



UvA-DARE (Digital Academic Repository)

Trait-based studies of páramo vegetation in the northern Andes

Cabrera Pantoja, M.J.

Publication date

2019

Document Version

Other version

License

Other

[Link to publication](#)

Citation for published version (APA):

Cabrera Pantoja, M. J. (2019). *Trait-based studies of páramo vegetation in the northern Andes*.

General rights

It is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), other than for strictly personal, individual use, unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

Disclaimer/Complaints regulations

If you believe that digital publication of certain material infringes any of your rights or (privacy) interests, please let the Library know, stating your reasons. In case of a legitimate complaint, the Library will make the material inaccessible and/or remove it from the website. Please Ask the Library: <https://uba.uva.nl/en/contact>, or a letter to: Library of the University of Amsterdam, Secretariat, Singel 425, 1012 WP Amsterdam, The Netherlands. You will be contacted as soon as possible.

Summary - Resumen - Samenvatting

SUMMARY

Trait-based studies of páramo vegetation in the northern Andes

High Andean grasslands also called páramos are key ecosystems for water regulation, carbon storage and for sustaining high levels of biodiversity. In this dissertation, new insights on the functional structure and functional composition of páramo plant communities in semi-natural and in successional stages is presented. The general aim of this study was to gain more insight in how trait variability of páramo plant species explains patterns in páramo plant community structure. In particular, it was asked how patterns in biomass, abundance and distribution of páramo plants found in series of small plots would be influenced by mean values and the intraspecific variability of specific leaf area (SLA) and plant height.

Because the biomass of páramo vegetation is the driver of two essential environmental services of páramo vegetation (carbon retention and water supply), this study started by looking for reliable methods to estimate páramo plant community biomass in a non-destructive fashion (Chapter 2). The aim of this study was to support monitoring programs that study the effects of human impact and climate change on high mountain vegetation such as páramo grasslands in the Andes, but that lack non-destructive methods to estimate plant biomass. We aimed to develop and apply allometric models for aboveground, belowground and total biomass of páramo plants. We worked in the páramo of southern Colombia between 1°09' N and 077°50' W, at elevations between 3400 and 3700 m above sea level. We established 61 1-m² plots at random locations, excluding disturbed, inaccessible and peat bog areas. We measured heights and basal diameters of all vascular plants in these plots and classified all vascular plant species into seven growth forms. Near each plot, we sampled the biomass from plants belonging to abundant genera, after having measured their height and basal diameter. In this way, we measured the biomass of 476 plants (allometric set). For each growth form we applied power-law functions to develop allometric models of biomass against basal diameter, height, height times basal diameter, and height times basal area. The best models were selected using AICc weights. Using the observed and predicted plant biomass of the allometric set we calculated absolute percentage errors using cross-validation. The biomass of a plot was estimated by summing the predicted biomass of all plants in a plot. Confidence limits around these sums were calculated by bootstrapping. Applying groups that resembled the 1-m² plots in density and composition, the errors for aboveground and total biomass estimates were below 15%. Across all plots, we obtained an aboveground, belowground and total plot biomass of 329 ± 190, 743 ± 486 and 1011 ± 627 g m⁻² (mean ± SD), respectively. These values were within the range of biomass estimates obtained destructively in the tropical Andes in earlier studies. In new applications, if target vegetation samples are similar regarding growth forms and genera to our allometric set, their biomass might be predicted applying our equations, provided they contain at least 50 to 100 plants. In other situations, we would recommend gathering additional biomass measurements from local plants, to evaluate new regression equations.

In Chapter 3 we used the biomass estimates that resulted from the previous chapter to study the drivers of aboveground biomass of high mountain vegetation in the Andes. The biomass of plant communities in the páramo is a key factor controlling the carbon retention and freshwater supply, which are important environmental services for the human population. Using d-sep tests,

we examined four causal path models that show how the aboveground biomass of a series of small plots in páramo vegetation in southern Colombia was explained by the abiotic environment (elevation, and five soil variables: pH, exchangeable Al, available P, carbon, and bulk density), vascular species composition (as extracted four axes of a Non-Metric Multidimensional Scaling ordination) and trait information related to plant productivity (community weighted means of SLA and maximum plant height). Causality could not be rejected for most path models. Nearly 50% of the aboveground plant biomass was explained by path models in which trait information together with soil variables and species composition had a direct influence on aboveground plant biomass. Community weighted means of SLA were negatively related with aboveground biomass and those of maximum plant height positively. This suggested that our plots represented páramo vegetation in various mid- to late successional stages, with their biomass levels recovering from human disturbance that was not detected during field work. Soil acidity and to a lesser degree soil bulk density acted as key soil variables driving the aboveground biomass. Species composition most strongly affected the variation in the aboveground biomass.

In Chapter 4 we examined how intraspecific variability in SLA and plant height was linked to the abundance and distribution of páramo plant species. In heterogeneous environments, intraspecific variability in ecological and life-history traits potentially influences the abundance and distribution of plant species. Here, we studied how intraspecific variability in SLA and plant height relates to patterns in local abundance, regional abundance and latitudinal extent of vascular plant species, sampled in a large series of 1-m² plots in páramo vegetation in Colombia. Páramos constitute highly species-rich mountain grasslands of northern Andes between 3000 and 5000 m above sea level. SLA is a proxy of resource acquisition, leaf life-span, and persistence; plant height reflects plant fitness related to carbon accumulation, growth and competition. We found that a higher intraspecific variability in SLA and plant height was linked to a higher abundance (local and regional) of the species. Latitudinal extent was linked to intraspecific variability in SLA but not to plant height. A higher variability in both traits confers the species an advantage at local and regional scale reaching larger population densities. Our results suggest the importance of intraspecific variability of SLA and plant height in determining plant community patterns in páramo vegetation.

