

Patrones de Riqueza de especies de la Familia Cladoniaceae en el Neotrópico

Patterns of species richness of family Cladoniaceae in the Neotropics

Edier Alberto SOTO-MEDINA^a

*^aGrupo de Ecología y Diversidad Vegetal, Universidad del Valle,
Facultad de Ciencias Naturales, Departamento de Biología,
Cali, Colombia, Calle 13 N.º 100-00
e-mail: ediersot@gmail.com*

Résumé – Le but de cette étude était d'évaluer l'effet des variables climatiques (température et précipitations) et géographiques (latitude, longitude et altitude) sur les modèles de la richesse spécifique des Cladoniaceae dans la région néotropicale. À cette fin, nous avons établi des cartes montrant la richesse en espèces pour toute la famille utilisant une taille de cellule égale à $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ de latitude-longitude et avec pris en compte des variables géographiques et bioclimatiques par cellule. Pour évaluer la relation entre les variables climatiques et la richesse en espèces a été évaluée en utilisant des modèles nuls (marges d'essai) et des modèles additifs généralisés (GAM). Pour corriger le problème de la multicollinéarité, nous avons utilisé une analyse en composantes principales (ACP) pour les variables de cette étude. Les résultats suggèrent que la richesse spécifique des Cladoniaceae varie en fonction de l'altitude, latitude et longitude en zone néotropicale et également en en fonction du climat.

Macroecology / Neotropics / richesse en espèces / paramètres géographiques et climatiques / modèles additifs généralisés / analyse en composantes principales

Abstract – The aim of this study was to evaluate the effect of climatic (temperature and precipitation) and geographical (latitude, longitude and altitude) variables on patterns of species richness in the Neotropical Cladoniaceae. We constructed maps of species richness for the family with a cell size of $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ latitude-longitude accounting for geographical and bioclimatic variables per cell. The relationship between climatic variables and richness was evaluated using null models (test edges) and generalized additive models (GAM). To correct the problem of multicollinearity, we used a principal component analysis (PCA) for the study variables. The results suggest that species richness in Cladoniaceae varies with altitude, latitude and longitude in the Neotropics and also with respect to the climate.

Macroecology / Neotropics / species richness / geographic and climatic parameters / generalized additive models / principal component analysis

Resumen – El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de variables climáticas (temperatura y precipitación) y geográficas (latitud, altitud y longitud) sobre los patrones de riqueza de especies de Cladoniaceae en el Neotrópico. Para este fin, se construyeron mapas de riqueza de especies para la familia con un tamaño de celda de $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ latitud-longitud. Se tuvieron en cuenta variables geográficas y bioclimáticas por celda. Para evaluar la

relación de las variables climáticas y la riqueza, se realizaron modelos nulos (prueba de bordes) y modelos aditivos generalizados (GAM). Para corregir el problema de la multicolinealidad, se empleó un análisis de componentes principales (ACP) para las variables de estudio. Los resultados sugieren que la riqueza de especies de Cladoniaceae varía altitudinal, latitudinal y longitudinalmente en el neotrópico, y también con respecto al gradiente climático de la zona.

Macroecología / Neotrópico / riqueza de especies / parámetros geográficos y climáticos / modelos aditivos generalizados / análisis de componentes principales

INTRODUCCIÓN

La macroecología es un campo de la ecología que trata de estudiar los patrones de distribución, abundancia y riqueza de especies en grandes escalas de tiempo y espacio (Brown & Maurer 1989, Brown 1995, Maurer 1999, Gaston & Blackburn 2000). Este es un campo de estudio que está creciendo muy rápido, y de una simple descripción de patrones empíricos, ahora presenta un creciente cuerpo de literatura concerniente a la evaluación y explicación de potenciales mecanismos asociados con tales patrones (Lawton 2000, Gaston *et al.* 1997, Gaston & Blackburn 2000).

En este sentido, si se imagina una grilla superpuesta sobre la tierra, la riqueza de especies no estaría homogéneamente distribuida a través de todas las celdas. Para muchas especies de distintos taxa, la riqueza está asociada con las propiedades geométricas y geográficas de la grilla de celdas (latitud, longitud, altitud y área). Además, las propiedades anteriores están correlacionadas con otros parámetros contemporáneos de clima, tales como temperatura promedio y precipitación anual. El entendimiento del mecanismo base de estos patrones de riqueza sigue siendo el Santo Grial de la biogeografía y macroecología moderna (Willig *et al.* 2003). Este problema ha sido estudiado desde hace dos siglos (Forster 1778, Wallace 1878) y cerca 100 hipótesis ecológicas y evolutivas han sido propuestas para resolverla (Palmer 1994). Debido al gran tamaño de grano espacial y la extensión de estos patrones, las aproximaciones experimentales tradicionales son casi imposibles, y se deben inferir mecanismos de modelos o análisis estadísticos (Diamond 1986).

