

**EFFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN SOBRE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL
ASOCIADA A LA BIOMASA AEREA DE UN BOSQUE ALTO-ANDINO DE
CUNDINAMARCA**

**TRABAJO DE GRADO COMO REQUISITO PARA OPTAR AL TÍTULO DE
MAGÍSTER EN MANEJO, USO Y CONSERVACIÓN DEL BOSQUE.**

SLENDY JULIETH RODRÍGUEZ ALARCÓN

**UNIVERSIDAD DISTRITAL FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS
FACULTAD DE MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES
MAESTRÍA MANEJO, USO Y CONSERVACIÓN DEL BOSQUE**

2017

**EFFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN SOBRE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL
ASOCIADA A BIOMASA AÉREA DE UN BOSQUE ALTO-ANDINO DE
CUNDINAMARCA.**

SLENDY JULIETH RODRÍGUEZ ALARCÓN

**TRABAJO DE GRADO COMO REQUISITO PARA OPTAR AL TÍTULO DE
MAGÍSTER EN MANEJO, USO Y CONSERVACIÓN DEL BOSQUE.**

DIRECTOR.

PhD. NELLY RODRÍGUEZ ERASO

CODIRECTOR.

PhD (c). RENÉ LÓPEZ CAMACHO

**UNIVERSIDAD DISTRITAL FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS
FACULTAD DE MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES
MAESTRÍA EN MANEJO, USO Y CONSERVACIÓN DEL BOSQUE**

2017

APROBADO

NELLY RODRÍGUEZ ERASO, Ph.D.
PhD. Ecología terrestre.
Directora

RENÉ LÓPEZ CAMACHO, Ph.D(c)
PhD(c). Ciencias Línea Ecología
Codirector

EVALUADOR 1

EVALUADOR 2

DEDICATORIA

*“A mi amado abuelo y fiel ejemplo Pablo Rodríguez, y a mi tía siempre niña Cristina Q.E.P.D.
También a mi guerrera y luchadora abuela”*

AGRADECIMIENTOS

Especial agradecimiento a la Universidad Distrital Francisco José de Caldas por permitir el uso de laboratorios y equipos, al Programa de Estímulos a la Investigación Thomas van der Hammen por la beca otorgada para la financiación de una parte de la investigación, a los habitantes locales por la ayuda, carisma e información brindada, y a la Reserva Encenillo y los propietarios de los predios donde se establecieron las parcelas de monitoreo.

Mis sinceros agradecimientos a todas las personas que me han prestado su apoyo para la realización de este trabajo, especialmente a Nicolás y mis amigos por la enorme ayuda en campo, a Roy por su tiempo y muy oportuna orientación, y a Maribel por entenderme. Muchas gracias por su desinteresada ayuda. A Ivanov por la gran ayuda cartográfica y asesoría en la misma. A los compañeros del Herbario UDBC, a Juan Felipe del laboratorio de maderas, y a Carolina del laboratorio de suelos, por su colaboración en préstamos de equipos. A Eduardo S., Diego C., el profesor William A., Germán T. y Francisco F., por su cooperación en la determinación de especies, son excelentes botánicos. A Néstor y el profesor Felipe Ortíz, por sus asesorías estadísticas y uso del software R. A la profesora Ángela por sus valiosos comentarios. Al profesor Jair, los tutores de Tesis II, y el proyecto curricular de la maestría, por entender la dura etapa que atravecé en mi vida durante la asignatura.

A mis directores Dra. Nelly y Dr(c). René por sus orientaciones, sugerencias, tiempo, acompañamiento a lo largo del trabajo, y ayuda y compañía en la primera salida de campo. Gracias también por entender el duro proceso que viví el primer semestre de este año.

Un agradecimiento especial a mi familia por todo el apoyo, comprensión y cuidados (mamá, papá, hermanos, abuela), a mi papá por acompañarme a campo, y a mi abuelo (aunque ya no esté) por escucharme, animarme y aconsejarme para poder culminar una etapa más de mi formación académica, profesional y personal. Gracias por compartir la alegría de mis triunfos.

También expreso gracias de todo corazón a Nicolás por la incondicional ayuda y acompañamiento en el desarrollo de este trabajo, por escucharme y darme apoyo moral y compañía en momentos difíciles. A él, muchos éxitos siempre.

TABLA DE CONTENIDO

Capítulo único	1
RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN	3
MATERIALES Y MÉTODOS	9
Área de estudio.....	9
Caracterización del paisaje y categorización de fragmentos de bosque.....	11
Levantamiento de la vegetación y estimación de la biomasa aérea.	12
Diversidad funcional.	14
Análisis estadístico de los datos.	16
RESULTADOS.....	17
Configuración y estado de fragmentación del bosque.....	17
Biomasa aérea (AGB)	19
Relación entre fragmentación y diversidad funcional.....	20
DISCUSIÓN	24
Fragmentación del bosque.....	24
Biomasa aérea (AGB)	27
Relación entre fragmentación y diversidad funcional.....	29
CONCLUSIONES	32
RECOMENDACIONES	33
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	35
ANEXOS.....	49

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Métricas de paisaje calculadas para fragmentos de bosque denso bajo de los Municipios de La Calera y Guasca (Cundinamarca).	18
Tabla 2. Medidas de la diversidad funcional de árboles, a nivel comunitario, en tres categorías de fragmentación del bosque alto andino, Colombia.	21

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio y categorías de fragmentación.	10
Figura 2. Box-plot de variación de biomasa aérea (LogAGB Mg.ha ⁻¹) entre y en las tres categorías de fragmentación.	20
Figura 3. Análisis de correlación de Pearson entre la diversidad funcional y las métricas de fragmentación.	23

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Establecimiento de categorías de fragmentación a partir de las métricas de paisaje calculadas.....	49
Anexo 2. Mapa de coberturas de la tierra del área de estudio, discriminando hasta el nivel III de Corine Land Cover adaptado para Colombia.....	50
Anexo 3. Especies con mayor biomasa aérea (Log AGB, Mg.ha ⁻¹) aportada a cada categoría de fragmentación.....	51
Anexo 4. Biplot obtenido a partir de Análisis de Componentes Principales (ACP) para los índices de diversidad funcional y las categorías de fragmentación.....	51
Anexo 5. Correlaciones de Pearson entre las métricas de fragmentos y la diversidad funcional.	52
Anexo 6. Análisis de regresión lineal simple entre la diversidad funcional (variable dependiente) y las métricas de fragmentación (variable independiente).	53
Anexo 7. Box plot de variación de área basal (LogAB m ²) entre y en las tres categorías de fragmentación.....	54
Anexo 8. Dendograma de similitud de Bray-Curtis entre comunidades arbóreas muestreadas en diez (10) parcelas (P1 a P10) ubicadas en fragmentos pertenecientes a tres categorías de fragmentación.	55
Tabla S1. Lista de valores promedio de rasgos funcionales para las especies arbóreas en los fragmentos estudiados.....	56

Capítulo único
EFFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN SOBRE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL
ASOCIADA A BIOMASA AÉREA EN UN BOSQUE ALTO-ANDINO DE
CUNDINAMARCA.

**Effects of fragmentation on functional diversity associated with aboveground biomass in a
high andean forest of Cundinamarca.**

Autores:

SLENDY JULIETH RODRÍGUEZ ALARCÓN¹

NELLY RODRÍGUEZ ERASO²

RENÉ LÓPEZ CAMACHO³

RESUMEN

La fragmentación del bosque puede alterar procesos ecológicos fundamentales para la provisión de servicios ecosistémicos, donde la diversidad funcional es un componente sensible a sus efectos. Analizar la respuesta funcional de comunidades arbóreas a la fragmentación, puede aportar nuevos enfoques para conservación y manejo de bosques bajo escenarios de transformación. Esta investigación analiza los efectos de la fragmentación sobre la diversidad funcional arbórea asociada a biomasa aérea (AGB) en remanentes de bosque alto andino. Con base en cuatro métricas de paisaje se construyeron tres categorías de fragmentación, donde se establecieron 10 parcelas de 0.1ha. Se muestrearon todos los árboles vivos ($DAP \geq 5\text{cm}$), y se estimó AGB por parcela. Se midieron cuatro rasgos funcionales asociados a biomasa, y se calcularon tres componentes de la variedad funcional: CWM (dominancia), CWV (varianza) y DF (índices multirasgo). La categoría de fragmentos grandes tuvo mayor biomasa promedio (506.2 Mg ha^{-1}) respecto a fragmentos

¹ Maestría Manejo, Uso y Conservación del Bosque. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. slendyrodriguez@gmail.com Autora para correspondencia.

² PhD. Nelly Rodríguez Eraso. Docente investigadora Universidad Nacional de Colombia. nrodrigueze@unal.edu.co

³ PhD(c). René López Camacho. Docente investigador Universidad Distrital Francisco José de Caldas. renelopezcamacho@gmail.com

medianos (216.7 Mg ha⁻¹) y pequeños (187.8 Mg ha⁻¹). La fragmentación no exhibió efectos sobre la dominancia funcional, pero sí en la varianza de algunos rasgos. Se sugiere que el contraste de borde juega un papel crucial en la dispersión funcional, y que el interior del fragmento se mantiene estable en términos de funcionalidad asociada a biomasa. Se resalta la importancia de los fragmentos pequeños en el mantenimiento de la diversidad funcional arbórea y como reservorios de biomasa aérea, siendo importante considerarlos en las estrategias de conservación y conectividad de estos bosques.

Palabras Clave: Área del fragmento, configuración del paisaje, contraste de borde, densidad de madera, dispersión funcional, índices multirasgo, varianza ponderada de la comunidad.

ABSTRACT

Forest fragmentation can alter ecological processes that are fundamental to the provision of ecosystem services, where functional diversity is a component that is sensitive to its effects. Analyzing the functional response of tree communities to fragmentation, can provide new approaches for conservation and forests management under transformation scenarios. This research analyzes the effects of fragmentation on functional tree diversity associated to aboveground biomass (AGB) in high Andean forest remnants. Based on four landscape metrics, three categories of fragmentation were constructed, where 10 plots of 0.1ha were established. All live trees (DHB \geq 5cm) were sampled, and AGB was estimated per plot. Four functional traits associated to biomass were measured, and three components of the functional variety were calculated: CWM (dominance), CWV (variance) and DF (multi-trait indices). The category of large fragments had higher mean biomass (506.2 Mg ha⁻¹) than medium fragments (216.7 Mg ha⁻¹) and small fragments (187.8 Mg ha⁻¹). Fragmentation did not exhibit effects on functional dominance, but on the variance of some traits. It is suggested that edge contrast plays a crucial role in functional

dispersion, and that the interior of the fragment remains stable in terms of biomass-associated functionality. The importance of the small fragments in the maintenance of the tree functional diversity and as reservoir of aboveground biomass is emphasized, being important to consider them in the strategies of conservation and connectivity of these forests.

Key Words: Patch area, landscape configuration, edge contrast, wood density, functional dispersion, multi-trait index, community weighted variance.

INTRODUCCIÓN

El cambio en el uso del suelo y los procesos de fragmentación son considerados unas de las mayores amenazas para la biodiversidad a nivel mundial (Santos & Tellería, 2006; Secretaría del Convenio sobre la Diversidad Biológica, 2014). Algunas de las consecuencias de la fragmentación son la alteración de la cobertura vegetal y estratificación de los bosques (Hitimana *et al.*, 2004), así como perturbaciones en procesos ecológicos como productividad primaria, ciclaje de nutrientes, flujos microclimáticos, entre otros (Saunders *et al.*, 1991; Valladares *et al.*, 2006; Fischer & Lindenmayer 2007).

La fragmentación incrementa el número de parches de bosque y su aislamiento, separando el hábitat disponible para las poblaciones naturales debido a cambios abruptos de tamaño, forma y configuración de parches resultantes (Saunders *et al.*, 1991; Fahrig 2003). El tamaño y forma del fragmento, grado de aislamiento, y la influencia del borde por los filtros ambientales impuestos por la matriz, modifican la diversidad y composición de especies (Bender *et al.*, 1998; Fahrig 2003; Echeverría *et al.*, 2007; Duque *et al.*, 2013; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2013; Haddad *et al.*, 2015) y es probable que afecte la distribución de plantas y los ensamblajes arbóreos, cambios que pueden alterar funciones y procesos ecosistémicos (Haddad *et al.*, 2015; Mendes *et al.*, 2016). Por ejemplo,

condiciones estresantes ambientales son más fuertes en fragmentos pequeños, aislados, irregulares y con altos contrastes de borde, y pueden llegar a disminuir la variabilidad foliar comunitaria al filtrar especies con rasgos de hoja tolerantes al estrés, por ejemplo con alto contenido de materia seca (Arellano-Rivas *et al.*, 2016). Estos factores estresantes también pueden incrementar la mortalidad de árboles grandes al interior de fragmentos, dando paso al crecimiento de especies con menor densidad de madera y alta demanda de luz (alta área foliar específica), lo que llega a reducir la biomasa aérea (AGB) y el carbono almacenado (Laurance *et al.*, 1997, 2002; Nascimento & Laurance, 2004; Dantas de Paula *et al.*, 2011; Berenguer *et al.*, 2014; Chaplin-Kramer *et al.*, 2015). Procesos de disturbio o cambios en la estructura del paisaje, ocasionados por cambio de uso del suelo o fragmentación, pueden alterar los patrones de distribución de biomasa y las reservas de carbono en los bosques (Urquiza-Haas *et al.*, 2007).

La fragmentación puede afectar la diversidad de algunos rasgos funcionales de organismos y comunidades arbóreas, junto con las funciones ecosistémicas y propiedades ecológicas relevantes en la provisión de servicios ecosistémicos (Bonino 2006; Quétier *et al.*, 2007; Girão *et al.*, 2007; Mayfield *et al.*, 2010; Dantas de Paula *et al.*, 2011; Lavorel *et al.*, 2011; Houghton *et al.*, 2012). Por tanto, la diversidad funcional se ha considerado como un factor modificador y regulador de procesos y servicios ecosistémicos (Díaz *et al.*, 2006; Lavorel *et al.*, 2011; Lavorel 2013).

Dado que los procesos de fragmentación generan paisajes heterogéneos (Bastian and Steinhardt 2002; Lindenmayer & Fischer 2013), su estructura y configuración pueden ser considerados como filtros ecológicos importantes para explicar cambios en la composición y diversidad funcional (Dufлот *et al.*, 2014). Además, la frecuente evaluación de la relación entre la configuración espacial del parche y la diversidad medida como diversidad taxonómica (Fahrig 2003), confiere información nula o limitada sobre el rol funcional de las especies en el ecosistema (Swenson 2011). Una posible forma de examinar los efectos de la fragmentación de los bosques sobre las funciones ecosistémicas

de las especies y sus implicancias en la provisión de servicios ecosistémicos, es evaluar la diversidad funcional (Lavorel & Garnier 2002; Petchey & Gaston 2002; Casanoves *et al.*, 2011; Kooyman *et al.*, 2013; Magnago *et al.*, 2014), entendida como el valor, rango y variación de rasgos funcionales de los organismos que constituyen un ecosistema e influyen en su funcionamiento (Petchey & Gaston 2002; Diaz *et al.*, 2007; Tilman & Lehman 2013). Se ha considerado que este enfoque funcional caracterizará más apropiadamente la diversidad funcional de la comunidad que una clasificación en grupos funcionales, pues los rasgos se distribuyen de manera continua dentro de un ensamblaje, por lo que no existe una única clasificación óptima, y es probable que los grupos enmascaren importantes consecuencias funcionales de algunos rasgos y sobrestimen la redundancia funcional (Wright *et al.*, 2006). Además, el enfoque funcional utilizando índices ayuda a aumentar la comprensión de los efectos de la fragmentación del hábitat en el funcionamiento del ecosistema y proporcionar orientación para la conservación del mismo (de Frutos *et al.*, 2015). Este hecho sigue impulsando investigaciones que evalúen la provisión de servicios ecosistémicos con relación a características de las especies desde un enfoque funcional (Hooper *et al.*, 2005), y la integración de estudios en diversidad funcional a nivel de paisaje, especialmente en paisajes fragmentados (Diaz *et al.*, 2004; Tschardtke *et al.*, 2012).

Se han documentado trabajos que han hecho énfasis en la intensidad del uso del suelo y sus patrones espaciales, donde se ha encontrado disminución de la diversidad de plantas y cambios en la composición de rasgos funcionales asociados a la prestación de servicios (Foley, 2005; Quétier *et al.*, 2007a; Quétier *et al.*, 2009; Lin *et al.*, 2011). Los trabajos que exploran la diversidad funcional de plantas a través de gradientes de fragmentación son recientes y se han enfocado en rasgos reproductivos, de dispersión, regeneración y forma de crecimiento (Girão *et al.*, 2007; Kooyman *et al.*, 2013; May *et al.*, 2013; Sonnier *et al.*, 2014; Munguía-Rosas *et al.*, 2014; de Frutos *et al.*, 2015; Carneiro *et al.*, 2016; Mendes *et al.*, 2016), y rara vez hacen el enlace con la biomasa aérea (Ziter *et al.*, 2013; Magnago *et al.*, 2014). La biomasa aérea (AGB), como una propiedad ecosistémica

relacionada con el servicio ecosistémico de fijación y almacenamiento de carbono, es un importante indicador para la productividad del bosque (Houghton, 2005; Houghton *et al.*, 2009) y se ha considerado que está influenciada por la dominancia de algunos rasgos funcionales (Conti & Díaz 2013), y se ha reportado que las medias ponderadas de la comunidad (CWMs) del área foliar específica (AFE), la altura máxima (Hmax), la densidad de madera (DM) y el contenido foliar de materia seca (CFMS), son importantes predictores del incremento de biomasa aérea (Finegan *et al.*, 2015), y que ésta a su vez se asocia significativa y positivamente con la dispersión funcional (Ziter *et al.*, 2013; López 2015).