In Chapter 5 we further studied the role of intraspecific variability in specific leaf area during succession of páramo vegetation in the high Andes. Páramo succession is assumedly driven by inversely correlated traits directed to resource acquisition or conservation. We hypothesised that for SLA, mid-successional communities are characterised by a larger intraspecific variability than early- or late-successional communities. We asked: How do the mean and intraspecific variability of the SLA values of páramo communities change with succession. Our fieldwork took place in páramo vegetation between 3300 m and 3800 m above sea level at four sites in Colombia: Cumbal (0°56' N, 77°50' W), Ovejas-Tauso (1°09' N, 77°20' W), Paja Blanca (0°59' N, 77°37' W), and Verjón (4°57' N, 74°0' W).

In 2013 and 2014, we established 134 1-m² plots in early- and late-successional páramo vegetation. In each plot we took a soil sample, counted the number of plants of each vascular species, and sampled five leaves from each species for measurements of SLA. We applied partial canonical correspondence (pCCA) analysis to position the plots along a successional gradient

while accounting for soil information, elevation and site. Using the number of plants per species as weight, we calculated for each plot community weighted means of the mean SLA and four measures of intraspecific SLA variability. Finally, we regressed these community means against the plot scores representing the successional gradient. All community means were higher in early-successional plots than in late-successional plots, and all means regressed in a linear fashion with the successional gradient as modelled by the pCCA ordination. In conclusions, we rejected our hypothesis that intraspecific SLA variability would show a unimodal response along the successional gradient. Our results suggested that the species mean SLA values mostly influence the chance that a species is present and becomes dominant somewhere along the successional gradient, whereas the SLA intraspecific variability affects the chance that a species is present in late-successional páramo vegetation.

In synthesis, it is first of all important to mention that the studies presented in this doctoral thesis are among the first attempts to systematically collect quantitative information of functional plants traits in the páramo of Colombia, in order to use this information to explain structure and succession of páramo plant communities as sampled in series of widely distributed, small plots. Severely degraded páramo typically features a low aboveground biomass, which recovers only slowly if the páramo is protected against further human impact. Our allometric method to estimate plot biomass in a non-destructive way opens many opportunities to monitor quantitative information regarding biomass recovery of páramo vegetation in different stages of degradation, for example under different land use regimes. We further consider as main findings of our study that the community structure and successional patterns of the páramo vegetation studies showed significant relationships with the mean and variability of SLA and plant height. In further research it is crucial that information about more traits is collected. Also, more research is needed to step up to studies that allow recording spatio-temporal change, and preferably experimental manipulation. For this, recurrent community observations might be facilitated, by monitoring programs using permanent plots in the Andes. These studies might want to follow the analytical trait-based frameworks predicting engineering resilience in community properties on the basis of correlation in response and effect traits. More in general, such studies might contribute to testing if the biomass of páramo communities can be predicted by the functional diversity of the constituent plant species.

RESUMEN

Estudios basados en rasgos de vegetación de páramo en los Andes del norte

La vegetación alto Andina también llamada páramo, es considerada como un ecosistema estratégico por las funciones y servicios ecosistémicos que provee y por los altos niveles de biodiversidad que soporta. En esta disertación, se presenta información novedosa sobre la estructura y composición funcional de la comunidad de plantas de páramo en condiciones semi-naturales y en comunidades en diferentes estados de sucesión, localizados en el Sur-occidente (Sector Nariño-Putumayo) y en la Cordillera Oriental de Colombia. El objetivo general de este estudio fue examinar como la variabilidad en rasgos funcionales de las plantas de páramo explica patrones en la estructura de las comunidades vegetales de éste ecosistema. Específicamente, se investigó con los patrones en la biomasa vegetal, en la abundancia y distribución de especies, y los patrones sucesionales están influenciados por los valores promedio y la variación intraespecífica de los rasgos funcionales de área foliar específica (AFE) y altura vegetativa de la planta.

Debido a que la biomasa de la vegetación del páramo es el impulsor de dos servicios ambientales esenciales de la vegetación del páramo (retención de carbono y suministro de agua), este estudio comenzó con la búsqueda de métodos confiables para estimar la biomasa de la comunidad de plantas del páramo de manera no destructiva (Capítulo 2). El objetivo de este estudio fue apoyar los programas de monitoreo que estudian los efectos del impacto humano y el cambio climático en la vegetación de alta montaña, como los páramo en los Andes, pero que carecen de métodos no destructivos para estimar la biomasa vegetal. El objetivo de este estudio fue desarrollar y aplicar modelos alométricos para la biomasa aérea, subterránea y biomasa total de plantas de páramo. Trabajamos en el páramo del sur de Colombia entre $1^{\circ} 09' N$ y $077^{\circ} 50' W$, en elevaciones entre 3400 y 3700 m sobre el nivel del mar y establecimos 61 parcelas de 1 m^2 en ubicaciones aleatorias, excluyendo áreas perturbadas, inaccesibles y de turberas. Medimos la altura y el diámetro basal de todas las plantas vasculares en cada parcelas y las clasificamos en siete formas de crecimiento. Cerca de cada parcela, muestreamos la biomasa de plantas pertenecientes a géneros abundantes, luego de haber medido su altura y diámetro basal. De esta manera, medimos la biomasa de 476 plantas (conjunto alométrico). Para cada forma de crecimiento, aplicamos funciones de ley de potencia para desarrollar modelos alométricos de biomasa y como variables explicatorias usamos el diámetro basal, la altura, altura por diámetro basal y altura elevado al cuadrado por el diámetro basal. Los mejores modelos fueron seleccionados utilizando AICc ponderados. Usando la biomasa vegetal observada y predicha del conjunto alométrico, calculamos los porcentajes de errores absolutos utilizando la validación cruzada. La biomasa de una parcela se estimó sumando la biomasa predicha de todas las plantas en una parcela. Los límites de confianza en torno a estas sumas se calcularon mediante bootstrapping. Aplicando grupos que se parecían a las parcelas de 1 m^2 en densidad y composición, los errores para las estimaciones de biomasa aérea y total estaban por debajo del 15%. En todas las parcelas, obtuvimos una biomasa de parcela aérea, subterránea y total de 329 ± 190 , 743 ± 486 y $1011 \pm 627 \text{ g m}^{-2}$ (media \pm SD), respectivamente. Estos valores estuvieron dentro del rango de las estimaciones de biomasa obtenidas en estudios previous usando técnicas directas o destructivas en los Andes tropicales. En nuevas aplicaciones de los

