



**UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO**

**Colegio de Postgrados**

**Predicción de la futura distribución potencial de *Quercus humboldtii* bajo diferentes escenarios de cambio climático**

**Diana Carolina López Alvarez**

**Richard Resl, Ph. Dc., Director de Tesis**

Tesis de grado presentada como requisito para la obtención del título de Magíster en

Sistemas de Información Geográfica

Quito, marzo de 2014

**Universidad San Francisco de Quito**

**Colegio de Posgrados**

**HOJA DE APROBACION DE TESIS**

**Título de la tesis: Predicción de la futura distribución potencial de *Quercus humboldtii* bajo diferentes escenarios de cambio climático**

**Diana Carolina López Alvarez**

Richard Resl, Ph.D. ....  
**Director de Tesis**

Pablo Cabrera, Ms. ....  
**Miembro del Comité de Tesis**

Richard Resl, Ph.D. ....  
**Director de la Maestría en Sistemas  
de Información Geográfica**

Stella de la Torre, Ph.D. ....  
**Decana del Colegio de Ciencias  
Biológicas y Ambientales**

Víctor Viteri Breedy, Ph.D. ....  
**Decano del Colegio de Posgrados**

Quito, marzo de 2014

**© DERECHOS DE AUTOR**

Por medio del presente documento certifico que he leído la Política de Propiedad Intelectual de la Universidad San Francisco de Quito y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo de investigación quedan sujetos a lo dispuesto en la Política.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo de investigación en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en el Art. 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

-----  
Diana Carolina López Alvarez

Pasaporte: 67026786

Quito, marzo de 2014

*A mi madre*

## **Agradecimientos**

Quiero agradecer especialmente a Juan Diego Palacio por su asesoramiento, tiempo, apoyo y dedicación sin los cuales no habría sido posible completar la presente tesis.

Y a todas las personas que me animaron continuamente para que llevaré a buen fin esta etapa de mi vida profesional.

## Resumen

*Quercus humboldtii* es una especie de árbol maderable, cuyas poblaciones naturales se han reducido y fragmentado como consecuencia de su explotación y por la ampliación de la frontera agrícola, llevándola a que sea clasificada en la categoría de vulnerable (Vu): Este panorama se puede ver agravado por los efectos que conlleve el cambio climático sobre la distribución de esta especie, por lo tanto predecir su futura distribución potencial y adelantarse a los acontecimientos de los impactos futuros que provocará el cambio climático en los diferentes ecosistemas naturales, permitirá diseñar medidas de mitigación y de conservación oportunas para la protección de la especie. Aplicando un modelo de distribución basado en presencias, se desarrolló una modelización a partir de un algoritmo que emplea la entropía (MaxEnt) para identificar áreas de distribución potencial. A partir de los modelos obtenidos se predijo su posible cambio en el futuro bajo el escenario climático A2 y B2 para los periodos del 2020, 2050 y 2080. Estableciéndose que las variables climáticas más influyentes en la distribución de *Q. humboldtii* son el rango de temperatura promedio diurna, la estacionalidad de la temperatura y la precipitación, isoterma, temperatura media del trimestre más frío, precipitación anual y altitud. Los resultados obtenidos al comparar las distribuciones potenciales actuales y futuras muestran una pérdida de área potencial, situación que hace necesario que se tomen medidas que permitan contrarrestar esta contracción poblacional. Estos modelos permiten una visión novedosa de los posibles impactos futuros del cambio climático sobre la distribución de las especies en el Neotrópico.

## Abstract

*Quercus humboldtii* is an oak hardwood forest tree, which both exploitation, and the extension of the agricultural frontier has caused its reduction in natural populations. This has led to the species being classified as Vulnerable. This panorama may be aggravated by the impact of climate change on the species distribution. Knowing the potential species distribution and the possible changes from future impacts of climate change in different natural ecosystems, it can facilitate the design of mitigation and conservation measures appropriate for the species. This study applies models of distribution based only on presence to develop models to identify areas of potential distribution, through the use of one algorithm (MaxEnt). From the models obtained a prediction of the possible distributional change in the future under the climate scenario A2 and B2 for the periods to 2020, 2050 and 2080. It was found that the most influential climatic variables on the distribution of *Q. humboldtii* are mean diurnal range, the seasonality of temperature and precipitation, isothermality, mean temperature of coldest quarter, annual precipitation and altitude. Comparison between the contemporary potential distributions and future potential distributions show a loss of potential area for the species, a situation which makes it necessary to take measures to counteract this distributional contraction. These models permit a new vision of the possible future impacts of climate change on the distribution of this important species.



## Tabla de Contenidos

Resumen .....	7
Abstract .....	8
1. Introducción .....	12
2. Marco teórico.....	15
2.1. El Genero <i>Quercus</i> .....	15
2.2. Descripción de <i>Q. humboldtii</i> .....	16
2.3. Distribución y Biogeografía de <i>Q. humboldtii</i> .....	17
2.4. Ecología de <i>Q. humboldtii</i> .....	18
2.5. Conservación de <i>Q. humboldtii</i> .....	19
2.6. Modelización de Nicho Ecológico .....	20
2.7. El impacto del Cambio climático en especies vegetales.....	21
3. Objetivos .....	25
3.1. Objetivo general.....	25
3.2. Objetivos específicos .....	25
4. Metodología.....	26
4.1. Área de estudio y registros de presencia.....	26
4.2. Análisis de los Modelos de Distribución Potencial Actual empleando el método de modelación ambiental de máxima entropía .....	26
4.2.1. Variables Ambientales.....	26
4.2.2. Aplicación del Modelización .....	29
4.2.3. Evaluación del Modelo .....	31
4.2.4. Cambios en la distribución de <i>Q. Humboldtii</i> .....	32
5. Resultados .....	34
5.1. Evaluación de las distribuciones proyectadas, variables climáticas importantes e influyentes y su contribución al modelo de la distribución potencial de <i>Q. humboldtii</i> .....	34
5.2. Predicción de la distribución potencial actual de <i>Q. humboldtii</i> .....	39
5.3. Modelos de la distribución potencial de <i>Q. humboldtii</i> en escenarios de cambio climático.....	41
5.4. Distribución potencial de <i>Q. humboldtii</i> bajo el modelo de circulación general atmosférica CCCMA .....	42
5.5. Distribución potencial de <i>Q. humboldtii</i> bajo el modelo de circulación general atmosférica HadCM3 .....	44
5.6. Distribución potencial de <i>Q. humboldtii</i> futura incluyendo las áreas de Parques Nacionales Naturales en los dos modelo de circulación general atmosférica CCCMA y HadCM3 para el periodo 2080 .....	46
6. Discusión.....	52
6.1. Distribución potencial de <i>Q. humboldtii</i> .....	52
6.2. Efecto del cambio climático en la distribución potencial actual de <i>Q. humboldtii</i> .....	55
7. Conclusiones.....	58
8. Bibliografía .....	61
9. Anexos .....	68

## Tabla de Figuras

<b>Figura 1.</b> Representación de las dimensiones de desarrollo y gobernanza sobre las cuales parten los escenarios de emisiones del IPCC (SRES, IPCC 2000). .....	22
<b>Figura 2.</b> Mapa de las localidades de colección de <i>Quercus humboldtii</i> en todo su rango de distribución. ....	27
<b>Figura 3.</b> Importancia de cada variable climática para la distribución potencial actual de <i>Q. humboldtii</i> bajo el modelo de máxima entropía. A. Todas las variables B. Variables escogidas .....	36
<b>Figura 4.</b> Curvas de respuesta de las variables más influyentes en la predicción de la distribución potencial actual de <i>Q. humboldtii</i> A. Rango de T° promedio diurna (Bio2) B. Isotermalidad (Bio3) C. Estacionalidad de temperatura (Bio4) D. T° media del trimestre más frío (Bio11) E. Precipitación anual (Bio12) F. Estacionalidad de la precipitación (Bio15) G. Altitud .....	38
<b>Figura 5.</b> Distribución potencial actual de <i>Q. humboldtii</i> bajo una predicción bioclimática empleando el método de modelación ambiental de MaxEnt. ....	40
<b>Figura 6.</b> Cambio estimado por el escenario CCCMA para la distribución potencial futura de <i>Q. humboldtii</i> . A. Periodo 2020-Escenario A2 B. Periodo 2050-Escenario A2 C. . Periodo 2080-Escenario A2 D. Periodo 2020-Escenario E. B2 Periodo 2050-Escenario B2 F. Periodo 2080-Escenario B2 .....	43
<b>Figura 7.</b> Cambio estimado por el escenario HadCM3 para la distribución potencial futura de <i>Q. humboldtii</i> . A. Periodo 2020-Escenario A2 B. Periodo 2050-Escenario A2 C. . Periodo 2080-Escenario A2 D. Periodo 2020-Escenario E. B2 Periodo 2050-Escenario B2 F. Periodo 2080-Escenario B2 .....	45
<b>Figura 8.</b> Visualización de las áreas protegidas para la distribución potencial futura de <i>Q. humboldtii</i> en un esquema del cambio estimado por el escenario CCCMA A. Periodo 2020-A2 B. Periodo 2050-A2 C. Periodo 2080-A2 D. Periodo 2020-B2 E. Periodo 2050-B2 F. Periodo 2080-B2 .....	47
<b>Figura 9.</b> Visualización de las áreas protegidas para la distribución potencial futura de <i>Q. humboldtii</i> en un esquema del cambio estimado por el escenario HadCM3 A. Periodo 2020-A2 B. Periodo 2050-A2 C. Periodo 2080-A2 D. Periodo 2020-B2 E. Periodo 2050-B2 F. Periodo 2080-B2 .....	48

## Lista de Tablas

<b>Tabla 1.</b> Variables climaticas usadas.....	28
<b>Tabla 2.</b> Estimaciones del porcentaje de contribución (PC), importancia de permutación (IP), valores medios con su desviación estándar (DS) y sus mínimos y máximos de las 20 variables ambientales estudiadas.....	35
<b>Tabla 3.</b> Área potencial de <i>Q. humboldtii</i> en kilómetros cuadrados bajo diferentes modelos, escenarios y tiempos. ....	42
<b>Tabla 4.</b> Tipos de áreas de cambio estimado para el escenario CCCMA y HadCM3 de la distribución potencial de <i>Q. humboldtii</i> en el 2080. P=área de distribución potencial pérdida, G=área de distribución potencial ganada, C=área de distribución potencial Conservada.....	50

## 1. Introducción

*Quercus humboldtii* es una especie de roble endémico de Colombia y Panamá; en donde se encuentra dominando uno de los ecosistemas más importantes de los Andes tropicales, el bosque andino. En Colombia presenta una distribución geográfica nativa que cubre las tres cordilleras de los Andes y la Serranía de San Lucas, entre los 1000 y los 3600 m.s.n.m. (Cuatrecasas 1958; Espinal 1964; Espinal 1992; Espinal 1993; Pacheco & Pinzón 1997; Calderón 2001; González 2003), restringido a las vertientes altas y semi humedades de los valles inter e intra andinos de la Cordillera de los Andes (Kapelle et. al 1992, Nieto & Rodríguez 2004, Kapelle 2005). Esta especie es considerada un elemento llamativo de la vegetación, ya que forma bosques extensos de varios kilómetros de largo en el cinturón de vegetación andina denominados robledales (Hooghiemstra & Sarmiento 1991). Sin embargo está incluido como uno de los géneros de plantas maderables más abundantes y económicamente importantes presentando un atractivo valor comercial por su alta calidad de la madera, la producción de carbón y el consumo de su corteza para la curtumbre de cueros (Salinas et al 2007), lo que conduce a una amenaza que sumada a la pérdida de su nativa hábitat, de la cual Fernández (2002) considera que sólo queda el 27% del hábitat original de la especie. Esto ha llevado a la especie a ser clasificada como vulnerable (VU A2cd) de acuerdo con los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN).

La amenaza de los bosques de robles repercute también en cuencas hidrográficas, control de la erosión y en la supervivencia de especies de menor porte (sotobosque), ya que estos crean un microclima y sirven de albergue y alimento a un amplio grupo de la fauna andina como osos perezosos, borugas, ardillas, venados, carmos (*Dasyprocta*) o ñeques, conejos (Alzate & Cardona 2000, Espinal 1992, Caballero & Sanchez 1996, Pacheco & Pinzón 1997, Calderón 2001, Solano & Vargas 2006), aves y entomofauna (García et al. 2004). Por los beneficios biológicos y económicos que los robledales ofrecen, esta especie se constituye en un buen modelo para evaluar el impacto de las consecuencias del cambio climático en la distribución de especies en el neotrópico.

Actualmente se evidencian procesos de cambios climáticos globales que se han visto acelerados debido entre otras cosas a un incremento del efecto invernadero. El efecto invernadero, en circunstancias normales, permite que la temperatura de la Tierra se mantenga alrededor de 300°K, pero la acción humana durante los últimos 200 años ha incrementado la emisión de gases invernadero, lo cual ha conducido entre otras cosas al aumento de la temperatura promedio de la Tierra, y al incremento en contraste entre las estaciones de verano e invierno en la zona templada, y de sequía y lluvias en la zona tropical (Van der Hammen 1974; Turner II 1990; Richards 1990; Houghton 1994; Watson et al. 1997; Hansen et al. 2001).

La naturaleza y todos los procesos ecológicos como la reproducción, el crecimiento, y la distribución de plantas, así como el flujo de nutrientes y energía dependen del

mantenimiento del balance térmico e hídrico del planeta, si se cambian y modifican las condiciones de este balance, entonces se afectarían los procesos ecológicos, teniendo como posibles consecuencias la redistribución de plantas y animales, la posible pérdida de biodiversidad, la desertificación, la pérdida de hábitats, entre otros (Neilson 1997; Neilson & Marks 1997; Hansen et al. 2001).

Estudios científicos basados en modelos de simulación de distribución de vegetación en escenarios de cambio climático, proponen importantes cambios en la distribución de plantas en los rangos altitudinales, esperándose desplazamientos de las fronteras de vegetación hacia altitudes y latitudes mayores y cambios en la variedad de especies de ciertos ecosistemas (Watson et al. 1997). Estos modelos relacionan las especies vegetales con las variables climáticas que son determinantes para su desarrollo, y de este modo es posible evaluar la distribución de estas unidades de vegetación en diferentes escenarios de cambio climático (Watson et al. 1997; Hansen et al. 2001). Dichos escenarios son de utilidad para el análisis del cambio climático, ya que constituyen imágenes alternativas de lo que podría acontecer en el futuro, y son un instrumento apropiado para analizar de qué manera influirán las emisiones de gases, permitiendo la evaluación de los impactos e iniciativas de adaptación y de mitigación (Skov and Svenning 2004; Thuiller et al. 2005).

En esta investigación se plantea el desarrollo de modelos de nicho ecológico en el ámbito espacial actual y futuro, con la finalidad de determinar la potencial distribución de la especie *Q. humboldtii* en Colombia para un escenario de cambio climático.

