

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

Edith Arellano Nicolás

2.1 Introducción

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

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

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

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

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

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

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

2.2 Materiales y métodos

2.2.1 Descripción del área de estudio

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

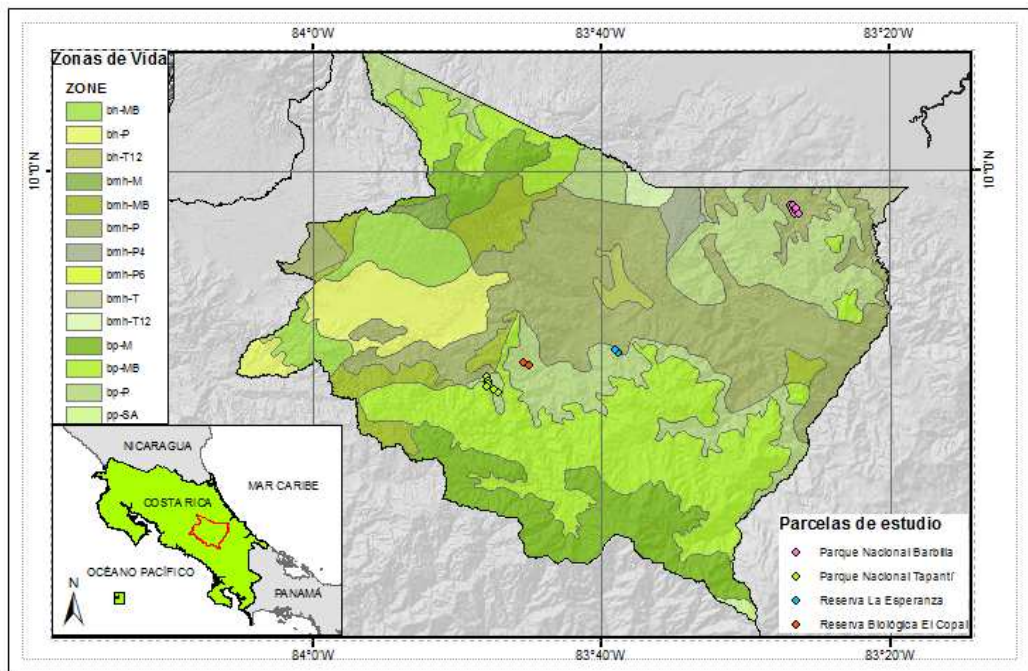


Figura 1. Área de estudio

2.3 Procedimientos metodológicos

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

2.4 Análisis de datos

Diversidad taxonómica:

Se determinó la riqueza específica de cada parcela en cada zona de vida, además se calculó la abundancia, área basal (cm²) del total de especies en cada parcela permanente del gradiente y se elaboró una matriz con las abundancias de cada especie en las parcelas para la elaboración de curvas de rarefacción, empleando el software EstimateS v 9.1 (Colwell 2011). También se elaboraron curvas de rango abundancia en el software Infostat (Di Rienzo *et al.* 2011).

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

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

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

2.5 Diversidad funcional

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

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

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

2.6 Resultados

2.6.1 Diversidad de la comunidad de lianas

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

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

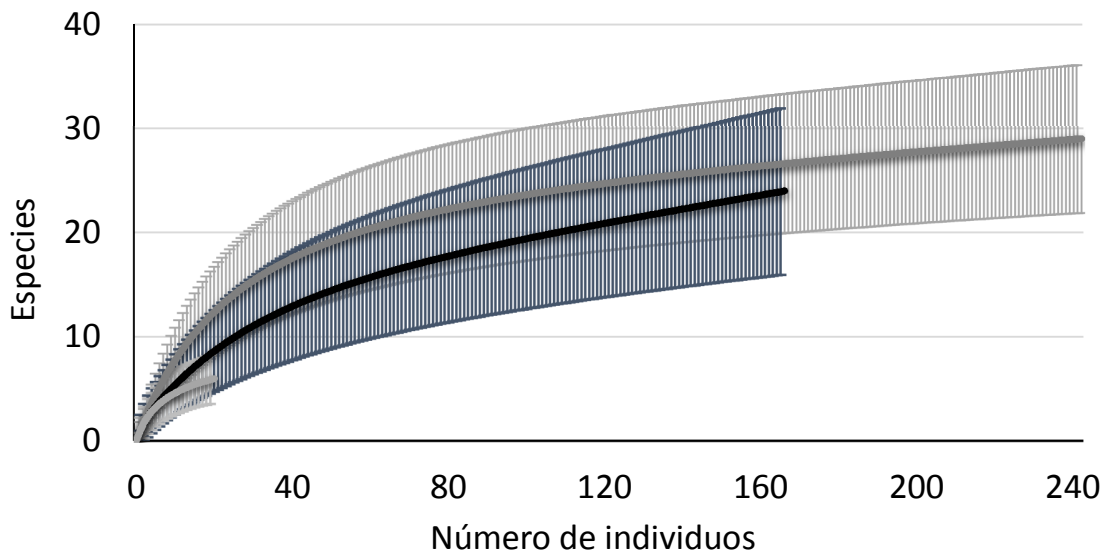


Figura 2. Curvas de rarefacción de especies basada en individuos en las tres zonas de vida.

