Serviço Público Federal - Ministério da Educação - Universidade Federal de Uberlândia
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos naturais
Campus Umuarama – Bloco 2D – Sala 26 – Uberlândia (MG) – CEP: 38400-902

(034) 3218-2679 www.ib.ufu.br ecologia@umuarama.ufu.br

RESPOSTAS DAS PLANTAS ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS EM UMA REGIÃO ANDINA DO PERÚ

"Plant responses to climate change in an Andean region of Peru"

"Respuesta de las plantas al cambio climático en una región andina del Perú"

Richard Tito Leon

2017

Richard Tito Leon

RESPOSTAS DAS PLANTAS ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS EM UMA REGIÃO ANDINA DO PERÚ

"Plant responses to climate change in an Andean region of Peru"

"Respuesta de las plantas al cambio climático en una región andina del Perú"

"Tese apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação de Recursos naturais".

Orientador:
Prof. Dr. Heraldo L. de Vasconcelos

Uberlândia
Julho - 2017

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

T621r
2017

Tito Leon, Richard, 1983
Respostas das plantas às mudanças climáticas em uma região andina do Peru / Richard Tito Leon. - 2017.
93 f. : il.

Orientador: Heraldo L. Vasconcelos.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.
Inclui bibliografia.

1. Ecologia - Teses. 2. Agricultura - Aspectos ambientais - Teses. 3. Mudanças climáticas - Teses. 4. Produtividade agrícola. I. Vasconcelos, Heraldo L. II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 574

Richard Tito Leon

Respostas das Plantas às Mudanças Climáticas em uma Região Andina do Perú

"Tese apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação de Recursos naturais".

APROVADA em 17 de março de 2017

Profa. Dra. Tatiana G. Cornelissen
Universidade Federal de São João del-Rei

Prof. Dr. Paulo Eugênio Oliveira
Universidade Federal de Uberlândia

Prof. Dr. Ricardo I. Campos
Universidade Federal de Viçosa

Profa. Dra. Ana Sílvia Franco Pinheiro Moreira
Universidade Federal de Uberlândia

Prof. Dr. Heraldo Luís de Vasconcelos
Universidade Federal de Uberlândia
(Orientador)

Suplentes

Profa. Dra. Renata Pacheco
Universidade Federal de Uberlândia

Prof. Dr. Denis Coelho de Oliveira
Universidade Federal de Uberlândia

UBERLÂNDIA

Março de 2017

Agradecimentos

Agradeço imensamente ao meu irmão Eulogio Tito por ter me apoiado sempre, pela força, exemplo e orientação. Também estou agradecido pelo apoio do meus irmãos, amigos e família.

Agradeço ao meu orientador, Dr. Heraldo Luis de Vasconcelos, pela confiança, orientação, dedicação, paciência e todo o conhecimento. Estou muito grato por ter me facilitado o apoio necessário para terminar este trabalho. Aprendizagens compartilhadas foram muito importantes para minha educação.

Aos colegas Gabriel Vargas, Adam Ccahuana, Darcy Galiano e Lucio Trujillo, pelo apoio no trabalho de campo. Agradeço também à família e amigos no trabalho de campo, a Saúl M. Tito, Joel A. Tito, Sarita Tito, Darwin Tito e os agricultores do lugar que me facilitaram suas chácaras para realizar os experimentos.

Ao Dr. Kenneth J. Feeley pelo apoio logístico e pela orientação que foi importante para o bom desenvolvimento da pesquisa.

Á Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica (ACCA), Andes Biodiversity and Ecosystem Research Group (ABERG) e ao Parque nacional de Manu pelo apoio logístico e a oportunidade de realizar as pesquisas de campo em suas propriedades.

A todos os integrantes da banca avaliadora desta tese por aceitarem participar e pelas contribuições que sem dúvida serão importantes.

A todos os colegas do Laboratório de Ecologia de Insetos Sociais - LEIS pela companhia e aprendizagens compartilhadas.

Finalmente, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais - UFU pela oportunidade, a todos os professores e colegas. Também, ao Programa de Estudantes-Convênio de Pós-Graduação (PEC-PG) – CAPES pela concessão da bolsa.

Dedico este trabajo a la memoria de mi madre Brígida y de mi padre Juan G. Dedico también a mis hermanos, especialmente a Eulogio, Saúl, Olivia, así como a mi esposa Dulia, mis hijos Pavel y Sumaqsisa. Para toda mi familia que siempre me apoyaron…

ÍNDICE

Abstract 10
Introducción general 1
Referencias 6
CAPÍTULO 1 10
Global Climate Change Increases Risk of Crop Yield Losses and Food Insecurity in the Tropical Andes 10
Introduction 10
Materials and Methods 13
Study area and species 13
Experimental setup 14
Data collection 18
Statistical analyses 19
Results 20
Elevational variation in soil properties 20
Soil effects on maize 21
Effects of elevation on maize 21
Effects of elevation on potatoes 24
Discussion 25
Effects on maize 25
Effects on potatoes 27
Conclusions and implications 28
Acknowledgments 31
References 32
CAPÍTULO 2 45
Respuestas de *Weinmannia bangii* (Cunoniaceae) al calentamiento climático en el Ande tropical peruano 45
Introducción 45
Material y métodos 48
Área y especie de estudio 48
Instalación experimental 49
Análisis estadístico 54
Resultados 55

Migración 55
Tolerancia 55
Discusión 61
Referencias 66
CAPÍTULO 3 71
Variación de rasgos fisiológicos de las plantas a lo largo de su rango de distribución altitudinal 71
Introducción 71
Métodos 73
Área y especie de estudio 73
Parámetros medidos 75
Análisis estadístico 77
Resultados 77
Discusión 82
Referencia 87
Consideraciones finales 92

Resumen

El cambio climático representa una grave amenaza para la biodiversidad y la seguridad alimentaria. En este estudio se realizó una serie de experimentos y mediciones en campo para evaluar las respuestas de las plantas al cambio climático en los Andes de Perú. En el primer experimento, se cultivaron varias variedades de papa y maíz en diferentes elevaciones (y por tanto temperaturas) utilizando suelo del lugar o suelo trasladado desde elevaciones más altas. La idea fue simular un escenario de "migración" (en el cual los agricultores tendrían que cambiar el lugar donde cultivan para mantener clima adecuado y similar al actual) y un escenario de "tolerancia" (en el cual las plantas cultivadas tendrían que tolerar temperaturas más cálidas y, posiblemente, ataque de nuevos enemigos naturales). El segundo experimento tuvo similar diseño, excepto que se usó una especie de planta silvestre (*Weinmannia bangii*) en vez de plantas cultivadas, y que los trasplantes se realizaron desde el centro y desde los límites de la distribución altitudinal de esta especie. Por último, se evaluó el nivel de variación de los rasgos fisiológicos de once especies de plantas silvestres a lo largo de su rango altitudinal. Los resultados del primer experimento muestran que la producción de maíz disminuyó en 21-29% en respuesta a nuevas condiciones del suelo. La producción de maíz y papa disminuyó en > 87% cuando las plantas se cultivaron bajo temperaturas más cálidas, principalmente como resultado de mayor incidencia de nuevas plagas. La calidad y el valor de los cultivos también disminuyeron bajo escenarios simulados de migración y tolerancia. Se estimó que los agricultores locales pueden experimentar pérdidas económicas severas de hasta 2300 ha^{-1} $año^{-1}$. Los resultados del segundo experimento indican que el cambio de las condiciones del suelo (escenario de migración) no afecta la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de *W. bangii*. Sin embargo, el aumento de temperatura (escenario de tolerancia) causó efecto negativo significativo sobre la supervivencia de las plántulas trasplantadas del límite inferior de su rango altitudinal. Los resultados de la tercera y última evaluación, que incluyeron medidas del rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (Fv/Fm) y contenido de clorofila foliar en diferentes especies de plantas, mostraron una variación interespecífica en los rasgos fisiológicos de las plantas a lo largo de la elevación. Sin embargo, para cerca de la mitad de las especies estudiadas, hubo evidencia de mayor estrés fisiológico (es decir, disminución de Fv/Fm) en el límite inferior y superior del rango altitudinal de estas especies. En conjunto, estos resultados revelan que el cambio climático es una amenaza real e inminente para las especies de plantas cultivadas y silvestres, y que la vulnerabilidad es especialmente fuerte para las plantas que crecen en el límite inferior de su rango altitudinal.

Palabras clave: Andes, Cambio climático, Escenarios climáticos futuros, Maíz, Migración de especies, Nuevas interacciones, Papa, Producción agrícola, Tolerancia de especies

Abstract

Climate change represents a major threat to biodiversity and food security. In this study we performed a series of experiments and field measurements to evaluate plant responses to climate change in the Peruvian Andes. In the first experiment, several varieties of potato and maize were planted at different elevations (and thus temperatures) using either the local soil or soil translocated from higher elevations. The rationale was to simulate a "migration" scenario (in which farmers would have to change the location where crops are cultivated to track suitable climates) and a "tolerance" scenario (in which cultivated plants would have to tolerate warmer temperatures and possibly face novel enemies). The second experiment had a similar design, except that it involved a wild plant species (*Weinmannia bangii*) rather than cultivated plants, and that transplants were performed both at the center and at the limits of the altitudinal distribution of this species. Finally, we evaluated the extent to which the physiological traits of wild plant species (n = 11 species) vary along their altitudinal range. Results from the first experiment show that maize production declined by 21-29% in response to new soil conditions. The production of maize and potatoes declined by >87% when plants were grown under warmer temperatures, mainly as result of the greater incidence of novel pests. Crop quality and value also declined under simulated migration and warming scenarios. Our estimates indicate that local farmers may experience severe economic losses of up to 2300 US$ ha^{-1} yr^{-1}. Results from the second experiment indicate that changed soil conditions (migration scenario) did not affect the survival and growth of *W. bangii* seedlings. However, increased temperatures (tolerance scenario) had a significant negative effect on the survival of seedlings transplanted from the lower limit of their altitudinal range. Results from the third and final measurement, which involved measurements of the maximum quantum yield of photosystem II (Fv/Fm) and leaf chlorophyll content in different plant species, showed substantial interspecific variation in plant physiological traits along elevation. For about half of the species studied, however, there was evidence of greater physiological stress at the lower and upper limit of the altitudinal range of these species. Together, these findings reveal that climate change is a real and imminent threat for both cultivated and wild plants species, and that plant vulnerability is especially great for plants growing at the lower limit of their altitudinal range.

Keywords: Agricultural production, Andes, Climate change, Future climatic scenarios, Novel interactions, Maize, Potato, Species migration, Species tolerance

Introducción general

El clima está cambiando a una escala global y continuará a una velocidad aún más acelerada en las próximas décadas (Vuille & Bradley, 2000; IPCC, 2014). Estudios vienen mostrando que el calentamiento climático está causando la migración de plantas a mayores elevaciones (o latitudes) (Beckage *et al.*, 2008; Kelly & Goulden, 2008; Lenoir *et al.*, 2008; Chen *et al.*, 2011; Feeley *et al.*, 2011; Feeley, 2012), incluyendo el migración de áreas de cultivo (Meng *et al.*, 2014; Skarbø & VanderMolen, 2016). Sin embargo, se estima que muchas especies de plantas no tendrá la capacidad o la posibilidad de migrar (Colwell *et al.*, 2008; Feeley *et al.*, 2011; Thomas, 2011). En otras palabras, el incremento de temperatura puede (1) causar la migración altitudinal (o latitudinal) de plantas silvestres o forzar a los agricultores a cambiar sus áreas de cultivo; o si no, (2) las plantas tendrán que tolerar temperaturas más cálidas.

La extensa literatura que ha examinado los posibles efectos del cambio climático sobre las plantas se basan en modelos de predicción o estudios experimentales en laboratorio que correlacionan con algunas variables climáticas proyectadas (Chen *et al.*, 2011; Challinor *et al.*, 2014; Lobell, 2014). Por lo tanto, incertidumbres sobre los impactos indirectos del cambio climático es preocupante. En particular, hay poca información sobre los efectos de herbívoros y patógenos en las plantas bajo futuros escenarios climáticos (Gregory *et al.*, 2009; Alexandratos & Bruinsma, 2012; Hillerislambers *et al.*, 2013; Bebber *et al.*, 2014), especialmente considerando que muchos de estos organismos están y seguirán siendo favorecidos por el calentamiento global (Bale *et al.*, 2002; Bebber *et al.*, 2013, 2014; Dangles *et al.*, 2013). Estudios sugieren que el cambio climático modificará las comunidades ecológicas, alterando la actual coexistencia de las interacciones entre especies (Tylianakis *et al.*, 2008; Gilman

et al., 2010; Blois *et al.*, 2013; Hillerislambers *et al.*, 2013) y generando nuevas interacciones entre especies cuyos rangos anteriormente no se sobreponían (Lurgi *et al.*, 2012; Urban *et al.*, 2012).

Los Andes tropicales es uno de los ecosistemas más biodiversos (Myers *et al.*, 2000) y una de las principales regiones que suministra alimento de primera necesidad (como papa y maíz) para consumidores de todo el mundo (Hijmans, 2003; FAOSTAT, 2014). Esta importante región se encuentra fuertemente amenazada por el acelerado aumento de temperatura, que es superior a la media mundial (IPCC, 2007). En los Andes, los factores climáticos, bióticos y las condiciones de suelo varían fuertemente con la elevación. Por ejemplo, la temperatura y pH del suelo disminuye con elevación, mientras que la precipitación, irradiación y la materia orgánica del suelo aumentan (Zimmermann *et al.*, 2010; Rapp & Silman, 2012; Fisher *et al.*, 2013). La concentración de macronutrientes en el suelo también varía con elevación, dependiendo del lugar, aumentan algunos y disminuyen otros (Zimmermann *et al.*, 2010; Fisher *et al.*, 2013). La diversidad y abundancia de herbívoros, y por tanto la presión que ejercen sobre sus plantas hospederas, disminuye a medida que aumenta la elevación (Hodkinson, 2005; Hillyer & Silman, 2010; Rasmann *et al.*, 2014). Esta variación de factores abióticos y bióticos asociados al gradiente altitudinal de los Andes ofrece un sistema ideal para simular futuras condiciones climáticas y así determinar los efectos directos e indirectos del cambio climático en las plantas.

Para mayor fundamentación, escenarios de respuesta de las plantas al calentamiento climático se esquematiza en la Figura 1 y a continuación se explora más a detalle:

Migración. La migración de plantas (o de áreas de cultivo) a mayores elevaciones permitirá mantener condiciones de temperatura similar al actual. Sin embargo, plantas crecerán en suelo de características físicas y químicas diferentes, el de mayor elevación. Podría ser que el cambio de suelo no afecte el desarrollo de la planta (Fig. 1*b*), aunque efectos negativos es más probable a ocurrir (Fig. 1*c*) por ser el suelo un factor clave para el desenvolvimiento de las plantas (Harms *et al.*, 2001; Phillips *et al.*, 2003; Russo *et al.*, 2005; Barker & Pilbeam, 2015). Previsiones sugieren que el aumento de temperatura también influirá la migración ascendente de herbívoros (Fig. 1-*ii*) (Bale *et al.*, 2002; Hodkinson, 2005; Hillerislambers *et al.*, 2013). Por lo tanto, aunque en el hipotético caso de que el suelo de mayor elevación por sí solo no afecte el desarrollo de la planta, actuando en sinergia con la presión de los herbívoros podría causar efectos negativos (Fig. 1*c*). Estudio experimental, por ejemplo, ha demostrado que varias plantas tropicales son fuertemente afectados al cambiar las condiciones de suelo donde crece, a pesar de continuar con la misma presión de sus herbívoros (Fine *et al.*, 2004).

Tolerancia. Especie de plantas para las cuales no será posible la migración (p.ej., por falta de área, limitada capacidad de dispersión, etc.) en futuro calentamiento continuarán creciendo con el mismo suelo actual. En un escenario optimista, dependiendo de nivel del calentamiento, se puede esperar que la planta tolere el aumento de temperatura (Fig. 1*d*). Sin embargo, varios estudios (Hijmans, 2003; Colwell *et al.*, 2008; Lloyd & Farquhar, 2008; Challinor *et al.*, 2014) advierten que el impacto del calentamiento será negativo (Fig. 1*e*). Por otra parte, como ya mencionado anteriormente, el aumento de temperatura inducirá la migración ascendente de herbívoros que actualmente ocurren a menores elevaciones (Fig. 1*iii*), donde es más abundantes e diversa (Hodkinson, 2005; Hillyer & Silman, 2010; Rasmann *et al.*, 2014). Por lo tanto, es muy probable que en

futuro calentamiento la planta enfrente mayor presión de nuevos herbívoros (Lurgi *et al.*, 2012; Urban *et al.*, 2012) y esto podría causar impactos negativos sobre el desarrollo de la planta (Fig. 1*e*). Además, las plantas han desarrollado diferentes estrategias de defensa contra sus herbívoros más comunes o contra un herbívoro específico (Russell, 1978; Fornoni, 2011; Mithöfer & Boland, 2012).

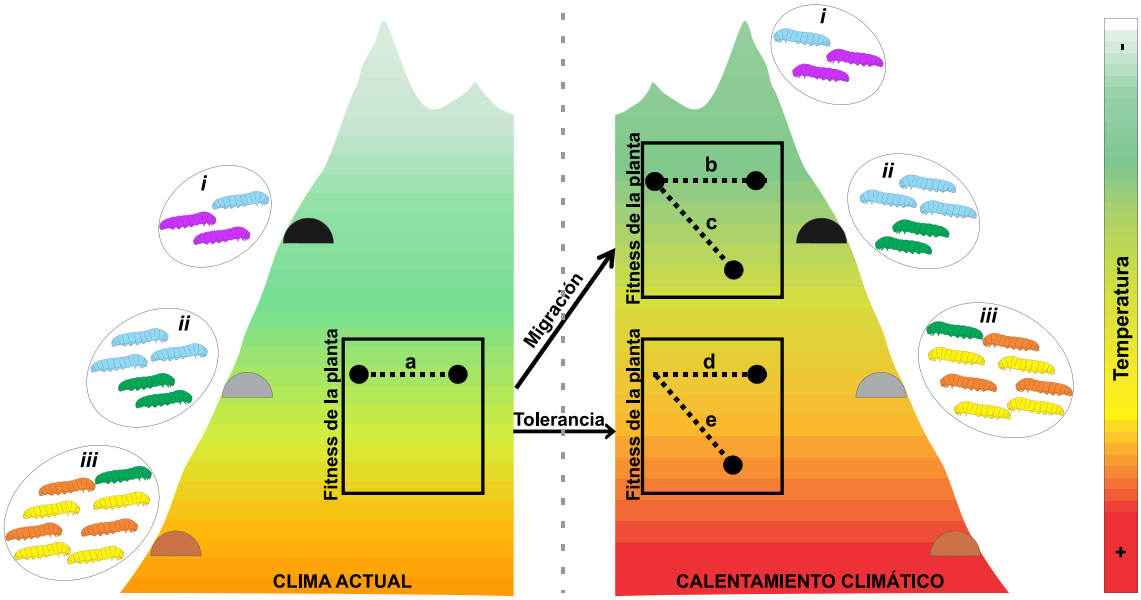

Figura 1. Representación esquemática de los posibles efectos directos e indirectos del cambio climático sobre el desarrollo de las plantas en el Ande tropical. La cordillera está representado por la figura del fondo y los colores simbolizan el gradiente de temperatura (indicada en la base de la figura). Figuras a la izquierda de la línea descontinua representa las condiciones actuales de temperatura, la ocurrencia de los herbívoros (representado por orugas), la variación del suelo (semicírculos) y el desempeño de la planta (*a*). Figuras a la derecha representa los posibles cambios de esos factores frente al cambio climático y los posibles efectos sobre la aptitud de la planta explicada en texto principal (más arriba). Los colores de las orugas simboliza la variación de diversidad y abundancia de los herbívoros a lo largo del gradiente altitudinal del Ande.

Con base a la fundamentación examinada, en los Capítulos 1 y 2 de la tesis se presentan resultados de una serie de experimentos diseñados para determinar los efectos directos e indirectos del cambio climático sobre plantas. Para la experimentación se usaron plantas de importancia agrícola (tres variedades de papa y dos de maíz) (Capítulo 1) y una especie arbórea abundante de los Andes (*Weinmannia bangii*) (Capítulo 2). Papa y maíz son alimentos de primera necesidad clave para la seguridad alimentaria (Hijmans, 2003; Shiferaw *et al.*, 2011; Alexandratos & Bruinsma, 2012; FAOSTAT, 2014). Las especies silvestres, por otro lado, brindan servicios ecológicos tales como la captura y almacenamiento de carbono.

Otra de las limitaciones para la predicción de la respuesta de las plantas al cambio climático es la poca comprensión de cómo varía el fitness de la planta a lo largo de su rango de distribución (Urban *et al.*, 2016). Para elucidar esta importante cuestión, rasgos fisiológicos de once especies de plantas (entre árboles, arbustos y hierba) se evaluaron a lo largo de su rango de distribución altitudinal. Estos resultados se presentan en el Capítulo 3 de la tesis.

Referencias

Alexandratos N, Bruinsma J (2012) World agriculture towards 2015/2030: The 2012 Revision. *ESA Working Paper*, **No. 12-03**, 147.

Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID et al. (2002) Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, **8**, 1–16.

Barker AV, Pilbeam DJ (2015) *Handbook of plant nutrition*, Second ed. edn. Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL, 773 pp.

Bebber DP, Ramotowski MAT, Gurr SJ (2013) Crop pests and pathogens move polewards in a warming world. *Nature Climate Change*, **3**, 985–988.

Bebber DP, Holmes T, Gurr SJ (2014) The global spread of crop pests and pathogens. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 1398–1407.

Beckage B, Osborne B, Gavin DG, Pucko C, Siccama T, Perkins T (2008) A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the Green Mountains of Vermont. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 4197–4202.

Blois JL, Zarnetzke PL, Fitzpatrick MC, Finnegan S (2013) Climate Change and the Past, Present, and Future of Biotic Interactions. *Science*, **341**, 499–504.

Challinor AJ, Watson J, Lobell DB, Howden SM, Smith DR, Chhetri N (2014) A meta-analysis of crop yield under climate change and adaptation. *Nature Clim. Change*, **4**, 287–291.

Chen IC, Hill JK, Ohlemüller R, Roy D., Thomas CD (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, **333**, 1024–1026.

Colwell RK, Brehm G, Cardelus CL, Gilman AC, Longino JT (2008) Global Warming, Elevational Range Shifts, and Lowland Biotic Attrition in the Wet Tropics. *Science*, **322**, 258–261.

Dangles O, Herrera M, Mazoyer C, Silvain JF (2013) Temperature-dependent shifts in herbivore performance and interactions drive nonlinear changes in crop damages. *Global Change Biology*, **19**, 1056–1063.

FAOSTAT (2014) Crops - Statistical Databases. Available at: http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC (accessed 17 February 2016).

Feeley KJ (2012) Distributional migrations, expansions, and contractions of tropical plant species as revealed in dated herbarium records. *Global Change Biology*, **18**,

1335–1341.

Feeley KJ, Silman MR, Bush MB et al. (2011) Upslope migration of Andean trees. *Journal of Biogeography*, **38**, 783–791.

Fine PVA, Mesones I, Coley PD (2004) Herbivores Promote Habitat Specialization by Trees in Amazonian Forests. *Science*, **305**, 663–665.

Fisher JB, Malhi Y, Torres IC et al. (2013) Nutrient limitation in rainforests and cloud forests along a 3,000-m elevation gradient in the Peruvian Andes. *Oecologia*, **172**, 889–902.

Fornoni J (2011) Ecological and evolutionary implications of plant tolerance to herbivory. *Functional Ecology*, **25**, 399–407.

Gilman SE, Urban MC, Tewksbury J, Gilchrist GW, Holt RD (2010) A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**, 325–331.

Gregory PJ, Johnson SN, Newton AC, Ingram JSI (2009) Integrating pests and pathogens into the climate change/food security debate. *Journal of Experimental Botany*, **60**, 2827–2838.

Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat association of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, **89**, 947–959.

Hijmans RJ (2003) The effect of climate change on global potato production. *American Journal of Potato Research*, **80**, 271–279.