Cladoniaceae es una familia de hongos liquenizados (Ascomycotina: Lecanorales) que incluye aproximadamente 500 especies en el mundo. Los líquenes de esta familia son encontrados en todos los continentes, con muchas especies bastante conspicuas debido a que sus cuerpos fructíferos son muy coloridos (de escarlata hasta pardo oscuro); es por esta razón que tal vez sea el grupo de líquenes mejor conocido en el neotrópico (Sipman 2002). Son líquenes terrícolas que requieren alta irradianza en hábitats muy sombreados como los bosques húmedos tropicales; sin embargo, en hábitats tropicales secos y muy abiertos, quedan confinados a sitios semi-abiertos y muy húmedos. En el neotrópico, se encuentran desde las zonas costeras del Pacífico, en la Amazonía, en bosques muy secos, ecosistemas de páramo hasta bosques de *Pinus occidentalis* Swartz. en las montañas de República Dominicana (Ahti 2000).

Para la familia Cladoniaceae se realizó recientemente una revisión de especies en el Neotrópico, en la cual se reportan 184 especies para esta región (Ahti 2000). En este trabajo también se construyeron mapas de distribución de ocupación de las especies de esta familia en el Neotrópico. Estos mapas han

sugerido diferencias en la distribución entre especies, indicando que los patrones de distribución contemporáneos han sido desarrollados por la interacción de factores similares a aquellos que determinan los patrones fitogeográficos de las plantas superiores (Gentry 1982, Whitmore & Prance 1987) o briófitos como *Campylopus* spp. (Frahm 1989). Sin embargo, todavía queda mucho por inventariar con relación a esta familia de líquenes y entre los años 2000-2012 muchas especies pueden haber sido descritas; esto es necesario para establecer con mayor exactitud los patrones de distribución de Cladoniaceae, y así poder acercarse a los mecanismos que expliquen estos patrones. El estudio macroecológico de esta familia es muy interesante debido a que presenta pocas especies endémicas y muchas de amplia distribución, aunque son muy raras en regiones áridas y en bosques pluviales tropicales de zonas bajas (Ahti 2000). De esta forma, el objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de variables climáticas (temperatura y precipitación) y geográficas (latitud, altitud y longitud) sobre los patrones de riqueza de especies de Cladoniaceae en el Neotrópico, mediante el uso de sistemas de información geográfica.

MÉTODOS

Área de estudio. – El Neotrópico es la región de los trópicos del nuevo mundo que se extiende desde los 30° de latitud sur y 30° de latitud norte: esta zona comprende gran parte de América del sur, toda América Central, las Antillas y el sur de la península de Florida. El Neotrópico comprende las ecoregiones de los Andes (Chile, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela), la Amazonía (Sur este de Colombia, Noroeste de Brasil), El Escudo de las Guayanas (Roraima, Guyana, Surinam), El Caribe (Cuba, Antillas, Haití, Jamaica, Puerto Rico & República Dominicana), La Mata Atlántica (Argentina, Costa Atlántica de Brasil y Paraguay), entre otras.

Parámetros climáticos. – Se usó la información disponible de variables climáticas en la base de datos del WorldClim (Hijmans *et al.* 2005). Las variables usadas fueron altitud, latitud, longitud y bioclima. Las variables bioclimáticas son medidas derivadas de temperatura y precipitación media mensual con el objetivo de crear variables con más significado biológico. Estas variables representan tendencias anuales, estacionalidad y factores extremos o limitantes (Hijmans *et al.* 2005). En la tabla 1 se resumen las variables bioclimáticas empleadas en este trabajo.

Distribución de especies de Cladoniaceae. – Los datos de distribución de las especies de la familia Cladoniaceae fueron tomados de la monografía de Ahti (2000) para el Neotrópico, en la cual se reportan 184 especies para la región. Si se tienen en cuenta las subespecies y formas, se tienen en total 190 unidades taxonómicas. Con base en los mapas de distribución de estas especies elaborados en la monografía, se construyeron mapas de distribución y de riqueza de la familia para el Neotrópico con sistemas de información geográfica. Los mapas de distribución fueron contruidos con el software DIVA-GIS® 7.5 y los de riqueza con SAM® 4.0 (Rangel *et al.* 2010).

Construcción de mapas. – Todos los datos y análisis fueron basados en un mapa de celdas del Neotrópico con un tamaño de celda de 1° × 1° (latitud-longitud). Los datos de distribución, riqueza y parámetros climáticos fueron establecidos para cada celda en la que estuviera presente al menos una especie, para evitar el problema de falsas ausencias. Los mapas y celdas fueron contruidos

Tabla 1. Variables bioclimáticas empleadas en los análisis

Código	Descripción
BIO1	Annual Mean Temperature
BIO2	Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp))
BIO4	Temperature Seasonality (standard deviation *100)
BIO5*	Max Temperature of Warmest Month
BIO6*	Min Temperature of Coldest Month
BIO7	Temperature Annual Range (BIO5-BIO6)
BIO12	Annual Precipitation
BIO15	Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)

* Variables no usadas en los análisis debido a la redundancia con otras variables.

con los programas DIVA-GIS[®]7.5 (Hijmans & Mathur 2012) y SAM[®]4.0 (Spatial Analysis in Macroecology) (Rangel *et al.* 2010). Los parámetros climáticos fueron estimados con la media por celda con las herramientas de análisis estadístico espacial del software ArcGIS 9.3.

