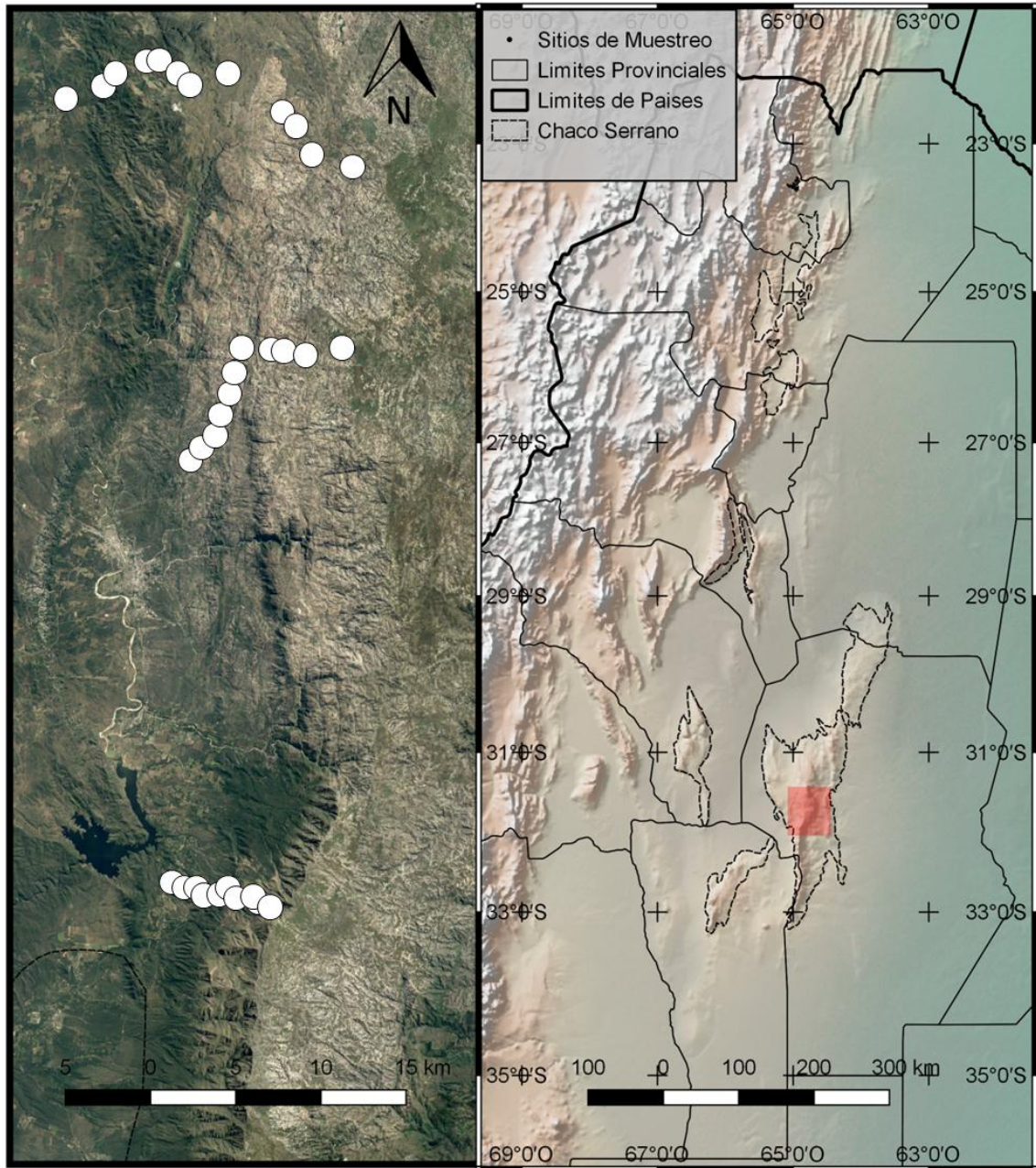


Figura II.1. Ubicación del área de estudio y los sitios de muestreo.

El Bosque Serrano es un bosque xerófilo a subxerófilo dominado por *Schinopsis haenkeana* y *Lithraea ternifolia*. En la actualidad a causa de la tala y la quema se encuentra en forma de parches relativamente bien conservados aunque de poca extensión (Cabido *et al.* 1998). La degradación del Bosque Serrano da como resultado el desarrollo de matorrales de sustitución dominados por *Lithraea molleoides*, *Acacia caven*, *Fagara coco* y *Stipa eriostachya* (Giorgis *et al.* 2005). El Matorral Serrano, localmente conocido como Romerillal, es otro de los tipos vegetales que se desarrollan

en la zona de estudio. El Romerillal se encuentra dominado por *Baccaris aliena*, vulgarmente conocido como Romerillo y se presenta de forma discontinua y suele estar asociado a afloraciones rocosas (Zak & Cabido 2002).

En todo el gradiente altitudinal se desarrollan pastizales, que cambian su composición florística a medida que aumenta la altitud, siendo las especies con crecimiento de tipo mata o en cojín las más representadas (Funes *et al.* 2003). Los pastizales del nivel inferior son ricos en especies del género *Paspalum* y *Stipa*, distribuidas al sur de Brasil, Paraguay, Uruguay y noreste de Argentina (Acosta *et al.* 1992; Funes *et al.* 2003). En los pastizales del nivel superior se encuentran *Deyeuxia hieronymi*, *Alchemilla pinnata* y algunas especies de *Geranium* sp.; todas ellas típicas de las sierras del noroeste argentino y los Andes (Acosta *et al.* 1992).

Se destacan comunidades vegetales particulares de la zona, como los bosques de Tabaquillo y los palmares. Los bosques de Tabaquillo, *Polylepis australis*, se encuentran en las grandes quebradas de altura (Cabrera 1976; Cabido *et al.* 1998; Burkart *et al.* 1999). Aunque también existen pequeños bosquecillos o individuos aislados en quebradas pequeñas, sitios rocosos y a lo largo de arroyos (Cabido & Acosta 1985). Los palmares de Caranday, *Trithrinax campestris*, ocurren en la base de la zona norte de las sierras (Burkart *et al.* 1999) en una matriz densa de pastizal (Zak & Cabido 2002).

Desde el punto de vista geológico, las Sierras Grandes de Córdoba forman parte del sudeste de la región de las Sierras Pampeanas (Bonalmi *et al.* 1999). Presentan una morfología asimétrica, con un faldeo occidental de pendiente abrupta y uno oriental de pendientes más suaves (Cabido *et al.* 1998; Bonalmi *et al.* 1999). Esto se debe a que en el Cenozoico fue afectado por la tectónica compresiva andina, la cual produjo movimientos de ascenso del lado oeste y de descenso del lado este. Esta unidad sería un antiguo macizo tectónico¹ que habría permanecido elevado desde principios del Mesozoico. Sin embargo es importante destacar que las Sierras de Córdoba tuvieron una evolución geomorfológica prolongada y compleja caracterizada principalmente por la alternancia de extensos períodos de estabilidad tectónica, con exposición de la roca a los

¹ Macizo tectónico o *horst*: región elevada limitada por dos fallas paralelas.

agentes de meteorización y eventos de actividad tectónica, con la subsecuente activación de los procesos de erosión (Bonalumi *et al.* 1999). Una particularidad de estas sierras es la presencia de altiplanicies denominadas localmente “pampas”, que son valles levemente inclinados hacia el este con un fondo casi plano y con acumulación de sedimentos cuaternarios limo arenosos (Acosta *et al.* 1992).

Históricamente, el uso antrópico más extendido en la zona es la ganadería extensiva (Cagnolo *et al.* 2002; Cingolani *et al.* 2008; Zak *et al.* 2008). Esta actividad comenzó de forma temprana en el siglo XVII, llegando para principios del siglo XX a un reemplazo completo de los grandes herbívoros nativos (*Lama guanicoe* principalmente) por cabras, vacas, ovejas y caballos (Cagnolo *et al.* 2002; Cingolani *et al.* 2008). A su vez, la cobertura de Bosque Serrano se redujo en la última parte del siglo XX principalmente por el avance del cultivo de soja (Zak *et al.* 2008). En los últimos años se observó también un avance de la zona urbana sobre las sierras (Giorgis *et al.* 2011). Sin embargo, las Sierras de Córdoba se encuentran en un estado de conservación relativamente bueno (Giorgis *et al.* 2011, 2017). En particular, se destaca que si bien los bosques no alcanzan su máxima expresión fisionómica, presentan una composición florística bien conservada (Giorgis *et al.* 2017). Además, en líneas generales se encuentran una alta diversidad de especies nativas y un número de especies exóticas relativamente bajo en comparación con otras áreas montañosas del mundo (Giorgis *et al.* 2011).

Diseño de muestreo

Diseño general

Para indagar entre posibles mecanismos determinantes de los patrones espaciales en la diversidad de plantas, artrópodos herbívoros y la tasa de herbivoría, se evaluó la relación entre ellas y con diferentes variables predictivas en gradientes altitudinales. El estudio se llevó a cabo en las Sierras Grandes de Córdoba sobre la ladera oeste, donde se seleccionaron tres caminos de ascenso (montañas de aquí en adelante) y se establecieron sitios de muestreo a intervalos de 100 m de altitud desde la base a la cima. Los caminos permitieron ascender desde: Ambul hasta Pampa de Achala, en la zona de Cerro los Gigantes (montaña uno); Mina Clavero hasta Pampa de Achala, en la zona de

Cerro Trinidad (montaña dos); Los Hornillos hasta el Cerro Ventana (montaña tres). En total se establecieron 34 sitios de muestreo; en particular 12 en la montaña uno y 11 en las montañas dos y tres. En cada sitio se relevaron las plantas, se muestrearon los artrópodos y se cuantificó la herbivoría por artrópodos. Además, para cada sitio se estimaron características foliares y distintos factores bióticos y abióticos como variables ambientales. Los factores abióticos incluyeron: humedad del suelo, caracterización fisicoquímica del suelo, temperatura y heterogeneidad ambiental; los factores bióticos incluyen la productividad primaria neta y la diversidad y estructura de la vegetación.

Muestreo de artrópodos

El muestreo de artrópodos herbívoros se realizó mediante redes de arrastre. Esta técnica permite un muestreo representativo de los artrópodos que se encuentran sobre la vegetación y es ampliamente utilizada para el muestreo de artrópodos herbívoros (Haddad *et al.* 2001). En cada sitio se dispuso una transecta al azar, de 50 m, y se realizaron 50 pasadas de red a medida que se avanzaba. Las pasadas de red se realizaron sobre la vegetación herbácea y arbustiva hasta una altura de 1,5 m en cada sitio (Figura II.2). Los sitios fueron recorridos por la misma persona una vez por mes durante el verano, durante los momentos del día de más actividad de artrópodos, en la franja horaria entre las 10:00 y las 18:00 horas. Para evitar sesgos en la captura, ya que ésta se realiza sobre los artrópodos activos, las colectas de cada sitio se realizaron en horarios diferentes (Southwood 1978). Además, solo se realizaron colectas en días sin lluvia y con poca nubosidad. Las redes utilizadas consistieron en una bolsa de tela de 60 cm de largo montada sobre un aro metálico de 40 cm de diámetro con un mango de 70 cm para la manipulación de la red.



Figura II.2. Foto ilustrativa del muestreo de artrópodos con red de arrastre.

El material colectado se procesó en el laboratorio y se separaron todos los ejemplares pertenecientes al orden Ortóptera. Los insectos del orden Ortóptera son considerados folívoros generalistas, es decir que se alimentan de un gran número de especies de plantas (Hodkinson & Hughes 1982) y por ello se eligió como taxón de artrópodo herbívoro. Los ejemplares se identificaron a nivel de especie o morfo-especie, incluyendo las ninfas cuando fue posible.

Relevamiento de plantas

Para estudiar la diversidad de plantas a lo largo del gradiente se dispusieron al azar en cada sitio tres parcelas para plantas herbáceas de 1x1 m, y tres parcelas para plantas leñosas de 4x4 m. Se identificaron las especies/morfoespecies de todas las plantas vasculares presentes y se estimaron sus abundancias-coberturas de acuerdo al método Braun Blanquet (1979). Además, se colectó material vegetal para su identificación a nivel de especie.

Estimación de herbivoría

Se cuantificó la herbivoría por artrópodos en la comunidad de plantas, es decir en plantas de distintas especies según su abundancia relativa en el sitio (Scherber *et al.* 2006). Para ello en cada sitio de muestreo se establecieron además 20 puntos al azar distanciados al menos un metro entre sí. En cada punto se tomó una hoja al azar de cada una de las 5 plantas más cercanas al punto, para cada uno de los estratos (herbáceo o arbustivo) de forma separada. Sobre cada una de esas hojas se registró la presencia o

ausencia de herbivoría. Se consideró como evidencia de herbivoría el faltante de una parte de la hoja (Figura II.3). Este tipo de herbivoría es causada por artrópodos con mandíbulas, principalmente de los órdenes Ortóptera, Coleóptera (adultos y larvas), Lepidóptera (larvas) (Andrew & Hughes 2005; Carvalho *et al.* 2014) y de la familia Formicidae (adultos) (Bucher 1987). La folivoría se considera responsable de la mayor cantidad de daño producido en la vegetación (Carvalho *et al.* 2014). La estimación se realizó a fin de la estación de crecimiento, en abril, ya que plantas localizadas a distintas altitudes pueden presentar diferencias fenológicas (Scheidel *et al.* 2003). En condiciones normales, es decir no en explosiones poblacionales de insectos herbívoros (“*outbreaks*”) el porcentaje de área foliar consumido es menor al 10% (Adams & Zhang 2009; Kozlov *et al.* 2015). A su vez se ha encontrado que la frecuencia de daño es proporcional a la suma del área dañada, considerándose que la frecuencia de herbivoría es un buen estimador de la magnitud de la herbivoría total (Garibaldi *et al.* 2011a). Se obtuvieron, entonces, datos de frecuencia de herbivoría por sitio.



Figura II.3. Imágenes ilustrativas del tipo de herbivoría considerado y los principales organismos causantes².

² Fuentes: Ortóptera: E.C. Mackiernan, disponible en : <https://emckiernan.wordpress.com/2014/03/08/cuerna-critters-a-few-favorites/>; Lepidóptera: P. State,

Estimación de variables ambientales

Para explicar los patrones altitudinales de diversidad de plantas, diversidad de ortópteros y de herbivoría se identificaron los potenciales factores ambientales explicativos de cada uno y se estimaron variables ambientales que los representan (Tabla II.1).

Tabla II.1: Variables ambientales utilizadas para cuantificar los factores explicativos considerados.

Factor	Variable
Energía Ambiente	Temperatura media del verano
Agua	Humedad del suelo
Productividad primaria	NDVI
Heterogeneidad ambiental	Índice de escabrosidad Desvío estándar del NDVI
Calidad del suelo	pH Contenido de materia orgánica Carbono orgánico Nitrógeno orgánico Fósforo asimilable Porcentaje de agua de saturación
Atributos foliares	Dureza

Factores abióticos

La temperatura se estimó a partir de la base de datos WorldClim versión II disponible en internet (<http://worldclim.org/version2>; Fick & Hijmans, 2017). La versión previa de esta base de datos fue ampliamente utilizada en distintos trabajos ecológicos incluidos los de zonas montañosas (Ruggiero & Hawkins 2008; Carrara *et al.* 2016). WorldClim versión II se basa en una compilación de datos de medias mensuales de estaciones meteorológicas de todo el mundo, en su mayoría para el periodo 1970-2000,

disponible en: <https://www.livescience.com/52170-caterpillar-poop-tricks-plants.html>; Formicidae: autor desconocido, disponible en <http://revistafeel.com.mx/feel-news/sabias-que-las-hormigas-pueden-cultivar-alrededor-de-6-plantas/>; Coleóptera: autor desconocido, disponible en: <http://www.sataforestdiversity.org/herbivory/>

incorporando en la versión II información derivada de imágenes satelitales, modelos digitales de elevación de alta resolución y distancia a la costa. A partir de estos datos se realizan interpolaciones, con distintos modelos matemáticos según la zona geográfica y se crea un mapa global climático con una resolución espacial de 30 arc s, aproximadamente 1 km² en el ecuador (Fick & Hijmans 2017). Para extraer los datos de temperatura para cada sitio se aumentó la resolución del mapa a 30 m², a través de un remuestreo con la técnica de interpolación bilineal, típicamente utilizada para el remuestreo de variables continuas como la temperatura (Chang 2006).

La heterogeneidad ambiental en sistemas montañosos es comúnmente estimada mediante variables topográficas (Ruggiero & Hawkins 2008; Stein *et al.* 2014) las cuales pueden ser obtenidas a partir de un modelo digital de elevación (DEM³) (Hofer *et al.* 2008). Utilizando Sistemas de Información Geográfica y un DEM de la zona de estudio, de 30 x 30 m de resolución (IGN 2016) se obtuvieron datos de pendiente (en grados con respecto a la vertical) y se calculó un índice de escabrosidad (Riley *et al.* 1999). La pendiente se relaciona con el rango de elevación de un sitio; se plantea que a mayor pendiente mayor será el rango de elevación y mayor la heterogeneidad ambiental. El índice de escabrosidad considera la pendiente y su variabilidad en una ventana de 3x3 píxeles. A mayor pendiente y mayor variabilidad de la pendiente dentro de la ventana, mayor será el índice de escabrosidad y, por lo tanto, mayor la heterogeneidad ambiental. Se obtuvieron datos de escabrosidad por sitio.

Se colectaron datos de contenido de humedad del suelo, para lo cual se tomaron muestras de suelo en todos los sitios, en cada uno de los meses de verano. Para la toma de muestra se removió toda cobertura vegetal del suelo y se realizó un pozo en forma de V, luego se tomó una “rebanada de suelo” siguiendo uno de los bordes (Figura II.4) hasta una profundidad de 10 centímetros y se guardaron en bolsas de papel. Las muestras fueron pesadas a campo, luego se secaron en estufa durante tres días a 60°C y

³ El DEM es una representación de la superficie topográfica de la Tierra. Se basan en dividir al territorio en celdas de un determinado tamaño que se agrupan en forma de una grilla ordenada. Cada celda tiene una ubicación georreferenciada, y a la misma se le asigna un valor de altura respecto del nivel medio del mar (IGN 2016).

se pesaron nuevamente. Se consideró como contenido de humedad la diferencia entre el peso inicial y el final.

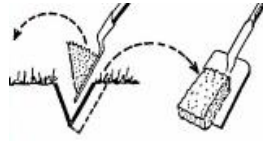


Figura II.4. Representación gráfica de la técnica utilizada para la toma de muestra de suelo

Además, se realizó una caracterización de las propiedades físico-químicas del suelo. Para ello, en cada sitio se tomaron tres sub-muestras, según la metodología detallada previamente, y luego se integraron las sub-muestras para los análisis de laboratorio. Las muestras fueron mantenidas en frío hasta su traslado al laboratorio y luego secadas en estufa a 60°C durante tres días según establece la norma IRAM-SAGPyA 29578:2009. Los parámetros analizados fueron: conductividad eléctrica; porcentaje de agua de saturación; pH, contenido de materia orgánica, carbono orgánico, nitrógeno orgánico y fósforo asimilable. Las determinaciones fueron realizadas en el Laboratorio del Instituto de Suelos del INTA y fueron analizadas según protocolos propios de la institución para el caso de la conductividad eléctrica, la cual se estimó mediante la técnica de pasta de saturación a partir de la cual se obtuvo también el porcentaje de saturación de agua. El pH se determinó según la norma IRAM-SAGyP 29574; el carbono según IRAM-SAGyP 29571-3; nitrógeno según IRAM-SAGyP 29572 y el fósforo según IRAM-SAGyP 29570-1.

Para obtener una medida de resumen acerca de las propiedades físico-químicas del suelo se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) a partir de todas las variables (Jongman *et al.* 1995). Las variables fueron estandarizadas, a media cero y varianza 1. Se obtuvo un ordenamiento de los sitios de muestreo para un nuevo conjunto de ejes (componentes principales) de acuerdo a la similitud con las características físico químicas del suelo, asignándole un determinado valor a cada sitio sobre cada eje (puntajes). Se extrajeron los puntajes para cada sitio en cada uno de los ejes con autovalores mayores a uno (Legendre *et al.* 2011). Se obtuvieron dos nuevas

variables que representan las propiedades físico-químicas del suelo de manera resumida (componentes de suelo de aquí en adelante).

Factores bióticos

La productividad primaria raramente es medida en forma directa (Ricklefs 1980), existiendo varias formas de hacerlo de manera indirecta (Mittelbach *et al.* 2001). Una de ellas es mediante el Índice Verde Normalizado (NDVI) (Tucker 1979) que se obtiene a partir del análisis de imágenes satelitales. El NDVI se estima considerando la radiancia en el infrarrojo cercano, donde la absorción espectral por parte la vegetación sana es mínima, y la radiancia en el rojo, donde se da una fuerte absorción de la radiación incidente debido a la clorofila (Tucker 1979). Este índice correlaciona fuerte y positivamente con la productividad primaria (Paruelo *et al.* 1997; Kerr & Ostrovsky 2003). Para el cálculo del NDVI se utilizaron imágenes del satélite Landsat 8, que posee una resolución de 30 x 30 m. Se obtuvieron imágenes de los años 2014 y 2015, luego se seleccionaron 4 imágenes, una imagen del mes de enero y otra de febrero para cada uno de los dos años. Las imágenes fueron obtenidas de la página del USGS (United States Geological Survey) en formato de números digitales. Se realizaron tareas de preprocesamiento las cuales tienen como finalidad eliminar o reducir las distorsiones, degradaciones y el ruido introducidos durante la captación de la imagen, de manera tal de reducir sus efectos en el análisis de datos (Karszenbaum 1998). Las imágenes fueron entonces preprocesadas mediante la realización de correcciones radiométricas y geométricas. En primer lugar, la imagen fue calibrada a valores de radiancia. En una segunda etapa, se calculó la reflectancia en superficie para todas las imágenes utilizando la corrección atmosférica de Rayleigh (Gasparri *et al.* 2010). Además, se realizó una corrección topográfica a partir del DEM de la zona de estudio y por último se calculó el NDVI. Para ello en cada uno de los sitios de muestreo se extrajeron los valores de NDVI en una ventana de 90 x 90 m (3 x 3 píxeles) en cada una de las imágenes.

Para caracterizar las hojas de la comunidad de plantas herbáceas y arbustivas, se estimó la dureza foliar media (resistencia que ofrece cada hoja a la penetración). Una mayor dureza foliar suele indicar la presencia de un mayor contenido de carbono en relación al contenido de nitrógeno, lo que resulta en una baja palatabilidad para los

herbívoros (Onoda *et al.* 2011; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). La dureza foliar se estimó mediante un penetrómetro (marca Schwyz, modelo GY2) de 1 mm de diámetro (Koptur 1985; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013) en 10 hojas de cada uno de los estratos: herbáceo y arbustivo cuando estuvo presente. En todos los casos el muestreo se realizó al azar. Para ello se establecieron 10 puntos al azar distanciados al menos un metro entre sí. En cada punto se tomó una hoja de la planta más cercana al punto, para cada uno de los estratos (herbáceo y arbustivo). Se descartaron hojas inmaduras o dañadas. La prueba se realizó siempre sobre la parte más ancha de la hoja y evitando nervaduras principales (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Se obtuvieron valores promedio por sitio y estrato.

Análisis de datos: abordaje general

Descripción de los patrones altitudinales

La forma de los patrones altitudinales de diversidad y de herbivoría se describió mediante un método visual. Para ello se elaboraron gráficos de dispersión con la altura como variable explicativa y se graficó una línea de tendencia para facilitar la descripción de la forma del patrón. La línea de tendencia se obtuvo a partir de modelos de regresión locales. Los modelos de regresión locales estiman una función tomando en cuenta los valores cercanos de x , lo que consigue una curva suavizada que se ajusta localmente a los datos (Cleveland *et al.* 1993). La curva suavizada se estimó con la función *loess* del programa R (R Core Team 2016).

Especificación y selección de modelos

“Essentially all models are wrong, but some are useful.”

George Box

A lo largo de este trabajo de tesis se buscará responder en qué medida la diversidad alfa y beta y la herbivoría por artrópodos puede ser explicada por las diferentes hipótesis que se proponen en la literatura. En cada capítulo se plantearán las hipótesis propuestas y sus predicciones para luego expresarlas como modelos matemáticos

utilizando modelos lineales generalizados (GLM) (Johnson & Omland 2004). Los GLM están compuestos por tres partes: un predictor lineal, un tipo de distribución de error y una función de enlace (Buckley 2015). El predictor lineal es el equivalente a la regresión clásica, y es el que permite formular los modelos para las variables respuesta en función de las distintas variables explicativas. La distribución del error describe cómo se distribuye la variación no explicada por el predictor lineal. Por último, la función de enlace provee una relación entre el predictor lineal y la variable respuesta. Para especificar un GLM se necesita entonces proponer una regresión o modelo lineal y especificar la distribución de errores y la función de enlace. El tipo de distribución de error se elige según el tipo de datos que se desea analizar (ver Zuur *et al.* 2007; Buckley 2015). Cada distribución de error tiene una función de enlace asociada, aunque también existen funciones de enlace alternativas (Zuur *et al.* 2007; Buckley 2015). La función de enlace permite obtener una predicción en la escala correcta de la variable respuesta (Buckley 2015). Por ejemplo, al modelar conteos (i.e. riqueza de especies) se podrán obtener predicciones que sean valores enteros y mayores a cero únicamente. En cada capítulo se especificará el tipo de distribución de error elegido y la función de enlace.

El diseño de muestreo utilizado implica la existencia de una estructura de agrupamiento de los datos, siendo los sitios de cada montaña un grupo diferente. La montaña es en este caso un factor que puede considerarse de efecto aleatorio ya que es una fuente de variación en los datos debido al diseño de muestreo pero que no interesa cuantificar (Fox *et al.* 2015). Los GLM pueden incorporar efectos aleatorios mediante los modelos lineales generalizados mixtos (GLMM). Sin embargo, en la práctica los modelos con efectos aleatorios que tienen menos de cinco niveles no tienen un buen desempeño y no se recomienda su utilización (Bolker *et al.* 2009; Fox *et al.* 2015; Harrison 2015). Por lo tanto, como se sugiere en la literatura, la montaña fue incorporada como un factor de efecto fijo en los modelos. Otra de las consideraciones a tener en cuenta al incorporar un factor es si éste modifica la pendiente o la ordenada al origen, es decir cambia la manera en que la variable respuesta responde a la variable explicativa o cambia el valor base sobre el cual ésta responde. En esta tesis consideramos, basados en las hipótesis evaluadas, que las variables respuestas consideradas (riqueza específica, disimilitud taxonómica y herbivoría) responden de igual manera en las tres montañas pero que el

valor base en cada una de éstas podría ser diferente. Por lo tanto, el factor fue incorporado en la ordenada al origen.