Hillerislambers J, Harsch MA, Ettinger AK, Ford KR, Theobald EJ (2013) How will biotic interactions influence climate change-induced range shifts? *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1297**, 112–125.

Hillyer R, Silman MR (2010) Changes in species interactions across a 2.5km elevation gradient: Effects on plant migration in response to climate change. *Global Change Biology*, **16**, 3205–3214.

Hodkinson ID (2005) Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews*, **80**, 489–513.

IPCC (2007) *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds Parry ML, Canziani OF, Palutikof JP, P.J. van der L, Hanson CE). Cambridge University Press, Cambridge, UK, 976 pp.

IPCC (2014) *Climate Change 2014–Impacts, Adaptation and Vulnerability: Regional*

Aspects (eds Field CB, Barros VR, Dokken DJ, Mach KJ, Mastrandrea MD, Bilir TE, Chatterjee M, Ebi KL, Estrada YO, Genova RC, Girma B, Kissel ES, Levy AN, MacCracken S, Mastrandrea PR, L.L. W). Cambridge University Press, Cambridge, UK, 34 pp.

Kelly AE, Goulden ML (2008) Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 11823–11826.

Lenoir J, Gégout JC, Marquet PA, de Ruffray P, Brisse H (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science (New York, N.Y.)*, **320**, 1768–71.

Lloyd J, Farquhar GD (2008) Effects of rising temperatures and [CO2] on the physiology of tropical forest trees. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **363**, 1811–7.

Lobell DB (2014) Climate change adaptation in crop production: Beware of illusions. *Global Food Security*, **3**, 72–76.

Lurgi M, López BC, Montoya JM (2012) Novel communities from climate change. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **367**, 2913–2922.

Meng Q, Hou P, Lobell DB, Wang H, Cui Z, Zhang F, Chen X (2014) The benefits of recent warming for maize production in high latitude China. *Climatic Change*, **122**, 341–349.

Mithöfer A, Boland W (2012) Plant defense against herbivores: Chemical aspects. *Annual Review of Plant Biology*, **63**, 431–450.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853–858.

Phillips OL, Vargas PN, Monteagudo AL et al. (2003) Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology*, **91**, 757–775.

Rapp JM, Silman MR (2012) Diurnal, seasonal, and altitudinal trends in microclimate across a tropical montane cloud forest. *Climate Research*, **55**, 17–32.

Rasmann S, Pellissier L, Defossez E, Jactel H, Kunstler G (2014) Climate-driven change in plant-insect interactions along elevation gradients. *Functional Ecology*, **28**, 46–54.

Russell GE (1978) *Plant Breeding for Pest and Disease Resistance: Studies in the Agricultural and Food Sciences*. Butterworth-Heinemmann, 465 pp.

Russo SE, Davies SJ, King DA, Tan S (2005) Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*, **93**, 879–889.

Shiferaw B, Prasanna BM, Hellin J, Bänziger M (2011) Crops that feed the world 6. Past successes and future challenges to the role played by maize in global food security. *Food Security*, **3**, 307–327.

Skarbø K, VanderMolen K (2016) Maize migration: key crop expands to higher altitudes under climate change in the Andes. *Climate and Development*, **8**, 245–255.

Thomas CD (2011) Translocation of species, climate change, and the end of trying to recreate past ecological communities. *Trends in Ecology and Evolution*, **26**, 216–221.

Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, **11**, 1351–1363.

Urban MC, Tewksbury JJ, Sheldon KS (2012) On a collision course: competition and dispersal differences create no-analogue communities and cause extinctions during climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 2072–2080.

Urban MC, Bocedi G, Hendry AP et al. (2016) Improving the forecast for biodiversity under climate change. *Science*, **353**, aad8466-aad8466.

Vuille M, Bradley RS (2000) Mean annual temperature trends and their vertical structure in the tropical Andes. *Geophysical Research Letters*, **27**, 3885–3888.

Zimmermann M, Meir P, Bird MI, Malhi Y, Ccahuana AJQ (2010) Temporal variation and climate dependence of soil respiration and its components along a 3000 m altitudinal tropical forest gradient. *Global Biogeochemical Cycles*, **24**, 1–13.

CAPÍTULO 1

Global Climate Change Increases Risk of Crop Yield Losses and Food Insecurity in the Tropical Andes[1]

Introduction

There is broad consensus that climate change represents a major threat to agricultural production and to food security (Lobell *et al.*, 2008; Godfray *et al.*, 2010; Alexandratos & Bruinsma, 2012; Wheeler & von Braun, 2013; Challinor *et al.*, 2014; IPCC, 2014). Empirical data indicate that the productivity of many crops worldwide has already declined markedly as a result of rising temperatures. In the case of maize, for example, global production has declined by 3.8 to 12.5% over the past three decades (Lobell & Field, 2007; Lobell *et al.*, 2011). The negative effects of climate change on crop production are likely to be even more severe in the future as global temperatures are predicted to increase from 2.6 to 4°C before the end of this century (IPCC, 2014; Rogelj *et al.*, 2016). Current estimates indicate that an increase of 1°C can cause a 10 to 20% decrease in the global production of maize (Lobell *et al.*, 2011; Challinor *et al.*, 2014; Rose *et al.*, 2016); likewise, an increase of 1.6-3°C could reduce global potato yields by 18-32% (Hijmans, 2003). Decreases in the production of these and other staple crops represent a major challenge to food security especially in the face of rapid population growth (Alexandratos & Bruinsma, 2012).

In addition to temperature, precipitation and CO_2 concentrations are also projected to change in the future (IPCC, 2014). Many studies have evaluated the

[1] This manuscript is currently under review for publication in Global Change Biology

influence of these three factors, individually or in combination, on plant development under projected, future climatic conditions (reviewed in Challinor *et al.*, 2014; Kimball, 2016). However, most of these previous studies were based on models or experiments performed under controlled conditions, and therefore they could not account for the potential influence of non-climatic or biotic factors on plant development. This is one of the reasons why the effectiveness of many potential adaptation and mitigation strategies proposed to reduce the negative impacts of climate change on food production are considered highly uncertain (Howden *et al.*, 2007; Lobell, 2014).

As already evident in some parts of the world, climate change and the consequent changes in the suitability of areas for certain crops and/or cultivation systems(Machovina & Feeley, 2013), can force farmers to change the timing of cultivation (Hijmans, 2003; Howden *et al.*, 2007; Rose *et al.*, 2016), or the type of crop grown (Meng *et al.*, 2014). Alternatively, farmers may maintain their current crops and cultivations system but change locations (e.g., to higher, cooler elevations) (Skarbø & VanderMolen, 2016). In the latter case, crops may be in the proper climate but they will have to potentially grow in different soil conditions that can affect growth and yield (Barker & Pilbeam, 2015). Here we evaluated the potential impact of global warming on maize and potato production in the Peruvian Andes. We contrasted two possible scenarios: one in which farmers move their crops into cooler, higher elevation areas (with new soils) and the other in which farmers are unwilling or unable to move production into new land, and in which case crops will have to tolerate the new climatic conditions as well as potential concomitant increases in the incidence of pests and pathogens (Dangles *et al.*, 2008, 2013, Bebber *et al.*, 2013, 2014; Crespo-Pérez *et al.*, 2015). More specifically, we performed a field experiment in which several

traditional varieties of potato (Solanaceae: *Solanum tuberosum*) and maize (Poaceae: *Zea mays*) were planted at different elevations (and thus temperatures), using either the local soil or soil translocated from higher elevations (Fig. 1). The experiment was designed to simulate future climatic scenarios for the tropical Andes where temperatures are expected to rise by approximately 0.3°C per decade (Vuille & Bradley, 2000). We simulated conditions expected to be found in the study area (southern Peru) within the next ~35-70 years under increases of 1.3 and 2.6°C in mean temperatures, considering that climate change continues as currently projected. We chose to study maize and potato because these are staple foods that provide basic nutrition to millions of people in the world, especially in developing countries, and the demand for which is rapidly increasingly (Hijmans, 2003; Shiferaw *et al.*, 2011; Alexandratos & Bruinsma, 2012; FAOSTAT, 2014). In addition, maize is widely used for animal feed and as raw material for industrial products, including biofuels (Shiferaw *et al.*, 2011; Alexandratos & Bruinsma, 2012). The tropical Andes is one of the main regions of production of potato and maize (Hijmans, 2003; FAOSTAT, 2014), and where most producers are small-scale farmers (Halloy *et al.*, 2005).

For maize, we simulated a "tolerance" scenario in which plants experience warmer temperatures (+1.3^{o}C and +2.6^{o}C) while remaining on the current soil, and a "migration" scenario in which plants are grown in their current climate but on soils from higher elevations (i.e., as would occur under an upward shift of crop cultivation areas) (Fig.1). For potatoes, we simulated future scenarios in which plants experience warmer temperatures (+1.3^{o}C and +2.6^{o}C) while remaining on the current soil (Fig. 1). We did not simulate an upward shift in the cultivation of potatoes because the varieties we studied are already being cultivated at or near the tops of the local

mountains. In other words, it will be impossible for farmers in this region to shift the production of potatoes, or other similar high-elevation crops, to cooler elevations in the future.

Through these experiments, we addressed the following questions: (1) considering an eventual upward migration of crop production areas, what are the effects of soils from higher elevations on maize survivorship, production and yield? (2) What are the effects of future, warmer conditions on potato and maize development and the susceptibility of these crops to pests and pathogens? (3) What are the estimated economic losses on maize and potato production associated with the projected climatic changes?

Materials and Methods

Study area and species

The study was conducted in the remote Andean region of Huamburque, near the town of Chincheros, in southern Peru (between coordinates 13°21' to 13°24' S and 73°35' to 73°36' W) and at an elevation varying from ~2100 to 4100 meters above sea level (m asl) (Fig. S1). The dominant soil in this region is classified as Lithosol (FAO, 1971). The annual average rainfall is 770 (±81) mm and the rainy season occurs from October to April (SENAMHI, 2015). Mean daily temperatures range from 19.3°C (±1.2) at 2135 m asl to 7.6°C (±0.8) at 3812 m asl and decrease with an adiabatic lapse rate of 7.4°C (±0.3) for every 1 km elevation (Fig. S2). This climatic variability allows the local farmers (~300 families) to cultivate dozens of varieties of agricultural species, thus maintaining an important source of germplasm diversity. In our study area, about

30 varieties of potato and 15 varieties of maize are grown at different elevations. Farmers produce the majority of these varieties for their own consumption. Only eight varieties of potato and four of maize are produced for commercial purposes. Among the commercial varieties we chose three native potatoes (locally known as "asnupa runtun", "k'akas" and "peruanita"; hereafter referred to as var.1, var.2 and var.3, respectively) and two maize varieties (locally known as "almidón" and "morocho amarillo"; hereafter referred to as white and yellow varieties, respectively) to use in our experimental studies. These varieties were chosen because they are commonly cultivated by most farmers.

The local farmers typically cultivate maize or potato in small (<4 ha) patches of land. Most farmers own several patches of land (each of them usually located at a different elevation), and in each year they cultivate a different patch. In this way, the two maize varieties are cultivated anywhere from 2500 to 3400 m asl (i.e. at current mean temperatures ranging from 18.1°C to 11.3°C), whereas the potato varieties are grown anywhere from 3700 m to the top of the mountain (located at ~4100 m of elevation; <8.6°C) (Fig. 1). Maize and potato are cultivated without agricultural machinery, with limited use of chemicals, and generally using only natural fertilizers (e.g., manure). Such small scale and low input agriculture is typical for most of the Andean regions of Peru (Halloy *et al.*, 2005). During the design, implementation, and maintenance of our experiment, we tried to follow as close as possible the agronomic practices employed by local farmers.

Experimental setup

Our experiment was designed to simulate two possible future scenarios: 1) one in which the varieties will be cultivated at higher elevations (i.e., farmers “migrate”

upwards; cf. (Skarbø & VanderMolen, 2016)), in which case plants will face temperatures similar to those that they are facing today but will have to grow in a different soil, or 2) one in which the varieties remain being cultivated at the same range of elevations as today, in which case soil conditions will not change but plants will have to "tolerate" higher temperatures (Fig. 1). For the first scenario, we collected soil from 3590 and at 3780 m asl (i.e., 190 and 380 m above the upper altitudinal limit of cultivation of the two maize varieties), and then transported this soil to 2900 m asl (Fig. 1). Chemical and physical analyses of these soils (n = 6 soil samples per elevation) were performed following the standard procedures adopted by the Brazilian Agricultural Research Corporation (EMBRAPA Solos, 2011). The soil was transported on horseback (as access by roads was nonexistent) and in total over 4 tons of soil was moved into our experimental plots (Fig. S3a). Our intention was to test the influence of higher elevation soils on plant performance. This experiment was performed only with maize as the three varieties of potato we studied are already being cultivated up to the mountaintop.

To simulate the second scenario, we intended to compare the performance of maize and potato plants growing at temperatures 1.3°C and 2.6°C higher than where they are being currently cultivated; i.e. the average temperature at 2500 m asl for maize and at 3700 m asl for potato. For this, we planted and grew the two varieties of maize at 2310 and at 2120 m asl, and the three varieties of potato at 3590 and at 3780 m elevation (in our study area, each 190 m of elevation corresponds to a 1.3°C change in temperature) (Fig. S2) allowing us to compare the performance of plants growing at higher temperatures with those growing at the "average current temperature". As average current temperature, we denote the mean temperature along the altitudes

2500-3400 m for maize and 3700-4100 m for potato. Given the logistical difficulties of establishing control plots across this entire area, we set our control plots at approximately the middle of the current range of cultivation for each crop. Thus, we set our control plots at ~2900 and 3900 m asl for maize and potato, respectively.

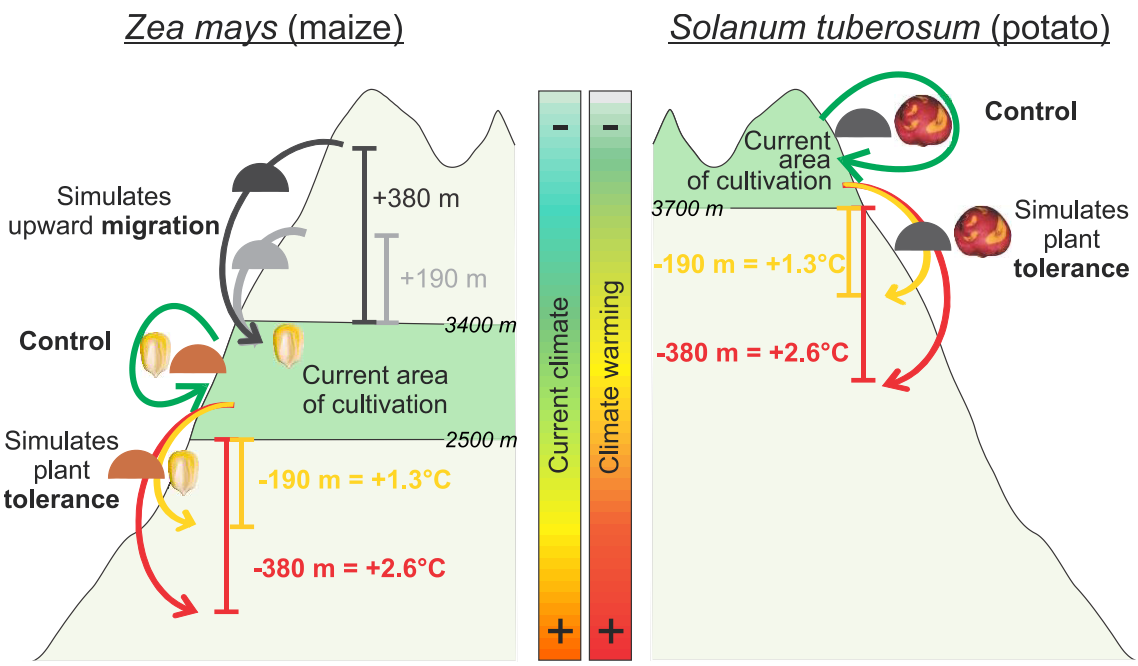

Figure 1. Schematic representation of the experiment. The experiment evaluated: i) the performance of three varieties of potato and two varieties of maize under temperatures 1.3°C and 2.6°C higher than the highest temperatures currently experienced by these varieties, and ii) the performance of two maize varieties growing in soils collected from higher elevations where current temperatures are 1.3°C and 2.6°C lower than the lowest temperature currently experienced by these varieties. The maize varieties are currently cultivated at elevations between 2500 and 3400 m asl; the potato varieties are cultivated between 3700 and 4100 m (current areas of cultivation depicted in green). In the study area, each 190 m of elevation corresponds to a difference of 1.3°C. Semi-circles with different colors represent soil from different origins (elevations). Black and gray arrows represent experimental treatments to simulate an upward shift ("migration") of cultivation areas in order to avoid elevated

temperatures. Yellow and red arrows represent experimental treatments to simulate the areas under cultivation remains fixed and crops have to tolerate higher temperatures. The green arrows represent control treatments.

Seeds from the two maize varieties were obtained from three different farmers, and they originated from plants that grew during the previous year at elevations ranging from ~2600 to 3300 m asl. Similarly, “seed tubers” (20-30 g each) from the different potato varieties were obtained from different farmers and from plants that grew during the previous year at elevations ranging from ~3700 to 4000 m asl.

Maize seeds (n = 6 seeds per plot) planted at 2310 or 2120 m asl were sown in soil collected at 2900 m asl (hereafter plants from the “tolerance” treatment), whereas those planted at 2900 m were sown in the local soil (hereafter control plants), or in soil collected at 3590 or at 3780 m of elevation (hereafter plants from the “migration” treatment) (Fig. 1; Fig. S3b). Plants were grown following local farming practices. The soil of our study plots was plowed to a depth of ~25 cm before planting. Plots located in the same elevation were located at least 50 m apart. Each maize variety was planted in a different plot to prevent cross-pollination between varieties. The different potato varieties were planted in the same plot (Fig. S3c). Therefore, in each elevation we established a total of 16 “maize plots” (8 for each variety) and 8 “potato plots”. For maize plots located at 2310 or 2120 m asl, six seeds were planted in soil brought from 2900 m elevation, whereas for those located at 2900 m asl, seeds were planted either in the local soil, or in soil brought from 3590 or from 3780 m asl (5-6 seeds in each soil). Seeds were planted in soil pits of ~20 cm of diameter and 25 cm deep (that were

subsequently filled with local soil or with soil from higher elevations). Five to six soil pits were set at 40 cm distances along “planting rows” keeping a space of 80 cm between any two rows (i.e., 3 plants per m^2).

In each potato plot, 21 soil pits (~35 cm of diameter and 25 cm deep), arranged in a 1.6 x 4 m grid, were excavated and then filled with the same soil (in the case of plots located 3900 m asl), or with soil brought from 3900 m of elevation (in the case of plots located 3510 or 3320 m asl) (Fig. 1, Fig. S3c). Seven “seed tubers” from each variety were planted randomly within each plot (3 plants per m^2).

When plants attained a height of 10-15 cm we piled up ~1 kg (dry weight) of soil (from different elevations, depending on the treatment) around the base of each maize plant and ~2 kg of soil around each potato plant (Fig. S3b,c). This same procedure was repeated when plants were about 30-35 cm in height. This technique, known as hilling, is commonly employed by the local farmers to facilitate the development of adventitious roots and stolons. No fertilizers were added onto our experimental plots. Similarly, no pesticides were applied onto the experimental plants (of maize or potato). We performed weed control by removing weeds manually from the study plots at two-month intervals in accord with local practice.

Data collection

We recorded plant survival and the incidence of plant pathogens and herbivores at the following phases of development: 1) emergence (~15 days after planting for maize, and 35-40 days for potato), 2) juvenile phase (~50 days after planting for maize and potato), and 3) reproductive/tuberization phase (~110 and 134

days after planting for both potato and maize, respectively). Observations on herbivore or pathogen attacks were also performed during the weed control events. Identification of the potential agents of damage was performed by a local trained expert on potato/maize pests and pathogens. Identifications were based on photographs and descriptions of the structures damaged, and whenever possible, of the agent of damage.

Harvesting of the potato tubers and of the maize spikes was performed during plant senescence (~160 days after planting). Potato tubers were first sorted according to their sizes as: (1) large, (2) medium, (3) small or (4) non-commercial (including rotten tubers and tubers of very small size), using the same criteria adopted by local producers (Table S1). All commercial tubers were cleaned and then weighed. In order to determine maize production, we first recorded the total number of intact grains (i.e. excluding those that have been damaged by pathogens or herbivores) produced per plant. Following the procedure adopted by local producers, undamaged grains were left to sun dry for 10 days and then weighed. After a period of 10 days, grains have ~75% of humidity and can be stored.

Statistical analyses

We evaluated differences in survival for plants growing in soils from different elevations using a generalized linear mixed effect model (GLMM). Soil origin was included as explanatory variable in the model, and plot was included as random effect. Differences in survival for plants growing in different elevations (but in the same soil) were evaluated using a generalized linear model (GLM). For both analyses we used the

‘cbind’ function and a binomial error distribution with logit link function. The ‘cbind’ function allows including two columns of variables (in our case one with the number of plants alive and the other with the number of dead plants) to create the dependent variable used in the analysis. The analyses were carried out with the statistic software R version 3.2 (www.r-project.org), using either the *glm* or the *glmer* functions [from *lme4* package (Bates *et al.*, 2014)].

A generalized linear model with a Gaussian distribution was used to evaluate differences in crop yield (biomass produced) in relation to differences in soil or elevation. Data were square-root transformed when necessary, to meet the assumptions of data normality and homoscedasticity. Separate analyses were performed for evaluating production per plant or per unit of planted area. When the assumptions of the model were not met, a non-parametric test was performed.

Results

Elevational variation in soil properties

The soil analyses revealed that soils collected from the area where maize is currently cultivated (2900 m asl) have more clay and less coarse sand than those located 3590 or 3780 m asl (i.e., 190 and 380 m above the current upper elevational limit of maize cultivation). In addition, soils located at 2900 m asl had less organic matter, a lower content of calcium, and a higher content of magnesium than those located at higher elevations (Table S2). The content of phosphorous and potassium

was higher in soil located 3590 m asl than those located at 2900 or at 3780 m asl (Table S2).

Soil effects on maize

Despite the observed differences in the chemical and physical properties of soil from different elevations, there was no difference in survival among maize plants growing in different soils (white variety: χ^2 = 32.8, d.f. = 2, P > 0.05; yellow variety: χ^2 = 42.1, d.f. = 2, P > 0.05) (Fig. 2a,b). Even though, for the white variety of maize, production (kg ha^{-1}) at current temperatures was greater when plants were grown in the control soil (i.e., from 2900 m asl) than when grown in soils from higher elevations (i.e., from 3590 and 3780 m asl; Fig. 2e). For the yellow variety, production was greater when plants were grown in control soils than in those from 3780 m elevation (Fig. 2f). Overall, maize production declined by 21-29% when grown in high elevation soils with equivalent losses of 142-246 US$ ha^{-1} yr^{-1} (Fig. 2e,f).

Effects of elevation on maize

We observed a strong and significant effect of elevation (temperature) on plant survival (white variety: χ^2 = 116.7, d.f. = 2, P < 0.001; yellow variety: χ^2 = 87.3, d.f. = 2, P < 0.001). Mortality was lower for plants growing in the control plots (at 2900 m asl) than for those growing at lower, hotter elevations (at 2310 m asl = +1.3^{o}C, or 2120 m asl = +2.6^{o}C) but in control soils (Fig. 2a,b). The number of maize plants reaching the reproductive phase was 5-21 times higher in the control plots than in plots located at lower elevations. Observed differences in crop production (kg ha^{-1}) were even

stronger. For the white variety of maize, mean production was 32-58 times higher in control plots than in those located at 2310 or 2120 m asl (Kruskal Wallis test: $H = 18.3$, d.f. = 2, $p < 0.001$, Fig. 2e), whereas for the yellow variety production was 11-56 times higher in the control plots (Kruskal Wallis test: $H = 17.3$, d.f. = 2, $p < 0.001$, Fig. 2f). Overall, the commercial production of maize declined by 91-98% in response to elevated temperatures. In terms of current market values, this is equivalent to losses of 617-1102 US$ ha^{-1} yr^{-1} (Fig. 2e,f).