## 2. Marco teórico

### 2.1. El Genero *Quercus*

El genero *Quercus*, conforma uno de los grupos más importantes de árboles en el mundo, tanto por el número de especies (alrededor de 400) como por su importancia ecológica y por la extensión que ocupan los bosques dominados por estos árboles. Se conoce a partir del crétaceo superior y su origen se considera Holártico, durante el crétaceo ocupó áreas en lo que hoy corresponde al norte de sur américa y centro américa (Van der Hammen & González, 1960), durante las glaciaciones del Cuaternario (Desde hace 2.5 millones de años hasta hace 18000 años aproximadamente), migró hacia el sur, distribuyéndose en la actualidad desde Canadá hasta Colombia. El género presenta su centro de diversificación en México con alrededor de 140 especies (Aguilar-Garavito, 2009). A lo largo de la migración latitudinal de este género hacia el sur, la riqueza de especies va disminuyendo hasta llegar a Suramérica donde existe solo una; *Quercus humboldtii* (Kapelle *et al.* 1992, Kapelle 2006).

Estudios paleoecológicos establecen que durante los últimos 350 y 185 mil años antes del presente, el género *Quercus* entró a Colombia por el istmo de Panamá como una especie del cinturón de flora de baja altitud (Aguilar-Garavito, 2009). Este género, presentó varios eventos de colonización, formando en un principio parches aislados de bosque que, con el paso del tiempo fueron extendiéndose y cambiando su distribución a mayores altitudes debido a procesos de competencia con la flora de

origen andino y tropical ya existente (Aguilar-Garavito, 2009). De esta manera se dio origen a una formación boscosa relativamente reciente (186 a 25 años a.p.) dentro del cinturón del bosque Andino (Van der Hammen 1974, Hooghiemstra & Van der Hammen 2004, Kapelle 2006).

## **2.2. Descripción de *Q. humboldtii***

*Q. humboldtii*, pertenece a la familia Fagaceae, es una especie endémica y es denominado en Colombia como roble o roble común, además, según la región puede ser denominado roble amarillo (Boyacá), roble negro (Cundinamarca), roble blanco (Valle del Cauca) y lukara (parte N. E. de Colombia, comunidad Tunebos) (Pacheco & Pinzon 1997). Se caracteriza por ser un árbol de gran porte, de crecimiento lento, que alcanza alturas hasta de 40 metros aproximadamente. Su madera es dura y pesada, resistente a la pudrición en contacto con el suelo, de color amarillo oscuro y de densidad 0.9 a 1.0 gr/cm<sup>3</sup>; fácil para trabajar y con un acabado liso. El tronco es denso, de corteza rugosa y negruzca. La copa es ovalada y densa, característicamente ancha (10 a 12 metros), el follaje es caducifolio. Las hojas son simples, alternas, lanceoladas, agrupadas en racimo al final de las ramas; la lámina es coriácea, glabra y lustrosa, de color verde oscuro brillante por el haz y verde claro por el envés, con borde ondulado y los pecíolos cortos. La flor es unisexual, de color amarillo y pequeña, inflorescencia en racimo. El fruto es de color marrón claro, consiste en una bellota ovoide con pericarpio coriáceo, de 2 cm de diámetro y 5.7 cm de largo, sobre una cápsula escamosa donde sólo se desarrolla un fruto y se puede encontrar de 210 a 250 semillas/kg (Espinal 1964, Nieto & Jøker 2000, Pacheco &



Pinzón 1997). La viabilidad de las semillas en campo es del 20% (Pacheco & Pinzón 1997, Nieto & Rodríguez 2004).

También es uno de los géneros de plantas maderables más abundantes y económicamente importantes del hemisferio norte (Manos et al 1999), por su excelente calidad maderera, posee muchos usos potenciales que permiten que sea utilizado de manera muy diversa en diferentes regiones, ya sea como medio de combustión para la elaboración de carbón de leña, o para la construcción de viviendas, carrocerías, cercos, herramientas y ebanistería en general, (Pérez 1978, Corpoguavio 1997, Palacio 2005), lo que ha ocasionado que la especie este desapareciendo de forma gradual. Todas estas características hacen al roble una especie importante para ser objeto de estudio representativo en aspectos donde los cambios en el clima ejercen una presión adicional que puede afectar a la biodiversidad.

### **2.3. Distribución y Biogeografía de *Q. humboldtii*.**

En Colombia *Q. humboldtii* se encuentra en elevaciones entre los 1.000 a 3.600 msnm, restringido a las partes altas y húmedas de los Andes en el sistema de las tres cordilleras (Nieto & Jøker 2000, Pacheco & Pinzón 1997), donde esta ampliamente distribuido. El roble es una especie casi exclusiva de Colombia, creciendo sólo por fuera del territorio colombiano en el Darién panameño. Según Holdridge (1967), *Q. humboldtii* es una especie típica del bosque heliófito que se encuentra asociado especialmente a especie que se encuentran en las

formaciones de bosque muy húmedo montano bajo (bmh - MB), bosque húmedo montano bajo (bh – MB) y bosque húmedo montano (bh - M). Según SIAC (Sistema de información ambiental de Colombia), hay diferentes registros biológicos para la especie en 13 departamentos (Anexo 1)

#### **2.4. Ecología de *Q. humboldtii***

*Q. humboldtii* es ecológicamente muy flexible, puede encontrarse en tierras moderadamente fértiles, profundas y en degradación, tierras casi yermas. Sin embargo crece mejor en suelos poco profundos, con una gruesa capa de humus y relativamente suelto, con buen drenaje que no permita una excesiva humedad y un pH entre 5.8 y 7.0 y de textura arcillo-limosa (Pacheco & Pinzón 1997, Nieto & Rodríguez 2004). La luz solar es importante para su primera etapa de crecimiento, en la madurez presenta exigencias más grandes respecto a este factor lo que hace que el Roble llegue a dominar todas las demás especies que compiten con él haciéndolo exitoso para ganar alturas y satisfacer sus requerimientos. Por ello la especie presenta una marcada tendencia a la agregación, formando una asociación relativamente estable en cuanto a composición y estructura, encontrando robledales en masas casi puras por lo que en los bosques naturales se convierte en especie dominante (Pacheco & Pinzón 1997, Nieto & Rodríguez 2004).

Su regeneración natural es exitosa en áreas donde la humedad es alta en el humus crudo, sobre todo en áreas del bosque donde la luz del sol es abundante. *Q. humboldtii* se desarrolla a una temperatura entre 10 y 17°C, con una precipitación de

1.300 a 3.000 mm/año, con una humedad relativa de 40 a 70%, al mismo tiempo tiene como limitantes climáticas y ambientales las heladas, la sequía y la contaminación, para su adecuado desarrollo.

El roble presentan una asociación con la ectomicorriza *Leccinum rugosiceps* (Cavalier 1999), lo que permite el mejoramiento del suelo por fijación de nitrógeno atmosférico, y su continua defoliación contribuye a la formación de materia orgánica indispensable para el auto-sostenimiento del bosque. Por otro lado es un árbol medianamente resistente a heladas y útil en paisajismo urbano (Corpoguavio 1997).

## **2.5. Conservación de *Q. humboldtii***

Según Salinas et al. (2007), a pesar de que *Q. humboldtii* es una especie de amplia distribución, muy abundante y que conforma grandes bosques, la mayoría de las corporaciones autónomas regionales del país la reportan como una especie con un grado avanzado de amenaza debido a la extracción maderera, en donde casi el 42% de sus poblaciones han sufrido un intenso proceso de disminución, por lo cual el roble entra a la categoría vulnerable (VU A2cd). Existen poblaciones naturales en los parques nacionales naturales Chingaza, Cueva de Los Guácharos, Farallones de Cali, Las Orquídeas, Munchique y Paramillo, y en los santuarios de fauna y flora Iguaque y Guanentá-Alto río Fonce, así como en las reservas alto de San Miguel (Antioquia), Cachalú (Santander), Meremberg (Huila) y Piedras Blancas (Antioquia) (Cardenas & Salinas 2006). En épocas pre-hispánicas, los robledales cubrían grandes extensiones en las tres cordilleras, sin embargo en el presente solo se

encuentran remanentes de estos bosques originales (Becerra 1979, 1989, Kapelle *et al.* 1992, Kapelle 2006), conllevando a la fragmentación del paisaje.

Como estrategia de conservación para la especie, se revisó en 2004 por el Comité de Categorización de Especies Amenazadas toda la legislación existente para la veda del Roble en Colombia (Resolución 0316 de 1974, la Resolución 1408 del 21 de noviembre de 1975, Resolución 3183 de 2000, Resolución 1986 de 1984, Resolución 076395 de 1995, Acuerdo 10 de 1983, Resolución 810 de 1996, y Resolución 177 de 1997) y se expidió la Resolución 96 de 2006 que establece en todo el territorio nacional y por tiempo indefinido, la veda para el aprovechamiento forestal del roble, en razón a que los robledales aún existentes en nuestro país se encuentran asociados a muchas otras especies de flora, fauna y microorganismos, que pueden ser afectadas si no hay control en sus aprovechamientos.

## **2.6. Modelización de Nicho Ecológico**

La distribución de las especies y su rango geográfico pueden ser explicadas mediante la teoría de *nicho ecológico multidimensional* de Hutchinson (1957), donde las especies se ven limitadas por uno o más factores ambientales en un determinado momento. El nicho, puede entenderse como la combinación de las variables que permiten a los individuos sobrevivir y reproducirse y a las poblaciones mantenerse. El rango geográfico de las especies es el reflejo espacial del nicho, más las características geográficas (barreras) y el potencial de colonización de la especie.

Los modelos predictivos sobre el nicho ecológico de las especies se basan en el análisis de las condiciones ambientales de los sitios con presencias conocidas (Peterson et al., 1999), cuyo objetivo es predecir la idoneidad del medio ambiental para las especies, en función de su nicho ecológico (Phillips et al., 2006). Los modelos de distribución de especies tienen una gran aplicabilidad para la conservación ya que permiten señalar áreas importantes para la conservación, áreas propensas a la invasión biológica, áreas aptas para la reintroducción de especies nativas o incluso la futura distribución de las especies bajo un eventual cambio climático (Pearson, 2007).

## **2.7. El impacto del Cambio climático en especies vegetales**

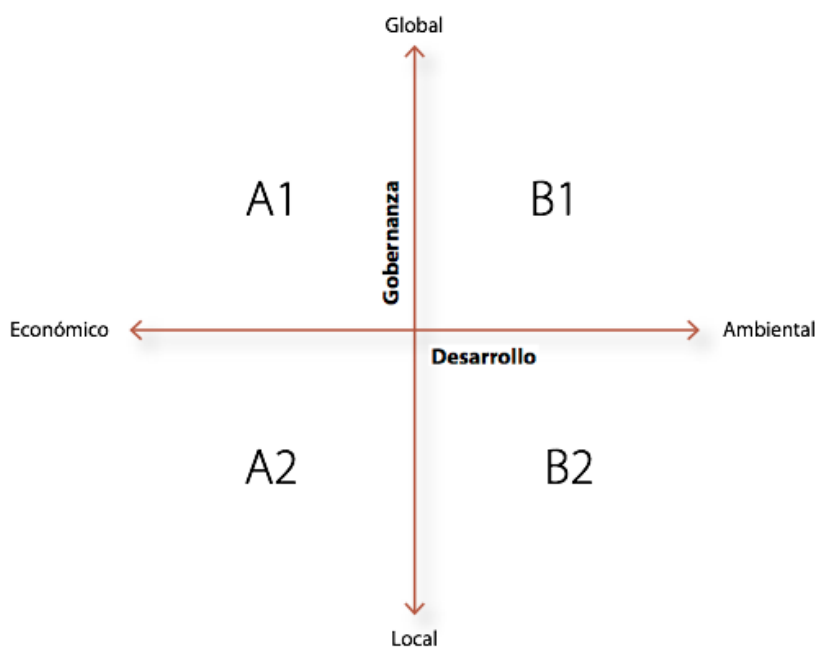
El clima ha llegado a catalogarse como un bien público, ya que es el soporte de millones de especies de animales, plantas y de otras formas de vida, incluso de él dependen el éxito o fracaso de muchas actividades económicas, por lo tanto una posible consecuencia directa del efecto del cambio climático sería la pérdida generalizada de biodiversidad (McCarthy et al., 2001).

Los efectos de las actividades humanas en el clima dependen de las emisiones futuras de los gases invernadero (*son el producto de muy complejos sistemas dinámicos, determinado por fuerzas tales como el crecimiento demográfico, el desarrollo socio- económico o el cambio tecnológico*) (IPCC, 2000) y el estado futuro del mundo depende, a su vez, de los impactos de los cambios resultantes en el clima (Arnell et al. 2004). El Panel Intergubernamental en Cambio Climático (IPCC)

desarrolló, entre 1990 y 2003, varios escenarios de emisiones a largo plazo, los cuales han sido ampliamente aplicados para la construcción de los modelos climáticos prospectivos —Modelos Globales de Circulación (GCM)— y así evaluar los impactos del cambio climático. Los escenarios son imágenes alternativas de lo que podría acontecer en el futuro, y constituyen un instrumento apropiado para analizar de qué manera influirán las fuerzas determinantes en las emisiones futuras, y para evaluar el margen de incertidumbre de dicho análisis (IPCC, 2000).

La base conceptual de la que parten los cuatros escenarios representa el futuro del mundo en dos dimensiones: un mundo enfocado en un desarrollo ambiental o económico, y un mundo con patrones de crecimiento global o regional (Figura 1). Para el presente estudio, empleamos dos de los escenarios (A2 y B2), para tener un contraste entre el escenario más extremo y el menos grave.

**Figura 1.** Representación de las dimensiones de desarrollo y gobernanza sobre las cuales parten los escenarios de emisiones del IPCC (IPCC 2000).



El escenario A2 describe un mundo muy heterogéneo, considera que la cuestión subyacente es la autosuficiencia y preservación de las identidades locales, que los perfiles de fertilidad en las distintas regiones tienden a converger muy lentamente, lo cual acarrea un aumento continuo constante de la población, que es lo que se prevé que ocurra en las áreas tropicales ricas en especies con alta proporción de endemismos (Laurance 2002). El desarrollo económico tiene una orientación principalmente regional y el crecimiento económico per cápita y el cambio tecnológico están fragmentados y son más lentos que en otras líneas evolutivas (IPCC 2001b), siendo el más dramático con mayores emisiones de gases de efecto invernadero (IPCC 2000). Por su parte el escenario B2 describe un mundo en el que predominan las soluciones locales a la sostenibilidad económica, social y medioambiental. Es un mundo cuya población aumenta progresivamente a un ritmo menor que en A2, con unos niveles de desarrollo económico intermedios, y con un cambio tecnológico menos rápido y más diverso que en las líneas evolutivas B1 y A1. Aunque este escenario está también orientado a la protección del medio ambiente y a la igualdad social, se centra principalmente en los niveles local y regional y es menos dramático.

Adicionalmente se utilizaron dos modelos de circulación general atmosférica, el CCCMA (Canadian Centre for Climate Modeling and Analysis) y el HadCM3 (Hadley Centre Coupled Model v3) para los periodos 2020, 2050 y 2080, que son simulaciones numéricas computacionalmente intensivas basadas en ecuaciones de dinámica de fluidos, química y biología que intentan explicar y predecir el clima, así como su cambio en función de las emisiones de gases previstas. Dichos modelos

son los más usados principalmente en el Tercer y Cuarto Informe de Evaluación del IPCC y tienen disponibles una resolución 1 Km<sup>2</sup> (IPCC, 2001a, 2007).



### **3. Objetivos**

#### **3.1. Objetivo general**

Estudiar la aplicación de modelos generales ecológicos-espaciales para determinar la distribución de la especie *Quercus humboldtii* en escenarios de cambio climático en Colombia.