Para explicar el comportamiento de cada variable respuesta se obtendrá un conjunto de modelos posibles, todos ellos con la montaña como factor fijo. En este tipo de análisis en gradientes ambientales, el contraste de factores explicativos alternativos no se realiza experimental sino estadísticamente (Brown 1995). Por lo tanto, se utilizó un método que permite seleccionar, a partir de un conjunto de modelos posibles, el o los modelos más adecuados. Esta selección usualmente se realiza mediante métodos y procedimientos basados en la teoría de la información, por ejemplo, utilizando el criterio de Akaike (Burnham & Anderson 2002; Richards 2015). Se realizó entonces la selección de modelos basada en el criterio de Akaike, que tiene en cuenta el ajuste del modelo a los datos pero también su complejidad, penalizando modelos complejos (Richards 2015). Para la identificación de los modelos más adecuados se utilizó la diferencia entre el valor mínimo del criterio de Akaike (AIC) obtenido en uno de los modelos y el valor del AIC de cada modelo restante; los modelos con una diferencia menor a dos unidades se consideran equivalentes (Burnham & Anderson 2002; Johnson & Omland 2004; Richards 2015). Además, se utilizaron los pesos del Criterio de Akaike (AIC w) para mostrar el modelo o el conjunto de modelos más probables. El AIC w puede ser interpretado como una estimación de la probabilidad de que ese modelo sea elegido nuevamente si el estudio fuera repetido (Burnham & Anderson 2002; Johnson & Omland 2004). La sumatoria de los AIC w es 1 y un modelo con un AIC w mayor a 0.9 puede ser considerado como el mejor modelo; si ningún modelo alcanza ese valor entonces se puede tener un conjunto de mejores modelos sumando todos los AIC w hasta llegar a 0.9 (Burnham & Anderson 2002; Johnson & Omland 2004). Una vez seleccionados el o los mejores modelos, se verificaron los supuestos del modelo graficando los residuos en función de los valores ajustados (Zuur *et al.* 2016).

El gradiente ambiental: descripción a partir de las variables cuantificadas

Características del suelo

Las variables de suelo se encontraron altamente correlacionadas (Figura II.5.). A partir del PCA se obtuvieron dos ejes que resumen las características físico químicas del suelo. El componente 1 explicó un 58% de la variabilidad de los datos físico químicos del suelo. El componente 2 explicó un 20% de la variabilidad de los datos. El contenido de carbono, nitrógeno y materia orgánica fueron las variables con mayores valores de correlación con el componente 1, seguidas por las variables porcentaje de agua de saturación y la conductividad con valores menores de correlación. A su vez la conductividad y el pH fueron las variables de mayor valor de correlación con el eje 2 (Tabla II.2). Así el componente 1 reflejó principalmente un gradiente en la concentración de nutrientes (componente de nutrientes de aquí en más) mientras que el eje 2 está más asociado a la salinidad del suelo (componente de salinidad de aquí en más).

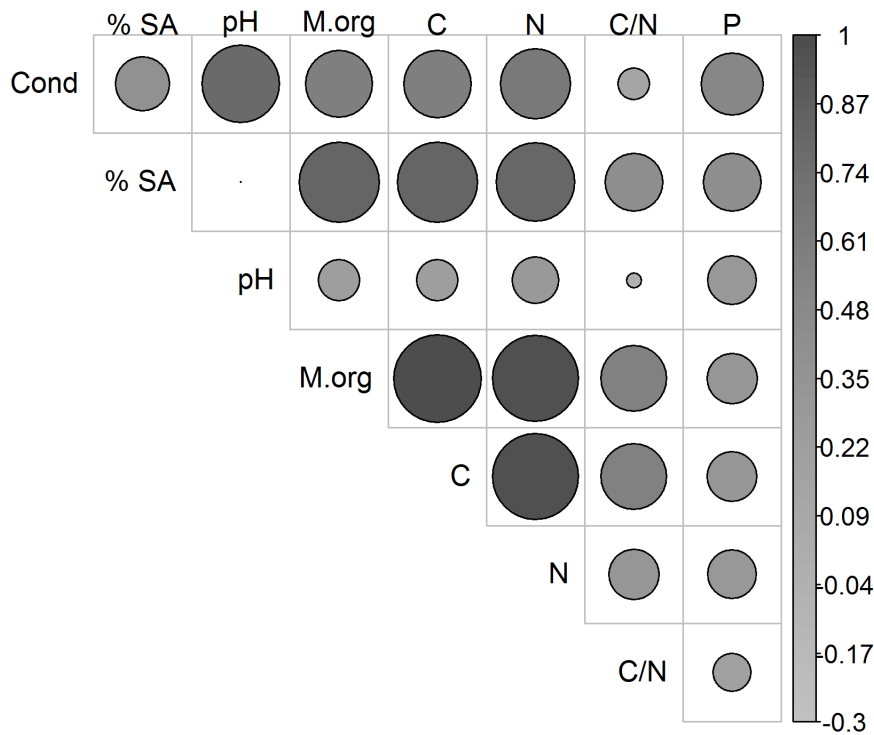


Figura II.5. Correlaciones de Spearman entre todas las variables que caracterizan el suelo. El tamaño del círculo es proporcional a la magnitud de la correlación y el tono de gris indica el valor del coeficiente de correlación. Cond: Conductividad; %SA: % de agua de saturación; M.org: materia orgánica; C: carbono; N: nitrógeno; C/N: proporción entre carbono y nitrógeno; P: fósforo.

Tabla II.2. Valores de correlación (r) entre los puntajes de los sitios en los componentes de nutrientes y de salinidad y las características fisicoquímicas del suelo.

	CP 1	CP 2
Autovalor	4.66	1.6
Conductividad	-0.73	-0.63
% de agua de saturación	-0.84	0.32
pH	-0.38	-0.84
Materia orgánica	-0.96	0.20
Carbono	-0.97	0.19
Nitrógeno	-0.94	0.07
Proporción de C/N	-0.53	0.45
Fosforo	-0.51	-0.34

CP 1: Componente principal de nutrientes; CP 2: Componente de salinidad.

El gradiente altitudinal

Se observó un patrón altitudinal diferencial para las distintas variables consideradas (Figura II.6). La temperatura disminuyó a medida que aumentó la altitud. La humedad del suelo mostró un patrón relativamente constante hasta llegar a los 1800 m donde comenzó a aumentar. El NDVI, decreció hasta los 1800 m y luego aumentó, en coincidencia con el aumento de humedad del suelo. La escabrosidad mostró un patrón más complejo con los valores más bajos en la base y a los 1800 m, siendo la zona de los 1300 m la más escabrosa; también las zonas de mayor altitud presentaron valores altos de escabrosidad. El desvío estándar del NDVI mostró un mínimo a alturas intermedias. El componente de nutrientes del suelo no mostró un patrón altitudinal claro, manteniéndose relativamente constante en todo el gradiente de altitud. El componente de salinidad del suelo mostró un patrón de aumento con la altitud, en particular en los primeros 300 m. Por último, la dureza de las hojas aumentó hasta los 1800 m y luego se mantuvo constante.

II Métodos

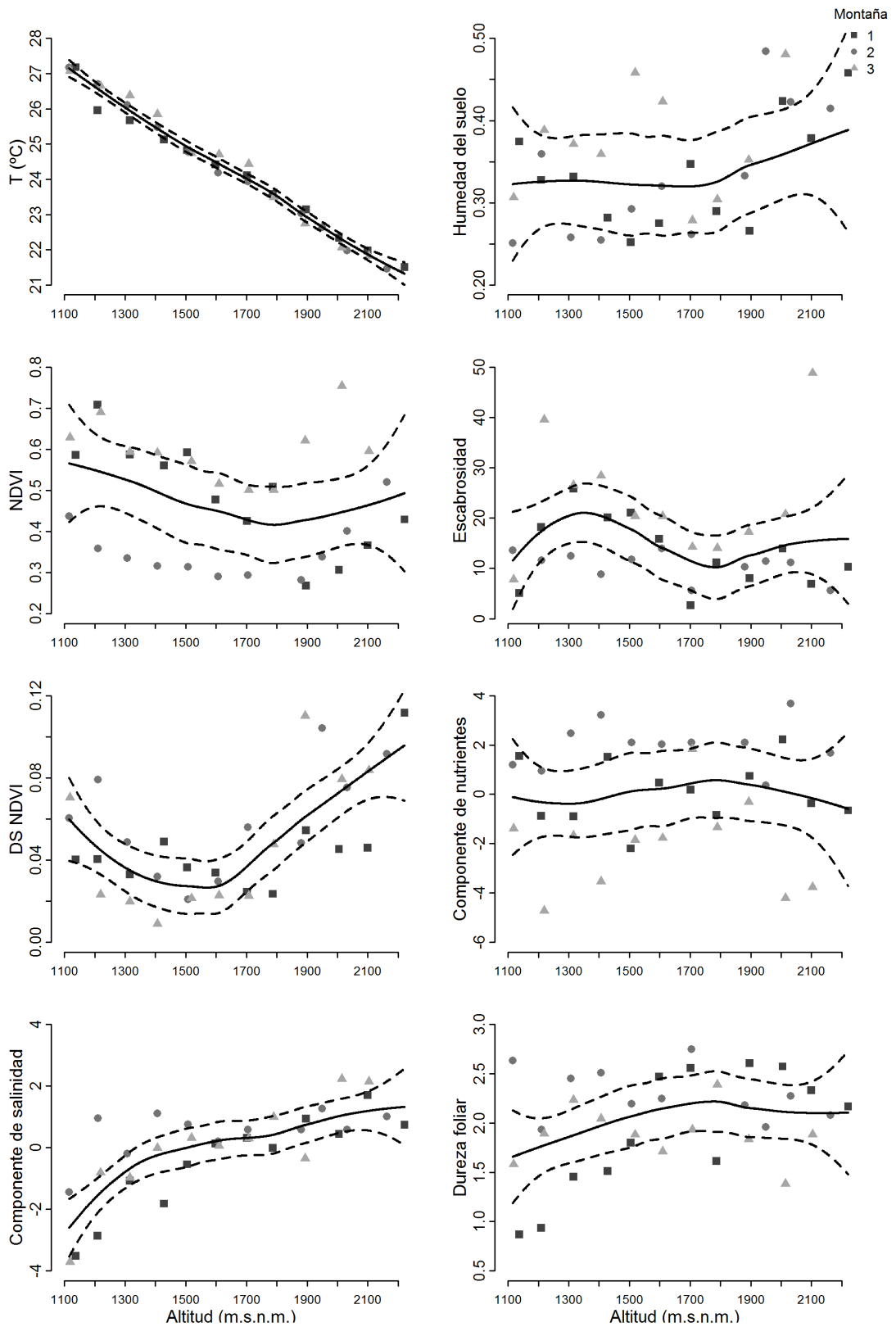


Figura II.6. Variación altitudinal de las distintas variables ambientales consideradas. La línea es un modelo de regresión local con un intervalo de confianza del 95%.

CAPÍTULO

III

Patrones altitudinales de riqueza específica: contraste de múltiples factores explicativos

Introducción

El estudio de la diversidad biológica en de gradientes ambientales es un tema de debate e investigación, tanto en gradientes latitudinales (Brown 2014; Fraser *et al.* 2015; Kinlock *et al.* 2018) como altitudinales (Graham *et al.* 2014; Classen *et al.* 2015). Se han descrito patrones altitudinales de riqueza de especies para muchos taxones, los cuales pueden ser agrupados en cuatro tipos principales: 1) decrecimiento; 2) meseta en la base y luego decreciente; 3) pico en altitudes bajas (forma de “J” invertida); 4) pico en altitudes medias (forma de “U” invertida) (Figura III.1) (McCain & Grytnes 2010). En

particular, los patrones altitudinales de riqueza específica de plantas que se han documentado (i.e. Vetaas & Grytnes 2002; Sang 2009) pueden ser agrupados dentro de tres de las cuatro categorías mencionadas: decrecimiento, meseta en la base, y pico en altitudes medias (McCain & Grytnes 2010). Los principales factores ambientales relacionados a estos patrones son la temperatura, la disponibilidad de agua y/o nutrientes del suelo y la heterogeneidad ambiental (Kissling *et al.* 2008; Sang 2009). Los patrones altitudinales de riqueza de especies de artrópodos están menos estudiados que los de las plantas (pero ver Hodkinson 2005; McCain & Grytnes 2010). Sin embargo, Hodkinson (2005) menciona la existencia de una gran variedad de patrones en los que la riqueza de especies de insectos varía con el aumento de la altitud como, por ejemplo, decrecimiento, crecimiento, pico en altitudes medias. Para el caso particular de los ortópteros se ha encontrado tanto una disminución de la riqueza con la altitud (Alexander & Hilliard 1969) como pico en altitudes intermedias (Janzen *et al.* 1976; Sirin *et al.* 2010) e incluso la inexistencia de una forma clara de repuesta (i.e. ausencia de patrón) (Hodkinson 2005). Sin embargo, Sirin *et al.* (2010) destacan particularmente la escasez de estudios realizados con el objetivo de describir los patrones altitudinales de riqueza de ortópteros, llamándoles la atención la ausencia de estudios diseñados para entender cuáles son los posibles factores ambientales asociados a esos patrones.

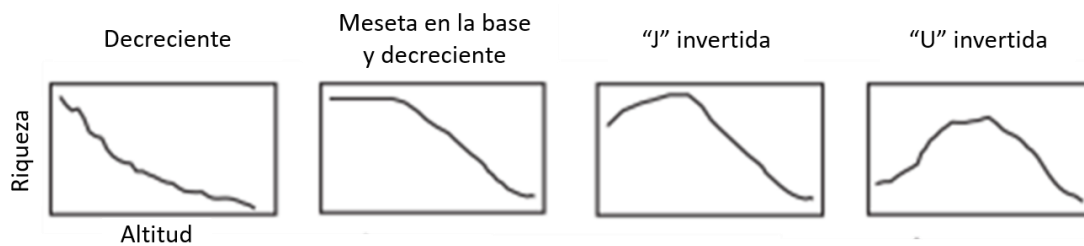


Figura III.1. Tipos de patrones altitudinales descritos en la literatura (adaptado de McCain & Grytnes 2010).

Se reconocen actualmente múltiples causas en la generación de un patrón particular de diversidad, y en términos generales el proceso que lo genera depende del tipo de organismo y de la escala del estudio (Gouveia *et al.* 2013; Moura *et al.* 2016). Sin embargo, a meso y macroescala existe bastante consenso en que variables relacionadas con el clima y la heterogeneidad ambiental son clave en la generación de esos patrones

(Currie 1991; Hawkins & Porter 2003b; Gouveia *et al.* 2013; Stein *et al.* 2014). Se han formulado dos hipótesis principales al respecto. Una de ellas, la hipótesis de la energía, establece que el principal factor que afecta a la diversidad biológica es la energía disponible en el sistema (Currie 1991; Mittelbach *et al.* 2001; Hawkins *et al.* 2003; Brown 2014). Alternativamente, la hipótesis de la heterogeneidad ambiental, plantea que la heterogeneidad ambiental es un factor clave para explicar los patrones de diversidad biológica (Tews *et al.* 2004; Costanza *et al.* 2011; Stein *et al.* 2014).

La hipótesis de la energía tiene dos versiones, cada una de ellas plantea un mecanismo diferente mediante el cual la energía influye sobre la riqueza de especies (Hawkins *et al.* 2003). Una de estas versiones plantea que la energía limita la riqueza de especies a través de la cascada trófica. La disponibilidad de agua y energía solar limitan la riqueza de plantas. A su vez, la productividad primaria limita la riqueza de los herbívoros y así sucesivamente a medida que se aumenta de nivel en la cadena trófica. Esta versión de la hipótesis de la energía se conoce con dos nombres diferentes: la hipótesis de la productividad (Wright *et al.* 1993; Mittelbach *et al.* 2001; Hawkins & Porter 2003b) y la hipótesis de la dinámica del agua y la energía (Wright *et al.* 1993; Mittelbach *et al.* 2001; Hawkins *et al.* 2003). La denominación suele cambiar según el nivel trófico bajo estudio, siendo común encontrarla con el nombre de hipótesis de la dinámica del agua y la energía en relación a las plantas e hipótesis de la productividad en relación con los niveles de los consumidores.

La otra versión de la hipótesis de la energía, conocida como la hipótesis de la energía ambiente o hipótesis de la temperatura, plantea que el patrón de riqueza específica está determinado por los requerimientos fisiológicos o de termorregulación de las especies (Currie 1991; Kaspari *et al.* 2000; Hawkins *et al.* 2003). La temperatura regula la fotosíntesis y otros procesos metabólicos en las plantas, determinando la disminución de la riqueza específica debido a la ausencia de las especies que puedan sobrevivir cuando la temperatura disminuye más allá de cierto límite (Sundqvist *et al.* 2013). Para los insectos la disminución en la temperatura también determina su ocurrencia, ya que en general su actividad, desarrollo y crecimiento se ven limitados cuando la temperatura disminuye (Hodkinson 2005). En resumen, una disminución de la temperatura implicará

una limitación de la cantidad de especies que pueden sobrevivir y reproducirse en esas condiciones, determinando una disminución de la riqueza de especies.

Alternativamente a la hipótesis de la energía, la hipótesis de la heterogeneidad ambiental plantea que un aumento de la cantidad de tipos de hábitats o de la complejidad estructural del ambiente incrementa el espacio de nicho disponible para las especies, lo cual incrementaría el número de especies (Pianka 1966; MacArthur 1972; Bazzaz 1975; Palmer 1994; Kerr & Packer 1997; Stein *et al.* 2014). La heterogeneidad ambiental puede ser cuantificada de muy diversas maneras, entre ellas encontramos medidas asociadas a la heterogeneidad topográfica y en la cobertura vegetal (Tews *et al.* 2004; Stein *et al.* 2014).

La riqueza específica de la comunidad de plantas se ve influida además por la disponibilidad de nutrientes (i.e. recursos) (Tilman & Pacala 1993). Se han propuesto al menos dos mecanismos de acción diferentes. Uno de ellos propone que a medida que los valores de nutrientes se vuelven más extremos, menos especies estarán adaptadas para sobrevivir en esas condiciones (Palpurina *et al.* 2015). Por otro lado, con condiciones óptimas de disponibilidad de nutrientes podría ocurrir exclusión competitiva (Hardin 1960; Grime 1973). Por lo tanto, algunas pocas especies podrían dominar la comunidad, disminuyendo la riqueza (Grime 1973). A lo largo de gradientes altitudinales se pueden dar cambios en las características del suelo, en particular en la concentración de nutrientes, los cuales pueden afectar a la comunidad de plantas (Sang 2009).

Las hipótesis de la energía y la heterogeneidad ambiental han sido rara vez evaluadas de forma conjunta (pero ver Jiménez-Alfaro *et al.* 2016; Ramos *et al.* 2018) y por lo tanto poco se sabe de la importancia relativa de cada una de ellas. Por otro lado, la temperatura y la productividad primaria son factores que suelen variar de forma conjunta, encontrándose altamente correlacionados, lo que dificulta separar sus efectos y por lo tanto evaluar las dos versiones de la hipótesis de la energía. En esta tesis usaremos un gradiente altitudinal para evaluar la hipótesis de la energía y la heterogeneidad ambiental de forma conjunta. Además, dado que la temperatura y la productividad primaria no están correlacionadas en este gradiente altitudinal, se podrán

evaluar las influencias relativas de estos dos factores y contribuir así a la comprensión de los mecanismos que determinan los patrones de diversidad biológica.

A gran escala las diversidades de diferentes taxones se encuentran en general relacionadas, observándose como consecuencia congruencia entre los patrones de diversidad (Toranza & Arim 2010; Özkan *et al.* 2014). Sin embargo, a medida que disminuye la escala espacial se ha encontrado que la congruencia es más débil (Westgate *et al.* 2014). La congruencia espacial de patrones de diversidad puede estar dada por un efecto de la diversidad de un taxón sobre la diversidad de otro (conocido como “efecto directo”) o por una respuesta común a un gradiente ambiental (asociación espuria o “efecto indirecto”) (Toranza & Arim 2010). Identificar cuáles son los factores que determinan los patrones de diversidad de especies y el grado de congruencia entre ellos es uno de los desafíos de la ecología (Graham *et al.* 2014; Westgate *et al.* 2014). A su vez, se ha planteado como un tema clave en ecología de la conservación ya que el uso eficaz de los taxones indicadores depende de la congruencia entre ellos (Lovell *et al.* 2007; Fattorini *et al.* 2012; Westgate *et al.* 2017). Las plantas son la base de cascadas tróficas y proveen una gran variedad de recursos para los herbívoros, lo cual nos provee un excelente modelo para analizar la existencia de relaciones directas de un taxón sobre otro como posible causa de la congruencia de patrones de riqueza. En este capítulo se buscará evaluar comparativamente las relaciones directas e indirectas entre la riqueza de plantas y la riqueza de insectos herbívoros, para identificar la causa de la congruencia entre patrones de diversidad.

Objetivos

Objetivo general

El objetivo general de este capítulo es estudiar la variación altitudinal de riqueza de plantas y ortópteros, su grado de asociación y su relación con los factores ambientales propuestos para explicar patrones espaciales de diversidad.

Objetivos específicos

1-Describir el patrón altitudinal de riqueza de especies de plantas y ortópteros.

2-Estudiar la asociación entre la variación en la riqueza específica de ambos taxones (congruencia de patrones).

3-Identificar las variables ambientales (e.g., temperatura y productividad) que principalmente explican la variación altitudinal en la riqueza de especies de plantas y ortópteros.

4-Evaluar la intensidad de las relaciones directas e indirectas entre la diversidad de plantas, ortópteros y las principales variables ambientales explicativas.

Hipótesis y predicciones

La hipótesis de la energía ambiente postula que la temperatura, mediante restricciones fisiológicas de los organismos, restringe la riqueza de especies debido a que disminuye la cantidad de especies que pueden tolerar condiciones ambientales de menor temperatura.

Se predice entonces que a menor temperatura ambiente menor será la riqueza específica de plantas y de ortópteros. Dado que la temperatura disminuye monotónicamente con la altitud, se espera que la riqueza de plantas y ortópteros disminuya con la altura.

La hipótesis de la dinámica del agua y la energía o de la productividad postula que la energía que fluye a través de las cascadas tróficas limita la riqueza de especies. Por lo tanto, la riqueza de plantas está limitada por la disponibilidad de agua y de energía solar (i.e., temperatura) y la riqueza de herbívoros está limitada por la productividad primaria neta.

Se predice que la riqueza específica de plantas será mayor a mayor humedad del suelo y mayor temperatura ambiente mientras que la riqueza específica de ortópteros será máxima donde la productividad primaria sea mayor (a alturas intermedias en los gradientes bajo estudio).

La hipótesis de la heterogeneidad ambiental plantea que cuanto más variada sea la oferta de hábitats, mayor será la cantidad de especies e individuos capaces de coexistir en esa unidad.

Se espera que la riqueza específica de plantas y de artrópodos herbívoros sea mayor en los niveles altitudinales que presenten mayor heterogeneidad topográfica (i.e., escabrosidad). A su vez, la riqueza de especies de ortópteros será mayor a mayor heterogeneidad de la cobertura vegetal (i.e., desvío estándar del NDVI)

La hipótesis de la disponibilidad de recursos plantea que a valores bajos de disponibilidad de recursos la riqueza de especies de plantas será baja, dado que solo algunas especies pueden sobrevivir en esas condiciones. A su vez, a valores altos de disponibilidad de recursos, algunas especies de plantas pueden dominar la comunidad excluyendo a otras especies.

Se predice una respuesta unimodal de la riqueza específica de plantas a los nutrientes del suelo, con un máximo en condiciones intermedias.

Materiales y métodos

Estimación de la riqueza

La riqueza taxonómica de ortópteros se estimó considerando los tres muestreos de verano en conjunto y contabilizando la cantidad total de especies registradas para cada uno de los 34 sitios. Para el caso de las plantas, se consideraron los ejemplares registrados en los tres cuadrantes de vegetación herbácea y los ejemplares de los tres cuadrantes de vegetación leñosa y se contabilizó el número total de especies registradas para cada sitio. Si bien en varios trabajos en gradientes altitudinales se interpolan la presencia de especies entre los puntos de mayor y menor altitud donde fueron registradas, esta estimación de la riqueza no fue utilizada ya que puede ocasionar un falso pico de riqueza en alturas intermedias (Grytnes & Vetaas 2002).

Análisis de datos

La descripción del patrón altitudinal de riqueza de ambos taxones se realizó a partir de gráficos de dispersión de la riqueza específica de cada taxón en función de la altitud.

Para facilitar la descripción visual del patrón se agregó a los gráficos de dispersión una curva suavizada (ver: Capítulo II: Descripción de los patrones altitudinales). A su vez, se analizó el patrón de forma cuantitativa; se construyeron ecuaciones matemáticas que representan a los cuatro tipos de patrón: decrecimiento, meseta en zonas bajas, pico en altitudes bajas y pico en altitudes intermedias, para cada taxón de forma separada (Tabla III.1). La diferencia entre el modelo de pico en altitudes bajas y el de pico en altitudes intermedias difiere en la altura a la cual ocurre el pico y no en la ecuación que lo describe (Werenkraut & Ruggiero 2011). Para ello se calculó la altura a la cual se produce el pico y se evaluó su posición relativa en el gradiente altitudinal. Los datos se modelaron mediante modelos lineales generalizados (ver: Capítulo II: Análisis de datos: abordaje general). Las ecuaciones matemáticas se utilizaron como predictor lineal. La distribución de error elegida fue Poisson, típica para datos de conteo (Zuur *et al.* 2007; Buckley 2015). Se eligió como función de enlace la función identidad, lo que nos permitió probar sin transformaciones el ajuste de los datos de riqueza a las ecuaciones propuestas para representar los distintos patrones posibles. Para cada taxón se compararon los modelos a partir del criterio de información de Akaike (AIC) y del porcentaje de desviación explicado como forma de evaluar el ajuste del modelo. Se eligió como mejor modelo aquel que formó parte del conjunto de modelos con AIC mínimo ($\Delta AIC < 2$) y que a su vez obtuvo el mayor porcentaje de desviación. Por último se evaluó el grado de asociación entre la riqueza de plantas y la riqueza de ortópteros utilizando una prueba de correlación de Spearman (Lamoreux *et al.* 2006; Kissling *et al.* 2008).