Herbivores – and most notably granivorous birds of the genera *Nothoprocta* sp. ("tinamous") and *Zenaida* sp. ("doves") – were the main cause of mortality for maize seedlings growing at low elevations (2310 or 2120 m asl), causing 87-96% of the observed mortality. *Nothoprocta* sp. and *Zenaida* sp. did not attack the control plants (2900 m asl) even though individuals were observed foraging near the plots. Deer (*Hippocamelus* sp.) and *Acromyrmex* leaf-cutter ants also occasionally attacked maize seedlings but only at 2310 or 2120 m elevation (3-18% of the plants growing at these elevations were attacked). Attacks by an unknown virus caused the death of 3-20% of the juvenile and reproductive plants growing at 2120 m elevation. Similarly, the inflorescences of most plants growing at 2120 m elevation were infested with aphids (Fig. S3d). The level of aphid infestation was lower on plants growing at 2310 m, and aphids did not occur on plants in control plots.

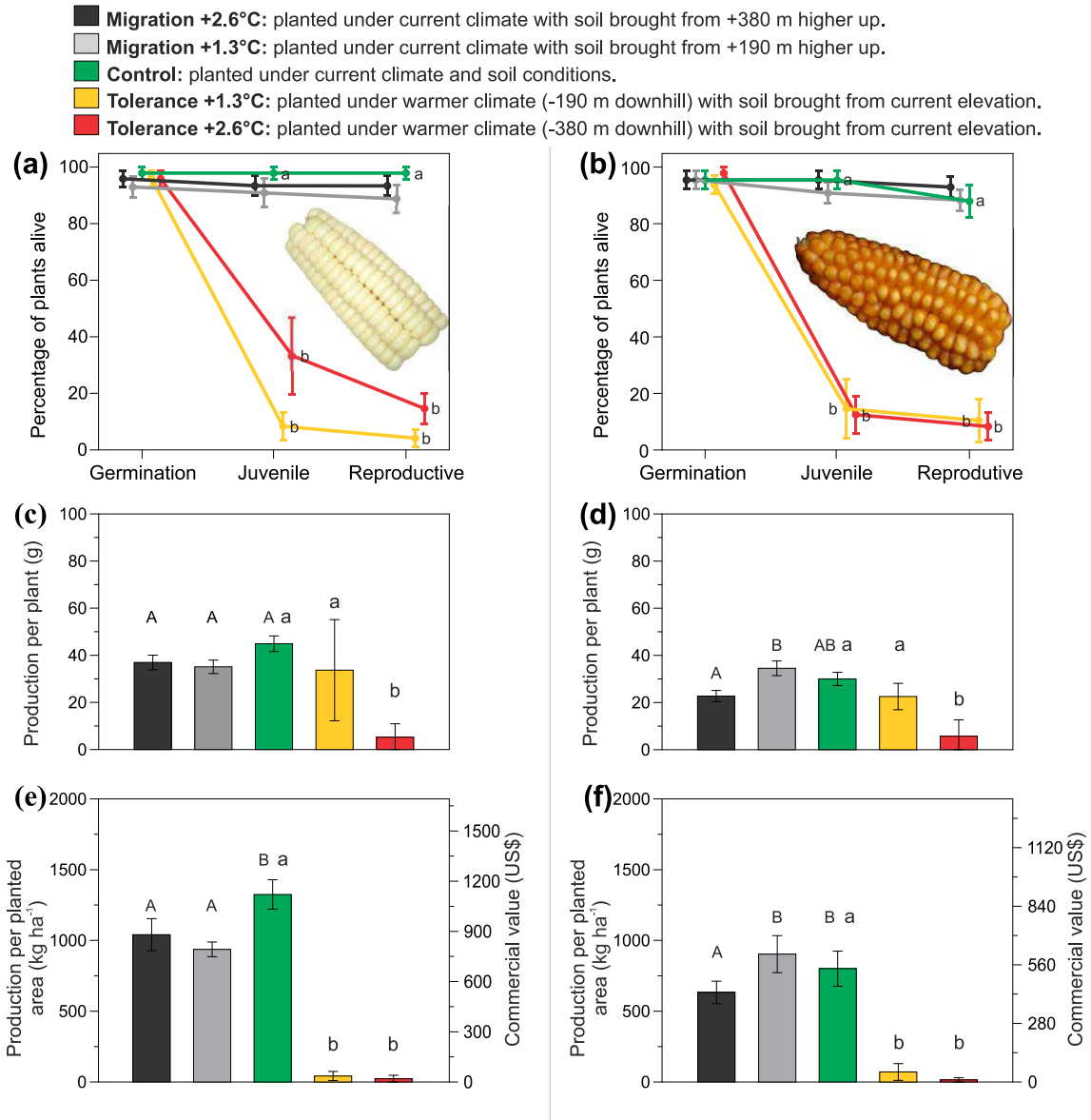

Figure 2. Effects of different planting soils and elevations (temperatures) on the performance of two varieties of maize. (a-b) Plant survival at different growth stages. (c-d) Biomass of marketable grains produced per plant. (e-f) Biomass of marketable grains produced per unit of planted area and corresponding market values in US$. Market value was calculated based on commodity prices in the production zone as of December 2015. Shown are means ± S.E. Different letters represent significant differences in mean values. Uppercase letters represent comparisons among different soils and lowercase letters among different elevations.

Effects of elevation on potatoes

We found that elevation (temperature) affected the survival of just one of the three varieties of potatoes (var.1: $\chi^2 = 8.1$, d.f. = 2, P = 0.017) (Fig. 3a-c). For var.1, plant survival was higher in control plots (3900 m asl) than in plots located at 3320 m elevation. However, for all three varieties, there was a significant negative effect of higher temperatures on crop production (var.1: $F_{2,21} = 43.8$, $P < 0.001$; var.2: $F_{2,21} = 35.1$, $P < 0.001$; var.3: $F_{2,21} = 91$, $P < 0.001$). Production of potato tubers (both on a per plant basis, as well as per unit of planted area) was 5 to 21 times higher in the control plots than in plots located at lower elevations (Fig. 3d-i). Overall, production declined by 87-97% when plants were grown in warmer temperatures, and the associated economic losses are estimated to approximate 805-2304 US$ ha^{-1} yr^{-1} under current market values (Fig. 3g-i; Table S3).

Several species of insect herbivores were recorded damaging the leaves, stems or tubers of the potatoes. The most common were *Diabrotica* sp. (Chrysomelidae), *Epitrix* sp. (Chrysomelidae), *Phtorimaea operculella* (Gelechiidae) and *Tecia solanivora* (Gelechiidae). The latter, which is a stem borer that strongly damaged potato plants during the tuberization phase (Fig. S3e), was never recorded in plants in the control plots.

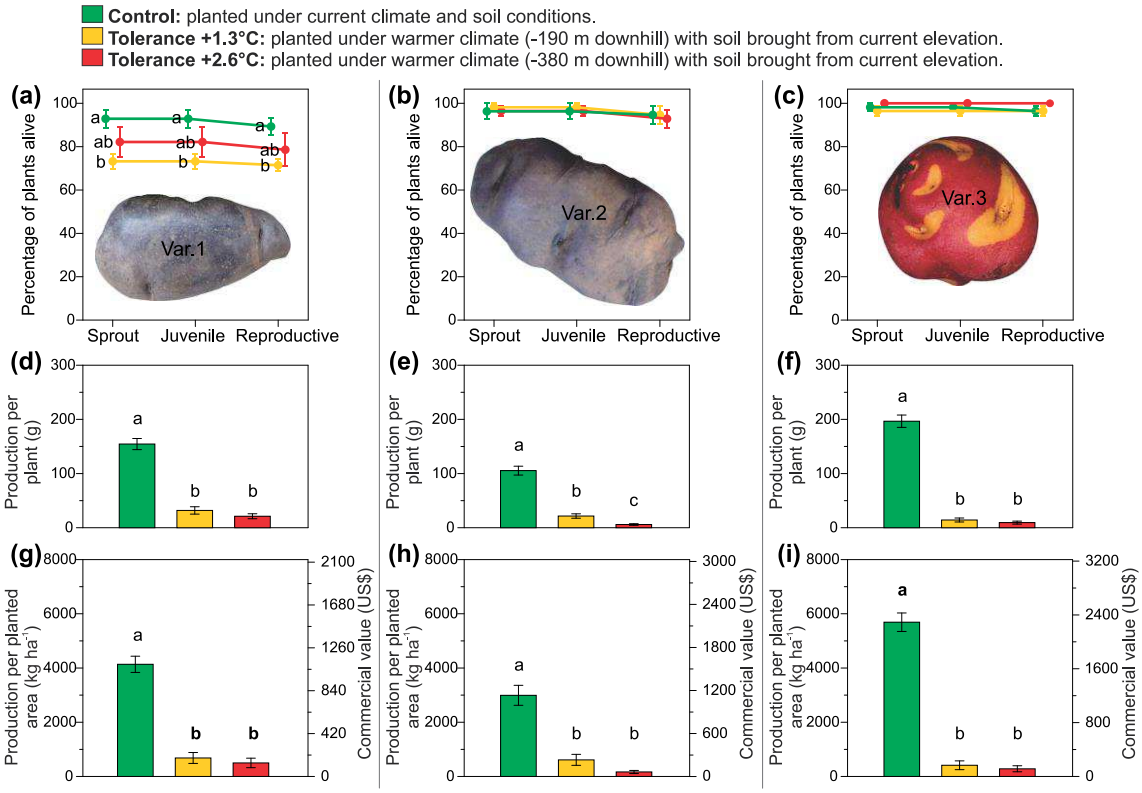

Figure 3. Effects of different elevations (temperatures) on the performance of three potato varieties. (a-c) Plant survival at different growth stages. (d-f) Biomass of marketable tubers produced per plant. (g-i) Biomass of marketable tubers produced per unit of planted area and corresponding market values in US$. Market value was calculated based on commodity prices in the production zone as of December 2015. Shown are means ± S.E. Different letters represent significant differences in mean values.

Discussion

Effects on maize

For maize, we experimentally simulated two possible future scenarios: one in which plants experience warmer temperatures while remaining on the current soil,

and the other in which plants are grown in the same climate as today but on soils from higher elevations (i.e., as predicted under an upward migration of crop cultivation). Our results show that in both cases, production will decline. Maize production declined by 91-98% in response to elevated temperatures and by 21-29% in response to changed soil conditions. In terms of current values, this is equivalent to losses of 617 to 1102, and of 142 to 246 US$ ha^{-1} yr^{-1}, respectively. These estimates were derived considering that local farmers currently sell one kilogram of maize for 0.68 (yellow variety) to 0.85 (white variety) US$, and that the average production is equivalent to 800 –1325 kg ha^{-1} yr^{-1} (yellow and white varieties, respectively).

The effect of elevation (temperature) on maize yields was largely an indirect effect. Plants growing in sites with temperatures 1.3 to 2.6°C higher than the highest current temperature were heavily attacked by herbivores. These herbivores caused severe plant mortality, most notably during the seedling phase. In addition, maize plants growing at temperatures 2.6°C warmer had their reproductive performance negatively impacted by the high number of aphids attacking their inflorescences. These results indicate that if farmers continue to cultivate maize at the same current elevations under future warmer temperatures, plant productivity is likely to decline significantly as result of the increased incidence of pests and pathogens. Our results are consistent with results from several other studies that have shown that agricultural pests and pathogens have already expanded their area of occurrence, and will continue to do so as global temperatures increase (Dangles *et al.*, 2008, 2013, Bebber *et al.*, 2013, 2014; Crespo-Pérez *et al.*, 2015). Furthermore, for most of these pest organisms, warmer temperatures increase the rate of population growth and thus the pressure on their hosts plants (Bale et al., 2002).

The exact reason(s) for the decline in maize production on higher elevation soils are not clear but likely involves an imbalance in nutrient concentrations. We found that the concentration of calcium increases strongly with elevation whereas the concentration of magnesium decreases (the Ca:Mg ratio increased from 3:1 in control soil to 8:1 in soils at 3590 m asl and 13:1 in soils at 3780 m asl). As Ca and Mg are antagonist nutrients, the greater concentration of Ca at higher elevations reduces the availability and absorption of Mg (Barker & Pilbeam, 2015). Magnesium is essential for many biochemical and physiological process in plants, including a structural role as a key component of the chlorophyll molecule. Mg deficiency can therefore have a negative effect on photosynthesis and, consequently, on plant productivity (Hernandez & Silveira, 1998; Dechen *et al.*, 2015) of crops migrating into higher elevations. In agreement with this hypothesis, previous studies have shown that a ratio of Ca:Mg of 2:1-3:1 is suitable for maize plant development, but higher ratios decrease productivity due to Mg deficiency (Hernandez & Silveira, 1998; Dechen *et al.*, 2015).

Effects on potatoes

For the potato varieties, production declined by 87-97% when plants were grown under warmer temperatures, and the associated economic losses are estimated to be in the order of 805 to 2304 US$ ha^{-1} yr^{-1} (considering selling prices of 0.12-0.60 US$ kg^{-1}, depending on the potato variety and size, and an annual production of 2994-5689 kg ha^{-1}). As with maize, the observed decreases in potato production were due largely to the greater incidence of pests in plants grown at lower, hotter elevations. However, in contrast to maize, we did not detect differences in plant survival until the

reproductive phase for two of the three potato varieties studied. Furthermore, for potato var.1, differences in survival among sites with different temperatures were restricted to the sprouting phase and were comparatively much smaller than differences observed for the two varieties of maize. Yet, for all three potato varieties there were strong and significant differences in plant production between plants growing in the control plots and those growing in warmer temperatures. Part of this difference is likely due to the high incidence of stem borers (*Tecia solanivora*) in juvenile and reproductive plants in the treatment (higher temperature) plots. As various studies have previously shown (Stieha & Poveda, 2015), potato plants are highly sensitive to stem damage, especially during tuberization, because damage to the vascular tissues affects sap flow causing the production of fewer and smaller tubers (as in our case, see Fig. S4). In addition, it is likely that the elevated temperatures directly decreased tuber production. This is because elevated temperatures can negatively affect both the synthesis of plant hormones that stimulate tuber initiation and formation, and reduce the allocation of plant assimilates for tuber formation (Ewing & Struik, 1992; Jackson, 1999; Hancock *et al.*, 2014).

Conclusions and implications

A strategy commonly suggested to counter the effects of climate change is for farmers to switch to other crops or crop varieties that can better tolerate warmer temperatures and/or pests (Howden *et al.*, 2007; IPCC, 2014; Eyshi Rezaei *et al.*, 2015). However, a potential downside to this strategy is the loss of local or native varieties with unique features (including taste, texture, and nutrient content). For example,

compared to the other varieties growing at lower elevations, the high-elevation varieties of potato and maize studied here are valued more by local buyers due to their desirable properties for human consumption (INEI, 2016). Furthermore, many local farmers may lack the resources or knowledge required to switch production to other crops or crop varieties.

Shifting cultivation of crops to higher, cooler elevations (or latitudes) is another potential strategy to reduce production losses under rising temperatures (Meng *et al.*, 2014; Skarbø & VanderMolen, 2016). However, as shown here, this is a not a possibility for crops that are already being cultivated at or near mountain tops. Furthermore, the effectiveness of this "migration" strategy may be limited by soil nutrient conditions, potentially ameliorated through fertilization. Even if fertilization is economically feasible, shifting cultivation locations may still not prevent production declines due to the inevitable reduction in arable land as elevation increases. For example, even moderate warming would restrict farming of the potato varies studied here to just the very tops of mountains and a warming of approximately 3°C would make potato production in our study area entirely unfeasible as no land with suitable temperatures would remain. Likewise, warming will rapidly shrink the extent of land with temperatures suitable for the production of maize and other local crops.

Development of pest management strategies focused on current and novel pests are also needed. As shown here, novel pest and diseases will very likely become a damaging threat under warmer conditions (Dangles et al., 2008, 2013; Bebber et al., 2014). Laboratory experiments, for instance, have shown that the stem borer *T. solanivora* grows and reproduces faster at temperatures warmer than those found

within their current area of occurrence (Dangles et al., 2008, 2013). This indicates that this pest species is likely to expand its distribution and prevalence in response to global warming. In fact, *T. solanivora* was previously reported to occur only up to 3400 m asl (Dangles et al., 2008; Kroschel & Shaub, 2013), whereas in this study we found it attacking potato plants at 3510 m asl. A suitable and ideally "environmental-friendly" control management will be important to maintain reasonably healthy conditions for consumers and the environment (Foley et al., 2011). Studies show that the use of pesticides has increased over recent decades and rising trends will likely continue (Oerke, 2006; Bourguet & Guillemaud, 2016). In this sense, valorization of farmer's skills and traditional knowledge should be encouraged. In our study site, some farmers plant maize in association with beans and cucumber in order to minimize the damage caused by granivorous birds.

In short, our experimental findings clearly demonstrate that climate change, and specifically rising temperatures, is a real and imminent threat to small-scale agriculture in the Peruvian Andes, as it will very likely cause severe declines in the production of two locally and globally important crops. We show that plant survival and crop production are markedly affected by planting soil and especially by planting elevation (temperature). Such dramatic declines in crop yields will likely translate into large economic losses for the farmers as well as increased risk of food insecurity in a region that depends heavily on local food production. As such, there is a pressing need to develop more effective management strategies to mitigate the impacts of decreasing yields and help prevent food insecurity, not just for the benefit of farmers and rural communities, but also for the wider population that depends on these crops. Importantly, such strategies should take into account the influences of non-climatic

and/or biotic factors on plant development. These factors are often overlooked in models projecting future crop production in response to climate change. However, as our field experiments indicate, a major driver of mortality and production declines of both maize and potatoes when grown at lower elevations (higher temperatures) was increased incidence of novel herbivores and pathogens. This finding highlights that the dangers of climate change for crops is not only the direct effects of rising temperatures but also the indirect effects of changing biotic conditions.

Acknowledgments

We wish to thank the local farmers of Huamburque for granting permission to work on their lands, and Saul M. Tito for his help with the identification of the herbivores and pathogens. We also to thank Dr. Alan N. Andersen for reading and commented on earlier drafts of the manuscript. Financial support was provided by the Federal University of Uberlândia (through its Graduate Program in Ecology and Conservation), the Brazilian Council of Research and Scientific Development (CNPq grant 302588/2015-9 to HLV) and the US National Science Foundation (DEB-1350125 to KJF).

References

Alexandratos N, Bruinsma J (2012) World agriculture towards 2015/2030: The 2012 Revision. *ESA Working Paper*, **No. 12-03**, 147.

Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID et al. (2002) Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, **8**, 1–16.

Barker AV, Pilbeam DJ (2015) *Handbook of plant nutrition*, Second ed. edn. Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL, 773 pp.

Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2014) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, **arXiv**, 1406.5823.

Bebber DP, Ramotowski MAT, Gurr SJ (2013) Crop pests and pathogens move polewards in a warming world. *Nature Climate Change*, **3**, 985–988.

Bebber DP, Holmes T, Gurr SJ (2014) The global spread of crop pests and pathogens. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 1398–1407.

Challinor AJ, Watson J, Lobell DB, Howden SM, Smith DR, Chhetri N (2014) A meta-analysis of crop yield under climate change and adaptation. *Nature Clim. Change*, **4**, 287–291.

Crespo-Pérez V, Régnière J, Chuine I, Rebaudo F, Dangles O (2015) Changes in the distribution of multispecies pest assemblages affect levels of crop damage in warming tropical Andes. *Global Change Biology*, **21**, 82–96.

Dangles O, Carpio C, Barragan AR, Zeddam J-L, Silvain J-F (2008) Temperature as a Key Driver of Ecological Sorting among Invasive Pest Species in the Tropical Andes. *Ecological Applications*, **18**, 1795–1809.

Dangles O, Herrera M, Mazoyer C, Silvain JF (2013) Temperature-dependent shifts in herbivore performance and interactions drive nonlinear changes in crop damages. *Global Change Biology*, **19**, 1056–1063.

Dechen AR, Carmello QAC, Monteiro FA, Nogueirol RC (2015) Role of magnesium in

food production: An overview. *Crop and Pasture Science*, **66**, 1213–1218.

EMBRAPA Solos (2011) *Manual de Métodos de Análise de Solo*, 2a Edição edn. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, 230 pp.

Ewing EE, Struik PC (1992) Tuber formation in potato: induction, initiation, and growth. *Horticultural Reviews*, **14**, 89–198.

Eyshi Rezaei E, Gaiser T, Siebert S, Ewert F (2015) Adaptation of crop production to climate change by crop substitution. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, **20**, 1155–1174.

FAO (1971) *Digital soil map of the world and derived soil properties* (ed Food and Agriculture Organization of the United Nations). FAO Land and Water Digital Media Series 1, Rome, Italy.

FAOSTAT (2014) Crops - Statistical Databases. Available at: http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC (accessed 17 February 2016).

Godfray HCJ, Beddington JR, Crute IR et al. (2010) Food Security: The Challenge of Feeding 9 Billion People. *Science*, **327**, 812–818.

Halloy SRP, Ortega R, Yager K, Seimon A (2005) Traditional Andean Cultivation Systems and Implications for Sustainable Land Use. *Acta Horticulturae*, **670**, 31–55.

Hancock RD, Morris WL, Ducreux LJM et al. (2014) Physiological, biochemical and molecular responses of the potato (Solanum tuberosum L.) plant to moderately elevated temperature. *Plant, cell & environment*, **37**, 439–50.

Hernandez RJM, Silveira RI (1998) Efeito da saturação por bases, relações Ca:Mg no solo e níveis de fósforo sobre a produção de material seco e nutrição mineral de milho (Zea mays, L.). *Scientia Agricola*, **55**, 79–85.

Hijmans RJ (2003) The effect of climate change on global potato production. *American Journal of Potato Research*, **80**, 271–279.

Howden SM, Tubiello FN, Dunlop M, Meinke H (2007) Adapting agriculture to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 19691–19696.

INEI (2016) Panorama Económico, Perú. Available at: https://www.inei.gob.pe/biblioteca-virtual/boletines/panorama-economico-departamental/ (accessed 21 October 2016).

IPCC (2014) *Climate Change 2014–Impacts, Adaptation and Vulnerability: Regional Aspects* (eds Field CB, Barros VR, Dokken DJ, Mach KJ, Mastrandrea MD, Bilir TE, Chatterjee M, Ebi KL, Estrada YO, Genova RC, Girma B, Kissel ES, Levy AN, MacCracken S, Mastrandrea PR, L.L. W). Cambridge University Press, Cambridge, UK, 34 pp.

Jackson SD (1999) Multiple Signaling Pathways Control Tuber Induction in Potato. *Plant physiology*, **119**, 1–8.

Kimball BA (2016) Crop responses to elevated CO2 and interactions with H2O, N, and temperature. *Current Opinion in Plant Biology*, **31**, 36–43.

Lobell DB (2014) Climate change adaptation in crop production: Beware of illusions. *Global Food Security*, **3**, 72–76.

Lobell DB, Field CB (2007) Global scale climate–crop yield relationships and the impacts of recent warming. *Environmental Research Letters*, **2**, 14002.

Lobell DB, Burke MB, Tebaldi C, Mastrandrea MD, Falcon WP, Naylor RL (2008) Prioritizing Climate Change Adaptation Needs for Food Security in 2030. *Science*, **319**, 607–610.

Lobell DB, Schlenker W, Costa-Roberts J (2011) Climate Trends and Global Crop Production Since 1980. *Science*, **333**, 616–620.

Machovina B, Feeley KJ (2013) Climate change driven shifts in the extent and location of areas suitable for export banana production. *Ecological Economics*, **95**, 83–95.

Meng Q, Hou P, Lobell DB, Wang H, Cui Z, Zhang F, Chen X (2014) The benefits of recent warming for maize production in high latitude China. *Climatic Change*, **122**, 341–349.

Rogelj J, den Elzen M, Höhne N et al. (2016) Paris Agreement climate proposals need a

boost to keep warming well below 2 °C. *Nature*, **534**, 631–639.