modelos presentados en este estudio, sugerimos que si las muestras de vegetación objetivo son similares en relación con las formas de crecimiento y los géneros de nuestro conjunto alométrico, su biomasa podría predecirse aplicando nuestras ecuaciones, siempre que contengan al menos 50 a 100 plantas. En otras situaciones, recomendaríamos recopilar mediciones de biomasa adicionales de plantas locales para evaluar nuevas ecuaciones de regresión. En el Capítulo 3 utilizamos las estimaciones de biomasa que resultaron del capítulo anterior para estudiar los impulsores de la biomasa aérea de la vegetación de alta montaña en los Andes. La biomasa de las comunidades de plantas en páramo es un factor clave que controla la retención de carbono y el suministro de agua dulce, que son servicios ambientales importantes para la población humana. Usando pruebas de d-sep, examinamos cuatro modelos de trayectoria causal que muestran cómo la biomasa aérea de una serie de pequeñas parcelas en la vegetación de páramo en el sur de Colombia se explica por el ambiente abiótico (elevación y cinco variables de suelo: pH, Al intercambiable, disponible P, carbono y densidad aparente, composición de las especies vasculares (como cuatro ejes extraídos de una ordenación de escalamiento multidimensional no métrico) e información de características relacionadas con la productividad de la planta (los valores promedio de AFE ponderados por la comunidad y altura máxima de la planta). La causalidad no puede ser rechazada para la mayoría de los modelos de ruta. Casi el 50% de la biomasa de la planta sobre el suelo se explicó mediante modelos de trayectoria en los que la información de los rasgos junto con las variables del suelo y la composición de las especies tuvo una influencia directa en la biomasa de la planta sobre el suelo. Los valores promedio AFE ponderados por la comunidad se relacionaron negativamente con la biomasa sobre el suelo y con la altura máxima de la planta de manera positiva. La acidez del suelo y, en menor medida, la densidad aparente del suelo actuaron como variables clave del suelo que impulsan la biomasa aérea. La composición de especies afectó más fuertemente la variación en la biomasa aérea.

En el Capítulo 4, examinamos cómo la variabilidad intraespecífica en AFE y altura de la planta estaba relacionada con la abundancia y distribución de las especies de plantas de páramo. En ambientes heterogéneos, la variabilidad intraespecífica en los rasgos ecológicos y de la historia de vida influye potencialmente en la abundancia y distribución de las especies de plantas. Aquí, estudiamos cómo la variabilidad intraespecífica en AFE y altura de la planta se relaciona con los patrones en la abundancia local, la abundancia regional y la extensión latitudinal de las especies de plantas vasculares, muestreadas en una gran serie de parcelas de 1 m² en vegetación de páramo en Colombia. Los páramos constituyen praderas montañosas muy ricas en especies del norte de los Andes entre 3000 y 5000 m sobre el nivel del mar. El AFE representa la adquisición de recursos, la vida útil de la hoja y la persistencia; la altura de la planta refleja la aptitud de la planta relacionada con la acumulación de carbono, el crecimiento y la competencia. Encontramos que una mayor variabilidad intraespecífica en AFE y altura de la planta se relacionó con una mayor abundancia (local y regional) de la especie. La extensión latitudinal se relacionó con la variabilidad intraespecífica en AFE pero no con la altura de la planta. Una mayor variabilidad en ambos rasgos confiere a la especie una ventaja a escala local y regional que alcanza densidades de población mayores. Nuestros resultados sugieren la importancia de la variabilidad intraespecífica del AFE y la altura de la planta para determinar los patrones de las comunidades de plantas en la vegetación de páramo.