Tabla III.1. Patrones altitudinales considerados y modelo matemático utilizado para su representación.

Tipo de patrón	Ecuación matemática
Decrecimiento	$y = a + b x$ ($b < 0$)
Meseta en zonas bajas	$y = a + b x^2$ ($b < 0$)
Pico en altitudes bajas o "J" invertida	$y = a + b x + c x^2$
Pico en altitudes medias o "U" invertida	

La respuesta de la riqueza de ortópteros y plantas a los cambios altitudinales de los factores bióticos y abióticos se analizó mediante modelos lineales generalizados y un proceso de selección de modelos (ver: Capítulo II: Especificación y selección de modelos). Se construyeron modelos lineales (i.e. predictores lineales) entre la riqueza de cada taxón y las distintas variables ambientales, incorporando la estructura de agrupamiento de los datos en cada montaña como un factor fijo en cada modelo (Capítulo II: Análisis de datos: abordaje general). La distribución de error elegida para modelar la riqueza de plantas fue la distribución de Poisson, ya que la riqueza es un conteo (Buckley 2015). En cambio, la riqueza de especies de ortópteros se modeló con una distribución binomial negativa. Esta distribución permite modelar datos de conteo que no cumplen con el supuesto de dispersión que implica que la varianza es igual a la media, mostrando sobredispersión (Burnham & Anderson 2002; Ver Hoef & Boveng 2007; Buckley 2015). En ambos casos se usó como función de enlace la función logarítmica. Para modelar la riqueza de plantas se utilizó la función *glm* de R (R Core Team 2016) y para modelar la riqueza de ortópteros la función *glm.nb* del paquete *MASS* (Venables & Ripley 2002).

Para poner a prueba las predicciones de las hipótesis en el caso de los ortópteros se construyeron cinco modelos considerando las variables ambientales, y un modelo nulo para contemplar la posibilidad de la ausencia de respuesta. Para estudiar la variación en

la riqueza de plantas se construyeron seis modelos, cuatro considerando respuestas lineales a las variables ambientales, uno considerando una respuesta cuadrática al contenido de nutrientes del suelo representando la respuesta negativa tanto a niveles bajos como altos de nutrientes, y un modelo nulo. Estos modelos fueron analizados mediante la función *model.sel* del paquete *MuMin* en *R* (Bartoń 2016). La identificación del mejor modelo que permitió predecir la riqueza de especies se realizó a partir del criterio de Akaike (AIC). Además, se utilizó el peso del Criterio de Akaike (AICc w) para elegir el modelo o el conjunto de modelos más probables.

A partir de Modelos de Ecuaciones Estructurales (SEM), se puede separar efectos directos e indirectos entre las diferentes variables que lo integran, ya que incluyen variables que influyen unas sobre otras (Grace *et al.* 2000; Grace 2006; Milla *et al.* 2009). Los modelos de ecuaciones estructurales se utilizan según tres enfoques diferentes: para confirmar un modelo, para evaluar modelos alternativos o para generar modelos (Grace 2006). La utilización del enfoque confirmatorio implica un interés por evaluar la importancia de los efectos entre las distintas variables consideradas (Grace 2006; Jiménez-Alfaro *et al.* 2016). Por lo tanto, se utilizó en enfoque confirmatorio para evaluar si la congruencia entre los patrones de diversidad de plantas y ortópteros se debe a un efecto directo o a un efecto indirecto. Se generó entonces un modelo que incluyó a la principal variable ambiental explicativa y una relación entre la riqueza de especies de ambos taxones. Los SEM se basan en regresiones lineales y por lo tanto suponen normalidad en los datos (la falta de normalidad modifica los intervalos de confianza de los parámetros estimados y sus valores de significancia. Por lo tanto, se utilizó la técnica de *bootstrap* para calcular los intervalos de confianza de los parámetros estimados (Grace 2006; Walker & Smith 2017). El *bootstrap* consiste en tomar muestras sucesivas con reposición de los datos y estimar los parámetros del modelo cada vez, de esta forma los intervalos de confianza se basan en la distribución de los datos (Grace 2006).

El modelo propuesto se representó de manera gráfica, utilizando cajas para representar variables observadas y flechas para establecer la dirección de las relaciones entre ellas. Sobre las flechas se escribieron los coeficientes de regresión y sus intervalos

de confianza estimados. Una de las formas de evaluar la relación entre las diferentes variables consiste en evaluar si el intervalo de confianza estimado incluye o no el 0. Si el 0 está incluido se considera que esa relación no es importante en el sistema bajo estudio (Grace 2006). Los análisis fueron realizados en el programa *R* (R Core Team 2016) utilizando el paquete *lavaan* (Roseel 2012).

Resultados

Los patrones observados en el suavizado muestran, tanto para los ortópteros como para las plantas, un pico en altitudes bajas y luego un decrecimiento a medida que aumenta la altitud, con un pequeño pico en altitudes intermedias (Figura III.2). La selección de modelos en el caso de los ortópteros indicó que el modelo de meseta en altitudes bajas y luego decreciente y el modelo de pico son equivalentes, siendo este último el más explicativo (Tabla III.2) (Tabla III.3). En el caso de las plantas el modelo de pico, el de meseta en altitudes bajas y luego decreciente, y el decreciente resultaron equivalentes, siendo el modelo de pico el más explicativo (Tabla III.2) (Tabla III.3). El modelo nulo, es decir la ausencia de patrón altitudinal, resultó para ambos taxones el peor modelo. La altura a la cual ocurre el pico, que permitió determinar si corresponde a la forma de “J” o “U” invertidas, fue 1397 m s. n. m. para el caso de los ortópteros y 1364 m s. n. m. para las plantas. Ambos picos ocurrieron a altitudes menores que el punto medio del rango altitudinal (1650 m s. n. m.); el patrón mostró forma de “J” invertida. Por último, los patrones altitudinales de riqueza específica de ortópteros y plantas resultaron congruentes ($r= 0.37$, $p= 0.03$).

III Patrones altitudinales de riqueza

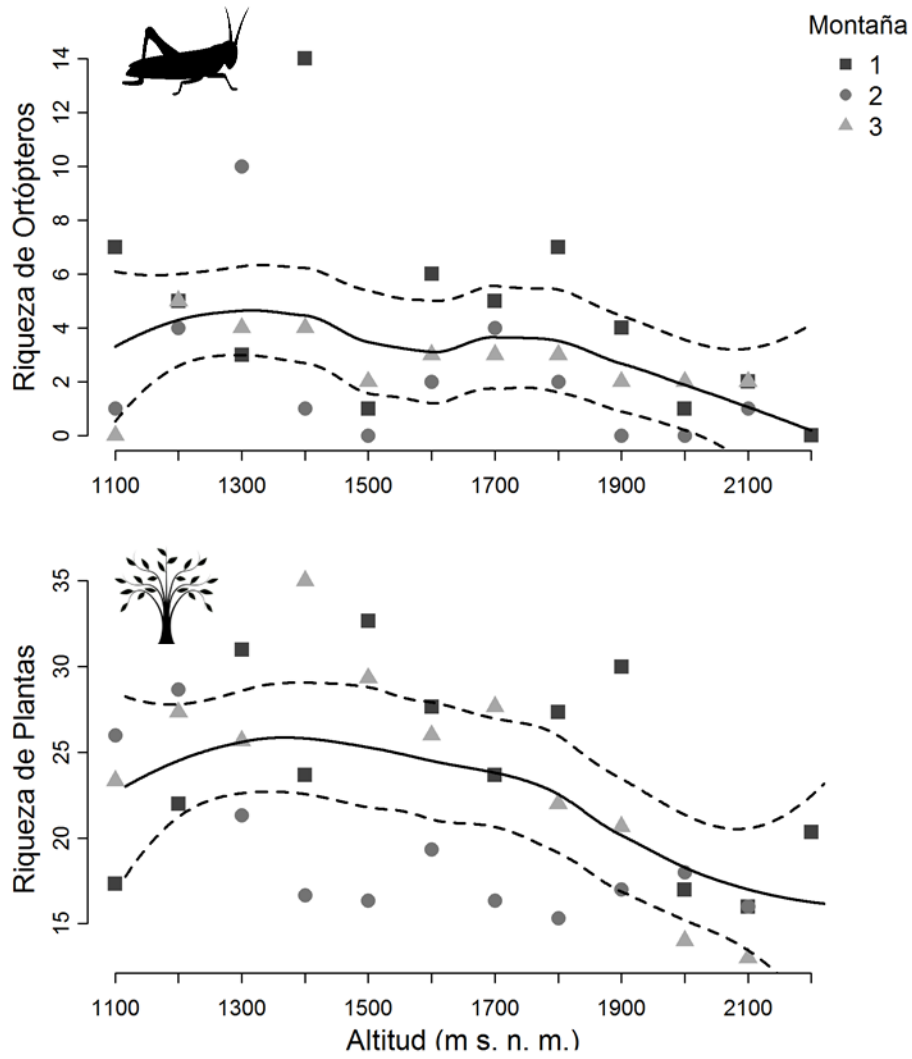


Figura III.2. Patrón altitudinal de riqueza de ortópteros y plantas para cada una de las montañas. La línea es un modelo de regresión local para las tres montañas en conjunto con un intervalo de confianza del 95%.

Tabla III.2. Modelos considerados para describir el tipo de patrón altitudinal de cada taxón.

Taxón	Modelo	AIC	Δ AIC	DE (%)
Ortópteros	$y = a + b x + c x^2$	160.5	-	23.25
	$y = a + b x^2$	161.5	0.89	19.46
	$y = a + b x$	163.0	2.39	17.73
	$y = a$	176.2	15.58	0
Plantas	$y = a + b x^2$	210.1	-	26.56
	$y = a + b x + c x^2$	210.2	0.1	30.98
	$y = a + b x$	211.3	1.15	24.35
	$y = a$	221.8	11.63	0

DE: Devianza explicada por el modelo $DE_i = (D_{null} - D_i) / D_{nul} * 100$

Tabla III.3. Parámetros de los modelos seleccionados para describir el tipo de patrón altitudinal de cada taxón

Taxón	a	ES	b	ES	c	ES
Ortópteros $y = a + b x + c x^2$	-8.0	6.4	1.8e-2	7.4e-3	6.3e-6	2.0e-6
Plantas $y = a + b x + c x^2$	-2.6	0.22	4.1e-2	2.7e-2	-1.5e-5	8.0e-6

ES: error estándar

Para identificar los factores ambientales principalmente relacionados a la variación altitudinal en la riqueza de ambos taxones, se evaluaron modelos lineales generalizados considerando un conjunto diferente de variables explicativas en cada caso, según las hipótesis para cada taxón (Tabla III.4)

Tabla III.4. Variables explicativas utilizadas para modelar la riqueza de plantas y ortópteros.

Modelo/Variables	Ortópteros	Plantas
Temperatura	X	X
Humedad del suelo	-	X
NDVI	X	-
Desvío estándar NDVI	X	-
Escabrosidad	X	X
Riqueza de plantas	X	-
Componente de nutrientes	-	X

"X": Variable incluida en los modelos; "-": Variable no incluida por no representar ninguna hipótesis para el taxón en particular.

III Patrones altitudinales de riqueza

De los seis modelos evaluados para el caso de la riqueza de ortópteros se seleccionó el conjunto de modelos más probables ($\sum AIC w \geq 0.9$) (Tabla III.5). De éstos, el que incluyó a la temperatura mostró ser el mejor para explicar la riqueza de ortópteros. Para el caso de las plantas, de los seis modelos evaluados solo el modelo que incluyó a la temperatura formó parte del conjunto de modelos más probables ($\sum AIC w \geq 0.9$) (Tabla III.5). La respuesta de la riqueza a la temperatura fue para ambos taxones positiva (Figura III.3) (Figura III.4) (Tabla III.6).

Tabla III.5. Modelos para la riqueza de ortópteros y plantas, seleccionados con una confianza del 90%.

Taxón	Modelo/VARIABLES	AIC	ΔAIC	AIC w	$\sum AIC w$
Ortópteros	Temperatura	152.1	-	0.75	0.75
	Desvío estándar del NDVI	155.7	3.60	0.12	0.88
	Nulo	157.79	5.69	0.04	0.92
Plantas	Temperatura	205.92	-	0.98	0.98

AIC: Criterio de información de Akaike; ΔAIC : Diferencia de un dado AIC con el menor AIC; AIC w: Peso del criterio de información de Akaike; $\sum AIC w$: Peso del criterio de Akaike acumulado.

Tabla III.6. Parámetros, en escala del predictor lineal, del mejor modelo para describir la respuesta de la riqueza de ortópteros y plantas.

Taxón	Modelo	Coeff.	ES	Int.	ES
Ortópteros	Temperatura	0.24	0.08		
	Montaña 1			-4.18	1.91
	Montaña 2			-4.95	2.23
	Montaña 3			-4.74	2.22
Plantas	Temperatura	0.08	0.02		
	Montaña 1			1.33	0.51
	Montaña 2			1.09	0.60
	Montaña 3			1.30	0.59

Coeff: Pendiente Int: Ordenada al origen; ES: error estándar

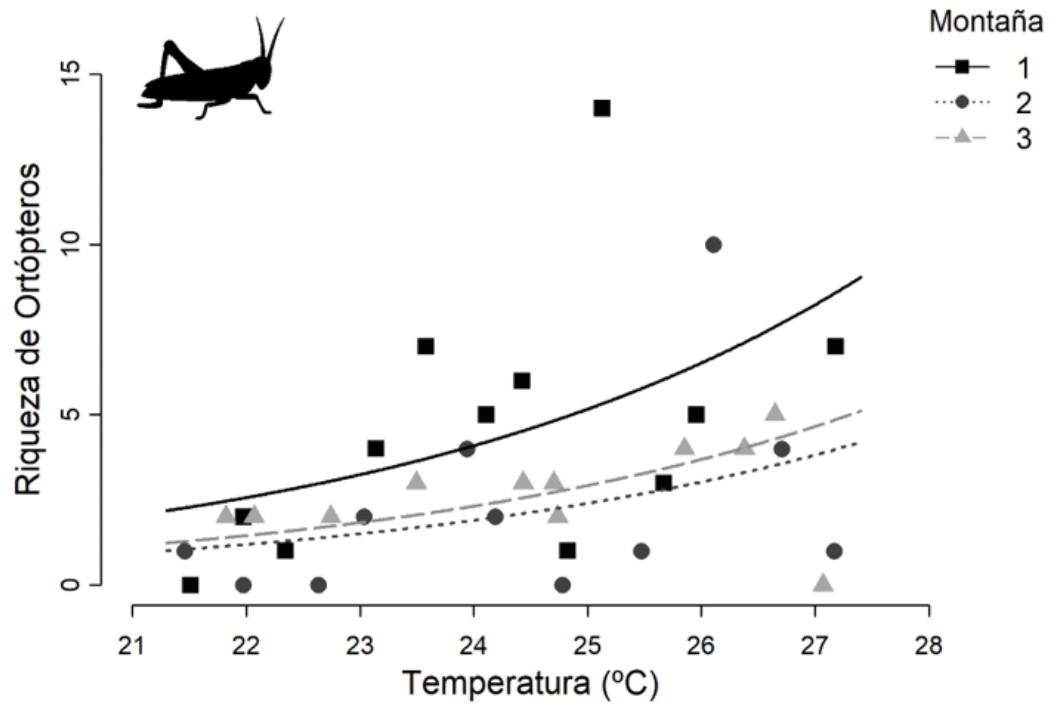


Figura III.3. Mejor modelo ajustado para la riqueza de ortópteros ($\Delta AICc < 2$).

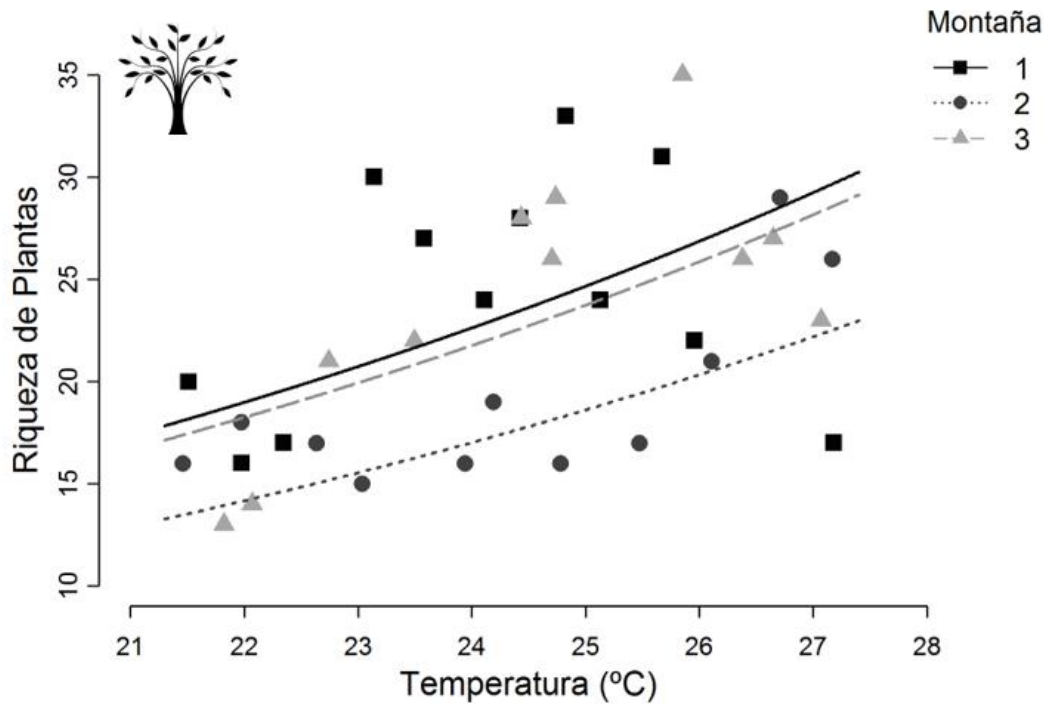


Figura III.4. Mejor modelo ajustado para la riqueza de plantas ($\Delta AIC_c < 2$).

El modelo de ecuaciones estructurales construido para evaluar si la congruencia entre la riqueza de ortópteros y plantas se debe a efectos directos o indirectos mostró una influencia positiva de la temperatura sobre la riqueza de ortópteros y plantas (Figura III.5). El efecto directo de la riqueza sobre las plantas, es decir la vía o regresión entre riqueza de plantas y ortópteros, no es relevante ya que el 0 quedó incluido en el intervalo de confianza del coeficiente de regresión. En la misma línea, al considerar los coeficientes de regresión estandarizados se observó un efecto directo de la riqueza de plantas sobre la riqueza de ortópteros muy débil (Tabla III.7).

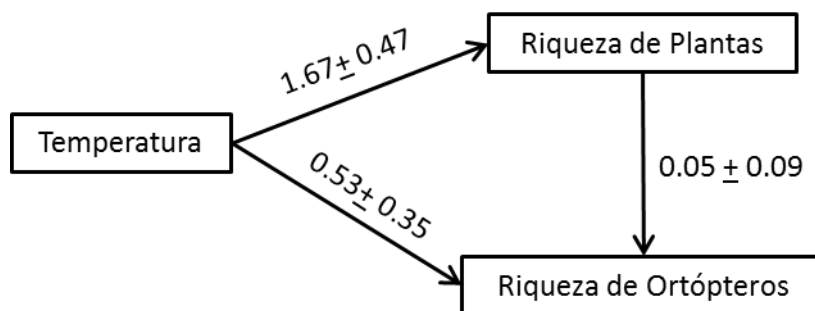


Figura III.5. Modelo de ecuación estructural ajustado a los datos. En las líneas se indican los coeficientes de regresión y sus intervalos de confianza.

Tabla III.7. Efectos estandarizados obtenidos a partir del modelo de ecuaciones estructurales para explicar la riqueza de ortópteros a partir de la riqueza de plantas y la temperatura.

	Riqueza de Plantas	Temperatura
<i>Riqueza de Ortópteros</i>		
Efecto total	0.09	0.36
Efecto directo	0.09	0.31
Efecto indirecto	-	0.05

Discusión

Los patrones altitudinales de la riqueza de ortópteros y plantas mostraron una forma semejante al patrón con forma de “J” invertida o pico en altitudes bajas. El registro de este patrón altitudinal es poco común tanto para plantas como para ortópteros. Para el caso de las plantas este patrón no fue mencionado en el trabajo de revisión de McCain & Grytnes (2010) aunque había sido detectado previamente por Grytnes (2003). Para el caso de los ortópteros el patrón de pico en altitudes bajas tampoco fue detectado previamente (Alexander & Hilliard 1969; Janzen *et al.* 1976; Hodkinson 2005; Sirin *et al.* 2010). Por un lado, los patrones en forma de “J” invertida pueden ser producto de un patrón decreciente modificado por un mayor uso antrópico de la tierra en las zonas bajas del gradiente, lo que conlleva a una mayor pérdida de riqueza de especies (McCain & Grytnes 2010). Por otro lado, es posible detectar picos de riqueza a lo largo de gradientes ambientales en los cuales hay ecotonos (Lomolino 2001; Oommen & Shanker 2005; McCain & Grytnes 2010). En las Sierras de Córdoba se mencionan dos ecotonos,

aproximadamente a los 1500 m s. n. m. y a los 1900 m s. n. m. (ver área de estudio, capítulo II). Un mayor uso antrópico de las zonas bajas del gradiente en conjunto con la presencia de ecotonos podría ser la causa del pico a altitudes bajas y el pico local observado alrededor de los 1800 m s. n. m.

Se encontró que existe una congruencia moderada entre los patrones de riqueza de plantas y ortópteros. Estudios previos han detectado congruencia entre los patrones de riqueza de plantas y ortópteros en gradientes altitudinales (Kampmann *et al.* 2008) y ambientales (Castagneyrol & Jactel 2012). Otros estudios que consideraron plantas y otro grupo de insectos, abejas o mariposas, también detectaron congruencia entre patrones de similar magnitud a la encontrada en este estudio (Classen *et al.* 2015; Zellweger *et al.* 2016). A escala global suelen observarse valores altos en la congruencia de patrones de riqueza (Lamoreux *et al.* 2006), pero a escalas más pequeñas los resultados son variables (Gioria *et al.* 2011). Esta variación podría deberse a cuestiones metodológicas, ya sea por las variables utilizadas para cuantificar la diversidad de los taxones a considerar como por los análisis estadísticos (Gioria *et al.* 2011). Pero también podría deberse a cuestiones biológicas debido al cambio en la influencia relativa de distintas variables en la diversidad, siendo que a gran escala es común encontrar una fuerte respuesta de la riqueza a variables relacionadas a la energía es esperable entonces que se den valores altos de congruencia en los patrones de riqueza a gran escala (Qian & Kissling 2010). Sin embargo, las plantas han sido mencionadas como un buen taxón indicador, aun cuando la magnitud de la congruencia es variable (Westgate *et al.* 2017). La evidencia parece sugerir que la diversidad de plantas es una buena predictora de la riqueza de los ortópteros y posiblemente de otros grupos de insectos, ya que estarían respondiendo de forma similar a los factores ambientales. En los casos donde no es posible obtener información sobre los taxones de interés, utilizar la diversidad de plantas como medida surrogante parecería ser una medida adecuada (Westgate *et al.* 2017).

La energía ambiente resultó el marco hipotético más plausible para comprender los patrones altitudinales en la riqueza de especies de plantas y ortópteros en las Sierras de Córdoba. Por lo tanto, las bajas temperaturas estarían limitando el número de especies

de ortópteros y plantas que ocurren a lo largo del gradiente a medida que la altitud aumenta. La respuesta negativa de la riqueza a la disminución de temperatura es muy común en los insectos (Hodkinson 2005). Resultados previos en gradientes altitudinales muestran una falta de respuesta de la riqueza de ortópteros al gradiente (Hodkinson 2005; Kampmann *et al.* 2008) o patrones de pico a altitudes intermedias (Janzen *et al.* 1976; Sirin *et al.* 2010). Sin embargo, esos estudios no indagaron acerca de cuáles son los factores ambientales relacionados con estos patrones; dado que la temperatura disminuye con la altitud, es probable que en esos casos otro factor esté influenciando el patrón altitudinal detectado. Para el caso de las plantas, varios trabajos han registrado previamente la respuesta positiva a la energía (e.g. Marini *et al.* 2009; Peters *et al.* 2016; Moser *et al.* 2018). Sin embargo, parecen más frecuentes los patrones de pico intermedio lo que implica una respuesta compleja al gradiente altitudinal (Rahbek 1995; McCain & Grytnes 2010). Xu *et al.* (2017) también encontraron un patrón de pico en altitudes medias; el cual fue explicado en parte por la temperatura pero principalmente por el efecto del dominio medio (“mid domain effect”). El efecto del dominio medio, se observa cuando se distribuyen especies de forma azarosa en un gradiente, dado que las áreas se superponen en mayor medida en la parte media de la distribución, esto genera un pico de riqueza en esa zona (Colwell & Lees 2000). Los autores proponen que el patrón general para las plantas enmascara diferencias en las respuestas según las formas de vida. Bhattarai & Vetaas (2003) también encuentran diferencias en las respuestas según la forma de vida, si bien la energía y la humedad en conjunto explican el patrón de riqueza de toda la comunidad de plantas. En consecuencia, si bien la temperatura resulta un factor relevante, existen otros factores ambientales que darían forma a los patrones altitudinales de riqueza de especies de plantas asociados a los requerimientos particulares de cada forma de vida.

La congruencia encontrada entre la riqueza de plantas y ortópteros evaluada mediante un SEM mostró que posiblemente esta relación se deba a la respuesta común de ambos taxones a la temperatura. Si bien los ortópteros son considerados un taxón generalista, se ha encontrado que tiene mayor éxito reproductivo en comunidades con mayor riqueza de plantas (Unsicker *et al.* 2017). Sin embargo, es posible que en el gradiente analizado la disminución de la temperatura ejerza una limitación mayor que la

disminución de la riqueza de plantas. Son pocos los trabajos que analizan la influencia de factores ambientales en la congruencia de patrones de riqueza. Sin embargo, hasta el momento se ha encontrado que la riqueza de plantas explica parte de la riqueza de aves (Kissling *et al.* 2007, 2008). De todas maneras los organismos ectotérmicos como los insectos, suelen ser más afectados por las condiciones ambientales que los endotérmicos (Chown & Gaston 1999). Esto concuerda con los resultados encontrados que indicarían que la temperatura es la responsable de la congruencia de los patrones de riqueza específica de ortópteros y plantas. Es necesario profundizar el estudio de los patrones de congruencia de especies, en conjunto con otros factores ambientales para lograr entender las posibles causas y mecanismos que determinan los patrones observados.