#### **3.2. Objetivos específicos**

1. Determinar las variables climáticas más importantes para la distribución espacial de *Q. humboldtii* en Colombia.
2. Determinar la pérdida, ganancia y conservación de áreas potenciales de la distribución de *Q. humboldtii*, en la evolución del impacto del cambio climático sobre dos escenarios climáticos en tres diferentes periodos de tiempo.

## **4. Metodología**

### **4.1. Área de estudio y registros de presencia**

Para la recopilación de datos geográficos de presencia de la especie, se realizó una búsqueda bibliográfica que incluyó base de datos como GIBF, base personal de estudios en Robles (González et al. 2006) e información en Herbarios Nacionales e Internacionales. Para lo cual se logró recopilar 857 coordenadas geográficas de presencia de *Q. humboldtii* que abarcan los dos países donde se encuentra distribuida la especie (Colombia y Panamá) (Figura 2) con altitudes principalmente entre 1000 y 3500 m.s.n.m.

### **4.2. Análisis de los Modelos de Distribución Potencial Actual empleando el método de modelación ambiental de máxima entropía**

#### **4.2.1. Variables Ambientales**

Los modelos de distribución potencial se llevaron a cabo empleando dos conjuntos de variables climáticas, el primero incluye 19 variables bioclimáticas y la altitud, datos descargados de la base de datos de WORLDCLIM (<http://www.worldclim.org/bioclimate.htm>) con una resolución de 1 Km<sup>2</sup> (Hijmans et al. 2005) (Tabla 1).

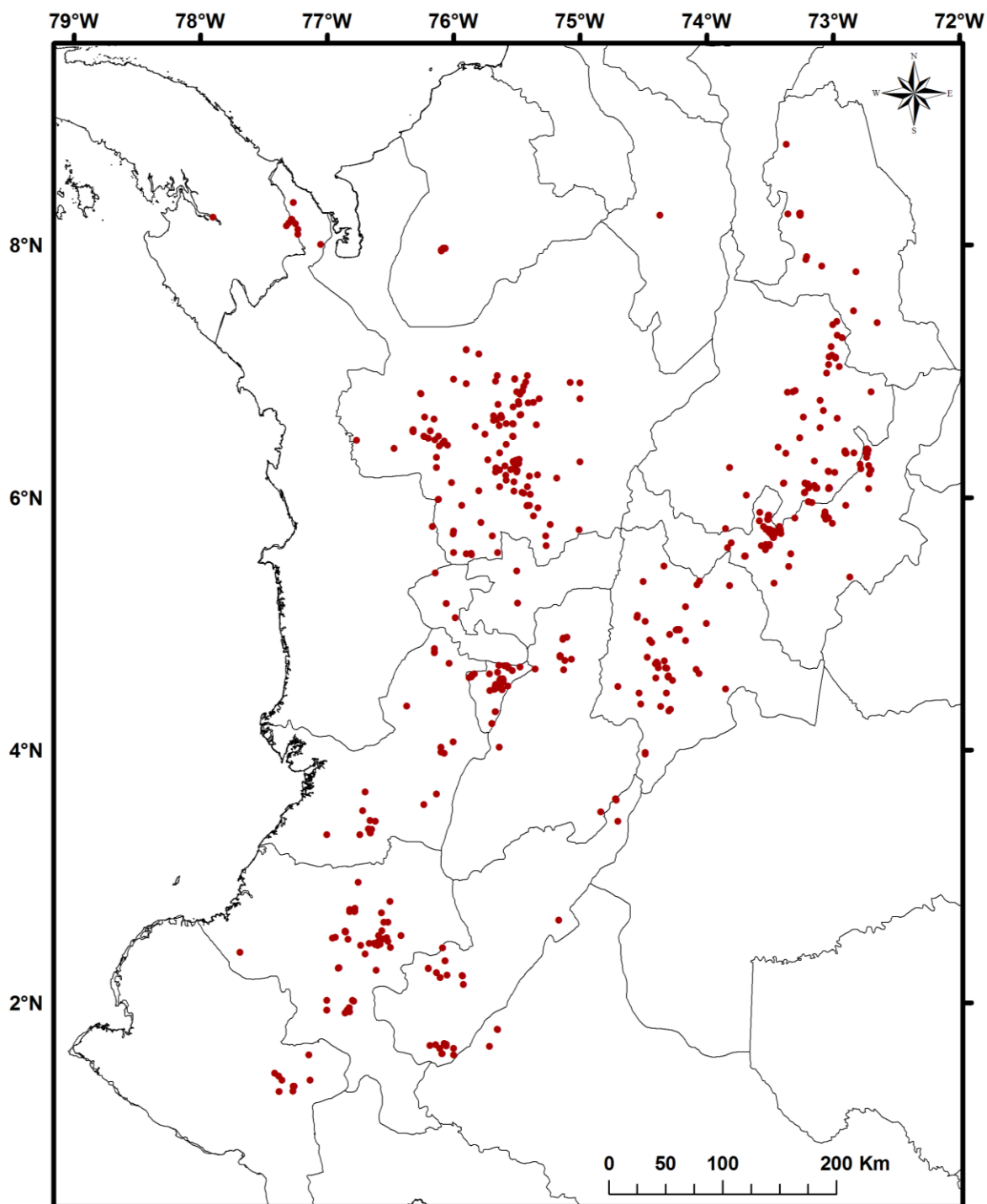


Figura 2. Mapa de las localidades de colección de *Quercus humboldtii* en todo su rango de distribución.

El segundo conjunto corresponde a las variables más importantes y relevantes obtenidas a partir de un análisis de multicolinealidad a través de correlaciones cruzadas del coeficiente de Pearson en el software R (Team, 2010), para esto se extrajeron los datos climáticos por cada punto de presencia usando DIVA-GIS v7.5 (<http://www.diva-gis.org>); donde las variables presentaran un  $r > 0.7$  fueron consideradas altamente correlacionadas siendo removida una de las variables, el conjunto final de datos medioambientales fue usado como insumo en Maxent para la construcción de la distribución potencial. Los mapas finales son el resultados del solapamiento de los dos mapas obtenidos, lo que permitió tener una distribución más refinada y precisa.

**Tabla 1.** Variables climáticas empleadas en los análisis de modelización

ID	Variable
Bio1	Temperatura media anual
Bio2	Rango de temperatura promedio diurna
Bio3	Isotermalidad (P2/P7)*100
Bio4	Estacionalidad de temperatura (Desviación estándar * 100)
Bio5	Temperatura máxima del mes más caluroso
Bio6	Temperatura mínima del mes más frío
Bio7	Rango de temperatura anual (P5-P6)
Bio8	Temperatura media del trimestre más húmedo
Bio9	Temperatura media del trimestre más seco
Bio10	Temperatura media del trimestre más caluroso
Bio11	Temperatura media del trimestre más frío
Bio12	Precipitación anual
Bio13	Precipitación del mes más húmedo
Bio14	Precipitación del mes más seco
Bio15	Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación)
Bio16	Precipitación del trimestre más húmedo
Bio17	Precipitación del trimestre más seco
Bio18	Precipitación del trimestre más caluroso
Bio19	Precipitación del trimestre más frío
Alt	Altitud

Para la modelación de los escenarios climáticos futuros también fueron adquiridos datos de la base de datos WorldClim ([www.worldclim.org/futdown.htm](http://www.worldclim.org/futdown.htm)). Dos modelos climáticos fueron utilizados para cada uno de las proyecciones a 2020, 2050 y 2080. Se utilizaron dos modelos de circulación general atmosférica, el CCCMA (Canadian Centre for Climate Modeling and Analysis) y el HadCM3 (Hadley Centre Coupled Model v3). Cada modelo climático ofrece dos escenarios de emisiones que representan la estimación conservadora (A2A), donde la atención se centra en el desarrollo económico regional y el cambio lento hacia una tecnología más limpia, y también se caracteriza por un aumento de la concentración de CO<sup>2</sup> a 1250 ppm y la temperatura de 3.4°C en el año 2100. El otro escenario fue el B2, que describe un mundo en el que se hace hincapié en las soluciones locales a la sostenibilidad económica, social y ambiental, la población aumenta progresivamente a un ritmo menor que en A2 (IPCC). Cada uno de los modelos del clima y los escenarios de emisiones asociadas se analizaron de forma independiente.

#### **4.2.2. Aplicación del Modelización**

El modelo de nicho ecológico para establecer la predicción de la distribución geográfica de *Q. humboldtii* se evaluó mediante el algoritmo MAXENT (Phillips et al, 2006). Este método modela la distribución potencial encontrando la probabilidad de distribución que es más uniforme (entropía máxima), dadas las restricciones de que el valor esperado de cada variable predicativa ambiental ajuste con su promedio empírico (valores para los datos de registros positivos) (Phillips et al. 2006). Este

procedimiento se ha llevado a cabo mejor que otros métodos de modelado alternativos que se basan en la presencia por sí sola de las especies (Elith et al, 2006; Peterson, 1999), y es particularmente muy adecuado para las especies con pocos registros de datos (Benito et al, 2009) debido a que su proceso de regularización, ya que permite a la verdadera media y la media empírica ser diferentes, contrarrestando la tendencia de sobreajuste en tales casos (Phillips et al., 2006).

Para analizar los datos se utilizó el software Maxent v. 3.1 de disponibilidad libre ([http:// www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/](http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/)), que genera una estimación de la probabilidad de la presencia de las especies que van desde 0 a 1, donde 0 representa la más baja y 1 la más alta de encontrar el organismo en un sitio en particular. Maxent hace uso de los registros de presencia y un conjunto de valores de fondo, o pseudo- ausencias, extraídas de toda la región de estudio. El modelo de Maxent se realizó de acuerdo con los siguientes parámetros: *cumulative output format*, *random test percentage set* en 25, *regularization multiplier set* en 1, *maximum iterations set* en 1000, *convergence threshold set* en 0.0001 y *maximum number of background points set* en 10000. Cada modelo se corrió cinco veces, tanto en el respectivo *training* como en las particiones de datos de prueba. Utilizamos la predicción promedio de todos los modelos hallados para la realización de los mapas finales.

### 4.2.3. Evaluación del Modelo

Pruebas de validación se requieren en el modelado de nicho ecológico para evaluar el desempeño de la predicción de un modelo concreto. Idealmente, un conjunto de datos independientes se debe utilizar para probar el rendimiento del modelo, sin embargo, un enfoque aleatorio se utiliza comúnmente para dividir los datos al azar en la "formación" y conjuntos de 'prueba', creando de este modo los conjuntos de datos cuasi-independientes para las pruebas de modelo (Guisan y Zimmermann, 2000). De acuerdo con este enfoque, los conjuntos independientes de datos de *Q. humboldtii* se dividieron en puntos de presencia en formación (75%) y de prueba (25%) respectivamente. Puntos de fondo ('pseudo-ausencias') fueron tomados de muestras al azar en toda el área de estudio de cada grupo debido a la extensión de la predicción cubierta sin otras áreas geográficas o irrelevantes fuera de la distribución del taxón y se proporcionó los registros de presencia que cubren todos los límites de distribución geográfica de la especie estudiada.

El ajuste del modelo fue calificado con el criterio de variación bajo la curva (AUC) de la curva ROC (análisis de sensibilidad y especificidad) (Phillips et al. 2006). El AUC mide la habilidad del modelo de discriminar entre sitios donde la especie está presente, versus donde está ausente. El AUC fluctúa entre 0 y 1, en donde un valor de 1 indica perfecta discriminación, un valor de 0.5 implica que la discriminación predictiva entre sitios no es mejor que una selección al azar, y un valor menor a 0.5 indica un desempeño inferior que el azar, donde los puntos identificados de ocurrencia de la especie que resulten excéntricos en su georeferencia esperada

serán eliminados de la simulación de distribución potencial, para la especie. Valores de AUC de  $< 0.7$ , entre  $0.7$  y  $0.9$  y  $> 0.9$  indican modelos pobres, modelos moderadamente útiles y excelentes modelos, respectivamente (Pearce y Ferrier., 2000).

Adicionalmente se realizó un análisis de *Jackknife* que consiste en retirar secuencialmente y con reemplazo de un par de datos de una base de  $n$  pares de datos correspondientes, que en este caso son las variables bioclimáticas y se determinó si dichas variables ambientales influyentes, muestran una característica climática del hábitat de esta especie y teniendo en cuenta que el modelo de MaxEnt, es un modelo exponencial, lo que significa que la probabilidad asignada a un píxel es proporcional al exponencial de algunas combinaciones que se suman de las variables (Phillips et al. 2006), se observaron las curvas de respuesta de la contribución de las variables al exponente.

#### **4.2.4. Cambios en la distribución de *Q. Humboldtii***

Se determinó un umbral para definir el hábitat viable del no viable sobre la base de los resultados de Maxent. Se uso un umbral de presencia de formación logística del 10%, por encima del cual el organismo se considera para estar presente en la visualización del modelo, suponiendo que el 10% de los datos de presencia pueden ser afectados por errores al azar o de la falta de resolución (Raes et al., 2009).



El cambio potencial en la distribución de *Q. humboldtii* bajo el cambio climático se calculó mediante la clasificación del área de la distribución actual y futura idónea (Actual=1, Futura=4) y el hábitat no adecuado (Actual=0, Futura=2). Esto nos permitió identificar áreas que eran inadecuadas (actuales y futuras), estables (apto actualmente y en el futuro), áreas que podrían ser idóneas e incrementarse en el futuro, y áreas que se vieran afectadas y disminuyeran en el futuro (no apta=2, estable=5, ganancia=4, pérdida=3) bajo escenarios climáticos futuros.

Los modelos ráster (grids) de idoneidad actuales y futuros de la especie hallados, fueron reclasificados a modelos de presencia/ausencia a partir del punto de corte correspondiente y combinados en el que para cada píxel se codificaba si la especie desaparecía, aparecía o se mantenía estable.

Usando el programa DIVA-GIS se calcularon finalmente el número de píxeles ganados, perdidos y estables en relación con el área potencial inicial. La evolución del área se calculó en porcentaje. El *área ganada* es el área que aparece como idónea en el futuro pero no en la actualidad, el *área pérdida* es el área que aparece como idónea en el presente pero no en el futuro, el *área de presencia estable* es el área que se mantiene idónea tanto en el presente como en el futuro. Adicionalmente se analizó el efecto de la evolución del área sobre las áreas protegidas (Parques Naturales Nacionales de Colombia), los cuales son de especial interés para la conservación real de la especie, y permitiría establecer medidas de mitigación y conservación a largo plazo de las poblaciones.

## 5. Resultados

### 5.1. Evaluación de las distribuciones proyectadas, variables climáticas importantes e influyentes y su contribución al modelo de la distribución potencial de *Q. humboldtii*

Después de haber descartado las variables climáticas que mostraron alta colinealidad entre ellas a través de un análisis de correlación de Pearson (Anexo 2), se escogieron siete variables para ayudar a la construcción final del respectivo modelo bioclimático de *Q. humboldtii*.

