



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Análisis de los patrones de riqueza taxonómica y funcional en gradientes altitudinales inmersos en distintas regiones fitogeográficas de Argentina

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

Sol Ailen Bovina

Directora: Carolina Samanta Ramos

Codirector: Santiago Santoandré

Tutor: Pedro Flombaum

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, Julio de 2024

Tesista

Sol Ailen Bovina

Directora

Carolina S. Ramos

Codirector

Santiago Santoandré

Agradecimientos

A la Universidad de Buenos Aires. Gracias a la existencia del acceso a una universidad pública, gratuita y de calidad pude realizar ésta carrera de la forma en que la hice. En particular, a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales por haber sido un espacio de formación académico, profesional y personal de un nivel inigualable y a cada docente de la facultad, quienes entregan su tiempo con tanta dedicación para nuestra formación.

A mi directora Caro, por haberse bancado todas mis idas y vueltas sobre cómo abordar ésta tesis. Por la mentoría, siempre lista para responder dudas, atender crisis, celebrar logros y ordenar ideas. Por todo el apoyo brindado para entrar en el mundo de hacer ciencia, con todas las dudas e inseguridades que eso conlleva.

A mi codirector Santi, por sumarse con buena predisposición a una dinámica de trabajo ya conformada, por aportar toda su experiencia y por su interés en mi trabajo incluso antes de ser parte de la dirección de la tesis.

A la Dra. Julieta Filloy por haberme incorporado al grupo de trabajo, desde el principio con gran predisposición para darme la oportunidad de formarme en macroecología. Gracias por escuchar atentamente mis intereses para armar una tesis que disfruté desarrollar y por presentarme a Caro, con gran criterio para notar que nos íbamos a entender bien.

A los chicos del ECoMa: Martín, José, Kevin, Aldana y Anahí, por compartir experiencias de extensión, congresos y charlas, siempre dispuestos a dar un consejo o ayudar y haciéndome sentir muy cómoda a pesar de no ser parte del día a día en el laboratorio.

A la FuEDEI y todos sus integrantes, por reconocer mi esfuerzo por terminar la carrera y trabajar al mismo tiempo, la comprensión a la hora de tomarme días de estudio para escribir, la flexibilidad en los viajes y desarrollo de experimentos para que pueda participar de todas las actividades relacionadas a la tesis. Son un espacio de trabajo soñado y un grupo maravilloso. Gracias por todos los consejos y las charlas sobre trabajar en ciencia, en el día a día termino aprendiendo mucho más de ustedes que el simple conocimiento técnico. Sobre todo, mención especial para Pame, que con su experticia estadística y ecológica me fue de mucha ayuda para discutir el análisis de mi tesis y sus implicancias, gracias por ser una colega atenta y amable, siempre con predisposición a colaborar.

A mi mamá, a mi papá y a mi hermana por dejarme hablar una y otra vez sobre lo mismo, sin entender el detalle, pero siempre con ganas de escucharme, por preguntarme mil veces por la tesis, pero nunca apurarme en este largo proceso y sobre todo por animarme en cada paso que faltaba dar. Sin ustedes esto no hubiese sido posible. Fueron a lo largo de todos estos años un pilar indiscutible. A mi mamá, en especial, por creer en mí más de lo que yo lo hago, por siempre alentarme a perseguir aquello que parece lo más difícil, por cada abrazo antes de un examen, ésta tesis está especialmente dedicada a ella que desde chiquita me alentó y acompañó para alcanzar este sueño que tenía.

A mi abuela, Lily, por inculcarme el amor por la biología, por guardarme recortes de hallazgos interesantes, por enseñarme que leer, razonar y estudiar pueden ser muy divertidos y sobre todo por darme un mimo y un abrazo cariñoso (o doce) cada vez que lo necesité. Siempre fue un modelo a seguir para mí.

A toda mi familia por acompañarme en este proceso, aguantando todas las veces que cancelé planes o falte a reuniones para quedarme estudiando o escribiendo. Gracias por la paciencia y por el cariño. Sin su apoyo y su compañía a lo largo de estos años no hubiera sido igual. Y quisiera reconocer especialmente a una de mis biólogas favoritas, mi prima Mica, tener en la familia alguien con quien charlar de ciencia y compartir experiencias es sin dudas un enorme placer.

A mis amigos de la facultad que fueron sostén y motivación durante toda la carrera, de ellos aprendí tanto como de los profesores. Gracias por haber formado un grupo de colegas maravilloso del que me enorgullece ser parte. Mención especial para Magy, Mile y Solci que me acompañaron en los años más duros de la carrera, dándonos ánimos entre nosotras para seguir adelante y convirtiendo juntadas de estudio en momentos inolvidables entre amigas.

A mi mejor amiga de toda la vida, Florcita, por ser fuente inagotable de risas, siempre lista para acompañarme a tomar un helado o merendar para despejar la cabeza no importa el horario ni el día, mi compañera más fiel y sobre todo la persona que más me conoce en el mundo. Su presencia constante en mi vida definitivamente hace todo más fácil y divertido, incluido el estrés de escribir una tesis.

A mi concubina y amiga incondicional Sofi, por haberme alentado en cada etapa de la tesis, siempre atrás mío sosteniéndome, cuidándome y creyendo en mí. En estos dos años de convivencia se convirtió en la persona no bióloga que más sabe sobre este trabajo. Gracias por enseñarme a ver cosas positivas siempre que yo no pude, mi leonina favorita, nuestra mutua admiración es de los tesoros más grandes que tengo. Se que ella desearía no estar a 11.384 km para la defensa, pero espero que sepa que la siento igual de cerca que cuando vivíamos juntas.

Al club de los jueves, por todas las escapadas y planes que me ayudaron a desconectar del estrés, con ustedes los momentos libres se volvieron disfrute y descanso total, fueron la energía que me faltaba en este último tiempo. Me alegro muchísimo de haberlos conocido y decirles amigos hoy en día.

A todos los que fueron parte del camino, familia, colegas, a mis amigos más recientes y a los de siempre, a los que están lejos y los que todavía tengo cerquita, gracias por su interés, cariño y compañía. Cada persona con la que compartí estos años fue importante y aportó para que hoy pueda estar acá presentando mi tesis. De todo corazón, ¡gracias!

Índice

| | |
|--|----|
| Resumen | 5 |
| Introducción | 7 |
| Objetivos e hipótesis..... | 10 |
| Materiales y métodos | 11 |
| ÁREA DE ESTUDIO | 11 |
| DISEÑO DE MUESTREO | 11 |
| ESTIMACIÓN DE RIQUEZA TAXONÓMICA | 13 |
| VARIABLES AMBIENTALES | 13 |
| DETERMINACIÓN DE ESPECIES DOMINANTES Y SELECCIÓN DE RASGOS FUNCIONALES | 14 |
| ANÁLISIS DE DATOS | 15 |
| Resultados..... | 18 |
| DESCRIPCIÓN DEL GRADIENTE AMBIENTAL..... | 18 |
| DIVERSIDAD TAXONÓMICA | 19 |
| DIVERSIDAD FUNCIONAL | 23 |
| Discusión y Conclusiones | 27 |
| Bibliografía | 32 |
| Material suplementario | 39 |

Resumen

Analizar patrones de diversidad a gran escala y explicar las diferencias encontradas en los mismos a lo largo del globo es uno de los objetivos principales de la ecología. Así, las montañas se posicionan como regiones de alto interés para abordar ésta tarea. En este trabajo se estudió la forma de los patrones altitudinales de diversidad taxonómica y funcional de plantas, en dos contextos climáticos diferentes, y se analizó el grado de apoyo a las hipótesis de energía. La hipótesis de trabajo propone que los ensambles de plantas son sensibles a las variaciones ambientales, en particular de humedad, que ocurren en los gradientes altitudinales estudiados y que esto se refleja en los patrones de diversidad tanto taxonómica como funcional. Además, se contrastaron dos hipótesis de energía, por un lado, la hipótesis de energía ambiente y por otro, la hipótesis de la dinámica del agua y la energía. Se seleccionaron dos gradientes altitudinales, uno en las Sierras Australes de Buenos Aires y otro en las Sierras Grandes de Córdoba. Se relevaron cobertura e identidad de especies de plantas y variables ambientales en bandas dispuestas cada 100 metros altitudinales. Se analizó la forma de los patrones altitudinales de riqueza taxonómica mediante gráficos de dispersión, y luego se contrastó la forma de estos con las ecuaciones correspondientes a los patrones teóricos. La asociación de la riqueza taxonómica con las variables ambientales se analizó mediante selección de modelos utilizando el criterio de información de Akaike con corrección para muestras chicas (AICc). Por otro lado, se registraron rasgos funcionales para las plantas dominantes de cada banda y se analizaron dos índices de diversidad funcional, el de dispersión funcional y el de originalidad funcional. Respecto a la diversidad taxonómica en las comunidades de plantas en gradientes altitudinales se encontró apoyo a la hipótesis de la dinámica entre el agua y la energía. Habiendo en particular diferencias respecto a la importancia de variables de humedad y de energía entre montañas, lo cual se asociaría a las diferencias en las características de la región. En las Sierras Australes se asocia a una limitación en la disponibilidad de agua a lo largo del gradiente, mientras que en las Sierras Grandes la condición mayormente limitante pareciera ser la energía. Las tendencias encontradas entre las montañas estudiadas fueron distintas tanto en los patrones de diversidad taxonómica como funcional. Siendo principalmente notorio para Sierras Australes donde la mayor diversidad taxonómica se dio en la base, mientras que los valores mayores de diversidad funcional fueron desde elevaciones intermedias hacia la cima. En Sierras Grandes a su vez las tendencias en los patrones de diversidad taxonómica y funcional fueron distintas, aunque menos contrastantes, siendo la máxima diversidad taxonómica encontrada en alturas intermedias, mientras que la máxima diversidad funcional fue principalmente en la base extendiéndose hacia alturas intermedias. Se concluye que el tipo de patrón altitudinal encontrado dependerá del contexto climático en el cual se encuentran inmersas las unidades de estudio, es decir, la región. Además, se debe incluir tanto un enfoque taxonómico como uno funcional para poder obtener una visión integral del sistema de estudio, contemplando que cada enfoque revela una perspectiva importante y complementaria al otro.

Palabras clave: Diversidad taxonómica, diversidad funcional, plantas, gradientes altitudinales, hipótesis de energía.

Analysis of the patterns of taxonomic and functional richness in altitudinal gradients immersed in different geographic regions in Argentina

Analyzing patterns of diversity on a large scale and explaining the differences found in them across the globe is one of the main objectives of ecology. Thus, mountains are positioned as regions of high interest to address this task. In this thesis, the shape of the altitudinal patterns of taxonomic and functional diversity of plants was studied, in two different climatic contexts, and the degree of support for the energy hypotheses was analyzed. The working hypothesis proposes that plant assemblages are sensitive to environmental variations, in particular to humidity, that occur in the altitudinal gradients studied and that this is reflected in both taxonomic and functional diversity patterns. Two hypotheses were tested, on the one hand, the ambient energy hypothesis and on the other, the water and energy dynamics hypothesis. Two gradients were selected, one in the Sierras Australes of Buenos Aires and the other in the Sierras Grandes of Córdoba.

The quantity and identity of plant species and environmental variables were surveyed with a design of bands arranged every 100 altitudinal meters. The shape of the altitudinal patterns of taxonomic richness was visually analyzed by scatter plots, and then the shape of these was contrasted with the equations corresponding to the theoretical patterns. The association of taxonomic richness with environmental variables was analyzed by model selection by AICc. On the other hand, functional traits were recorded for the dominant plants of each band and two indices of functional diversity were analyzed, functional dispersion and functional originality. Regarding taxonomic diversity in plant communities in altitudinal gradients, support was found for the hypothesis of the dynamics between water and energy. There are particular differences regarding the importance of humidity and energy variables between mountains, which is associated with differences in the characteristics of the region. In the Sierras Australes it is associated with a main limitation in the availability of water along the gradient, while in the Sierras Grandes the most limiting condition seems to be energy. The trends found differed from each other for both mountains in the patterns of both taxonomic and functional diversity. It is mainly noticeable for Ventana where the greatest taxonomic diversity occurred at the base, while the highest values of functional diversity were from intermediate elevations to the top. In Sierras Grandes, in turn, the trends were different, although less contrasting, with the maximum taxonomic diversity found at intermediate heights, while the maximum functional diversity was at the base, mainly extending towards intermediate heights. It is concluded that the type of altitudinal pattern found will depend on the climatic context in which the study units are immersed, that is, the region. In addition, both a taxonomic and a functional approach must be included in order to obtain a comprehensive view of the study system, considering that each approach reveals an important and complementary perspective to the other.

Introducción

Analizar patrones de diversidad a gran escala y explicar las diferencias encontradas en los mismos a lo largo del globo es uno de los objetivos principales de la ecología (Bohdalková *et al.* 2021; Gaston 2000). En particular para la Macroecología, es un tópico de investigación que adquirió preponderancia en las últimas décadas (McCallen *et al.* 2019). En este contexto, las montañas se posicionan como regiones de interés para abordar la tarea de entender los patrones de diversidad (Bricca *et al.* 2021; McCain 2009). Por un lado, debido a que cuentan con una alta proporción de la biodiversidad global, incluyendo una gran cantidad de especies endémicas. Por otro, por el gradiente climático y la heterogeneidad ambiental que se genera en las montañas debido a la variación en la altitud (Antonelli *et al.* 2018; McCain & Colwell 2011). Además, frente al paradigma ecológico actual, donde la tasa de extinción de las especies a nivel mundial presenta un crecimiento acelerado (Córdova-Tapia & Zambrano 2015; McCain & Colwell 2011) las montañas se presentan como fundamentales para la comprensión del comportamiento de los patrones de diversidad en respuesta a los efectos del cambio climático (McCain & Grytnes 2010; Sundqvist *et al.* 2013). Debido a que estas proveen el escenario ideal para entender como los rangos de distribución de plantas y animales son restringidos por estos factores ambientales. Dado que la amplia distribución geográfica de las montañas permite comparar gradientes de elevación ubicados en diversas regiones o zonas climáticas, con diferentes condiciones ambientales. Esto las postula como el entorno adecuado para realizar estudios que pueden ser repetidos y comparados en diferentes localidades y de esa forma testear hipótesis que propongan distintas explicaciones para los gradientes de diversidad altitudinales (Christian Körner & Körner 2000; Rahbek *et al.* 2019; Sundqvist *et al.* 2013). A lo largo de ésta tesis nos proponemos estudiar patrones de diversidad de plantas en dos gradientes de elevación inmersos en distintas regiones de Argentina.

En sistemas montañosos el gradiente ambiental que se genera por la altitud, influencia la estructura de las comunidades a diferentes alturas (Sundqvist *et al.* 2013), creando un patrón de diversidad característico para el sistema. Cuando se comenzó a investigar la relación entre la altitud y la riqueza de especies se consideraba que este patrón siempre presentaba una forma monotonía decreciente respecto al aumento en la elevación (McCain 2005). Sin embargo, con el avance de las investigaciones se ha encontrado evidencia a favor de que estos patrones pueden variar entre diferentes taxa, dependiendo de cómo estos se vean afectados diferencialmente por los factores abióticos. Incluso se han encontrado diferencias para un mismo taxón en distintas regiones, entre las cuales varían las características de los gradientes ambientales (Rahbek 1995). Por esto, se refuerza el interés por los estudios de patrones de diversidad de distintos taxa y en gradientes altitudinales (Bohdalková *et al.* 2021; McCain 2005). Así, se han descripto cuatro formas principales de patrones teóricos de diversidad en gradientes altitudinales, ampliamente documentadas para diferentes taxa y regiones: 1) diversidad decreciente con el aumento de la altitud; 2) meseta en la base y luego diversidad decreciente; 3) un patrón unimodal con máxima diversidad a elevaciones intermedias y; 4) pico de diversidad en altitudes bajas y luego decrecimiento (forma de “J” invertida) (McCain 2009). Sin embargo, en particular para el taxón plantas han sido documentados únicamente los primeros tres (McCain & Grytnes 2010).