CAPÍTULO

IV

Cambios en la composición de especies en gradientes altitudinales: evidencias de procesos involucrados

Introducción

La distribución de los organismos en la superficie de la Tierra no es homogénea; por el contrario, se observa que cambia la identidad de las especies presentes en distintos sitios. Entender los mecanismos que determinan cambios en la composición de especies entre sitios es uno de los grandes desafíos de la ecología (Whittaker 1960; Anderson *et al.* 2011; Duan *et al.* 2016). La diversidad beta fue definida por Whittaker (1960) como el cambio en la composición de especies de una comunidad, o el grado de diferenciación

de una comunidad a lo largo de un gradiente ambiental o entre sitios. La definición dada por Whittaker, lejos de ser específica, abrió el camino a una variedad de aproximaciones para su estudio. En ese sentido, según Tuomisto (2010), la diversidad beta es un concepto “paraguas” debido a que bajo este nombre se incluyen una variedad de definiciones y aproximaciones metodológicas alrededor de las cuales se ha estudiado este componente de la diversidad (Juraski *et al.* 2009; Tuomisto 2010; Anderson *et al.* 2011).

En los últimos 20 años, se han desarrollado una variedad de trabajos de investigación que permitieron consolidar el marco teórico y metodológico para el estudio de la diversidad beta y sus diferentes aproximaciones (i.e. Nekola & White 1999; Hubbell 2001; Koleff *et al.* 2003; Soininen *et al.* 2007; Baselga 2010; Tuomisto 2010; Anderson *et al.* 2011; Keil *et al.* 2012). Una de ellas se centra en responder qué procesos mantienen la estructura de las comunidades que ocurren a lo largo de un gradiente ambiental (Qian 2009a). Se reconocen actualmente dos grandes procesos en la generación de patrones de similitud de especies (Melo *et al.* 2009; Fitzpatrick *et al.* 2013). Por un lado, se encuentran los procesos neutrales relacionados a la teoría de la deriva ecológica (Hubbell 2001). En este marco, la formación de ensamblajes está relacionada con procesos estocásticos tales como la dispersión de las especies (Nekola & White 1999; Soininen *et al.* 2007). Por lo tanto, dos comunidades estarán más diferenciadas cuanto mayor sea la distancia geográfica entre ellas. Por otro lado, se encuentran los procesos de filtrado ambiental (en sentido estricto, ver Kraft *et al.* 2015) relacionados a los nichos ecológicos de las especies (MacArthur 1972). Los cambios ambientales que se producen entre dos sitios determinan que algunas especies no sean capaces de permanecer en ambos sitios debido a que las nuevas condiciones ambientales no están dentro del rango de su nicho ecológico (Nekola & White 1999; Soininen *et al.* 2007; Fitzpatrick *et al.* 2013). Por lo tanto, cuanto más disimiles sean las condiciones ambientales, más diferenciadas estarán las comunidades.

El grado de diferenciación entre dos comunidades de un taxón también puede estar influenciado por cambios en la composición de especies de otro taxón (Keil *et al.* 2012; Jiménez-Alfaro *et al.* 2016). Como consecuencia los patrones de diversidad beta entre

taxones mostrarán cierto grado de congruencia. Diversos estudios han registrado la existencia de patrones congruentes entre taxones (McKnight *et al.* 2007; Qian 2009b). Estudiarlos tiene implicancias útiles en ecología de la conservación, debido a la posibilidad del uso de taxones indicadores (Gioria *et al.* 2011; Westgate *et al.* 2014). Pero es necesario entender en profundidad las causas y mecanismos que los generan. En este marco, pocos estudios buscan responder de forma conjunta si existe congruencia entre patrones de diversidad beta entre diferentes taxones y si existe algún factor ambiental mayormente relacionado con estos patrones.

Dos comunidades pueden diferenciarse a través de dos procesos, el recambio de especies y el anidamiento (Baselga 2010; Almeida-Neto *et al.* 2012). El concepto de anidamiento fue acuñado dentro del contexto de biogeografía de islas, y fue definido como un proceso que genera que los ensambles más pequeños (i.e. menor riqueza de especies) sean subconjuntos de los ensambles más grandes (i.e. mayor riqueza de especies) (Ulrich *et al.* 2009). Los mecanismos que se proponen para generar este patrón están asociados a extinciones diferenciales (Doak & Mills 1994), colonizaciones diferenciales y/o hábitats anidados (Boecklen 1997). Por otro lado, el recambio de especies es un proceso que ocurre cuando unas especies reemplazan a otras generando ensambles con especies nuevas (Harrison *et al.* 1992; Koleff *et al.* 2003; Baselga 2010). Estos nuevos ensambles se formarían como resultado de los cambios determinados por un gradiente ambiental (Anderson *et al.* 2011). Distinguir entre estos dos procesos responsables en la generación de un patrón de diversidad beta puede proveer nuevas claves para el entendimiento de los mecanismos que generan patrones en la diversidad biológica (Brendonck *et al.* 2015; Gianuca *et al.* 2017). En los últimos años, impulsado por Baselga (2010), se ha comenzado a estudiar de qué manera el recambio y el anidamiento influyen en la generación de un patrón particular de diversidad beta. A su vez, identificar el proceso implicado en la diferenciación de dos comunidades es clave para diseñar estrategias efectivas de conservación (Angeler 2013). Si el anidamiento es mayormente responsable de la diferenciación entre comunidades, entonces priorizar el sitio con mayor riqueza garantizará conservar la mayor cantidad de especies diferentes (Boecklen 1997). Por el contrario, si es el recambio el principal componente de la

diferenciación, se necesitará priorizar varios sitios para preservar la mayor cantidad de especies diferentes.

Objetivos

Objetivo general

Comprender las causas de la variación espacial en la identidad de las especies de plantas y artrópodos herbívoros.

Objetivos específicos

1-Describir el patrón altitudinal de la disimilitud en la composición taxonómica de ortópteros y plantas con la altura

2-Estudiar la asociación entre la disimilitud de los ensambles de ambos taxones (congruencia de patrones).

3-Identificar las variables (ej., distancia geográfica, temperatura, humedad y productividad) que principalmente explican la disimilitud altitudinal en la composición taxonómica de los ensambles de ortópteros y plantas.

4-Estudiar el proceso, recambio o anidamiento, que domina la disimilitud en la composición taxonómica de los ensambles.

Hipótesis y predicciones

El grado de diferenciación o disimilitud taxonómica entre dos comunidades se encuentra relacionado a dos procesos que no son mutuamente excluyentes, a continuación se presentan las hipótesis relacionadas a cada uno y las predicciones derivadas:

Hipótesis de la deriva ecológica: se plantea que el grado de diferenciación de dos comunidades está influenciado por la distancia geográfica entre ellas. Dado que las especies tienen una capacidad de dispersión limitada, su ocurrencia en un determinado lugar depende de su capacidad de llegar.

Se predice que la similitud taxonómica de plantas y ortópteros será mayor cuanto menor sea la distancia geográfica entre los sitios.

Hipótesis de la similitud ambiental: Se plantea que las características ambientales determinan la identidad de las especies que ocurren en cada sitio, debido a que las especies solo pueden ocurrir en el rango de condiciones ambientales que coinciden con su nicho ecológico.

Se predice que tanto la similitud taxonómica entre las comunidades de plantas como la similitud entre las comunidades de ortópteros de las diferentes altitudes será mayor cuanto mayor sea la similitud ambiental entre los sitios.

Materiales y métodos

Análisis de datos

Estudiamos los cambios en la composición de especies tanto de plantas como de ortópteros utilizando índices de disimilitud. Primero se obtuvieron las matrices de sitios por especies para cada uno de los dos taxones y para cada una de las tres montañas de forma independiente. Se obtuvieron entonces seis matrices; en cada una de ellas se incluyeron los sitios con al menos una especie y las especies con incidencia mayor a uno (Jongman *et al.* 1995). Por otro lado, se generó una matriz de datos con la altura, la posición geográfica y las variables ambientales por sitio para cada montaña.

Para evaluar la forma del patrón altitudinal de diferenciación entre todos los pares de sitios se estimó la disimilitud de especies a partir del índice de Sorensen y la distancia altitudinal. Luego, para describir el cambio en la composición de los ensambles de ortópteros y plantas a lo largo del gradiente altitudinal se confeccionaron gráficos de dispersión para cada uno de los taxones, con la disimilitud de especies y en función de la distancia altitudinal. A su vez, para facilitar la descripción visual del patrón se agregó a los gráficos de dispersión una curva suavizada. Todos los análisis se realizaron con el programa *R* (R Core Team 2016). En particular, para estimar las medidas de distancia se utilizó la función *vegdist* del paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2018), y para generar la curva suavizada se utilizó la función *loess*, una función básica de *R* (R Core Team 2016).

Para cuantificar en qué medida los patrones de disimilitud son congruentes se realizó una correlación de Kendall. Este método para estimar correlaciones permite obtener un coeficiente de correlación y su significancia para un conjunto de datos en que algún valor de la variable se repita (e.g. más de un valor de disimilitud igual a uno) (Yau 2018). Se utilizó la función *cor.test*, una función básica de *R* (R Core Team 2016).

Para analizar en qué medida el patrón de diversidad beta de ambos taxones puede ser descrito por la disimilitud ambiental o la distancia geográfica se utilizó un enfoque basado en la selección de modelos. Particularmente, se construyeron dos conjuntos de modelos de regresión, uno para ortópteros y otro para plantas, considerando como variables respuesta la disimilitud taxonómica de ortópteros por un lado y de plantas por otro. Como variables explicativas se consideraron la distancia geográfica, la disimilitud ambiental (i.e. la disimilitud considerando todas las variables ambientales en conjunto) y la disimilitud para cada variable ambiental de forma independiente. El conjunto de variables ambientales utilizadas para cada taxón se eligió evaluando su pertinencia biológica (Tabla IV.1). Las matrices de disimilitud se obtuvieron a partir del índice de distancia Euclídea sobre los valores estandarizados de cada variable. Por otro lado, la distancia geográfica se calculó a partir de las coordenadas geográficas de cada sitio obteniéndose valores de distancia en km. Las matrices de disimilitud se obtuvieron calculando la distancia entre todos los pares de sitios pertenecientes a una misma montaña.

Tabla IV.1. Variables explicativas consideradas para cada taxón.

Variables consideradas	Ortópteros	Plantas
Temperatura	X	X
Humedad del suelo	-	X
NDVI	X	-
Desvío estándar NDVI	X	-
Escabrosidad	X	X
Composición del ensamble de plantas	X	-
Componente de nutrientes	-	X
Componente de salinidad	-	X

“X”: Variable incluida en los modelos; “-”: Variable no incluida por carecer de sentido biológico para el taxón en particular.

En cada modelo de regresión construido se incorporó la estructura de agrupamiento espacial de los datos incluyendo el factor. Así, el modelo nulo generado incluyó únicamente dicho factor. Dado que los valores de disimilitud se encuentran dentro del intervalo entre 0 y 1, se utilizaron regresiones beta que son una extensión de los modelos lineales generalizados (Ferrari & Cribari-Neto 2004; Alahuhta *et al.* 2017; Soininen *et al.* 2017).

La regresión beta fue especialmente desarrollada para modelar la respuesta de una variable continua en el intervalo abierto entre 0 y 1 (Ferrari & Cribari-Neto 2004; Cribari-Neto & Zeileis 2009). Sin embargo, no es capaz de modelar los valores exactos 0 y 1, y por lo tanto en caso de existir se les debe dar un tratamiento particular. Una de las aproximaciones consiste en utilizar modelos mixtos, que estiman una función de probabilidad compuesta por varias partes según el valor de la variable respuesta (Zuur *et al.* 2012). Para variables con distribución beta pero que además contienen el 0 y el 1, se utilizan los modelos conocidos como beta inflados. Los modelos beta inflados estiman una probabilidad para el 0, otra para valores mayores a 0 pero menores a 1 y otra probabilidad para el valor 1 (Rigby *et al.* 2017). A partir de los modelos generados para cada taxón se realizó un proceso de selección de acuerdo con el criterio de AIC. Por último, los modelos seleccionados fueron validados a partir de los gráficos diagnósticos de los residuos. En particular, para modelar la similitud tanto de plantas como de

ortópteros se utilizaron modelos beta inflados en cero, ya que no se registraron valores de similitud iguales a uno. Los modelos fueron implementados mediante el paquete *gamlss* (Rigby & Stasinopoulos 2005) del programa R (R Core Team 2016).

Para evaluar en qué medida los cambios espaciales en la composición de especies pueden ser el resultado del reemplazo o de la pérdida/ganancia de especies se utilizó el marco teórico propuesto por Baselga (2010). Para ello se estimó el índice de Sorensen para cuantificar la disimilitud total, el índice de Simpson para cuantificar la disimilitud debida al reemplazo (componente de recambio) y la diferencia entre ambos para cuantificar la disimilitud debida a la pérdida o ganancia de especies (componente de anidamiento) (Baselga 2010; Baselga & Orme 2012). Se formularon modelos de regresión de cada componente en función de la disimilitud ambiental que mejor explicó la disimilitud taxonómica de cada uno de los dos taxones. Se evaluó cuál de los dos modelos explicó una mayor variabilidad de los datos mediante un pseudo R^2 para modelos mixtos. Los análisis estadísticos fueron realizados en el programa R (R Core Team 2016) utilizando el paquete *betapart* (Baselga & Orme 2012) para obtener las dos componentes de la diversidad beta y el paquete *gamlss* para las regresiones y el cálculo del pseudo R^2 (Rigby *et al.* 2017).

Resultados

La disimilitud en la composición de especies de ortópteros y de plantas, considerando comparaciones entre todos los pares de sitios dentro de una misma montaña, mostró un patrón de aumento a medida que la distancia altitudinal entre los sitios fue mayor (Figura IV.1). A su vez, se encontró que existe congruencia entre los patrones de disimilitud de ortópteros y plantas. El valor del coeficiente de correlación de Kendall fue de 0.32 ($p < 0,05$).

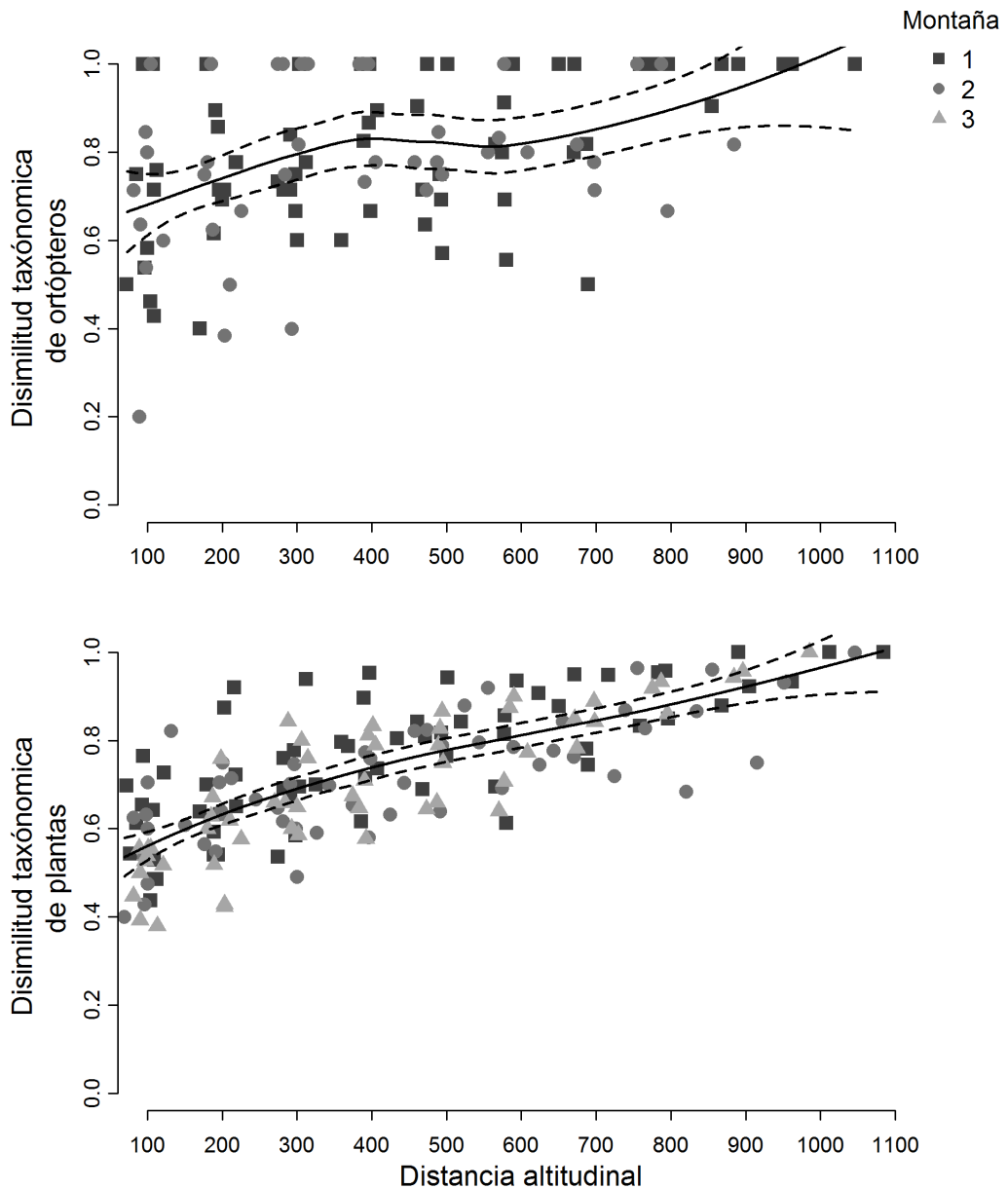


Figura IV.1. Patrón altitudinal de disimilitud en la composición de especies de ortópteros y de plantas para cada una de las montañas. . La línea es un modelo de regresión local para las tres montañas en conjunto con un intervalo de confianza del 95%.

El proceso de selección de modelos mostró que la disimilitud de los ensambles de ortópteros está relacionada de forma equivalente con la disimilitud en temperatura y la disimilitud en la composición de plantas (Tabla IV.2). La disimilitud de la composición de los ensambles de ortópteros aumentó a medida que los sitios difieren en temperatura o composición de plantas de forma muy similar para las tres montañas (Tabla IV.3) (Figura

IV Patrones en la composición de especies

IV.2). Para el caso de las plantas el conjunto de modelos más probables ($\sum AIC w > 0.9$) solo fue integrado por el modelo que contenía a la disimilitud en temperatura, siendo éste el mejor modelo (Tabla IV.2). Por lo tanto, en las tres montañas, la disimilitud de la composición de los ensambles de plantas aumentó a medida que los sitios diferían en su temperatura promedio del verano (Tabla IV.3) (Figura IV.3).

Tabla IV.2. Modelos de regresión para la similitud de los ensambles de ortópteros en función de la disimilitud de las distintas variables dependientes, seleccionados con una confianza del 90%.

Taxón	Modelo	AIC	ΔAIC	AIC w	$\sum AIC w$
Ortópteros	dT	36.93	-	0.54	0.54
	dP	38.37	1.45	0.26	0.80
	dAmb	36.93	2.18	0.18	0.99
Plantas	dT	-262.98		1.00	1.00

dP: Disimilitud en la composición de plantas; dT: Disimilitud en temperatura promedio del verano; dAmb: Disimilitud en todas las variables ambientales; AIC: Criterio de información de Akaike; ΔAIC : Diferencia de un dado AIC con el menor AIC; AIC w: Peso del criterio de información de Akaike; $\sum AIC w$: Peso del criterio de Akaike acumulado.

Tabla IV.3. Parámetros, en escala del predictor lineal, de los mejores modelos para describir la respuesta de la disimilitud taxonómica de ortópteros y plantas entre todos los pares de sitios de cada montaña.

Taxón	Modelo	Coeff.	ES	Int.	ES
Ortópteros	dT	0.42	0.11		
	Montaña 1			0.48	0.15
	Montaña 2			0.49	0.17
	Montaña 3			0.32	0.15
	dP	0.17	0.09		
	Montaña 1			0.68	0.15
	Montaña 2			0.72	0.18
	Montaña 3			0.61	0.16
	Plantas	dT	0.77	0.06	
Montaña 1				0.32	0.09
Montaña 2				0.03	0.1
Montaña 3				-0.05	0.09

dP: Disimilitud en la composición de plantas; dT: Disimilitud en temperatura promedio del verano; Coeff: Pendiente Int: Ordenada al origen; ES: Error estándar

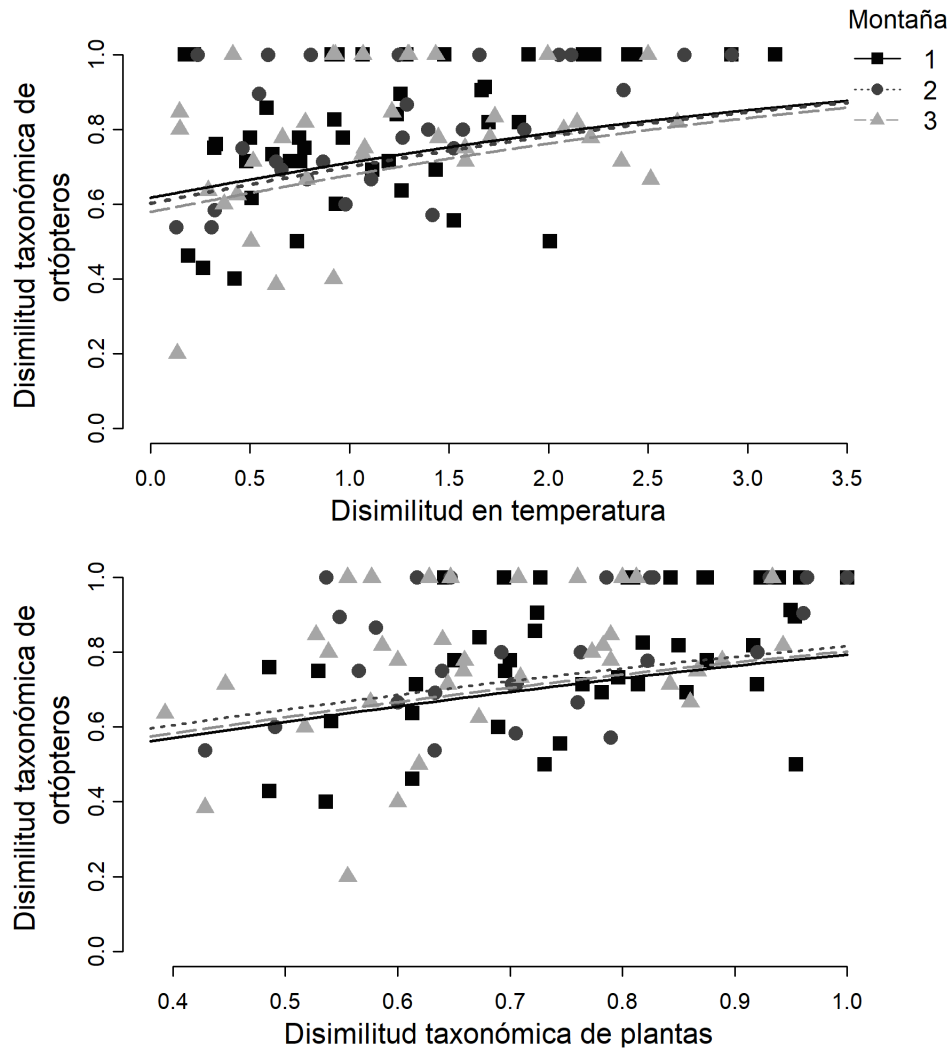


Figura IV.2. Modelos para la disimilitud de los ensambles de ortópteros en función de la disimilitud en temperatura y en los ensambles de plantas.

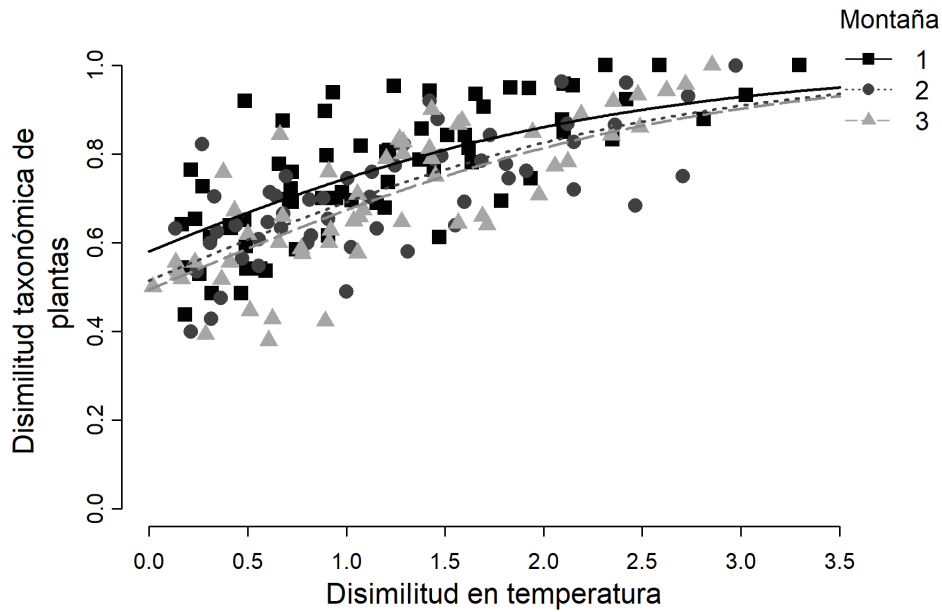


Figura IV.3. Modelo del decaimiento en la similitud de los ensambles de plantas en función de la disimilitud de temperatura.

Los dos componentes de la disimilitud, el recambio y el anidamiento, fueron analizados en función de la disimilitud en composición de plantas y temperatura, para el caso de los ortópteros. En ambos casos el componente de anidamiento absorbió una mayor proporción de la disimilitud taxonómica que el componente de recambio (Tabla IV.4). Contrariamente, para el caso de las plantas el componente de recambio absorbió una mayor proporción de la disimilitud taxonómica que el componente de anidamiento (Tabla IV.4).