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

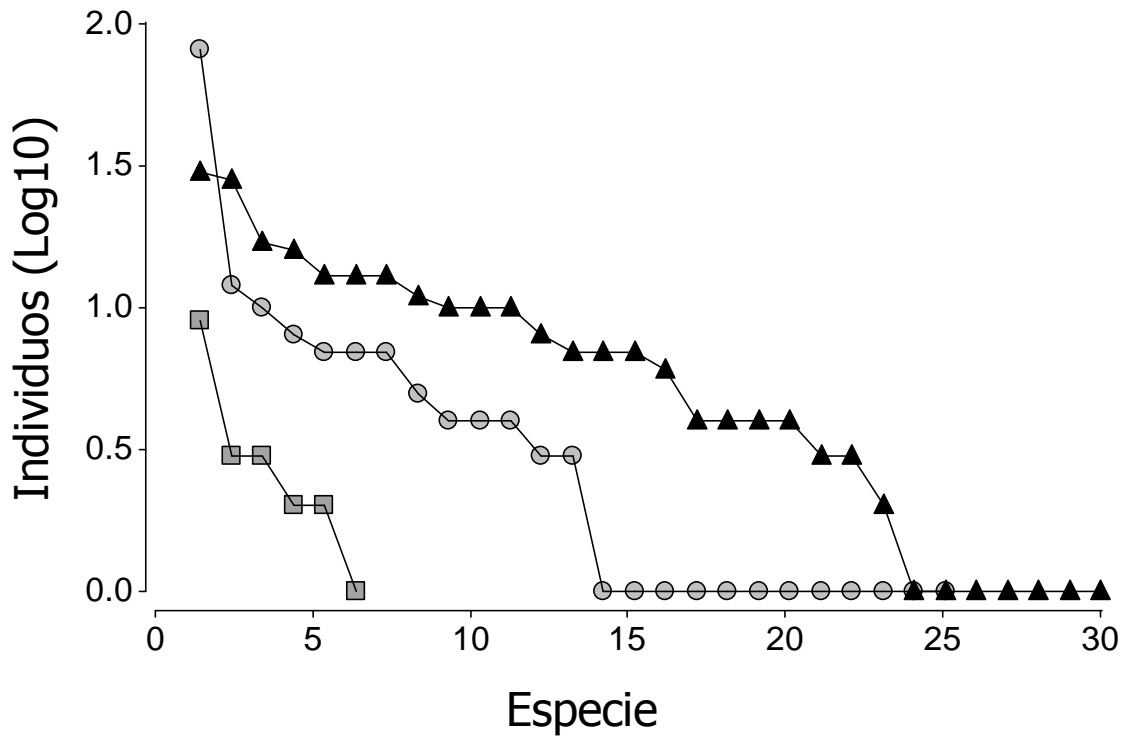


Figura 3. Curvas de rango abundancia de especies de lianas en las tres zonas de vida.

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

2.6.2 Composición de lianas

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

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

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

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

2.6.3 Relación de lianas con variables ambientales

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

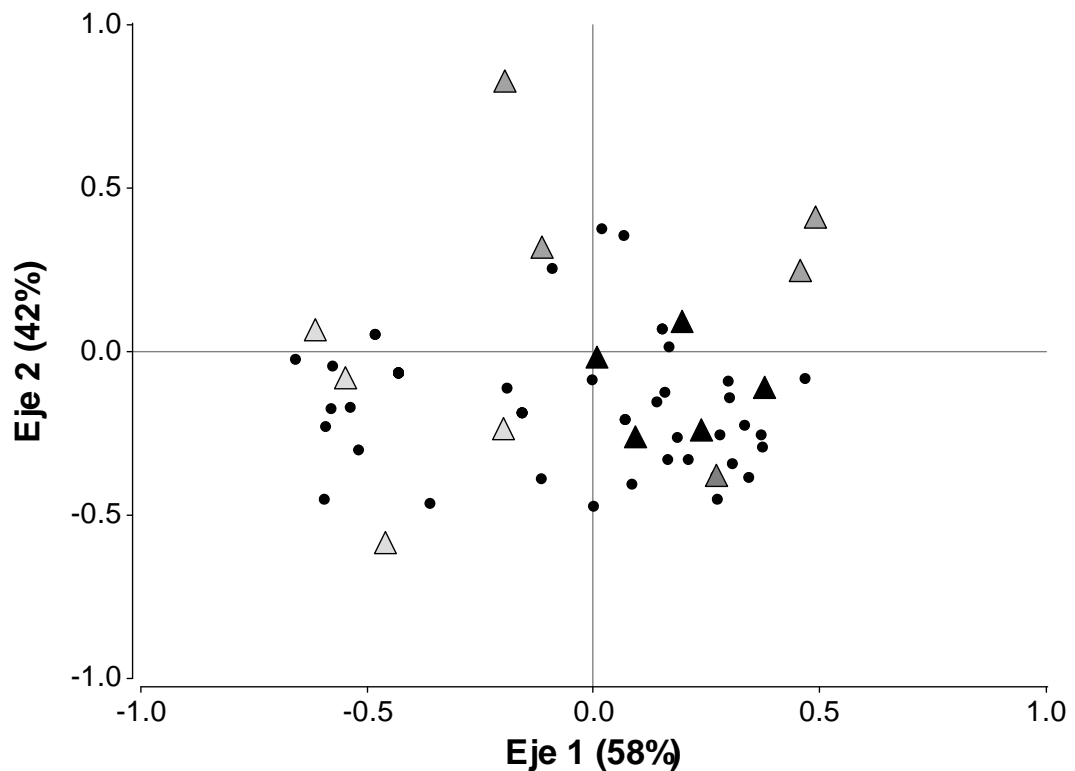


Figura 4. Ordenación de las parcelas con base a la composición de especies.