En general, el posible modelo de distribución de nicho de *Q. humboldtii* mostró resultados altamente satisfactorios en función a sus valores de AUC respecto a la capacidad de distinguir la presencia de la especie de los puntos aleatorios en el background, por lo que sugiere que son modelos excelentes según el criterio de Pearce & Ferrier (2000), tanto para el modelo empleando todas las variables, como para el modelo utilizando solo las variables seleccionadas. El AUC empleando todas las variables fue de 0.912 (Test de entrenamiento) y 0.890 (Test de datos) con una desviación estándar de 0.018, mientras que para las variables escogidas fue de 0.901 (Test de entrenamiento)  $0.887 \pm 0.010$  (Test de datos).

Se encontró que las variables más importantes están relacionados con la altitud y la temperatura cuando se realiza la modelación empleando todas las variables, sin

embargo esto difiere bajo el análisis usando solo las siete variables escogidas (“Importantes”), para el cual el modelo presenta como relevantes las variables relacionadas con la precipitación (Tabla 2).

**Tabla 2.** Estimaciones del porcentaje de contribución (PC), importancia de permutación (IP), valores medios con su desviación estándar (DS) y sus mínimos y máximos de las 20 variables ambientales estudiadas.

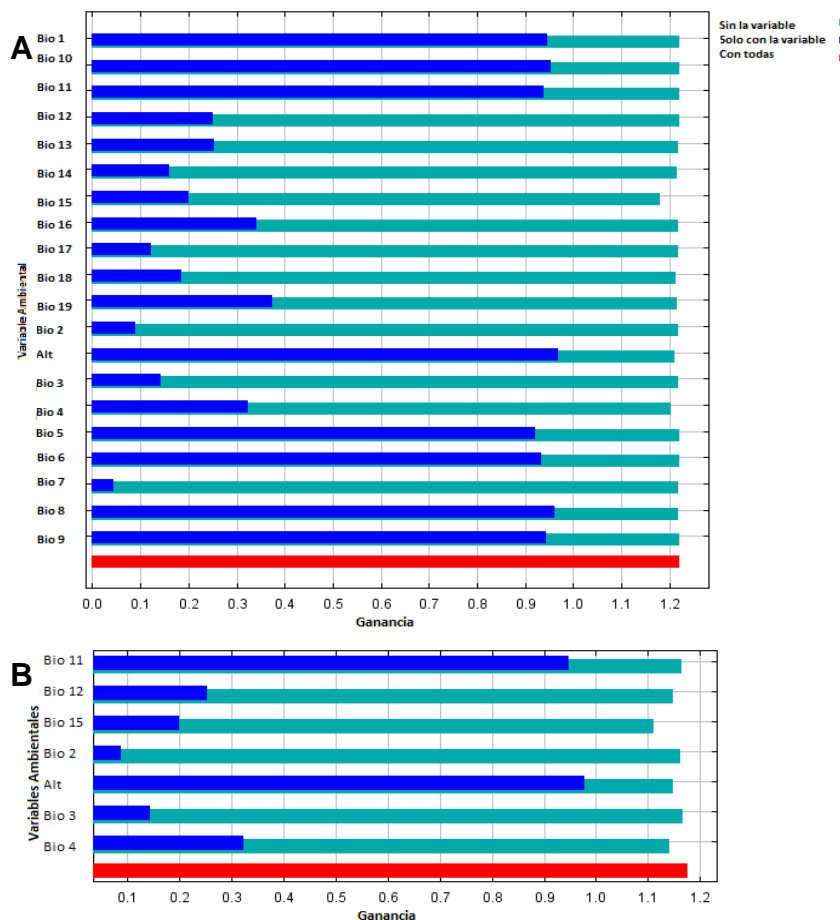
ID	PC		IP		Media	DS	Mínimo	Máximo
	Todas	Escogidas	Todas	Escogidas				
Bio1	1.2		0.2		16.5	3.7	7.3	27.2
Bio2	1	1.3	0.7	1.3	10.0	0.9	6.9	12.2
Bio3	1.2	1.9	1.4	2	85.3	4.5	71.7	94.2
Bio4	4.5	5.4	8.9	8.6	36.0	10.7	16.5	68.5
Bio5	3.4		2.6		22.5	3.8	12.0	33.0
Bio6	10.9		0.5		10.7	3.8	2.1	22.2
Bio7	0.6		0.8		11.8	1.3	7.8	15.4
Bio8	9.7		2.5		16.5	3.6	7.1	27.2
Bio9	1.5		0.9		16.4	3.8	7.3	27.5
Bio10	2.4		0.8		16.9	3.7	7.5	27.6
Bio11	1.7	11	0.1	7.9	16.1	3.7	7.1	26.8
Bio12	0.4	1.2	1.7	4.5	1895.4	636.5	666.0	5692
Bio13	0.9		5.6		260.9	78.7	99.0	636
Bio14	1.3		9.9		63.8	32.3	10.0	349
Bio15	5.2	6.6	10.2	10.2	43.9	7.9	13.6	69.9
Bio16	0.9		5.6		668.3	222.3	235.0	1746
Bio17	0.6		3		239.0	105.0	56.0	1153
Bio18	0.7		5.2		476.2	169.8	113.0	1355
Bio19	0.7		1.4		486.1	286.8	70.0	1389
Alt	51.3	72.7	37.9	65.5	2106	656.3	2	3654

El análisis de porcentaje de contribución de las variables para el modelo arrojó que la altitud (51.3) es la variable que más aporta al modelo. Además, con el fin de determinar cuáles de estas eran las más influyentes, el análisis de Jackknife que excluye por turnos cada variable y crea un modelo con el resto, mostró que la omisión de la estacionalidad de la precipitación en el modelo de *Q. humboldtii* disminuye significativamente la ganancia del modelo, lo que indica que cuando dicha variable no se utiliza en el modelo se pierde información que no esta presente en las otras variables. Por otra parte, el análisis mostró que analizando solo el aporte de una variable al modelo, la variable de la altitud vuelve a ser la que más puede explicar la proyección obtenida (Figura 3).

**Figura 3.** Importancia de cada variable climática para la distribución potencial actual de *Q. humboldtii* bajo el modelo máxima entropía.

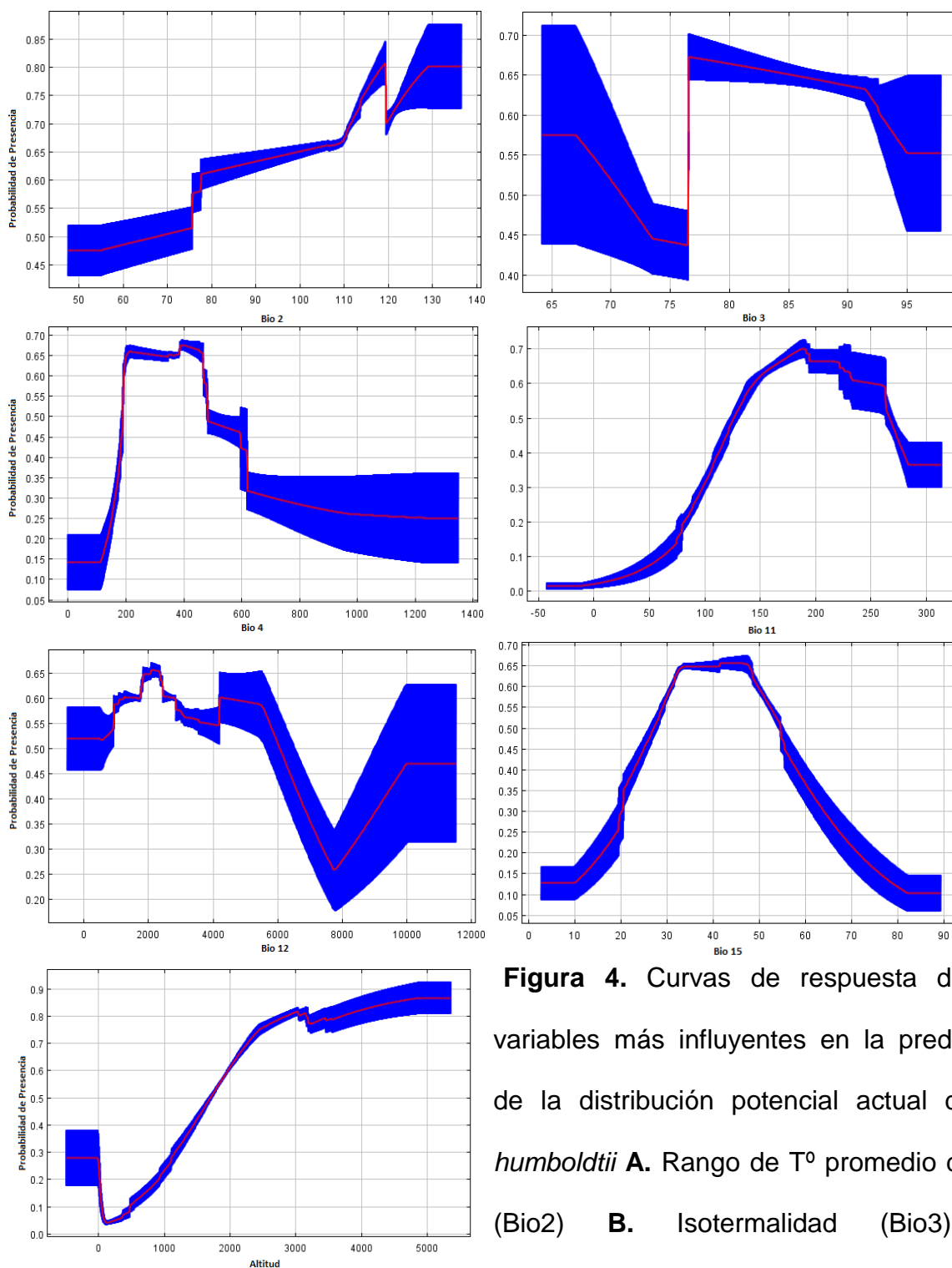
**A.** Todas las variables

**B.** Variables escogidas.



También se analizaron las curvas de respuesta de las siete variables escogidas con el fin de poder demostrar la contribución de las variables al exponente (Figura 4), sin embargo hay que tener en cuenta que como son curvas bajo una función logística, los valores no corresponden a valores reales.

La curva de respuesta para la altitud logra su máxima influencia cuando el exponente llega a una altura de aproximadamente 3000 msnm con una probabilidad de que la especie lo habite de 0.8, para el rango de temperatura promedio diurna (Bio 2) la máxima influencia se logra cuando el exponente llega a 120 con una probabilidad de 0.8, para la isothermalidad (Bio3) su máxima influencia la logra cuando el exponente llega entre 77 y 85 con una probabilidad de 0.67. Para la estacionalidad de temperatura (Bio4) su máxima influencia a la predicción la hace cuando el exponente llega entre 200 y 400 con una probabilidad de 0.65. Para la temperatura media del trimestre más frío (Bio11) su máxima influencia la logra cuando el exponente esta en 180 con una probabilidad de 0.7. En cuanto a la precipitación anual (Bio12) su máxima influencia la logra cuando el exponente llega a 2000 con una probabilidad de 0.65 y finalmente para la estacionalidad de la precipitación (Bio15) su máxima influencia la logra cuando el exponente llega a aproximadamente entre 30-50 con una probabilidad 0.65.



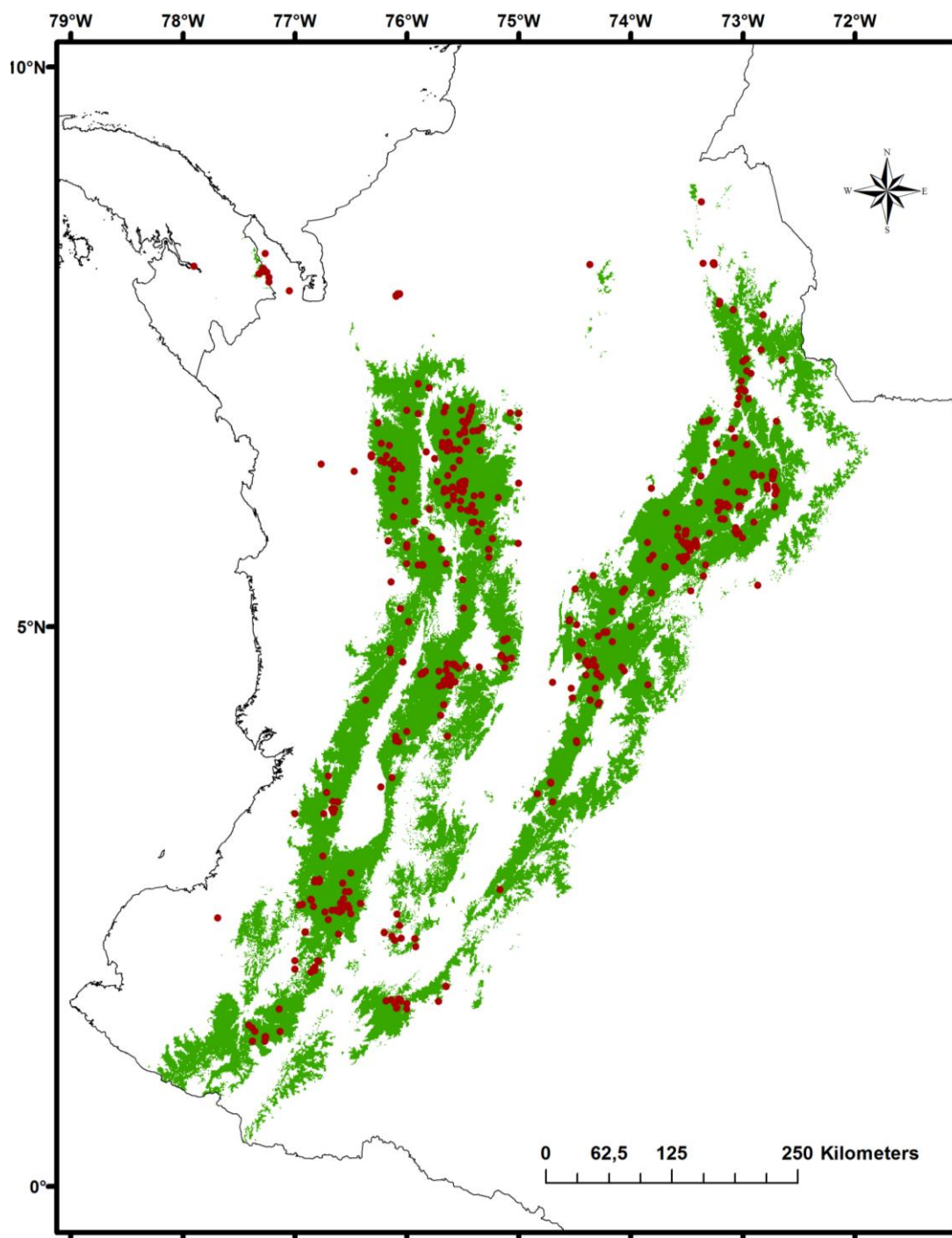
**Figura 4.** Curvas de respuesta de las variables más influyentes en la predicción de la distribución potencial actual de *Q. humboldtii* **A.** Rango de  $T^{\circ}$  promedio diurna (Bio2) **B.** Isotermalidad (Bio3) **C.**

Estacionalidad de temperatura (Bio4) **D.**  $T^{\circ}$  media del trimestre más frío (Bio11) **E.** Precipitación anual (Bio12) **F.** Estacionalidad de la precipitación (Bio15) **G.** Altitud

## 5.2. Predicción de la distribución potencial actual de *Q. humboldtii*

El mapa de la distribución potencial actual de *Q. humboldtii* se obtuvo utilizando un umbral de corte a partir del valor de la probabilidad del décimo percentil de la presencia de formación (0,3455; 0,3299 con todas las variables;. variables importantes). Obteniendo una distribución que se extiende entre los 8.1254° (Panamá), 8.9507° (Colombia) de latitud norte y 0.3824° de latitud sur y entre los 71.8875° de longitud este y 77.4455° (Panamá), 78.2352° (Colombia) de longitud oeste, abarcando las tres cordilleras como se puede observar en la figura 5, esta distribución ocupa un área de 133175 Km<sup>2</sup> básicamente conformada por bosque muy húmedo montano bajo (bmh - MB), bosque húmedo montano bajo (bh – MB) y bosque húmedo montano (bh - M) (Holdridge 1967).