Tabla IV.4. Variabilidad explicada por los componentes de recambio y anidamiento para cada taxón en función de la disimilitud que mejor explica el patrón de diversidad beta.

Taxón	Modelo/Disimilitud	Pseudo R ²	
		Recambio	Anidamiento
Ortópteros	dT	0.026	0.034
	dplan	0.029	0.056
Plantas	dT	0.32	0.009

dplan: Disimilitud en la composición de plantas; dT: Disimilitud en temperatura; Pseudo R²: variabilidad explicada.

Discusión

Los resultados indicaron la presencia de un patrón de diversidad beta para las plantas en respuesta a la diferencia de temperatura entre los sitios, generado por el proceso de recambio de especies. Para el caso de los ortópteros el patrón de diversidad beta podría ser ocasionado, de igual forma que el patrón de las plantas, por una respuesta a los cambios de temperatura, pero también por una respuesta a los cambios en la composición de plantas. Por lo tanto, la congruencia entre los patrones de diversidad beta puede deberse tanto a la relación funcional que los une (dado que los ortópteros se alimentan de las plantas) como por una respuesta a un mismo factor ambiental. Para ambos taxones estos resultados estarían apoyando la hipótesis del filtrado ambiental para entender el proceso de formación de ensamblajes.

La disimilitud en la composición taxonómica de ortópteros y plantas aumentó con la distancia altitudinal. Fuertes patrones de aumento de la disimilitud en la composición de especies con la distancia geográfica han sido descritos (Nekola & White 1999; Qian & Ricklefs 2007), y también con la distancia altitudinal, tanto para plantas (Kluth & Bruehlheide 2004; Bryant *et al.* 2008; Tang *et al.* 2012; Zhang *et al.* 2016b) como para ortópteros (Rominger *et al.* 2009; Fournier *et al.* 2017), en concordancia con lo que se conoce como la primer ley de la geografía de Tobler (Miller 2004). Esta ley enuncia que lo cercano se parece más que lo lejano (Tobler 1970). A su vez, se encontró que existe congruencia entre ambos patrones. Sin embargo, la congruencia es moderada. Otros autores también han encontrado congruencia de similar magnitud entre patrones altitudinales de diversidad beta para plantas y algunos grupos de artrópodos (Su *et al.* 2004; Duan *et al.* 2016). En cambio, Zhang *et al.* (2016) encontraron valores de congruencia particularmente altos al considerar la congruencia entre plantas y un grupo de órdenes de insectos. La evidencia hasta el momento parece sugerir que la utilidad de los taxones indicadores es limitada y su uso debería ser evaluado detalladamente en cada caso (Westgate *et al.* 2014).

Al evaluar los factores ambientales que podrían ocasionar los patrones de diversidad beta se encontró que la disimilitud en la comunidad de ortópteros es mayor cuanto mayor es la disimilitud en los valores de temperatura entre sitios. Esto sugiere que la

temperatura estaría determinando qué especies pueden permanecer en cada sitio. Los ortópteros se ven altamente influidos por la temperatura; resultados de trabajos previos en gradientes altitudinales sugieren que solo las especies que presentan ciertas características reproductivas pueden adaptarse a ambientes más fríos. Se mencionan, por ejemplo, ventajas para las especies univoltinas (Betina *et al.* 2017) y para las especies que tienen la capacidad de oviponer en la vegetación en vez de en el suelo (Fournier *et al.* 2017). A su vez, también la disimilitud taxonómica de plantas dio cuenta de la disimilitud del ensamble de ortópteros, lo que podría estar reflejando las relaciones funcionales que se dan entre ambos taxones. Estudios previos registraron asociaciones entre la comunidad de plantas y algunas especies de ortópteros (Torrusio *et al.* 2002). Esto posiblemente se deba a que si bien, la mayoría de los ortópteros son polípagos, se ha encontrado que seleccionan las plantas sobre las cuales se alimentan (Bernays & Chapman 2000; Sirin *et al.* 2010; Masloski *et al.* 2014). Asociaciones entre la composición de dos taxones debido a relaciones tróficas también han sido observadas entre aves y plantas (Rotenberry 1985; Lee & Rotenberry 2005). Estos resultados indican que el filtrado ambiental, a través de componentes bióticos y/o abióticos, está estructurando la comunidad de ortópteros a lo largo del gradiente.

La comunidad de plantas resulto más similar cuanto más similares fueron las condiciones de temperatura entre los sitios. Estudios previos en el mismo gradiente altitudinal ya sugerían una posible respuesta a la temperatura por parte del ensamble de plantas (Giorgis *et al.* 2017). Otros estudios en gradientes altitudinales también encontraron efectos de la temperatura en los patrones de diversidad beta de plantas (Tang *et al.* 2012). Los resultados indican que la comunidad de plantas de las Sierras de Córdoba podría estar estructurada por las condiciones ambientales dadas por la temperatura, o sea por procesos relacionados al filtrado ambiental. El clima es propuesto como un filtro ambiental actuando en una primera instancia para determinar qué especies ocurren en un sitio (Woodward & Diament 1991; de Bello *et al.* 2013). En particular, una baja temperatura ocasiona en las plantas una variedad de efectos como el aletargamiento del metabolismo y acumulación de radicales libres que producen estrés oxidativo o incluso el congelamiento del agua en las células (Beck *et al.* 2004). La temperatura ha sido registrada como un factor limitante de la distribución de especies

en zona de montaña (Antoine *et al.* 1998). Se destaca que los cambios en la temperatura a lo largo del gradiente podrían ocasionar un cambio en las relaciones de competencia entre las plantas, dando la forma definitiva al patrón observado (Gotelli & McCabe 2002). Por otro lado, se destaca que la respuesta de la similitud de la comunidad de plantas a la temperatura da indicios de que la composición de ortópteros podría estar respondiendo de forma indirecta a la composición en la comunidad de plantas, siendo esta respuesta mediada por la temperatura.

La hipótesis de la deriva ecológica, no fue sustentada por los resultados encontrados. Posiblemente, la dispersión no sea limitante para los taxones considerados en estas distancias, tal como se propone para los gradientes altitudinales en general (McCain & Grytnes 2010). A su vez, al considerar la disimilitud debida a todas las variables ambientales no fue posible explicar la disimilitud en la composición de los ensambles, tanto de ortópteros como de plantas. Esto podría deberse a la inclusión de factores ambientales que no influyen en la capacidad de las especies de permanecer o no en un sitio determinado, o al menos que esa respuesta no se puede detectar a esta escala de estudio. Es posible que exista una jerarquía en los efectos de las distintas limitantes (de Bello *et al.* 2013); complementar este estudio con otro a escala de sitio podría confirmar esta posibilidad. En síntesis, es posible que las especies logren dispersarse en todo el gradiente, pero que las condiciones ambientales dadas por la temperatura, determinen qué especies pueden sobrevivir y establecerse.

El análisis de los componentes de recambio y anidamiento del patrón de disimilitud taxonómica mostró, para los ortópteros, que el anidamiento es mayormente responsable del patrón. Esto podría indicar que a medida que la temperatura o la comunidad de plantas cambian, el ambiente ofrece sucesivamente un menor espacio de nichos; los cuales estarían anidados unos en otros generando que se pierdan más especies de ortópteros de las que se ganan. En cambio, el patrón de disimilitud de la comunidad de plantas se produjo principalmente por el proceso de recambio, indicando que a lo largo del gradiente las comunidades se diferencian por reemplazo de especies. Previamente Soininen *et al.* (2017) encontraron que esta es la principal componente de la diversidad beta a lo largo de gradientes latitudinales para diversos taxones. Estos

resultados podrían estar indicando que el cambio ambiental, tanto altitudinal como latitudinal, ofrece a las especies nuevos espacios de nicho para ocupar, al tiempo que elimina otros. Desde una perspectiva aplicada, los esfuerzos de conservación en las Sierras de Córdoba deberían cubrir todo el gradiente, si se quisieran conservar las especies de plantas. En cambio, para los ortópteros sería suficiente con conservar los sitios de mayor riqueza, dado que el proceso de anidamiento domina el patrón de diversidad beta en este taxón. La discrepancia en el proceso que domina la diferenciación de los ensambles de ortópteros y plantas, aun cuando esta diferenciación es explicada en ambos casos por la temperatura, deja en evidencia la necesidad de considerar una variedad de taxones para la planificación de estrategias de conservación.

CAPÍTULO

V

Herbivoría en las montañas: desentrañando el patrón altitudinal y sus causas

Introducción

Las interacciones entre los organismos se suelen presentar con distintas intensidades a lo largo de gradientes ambientales. Dobzhansky (1950) propuso que las interacciones biológicas son más fuertes hacia el ecuador, ya que planteaba que en las zonas tropicales las condiciones físicas (temperatura, humedad) no presentan un problema adaptativo. En cambio, las fuertes interacciones conformarían una compleja red; donde la competencia en conjunto con otras interacciones se presentarían como un factor determinante para las especies. Desde entonces se han explorado una variedad de

interacciones entre especies a lo largo de gradientes latitudinales (Schemske *et al.* 2009), como ser interacciones predador-presa (Lindén 1988; Sanford 2003) y planta-polinizador (Ollerton & Cranmer 2002), competencia interespecifica (Bertness & Ewanchuk 2002), mutualismo (Vander Wall *et al.* 2016), frugivoría (Dalsgaard 2017) y herbivoría (Coley & Barone 1996; Adams & Zhang 2009). Sin embargo, aún se debate acerca de la existencia del patrón latitudinal en la intensidad las interacciones biológicas (Moles & Ollerton 2016).

Actualmente la evidencia sugiere que la magnitud de la herbivoría tiende a disminuir desde el ecuador hacia los polos (Salazar & Marquis 2012; Kozlov *et al.* 2015; Kozlov & Klemola 2017) tal como predijo Dobzhansky (1950). Sin embargo, estos patrones son el resultado de un gradiente ambiental complejo a lo largo del cual los factores que varían son muchos. En los últimos años se ha enfatizado la investigación de los patrones de herbivoría en gradientes ambientales teniendo en cuenta diferentes factores explicativos (Mazía *et al.* 2004; Adams & Zhang 2009; Garibaldi *et al.* 2011b; Turcotte *et al.* 2014; Kozlov *et al.* 2015). Sin embargo, aún no hay consenso en cuanto a los mecanismos que los generan y las principales variables ambientales explicativas (Adams & Zhang 2009; Andrew *et al.* 2012; Salazar & Marquis 2012; Anstett *et al.* 2016; Kozlov & Klemola 2017).

En la búsqueda de los mecanismos causales del patrón latitudinal de herbivoría, comenzó a tener relevancia el estudio de la herbivoría en gradientes altitudinales. Esto se debe a que se reconocen ciertas ventajas al trabajar en ambientes donde se dan grandes cambios ambientales en distancias cortas. Entre las ventajas se encuentra la posibilidad de minimizar los efectos de la dispersión, la duración del día o la estacionalidad (McCain & Grytnes 2010; Garibaldi *et al.* 2011a; Pellissier *et al.* 2012). Los trabajos realizados sobre patrones altitudinales de herbivoría por artrópodos han documentado una disminución de la herbivoría con la altitud (Alonso 1999; Scheidel *et al.* 2003; Garibaldi *et al.* 2011a), la ausencia de patrón (Scheidel & Bruelheide 2001; Bito *et al.* 2011; Galmán *et al.* 2018) e incluso un aumento de la herbivoría con la altitud (Scheidel *et al.* 2003; Abdala-Roberts *et al.* 2016). Si bien la altitud es un buen indicador de los cambios en la temperatura, otros factores ambientales muestran

comportamientos más complejos. Sin embargo, suele usarse solo la altitud como factor explicativo (Körner 2007); incorporar factores ambientales podría contribuir a encontrar las discrepancias en las formas de los patrones altitudinales de herbivoría.

Los mecanismos propuestos para explicar los patrones de herbivoría por artrópodos incluyen factores bióticos y abióticos relacionados a los artrópodos herbívoros y/o a las plantas. Se ha planteado que la productividad primaria es uno de los factores bióticos que puede afectar la magnitud de la herbivoría (Cyr & Pace 1993; Fraser & Grime 1997; Pace *et al.* 1999; Mazía *et al.* 2004). Una relación positiva entre la productividad y la herbivoría indicaría que la regulación trófica de los herbívoros está dada por la disponibilidad de recursos, revelando la existencia de un control trófico ascendente (McNaughton *et al.* 1989). Por otro lado estudios basados en el control trófico de los herbívoros proponen que cuando la productividad es alta, los predadores controlan a los herbívoros, disminuyendo la herbivoría, revelando la existencia de un control trófico descendente (Fraser & Grime 1997; Pace *et al.* 1999). En gradientes ambientales se ha encontrado una disminución de la herbivoría en ambientes más productivos (Fraser & Grime 1997; Mazía *et al.* 2004, 2012), pero también la respuesta contraria (McNaughton *et al.* 1989; Cyr & Pace 1993; Loranger *et al.* 2014).

La diversidad de plantas también se ha propuesto como un factor determinante de la herbivoría, siendo el mecanismo de acción un tema de discusión (Root 1973; Finch & Collier 2000; Unsicker *et al.* 2006; Kozlov & Zvereva 2016). La hipótesis de la concentración de recursos (*"The Resource Concentration Hypothesis"*) propone que, a mayor diversidad de plantas será menor la magnitud de la herbivoría que ejercen los herbívoros especialistas (i.e que solo se alimentan de un especie de planta) debido a que es menos probable que encuentren su recurso (Root 1973; Pacala & Crawley 1992; Finch & Collier 2000). A nivel de la comunidad de plantas se puede esperar que a mayor diversidad, menor herbivoría como consecuencia de la disminución de herbívoros especialistas (Unsicker *et al.* 2006). La hipótesis de los enemigos (*"The Enemy Hypotheses"*) plantea que una mayor diversidad de plantas favorece una mayor diversidad de predadores (Root 1973) disminuyendo la herbivoría en la comunidad de plantas (Unsicker *et al.* 2006). Las respuestas encontradas incluyen una disminución de

la herbivoría con la diversidad de plantas tanto en gradientes de diversidad naturales (Sobek *et al.* 2009) como en estudios experimentales (Unsicker *et al.* 2006). Sin embargo, también en estudios experimentales, se ha encontrado un aumento de la herbivoría al aumentar la diversidad de plantas (Scherber *et al.* 2006; Loranger *et al.* 2014). Es posible que una mayor diversidad de plantas permita mejorar la proporción de nutrientes consumida por los herbívoros, incrementando así su abundancia (Loranger *et al.* 2014). En particular, se ha encontrado que los ortópteros incrementan la cantidad de huevos por puesta y su supervivencia, lo que conlleva a una mayor abundancia, cuando se incrementa la riqueza de plantas (Unsicker *et al.* 2017). En síntesis, la diversidad de la comunidad de plantas parece ser un factor clave para explicar la herbivoría en una comunidad de plantas. Aun así, el tipo de relación y el mecanismo subyacente es un tema de debate.

La temperatura ha sido documentada como un factor determinante de la herbivoría (Bale *et al.* 2002; Abdala-Roberts *et al.* 2016; Galmán *et al.* 2018) pudiendo afectar tanto a los herbívoros como a los atributos foliares. Por un lado, la temperatura puede disminuir la abundancia o actividad de herbívoros disminuyendo la herbivoría (Bale *et al.* 2002; Garibaldi *et al.* 2011b). A su vez, una mayor temperatura puede tener un efecto positivo en diferentes rasgos de los herbívoros (i.e. tamaño, supervivencia, fecundidad), lo que supone una mayor presión de herbivoría (Zvereva & Kozlov 2006). En particular, se ha encontrado un efecto positivo de la temperatura sobre la abundancia de artrópodos herbívoros, la cual a su vez se relaciona positivamente con la herbivoría (Garibaldi *et al.* 2011a). Por otro lado, la temperatura podría influenciar atributos foliares, los cuales pueden influir en la magnitud de la herbivoría (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2003; Zehnder *et al.* 2009; Garibaldi *et al.* 2011b; Turcotte *et al.* 2014). En gradientes altitudinales se espera que a mayor altitud la dureza de las hojas sea mayor, debido a las condiciones climáticas más extremas dadas principalmente por la temperatura (Garibaldi *et al.* 2011b; Rasmann *et al.* 2014). Una mayor dureza de las hojas está relacionada o una mayor concentración de compuestos de carbono, confiriéndole a éstas una menor calidad nutricional y en consecuencia una menor palatabilidad, disminuyendo así la herbivoría (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2003; Moles *et al.* 2011; Onoda *et al.* 2011; Descombes *et al.* 2017).

El estudio de los factores que influyen en la herbivoría por artrópodos ha sido abordado mediante una variedad de diseños muestrales y experimentales. Sin embargo, la mayor parte de los trabajos en gradientes naturales se encuentran focalizados en la herbivoría sobre una o muy pocas especies de plantas o sobre los efectos de los brotes (“*outbreaks*”) de insectos herbívoros (Kozlov & Zvereva 2016). Además, los trabajos que evalúan la herbivoría en la comunidad de plantas tienen mayoritariamente un enfoque experimental (Chase *et al.* 2000; Scherber *et al.* 2006; Unsicker *et al.* 2006; Loranger *et al.* 2014) o se efectúan a partir de una base de datos que fue generada a partir de mediciones realizadas por diferentes grupos de investigaciones en diferentes especies (Galmán *et al.* 2018). A su vez, rara vez se han evaluado las hipótesis mencionadas previamente de forma conjunta, menos aun considerando la herbivoría en toda la comunidad de plantas a lo largo de un gradiente ambiental. Por lo tanto, evaluaremos la magnitud de la herbivoría en la comunidad de plantas y su relación con los diferentes factores ambientales que se proponen en la literatura.

Objetivos

Objetivo general

Describir el patrón altitudinal de herbivoría por artrópodos y analizar su relación con factores bióticos y abióticos.

Objetivo específicos

- 1- Describir el patrón altitudinal de herbivoría.
- 2- Estudiar el patrón altitudinal de herbivoría en respuesta a la temperatura, la abundancia de ortópteros, la productividad del ambiente, la diversidad de plantas y los atributos foliares.

Hipótesis y predicciones

La herbivoría está regulada por múltiples factores, a continuación se enuncian las hipótesis formuladas para explicar la magnitud de la herbivoría a partir del marco teórico presentado y la predicción derivada.

La hipótesis de la regulación trófica ascendente plantea que la herbivoría está limitada por la disponibilidad de recursos.

Se predice un aumento en la frecuencia de herbivoría con el incremento en la productividad primaria en gradientes altitudinales.

La hipótesis del enemigo y la hipótesis de la concentración de recursos plantean que la diversidad de plantas limita la herbivoría ya sea favoreciendo el control de los predadores sobre los herbívoros o dificultando el encuentro de un ejemplar de la especie de planta huésped.

Se espera que a mayor diversidad de plantas disminuya la frecuencia de herbivoría.

La hipótesis de la proporción de nutrientes plantea que a mayor diversidad de plantas los herbívoros tienen la posibilidad de seleccionar su alimento en respuesta a sus necesidades nutricionales mejorando así su éxito reproductivo .

Se espera que a mayor diversidad de plantas aumente la frecuencia de herbivoría

La hipótesis de la temperatura plantea que la intensidad de la herbivoría está limitada por la disminución altitudinal de la temperatura.

Se espera mayor frecuencia de herbivoría a menor altitud donde la temperatura es mayor.

La hipótesis de los atributos foliares plantea que éstos limitan la herbivoría.

Se espera mayor frecuencia de herbivoría a menor dureza foliar.

La hipótesis de la abundancia plantea que la abundancia de artrópodos herbívoros limita la herbivoría.

Se espera mayor frecuencia de herbivoría a mayor abundancia de ortópteros.

Materiales y métodos

Análisis de datos

La descripción del patrón altitudinal de la frecuencia de herbivoría (número de hojas con signos de herbívora en relación al número total de hojas evaluadas, ver: Capítulo II: Estimación de herbivoría) se realizó a partir de un gráfico de dispersión de la frecuencia de herbivoría en función de la altitud. Para facilitar la descripción visual del patrón se agregó a los gráficos de dispersión una curva suavizada (ver Capítulo II: Descripción de los patrones altitudinales).

Para analizar la respuesta de la frecuencia de herbivoría a los cambios altitudinales de las distintas variables explicativas (Tabla V.1) se construyeron modelos de regresión univariados y se realizó un proceso de selección de modelos para determinar cuál o cuáles de los factores propuestos tienen mayor soporte (Burnham & Anderson 2002). Se incluyó un modelo nulo para analizar la posibilidad de una ausencia de patrón altitudinal. Las regresiones construidas se evaluaron mediante modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) modelando la frecuencia de herbivoría con una distribución binomial. Esta distribución es la que siguen típicamente los datos obtenidos como número de éxitos (hojas con signos de herbivoría) en una secuencia de ensayos (número de hojas evaluadas) (Buckley 2015). Se especificó en el modelo el número de hojas evaluadas (o intentos/ensayos) utilizados para el cálculo de la frecuencia, mediante el argumento pesos (“*weights*”) dado que esto influye sobre la confianza de esa estimación (Buckley 2015). Se incorporó en los modelos la estructura de agrupamiento de los datos en tres montañas incluyendo el factor fijo montaña en cada modelo (ver Cap II: Especificación y selección de modelos). Además, se incorporó en los modelos un efecto aleatorio a nivel de la observación (olre: *observation-level random effect*) debido a que si no los modelos se alejan del supuesto de dispersión que enuncia que la varianza es igual a la media, presentando sobre-dispersión (Fox *et al.* 2015; Harrison 2015). Un modelo que contiene un efecto aleatorio del tipo olre, estima una varianza para ese efecto y de esta manera absorbe la varianza de los datos que no puede ser explicada por el tipo de distribución; por lo tanto el modelo resultante ya no presenta sobre-dispersión (Harrison 2015). Este tratamiento de la sobre-dispersión

supone que ésta no es producto de ningún proceso biológico en particular y por lo tanto no interesa modelarla. Se utilizó la función *glmer* del paquete *lme4* en R (Bates *et al.* 2015). Estos modelos fueron analizados mediante la función *model.sel* del paquete *MuMin* en R (Bartoń 2016).

Tabla V.1. Variables propuestas para explicar la frecuencia de herbivoría.

Variables
NDVI
Diversidad de plantas
Temperatura
Dureza foliar
Abundancia de Ortópteros

Para la identificación del mejor modelo que permita predecir la frecuencia de herbivoría se utilizó la diferencia entre el valor mínimo del criterio de Akaike (AIC) y el valor del AIC para un determinado modelo; los modelos con una diferencia menor a dos unidades se consideran equivalentes. Además, se utilizaron los pesos del criterio de Akaike (AIC w) para elegir el modelo o el conjunto de modelos más probables (ver capítulo II: Especificación y selección de modelos). Una vez seleccionado el o los mejores modelos se evaluó que el valor del parámetro de dispersión cumpla con el supuesto de dispersión (Korner-Nievergelt *et al.* 2015). El cálculo del parámetro de dispersión se realizó con la función *dispersión_glmer* del paquete *blmecc* (Korner-Nievergelt *et al.* 2015).

Resultados

La frecuencia de herbivoría para las tres montañas en conjunto mostró una tendencia a disminuir en el extremo superior del gradiente de altitud (Figura V.1). En las zonas bajas y medias del gradiente se observa una tendencia estable, resultado del comportamiento aparentemente idiosincrásico de la frecuencia de herbivoría en cada montaña. En particular, en una de las montañas se registraron valores altos de frecuencia de herbivoría a altitudes bajas.

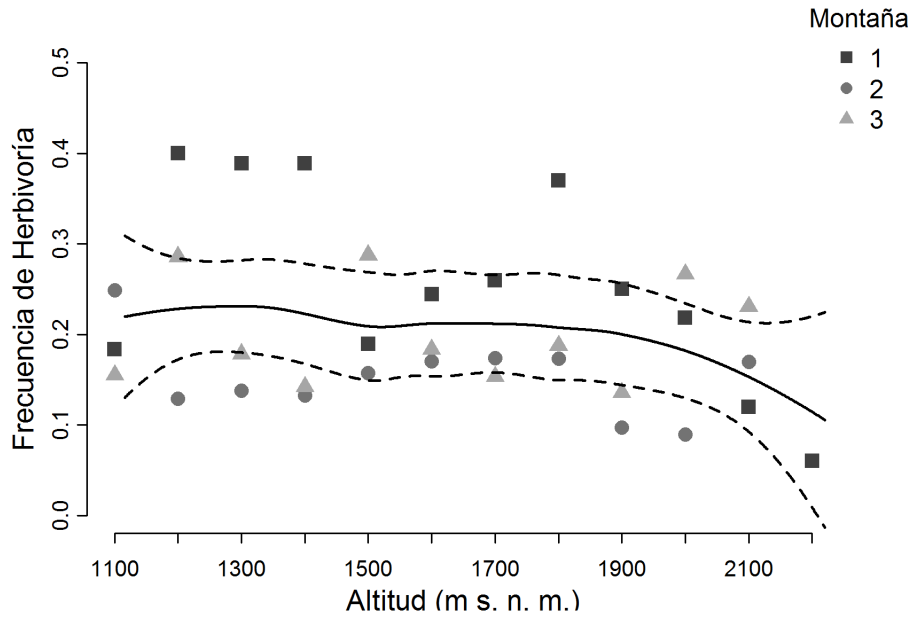


Figura V.1. Patrón altitudinal de la frecuencia de herbivoría. La línea de tendencia es una curva suavizada considerando las tres montañas en conjunto.

El modelo con la variable NDVI es el mejor para explicar el patrón de frecuencia de herbivoría ($\Delta AIC < 2$) (Tabla V.2). La relación entre la frecuencia de herbivoría y el NDVI fue positiva NDVI (Figura V.2) (Tabla V.3). Además, se puede ver que la montaña 1 tiene mayores valores de frecuencia de herbivoría que las montañas 2 y 3.

Tabla V.2. Modelos para la frecuencia de herbivoría, seleccionados con una confianza del 90%.

Modelo/Variabes	AIC	ΔAIC	AIC w	$\sum AIC w$
NDVI	260.25	-	0.54	0.54
Temperatura	263.13	2.89	0.13	0.66
Abundancia de Ortópteros	263.16	2.91	0.13	0.79
Nulo	263.65	3.41	0.10	0.89
Dureza	264.17	3.92	0.08	0.96

AIC: Criterio de información de Akaike; ΔAIC : Diferencia de un dado AIC con el menor AIC; AIC w: Peso del criterio de información de Akaike; $\sum AIC w$: Peso del criterio de Akaike. acumulado.