En Canadá se investigó el efecto de la fragmentación sobre las reservas de carbono en biomasa aérea y la diversidad funcional de especies de interés maderable en bosques manejados y sin manejar, considerando rasgos foliares, reproductivos y de tallo. Se encontró una relación positiva significativa entre la dispersión funcional y el carbono en biomasa aérea para los bosques no manejados, aumento en el stock de carbono con la conectividad y manejo del bosque, y una contribución significativa de los fragmentos pequeños a la diversidad florística regional y como reservas de carbono (Ziter *et al.*, 2013). En Brasil, la evaluación de los impactos de la fragmentación sobre el stock de carbono en biomasa aérea, estructura de la comunidad arbórea y en la diversidad funcional, utilizando rasgos funcionales asociados a los recursos alimenticios, dispersión, almacenamiento de carbono y estructura forestal, mostró que la fragmentación no tuvo un impacto significativo en la riqueza funcional, pero sí en la equidad y divergencia funcional, donde los fragmentos pequeños muestran mayor equidad (rasgos menos heterogéneos) y mayor divergencia funcional (menor redundancia funcional), y presentan también menor stock de carbono que los fragmentos grandes (Magnago *et al.*, 2014, 2015, 2016).

En Colombia, en el bosque alto andino se ha explorado algunos rasgos foliares y reproductivos en bordes con diferentes tipos de vegetación dominante (Montenegro & Vargas, 2008), y la relación

entre índices de diversidad funcional y biomasa aérea en bosques sucesionales (López, 2015). Encontraron que las especies de borde presentan amplia plasticidad que les permiten desempeños distintos que favorecen su colonización y mantenimiento en los diferentes hábitats de borde (Montenegro & Vargas, 2008), y que la dispersión funcional (FDis) y las medias ponderadas de la comunidad de los rasgos: área foliar específica (AFE), altura máxima (Hmax) y tasa de fotosíntesis neta máxima de las hojas (Amax), se relacionan significativamente con la biomasa aérea (López, 2015). Aldana & Stevenson (2016) investigaron la capacidad de fragmentos de bosque para acumular carbono en el piedemonte andino. Cuantificaron la variación en la densidad de madera de las especies arbóreas en estos fragmentos, y hallaron que los fragmentos grandes son los de mayor diversidad y frecuencia de especies con altos valores de densidad de madera, aunque los fragmentos pequeños albergan especies que pueden tener altas tasas de crecimiento y altos valores de densidad de madera (Aldana & Stevenson, 2016). A su vez, Aldana *et al.*, (2017) estudiaron rasgos de dispersión de especies de árboles y variación de biomasa aérea como resultado de la fragmentación en los bosques de tierras bajas de las cuencas del Orinoco, Amazonas y Magdalena, y concluyen que el número de árboles grandes es la variable más importante que determina la magnitud de stocks de biomasa aérea, y que estos stocks se ven afectados negativamente por la fragmentación y la pérdida de riqueza de especies (Aldana *et al.*, 2017).

En Colombia, los cambios más acentuados en los procesos de transformación y degradación de la cobertura vegetal desde el análisis de patrones de fragmentación, han ocurrido en el orobioma andino y altoandino de la Cordillera Oriental, los cuales se consideran biomas con prioridad de conservación en los Andes colombianos (Armenteras & Rodríguez 2007), contemplados *hotspot* de biodiversidad a nivel mundial y un corredor biológico natural con altos grados de endemismo y riqueza de especies (Castaño-Uribe 2002; Orme *et al.*, 2005). Los bosques andinos y alto andinos ubicados en Cundinamarca, son quizás los que mayores presiones de uso han tenido debido a intensas actividades asociadas con cultivos agrícolas, ganadería y procesos de urbanización

acompañados de construcciones viales, pues se ubican cerca de la ciudad capital en una de las zonas de la región Andina que ha experimentado importantes cambios en la cobertura del suelo (Rubiano *et al.*, 2017). Esto hace más vulnerable la pérdida de cobertura forestal en el área metropolitana que rodea a Bogotá, siendo un escenario importante para conocer la respuesta de la diversidad funcional relacionada con la biomasa aérea ante los procesos de fragmentación, así como para conocer el rol funcional de remanentes pequeños que aún persisten.

En el bosque alto andino colombiano se ha investigado algunos rasgos foliares y reproductivos en bordes con diferentes tipos de vegetación dominante (Montenegro & Vargas 2008), y la relación entre índices de diversidad funcional y biomasa aérea en bosques sucesionales (López 2015). No obstante, a nivel mundial son pocos los estudios que abarcan cómo la fragmentación afecta la diversidad funcional relacionada con la productividad y los stocks de biomasa aérea en bosques (Aldana & Stevenson, 2016; Magnago *et al.*, 2014; Ziter *et al.*, 2013), y no se encuentran reportes de este tipo para bosques alto andinos colombianos.

Evaluar las variaciones en las propiedades ecosistémicas asociadas a servicios, desde la ecología funcional, y estudiar la diversidad funcional desde la perspectiva que brinda la ecología del paisaje, amplía el análisis para conocer la función de los ecosistemas y su respuesta ante diferentes cambios como la fragmentación.

En este estudio el objetivo fue investigar los efectos de la fragmentación sobre la diversidad funcional arbórea asociada a la biomasa aérea en un bosque alto andino de Colombia, a través de: a) determinar la configuración del paisaje del bosque por medio de indicadores que permitan evaluar su estado de fragmentación; b) caracterizar la diversidad funcional mediante medias ponderadas de la comunidad (CWM) y varianzas ponderadas de la comunidad (CWV), e índices multirasgo (DF) en tres categorías de fragmentación, a partir de la cuantificación de cuatro rasgos funcionales arbóreos asociados a la biomasa aérea; y c) evaluar la relación entre la fragmentación del bosque y

la diversidad funcional. Esto con el fin de aportar información que ayude a la gestión para la conservación de su biodiversidad y servicios ecosistémicos. Hipotetizamos que los fragmentos pequeños, irregulares, aislados, y rodeados de coberturas que elevan su contraste de borde, podrían ser negativamente relacionados con diversidad funcional asociada a esta propiedad ecosistémica, ya que la pérdida de funciones es mayor a lo largo del tiempo en fragmentos pequeños y aislados (Haddad *et al.*, 2015), los cuales tienden a mantener menores cantidades de reservas de biomasa aérea (Haddad *et al.*, 2015; Magnago *et al.*, 2015, 2016).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio.

El estudio se realizó en los bosques de la franja alto andina, entre 2.800 a 3200 m de altitud (Cuatrecasas, 1958; Rangel-Ch, 2000; Tobón, 2009) de los municipios de Guasca y La Calera, en el departamento de Cundinamarca (**Figura 1**), con una extensión total de 692.3 km². La zona registra una precipitación anual que varía entre 800 y 1500 mm anuales, con temperatura media entre 7 y 13°C, presentando un régimen de humedad de semi-húmedo hasta muy húmedo (IDEAM, 2010; Corpoguavio, 2012).

Los suelos predominantes en la región son del orden de los inceptisoles, de la asociación *Humic Dystrudepts* y *Andic Dystrudepts*, con presencia de algunos andisoles *Typic Hapludands*; de texturas finas a medianamente gruesas, fuertemente ácidos y formados a partir de un material parental de rocas sedimentarias arenosas y limoarcillosas (IGAC, 2000; IGAC, 2014). Estos bosques pertenecen al Orobioma andino y altoandino de la Cordillera Oriental, y se caracterizan por estar constituidos por fragmentos dispersos inmersos en una matriz agropecuaria de cultivos mixtos (Rodríguez *et al.*, 2004). Gran parte de los fragmentos hacen parte del área de amortiguación del Parque Nacional Natural (PNN) Chingaza, y la Reserva Forestal Protectora (RFP) del Río Blanco

Algunos se localizan en la Reserva Biológica del Encenillo (municipio de Guasca) donde se encuentra uno de los mejores relictos de bosques andinos primarios de la Cordillera Oriental en los que predomina *Weinmannia tomentosa* L.f. (Rangel-Ch, 2000).

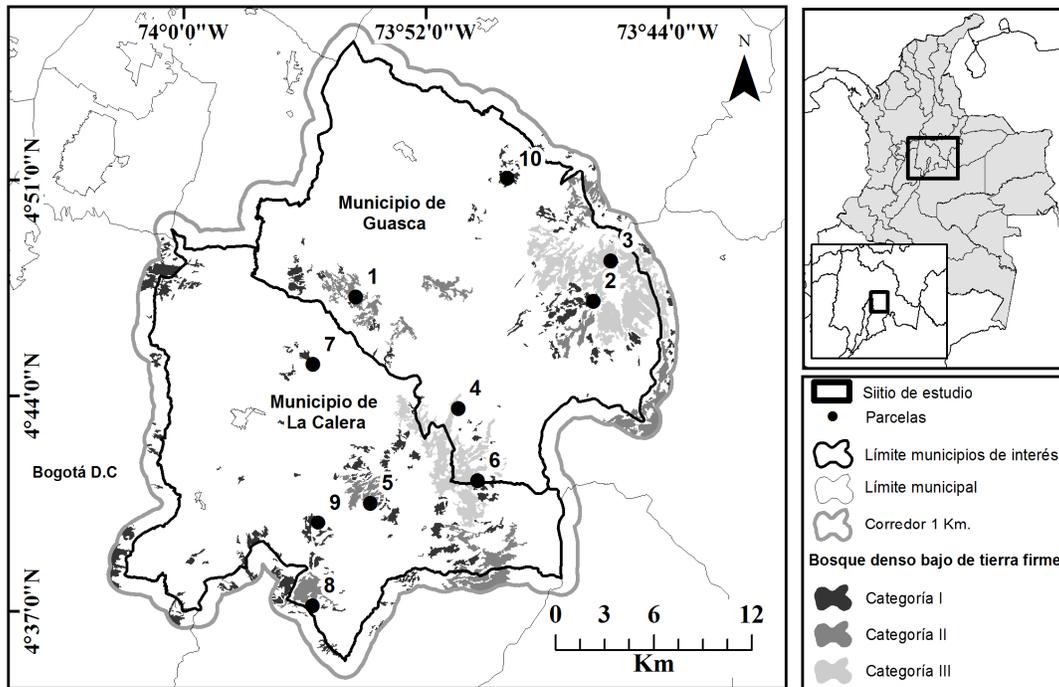


Figura 1. Área de estudio y categorías de fragmentación. Los puntos enumerados corresponden a las unidades de muestreo (parcelas de 0.1ha).

En estos bosques los árboles registran alturas inferiores a 22m y la distribución de las clases diamétricas sigue la típica forma de J invertida característica de las poblaciones disetáneas y maduras. Las familias con mayor número de especies son Melastomataceae (11), Lauraceae (9), Asteraceae (8), Primulaceae (7), Rubiaceae (6), Ericaceae (5) y Cunoniaceae (4). Los géneros con mayor número de especies son *Miconia* (7), *Palicourea* (4) y *Weinmannia* (4), y las especies de mayor índice de valor de importancia (IVI) son *Weinmannia tomentosa*, *Miconia cundinamarcensis*, *Weinmannia balbisiana*, *Weinmannia rollottii*, *Clusia multiflora* y *Drimys granadensis* (Rodríguez-Alarcón *et al*, en prep).

Caracterización del paisaje y categorización de fragmentos de bosque.

Mediante el procesamiento digital de la imagen Rapideye del año 2012, se obtuvo el mapa de las coberturas de la tierra a escala 1:25.000, a partir de una clasificación mixta (supervisada y visual) usando el programa Erdas Imagine 10.1®. Después de la clasificación, los mapas se exportaron a ArcGis 10.3.3® para su posterior procesamiento (Kamusoko & Aniya, 2006; Xie *et al.*, 2008; Lu *et al.*, 2011). La leyenda del mapa siguió la metodología CORINE Land Cover adaptado para Colombia (IDEAM, 2010a), discriminando hasta el nivel III, con una unidad mínima de mapeo de 1.56 ha. La verificación del mapa se efectuó mediante recorridos en campo y toma de 126 puntos de control con GPS. La delimitación de la franja alto andina se realizó a partir de curvas de nivel entre 2.800-3200 msnm, donde se consideraron fragmentos boscosos pertenecientes a la clase bosque bajo de tierra firme.

Usando el programa FragStats 3.3® (McGarigal *et al.*, 2012) se calcularon cuatro métricas de paisaje, a nivel de clase y fragmento (McGarigal & Cushman, 2002; Armenteras *et al.*, 2003; Li *et al.*, 2005): 1). Área del fragmento (AP), que corresponde al tamaño del área de cobertura total abarcada por cada fragmento de bosque en hectáreas; 2). índice de forma (IF o SHAPE), el cual describe la variación del parche de una forma circular o regular (valor igual o cercano a uno) a una irregular, donde a medida que el índice aumenta, los parches son más irregulares; 3). contraste del borde (ECON), que mide el grado de contraste entre un parche y su entorno geográfico, adquiriendo un valor de 100 cuando todo el perímetro del parche es máximo contraste de borde (McGarigal, 2014); y 4). distancia euclidiana al vecino más cercano (ENN), que corresponde a la distancia más cercana entre el parche focal y su vecino más cercano de la misma clase (McGarigal *et al.*, 2012). Adicionalmente, a partir del análisis visual de imágenes satelitales del año 1988, se verificó la persistencia en el tiempo de los diferentes fragmentos boscosos altoandinos muestreados (que son la unidad de muestreo a nivel de paisaje), la cuál fue corroborada mediante consulta a habitantes

locales, donde se confirmó que estos bosques tienen más de 40 años de permanencia, tiempo en el que no han registrado quemadas, talas o procesos de entresacas considerables.

El establecimiento de las categorías de fragmentación se realizó con base en el cálculo de las métricas de paisaje, partiendo de un análisis de componentes principales (ACP) y un análisis de conglomerados (cluster) de la primera componente empleando el método de clasificación de Ward, usando la librería FactoClass en el software R, versión 3.2.2 (Pardo & Del Campo, 2007; The R Core Team., 2015). Los fragmentos se agruparon principalmente por el área y la forma, y se conformaron tres categorías (**Anexo 1**): 246 fragmentos corresponden a la categoría I ($AP \leq 150.6$ ha; $IF \leq 4.3$), 12 a la categoría II (160 ha-564.1 ha; $IF 4.4 - 7.8$), y dos a la Categoría III (≥ 1363.25 ha; $IF \geq 11.3$) (**Figura 1**).

Levantamiento de la vegetación y estimación de la biomasa aérea.

Se realizaron tres (3) parcelas transitorias de 0.1 ha (100m*10m) para cada categoría de fragmentación, excepto para la categoría I donde se levantaron cuatro (4) parcelas. Cada unidad de muestreo se ubicó hacia el centro del fragmento evitando el efecto de borde (Girão *et al.*, 2007; Mendes *et al.*, 2016), para un total de 10 parcelas (**Figura 1**). Dado el gran número de fragmentos que agrupa la categoría I, se subdividió por área en cuatro (4) grupos, para seleccionar un fragmento representativo a muestrear por subgrupo. El tamaño de los fragmentos muestreados para la categoría I osciló entre 19.6 y 73.6 ha, para la categoría II entre 177.4 y 258.9 ha, y para la categoría III entre 1363.2 y 2266.7 ha. La selección de los fragmentos por categoría se efectuó al azar y teniendo en cuenta la facilidad de acceso.

Los levantamientos de vegetación se realizaron siguiendo las metodologías establecidas por Pérez & Díaz (2010) y Vallejo-Joyas *et al.*, (2005). De cada unidad de muestreo se censaron todos los

árboles vivos con un $DAP \geq 5\text{cm}$, tomando información de diámetro de altura al pecho (DAP) y altura. Se colectaron muestras de cada individuo siguiendo protocolos para el procesamiento de material botánico establecidos por el Herbario Forestal UDBC, y se identificó el material con referencia a sus colecciones y a las del Herbario Nacional Colombiano, así como de bases de datos del Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org/>), de acuerdo con el sistema de clasificación de Angiosperm Phylogeny Group - APG (2016).

Para cada una de las parcelas establecidas por fragmento se calculó la biomasa aérea, la cual fue el parámetro de ponderación para el cómputo de los índices de diversidad funcional (ver siguiente sección). La biomasa aérea se calculó mediante la aplicación de la ecuación alométrica de Pearson & Brown (2005), consignada en el libro de Pearson *et al.*, (2005), que es la ecuación actualizada de Brown (1997), y se expresa así:

$$AGB = \exp(-2.289 + 2.649 * \ln(DAP) - 0.021 * \ln(DAP^2)) \quad \text{Ecuación 1}$$

Donde AGB es biomasa aérea por árbol (Kg), y DAP es el diámetro a la altura del pecho (cm).

Esta ecuación fue seleccionada ya que únicamente utiliza el diámetro de altura al pecho (DAP), sin incluir la densidad de madera, la cual es un rasgo comprendido en las estimaciones de diversidad funcional. La biomasa aérea por parcela se obtuvo como la sumatoria de la biomasa de los individuos arbóreos registrados en ella, y el valor obtenido se llevó a unidades de mega-gramo por hectárea ($\text{Mg} \cdot \text{ha}^{-1}$).

Diversidad funcional.

Los rasgos funcionales cuantitativos seleccionados de la base de datos TRY (TRY Initiative on Plant Traits) (Kattge *et al.*, 2011), así como propuestos por Cornelissen *et al.*, (2003), Martín-López *et al.*, (2007) y Casanoves *et al.*, (2011), por ser relevantes y de importancia conocida para la biomasa aérea, fueron: altura máxima de la planta (Hmax) (m), densidad de la madera (DM) (gr.cm^{-3}), área foliar específica (AFE) ($\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$) y contenido foliar de materia seca (CFMS) (g). Los rasgos funcionales foliares y de densidad de madera, se obtuvieron a partir de mediciones directas en campo para cinco (5) individuos arbóreos maduros (muestras foliares expuestas al sol, sin herbivoría o patógenos) de cada una de las especies encontradas (en general para las 10 parcelas establecidas), siguiendo los protocolos establecidos por Garnier *et al.*, (2001), Cornelissen *et al.*, (2003), Muller-Landau (2004), Chave *et al.*, (2006), Pérez-Harguindeguy *et al.*, (2013) y Salgado-Negret *et al.*, (2015).