A lo largo de los gradientes altitudinales algunos factores abióticos varían de forma predecible con la elevación; así es como sucede, por ejemplo, con la temperatura, la presión del aire y la radiación las cuales presentan una variación monotonía (Antonelli *et al.* 2018; McCain & Grytnes 2010; Tolmos *et al.* 2022). La temperatura decrece con el incremento de la altitud, influenciando la variación de la humedad ambiente; a su vez, la presión atmosférica total decrece con la elevación, mientras que, en condición de

ausencia de nubes, la radiación total y la radiación UV-B aumentan (Körner 2007; Sundqvist *et al.* 2013). Por otro lado, dentro de estos gradientes se encuentran cambios en otros factores abióticos, como las precipitaciones, la velocidad del viento y la disponibilidad de nutrientes, que pueden presentar patrones altitudinales no monotónicos (Antonelli *et al.* 2018; Tolmos *et al.* 2022). Así, se ha registrado que estos factores presentan patrones altitudinales diferentes según el sistema montañoso, registrándose diferencias incluso a nivel regional (Sundqvist *et al.* 2013). Se ha propuesto que el tipo de patrón altitudinal de diversidad observado depende del contexto climático donde se inserta el gradiente altitudinal (McCain & Grytnes 2010). Existe fuerte evidencia de la asociación entre variables relacionadas con el clima y los patrones de riqueza, sin embargo, no es tan claro que tan bien logran explicar el comportamiento de los mismos (Coelho *et al.* 2023; Currie *et al.* 2004; Hawkins *et al.* 2003). Una posibilidad es que, aunque los patrones altitudinales de diversidad varíen entre diferentes taxa, grupos funcionales o gradientes montañosos, los mecanismos que dan forma a estos sean los mismos. Por lo que se plantea que la interacción entre las variables relacionadas con el clima (temperatura, precipitación y radiación solar) es lo que determinará el tipo de patrón (Hawkins *et al.* 2003; Sundqvist *et al.* 2013). McCain (2007) propone que la disponibilidad de agua tiene un patrón monotónico decreciente en montañas de base húmeda y un patrón unimodal en las montañas de base seca. Es por esto que, bajo este modelo según el contexto climático en el que se encuentre inmerso el gradiente se esperan diferentes patrones altitudinales de diversidad (McCain & Grytnes 2010; Sundqvist *et al.* 2013), siendo este coincidente con el de disponibilidad de agua, decreciente con el aumento de la altitud en montañas de base húmeda y unimodal en montañas de base seca o árida (McCain 2009; McCain & Grytnes 2010).

Se han planteado diversas hipótesis sobre los mecanismos detrás de los patrones de diversidad. Un conjunto de estas hipótesis propone a la energía como limitante de la riqueza de especies (Rahbek 2004). Por un lado, se encuentra la hipótesis de la energía ambiente, que dice que la temperatura limita la riqueza de especies mediante restricciones asociadas a la tolerancia fisiológica de las mismas (Hawkins *et al.* 2003; Tolmos *et al.* 2022). Así se espera que en regiones de clima más cálido mayor cantidad de especies puedan tolerar y desarrollarse bajo esas condiciones ambientales. Por lo tanto, en regiones de clima más cálido se espera una mayor riqueza de especies respecto a regiones de climas más fríos, es decir, con menor energía disponible. Por otro lado, la hipótesis de la dinámica del agua y la energía (llamada hipótesis de la productividad a nivel de los consumidores) propone que la energía que fluye a través de las cadenas tróficas es la que limita la abundancia, generando luego, una limitación sobre la riqueza, esto se da debido a que se afecta el tamaño poblacional y el número total de individuos impacta en la probabilidad de extinción. Para el taxón plantas tanto la energía y la disponibilidad de agua actuarían como limitantes de la riqueza (Currie *et al.* 2004). Por lo que, en regiones con mayor disponibilidad de energía y agua se espera encontrar valores más altos de riqueza que en las regiones con menor. Numerosos estudios indican que la riqueza de plantas se encuentra determinada por una dinámica entre el agua y la energía, donde la disponibilidad de estas representa una limitación fisiológica que resulta clave para explicar el patrón (Hawkins *et al.* 2003; Tolmos *et al.* 2022). En particular, en regiones cálidas, donde la energía no es limitante, los factores relacionados a la disponibilidad de agua se han encontrado como principales predictores de los patrones de diversidad (Tolmos *et al.* 2022). En cambio, factores asociados a la energía predominan como predictores en regiones frías, donde ésta cobra mayor importancia (Tolmos *et al.* 2022).

En los últimos años ha crecido el consenso respecto a que, para comprender la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas es necesario analizar, además de la faceta taxonómica de la diversidad otras facetas (Córdova-Tapia & Zambrano 2015; Díaz & Cabido 2001). Dado que el estudio de la diversidad taxonómica es una aproximación según la cual se asume una equivalencia ecológica entre todas las especies se incorpora la diversidad funcional como una medida de la

diversidad de rasgos funcionales (Córdova-Tapia & Zambrano 2015). Los rasgos funcionales son atributos biológicos medibles que influyen en el crecimiento, la reproducción y/o la supervivencia de los organismos, condicionando la respuesta de las especies ante ciertas condiciones ambientales, y que potencialmente influyen en propiedades de los ecosistemas (Cadotte *et al.* 2011; Córdova-Tapia & Zambrano 2015; Hooper *et al.* 2005; Schneider *et al.* 2017; Villéger *et al.* 2008). Estos rasgos, dependiendo del taxón, pueden ser físicos (morfológicos o fisiológicos), comportamentales o fenológicos.

Para cuantificar la diversidad funcional existen dos tipos de aproximaciones, las llamadas discontinuas, que únicamente consideran la cantidad de tipos funcionales presentes en una comunidad, y las continuas, donde se construyen medidas de ésta a partir de índices (Peralta 2011). Bajo una aproximación continua se evalúa la distribución de las especies y sus abundancias dentro de un espacio funcional multidimensional, delimitado por los rasgos seleccionados, donde es posible cuantificar mediante índices multirasgo multidimensionales diferentes componentes de la diversidad funcional. Entre estos componentes mencionados se distinguen la dispersión funcional, como indicador del tamaño del espacio funcional ocupado por la comunidad (Laliberté & Legendre 2010), y la originalidad funcional, como indicador del aislamiento entre las especies en el espacio funcional ocupado por la comunidad (Mouillot *et al.* 2013b). La dispersión funcional se mide a partir de la distancia de las especies al centroide en el espacio de los rasgos. La originalidad funcional es medida como la distancia media a las especies más cercanas dentro del espacio funcional.

Para el taxón plantas, se establece una asociación entre los rasgos funcionales y las condiciones climáticas a lo largo de los gradientes como consecuencia de un efecto de filtrado ambiental sobre funciones clave para el desarrollo de las plantas (Diaz *et al.* 1998; Funk *et al.* 2017). En ambientes con condiciones climáticas más estresantes o limitantes (decrecimiento en precipitaciones, luz y temperatura) se espera observar una reducción en la gama de estrategias de crecimiento factibles, resultando en una menor riqueza funcional (Kleidon, 2009). En concordancia, las comunidades de plantas frecuentemente presentan distintas formas de variación de la diversidad funcional con respecto a la altitud (Ding *et al.* 2019). La respuesta más encontrada corresponde a un reemplazo continuo de especies de plantas y grupos funcionales, aunque la tasa de recambio difiere entre tipos de vegetación y regiones. Las alturas superiores suelen estar dominadas por plantas de menor estatura y grupos funcionales que se caracterizan por tasas de crecimiento más lentas y adaptaciones a ambientes más estresantes, tales como decrecimiento en el área foliar específica y menor concentración de nutrientes por área foliar, entre otras (Sundqvist *et al.* 2013). Este patrón condiciona principalmente la productividad en sistemas de regiones templadas o áridas, con mayor restricción climática (menor disponibilidad de agua y energía), mientras que, en climas cálidos, que presentan mayor disponibilidad de agua y energía, la productividad de las plantas depende en menor medida de los rasgos funcionales que éstas presenten. Es por esto por lo que se espera que en climas cálidos y húmedos se encuentre una mayor riqueza de especies y comunidades que presenten ensambles con mayor diversidad funcional (Álvarez-Grzybowska *et al.* 2020; Kleidon *et al.* 2009; Pinto-Junior *et al.* 2020; Santoandré *et al.* 2024).

Se propone que la mejor forma de alcanzar una comprensión para lograr predecir la respuesta de las comunidades frente a cambios ambientales es bajo una aproximación funcional (Adler *et al.* 2014). Esto se desprende si consideramos que distintas especies, pero similares en sus características funcionales son potencialmente redundantes y la pérdida de una de ellas puede ser compensada “funcionalmente” por otra, debido a que, aunque se necesita un número determinado de grupos funcionales para el mantenimiento del funcionamiento de los ecosistemas, las especies dentro de éstos son parcialmente sustituibles (Diaz *et al.* 2004; Hooper *et al.* 2005; Laureto *et al.* 2015). En ésta tesis se analizaron los

patrones altitudinales de diversidad funcional de plantas vasculares para dos gradientes de elevación en forma complementaria al análisis de los patrones altitudinales de diversidad taxonómica.

Objetivos e hipótesis

El objetivo general de esta tesis fue investigar los patrones altitudinales de diversidad taxonómica y funcional, analizando la influencia de factores relacionados con el clima. Se tomó como modelo a las plantas vasculares, y se analizó por un lado la riqueza taxonómica y su asociación con distintos factores climáticos, y por otro la dispersión y originalidad funcional. Esto se desarrolló a lo largo de dos gradientes altitudinales ubicados en diferentes regiones biogeográficas.

La hipótesis de trabajo propone que los ensamblajes de plantas son sensibles a las variaciones ambientales que ocurren en los gradientes altitudinales estudiados. De acuerdo con el contexto teórico planteado, en la faceta taxonómica se contrastaron dos hipótesis. Por un lado, la hipótesis de energía ambiente y por otro, la hipótesis de la dinámica del agua y la energía.

Si la hipótesis de trabajo se cumpliera entonces la disponibilidad de agua en función de la altitud diferiría entre montañas debido a las diferencias entre las regiones. Con lo cual, si la hipótesis de la energía ambiente se cumpliera para ambos gradientes entonces esto indicaría que la forma del patrón de diversidad se encontrará principalmente vinculado a variables de energía y los patrones coincidirán siendo la diversidad decreciente con la altitud. En cambio, si la hipótesis de la dinámica del agua y la energía se cumpliera, entonces la forma del patrón se encontrará vinculada tanto a variables de energía y humedad y debido a las diferencias entre regiones los patrones de diversidad diferirán entre sí.

Si la hipótesis de trabajo no se cumpliera entonces ambas montañas presentarían tendencias similares en las condiciones de energía y disponibilidad de agua en función de la altitud. Con lo cual, los patrones de ambas montañas coincidirían en caso de presentar apoyo a la misma hipótesis de energía (decreciente si hipótesis de energía ambiente, unimodal pico a altitudes medias si hip de la dinámica del agua y la energía dado que ambas regiones son mayormente secas) y diferirían en caso de presentar apoyo a distintas hipótesis de energía.

A su vez en la faceta funcional se contrastó la hipótesis que propone que ambientes menos restrictivos ambientalmente, mayor disponibilidad de agua y de energía, permiten una mayor diversidad, por lo que se espera si la hipótesis de trabajo se cumpliera los patrones difieran entre montañas, asociado al patrón ambiental característico de cada región.

Objetivos específicos

1. Analizar la forma de los patrones altitudinales de diversidad taxonómica de plantas en dos gradientes de elevación inmersos en diferentes regiones.
2. Estudiar si la riqueza específica de plantas responde a las variables ambientales asociadas a las hipótesis de la energía en gradientes de elevación (temperatura, precipitación, radiación y agua en el suelo).
3. Estudiar la variación de la diversidad funcional a lo largo de gradiente altitudinales inmersos en regiones distintas.

4. Comparar la forma de los patrones altitudinales de la diversidad funcional respecto a los de diversidad taxonómica.

Materiales y métodos

ÁREA DE ESTUDIO

En Argentina se encuentra un marcado gradiente altitudinal, en sentido oeste-este, vinculado al desarrollo de la Cordillera de los Andes y sistemas serranos asociados (Pereyra, 2003). Para ésta tesis se compararon dos sistemas serranos distintos que se encuentran inmersos en dos regiones diferentes. Estos son las Sierras Australes y las Sierras Grandes de Argentina. En cada uno de estos sistemas se seleccionó un gradiente altitudinal o montaña, que permitiera realizar el muestreo de la base a la cima.

Las Sierras Australes bonaerenses o Sistema de Ventania se encuentran ubicadas al sudoeste de la provincia de Buenos Aires. Están Inmersas en la Región Pampeana y pertenecen al distrito fitogeográfico Pampeano Austral de la provincia Pampeana (Cabrera, 1971). En ellas se encuentra el Cerro Ventana (S 38.0505, W 62.0114), que da el nombre al sistema Ventania donde encontramos montañas que se elevan hasta casi 1200 m s. n. m. , en este cerro se llevó a cabo el trabajo (Ponce 1986). El clima en la región es clasificado como subhúmedo, con una tendencia a húmedo en las cumbres debido a un aumento en las precipitaciones (Kristensen & Frangi 1995). La región presenta una temperatura media anual de 15 °C y 700 mm de precipitación promedio anual, siendo el período más lluvioso el de primavera-verano (Kristensen & Frangi 1995).

Las Sierras Grandes son 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. Enmarcadas en la Región Chaqueña, pertenecen al distrito fitogeográfico Chaco Serrano de la provincia Chaqueña (Cabrera, 1971). 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. Junto con el aumento de la altitud 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).

DISEÑO DE MUESTREO

En cada una de las montañas seleccionadas se delimitó una transecta de ascenso sobre el cual se establecieron bandas de relevamiento desde la base del sistema altitudinal hasta el extremo más alto, a intervalos de 100 metros de altitud, abarcando la totalidad del gradiente altitudinal. Este diseño involucró 6 bandas en la montaña en Sierras Australes, cuyas alturas medias fueron 468, 528, 665, 750, 850 y 960 metros y para la montaña en Sierras Grandes involucró 8 bandas de altura 1057, 1250, 1368, 1531, 1711, 1863, 1969 y 2100 metros respectivamente (Figura 1). En cada una de las bandas se dispusieron separados cada 250 metros, en los alrededores del punto central de la banda, diez puntos, geolocalizados por GPS, donde se colocaron dos cuadrantes de 1 metro x 1 metro para las plantas herbáceas y de 4 metros x 4 metros para las leñosas (Figura 2). Este tipo de diseño es completamente anidado, donde los cuadrantes se encuentran anidados en los puntos y estos a su vez en las bandas.

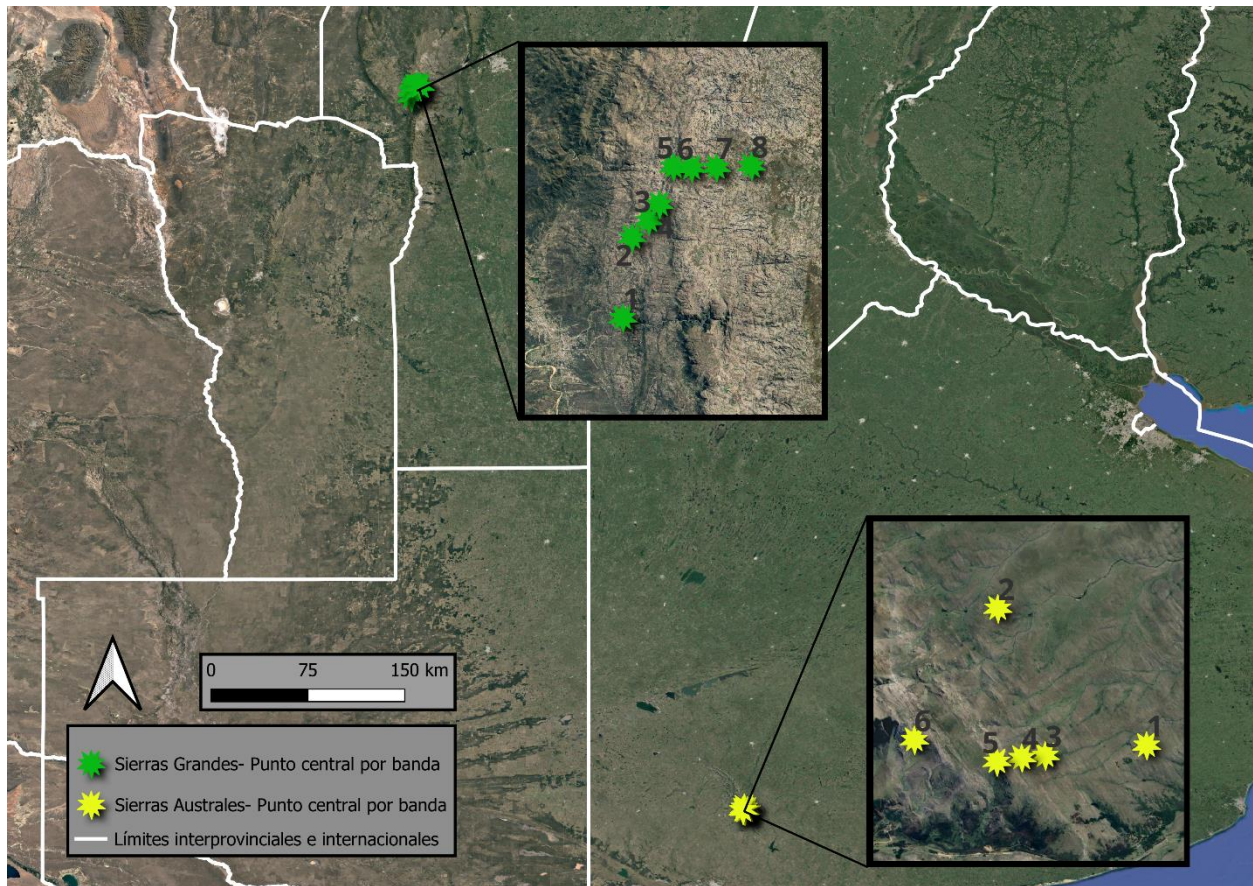


Figura 1. Mapa general con los puntos centrales correspondientes a las bandas de Sierras Grandes (verde) y Sierras Australes (amarillo). Superpuesto: mapas, para ambas regiones, con acercamiento para distinguir cada punto central de las bandas.