Tabla V.3. Parámetros, en escala del predictor lineal, del mejor modelo para describir la respuesta de la frecuencia de herbivoría.

Modelo	Coeff.	ES	Int.	ES
NDVI	1.92	0.73		
Montaña 1			-2.05	0.38
Montaña 2			-2.41	0.20
Montaña 3			-2.56	0.18

Coeff: Pendiente Int: Ordenada al origen; ES: error estándar

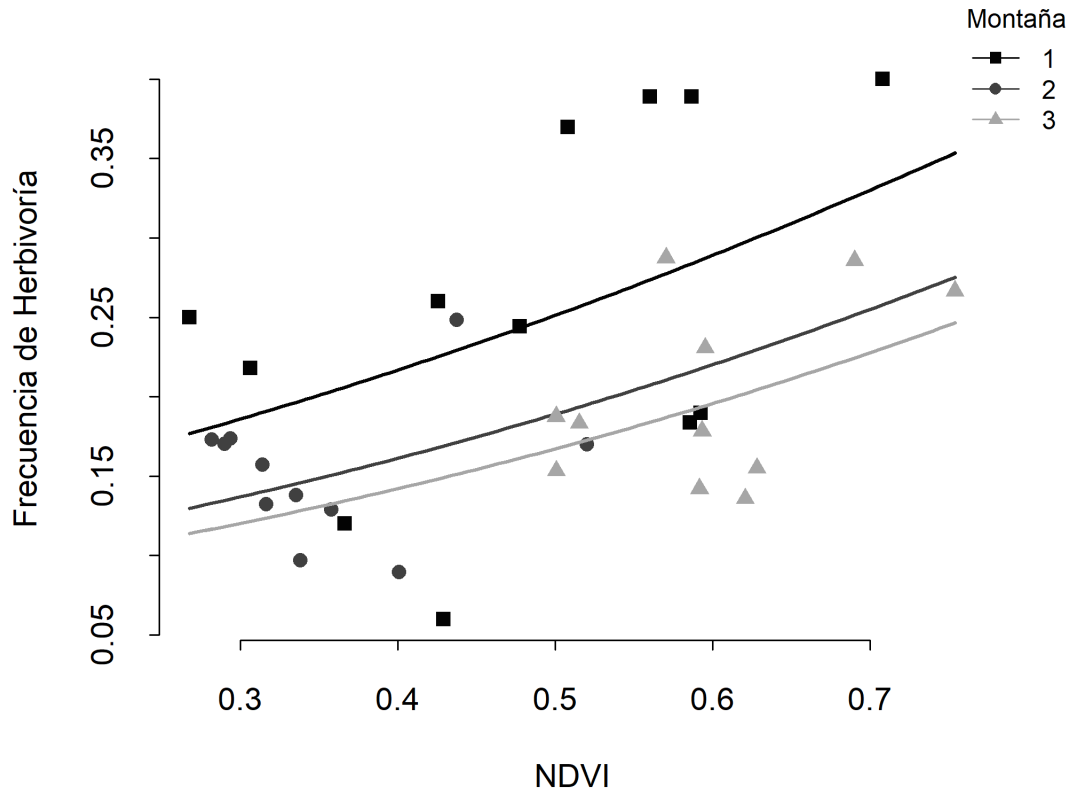


Figura V.2. Mejor modelo ajustado para la frecuencia de herbivoría ($\Delta AICc < 2$).

Discusión

La herbivoría disminuyó a lo largo del gradiente altitudinal. Este patrón es comúnmente encontrado en los gradientes altitudinales (Scheidel & Bruelheide 2001; Garibaldi *et al.* 2011a; Rasmann *et al.* 2014). Sin embargo, según un trabajo reciente que analizó el patrón altitudinal de herbivoría en zonas templadas y tropicales para 1027 especies de plantas, este patrón solo se detecta cuando se consideran especies leñosas (Galmán *et al.* 2018). Las especies leñosas han sido propuestas como recursos más

aparentes (“plant apparency theory”), es decir más estables y fáciles de encontrar, para los herbívoros que las especies herbáceas, motivo por el cual la magnitud de la herbivoría sobre ellas es mayor (Feeny 1976; Turcotte *et al.* 2014; Galmán *et al.* 2018). A su vez, Bito *et al.* (2011) encontraron que la herbivoría en la comunidad vegetal del sotobosque no respondió a la altitud. Posiblemente, las diferentes respuestas se deban a que la herbivoría en gradientes altitudinales es modulada por una variedad de factores ambientales, dado que bajo diferentes condiciones podría cambiar la preponderancia de los diferentes factores implicados en la generación del patrón. Según Lawton (1999) los patrones en ecología son contingentes, lo que implica que dependen de las circunstancias. Las circunstancias bajo las cuales unos factores son más relevantes que otros no han sido exploradas aún.

Los resultados indican que la productividad primaria es la variable más relevante para explicar la magnitud de la herbivoría a lo largo del gradiente altitudinal. La relación entre la productividad primaria y la intensidad de la herbivoría estaría indicando que existe una regulación trófica ascendente sobre los herbívoros (i.e. la productividad limitando a los herbívoros), apoyando los resultados encontrados por Fraser & Grime (1997) en un estudio experimental. A su vez, Cebrian & Lartigue (2004) encontraron una respuesta positiva de la herbivoría a la productividad primaria y la calidad nutricional. En ese sentido se destaca, que el índice utilizado para cuantificar la productividad primaria (NDVI) se ha encontrado que también cuantifica, el contenido de nitrógeno de las hojas (Hansen & Schjoerring 2003; Kawamura *et al.* 2005). Ritchie (2000) ha encontrado que el contenido nutricional de las hojas ejerce una fuerza de control ascendente sobre los herbívoros, posiblemente limitando su fecundidad (Awmack & Leather 2002). Una menor fecundidad llevaría a una menor abundancia de herbívoros y por lo tanto a una menor intensidad de herbivoría. Así, los resultados apoyan la idea de que hay un control biótico ascendente hacia los herbívoros, posiblemente regulada por la productividad primaria en conjunto con la calidad nutricional.

Sin embargo, es necesario considerar que, así como la vegetación puede ocasionar respuestas de los herbívoros, también los herbívoros pueden generar una respuesta de la vegetación (Worm & Duffy 2003). En particular, se ha registrado que la herbivoría

induce un crecimiento sobre-compensatorio en algunas plantas, es decir que la planta responde generando nuevo tejido en cantidades mayores al tejido perdido, lo que conlleva a un aumento de la productividad primaria (Schowalter 2016). Asimismo, se ha registrado que la abundancia de herbívoros afecta el ciclado de nutrientes, aumentando la disponibilidad de nitrógeno para las plantas y consecuentemente la productividad primaria (Belovsky & Slade 2000). Estos resultados evidencian la posibilidad de estar registrando una respuesta positiva de la vegetación a la presencia de artrópodos herbívoros.

Esclarecer los mecanismos de causa y efecto en interacciones biológicas, donde los efectos pueden ser recíprocos, es un desafío difícil de abordar en sistemas naturales. Sin embargo, identificar los factores que interactúan es un gran punto de partida para seguir desarrollando nuevos estudios diseñados para probar los posibles mecanismos. Nuevas investigaciones sobre la intensidad de la herbivoría en conjunto con los posibles factores bióticos y abióticos moduladores serán claves para seguir avanzando en el entendimiento de este proceso ecosistémico.

CAPÍTULO

VI

Consideraciones finales

La biodiversidad está distribuida heterogéneamente sobre el planeta Tierra. En 1805, Humboldt y Bondpland se preguntaban acerca de las características del ambiente que determinan la distribución de los organismos. En el afán de encontrar la respuesta, la macroecología propone mirar a una distancia suficiente como para ver a los sistemas ecológicos en su conjunto, aun sabiendo que se perderá cierto grado de detalle (Brown 1995). En la misma línea, Lawton (1999) proponía que la capacidad de encontrar generalizaciones en ecología de comunidades depende de la capacidad de encontrar sistemas simples o de mirar a gran escala. En esa búsqueda, los gradientes altitudinales son presentados como oportunidades ideales para aportar respuestas a la pregunta de

Humboldt y Bondpland. Por un lado, porque permiten simplificar algunos factores (i.e. históricos, conjunto regional de especies) (Graham *et al.* 2014), y por otro porque reflejan las variaciones ambientales que también ocurren a gran escala (McCain & Grytnes 2010).

Esta tesis se focalizó en contrastar los principales factores ambientales propuestos en la literatura para explicar patrones espaciales de diversidad biológica. Para ello, se estudiaron la diversidad alfa y beta de especies de ortópteros y plantas, su patrón altitudinal, la congruencia espacial de sus patrones, y los posibles factores ambientales relacionados. Por último, indagamos acerca del proceso de herbivoría, una de las formas de interacción entre los taxones considerados, y sobre los posibles factores que modelan su patrón espacial.

En el capítulo III estudiamos el patrón altitudinal de riqueza de especies y evaluamos cuáles de las hipótesis propuestas para explicarlo encontraron sustento. El patrón altitudinal de ambos taxones resultó tener una forma de “pico en altitudes bajas” y fue principalmente explicado por la energía ambiente disponible en el sistema. A su vez, se encontró una congruencia moderada entre ambos patrones de riqueza, debido posiblemente a una respuesta común a la energía ambiente. Evaluar en un marco común las hipótesis de la heterogeneidad ambiental y de la energía evidenció un mayor aporte de esta última en la explicación de la forma de los patrones altitudinales. Más aun, el análisis de las dos versiones de la hipótesis de la energía, en el contexto de gradientes en los cuales los factores que las representan no correlacionan, permitió tener más claridad acerca del rol relativo de cada una. Al menos para la escala y los taxones considerados, la energía ambiente parecería ejercer una mayor influencia sobre la riqueza de especies tanto de plantas como de ortópteros, lo que sugiere que las restricciones fisiológicas limitan la riqueza de especies (Brown *et al.* 2004). La utilización de técnicas estadísticas que permiten analizar la topología de las relaciones entre diferentes variables permitió avanzar hacia el reconocimiento de las causas detrás de la congruencia de patrones.

En el capítulo IV estudiamos los patrones altitudinales de disimilitud en la composición de especies y el proceso responsable (recambio o ganancia/pérdida de

especies), y buscamos evaluar la capacidad de los factores ambientales y las interacciones bióticas para explicar esos patrones. Se encontró que los cambios en la comunidad de ortópteros se relacionaron con los cambios en la temperatura y en el ensamble de la comunidad de plantas; mientras que los cambios en la comunidad de plantas estuvieron relacionados con los cambios en la temperatura. Estos resultados sugieren que el filtrado ambiental (en sentido estricto) está estructurando las comunidades de ortópteros y plantas. Sumando evidencia a favor de que, en gradientes altitudinales dados los grandes cambios ambientales a distancias relativamente cortas, las especies ocurren en el gradiente según las restricciones impuestas por su nicho ecológico y no según su capacidad de dispersión. Analizar los patrones de diversidad beta de plantas según sus síndromes de dispersión o de los ortópteros agrupados según su movilidad permitiría indagar en mayor profundidad acerca de la relevancia de esos dos factores. El proceso que predominó en la diferenciación de las comunidades fue el de pérdida/ganancia de especies (i.e., mayor contribución del componente de anidamiento) para el caso de los ortópteros y el reemplazo de especies (i.e., mayor contribución del componente de recambio) para el caso de las plantas. La incorporación de los análisis que permiten diferenciar entre recambio y anidamiento permitió profundizar la comprensión acerca de cómo funciona el filtrado ambiental. Para el caso de los ortópteros parecen actuar sucesivos filtros que, tomando como referencia la comunidad con mayor riqueza, van generando ensambles cada vez más pequeños anidados unos en otros. En cambio, para las plantas, el ambiente funcionaría como un filtro en ambas direcciones, así como hay especies que no viven en condiciones de temperatura baja, también se encuentran las que no viven en condiciones de temperaturas altas. El análisis de estos procesos en los patrones de diversidad beta promete un nuevo paso hacia el entendimiento de los mecanismos que determinan diferencias en los ensambles de especies.

En el capítulo V estudiamos el patrón altitudinal de herbivoría en toda la comunidad de plantas y encontramos que la herbivoría disminuyó con la altitud. La productividad primaria fue la principal variable explicativa del patrón encontrado, sugiriendo que las plantas mediante su productividad influyen sobre la magnitud de este proceso. Fueron numerosos los desafíos al evaluar la magnitud de la herbivoría a nivel comunitario y en

un gradiente ambiental. Por un lado, el marco teórico se encuentra menos desarrollado que para los patrones de diversidad, encontrándose numerosos trabajos donde solo se describe el patrón y no se formulan hipótesis al respecto. A su vez, la complejidad para estudiar este proceso llevó a que en general se lo estudie en sistemas muy sencillos, de una o unas pocas especies o incluso a seleccionar solo una especie, aun cuando la comunidad de plantas fuese muy diversa. A mi entender, esto llevó en parte a una sobredimensión de las hipótesis que plantean mecanismos solo para casos de herbívoros especialistas. El desafío de incorporar a toda la comunidad de plantas en la evaluación de la magnitud de la herbivoría, considero, fue proporcional a los logros. Se consiguió realizar una evaluación amplia de los factores propuestos para explicar los patrones de herbivoría y se lograron reunir y proponer mecanismos asociados a cada uno de los factores. Los estudios observacionales son vistos muchas veces como menos rigurosos que los estudios experimentales (Brown 1995); sin embargo son dos partes diferentes y necesarias, cada una con ventajas y desventajas asociadas. Son numerosos los avances hechos en torno a la herbívora en estudios controlados; se hace necesario incorporar la complejidad de una comunidad, estudiando la herbivoría a nivel comunitario, para evaluar en qué medida se puede o no extrapolar el conocimiento generado. Hasta aquí, la evidencia sugiere que la regulación ascendente que ejercen las plantas sobre los herbívoros está implicada en los patrones de herbivoría.

Hoy estamos un poco más cerca de responder la pregunta que Humboldt y Bondpland animaron a sus alumnos a responder. Los resultados encontrados, si bien no lo prueban experimentalmente, sugieren un importante aporte de la energía en el mantenimiento de los patrones de diversidad y de las interacciones biológicas. Sin embargo, aún falta mucho camino por recorrer; muchas otras montañas por subir, con diversos rangos de variaciones ambientales y diversos patrones altitudinales en las características ambientales. Como ya se ha planteado a lo largo de este trabajo, la utilización de las montañas como “experimentos naturales” promete ser un sistema de estudio fértil para entender la ecología desde un panorama amplio; permitiendo estudiar tanto procesos y mecanismos implicados en la generación de patrones a gran escala como a escala regional; la integración puede aportar nuevas claves en el estudio de patrones ecológicos (Blackburn & Gaston 2002; Simberloff 2004). Al mismo tiempo,

es necesario avanzar en el estudio de nuevos taxones; buena parte de la teoría ecológica se ha construido postergando a los microorganismos (Martiny *et al.* 2006), excepto quizás por su reconocido rol en la cadena trófica acuática (el “loop” microbiano (Azam *et al.* 1983)). Más aún, las hipótesis que se proponen en macroecología están planteadas para los ensambles completos de especies (desde macro a micro organismos), pero pocas veces se estudian en más de un taxón. Las nuevas técnicas de meta-análisis tienen mucho que aportar en este cambio de “escala” taxonómica. Todavía hay mucho por investigar y desentrañar, pero sin dudas nos acercamos cada vez un poco más al entendimiento de la distribución de los organismos en la tierra.

Anexo

Anexo 1. Selección de modelos para la riqueza de ortópteros.

Modelo/Factor	AIC	Δ AIC	AIC w	Σ AIC w
Temperatura	152.10	0.00	0.75	0.75
Desvío estándar del NDVI	155.70	3.60	0.12	0.88
Nulo	157.79	5.69	0.04	0.92
Riqueza de Plantas	158.12	6.01	0.04	0.96
Escabrosidad	158.95	6.85	0.02	0.98
NDVI	159.39	7.29	0.02	1.00

AIC: Criterio de información de Akaike; Δ AIC: Diferencia de un dado AIC con el menor AIC; AIC w: Peso del criterio de información de Akaike; Σ AIC w: Peso del criterio de Akaike acumulado.

Anexo 2. Selección de modelos para la riqueza de plantas

Modelo/Factor	AIC	Δ AIC	AIC w	Σ AIC w
Temperatura	205.92	0.00	0.984	0.984
Nulo	217.27	11.35	0.005	0.989
Componente de nutrientes + componente de nutrientes ²	217.91	11.99	0.004	0.993
Componente de nutrientes	218.70	12.78	0.003	0.996
Escabrosidad	218.81	12.89	0.002	0.999
Humedad del suelo	219.11	13.20	0.001	1.000

AIC: Criterio de información de Akaike; Δ AIC: Diferencia de un dado AIC con el menor AIC; AIC w: Peso del criterio de información de Akaike; Σ AIC w: Peso del criterio de Akaike acumulado.

Anexo 3. Selección de modelos para el decaimiento de la similitud de Ortópteros entre todos los pares de sitios de cada montaña.

Modelo/Distancia	AIC	Δ AIC	AIC w	Σ AIC w
Temperatura	36.93	-	0.54	0.54
Plantas	38.37	1.45	0.26	0.80
Ambiental	39.11	2.18	0.18	0.99
Geográfica	45.84	8.91	0.01	0.99
NDVI	48.51	11.58	0.00	0.99
Nulo	48.81	11.88	0.00	1
Escabrosidad	49.17	12.24	0.00	1
Desvío estándar del NDVI	49.84	12.91	0.00	1

AIC: Criterio de información de Akaike; Δ AIC: Diferencia de un dado AIC con el menor AIC; AIC w: Peso del criterio de información de Akaike; Σ AIC w: Peso del criterio de Akaike acumulado.

Anexo 4. Selección de modelos para el decaimiento de la disimilitud de plantas entre todos los pares de sitios de cada montaña

Modelo /Distancia	AIC	Δ AIC	AIC w	Σ AIC w
Temperatura	-262.98	0.00	1.00	1.00
Geográfica	-235.25	27.73	0.00	1.00
Componente de salinidad	-167.68	95.30	0.00	1.00
Humedad del suelo	-154.95	108.04	0.00	1.00
Escabrosidad	-143.49	119.49	0.00	1.00
Nulo	-140.40	122.58	0.00	1.00
Ambiental	-140.40	122.58	0.00	1.00
Componente de nutrientes	-138.91	124.07	0.00	1.00

AIC: Criterio de información de Akaike; Δ AIC: Diferencia de un dado AIC con el menor AIC; AIC w: Peso del criterio de información de Akaike; Σ AIC w: Peso del criterio de Akaike acumulado.

Anexo 5. Selección de modelos para la frecuencia de herbivoría.

Modelo/Variables	AIC	Δ AIC	AIC w	Σ AIC w
NDVI	260.25	0.00	0.54	0.54
Temperatura	263.13	2.89	0.13	0.66
Abundancia de ortópteros	263.16	2.91	0.13	0.79
Nulo	263.65	3.41	0.10	0.89
Dureza	264.17	3.92	0.08	0.96
Diversidad de plantas	265.48	5.23	0.04	1.00

AIC: Criterio de información de Akaike; Δ AIC: Diferencia de un dado AIC con el menor AIC; AIC w: Peso del criterio de información de Akaike; Σ AIC w: Peso del criterio de Akaike acumulado.

Anexo 6. Lista de especies de Ortópteros. Nomenclatura según (Cigliano *et al.* 2018).

Familia	Sub Familia	Especie	
Acrididae	Acridinae	<i>Hyalopteryx rufipennis</i>	
	Copiocerinae	<i>Aleuas</i> sp.	
	Gomphocerinae	<i>Allotruxalis gracilis</i>	
	Gomphocerinae	<i>Amblytropidia australis</i>	
	Gomphocerinae	<i>Borellia bruneri</i>	
	Gomphocerinae	<i>Borellia palida</i>	
	Gomphocerinae	<i>Dichromorpha australis</i>	
	Gomphocerinae	<i>Euplectrotettix ferrugineus</i>	
	Gomphocerinae	<i>Orphulella punctata</i>	
	Gomphocerinae	<i>Scyllinula</i> sp.	
	Gomphocerinae	<i>Staurorhectus longicornis</i>	
	Gomphocerinae	sp1	
	Gomphocerinae	sp2	
	Melanoplinae	<i>Atrachelacris unicolor</i>	
	Melanoplinae	<i>Baeacris punctulata</i>	
	Melanoplinae	<i>Dichroplus elongatus</i>	
	Melanoplinae	<i>Dichroplus pratensis</i>	
	Melanoplinae	<i>Dichroplus</i> sp.	
	Melanoplinae	<i>Neopedies bruneri</i>	
	Melanoplinae	<i>Ronderosia bergi</i>	
	Melanoplinae	sp3	
	Melanoplinae	sp4	
	Melanoplinae	sp5	
	Melanoplinae	sp6	
	Melanoplinae	sp7	
	Melanoplinae	sp8	
	-	sp9	
	Ommexechidae	Ommexechinae	<i>Clarazella bimaculata</i>
	Proscopiidae	-	sp10
Romaleidae	Romaleinae	<i>Staleochlora</i> sp1	
	Romaleinae	<i>Zoniopoda Omnicolor</i>	
	Romaleinae	<i>Zoniopoda tarsata</i>	
	Romaleinae	<i>Diponthus puelchus</i>	
Tettigoniidae	Conocephalinae	<i>Conocephalus</i> sp.	
	Phaneropterinae	<i>Anysophyta</i> sp.	
	Phaneropterinae	sp11	
	-	sp12	
Tettigonioidea	-	sp13	

Anexo 7. Lista de especies de plantas. Nomenclatura según el Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Zuloaga et al. 2008) y su actualización en internet (www.darwin.edu.ar)

Familia	Especie
Amaranthaceae	<i>Alternanthera aff. pungens</i>
Amaranthaceae	<i>Alternanthera pumila</i>
Amaranthaceae	<i>Iresine diffusa</i>
Amaranthaceae	<i>Pfaffia gnaphaloides</i>
Anacardiaceae	<i>Lithraea molleoides</i>
Anemiaceae	<i>Anemia tomentosa</i>
Apiaceae	<i>Eryngium nudicaule</i>
Arecaceae	<i>Trithrinax campestris</i>
Asteraceae	<i>Acanthostyles buniifolius</i>
Asteraceae	<i>Achyrocline alata</i>
Asteraceae	<i>Achyrocline satureioides</i>
Asteraceae	<i>Achyrocline tomentosa</i>
Asteraceae	<i>Baccharis aliena</i>
Asteraceae	<i>Baccharis artemisioides</i>
Asteraceae	<i>Baccharis articulata</i>
Asteraceae	<i>Baccharis crispa</i>
Asteraceae	<i>Baccharis flabellata</i>
Asteraceae	<i>Baccharis tucumanensis</i>
Asteraceae	<i>Baccharis ulicina</i>
Asteraceae	<i>Bidens aff. pseudocosmos</i>
Asteraceae	<i>Bidens aff. triplinervia</i>
Asteraceae	<i>Chaptalia integerrima</i>
Asteraceae	<i>Chaptalia piloselloides</i>
Asteraceae	<i>Conyza burkartii</i>
Asteraceae	<i>Conyza primulifolia</i>
Asteraceae	<i>Conyza sumatrensis</i>
Asteraceae	<i>Facelis retusa</i>
Asteraceae	<i>Fleischmannia prasiifolia</i>
Asteraceae	<i>Flourensia oolepis</i>
Asteraceae	<i>Gamochaeta aff. falcata</i>
Asteraceae	<i>Gamochaeta aff. simplicaulis</i>
Asteraceae	<i>Gamochaeta americana</i>

Asteraceae	<i>Gamochaeta</i> sp 1
Asteraceae	<i>Lorentzianthus</i> aff. <i>viscidus</i>
Asteraceae	sp1
Asteraceae	sp2
Astereacea	<i>Grindelia pulchella</i>
Astereacea	<i>Gyptis crassipes</i>
Astereacea	<i>Hieracium</i> aff. <i>gigantium</i>
Astereacea	<i>Hypochaeris</i> aff. <i>argentina</i>
Astereacea	<i>Hypochaeris megapotamica</i>
Astereacea	<i>Lucilia acutifolia</i>
Astereacea	<i>Noticastrum marginatum</i>
Astereacea	<i>Pseudognaphalium gaudichaudianum</i>
Astereacea	<i>Pseudognaphalium psilophyllum</i>
Astereacea	<i>Schkuhria pinnata</i>
Astereacea	<i>Stevia</i> aff. <i>achalensis</i>
Astereacea	<i>Stevia satureiifolia</i>
Astereacea	<i>Tagetes</i> aff. <i>biflora</i>
Astereacea	<i>Tagetes argentina</i>
Astereacea	<i>Tagetes</i> sp 1
Astereacea	<i>Vernonanthura nudiflora</i>
Astereacea	<i>Xanthium spinosum</i>
Astereacea	<i>Zinnia peruviana</i>
Basellaceae	<i>Anredera cordifolia</i>
Berberidaceae	<i>Berberis hieronymi</i>
Bignoniaceae	<i>Amphilophium carolinae</i>
Blechnaceae	<i>Blechnum hastatum</i>
Campanulaceae	<i>Lobelia nana</i>
Campanulaceae	<i>Wahlenbergia linarioides</i>
Caryophyllaceae	<i>Cardionema ramosissima</i>
Caryophyllaceae	<i>Cerastium arvense</i>
Caryophyllaceae	<i>Paronychia brasiliiana</i>
Caryophyllaceae	<i>Spergula ramosa</i>
Cervantesiaceae	<i>Jodina rhombifolia</i>
Commelinaceae	<i>Commelina erecta</i>
Convolvulaceae	<i>Dichondra microcalyx</i>