Aunque diversos estudios realizan medición de rasgos para las especies más comunes, que comprenden al menos el 80% de la abundancia total en una comunidad (hipótesis radio biomasa de Grime, 1998), esta medida se considera adecuada para índices que se centran en las especies más dominantes en una comunidad, como por ejemplo la media ponderada de la comunidad de los rasgos (CWM), más no para los índices multirasgo de diversidad funcional, ya que éstos últimos abarcan la variabilidad de las especies raras y dominantes, y por lo tanto son más sensibles a la falta de información de rasgos de especies (Pakeman, 2014; Májeková *et al.*, 2016). Por esta razón, para la medición de rasgos funcionales se usaron todas las entidades taxonómicas posibles con el fin de tener la máxima cobertura funcional, puesto que sí se tienen datos de rasgos de la mayoría de especies presentes, los índices de diversidad funcional se acercan más a los valores reales de la comunidad (Pakeman, 2014). Cuando no se encontraron los cinco individuos por especie dentro de la parcela, la medición de los rasgos se completó con individuos fuera de la misma, pero siempre en

el interior de los fragmentos. Pakeman (2014) también menciona que es particularmente común que falten datos de rasgos para especies menos comunes, por lo cual se recomienda acudir a bases de datos de rasgos para no suprimirlas (Taugourdeau *et al.*, 2014), o a datos de rasgos registrados para las especies en trabajos previos (ver López, 2015, y Garnica & Saldarriaga, 2015).

Para los casos en los que la densidad de madera no pudo ser medida (10 especies), debido a que los individuos eran escasos o su diámetro era delgado, la información se obtuvo de los rasgos reportados por López (2015) y Garnica & Saldarriaga (2015), y para morfoespecies identificadas hasta nivel de género (2 morfotipos) de la data base The Global Wood Density (GWD) en la subsección Sur América Tropical (<http://datadryad.org/repo/handle/10255/dryad.235>, Chave *et al.*, 2009), usando la densidad de madera promedio del grupo taxonómico.

La altura máxima fue obtenida a partir de mediciones tomadas en campo teniendo en cuenta lo establecido por Pérez-Harguindeguy *et al.*, (2013) y Salgado-Negret *et al.*, (2015). Para el caso de especies raras, este rasgo se obtuvo mediante revisión de especímenes de herbarios (Herbario Nacional Colombiano COL, Herbario Forestal UDBC y Herbario Jardín Botánico de Bogotá JBB) colectados bajo las mismas condiciones climáticas que en nuestra área de estudio y teniendo en cuenta que fueran valores más altos a los registrados en campo.

A partir de estos atributos funcionales se determinó la diversidad funcional en cada parcela. Se calcularon índices multidimensionales multirasgo que al considerarlos de forma conjunta permiten alcanzar la caracterización funcional de la comunidad (Casanoves *et al.*, 2011), los cuales son: riqueza (FRic), equidad (FEve), divergencia (FDiv) y dispersión funcional (FDis), los tres primeros propuestos por Villéger *et al.*, (2008), y el último por Laliberté & Legendre (2010). FRic representa el volumen ocupado por la comunidad en el espacio de los rasgos. FEve, mide la regularidad (uniformidad) de la distribución de las especies en el espacio de los rasgos. FDiv, cuantifica la

diferencia en distancias de las especies en el espacio multifuncional. Y, FDis se refiere a la distancia promedio de cada especie al centroide de la comunidad en el espacio de los rasgos (Casanoves *et al.*, 2011). También se calcularon los índices monorasgo: media ponderada de la comunidad (CWM), la cual es un indicador de la dominancia funcional de la comunidad (Roscher *et al.*, 2012), y la varianza ponderada de la comunidad (CWV), que cuantifica la variación de los valores de cada rasgo en la comunidad (Sonnier *et al.*, 2010). Para el cálculo de estos índices se utilizó como parámetro de ponderación la biomasa de cada especie (Finegan *et al.*, 2015), y de esta manera afianzar la asociación diversidad funcional-biomasa aérea. Los valores de los rasgos se estandarizaron y el cálculo de los índices se basó en la distancia euclidiana. Estos índices se calcularon con el paquete ‘FD’ en el software R Project (Laliberté *et al.*, 2014). Los valores de rasgos funcionales para las especies arbóreas en el estudio se presentan en la Tabla S1 de Anexos.

Análisis estadístico de los datos.

Las diferencias de stocks de biomasa aérea y de los componentes de la diversidad funcional entre las categorías de fragmentación fueron calculadas mediante análisis de varianza (ANOVA), con previa evaluación y confirmación del supuesto de homogeneidad de varianzas mediante el test de Levene ($p > 0.05$), usando el paquete “car” en R (Fox & Weisberg, 2011). Seguido a esto se realizó la prueba de Tukey (HSD post hoc test) usando el paquete “agricolae” (De Mendiburu, 2016) para la biomasa aérea, y la prueba de Bonferroni utilizando el paquete “multcomp” (Hothorn *et al.*, 2016) para la diversidad funcional. Las diferencias de los componentes de la diversidad funcional entre las categorías de fragmentación también se calcularon por medio de Análisis de Varianza Multivariado (MANOVA) con la prueba de comparación de Hotelling, utilizando el paquete “Hotelling” en R (Curran, 2017), donde se incluyeron los índices multirasgo y los dos tipos de índices monorasgo (CWM y CWV) por aparte. Todas las pruebas se realizaron con un nivel de significancia de $\alpha=0.05$.

Se evaluó y confirmó la distribución de normalidad de los datos utilizando la prueba de Shapiro-Wilk. Para la biomasa aérea y el área del fragmento se realizó una transformación logarítmica, y la variable distancia euclidiana al vecino más cercano se transformó con la función $1/x$. Teniendo en cuenta que en cada fragmento seleccionado se realizó una parcela, y que el fragmento es la escala más detallada que hay para un estudio a nivel de paisaje, se realizó análisis de correlación empleando el coeficiente de Pearson para identificar relaciones entre las métricas de los fragmentos (variable independiente) y la diversidad funcional (variable dependiente). Todos estos análisis se trabajaron empleando el software R, versión 3.2.2 (The R Core Team., 2015).

RESULTADOS

Configuración y estado de fragmentación del bosque

La región de estudio estuvo conformada por 21 clases de coberturas, la mayoría de las cuales son de origen antrópico y ocupan el 43.3%, donde son dominantes mosaico de pastos y cultivos (18 970 ha) y pastos (14 856 ha), que corresponden a la matriz del paisaje. En menor proporción se encontró tejido urbano y áreas sin vegetación. Las áreas agrícolas están dispersas en las zonas de pastizal y se ubican hacia los terrenos más planos, donde la papa es el cultivo principal, seguido de algunos cultivos de zanahoria y maíz. La vegetación herbácea y/o arbustiva fue la cobertura natural con mayor superficie de la zona, con un 42.6%, y gran parte de ella se ubica en el Parque Nacional Natural (PNN) Chingaza. Sólo el 11.7% del área corresponde a bosques, la mayoría localizados en las zonas más altas y de difícil acceso, representados por bosque denso bajo de tierra firme (Bbdt) con una extensión de 9462.4 ha (260 fragmentos), y bosque de galería y ripario (Bgri) con 327.4 ha (24 fragmentos) asociados a dreajes sencillos (**Anexo 2**).

Se encontró un total de 260 fragmentos de bosque denso bajo de tierra firme, con tamaños muy variables, de forma irregular ($IF > 1$), ubicados de manera dispersa y con contrastes de borde medio a muy alto, lo que refleja un paisaje muy heterogéneo con procesos de fragmentación altos (**Tabla 1**).

Tabla 1. Métricas de paisaje calculadas para fragmentos de bosque denso bajo de los Municipios de La Calera y Guasca (Cundinamarca). **Min:** Mínimo. **Máx.** Máximo. **Media:** Promedio. **DE:** Desviación estándar.

Característica	Índice	Min.	Máx.	Media	DE
Composición	Área del fragmento (ha)	1.15	2266.7	36.39	171.25
	Distancia euclidiana al vecino más cercano (m)	15	2310.04	172.06	343.39
Configuración	Índice de forma	1.17	12.53	2.36	1.35
	Contraste de borde (%)	40.22	100	77.36	17.61

A partir de estas métricas, estos fragmentos se agruparon en tres categorías (**Figura 1**). La categoría I se conformó por el 94.6% de los fragmentos, los cuales son de área pequeña ($AP \leq 150.6$ ha) y de forma menos compleja ($IF \leq 4.3$), con gran variedad de distancias al vecino más cercano (15m-2310m), donde los más próximos corresponden a agrupaciones cerca a los fragmentos más grandes del área de estudio. En esta categoría los fragmentos presentaron diferentes contrastes de borde ($ECON \geq 40.2$), y algunos muestran los contrastes más altos (100%) al estar inmersos por completo en la matriz de pastos y cultivos. La categoría II agrupó el 4.6% del total de los fragmentos, con tamaño entre 160 ha y 564.1 ha, índice de forma entre 4.4 y 7.8, valores medios-altos en el contraste de borde (58-98%) y bajos en el vecino más cercano (mayoría menores a 36m). Finalmente, en la categoría III se agruparon los dos fragmentos de bosque más grandes ($AP \geq 1363.25$ ha) e irregulares ($IF \geq 11.3$), con contrastes de borde de 81.7 y 83.5, y vecinos muy cercanos de 18 y 20m. Estos grandes fragmentos son considerados zonas importantes para la conservación ya que

albergan diferentes predios que se han consolidado como reservas, y hacen parte del área de influencia directa del Parque Nacional Natural (PNN) Chingaza.

Biomasa aérea (AGB)

En total se muestrearon 1390 árboles, pertenecientes a 90 especies y 30 familias. Se registraron un total de 49 especies en la categoría I, 52 especies en la categoría II, y 35 especies en la categoría III, con 15 especies en común dentro de las cuales se encuentran: *Weinmannia tomentosa*, *Weinmannia balbisiana*, *Weinmannia rollottii*, *Miconia cundinamarcensis*, *Clusia multiflora*, *Drimys granadensis*, *Brunellia propinqua*, entre otras. Las cinco primeras especies fueron las más dominantes en estos bosques, y las de mayores aportes a la biomasa aérea (**Anexo 3**).

La biomasa aérea (AGB) de todos los fragmentos muestreados varió entre 149.1 y 637.6 Mg.ha⁻¹. La categoría III fue la que mostró mayor reserva de biomasa, con un promedio de 506.2 Mg.ha⁻¹. La categoría I presentó una media de 187.8 Mg.ha⁻¹ y la categoría II de 216.7 Mg.ha⁻¹. Los fragmentos pequeños y medianos no presentaron diferencias significativas en biomasa aérea, mientras que los fragmentos grandes sí fueron significativamente distintos (**Figura 2**).

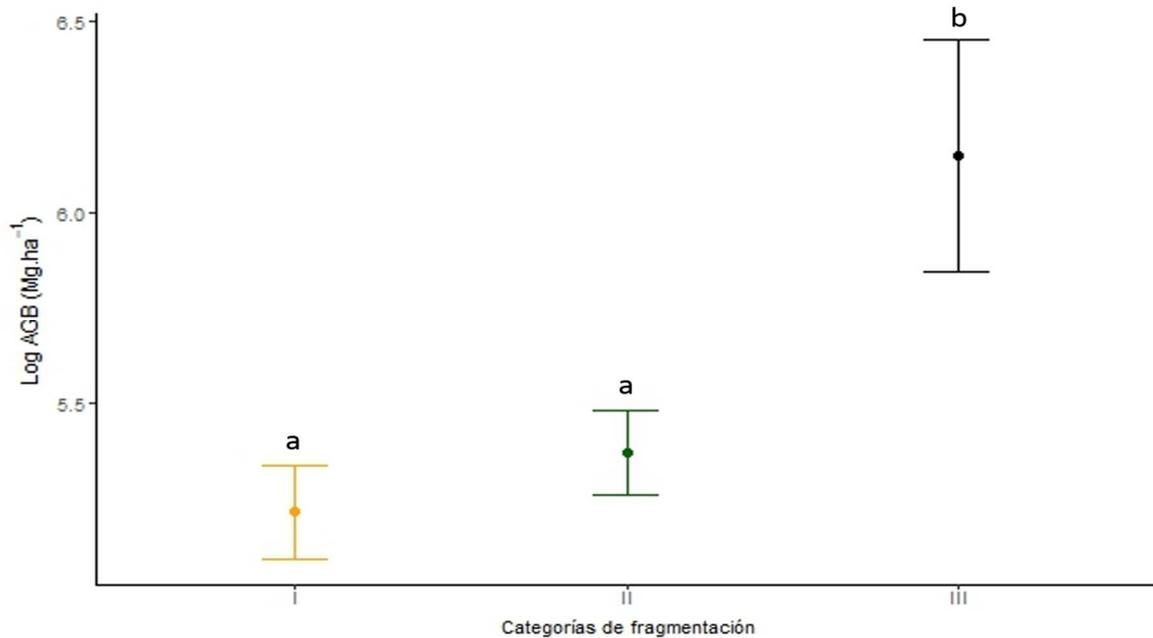


Figura 2. Variación de biomasa aérea (LogAGB Mg.ha⁻¹) entre y en las tres categorías de fragmentación. Las barras de error representan \pm Error Estándar. ANOVA, $F= 7.2$, $p < 0.05$. Las letras encima de las barras representan los grupos estimados con un post hoc Tukey HSD test. Medias con una letra en común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).

Relación entre fragmentación y diversidad funcional

No se encontraron diferencias significativas para los componentes de la diversidad funcional en las categorías de fragmentación (ANOVA y MANOVA, $p > 0.05$). Sin embargo, la diversidad funcional promedio de la parcelas por cada categoría, fue más alta en riqueza, equidad y divergencia funcional para los fragmentos medianos, mientras que los fragmentos más grandes tienden a presentar los valores más altos en la media ponderada de la comunidad del área foliar específica y la altura máxima (**Tabla 2**).

Tabla 2. Medias de la diversidad funcional de árboles, a nivel comunitario, en tres categorías de fragmentación del bosque alto andino, Colombia. **FRic:** Riqueza funcional. **FEve:** Equidad funcional. **FDiv:** Divergencia funcional. **FDis:** Dispersión funcional. **CWM:** Media ponderada de la comunidad. **AFE:** Área foliar específica. **CFMS:** Contenido foliar de materia seca. **DM:** Densidad de madera. **Hmax:** Altura máxima.

Diversidad funcional	Categoría de fragmentación		
	I	II	III
FRic	6.85	9.49	4.31
FEve	0.45	0.53	0.46
FDiv	0.80	0.87	0.72
FDis	1.43	1.37	1.16
CWM.AFE	84.40	90.27	98.78
CWM.CFMS	0.31	0.33	0.33
CWM.DM	0.50	0.50	0.50
CWM.Hmax	20.88	21.05	21.15

Para la categoría de fragmentos medianos, el registro de valores altos en riqueza y divergencia funcional respecto a los fragmentos pequeños y grandes, sugieren presencia de especies raras con atributos funcionales extremos que aumentan la FRic, como *Solalum ovalifolium*, *Hesperomeles obtusifolia* y *Clusia* sp1. A su vez, el alto valor de FDiv alude que las especies, especialmente las de mayor biomasa como *W. tomentosa*, *W. balbisiana*, *M. cundinamarcensis* y *Hedyosmum* cf *parvifolium*, son distantes en similaridad entre rasgos funcionales. Aunque la media de FEve fue mayor en esta categoría (categoría II), el valor registrado se considera medio, ya que este índice se expresa en el intervalo [0-1], indicando que la biomasa de las especies tiende a distribuirse de manera más o menos uniforme en el hipervolumen funcional de la comunidad, con tendencia a la regularidad de las distancias funcionales entre especies. Para la categoría de fragmentos pequeños, la media del índice de dispersión funcional (FDis) fue ligeramente mayor respecto a las otras dos categorías, indicando menor similaridad entre los rasgos funcionales de las especies con mayor biomasa, las cuales para esta categoría fueron *Weinmannia tomentosa*, *Clusia multiflora* y *Hedyosmum parvifolium*. A su vez, la media para FDis en la categoría de fragmentos grandes fue

menor, resultado que apunta es dado por la presencia de *W. rollottii*, *Miconia plethorica* y *W. balbisiana*, ya que son las especies que mayor biomasa aérea aportaron en la categoría, y son similares entre sí en el espacio de los rasgos funcionales.

En cuanto a la media ponderada de la comunidad (CWM), el ligeramente más alto valor en el promedio del área foliar específica (CWM.AFE) en la categoría de los fragmentos grandes sugiere una comunidad donde las especies con mayor biomasa tienden a presentar estrategias funcionales adquisitivas. Sin embargo, los valores medios a altos en la media ponderada de la comunidad del contenido foliar de materia seca y densidad de madera, sugieren también la presencia de especies con estrategias conservativas; no solo para los fragmentos grandes sino también para los pequeños y medianos. Así mismo, la media ponderada de la comunidad de la altura máxima (CWM.Hmax) alude que las especies con mayor biomasa presentes en estos bosques tienen potencial para alcanzar alturas considerables, y al ser un poco más alto el valor de este índice mono-rasgo en los fragmentos grandes, sugiere que allí las especies son ligeramente más competitivas para la recepción de luz. No obstante, se reitera que para todos los componentes de la diversidad funcional evaluados, no se encontraron diferencias significativas entre las categorías de fragmentación, por lo que las premisas dadas se sugieren corresponden a tendencias sutiles presentadas en el promedio de los índices por categoría. Esta ausencia de diferencias significativas se evidenció gráficamente mediante Análisis de Componentes Principales (ACP), donde no se observaron agrupaciones por categorías dadas por los índices de diversidad funcional (**Anexo 4**).

Al correlacionar las métricas de fragmentación con los índices de diversidad funcional, las únicas relaciones significativas encontradas fueron negativas y dadas entre el contraste de borde y la dispersión funcional ($r=-0.69$, $p=0.026$), contraste de borde y varianza ponderada de la comunidad del contenido foliar de materia seca (CWV.CFMS) ($r=-0.7$, $p=0.023$), y entre varianza ponderada de

la comunidad de la densidad de madera (CWV.DM) con el área ($r=-0.78, p=0.007$), la forma del fragmento ($r=-0.78, p=0.008$), y la distancia euclidina al vecino más cercano ($r=-0.81, p=0.005$) **Figura 3.** ; **Anexo 5**). Estos resultados indican que los fragmentos con mayor contraste de borde presentan niveles más bajos de dispersión funcional y menor varianza en el contenido foliar de materia seca, así como fragmentos más grandes, irregulares en su forma, y con vecinos más cercanos, muestran menor varianza en la densidad de madera (**Figura 3**). Estas correlaciones fueron soportadas por análisis de regresión simple (Kooyman *et al.*, 2013; Mendez *et al.*, 2016) (**Anexo 6**).