Análisis de datos. – Todos los datos fueron procesados a un tamaño de celda de 1° × 1° km latitud-longitud, para un total de 542 celdas. Se elaboraron histogramas para la riqueza de acuerdo a la latitud y la longitud, con el fin de observar el comportamiento de la riqueza a lo largo de estos gradientes. Los datos se procesaron mediante Modelos Aditivos Generalizados (GAM), ya que estos no requieren que las variables de respuesta (riqueza) cumplan con el supuesto de normalidad. Los GAM son ampliamente usados en biología debido a que la distribución de las variables medidas se alejan muchas veces de la normalidad, y han mostrado ser muy útiles al momento de evaluar el ajuste de parámetros independientes (climáticas y altitud) y variables biológicas de interés. En este caso se usó una distribución Gamma (Bondad de ajuste: Chi cuadrado: $p=0.103$) y una función de enlace logarítmica.

Este análisis es bastante sensible a la multicolinealidad, que ocurre en este caso entre las variables geográficas y climáticas (Pearson; $p>0.05$), por lo cual se decidió correr un análisis de componentes principales (ACP) para evitar la redundancia. Adicionalmente, se realizaron GAM para evaluar el ajuste de la riqueza por zonas de concentración de la riqueza de Cladoniaceae: zona Andes y Pacífico (zona Andes); zona Costa Atlántica de Brasil y Uruguay (zona Costa Atlántica); zona Escudo Guayanés; y zona Caribe. Esto se efectuó para observar cómo se comportaba la riqueza con respecto a los parámetros geográficos y climáticos por zona, lo cual puede reducir el efecto de las falsas ausencias observadas en toda la región del estudio.

También se emplearon pruebas de borde para la riqueza y las variables predictoras. Esta prueba permite probar si los datos están significativamente concentrados o dispersos en cada una de las cuatro esquinas de un espacio bivariado. Si alguna esquina está inusualmente vacía, el número de puntos observados y/o la suma de cuadrados en los datos reales serían significativamente menores que en los datos simulados con un modelo nulo (Thomson *et al.* 1996). Los análisis estadísticos fueron efectuados con los programas STATISTICA[®] 7.0 (Statsoft 2004) & EcoSim[®]7.0 (Gotelli & Entsminger 2002).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Mapa de riqueza

En total, se contó con 2828 registros de los 193 taxa estudiados. El mapa de riqueza muestra que las zonas de los Andes, Caribe, Escudo Guayanés y costa Atlántica de Brasil es donde se concentra la mayor riqueza de Cladoniaceae en el Neotrópico (Fig. 1). En la cordillera de los Andes la riqueza es más alta hacia la zona norte (Colombia, Ecuador y Venezuela). En Brasil, la riqueza se concentró en los estados de Espirito Santo, Mina Gerais, Rio de Janeiro y Sao Paulo. En la región Caribe, la mayor cantidad de especies fue para Cuba, Haití y República Dominicana. Por otro lado, se observó una baja riqueza de Cladoniaceae en las zonas de la Amazonía. A pesar de estos patrones, hay que indicar que todavía falta mucho por muestrear, sobre todo para las zonas de Bolivia, Paraguay y Chile. También se observó que la mayor parte de los reportes de Cladoniaceae se concentraron en cercanías a los principales ríos de la región (Fig. 1). Es necesario indicar que muchas celdas quedaron blancas debido a que todavía falta mucho por coleccionar en una gran parte del neotrópico.



Fig. 1. Mapa de riqueza para Cladoniaceae en el Neotrópico.

Variables geográficas, climáticas y riqueza

Con respecto a las variables geográficas, se encontró que la riqueza presenta un patrón bimodal con la latitud, con un pico entre (-20° , -10°) y otro entre (10° , 20°) (Fig. 2). Estos picos corresponden principalmente a las zonas Andes Norte y Escudo Guayanés (pico 1), y a la Costa Atlántica Brasileira (pico 2). La riqueza de especies fue más alta hacia las longitudes más altas, causando un histograma con un sesgo hacia la izquierda (Fig. 2). La riqueza tendió a ser más alta hacia las zonas bajas en toda la región, aunque se observó dos picos: uno entre 0-1000 m y otro entre 2000-3000 m. Este patrón altitudinal refleja las diferencias climáticas entre las regiones del norte y sur del neotrópico, con condiciones más cálidas hacia alrededor del Ecuador y más bajas temperaturas hacia la zona de Brasil.

Con respecto a las pruebas de límites o bordes, se encontró que los parámetros altitud, bioclíma 2-15 fueron significativos (Tabla 2): la altitud y bioclíma 2-15 causaron un agrupamiento de puntos a la izquierda. Esto indica que hay una probabilidad más alta de encontrar una mayor riqueza de especies de Cladoniaceae hacia zonas de bajas altitudes con y hacia condiciones de menor rango de variación climática.