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

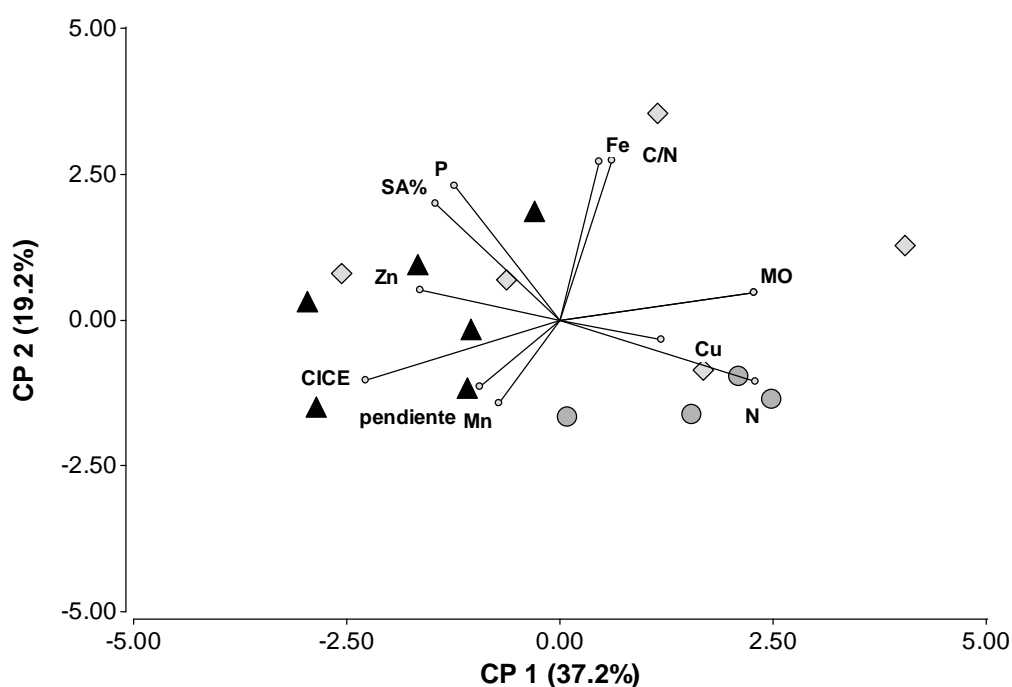


Figura 5. Biplot del análisis de componentes principales de las variables de suelo en el gradiente.