Rose G, Osborne T, Greatrex H, Wheeler T (2016) Impact of progressive global warming on the global-scale yield of maize and soybean. *Climatic Change*, **134**, 417–428.

SENAMHI (2015) Clima, Perú. Available at: http://www.senamhi.gob.pe/include_mapas/_dat_esta_tipo.php?estaciones=156217 (accessed 10 February 2016).

Shiferaw B, Prasanna BM, Hellin J, Bänziger M (2011) Crops that feed the world 6. Past successes and future challenges to the role played by maize in global food security. *Food Security*, **3**, 307–327.

Skarbø K, VanderMolen K (2016) Maize migration: key crop expands to higher altitudes under climate change in the Andes. *Climate and Development*, **8**, 245–255.

Stieha C, Poveda K (2015) Tolerance responses to herbivory: Implications for future management strategies in potato. *Annals of Applied Biology*, **166**, 208–217.

Vuille M, Bradley RS (2000) Mean annual temperature trends and their vertical structure in the tropical Andes. *Geophysical Research Letters*, **27**, 3885–3888.

Wheeler T, von Braun J (2013) Climate change impacts on global food security. *Science (New York, N.Y.)*, **341**, 508–13.

Supporting Information

Supporting Information captions

Figure S1. Images of the study area. (a) Location of the study area, in southern Peru (red point - adapted from Google Earth © 2017 Google). (b) Google Earth image of the mountain where the study was carried out. (c) View of the top of the mountain (~3800 m asl) and (d) view from middle (~2800 m asl) to valley of the mountain. Photographs by Catherine Bravo.

Figure S2. Mean daily temperatures along the elevation gradient in the study area located in the tropical Peruvian Andes. Eleven temperature sensors (iButton DS1922L) were installed approximately every 150 meters of elevation from 2135 to 3812 m asl. Each sensor was installed at a height of 1.5 m from the ground and remained in the field from February to July 2015 recording the temperature every 2:30h.

Figure S3. Images from the field work. (a) Transporting soil on the back of horses to one of the experimental plots. (b) Maize (white variety) growing on soils from different elevations. Note the sharp difference in color among soils from different elevations. (c) Potatoes (all three varieties) growing on soil from the control area at a lower elevation (higher temperature) plot. (d) Inflorescence of an experimental maize plant infested with aphids. (e) Larvae of *Tecia solanivora* attacking the stem of an experimental potato plant.

Figure S4. Percentage of tubers in different size categories produced by three varieties of potato growing in control plots (3900 m asl) or in plots located at elevations where temperatures are 1.3°C and 2.6°C hotter than the average temperature currently

experienced by these varieties. Different letters above bars indicate a significant difference ($P < 0.05$) between control and treatments for each category and variety respectively.

Table S1. Weight ranges of commercial tubers according to size classes for three potato varieties.

Table S2. Chemical and physical properties of the soil at different elevations within (2900 m asl) and outside of the current area of cultivation of maize. Shown are means ± SD. Different letters indicate a significant difference in mean values.

Table S3. Mean (±SD) production of potatoes and the estimate of market value according to size (large, medium and small) of marketable tubers produced by plants growing at different elevations/temperatures. The economic value was calculated based on commodity prices at the place of production as of December 2015. Shown are means ± SD. Different letters indicate a significant difference in mean values.

Figure S1.

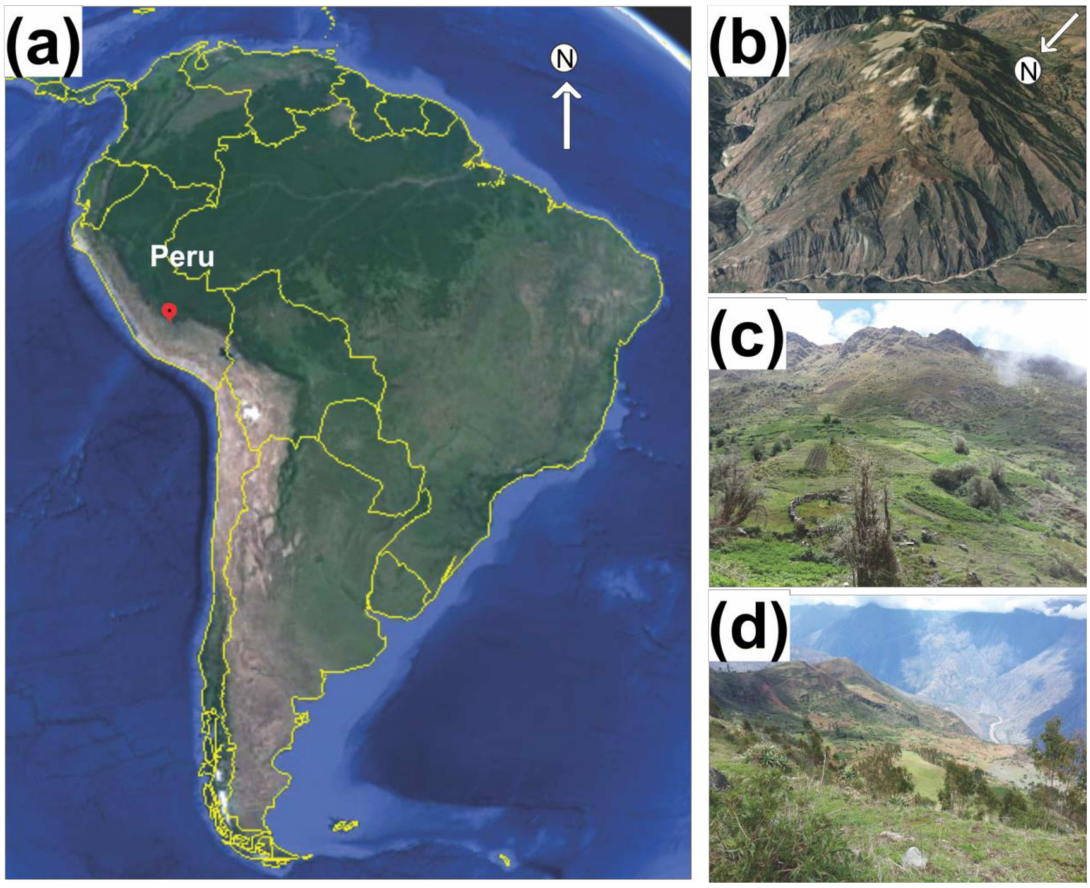

Figure S2.

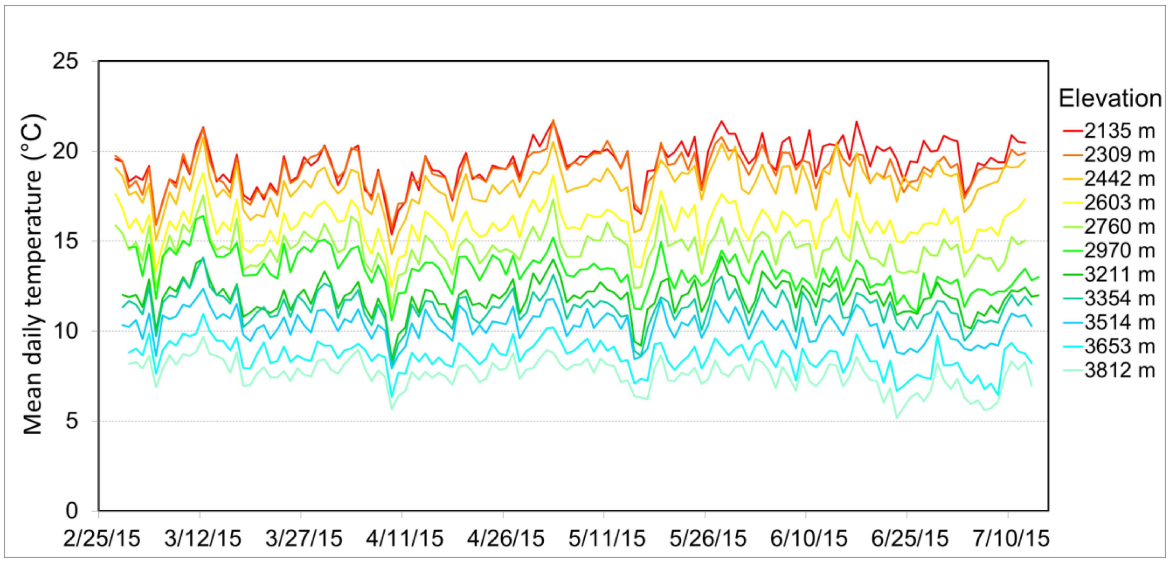
Mean daily temperature (°C)
25
20
15
10
5
0
2/25/15
3/12/15
3/27/15
4/11/15
4/26/15
5/11/15
5/26/15
6/10/15
6/25/15
7/10/15
Elevation
2135 m
2309 m
2442 m
2603 m
2760 m
2970 m
3211 m
3354 m
3514 m
3653 m
3812 m

Figure S3.

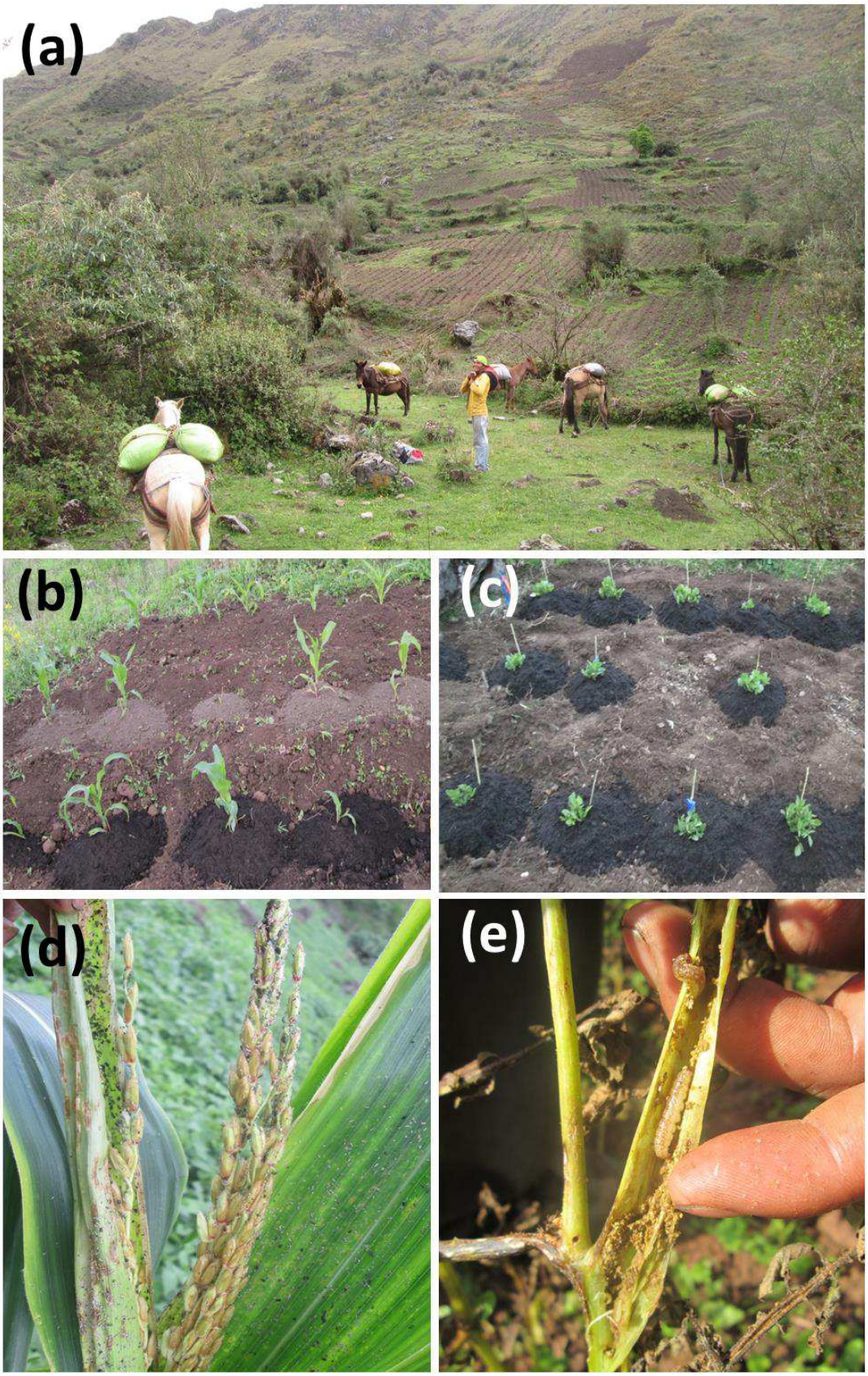

Figure S4.

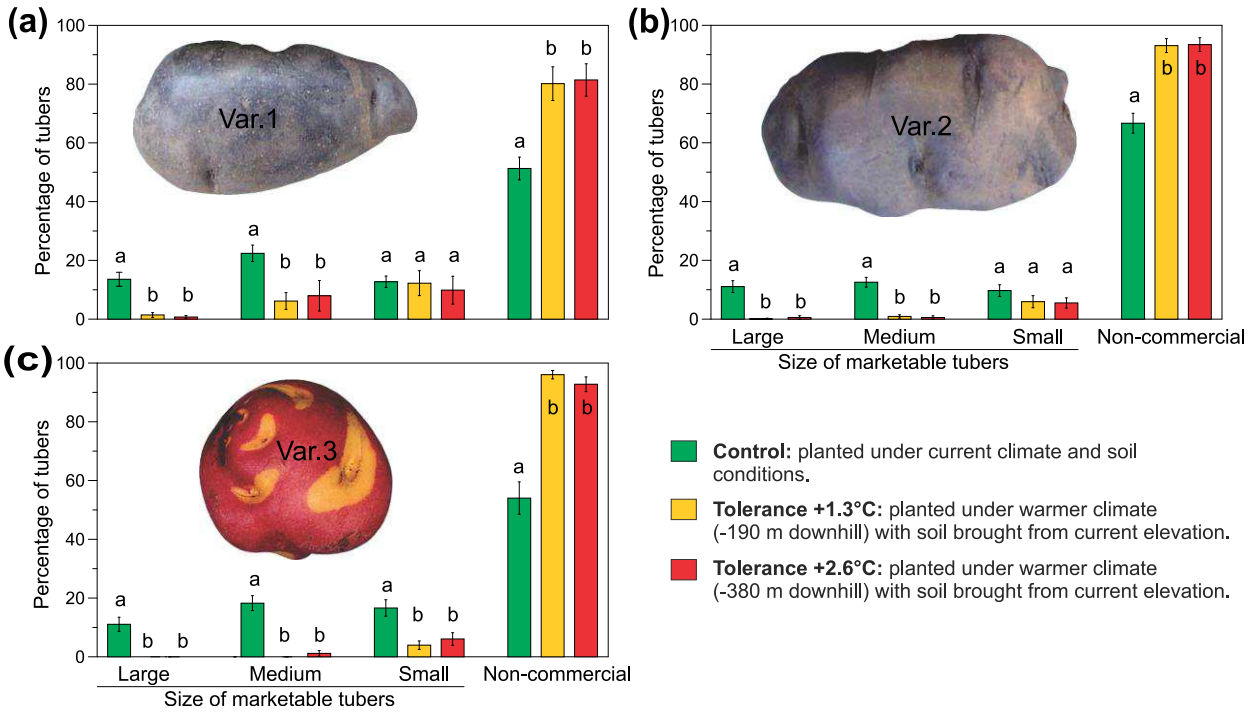
(a)
Var.1
Percentage of tubers
(b)
Var.2
Percentage of tubers
Large
Medium
Small
Non-commercial
Size of marketable tubers
(c)
Var.3
Percentage of tubers
Large
Medium
Small
Non-commercial
Size of marketable tubers
Control: planted under current climate and soil conditions.
Tolerance +1.3°C: planted under warmer climate (-190 m downhill) with soil brought from current elevation.
Tolerance +2.6°C: planted under warmer climate (-380 m downhill) with soil brought from current elevation.

Table S1.

Variety	Large size (g)	Medium size (g)	Small size (g)
var.1	> 40	22.1 – 40	12 – 22
var.2	> 32	20.1 – 32	9 – 20
var.3	> 59	32.1 – 59	16 – 32

Table S2.

Parameter	2900 m asl	3590 m asl	3780 m asl
pH (H2O)	6.03 (±0.35) a	5.7 (±0.1) a	5.5 (±0.1) a
P meh^{-1} (mg.dm^{-3})	12.8 (±2.3) a	63.6 (±6) b	14.3 (±1.6) a
K^+ (mg.dm^{-3})	272 (±9.9) a	389 (29.8) b	141 (±3) c
Ca^{2+} (cmolc.dm^{-3})	9.5 (±0.3) a	17.5 (±0.8) b	20.2 (±0.5) c
Mg^{2+} (cmolc.dm^{-3})	3.4 (±0.2) a	2.2 (±0.1) b	1.6 (0.1) c
M.O. (dag.kg^{-1})	6.4 (±0.6) a	15.5 (±0.6) b	22.9 (±0.6) c
Coarse sand (g.kg^{-1})	247	276	340
Fine sand (g.kg^{-1})	162	140	136
clay (g.kg^{-1})	439	432	324
Silt (g.kg^{-1})	160	152	200

Table S3.

Variety/Treatment*	Large size		Medium size		Small size	
	Production (Kg ha^{-1})	Commercial value(US$)	Production (Kg ha^{-1})	Commercial value(US$)	Production (Kg ha^{-1})	Commercial value(US$)
Var. 1						
Control	1785 (±621)	690 (±240)	1732 (±351)	502 (±102)	621 (±394)	75 (±48)
Tolerance **+1.3°C**	124 (±179)	48 (±69)	277 (±294)	80 (±85)	284 (±240)	34 (±29)
Tolerance **+2.6°C**	57 (±106)	22 (±41)	225 (±338)	65 (±98)	217 (±216)	26 (±26)
Var.2						
Control	1280 (±457)	495 (±177)	1204 (±386)	349 (±112)	510 (±403)	62 (±49)
Tolerance **+1.3°C**	18 (±52)	7 (±20)	133 (±216)	39 (±63)	461 (±412)	56 (±50)
Tolerance **+2.6°C**	15 (±43)	6 (±17)	6 (±18)	2 (±5)	145 (±148)	18 (±18)
Var.3						
Control	1977 (±896)	1194 (±541)	2584 (±677)	937 (±245)	1128 (±410)	273 (±99)
Tolerance **+1.3°C**	0	0	0	0	414 (±429)	100 (±104)
Tolerance **+2.6°C**	0	0	54 (±101)	20 (±37)	229 (±236)	55 (±57)

* Treatments: (1) **migration +2.6°C**, planted under current climate with soil brought from +380 m higher up; (2) **migration +1.3°C**, planted under current climate with soil brought from +190 m higher up; (3) **control**, planted under current climate and soil conditions; (4) **tolerance +1.3°C**, planted under warmer climate (-190 m downhill) with soil brought from current elevation; and (5) **tolerance +2.6°C**, planted under warmer climate (-380 m downhill) with soil brought from current elevation.

CAPÍTULO 2

Respuestas de *Weinmannia bangii* (Cunoniaceae) al calentamiento climático en el Ande tropical peruano

Introducción

El clima de la Tierra se está calentando y se prevé que en las próximas décadas continúe el aumento de temperatura a un ritmo aún más acelerado (IPCC, 2014). Comprender y predecir cómo estos cambios afectarán el desarrollo y la distribución de las plantas se ha convertido en un desafío importante para ecologistas y conservacionistas. Varios estudios vienen revelando que el aumento de temperatura está causando la migración hacia mayores elevaciones o hacia los polos de un gran número de especie de plantas (Beckage *et al.*, 2008; Kelly & Goulden, 2008; Lenoir *et al.*, 2008; Chen *et al.*, 2011; Feeley *et al.*, 2011; Feeley, 2012). No obstante, muchas especies no podrían tener la capacidad de migrar a la velocidad del rápido incremento de temperatura (Colwell *et al.*, 2008; Feeley *et al.*, 2011; Thomas, 2011), así siendo forzadas a tolerar (o aclimatarse) futuras condiciones climáticas más cálidas. De esta forma, dos importantes escenarios de respuesta de las plantas al aumento de temperatura se puede explorar: (i) la migración altitudinal o latitudinal, y (ii) la tolerancia al aumento de temperatura. Para el primer escenario se asume que las plantas migrarán a mayores elevaciones (o latitudes) para mantener condiciones de temperatura similar al actual, pero creciendo en condiciones de suelo diferente al que crece actualmente. El

suelo desempeña un papel determinante en el desarrollo y distribución de muchas especies de árboles tropicales (Harms *et al.*, 2001; Phillips *et al.*, 2003; Fine *et al.*, 2004; Russo *et al.*, 2005). Variaciones de características físicas y químicas del suelo, por lo tanto, pueden influir directamente sobre el fitness de la planta, así como también indirectamente mediante la reducción en defensa contra los herbívoros (Fine *et al.*, 2004). El segundo escenario asume que las plantas no tendrán la capacidad de migrar y por lo tanto continuarán creciendo en el mismo lugar (mismo suelo), pero en condiciones de temperatura más cálida que la actual. La temperatura causa efectos directos en la fisiología y fenología de la planta (Nicotra *et al.*, 2010). Adicionalmente, el incremento de temperatura puede provocar variación de otros factores abióticos (p.ej. la humedad) (Rapp & Silman, 2012) y bióticos (p.ej., variación en nivel de presión de herbívoros actuales o nuevas) (Bale *et al.*, 2002; Tylianakis *et al.*, 2008; Gilman *et al.*, 2010; Blois *et al.*, 2013) que puede afectar el desarrollo de la planta.

A lo largo del área de distribución, la planta se desarrolla bajo condiciones variables de factores climáticos y bióticos (Rapp & Silman, 2012; Rapp *et al.*, 2012). Los rasgos fisiológicos y morfológicos de la planta también varía como respuesta al gradiente de condiciones ambientales locales (Sexton *et al.*, 2009). Se cree que áreas cercanas al centro del rango de distribución presenta condiciones más adecuadas para el desarrollo de la planta, en comparación a áreas próximas a los bordes del rango (Sexton *et al.*, 2009). Por lo tanto, es sensato pensar que el cambio climático puede provocar efectos diferenciados en las plantas dependiendo del lugar específico donde crecen los individuos dentro de su área de distribución. Por ejemplo, el aumento de temperatura podría causar mayor impacto sobre los individuos próximos al margen inferior (altitudinal o latitudinal) más cálido del rango. Esto es, porque las plantas se desarrollan actualmente bajo temperaturas más altas en comparación a las poblaciones locales que

crecen a mayor elevación o latitud de su rango (Woodall *et al.*, 2009; Rapp *et al.*, 2012; Fisichelli *et al.*, 2014; Canham & Murphy, 2016; Lesica & Crone, 2016). De esta forma, entender la sensibilidad de las plantas a los efectos del calentamiento a una escala espacial más fina podría proporcionar información crucial para el desarrollo de modelos más realistas de futuras distribuciones de plantas.

Los Andes tropicales es uno de los ecosistemas más biodiversos del mundo (Myers *et al.*, 2000), pero también es una de las áreas más amenazada por el cambio climático (Feeley *et al.*, 2011, 2012; Rehm & Feeley, 2015). En esta región, la temperatura ha aumentado entre 0,32–0,34°C por década entre 1974 y 1998 (Vuille & Bradley, 2000), tasa de aumento superior a la media mundial de 0,13°C (Ipcc, 2007). En los Andes se espera que alcance un gran aumento de hasta 5°C para finales del siglo XXI (Vuille *et al.*, 2008). Frente a estas tendencias de alta velocidad y magnitud del cambio climático surge preguntas que adquieren importancia para la conservación, como: ¿las plantas presentan la capacidad para migrar, de modo que les permita seguir el ritmo del calentamiento climático? ¿Las plantas presentan la capacidad para tolerar el calentamiento climático? La fuerte gradiente de elevación/temperatura de los Andes tropicales (Rapp & Silman, 2012) ofrece un sistema ideal para simular futuras condiciones climáticas e investigar los factores que influyen en el desarrollo de la planta (Malhi *et al.*, 2010). El rango de distribución altitudinal definido de las plantas (Rapp *et al.*, 2012; Farfan-Rios *et al.*, 2015), además, viabiliza para realizar experimentos de trasplante dentro y fuera de su rango, y así exponer las plantas a escenarios de futuras condiciones climáticas en ambiente natural.