En el Capítulo 5, estudiamos más a fondo el papel de la variabilidad intraespecífica del área foliar específica durante la sucesión de la vegetación de páramo en los Ande. La sucesión de páramo se asume que es impulsada por rasgos inversamente correlacionados dirigidos a la adquisición o conservación de recursos. Nuestra hipótesis es que para AFE, las comunidades de sucesión media se caracterizan por una variabilidad intraespecífica mayor que las comunidades de sucesión temprana o tardía. Nos preguntamos: Cómo cambian la variabilidad intraespecífica de los valores de AFE de las comunidades de páramo a lo largo de la sucesión. Nuestro trabajo de campo se realizó en la vegetación de páramo entre 3300 m y 3800 m sobre el nivel del mar en cuatro sitios en Colombia: Cumbal ($0^{\circ} 56' N, 77^{\circ} 50' W$), Ovejas-Tauso ($1^{\circ} 09' N, 77^{\circ} 20' W$), Paja Blanca ($0^{\circ} 59' N, 77^{\circ} 37' W$) y Verjón ($4^{\circ} 57' N, 74^{\circ} 0' W$). En 2013 y 2014, establecimos 134 parcelas de 1 m² en vegetación de páramo de sucesión temprana y tardía. En cada parcela, tomamos una muestra de suelo, contamos el número de plantas de cada especie vascular y tomamos muestras de cinco hojas de cada especie para medir el AFE. Aplicamos el análisis de correspondencia canónica parcial (pCCA) para ubicar las parcelas a lo largo de un gradiente de sucesión al tiempo que tomamos en cuenta la información del suelo, la elevación y el sitio. Se calculo el número de plantas por especie como peso ponderado, calculamos para cada parcela los valores del promedios ponderados por comunidad del AFE y cuatro medidas de la variabilidad intraespecífica del AFE. Finalmente se hizo la regresión de las medias de estas comunidades en contraste con los resultados obtenidos en el pCCA de las parcelas representado el gradiente sucesional. Tanto los valores promedio y los valores de variabilidad a nivel de la comunidad de plantas tuvieron mayor peso en parcelas de sucesión temprana que en las parcelas de sucesión tardía. Esto se indica en los resultados de regresión lineal con el gradiente de sucesión según el modelo de la ordenación pCCA. En las conclusiones, rechazamos nuestra hipótesis de que la variabilidad intraespecífica del AFE mostraría una respuesta unimodal a lo largo del gradiente de sucesión. Nuestros resultados sugirieron que los valores promedios de la especie AFE influyen principalmente en la posibilidad de que una especie esté presente y se convierta en dominante en algún lugar a lo largo del gradiente de sucesión, mientras que la variabilidad intraespecífica del AFE afecta la posibilidad de que una especie esté presente en la vegetación de páramo de sucesión tardía.

En síntesis, es importante mencionar, en primer lugar, que los estudios presentados en esta tesis doctoral se encuentran entre los primeros intentos de recopilar sistemáticamente información cuantitativa de rasgos de plantas funcionales en el páramo de Colombia, con el fin de utilizar esta información para explicar la estructura y la sucesión de comunidades de plantas de páramo, como se muestrearon en series de parcelas pequeñas ampliamente distribuidas. El páramo severamente degradado típicamente presenta una baja biomasa sobre el suelo, que se recupera lentamente si el páramo está protegido contra el impacto humano adicional. Nuestro método alométrico para estimar la biomasa de la parcela de manera no destructiva abre muchas oportunidades para monitorear información cuantitativa sobre la recuperación de la biomasa de la vegetación de páramo en diferentes etapas de degradación, por ejemplo, bajo diferentes regímenes de uso de la tierra. Además, consideramos como hallazgos principales de nuestro estudio que la estructura de la comunidad y los patrones de sucesión de los estudios de vegetación del páramo mostraron relaciones significativas con la media y la variabilidad del AFE

y la altura de la planta. En futuras investigaciones es crucial que se recopile información sobre más rasgos. Además, se necesita más investigación para avanzar hacia estudios que permitan registrar cambios espacio-temporales, y preferiblemente manipulación experimental. Para esto, se podrían facilitar las observaciones recurrentes de la comunidad, mediante el uso programas de monitoreo, mediante programas de monitoreo con parcelas permanentes en los Andes. Es posible que estos estudios deseen seguir los marcos analíticos basados en rasgos que predicen la ingeniería de la resiliencia en las propiedades de la comunidad sobre la base de la correlación en los rasgos de respuesta y efecto. En general, tales estudios podrían contribuir a probar si la biomasa de las comunidades de páramo puede predecirse por la diversidad funcional de las especies de plantas constituyentes.

SAMENVATTING

Op planteneigenschappen gebaseerde studies van páramovegetatie in de noordelijke Andes

Hoog gelegen graslanden in de Andes, ook wel páramo genoemd, zijn belangrijke ecosystemen voor waterregulering, koolstofopslag en voor behoud van biodiversiteit. In dit proefschrift worden nieuwe inzichten gepresenteerd over de functionele structuur en functionele samenstelling van páramo plantengemeenschappen in semi-natuurlijke en in successie stadia. Het algemene doel van deze studie was om meer inzicht te krijgen in de manier waarop de variatie in eigenschappen of kenmerken van plantensoorten de patronen in de structuur van plantengemeenschappen in de páramo verklaart. In het bijzonder werd de vraag gesteld hoe patronen in biomassa, abundantie en verdeling van páramo planten, zoals gevonden in reeksen van kleine plots, zouden worden beïnvloed door gemiddelde waarden en de intraspecifieke variabiliteit van specifiek bladoppervlak (SLA) en planthoogte.