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

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

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

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

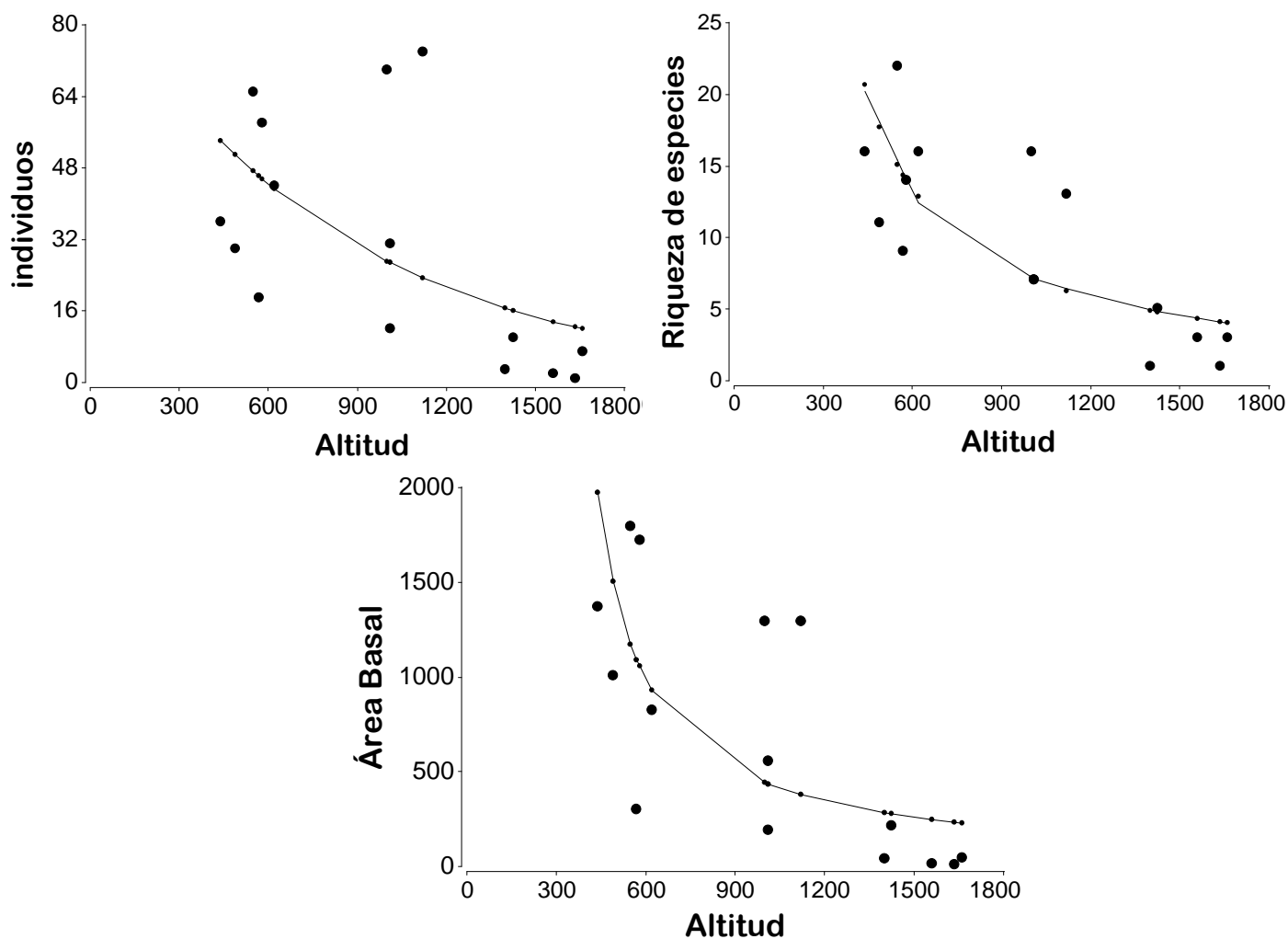


Figura 6. Área basal, número de individuos y riqueza de especies en función de la altitud.

2.6.4 Diversidad funcional

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

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

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

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

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

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

2.6.5 Tipos funcionales de especies de lianas

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

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

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

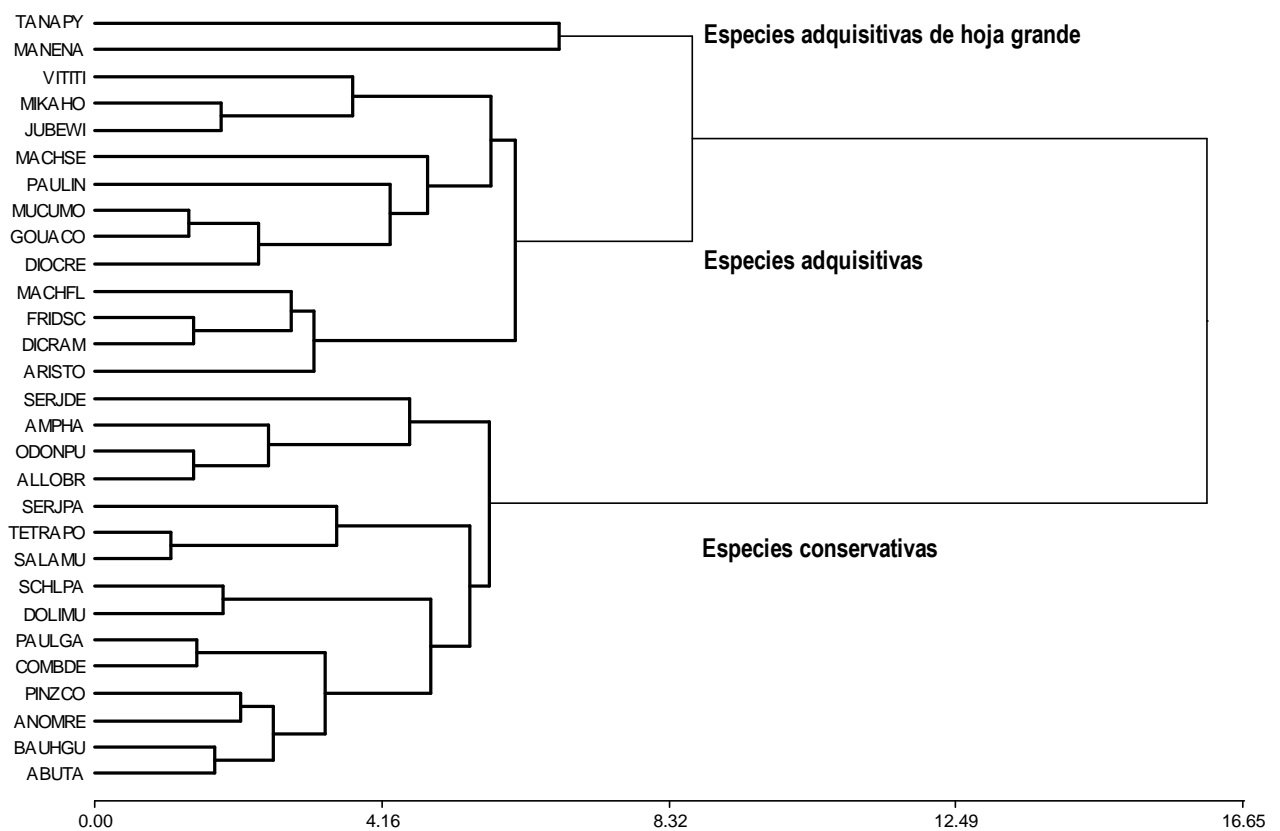


Figura 7. Dendrograma para formar TFP basado en promedios de los rasgos foliares y de tallo por especie.

Método de agrupamiento Ward, distancia Euclídea.