En el presente estudio se realizaron experimentos de trasplante para exponer las plántulas de *Weinmannia bangii* (Cunoniaceae) a (1) cambios de suelo (en una posible migración ascendente) o (2) aumento de temperatura (en una posible incapacidad de

migración) (Fig. 2.1A). *Wenmannia bangii* es uno de los árboles comunes y abundantes en los bosques húmedos del Ande (Rapp *et al.*, 2012). Con el fin de determinar si la respuesta de las plantas depende al lugar de crecimiento dentro de su rango de distribución, los experimentos se realizaron para individuos que crecen en el (i) límite superior, (ii) centro, y (iii) límite inferior de su área de distribución (Fig. 2.1). Concretamente, en el estudio se planteó los objetivos de: (a) evaluar el efecto del suelo de mayores elevaciones y (b) del aumento de temperatura sobre la supervivencia, crecimiento, herbivoría y estrés de las plántulas de *W. bangii*; y (c) determinar la variación en respuesta de las plántulas trasplantadas en relación a las poblaciones de los márgenes y del centro del rango de distribución de *W. bangii*.

Material y métodos

Área y especie de estudio

Los experimentos de trasplante se realizaron en una cordillera localizada en el valle de Kosñipata (13°6`18``S, 71°35`21``O), en la zona de amortiguamiento del Parque Nacional del Manu, situado en la vertiente oriental de los Andes tropicales del sur de Perú. El suelo en esta región es de tipo Umbrisol, de granito y pizarra (Rapp *et al.*, 2012; Whitaker *et al.*, 2014). Una cubierta forestal densa y continua se extiende desde la selva amazónica de elevaciones bajas hasta el bosque nublado de alta montaña. Aproximadamente entre 3100 a 3650 msnm se extiende la línea de árbol, ecotono de transición que delimita el bosque nublado (forestal) con la puna (pajonal) (Rehm & Feeley, 2015). La puna es un ecosistema que presenta una fitofisionomía dominado por gramíneas (pajonal o "*grassland*") y se encuentra por encima de la línea de árbol abarcando hasta la cima de la montaña. En el sitio de estudio llueve todo el año, la

precipitación más intensa se registra de enero a febrero y la más baja de junio a julio. Precipitación promedio anual disminuye con la altitud, variando desde 4150 mm a una elevación de 2000 m hasta 1800 mm a 3490 msnm. La temperatura media anual también disminuye con la altitud, variando desde 14,9°C (±1,1) a una elevación de 2020 m hasta 6,5°C (±0,9) a 3600 msnm. Para una descripción más detallada y completa de variables climáticos en el área de estudio véase (Rapp & Silman, 2012).

Weinmannia (Cunoniaceae) es el género dominante en el área de estudio, representando el 16% de las especies arbóreas del lugar (Rapp *et al.*, 2012). La distribución del género *Weinmannia* (con 150 especies) se extiende por los trópicos, siendo los Andes tropicales el centro de diversidad (Bradford, 1998). Entre las 17 especies registradas para el área del presente estudio, *W. bangii* es una especie arbórea abundante, ocurriendo desde 2500 m hasta 3500 msnm (Rapp *et al.*, 2012; Farfan-Rios *et al.*, 2015). A lo largo de esta amplitud de distribución, la temperatura varía en promedio 5,2°C, correlativamente con la elevación (Rapp, 2010). Específicamente, individuos de *W. bangii* que crecen en el margen inferior de su distribución se desarrollan a una temperatura media 2,6°C mayor que los individuos que crecen en el centro y 5,2°C mayor que los que crecen en el límite superior de su distribución. Las plántulas de *W. bangii* son encontrados comúnmente en los claros del bosque.

Instalación experimental

Fueron simulados dos posibles escenarios de respuesta de *W. bangii* al cambio climático: (1) la migración ascendente de las plantas impulsada por el calentamiento, en la que las plantas estarán expuestas a temperatura similar al actual pero creciendo en suelo diferente, de mayor altitud; y (2) la tolerancia de las plantas al aumento de temperatura, asumiendo que las plantas no presentan la capacidad de migrar y continuarán creciendo en el mismo sitio actual (mismo suelo). Para simular el primer

escenario (migración ascendente) y probar el efecto del suelo en la sobrevivencia y desarrollo de las plántulas de *W. bangii*, suelos de mayores elevaciones fueron trasladadas al lugar donde crecen actualmente (Fig. 2.1). Por otro lado, para simular la tolerancia de las plantas (segundo escenario), plántulas y suelo colectados de la elevación donde crece actualmente se trasladaron para elevaciones menores, donde la temperatura es más cálida (Fig. 2.1). En cada escenario fueron simuladas para un aumento de temperatura en 1 y 2°C. Para cumplir con este propósito, se trasladaron suelo y/o plántulas a -190 m y -380 m, respectivamente (Fig. 2.1). Las distancias se debe porque en el lugar de estudio cada 190 m de elevación aumenta o disminuye aproximadamente 1°C (ó 5,2°C por cada 1000 m de elevación) (Rapp, 2010).

Para examinar el efecto de los tratamientos en relación al lugar de ocurrencia a lo largo de la amplitud de distribución de *W. bangii*, las plántulas fueron colectadas en tres lugares de su rango altitudinal: (1) en el límite superior (~3500 msnm), (2) en el centro (~3000 msnm), y (3) en el límite inferior (~2500 msnm). Cada uno de estos tres sitios de recolección de plántulas en adelante se referirá como "sitio de origen". La colecta de plántulas en cada sitio de origen se realizó en día nublado y húmedo/lluvioso. Con un cuchillo se excavó alrededor de la plántula (~10 cm de diámetro) y se extrajo manteniendo intacta el suelo en la raíz de la plántula colectada hasta el momento del trasplante. Plántulas utilizadas en el experimento presentaban ≤ 50 cm de altura, ≤ 20 hojas y con ≤ 2 ramas. Plántulas que tenían ápice principal muerto o roto fueron excluidas.

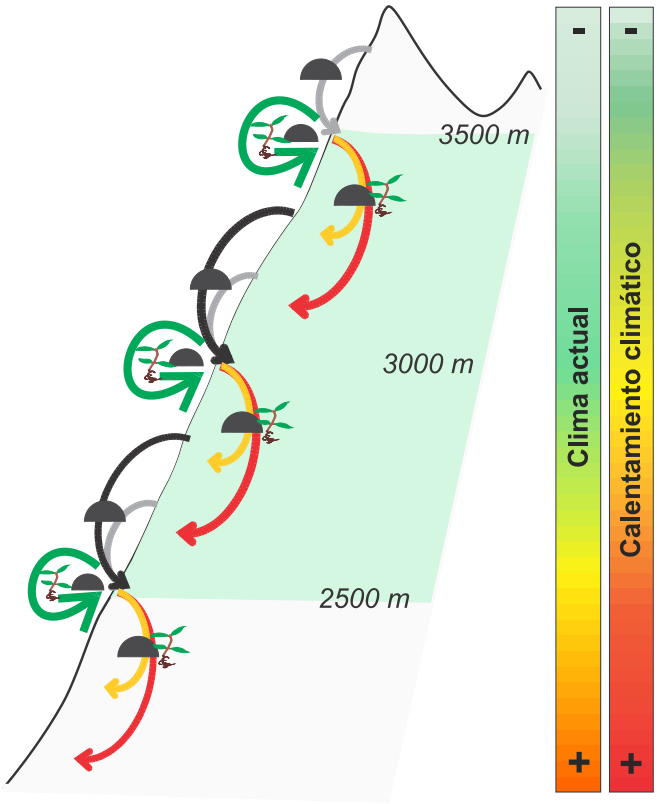

Figura 2.1. Representación esquemática del experimento, donde fue simulado dos escenarios de respuesta de *Weinmannia bangii* frente al futuro calentamiento climático: (i) la migración ascendente (representado por flechas negras y grises), y (ii) la tolerancia de la planta al aumento de temperatura (representado por flechas rojas y amarillas). Para cada escenario fue simulado aumento de temperatura en 1°C (flechas grises y amarillas) y 2°C (flechas negras y rojas). Como en el área de estudio la temperatura varía 1°C cada 190 m de elevación, plántulas y/o suelo (representada con semicírculos de color negro) fueron trasladadas a -190 m para simular 1°C y -380 m para 2°C, siguiendo la dirección de las flechas. Flechas verdes representan tratamientos de control. Rango de distribución actual de *W. bangii* se encuentra entre 2500 a 3500 msnm (sombreada de verde). Los experimentos se realizaron para poblaciones locales del límite superior (3500 msnm), centro (3000 msnm) y límite inferior (2500 msnm) del rango de distribución altitudinal.

Ocho parcelas para cada tratamiento se ubicaron en los claros del bosque, separadas > 50 m cada parcela. En el sitio de origen, las plántulas se plantaron con suelo

del mismo lugar (nombrado como tratamiento de “control”) o con suelo traída desde elevaciones mayores (+190 = “migración +1°C”; +380 m = “migración +2°C) (Fig. 2.1A). Otra porción de plántulas colectadas se trasplantaron en altitudes menores (-190 m = “tolerancia +1°C”; -380 m = “tolerancia +2°C”) pero con suelo de la elevación donde crece actualmente (Fig. 2.1A). Similar procedimiento se repitieron para cada uno de los tres sitios de origen (Fig. 2.1A). No fue posible simular el tratamiento de migración +2°C en el límite superior del rango, porque la cima de la montaña termina antes de llegar a la elevación requerida (Fig. 2.1A). Los trasplantes se realizaron dentro de los tres días siguientes de la colecta de plántulas, durante el periodo lluvioso del año (desde 21/noviembre hasta 10/diciembre del 2014). El ambiente muy húmedo y la preservación del suelo en la raíz permitieron mantener las plántulas en óptimas condiciones hasta el momento de realizar el trasplante.

En cada parcela fueron excavados una cavidad de ~15 cm de diámetro y 20 cm de profundidad (que posteriormente se llenaron con suelo del tratamiento respectivo) para plantar cada plántula, apartada por lo menos en 30 cm una de otra. Número de plántulas disponibles para el experimento varió dependiendo del sitio del origen. En los extremos del rango de distribución de *W. bangii* fueron trasplantadas cinco plántulas en cada parcela, mientras que en el centro de su distribución se plantaron seis plántulas por parcela. En total se usaron 600 plántulas en todo el experimento. Durante la instalación del experimento y en las evaluaciones posteriores se eliminaron plántulas de otras especies o plantas herbáceas dentro de cada parcela, para así evitar la competencia.

La experimentación duró 21 meses. La sobrevivencia, altura, estimación visual del porcentaje de hojas dañadas y el estrés fisiológico de las plántulas trasplantadas fueron evaluadas durante la colecta de plántulas y a los 2, 8 y 21 meses después del trasplante. Para determinar la producción de hojas y cuánto de esas hojas sufría

herbivoría, en las evaluaciones también se registraron el número total de hojas y número de hojas dañadas por herbívoros y patógenos.

La estimación del estrés fisiológico de la plántula se realizó mediante el análisis de fluorescencia de la clorofila, utilizando el fluorómetro portátil de clorofila modelo OS30p+ (Opti-Sciences Inc., MA, USA). Este método es una de las técnicas más robustas y ampliamente usadas para detectar el estrés de la planta (Maxwell & Johnson, 2000; Baker, 2008; Murchie & Lawson, 2013). La energía lumínica absorbida por las moléculas de clorofila impulsa la fotosíntesis (proceso fotoquímica) y el exceso de energía disipa como calor o puede ser emitido como fluorescencia. Como estos procesos se producen en competencia, midiendo el rendimiento de la fluorescencia de la clorofila se puede obtener información acerca de los cambios en la eficiencia fotoquímica (Maxwell & Johnson, 2000). Para la medición se siguieron los protocolos establecidos. A la mitad de la hoja totalmente desarrollada se colocó un clip oscuro (evitando la nervadura principal) por ≥30 min, tiempo suficiente para que los centros de reacción de la cadena de transporte de electrones estén oxidados (Maxwell & Johnson, 2000). Después del tiempo transcurrido, se realizó la medida con el fluorómetro en la porción oscurecida de la hoja. Específicamente, se obtuvo valores del rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (PSII) calculada como la relación Fv/Fm, donde Fv = Fm – Fo, y Fm y Fo son la fluorescencia máxima y mínima de la clorofila después de la adaptación al oscuro (Maxwell & Johnson, 2000). Valores de FV/Fm menores a 0,8 indica que la planta se encuentran con estrés (Maxwell & Johnson, 2000; Vankoughnett *et al.*, 2016).

Análisis estadístico

La diferencia en la supervivencia de las plántulas que crecieron en suelos de diferentes elevaciones se evaluaron utilizando un Modelo Lineal Generalizado Mixto (GLMM). En el modelo se incluyó el origen del suelo como variable explicativa y la parcela como efecto aleatorio para cada elevación. Las diferencias en la supervivencia de las plántulas que crecieron en diferentes elevaciones, pero con el mismo suelo, se evaluaron utilizando un modelo lineal generalizado (GLM). Para ambas análisis se usaron la función "cbind' y una distribución binomial con la función logit. La función "cbind" permite incluir dos columnas de variables, una con el número de plantas vivas y la otra con el número de plantas muertas para luego crear la variable dependiente utilizada en el análisis. Los análisis se realizaron con el software estadístico R versión 3.2 (www.r-project.org), utilizando las funciones glm o glmer del paquete lme4 (Bates *et al.*, 2014).

Para analizar la diferencia en crecimiento relativo, herbivoría, número de hojas y el estrés fisiológico de las plántulas se utilizaron análisis de variancias (ANOVA). ANOVA de medidas repetidas se usó para comparar las variables a lo largo del tiempo, ANOVA de dos factores cuando se incluyó el lugar de origen como factor predictor y ANOVA de una vía cuando se analizó la variación para un determinado tiempo y lugar. En caso de herbivoría, los datos del porcentaje estimada del daño se categorizaron previa al análisis, en: 0 = 0%, 1 = 1-5%, 2 = 6-15%, 3 = 16-25%, 4 = 26-50%, 5 = 51-75%, 6 = 76-100% (Maguire *et al.*, 2016). Usando estas categorías se calculó el índice de herbivoría (IH) para cada plántula, mediante la ecuación: $H = \Sigma n_i(C_i)/N_i$, donde *i* es la plántula en evaluación, *C* es la categoría del daño, *n* es el número de hojas dañadas y *N* es el número total de hojas de la plántula *i* (Dirzo & Domínguez, 1995; Maguire *et*

al., 2016). Los datos fueron transformados en raíz cuadrada o logaritmo cuando fue necesario.

Resultados

Migración

Suelo de mayores elevaciones no afectaron la sobrevivencia (límite superior: χ^2 = 2,8; d.f. = 1; P = 0,093; centro: χ^2 = 72,3; d.f. = 2; P > 0,05; y límite inferior: χ^2 = 51,1; d.f. = 2; P > 0,05; Fig. 2.2A-C) ni el crecimiento (límite superior: $F_{1,76}$ = 3,6; P = 0,063; centro: $F_{2,84}$ = 0,27; P = 0,763; límite inferior: $F_{2,30}$ = 0,012; P = 0,988; Fig. 2.2D-F) de plántulas de *W. bangii* en ninguno de los tres sitios de origen, cuando comparada con plantas control de la elevación respectiva. Asimismo, plántulas que crecieron con suelo de mayores elevaciones presentaron poca y similar herbivoría que las plantas control (Fig. 2.2G-I). Por último, plántulas que sobrevivieron tanto en tratamientos con cambio de suelo como en control presentaron similar número de hojas (límite superior: $F_{1,76}$ = 3,6; P = 0,063; centro: $F_{2,84}$ = 0,27; P = 0,763; límite inferior: $F_{2,30}$ = 0,012; P = 0,988; Fig. 2.3A-C) y nivel de estrés fisiológico (límite superior: $F_{1,55}$ = 3,03; P = 0,087; centro: $F_{2,63}$ = 0,23; P = 0,796; límite inferior: $F_{2,27}$ = 0,49; P = 0,621; Fig. 2.4A-C) durante la experimentación.

Tolerancia

El efecto del aumento de temperatura sobre la sobrevivencia de plántulas de *Weinmannia bangii* dependió del lugar desde dónde fueron trasplantadas (extremos o centro del rango de distribución) (χ^2 = 9,9; d.f. = 4; P = 0,042, Fig. 2.2A-C). El incremento de temperatura en 1 y 2°C (tratamientos de tolerancia +1 y +2°C) no afectó la sobrevivencia de plántulas trasplantadas desde el límite superior (χ^2 = 4,4, d.f. = 2, P

= 0,113; Fig. 2.2A) y centro del rango (χ^2 = 2,9; d.f. = 2; P = 0,232; Fig. 2.2B). En cambio, cuando las plántulas del límite inferior del rango fueron trasplantadas a lugares con aumento en 2°C (tolerancia +2°C) la sobrevivencia disminuyó drásticamente (χ^2 = 11,03; d.f. = 2; P = 0,004; Fig. 2.2C). De hecho, 21 meses después del trasplante sólo dos individuos (5%) sobrevivieron en este tratamiento, aproximadamente cinco veces menos que en control y tolerancia +1°C (Fig. 2.2C).

Plántulas trasplantadas a partir del límite superior del área de distribución a menores elevaciones, 1 y 2°C más cálida que la actual, crecieron significativamente más que las plántulas control ($F_{2,102}$ = 9,7; P < 0,001; Fig. 2.2D). En cambio, cuando el trasplante se realizó desde el centro y límite inferior del rango, mayor crecimiento se registró sólo para plántulas que crecieron bajo un aumento de 2°C (centro: $F_{2,79}$ = 10,2; P < 0,001; Fig. 2.2A; límite inferior: $F_{2,18}$ = 10; P = 0,001; Fig. 2.2E,F). Por otro parte, daño causado por herbívoros fue poco y similar tanto en plántulas que crecieron con aumento de temperatura como en el control, en las tres elevaciones del rango (Fig. 2.2G-I).

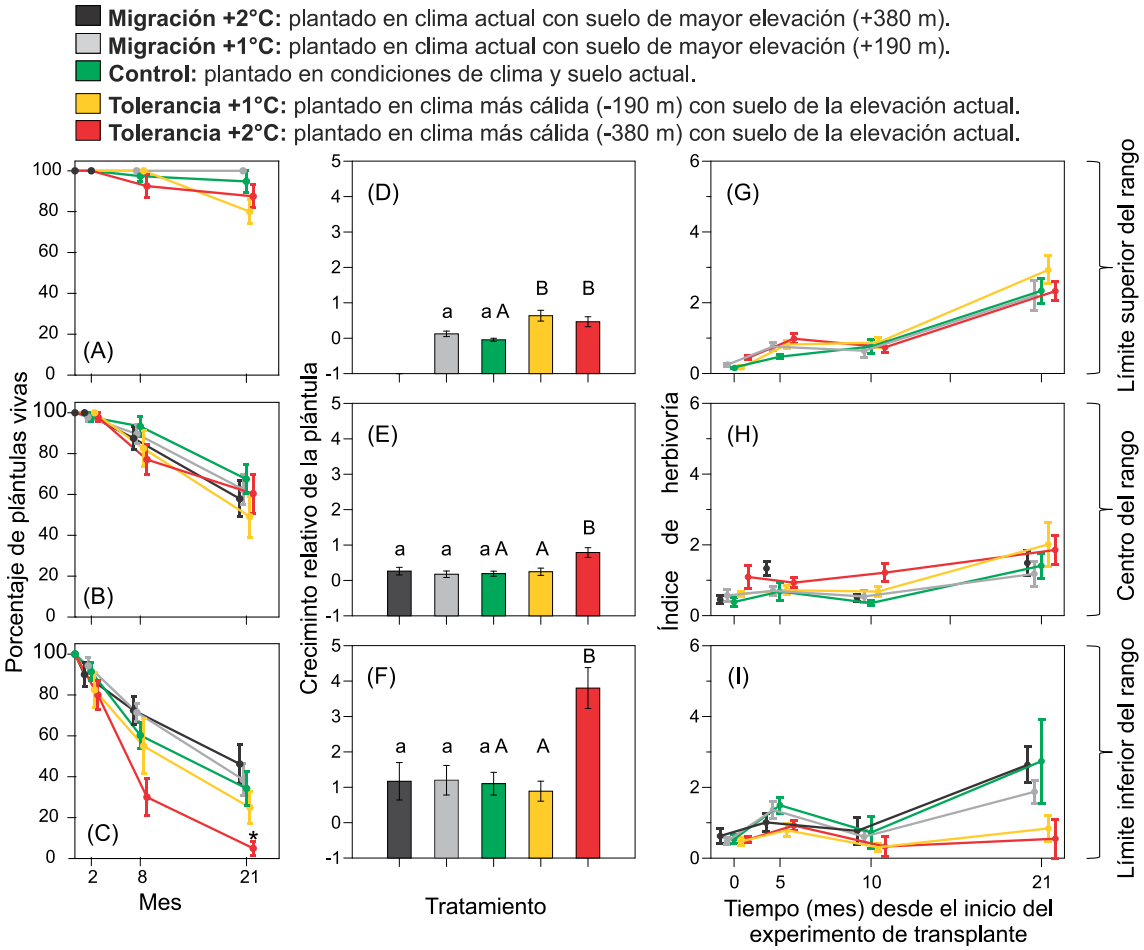

Figura 2.2. Efecto del suelo de mayores elevaciones y del aumento de temperatura sobre la sobrevivencia (A-C), el crecimiento (D-E) e índice de herbivoría (D-F) de plántulas de *Weinmannia bangii*. Figuras en la dirección de corchetes del lado derecho indican resultado del experimento de trasplante realizada a partir del límite superior, centro y límite inferior del rango de distribución de *W. bangii*. (*) Indica una diferencia significativa ($P < 0,05$) con respecto a plantas control. Letras minúsculas encima de barras de error estándar representan comparaciones entre diferentes suelos y letras mayúsculas entre diferentes elevaciones (temperaturas).

La manutención del número de hojas por plántula varió entre los experimentos realizados en las diferentes elevaciones (temperaturas) ($F_{2,117} = 10,2$; $P < 0,001$; Fig. 2.3A-C). Fue registrado que plántulas trasplantadas a menores elevaciones a partir del límite superior del rango aumentaron significativamente la cantidad de sus hojas vivas durante los 21 meses que duró el experimento ($F_{2,102} = 7,9$; $P = 0,001$; Fig. 2.3A), en comparación a plantas control de la misma elevación. Por el contrario, plántulas

trasplantadas desde el centro y límite inferior del rango presentaron similar cantidad de hojas que plantas control (centro: $F_{2,79} = 0,3$; $P = 0,749$; límite inferior: $F_{2,18} = 0,7$; $P = 0,523$; Fig. 2.3B,C).

En todas las elevaciones, plántulas de *W. bangii* mostraron cierto grado de estrés fisiológico (Fv/Fm < 0,8) (Fig. 2.4). Sin embargo, la magnitud del estrés varió de acuerdo al tiempo, tratamiento y elevación. Al inicio del experimento, plántulas de todas las elevaciones presentaban valores de Fv/Fm similar, pero durante los meses siguientes estos valores aumentaron, disminuyeron o se mantuvieron similar, quedando notoria la diferencia entre los tratamientos a los 21 meses. El estrés disminuyó (es decir, valores de Fv/Fm aumentó) cuando plántulas crecieron en lugares más cálidos (1 y 2°C) trasplantadas desde el límite superior del rango ($F_{2,89} = 20,9$; $P < 0,001$; Fig. 2.4A), mientras que el estrés aumentó en las plántulas trasplantadas desde el límite inferior del rango a -380 m (+2°C) ($F_{2,16} = 10,4$; $P = 0,001$; Fig. 2.4C). Plántulas trasplantadas a menores elevaciones a partir del centro del rango presentaron valores de Fv/Fm similares a plantas control ($F_{2,58} = 3,2$; $P = 0,06$; Fig. 2.4B).