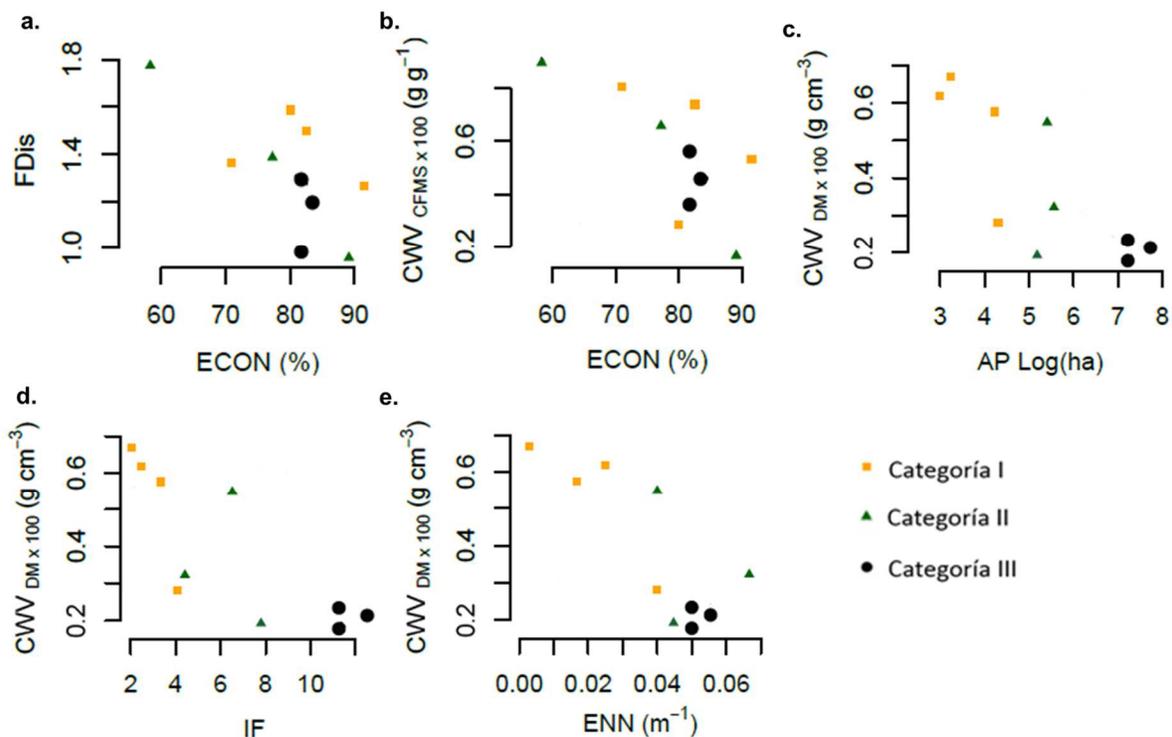


Figura 3. Análisis de correlación de Pearson entre la diversidad funcional y las métricas de fragmentación.

Las variables área del fragmento (AP) y distancia euclidiana al vecino más cercano (ENN) fueron transformadas. La varianza ponderada de la comunidad del contenido foliar de materia seca y de la densidad de madera fueron multiplicadas por 100 para mejorar la escala de visualización. (a) Dispersión funcional (FDis) en función del contraste de borde de los fragmentos (ECON, %); (b) Varianza ponderada de la comunidad del contenido foliar de materia seca (CWV CFMS) en función del contraste de borde de los fragmentos (ECON, %); (c) Varianza ponderada de la comunidad de la densidad de madera (CWV DM) en

función del área del fragmento (AP, ha); (**d**) de la forma del fragmento (IF); y (**e**) de la distancia euclidiana al vecino más cercano (ENN, m).

DISCUSIÓN

Nuestros resultados evidenciaron que a medida que el contraste de borde del fragmento es mayor, la dispersión funcional y la varianza del contenido foliar de materia seca, decrecen, lo que sugiere que el cambio abrupto de cobertura adyacente a los parches de bosque disminuye la heterogeneidad de hábitat y nichos funcionales. También, hemos encontrado que el rango de variación de la densidad de la madera parece ser sensible al tamaño, la forma y la vecindad de los fragmentos. Aunque el bosque alto andino del área de estudio está altamente fragmentado, la riqueza, equidad y divergencia funcional, así como la dominancia funcional mono-rasgo, no se vieron afectadas por la fragmentación, lo que indica que estos fragmentos de bosque, independiente de su tamaño y grado de aislamiento, mantienen grupos de árboles funcionalmente importantes para la biomasa aérea. Estos resultados tienen importantes implicaciones para la conservación de los relictos de bosque en paisajes fragmentados, e incrementan el valor funcional de los fragmentos pequeños.

Fragmentación del bosque

Los resultados mostraron que los relictos de bosque alto andino en la zona de estudio son en su mayoría pequeños ($75\% \leq 17.5\text{ha}$), irregulares, aislados dentro de la matriz de pastos y cultivos, con algunas agregaciones a los alrededores de los dos fragmentos más grandes de la zona (**Figura 1; Anexo 2**), y con altos contrastes de borde. Estos resultados indican un paisaje muy fragmentado (McGarigal & Marks, 1995), con un alto grado de transformación que coincide con lo descrito por Armenteras *et al.*, (2003), Armenteras & Rodríguez (2007) y Armenteras *et al.*, (2011), producto de legados de uso del suelo en la región Andina, donde históricamente los bosques han estado sujetos a

altas presiones debido a una intensa actividad económica relacionada principalmente con actividades agrícolas (especialmente cultivo de papa) y ganaderas (Etter & vanWyngaarden, 2000; Etter & Villa, 2000; Armenteras *et al.*, 2003; Etter *et al.*, 2008; Armenteras & Rodríguez-Eraso, 2014).

Estas dinámicas no sólo reducen los bosques a fragmentos dispersos, sino también influyen en su forma y grado de contraste debido a las perturbaciones en los bordes, donde por lo general los fragmentos toman formas complejas (Forman, 1995), y se presentan una gama de contrastes de borde que van desde altos, con bordes abruptos en fragmentos rodeados de mosaicos de pastos y cultivos, pasturas y herbazales, hasta contrastes bajos con bordes suaves en fragmentos rodeados de arbustales, que extienden la oferta de hábitat y amortiguan los efectos de borde (Harper *et al.*, 2005). Los fragmentos con contraste medio están rodeados por diferentes coberturas como herbazales, pastos arbolados, arbustales y/o zonas de cultivo, algunas abandonadas para la regeneración del bosque. Este contraste entre parches adyacentes llega a influenciar el flujo de materia y energía entre hábitats (permeabilidad de borde), y puede generar filtros ambientales con disímil magnitud o fuerza impuestos por las diferentes coberturas contiguas, lo que posibilita la capacidad de recuperación del paisaje aumentando su conectividad en fragmentos de contraste bajo, y disminuyendo la penetración de los efectos de borde en fragmentos con contraste alto (López-Barrera, 2004; Ries *et al.*, 2004).

Varios de estos remanentes del área de estudio se desempeñan como fragmentos “pasillo” (Stepping Stone), donde iniciativas locales de conservación, como la consolidación de reservas, la articulación con el PNN Chingaza (por ser parte de su zona amortiguadora), y el abandono de prácticas agrícolas, llegan a disminuir el contraste de borde y pueden sugerir una fase de transición forestal (Rudel *et al.*, 2005; Lambin & Meyfroidt, 2010) con una tendencia a la regeneración de los bosques,

la cual ha sido reportada en investigaciones recientes para la zona, especialmente lejos de cascos urbanos (Rubiano *et al.*, 2017).

La regeneración forestal en áreas alrededor de reservas naturales aumenta la cubierta boscosa de la región y promueve la conformación de una red de reservas donde la integración de la gestión dentro de la dinámica del uso de la tierra de su entorno regional es crucial para el mantenimiento de la biodiversidad (DeFries *et al.*, 2005; Ribeiro *et al.*, 2009). En este ámbito, las acciones de restauración permiten no sólo la conectividad entre las reservas sino también el aumento del tamaño de fragmentos de bosque (por ejemplo La Reserva Encenillo) y la conformación de mosaicos esenciales para la conservación (como los grupos de pequeños fragmentos cercanos a grandes relictos de bosque), donde los fragmentos pequeños a lo largo del área de amortiguación pueden actuar como “peldaños” para la vinculación funcional, la conectividad de especies y la continuidad de procesos ecológicos (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2009; Ribeiro *et al.*, 2009; Bennett & Saunders, 2010); incluso, los fragmentos pequeños además de ser importantes reservorios de especies, también pueden actuar como zonas de amortiguamiento que reducen la presión sobre los parches más grandes (Hernández-Ruedas *et al.*, 2014). Estos pequeños parches también pueden ser potenciales y priorizados escenarios de rápida restauración, que inclusive permiten enlaces de fragmentos interregionales, los cuales al ser de gran tamaño pueden actuar como fuente de individuos y mejorar las posibilidades de conservación (Ribeiro *et al.*, 2009). Además, la ubicación de estos fragmentos dentro del área buffer del PNN Chingaza, permite que las acciones de gestión y conservación del parque los acobijen, y su conectividad es clave en la generación de corredores de conservación como el corredor Chingaza-Sumapaz-Cerros orientales-Páramo de Guerrero, que fortalece la Estructura Ecológica Principal de la región.

Estas acciones de conservación, junto con el abandono de tierras, a su vez repercuten en la estabilización de los parches boscosos, debido a la consolidación de actividades socio-económicas

hacia una mayor migración de las zonas rurales a las urbanas, la motivación de adquisición de predios para la conservación del bosque como inversión enmarcada en el auge del ecoturismo y pagos por servicios ambientales (PSAs), ajustes en la legislación ambiental, especialmente en zonas buffer de áreas nacionales naturales (ej: PNN Chingaza), entre otros. Sin embargo, esta estabilización se verá afectada en el corto plazo por los nuevos proyectos viales de última generación que ya se encuentran en ejecución, los cuales fragmentarán aún más este paisaje y reducirán algunos de los fragmentos pequeños y medianos muestreados, dado que están ubicados en municipios que hacen parte del perímetro urbano de la capital del país (Bogotá), y presentan un acelerado proceso de urbanización que se ha acentuado en los últimos años.

Biomasa aérea (AGB)

La categoría de fragmentos grandes fue la que mayor biomasa aérea contuvo (**Figura 2**), coincidiendo con los reportes de Magnago *et al.*, 2015 y 2016, donde los bosques muestran mayor stock de biomasa en fragmentos grandes. Esto se debe a la presencia de árboles de grandes dimensiones (altura y área basal), que de acuerdo con Brown & Lugo (1992), Slik *et al.*, (2013), Berenguer *et al.*, (2014) y Aldana *et al.*, (2017) son los principales impulsores de la biomasa aérea. Además, estos fragmentos más grandes de bosque conforman el área mejor conservada de la zona de estudio, los cuales agrupan diferentes reservas de la sociedad civil y parte de la Reserva Forestal del Río Blanco. Así mismo, parte de ellos se ubican dentro del área protegida del PNN Chingaza.

Individuos arbóreos altos y de gran grosor también se presentaron en los fragmentos pequeños y medianos, aunque en menor proporción respecto a los fragmentos grandes, y contribuyeron a que el área basal promedio de ambas categorías no fuera significativamente diferente (**Anexo 7**), lo que explica la similitud en el promedio de biomasa aérea entre las categorías I y II, puesto que se ha documentado que las diferencias en el área basal pueden explicar mucho la variación de biomasa

(Baker *et al.*, 2004). Estos resultados son concordantes con lo reportado por Magnago *et al.*, (2015), donde los fragmentos pequeños pueden almacenar altos niveles de biomasa y pueden llegar a tener estructura y composición arbórea similar a la de los fragmentos grandes, albergando especies típicas de bosques primarios, lo que sugiere que los fragmentos se han estabilizado. Esta estabilidad y altos stocks de biomasa aérea en los fragmentos pequeños pueden verse favorecidos con el hecho de que son conservados a manera de reserva por sus dueños y hacen parte del área de amortiguación del PNN Chingaza. Sugerimos es importante conformar una red ecológica de estos fragmentos, ya que si consideramos el alto número de fragmentos pequeños que conforman el área de estudio, su contribución es importante a la biodiversidad y los servicios ecosistémicos de la región. Esta red ecológica no solo facilitaría la toma de decisiones en la planificación territorial para el mantenimiento de la biodiversidad y sus servicios a largo plazo, sino también potencializaría el beneficio colectivo de los servicios ecosistémicos al considerar los servicios provistos por los múltiples fragmentos de forma conjunta y no individual (Opdam *et al.* 2006).

Se aclara que aunque los resultados de stocks de biomasa aérea son similares a los reportados por Yepes *et al.*, (2015) (entre 195 Mg.ha⁻¹ y 792.17 Mg.ha⁻¹) para bosques montanos tropicales al sur de los Andes colombianos, son más elevados que los reportados para la zona, donde se registran valores de 117.5 Mg.ha⁻¹ (López, 2015) y 113.04 Mg.ha⁻¹ (Pérez & Díaz, 2010), así como para bosques montanos naturales en Colombia, donde se estima una biomasa aérea promedio entre 257,6 Mg.ha⁻¹ y 295,1 Mg.ha⁻¹ (Phillips *et al.*, 2011, 2011a). Esta sobre-estimación puede estar relacionada con el método de cálculo utilizado, ya que incluir variables como densidad de la madera y altura en las ecuaciones de biomasa aérea, logran mejorar significativamente su estimación en comparación con los modelos basados únicamente en el diámetro (Chave *et al.*, 2005, 2006, 2014; Pérez & Díaz, 2010; Álvarez *et al.*, 2012). Así mismo, factores como la fertilidad y humedad del suelo, temperatura, disponibilidad de recursos (agua, luz, nutrientes), condiciones climáticas y topográficas, entre otros, influyen en la variación de los stocks de biomasa aérea en los bosques

(Laurance *et al.*, 1999; de Castilho *et al.*, 2006; Larjavaara & Muller-Landau, 2012; Lewis *et al.*, 2013; Peña & Duque, 2013; Lohbeck *et al.*, 2015; Magnago *et al.*, 2016), por lo que es importante considerarlos y evaluarlos para complementar este tipo de estudios.

Relación entre fragmentación y diversidad funcional

La varianza funcional de los rasgos contenido foliar de materia seca (CWV.CFMS) y densidad de madera (CWV.DM), y el índice multirasgo de dispersión funcional (FDis), parecen ser sensibles a los efectos de la fragmentación (**Figura 3**). La relación negativa que se encontró entre el contraste de borde y la dispersión funcional (**Figura 3 a**), podría ser explicada porque al ser menor el contraste entre coberturas adyacentes al bosque, el límite es amplio porque la transición de herbazales a arbustales y bosque es más gradual, estableciéndose árboles y arbustos jóvenes en la interfase que ayudan en esta transición, haciendo que el límite no sea estrecho y abrupto, permitiendo mayores flujos biológicos y menor influencia del efecto de borde (Cadenasso *et al.*, 1997; López-Barrera, 2004), lo que amplía hábitats que ofrecen mayor espacio de nichos que las especies podrían ocupar (Stein *et al.*, 2014; Arellano *et al.*, 2017), permitiendo una mayor dispersión funcional. Como sugiere Sonnier *et al.*, (2014), la heterogeneidad de hábitat puede tener un efecto positivo en la diversidad funcional. Así mismo, los contrastes de borde altos influyen en un mayor aislamiento funcional (Matteucci, 2004), lo que se ve reflejado en menor varianza del contenido foliar de materia seca de la comunidad arbórea (**Figura 3 b**). No obstante, se requiere trabajo adicional para poner a prueba estas explicaciones alternativas, como incrementar el esfuerzo de muestreo a un mayor número de fragmentos y evaluar la diversidad funcional en el borde y las coberturas adyacentes a los bosques.

Se encontró que las métricas de fragmentación de área, forma y distancia al parche de bosque más cercano, fueron correlacionadas con la variación funcional comunitaria mono-rasgo de densidad de

madera (CWV.DM). Esto es, la varianza de la densidad de madera es menor cuando el área, la forma y la vecindad de los fragmentos incrementan (**Figura 3 c, d, e**), lo que sugiere lo señalado por Rubiano *et al.*, (2017), que son relictos procedentes de un gran fragmento fuente que cubría gran parte del territorio en el pasado, por lo que comparten especies con densidades de madera similares, lo que se refleja en una menor varianza de este rasgo en parches más grandes y cercanos. Adicionalmente, la ausencia de correlación entre la media ponderada de la comunidad de la densidad de madera (CWM.DM) con las variables de fragmentación, sugiere que este atributo funcional no es afectado por ésta (**Anexo 5**), lo que podría ser interpretado como el resultado del grado de similitud ecológica dentro de algunos de los géneros ricos en especies de estos bosques, como se ha evidenciado en bosques Amazónicos (Baker *et al.*, 2004), y es un resultado similar a lo reportado por Magnago *et al.*, (2014) para los bosques de la Mata Atlántica en Brasil.

Nuestros resultados también mostraron que los índices comunitarios que describen la variedad funcional en los componentes de dominancia (CWM) e índices multirasgo (DF) de riqueza, equidad y divergencia funcional, no se correlacionaron significativamente con las métricas de fragmentación (**Figura 3**). Esta ausencia de relación sugiere que la fragmentación no parece afectar la diversidad funcional asociada a biomasa aérea en volumen, distribución y diferenciación de los rasgos de las especies en el espacio funcional, y tampoco afecta la dominancia monorasgo de la comunidad arbórea. Esto puede ser explicado por la similaridad taxonómica entre parches (**Anexo 8**), los cuales albergan especies con variedad de rasgos y diversas estrategias funcionales, por lo que un número similar de funciones que aportan a la biomasa se proporcionan independientemente del tamaño del fragmento y demás variables de fragmentación evaluadas, lo cual influye en que estos atributos de la diversidad funcional no se afecten con la fragmentación (Kooyman *et al.*, 2013; Magnago *et al.*, 2014). Aunque algunos autores han reportado que la fragmentación puede disminuir la diversidad funcional de plantas a nivel comunitario (Girão *et al.*, 2007), afectar la equidad y divergencia funcional (Magnago *et al.*, 2014), y puede aumentar significativamente la riqueza funcional (De

Frutos *et al.*, 2015), nuestros resultados apoyan hipótesis actuales que argumentan que estos procesos de transformación no siempre conducen a una pérdida de especies y de diversidad funcional, debido a que pueden seguir numerosas trayectorias de respuesta (ver Mayfield *et al.*, 2010). Además, dependiendo del tipo de rasgos analizados se pueden encontrar diferentes respuestas de la comunidad vegetal (Mayfield *et al.*, 2005; Sierra, 2010), y los distintos factores de fragmentación en los diferentes estudios pueden también explicar la variabilidad entre los resultados (Arellano-Rivas *et al.*, 2016).