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

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

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

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

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

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

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

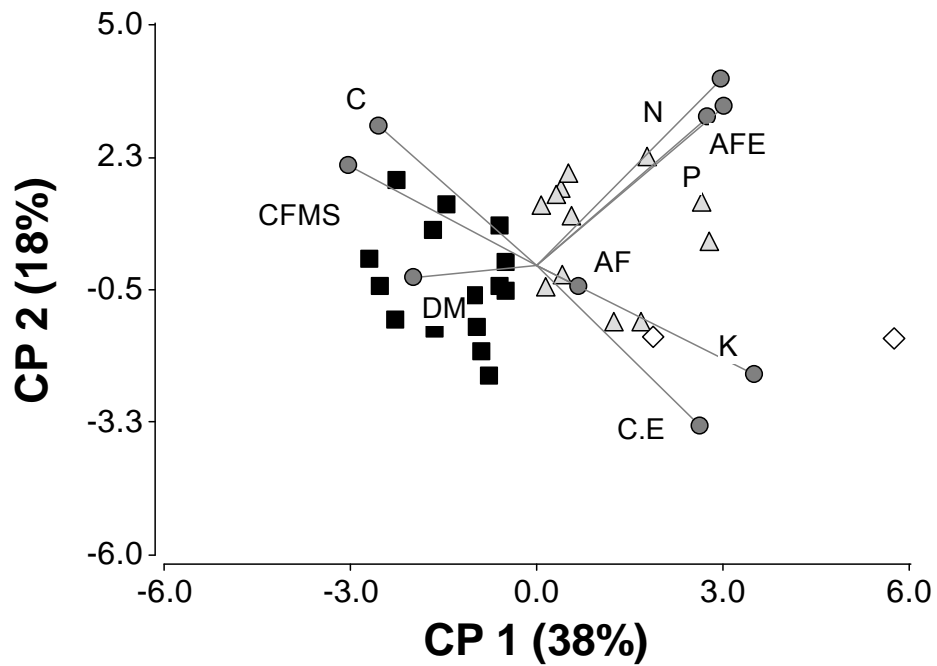


Figura 8. Análisis de componentes principales (ACP) especies y rasgos foliares, de tallos. Los cuadros son especies conservativas, los triángulos especies adquisitivas y los rombos a especies adquisitivas de hoja grande. Cada punto representa una especie.

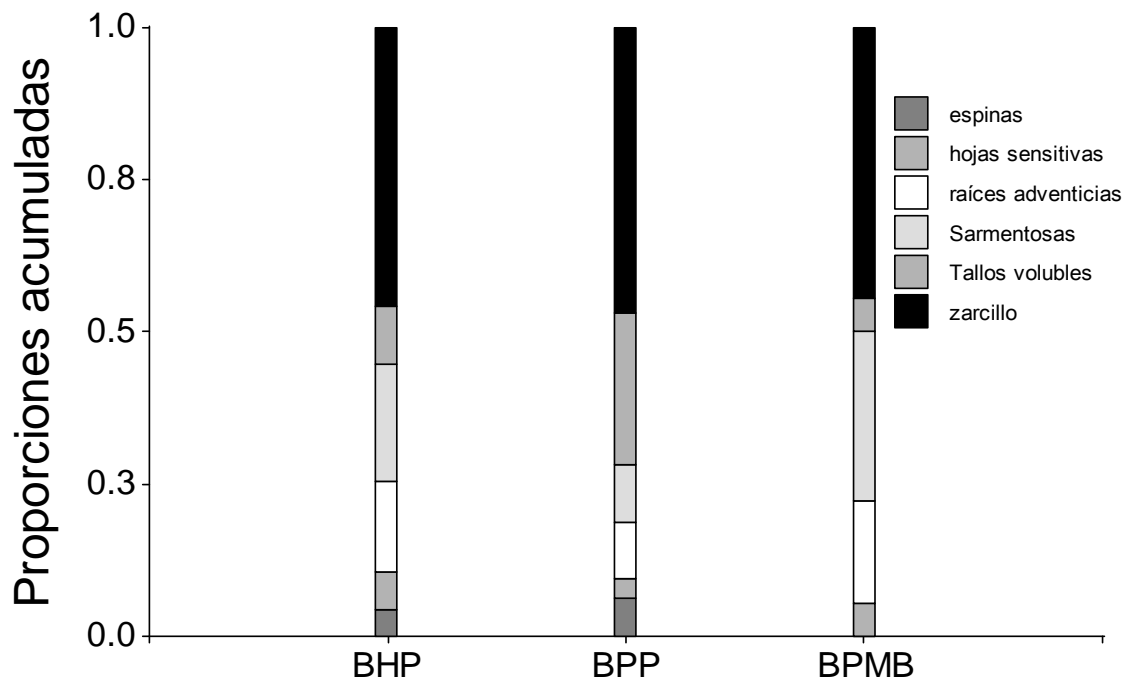


Figura 9. Mecanismos de ascenso de lianas.

2.6.6 Diversidad y composición funcional

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

2.6.7 Relación de rasgos funcionales en relación con la altitud

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

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

Variable	N	R²	R² Aj	F	P valor
CWM P	14	0.67	0.64	24.43	0.0003
CWM AF	14	0.31	0.26	5.49	0.0372
CWM N	14	0.19	0.12	2.84	0.1179
CWM CFMS	14	0.02	0.00	0.24	0.6302
CWM AFE	14	0.01	0.00	0.06	0.8068
CWM K	14	0.29	0.24	5.01	0.0449
CWM C	14	0.02	0.00	0.28	0.6038
CWM DM	14	0.09	0.01	1.12	0.3110
CWM CE	14	0.31	0.26	5.50	0.0371
CWM N/P	14	0.24	0.18	3.76	0.0763

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

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

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

Variable	Regresora	Ponderador	N	R²	R² Aj	F	p valor
FRic	altitud	Área basal	14	0.43	0.38	9.02	0.0110
FEve			14	0.42	0.37	8.52	0.0129
FDiv			14	0.72	0.67	14.20	0.0009
FDis			14	0.13	0.06	1.84	0.2005
FRic	tma	Individuos	14	0.43	0.38	9.02	0.0110
FEve			14	0.54	0.51	14.34	0.0026
FDiv			14	0.73	0.68	14.63	0.0008
FDis			14	0.10	0.03	1.37	0.2650