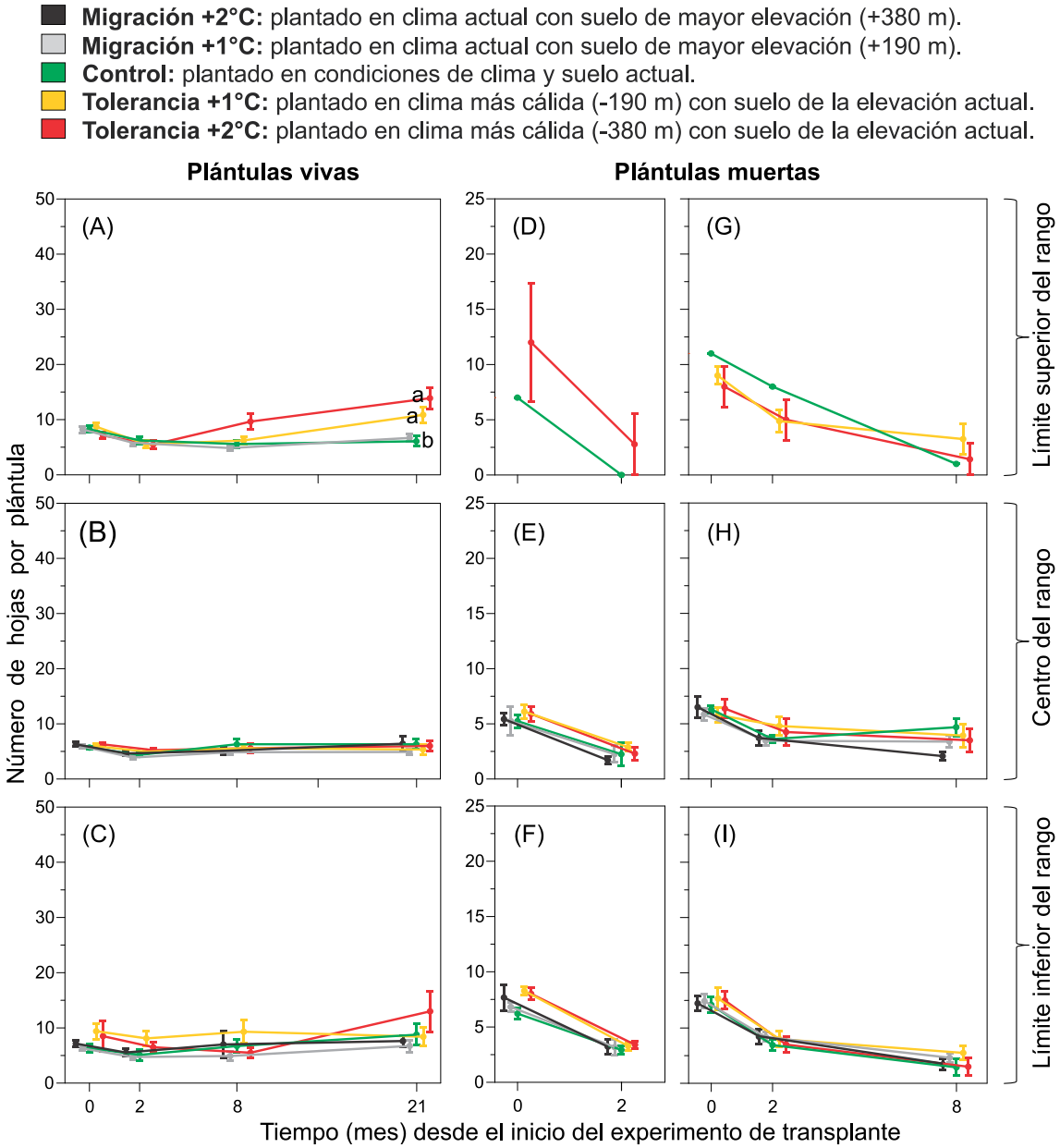

Figura 2.3. Efecto del suelo de mayores elevaciones y aumento de temperatura sobre la cantidad de hojas vivas de plántulas de *Weinmannia bangii*. Los resultados se muestran para plántulas vivas hasta 21 meses después del trasplante (A-C) y plántulas muertas durante el tiempo que duró la experimentación (D-I). Figuras en la dirección de corchetes del lado derecho indican resultado del experimento de trasplante realizada a partir del límite superior, centro y límite inferior del rango de distribución de *W. bangii*. (*) Indica una diferencia significativa (P < 0,05) con respecto a plantas control.

Plántulas que murieron durante el experimento presentaron mayor estrés (Fig. 2.4D-F) y una disminución continua de número de hojas (Fig. 2.3D-I).

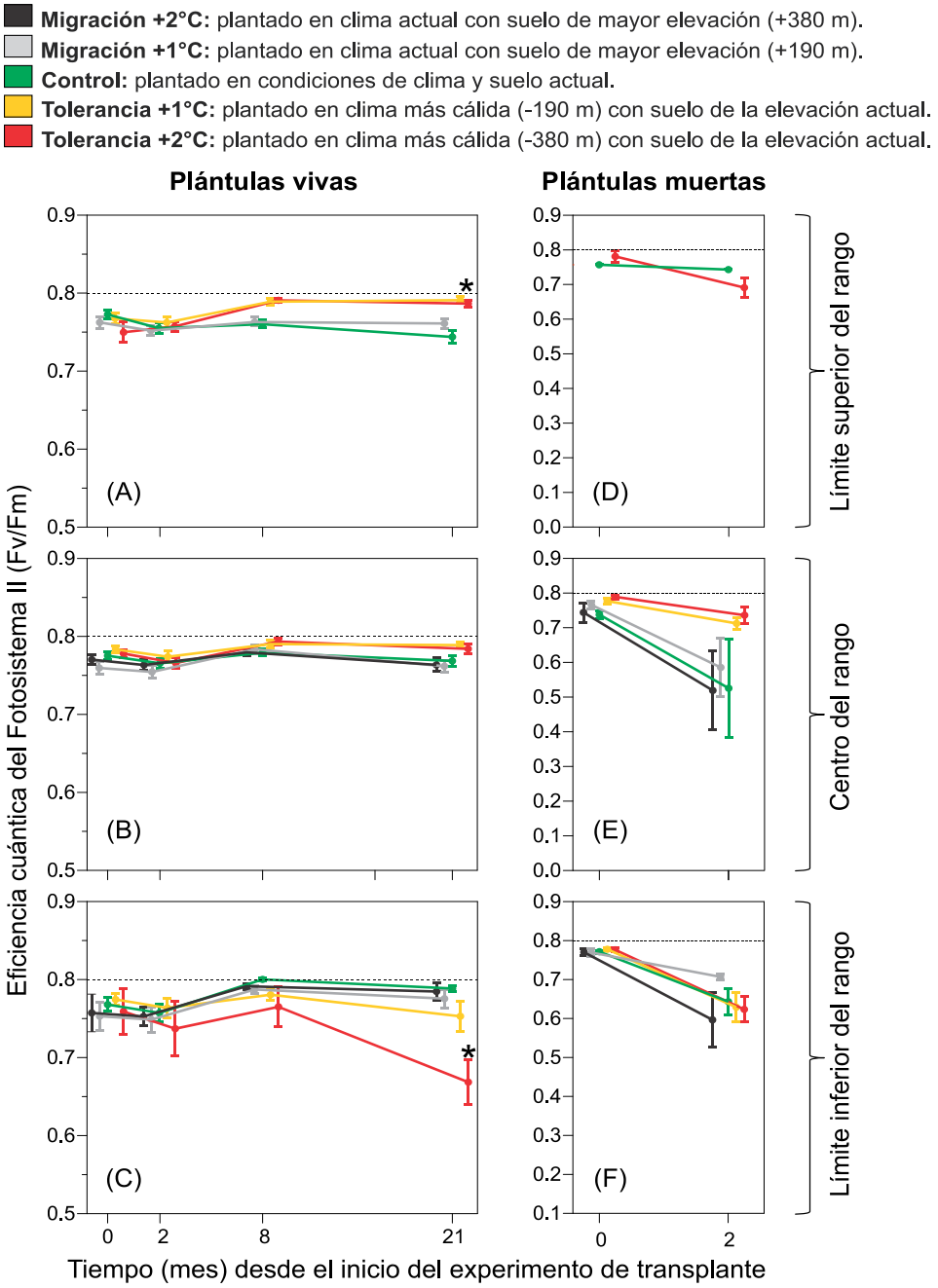

Figura 2.4. Efecto del suelo de mayores elevaciones y aumento de temperatura sobre el estrés fisiológico de *Weinmannia bangii*. Los resultados se muestran para plántulas vivas hasta 21 meses después del trasplante (A-C) y plántulas muertas después del segundo mes, registradas al octavo mes (D-F). Valores de Fv/Fm por debajo de 0,8 (línea discontinua) indican que la plántula se encuentra con estrés (Maxwell & Johnson 2000, Vankoughnett et al. 2016). Figuras en la dirección de corchetes del lado derecho indican resultado del experimento de trasplante realizada a partir del límite superior, centro y límite inferior del rango de distribución de *W. bangii*. (*) Indica una diferencia significativa ($P < 0,05$) con respecto a plantas control.

En general, independientemente a los tratamientos, la sobrevivencia de las plántulas de *W. bangii* varió entre los diferentes elevaciones (extremos y centro) de su rango de distribución. Mayor porcentaje de sobrevivencia se registraron a medida que aumenta la elevación (o disminuye la temperatura) (Fig. 2.1B-D). Veintiún meses después del trasplante, >80% de plántulas trasplantadas desde el límite superior del rango sobrevivieron, 49-68% trasplantadas del centro y <46% del límite inferior del rango.

Discusión

Los resultados sugieren que el calentamiento climático en los Andes afectará la sobrevivencia de las plántulas de *Weinmannia bangii*. Sin embargo, la vulnerabilidad depende del lugar donde las plantas crecen. El aumento de temperatura afectó la sobrevivencia de plántulas trasplantadas desde el límite inferior del rango, pero el efecto no fue significativo cuando se trasplantó desde el centro o límite superior del rango. Independientemente al tratamiento, la sobrevivencia de plántulas disminuyó con aumento de temperatura (es decir, a menores elevaciones), mientras que el crecimiento aumentó. Al contrario, cambio de suelo no causó ningún efecto en las plántulas de *W. bagii*.

Suelo de mayores elevaciones no afectó la sobrevivencia, crecimiento, o el estrés de las plántulas de *W. bangii*, inclusive cuando plántulas crecieron con suelo donde nunca se registró su ocurrencia (190 m más arriba del límite superior del rango). Además, plántulas trasplantadas con suelo proveniente de mayores elevaciones o con su suelo actual (control) sufrieron similar daño por los herbívoros. Estos resultados

sugieren que la posible migración ascendente de *W. bangii* en respuesta al futuro calentamiento climático no será limitada por las nuevas condiciones de suelo de mayor elevación, por lo menos durante la fase de plántulas. Puede ser que las plántulas de *W. bangii* toleran la variación de propiedades físicas y químicas del suelo en el lugar de estudio, aunque es desconocida los efectos en un tiempo más largo. Estudios previos han mostrado que en los Andes el espesor del suelo orgánico y el nitrógeno aumenta con la elevación, mientras que fosforo y el pH del suelo disminuye (Zimmermann *et al.*, 2010; Fisher *et al.*, 2013).

El efecto del aumento de temperatura sobre la sobrevivencia y crecimiento de las plántulas, por otro lado, dependió del lugar respecto al rango de distribución de *W. bangii*. El incremento de temperatura en 1 y 2°C no afectó la sobrevivencia de plántulas trasplantadas a partir del límite superior y centro del rango, probablemente porque los sitios del trasplante fueron ubicados dentro del área actual de ocurrencia (véase la Fig. 2.1A). La persistencia de la especie dentro del rango de su distribución indica que las condiciones climáticas se encuentra adecuados (en mayor o menor grado) que permiten su desarrollo (Sexton *et al.*, 2009; Feeley *et al.*, 2012). Este argumento es coherente con la fuerte disminución de sobrevivencia cuando las plántulas fueron trasplantadas a -380 m (= +2°C) fuera del límite inferior de su área actual de ocurrencia. En otras palabras, los resultados muestran que un aumento de 1°C no afecta la sobrevivencia en ninguna de las elevaciones, pero el aumento en 2°C afecta drásticamente la sobrevivencia de las plántulas del límite inferior del rango. La mortalidad de las plántulas probablemente está relacionada al efecto del aumento de temperatura y no a efectos bióticos (hubo poca incidencia de los herbívoros) como mostrado para plantas agrícolas en Capítulo 1 de la tesis. Se encontró que plántulas que presentaban mayor estrés fisiológico y pérdida continúa de cantidad de hojas murieron posteriormente, mientras que plántulas que

mantuvieron o aumentaron estos caracteres sobrevivieron durante el tiempo que duró la experimentación. La cantidad de hojas que posee el individuo es un fuerte indicativo del *fitness* de la plántula (por la función fotosintética que estas cumplen) y, por tanto, la disminución es también un indicativo del estrés (Berglund *et al.*, 2004).

Al contrario a los resultados encontrados para la sobrevivencia, aumento de temperatura generalmente favoreció el crecimiento de plántulas de *W. bangii*. El incremento en 2°C influyó un mayor crecimiento de plántulas trasplantadas tanto de los extremos como del centro del rango; en cambio, aumento en 1°C favoreció el crecimiento sólo de las plántulas trasplantadas desde el límite superior del rango. Como los procesos fisiológicos y bioquímicos de la productividad primaria se acelera con el aumento de temperatura (Lloyd & Farquhar, 2008; Girardin *et al.*, 2010), los resultados encontrados era esperado, principalmente para individuos en el extremo más frío del rango. Paradójicamente, este patrón de crecimiento en las plántulas fue contrario al crecimiento del fuste de árboles de *W. bangii*, que fue mostrado anteriormente un mayor crecimiento a mayores elevaciones (Rapp *et al.*, 2012).

En general, el conjunto de resultados indican que la probabilidad de sobrevivencia de plántulas de *W. bangii* aumenta con la elevación, sugiriendo que las condiciones más favorables se encuentra en áreas más al extremo superior de su distribución. El crecimiento, sin embargo, a mayores elevaciones fue mínimo o nulo. Varios estudios (Woodall *et al.*, 2009; Fisichelli *et al.*, 2014; Canham & Murphy, 2016; Lesica & Crone, 2016) han afirmado que los nichos térmicos de las plántulas de árboles están desplazándose a áreas con climas anteriormente más frías, como consecuencia del reciente calentamiento. Así como en este estudio, los autores se basan en evidencias de menor supervivencia de plántulas en las poblaciones ubicadas en el extremo más cálido de sus rangos (latitudinal). Frente a este contexto, la migración ascendente (o a mayores

latitudes) podría ser una opción favorable para las plantas, así como mostrado en este estudio para *W. bangii*. Ciertamente, este árbol andino estaría migrando hacia arriba a una tasa de 2 m por año (Feeley *et al.*, 2011). Sin embargo, en caso de *W. bangii* y otras especies de alta montaña, la migración probablemente será fuertemente limitada por la indisponibilidad del área a ser invadido a mayores elevaciones. Estudios recientes mostraron que los arboles andinos son incapaces de invadir los pajonales (o *grasslands*) que se extiende por encima de línea de árbol (Rehm & Feeley, 2015, 2016a, 2016b; Rehm *et al.*, 2015). En el área de estudio, el límite superior de rango de distribución de *W. bangii* (3500 msnm) llega o queda próximo a este ecotono de transición (Rapp *et al.*, 2012; Farfan-Rios *et al.*, 2015).

El efecto del calentamiento sobre las plántulas de *W. bangii* en los márgenes cálidos de su distribución y la posible limitación para invadir nuevas áreas a mayores elevaciones probablemente causará la futura contracción progresiva del rango. *Weinmannia bangii* presenta una relativa amplia área altitudinal de distribución (~1000 m altitudinales) por lo que su persistencia bajo un incremento moderado de temperatura aún podría ser garantizada en el margen superior de su rango actual. En comparación, varias otras especies andinas que presentan estrecha amplitud de distribución tal vez podrían estar fuertemente amenazadas, incluyendo especies del género *Weinmannia*, como: *W. auriculata* (3000 – 3537 msnm), *W. cochensis* (3250 – 3537 msnm), *W. crassifolia* (2890 – 3000 msnm), *W. fagaroides* (3537 – 3625 msnm) (Farfan-Rios *et al.*, 2015).

La supervivencia y crecimiento de las plántulas es fundamental para procesos de regeneración y la dinámica de poblaciones de plantas (Ibáñez *et al.*, 2007). En este estudio se muestra la variación de los efectos del cambio climático sobre las plántulas de *W. bangii* a lo largo del gradiente ambiental de su rango de distribución. Los

resultados encontrados indican claramente que individuos que crecen en las elevaciones más bajas se encuentran más vulnerables a sufrir los efectos del calentamiento climático. Si las condiciones favorecen, la migración ascendente podría mitigar los impactos del calentamiento, ya que suelo de mayor elevación no es limitante. Este estudio representa uno de las primeras pesquisas experimentales en campo que intenta discernir los efectos directos e indirectos del cambio climático sobre la plantas y por consiguiente podrá servir de base para futuras investigaciones relacionadas.

Referencias

Baker NR (2008) Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annual review of plant biology*, **59**, 89–113.

Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID et al. (2002) Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, **8**, 1–16.

Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2014) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, **arXiv**, 1406.5823.

Beckage B, Osborne B, Gavin DG, Pucko C, Siccama T, Perkins T (2008) A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the Green Mountains of Vermont. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 4197–4202.

Berglund ABN, Dahlgren S, Westerbergh A (2004) Evidence for parallel evolution and site-specific selection of serpentine tolerance in Cerastium alpinum during the colonization of Scandinavia. *New Phytologist*, **161**, 199–209.

Blois JL, Zarnetzke PL, Fitzpatrick MC, Finnegan S (2013) Climate Change and the Past, Present, and Future of Biotic Interactions. *Science*, **341**, 499–504.

Bradford JC (1998) A Cladistic Analysis of Species Groups in Weinmannia (Cunoniaceae) Based on Morphology and Inflorescence Architecture. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **85**, 565–593.

Canham CD, Murphy L (2016) The demography of tree species response to climate : seedling recruitment and survival. **7**, 1–16.

Chen IC, Hill JK, Ohlemüller R, Roy D., Thomas CD (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, **333**, 1024–1026.

Colwell RK, Brehm G, Cardelus CL, Gilman AC, Longino JT (2008) Global Warming, Elevational Range Shifts, and Lowland Biotic Attrition in the Wet Tropics. *Science*, **322**, 258–261.

Dirzo R, Domínguez CA (1995) Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. In: *Seasonally dry tropical forests* (eds Bullock S, Medina E, Mooney H), pp. 304–325. Cambridge University Press.

Farfan-Rios W, Garcia-Cabrera K, Salinas N, Raurau-Quisiyupanqui MN, Silman MR (2015) Lista anotada de árboles y afines en los bosques montanos del sureste peruano: La importancia de seguir recolectando. *Revista Peruana de Biologia*, **22**,

145–174.

Feeley KJ (2012) Distributional migrations, expansions, and contractions of tropical plant species as revealed in dated herbarium records. *Global Change Biology*, **18**, 1335–1341.

Feeley KJ, Silman MR, Bush MB et al. (2011) Upslope migration of Andean trees. *Journal of Biogeography*, **38**, 783–791.

Feeley KJ, Rehm EM, Machovina B (2012) The responses of tropical forest species to global cli- mate change: acclimate, adapt, migrate or go ex- tinct? *Frontiers of biogeography*, **4**, 69–84.

Fine PVA, Mesones I, Coley PD (2004) Herbivores Promote Habitat Specialization by Trees in Amazonian Forests. *Science*, **305**, 663–665.

Fisher JB, Malhi Y, Torres IC et al. (2013) Nutrient limitation in rainforests and cloud forests along a 3,000-m elevation gradient in the Peruvian Andes. *Oecologia*, **172**, 889–902.

Fisichelli N, Wright A, Rice K, Mau A, Buschena C, Reich PB (2014) First-year seedlings and climate change: Species-specific responses of 15 North American tree species. *Oikos*, **123**, 1331–1340.

Gilman SE, Urban MC, Tewksbury J, Gilchrist GW, Holt RD (2010) A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**, 325–331.

Girardin CAJ, Malhi Y, Aragão LEOC et al. (2010) Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology*, **16**, 3176–3192.

Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat association of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, **89**, 947–959.

Ibáñez I, Clark JS, LaDeau S, Lambers JHR (2007) EXPLOITING TEMPORAL VARIABILITY TO UNDERSTAND TREE RECRUITMENT RESPONSE TO CLIMATE CHANGE. *Ecological Monographs*, **77**, 163–177.

Ipcc (2007) *Climate Change 2007: impacts, adaptation and vulnerability: contribution of Working Group II to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel*. 976pp pp.

IPCC (2014) *Climate Change 2014–Impacts, Adaptation and Vulnerability: Regional Aspects* (eds Field CB, Barros VR, Dokken DJ, Mach KJ, Mastrandrea MD, Bilir TE, Chatterjee M, Ebi KL, Estrada YO, Genova RC, Girma B, Kissel ES, Levy

AN, MacCracken S, Mastrandrea PR, L.L. W). Cambridge University Press, Cambridge, UK, 34 pp.

Kelly AE, Goulden ML (2008) Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 11823–11826.

Lenoir J, Gégout JC, Marquet PA, de Ruffray P, Brisse H (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science (New York, N.Y.)*, **320**, 1768–71.

Lesica P, Crone EE (2016) Arctic and boreal plant species decline at their southern range limits in the Rocky Mountains. *Ecology Letters*, 166–174.

Lloyd J, Farquhar GD (2008) Effects of rising temperatures and [CO2] on the physiology of tropical forest trees. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **363**, 1811–7.

Maguire DY, Buddle CM, Bennett EM (2016) Within and among patch variability in patterns of insect herbivory across a fragmented forest landscape. *PLoS ONE*, **11**, 1–15.

Malhi Y, Silman M, Salinas N, Bush M, Meir P, Saatchi S (2010) Introduction: Elevation gradients in the tropics: Laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology*, **16**, 3171–3175.

Maxwell K, Johnson GN (2000) Chlorophyll fluorescence--a practical guide. *Journal of experimental botany*, **51**, 659–668.

Murchie EH, Lawson T (2013) Chlorophyll fluorescence analysis: A guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany*, **64**, 3983–3998.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853–858.

Nicotra AB, Atkin OK, Bonser SP et al. (2010) Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, **15**, 684–692.

Phillips OL, Vargas PN, Monteagudo AL et al. (2003) Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology*, **91**, 757–775.

Rapp JM (2010) *Climate Control on Plant Performance across an Andean Altitudinal Gradient*. Wake Forest University, 210 pp.

Rapp JM, Silman MR (2012) Diurnal, seasonal, and altitudinal trends in microclimate

across a tropical montane cloud forest. *Climate Research*, **55**, 17–32.

Rapp JM, Silman MR, Clark JS, Girardin CAJ, Galiano D, Tito R (2012) Intra- and interspecific tree growth across a long altitudinal gradient in the Peruvian Andes. *Ecology*, **93**, 2061–2072.

Rehm EM, Feeley KJ (2015) The inability of tropical cloud forest species to invade grasslands above treeline during climate change: Potential explanations and consequences. *Ecography*, **38**, 1167–1175.

Rehm EM, Feeley KJ (2016a) Seedling transplants reveal species-specific responses of high-elevation tropical treeline trees to climate change. *Oecologia*, **181**, 1233–1242.

Rehm EM, Feeley KJ (2016b) Many species risk mountain top extinction long before they reach the top. *Frontiers of biogeography*, **8**, e27788.

Rehm EM, Feeley KJ, Meinzer FC (2015) Freezing temperatures as a limit to forest recruitment above tropical Andean treelines. *Ecology*, **96**, 1856–1865.

Russo SE, Davies SJ, King DA, Tan S (2005) Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*, **93**, 879–889.

Sexton JP, Mcintyre PJ, Angert AL, Rice KJ (2009) Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology & Systematics*, **40**, 415–436.