El modelo para la distribución actual muestra áreas potenciales para detectar nuevas poblaciones de esta especie, las cuales son: la vertiente oriental de la cordillera central sobre los departamentos de Tolima y Huila, adicionalmente para Huila también se debe explorar la vertiente occidental de la cordillera Oriental, la vertiente oriental de la cordillera Oriental sobre los departamentos de Caquetá y Meta y por último en la vertiente oriental sobre el departamento de Cundinamarca se extienden más las posibilidades de encontrar la especie (Figura 5).



**Figura 5.** Distribución potencial actual de *Q. humboldtii* bajo una predicción bioclimática empleando el método de modelación ambiental de MaxEnt.



Adicionalmente analizando las medias de todas las variables climáticas empleadas (Tabla 2), se caracterizó el hábitat potencial de la especie, determinando que crece a temperaturas templadas alrededor de los 16.5°C con mínimas de 7.3°C en el departamento del Valle del Cauca y máximas de 27.2°C en el departamento Antioquia, Urrao (según la temperatura media anual), bajo unas condiciones de precipitación anual alrededor de 1895.4 mm con mínimas de 666 mm en el departamento de Cundinamarca, Salto del Tequendama y máximas de 5692 mm en el departamento de Antioquia, Urrao y a una altitud media de 2106 msnm con mínimas de 2 msnm en el departamento del Chocó y máximas de 3654 msnm en el departamento del Valle del Cauca.

### **5.3. Modelos de la distribución potencial de *Q. humboldtii* en escenarios de cambio climático**

Las proyecciones realizadas permitieron comparar predicciones actuales y futuras para identificar los sitios más vulnerables que afectan la distribución de *Q. humboldtii* bajo un escenario de cambio climático. Los cambios en el rango del nicho climático de la especie para el 2020, 2050 y 2080 bajo los dos escenarios climáticos muestran patrones diferentes de respuestas (Tabla 3). La distribución potencial al futuro para *Q. humboldtii* demuestra en general para todos los análisis de cambio climático efectos negativos relacionados con la contracción de su nicho climático, presentando a través de la distribución potencial cambios más severos a medida que se avanza en el tiempo.

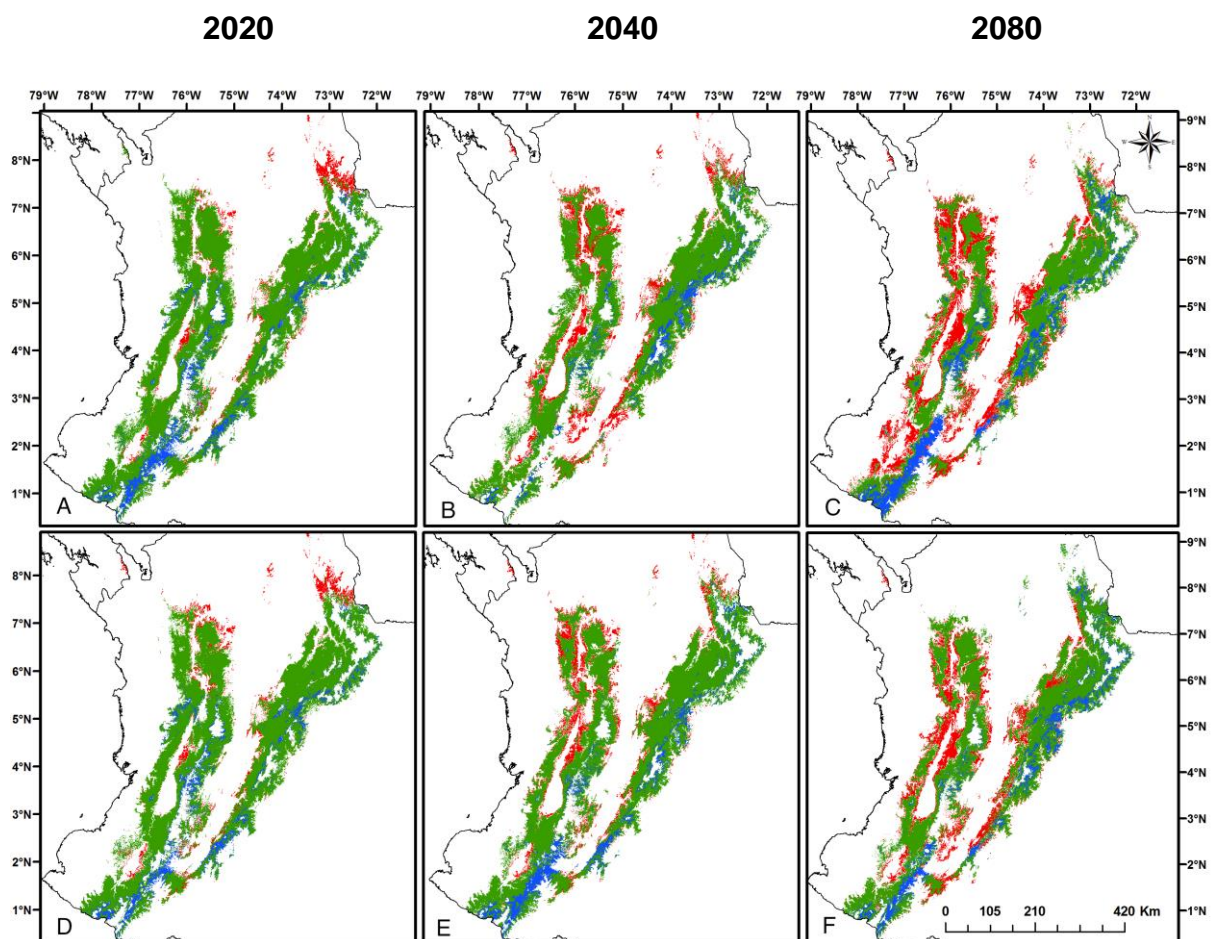
**Tabla 3.** Cambio en el área potencial de distribución de *Q. humboldtii* en kilómetros cuadrados bajo diferentes modelos, escenarios y tiempos.

Modelos	CCCMA						HadCM3					
	A2			B2			A2			B2		
Escenarios	2020	2050	2080	2020	2050	2080	2020	2050	2080	2020	2050	2080
<b>Área/Años</b>	<b>2020</b>	<b>2050</b>	<b>2080</b>	<b>2020</b>	<b>2050</b>	<b>2080</b>	<b>2020</b>	<b>2050</b>	<b>2080</b>	<b>2020</b>	<b>2050</b>	<b>2080</b>
<b>Pérdida</b>	11133	24518	4369	11723	19806	30881	15659	5134	7550	16100	2728	6464
			9					7	7		1	0
<b>Conservada</b>	12771	10474	8447	12520	11367	10359	11469	6854	4997	11459	9797	5898
<b>a</b>	9	5	8	1	9	7	1	5	7	8	2	4
<b>Ganada</b>	17523	11268	2292	15757	17270	17499	14551	1767	2031	12677	1654	2391
			7					8	7		2	9

#### 5.4. Distribución potencial de *Q. humboldtii* bajo el modelo de circulación general atmosférica CCCMA

En cuanto al área potencial ganada, pérdida o conservada empleando el modelo CCCMA se encuentra una variación específica para los diferentes periodos analizados y los dos escenarios para *Q. humboldtii*. El escenario A2 comparado con B2 predice en términos generales que el escenario A2 es más drástico en todos los tiempos, exceptuando el año 2020 para el cual presenta valores más bajos (Tabla 3, Figura 6). Sin embargo en términos generales se observa que hay una ganancia de hábitat potencial baja, siendo para A2 del 17.46% para el 2020, 5.5% para el 2050 y 13,5% para el 2080 y para el modelo B2 las ganancias de hábitat fueron de 14.6% para el 2020, 13.2% para el 2050 y 14.1% para el 2080, que representa un 2.8% de diferencia entre los modelos para el 2020 a favor de A2, y un 7.7% para 2050 y 0.7% para 2080 a favor de B2. Estos valores de ganancia no contrarresta el área pérdida siendo para A2 de 4.1% para el 2020, 21.3% para el 2050 y 36.6% para el 2080 contrastado en algunos casos con valores menores para B2 de 6% para el 2020,

14.6% para el 2050 y 22.2% para el 2080, que representa una diferencia entre los modelos de 1.9% para el 2020 a favor de A2, y un 6.7% para el 2050 y 14.4% para el 2080 a favor de B2.



**Figura 6.** Cambio estimado por el escenario CCCMA para la distribución potencial futura de *Q. humboldtii*. **A.** Periodo 2020-Escenario A2 **B.** Periodo 2050-Escenario A2 **C.** Periodo 2080-Escenario A2 **D.** Periodo 2020-Escenario **E.** B2 Periodo 2050-Escenario B2 **F.** Periodo 2080-Escenario B2. (Verde=Área conservada, Azul=Área ganada, Rojo=Área pérdida)

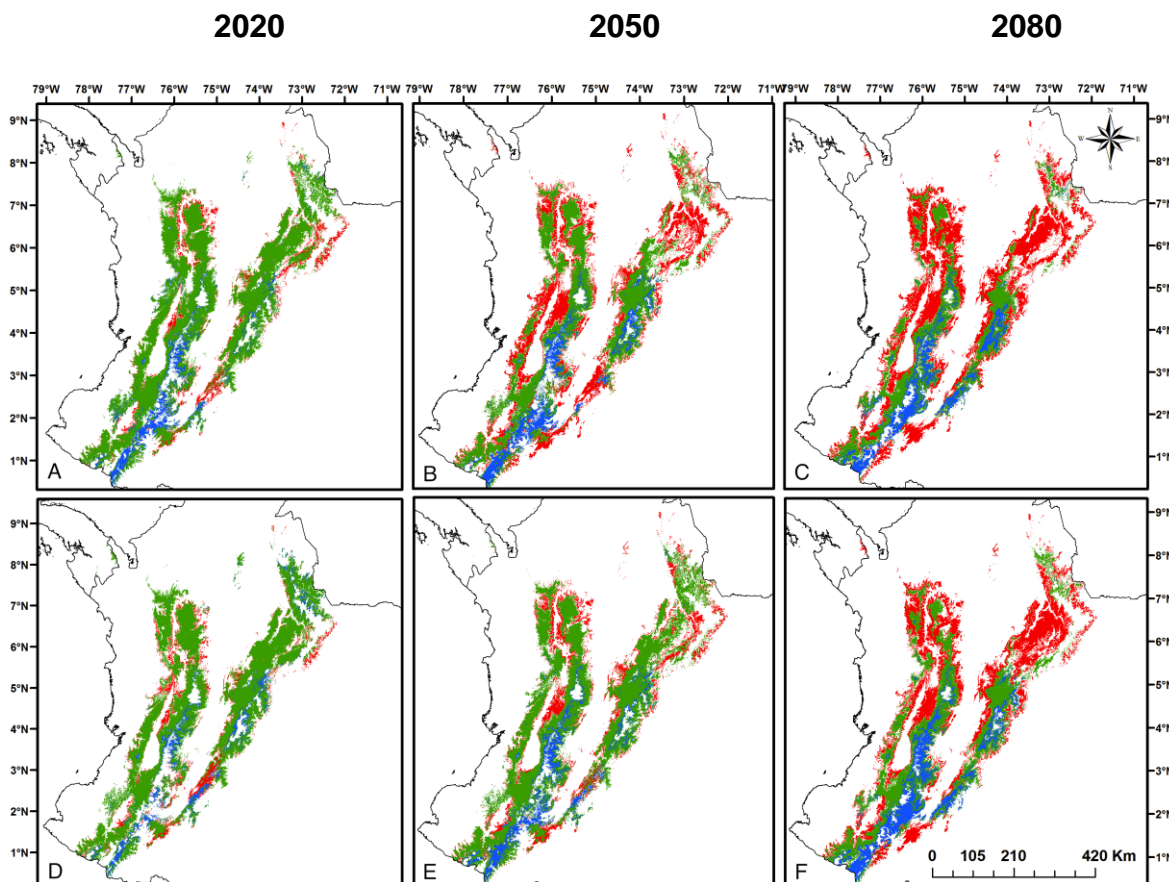
En cuanto al área conservada para el 2020 se prevé que se puede conservar un 86.8% (A2) y un 88.2% (B2) de su área de ocupación potencial actual, para el 2050 se conservaría el 91.5% (A2) y 87% (B2) y para el periodo del 2080 se observa una disminución al 82.8% (A2) y el 86.9% (B2). Con una diferencia entre los modelos del 1,3% y 4,1% a favor de A2 para el 2020 y 2080 respectivamente y del 4.5% a favor de B2 para el 2050.

### **5.5. Distribución potencial de *Q. humboldtii* bajo el modelo de circulación general atmosférica HadCM3**

Las predicciones de cambio climático con el modelo HadCM3 bajo los dos escenarios comparado con el modelo CCCMA, nos indica que este modelo presenta valores mucho más altos en cuanto a pérdidas de áreas potenciales para el nicho de *Q. humboldtii* y más bajos en cuanto a ganancia de hábitat (Tabla 3, Figura 7).

Se observó que para la ganancia de hábitat potencial el A2 presento valores menores que el B2, siendo para A2 del 8.8% para el 2020, 3.3% para el 2050 y 9.5% para el 2080 y para B2 de 7.7% para el 2020, 6.5% para el 2050 y 10.8% para el 2080, que representa una diferencia entre modelos de 1.1% para el año 2020 a favor de B2, 3.2% para el 2050 y 1.3% para el 2080 a favor de A2. En cuanto al área pérdida evaluada este modelo para A2 fue de 13.9% para el 2020, 48.5% para el 2050 y 62.5% para el 2080 contrastado con B2 que fue también de 13.9% para el 2020, 26.4% para el 2050 y 55.7% para el 2080, que representa una diferencia entre

los modelos de 0.1% para el 2020 a favor de A2, y un 22.1% para el 2050 y 6.8% para el 2080 a favor de B2.