Finalmente, nuestros resultados también sugieren que el interior del fragmento se mantiene estable en términos de funcionalidad asociada con el stock de biomasa aérea arbórea, lo que a su vez puede estar relacionado con los esfuerzos de conservación de los propietarios al evitar el aprovechamiento forestal, lo que contribuye a la estabilidad de la estructura de la comunidad y por tanto a la preservación de las especies dominantes, ya que los rasgos de estas especies en la comunidad son los que determinan procesos de los ecosistemas a escala local (hipótesis radio biomasa de Grime, 1998), donde los rasgos analizados se sabe son significativos impulsores de la biomasa aérea (Conti & Díaz, 2013; Finegan *et al.*, 2015; Zuo *et al.*, 2016). Por tanto, es importante conservar todos los fragmentos de bosque independiente de su tamaño, ya que los fragmentos pequeños, pese a su aislamiento y área reducida, mantienen cantidades considerables de diversidad funcional y biomasa aérea, así como similitud taxonómica a fragmentos grandes, lo cual es un resultado similar al reportado por Kooyman *et al.*, (2013) y Ziter *et al.*, (2013). Estos resultados soportan estudios previos que sugieren que los parches de bosque que conforman paisajes fragmentados son valiosos para el mantenimiento de la diversidad de especies y la función del ecosistema (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2009; Sfair *et al.*, 2016), donde los fragmentos pequeños son importantes como “*stepping stones*” para el mantenimiento y aumento de la funcionalidad en términos de biomasa, lo que a su vez favorece la conectividad entre parches. Estos resultados contribuyen a incrementar el valor de importancia de los fragmentos pequeños, a los cuales sugerimos dar mayor relevancia en procesos

de conservación, estrategias REDD+ y fortalecimiento de las Reservas Naturales de la Sociedad Civil (RNSC).

CONCLUSIONES

El bosque alto andino del área de estudio presenta un alto grado de fragmentación, donde predominan los remanentes de tamaño pequeño, formas irregulares, aislados dentro de la matriz de pastos y cultivos, y con diferentes contrastes de borde dados por la variedad de coberturas adyacentes. La reducción de tamaño de estos parches y el aprovechamiento forestal de los árboles de gran porte, reduciría la biomasa aérea y en última instancia las reservas de carbono, ya que se observó que la categoría de fragmentos más grandes aportó los más altos contenidos de biomasa aérea, al igual que los árboles más altos y gruesos.

Aunque la categoría de fragmentos grandes es la que mayor biomasa aérea contiene, los fragmentos pequeños también mantienen cantidades considerables de biomasa, sin diferencias significativas con los fragmentos medianos, lo que vislumbra la posibilidad de considerar los fragmentos pequeños como potenciales reservas de biomasa, cuya contribución es importante no solo para los servicios ecosistémicos de la región sino también para el mantenimiento de la diversidad de especies.

A pesar del grado de intervención, y gracias a las acciones de conservación, aún existen parches estables funcionalmente, pues en términos generales la fragmentación no afecta la diversidad funcional asociada a biomasa aérea en dominancia e índices multirasgo, aunque sí afecta su variabilidad y dispersión funcional. De tal forma que a medida que la fragmentación aumenta, a nivel comunitario se altera la varianza del rasgo de densidad de la madera. Y a medida que aumenta el contraste de borde, la varianza del contenido foliar de materia seca y la dispersión funcional se

reducen. Esto sugiere que la fragmentación podría incidir en la plasticidad fenotípica de algunos rasgos foliares y de tallo.

La heterogeneidad de las matrices puede estar jugando un papel crucial en la dispersión funcional de comunidades arbóreas que persisten en los fragmentos de bosque, siendo resultados importantes para impulsar estrategias de restauración y sucesión vegetal en las coberturas adyacentes a los parches de bosque, así como para mejorar estrategias de planificación territorial y ordenamiento ambiental donde se conserven los arbustales contiguos a los bosques.

Esta investigación complementa y aporta al conocimiento de la respuesta funcional de comunidades arbóreas ante la fragmentación del paisaje, brinda nueva y útil información para mejorar las estrategias de manejo y conservación forestal, y contribuye bases para futuros estudios que busquen incluso evaluar la resiliencia de los bosques e integrar la estructura del paisaje en el seguimiento, mantenimiento y recuperación de servicios ecosistémicos. Concordamos con lo sugerido por Poorter *et al.*, (In press) en que la inclusión de los atributos funcionales debería ser un componente integral de estrategias globales para la conservación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos.

RECOMENDACIONES

Para una comprensión más profunda de nuestros resultados y determinar la generalidad de los mismos, ya que son hallazgos que pueden ser conservadores porque la mayoría de los fragmentos evaluados están protegidos y todos ellos han persistido durante más de 40 años, se recomienda ahondar en la escala de tiempo para tener una edad más puntual de cada fragmento muestreado, así como de la historia de uso, los regímenes de perturbación y los impactos humanos, pues se ha reportado que la edad del fragmento puede tener efectos en la diversidad funcional de plantas

(Sonnier *et al.*, 2014), y diferencias en regímenes de perturbación pueden producir cambios en el funcionamiento del ecosistema a través del tiempo (Laurance *et al.*, 2007). También recomendamos incrementar el número de parches muestreados, investigar los efectos de la fragmentación en los procesos de ensamblaje funcional de la comunidad (Mayfield *et al.*, 2005; Mayfield *et al.*, 2010; Mayfield *et al.*, 2013), evaluar la variación intra e inter específica de rasgos de especies en fragmentos, investigar los bordes y examinar factores ambientales que influyen en la diversidad funcional y biomasa aérea del bosque. Finalmente, al ser los paisajes sistemas complejos y heterogéneos influenciados por otros factores además del tamaño, grado de aislamiento o contraste de borde, es necesario evaluar la calidad de la matriz y los cambios de hábitat inducidos por los bordes en la diversidad funcional asociada a la biomasa aérea.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adriaens, D., Honnay, O. & Hermy, M.** (2006). No evidence of a plant extinction debt in highly fragmented calcareous grasslands in Belgium. *Biological Conservation*, 133(2): 212–224.
- Aldana, A., Villanueva, B., Cano, A., Correa, D., Umaña, M., Casas, L., Cárdenas, S., Henao-Díaz, L. & Stevenson, P.** (2017). Drivers of biomass stocks in Northwestern South American forests: Contributing new information on the Neotropics. *Forest Ecology and Management*, 389: 86–95.
- Aldana, A. & Stevenson, P.** (2016). Forest fragments of the Andean piedmont as carbon sinks: Short-term gain of above ground biomass in fragments used by cattle ranches. *Tropical Conservation Science*, 9(4): 1–9.
- Alvarez, E., Duque, A., Saldarriaga, J., Cabrera, K., de las Salas, G., del Valle, I., Lema, A., Moreno, F., Orrego, S. & Rodríguez, L.** (2012). Tree above-ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forests of Colombia. *Forest Ecology and Management*, 267: 297–308.
- Angiosperm Phylogeny Group.** (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1): 1–20.
- Arellano, G., Umaña, M., Macía, M., Loza, M., Fuentes, A., Cala, V. & Jørgensen, P.** (2017). The role of niche overlap, environmental heterogeneity, landscape roughness and productivity in shaping species abundance distributions along the Amazon–Andes gradient. *Global Ecology and Biogeography*, 26(2): 191–202.
- Arellano-Rivas, A., De-Nova, A. & Munguía-Rosas, M.** (2016). Patch isolation and shape predict plant functional diversity in a naturally fragmented forest. *Journal of Plant Ecology*, rtw119.
- Armenteras, D., Rodríguez, N., Retana, J. & Morales, M.** (2011). Understanding deforestation in montane and lowland forests of the Colombian Andes. *Regional Environmental Change*, 11(3): 693–705.
- Armenteras, D., Gast, F. & Villareal, H.** (2003). Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological Conservation*, 113(2): 245–256.
- Armenteras, D. & Rodríguez, N. (eds)** (2007). Monitoreo de los ecosistemas andinos 1985-2005: síntesis. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 173 p.
- Armenteras, D. & Rodríguez-Eraso, N.** (2014). Dinámicas y causas de deforestación en bosques de Latino América: una revisión desde 1990. *Colombia Forestal*, 17(2): 233–246.
- Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F. & Benítez-Malvido, J.** (2009). Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, 23(3): 729–739.

- Baker, T., Phillips, O., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., Erwin, T., Killeen, T., Laurance, S., Laurance, W. & others** (2004). Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*, 10(5): 545–562.
- Bastian, O. & Steinhardt, U. (eds)** (2002). Development and Perspectives of Landscape Ecology. The Netherlands: Springer Science & Business Media. 534 p.
- Bennett, A.F. & Saunders, D.A.** (2010). Habitat fragmentation and landscape change. En: N.S. Sodhi & P.R. Ehrlich (eds.) *Conservation Biology for All* (pp. 88–106). England: Oxford University Press.
- Berenguer, E., Ferreira, J., Gardner, T., Aragão, L., De Camargo, P., Cerri, C., Durigan, M., Oliveira, R., Vieira, I. & Barlow, J.** (2014). A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. *Global Change Biology*, 20(12): 3713–3726.
- Biswas, S.R. & Mallik, A.U.** (2010). Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology*, 91(1): 28–35.
- Bonino, E.E.** (2006). Changes in carbon pools associated with a land-use gradient in the Dry Chaco, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 223(1–3): 183–189.
- Brown, K.A., Johnson, S.E., Parks, K.E., Holmes, S.M., Ivoandry, T., Abram, N.K., Delmore, K.E., Ludovic, R., Andriamaharoa, H.E., Wyman, T.M. & Wright, P.C.** (2013). Use of provisioning ecosystem services drives loss of functional traits across land use intensification gradients in tropical forests in Madagascar. *Biological Conservation*, 161: 118–127.
- Brown, S.** (1997). Estimating Biomass and Biomass Change of Tropical Forests: A Primer. Rome, Italy.: Food & Agriculture Org. 72 p.
- Brown, S. & Lugo, A.** (1992). Aboveground biomass estimates for tropical moist forests of the Brazilian Amazon. *Interciencia*, 17: 8–18.
- Bürgi, M., Hersperger, A. & Schneeberger, N.** (2005). Driving forces of landscape change - current and new directions. *Landscape Ecology*, 19(8): 857–868.
- Cadenasso, M., Traynor, M. & Pickett, S.** (1997). Functional location of forest edges: gradients of multiple physical factors. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(5): 774–782.
- Carneiro, M., Campos, C., Beijo, L. & Ramos, F.** (2016). Anthropogenic Matrices Favor Homogenization of Tree Reproductive Functions in a Highly Fragmented Landscape. *PLoS one*, 11(10): e0164814.
- Casanoves, F., Pla, L. & DiRienzo, J. (eds)** (2011). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE; Serie técnica. Informe técnico. No 384. Turrialba: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE. 84 p.
- Castaño-Urbe, C.** (2002). Páramos y ecosistemas Alto-andinos de Colombia en condición HotSpot y Global Climatic Tensor: Colombia alto andina y la significancia ambiental del bioma páramo en el contexto de los andes tropicales: una aproximación a los efectos futuros por el cambio climático global (global climatic tensor). Bogotá D.C. Colombia.: IDEAM. 387 p.

- Chaplin-Kramer, R., Ramler, I., Sharp, R., Haddad, N., Gerber, J., West, P., Mandle, L., Engstrom, P., Baccini, A., Sim, S., Mueller, C. & King, H.** (2015). Degradation in carbon stocks near tropical forest edges. *Nature Communications*, 6(10158): 1–6.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M., Chambers, J., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J., Nelson, B.W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B. & Yamakura, T.** (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1): 87–99.
- Chave, J., Muller-Landau, H., Baker, T., Easdale, T., Steege, H. & Webb, C.** (2006). Regional and Phylogenetic Variation of Wood Density Across 2456 Neotropical Tree Species. *Ecological Applications*, 16(6): 2356–2367.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S., Swenson, N. & Zanne, A.** (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4): 351–366.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M., Delitti, W., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P., Goodman, R., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W., Muller-Landau, H.C., Mencuccini, M., Nelson, B., Ngomanda, A., Nogueira, E., Ortiz-Malavassi, E., *et al.*,** (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20(10): 3177–3190.
- Conti, G. & Díaz, S.** (2013). Plant functional diversity and carbon storage - an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*, 101(1): 18–28.
- Cornelissen, J., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D., Reich, P., Steege, H., Morgan, H., van der Heijden, M., Pausas, J. & Poorter, H.** (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335–380.
- Corpoguvio** (2012). Plan de gestión ambiental 2002-2012. Recuperado de: <https://isfcolombia.uniandes.edu.co/images/documentos/plangestionambiental2002-2012.pdf>
- Cuatrecasas, J.** (1958). Aspectos de la vegetacion natural de Colombia. Colombia: Editorial Voluntad.: 44 p.
- Curran, J.** (2017). Package "Hotelling". R package version, 1.0-4: 1–11.
- Dantas de Paula, M., Alves, M. & Tabarelli, M.** (2011). Carbon storage in a fragmented landscape of Atlantic forest: the role played by edge-affected habitats and emergent trees. *Journal Tropical Conservation Science*, 4(3): 349–358.
- De Castilho, C., Magnusson, W., de Araújo, R., Luizão, R., Luizão, F., Lima, A. & Higuchi, N.** (2006). Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, 234(1–3): 85–96.
- DeFries, R., Hansen, A., Newton, A., Hansen, M.** (2005). Increasing isolation of protected areas in tropical forests over the past twenty years. *Ecological Applications*, 15(1): 19–26.

- De Frutos, Á., Navarro, T., Pueyo, Y. & Alados, C.L.** (2015). Inferring Resilience to Fragmentation-Induced Changes in Plant Communities in a Semi-Arid Mediterranean Ecosystem. *PLOS ONE*, 10(3): e0118837.
- De Mendiburu, F.** (2016). *Agricolae*: statistical procedures for agricultural research. R package version, 1: 1–6.
- Díaz, S., Hodgson, J., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M., Shirvany, F., et al.,** (2004). The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15(3): 295–304.
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F.S. & Tilman, D.** (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol*, 4(8): e277.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, T.M.** (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52): 20684–20689.
- Duque, A., Álvarez, E., Rodríguez, W., Lema Á.** (2013) Impacto de la fragmentación en la diversidad de plantas vasculares en bosques andinos del nororiente de Colombia. *Colomb For* 16:115–137
- Duflot, R., Georges, R., Ernoult, A., Aviron, S. & Burel, F.** (2014). Landscape heterogeneity as an ecological filter of species traits. *Acta Oecologica*, 56: 19–26.
- Echeverría C, Newton A, Lara A, et al** (2007) Impacts of Forest Fragmentation on Species Composition and Forest Structure in the Temperate Landscape of Southern Chile. *Glob Ecol Biogeogr* 16, 426–439.
- Etter, A., McAlpine, C. & Possingham, H.** (2008). Historical Patterns and Drivers of Landscape Change in Colombia Since 1500: A Regionalized Spatial Approach. *Annals of the Association of American Geographers*, 98(1): 2–23.
- Etter, A. & vanWyngaarden, W.** (2000). Patterns of Landscape Transformation in Colombia, with Emphasis in the Andean Region. *A Journal of the Human Environment*, 29(7): 432–439.
- Etter, A. & Villa, L.** (2000). Andean Forests and Farming Systems in part of the Eastern Cordillera (Colombia). *Mountain Research and Development*, 20(3): 236–245.
- Fahrig, L.** (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1): 487–515.
- Fahrig L.** (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *J Biogeogr* 40,1649–1663.
- Finegan, B., Peña-Claros, M., de Oliveira, A., Ascarrunz, N., Bret-Harte, M., Carreño-Rocabado, G., Casanoves, F., Díaz, S., Eguiguren, P., Fernandez, F., Licona, J., Lorenzo, L., Salgado Negret, B., Vaz, M. & Poorter, L.** (2015). Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology*, 103(1): 191–201.

- Fischer, J. & Lindenmayer, D.** (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global ecology and biogeography*, 16(3): 265–280.
- Flynn, D., Mirotchnick, N., Jain, M., Palmer, M. & Naeem, S.** (2011). Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–ecosystem–function relationships. *Ecology*, 92(8): 1573–1581.
- Foley, J.A.** (2005). Global Consequences of Land Use. *Science*, 309(5734): 570–574.
- Forman, R.** (1995). Land mosaics. The ecology of landscapes and regions. Cambridge, UK.: Cambridge University Press.: 632 p.
- Fox, J. & Weisberg, S.** (2011). An R Companion to Applied Regression 2a Ed. SAGE Publications.: 473 p.
- Fu, B., Liang, D. & Lu, N.** (2011). Landscape ecology: Coupling of pattern, process, and scale. *Chinese Geographical Science*, 21(4): 385–391.
- Garnica, C. & Saldarriaga, S.** (2015). Diversidad funcional en un gradiente altitudinal del complejo de páramos Sumapaz - Cruz Verde. Tesis de pregrado. Bogotá: Universidad Distrital Francisco José de Caldas.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C. & Laurent, G.** (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15(5): 688–695.
- Girão, L., Lopes, A., Tabarelli, M. & Bruna, E.** (2007). Changes in Tree Reproductive Traits Reduce Functional Diversity in a Fragmented Atlantic Forest Landscape. *PLoS ONE*, 2(9): e908.
- Grime, J.** (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6): 902–910.
- Groeneveld, J., Alves, L., Bernacci, L., Catharino, E., Knogge, C., Metzger, J., Pütz, S. & Huth, A.** (2009). The impact of fragmentation and density regulation on forest succession in the Atlantic rain forest. *Ecological Modelling*, 220(19): 2450–2459.
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J, et al** (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci Adv* 1:e1500052–e1500052.
- Harper, K., Macdonald, E., Burton, P., Chen, J., Brososke, K., Saunders, S., Euskirchen, E., Roberts, D., Jaiteh, M. & Esseen, P.** (2005). Edge Influence on Forest Structure and Composition in Fragmented Landscapes. *Conservation Biology*, 19(3): 768–782.
- Hernández-Ruedas, M., Arroyo-Rodríguez, Meave, J., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Martínez, E., Jamangapé, G., Melo, F., Santos, B.** (2014) Conserving Tropical Tree Diversity and Forest Structure: The Value of Small Rainforest Patches in Moderately-Managed Landscapes. *PLoS ONE*, 9(6): e98931.
- Hitimana, J., Legilisho Kiyiapi, J. & Thairu Njunge, J.** (2004). Forest structure characteristics in disturbed and undisturbed sites of Mt. Elgon Moist Lower Montane Forest, western Kenya. *Forest Ecology and Management*, 194(1–3): 269–291.