Thomas CD (2011) Translocation of species, climate change, and the end of trying to recreate past ecological communities. *Trends in Ecology and Evolution*, **26**, 216–221.

Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, **11**, 1351–1363.

Vankoughnett MR, Way DA, Henry HAL (2016) Late winter light exposure increases summer growth in the grass Poa pratensis: Implications for snow removal experiments and winter melt events. *Environmental and Experimental Botany*, **131**, 32–38.

Vuille M, Bradley RS (2000) Mean annual temperature trends and their vertical structure in the tropical Andes. *Geophysical Research Letters*, **27**, 3885–3888.

Vuille M, Francou B, Wagnon P, Juen I, Kaser G, Mark BG, Bradley RS (2008) Climate change and tropical Andean glaciers: Past, present and future. *Earth-Science Reviews*, **89**, 79–96.

Whitaker J, Ostle N, Nottingham AT et al. (2014) Microbial community composition

explains soil respiration responses to changing carbon inputs along an Andes-to-Amazon elevation gradient. *Journal of Ecology*, **102**, 1058–1071.

Woodall CW, Oswalt CM, Westfall JA, Perry CH, Nelson MD, Finley AO (2009) An indicator of tree migration in forests of the eastern United States. *Forest Ecology and Management*, **257**, 1434–1444.

Zimmermann M, Meir P, Bird MI, Malhi Y, Ccahuana AJQ (2010) Temporal variation and climate dependence of soil respiration and its components along a 3000 m altitudinal tropical forest gradient. *Global Biogeochemical Cycles*, **24**, 1–13.

CAPÍTULO 3

Variación de rasgos fisiológicos de las plantas a lo largo de su rango de distribución altitudinal

Introducción

La distribución de la gran mayoría de las plantas se limita a un espacio geográfico determinado, inclusive cuando no existen barreras geográficas que restrinja su expansión. Se atribuye que variables climáticas (principalmente, la temperatura) e interacciones bióticas antagónicas (p.ej. competición, herbivoría) actúan como factores limitantes de la distribución de plantas (Sexton *et al.*, 2009; Ettinger *et al.*, 2011; Hargreaves *et al.*, 2014; Ettinger & Hillerislambers, 2017). Está demostrado que el nivel de presión que ejercen los factores abióticos y/o bióticos sobre las plantas varía a lo largo de su distribución espacial, siendo generalmente mayor en los márgenes que en el centro del rango (Sexton *et al.*, 2009; Ettinger *et al.*, 2011; Brown, 2014; Mod *et al.*, 2016). Así, es esperado que los rasgos de la planta también varíen de acuerdo a las condiciones climáticas locales en donde crece, ya que los procesos fisiológicos están directamente relacionados a la variación de estos factores (Kirschbaum, 2004). Por lo tanto, el estudio del cambio en los rasgos fisiológicos de la planta a lo largo de su rango de distribución – donde el clima varía – podría reflejar las condiciones en las que la planta se desarrolla. La información obtenida podría ayudar para mejor entendimiento de la distribución actual y a su vez facilitará la predicción de la futura distribución de las plantas frente al cambio climático. Asuntos relacionados a entendimiento de la

distribución actual y futura de plantas está en debate actual y es un desafío para ecologistas y conservacionistas (Sexton *et al.*, 2009; Hargreaves *et al.*, 2014; Mod *et al.*, 2016; Ettinger & Hillerislambers, 2017)

Alguno de los parámetros más utilizados y confiables para detectar los factores que influyen en el desempeño de la planta son los rasgos relacionados con la fotosíntesis (Maxwell & Johnson, 2000; Kirschbaum, 2004; Baker, 2008). La clorofila es un pigmento fotosintético que participa en la absorción y transformación de la energía luminosa en energía química, por lo que su contenido influye en la eficiencia fotosintética y la productividad de la planta (Percival, 2005). La energía luminosa absorbida por la clorofila por resonancia canaliza a los centros de reacción donde se liberan electrones para dar inicio al proceso fotoquímico de la fotosíntesis (Maxwell & Johnson, 2000; Murchie & Lawson, 2013). El exceso de energía luminosa que no es absorbida se emite en forma de calor o como fluorescencia. Como estos tres procesos se producen en competencia, cualquier aumento en la eficiencia de uno resulta en una disminución del rendimiento de los otros dos. En consecuencia, la eficiencia de la actividad fotoquímica puede ser evaluada mediante la medición de la cantidad de fluorescencia emitida por la clorofila (Maxwell & Johnson, 2000). Esta técnica es ampliamente utilizada en estudios fisiológicos y se relaciona con el nivel de estrés fisiológico que la planta sufre (Maxwell & Johnson, 2000; Baker, 2008; Murchie & Lawson, 2013).

En este estudio se investigó la variación espacial de rasgos fisiológicos relacionadas al desempeño fotosintético en once especies de plantas más comunes (pertenecientes a ocho familias) de los Andes tropicales de Perú. Las condiciones climáticas en los Andes varían fuertemente con elevación (Rapp & Silman, 2012), véase también capítulo 1 de la tesis). Por ejemplo, a menores elevaciones las plantas están

expuestas a temperatura más cálida, mientras que en elevaciones mayores las plantas crecen en condiciones de alta irradiación (Rapp & Silman, 2012). Las especies estudiadas fueron de diferentes formas de vida (árboles, arbustos y hierba) y con amplitudes de distribución altitudinal variable (Fig. 3.1, Tabla S3.1). Entre las especies, se incluyó una planta exótica, *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae). Específicamente, se abordó dos preguntas: (1) ¿los rasgos fisiológicos de la planta varía a lo largo del rango altitudinal de distribución de la especie?; y (2) ¿los patrones de variación son consistentes entre especies que tienen diferentes formas de vida y amplitudes de distribución? Para responder estas preguntas se usó dos métricas basadas en rasgos directamente relacionados a la actividad fotosintética. Específicamente, se midió el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (PSII) y el contenido de clorofila foliar de plantas distribuidas en todo el rango de distribución altitudinal.

Métodos

Área y especie de estudio

El estudio se realizó en dos ecosistemas de condiciones climáticas diferentes, localizados en los Andes tropicales al sur de Perú. El primer sitio de estudio se ubica en la vertiente occidental de los Andes, una cordillera que abarca desde el valle de bosque seco a puna. En esta área existen fragmentos de bosque ralo, formados como resultado de la actividad agrícola. El clima del lugar es estacional, con periodos de lluvia y seca bien definida. Características descritas más detalladamente está en el Capítulo 1 de la tesis. La segunda área de estudio se encuentra en la vertiente oriental de los Andes, dos cordilleras que se extiende desde el bosque húmedo a puna, situadas en la zona de

amortiguamiento del Parque Nacional del Manu. La fitofisionomía y características climáticas descritas con mayor detalle se encuentran en el Capítulo 2 de la tesis.

Para el estudio se escogieron 11 especies de plantas (perteneciente a ocho familias) más abundantes y representativas de los sitios de estudio (Fig. 3.1, Tabla A3.1). La mayoría de estas especies (*Saracha punctata*, *Tecoma sambucifolia*, *Escallonia resinosa*, *Vallea stipularis*, *Solanum maturecalvans*, *Gynoxys longifolia*, *Baccharis latifolia*, *Barnadesia horrida* y *Dodonaea viscosa*) se estudiaron en el bosque estacional (primer área de estudio) y sólo dos (*Weinmannia bangii* y *Bomarea nervosa*) en el bosque nublado (segundo área de estudio). A excepción de *D. viscosa* que es una especie cosmopolita introducida desde Australia (Harrington & Gadek, 2009), todas las otras especies presentan distribución restricta para los Andes tropicales (referencias en Tabla A3.1). La forma de vida de las plantas evaluadas fue diverso, cinco especies fueron arbóreas, cinco arbustivas y una especie herbácea del sotobosque (Fig. 3.1). El rango de ocurrencia altitudinal en los lugares de estudio también varía entre especies, desde especies que tienen estrecha amplitud (~500 m; como *S. punctata*) hasta especies con rango más amplio de distribución altitudinal (~1160 m; como *B. latifolia*) (Fig. 3.1). Las especies escogidas para el estudio proporcionan servicios ecológicos (p. ej., secuestro y almacenamiento de carbono, captura y filtración de agua) y beneficios directos para los pobladores locales. En *W. bangii* se incluyó la evaluación en dos fases de desarrollo de la planta, adultos y plántulas. En cambio, en las otras especies las evaluaciones se realizaron en plantas adultas.

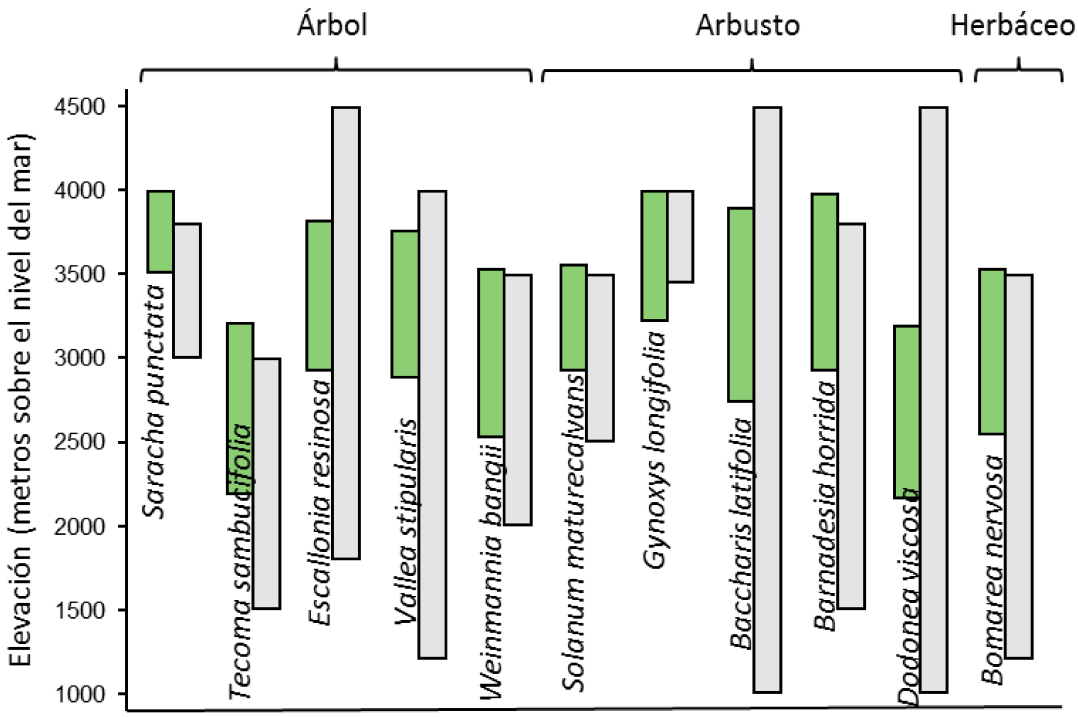

Figura 3.1. Distribución altitudinal de las once especies estudiadas. En la figura se muestra para cada especie el rango de distribución altitudinal para el lugar donde se realizó el estudio (recuadro verde) y para otras regiones (recuadro gris) reportada por estudios previos. Referencia de estos estudios se encuentra listados en la tabla MS3.1. *Dodonaea viscosa* es una planta exótica, introducida desde Australia, los demás especies tienen distribución restricta para los Andes tropicales.

Parámetros medidos

El estrés fisiológico y el contenido de clorofila foliar se midieron en plantas distribuidas a lo largo del rango de ocurrencia altitudinal de la especie en el lugar de estudio. En otras palabras, las mediciones se realizaron empezando desde el individuo encontrado en la elevación más baja hasta la planta que crecía en la parte más elevada de la cordillera. El intervalo de distancia altitudinal en la que se localizó la planta a ser evaluada varió dependiendo a la abundancia y ocurrencia de la especie, así como a la existencia del fragmento. La planta que fue evaluada se localizó >10 m hacia el interior del fragmento. En total, el tamaño de la muestra varió entre 11-38 elevaciones (réplicas), dependiendo también de la amplitud de distribución altitudinal de la especie.

El número de plantas evaluadas por elevación varió dependiendo a la forma de vida y etapa ontogenético de la planta. En especies arbóreas o arbustivas se evaluó un individuo adulto por elevación, mientras que en plantas de *B. nervosa* y plántulas de *W. bangii* la evaluación se realizó en 5-10 individuos por elevación. En las especies arbóreas o arbustivas fueron elegidas los individuos que presentaban incidencia de luz directa en toda la copa. En cambio, plantas de *B. nervosa* (herbácea del sotobosque) y plántulas de *W. bangii* fueron evaluados individuos con incidencia de luz difusa.

El estrés fisiológico de la planta se realizó mediante el análisis de fluorescencia de la clorofila explicado con más detalle en la descripción de métodos en el Capítulo 2. La medición se realizó previa adaptación a la oscuridad (>30 minutos) en 7-15 hojas por individuo (localizadas en distintas partes de la copa) para plantas arbóreas/arbustivas y una hoja por individuo en *B. nervosa* y plántulas de *W. bangii*. Las mediciones se realizaron en las mismas plantas, sólo en caso de adultos de *W. bangii* (plantas de gran altura, ~20 m) se colectaron seis ramas de distintas partes de la copa e inmediatamente después se oscureció las hojas necesarias para la medición.

La estimación del contenido de clorofila foliar se realizó con un medidor de clorofila portátil (atLEAF+ chlorophyll, FT Green LLC, Wilmington, DE, USA), un método confiable y recomendado para este tipo de estudios (Richardson *et al.*, 2002; Novichonok *et al.*, 2016). Las mediciones se efectuaron en las mismas hojas (o con similares características) utilizadas para la evaluación de fluorescencia. Pero, en este caso, se realizó 2-6 repeticiones en cada hoja (2 medidas en plantas con hojas pequeñas y 6 en plantas con hojas grandes), midiendo cada vez en diferentes partes del haz de la hoja. En plantas de *W. bangii* y *B. nervosa* no se realizaron mediciones del contenido de clorofila.

Las evaluaciones en el bosque nublado se realizaron entre 5 a 18 de octubre del 2013, en días nublados/frescos. En cambio, en el bosque estacional se evaluaron del 9 al 14 de junio del 2015, por las mañanas (04:30-9:00 h, hora local) cuando el clima estaba fresco/nublado.

Análisis estadístico

Para evaluar cómo los rasgos fisiológicos cambian a lo largo del rango de distribución altitudinal de la especie, se analizó mediante regresión linear o cuadrática entre los valores de Fv/Fm con la elevación. Para elegir el modelo que mejor explica la variación del conjunto de datos analizados se tuvo en cuenta el criterio de información Akaike (AIC), considerando el mejor modelo con el AIC más bajo. Se usó regresión linear para calcular la variación de clorofila foliar en relación a la elevación.

Resultados

Mediante la medición del rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (Fv/Fm) se mostró que el estrés fisiológico de la mayoría de las especies (*Saracha punctata, Solanum maturecalvans*, *Gynoxys longifolia*, *Baccharis latifolia*, *Tecoma sambucifolia*, *Escallonia resinosa*, *Weinmannia bangii* y *Bomarea nervosa*) varía entre individuos que crecen en distintas elevaciones (Tabla 3.1). No obstante, en plantas adultas de *Barnadesia horrida*, *Vallea stipularis* y *Dodonaea viscosa*, y plántulas de *W. bangii*, los valores de Fv/Fm fueron similares en todas las elevaciones del rango (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Resultados del análisis de regresión linear o cuadrática del rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (Fv/Fm) y el contenido de clorofila foliar de especies de plantas estudiadas en los Andes del sur de Perú. Mejor modelo de ajuste de los datos se escogió con el AIC (Criterio de Información Akaike) más bajo y los respectivos resultados de varianza explicada (R^2) y significancia (*P*) se presenta. *N* indica la cantidad de elevaciones evaluadas en todo el rango de distribución de la especie (5-10 individuos por elevación en caso de *Bomarea nervosa* y plántulas de *Weinmannia bangii*, un individuo por elevación para el resto de las especies).

Familia: *Especie*	**N**	**Fv/Fm**				**Clorofila**	
		AIC linear	**AIC cuadrática**	**R^2 ***	***P***	**R^2**	***P***
Solanaceae: *Saracha punctata*	11	-58,5	**-67,2**	0,58	**0,013**	0,49	**0,017**
Solanum maturecalvans	13	-61,5	**-68,0**	0,58	**0,006**	0,21	0,118
Asteraceae: *Gynoxys longifolia*	14	-78,7	**-91,8**	0,60	**0,003**	0,11	0,240
Baccharis latifolia	21	**-123,1**	-122,0	0,39	**0,002**	0,19	0,052
Barnadesia horrida	19	**-102,8**	-100,8	0,06	0,316	0,68	**< 0,001**
Bignoniaceae: *Tecoma sambucifolia*	21	-98,8	**-104,6**	0,33	**0,010**	0,3	**0,010**
Escalloniaceae: *Escallonia resinosa*	17	-99,4	**-102,6**	0,73	**< 0,001**	0,14	0,141
Elaeocarpaceae: *Vallea stipularis*	16	**-73,9**	-71,9	0,20	0,082	0,29	**0,033**
Sapindaceae: *Dodonaea viscosa*	20	-91,2	**-93,7**	0,12	0,133	0,01	0,740
Cunoniaceae: *Weinmannia bangii* -Adulto	38	-198,8	**-202,2**	0,38	**< 0,001**		
- Plántula	20	-107,4	-106,1	0,10	0,183		
Alstroemeriaceae: *Bomarea nervosa*	11	**-84,9**	-83,3	0,78	**< 0,001**		

* R^2 ajustado en caso de regresión cuadrática.

Plantas de *S. punctata*, *S. maturecalvans*, *G. longifolia* y *T. sambucifolia* evaluadas en áreas cercanas al centro de su rango presentaron valores de Fv/Fm próximas o mayores al valor óptimo (Fv/Fm = ~0,8), mientras que hacia los extremos del rango las plantas mostraron una disminución significativa (indicativo del aumento del nivel de estrés) (Fig. 3.1A-C). Por otra parte, valores de Fv/Fm en *B. latifolia* y *E. resinosa* disminuyó con la elevación. Plantas que crecen en la parte inferior del rango altitudinal de distribución (hasta aproximadamente la mitad en *B. latifolia* o hasta ¾ partes en *E. resinosa*) se encontraban con valores óptimos de Fv/Fm (≥ 0,8) y sólo en áreas cercanas al límite superior del rango presentaron señales de estrés (Fig. 3.1B,D).

Aunque valores de Fv/Fm en *B, horrida*, *V. stipularis* y *D. viscosa* no variaron con la elevación, se registraron que la mayor parte de la población se encuentran bajo cierto grado de estrés fisiológico (Fig. 3.1B,E,F).

En caso de *W. bangii*, los adultos presentaron un mayor estrés fisiológico a mayores elevaciones que en bajas elevaciones, mientras que las plántulas se encuentran bajo estrés en todo el rango de su distribución (Fig. 3.2A). Un patrón contrario a la mayoría de los árboles y arbustos presentó la especie herbácea del sotobosque *B. nervosa*. En esta especie, valores de Fv/Fm aumentó progresivamente con la elevación, llegando a alcanzar al valor óptimo (0,8) en el extremo superior del rango (Fig. 3.2B).

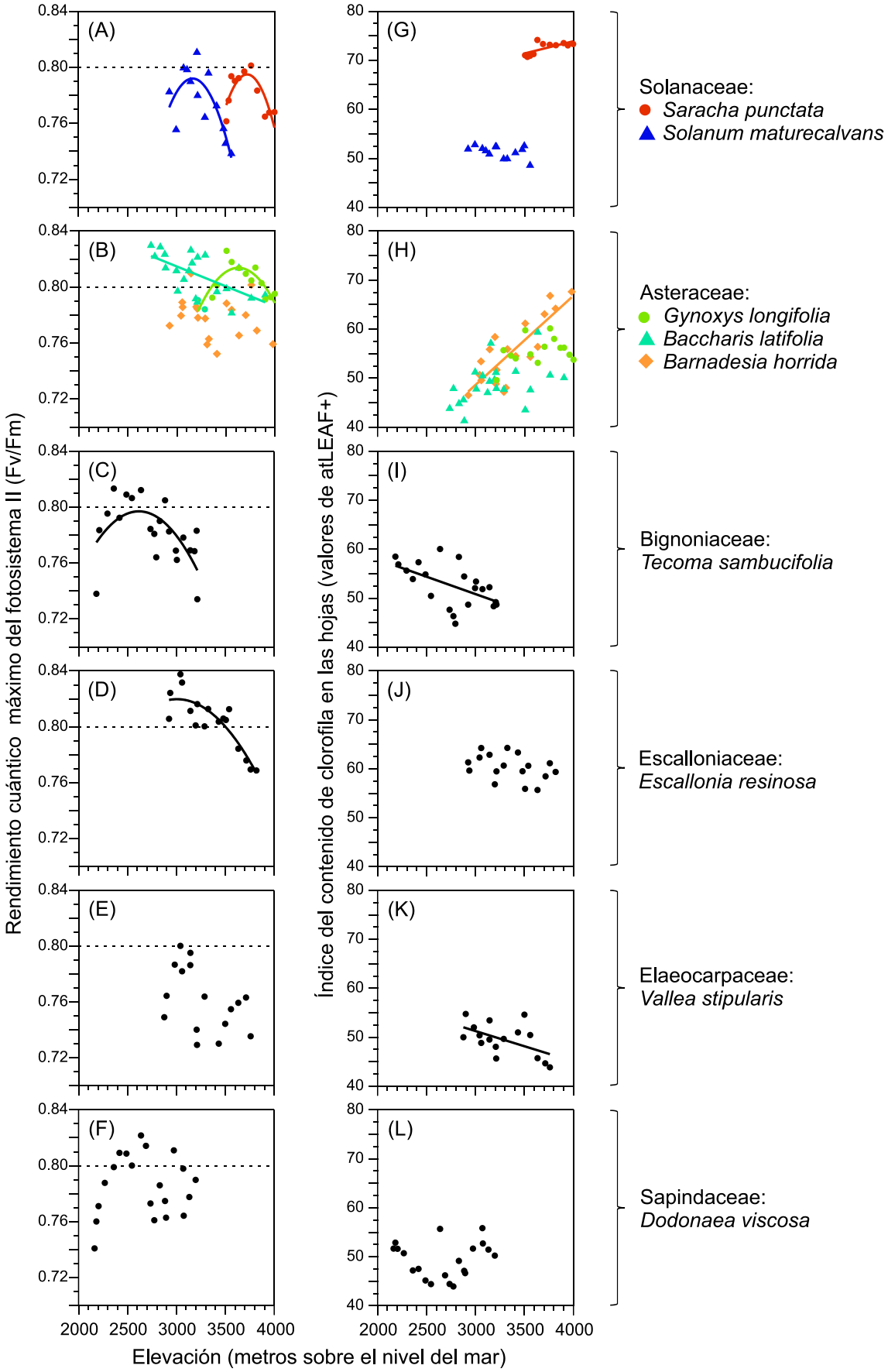
(A)
(B)
(C)
(D)
(E)
(F)
(G)
(H)
(I)
(J)
(K)
(L)
Rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (Fv/Fm)
Índice del contenido de clorofila en las hojas (valores de atLEAF+)
Elevación (metros sobre el nivel del mar)
Solanaceae:
Saracha punctata
Solanum maturecalvans
Asteraceae:
Gynoxys longifolia
Baccharis latifolia
Barnadesia horrida
Bignoniaceae:
Tecoma sambucifolia
Escalloniaceae:
Escallonia resinosa
Elaeocarpaceae:
Vallea stipularis
Sapindaceae:
Dodonaea viscosa

Figura 3.1. Rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (Fv/Fm) y contenido de clorofila foliar en relación a la elevación para nueve especies de plantas (indicado al lado derecho de las figuras) en bosque estacional de los Andes al sur de Perú. Los valores de Fv/Fm por debajo de 0,8 (línea discontinua) indican que la planta está bajo estrés fisiológico (Maxwell & Johnson, 2000; Vankoughnett *et al.*, 2016). Líneas continuas representa el mejor ajuste de los datos a regresión cuadrática [$E = b_0 + b_1(e) + b_2(e)^2$] o regresión linear [$E = b_0 + b_1(e)$] – e es la elevación en relación al nivel del mar.