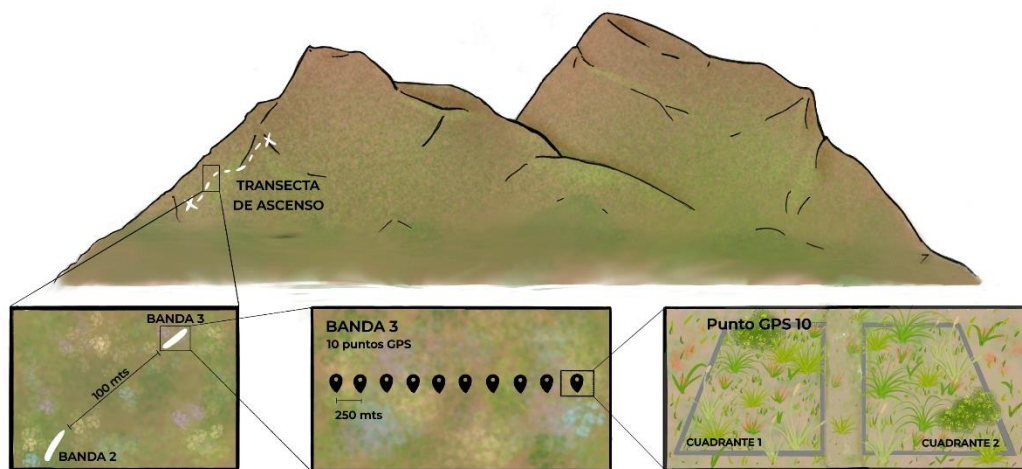


Figura 2. Ilustración del diseño de muestreo. Arriba: Imagen general. Abajo (de izquierda a derecha): Acercamiento a una banda, dentro de la cual encontramos diez puntos, cada uno con dos cuadrantes. La disposición de los cuadrantes es ilustrativa dado que no fue estandarizada a lo largo del muestreo.

ESTIMACIÓN DE RIQUEZA TAXONÓMICA

Dentro de los cuadrantes se identificaron las especies/morfoespecies de todas las plantas vasculares presentes (a excepción de las briofitas que no fueron incluidas en este estudio) y se estimaron sus abundancias/coberturas de acuerdo con el método Braun Blanquet (1979). Además, se colectó material vegetal que fue herborizado para su posterior identificación a nivel de especie en laboratorio. La taxonomía de plantas se corresponde a la utilizada en el Catálogo de Plantas Vasculares del Cono Sur (Zuloaga, 2008) y su actualización online (<http://www.darwin.edu.ar>).

La estimación de la riqueza taxonómica se realizó bajo dos aproximaciones, realizando el cálculo por banda y además otro por cuadrante. Por un lado, para la estimación por cuadrante, se cuantificó la cantidad de especies o morfoespecies por cuadrante relevado. Por otro lado, para obtener un único valor por banda, se estimó para cada uno de los diez puntos un promedio de los valores de los dos cuadrantes que lo integran para conseguir un valor por punto, y luego se realizó un promedio de los diez puntos por banda.

VARIABLES AMBIENTALES

Se obtuvieron datos bibliográficos de energía, referentes a radiación y temperatura, y precipitación a partir del set de datos climáticos WorldClim2 disponible en internet con una resolución espacial de 30 segundos (Fick & Hijmans 2017). Para esto se superpusieron, utilizando el programa QGIS (QGIS, Versión 3.30.1) las capas ráster correspondientes a Temperatura mínima (°C), Temperatura promedio (°C), Temperatura máxima (°C), Precipitación (mm) y Radiación solar ($\text{kJ/m}^2 \cdot \text{día}$) provistas por la base de datos con una capa que contiene la latitud y longitud del punto central de cada una de las bandas. Obteniendo así el dato georreferenciado del valor promedio para cada mes de cada variable ambiental en el período 1970-2000. A partir de estos datos se extrajo el valor por banda de ciertas variables específicas, las cuales fueron consideradas en base a un previo conocimiento con relación al taxón a estudiar, para definir cuales utilizar como variables explicatorias (Lee & Chun 2015; Moradi & Oldeland 2019). Se obtuvo: temperatura mínima de Julio, temperatura mínima de Enero, temperatura máxima de Julio, temperatura máxima de Enero, temperatura promedio trimestre de invierno, temperatura promedio trimestre de verano, temperatura promedio anual, precipitación del mes más lluvioso, promedio de precipitación en invierno, promedio de precipitación en verano, promedio de precipitación anual, radiación en el mes de máxima, radiación en el mes de mínima, radiación promedio trimestre de verano y promedio de radiación semestre primavera-verano.

Además, se estimó contenido de agua en el suelo, pH y la relación de carbono/nitrógeno orgánico en el suelo para cada una de las bandas altitudinales. Los datos de porcentaje de agua en el suelo se colectaron con el objetivo de obtener una variable de la disponibilidad de agua real en el momento del muestreo. Mientras que, las variables de pH y relación C/N se estimaron como variables control dado que se conoce que son relevante para el desarrollo de las plantas y por lo tanto para la riqueza (Ramos, 2018). Para obtener los valores de agua en el suelo se tomaron muestras de suelo simultáneamente en cada una de las bandas y se realizó un pesaje antes y después de ser secada en estufa registrando la diferencia como el contenido de agua. Para pH y relación C/N se tomaron tres muestras de suelo, de los primeros 10 cm por cada banda y luego se homogeneizaron para las determinaciones que fueron realizadas en el Laboratorio del Instituto de Suelos del INTA. El pH se determinó según la norma IRAM-

SAGyP 29574; el carbono según IRAM-SAGyP 29571-3; nitrógeno según IRAM-SAGyP 29572. Se obtuvo un valor por banda para cada una de estas variables.

Se realizó un estudio preliminar mediante análisis de correlación entre la riqueza y las variables específicas estimadas a partir de los datos de temperatura, precipitación y radiación, mediante este análisis se seleccionó únicamente una variable específica a partir de cada variable ambiental. Se encontró que las variables específicas más fuertemente correlacionadas con riqueza fueron radiación media durante el semestre primavera-verano, temperatura mínima de julio (mes más frío) y precipitación media en verano, cuyos valores de correlación se informan en la Figura 3. Estas estimaciones representan respectivamente: la máxima energía disponible durante el año, la restricción energética de la temperatura sobre el desempeño fisiológico y la máxima disponibilidad de agua. Además, se estudió la variable de agua en el suelo que fue medida a campo, a diferencia de las anteriores que fueron obtenidas por interpolación, para evaluar si la correlación apoyaba la decisión de usarla como explicatoria (Figura 2).



Figura 3. Gráficos de correlación entre variables. Variables en orden de aparición: ALT: altitud, RIQ: riqueza, RAD: radiación media durante el semestre primavera-verano, HUM: humedad del suelo, TEM: temperatura mínima de julio y PRE: precipitación media en verano.

DETERMINACIÓN DE ESPECIES DOMINANTES Y SELECCIÓN DE RASGOS FUNCIONALES

Para la estimación de la diversidad funcional se seleccionaron únicamente las especies dominantes, es decir, aquellas que en conjunto aportaron entre el 70% y el 75% de la cobertura (Bricca *et al.* 2021; Díaz & Cabido 2001) de cada una de las bandas, considerando el total de especies que se registraron en todos los cuadrantes de éstas. El porcentaje de cobertura de cada especie se estimó realizando un promedio del valor de los veinte cuadrantes por banda, considerando la cobertura registrada en los dos cuadrantes muestreados en cada uno de los diez puntos seleccionados por banda.

Los datos de rasgos funcionales se obtuvieron a partir de bibliografía y fueron seleccionados como indicadores de la supervivencia, y el potencial reproductivo (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Estos

fueron: forma de vida, interpretada como una adaptación eco-fisiológica a los diferentes parámetros abióticos (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013), presencia de pelos, considerada una adaptación frente a la fuerte radiación (Moradi & Oldeland 2019) que contribuye a la regulación de la transpiración (Molina-Montenegro 2008), presencia de espinas, considerada una adaptación a climas áridos (Duval *et al.* 2015), y tipo de fruto, relacionado con la forma de dispersión y reproducción sexual (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Se informan las clases posibles para cada rasgo y el tipo de variable en la Tabla 1. Para la búsqueda de los valores de los rasgos se utilizó la Flora del Conosur del Instituto Darwinion en su versión digital (<http://www.darwin.edu.ar>), donde se buscó a cada una de las especies taxonómicas y se registraron los rasgos analizados o de interés.

Tabla 1. Rasgos utilizados para caracterizar funcionalmente a las especies con descripción de las clases posibles de cada una.

| Rasgo | Clases posibles del rasgo | Tipo de variable |
|----------------------|--|------------------|
| Forma de vida | Helecho, Arbusto, Subarbusto y Herbácea | Categórica |
| Presencia de espinas | Si/ No | Binaria |
| Presencia de pelos | Si/ No | Binaria |
| Tipo de fruto | Cápsula, Cariopsis, Aquenio, Núcula, Esquizocarpo, Legumbre y No fruto | Categórica |

A partir de la asignación de las clases de los rasgos funcionales a las especies se confeccionaron dos matrices, una de sitios por especies y otra de rasgos por especie. Siendo la de sitios por especie una matriz de tipo presencia/ausencia por banda. En la de rasgos por especies se indicó para cada especie el estado correspondiente de los rasgos funcionales seleccionados. Las variables de forma de vida y tipo de fruto se transformaron en variables *dummy*, colocando todos los estados posibles de las mismas como una variable y luego se asignó el valor 1 para aquellas especies que presentaran ese estado del rasgo y 0 para las que presentasen otro.

ANÁLISIS DE DATOS

Todos los análisis estadísticos detallados en ésta sección fueron efectuados utilizando el programa estadístico R (R, R Core Team 2024, <<https://www.R-project.org/>>.). Los paquetes mencionados a lo largo de la misma fueron desarrollados y pueden encontrarse en este programa.

A. PATRONES DE DIVERSIDAD TAXONÓMICA

Se evaluó la forma del patrón de riqueza altitudinal mediante un método visual y un método cuantitativo. Para el método visual se realizaron gráficos de dispersión de riqueza por banda, en función de la altitud (Werenkraut & Ruggiero 2011). Para facilitar la descripción de la forma del patrón se estimó una línea de tendencia a partir de modelos de regresión locales. Los modelos de regresión locales estiman una función tomando en cuenta los valores cercanos de x, así se consigue una curva suavizada que se ajusta localmente a los datos (Cleveland *et al.* 1993). La curva suavizada fue estimada mediante el método no paramétrico loess, con un span de 0.85 (Ripley, 1977). Para esto se utilizó la función ggplot del paquete ggplot2 (Wickham 2011). Para el análisis cuantitativo se utilizaron las ecuaciones matemáticas representativas de los siguientes tres tipos de patrones teóricos registrados

para plantas: 1) diversidad decreciente con el aumento de la altitud; 2) meseta en la base y luego diversidad decreciente; 3) un patrón unimodal con máxima diversidad a elevaciones intermedias (Werenkraut & Ruggiero 2011) (Tabla 2). Para esto se modelaron los datos mediante modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) mediante la función `glmer` (paquete `lme4`). La variable respuesta, discreta y de distribución Poisson, fue estimada en este caso por cuadrante y corresponde a cantidad de plantas encontradas en un cuadrante. La misma se utilizó incorporando en la estructura aleatoria el anidamiento del diseño mediante las variables aleatorias banda y punto, estando ésta última anidada en la primera. Esto se consideró dado que los cuadrantes registrados en un mismo punto no son independientes entre sí, debido que fueron tomados a poca distancia y a su vez que los puntos se encuentran asociados dentro de cada banda altitudinal. Se utilizaron las ecuaciones como predictor lineal, la altitud la variable explicatoria, y la riqueza la variable respuesta. Se utilizó una función de enlace identidad, para que conservar la forma del patrón representado por las ecuaciones (Ramos *et al.* 2021). Los supuestos de dispersión, homogeneidad de varianzas e independencia de los efectos aleatorios se estudiaron mediante el paquete `Dharma` (Hartig 2016).

Tabla 2. Ecuación matemática correspondiente a los patrones teóricos descriptos para el taxón plantas.

| Forma | Ecuación |
|--|---------------------|
| 1) Diversidad decreciente con el aumento de la altitud | $y = a - bx$ |
| 2) Meseta en la base y luego diversidad decreciente | $y = a + bx^2$ |
| 3) Patrón unimodal con máxima diversidad a elevaciones intermedias | $y = a + bx + cx^2$ |

La selección de modelos se realizó mediante el criterio de información de Akaike con corrección para muestras chicas, AICc, considerando como igualmente explicativos aquellos modelos que difieran en un delta AICc menor a dos unidades (Diniz-Filho *et al.* 2008) así se obtuvo el set de mejores modelos (Akaike 1998; Burnham *et al.* 2011; Hurvich & Tsai 1993; Portet 2020). Además, se informó el peso de cada uno de los modelos dentro del set total de modelos considerados (AICc weights). Estos valores fueron calculados mediante la función `compare_performance()` del paquete `performance` (Lüdtke *et al.* 2021).

B. ASOCIACIÓN DE PATRONES DE RIQUEZA TAXONÓMICA CON LAS HIPÓTESIS DE ENERGÍA

Se estudió la relación entre el patrón de riqueza y el set de variables explicativas seleccionadas mediante el uso de selección de modelos. Se incluyeron dos variables de energía: la temperatura mínima promedio del mes más frío (julio) y la radiación promedio del trimestre más cálido (verano); y dos variables de disponibilidad de agua: la precipitación promedio del trimestre más húmedo (verano) y agua en el suelo.

Se analizaron modelos lineales generalizados mixtos de regresión múltiple, mediante la función `glmer`, del paquete `lme4` (Bates *et al.* 2015), con la riqueza específica de plantas por cuadrante como variable respuesta. Se conformaron modelos simples, aditivos y de interacción utilizando diferentes combinaciones de las variables ambientales. Se consideró que los modelos que solo involucrasen variables de energía serían una muestra de apoyo a la hipótesis de energía ambiente. Por otro lado, aquellos que involucrasen únicamente variables de humedad o una combinación de variables de energía

y humedad se consideraron como representativos de apoyo de la hipótesis de la dinámica del agua y la energía (los modelos se encuentran especificados en la sección de resultados Tabla 5 y Tabla 6). Solo se consideraron modelos que no presentaron colinealidad entre las variables, considerando un VIF (factor de inflación de la varianza) menor a 5 (Daoud 2017), así se descartaron aquellos donde esto no se cumplió. En todos se incluyeron, las variables banda y punto como efectos aleatorios, dado el tipo de diseño de muestreo.

Los supuestos de dispersión, homogeneidad de varianzas e independencia de los efectos aleatorios se estudiaron mediante el paquete Dharma (Hartig 2016). Además, como herramienta para controlar el cumplimiento del supuesto de ausencia de desviaciones de la uniformidad dentro de los grupos se agregó en cada modelo una variable control, se utilizó pH para la montaña de Sierras Australes y la relación entre el porcentaje de carbono y nitrógeno orgánico para la montaña de Sierras Grandes.