- Hooper, D., Chapin, F., Ewel, J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J., Lodge, D., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A., Vandermeer, J. & Wardle, D.** (2005). Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1): 3–35.
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., Heiberger, R., Schuetzenmeister, A., Scheibe, S. & Hothorn, M.** (2016). Package “multcomp”. Simultaneous inference in general parametric models. Project for Statistical Computing, Vienna, Austria. 36p.
- Houghton, R., van der Werf, G., DeFries, R., Hansen, M., House, J., Le Quéré, C., Pongratz, J. & Ramankutty, N.** (2012). Carbon emissions from land use and land-cover change. *Biogeosciences Discussions*, 9(1): 835–878.
- Houghton, R., Hall, F. & Goetz, S.** (2009). Importance of biomass in the global carbon cycle. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 114(G2): G00E03.
- Houghton, R.A.** (2005). Aboveground Forest Biomass and the Global Carbon Balance. *Global Change Biology*, 11(6): 945–958.
- IDEAM** (2010). Atlas climatológico de Colombia 1981-2010. Recuperado de: <http://atlas.ideam.gov.co/visorAtlasClimatologico.html>
- IDEAM** (2010a). Leyenda nacional de coberturas de la tierra: metodología CORINE Land Cover adaptada para Colombia: escala 1:100.00. Bogotá D.C.: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 72 p.
- IGAC** (2000). Estudio general de suelos y zonificación de tierras del Departamento de Cundinamarca. Plancha 228. Bogotá D.C. Colombia.: Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Subdirección de Agrología. 180 p.
- IGAC** (2014). Mapa de suelos de Colombia; Subdirección de Agrología. Recuperado de: http://geoportal.igac.gov.co:8888/siga_sig/Agrologia.seam
- Janeček, Š., Bello, F., Horník, J., Bartoš, M., Černý, T., Doležal, J., Dvorský, M., Fajmon, K., Janečková, P., Jiráská, Š. & others** (2013). Effects of land-use changes on plant functional and taxonomic diversity along a productivity gradient in wet meadows. *Journal of Vegetation Science*, 24(5): 898–909.
- Jauker, B., Krauss, J., Jauker, F. & Steffan-Dewenter, I.** (2013). Linking life history traits to pollinator loss in fragmented calcareous grasslands. *Landscape Ecology*, 28(1): 107–120.
- Kamusoko, C. & Aniya, M.** (2006). Land use/cover change and landscape fragmentation analysis in the Bindura District, Zimbabwe. *Land Degradation & Development*, 18(2): 221-233.
- Katovai, E., Burley, A.L. & Mayfield, M.** (2012). Understory plant species and functional diversity in the degraded wet tropical forests of Kolombangara Island, Solomon Islands. *Biological Conservation*, 145(1): 214–224.
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I., Leadley, P., Bönisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P., Wright, I., Cornelissen, J., Violle, C., Harrison, S., Van BODEGOM, P.,**

- Reichstein, M., Enquist, B., Soudzilovskaia, N., Ackerly, D., Anand, M., et al.**, (2011). TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17(9): 2905–2935.
- Kolb, A. & Diekmann, M.** (2005). Effects of Life-History Traits on Responses of Plant Species to Forest Fragmentation. *Conservation Biology*, 19(3): 929–938.
- Kooyman, R., Zanne, A., Gallagher, R., Cornwell, W., Rossetto, M., O’Connor, P., Parkes, E., Catterall, C., Laffan, S. & Lusk, C.** (2013). Effects of Growth Form and Functional Traits on Response of Woody Plants to Clearing and Fragmentation of Subtropical Rainforest: Cleared and Fragmented Rainforest. *Conservation Biology*, 27(6): 1468–1477.
- Laliberté, E., Wells, J., DeClerck, F., Metcalfe, D., Catterall, C., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S., Ding, Y., Fraterrigo, J., McNamara, S., Morgan, J., Merlos, D., Vesk, P. & Mayfield, M.** (2010). Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters*, 13(1): 76–86.
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B. & Laliberté, M.** (2014). Package “FD”. Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. 27p.
- Laliberté, E. & Legendre, P.** (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1): 299–305.
- Lambin, E. & Meyfroidt, P.** (2010). Land use transitions: Socio-ecological feedback versus socio-economic change. *Land Use Policy*, 27(2): 108–118.
- Larjavaara, M. & Muller-Landau, H.** (2012). Temperature explains global variation in biomass among humid old-growth forests. *Global Ecology and Biogeography*, 21(10): 998–1006.
- Laurance, W., Laurance, S., Ferreira, L., Rankin, J., Gascon, C. & Lovejoy, T.** (1997). Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science*, 278(5340): 1117–1118.
- Laurance, W., Fearnside, P., Laurance, S., Delamonica, P., Lovejoy, T., Rankin-de Merona, J., Chambers, J. & Gascon, C.** (1999). Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, 118(1–3): 127–138.
- Laurance, W., Lovejoy, T., Vasconcelos, H., Bruna, E., Didham, R., Stouffer, P., Gascon, C., Bierregaard, R., Laurance, S. & Sampaio, E.** (2002). Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, 16(3): 605–618.
- Laurance, W.F., Nascimento, H., Laurance, S., Andrade, A., Ewers, R., Harms, K., Luizão, R. & Ribeiro, J.** (2007). Habitat Fragmentation, Variable Edge Effects, and the Landscape-Divergence Hypothesis. *PLOS ONE*, 2(10): e1017.
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M.-P., Garden, D., Girel, J., Pellet, G. & Douzet, R.** (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services: Plant functional traits and provision of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, 99(1): 135–147.
- Lavorel, S.** (2013). Plant functional effects on ecosystem services. *Journal of Ecology*, 101(1): 4–8.
- Lavorel, S. & Garnier, E.** (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5): 545–556.

- Lepers, E., Lambin, E., Janetos, A., DeFries, R., Achard, F., Ramankutty, N. & Scholes, R.** (2005). A synthesis of information on rapid land-cover change for the period 1981–2000. *BioScience*, 55(2): 115–124.
- Lewis, S., Sonke, B., Sunderland, T., Begne, S., Lopez-Gonzalez, G., van der Heijden, G.M.F., Phillips, O., Affum-Baffoe, K., Baker, T., Banin, L., Bastin, J.-F., Beeckman, H., Boeckx, P., Bogaert, J., De Canniere, C., Chezeaux, E., Clark, C.J., Collins, M., Djangbletey, G., *et al.*** (2013). Above-ground biomass and structure of 260 African tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences*, 368(1625): 20120295 1-14.
- Li, X., He, H., Bu, R., Wen, Q., Chang, Y., Hu, Y. & Li, Y.** (2005). The adequacy of different landscape metrics for various landscape patterns. *Pattern Recognition*, 38(12): 2626–2638.
- Lin, B., Flynn, D., Bunker, D., Uriarte, M. & Naeem, S.** (2011). The effect of agricultural diversity and crop choice on functional capacity change in grassland conversions. *Journal of Applied Ecology*, 48(3): 609–618.
- Lindenmayer, D. & Fischer, J.** (2013). *Habitat Fragmentation and Landscape Change: An Ecological and Conservation Synthesis*. Washington: Island Press. 349 p.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Martínez-Ramos, M. & Bongers, F.** (2015). Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology*, 96(5): 1242–1252.
- López-Barrera, F.** (2004). Estructura y función en bordes de bosques. *Revista Ecosistemas*, 13(1): 67–77.
- López, G.** (2015). Análisis de la diversidad funcional en bosques secundarios altoandinos y su relación con el almacenamiento de carbono. Tesis de maestría. Bogotá D.C.: Universidad Distrital Francisco José de Caldas.
- Lowe, A.J., Boshier, D., Ward, M., Bacles, C. & Navarro, C.** (2005). Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity*, 95(4): 255–273.
- Lu, D., Hetrick, S. & Moran, E.** (2011). Impervious surface mapping with Quickbird imagery. *International Journal of Remote Sensing*, 32(9), 2519-2533.
- Lu, H., Wang, X., Zhang, Y., Yan, W. & Zhang, J.** (2012). Modelling Forest Fragmentation and Carbon Emissions for REDD plus. *Procedia Engineering*, 37: 333–338.
- Magnago, L., Edwards, D., Edwards, F., Magrath, A., Martins, S. & Laurance, W.** (2014). Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *Journal of Ecology*, 102(2): 475–485.
- Magnago, L., Magrath, A., Laurance, W., Martins, S., Meira-Neto, J., Simonelli, M. & Edwards, D.** (2015). Would protecting tropical forest fragments provide carbon and biodiversity cobenefits under REDD+? *Global Change Biology*, 21(9): 3455–3468.

- Magnago, L., Magrach, A., Barlow, J., Schaefer, C., Laurance, W., Martins, S. & Edwards, D.** (2016). Do fragment size and edge effects predict carbon stocks in trees and lianas in tropical forests? *Functional Ecology*, 31(2): 542–552.
- Májeková, M., Paal, T., Plowman, N., Bryndová, M., Kasari, L., Norberg, A., Weiss, M., Bishop, T., Luke, S., Sam, K., Bagousse-Pinguet, Y., Leps, J., Götzenberger, R., de Bello, F.** (2016) Evaluating Functional Diversity: Missing Trait Data and the Importance of Species Abundance Structure and Data Transformation. *PLoS ONE*, 11(2): e0149270.
- Martín-López, B., González, J., Díaz, S., Castro, I. & García-Llorente, M.** (2007). Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Revista Ecosistemas*, 16(3). 69-80.
- Matteucci, S.** (2004). Los índices de configuración del mosaico como herramienta para el estudio de las relaciones patrón - proceso. En: Memorias del primer seminario argentino de Geografía Cuantitativa.
- May, F., Giladi, I., Ristow, M., Ziv, Y. & Jeltsch, F.** (2013). Plant functional traits and community assembly along interacting gradients of productivity and fragmentation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15(6): 304–318.
- Mayfield, M., Boni, M., Daily, G.C. & Ackerly, D.** (2005). Species and functional diversity of native and human-dominated plant communities. *Ecology*, 86(9): 2365–2372.
- Mayfield, M., Bonser, S., Morgan, J., Aubin, I., McNamara, S. & Vesk, P.** (2010). What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, 19(4): 423–431.
- Mayfield, M., Dwyer, J., Chalmandrier, L., Wells, J., Bonser, S., Catterall, C., DeClerck, F., Ding, Y., Fraterrigo, J., Metcalfe, D., Queiroz, C., Vesk, P. & Morgan, J.** (2013). Differences in forest plant functional trait distributions across land-use and productivity gradients. *American Journal of Botany*, 100(7): 1356–1368.
- McGarigal, K.** (2014). Fragstats help. Amherst: University of Massachusetts. 182 p.
- McGarigal, K. & Cushman, S.** (2002). Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological applications*, 12(2): 335–345.
- McGarigal, K., Cushman, S. & Ene, E.** (2012). FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. University of Massachusetts, Amherst.
- McGarigal, K. & Marks, B.** (1995). FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-351. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: Pacific Northwest research Station. 122 p.
- Mendes, G., Arroyo-Rodríguez, V., Almeida, W., Pinto, S., Pillar, V. & Tabarelli, M.** (2016). Plant trait distribution and the spatial reorganization of tree assemblages in a fragmented tropical forest landscape. *Plant Ecology*, 217(1): 31–42.

- Mendoza, J. & Etter, A.** (2002). Multitemporal analysis (1940–1996) of land cover changes in the southwestern Bogotá highplain (Colombia). *Landscape and Urban Planning*, 59(3): 147–158.
- Montenegro, A. & Vargas, O.** (2008). Atributos vitales de especies leñosas en bordes de bosque altoandino de la Reserva Forestal de Cogua (Colombia). *Revista de Biología Tropical*, 56(2): 705–720.
- Morales, M. & Armenteras, D.** (2013). Estado de conservación de los bosques de niebla de los Andes colombianos, un análisis multiescalar. *Boletín Científico del Centro de Museos*, 17: 64–72.
- Muller-Landau, H.C.** (2004). Interspecific and Inter-site Variation in Wood Specific Gravity of Tropical Trees. *Biotropica*, 36(1): 20–32.
- Munguía-Rosas, M., Jurado-Dzib, S., Mezeta-Cob, C., Montiel, S., Rojas, A. & Pech-Canché, J.** (2014). Continuous forest has greater taxonomic, functional and phylogenetic plant diversity than an adjacent naturally fragmented forest. *Journal of Tropical Ecology*, 30(4): 323–333.
- Nascimento, H. & Laurance, W.** (2004). Biomass Dynamics in Amazonian Forest Fragments. *Ecological Applications*, 14(4): 127–138.
- Numata, I., Cochrane, M., Roberts, D., Soares, J., Souza, C. & Sales, M.** (2010). Biomass collapse and carbon emissions from forest fragmentation in the Brazilian Amazon. *Journal of Geophysical Research*, 115(G03027): 1–10.
- Numata, I., Cochrane, M., Souza Jr, C. & Sales, M.** (2011). Carbon emissions from deforestation and forest fragmentation in the Brazilian Amazon. *Environmental Research Letters*, 6(044003): 1–7.
- Opdam P., Steingröver E., van Rooij S.** (2006) Ecological Networks: A Spatial Concept for Multi-Actor Planning of Sustainable Landscapes. *Landsc Urban Plan* 75, 322-332.
- Orme, C., Davies, R., Burgess, M., Eigenbrod, F., Pickup, N., Olson, V., Webster, A., Ding, T.-S., Rasmussen, P., Ridgely, R., Stattersfield, A., Bennett, P., Blackburn, T., Gaston, K. & Owens, I.** (2005). Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature*, 436(7053): 1016–1019.
- Pakeman, R.** (2014). Functional trait metrics are sensitive to the completeness of the species' trait data? *Methods in Ecology and Evolution*, 5(1): 9-15.
- Pardo, C.E. & Del Campo, P.C.** (2007). Combinación de métodos factoriales y de análisis de conglomerados en R: el paquete FactoClass. *Revista colombiana de estadística*, 30: 231–245.
- Pearson, T., Walker, S. & Brown, S.** (2005). Sourcebook for land use, land-use change and forestry projects. Montreal: Winrock International and the BioCarbon Fund of the World Bank. 57 p.
- Peña, M. & Duque, A.** (2013). Patterns of stocks of aboveground tree biomass, dynamics, and their determinants in secondary Andean forests. *Forest Ecology and Management*, 302: 54–61.