Convolvulaceae	<i>Dichondra sericea</i>
Convolvulaceae	<i>Evolvulus sericeus</i>
Convolvulaceae	<i>Ipomoea hieronymi</i>
Cyperaceae	<i>Bulbostylis juncoides</i>
Cyperaceae	<i>Carex distenta</i>
Cyperaceae	<i>Cyperus aggregatus</i>
Dennstaedtiaceae	<i>Pteridium arachnoideum</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha communis</i>
Euphorbiaceae	<i>Croton aff. argentinus</i>
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia aff. lorentzii</i>
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia maculata</i>
Euphorbiaceae	<i>Tragia geraniifolia</i>
Fabaceae	<i>Adesmia incana</i>
Fabaceae	<i>Caesalpinia gilliesii</i>
Fabaceae	<i>Galactia marginalis</i>
Fabaceae	<i>Geoffroea decorticans</i>
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris</i>
Fabaceae	<i>Senna aphylla</i>
Fabaceae	<i>Senna corymbosa</i>
Fabaceae	<i>Stylosanthes guianensis</i>
Fabaceae	<i>Vachellia caven</i>
Gentianaceae	<i>Gentianella aff. parviflora</i>
Hypoxidaceae	<i>Hypoxis decumbens</i>
Lamiaceae	<i>Lepechinia meyenii</i>
Lamiaceae	<i>Stachys sp 1</i>
Loranthaceae	<i>Ligaria cuneifolia</i>
Loranthaceae	<i>Tripodanthus flagellaris</i>
Lythraceae	<i>Cuphea glutinosa</i>
Lythraceae	<i>Heimia salicifolia</i>
Malvaceae	<i>Krapovickasia flavescens</i>
Malvaceae	<i>Pavonia aurigloba</i>
Malvaceae	<i>Sida rhombifolia</i>
Onagraceae	<i>Oenothera aff. indecora</i>
Onagraceae	<i>Oenothera sp 1</i>
Orchidaceae	<i>Habenaria parviflora</i>

Oxalidaceae	<i>Oxalis conorrhiza</i>
Phytolaccaceae	<i>Rivina humilis</i>
Plantaginaceae	<i>Plantago aff. brasiliensis</i>
Plantaginaceae	<i>Plantago aff. myosuros</i>
Plantaginaceae	<i>Plantago aff. tomentosa</i>
Plantaginaceae	<i>Scoparia montevidensis</i>
Poaceae	<i>Agrostis imberbis</i>
Poaceae	<i>Agrostis montevidensis</i>
Poaceae	<i>Andropogon ternatus</i>
Poaceae	<i>Aristida adscensionis</i>
Poaceae	<i>Aristida circinalis</i>
Poaceae	<i>Aristida sp 1</i>
Poaceae	<i>Aristida spegazzinii</i>
Poaceae	<i>Axonopus compressus</i>
Poaceae	<i>Axonopus fissifolius</i>
Poaceae	<i>Bothriochloa laguroides</i>
Poaceae	<i>Bouteloua curtispindula var. caespitosa</i>
Poaceae	<i>Bouteloua megapotamica</i>
Poaceae	<i>Cenchrus echinatus</i>
Poaceae	<i>Chascolytrum paleapiliferum</i>
Poaceae	<i>Chascolytrum subaristatum</i>
Poaceae	<i>Chloris sp 1</i>
Poaceae	<i>Cynodon incompletus var hirsutus</i>
Poaceae	<i>Deyeuxia colorata</i>
Poaceae	<i>Digitaria californica</i>
Poaceae	<i>Digitaria swalleniana</i>
Poaceae	<i>Eleusine tristachya</i>
Poaceae	<i>Eragrostis aff. hypnoides</i>
Poaceae	<i>Eragrostis aff. nigricans</i>
Poaceae	<i>Eragrostis airoides</i>
Poaceae	<i>Eragrostis curvula</i>
Poaceae	<i>Eragrostis lugens</i>
Poaceae	<i>Eragrostis neesii</i>
Poaceae	<i>Eragrostis pilosa</i>
Poaceae	<i>Eragrostis sp 1</i>

Poaceae	<i>Eragrostis</i> sp 2
Poaceae	<i>Eragrostis trichocolea</i>
Poaceae	<i>Eustachys retusa</i>
Poaceae	<i>Festuca hieronymi</i>
Poaceae	<i>Festuca lilloi</i>
Poaceae	<i>Festuca</i> sp 1
Poaceae	<i>Jarava ichu</i>
Poaceae	<i>Jarava juncoides</i>
Poaceae	<i>Jarava plumosa</i>
Poaceae	<i>Koeleria kurtzii</i>
Poaceae	<i>Melica argyrea</i>
Poaceae	<i>Microchloa indica</i>
Poaceae	<i>Nassella hunzikeri</i>
Poaceae	<i>Nassella neesiana</i>
Poaceae	<i>Nassella nidulans</i>
Poaceae	<i>Nassella stuckertii</i>
Poaceae	<i>Nassella tenuissima</i>
Poaceae	<i>Paspalum aff. plicatulum</i>
Poaceae	<i>Paspalum dilatatum</i>
Poaceae	<i>Paspalum humboldtianum</i>
Poaceae	<i>Paspalum lepton</i>
Poaceae	<i>Paspalum malacophyllum</i>
Poaceae	<i>Paspalum notatum</i>
Poaceae	<i>Paspalum quadrifarium</i>
Poaceae	<i>Paspalum vaginatum</i>
Poaceae	<i>Piptochaetium montevidense</i>
Poaceae	<i>Schizachyrium spicatum</i>
Poaceae	<i>Schizachyrium tenerum</i>
Poaceae	<i>Setaria parviflora</i>
Poaceae	<i>Setaria vaginata</i>
Poaceae	<i>Sorghastrum pellitum</i>
Poaceae	<i>Sporobolus indicus</i>
Poaceae	<i>Stipa</i> sp 1
Poaceae	<i>Stipa</i> sp 2
Poaceae	<i>Stipeae</i> sp 1
Polygonaceae	<i>Ruprechtia apetala</i>

Anexo

Portulacaceae	<i>Portulaca aff. confertifolia</i>
Portulacaceae	<i>Portulaca eruca</i>
Pteridaceae	<i>Adiantm raddianum</i>
Pteridaceae	<i>Cheilanthes buchtienii</i>
Ranunculaceae	<i>Clematis sp 1</i>
Rhamnaceae	<i>Discaria americana</i>
Rosaceae	<i>Lachemilla pinnata</i>
Rosaceae	<i>Margyricarpus pinnatus</i>
Rosaceae	<i>Polylepis australis</i>
Rubiaceae	<i>Galium richardianum</i>
Rubiaceae	<i>Mitracarpus megapotamicus</i>
Rubiaceae	<i>Spermacoce ostenii</i>
Rutaceae	<i>Zanthoxylum coco</i>
Solanaceae	<i>Cestrum parqui</i>
Solanaceae	<i>Nierembergia aff. rigida</i>
Solanaceae	<i>Salpichroa organifolia</i>
Verbenaceae	<i>Aloysia gratissima</i>
Verbenaceae	<i>Glandularia aff. venturii</i>
Verbenaceae	<i>Glandularia peruviana</i>
Verbenaceae	<i>Lantana grisebachii</i>
Verbenaceae	<i>Lippia junelliana</i>
Zygophyllaceae	<i>Porlieria microphylla</i>

Literatura citada

- Abdala-Roberts, L., Rasmann, S., Berny-Mier Y Terán, J.C., Covelo, F., Glauser, G. & Moreira, X. (2016). Biotic and abiotic factors associated with altitudinal variation in plant traits and herbivory in a dominant oak species. *American Journal of Botany*, 103, 2070–2078.
- Acosta, A., Diaz, S., Menghi, M. & Cabido, M. (1992). Patrones comunitarios a diferentes escalas espaciales en pastizales de las Sierras de Córdoba, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 65, 195–207.
- Adams, J.M. & Zhang, Y. (2009). Is there more insect folivory in warmer temperate climates? A latitudinal comparison of insect folivory in eastern North America. *Journal of Ecology*, 97, 933–940.
- Alahuhta, J., Kosten, S., Akasaka, M., Auderset, D., Azzella, M.M., Bolpagni, R., *et al.* (2017). Global variation in the beta diversity of lake macrophytes is driven by environmental heterogeneity rather than latitude. *Journal of Biogeography*, 44, 1758–1769.
- Alexander, G. & Hilliard, J.R. (1969). Altitudinal and seasonal distribution of Orthoptera in the Rocky Mountains of northern Colorado. *Ecological Monographs*, 39, 385–432.
- Almeida-Neto, M., Frensel, D.M.B. & Ulrich, W. (2012). Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: A comment on Baselga (2010). *Global Ecology and Biogeography*, 21, 772–777.
- Alonso, C. (1999). Variation in herbivory by *Yponomeuta mahalebella* on its only host plant *Prunus mahaleb* along an elevational gradient. *Ecological Entomology*, 24, 371–379.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., *et al.* (2011). Navigating the multiple meanings of beta diversity: A roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14, 19–28.
- Andrew, N.R. & Hughes, L. (2005). Herbivore damage along a latitudinal gradient: relative impacts of different feeding guilds. *Oikos*, 108, 176–182.
- Andrew, N.R., Roberts, I.R. & Hill, S.J. (2012). Insect herbivory along environmental gradients. *Open Journal of Ecology*, 2, 202–213.
- Angeler, D.G. (2013). Revealing a conservation challenge through partitioned long-term beta diversity: Increasing turnover and decreasing nestedness of boreal lake metacommunities. *Diversity and Distributions*, 19, 772–781.

- Anstett, D.N., Nunes, K.A., Baskett, C. & Kotanen, P.M. (2016). Sources of controversy surrounding latitudinal patterns in herbivory and defense. *Trends in Ecology & Evolution*, 31, 789–802.
- Antoine, G., Theurillat, J.P. & Kienast, F. (1998). Predicting the potential distribution of plant species in an alpine environment. *Journal of Vegetation Science*, 9, 65–74.
- Apellaniz, M., Bellocq, M.I. & Filloy, J. (2012). Bird diversity patterns in Neotropical temperate farmlands: The role of environmental factors and trophic groups in the spring and autumn. *Austral Ecology*, 37, 547–555.
- Awmack, C.S. & Leather, S.R. (2002). Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, 47, 817–844.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J., Gray, J., Meyer-Reil, L. & Thingstad, F. (1983). The Ecological Role of Water-Column Microbes in the Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 10, 257–263.
- Bale, J.S., Masters, G.J., Hodkinson, I.D., Awmack, C., Bezemer, T.M., Brown, V.K., *et al.* (2002). Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8, 1–16.
- Bartoń, K. (2016). *Multi-Model Inference “MuMIn”*. Disponible en: <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134–143.
- Baselga, A. & Orme, C.D.L. (2012). Betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 808–812.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R.H.B., Singmann, H., *et al.* (2015). *Linear mixed-effects models using “Eigen” and S4*. Disponible en: <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/lme4.pdf>.
- Bazzaz, F.A. (1975). Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology*, 56, 485–488.
- Beck, E.H., Heim, R. & Hansen, J. (2004). Plant resistance to cold stress: Mechanisms and environmental signals triggering frost hardening and dehardening. *Journal of Biosciences*, 29, 449–459.
- de Bello, F., Lavorel, S., Lavergne, S., Albert, C.H., Boulangeat, I., Mazel, F., *et al.* (2013). Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: A case study in the French Alps. *Ecography*, 36, 393–402.
- Belovsky, G.E. & Slade, J.B. (2000). Insect herbivory accelerates nutrient cycling and increases plant production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97, 14412–14417.
- Bernays, E.A. & Chapman, R.F. (2000). Plant secondary compounds and grasshoppers: Beyond plant defenses. *Journal of Chemical Ecology*, 26, 1773–1794.
- Bertness, M.D. & Ewanchuk, P.J. (2002). Latitudinal and climate-driven variation in the strength and nature of biological interactions in New England salt marshes. *Oecologia*, 132, 392–401.
- Betina, S.I., Harrat, A. & Petit, D. (2017). Analysis of factors involved in grasshopper diversity in arid Aurès mountains (Batna, Algeria). *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 5, 339–348.
- Bhattarai, K.R. & Vetaas, O.R. (2003). Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 327–340.
- Bhattarai, K.R., Vetaas, O.R. & Grytnes, J.A. (2004). Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient, Nepal. *Journal of Biogeography*, 31, 389–400.
- Bito, D., Novotny, V., Burwell, C.J., Nakamura, A., Kitching, R.L. & Ødegaard, F. (2011). Predator pressure, herbivore abundance and plant damage along a subtropical altitudinal gradient. *Memoirs of the Queensland Museum*, 55, 451–461.

- Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. (2002). Scale in Macroecology. *Global Ecology and Biogeography*, 11, 185–189.
- Boecklen, W.J. (1997). Nestedness, biogeographic theory, and the design of nature reserves. *Oecologia*, 112, 123–142.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., *et al.* (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 127–135.
- Bonalumi, A., Martino, R., Baldo, E., Zarco, J., Sfragulla, J., Carignano, C., *et al.* (1999). *Hoja Geológica 3166-IV Provincias de Córdoba, La Rioja y San Luis*. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino. Boletín 250., Buenos Aires.
- Braun Blanquet, J. (1979). *Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Blume, Madrid.
- Brehm, G., Homeier, J. & Fiedler, K. (2003). Beta diversity of geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) in an Andean montane rainforest. *Diversity and Distributions*, 9, 351–366.
- Brendonck, L., Jocqué, M., Tuytens, K., Timms, B. V. & Vanschoenwinkel, B. (2015). Hydrological stability drives both local and regional diversity patterns in rock pool metacommunities. *Oikos*, 124, 741–749.
- Brown, J.H. (1995). *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J.H. (2014). Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography*, 41, 8–22.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771–1789.
- Bryant, J.A., Lamanna, C., Morlon, H., Kerkhoff, A.J., Enquist, B.J. & Green, J.L. (2008). Microbes on mountainsides: Contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 11505–11511.
- Bucher, E.H. (1987). Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 60, 265–273.
- Buckley, Y.M. (2015). Generalized linear models. En: *Ecological statistics: contemporary theory and application* (eds. Fox, G.A., Negrete-Yankelevich, S. & Sosa, V.J.). Oxford University Press Inc., Oxford, pp. 131–147.
- Burkart, R., Bárbaro, N.O., Sánchez, R.O. & Gómez, D.A. (1999). Eco-rregiones de la Argentina. *Administración de Parques Nacionales*.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd edn. Springer, New York.
- Cabido, M., Funes, G., Pucheta, E., Vendramani, F. & Díaz, S. (1998). A chorological analysis of the mountains from Central Argentina. Is all what we call Sierra Chaco really Chaco? Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco: 12. *Candollea*, 53, 321–331.
- Cabido, M.R. & Acosta, A. (1985). Estudio fitosociológico en bosques de *Polylepis australis* en las Sierras de Córdoba, Argentina. *Documents Phytosociologiques*, 9, 385–400.
- Cabrera, A.L. (1976). Fitogeografía de la República Argentina. En: *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* (ed. Kugler, W.F.). ACME, Buenos Aires, pp. 1–42.
- Cagnolo, L., Molina, S.I. & Valladares, G.R. (2002). Diversity and guild structure of insect assemblages under grazing and exclusion regimes in a montane grassland from Central Argentina. *Biodiversity and Conservation*, 11, 407–420.
- Carrara, R., Silvestro, V.A., Cheli, G.H., Campón, F.F. & Flores, G.E. (2016). Disentangling the effect of climate and human influence on distribution patterns of the darkling beetle *Scotobius pilularius* Germar, 1823 (Coleoptera: Tenebrionidae). *Annales Zoologici*, 66, 693–701.

- Carvalho, M.R., Wilf, P., Barrios, H., Windsor, D.M., Currano, E.D., Labandeira, C.C., *et al.* (2014). Insect leaf-chewing damage tracks herbivore richness in modern and ancient forests. *PLoS ONE*, 9, e94950.
- Castagneyrol, B. & Jactel, H. (2012). Unraveling plant-animal diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology*, 93, 2115–2124.
- Cebrian, J. & Lartigue, J. (2004). Patterns of herbivory and decomposition in aquatic and terrestrial ecosystems. *Ecological Monographs*, 74, 237–259.
- Chang, K.T. (2006). *Introduction to geographic information systems*. 4a edn. McGraw-Hill, New York.
- Chase, J.M., Leibold, M.A., Downing, A.L. & Shurin, J.B. (2000). The effects of productivity, herbivory, and plant species turnover in grassland food webs. *Ecology*, 81, 2485–2497.
- Chown, S.L. & Gaston, K.J. (1999). Exploring links between physiology and ecology at macro scales: The role of respiratory metabolism in insects. *Biological Reviews*, 74, 87–120.
- Cigliano, M.M., Braun, H., Eades, D.C. & Otte, D. (2018). *Orthoptera Species File. Version 5.0/5.0*. Disponible en: <http://orthoptera.speciesfile.org>.
- Cingolani, A.M., Renison, D., Tecco, P.A., Gurvich, D.E. & Cabido, M. (2008). Predicting cover types in a mountain range with long evolutionary grazing history: A GIS approach. *Journal of Biogeography*, 35, 538–551.
- Classen, A., Peters, M.K., Kindeketa, W.J., Appelhans, T., Eardley, C.D., Gikungu, M.W., *et al.* (2015). Temperature versus resource constraints: Which factors determine bee diversity on Mount Kilimanjaro, Tanzania? *Global Ecology and Biogeography*, 24, 642–652.
- Cleveland, W.S., Grosse, E. & Shyu, W.M. (1993). Local regression models. En: *Statistical Models in S* (eds. Chambers, J.M. & Hastie, T.J.). Chapman and Hall, London, p. 227.
- Coley, P.D. & Barone, J.A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 27, 305–335.
- Colwell, R.K. & Lees, D.C. (2000). The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 70–76.
- Costanza, J.K., Moody, A. & Peet, R.K. (2011). Multi-scale environmental heterogeneity as a predictor of plant species richness. *Landscape Ecology*, 26, 851–864.
- Cribari-Neto, F. & Zeileis, A. (2009). Beta regression in R. *Research Report Series / Department of Statistics and Mathematics*, 98. Department of Statistics and Mathematics x, WU Vienna University of Economics and Business, Vienna.
- Currie, D.J. (1991). Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness. *The American Naturalist*, 137, 27–49.
- Cyr, H. & Pace, M.L. (1993). Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature*, 361, 148–150.
- Dalsgaard. (2017). Opposed latitudinal patterns of network-derived and dietary specialization in avian plant-frugivore interaction systems. *Ecography*, 40, 1395–1401.
- Descobes, P., Marchon, J., Pradervand, J.N., Bilat, J., Guisan, A., Rasmann, S., *et al.* (2017). Community-level plant palatability increases with elevation as insect herbivore abundance declines. *Journal of Ecology*, 105, 142–151.
- Doak, D.F. & Mills, L. S. (1994). A useful role for theory in conservation. *Ecology*, 75, 615–626.
- Dobzhansky, T. (1950). Evolution in the Tropics. *American Scientist*, 38, 209–221.
- Duan, M., Liu, Y., Yu, Z., Baudry, J., Li, L., Wang, C., *et al.* (2016). Disentangling effects of abiotic factors and biotic interactions on cross-taxon congruence in species turnover patterns of plants, moths and beetles. *Scientific Reports*, 6, 2–10.
- Fattorini, S., Dennis, R.L.H. & Cook, L.M. (2012). Use of Cross-Taxon congruence for hotspot identification at a regional scale. *PLoS ONE*, 7, e40018.

- Fauth, J.E., Crother, B.I. & Slowinski, J.B. (1989). Elevational patterns of species richness, evenness, and abundance of the costa rican leaf-litter herpetofauna. *Biotropica*, 21, 178–185.
- Feeny, P. (1976). Plant apparency and chemical defense. En: *Biochemical interaction between plants and insects*: (eds. Wallace, J.W. & Mansell, R.L.). Plenum Press, New York, pp. 1–40.
- Ferrari, S.L.P. & Cribari-Neto, F. (2004). Beta regression for modelling rates and proportions. *Journal of Applied Statistics*, 31, 799–815.
- Fick, S.E. & Hijmans, R.J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302–4315.
- Finch, S. & Collier, R.H. (2000). Host-plant selection by insects - A theory based on “appropriate/inappropriate landings” by pest insects of cruciferous plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 96, 91–102.
- Fitzpatrick, M.C., Sanders, N.J., Normand, S., Svenning, J.-C., Ferrier, S., Gove, A.D., *et al.* (2013). Environmental and historical imprints on beta diversity: insights from variation in rates of species turnover along gradients. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 20131201.
- Fosaa, A.M. (2004). Biodiversity patterns of vascular plant species in mountain vegetation in the Faroe Islands. *Diversity and Distributions*, 10, 217–223.
- Fournier, B., Mouly, A., Moretti, M. & Gillet, F. (2017). Contrasting processes drive alpha and beta taxonomic, functional and phylogenetic diversity of orthopteran communities in grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 242, 43–52.
- Fox, G.A., Negrete-Yankelevich, S. & Sosa, V.J. (Eds.). (2015). *Ecological Statistics: Contemporary theory and application*. Oxford University Press Inc., Oxford.
- Fraser, L.H. & Grime, J.P. (1997). Primary productivity and trophic dynamics investigated in a North Derbyshire, UK, dale. *Oikos*, 80, 499–508.
- Fraser, L.H., Pither, J., Jentsch, A., Sternberg, M., Zobel, M., Askarizadeh, D., *et al.* (2015). Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. *Science*, 349, 302–306.
- Funes, G., Basconcelo, S., Díaz, S. & Cabido, M. (2003). Seed bank dynamics in tall-tussock grasslands along an altitudinal gradient. *Journal of Vegetation Science*, 14, 253–258.
- 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.
- Garibaldi, L.A., Kitzberger, T. & Chaneton, E.J. (2011a). Environmental and genetic control of insect abundance and herbivory along a forest elevational gradient. *Oecologia*, 167, 117–129.
- Garibaldi, L.A., Kitzberger, T. & Ruggiero, A. (2011b). Latitudinal decrease in folivory within *Nothofagus pumilio* forests: Dual effect of climate on insect density and leaf traits? *Global Ecology and Biogeography*, 20, 609–619.
- Gaston, K.J., Davies, R.G., Orme, C.D.L., Olson, V.A., Thomas, G.H., Ding, T.-S., *et al.* (2007). Spatial turnover in the global avifauna. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 1567–1574.
- Gianuca, A.T., Declerck, S.A.J., Lemmens, P. & De Meester, L. (2017). Effects of dispersal and environmental heterogeneity on the replacement and nestedness components of beta-diversity. *Ecology*, 98, 525–533.
- Giorgis, M.A., Cingolani, A.M., Chiarini, F., Chiapella, J., Barboza, G., Espinar, L.A., *et al.* (2011). Composición florística del Bosque Chaqueño Serrano de la provincia de Córdoba, Argentina. *Kurtziana*, 36, 9–43.

- Giorgis, M.A., Cingolani, A.M., Gurvich, D.E., Reynero, N., Rufini, S., Giorgis, R., *et al.* (2005). Diferencias en la estructura de la vegetación del sotobosque entre una plantación de *Pinus taeda* L. (Pinaceae) y un matorral serrano (Cuesta Blanca, Córdoba). *Kurtziana*, 31, 39–49.
- Giorgis, M.A., Cingolani, A.M., Gurvich, D.E., Tecco, P.A., Chiapella, J., Chiarini, F., *et al.* (2017). Changes in floristic composition and physiognomy are decoupled along elevation gradients in central Argentina. *Applied Vegetation Science*, 20, 553–571.
- Gioria, M., Bacaro, G. & Feehan, J. (2011). Evaluating and interpreting cross-taxon congruence: Potential pitfalls and solutions. *Acta Oecologica*, 37, 187–194.
- Gotelli, N.J. & Mccabe, D.J. (2002). Species co-occurrence : A meta-analysis of J . M . Diamond’s assembly rules. *Ecology*, 83, 2091–2096.
- Gouveia, S.F., Hortal, J., Cassemiro, F.A.S., Rangel, T.F. & Diniz-Filho, J.A.F. (2013). Nonstationary effects of productivity, seasonality, and historical climate changes on global amphibian diversity. *Ecography*, 36, 104–113.
- Grace, J.B. (2006). *Structural equation modeling and natural systems*. Cambridge University Press, New York.
- Grace, J.B., Allain, L. & Allen, C. (2000). Factors associated with plant species richness in a coastal tall-grass prairie. *Journal of Vegetation Science*, 11, 443–452.
- Graham, C.H., Carnaval, A.C., Cadena, C.D., Zamudio, K.R., Roberts, T.E., Parra, J.L., *et al.* (2014). The origin and maintenance of montane diversity: Integrating evolutionary and ecological processes. *Ecography*, 37, 711–719.
- Grime, J.P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242, 344–347.
- Grytnes, J.A. (2003). Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography*, 26, 291–300.
- Grytnes, J.A. & Vetaas, O.R. (2002). Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *The American Naturalist*, 159, 294–304.
- Haddad, N., Tilman, D., Haarstad, J., Ritchie, M. & Knops, J.M.N. (2001). Contrasting effects of plant richness and composition on insect communities: a field experiment. *The American Naturalist*, 158, 17–35.
- Hansen, P.M. & Schjoerring, J.K. (2003). Reflectance measurement of canopy biomass and nitrogen status in wheat crops using normalized difference vegetation indices and partial least squares regression. *Remote Sensing of Environment*, 86, 542–553.
- Hardin, G. (1960). The Competitive Exclusion Principle. *Science*, 131, 1292–1297.
- Harrison, S., Ross, S.J. & Lawton, J.H. (1992). Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 61, 151–158.
- Harrison, X.A. (2015). A comparison of observation-level random effect and Beta-Binomial models for modelling overdispersion in Binomial data in ecology & evolution. *PeerJ*, 3, e1114.
- Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A.F., Jaramillo, C.A. & Soeller, S.A. (2007). Climate, niche conservatism, and the global bird diversity gradient. *American Naturalist*, 170, S16–S27.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D.J., Guégan, J.F., Kaufman, D.M., *et al.* (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84, 3105–3117.
- Hawkins, B.A. & Porter, E.E. (2003a). Does herbivore diversity depend on plant diversity? The case of California butterflies. *The American Naturalist*, 161, 40–49.
- Hawkins, B.A. & Porter, E.E. (2003b). Water-energy balance and the geographic pattern of species richness of western Palearctic butterflies. *Ecological Entomology*, 28, 678–686.
- Hodkinson, I.D. (2005). Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews*, 80, 489–513.