A partir de estos modelos se realizó un proceso de selección mediante el criterio de información AICc, considerando como igualmente apropiados aquellos modelos que difieran en un delta AICc menor a dos unidades (Diniz-Filho *et al.* 2008). Se determinaron cuales fueron parte del set de modelos más probable para describir la relación del patrón de diversidad con las variables ambientales (Burnham *et al.* 2011; Portet 2020). Además, se determinó el tipo de variable (de energía o de humedad) que presentó mayor relación con el patrón considerando el modelo de mayor peso (AICc weights) dentro del set y su representatividad dentro de los modelos seleccionados. A su vez, de forma complementaria, se informó el valor de R^2 que indica el porcentaje de varianza explicada tanto por el modelo de efectos fijos (marginal) como por el modelo completo (condicional), ambos calculados mediante la función `compare_performance()` del paquete `performance` (Lüdtke *et al.* 2021).

C. CONFECCIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES Y MATRIZ DE DISTANCIA

Se agruparon las especies dentro de grupos funcionales. Esto se realizó dado que la distancia funcional entre gran cantidad de las especies consideradas era equivalente a cero, lo cual afecta el cálculo de los índices de diversidad funcional. Para esto se utilizó el paquete estadístico mFD (Magneville *et al.* 2022) para calcular grupos funcionales a partir de la matriz de rasgos por especies mediante el uso de la función `sp.to.fe()`. Para esto se debió proveer como insumo para la función la matriz de especies por banda y la de rasgos por especie. Luego mediante el uso de la función `gawdis()` (De Bello *et al.* 2021) se calculó la matriz de distancia, donde se estima la distancia de Gower a partir de los valores de los rasgos para cada grupo funcional. Esta función fue seleccionada dado que presenta una solución para rasgos que contribuyen de forma dispar a la distancia, como es el caso de los datos utilizados en este trabajo, donde cada variable presenta una cantidad de clases posibles distinta.

D. ESTIMACIÓN DE ÍNDICES DE DIVERSIDAD FUNCIONAL

Se utilizó el mismo paquete estadístico previamente mencionado, mFD (Magneville *et al.* 2022), para crear el espacio funcional donde se ubican los grupos funcionales mediante la función `quality.f.spaces()`. Luego a partir de las coordenadas de ubicación de los grupos funcionales dentro del espacio funcional mediante la función `alpha.fd.multidim()` del mismo paquete se calcularon dos índices de diversidad alfa funcional: dispersión funcional FDis (Laliberté & Legendre 2010) y originalidad funcional FOr (Mouillot *et al.* 2013b). Para graficar las tendencias encontradas para FDis y FOr versus la altitud se estimó una línea de tendencia a partir de modelos de regresión locales obteniéndose una curva suavizada mediante el método no paramétrico loess, con un span de 0.85 (Ripley, 1977). Para esto se utilizó la función `ggplot` del paquete `ggplot2` (Wickham 2011).

Resultados

DESCRIPCIÓN DEL GRADIENTE AMBIENTAL

Los patrones altitudinales de las variables ambientales estudiadas fueron similares para ambas montañas (Figura 4 y figura 5). Se encontró que la temperatura decrece con la elevación, la humedad relativa del suelo aumenta y la precipitación disminuyen ligeramente con el aumento de la altitud. Respecto a la variación en la humedad se destaca una diferencia neta entre la base y la cima de igual proporción para ambas. En cambio, para la radiación se encontró un patrón altitudinal diferente entre montañas, siendo en Sierras Australes un patrón decreciente y en Sierras Grandes un patrón que presenta un incremento llegando hacia la cima.

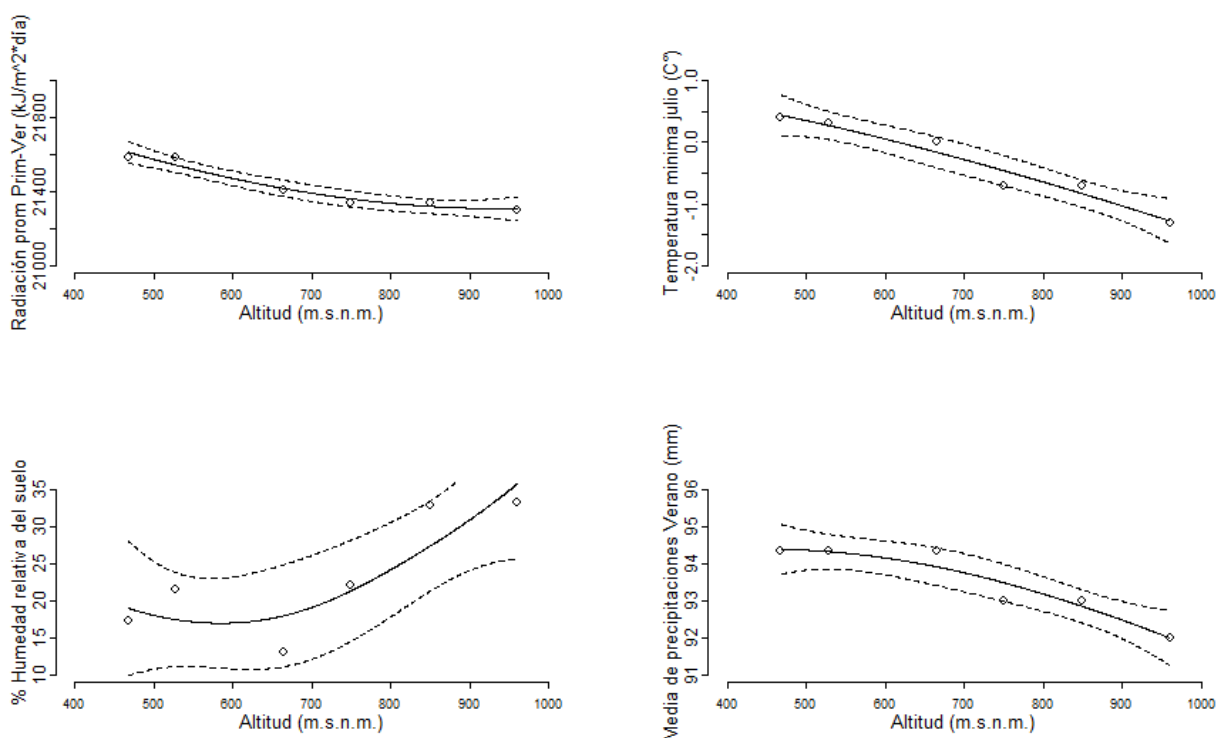


Figura 4. Variación altitudinal de las distintas variables ambientales consideradas como explicatorias para la montaña ubicada en Buenos Aires, Sierras Australes. De izquierda a derecha, de arriba abajo: Radiación mensual promedio del período Primavera-Verano ($\text{kJ}/(\text{m}^2 \cdot \text{día})$); Temperatura mínima del mes Julio ($^{\circ}\text{C}$); Porcentaje de humedad relativa del suelo; y Media de precipitaciones mensuales en el período de Verano (mm).

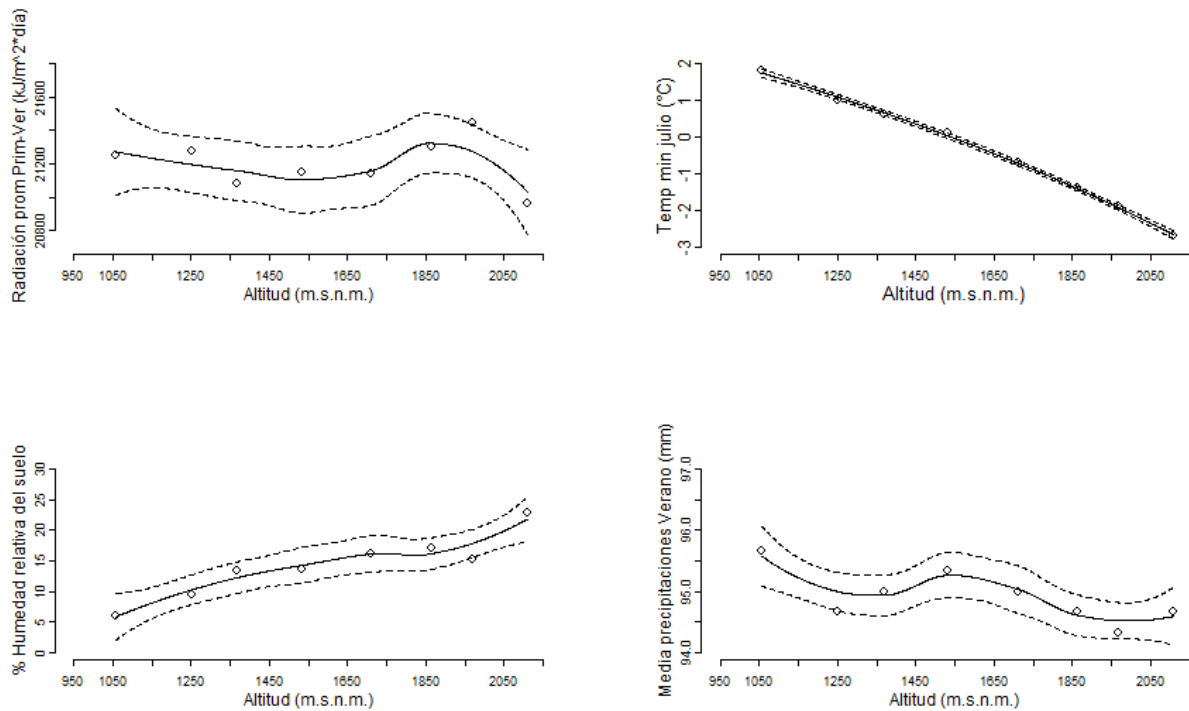


Figura 5. Variación altitudinal de las distintas variables ambientales consideradas como explicatorias para la montaña ubicada en Córdoba, Sierras Grandes. De izquierda a derecha, de arriba abajo: Radiación mensual promedio del período Primavera-Verano ($\text{kJ}/(\text{m}^2 \cdot \text{día})$); Temperatura mínima del mes Julio ($^{\circ}\text{C}$); Porcentaje de humedad relativa del suelo; y Media de precipitaciones mensuales en el período de Verano (mm).

DIVERSIDAD TAXONÓMICA

A. PATRONES DE DIVERSIDAD

Se encontraron diferencias respecto a la forma en los patrones de diversidad encontrados en la montaña ubicada en las Sierras Australes y la montaña ubicada en las Sierras Grandes, tanto visualmente (Figura 6 y 7) como estadísticamente (Tabla 3 y 4). Para el gradiente ubicado en las Sierras Australes, se observó que la riqueza en líneas generales disminuye con el aumento de la altitud, asemejándose a un patrón de tipo decreciente (Figura 6). En cambio, para el gradiente analizado en las Sierras Grandes el patrón obtenido (Figura 7) presenta una forma de meseta con un pico a altitudes medias relativamente bajo, donde la riqueza promedio por banda no parece variar en gran medida con el aumento de la altitud.

Al analizar de forma cuantitativa los patrones teóricos para Sierras Australes (Tabla 3) se encontró que tanto el modelo decreciente como el de meseta en la base y luego decreciente resultaron igualmente buenos respecto al ajuste, siendo el de mayor peso el modelo decreciente. Mientras que respecto al ajuste del patrón de Sierras Grandes (Tabla 4) a los patrones teóricos se encontró a través del método

cuantitativo que todos los modelos son igualmente explicativos, por lo que se determina que esto corresponde a una situación de ausencia de patrón. Sin embargo, mediante la estimación visual para Sierras Grandes se observó una forma similar a un pico a altitudes medias. Esta falta de coincidencia entre lo obtenido en ambos métodos se relaciona con que la diferencia de riqueza entre bandas es muy leve (menor a 5 especies). Por lo tanto, el patrón identificado visualmente no es respaldado estadísticamente, debido a que las diferencias con el modelo nulo no son lo suficientemente grandes.

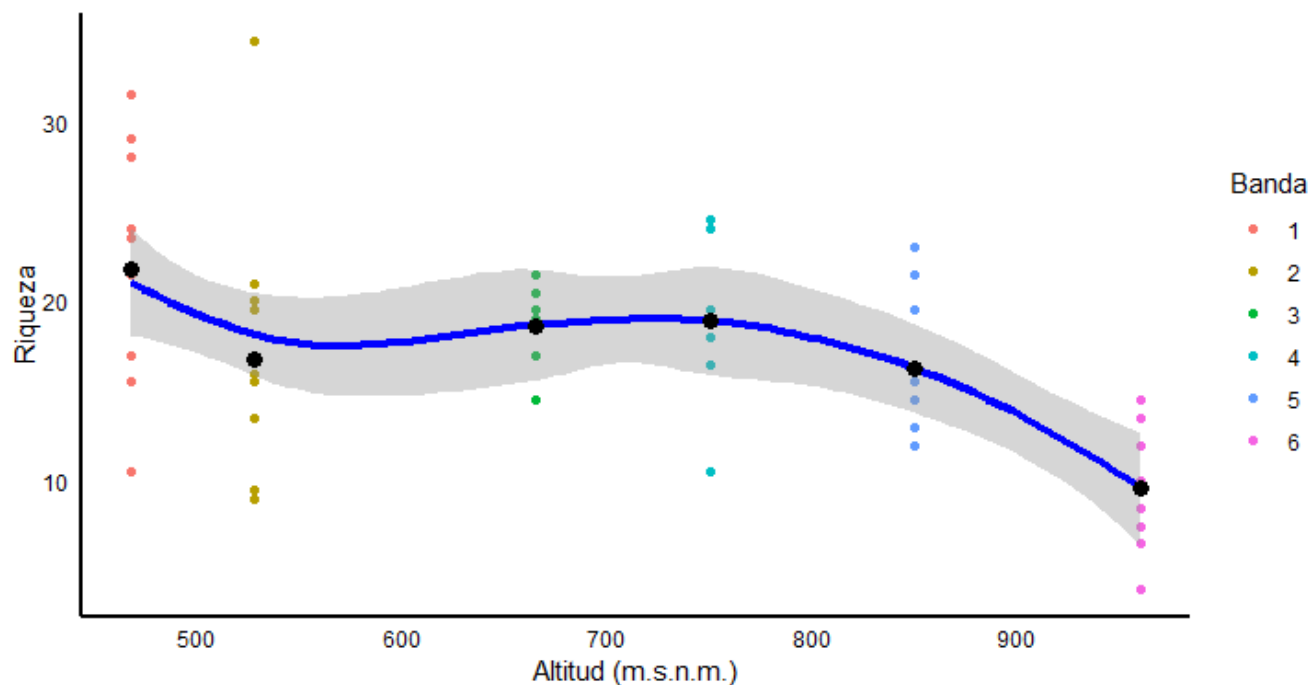


Figura 6. Gráfico de dispersión de las medias de riqueza por banda (punto negro), en función de la altitud para transecta ubicada en Sierras Australes con un ajuste local de tipo loess (línea azul). Los puntos de color representan el valor de riqueza promedio de los dos cuadrantes para cada uno de los diez puntos muestreados por banda.

Tabla 3. Valores obtenidos de las medidas estadísticas utilizadas para realizar la selección de modelos de mayor poder explicativo aplicados a los datos de la transecta de Sierras Australes. En **negrita** los seleccionados de menor AICc, considerando dentro de un delta menor a dos modelos igualmente buenos.

| | AICc | AICc weights |
|---------------------------------------|--------------|--------------|
| Decreciente | 721,7 | 0,561 |
| Meseta en la base y luego decreciente | 723,3 | 0,245 |
| Pico en altitudes medias | 723,8 | 0,193 |
| Modelo nulo | 741 | <0,001 |

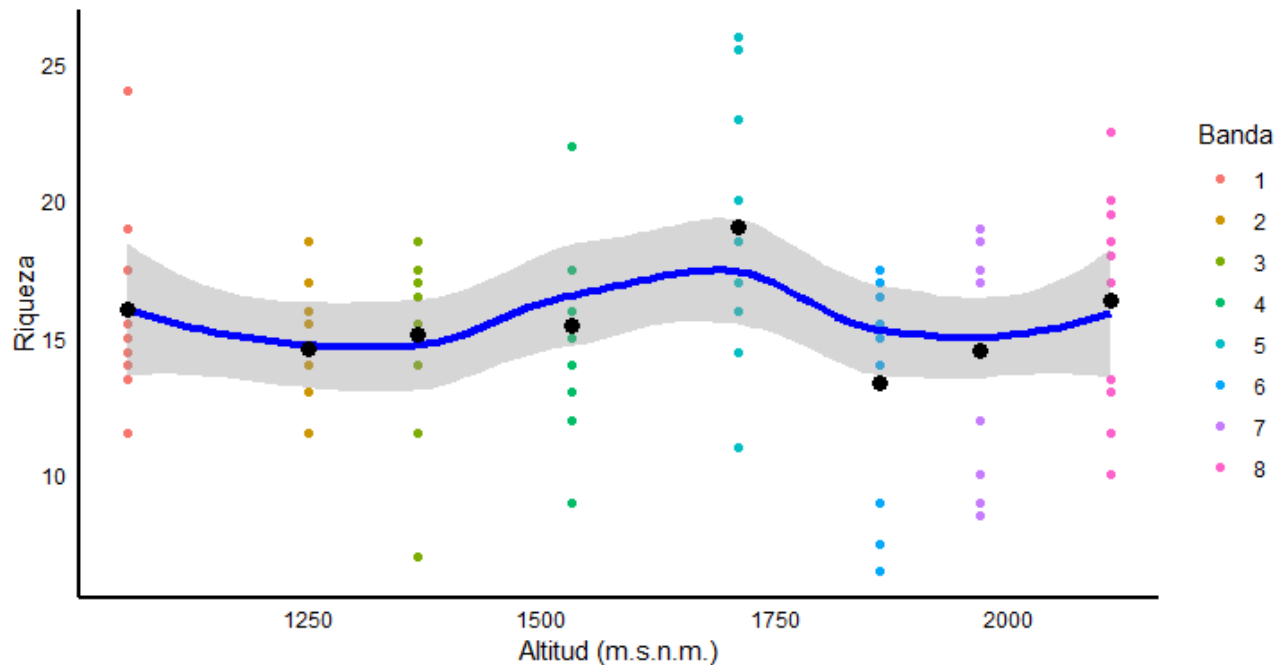


Figura 6. Gráfico de dispersión de las medias de riqueza por banda (punto negro), en función de la altitud para transecta ubicada en Sierras Grandes con un ajuste local de tipo loess (línea azul). Los puntos de color representan el valor de riqueza promedio de los dos cuadrantes para cada uno de los diez puntos muestreados por banda.