Por otro lado, las variables climáticas y geográficas presentaron una alta correlación, por lo cual se decidió correr un ACP para minimizar la redundancia y su efecto en los modelos aditivos generalizados. Los tres primeros factores del ACP explicaron el 77% de la variación en los datos para toda la región, mientras que los dos primeros factores explicaron entre el 68.17-77.3% para las zonas

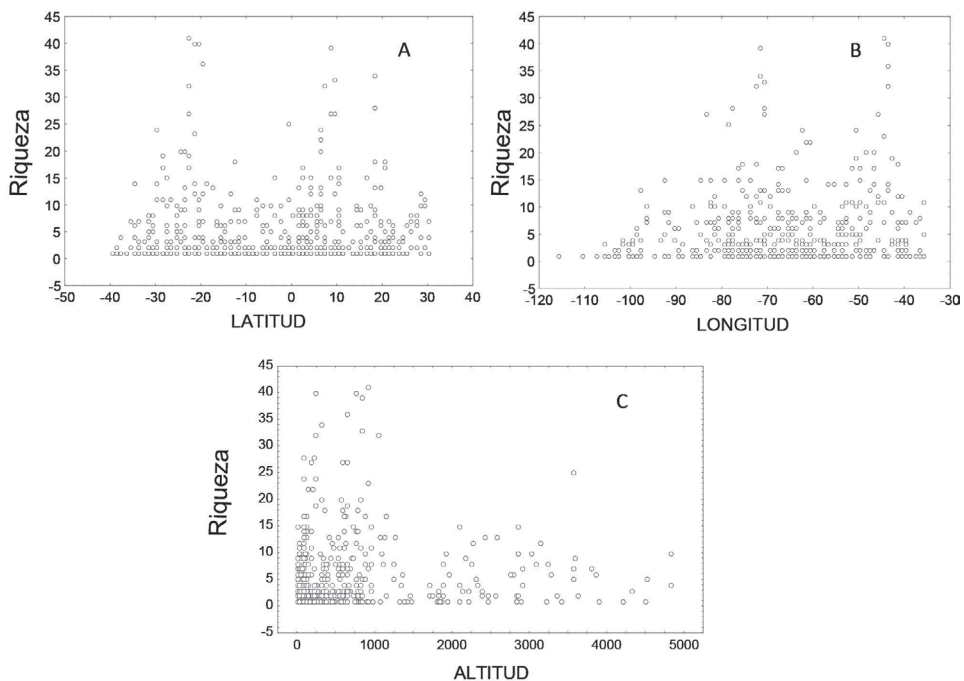


Fig. 2. Distribución de riqueza latitudinal (A), longitudinal (B) y altitudinal (B).

Tabla 2. Resultados de prueba de límites para las variables climáticas y la riqueza

<i>Variable</i>	<i>Probabilidad</i>	<i>Sesgo</i>	<i>Forma número de puntos</i>	<i>Suma de cuadrados puntos</i>
Altitud	p(observed $\leq$ expected)	Izquierda	0.001*	0.381
	p(observed $\geq$ expected)	Izquierda	0.999	0.619
Bio1	p(observed $\leq$ expected)	Derecha	0.094	0.245
	p(observed $\geq$ expected)	Derecha	0.935	0.755
Bio2	p(observed $\leq$ expected)	Pirámide	0.02*	0.02*
	p(observed $\geq$ expected)	Pirámide	0.98	0.98
Bio4	p(observed $\leq$ expected)	Izquierda	0.027*	0.072
	p(observed $\geq$ expected)	Izquierda	0.984	0.928
Bio7	p(observed $\leq$ expected)	Izquierda	0.016*	0.047*
	p(observed $\geq$ expected)	Izquierda	0.99	0.953
Bio12	p(observed $\leq$ expected)	Izquierda	0.019*	0.019*
	p(observed $\geq$ expected)	Izquierda	0.99	0.99
Bio15	p(observed $\leq$ expected)	Izquierda	0.000*	0.000*
	p(observed $\geq$ expected)	Izquierda	0.999	0.999

* Diferencias significativas.

Tabla 3. Resultados del ACP para todos los datos y por áreas

<i>Área</i>	<i>Factor</i>	<i>Valores propios</i>	<i>% Total</i>	<i>Acumulada</i>
General	1	3.63	40.37	40.37
	2	2.01	22.32	62.69
	3	1.28	14.27	76.96
Andes	1	4.81	53.41	53.41
	2	1.33	14.75	68.17
Brasil	1	5.30	58.85	58.85
	2	1.66	18.45	77.30
Caribe	1	4.50	49.99	49.99
	2	1.67	18.61	68.59
Escudo	1	2.63	29.17	29.17
	2	2.46	27.34	56.51
	3	1.59	17.63	74.14

(Tabla 3 y 4); por esta razón se decidió usarlos en los GAM. Los modelos por grupos de datos mostraron que en general las variables y los factores del ACP presentan un ajuste de entre el 14.2-36%. Los factores presentaron un alto aporte ($r > 0.65$) a las variables climáticas y geográficas para todo el neotrópico (Tabla 4): el factor 1 estuvo conformado principalmente por el rango de temperatura anual (positivo), precipitación media anual (negativa), temperatura media anual (negativo), rango de temperatura diurna (positivo) y la estacionalidad de la temperatura (positivo); factor 2 por la latitud (negativo) y longitud (positivo); y el factor 3 por la altitud (positivo). Los factores presentaron patrones similares para las cuatro zonas (Tabla 4). De esta forma, los factores permitieron evaluar el efecto de las variables climáticas y geográficas sobre la riqueza de especies sin las restricciones de la multicolinealidad.