**Fi**

**gura 7.** Cambio estimado por el escenario HadCM3 para la distribución potencial futura de *Q. humboldtii*. **A.** Periodo 2020-Escenario A2 **B.** Periodo 2050-Escenario A2 **C.** Periodo 2080-Escenario A2 **D.** Periodo 2020-Escenario **E.** B2 Periodo 2050-Escenario B2 **F.** Periodo 2080-Escenario B2. (Verde=Área conservada, Azul=Área ganada, Rojo=Área pérdida)

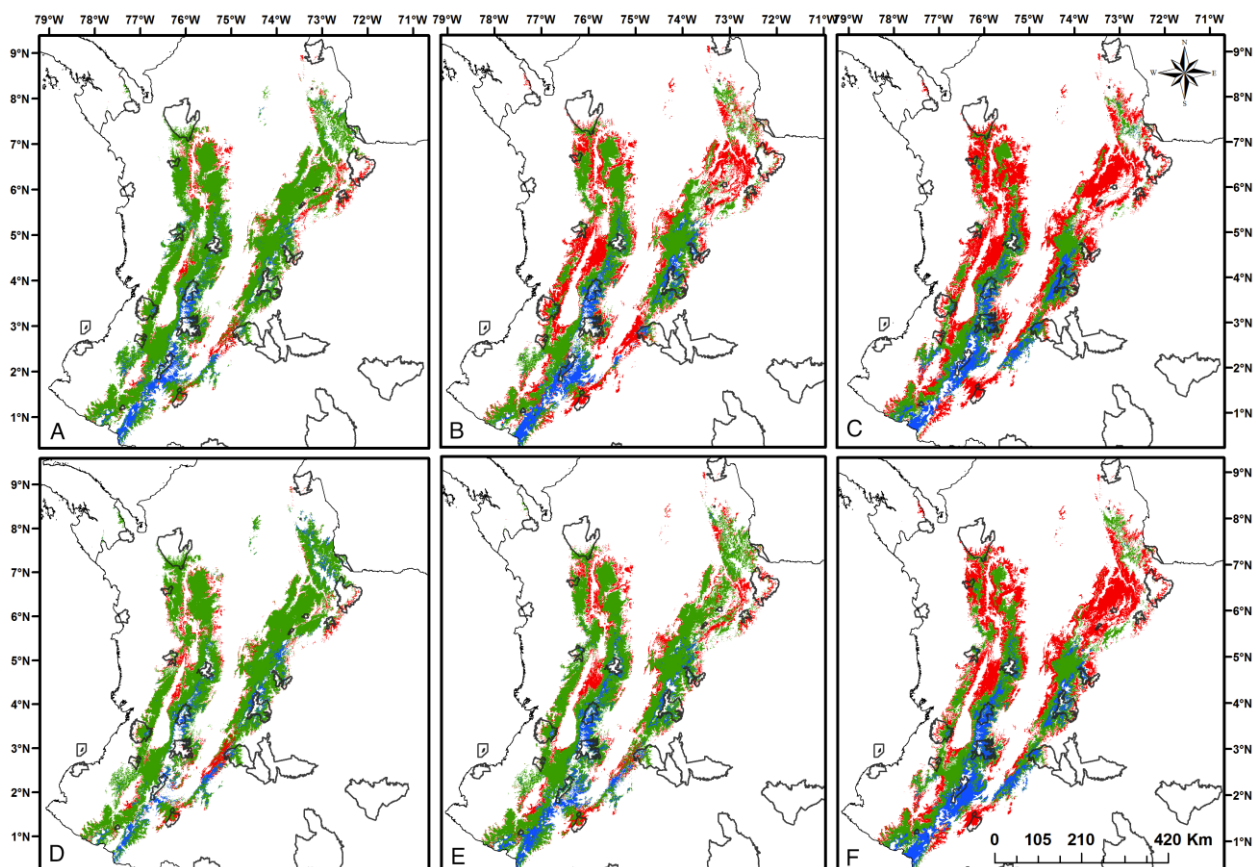
En cuanto al área conservada, para el 2020 se puede conservar un 89.1% (A2) y un 90.5% (B2) de su área de ocupación potencial actual, para el 2050 se conservaría el 86.7% (A2) y 87.6% (B2) y para el periodo del 2080 se observa una disminución al 84.7% (A2) y el 82.0% (B2). Con una diferencia entre los modelos del 1,4% y 0,9% a

favor de A2 para el 2020 y 2050 respectivamente y del 2.7% a favor de B2 para el 2080.

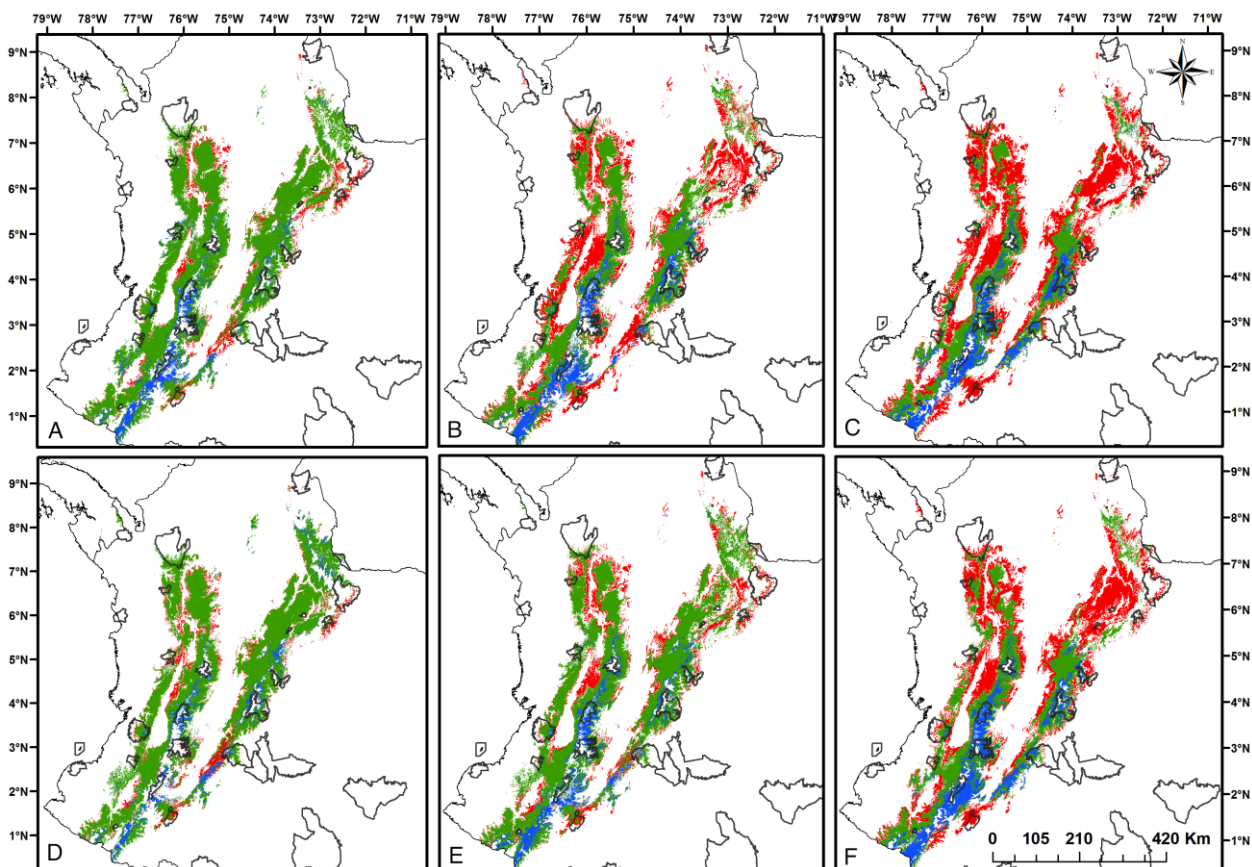
#### **5.6. Distribución potencial de *Q. humboldtii* futura incluyendo las áreas de Parques Nacional Naturales en los dos modelo de circulación general atmosférica CCCMA y HadCM3 para el periodo 2080**

Incluyendo las áreas protegidas del Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia (23 áreas), se observó que entre el 4.3% para CCCMA-A2 a un 17.4% para HaCM3-A2 y B2 de las mismas presentan una tendencia a la pérdida de distribución potencial actual (Figura 8, 9 y Tabla 4) o que entre un 17.4% para CCCMA-A2 a un 26.1% para HaCM3-B2 en su efecto presentan una mezcla de pérdida y conservación del área. También se encontró que el 54.5% para CCCMA-A2 y 47.8% para CCMA-B2 en comparación con un 34.8% para HadCM3 A2 y B2 presenta una tendencia a presentar una mezcla de pérdida, ganancia y conservación del área y por último tan solo un 17.4% de las áreas protegidas estudiadas presenta una mezcla de ganancia y conservación de áreas potenciales para la distribución de la especie y solo en el caso del escenario CCCMA-B2 se presenta un área conservada del 8,7%. Por lo tanto dependiendo del escenario estudiado entre un 95.7% para CCCMA-A2 y 100% para CCCMA-B2 frente a un 78.3% para HadCM3 para A2 y B2 de las áreas protegidas del país están conservando un área de distribución potencial para la especie a través del tiempo expuestas al cambio climático, sin embargo la posible pérdida de área potencial en P.N.N como Cueva de los Guacharos, Farallones de Cali, Orquídeas y Munchique son preocupantes ya que

en estos se tiene evidencia de la presencia de poblaciones naturales y puede proporcionar información útil que permite planificar áreas para la protección del roble en Colombia.



**Figura 8.** Visualización de las áreas protegidas para la distribución potencial futura de *Q. humboldtii* en un esquema del cambio estimado por el escenario CCCMA **A.** Periodo 2020-A2 **B.** Periodo 2050-A2 **C.** Periodo 2080-A2 **D.** Periodo 2020-B2 **E.** Periodo 2050-B2 **F.** Periodo 2080-B2. (Verde=Área conservada, Azul=Área ganada, Rojo=Área pérdida)



**Figura 9.** Visualización de las áreas protegidas para la distribución potencial futura de *Q. humboldtii* en un esquema del cambio estimado por el escenario HadCM3 **A.** Periodo 2020-A2 **B.** Periodo 2050-A2 **C.** Periodo 2080-A2 **D.** Periodo 2020-B2 **E.** Periodo 2050-B2 **F.** Periodo 2080-B2. (Verde=Área conservada, Azul=Área ganada, Rojo=Área pérdida)

Se puede observar que para el periodo 2080, el cual es considerado como el más dramático en cuanto a cambios de pérdidas de área potencial en la distribución de *Q. humboldtii*, el roble tendrá en todos los modelos y escenarios evaluados una tendencia de migración en términos de ganancia de área potencial más hacia el sur de su distribución en los departamentos de Nariño (Flanco oriental de la Cordillera



Occidental y occidental de la Cordillera Central), Cauca (Flanco occidental de la Cordillera Occidental y oriental de la Cordillera Central ) y Valle del Cauca (Flanco occidental de la Cordillera Occidental) entre los 2300 y 2900 msnm. En Tolima, sobre la Cordillera Central también se observa un área de ganancia abarcando el P.N.N Los Nevados a alturas de 4800 msnm (Figura 8, 9). Para la Cordillera Oriental se observa una mayor área de ganancia sobre el norte de la misma, en Cundinamarca entre alturas de 2500 y 3500 msnm.

En cuanto a los efectos de la pérdida de área, se analizó la pérdida de la conectividad de la distribución potencial actual a través de la influencia del cambio climático en el tiempo, determinándose que éste no tiene un impacto para el 2020, pero si para el 2050 y mucho más dramático para el 2080 y en cuanto a escenarios más fragmentado bajo el A2 que con respecto al B2, ya que genera fragmentación en la distribución actual, permitiendo observar para la Cordillera Occidental tres fragmentos aislados entre ellos, Antioquia-Risaralda, Valle del Cauca-Cauca y Nariño. Para la cordillera central no se pierde la conectividad de las diferentes poblaciones de la misma, pero si se reduce el área en términos de latitud y altitud, sin embargo la conectividad entre esta cordillera y la Cordillera Oriental si se ve afectada, llegando a provocar quizás un asilamiento genético por restricción de flujo génico a la altura de los departamentos de Cauca y Huila. Por último para la Cordillera Oriental se produce un aislamiento más marcado de las poblaciones más al norte en Santander y Norte de Santander.

**Tabla 4.** Tipos de áreas de cambio estimado para el escenario CCCMA y HadCM3 de la distribución potencial de *Q. humboldtii* en el periodo 2080. P=área de distribución potencial pérdida, G=área de distribución potencial ganada, C=área de distribución potencial

Denominación	Región	Departamento	CCCMA		HadCM3	
			A2-80	B2_80	A2-80	B2_80
<b>PNN Cueva de los Guácharos</b>	Región Andina (Cordillera Oriental)	<b>Huila</b>	P-C	P-C	P	P
<b>PNN Farallones de Cali</b>	Región Andina (Cordillera Occidental)	<b>Valle del Cauca</b>	G-P-C	G-P-C	G-P-C	G-P-C
<b>PNN Las Orquídeas</b>	Región Andina (Cordillera Occidental)	<b>Antioquia</b>	P-C	P-C	P-C	P-C
<b>PNN Los Nevados</b>	Región Andina (Cordillera Central)	<b>Caldas, Quindío, Tolima, Risaralda</b>	G-C	G-C	G-P-C	G-P-C
<b>PNN Las Hermosas</b>	Región Andina (Cordillera Central)	<b>Tolima, Valle del Cauca</b>	G-C	G-P-C	G-C	G-C
<b>PNN Nevado del Huila</b>	Región Andina (Cordillera Central)	<b>Cauca, Huila, Tolima, Valle del Cauca</b>	G-P-C	P-C	G-C	G-C
<b>PNN Cordillera de los Picachos</b>	Región Andina (Cordillera Oriental)	<b>Caquetá, Huila, Meta</b>	G-P-C	G-P-C	G-P-C	G-P-C
<b>PNN Chingaza</b>	Región Andina (Cordillera Oriental)	<b>Cundinamarca, Meta</b>	G-P-C	G-P-C	G-P-C	G-P-C
<b>PNN Sumapaz</b>	Región Andina (Cordillera Oriental)	<b>Cundinamarca, Huila, Meta</b>	G-P-C	G-P-C	G-P-C	G-P-C
<b>PNN Sierra Nevada del Cocuy Chita o Guican</b>	Región Andina (Cordillera Oriental)	<b>Arauca, Boyacá, Casanare</b>	G-P-C	G-C	P-C	P-C
<b>PNN Tamá</b>	Región Andina	<b>Norte de Santander</b>	G-P-C	G-C	G-P-C	P-C

	(Cordillera Oriental)					
<b>Santuario de Fauna y Flora Iguaque</b>	Región Andina (Cordillera Oriental)	<b>Boyacá</b>	G-P-C	G-P-C	P-C	P-C
<b>PNN Paramillo</b>	Región Caribe (Cordillera Occidental)	<b>Antioquia, Córdoba</b>	G-P-C	G-P-C	G-P-C	G-P-C
<b>PNN Munchique</b>	Región Andina (Cordillera Occidental)	<b>Cauca</b>	G-P-C	G-P-C	G-P-C	G-P-C
<b>Santuario de Fauna y Flora Galeras</b>	Región Andina (Nudo de los Pastos)	<b>Nariño</b>	G-P-C	G-P-C	G-C	G-C
<b>PNN Tatamá</b>	Región Andina (Cordillera Occidental)	<b>Chocó, Risaralda, Valle del Cauca</b>	G-P-C	P-C	G-P-C	G-P-C
<b>Santuario de Fauna y Flora Guanenta Alto Río Fonce</b>	Región Andina (Cordillera Oriental)	<b>Santander</b>	G-P-C	G-P-C	P-C	P
<b>PNN Alto Fragua Indi-Wasi</b>	Región Amazónica	<b>Caquetá</b>	P-C	P-C	P	P
<b>PNN Purace</b>	Región Andina (Cordillera Central)	<b>Cauca, Huila</b>	G-P-C	G-P-C	G-C	G-C
<b>Área natural única Los Estoraques</b>	Región Andina (Cordillera Oriental)	<b>Norte de Santander</b>	P	C	P	P-C
<b>PNN Catatumbo Barí</b>	Región Andina (Cordillera Oriental)	<b>Norte de Santander</b>	P-C	G-P-C	P	P
<b>Santuario de fauna y flora Isla de La Corota</b>	Región Andina (Cordillera Central)	<b>Nariño</b>	G-C	C	G	G
<b>PNN Pisba</b>	Región Andina (Cordillera Oriental)	<b>Boyacá</b>	G-C	G-C	P-C	P-C

## 6. Discusión

El conocimiento preciso de las áreas de distribución de las especies constituye la base sobre el cual se fundamentan estudios sobre taxonomía, ecología, biogeografía y evolución (Guisan y Zimmermann, 2000), además de tener implicaciones importantes en la conservación. Por lo tanto la modelización de nicho ecológico, es una buena herramienta para proporcionar evidencia patrones de evolución y a su vez también detectar divergencias en las adaptaciones en los diferentes nichos ecológicos de la especie estudiada (Raxworthy et al, 2007; Graham et al, 2004; Oliver & Ruíz-Rejón, 1980).