Tabla 4. Valores obtenidos de las medidas estadísticas utilizadas para realizar la selección de modelos de ajuste al patrón de riqueza versus altitud de mayor poder explicativo aplicados a los datos de la montaña de Sierras Grandes. En **negrita** los seleccionados de menor AICc, considerando dentro de un delta menor a dos modelos igualmente buenos.

| | AICc | AICc weights |
|---------------------------------------|--------------|--------------|
| Decreciente | 933,4 | 0,364 |
| Meseta en la base y luego decreciente | 934,1 | 0,253 |
| Modelo nulo | 934,4 | 0,216 |
| Pico en altitudes medias | 935,0 | 0,167 |

B. RELACIÓN DEL PATRÓN CON LAS VARIABLES AMBIENTALES

El patrón altitudinal de riqueza taxonómica de especies fue mejor explicado por diferentes sets de modelos para las distintas montañas. Se encontraron diferencias en las principales variables explicatorias seleccionadas en cada una de las montañas analizadas (Tabla 5; Tabla 6).

Para la montaña correspondiente a las Sierras Australes se encontró que la variable de mayor relevancia fue agua en el suelo, considerando el modelo de mayor peso dentro del set y la presencia de ésta dentro de la mayor parte de los modelos seleccionados. También se encuentran involucradas en los modelos seleccionados temperatura mínima promedio y precipitaciones promedio en verano en menor medida (Tabla 4). El set de modelos seleccionados incluye diferentes variaciones de cómo estas variables contribuyen a explicar la varianza, siendo los de mayor peso el modelo simple de agua en el suelo y el

modelo que considera la interacción entre ésta y la temperatura mínima promedio. Es decir que tanto variables de energía como de humedad se encuentran vinculadas al patrón observado en esta montaña. En cuanto al porcentaje de varianza explicada (R^2 marginal) se observó una gran diferencia entre el valor alcanzado con el modelo de interacción seleccionado respecto al resto de los modelos del set que no presentaron gran variación entre sí, aunque todos con la estructura de los efectos fijos alcanzan un valor mayor a la varianza total explicada (R^2 condicional) por el modelo nulo, lo cual se corresponde con los resultados que se obtienen al considerar el valor de AICc.

Para la montaña correspondiente a las Sierras Grandes (Tabla 6) se encontró que la variable de mayor relevancia fue radiación, encontrándose presente en todos los modelos seleccionados. Sin embargo, todas las variables explicatorias utilizadas se encuentran involucradas en alguno de los modelos seleccionados. El set de modelos seleccionados incluye tanto modelos aditivos como de interacción, siendo el de mayor peso el de adición entre humedad del suelo y radiación. Es decir que tanto variables de energía como de humedad se encuentran vinculadas al patrón observado en esta montaña; sin embargo, pareciera haber una contribución diferencial de la energía ambiente, dada la amplia representación de la variable radiación en el set.

Tabla 5. Modelos ajustados para la montaña de Sierras Australes ordenados de menor a mayor por su valor de AICc. En **negrita** los seleccionados de menor AICc, considerando dentro de un delta menor a dos modelos igualmente buenos. En *cursiva* aquellos modelos que no pudieron ser considerados en la comparación debido a incumplimiento de supuesto de homocedasticidad (no considerados para el cálculo de AICc weights).

| Variable/s en el modelo | AICc | Δ AICc | AICc weights | R^2 condicional | R^2 marginal |
|---|--------------|---------------|--------------|-------------------|----------------|
| % agua en el suelo | 718,5 | 0 | 0,200 | 0,652 | 0,332 |
| Temperatura* % agua en el suelo | 718,5 | 0 | 0,204 | 0,656 | 0,372 |
| Temperatura mínima promedio | 719,4 | 0,9 | 0,129 | 0,651 | 0,329 |
| Precipitaciones promedio en verano | 719,6 | 1,1 | 0,119 | 0,652 | 0,327 |
| Temperatura+ % agua en el suelo | 720,4 | 1,9 | 0,079 | 0,652 | 0,336 |
| Precipitaciones promedio en verano + % agua en el suelo | 720,6 | 2,1 | 0,070 | 0,652 | 0,334 |
| Radiación + % agua en el suelo | 720,6 | 2,1 | 0,072 | 0,652 | 0,334 |
| Radiación | 721 | 2,5 | 0,059 | 0,651 | 0,314 |
| Radiación +Precipitaciones | 721,6 | 3,1 | 0,042 | 0,653 | 0,327 |
| Precipitaciones promedio en verano * % agua en el suelo | 722,8 | 4,3 | 0,024 | 0,653 | 0,334 |

| | | | | | |
|---------------------------------------|--------------|------|--------|-------|-------|
| Radiación * Precipitaciones | 729,1 | 10,6 | <0,001 | 0,645 | 0,245 |
| Nulo | 742,9 | 24,4 | <0,001 | 0,634 | 0,000 |
| <i>Radiación * % agua en el suelo</i> | <i>706,1</i> | - | - | - | - |

Tabla 6. Modelos ajustados para la montaña de Sierras Grandes ordenados de menor a mayor por su valor de AICc. En **negrita** los seleccionados de menor AICc, considerando dentro de un delta menor a dos modelos igualmente buenos.

| Variable en el modelo | AICc | Δ AICc | AICc weights | R ² condicional | R ² marginal |
|------------------------------------|--------------|---------------|--------------|----------------------------|-------------------------|
| Radiación + agua en el suelo | 929,2 | 0,0 | 0,263 | 0,365 | 0,104 |
| Radiación + temperatura | 929,9 | 0,7 | 0,192 | 0,365 | 0,099 |
| Radiación * agua en el suelo | 930,6 | 1,4 | 0,134 | 0,366 | 0,111 |
| Radiación + precipitaciones | 930,6 | 1,4 | 0,134 | 0,364 | 0,095 |
| Radiación * temperatura | 931,2 | 2,0 | 0,098 | 0,365 | 0,105 |
| Radiación * precipitaciones | 932,6 | 3,4 | 0,048 | 0,363 | 0,095 |
| Precipitaciones promedio en verano | 933,0 | 3,8 | 0,040 | 0,366 | 0,061 |
| Precipitaciones + agua en el suelo | 934,1 | 4,9 | 0,023 | 0,364 | 0,069 |
| Precipitaciones + temperatura | 935,0 | 5,8 | 0,015 | 0,365 | 0,062 |
| Temperatura mínima promedio | 935,4 | 6,2 | 0,012 | 0,367 | 0,042 |
| Radiación | 935,7 | 6,5 | 0,011 | 0,372 | 0,041 |
| Precipitaciones * agua en el suelo | 936,2 | 7,0 | 0,008 | 0,364 | 0,069 |
| Agua en el suelo | 936,3 | 7,1 | 0,008 | 0,367 | 0,035 |
| Nulo | 936,3 | 7,1 | 0,008 | 0,371 | 0,000 |
| Precipitaciones * temperatura | 936,5 | 7,3 | 0,007 | 0,364 | 0,066 |

DIVERSIDAD FUNCIONAL

Se obtuvieron tendencias diferentes (Figuras 8 - 11) para los índices de diversidad funcional de la comunidad dominante en ambas montañas. Los valores obtenidos para la montaña ubicada en Sierras Australes indican que la máxima dispersión funcional se encuentra a altitudes intermedias (Figura 8), mientras que la máxima originalidad funcional se encuentra cerca de la cima (Figura 9). En la montaña ubicada en Sierras Grandes la máxima dispersión funcional se encuentra cercana a la base (Figura 10),

mientras que la máxima originalidad funcional se encuentra cerca de la base y se mantiene hacia altitudes intermedias (Figura 11). Para complementar los valores obtenidos para los índices FDis y FOrí por banda para cada montaña y los patrones graficados sin suavizado se informan en el *Material suplementario (Tabla 7 y 8)*.

En la montaña ubicada en las Sierras Australes se encontró una tendencia en la dispersión funcional con un pico a altitudes medias y luego del decrecimiento un segundo pico local menor al primero (Figura 8). Mientras que, para la originalidad funcional la tendencia correspondería a un único pico a altitudes intermedias/altas (Figura 9).

En la montaña ubicada en las Sierras Grandes se encontró una tendencia decreciente en la dispersión funcional, con oscilaciones hasta una caída abrupta llegando a la cima de ésta (Figura 10). Luego, para la originalidad funcional la tendencia no fue clara, presentando oscilaciones abruptas entre picos y descensos a diferentes altitudes, sin embargo, se puede destacar un pico a altitudes medias y valores más altos en la base y más bajos hacia la cima (Figura 11). La disminución abrupta encontrada en ambos índices hacia la cima puede ser debida a que en estas bandas resultaron dominantes dos morfoespecies que no pudieron ser identificadas y por lo tanto no se pudieron extraer sus rasgos funcionales.

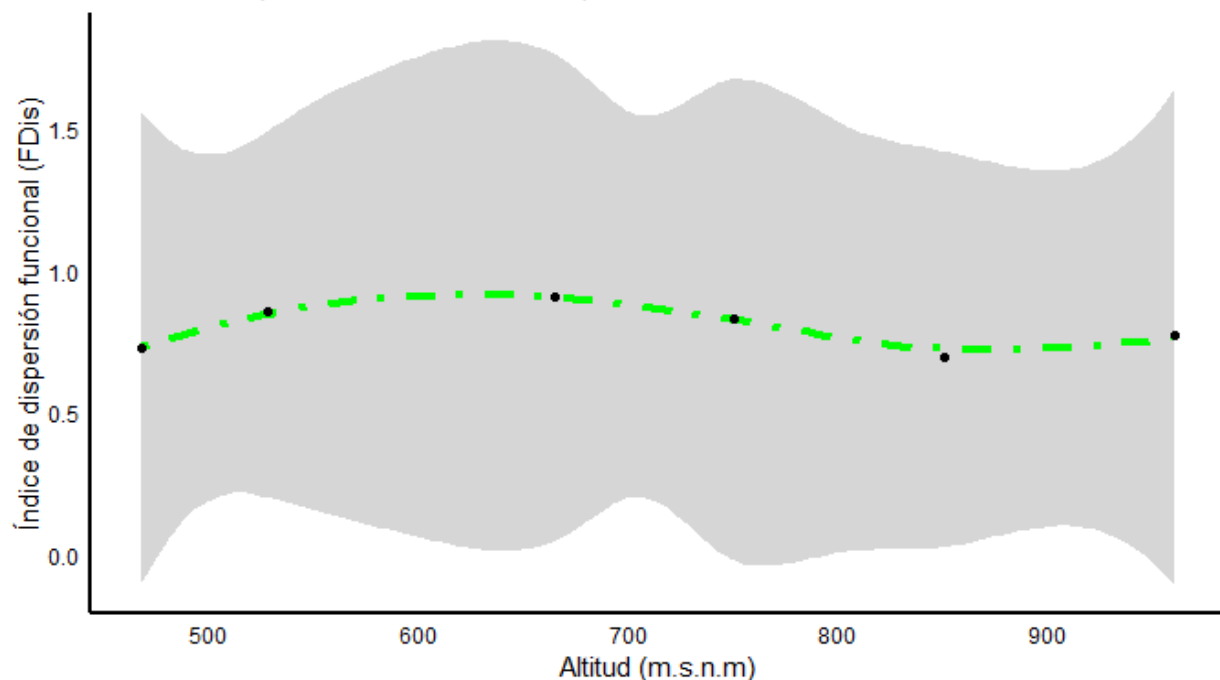


Figura 8. Gráfico de dispersión del índice de dispersión funcional (FDis) (punto negro) en función de la altitud para la montaña ubicada en Sierras Australes, línea intermitente verde es un ajuste local tipo loess.

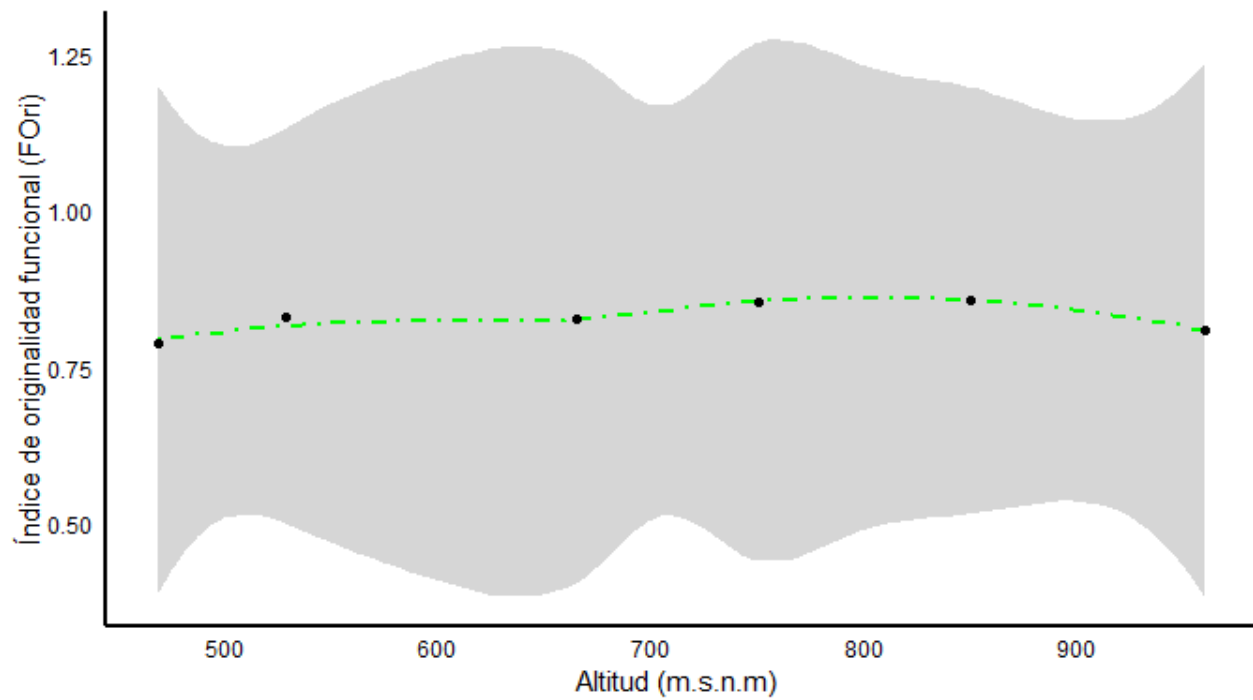


Figura 9. Gráfico de dispersión del índice de originalidad funcional (FOri) (punto negro) en función de la altitud para la montaña ubicada en Sierras Australes, línea intermitente verde es un ajuste local tipo loess.