Omdat de biomassa van páramovegetatie de aanjager is van twee essentiële milieudiensten van páramovegetatie (koolstofretentie en watervoorziening), is begonnen met het zoeken naar betrouwbare methoden om biomassa van plantengemeenschappen in de páramo op niet-destructieve wijze te schatten (Hoofdstuk 2). Het doel van deze studie was om monitoringprogramma's te ondersteunen die de effecten bestuderen van menselijke impact en klimaatverandering op hooggebergtevegetatie, zoals graslanden van de páramo in de Andes, maar die niet-destructieve methoden ontberen om de biomassa van planten te schatten. We wilden allometrische modellen ontwikkelen en toepassen voor bovengrondse, ondergrondse en totale biomassa van páramoplanten. We werkten in de páramo van Zuid-Colombia tussen 1° 09 'N en 077° 50' W, op hoogtes tussen 3400 en 3700 m boven de zeespiegel. We deden metingen in 61 plots van 1 m² op willekeurige locaties, uitgezonderd verstoorde, ontoegankelijke en veengebieden. We maten hoogtes en basale diameters van alle vaatplanten in deze plots en classificeerden de planten in zeven groeivormen. In de directe omgeving van elk plot bemonsterden we de biomassa van planten behorende tot de dominante geslachten, na het meten van hun hoogte en basale diameter. Op deze manier werd de biomassa van 476 planten (allometrische set) gemeten. Voor elke groeivorm werden machtfuncties toegepast om allometrische modellen van biomassa te ontwikkelen tegen basale diameter, hoogte, hoogte maal basale diameter en hoogte maal basisoppervlak. De beste modellen werden geselecteerd naar gelang AICc waarden. Met behulp van de waargenomen en voorspelde plantenbiomassa van de allometrische set berekenden we de absolute percentuele fouten met behulp van kruisvalidatie. De biomassa van een plot werd geschat door de voorspelde biomassa van alle planten in een plot te sommeren. Vertrouwenslimieten rond deze bedragen werden berekend door bootstrapping. Door het toepassen van groepen die qua dichtheid en samenstelling leken op de 1-m² plots, waren de fouten voor bovengrondse en totale biomasseschattingen minder dan 15%. Over alle plots verkregen we een bovengrondse, ondergrondse en totale plot biomassa van respectievelijk 329 ± 190 , 743 ± 486 en 1011 ± 627 g m⁻² (gemiddelde \pm SD). Deze waarden lagen binnen het bereik van schattingen van biomassa die destructief zijn verkregen in de tropische Andes. Als in nieuwe toepassingen de doelwit-vegetatie in samenstelling wat betreft groeivormen en geslachten met onze allometrische set vergelijkbaar is, kan de biomassa worden voorspeld op

basis van onze vergelijkingen, op voorwaarde dat er ten minste 50 tot 100 planten worden bemonsterd. In andere situaties raden we aan aanvullende biomassametingen te verzamelen van lokale planten om nieuwe regressievergelijkingen te evalueren.

In Hoofdstuk 3 zijn de biomassaschattingen uit het vorige hoofdstuk gebruikt om de aandagers van bovengrondse biomassa van hooggebergte in de Andes te bestuderen. De biomassa van plantengemeenschappen in de páramo is een sleutelfactor aangaande de koolstofretentie en zoetwatervoorziening, beide belangrijke milieudiensten voor de menselijke bevolking. Met behulp van d-sep-testen onderzochten we vier causale padmodellen die aantonen hoe de bovengrondse biomassa van een reeks kleine plots in páramovegetatie in het zuiden van Colombia werd verklaard door de abiotische omgeving (hoogte en vijf bodemvariabelen: pH, uitwisselbaar Al, beschikbaar P, koolstof en bulkdichtheid), samenstelling van vaatplantsoorten (zoals geëxtraheerd via de vier eerste assen van een niet-metrische multidimensionale schaalverdeling) en eigenschapinformatie met betrekking tot plantproductiviteit (gemeenschapsgewogen gemiddelden van SLA en maximum planthoogte). Causaliteit kon niet worden afgewezen voor de meeste padmodellen. Bijna 50% van de bovengrondse biomassa van planten was te verklaren door padmodellen waarin eigenschapinformatie tesamen met bodemvariabelen en soortensamenstelling een directe invloed hadden op de bovengrondse biomassa van planten. Gemeenschapsgewogen gemiddelden van SLA waren negatief gerelateerd aan de bovengrondse biomassa en positief gerelateerd aan maximum planthoogte. Dit suggereerde dat de páramovegetatie in onze plots in verschillende successiestadia verkeerde, waarbij de biomassa in de plots aan het herstellen was van menselijke verstoring die niet was gedetecteerd tijdens het veldwerk. De zuurgraad van de bodem en in mindere mate de bodemdichtheid fungeerden als belangrijke bodemvariabelen die de bovengrondse biomassa bepaalden. De samenstelling van de soorten beïnvloedde het sterkst de variatie in de bovengrondse biomassa.

In Hoofdstuk 4 hebben we met name gekeken hoe de intraspecifieke variabiliteit in SLA en planthoogte gerelateerd was aan de abundantie en verspreiding van plantensoorten in de páramo. In heterogene omgevingen kan de intraspecifieke variabiliteit in ecologische en levensgeschiedenissenmerken van invloed zijn op de abundantie en verspreiding van plantensoorten. De onderzoeksvraag was hoe de intraspecifieke variabiliteit in SLA en planthoogte betrekking heeft op patronen in lokale abundantie, regionale abundantie en het regionale bereik van vaatplantsoorten, bemonsterd in een grote reeks van 1-m² plots in páramovegetatie in Colombia. Páramos vormen zeer soortenrijke berggraslanden in het noorden van de Andes tussen 3000 en 5000 m boven de zeespiegel. SLA is een proxy voor het proces hoe soorten hulpbronnen kunnen aanboren, de evensduur van hun bladeren en hun persistentie; planthoogte weerspiegelt de geschiktheid van planten met betrekking tot koolstofaccumulatie, groei en concurrentie. We vonden dat een hogere intraspecifieke variabiliteit in SLA en planthoogte gekoppeld was aan een hogere abundantie (lokaal en regionaal) van de soort. De mate van het regionale bereik lengtegraden was gekoppeld aan de intraspecifieke variabiliteit in SLA, maar niet aan de planthoogte. Een hogere variabiliteit in beide eigenschappen verleent de soort klaarblijkelijk een voordeel op lokale en regionale schaal, waardoor grotere abundanties worden bereikt. Onze resultaten suggereren het belang van de intraspecifieke variabiliteit van SLA en planthoogte bij het duiden van patronen van plantengemeenschappen in páramovegetatie.