### 6.1. Distribución potencial de *Q. humboldtii*

La distribución potencial actual de esta especie ha sido determinada por otros autores (Rodríguez-Correa 2008 y González et al. 2006, 2011) sin embargo, en este estudio se emplean umbrales de discriminación haciendo más riguroso su ajuste a los hábitats que realmente la especie podría estar habitando y se utilizó una base de datos más robusta en términos de número de observaciones. Además se tuvo en cuenta que es una especie que crece en los Andes Tropicales y que éstos están determinados por patrones climáticos regulados por las interacciones entre temperatura y precipitación, por lo tanto se determinó la influencia de dichas variables a partir de las variables determinadas como las más importantes para explicar el modelo de la distribución potencial de la especie, que serían las que la especie pueda necesitar para sobrevivir y mantener poblaciones en un espacio

geográfico determinado, que según Hutchinson (1957) se le conoce como nicho fundamental. Se analizaron las curvas de respuesta de las variables relacionadas con rango de temperatura e isotermalidad, precipitación anual y la estacionalidad de la temperatura y la precipitación, ya que estos factores abióticos pueden estar influyendo de manera directa sobre la especie y a su vez pueden estar controlando las dinámicas de otros factores tales como la humedad, ya que el clima es uno de los factores más importantes que determinan la distribución geográfica y la abundancia de las especies vegetales (Woodward, 1987).

Por lo tanto si se encontraba que la curva de respuesta decrece hacia los valores más altos de la variable, hay un descenso en la influencia de esta variable en la probabilidad de distribución de la especie, como fue el caso de la estacionalidad de la temperatura (BIO4) y precipitación anual (BIO12), presentan las probabilidades más altas de presencia cuando logran mantenerse en valores más bajos de las variables, y teniendo en cuenta que la estacionalidad de temperatura representa la variabilidad del clima a través del año, estos resultados permiten inferir que la especie se desarrolla en un clima constante a lo largo del año, perdiendo su característica templada de adaptación a las estaciones y permitiendo que sea más sensible a los cambios climáticos, caso contrario para las variables, rango de la temperatura (BIO2) y altitud, donde la probabilidad máxima de encontrar la especie se da en valores más altos de la variable. Por su parte la isotermalidad (BIO3), temperatura media del trimestre más frío (BIO11) y la estacionalidad de la

precipitación (BIO15) presentan su máxima influencia cuando están sobre la mitad de sus valores, en algunos casos formando una campana de Gauss.

La distribución potencial de *Q. humboldtii*, encontrada en este estudio, indican que, en el sentido amplio de muestreo, la especie crece preferentemente (mayor probabilidad de ocurrencia, según curvas de respuesta) en las zonas situados a mayor altitud alrededor de 2106 msnm, con temperaturas constantes alrededor de los 16.5°C y precipitaciones anuales cerca de los 1895.4mm, lo que podría referirse a las condiciones que reúne el cinturón de robledales que se distribuye a lo largo de los Andes (Tabla 2). Además dicha distribución, nos permite fuera de las zonas en las que se tienen registros de la existencia de poblaciones naturales de la especie, indicarnos potencialmente lugares antes no explorados donde se podría encontrar, que a su vez nos permitirían corroborar el modelo *in situ* y actualizar su potencial presencia en otros lugares y elevaciones con parámetros geoclimáticos similares.

Estos resultados nos permiten confirmar lo que dice Larcher (1995), que el clima y las condiciones edáficas son factores importantes que influyen sobre el crecimiento de las plantas, además de que gobiernan el área de distribución de las especies fijando los límites para su supervivencia. También es de recalcar que se observó una influencia más marcada de la temperatura que de la precipitación, esto es quizás debido a que los patrones de variación de la temperatura en los Andes son relativamente homogéneos entre las subregiones y presentan una fuerte relación con el gradiente altitudinal. En contraste, los patrones de precipitación son complejos y

no están necesariamente relacionados con el gradiente altimétrico. Las variaciones regionales en la precipitación están asociadas con efectos orográficos producidos por la abrupta topografía de los Andes (Cuesta-Camacho et al. 2009 sin publ.).

## **6.2. Efecto del cambio climático en la distribución potencial actual de *Q. humboldtii***

En cuanto a los efectos del cambio climático en plantas, algunos autores presentan ejemplos de los efectos desfavorables que se ve reflejado en la disminución del área potencial de la especie, Arriaga & Gómez (2004) encontraron esta situación para algunas especies del género *Quercus* en México que habitan en climas fríos o semifríos y húmedos o subhúmedos. Delgado (2008) por su parte encontró que algunas especies arbóreas de crecimiento lento y baja capacidad de migración, se verán perjudicadas en comparación con especies de etapas de sustitución, típicamente de crecimiento rápido y ciclo de vida corto, como las hierbas o especies invasoras.

Por lo tanto es posible determinar el efecto del cambio climático en las especies a través de modelizaciones, donde existen escenarios del “posible clima futuro”, que son derivados de los escenarios de posibles emisiones futuras de gases efecto invernadero, por lo tanto bajo dos escenarios, el A2 y el B2, que nos presentaran los extremos en las condiciones futuras (más y menos dramático), se encontró que el escenario más dramático se daría bajo un modelo de circulación general atmosférica HadCM3, con un escenario A2. Sin embargo para el modelo de circulación

atmosférica CCCMA, el escenario B2 supone un cambio mayor en el clima en la primera década (2020) que el A2, sobre todo para la pérdida de hábitat potencial. No obstante, estas diferencias se invierten en las siguientes décadas frenándose el cambio en el escenario B2 y siendo más dramático el A2.

En términos generales estas aproximaciones representan un primer paso para comprender los impactos potenciales del cambio climático sobre los hábitats de la especie. Debido a las incertidumbres de las estimaciones sobre el cambio climático, estos resultados deben considerarse como hipótesis sobre la magnitud de los impactos que podrían ocurrir, hipótesis que deben utilizarse como indicadores de sensibilidad y de posibles vulnerabilidades. Según Araújo & Rahbek (2006), nunca se podrá predecir el futuro con exactitud, pero se necesita de estrategias que usando el conocimiento existente y el modelado bioclimático, permitan mejorar la comprensión de los efectos probables del clima futuro en la biodiversidad, como es lo que se pretendió en este estudio.

Estos datos se pueden comparar con los propuestos por Cuesta-Camacho et al. (2009 sin publ.) para un ejemplo en 102 plantas vasculares en los Andes Tropicales, donde encuentran que para el año 2050, el promedio de pérdida de los nichos climáticos actuales es del 46% (Sd = 28.42%), mientras que la ganancia o expansión del nicho climático para los escenarios equivalentes para el mismo período de tiempo están en el orden de 25% (Sd = 53%), datos muy similares a los encontrados en este estudio.



Como se presenta en las predicciones futuras con ambos modelos, se observan la existencia de áreas potencialmente idóneas (área ganada) sin embargo estos resultados deben ser manejados con cuidado, ya que, por ejemplo, muchas de estas áreas son zonas pobladas o con alta intervención humana, así que se debe tener en cuenta para la migración de la especie la disponibilidad del hábitat, la biología reproductiva y la capacidad de dispersión de las semillas y la existencia de barreras de migración, teniendo en cuenta que la sensibilidad de cada especie dependerá de su distribución geográfica y de sus características biológicas y ecológicas: por ejemplo una especie de áreas calientes y secas podrían beneficiarse del cambio climático, ya que conservaría su hábitat inicial y se expandiría a nuevos hábitats favorables, mientras que especies de zonas frías como es el caso de *Q. humboldtii* desaparecerían por la pérdida de hábitat o, en el mejor de los casos, podrían migrar a partes más altas, en caso que existan.

## 7. Conclusiones

- ❖ A partir de los datos de presencia de una especie y de técnicas de modelación mediante algoritmos se pueden elaborar modelos de distribución potencial muy útiles para la toma de decisiones tendientes a la conservación de las especies. En el caso de este estudio se determinó que la distribución potencial actual de *Q. humboldtii* se extiende desde los 8.1254° de latitud norte (Panamá) y 8.9507° (Colombia) y 0.3824° de latitud sur y entre los 71.8875° longitud este y 77.4455° (Panamá), 78.2352° (Colombia) de longitud oeste, identificándose sitios con altas probabilidades de detectar nuevas poblaciones en la vertiente oriental de la cordillera central sobre los departamentos de Tolima y Huila, adicionalmente para Huila también se debe explorar la vertiente occidental de la cordillera Oriental y por último en la vertiente oriental de la cordillera Oriental sobre los departamentos de Caquetá y Meta.
  
- ❖ La adecuada selección de variables climáticas, es clave para poder generar modelos predictivos robustos conforme a la realidad de cada región.
  
- ❖ El uso de información proveniente de herbarios, museos e instituciones similares es esencial para la generación de los modelos predictivos. No obstante, estos datos tienen deficiencias y brechas geográficas notables, resultado principalmente de la naturaleza de su obtención. Por este motivo la información de partida debe pasar por un proceso de selección, depuración y estandarización.

- ❖ Los modelos de distribución potencial no son simulaciones exactas, así que deben ser manejados con la debida precaución y ser considerados como una primera aproximación indicativa de la magnitud potencial y el amplio patrón de impactos futuros. Estas simulaciones deben servir como guías para diseñar políticas de conservación realistas y se complementados con otro tipo de variables.
  
- ❖ La distribución potencial futura *Q. humboldtii* demuestran en general para todos los análisis de cambio climático efectos negativos a través de la contracción de su nicho climático, presentando para el escenario de la distribución potencial en el año 2080 cambios mucho más severos que para el escenario del 2050 y 2020 con los análisis realizados en MaxEnt.
  
- ❖ La distribución potencial futura *Q. humboldtii* en Colombia para escenarios de cambio climático HadCM3-A2 predice una pérdida en área potencial de 13.9% para el 2020, 48.5% para el 2050 y 62.5% para el 2080. Mientras que para HadCM3-B2 las pérdidas fueron las mismas para el 2020, 26.4% para el 2050 y 55.7% para el 2080. Por su parte el escenario CCCMA- A2 presento unas pérdidas menores comparados con los anteriores siendo tan solo del 4.1% para el 2020, 21.3% para el 2050 y 36.6% para el 2080, en el caso de CCCMA-B2 las pérdidas fueron de 6% para 2020, 14.6% para 2050 y 22.2% para 2080
  
- ❖ Los resultados de esta investigación ofrecen una visión de los posibles impactos del cambio climático para la distribución potencial de *Q. humboldtii*, la

información proporcionada debe ser manejada con precaución, teniendo en cuenta sus limitaciones y comprendiendo que son aproximaciones de lo que podría suceder en el 2020, 2050 y 2080.

## 8. Bibliografía

- AGUILAR-GARAVITO, M. 2009. Plan de restitución poblacional de *Quercus humboldtii* bonpl. En la reserva forestal protectora el robledal, Cundinamarca-Colombia. Trabajo final restauración de poblaciones. Máster Oficial en Restauración de Ecosistemas. Universidad Alcalá de Henares. p 32.
- ALZATE, F. & F. CARDONA. 2000. Patrones de distribución de epífitas vasculares en "Robledales". Revista de la Facultad Nacional de Agronomía, Medellín. 53(1): 969-983.
- ARAÚJO & RAHBEK. 2006. How does climate change affect biodiversity?. Science 313: 1396-1397
- ARNELL, N.W. (2004). Climate change and global water resources: SRES emissions and socio- economic scenarios. *Global Environmental Change*, 14(1): 31-52.
- ARRIAGA, L & L. GÓMEZ. 2004. Posibles efectos del cambio climático en algunos componentes de la biodiversidad de México P 255-265 Capitulo en Martínez, J., Martínez, Fernández., Martínez, Adrián Fernández., Bremauntz, Adrián Fernández Osnaya, Patricia. Cambio Climático: Una visión desde México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales Instituto Nacional de Ecología. Instituto Nacional de Ecología. p 525
- BECERRA, J.E. 1979. Ensayo comparativo de tres sistemas silviculturales en un bosque secundario de Roble (*Quercus humboldtii*). Instituto de investigaciones y proyectos forestales y madereros. U. Distrital de Bogotá.
- BENITO BM, MARTINEZ-ORTEGA MM, MUNOZ LM, LORITE J, PENAS J. 2009. Assessing extinction-risk of endangered plants using species distribution models: a case study of habitat depletion caused by the spread of greenhouses. Biodiv. Conserv. doi: 10.1007/s10531-009- 9604-8.
- CABALLERO, L. M. & O. A. SÁNCHEZ. 1996. Descomposición de la materia orgánica como criterio en el manejo de sitio. Cuenca del Río San Cristóbal, Bogotá. Acta Biológica Colombiana 3(1): 17-40.
- CALDERÓN, E. 2001. Plantas colombianas en peligro, extintas o en duda. Instituto Humboldt.
- CÁRDENAS. D. & SALINAS N. 2006. *Quercus humboldtii* Bonpl. <http://www.siac.net.co/sib/catalogoespecies/especie.do?idBuscar=253&method=displayAAT>

- CAVALIER, J. 1999. Las especies de Roble *Quercus Spp.* en Colombia un siglo y medio de incertidumbre. Universidad de los Andes. Departamento de Ciencias.
- CORPORACIÓN AUTÓNOMA REGIONAL DEL GUAVIO (Corpoguavio), 1997. Árboles y Arbustos del Paisaje Andino. Pág. 74 – 75.
- CUATRECASAS, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias 10: 221-268.
- CUESTA-CAMACHO F., PERALVO M & GANZENMÜ-LLER A. 2009. Posibles efectos del calentamiento global sobre el nicho climático de algunas especies en los Andes Tropicales.
- DELGADO TANIA. 2008. Evolución de la diversidad vegetal en Ecuador ante un escenario de cambio global. Tesis doctoral en biología. Universidad Complutense de Madrid. Facultad de Ciencias Biológicas. Departamento de Biología Vegetal.
- ELITH, J., GRAHAM, C.H., ANDERSON, R.P., DUDIK, M., FERRIER, S., GUIBAN, A., HIJMANS, R.J., HUETTMANN, F., LEATHWICK, J.R., LEHMANN, A., LI, J., LOHMANN, L.G., LOISELLE, B.A., MANION, G., MORITZ, C., NAKAMURA, M., NAKAZAWA, Y., OVERTON, J.M., PETERSON, A.T., PHILLIPS, S.J., RICHARDSON, K., SCACHETTI-PEREIRA, R., SCHAPIRE, R.E., SOBERON, J., WILLIAMS, S., WISZ, M.S., ZIMMERMANN, N.E. 2006. Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- ESPINAL, L. S. 1964. Algunos aspectos de la vegetación del oriente antioqueño. Bogotá, Instituto Geográfico "Agustín Codazzi".
- ESPINAL, L. S. 1992. Geografía ecológica de Antioquia. Medellín. Universidad Nacional de Colombia.
- ESPINAL, L. S. 1993. Regiones de Colombia. Medellín. Universidad Nacional de Colombia.
- FERNÁNDEZ, J. F. 2002. Genetic diversity and mating system in a fragmented population of the andean oak *Quercus humboldtii* Bonpl. (fagaceae). Doctor in Philosophy. Biology. University of Missouri. St. Louis. 127.
- GARCÍA, E., GARCÍA, G. Y HENAO, L. 2004. Diversidad taxonómica y ecológica de la entomofauna micófaga en un bosque altoandino de la cordillera oriental de Colombia. *Rev. Academia colombiana de ciencia*. 28 (107): 223-231.