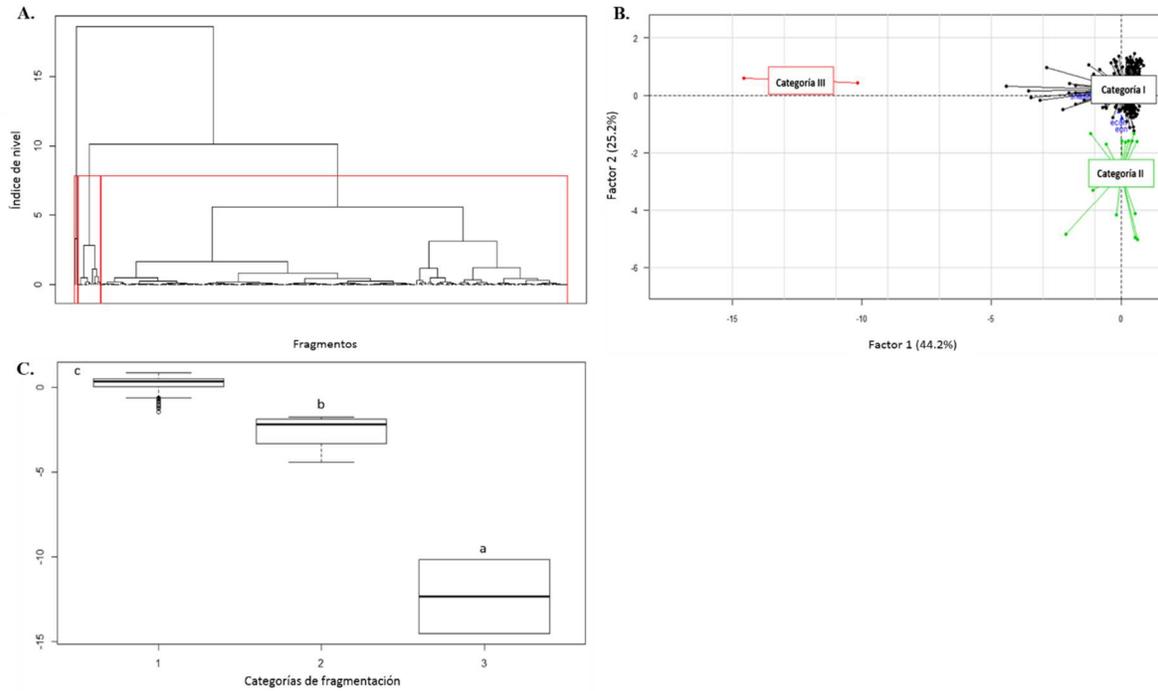
- Pérez, M. & Díaz, J.** (2010). Estimación del carbono contenido en la biomasa forestal aérea de dos bosques andinos en los departamentos de Santander y Cundinamarca. Tesis de pregrado. Bogotá D.C.: Universidad Distrital Francisco José de Caldas.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M., Cornwell, W., Craine, J., Gurvich, D., Urcelay, C., Veneklaas, E., Reich, P., Poorter, L., Wright, I., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J., de Vos, A., et al.,** (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3): 167-234.
- Petchey, O. & Gaston, K.** (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5(3): 402–411.
- Phillips, J., Duque, Á., Cabrera, K., Yepes, A., Navarrete, D., García, M., Alvarez, E., Cabrera, E., Cárdenas, D., Galindo, G., Ordoñez, M., Rodríguez, M. & Vargas, D.** (2011). Estimación de las reservas potenciales de carbono almacenadas en la biomasa aérea en bosques naturales de Colombia. Bogotá D.C.: Instituto de Hidrología, Meteorología, y Estudios Ambientales -IDEAM-.: 32 p.
- Phillips, J., Duque, Á., Yepes, A., Cabrera, K., García, M., Navarrete, D., Alvarez, E. & Cárdenas, D.** (2011a). Estimación de las reservas actuales (2010) de carbono almacenadas en la biomasa aérea en bosques naturales de Colombia. Estratificación, alometría y métodos analíticos. Bogotá D.C.: Instituto de Hidrología, Meteorología, y Estudios Ambientales -IDEAM-. 68 p.
- Poorter, L., van der Sande, M., Arets, E., Ascarrunz, N., Enquist, B., Finegan, B., Licona, J., Martínez-Ramos, M., Mazzei, J., Muñóz, R., Nytech, C., Oliveira, A., Pérez-García, E., Prado-Junior, J., Rodríguez-Velázquez, J., Ruschel, A., Salgado-Negret, B., Schiavini, I., Swenson, N., et al.,** (In press). Biodiversity, climate, and soil determine functioning of Neotropical forests. *Global Ecology and Biogeography*.
- Quétier, F., Aurélie, T. & Lavorel, S.** (2007). Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. *Ecological Monographs*, 77(1): 33–52.
- Quétier, F., Lavorel, S., Thuiller, W. & Davies, I.** (2007a). Plant-Trait-Based Modeling Assessment of Ecosystem-Service Sensitivity to Land-Use Change. *Ecological Applications*, 17(8): 2377–2386.
- Quétier, F., Lavorel, S., Daigney, S. & Chazal, J. de** (2009). Assessing ecological and social uncertainty in the evaluation of land-use impacts on ecosystem services. *Journal of Land Use Science*, 4(3): 173–199.
- Rangel-Ch, J.** (2000). Colombia, diversidad biótica III. La región de vida paramuna. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales. 629-644p.
- Ribeiro, M., Metzger, J., Martensen, A., Ponzoni, F., Hirota, M.** (2009). The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological conservation*, 142(6): 1141-1153.

- Ries, L., Robert J. Fletcher, J., Battin, J. & Sisk, T.** (2004). Ecological Responses to Habitat Edges: Mechanisms, Models, and Variability Explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1): 491–522.
- Rodríguez-Alarcón, S., López-Camacho, R. & Rodríguez-Eraso, N. (en prep.)**. Estructura y composición arbórea de remanentes de bosque alto andino en la zona de amortiguación del Parque Nacional Natural Chingaza, cordillera oriental colombiana.
- Rodríguez, N., Armenteras, D., Morales, M. & Romero, M.** (2004). Ecosistemas de los Andes colombianos. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt.: 166 p.
- Rodríguez-Eraso, N., Armenteras-Pascual, D. & Retana, J.** (2012). Land use and land cover change in the Colombian Andes: dynamics and future scenarios. *Journal of Land Use Science*: 1–21.
- Roscher C., Schumacher J., Gubsch M., Lipowsky A., Weigelt A., Buchmann N., Schulze E.-D., et al.**, (2012). Using plant functional traits to explain diversity-productivity relationships. *PLoS ONE*, 7, e36760.
- Rolim, S., Jesus, R., Nascimento, H., Couto, H. & Chambers, J.** (2005). Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: the ENSO effect in permanent sample plots over a 22-year period. *Oecologia*, 142(2): 238–246.
- Rubiano, K., Clerici, N., Norden, N. & Etter, A.** (2017). Secondary Forest and Shrubland Dynamics in a Highly Transformed Landscape in the Northern Andes of Colombia (1985–2015). *Forests*, 8(216): 1–17.
- Rudel, T., Coomes, O., Moran, E., Achard, F., Angelsen, A., Xu, J. & Lambin, E.** (2005). Forest transitions: towards a global understanding of land use change. *Global Environmental Change*, 15(1): 23–31.
- Rutledge, D.T.** (2003). Landscape indices as measures of the effects of fragmentation: can pattern reflect process? Wellington, New Zealand.: DOC Science Internal Series. Dept. of Conservation.: 27 p.
- Salgado-Negret, B., Pulido-Rodríguez, N., Cabrera, M., Ruíz-Osorio, C. & Paz, H.** (2015). Protocolo para la medición de rasgos funcionales en plantas. En: B. Salgado-Negret (ed.) *La Ecología Funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones* (p. 236). Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Santos, T. & Tellería, J.** (2006). Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Revista Ecosistemas*, 15(2): 3–12.
- Saunders, D., Hobbs, R. & Margules, C.** (1991). Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology*, 5(1): 18–32.
- Secretaría del Convenio sobre la Diversidad Biológica, (CDB)** (2014). Perspectiva Mundial sobre la Diversidad Biológica 4. Montreal: 155 p.

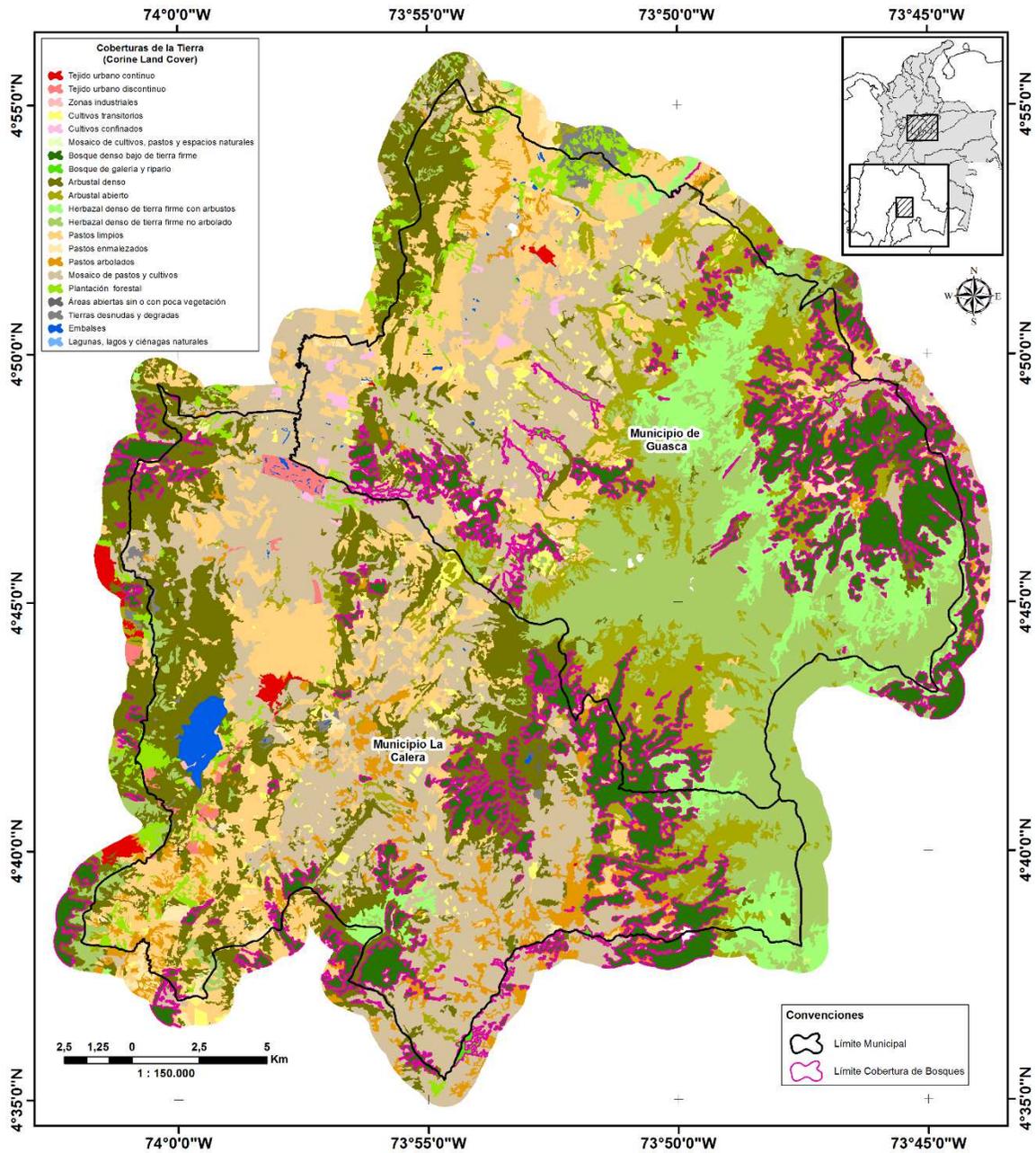
- Sfair, J., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, B. & Tabarelli, M.** (2016). Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest. *Ecological Applications*, 26(6): 1816–1826.
- Sierra, J.A.** (2010). Diversidad funcional de plantas en un paisaje agropecuario del trópico húmedo: Implicaciones en procesos de regeneración y mantenimiento de funciones ecosistémicas. Tesis Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Slik, J., Paoli, G., McGuire, K., Amaral, I., Barroso, J., Bastian, M., Blanc, L., Bongers, F., Boundja, P., Clark, C., Collins, M., Dauby, G., Ding, Y., Doucet, J.-L., Eler, E., Ferreira, L., Forshed, O., Fredriksson, G., Gillet, J.-F., et al.,** (2013). Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Global Ecology and Biogeography*, 22(12): 1261–1271.
- Sonnier, G., Jamoneau, A. & Decocq, G.** (2014). Evidence for a direct negative effect of habitat fragmentation on forest herb functional diversity. *Landscape Ecology*, 29(5): 857–866.
- Sonnier, G., Shipley, B. & Navas, M.-L.** (2010). Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities: Trait-environment linkages in early successional communities. *Journal of Vegetation Science*, 21(6): 1014–1024.
- Stein, A., Gerstner, K. & Kreft, H.** (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17(7): 866–880.
- Swenson, N** (2011) The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *Am J Bot* 98:472–480.
- Taugourdeau, S., Villerd, J., Plantureux, S., Huguenin-Elie, O., Amiaud, B.** (2014). Filling the gap in functional trait databases: use of ecological hypotheses to replace missing data. *Ecology and Evolution*, 4(7): 944-958.
- The R Core Team.** (2015). R: A language and environment for statistical computing. The R Core Team, Vienna, Austria. Vienna, Austria: The R Core Team. Recuperado de: <http://www.R-project.org/>
- Tilman, D. & Lehman, C.** (2013). Biodiversity, composition, and ecosystem processes: theory and concepts. En: D. Tilman, A.P. Kinzig, & S. Pacala (eds.) *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*. (p. 393). USA: Princeton University Press.
- Tobón, C.** (2009). Los bosques andinos y el agua. Quito.: Serie investigación y sistematización No 4. Programa Regional Ecobona-Intercooperation. 122 p.
- Torres, A., Peña, E., Zúñiga, O. & Peña, J.** (2012). Evaluación del impacto de actividades antrópicas en el almacenamiento de carbono en biomasa vegetal en ecosistemas de alta montaña de Colombia. *Boletín Científico Museo de Historia Natural*, 16(1): 132–142.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J., Rand, T., Didham, R., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C., Ewers, R., Fründ, J., Holt, R., Holzschuh, A.,**

- Klein, A., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D., Laurance, W., et al.,** (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87(3): 661–685.
- Tulloch, A., Barnes, M., Ringma, J., Fuller, R. & Watson, J.** (2016). Understanding the importance of small patches of habitat for conservation. *Journal of Applied Ecology*, 53(2): 418–429.
- Turner, I. & Corlett, R.** (1996). The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(8): 330–333.
- Urquiza-Haas, T., Dolman, P. & Peres, C.** (2007). Regional scale variation in forest structure and biomass in the Yucatan Peninsula, Mexico: Effects of forest disturbance. *Forest Ecology and Management*, 247(1–3): 80–90.
- Valladares, G., Salvo, A. & Cagnolo, L.** (2006). Habitat Fragmentation Effects on Trophic Processes of Insect-Plant Food Webs: Habitat Fragmentation and Trophic Processes. *Conservation Biology*, 20(1): 212–217.
- Vallejo-Joyas, M., Londoño-Vega, A., López-Camacho, R., Galeano, G., Álvarez-Dávila, E. & Devia-Álvarez, W.** (eds) (2005). Establecimiento de parcelas permanentes en bosques de Colombia. Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 310 p.
- Villéger, S., Mason, N. & Mouillot, D.** (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8): 2290–2301.
- Wright, J., Naeem, S., Hector, A., Lehman, C., Reich, P., Schmid, B., Tilman, D.** (2006). Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 9(2): 111–120.
- Xie, Y., Sha, Z. & Yu, M.** (2008). Remote sensing imagery in vegetation mapping: a review. *Journal of Plant Ecology*, 1(1): 9–23.
- Yepes, A., Herrera, J., Phillips, J., Cabrera, E., Galindo, G., Granados, E., Duque, Á., Barbosa, A., Olarte, C. & Cardona, M.** (2015). Contribución de los bosques tropicales de montaña en el almacenamiento de carbono en Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 63(1): 69–82.
- Ziter, C., Bennett, E. & Gonzalez, A.** (2013). Functional diversity and management mediate aboveground carbon stocks in small forest fragments. *Ecosphere*, 4(7): 1–21.

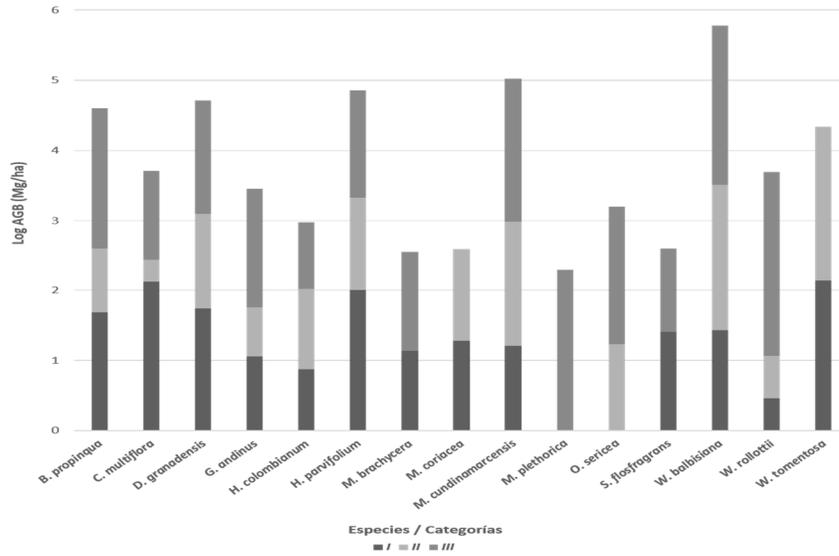
ANEXOS



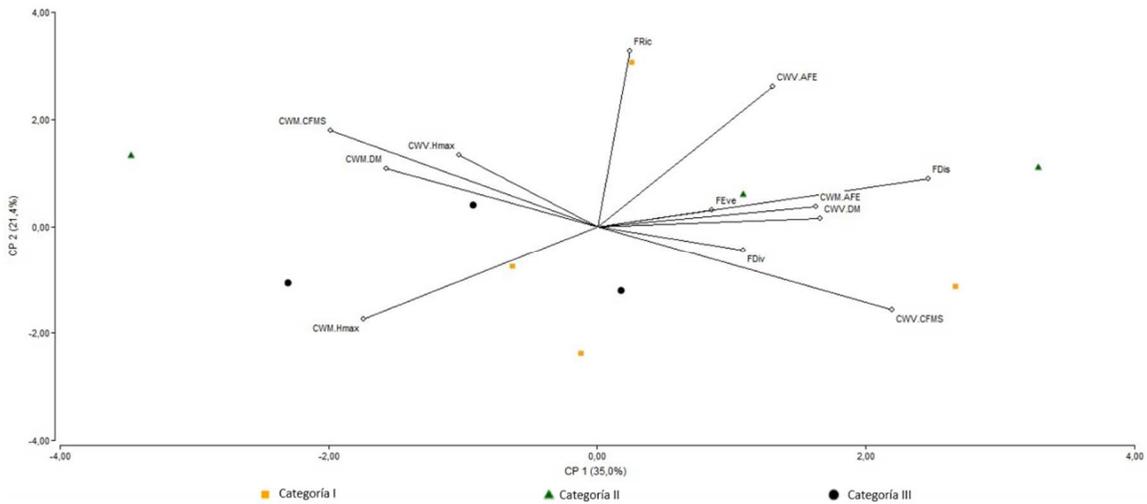
Anexo 1. Establecimiento de categorías de fragmentación a partir de las métricas de paisaje calculadas. **(a)** Cluster de fragmentos de bosque denso bajo de los municipios de Guasca y La Calera. **(b)** Biplot de los conglomerados formados. Categoría I: Fragmentos pequeños, de forma menos compleja. Categoría II: Fragmentos medianos y medianamente regulares. Categoría III: Fragmentos más grandes e irregulares. **(c)** Box-plot de los conglomerados de fragmentos. ANOVA, $F= 829.57$, $p < 0.0001$. Las letras encima de las cajas representan los grupos estimados con un post hoc HSD test, a un nivel de significancia de 0.05.



Anexo 2. Mapa de coberturas de la tierra del área de estudio, discriminando hasta el nivel III de Corine Land Cover adaptado para Colombia.