Tabla 4. Cargas basadas en correlaciones para los primeros factores del ACP y las variables climáticas

<i>Factor</i>	<i>General</i>			<i>Andes</i>		<i>Costa Atlántica</i>		<i>Caribe</i>		<i>Escudo</i>	
	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>1</i>	<i>2</i>
Longitud	−0.27	0.80	0.25	0.26	−0.87	0.97	0.04	0.80	−0.17	0.18	−0.51
Latitud	−0.19	−0.84	−0.36	−0.74	−0.15	0.96	−0.03	−0.90	0.37	0.65	−0.39
Altitud	0.49	−0.32	0.73	0.62	0.48	0.43	−0.69	0.35	−0.01	0.49	0.52
bio1	−0.76	−0.14	−0.40	−0.78	−0.36	0.83	0.15	0.75	0.34	−0.26	−0.60
bio2	0.85	−0.23	−0.01	0.88	0.09	−0.28	−0.86	−0.60	−0.66	0.58	0.65
bio4	0.69	0.42	−0.52	0.84	−0.37	−0.96	0.12	−0.94	0.28	0.22	−0.57
bio7	0.90	0.18	−0.35	0.94	−0.09	−0.89	−0.32	−0.97	−0.08	0.79	0.34
bio12	−0.73	−0.08	0.03	−0.61	0.02	−0.49	−0.22	0.38	0.48	−0.46	0.66
bio15	0.42	−0.53	0.10	0.68	−0.22	0.72	−0.50	0.22	−0.80	0.80	−0.34

Tabla 5. Resultados GAM para los parámetros geográficos y bioclimáticos por grupos y con los factores obtenidos en el ACP

<i>Área</i>	<i>Variable</i>	<i>Grados de libertad</i>	<i>Coefficientes GAM</i>	<i>Error estándar</i>	<i>Resultado estándar</i>	<i>P valor no lineal</i>	<i>Pseudo R² (%)</i>
Andes	Latitud	3.997	0.159	0.026	6.083	0.005*	36.000
	Longitud	4.003	0.045	0.010	4.395	0.000*	
	Factor 1	4.003	−0.080	0.045	−1.777	0.014*	22.500
	Factor 2	4.003	−0.109	0.086	−1.274	0.060	
Costa Atlántica	Latitud	3.996	0.181	0.035	5.116	0.000*	33.170
	Longitud	4.001	−0.134	0.030	−4.488	0.065	
	Factor 1	4.001	0.069	0.037	1.861	0.000*	25.140
	Factor 2	3.995	0.035	0.067	0.531	0.050	
Escudo	Latitud	4.001	−0.057	0.023	−2.500	0.526	27.880
	Longitud	4.001	0.105	0.029	3.634	0.002*	
	Factor 1	4.002	0.168	0.061	2.771	0.475	14.180
	Factor 2	4.003	0.048	0.063	0.765	0.512	
Caribe	Latitud	3.996	−0.027	0.031	−0.877	0.209	27.100
	Longitud	4.001	−0.038	0.047	−0.811	0.014*	
	Factor 1	4.474	−0.176	0.237	−0.742	0.048*	18.730
	Factor 2	4.291	0.144	0.332	0.435	0.152	
General	Factor 1	4.002	−0.008	0.022	−0.360	0.000*	17.687
	Factor 2	4.002	−0.020	0.030	−0.671	0.000*	
	Factor 3	4.002	0.113	0.037	3.024	0.011*	

Los modelos basados en la longitud y latitud mostraron un ajuste significativo con la riqueza de especies (Tabla 5), aunque para algunas áreas no hubo ajuste ($p < 0.05$). Para la zona de los Andes y costa Pacífica se presentó un aumento de la riqueza de Cladoniaceae con la latitud, con un pequeño descenso en las latitudes más al norte (Fig. 3A). También hubo un aumento de la riqueza con la longitud (Fig. 3B). Para esta zona también se encontró que el factor 1 del ACP presentó un ajuste significativo con la riqueza, lo cual sugiere que la riqueza tiende a ser más alta en zonas de latitudes, precipitación media anual y temperatura altas; y de altitudes, rango de temperatura, estacionalidad de precipitación y temperaturas bajas (Fig. 3C,