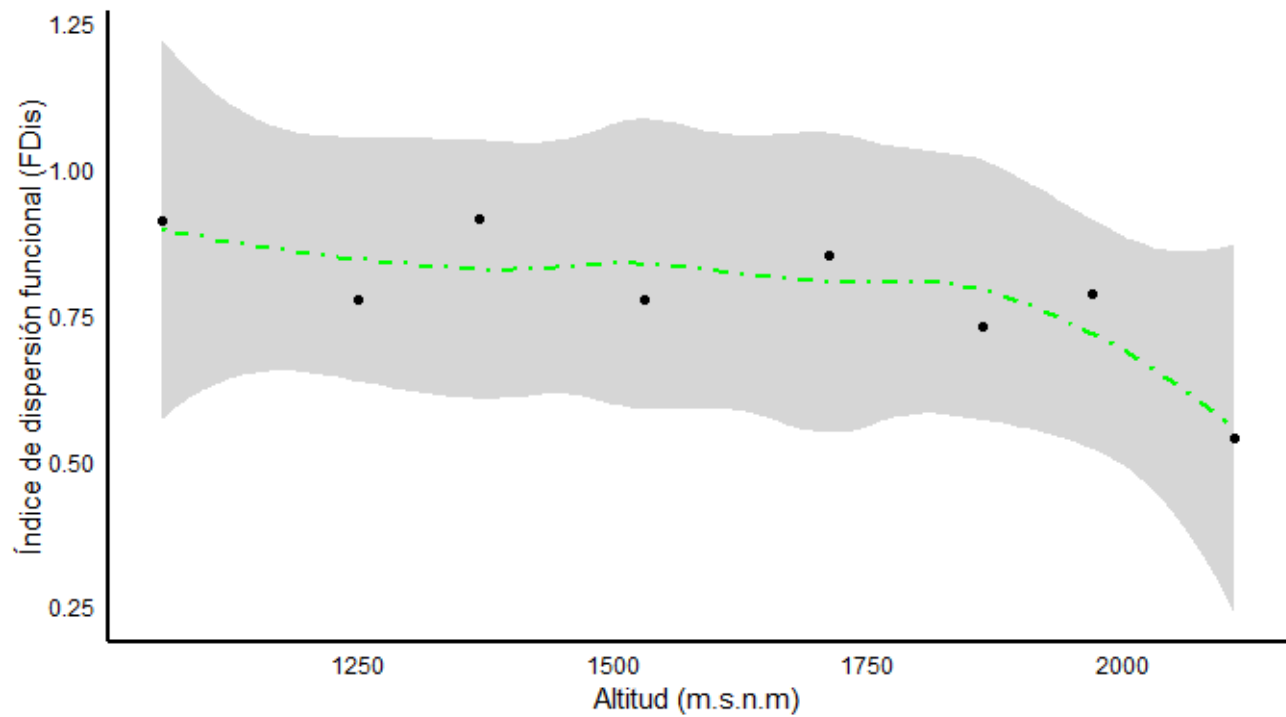


Figura 10. Gráfico de dispersión del índice de dispersión funcional (FDIs) (punto negro) en función de la altitud para la montaña ubicada en Sierras Grandes, línea intermitente verde es un ajuste local tipo loess.

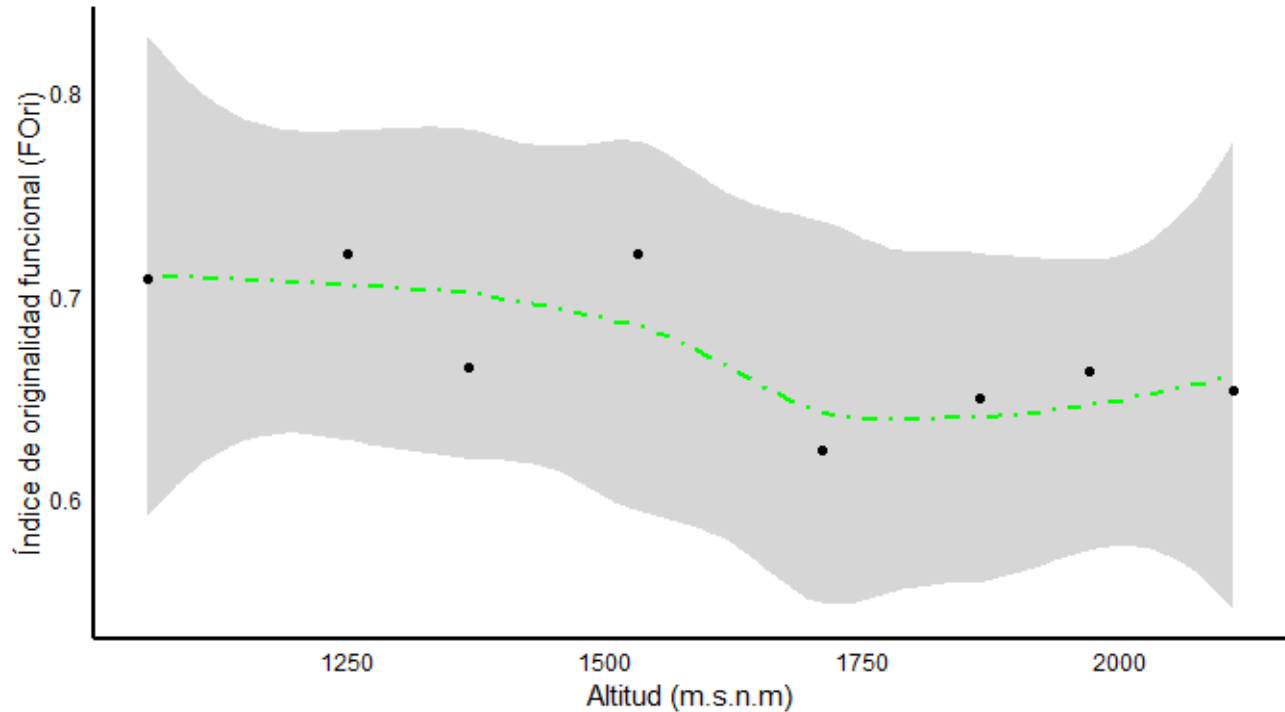


Figura 11. Gráfico de dispersión del índice de originalidad funcional (FOri) (punto negro) en función de la altitud para la montaña ubicada en Sierras Grandes, línea intermitente verde es un ajuste local tipo loess.

Discusión y Conclusiones

Abordar el estudio de los patrones de diversidad altitudinales es una tarea que requiere múltiples enfoques y consideraciones. Los principales enfoques se centran en torno a los componentes taxonómico y funcional, los cuales se abordaron en esta tesis. La relación entre ambos componentes ésta aún bajo debate. Hasta el momento los patrones encontrados no siempre son congruentes entre sí, dado que cada componente puede variar independientemente a lo largo de los gradientes ambientales (Lee *et al.* 2013). Sin embargo, se ha propuesto que la diversidad funcional aumentaría junto con la riqueza de especies, dado que, mientras mayor sea la segunda, mayor será la oportunidad de encontrar un set más amplio de rasgos funcionales (Moradi & Oldeland 2019). En esta tesis no se encontró evidencia a favor de ésta última afirmación, dado que la diversidad taxonómica y la diversidad funcional presentaron patrones de elevación distintos en cada una de las montañas. Sin embargo, se ha de tener en cuenta que la estimación de riqueza utilizada para realizar ambos análisis fue distinta, dado que la riqueza taxonómica se estimó con la comunidad total y a nivel de cuadrante mientras que la riqueza funcional se estudió con la comunidad dominante y a nivel de banda, por lo cual su comparación debe ser realizada bajo ésta consideración.

El patrón de riqueza taxonómica en la montaña perteneciente a Sierras Australes fue un patrón de riqueza taxonómica decreciente, con un valor máximo en la base. Este tipo de patrón según el marco teórico planteado por McCain (2007) corresponde a una montaña de base húmeda. Esto no coincide con

el conocimiento previo sobre la región en la que se encuentra inmersa la montaña, dado que no es considerada una región húmeda. Sin embargo, en otros gradientes altitudinales ubicados en sistemas áridos se encontraron tendencias similares (Moradi & Oldeland 2019; Salas-Morales & Meave 2012); ésta forma podría asociarse a que en la historia evolutiva del bioma donde los elementos florísticos pueden haber desarrollado adaptaciones a las condiciones secas y cálidas de la base, muy contrastantes con las condiciones de alta montaña, siendo el efecto de la restricción termal mucho mayor al del estrés hídrico en la base (Salas-Morales & Meave 2012). Además, se ha propuesto que en montañas con alturas menores a 2000 metros, como es el caso de estudio, se encuentra una menor frecuencia de patrones unimodales, siendo más propensos los patrones decrecientes (Dani 2023). Por otro lado, Santoandré (2024) propone que este tipo de patrón se encuentra debido a que, a pesar de presentar condiciones de precipitación que no se asocian a una región húmeda, la disponibilidad de agua podría no ser el factor limitante en asociación a las propiedades del suelo, es decir, a las capacidades de almacenamiento presentes, lo cual explicaría que la humedad del suelo aumente con la elevación de forma inversa a la precipitación (Santoandré *et al.* 2024). Y a su vez, Blanco (2024) concluye que ésta región, dentro de una caracterización de la aridez del país, se encuentra dentro de la categoría muy húmeda; e incluso dice que ésto se relaciona con cambios durante el período de 1961-2018 en las condiciones del sureste de Buenos Aires con tendencia a una mayor humedad. Por lo tanto, es posible, en base a estas últimas investigaciones, que el clima de las zonas este cambiando de manera diferenciada en las últimas décadas. Este tipo de cambios climáticos en las últimas décadas fueron documentados para otras regiones a lo largo del globo, apoyando la hipótesis planteada (Lamprecht *et al.* 2021). Así, la región en la cual se encuentre inmersa la montaña podría ser efectivamente más húmeda de lo considerado según clasificaciones climáticas de bibliografía, lo cual explicaría el patrón de diversidad taxonómica encontrado que se asocia a montañas de base húmeda.

En cambio, el patrón altitudinal de riqueza taxonómica de la montaña ubicada en las Sierras Grandes resultó en ausencia de patrón altitudinal para la riqueza taxonómica. Este caso no implica que la riqueza no se encuentra relacionada con la elevación, si no que la forma en que lo hace no coincide con ninguno de los patrones teóricos propuestos considerados en este trabajo. Este tipo de patrón o ausencia del mismo se encuentra rara vez documentado para plantas superiores y en general se asocia al uso de gradientes con desarrollo altitudinal pequeño (Dani 2023). En múltiples casos se ha observado que el patrón detectado para la riqueza taxonómica considerando el total de especies de plantas vasculares se diferencia del observado si se consideran por separado las formas de vida presentes (Baniya *et al.* 2012; Cirimwami *et al.* 2019; Lee & Chun 2015; Liang *et al.* 2020). Debido a las características eco-fisiológicas específicas de cada uno de los taxa pertenecientes a cada forma de vida, los patrones altitudinales de riqueza entre distintas formas de vida pueden ser muy contrastantes entre sí (Cirimwami *et al.* 2019). Esto sugeriría que el patrón del total de especies se ve altamente influenciado por la forma de vida de mayor peso en cada parte del gradiente (Manish *et al.* 2017) y su forma final podría resultar de una superposición de los patrones de los taxa considerados, o de una interacción entre ellos (Willinghöfer *et al.* 2012). Una posibilidad es que, en gradientes donde las formas de vida presentes tengan un patrón altitudinal muy contrastante, se genere un patrón general poco distinguible de riqueza del total de formas de vida respecto a la altitud (Abutaha *et al.* 2019; Baniya *et al.* 2012; Cirimwami *et al.* 2019; Krömer *et al.* 2013; Lee & Chun 2015; Manish *et al.* 2017; Willinghöfer *et al.* 2012). Esta podría ser una explicación posible para lo obtenido en la montaña de Sierras Grandes, dado que de forma visual se puede observar una similitud a un patrón de pico a altitudes medias, aunque no se distingue de forma clara. Además, debido a que las diferencias entre los valores de riqueza a diferentes altitudes presentan una magnitud pequeña, la concordancia con un patrón de pico no fue respaldado estadísticamente, lo cual podría deberse a la falta de potencia estadística para distinguir las diferencias existentes. A su vez, los valores de riqueza encontrados podrían deberse a regímenes de perturbaciones antrópicas que no

permitan reflejar el comportamiento original del ecosistema natural, e incluso podrían afectar mayormente a cierta altitud, en general por cuestiones de accesibilidad la mayor presión se da a alturas bajas, afectando la forma final del patrón observado (Austrheim 2002; Chawla *et al.* 2008; Xu *et al.* 2020). Ante estas posibilidades, se requiere realizar nuevas investigaciones con objetivos específicos relacionados a lo propuesto para dilucidar cual es el origen de la ausencia de patrón y que mecanismos se asocian al mismo.

Los patrones altitudinales de riqueza taxonómica de plantas vasculares presentaron distinta forma en cada una de las montañas estudiadas, aunque los patrones altitudinales de los factores ambientales estudiados fueron similares. Aun habiéndose encontrado tendencias similares en los factores ambientales se sabe a partir de estudios previos y conocimiento a priori de las regiones estudiadas que existen diferencias climáticas entre ambas. Se sugiere que podría haber una limitación para detectar estas diferencias relacionada al uso de sets grillados de datos obtenidos por interpolación, basados en promedios históricos para la obtención de las variables climáticas de precipitación, temperatura y radiación. Además, en el caso de las variables tomadas a campo, como es el caso de agua en el suelo, los muestreos no pudieron ser realizados en el mismo momento, en ambas montañas, lo cual hace que no puedan ser comparables entre sí los valores, aunque sí la forma del patrón. Existe abundante evidencia de la asociación entre factores relacionados con el clima y los patrones de diversidad. En particular, en relación a la disponibilidad de agua, se han documentado diferencias en los patrones de diversidad entre sitios húmedos y secos, según el contexto climático en el que se encuentran inmersos (Pinto-Junior *et al.* 2020). Por otro lado, con relación a la energía se han encontrado diferencias en la forma del patrón de diversidad altitudinal principalmente asociadas a la latitud a la que se encuentra el gradiente (Bohdalková *et al.* 2021; Hawkins *et al.* 2003). Sin embargo, la temperatura siempre decrece con el aumento de la elevación independientemente de la latitud. Es por esto por lo que, se considera que es probable que, aunque los patrones de los factores ambientales estudiados no hayan sido contrastantes, las diferencias detectadas en los patrones de diversidad se relacionen con las diferencias en el contexto climático en el cual se encuentra inmersa cada montaña.

Para ambas montañas se encontró una asociación entre los patrones de riqueza taxonómica y modelos que involucraron variables relacionadas a la energía y la disponibilidad de agua. Así, se muestra apoyo a la hipótesis de la dinámica del agua y la energía. La influencia de los efectos sinérgicos de las variables de agua y energía sobre la riqueza taxonómica de plantas fue encontrada previamente en diferentes investigaciones a lo largo del globo (Hawkins *et al.* 2003; Kumar *et al.* 2023; Liang *et al.* 2020; Manish *et al.* 2017; Panda *et al.* 2017). Se ha encontrado amplia evidencia en favor de que existe una asociación entre las condiciones limitantes en gradientes altitudinales (como el decrecimiento de la temperatura y el cambio en la disponibilidad de agua) y la forma de los patrones de diversidad (McCain 2007; Moradi & Oldeland 2019; Panda *et al.* 2017). En concordancia, en el presente trabajo se encontraron diferencias en la contribución de ambos tipos de variables en cada montaña, esto se puede relacionar con el contexto climático de la región en el cual se encuentra inmersa cada una de las montañas (Kumar *et al.* 2023). En el caso de la montaña de las Sierras Australes, se encontró involucrada principalmente una variable de disponibilidad de agua, pero también se destacó la contribución de variables de energía. Esto puede relacionarse con las condiciones climáticas de la región que se describen como subhúmedas, es decir, que la condición limitante de la riqueza sea la disponibilidad de agua. Por otro lado, en las Sierras Grandes de Córdoba, la contribución principal corresponde a una variable de energía, aunque a su vez, se encontró contribución de la humedad. Esto podría estar asociado a que existe una diferencia de altura entre montañas, siendo la de Sierras Grandes mucho más alta, lo cual genera que la diferencia térmica entre la base y la cima sea más contrastante que en la montaña de las Sierras Australes y en consecuencia sea más limitante. Estos resultados apoyan la hipótesis de trabajo donde se plantea que si los patrones de diversidad altitudinales están relacionados a una dinámica del agua y la energía la forma

del patrón diferirá entre montañas debido a que la relación entre estas variables y la altitud es característico de la región en la cual se encuentran inmersas.