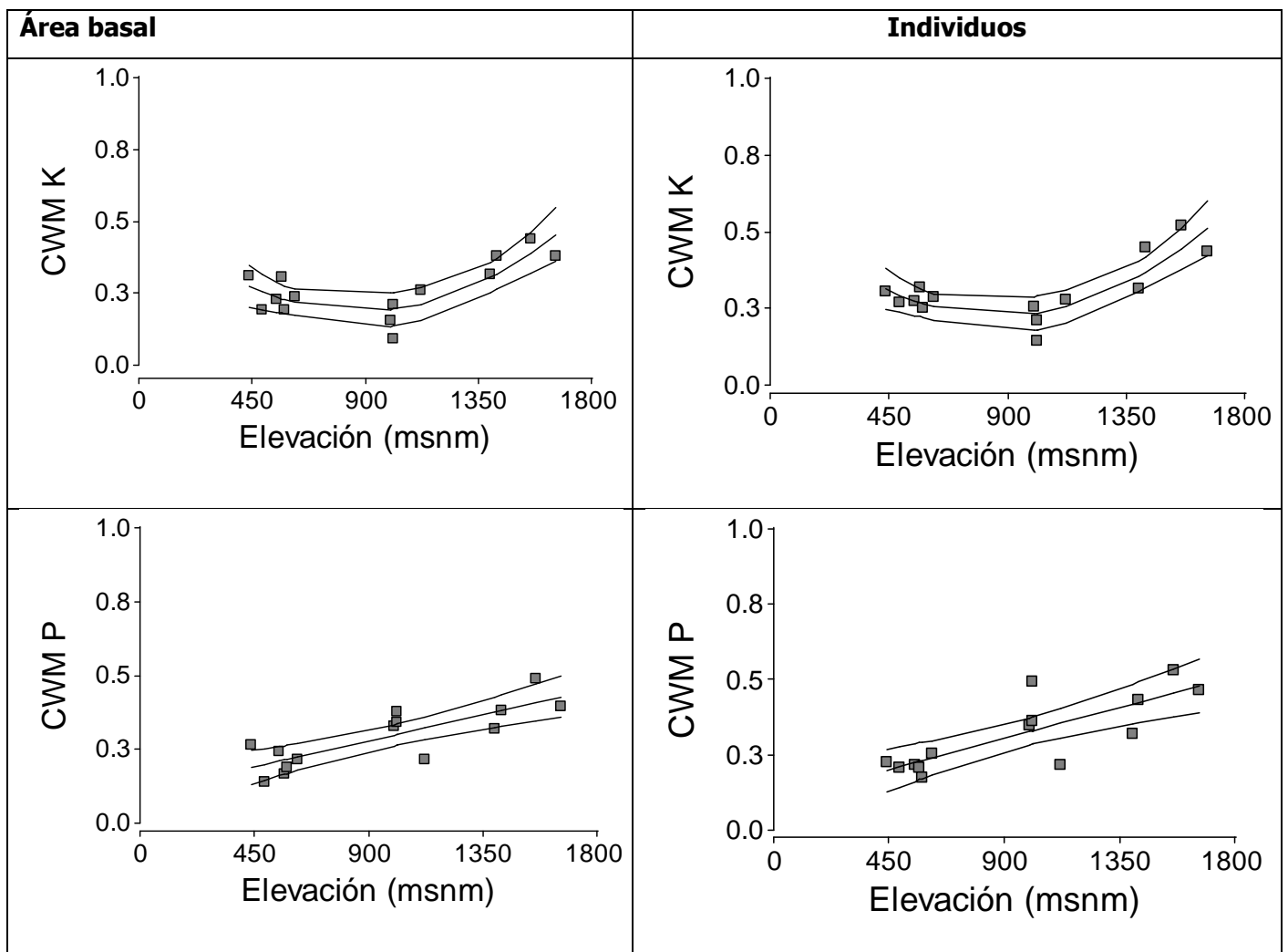


Figura 10. Regresiones lineales entre las CWM de Potasio (K) y Fósforo (P) y la altitud.