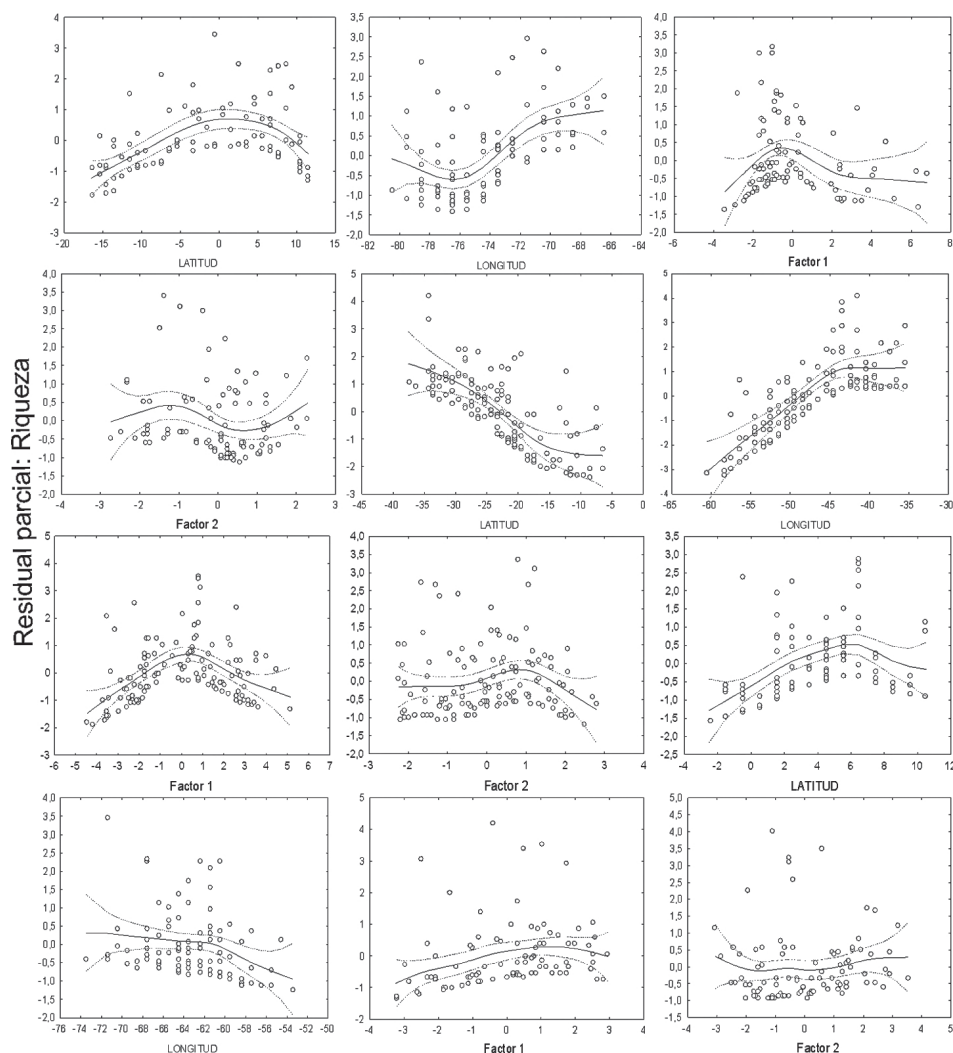


Fig. 3. Diagramas de dispersión para las variables bioclimáticas estudiadas y las curvas de ajuste de los modelos GAM. A, B, C y D para Andes; E, F, G y H Costa Atlántica; I, J, K y L Escudo Guayanés.

Tabla 4); sin embargo, hay que indicar hacia los valores más extremos de las variables predictoras, la riqueza de especies tendió a ser más baja, lo cual se refleja en una distribución con un sesgo a la derecha (Fig. 3C). La Costa Atlántica mostró un patrón opuesto para la latitud y longitud, aunque esta última no fue significativa (Tabla 5). Esta franja sólo presentó un ajuste significativo con el factor 1 del ACP, lo cual indica que hay una mayor riqueza en las latitudes, longitudes, temperaturas y estacionalidad de precipitación y temperatura, y rango de temperatura diurno intermedios (Fig. 3F). El mismo patrón se observó en las otras zonas, pero fue menos marcado y algunos no fueron significativos (Tabla 5), debido a que se las variables geográficas y climáticas presentaron bajas correlaciones.