In Hoofdstuk 5 is de rol van de intraspecifieke variabiliteit in specifieke bladoppervlakte tijdens successie van páramovegetatie in de hoge Andes verder onder de loupe genomen. Successie in páramo vegetatie wordt vermoedelijk aangedreven door tegengesteld gecorreleerde kenmerken die zijn gericht op het verwerven of behouden van hulpbronnen. We stelden de hypothese dat voor SLA, plantengemeenschappen in mid-successiestadia worden gekenmerkt door een grotere intraspecifieke variabiliteit dan plantengemeenschappen in vroege of late successiestadia. De onderzoeksvraag was hoe de gemiddelde en intraspecifieke variabiliteit van de SLA-waarden van páramo-gemeenschappen veranderen gedurende de successie. Het veldwerk vond plaats in páramovegetatie tussen 3300 m en 3800 m boven de zeespiegel op vier locaties in Colombia: Cumbal (0° 56' N, 77° 50' W), Ovejas-Tauso (1° 09' N, 77° 20' W), Paja Blanca (0° 59' N, 77° 37' W) en Verjon (4° 57' N, 74° 0' W). In 2013 en 2014 werden 134 plots van 1 m² in vroege en late successiestadia ingemeten. In elk plot werd een bodemonmonster genomen en werd het aantal planten van elke vaatplantsoort geteld. Ook werden er vijf bladeren van elke soort bemonsterd voor metingen van SLA. Bij de numerieke verwerking werd gebruik gemaakt van partiële canonieke correspondentieanalyse (pCCA) om de plots langs een successiegradiënt te positioneren, terwijl er rekening werd gehouden met bodeminformatie, hoogte en locatie. Gebruik makend van het aantal planten per soort als gewicht, berekenden we voor elke plot de gewogen gemiddelden van SLA en vier maten van intraspecifieke SLA-variabiliteit. Ten slotte werden deze plot-gemiddelden uitgezet tegen de plotscores die de successiegradiënt representeerden. Alle plot-gemiddelden waren hoger in de vroege successiestadia dan in de late successie stadia, en alle gemiddelden waren lineair gerelateerd aan de successie-gradiënt zoals gemodelleerd in de pCCA. In conclusie verwierpen we onze hypothese dat intraspecifieke SLA-variabiliteit een unimodale respons zou vertonen langs de successiegradiënt. Onze resultaten suggereerden dat de soortgemiddelden van SLA-waarden vooral de kans beïnvloeden dat een soort aanwezig is en ergens dominant wordt langs de successiegradiënt, terwijl de intraspecifieke SLA variabiliteit meer de kans beïnvloedt dat een soort in late successiestadia van páramovegetatie aanwezig is.

Als synthese is het allereerst belangrijk om te vermelden dat de studies gepresenteerd in dit proefschrift een van de eerste pogingen zijn om systematisch kwantitatieve informatie over functionele planteneigenschappen te verzamelen in de páramo van Colombia, en om deze informatie te gebruiken om de structuur en successie te verklaren van páramo plantengemeenschappen zoals bemonsterd in reeksen van wijd uit elkaar gelegen, kleine plots. Ernstig gedegradeerde páramo heeft typisch een lage bovengrondse biomassa, die slechts langzaam herstelt als de páramo beschermd is tegen verdere aantasting door menselijke activiteiten. Onze allometrische methode om biomassa op een niet-destructieve manier in te schatten, biedt veel mogelijkheden om kwantitatieve informatie over het herstel van de biomassa van páramovegetatie in verschillende stadia van degradatie te volgen, bijvoorbeeld onder verschillende regimes van landgebruik. We beschouwen verder als belangrijke bevindingen van onze studie dat de gemeenschapsstructuur en successiepatronen van de páramovegetatie significante relaties vertoonden met het gemiddelde en de variabiliteit van SLA en planthoogte. Bij toekomstig onderzoek is het cruciaal dat er informatie wordt verkregen aangaande meer eigenschappen. Er is ook meer onderzoek nodig om de stap te zetten naar studies die ruimte-temporele ver-

andering, en bij voorkeur experimentele manipulatie, mogelijk maken. Studies in permanente plots in de Andes zullen hiervoor nodig zijn. Deze studies zouden gebruik kunnen maken van de op planteneigenschappen gebaseerde analytische raamwerken waarmee de weerbaarheid van plantengemeenschappen kunnen worden voorspeld op basis van correlaties in respons- en effecteigenschappen. Meer in het algemeen kunnen dergelijke studies ook bijdragen aan het testen of de biomassa van plantengemeenschappen in de páramo kan worden voorspeld aan de hand van de functionele diversiteit van de plantensoorten die erin voorkomen.

Acknowledgments

First of all, I would like to thank to Antoine Cleef, for encourage me to keep working in this amazing ecosystem. I am very grateful to him for sharing his knowledge about páramo vegetation not only during my stay in Amsterdam but also during few field excursions in Colombia. I would like to thank my promotors Peter de Ruiter for his support, for being always so enthusiastic, and for his input on the dissertation, and Joost Duivenvoorden for the fruitful discussions and the ideas to develop this research, for his support and help to accomplish this process. Thanks to Maria Elena Solarte for all the support and for the motivation, thanks for sharing ideas, for her input in the manuscript and for being a role model not only as a scientist but also as a person. I would like to thank all the management team in IBED, especially to Mary, Maria and Tanya to make me feel like home. Thanks to the members of my doctorate committee for reading and evaluating this dissertation.