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

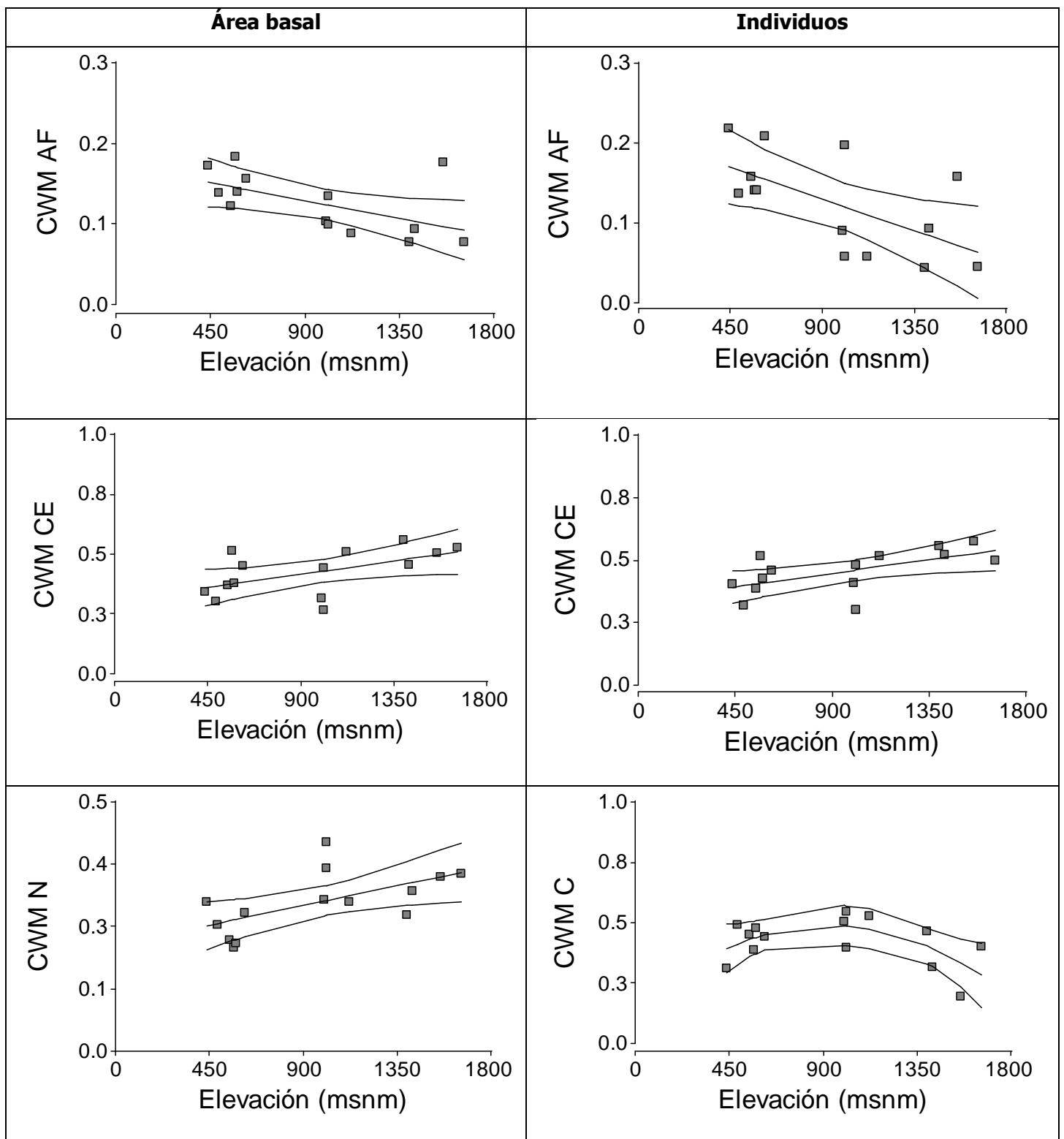


Figura 11. Regresiones lineales para las CWM en función de la altitud.