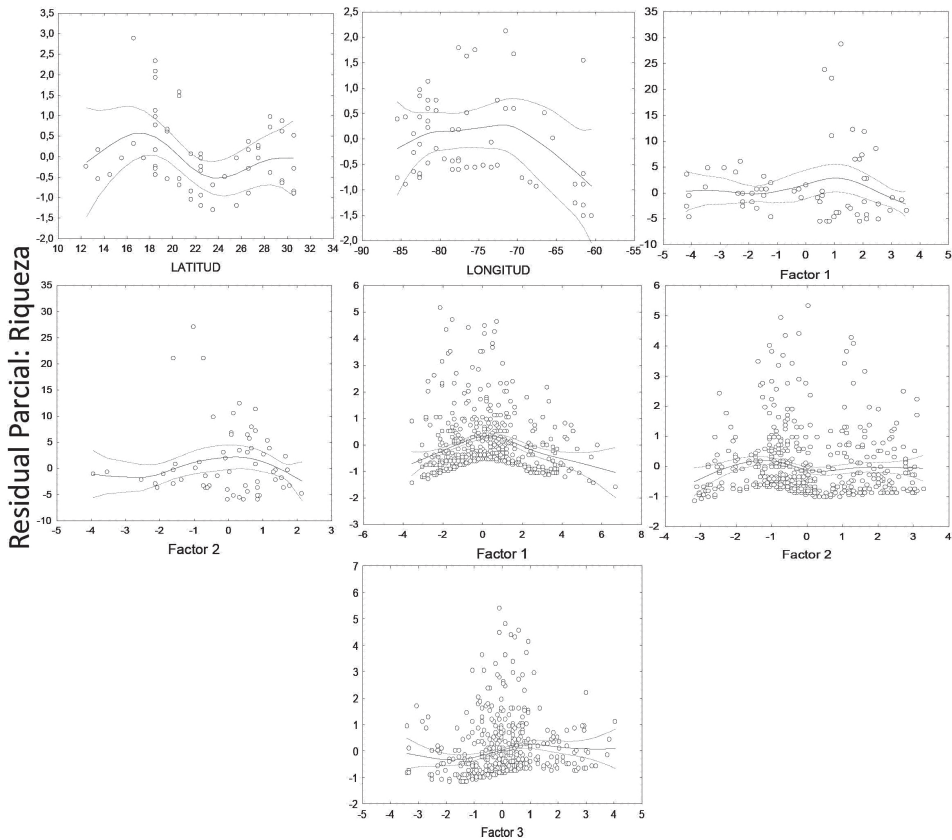


Fig. 4. Diagramas de dispersión para las variables bioclimáticas estudiadas y las curvas de ajuste de los modelos GAM. A, B, C y D Caribe; F, G y H Neotrópico.

Los GAM para los factores 1, 2 y 3 para el neotrópico, muestran que la riqueza de especies de Cladoniaceae tendió a ser más alta en condiciones de temperatura y precipitación media anual de intermedias a altas (distribución con sesgo a la derecha); rango y estacionalidad de temperatura de intermedias a bajas (sesgo a la derecha) (Fig. 4E, Tabla 5). La riqueza también fue alta en altitudes intermedias, la cual estuvo altamente correlacionada con el factor 3 del ACP (Fig. 4G). Con respecto al factor 2, el GAM muestra un patrón bimodal, que corresponde con el patrón observado con la latitud y longitud (Fig. 2 y 4F). De esta forma, los resultados de los GAM con los factores del ACP sugieren que las variables geográficas y climáticas influyen en la riqueza de especies de esta familia de líquenes en el neotrópico, concentrándose la mayor riqueza en sitios con baja a intermedia variabilidad de temperatura y de altos a intermedios niveles de precipitación y temperatura. Estas condiciones varían altitudinal, latitudinal y longitudinalmente, lo que podría explicar los patrones de riqueza de especies observados con estas variables (Fig. 2). Esto es muy interesante, dado que indicaría que a gran escala las condiciones climáticas son las determinantes de la distribución de la riqueza de Cladoniaceae en el neotrópico.

Los resultados sugieren que las variables bioclimáticas son determinantes en la distribución de riqueza de especies de Cladoniaceae en el neotrópico. Esto se puede deber a que en condiciones de baja precipitación y temperatura y de alta variabilidad climática se restringe el desarrollo de estos líquenes, por lo cual la riqueza tenderá a ser menor (Ahmadjian 1967, Hale 1967, Lechowicz & Adams 1974). Esto está de acuerdo con la explicación de la variabilidad climática (Wallace 1878, Sanders 1968, Connell 1978, Giller 1984, Palmer 1994, Whittaker *et al.* 2001, Storch & Gaston 2004), que propone que la riqueza de especies está relacionada con las condiciones climáticas, como la temperatura y la precipitación, y también con su variación. De esta forma, bajas latitudes y altitudes presentan pequeñas oscilaciones climáticas, que pueden contribuir a una más alta riqueza de especies debido a una más alta tasa de especialización (Stevens 1989) o más bajas probabilidad de extinción (Dynesius & Jansson 2000).

Por otro lado, los análisis por zonas mostraron un mejor ajuste que el modelo general (Tabla 5), lo cual evidencia el papel de este tipo de análisis en la interpretación de patrones de riqueza de especies (Mora & Robertson 2005, Gotelli *et al.* 2009). Lo anterior se debe a que a una gran escala se oscurecen los efectos de las variables de interés y el análisis estadístico de estos datos se vuelve más complejo: esto es más notorio dado que el neotrópico presenta una complejidad geográfica que limita el análisis estadístico y la interpretación de patrones a gran escala (Gotelli *et al.* 2009). Esto es soportado por los resultados de los GAM para la costa atlántica presentaron un mejor ajuste que los demás, pues esta zona presenta una geografía menos compleja que la de los Andes.

En conclusión, los patrones de riqueza de especies de Cladoniaceae en el neotrópico están relacionados con las variables climáticas, mostrando una tendencia a ser más alta en las zonas de baja variabilidad climática y de alta precipitación y temperatura. Por otro lado, los modelos aditivos generalizados por zonas permitieron encontrar patrones más claros en la distribución de la riqueza de esta familia de líquenes y las variables climáticas. Este trabajo constituye una de las primeras aproximaciones macroecológicas con hongos liquenizados, los cuales pueden ayudar a entender los mecanismos que explican la distribución de riqueza de especies a gran escala, debido a que son limitados principalmente por las condiciones climáticas (intensidad de luz, temperatura y precipitación).

Agradecimientos. Al profesor Fernando Zapata por la orientación en los análisis de datos. Al profesor Jorge Rubiano por la ayuda en los procesos estadísticos espaciales para las variables bioclimáticas.