La extracción de variables climáticas a partir de sets grillados de datos obtenidos por interpolación, basados en promedios históricos, es ampliamente utilizado y se asume que proveen un patrón climático general válido (Fick & Hijmans 2017; Moradi & Oldeland 2019; Poggio *et al.* 2018). Aun así, la información de alta precisión medida con sensores a campo a lo largo de las montañas podría ayudar a esclarecer aún más precisamente la forma en que varían las condiciones a lo largo del gradiente (Lembrechts *et al.* 2019; Moradi & Oldeland 2019; Rollenbeck *et al.* 2007). Incluso en un trabajo realizado sobre el mismo sistema en Sierras Australes donde se realizó la caracterización térmica e hídrica a partir de sensores locales, se obtuvieron resultados distintos respecto a la contribución de las variables ambientales, siendo la temperatura la principal variable explicatoria para el taxón de plantas (Santoandré *et al.* 2024) y no una variable de humedad como se obtuvo en el presente trabajo. Sin embargo, en este trabajo los métodos empleados para realizar el análisis y posterior selección fueron distintos, con lo cual no se puede asegurar que las diferencias en los resultados no sean dadas por diferencias metodológicas. Es importante tener en cuenta ésta consideración para futuras investigaciones, bajo la cual se propone usar mediciones locales tanto para determinar la temperatura como las precipitaciones para poder determinar con mayor certeza los mecanismos que influyen los patrones de diversidad.

Respecto a los patrones de diversidad funcional estos presentaron formas distintas en ambas montañas. Al analizar la diversidad funcional a lo largo de los gradientes altitudinales se han documentado cambios en relación con la elevación e incluso se estima que ésta variación se encuentra relacionada al tipo de vegetación asociado y a la ecorregión (Thakur & Chawla 2019). Según la hipótesis de filtrado ambiental, se espera que el rango de valores de rasgos funcionales, y por ende la diversidad funcional, decrezcan con el aumento de la severidad ambiental (Diaz *et al.* 1998; Ding *et al.* 2019; Funk *et al.* 2017). Esto debido a que el estrés ambiental conduce a una variación en las funciones de las plantas e influencia que especies pueden ocurrir a lo largo del gradiente, generando cambios en la composición de la comunidad (Ding *et al.* 2019; Schroeder *et al.* 2024). Además, se ha encontrado evidencia de que diferentes tipos de estrés, es decir, cual sea la condición limitante, generan características funcionales distintas en un ensamble. (Ding *et al.* 2019). Por esto, el patrón de diversidad funcional puede presentar diferencias en montañas en distintas regiones siendo estas diferencias principalmente explicadas por parámetros climáticos (Moradi & Oldeland 2019).

El patrón de diversidad funcional encontrado para Sierras Australes implica una mayor dispersión funcional asociada a alturas intermedias y una mayor originalidad funcional cerca de la cima, lo cual implica que la diversidad funcional es mayor desde la mitad de la montaña y hasta la cima. Este patrón fue encontrado previamente y se relaciona a un aumento en la precipitación por factores orogénicos, clave para el crecimiento de las plantas y el desarrollo de la comunidad, respecto a las zonas bajas de la montaña que se asocian con zonas más áridas (Schroeder *et al.* 2024; Zhang *et al.* 2014; Zheng *et al.* 2020). Estos resultados coinciden con lo esperado según la descripción climática de ésta montaña, donde cerca de la base se considera subhúmedo y cercano a la cumbre, se considera húmedo. Además, se puede relacionar la disminución en la dispersión funcional con el decrecimiento en la temperatura que se convierte en la condición limitante en las zonas altas del gradiente, restringiendo las funciones fisiológicas de las plantas (Schroeder *et al.* 2024; Zhang *et al.* 2014). Por otro lado, el patrón registrado para Sierras Grandes implica una mayor dispersión funcional en la base y una mayor originalidad funcional entre la base y hacia elevaciones medias, lo cual indicaría que disminuye hacia la cima. Este patrón ya ha sido encontrado en gradientes altitudinales (Ding *et al.* 2019; Lee *et al.* 2013) y sugiere que grupos funcionales de mayor similitud funcional coexisten hacia la cima, lo cual se atribuye a un

aumento del filtrado ambiental impuesto por el decrecimiento de energía disponible, debido a una disminución en la temperatura a altas elevaciones (Teshome *et al.* 2020; Thakur & Chawla 2019). Esto coincide con lo sugerido previamente con relación a que la montaña de Sierras Grandes es más alta que la de las Sierras Australes y por ende la disponibilidad de energía se encuentra más restringida en la cima de Sierras Grandes respecto a la de Sierras Australes. Así, lo encontrado para ambas montañas apoya la hipótesis estudiada, que indica que ante condiciones climáticas más estresantes o limitantes se obtiene una menor riqueza funcional. A su vez, como se esperaba, se encontraron diferencias entre montañas, asociadas al contexto climático de la región en la que se encuentra inmersa cada una que influye sobre la altitud a la cual se presenten las condiciones más restrictivas climáticamente hablando y que tipo de limitación prepondera, ya sea energética o relacionada a la disponibilidad de agua.

Los patrones de diversidad funcional fueron determinados analizando únicamente la comunidad dominante de plantas vasculares. Esto se basa en que las dinámicas asociadas a los recursos se encuentran principalmente influidas por las especies dominantes, por lo que bajo ésta aproximación se analiza la parte de la comunidad que efectivamente influye sobre el funcionamiento del ecosistema (Díaz & Cabido 2001). Sin embargo, es posible que, bajo este diseño considerado, lo expresado por los índices no represente una aproximación completa, debido a que es esperable que tanto la dispersión como la originalidad funcional disminuyan al sumar las especies con poca cobertura, dado que podría aumentar la posibilidad de encontrar características similares entre las especies. Las especies raras, contribuyen a la diversidad funcional ya sea, aportando rasgos novedosos no presentes en las dominantes como, aumentando la redundancia funcional (Jain *et al.* 2014; Mouillot *et al.* 2013a; Tang *et al.* 2023). Por lo cual, se interpretan los resultados referidos a diversidad funcional de esta tesis como una primera aproximación que informa sobre la comunidad dominante de las montañas estudiadas. Se sugiere para futuros estudios realizar la estimación para la comunidad total y además complementar con el uso de rasgos funcionales cuantitativos medidos a campo.

Al comparar lo encontrado tanto para diversidad taxonómica como para diversidad funcional podemos denotar que las tendencias encontradas difirieron entre sí para ambas montañas. Siendo principalmente notorio para Sierras Australes donde la mayor diversidad taxonómica se dio en la base, mientras que los valores de diversidad funcional fueron mayores desde elevaciones intermedias hacia la cima. En Sierras Grandes a su vez las tendencias fueron distintas, aunque menos contrastantes, siendo la máxima diversidad taxonómica encontrada en alturas intermedias, mientras que la máxima diversidad funcional ocurrió en la base y luego se extendió hacia alturas intermedias. El desacople entre ambos componentes de la diversidad se ha observado para diferentes sistemas y se presentan múltiples hipótesis asociadas. En el caso de estudio, se consideró en particular que ambas montañas presentan una historia de perturbaciones antrópicas que provocan modificaciones en el ecosistema que incluyen la pérdida o el reemplazo de especies. Dentro de estas perturbaciones podemos contemplar la introducción de especies exóticas, la transformación para usos inmobiliarios, la alteración de cuencas hídricas y la alteración debido al turismo, entre otras (Jobbágy *et al.* 2013; Mattioli & Trimano 2023; Rosell & Visciarelli 2022). Así, una posible hipótesis con relación al desacople en los patrones de diversidad es que estas modificaciones afectan diferencialmente a ambos componentes de la diversidad según su historia particular (Edie *et al.* 2018; Kumar *et al.* 2022; Villéger *et al.* 2010).

Finalmente, respecto a la diversidad en las comunidades de plantas en gradientes altitudinales, en concordancia con lo hallado en trabajos previos, se encontró apoyo a la hipótesis de la dinámica entre el agua y la energía. Encontrándose en particular diferencias respecto a la importancia de variables de agua y de energía entre montañas lo cual se asocia a las diferencias en las características de la región. En las Sierras Australes se asocia a una principal limitación en la disponibilidad de agua, mientras que en las Sierras Grandes la condición mayormente limitante pareciera ser la energía. Dado que se encontraron

rdiferencias entre montañas en los patrones de diversidad tanto taxonómica como funcional, se concluye que estas diferencias entre montañas están dadas por la variación de las condiciones ambientales y su importancia como condición limitante a lo largo de los gradientes altitudinales según las características de cada región. Sin embargo, aunque se encontraron diferencias entre montañas tanto en los patrones taxonómicos como funcionales, no coincidió entre estos componentes la tendencia encontrada para cada montaña. Esto sugiere que efectivamente existen diferencias en la componente elegida para abordar la tarea y que los cambios en diferentes componentes de la diversidad pueden ser impulsados por condiciones ambientales distintas e incluso en diferentes direcciones (De Pauw *et al.* 2021; Liu & Wang 2018). En conclusión, el tipo de patrón altitudinal encontrado dependerá del contexto climático en el cual se encuentran inmersas las unidades de estudio, es decir, la región. Además, se debe realizar un análisis que incluya tanto un enfoque taxonómico como uno funcional para poder obtener una visión integral del sistema de estudio, contemplando que cada enfoque revela una perspectiva importante y complementaria al otro.

Bibliografía

Abutaha, M.M., El-Khouly, A.A., Jürgens, N., Morsy, A.A. & Oldeland, J. (2019). Elevation-richness pattern of vascular plants in wadis of the arid mountain Gebel Elba, Egypt. *Afr J Ecol*, 57, 238–246.

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.

Adler, P.B., Salguero-Gómez, R., Compagnoni, A., Hsu, J.S., Ray-Mukherjee, J., Mbeau-Ache, C., et al. (2014). Functional traits explain variation in plant life history strategies. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 111, 740–745.

Akaike, H. (1998). Information Theory and an Extension of the Maximum Likelihood Principle. In: *Selected Papers of Hirotugu Akaike, Springer Series in Statistics* (eds. Parzen, E., Tanabe, K. & Kitagawa, G.). Springer New York, New York, NY, pp. 199–213.

Álvarez-Grzybowska, E., Urbina-Cardona, N., Córdova-Tapia, F. & García, A. (2020). Amphibian communities in two contrasting ecosystems: functional diversity and environmental filters. *Biodivers Conserv*, 29, 2457–2485.

Antonelli, A., Kissling, W.D., Flantua, S.G.A., Bermúdez, M.A., Mulch, A., Muellner-Riehl, A.N., et al. (2018). Geological and climatic influences on mountain biodiversity. *Nature Geosci*, 11, 718–725.

Austrheim, G. (2002). Plant diversity patterns in semi-natural grasslands along an elevational gradient in southern Norway.

Baniya, C.B., Solhøy, T., Gauslaa, Y. & Palmer, M.W. (2012). Richness and Composition of Vascular Plants and Cryptogams along a High Elevational Gradient on Buddha Mountain, Central Tibet. *Folia Geobot*, 47, 135–151.

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J. Stat. Soft.*, 67.

- Bohdalková, E., Toszogyova, A., Šímová, I. & Storch, D. (2021). Universality in biodiversity patterns: variation in species–temperature and species–productivity relationships reveals a prominent role of productivity in diversity gradients. *Ecography*, 44, 1366–1378.
- 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.
- Bricca, A., Carranza, M.L., Varricchione, M., Cutini, M. & Stanisci, A. (2021). Exploring Plant Functional Diversity and Redundancy of Mediterranean High-Mountain Habitats in the Apennines. *Diversity*, 13, 466.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. & Huyvaert, K.P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behav Ecol Sociobiol*, 65, 23–35.
- 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, 321331.
- 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.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K. & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services: Functional diversity in ecology and conservation. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1079–1087.
- Chawla, A., Rajkumar, S., Singh, K.N., Lal, B., Singh, R.D. & Thukral, A.K. (2008). Plant species diversity along an altitudinal gradient of Bhabha Valley in western Himalaya. *J. Mt. Sci.*, 5, 157–177.
- Christian Körner & Körner, C. (2000). Why are there global gradients in species richness? mountains might hold the answer. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 513–514.
- Cirimwami, L., Doumenge, C., Kahindo, J.-M. & Amani, C. (2019). The effect of elevation on species richness in tropical forests depends on the considered lifeform: results from an East African mountain forest. *Trop Ecol*, 60, 473–484.
- Coelho, M.T.P., Barreto, E., Rangel, T.F., Diniz-Filho, J.A.F., Wüest, R.O., Bach, W., et al. (2023). The geography of climate and the global patterns of species diversity. *Nature*, 622, 537–544.
- Córdova-Tapia, F. & Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades, 24, 78–87.
- Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Field, R., Guegan, J.-F., Hawkins, B.A., et al. (2004). Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecol Letters*, 7, 1121–1134.
- Dani, R.S. (2023). Diversity and composition of plants species along elevational gradient: research trends. *Biodiversity and Conservation*.

- Daoud, J.I. (2017). Multicollinearity and Regression Analysis. *J. Phys.: Conf. Ser.*, 949, 012009.
- De Bello, F., Botta-Dukát, Z., Lepš, J. & Fibich, P. (2021). Towards a more balanced combination of multiple traits when computing functional differences between species. *Methods Ecol Evol*, 12, 443–448.
- De Pauw, K., Meeussen, C., Govaert, S., Sanczuk, P., Vanneste, T., Bernhardt-Römermann, M., et al. (2021). Taxonomic, phylogenetic and functional diversity of understorey plants respond differently to environmental conditions in European forest edges. *J Ecol*, 109, 2629–2648.
- Díaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *J Vegetation Science*, 9, 113–122.
- Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., et al. (2004). The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *J Vegetation Science*, 15, 295–304.
- Ding, Y., Zang, R., Lu, X., Huang, J. & Xu, Y. (2019). The effect of environmental filtering on variation in functional diversity along a tropical elevational gradient. *J Vegetation Science*, 30, 973–983.
- Diniz-Filho, J.A.F., Rangel, T.F.L.V.B. & Bini, L.M. (2008). Model selection and information theory in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 479–488.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646–655.
- Duval, V.S., Benedetti, G.M. & Campo, A.M. (2015). Relación clima-vegetación: adaptaciones de la comunidad del jarillal al clima semiárido, Parque Nacional Lihué Calel, provincia de La Pampa, Argentina. *Investigaciones Geográficas*.
- Edie, S.M., Jablonski, D. & Valentine, J.W. (2018). Contrasting responses of functional diversity to major losses in taxonomic diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 115, 732–737.
- Fick, S.E. & Hijmans, R.J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Intl Journal of Climatology*, 37, 4302–4315.
- Funk, J.L., Larson, J.E., Ames, G.M., Butterfield, B.J., Cavender-Bares, J., Firn, J., et al. (2017). Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, 92, 1156–1173.
- Gaston, K.J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220–227.
- 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., 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.
- Hartig, F. (2016). DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models.

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.

Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., et al. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.

Hurvich, C.M. & Tsai, C. (1993). A corrected Akaike information criterion for vector autoregressive model selection. *Journal Time Series Analysis*, 14, 271–279.

Jain, M., Flynn, D.F.B., Prager, C.M., Hart, G.M., DeVan, C.M., Ahrestani, F.S., et al. (2014). The importance of rare species: a trait-based assessment of rare species contributions to functional diversity and possible ecosystem function in tall-grass prairies. *Ecology and Evolution*, 4, 104–112.

Jobbágy, E.G., Acosta, A.M. & Noretto, M.D. (2013). Rendimiento hídrico en cuencas primarias bajo pastizales y plantaciones de pino de las sierras de Córdoba (Argentina). *Ecol. Austral*, 23, 087–096.

Kleidon, A., Adams, J., Pavlick, R. & Reu, B. (2009). Simulated geographic variations of plant species richness, evenness and abundance using climatic constraints on plant functional diversity. *Environ. Res. Lett.*, 4, 014007.

Körner, C. (2007). The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 569–574.

Kristensen, M.J. & Frangi, J.L. (1995). Mesoclimas de pastizales de la Sierra de la Ventana. *Ecología Austral*.

Krömer, T., Acebey, A., Kluge, J. & Kessler, M. (2013). Effects of altitude and climate in determining elevational plant species richness patterns: A case study from Los Tuxtlas, Mexico. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 208, 197–210.

Kumar, A., Patil, M., Kumar, P. & Singh, A.N. (2023). Determinants of Plant Species Richness Along Elevational Gradients: Insights with Climate, Energy and Water-Energy Dynamics.

Kumar, R., Bhardwaj, A.K., Department of Forestry, Wildlife & Environmental Science, Guru Ghasidas (A Central University) Vishwavidyalaya, Bilaspur (Chhattisgarh), India & Chandra, K.K. (2022). Levels of Natural and Anthropogenic Disturbances and Assessment of Their Impact on Plant Community Functional Diversity. *Forestist*.

Laliberté, E. & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.