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

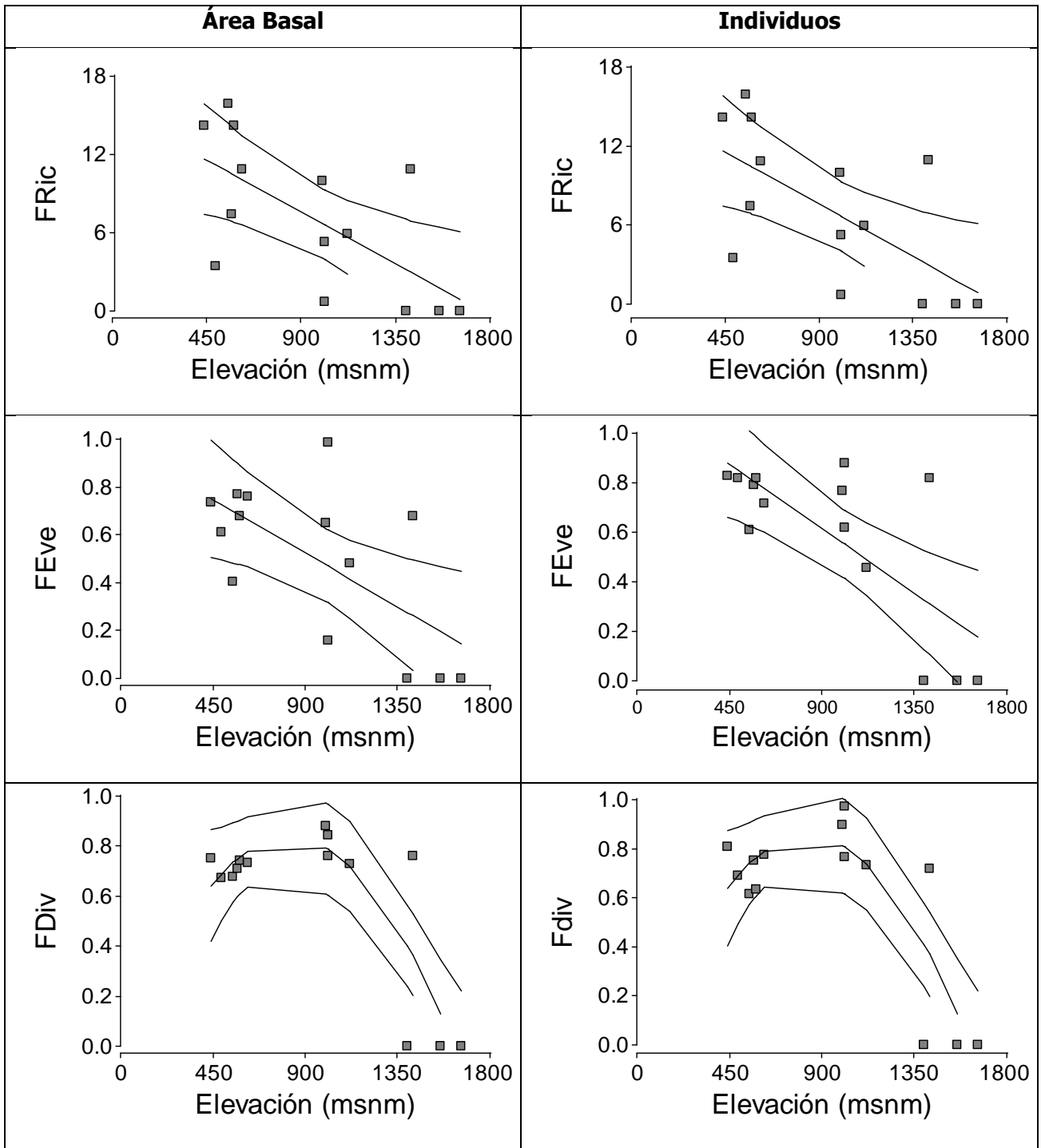


Figura 12. Regresiones entre los índices de diversidad funcional y la elevación.

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

2.6.8 **Discusión**

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

2.6.9 Conclusiones

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

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

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

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

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

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

2.6.10 Referencias

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

- Lukatkin, A.S.; Brazaityte, A.; Bobinas, C.; Duchovskis, P. 2012. Chilling injury in chilling-sensitive plants: a review (1417632891). *Agriculture* 99(2): 111-124.
- Malizia, A.; Grau, H.R.; Lichstein, J.W. 2010. Soil phosphorus and disturbance influence liana communities in a subtropical montane forest (1413417097). *Journal of Vegetation Science* 21(3): 551-560.
- Martín, L.; González, J.; Díaz, S.; Castro, I.; García, L.M. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional (0). *Revista Ecosistemas* 16(3).
- Mascaro, J.; Schnitzer, S.A.; Carson, W.P. 2004. Liana diversity, abundance, and mortality in a tropical wet forest in Costa Rica (0). *Forest Ecology and Management* 190(1): 3-14.
- Moles, A.T.; Westoby, M. 2000. Do small leaves expand faster than larger leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage (1418016037). *Oikos* 90: 517-526.
- Molina-Freaner, F.; Gámez, R.C.; Tinoco-Ojanguren, C.; Castellanos, A.E. 2004. Vine species diversity across environmental gradients in northwestern Mexico (0). *Biodiversity & Conservation* 13(10): 1853-1874.
- Parthasarathy, N.; Muthuramkumar, S.; Reddy, M.S. 2004. Patterns of liana diversity in tropical evergreen forests of peninsular India (0). *Forest Ecology and Management* 190(1): 15-31.
- Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Garnier, E.; Lavorel, S.; Poorter, H.; Jaureguiberry, P.; Bret-Harte, M.; Cornwell, W.; Craine, J.; Gurvich, D. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide (0). *Australian Journal of Botany*.
- Schnitzer, S.A.; Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests (0). *Trends in Ecology & Evolution* 17(5): 223-230.
- Schnitzer, S.A. 2005. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution (0). *The American Naturalist* 166(2): 262-276.
- Senbeta, F.; Schmitt, C.; Denich, M.; Demissew, S.; Velk, P.L.G.; Preisinger, H.; Woldemariam, T.; Teketay, D. 2005. The diversity and distribution of lianas in the Afromontane rain forests of Ethiopia (1415811232). *Diversity and Distributions* 11(5): 443-452. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00180.x> 10.1111/j.1366-9516.2005.00180.x
- Solórzano, S.; Ibarra-Manríquez, G.; Oyama, K. 2002. Liana diversity and reproductive attributes in two tropical forests in Mexico (0). *Biodiversity & Conservation* 11(2): 197-212.
- Veintimilla Ramos, D.A. 2013. Identificación y caracterización de tipos de bosque tropical sobre un gradiente altitudinal en Costa Rica: el caso "Caribe-Villa Mills" (0).
- Villéger, S.; Mason, N.W.; Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology (0). *Ecology* 89(8): 2290-2301.
- Violle, C.; Navas, M.L.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I.; Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! (1417322607). *Oikos* 116(5): 882-892.
- Williamson, G.B.; Wiemann, M.C. 2010. Measuring wood specific gravity... correctly (1415901670). *American Journal of Botany* 97(3): 519-524.
- Wright, I.J.; Groom, P.K.; Lamont, B.B.; Poot, P.; Prior, L.D.; Reich, P.B.; Schulze, E.-D.; Veneklaas, E.J.; Westoby, M. 2004a. Short communication: leaf trait relationships in Australian plant species (1399317174). *Functional Plant Biology* 31(5): 551-558.
- Wright, I.J.; Reich, P.B.; Westoby, M.; Ackerly, D.D.; Baruch, Z.; Bongers, F.; Cavender-Bares, J.; Chapin, T.; Cornelissen, J.H.; Diemer, M. 2004b. The worldwide leaf economics spectrum (1416003065). *Nature* 428(6985): 821-827.
- Zhu, S.-D.; Cao, K.-F. 2010. Contrasting cost-benefit strategy between lianas and trees in a tropical seasonal rain forest in southwestern China (1413392911). *Oecologia* 163(3): 591-599.