REFERENCIAS

- AHMADJIAN V., 1967 — *The Lichen Symbiosis*. Blasdell Publishing Co., Waltham, Mass., 152 p.
- AHTI T., 2000 — *Cladoniaceae. Flora Neotropica Monograph 78*. New York Botanical Garden, New York, US.
- BROWN J. H., 1995 — *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- BROWN J. H. & MAURER B. A., 1989 — Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* 243: 1145-1150.
- CONNELL J. H., 1978 — Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1309.
- DIAMOND D. J., 1986 — *Overview: laboratory experiments, field experiments, and natural experiments*. In: *Community Ecology* (eds Case, T.J. & Diamond, J.). Harper & Row, New York, pp. 3-22.
- DYNESIUS M. & JANSSON R., 2000 — Evolutionary consequences of changes in species geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97: 9115-9120.

- FORSTER J. R., 1778 — *Observations made during a voyage round the world, on physical geography, natural history, and ethic philosophy. In: Foundations of Biogeography* (eds Lomolino, M.V., Sax, D.F. & Brown, J.H.). University of Chicago Press, Chicago, IL.
- FRAHM J. P., 1989 — The origin and distribution of neotropical species of *Campylopus*. *Tropical Bryology* 3:1-18.
- GASTON K. J., BLACKBURN T. M. & LAWTON J. H., 1997 — Interspecific abundance-range size relationships: an appraisal of mechanisms. *Journal of Animal Ecology* 66: 579-601.
- GASTON K. J. & BLACKBURN T. M. 2000 — *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- GENTRY A. H., 1982 — Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 557-593.
- GILLERP S., 1984 — *Community structure and the niche*. Chapman and Hall, London.
- GOTELLI N. J. & ENTSMINGER G. L. 2002 — *ECOSIM, Null Models Software for Ecology* (Acquired Intelligence, Inc. & Kesey-Bear, Burlington, VT), Version 7.0.
- GOTELLI N. J., ANDERSON M. J., ARITA H. T., CHAO A., COLWELL R. K., CONNOLLY S. R., CURRIE D. J., DUNN R. R., GRAVES G. R., GREEN J. L., GRYTNES J., JIANG Y., JETZ W., LYONS S. K., MCCAIN C. M., MAGURRAN A. E., RAHBK C., RANGEL T. F. L. V. B., SOBERÓN J., WEBB C. O. & WILLIG M. R., 2009 — Patterns and causes of species richness: a general simulation model for macroecology. *Ecology Letters* 12: 873-886.
- HALE M. E., 1967 — *The Biology of Lichens*. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London.
- HIJMANS R. J., CAMERON S. E., PARRA J. L., JONES P. G. & JARVIS A. 2005 — Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- HIJMANS R. J., GUARINO L. & MATHUR P., 2012 — *DIVA-GIS versión 7.5 Manual*. <http://www.diva-gis.org> (Consultado: 26 julio 2012).
- LAWTON J. H., 2000 — *Community ecology in a changing world*. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany.
- LECHOWICZ M. J. & ADAMS M. S., 1974 — Ecology of *Cladonia* Lichens. II. Comparative physiological ecology of *C. mitis*, *C. rangiferina* and *C. uncialis*. *Canadian Journal of Botany* 52: 411-423.
- MAURER B. A., 1999 — *Untangling Ecological Complexity: The Macroscopic Perspective*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- MORA C. & ROBERTSON D., 2005 — Causes of latitudinal gradients in species richness: a test with fishes of the Tropical Eastern Pacific. *Ecology* 86: 1771-1792.
- PALMER M. W., 1994 — Variation in species richness — towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 29: 511-530.
- RANGEL T. F. L. V. B., DINIZ-FILHO J. A. F. & L. M. BINI., 2010 — SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33:46-50.
- SANDERS H. L., 1968 — Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist* 102: 243-282.
- SIPMAN H. J. M., 2002 — The Significance of the Northern Andes for Lichens. *Botanical Review* 68(1): 88-99.
- STATSOFT., 2004 — STATISTICA 7.0. (Consultado: 3 Jul 2009, <http://www.statsoft.com.au/v7.htm>).
- STEVENS G. C., 1989 — The latitudinal gradient in geographical range size: how so many species co-exist in tropics. *American Naturalist* 140: 893-911.
- STORCH D. & GASTON K. J., 2004 — Untangling ecological complexity on different scales of space and time. *Basic and Applied Ecology* 5: 389-400.
- THOMSON J. D., WEIBLEN G., THOMSON B. A., ALFARO S. & LEGENDRE P., 1996 — Untangling multiple factors in spatial distributions: lilies, gophers, and rocks. *Ecology* 77: 1698-1715.
- WALLACE A. R. 1878 — *Tropical Nature and Other Essays*. Macmillan, London, U.K.
- WHITMORE T. C. & PRANCE G. T., 1987 — *Biogeography and Quaternary history in tropical America*. Clarendon Press, Oxford.
- WHITTAKER R. J., WILLIS K. J. & FIELD R., 2001 — Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453-470.
- WILLIG M. R., KAUFMAN D. M. & STEVENS R. D., 2003 — Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 273-309.