I would like to thank all the people who supported me during the fieldwork, the processing of the material in Colombia. Many thanks to the people at Specialised Lab in the University of Nariño for all the permissions, and for giving me a space to work and use the facilities. I would like to thank many people who got involved in this process as assistants Patricia Botina, for her patient, for being so careful with all the samples (even with the smallest Nerteras) and for being so supportive. Liz thanks for joining the team and help with data collection in the field campaigns. Liliana thanks for all the support in the field and during the data processing. I would like to thank all the families and the people in local communities who opened up and make me and my entire group feel safe, at home, and from whom I learnt a lot. Gracias especialmente a don Jesús Cuchala y Ana por acompañarme en estas expediciones, por aprender tan rápido y agilizar el trabajo en campo, por enseñarme tanto, por su dedicación y su cariño. A don Carlos por abrirnos las puertas de su casa. A don Marcial por sus historias, por su apoyo, por confirmarme que las esperanzas están en el campo. A la familia que nos acogió en Cumbal, doña Maria, el motor de la casa, don Alfonso, y sus hijos por brindarnos su confianza.

Thanks to all my friends who made my stay in Amsterdam a great experience. Radi so many thanks for your support during the ups and downs and for your friendship, I enjoyed a lot the Arabic lessons. Thanks for taking care of so many bbqs to enjoy the great summer in A'dam. Thanks to Romulo for so many years of friendship, for all the dinners, parties, walks, coffees and talks. Thanks Monika for your friendship, don't forget to visit Colombia. A las Catas, Cata

Giraldo, Cata Chaparro, Cata Bohorquez y a Patri, gracias por todas las cenas, fiestas, tertulias, por las charlas políticas, por todo su apoyo, gracias! Gracias a Joan, Gabriel, Charlotte, y Sofia por su amistad. Thanks to the people I met in IBED especially to Paula, Nina, Saio, Alex, Heike, Jason, Tomas, Muhe, Cleide for your company and for sharing such a good moments inside and outside the UvA. It was really nice to meet again and thanks Erik for your tips and for your support (we zullen in het nederlands praten). Thanks to my colleagues Milan, Huasheng, Carina, Marco, Songyu, and Francisco for their support and nice talks in the office and in the group. I must to thank the football team that gave me tons of laughs and fun Gao Ke, Catarina, Tim, Tom, Masoumeh, Seyed, the astrophysics team Ali, Alice, Macla, Stephano, thanks you all for being such nice people.

Thanks to the most important people in my life, my family, Susy, Pedro, Liz, mis Mellos, Caro y mi Sari, Jairo, Nata y la gatis, y Niki son mi máximo apoyo, gracias por ser los cómplices de tantos sueños cumplidos. Amparito, Eli, Adri y toda la familia Cáez. And to all other people who became my extended family. Karen gracias por ser mi hermana del alma, por tanto apoyo, por tanto cariño, por las risas, las lloradas, por hacer que este viaje sea mejor en compañía. El Die, grande vos, gracias por acompañarme y tener la magia de hacerme reír siempre, por estar a mi lado así estes al otro lado del charco o en esa Isla fria. A los guaguitas vecinos que los llevo en mi corazón, Dani y Juan, gracias por esas tertulias en el desayuno, por compartir tantos momentos que no alcanzan a ser contados, me encantó compartir esos sueños latinoamericanos que nos mueven el alma, gracias por todo su cariño, mi casa, siempre sera su casa. A Nomi, por su amistad que traspasa fronteras, por su apoyo, que sigamos colectando historias. Ana S gracias por tantos momentos fuera y dentro de la academia, gracias por el apoyo, por su amistad, "sigamos subiendo a las montañas que están hechas también de sueños". Oziel (y Bowie) por su amistad y su cariño, por todas las risas y la buena vibra. Hector gracias por tu apoyo como amigo, como científico, gracias por los momentos llenos de cariño y de risas. Thanks also to Omer and Dim for their friendship!. Vivi S gracias por la amistad y el cariño que lo soporta todo, el frío en la montaña, las lluvias en las bajadas, las charlas serias y no tan serias, gracias por tu invaluable amistad. Nata B el páramo tuvo la magia de reencontrarnos de nuevo, gracias por el apoyo y las risas, por los consejos, por todos esos años de amistad. Y gracias a mi persona favorita, Muri, gracias por que esta fase final estuvo acompañada de un nosotros que me llena de alegría, gracias por ser un gran amigo, compañero, complice de vida, por compartir tanto, por estar ahí en cada uno de esos matices multicolores que al final, son la vida, y el giro, no olvidemos El Giro. Estaré profundamente agradecida con Marco y Elvira por ser mis padres adoptivos y acompañarme en los últimos meses de este trayecto. Gracias por su optimismo, su buena energía, por todo su cariño.

A los amigos que están en la distancia pero no dejan nunca de compartir su cariño, Sandra U, Yuly, Fio, Wilian, Galo, Alex R, Niev, al Gerar, Ivancho, Meche, y Jenny por tantisimos años de amistad.

Thanks to Aniko, Angela, Lola, Fabiana y Alejandra, taking the course bring me back the spark to write. It was a magic space to share the same passion.

Thanks to all the people I have met during these years, and to the people who makes every day a nicer day.