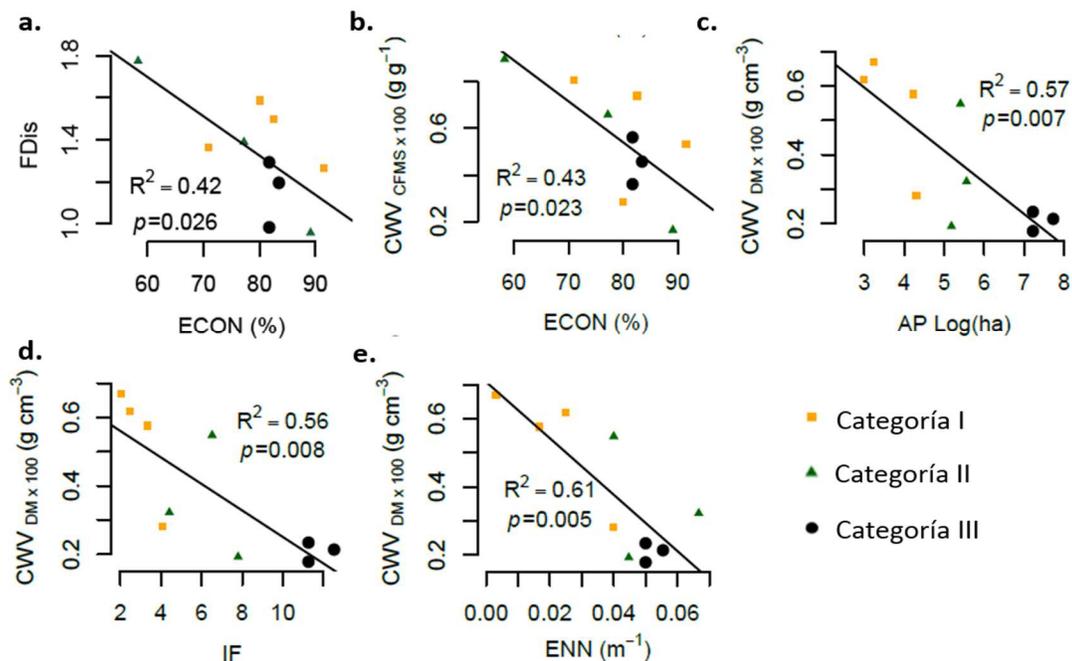
Anexo 3. Especies con mayor biomasa aérea (Log AGB, Mg.ha⁻¹) aportada a cada categoría de fragmentación.



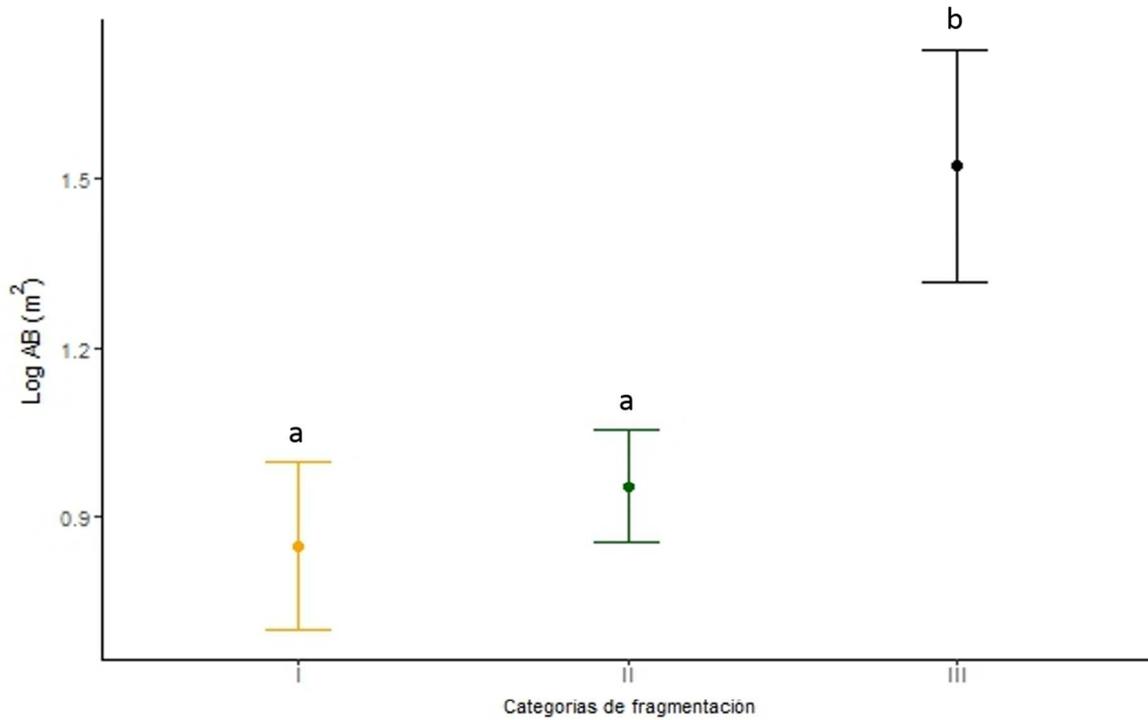
Anexo 4. Biplot obtenido a partir de Análisis de Componentes Principales (ACP) para los índices de diversidad funcional y las categorías de fragmentación. **FRic**: Riqueza funcional. **FEve**: Equidad funcional. **FDiv**: Divergencia funcional. **FDis**: Dispersión funcional. **CWM**: Media ponderada de la comunidad. **CWV**: Varianza ponderada de la comunidad. **AFE**: Área foliar específica. **CFMS**: Contenido foliar de materia seca. **DM**: Densidad de madera. **Hmax**: Altura máxima.

Anexo 5. Correlaciones de Pearson entre las métricas de fragmentos y la diversidad funcional. Se presentan los valores de los coeficientes de correlación (r). Las correlaciones significativas se muestran en negrilla ($p < 0.05$). **AP:** Área del fragmento. **ENN:** Distancia euclidiana al vecino más cercano. **IF:** Índice de forma. **ECON:** Contraste de borde. **FRic:** Riqueza funcional. **FEve:** Equidad funcional. **FDiv:** Divergencia funcional. **FDis:** Dispersión funcional. **CWM:** Media ponderada de la comunidad. **CWV:** Varianza ponderada de la comunidad. **AFE:** Área foliar específica. **CFMS:** Contenido foliar de materia seca. **DM:** Densidad de madera. **Hmax:** Altura máxima.

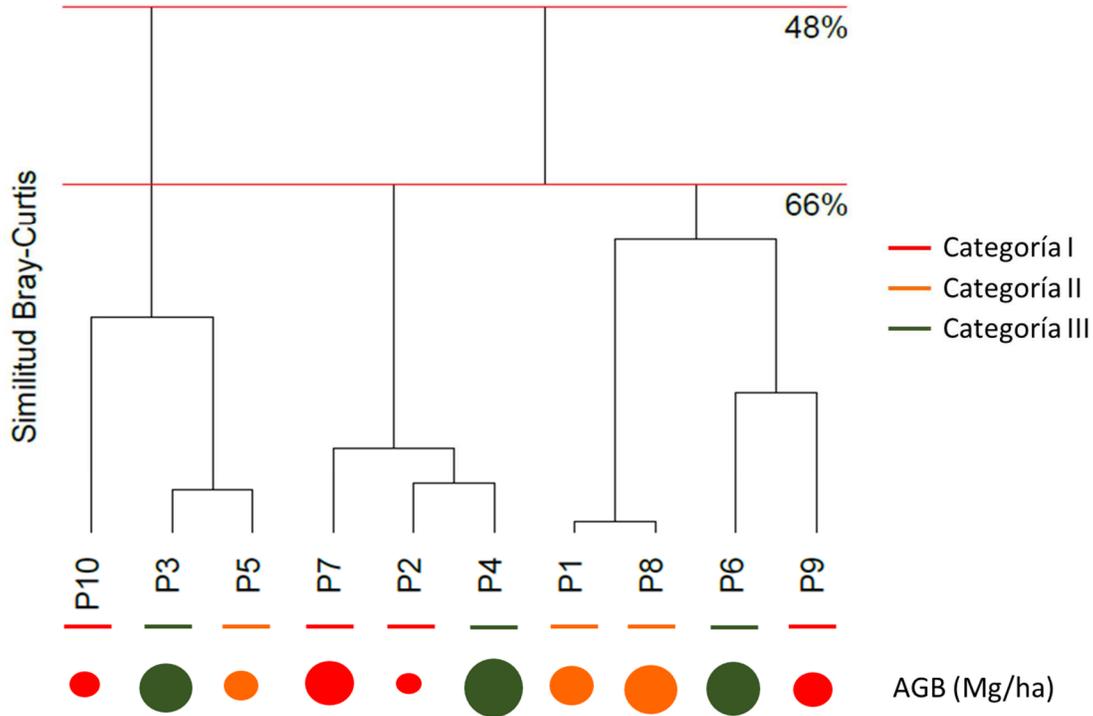
	AP	IF	ENN	ECON
CWM.AFE	0,39	0,31	0,29	-0,39
CWM.CFMS	0,24	0,38	0,47	0,38
CWM.DM	-0,19	-0,01	-0,16	0,02
CWM.Hmax	0,07	0,11	-0,04	0,25
FRic	-0,29	-0,25	0,13	-0,08
FEve	0,21	0,07	0,36	0,21
FDiv	-0,36	-0,48	-0,14	-0,25
FDis	-0,46	-0,54	-0,35	-0,69
CWV.AFE	-0,16	-0,22	0,24	-0,53
CWV.CFMS	-0,16	-0,33	-0,30	-0,70
CWV.DM	-0,78	-0,78	-0,81	-0,58
CWV.Hmax	-0,04	0,03	0,20	0,41



Anexo 6. Análisis de regresión lineal simple (Kooyman *et al.*, 2013; Mendez *et al.*, 2016) entre la diversidad funcional (variable dependiente) y las métricas de fragmentación (variable independiente). Los supuestos para las distribuciones de error se verificaron usando la prueba de Shapiro-Wilk para la normalidad, la prueba de Breusch-Pagan para la homocedasticidad (varianza constante), y el test de Durbin-Watson para la independencia. **(a)** Dispersión funcional (FDis) en función del contraste de borde de los fragmentos (ECON, %); **(b)** Varianza ponderada de la comunidad del contenido foliar de materia seca (CWV_{CFMS} , g) en función del contraste de borde de los fragmentos (ECON, %); **(c)** Varianza ponderada de la comunidad de la densidad de madera (CWV_{DM} $g cm^{-3}$) en función del área del fragmento (AP, ha), **(d)** de la forma del fragmento (IF), y **(e)** de la distancia euclidiana al vecino más cercano (ENN, m).



Anexo 7. Variación de área basal (LogAB m²) entre y en las tres categorías de fragmentación. Las barras de error representan \pm Error Estándar. ANOVA, $F= 4.64$, $p < 0.05$. Las letras encima de las barras representan los grupos estimados con un post hoc HSD test. Medias con una letra en común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).



Anexo 8. Dendrograma de similitud de Bray-Curtis entre comunidades arbóreas muestreadas en diez (10) parcelas (P1 a P10) ubicadas en fragmentos pertenecientes a tres categorías de fragmentación. Las líneas rojas representan las cotas con porcentaje de similitud taxonómica del 48% y 66%. Los círculos representan la cantidad de biomasa aérea (AGB) en $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ aportada por cada fragmento muestreado. Entre más grande el tamaño del círculo, mayor cantidad de AGB.

Tabla S1. Lista de valores promedio de rasgos funcionales para las especies arbóreas en los fragmentos estudiados.

Especies	AFE ($\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$)	CFMS (g)	DM ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$)	Hmax (m)
<i>Ageratina asclepiadea</i>	104.29	0.36	0.57	7
<i>Ageratina tinifolia</i>	118.68	0.26	0.53	8
<i>Aiouea dubia</i>	26.04	0.44	0.58	18
<i>Aiouea sp1.</i>	26.04	0.44	0.52	15
<i>Asteraceae sp1.</i>	33.41	0.23	0.46	10
<i>Axinaea macrophylla</i>	122.78	0.24	0.51	20
<i>Baccharis sp1.</i>	230.10	0.25	0.47	13
<i>Beilschmiedia costaricensis</i>	100.20	0.34	0.50	20

<i>Bejaria aestuans</i>	207.84	0.27	0.54	10
<i>Bejaria resinosa</i>	70.34	0.42	0.55	10
<i>Brunellia propinqua</i>	60.59	0.40	0.42	20
<i>Bucquetia glutinosa</i>	134.01	0.32	0.46	12
<i>Buddleja cf bullata</i>	37.97	0.25	0.42	12
<i>Cavendishia bracteata</i>	75.83	0.39	0.60	12
<i>Cestrum cf lindenii</i>	141.57	0.25	0.51	7
<i>Cinchona lancifolia</i>	103.76	0.25	0.54	17
<i>Clethra cf fagifolia</i>	44.64	0.46	0.44	18
<i>Clethra fimbriata</i>	42.81	0.46	0.37	15
<i>Clethra lanata</i>	88.02	0.33	0.42	18
<i>Clusia elliptica</i>	87.05	0.20	0.51	20
<i>Clusia multiflora</i>	64.39	0.22	0.60	20
<i>Clusia sp1.</i>	16.26	0.25	0.58	18
<i>Critoniopsis bogotana</i>	74.86	0.46	0.52	21
<i>Cybianthus cf iteoides</i>	136.77	0.21	0.58	12
<i>Cybianthus iteoides</i>	130.82	0.24	0.57	12
<i>Dioicodendron dioicum</i>	28.67	0.24	0.56	12
<i>Diplostegium ochraceum</i>	121.10	0.31	0.54	15
<i>Drimys granadensis</i>	80.43	0.33	0.43	23
<i>Escallonia paniculata</i>	108.46	0.31	0.60	18
<i>Frezyera bomplandianum</i>	88.19	0.34	0.48	19
<i>Gaiadendron punctatum</i>	97.66	0.26	0.42	15
<i>Geissanthus andinus</i>	93.91	0.29	0.56	20
<i>Geissanthus bogotensis</i>	102.60	0.25	0.44	18
<i>Hedyosmum cf parvifolium</i>	180.65	0.21	0.39	20
<i>Hedyosmum colombianum</i>	160.02	0.19	0.41	16
<i>Hedyosmum parvifolium</i>	110.93	0.21	0.39	22
<i>Hesperomeles goudotiana</i>	78.52	0.47	0.62	18
<i>Hesperomeles obtusifolia</i>	83.74	0.51	0.60	13
<i>Hyeronima scabra</i>	74.53	0.26	0.52	18
<i>Ilex sp1.</i>	82.88	0.34	0.46	6
<i>Lippia hirsuta</i>	129.65	0.27	0.49	10
<i>Macleania rupestris</i>	17.80	0.34	0.46	9
<i>Meriania brachycera</i>	77.28	0.36	0.53	25
<i>Meriania mutisii</i>	68.13	0.34	0.52	15
<i>Miconia cf resima</i>	36.49	0.30	0.45	18
<i>Miconia cundinamarcensis</i>	74.53	0.41	0.54	20
<i>Miconia ligustrina</i>	73.57	0.39	0.52	12
<i>Miconia plethorica</i>	122.85	0.23	0.47	15
<i>Miconia resima</i>	129.49	0.26	0.45	18
<i>Miconia sp1.</i>	76.00	0.37	0.58	13
<i>Miconia theaezans</i>	134.78	0.29	0.55	16

<i>Morella parvifolia</i>	182.70	0.28	0.52	8
<i>Morella pubescens</i>	94.92	0.36	0.54	18
<i>Myrcianthes leucoxylo</i>	221.36	0.23	0.64	12
<i>Myrcianthes rhopaloides</i>	66.19	0.45	0.71	15
<i>Myrsine coriacea</i>	86.88	0.38	0.51	16
<i>Myrsine guianensis</i>	91.18	0.32	0.52	20
<i>Nectandra reticulata</i>	70.23	0.47	0.47	20
<i>Ocotea calophylla</i>	67.52	0.36	0.50	25
<i>Ocotea sericea</i>	87.39	0.32	0.45	25
<i>Ocotea sp.</i>	121.91	0.24	0.59	2.5
<i>Oreopanax bogotensis</i>	79.53	0.30	0.44	25
<i>Oreopanax incisus</i>	65.56	0.36	0.46	22
<i>Palicourea cf apicata</i>	158.98	0.18	0.46	11
<i>Palicourea cf guianensis</i>	159.91	0.23	0.43	8
<i>Palicourea cf vagans</i>	35.06	0.24	0.49	7
<i>Palicourea vaginata</i>	126.04	0.24	0.49	8
<i>Pentacalia pulchella</i>	123.84	0.25	0.46	8
<i>Persea ferruginea</i>	77.15	0.37	0.50	18
<i>Persea mutisii</i>	74.07	0.34	0.47	18
<i>Persea sp.</i>	63.38	0.38	0.48	17
<i>Podocarpus oleifolius</i>	71.50	0.40	0.55	20
<i>Prunus cf buxifolia</i>	107.87	0.33	0.70	18
<i>Prunus cf falcata</i>	104.33	0.31	0.55	18
<i>Prunus opaca</i>	92.88	0.40	0.61	15.5
<i>Frangula goudotiana</i>	158.58	0.34	0.64	10
<i>Saurauia cf ursina</i>	113.03	0.20	0.36	12
<i>Schefflera bogotensis</i>	73.23	0.31	0.48	15
<i>Solalum ovalifolium</i>	250.73	0.17	0.38	8
<i>Symplocos flosfragrans</i>	84.90	0.34	0.45	25
<i>Symplocos mucronata</i>	105.34	0.32	0.46	15
<i>Symplocos theiformis</i>	69.14	0.36	0.39	13
<i>Tovomita parviflora</i>	62.66	0.29	0.58	12
<i>Vallea stipularis</i>	178.25	0.32	0.54	15
<i>Verbesina crassiramea</i>	148.70	0.21	0.40	14
<i>Viburnum triphyllum</i>	161.90	0.29	0.53	15
<i>Weinmannia balbisiana</i>	109.82	0.31	0.50	24
<i>Weinmannia cf pinnata</i>	131.28	0.32	0.50	25
<i>Weinmannia rollottii</i>	119.22	0.37	0.52	24
<i>Weinmannia tomentosa</i>	54.37	0.37	0.53	25