Lamprecht, A., Pauli, H., Fernández Calzado, M.R., Lorite, J., Molero Mesa, J., Steinbauer, K., et al. (2021). Changes in plant diversity in a water-limited and isolated high-mountain range (Sierra Nevada, Spain). *Alp Botany*, 131, 27–39.

Laureto, L.M.O., Cianciaruso, M.V. & Samia, D.S.M. (2015). Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação*, 13, 112–116.

Lee, C., Chun, J. & Cho, H. (2013). Elevational patterns and determinants of plant diversity in the Baekdudaegan Mountains, South Korea: Species vs. functional diversity. *Chin. Sci. Bull.*, 58, 3747–3759.

- Lee, C.-B. & Chun, J.-H. (2015). Patterns and determinants of plant richness by elevation in a mountain ecosystem in South Korea: area, mid-domain effect, climate and productivity. *J. For. Res.*, 26, 905–917.
- Lembrechts, J.J., Lenoir, J., Roth, N., Hattab, T., Milbau, A., Haider, S., et al. (2019). Comparing temperature data sources for use in species distribution models: From in-situ logging to remote sensing. *Global Ecol Biogeogr*, 28, 1578–1596.
- Liang, J., Ding, Z., Lie, G., Zhou, Z., Singh, P.B., Zhang, Z., et al. (2020). Species richness patterns of vascular plants and their drivers along an elevational gradient in the central Himalayas. *Global Ecology and Conservation*, 24, e01279.
- Liu, X. & Wang, H. (2018). Contrasting patterns and drivers in taxonomic versus functional diversity, and community assembly of aquatic plants in subtropical lakes. *Biodivers Conserv*, 27, 3103–3118.
- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M., Patil, I., Waggoner, P. & Makowski, D. (2021). performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. *JOSS*, 6, 3139.
- Magneville, C., Loiseau, N., Albouy, C., Casajus, N., Claverie, T., Escalas, A., et al. (2022). mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. *Ecography*, 2022, ecog.05904.
- Manish, K., Pandit, M.K., Telwala, Y., Nautiyal, D.C., Koh, L.P. & Tiwari, S. (2017). Elevational plant species richness patterns and their drivers across non-endemics, endemics and growth forms in the Eastern Himalaya. *J Plant Res*, 130, 829–844.
- Mattioli, D. & Trimano, L. (2023). Degradación ambiental y segregación socioespacial. Los impactos del extractivismo inmobiliario en las sierras de Córdoba (Argentina). *Cuad. urbano*, 35.
- 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. & Colwell, R.K. (2011). Assessing the threat to montane biodiversity from discordant shifts in temperature and precipitation in a changing climate: Climate change risk for montane vertebrates. *Ecology Letters*, 14, 1236–1245.
- McCain, C.M. & Grytnes, J. (2010). Elevational Gradients in Species Richness. In: eLS (ed. John Wiley & Sons, Ltd). Wiley.
- McCallen, E., Knott, J., Nunez-Mir, G., Taylor, B., Jo, I. & Fei, S. (2019). Trends in ecology: shifts in ecological research themes over the past four decades. *Frontiers in Ecol & Environ*, 17, 109–116.
- Molina-Montenegro, M.A. (2008). Variación de la pubescencia foliar en plantas y sus implicaciones funcionales a lo largo de gradientes altitudinales.
- Moradi, H. & Oldeland, J. (2019). Climatic stress drives plant functional diversity in the Alborz Mountains, Iran. *Ecological Research*, 34, 171–181.

- Mouillot, D., Bellwood, D.R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., et al. (2013a). Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. *PLoS Biol*, 11, e1001569.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Bellwood, D.R. (2013b). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 167–177.
- Panda, R.M., Behera, M.D., Roy, P.S. & Biradar, C. (2017). Energy determines broad pattern of plant distribution in Western Himalaya. *Ecology and Evolution*, 7, 10850–10860.
- Peralta, V.H.M. (2011). Valoración y Análisis de la diversidad funcional y su relación con los Servicios Ecosistémicos. 2011th edn.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., et al. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.*, 61, 167.
- Pinto-Junior, H.V., Villa, P.M., De Menezes, L.F.T. & Pereira, M.C.A. (2020). Effect of climate and altitude on plant community composition and richness in Brazilian inselbergs. *J. Mt. Sci.*, 17, 1931–1941.
- Poggio, L., Simonetti, E. & Gimona, A. (2018). Enhancing the WorldClim data set for national and regional applications. *Science of The Total Environment*, 625, 1628–1643.
- Ponce, M.M. (1986). Morfología ecológica de plantas saxícolas del cerro de la Ventana, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Darwiniana*, 27, 237–271.
- Portet, S. (2020). A primer on model selection using the Akaike Information Criterion. *Infectious Disease Modelling*, 5, 111–128.
- Pozner, R. Cucurbitaceae. En A. M. Anton & F. O. Zuloaga (directores), *Flora Argentina*. Febrero 2024 <<http://www.floraargentina.edu.ar>>
- QGIS.org, %Y. QGIS Geographic Information System. QGIS Association. <http://www.qgis.org>
- Rahbek, C. (1995). The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18, 200–205.
- Rahbek, C. (2004). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns: Scale and species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8, 224–239.
- Rahbek, C., Borregaard, M.K., Antonelli, A., Colwell, R.K., Holt, B.G., Nogues-Bravo, D., et al. (2019). Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes. *Science*, 365, 1114–1119.
- Ramos, C. S. (2018). Interacciones biológicas y patrones espaciales de diversidad: plantas, artrópodos herbívoros y herbivoría en gradientes altitudinales. Tesis de doctorado, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Ramos, C.S., Picca, P., Pocco, M.E. & Filloy, J. (2021). Disentangling the role of environment in cross-taxon congruence of species richness along elevational gradients. *Sci Rep*, 11, 4711.
- R Core Team (2024). *_R: A Language and Environment for Statistical Computing_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.

Ripley, B. D. (1977). Modelling Spatial Patterns. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 39 (2), 172-192.

Rollenbeck, R., Bendix, J., Fabian, P., Boy, J., Wilcke, W., Dalitz, H., et al. (2007). Comparison of Different Techniques for the Measurement of Precipitation in Tropical Montane Rain Forest Regions. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 24, 156–168.

Rosell, M.P. & Visciarelli, S. (2022). Efectos ambientales del turismo en la localidad de Villa Ventana. *Provincia de Buenos Aires / RT&D-Condet*, 10, 116–127.

Salas-Morales, S.H. & Meave, J.A. (2012). Elevational patterns in the vascular flora of a highly diverse region in southern Mexico. *Plant Ecol*, 213, 1209–1220.

Santoandré, S. (2013). Respuesta de la diversidad biológica a cambios ambientales en gradientes altitudinales: Hormigas en Sierra de la Ventana. Tesis de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires.

Santoandré, S., Ramos, C.S., Picca, P. & Filloy, J. (2024). Taxon-dependent diversity response along a temperate elevation gradient covered by grassland. *PeerJ*, 12, e17375.

Schneider, F.D., Morsdorf, F., Schmid, B., Petchey, O.L., Hueni, A., Schimel, D.S., et al. (2017). Mapping functional diversity from remotely sensed morphological and physiological forest traits. *Nat Commun*, 8, 1441.

Schroeder, L., Robles, V., Jara-Arancio, P., Lapadat, C., Hobbie, S.E., Arroyo, M.T.K., et al. (2024). Drivers of plant diversity, community composition, functional traits, and soil processes along an alpine gradient in the central Chilean Andes. *Ecology and Evolution*, 14, e10888.

Sundqvist, M.K., Sanders, N.J. & Wardle, D.A. (2013). Community and Ecosystem Responses to Elevational Gradients: Processes, Mechanisms, and Insights for Global Change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 44, 261–280.

Tang, R., Li, S., Lang, X., Huang, X. & Su, J. (2023). Rare species contribute greater to ecosystem multifunctionality in a subtropical forest than common species due to their functional diversity. *Forest Ecology and Management*, 538, 120981.

Teshome, M., Asfaw, Z. & Mohammed, M. (2020). Pattern of functional diversity along the elevation gradient in the dry evergreen Afromontane forest of Hararghe Highland, Southeast Ethiopia. *Biosys. divers.*, 28, 257–264.

Thakur, D. & Chawla, A. (2019). Functional diversity along elevational gradients in the high altitude vegetation of the western Himalaya. *Biodivers Conserv*, 28, 1977–1996.

Tolmos, M.L., Kreft, H., Ramirez, J., Ospina, R. & Craven, D. (2022). Water and energy availability mediate biodiversity patterns along an elevational gradient in the tropical Andes. *Journal of Biogeography*, 49, 712–726.

Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.

- Villéger, S., Miranda, J.R., Hernández, D.F. & Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20, 1512–1522.
- Werenkraut, V. & Ruggiero, A. (2011). Quality of basic data and method to identify shape affect richness—altitude relationships in meta-analysis. *Ecology*, 92, 253–260.
- Wickham, H. (2011). ggplot2. *WIREs Computational Stats*, 3, 180–185.
- Willinghöfer, S., Cicuzza, D. & Kessler, M. (2012). Elevational diversity of terrestrial rainforest herbs: when the whole is less than the sum of its parts. *Plant Ecol*, 213, 407–418.
- Xu, J., Dang, H., Tian, T., Liu, S., Chai, Y., Liu, X., et al. (2020). Human disturbance rather than habitat factors drives plant community assembly and diversity patterns in a semiarid region. *Land Degrad Dev*, 31, 1803–1811.
- Zhang, J.-T., Li, M. & Nie, E. (2014). Pattern of functional diversity along an altitudinal gradient in the Baihua Mountain Reserve of Beijing, China. *Braz. J. Bot*, 37, 37–45.
- Zheng, Z., Zeng, Y., Schneider, F.D., Fabian D. Schneider, Zhao, Y., Zhao, D., et al. (2020). Mapping functional diversity using individual tree-based morphological and physiological traits in a subtropical forest. *Remote Sensing of Environment*, 252, 112170.
- Zuloaga, F. (2008). Catálogo de las plantas vasculares del cono sur (Argentina, southern Brazil, Chile, Paraguay y Uruguay). In O. Morrone, M. Belgrano, C. Marticorena, & E. Marchesi (Eds.), *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 107 (p. 3486).

Material suplementario

Tabla 1.1. Asignación de rasgos funcionales para las especies dominantes para la montaña de Sierras Australes. En **negrita** se encuentran marcadas aquellas especies que no se pudo actualizar el nombre.

| ESPECIE | Forma de vida | Pelos | Espinas | Tipo de fruto |
|---------------------------------------|---------------|-------|---------|---------------|
| <i>Aristida spagazzinii</i> | Herbácea | No | No | Cariopsis |
| <i>Arjona tuberosa</i> | Subarbusto | Sí | No | Esquizocarpo |
| <i>Briza subaristata</i> | Herbácea | No | No | Cariopsis |
| <i>Carex distenta</i> | Herbácea | No | No | Núcula |
| <i>Danthonia cirrata</i> | Herbácea | Sí | No | Cariopsis |
| <i>Eragrostis lugens</i> | Herbácea | Sí | No | Cariopsis |
| <i>Eryngium horridum</i> | Herbácea | No | Sí | Esquizocarpo |
| <i>Eryngium stenophyllum</i> | Herbácea | Sí | Sí | Esquizocarpo |
| <i>Grindelia ventanensis</i> | Subarbusto | Sí | No | Aquenio |
| <i>Hieracium chacoense</i> | Herbácea | Sí | No | Aquenio |
| <i>Hypochaeris rosengurtii</i> | Herbácea | No | No | Aquenio |
| <i>Jarava aff. juncoides</i> | Herbácea | No | No | Cariopsis |
| <i>Mimosa rocae</i> | Subarbusto | Sí | No | Esquizocarpo |
| <i>Nassella megapotamia</i> | Herbácea | No | No | Cariopsis |
| <i>Paspalum quadrifarium</i> | Herbácea | No | No | Cariopsis |
| <i>Pavonia cymbalaria</i> | Subarbusto | Sí | No | Cápsula |
| <i>Piptochaetium medium</i> | Herbácea | Sí | No | Cariopsis |
| <i>Piptochaetium montevidense</i> | Herbácea | Sí | No | Cariopsis |
| <i>Sorghastrum pellitum</i> | Herbácea | Sí | No | Cariopsis |

Tabla 1.2. Asignación de rasgos funcionales para las especies dominantes para la montaña de Sierras Grandes. En verde se resaltaron aquellas morfoespecies de las cuales se obtuvo información del género o la familia por falta de información en la identificación. En rojo se resaltaron aquellas morfoespecies de las cuales no se obtuvo ningún tipo de información por falta de identificación (fueron removidas de la base de datos para análisis).

| ESPECIE | Forma de vida | Pelos | Espinas | Tipo de fruto |
|--|---------------|-------|---------|---------------|
| Acacia | Arbusto | Sí | Sí | Legumbre |
| <i>Acalypha communis</i> | Arbusto | Sí | No | Cápsula |
| <i>Acanthostyles buniifolius</i> | Arbusto | Sí | No | Aquenio |
| Aloysia | Arbusto | No | Sí | Esquizocarpo |
| <i>Baccharis aliena</i> | Arbusto | No | No | Aquenio |
| <i>Baccharis articulata</i> | Arbusto | No | No | Aquenio |
| <i>Bulbostylis juncooides</i> | Herbácea | No | No | Aquenio |
| <i>Cardionema ramosissima</i> . | Herbácea | Sí | No | Aquenio |
| <i>Cynodon dactylon</i> | Herbácea | No | No | Cariopsis |
| <i>Deyeuxia colorata</i> | Herbácea | No | No | Cariopsis |
| <i>Discaria americana</i> | Arbusto | Sí | Sí | Cápsula |
| <i>Eustachys retusa</i> | Herbácea | No | No | Cariopsis |
| <i>Festuca hieronymi</i> | Herbácea | No | No | Cariopsis |
| <i>Festuca lilloi</i> | Herbácea | Sí | No | Cariopsis |
| Gramínea 3 | Herbácea | NA | NA | Cariopsis |
| <i>Lycopodium clavatum</i> | Helecho | No | No | No fruto |
| <i>Noticastrum marginatum</i> | Herbácea | Sí | No | Aquenio |
| <i>Paspalum aff. leptan</i> (= <i>P. nicorae</i>) | Herbácea | No | No | Cariopsis |
| <i>Paspalum notatum</i> | Herbácea | Sí | No | Cariopsis |
| <i>Paspalum quadrifarium</i> | Herbácea | No | No | Cariopsis |
| <i>Piptochaetium montevidense</i> | Herbácea | Sí | No | Cariopsis |
| Rumex sp | Herbácea | NA | NA | Aquenio |
| <i>Schizachyrium spicatum</i> | Herbácea | No | No | Cariopsis |
| <i>Schizachyrium tenerum</i> | Herbácea | No | No | Cariopsis |
| Stipa 3 | Herbácea | NA | NA | Cariopsis |
| <i>Vernonanthura nudiflora</i> | Arbusto | Sí | No | Aquenio |
| Especie 46 | NA | NA | NA | NA |

Tabla 7. Valores de los índices de diversidad funcional “Originalidad funcional” (FOri) y “Dispersión funcional” (FDis) obtenidos para la montaña de Sierras Australes. En **negrita** los valores máximos de cada uno.

| Banda | Riqueza taxonómica | Grupos funcionales | Índice FDis | Índice FOri |
|-------|--------------------|--------------------|-------------|-------------|
| V1 | 4 | 4 | 0,73 | 0,79 |
| V2 | 7 | 5 | 0,86 | 0,83 |
| V3 | 5 | 4 | 0,91 | 0,83 |
| V4 | 5 | 4 | 0,83 | 0,85 |
| V5 | 5 | 3 | 0,69 | 0,86 |
| V6 | 8 | 6 | 0,77 | 0,81 |

Tabla 8. Valores de los índices de diversidad funcional “Originalidad funcional” (FOri) y “Dispersión funcional” (FDis) obtenidos para la montaña de Sierras Grandes. En **negrita** los valores máximos de cada uno.

| Banda | Riqueza taxonómica | Grupos funcionales | Índice FDis | Índice FOri |
|-------|--------------------|--------------------|-------------|-------------|
| C1 | 7 | 7 | 0,91 | 0,71 |
| C2 | 4 | 4 | 0,77 | 0,72 |
| C3 | 7 | 6 | 0,91 | 0,66 |
| C4 | 6 | 4 | 0,77 | 0,72 |
| C5 | 10 | 6 | 0,85 | 0,62 |
| C6 | 6 | 4 | 0,73 | 0,65 |
| C7 | 3 | 2 | 0,78 | 0,66 |
| C8 | 2 | 2 | 0,54 | 0,65 |