En la mayoría de las especies (*S. maturecalvans*, *G. longifolia*, *B. latifolia*, *E. resinosa* y *D. viscosa*) el contenido de clorofila foliar fue similar entre los individuos que crecen en diferentes elevaciones de su rango de distribución (Fig. 3.1A,B,J,L, Tabla 3.1). En plantas de *S. punctata* y *B. horrida* el contenido de clorofila aumentó a medida que la planta crece a mayores elevaciones (Fig. 3.1A,B, Tabla 3.1), mientras que en *T. sambucifolia* y *V. stipularis* se encontró una relación inversa (es decir, disminuyó con elevación) (Fig. 3.1I,K, Tabla 3.1). En general, valores del contenido relativo de clorofila foliar de las nueve especies evaluadas no se relacionó con los valores de Fv/Fm.

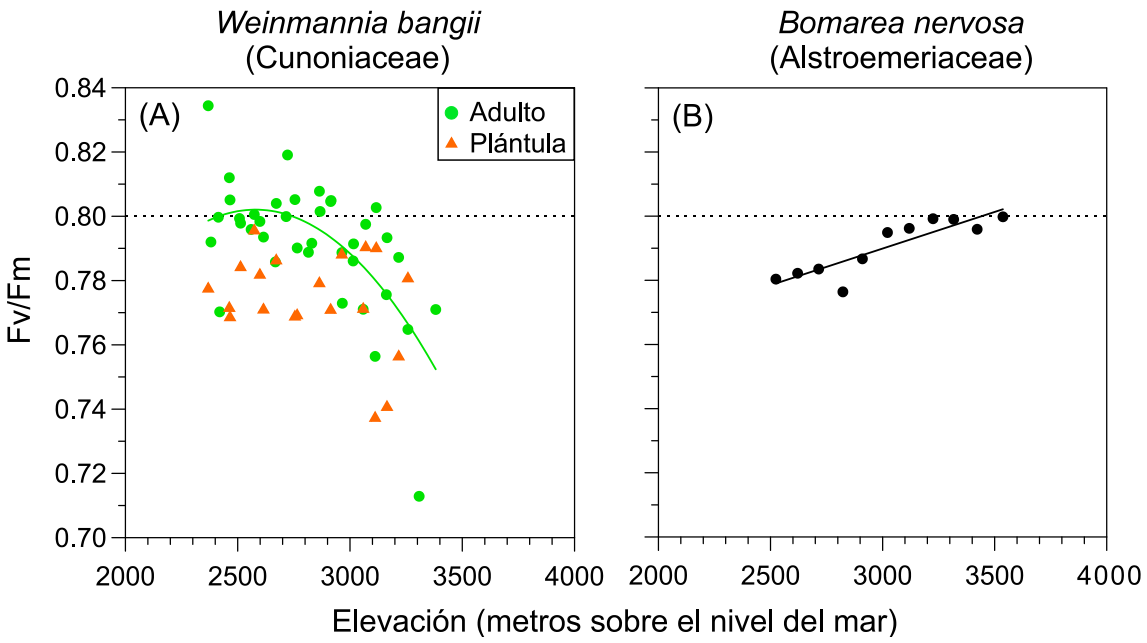

Figura 3.2. Relación entre la elevación y el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (Fv/Fm) para adultos y plántulas de *Weinmannia bangii* (A) y adultos de *Bomarea nervosa* (B) en los Andes al sur de Perú. Los valores de Fv/Fm por debajo de 0,8 (línea discontinua) indican que la planta está bajo estrés fisiológico (Maxwell & Johnson, 2000; Vankoughnett *et al.*, 2016). Líneas continuas representa el mejor ajuste de los datos a regresión cuadrática [$E = b_0 + b_1(e) + b_2(e)^2$] o regresión linear [$E = b_0 + b_1(e)$] – e es la elevación en relación al nivel del mar.

Discusión

Los resultados encontrados indican que los rasgos fisiológicos relacionados con la actividad fotosintética de varias especies plantas varían con la elevación y esta variación no está relacionada a la forma de vida de la planta ni a la amplitud de distribución en el lugar de estudio. En cinco especies (*S. punctata*, *S. maturecalvans*, *G. longifolia*, *T. sambucifolia* y adultos de *W. bangii*) se detectaron indicios de mayor estrés fisiológico (es decir, menores valores de Fv/Fm) en los extremos del rango, y en

dos especies (*B. latifolia* y *E. resinosa*) sólo en la parte superior del rango. Estas siete especies en conjunto presentaron una fuerte disminución de valores de Fv/Fm cerca al margen superior del rango. Por otra parte, en tres especies (*B. horrida*, *V. stipularis* y *D. viscosa*), incluyendo las plántulas de *W. bangii*, no presentaron variación altitudinal del estrés, pero notándose que la mayor parte de la población se encuentra con estrés. Un patrón diferente de variación altitudinal se encontró en *B. nervosa*, siendo que individuos que crecen en la parte inferior del rango se encuentran con estrés fisiológico. Finalmente, la variación altitudinal del contenido de clorofila foliar se detectó para cuatro de las nueve especies evaluadas y no fue consistente con la variación de Fv/Fm.

La fuerte disminución de valores de Fv/Fm en los márgenes superiores del rango de distribución altitudinal de las especies posiblemente está relacionada a la influencia de mayor radiación solar y/o variación de las propiedades nutricionales del suelo. A altas elevaciones la radiación solar es más intensa (Rapp & Silman, 2012) y la concentración de macronutrientes varía (véase capítulo 1 de la tesis). Es ampliamente conocido que el exceso de luz puede generar disminución de la actividad fotoquímica del PSII (conocida como foto-inhibición) (Yoshioka & Yamamoto, 2011; Yoshioka-Nishimura *et al.*, 2014; Pospíšil, 2016), básicamente al limitar la trasferencia de energía y transporte de electrones (Pospíšil, 2016). Por otro lado, la deficiencia de magnesio (Mg) puede ser otra posible razón para la disminución de Fv/Fm en los márgenes superiores del rango. La alta concentración de calcio en suelo de mayores elevaciones probablemente limita la absorción de magnesio (Mg) (véase Capítulo 1) por ser antagonistas estas dos macronutrientes (Brady *et al.*, 2005; Barker & Pilbeam, 2015). Estudios previos han mostrado que la deficiencia de Mg causa disminución de Fv/Fm en varias especies de plantas, como resultado de la pérdida de pigmentos de la antena (clorofila) (Laing *et al.*, 2000; Hariadi & Shabala, 2004; Hermans *et al.*, 2004; Yang *et*

al., 2012; Farhat *et al.*, 2016). Magnesio es un elemento esencial para la formación de la estructura química de la clorofila y, como tal, la deficiencia puede disminuir su concentración y afectar la eficiencia fotoquímica (Farhat *et al.*, 2016). Esto es coherente con la disminución del contenido de clorofila a mayores elevaciones para algunas especies (*T. sambucifolia* y *V. stipularis*), pero contrastante para otras (*S. punctata* y *B. horrida*). Esta variación inter-específica del contenido de clorofila puede también sugerir la sensibilidad específica a la deficiencia de Mg. En concordancia, para *Helianthus annuus* se ha reportado que la deficiencia de Mg no influye sobre la eficiencia fotoquímica (Lasa *et al.*, 2000).

Una posible razón que explique la disminución de Fv/Fm en plantas que crecen en margen inferior del rango podría ser la alta temperatura (en relación al rango de ocurrencia de la especie). La fotosíntesis es uno de los procesos más sensibles al calor y, dentro del aparato fotosintético, el fotosistema II es el componente más termolábil de la cadena de transporte de electrones (Čajánek *et al.*, 1998; Georgieva *et al.*, 2000). Así, la reducción de la transferencia de electrones se manifiesta como resultado de la modificación estructural causado en el PSII cuando la planta experimente temperaturas elevadas (Georgieva *et al.*, 2000; Mathur *et al.*, 2011; Dankov *et al.*, 2015; Jumrani *et al.*, 2016). En adición, altas temperaturas también reducen el contenido de clorofila, por el daño que causan en su estructura química (Dankov *et al.*, 2015), como podría ser el caso de *S. punctata* y *B. horrida*.

El rango altitudinal de las especies en el lugar del estudio (en adelante, rango local) no siempre representó la amplitud reportada para otras regiones (en adelante, rango general) (Tabla 3.1). Algunas ocurrieron en similar amplitud así como reportado para otras regiones (por ejemplo, *G. longifolia*), pero otras especies ocurrieron en menor rango. Bajo este escenario, el patrón de variación altitudinal de Fv/Fm parece estar

relacionada a la proporción del rango local en relación al rango general. En especies que ocurrieron en gran porción (>60%) respecto al rango general se distinguió un patrón de variación de Fv/Fm consistente a la hipótesis teórica – es decir, mayor estrés en los márgenes del rango que en el centro (Sexton *et al.*, 2009). Estas especies fueron: *S. punctata*, *S. maturecalvans*, *G. longivolia*, *T. sambucifolia* y *W. bangii*. En contraparte, especies que presentaron un patrón diferente de variación de Fv/Fm fueron aquellas que ocurrieron en rango local mucho menor comparado al rango general (Tabla 3.1). Por ejemplo, se podría asumir que plantas de *B. latifolia* y *E. resinosa* probablemente toleran temperaturas mayores – no se detectó estrés en la parte inferior del rango – ya que en otros lugares crecen 1100-1700 m más debajo de lo que ocurre en el lugar de estudio (Tabla 3.1). Un caso especial fue el de *B. nervosa* que aumentó los valores de Fv/Fm en el margen alto de su rango, a pesar de que no existe reporte de ocurrencia para mayores elevaciones (Tabla 3.1). A menores elevaciones del bosque húmedo los árboles son de gran altura, el tamaño disminuye con elevación y el dosel también se ralea, lo que podría permitir mayor incidencia de luz al sotobosque y mejorar el desempeño fotoquímico en *B. nervosa*.

En resumen, los resultados apoyan la hipótesis de que los rasgos de la planta varía entre individuos que crecen en distintas altitudes de su rango de distribución altitudinal (Sexton *et al.*, 2009). Sin embargo, el patrón de variación fue específico, no se relacionó a la forma de vida de la planta o amplitud del rango.

Anexo

Tabla A3.1. Lista de referencias que fueron usados para determinar el rango de distribución altitudinal de las once especies estudiadas mostrada en la Fig. 3.1.

Familia: *Especie**	**Referencia**
Solanaceae:	
Saracha punctata	(Fuentes, 2005; Aguirre-Mendoza *et al.*, 2015)
Solanum maturecalvans	(Galán de Mera *et al.*, 2002; Knapp, 2002; Araujo-Murakami *et al.*, 2005; León *et al.*, 2010)
Asteraceae:	
Gynoxys longifolia	(Parra Rondinel *et al.*, 2004; Jørgensen *et al.*, 2014)
Baccharis latifolia	(Cotler & Maass, 1999; Jørgensen *et al.*, 2014; Aguirre-Mendoza *et al.*, 2015)
Barnadesia horrida	(Urtubey, 1999; Galán de Mera *et al.*, 2002)
Bignoniaceae:	
Tecoma sambucifolia	(Cotler & Maass, 1999; Reynel *et al.*, 2006; Wood, 2008)
Escalloniaceae:	
Escallonia resinosa	(Cotler & Maass, 1999; Reynel *et al.*, 2006; Jørgensen *et al.*, 2014)
Elaeocarpaceae:	
Vallea stipularis	(Reynel *et al.*, 2006; González-M & López-Camacho, 2012; Jørgensen *et al.*, 2014)
Sapindaceae:	
*Dodonaea viscosa**	(Reynel *et al.*, 2006; Harrington & Gadek, 2009; Jørgensen *et al.*, 2014)
Cunoniaceae:	
Weinmannia bangii	(Bradford, 1998; Rapp *et al.*, 2012; Jørgensen *et al.*, 2014; Farfan-Rios *et al.*, 2015)
Alstroemeriaceae:	
Bomarea nervosa	(Hofreiter, 2006; Hofreiter & Rodríguez, 2006)

Referencia

Aguirre-Mendoza Z, Aguirre N, Merino B, Ochoa I (2015) Los páramos del Parque Nacional Podocarpus: una aproximación a su diversidad ecosistémica y florística. In: *Cambio climático y Biodiversidad: Estudio de caso de los páramos del Parque Nacional Podocarpus, Ecuador* (eds Aguirre N, Ojeda-Luna T, Eguiguren P, Aguirre-Mendoza Z), p. 272. EDILOJA Cía. Ltda.

Araujo-Murakami a., Jørgensen PM, Maldonado C, Paniagua-Zambrana N (2005) Composición florística y estructura del bosque de ceja de monte en Yungas, sector de Tambo Quemado- Pelechuco, Bolivia. *Ecología en Bolivia*, **40**, 325–338.

Baker NR (2008) Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annual review of plant biology*, **59**, 89–113.

Barker AV, Pilbeam DJ (2015) *Handbook of plant nutrition*, Second ed. edn. Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL, 773 pp.

Bradford JC (1998) A Cladistic Analysis of Species Groups in Weinmannia (Cunoniaceae) Based on Morphology and Inflorescence Architecture. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **85**, 565–593.

Brady KU, Kruckeberg AR, Bradshaw JHD (2005) Evolutionary Ecology of Plant Adaptation To Serpentine Soils. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**, 243–266.

Brown JH (2014) Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography*, **41**, 8–22.

Čajánek M, Štroch M, Lachetová I, Kalina J, Špunda V (1998) Characterization of the photosystem II inactivation of heat-stressed barley leaves as monitored by the various parameters of chlorophyll a fluorescence and delayed fluorescence. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, **47**, 39–45.

Cotler H, Maass JM (1999) Tree Management in the Northwestern Andean Cordillera of Peru. *Mountain Research and Development*, **19**, 153–160.

Dankov K, Rashkov G, Misra AN, Apostolova EL (2015) Temperature sensitivity of photosystem II in isolated thylakoid membranes from fluridone-treated pea leaves.

Turkish Journal of Botany, **39**, 420–428.

Ettinger A, Hillerislambers J (2017) Competition and facilitation may lead to asymmetric range shift dynamics with climate change. *Global Change Biology*, 1–13.

Ettinger AK, Ford KR, HilleRisLambers J (2011) Climate determines upper, but not lower, altitudinal range limits of Pacific Northwest conifers. *Ecology*, **92**, 1323–1331.

Farfan-Rios W, Garcia-Cabrera K, Salinas N, Raurau-Quisiyupanqui MN, Silman MR (2015) Lista anotada de árboles y afines en los bosques montanos del sureste peruano: La importancia de seguir recolectando. *Revista Peruana de Biologia*, **22**, 145–174.

Farhat N, Elkhouni A, Zorrig W, Smaoui A, Abdelly C, Rabhi M (2016) Effects of magnesium deficiency on photosynthesis and carbohydrate partitioning. *Acta Physiologiae Plantarum*, **38**.

Fuentes A (2005) Una introducción a la vegetación de la región de Madidi. *Ecología en Bolivia*, **40**, 1–31.

Galán de Mera A, Rosa MV, Cáceres C (2002) Una Aproximación Sintaxonómica Sobre la Vegetación del Perú. Clases, Órdenes y Alianzas. *Acta Botanica Malacitana*, **27**, 75–103.

Georgieva K, Tsonev T, Velikova V, Yordanov I (2000) Photosynthetic activity during high temperature treatment of pea plants. *Journal of Plant Physiology*, **157**, 169–176.

González-M R, López-Camacho R (2012) Catálogo De Las Plantas Vasculares De Ráquira (Boyacá), Flora Andina En Un Enclave Seco De Colombia. *Colombia Forestal*, **15**, 55–103.

Hargreaves AL, Samis KE, Eckert CG (2014) Are Species ' Range Limits Simply Niche Limits Writ Large ? A Review of Transplant Experiments beyond the Range. *The American naturalist*, **183**, 157–173.

Hariadi Y, Shabala S (2004) Screening broad beans (Vicia faba) for magnesium

deficiency. II. Photosynthetic performance and leaf bioelectrical responses. *Functional Plant Biology*, **31**, 539–549.

Harrington MG, Gadek PA (2009) A species well travelled - The Dodonaea viscosa (Sapindaceae) complex based on phylogenetic analyses of nuclear ribosomal ITS and ETSf sequences. *Journal of Biogeography*, **36**, 2313–2323.

Hermans C, Johnson GN, Strasser RJ, Verbruggen N (2004) Physiological characterisation of magnesium deficiency in sugar beet: Acclimation to low magnesium differentially affects photosystems I and II. *Planta*, **220**, 344–355.

Hofreiter A (2006) Revision of Bomarea subgenus Sphaerine (Alstroemeriaceae). *Nordic Journal of Botany*, **24**, 117–141.

Hofreiter A, Rodríguez E (2006) The Alstroemeriaceae in Peru and neighbouring areas Alstroemeriaceae en Perú y áreas vecinas. *Revista Peruana de Biología*, **13**, 5–69.

Jørgensen PM, Nee MH, Beck SG (2014) *Catálogo de las Plantas Vasculares de Bolivia* (eds Jørgensen PM, Nee MH, Beck SG). Missouri Botanical Garden Press.

Jumrani K, Bhatia VS, Pandey GP (2016) Impact of elevated temperatures on specific leaf weight, stomatal density, photosynthesis and chlorophyll fluorescence in soybean. *Photosynthesis Research*, **0**, 0.

Kirschbaum MUF (2004) Direct and indirect climate change effects on photosynthesis and transpiration. *Plant Biology*, **6**, 242–253.

Knapp S (2002) Solanum section Geminata (Solanaceae). *Flora Neotropica Monographs*, **84**, 1–405.

Laing W, Greer D, Sun O, Beets P, Lowe A, Payn T (2000) Physiological impacts of Mg deficiency in Pinus radiata: Growth and photosynthesis. *New Phytologist*, **146**, 47–57.

Lasa B, Frechilla S, Aleu M, González-Moro B, Lamsfus C, Aparicio-Tejo PM (2000) Effects of low and high levels of magnesium on the response of sunflower plants grown with ammonium and nitrate. *Plant and Soil*, **225**, 167–174.

León B, Young KR, Roque J, Cano A (2010) Nuevos registros de plantas de la zona alta

del Parque Nacional Río Abiseo, Perú. *Arnaldoa*, **17**, 45–77.

Mathur S, Jajoo A, Mehta P, Bharti S (2011) Analysis of elevated temperature-induced inhibition of photosystem II using chlorophyll a fluorescence induction kinetics in wheat leaves (Triticum aestivum). *Plant Biology*, **13**, 1–6.

Maxwell K, Johnson GN (2000) Chlorophyll fluorescence--a practical guide. *Journal of experimental botany*, **51**, 659–668.

Mod HK, Scherrer D, Luoto M, Guisan A, Scheiner S (2016) What we use is not what we know: environmental predictors in plant distribution models. *Journal of Vegetation Science*, **27**, 1308–1322.

Murchie EH, Lawson T (2013) Chlorophyll fluorescence analysis: A guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany*, **64**, 3983–3998.

Novichonok E V., Novichonok AO, Kurbatova JA, Markovskaya EF (2016) Use of the atLEAF+ chlorophyll meter for a nondestructive estimate of chlorophyll content. *Photosynthetica*, **54**, 130–137.

Parra Rondinel F, Torres Guevara J, Ceroni Stuva A (2004) Composición florística y vegetación de una microcuenca andina: El Pachachaca (Huancavelica). *Ecología Aplicada*, **3**, 9–16.

Percival GC (2005) The use of chlorophyll fluorescence to identify chemical and environmental stress in leaf tissue of three oak (Quercus) species. *Journal of Arboriculture*, **31**, 215–227.

Pospíšil P (2016) Production of Reactive Oxygen Species by Photosystem II as a Response to Light and Temperature Stress. *Frontiers in Plant Science*, **7**, 1151–60.

Rapp JM, Silman MR (2012) Diurnal, seasonal, and altitudinal trends in microclimate across a tropical montane cloud forest. *Climate Research*, **55**, 17–32.

Rapp JM, Silman MR, Clark JS, Girardin CAJ, Galiano D, Tito R (2012) Intra- and interspecific tree growth across a long altitudinal gradient in the Peruvian Andes. *Ecology*, **93**, 2061–2072.

Reynel C, Pennington TD, Pennington RT, Marcelo T, Daza A (2006) *Arboles útiles del Ande peruano= una guía de identificación, ecología y propagación de las especies de la Sierra y los Bosques Montanos en el Perú*. Tarea grafica Educativa, Lima, Peru.

Richardson AD, Duigan SP, Berlyn GP (2002) An evaluation of noninvasive methods to estimate\rfoliar chlorophyll content. *New Phytologist*, **153**, 185–194.

Sexton JP, Mcintyre PJ, Angert AL, Rice KJ (2009) Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology & Systematics*, **40**, 415–436.

Urtubey E (1999) Revision del Genero Barnadesia (Asteraceae : Barnadesioideae , Barnadesieae). *annals of the Missouri Botanical Garden*, **86**, 57–117.

Vankoughnett MR, Way DA, Henry HAL (2016) Late winter light exposure increases summer growth in the grass Poa pratensis: Implications for snow removal experiments and winter melt events. *Environmental and Experimental Botany*, **131**, 32–38.

Wood JRI (2008) A revision of Tecoma Juss. (Bignoniaceae) in Bolivia. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **156**, 143–172.

Yang GH, Yang LT, Jiang HX, Li Y, Wang P, Chen LS (2012) Physiological impacts of magnesium-deficiency in Citrus seedlings: Photosynthesis, antioxidant system and carbohydrates. *Trees - Structure and Function*, **26**, 1237–1250.

Yoshioka M, Yamamoto Y (2011) Quality control of Photosystem II: Where and how does the degradation of the D1 protein by FtsH proteases start under light stress? - Facts and hypotheses. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, **104**, 229–235.

Yoshioka-Nishimura M, Nanba D, Takaki T et al. (2014) Quality control of photosystem II: Direct imaging of the changes in the thylakoid structure and distribution of FtsH proteases in spinach chloroplasts under light stress. *Plant and Cell Physiology*, **55**, 1255–1265.

Consideraciones finales

El conjunto de los resultados del estudio mostrados en esta tesis revelan que el cambio climático es una amenaza real e inminente tanto para plantas agrícolas como para plantas silvestres. Así mismo, se reveló que la vulnerabilidad al calentamiento incrementa para plantas que crecen a menores elevaciones de su rango de distribución altitudinal. Este estudio representa uno de las primeras pruebas experimentales realizadas en campo sobre los efectos directos e indirectos de futuros escenarios del cambio climático en la planta. Como tal, los resultados servirán de base para futuros estudios relacionados y para desarrollar estrategias de gestión efectiva en el intento de reducir los futuros impactos del cambio climático global. Se destaca que la gestión de estrategias debe tener en cuenta no sólo factores climáticos, sino también respuestas biológicas, generalmente omitidos en la mayoría de los estudios. La migración ascendente podría ser una opción favorable tanto para especie cultivadas como para plantas silvestres. Sin embargo, existen varios factores que podría limitar la migración, entre los principales son: la indisponibilidad de área a mayores elevaciones (p.ej., en caso de papa y otras especies que crecen en la cima de la montaña), variación en concentración de nutrientes, incapacidad para invadir nuevas hábitats (p.ej., *W. bangii* al pajonal).

En la tercera parte de la tesis también se mostró que los rasgos fisiológicos (rendimiento cuántico máximo del fotosistema II – Fv/Fm y contenido ce clorofila foliar) de la mayoría de las especies de plantas varían entre individuos que se distribuye a lo largo de su amplitud del rango. Estos cambios probablemente son por la influencia de mayor radiación solar y/o deficiencia de magnesio en el margen superior, y al efecto de mayor temperatura en la parte inferior del rango. Valores de Fv/Fm menores a 0,8

indica que las plantas se encuentran con estrés fisiológico. Así, para la mayoría de las especies se encontró que plantas en los extremos de los rangos presentan mayor estrés fisiológico, consistente a la hipótesis teórica. Estos resultados contribuyen para un mejor entendimiento de la distribución local y regional de las especies de plantas.