- Hodkinson, I.D. & Hughes, M.K. (1982). *Insect Herbivory*. Chapman and Hall, London, New York.
- Ver Hoef, J.M. & Boveng, P.L. (2007). Quasi-poisson vs. negative binomial regression: How should we model overdispersed count data? *Ecology*, 88, 2766–2772.
- Hofer, G., Wagner, H.H., Herzog, F. & Edwards, P.J. (2008). Effects of topographic variability on the scaling of plant species richness in gradient dominated landscapes. *Ecography*, 31, 131–139.
- Howard, P.C., Viskanic, P., Davenport, T.R.B., Kigenyi, F.W., Baltzer, M., Dickinson, C.J., *et al.* (1998). Complementarity and the use of indicator groups for reserve selection in Uganda. *Nature*, 394, 472–475.
- Hubbell, S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.
- Humboldt, A. von. (1849). *Aspects of nature, in different lands and different climates. With scientific elucidations*. Lea and Blanchard, Philadelphia.
- Humboldt, A. von & Bonpland, A. (1807). *Essay on the geography of plants*. The University of Chicago Press. 2009, Chicago.
- Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, XCIII, 342–356.
- IGN. (2016). *Modelo digital de elevaciones de la República Argentina*. Instituto Geográfico Nacional - Dirección General de Servicios Geográficos - Dirección de Geodesia, Buenos Aires.
- Jankowski, J.E., Ciecka, A.L., Meyer, N.Y. & Rabenold, K.N. (2009). Beta diversity along environmental gradients: Implications of habitat specialization in tropical montane landscapes. *Journal of Animal Ecology*, 78, 315–327.
- Janzen, D.H., Ataroff, M., Fariñas, M., Reyes, S., Rincon, N., Soler, A., *et al.* (1976). Changes in the arthropod community along an elevational transect in the Venezuelan Andes. *Biotropica*, 8, 193–203.
- Jiménez-Alfaro, B., Chytrý, M., Mucina, L., Grace, J.B. & Rejmánek, M. (2016). Disentangling vegetation diversity from climate-energy and habitat heterogeneity for explaining animal geographic patterns. *Ecology and Evolution*, 6, 1515–1526.
- Johnson, J.B. & Omland, K.S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 101–108.
- Jones, J.I., Li, W. & Maberly, S.C. (2003). Area, altitude and aquatic plant diversity. *Ecography*, 26, 411–420.
- Jongman, R.H., Braak, C.J.F. & van Tongeren, O.F.R. (Eds.). (1995). *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, New York.
- Jurasinski, G., Retzer, V. & Beierkuhnlein, C. (2009). Inventory, differentiation, and proportional diversity: A consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia*, 159, 15–26.
- Kampmann, D., Herzog, F., Jeanneret, P., Konold, W., Peter, M., Walter, T., *et al.* (2008). Mountain grassland biodiversity: Impact of site conditions versus management type. *Journal for Nature Conservation*, 16, 12–25.
- Kaspari, M., Alonso, L. & O'Donnell, S. (2000). Three energy variables predict ant abundance at a geographical scale. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267, 485–9.
- Kawamura, K., Akiyama, T., Yokota, H., Tsutsumi, M., Yasuda, T., Watanabe, O., *et al.* (2005). Comparing MODIS vegetation indices with AVHRR NDVI for monitoring the forage quantity and quality in Inner Mongolia grassland, China. *Grassland Science*, 51, 33–40.
- Keil, P., Schweiger, O., Kühn, I., Kunin, W.E., Kuussaari, M., Settele, J., *et al.* (2012). Patterns of beta diversity in Europe: The role of climate, land cover and distance across scales. *Journal of Biogeography*, 39, 1473–1486.
- Kerr, J.T. & Ostrovsky, M. (2003). From space to species: Ecological applications for remote

- sensing. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 299–305.
- Kerr, J.T. & Packer, L. (1997). Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature*, 385, 252.
- Kinlock, N.L., Prowant, L., Herstoff, E.M., Foley, C.M., Akin-Fajiyi, M., Bender, N., *et al.* (2018). Explaining global variation in the latitudinal diversity gradient: Meta-analysis confirms known patterns and uncovers new ones. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 125–141.
- Kissling, W.D., Field, R. & Böhning-Gaese, K. (2008). Spatial patterns of woody plant and bird diversity: Functional relationships or environmental effects? *Global Ecology and Biogeography*, 17, 327–339.
- Kissling, W.D., Rahbek, C. & Böhning-Gaese, K. (2007). Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 274, 799–808.
- Kluth, C. & Bruelheide, H. (2004). Using standardized sampling designs from population ecology to assess biodiversity patterns of therophyte vegetation across scales. *Journal of Biogeography*, 31, 363–377.
- Koleff, P., Gaston, K.J. & Lennon, J.J. (2003). Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72, 367–382.
- Koptur, S. (1985). Alternative Defenses against herbivores in *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae) over an elevational gradient. *Ecology*, 66, 1639–1650.
- Korner-Nievergelt, F., Roth, T., Felten, S. Von, Guelat, J., Almasi, B. & Korner-Nievergelt, P. (2015). *blmeco: Data files and functions accompanying the book "Bayesian Data Analysis in Ecology using R, BUGS and Stan"*. Elsevier.
- Körner, C. (2007). The use of "altitude" in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 569–574.
- Kozlov, M. V. & Klemola, T. (2017). Hemispheric asymmetries in herbivory: do they exist? *Journal of Ecology*, 105, 1571–1574.
- Kozlov, M. V., Lanta, V., Zverev, V. & Zvereva, E.L. (2015). Global patterns in background losses of woody plant foliage to insects. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 1126–1135.
- Kozlov, M. V. & Zvereva, E.L. (2016). Background insect herbivory: impacts, patterns and methodology. En: *Progress in Botany* (eds. Lüttge, U., Cánovas, F.M. & Matyssek, R.). Springer International Publishing, pp. 345–367.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S. & Levine, J.M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29, 592–599.
- Lamoreux, J.F., Morrison, J.C., Ricketts, T.H., Olson, D.M., Dinerstein, E., McKnight, M.W., *et al.* (2006). Global tests of biodiversity concordance and the importance of endemism. *Nature*, 440, 212–214.
- Lawton, J.H. (1999). Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84, 177–192.
- Lee, P.Y. & Rotenberry, J.T. (2005). Relationships between bird species and tree species assemblages in forested habitats of eastern North America. *Journal of Biogeography*, 32, 1139–1150.
- Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm. *Ecology*, 74, 1659–1673.
- Legendre, Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. (2011). Unconstrained Ordination. En: *Numerical Ecology with R*. Springer, pp. 115–151.
- Lindén, H. (1988). Latitudinal gradients in predator-prey interactions, cyclicity and synchronism in voles and small game populations in Finland. *Oikos*, 52, 341–349.
- Lomolino, M. V. (2001). Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 8, 1–2.
- Loranger, H., Weisser, W.W., Ebeling, A., Eggers, T., De Luca, E., Loranger, J., *et al.* (2014).

- Invertebrate herbivory increases along an experimental gradient of grassland plant diversity. *Oecologia*, 174, 183–193.
- Lovell, S., Hamer, M., Slotow, R. & Herbert, D. (2007). Assessment of congruency across invertebrate taxa and taxonomic levels to identify potential surrogates. *Biological Conservation*, 139, 113–125.
- MacArthur, R.H. (1972). *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper & Row, New York.
- MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W. (1961). On Bird Species Diversity. *Ecology*, 42, 594–598.
- Marini, L., Gaston, K.J., Prosser, F. & Hulme, P.E. (2009). Contrasting response of native and alien plant species richness to environmental energy and human impact along alpine elevation gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 652–661.
- Márquez, A.L., Real, R. & Vargas, J.M. (2004). Dependence of broad-scale geographical variation in fleshy-fruited plant species richness on disperser bird species richness. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 295–304.
- Martínez, G.A., Arana, M.D., Oggero, A.J. & Natale, E.S. (2016). Biogeographical relationships and new regionalisation of high-altitude grasslands and woodlands of the central Pampean Ranges (Argentina), based on vascular plants and vertebrates. *Australian Systematic Botany*, 29, 473–488.
- Martiny, J.B.H., Bohannan, B.J.M., Brown, J.H., Kane, M., Krumins, J.A., Kuske, C.R., *et al.* (2006). Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Reviews*, 4, 102–112.
- Masloski, K., Greenwood, C., Reiskind, M. & Payton, M. (2014). Evidence for diet-driven habitat partitioning of melanoplinae and gomphocerinae (Orthoptera: Acrididae) along a vegetation gradient in a western Oklahoma grassland. *Environmental Entomology*, 43, 1209–1214.
- Mazía, C.N., Chaneton, E.J., Dellacanonica, C., Dipaolo, L. & Kitzberger, T. (2012). Seasonal patterns of herbivory, leaf traits and productivity consumption in dry and wet Patagonian forests. *Ecological Entomology*, 37, 193–203.
- Mazía, C.N., Kitzberger, T. & Chaneton, E.J. (2004). Interannual changes in folivory and bird insectivory along a natural productivity gradient in northern Patagonian forests. *Ecography*, 27, 29–40.
- McCain, C.M. (2005). Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology*, 86, 366–372.
- McCain, C.M. (2007). Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 1–13.
- McCain, C.M. (2009). Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 346–360.
- McCain, C.M. & Grytnes, J.-A. (2010). Elevational gradients in species richness. *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley and Sons, Ltd: Chichester.
- McKnight, M.W., White, P.S., McDonald, R.I., Lamoreux, J.F., Sechrest, W., Ridgely, R.S., *et al.* (2007). Putting beta-diversity on the map: Broad-scale congruence and coincidence in the extremes. *PLoS Biology*, 5, 2424–2432.
- McNaughton, S.J., Oesterheld, M., Frank, D.A. & Williams, K.J. (1989). Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*, 341, 142–144.
- Melo, A.S., Rangel, T.F.L.V.B. & Diniz-Filho, J.A.F. (2009). Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography*, 32, 226–236.
- Menendez, R., Gonzalez-Megias, A., Collingham, Y., Fox, R., Roy, D.B., Ohlemuller, R., *et al.* (2007). Direct and indirect effects of climate and habitat factors on butterfly diversity. *Ecology*, 88, 605–611.
- Milla, R., Escudero, A. & Iriondo, J.M. (2009). Inherited variability in multiple traits determines fitness in populations of an annual legume from contrasting latitudinal origins. *Annals of Botany*, 103, 1279–1289.

- Miller, H.J. (2004). Tobler ' s first law and spatial analysis. *Annals of the Association of American Geographers*, 94, 284–289.
- Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Heather, L., Waide, R.B., *et al.* (2001). What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 82, 2381–2396.
- Moles, A.T., Bonser, S.P., Poore, A.G.B., Wallis, I.R., Foley, W.J., Moles, A.T., *et al.* (2011). Assessing the evidence for latitudinal gradients in plant defence and herbivory. *Functional Ecology*, 25, 380–388.
- Moles, A.T. & Ollerton, J. (2016). Is the notion that species interactions are stronger and more specialized in the tropics a zombie idea? *Biotropica*, 48, 141–145.
- Moser, D., Dullinger, S., Englisch, T., Niklfeld, H., Sauberer, N., Zechmeister, H.G., *et al.* (2005). Environmental Determinants of Vascular Plant Species Richness in the Austrian Alps. *Journal of Biogeography*, 32, 1117–1127.
- Moura, M.R., Villalobos, F., Costa, G.C. & Garcia, P.C.A. (2016). Disentangling the role of climate, topography and vegetation in species richness gradients. *Plos One*, 11, e0152468.
- Nekola, J.C. & White, P.S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26, 867–878.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'hara, R.B., *et al.* (2018). *Vegan: community ecology package. R package version 2.4-6*. Disponible en: <https://github.com/vegandevs/vegan/issues%0Ahttps://github.com/vegandevs/vegan%0Ahttps://cran.r-project.org/package=vegan>.
- Ollerton, J. & Cranmer, L. (2002). Latitudinal trends in plant-pollinator interactions: are tropical plants more specialised? *Oikos*, 98, 340–350.
- Onoda, Y., Westoby, M., Adler, P.B., Choong, A.M.F., Clissold, F.J., Cornelissen, J.H.C., *et al.* (2011). Global patterns of leaf mechanical properties. *Ecology Letters*, 14, 301–312.
- Oommen, M.A. & Shanker, K. (2005). Elevational species richness patterns emerge from multiple local mechanisms in Himalayan woody plants. *Ecology*, 86, 3039–3047.
- Özkan, K., Jeppesen, E., Davidson, T.A., Sondergaard, M., Lauridsen, T.L., Bjerring, R., *et al.* (2014). Cross-taxon congruence in lake plankton largely independent of environmental gradients. *Ecology*, 95, 2736–2744.
- Pacala, S.W. & Crawley, M.J. (1992). Herbivores and plant diversity. *The American Naturalist*, 140, 243–260.
- Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R. & Kitchell, J.F. (1999). Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 483–488.
- Palmer, M.W. (1994). Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, 29, 511–530.
- Palpurina, S., Chytrý, M., Tzonev, R., Danihelka, J., Axmanová, I., Merunková, K., *et al.* (2015). Patterns of fine-scale plant species richness in dry grasslands across the eastern Balkan Peninsula. *Acta Oecologica*, 63, 36–46.
- Paruelo, J.M., Epstein, H.E., Lauenroth, W.K. & Burke, I.C. (1997). ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States. *Ecology*, 78, 953–958.
- Pellissier, L., Fiedler, K., Ndribe, C., Dubuis, A., Pradervand, J.N., Guisan, A., *et al.* (2012). Shifts in species richness, herbivore specialization, and plant resistance along elevation gradients. *Ecology and Evolution*, 2, 1818–1825.
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., *et al.* (2013). New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Vendramini, F., Cornelissen, J.H.C., Gurvich, D.E. & Cabido, M. (2003). Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. *Austral Ecology*, 28, 642–650.

- Peters, M.K., Hemp, A., Appelhans, T., Behler, C., Classen, A., Detsch, F., *et al.* (2016). Predictors of elevational biodiversity gradients change from single taxa to the multi-taxa community level. *Nature Communications*, 7, 13736.
- Pianka, E.R. (1966). Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist*, 100, 33–46.
- Qian, H. (2009a). Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 327–332.
- Qian, H. (2009b). Global comparisons of beta diversity among mammals, birds, reptiles, and amphibians across spatial scales and taxonomic ranks. *Journal of Systematics and Evolution*, 47, 509–514.
- Qian, H., Badgley, C. & Fox, D.L. (2009). The latitudinal gradient of beta diversity in relation to climate and topography for mammals in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 111–122.
- Qian, H. & Kissling, W.D. (2010). Spatial scale and cross-taxon congruence of terrestrial vertebrate and vascular plant species richness in China. *Ecology*, 91, 1172–1183.
- Qian, H. & Ricklefs, R.E. (2007). A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters*, 10, 737–744.
- R Core Team. (2016). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <https://www.r-project.org>.
- Rahbek, C. (1995). The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18, 200–205.
- Rahbek, C. & Graves, G.R. (2001). Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 4534–9.
- Ramos, C.S., Bellocq, M.I., Paris, C.I. & Filloy, J. (2018). Environmental drivers of ant species richness and composition across the Argentine Pampas grassland. *Austral Ecology*, 43, 424–434.
- 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.
- Richards, S.A. (2015). Likelihood and model selection. En: *Ecological statistics: contemporary theory and application* (eds. Fox, G.A., Negrete-Yankelevich, S. & Sosa, V.J.). Oxford University Press Inc., Oxford, pp. 58–78.
- Ricklefs, R.E. (1980). Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's Hypothesis. *The Auk*, 97, 38–49.
- Rigby, R.A. & Stasinopoulos, D.M. (2005). Generalized additive models for location, scale and shape, (with discussion). *Applied Statistics*, 54, 507–554.
- Rigby, R., Stasinopoulos, M., Heller, G. & De Bastiani, F. (2017). *Distributions for modelling location, scale and shape: using GAMLSS in R*. Disponible en: <http://www.gamlss.com/wp-content/uploads/2018/01/DistributionsForModellingLocationScaleandShape.pdf>. Last accessed 5 enero 2018.
- Riley, S.J., DeGloria, S.D. & Elliot, R. (1999). A terrain ruggedness index that quantifies topographic heterogeneity. *Intermountain Journal of Sciences*, 5, 23–27.
- Rominger, A.J., Miller, T.E.X. & Collins, S.L. (2009). Relative contributions of neutral and niche-based processes to the structure of a desert grassland grasshopper community. *Oecologia*, 161, 791–800.
- Rooney, R.C. & Azeria, E.T. (2015). The strength of cross-taxon congruence in species composition varies with the size of regional species pools and the intensity of human disturbance. *Journal of Biogeography*, 42, 439–451.
- 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.

- Roseel, Y. (2012). lavaan : an R package for structural equation modeling. *Journal of Statistical Software*, 48, 1–36.
- Rotenberry, J.T. (1985). The role of habitat in avian community composition: physiognomy or floristics? *Oecologia*, 67, 213–217.
- Ruggiero, A. & Hawkins, B.A. (2008). Why do mountains support so many species of birds? *Ecography*, 31, 306–315.
- Salazar, D. & Marquis, R.J. (2012). Herbivore pressure increases toward the equator. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 12616–12620.
- Sanders, N.J., Moss, J. & Wagner, D. (2003). Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 93–102.
- Sanford, E. (2003). Local selection and latitudinal variation in a marine predator-prey interaction. *Science*, 300, 1135–1137.
- Sang, W. (2009). Plant diversity patterns and their relationships with soil and climatic factors along an altitudinal gradient in the middle Tianshan Mountain area, Xinjiang, China. *Ecological Research*, 24, 303–314.
- Scheidel, U. & Bruehlheide, H. (2001). Altitudinal differences in herbivory on montane compositae species. *Oecologia*, 129, 75–86.
- Scheidel, U., Röhl, S. & Bruehlheide, H. (2003). Altitudinal gradients of generalist and specialist herbivory on three montane Asteraceae. *Acta Oecologica*, 24, 275–283.
- Schemske, D.W., Mittelbach, G.G., Cornell, H. V, Sobel, J.M. & Roy, K. (2009). Is There a Latitudinal Gradient in the Importance of Biotic Interactions? *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 40, 245–269.
- Scherber, C., Mwangi, P.N., Temperton, V.M., Roscher, C., Schumacher, J., Schmid, B., *et al.* (2006). Effects of plant diversity on invertebrate herbivory in experimental grassland. *Oecologia*, 147, 489–500.
- Schowalter, T.D. (2016). Herbivory. En: *Insect Ecology* (ed. Schowalter, T.D.). Academic Press, pp. 405–443.
- Schulze, C.H., Waltert, M., Kessler, P.J.A., Pitopang, R., Shahabuddin, Veddeler, D., *et al.* (2004). Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems: comparing plants, birds, and insects. *Ecological Applications*, 14, 1321–1333.
- Shanahan, M., So, S., Compton, S.G. & Corlett, R. (2001). Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. *Biological Reviews*, 76, 529–572.
- Simberloff, D. (2004). Community Ecology: Is It Time to Move On? *The American Naturalist*, 163, 787–799.
- Sirin, D., Eren, O. & Ciplak, B. (2010). Grasshopper diversity and abundance in relation to elevation and vegetation from a snapshot in Mediterranean Anatolia: role of latitudinal position in altitudinal differences. *Journal of Natural History*, 44, 1343–1363.
- Sobek, S., Scherber, C., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (2009). Sapling herbivory, invertebrate herbivores and predators across a natural tree diversity gradient in Germany's largest connected deciduous forest. *Oecologia*, 160, 279–288.
- Soininen, J., Heino, J. & Wang, J. (2017). A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 96–109.
- Soininen, J., McDonald, R. & Hillebrand, H. (2007). The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 30, 3–12.
- Southwood, T.R.E. (1978). The components of diversity. En: *Symp. R. Entomol. Soc. Lond.* 9 (eds. Mound, L.A. & Waloff, N.). Blackwell, Oxford, pp. 19–44.
- Stein, A., Gerstner, K. & Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17, 866–880.

- Su, J.C., Debinski, D.M., Jakubauskas, M.E. & Kindscher, K. (2004). Beyond species richness: community similarity as a measure of cross-taxon congruence for coarse filter conservation. *Conservation Biology*, 18, 167–173.
- Sundqvist, M.K., Sanders, N.J. & Wardle, D.A. (2013). Community and ecosystem responses to elevational gradients: processes, mechanisms, and insights for global change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44, 261–280.
- Szewczyk, T. & McCain, C.M. (2016). A systematic review of global drivers of ant elevational diversity. *PLoS ONE*, 11, e0155404.
- Tang, Z., Fang, J., Chi, X., Feng, J., Liu, Y., Shen, Z., *et al.* (2012). Patterns of plant beta-diversity along elevational and latitudinal gradients in mountain forests of China. *Ecography*, 35, 1083–1091.
- Terborgh, J. (1977). Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology*, 58, 1007–1019.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., *et al.* (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31, 79–92.
- Tilman, D. & Pacala, S.W. (1993). The maintenance of species richness in plant communities. En: *Species Diversity in Ecological Communities* (eds. Ricklefs, R.E. & Schuller, D.). University of Chicago Press, Chicago, pp. 13–25.
- Tobler, W. (1970). A computer movie simulating urban growth in the Detroit region. *Economy Geography*, 46, 234–240.
- Toranza, C. & Arim, M. (2010). Cross-taxon congruence and environmental conditions. *BMC Ecology*, 10, 18.
- Torrusio, S., Cigliano, M.M. & Wysiecki, M.L. (2002). Grasshopper (Orthoptera: Acridoidea) and plant community relationships in the Argentine Pampas. *Journal of Biogeography*, 29, 221–229.
- Tucker, C. (1979). Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment*, 8, 127–150.
- Tuomisto, H. (2010). A diversity of beta diversities: Straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33, 2–22.
- Turcotte, M.M., Davies, T.J., Thomsen, C.J.M. & Johnson, M.T.J. (2014). Macroecological and macroevolutionary patterns of leaf herbivory across vascular plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 20140555.
- Ulrich, W., Almeida-Neto, M. & Gotelli, N.J. (2009). A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 118, 3–17.
- Ulrich, W., Soliveres, S., Maestre, F.T., Gotelli, N.J., Quero, J.L., Delgado-Baquerizo, M., *et al.* (2014). Climate and soil attributes determine plant species turnover in global drylands. *Journal of Biogeography*, 41, 2307–2319.
- Unsicker, S.B., Baer, N., Kahmen, A., Wagner, M., Buchmann, N. & Weisser, W.W. (2006). Invertebrate herbivory along a gradient of plant species diversity in extensively managed grasslands. *Oecologia*, 150, 233–246.
- Unsicker, S.B., Franzke, A., Specht, J., Kohler, G., Renker, C., Stein, C., *et al.* (2017). Plant species richness in montane grasslands affects the fitness of a generalist grasshopper species. *Ecology*, 91, 1083–1091.
- Venables, W.N. & Ripley, V.D. (2002). *Modern applied statistics with S*. Springer, New York.
- Vetaas, O.R. & Grytnes, J. (2002). Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal. *Global Ecology and Biogeography*, 291–301.
- Walker, D.A. & Smith, T.J. (2017). Computing robust, bootstrap-adjusted fit indices for use with nonnormal data. *Measurement and Evaluation in Counseling and Development*, 50, 131–

137.

- Vander Wall, S.B., Moore, C.M. & Dornelas, M. (2016). Interaction diversity of North American seed-dispersal mutualisms. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 1377–1386.
- Werenkraut, V. & Ruggiero, A. (2011). Quality of basic data and method to identify shape affect the perception of richness– altitude relationships in meta-analys. *Ecology*, 92, 253–260.
- Westgate, M.J., Barton, P.S., Lane, P.W. & Lindenmayer, D.B. (2014). Global meta-analysis reveals low consistency of biodiversity congruence relationships. *Nature Communications*, 5, 1–8.
- Westgate, M.J., Tulloch, A.I.T., Barton, P.S., Pierson, J.C. & Lindenmayer, D.B. (2017). Optimal taxonomic groups for biodiversity assessment: a meta-analytic approach. *Ecography*, 40, 539–548.
- Whittaker, R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279–338.
- Wolters, V., Bengtsson, J. & Zaitsev, A. (2006). Relationship among species richness of different taxa. *Ecology*, 87, 1650–1658.
- Woodward, F.I. & Diament, A.D. (1991). Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. *Functional Ecology*, 5, 202–212.
- Worm, B. & Duffy, J.E. (2003). Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 628–632.
- Wright, D.H., Currie, D.J. & Maurer, B.A. (1993). Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. En: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (eds. Schluter, R.E. & Ricklefs, D.). University of Chicago Press, Chicago and London, pp. 66–74.
- Xu, X., Zhang, H.Y., Zhang, D.J., Tian, W., Huang, H. & Ma, A. (2017). Altitudinal patterns of plant species richness in the Honghe region of China. *Pakistan Journal of Botany*, 49, 1039–1048.
- Yau, C. (2018). *R tutorial: an R introduction to statistics*. Disponible en: <http://www.r-tutor.com/gpu-computing/correlation/kendall-tau-b>. Last accessed 10 enero 2018.
- Zak, M.R. & Cabido, M. (2002). Spatial patterns of the Chaco vegetation of central Argentina: Integration of remote sensing and phytosociology. *Applied Vegetation Science*, 5, 213–226.
- Zak, M.R., Cabido, M., Cáceres, D. & Díaz, S. (2008). What drives accelerated land cover change in central Argentina? Synergistic consequences of climatic, socioeconomic, and technological factors. *Environmental Management*, 42, 181–189.
- Zehnder, C.B., Stodola, K.W., Joyce, B.L., Egetter, D., Cooper, R.J. & Hunter, M.D. (2009). Elevational and seasonal variation in the foliar quality and arthropod community of *Acer pensylvanicum*. *Environmental Entomology*, 38, 1161–1167.
- Zellweger, F., Baltensweiler, A., Ginzler, C., Roth, T., Braunisch, V., Bugmann, H., *et al.* (2016). Environmental predictors of species richness in forest landscapes: Abiotic factors versus vegetation structure. *Journal of Biogeography*, 43, 1080–1090.
- Zhang, K., Lin, S., Ji, Y., Yang, C., Wang, X., Yang, C., *et al.* (2016a). Plant diversity accurately predicts insect diversity in two tropical landscapes. *Molecular Ecology*, 25, 1–35.
- Zhang, W., Huang, D., Wang, R., Liu, J. & Du, N. (2016b). Altitudinal patterns of species diversity and phylogenetic diversity across temperate mountain forests of northern China. *PLoS ONE*, 11, 1–13.
- Zuur, A., Savaliev, A. & Ieno, E.N. (2012). *Zero inflated models and generalized linear mixed models with R*. Highlands Statistics Ltd., Alicante.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Freckleton, R. (2016). A protocol for conducting and presenting results of regression-type analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 636–645.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Smith, G.M. (2007). *Analysing ecological data*. Springer Science & Business Media, New York.

Zvereva, E.L. & Kozlov, M. V. (2006). Consequences of simultaneous elevation of carbon dioxide and temperature for plant-herbivore interactions: A metaanalysis. *Global Change Biology*, 12, 27–41.