Authors Contributions

Chapter 2

Ideas and conceptual development: Marian Cabrera with input from co-promotor. Field work and data collection: Marian Cabrera, assisted by V. Samboni-Guerrero, L. Hidalgo, J. Cuchala and M. Burgos. Numerical Analysis: Marian Cabrera. Article writing: Marian Cabrera with corrections from co-promotor. Submission process to journal: Marian Cabrera.

Chapter 3

Ideas and conceptual development: Marian Cabrera with input from co-promotor. Field work and data collection: Marian Cabrera, assisted by V. Samboni-Guerrero and J. Cuchala. Numerical Analysis: Marian Cabrera with input from co-promotor. Article writing: Marian Cabrera with corrections from co-promotor. Submission process to journal: Marian Cabrera.

Chapter 4

Ideas and conceptual development: Marian Cabrera. Field work and data collection: Marian Cabrera, assisted by V. Samboni-Guerrero, J. Cuchala, M. Burgos, and A. Chingual. Numerical Analysis: Marian Cabrera. Article writing: Marian Cabrera with input from M.E Solarte, corrections from co-promotor and promotor. Submission process to journal: Marian Cabrera.

Chapter 5

Ideas and conceptual development: Marian Cabrera with input from co-promotor. Field work and data collection: Marian Cabrera, assisted by V. Samboni-Guerrero, J. Cuchala, M. Burgos and A. Chingual. Numerical Analysis: Marian Cabrera with input from co-promotor. Article writing: Marian Cabrera with corrections from co-promotor. Submission process to journal: Marian Cabrera.

Curriculum Vitae

Marian Cabrera was born in Pasto (Nariño, Colombia) together with her twin sister, in 1983. After being dazzled by the Colombian nature and by her Science classes during high school, she followed her passion and studied Biology at the University of Nariño, a public university in her city of birth. For her bachelor thesis she studied the interaction between nectar feeding bats and plants at the Natural Reserve La Planada (Ricaurte, Nariño). Bat Conservation International funded this project. After graduation, between 2007 and 2008 she worked in the monitoring program in the national park of Colombia, SFF La Corota (El Encano, Nariño). This park protects a high Andean forest located in an island at 2700 m a.s.l. The park is in the middle of the beautiful Guamuéz Lake, also known as La Cocha. In 2008, she obtained a Huygens Scholarship (Nuffic-NL), and in 2009 she moved to the University of Amsterdam to follow a Master program in Ecology and Evolution. During this period, she was introduced to the topic of functional ecology by her supervisor, dr Joost Duivenvoorden. For her master thesis, she started working on addressing the relationship between functional traits in páramo vegetation along a disturbance gradient related to fire. She finished her Master in 2011. The same year she joined GBIF-NL and worked to systematize páramo information gathered by Dutch researchers. In 2012 she moved back to Colombia and worked at the Institute Alexander von Humboldt a research institute on biological resources in Colombia. This time, she was working on páramo restoration and she had the opportunity to work in a multidisciplinary team and interact with conservation practitioners and decision-makers. In 2013 she obtained a scholarship from the Colombian Department for Science, Technology and Innovation (Colciencias) that funded her PhD. Her PhD was developed between fieldwork in Colombia and the University of Amsterdam. She has worked as part of the Ecosystem and Landscape Dynamics group under the supervision of dr. Joost Duivenvoorden. She is ready to keep exploring the ecology of Andean ecosystems.

Publications

Cabrera M, Samboni-Guerrero V and Duivenvoorden J (2018) Non-destructive allometric estimates of aboveground and belowground biomass of high mountain vegetation in the Andes. *Journal of Applied Vegetation Science*. 1:11.

Salgado-Negret B, Pulido-Rodriguez N, Cabrera M, Ruiz-Osorio C and Paz H (2015) Protocolo para la medición de rasgos en plantas. In: Salgado-Negret B (ed). 2015. *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. Colombia. 236 pp.

Ramírez W, Aguilar-Garavito M, Calle Z and Cabrera M (2015) Introducción al monitoreo en la restauración ecológica. In: Aguilar-Garavito M and Ramírez W (eds.) 2015. *Monitoreo a procesos de restauración ecológica, aplicado a ecosistemas terrestres*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá D.C., Colombia. 250 pp.

Ramírez W, Aguilar-Garavito M and Cabrera M (2015) Definición de objetivos, metas, indicadores y cuantificadores para el monitoreo a procesos de restauración ecológica. In: Aguilar-Garavito M and Ramírez W (eds.) 2015. *Monitoreo a procesos de restauración ecológica, aplicado a ecosistemas terrestres*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá D.C., Colombia. 250 pp.

Cabrera M and Ramírez W (Eds) (2014) *Restauración Ecológica de los Páramos: Transformación y herramientas para su conservación*. Instituto de Investigación en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá. Colombia. pp 296.

Pizano C, Cabrera M and García H (2014) Bosque seco tropical en Colombia: Generalidades y Contexto. Chapter 1. In: *El Bosque Seco Tropical en Colombia*. Pizano C and García H (Eds). Instituto de Investigación en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá. Colombia. pp 312.

Flantua SGA, Hooghiemstra H, vanBoxel J, Cabrera M, González-Carranza Z and González-Arango C (2014). Connectivity dynamics since the last glacial maximum in the northern Andes: a pollen-driven framework to assess potential migration. In: *Paleobotany and biogeography*. Stevens WD, Montiel OG and Raven P (Eds). Missouri Botanical Garden Press. 1st Edition. pp 404.

When one puts objectivity in
parenthesis, all views, all verses in
the multiverse are equally valid.

Humberto Maturana,
"Biologie der Sozialität", 1985