- GONZALÉZ, C. E. 2003. Serranía de San Lucas: novedades florísticas para Colombia y su conservación. Para publicar: 18.
- GONZÁLEZ, C.E, JARVIS A & J.D. PALACIO. 2006. Biogeography of the Colombian oak, *Quercus humboldtii* Bonpl: geographical distribution and their climatic adaptation. CIAT-Library.
- GONZÁLEZ, C.E, JARVIS A & J.D. PALACIO. 2011. Predicting the climatic distribution of the Colombian oak *Quercus humboldtii* Bonpl. (Fagaceae). *Novedades Colombianas*. 11(1): 1-17
- GRAHAM ,C.H., RON, S.R., SANTOS, J.C., SCHNEIDER, C.J., MORITZ, C. 2004. Integrating phylogenies and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* 58:1781-1793
- GUISAN, A., ZIMMERMANN, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Modell.* 135, 147–186.
- HANSEN, A.J., NEILSON, R.P., DALE, V.H., FLATHER, C.H., IVERSON, L.R., CURRIE, D.J., SHAFER, S., COOK, R. & BERTLEIN, O.J. 2001. Global Change in Forests: Responses of Species, Communities, and Biomes. *BioScience*. 51(9): 765-779.
- HIJMANS, R. J., L. GUARINO., C. BUSSINK., I. BARRANTES & E. ROJAS. 2002. DIVA-GIS. Sistema de Información Geográfica para el Análisis de Datos de Biodiversidad. Manual. International Potato Center, Lima, Peru.
- HIJMANS, R., S. CAMERON., J. PARRA., P. JONES., A. JARVIS. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978.
- HOLDRIDGE, L. R. 1967. «Life Zone Ecology». Tropical Science Center. San José, Costa Rica. (Traducción del inglés por Humberto Jiménez Saa: «Ecología Basada en Zonas de Vida», 1a. ed. San José, Costa Rica: IICA, 1982).
- HOOGHIEMSTRA, H. & SARMIENTO, G. 1991. Long continental pollen record from a tropical intermontane basin: Late Pliocene and Pleistocene history from a 540-meter core. *Episodes* 14, 107-115.
- HOOGHIEMSTRA, H & VAN DER HAMMEN, T. 2004. Quaternary ice-age dynamics in the Colombian Andes: developing an understanding of our legacy. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 359: 173-181.
- HOUGHTON, J. 1994. Global Warming. The complete briefing. Lion Publishing plc. USA. ILWIS. 2003. Reference guide. ILWIS Department, ITC, Enschede.

- HUTCHINSON G. E. 1957. Concluding remarks cold spring harbor symposia on quantitative biology 22:415-427
- IPCC. Intergovernmental Panel on Climate Change. <http://www.ipcc.ch>
- IPCC (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre Cambio Climático). 2000. *Informe especial del IPCC. Escenarios de Emisiones*. Resumen para responsables de políticas. Grupo de Trabajo III.
- IPCC (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre Cambio Climático). 2001a. *Tercer Informe de Evaluación. Cambio Climático 2001: La Base Científica*. Resumen para responsables de políticas. Grupo de Trabajo I.
- IPCC (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre Cambio Climático). 2001b. *Tercer Informe de Evaluación. Cambio Climático 2001: Impactos, adaptación y vulnerabilidad*. Resumen para responsables de políticas y Resumen Técnico. Grupo de Trabajo II.
- IPCC (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre Cambio Climático). 2002. *Cambio Climático y Biodiversidad*. p93
- IPCC (International Panel on Climatic Change). 2007. *“Climate Change 2007: The Physical Science Basis”*. Summary for Policymakers Working Group I. Fourth Assessment Report.
- KAPELLE, T., A. M. CLEEF & A. CHAVARRI. 1992. Pleistocene Climatic Change and Environmental and Generis Dynamics in the North Andean Montane Forest and Páramo. En: *Proceedings of the Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium*.
- KAPELLE, T., M. 2006. Los Bosques de Roble (*Quercus*) en la Cordillera de Talamaca, Costa Rica. Editorial Inbio. Costa Rica.
- LARCHER, W. 1995. The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. *Phytosynthetica*, v. 3, p.167-198
- LAURANCE, W.F., LOVEJOY, T.E., VASCONCELOS, H.L., BRUNA, E.L., DIDHAM, R.K., STOUFFER, P.C., GASCON, C., BIERREGAARD, R.O. LAURANCE, S.G. & SAMPAIO, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, **16**(3), 605-618.
- MCCARTHY, J. J., O. F. CANZIANI, N. A. LEARY, D. J. DOKKEN, AND K. S. WHITE. 2001. *Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Cambridge University Press, 1032 pp.



- MANOS, P. S., J. J. DOYLE & K. C. NIXON. 1999. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12(3): 333-349.
- NIETO, V. & D. JØKER. 2000. Seed Leaflet. *Quercus humboldtii*. CONIF y DFSC. No. 24.
- NIETO, V. M. & J. RODRÍGUEZ. 2004. *Quercus humboldtii* Bonpl. En Vozzo, J.V. Tropical tree seed manual. USDA Forest Service, Washington D.C.
- NEILSON, R.P. 1997. Simulated Changes in Vegetation Distribution under Global Warming. En Watson, R., Zinyowera, M., Moss, R. and Dokken, D. (Eds). *Impactos Regionales del Cambio Climático: evaluación de la vulnerabilidad. Informe especial del Grupo de trabajo II del IPCC.*
- NEILSON, R.P. Y MARKS, D. 1994. A global perspective of regional vegetation and hydrologic sensitivities from climatic change. *Journal of Vegetation Science* 5: 715-730.
- OLIVER JL, RUIZ REJÓN M. 1980. Relation between Isozymes and Ploidy Level – Its Application to Biogeographical Studies of *Muscari atlanticum* (Liliaceae). *Taxon* 29: 27-32
- PACHECO, R. A. & C. A. PINZÓN. 1997. Notas divulgativas: El Roble (*Quercus humboldtii* Bonpland). Santa Fe de Bogotá, Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis.
- PALACIO, J. D. 2005. Estudio Comparativo de la Diversidad genética y Evolutiva entre la especie Vulnerable *Colombobalanus excelsa* (Lozano et al.) Nixon & Crepet y el Roble Común *Quercus humboldtii* Bonpl.: Implicaciones para la Biología de la Conservación. Maestría. Escuela de Postgrados. Universidad Nacional de Colombia. Palmira.
- PEARCE, J., FERRIER, S. 2000. An evaluation of alternative algorithms for fitting species distribution models using logistic regression. *Ecological Modelling*. 128: 127-147.
- PEARSON, R.G. 2007. *Species Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners*. Synthesis. American Museum of Natural History. Available at <http://ncep.amnh.org>.
- PETERSON, A.T., SOBERÓN, J., SÁNCHEZ-CORDERO, V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285, 1265–1267.
- PÉREZ, E. 1978. *Plantas útiles de Colombia*. 4° edición. Litografía ARCO, 832 p.

- PHILLIPS, S. J., ANDERSON, R. P & R. E. SCHAPIRE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231–259.
- RAES, N., ROOS, M.C., SLIK, J.W.F., VAN LOON, E.E. AND TER STEEGE, H. 2009. Botanical richness and endemism patterns of Borneo derived from species distribution models. *Ecography*, 32, 180–192.
- RAXWORTHY, C.J., INGRAM, C.M., PEARSON, R.G. 2007. Species delimitation applications for ecological niche modeling: a review and empirical evaluation using *Phelsuma* day gecko groups from Madagascar. *Syst. Biol.* 56, 907-923.
- RICHARDS, J.F. 1990. Land Transformation. En Turner II, B.L. (Ed). *The Earth As Transformed by Human Action*. Cambridge University Press.
- RODRÍGUEZ-CORREA. 2008. Patrones genético-poblacionales a nivel geográfico y ambiental para *Quercus humboldtii* bonpl. en los andes colombianos. . Tesis pregrado. Armenia-Colombia, Universidad del Quindío, Facultad de Ciencias.p 81
- SALINAS, N. R. & D. CÁRDENAS. 2007. Roble: *Quercus humboldtii*. Especies maderables amenazadas, primera parte. D. Cárdenas y N. R. Salinas. Bogotá, Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI - Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. 4: 203-209.
- SKOV F, SVENNING J.C. 2004. Potential impact of climatic change on the distribution of forest herbs in Europe. *Ecography* 27:366–380
- SOLANO, C. & N. VARGAS (eds). 2006. *Memorias del I simposio Internacional de Robles y Ecosistemas Asociados*. Bogotá, Fundación Natura-Pontificia Universidad Javeriana.
- TEAM, R.D.C. 2010. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <http://www.R-project.org>
- THUILLER W, LAVOREL S, ARAU'THUIILLER W, LAVOREL S, ARAÚJO MB, SYKES MT, PRENTICE IC. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proc Nat Acad Sci U S A* 102:8245–8250
- TURNER II, B.L. (Ed) 1990. *The Earth As Transformed by Human Action*. Cambridge University Press.

WATSON, R., ZINYOWERA, M., MOSS, R. & DOKKEN, D. 1997. Impactos Regionales del Cambio Climático: evaluación de la vulnerabilidad. Informe especial del Grupo de trabajo II del IPCC.

WOODWARD, F. I. 1987. Climate and plant distribution. Cambridge Univ. Press.

VAN DER HAMMEN, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1: 3-26.

VAN DER HAMMEN, T. & GONZÁLEZ, E. 1960. Holocene and Late Glacial climate and vegetation of Páramo de Palacio (Eastern Cordillera, Colombia, South America). *Geologie en Mijnbouw* 39(12): 737-746

## 9. Anexos

### Anexo 1. Registros del Sistema de información ambiental de Colombia (SIAC)

**Antioquia:** Urrao, Parque Nacional Natural Las Orquídeas, 1300-1500 m.s.n.m., 3 abr 1992, *Cárdenas 3251* (JAUM, MO); Envigado, El Escobero, nacimiento quebrada La Pavita, 2000-2470 m.s.n.m., 18 jul 1996, *Correa 982* (HUA, JAUM, COL). **Bolívar:** Santa Rosa, corregimiento San Lucas, vereda La Torera, serranía de San Lucas, sitio La Punta, 1100-1250 m.s.n.m., 16 mar 2001, *González 3446* (COL). **Boyacá:** Duitama, corregimiento El Carmen, sitio Río Negro, vía a Virolín, 2700-2900 m.s.n.m., 22 nov 1994, *Betancur 5767* (COL, HUA); Villa de Leyva, santuario de fauna y flora de Iguaque, alrededores de El Carrizal, 2700-2900 m.s.n.m., 9 jun 2001, *Bello 221* (COL). **Caquetá:** Sucre, 1000-1300 m.s.n.m., 4 abr 1940, *Cuatrecasas 9076* (COL). **Cauca:** El Tambo, Parque Nacional Natural Munchique, camino de Las Palmas a La Gallera, 1460-1510 m.s.n.m., 13 abr 1994, *Acevedo 47* (HUA). **Cundinamarca:** Fusagasugá, vereda Bochica, finca Lolandia, 1780-1900 m.s.n.m., 5-10 may 1980, *García-Barriga 21201* (COL); Bojacá, vereda San Antonio, La Merced, ca. carretera Mosquera-La Mesa, 2600-2700 m.s.n.m., 19 mar 1964, *Torres-R. 54* (COL). **Chocó:** serranía del Darién, cerro Tacarcuna, 1550-1650 m.s.n.m., 1 feb 1975, *Gentry 14077* (COL); El Cármen, emisora La Sirena, 3 km al occidente de La Mansa, 2300-2400 m.s.n.m., 16 ene 1979, *Gentry 24198* (COL, HUA). **Huila:** La Plata, finca Meremberg, límite E de Leticia, 2275-2300 m.s.n.m., 7 jul 1984, *Gentry 47681* (CUVC, MO); Acevedo, 6 km S de

la Cueva de Los Guácharos, ca. 20 km al suroeste de Alejandría, 2400-2450 m.s.n.m., 20 ago 1944, *Little 8509* (COL).

**Nariño:** La Unión, cerro La Jacoba, 2100-2150 m.s.n.m., 30 jul 1977, *Díaz-P. 864* (COL, PSO). **Quindío:** Genova, fincas Servia y Mirlas, 2400-2700 m.s.n.m., 1 may 1990, *Vélez 1611* (COL, HUQ). **Santander:** Chima, quebrada Chima, suroeste de Socorro, 2300-2350 m.s.n.m., 30 jul 1944, *Fassett 25554* (COL); Charalá, corregimiento Virolín, La Sierra, 2500-2600 m.s.n.m., 16 may 1976, *Lozano 2575* (COL). **Tolima:** vía Líbano-Murillo, km 11-22, alto Peñones, 2200-2950 m.s.n.m., 20 jul 1947, *García-Barriga 12279* (COL); Santa Isabel, entre el Ochoral y La Bodega, La Yuca, 2700-3000 m.s.n.m., 15 feb 1980, *Jaramillo-Mejía 6521* (COL). **Valle del Cauca:** Dagua, Queremal, hoya del río Digua, río San Juan, 1500-1800 m.s.n.m., 19-27 mar 1947, *Cuatrecasas 23858* (VALLE); Cali, hoya del río Cali, El Recuerdo, 1900-2350 m.s.n.m., 15 ene 1947, *Duque-Jaramillo 4430* (HUQ).

**Anexo 2.** Coeficientes de correlaciones de Pearson entre pares de variables climáticas para *Q. humboldtii*

	Alt	Bio1	Bio2	Bio3	Bio4	Bio5	Bio6	Bio7	Bio8	Bio9	Bio10	Bio11	Bio12	Bio13	Bio14	Bio15	Bio16	Bio17	Bio18	Bio19
Alt	1,000	-0,986	-0,102	-0,302	0,033	-0,966	-0,975	0,066	-0,982	-0,986	-0,984	-0,985	-0,405	-0,342	-0,086	-0,023	-0,412	-0,102	0,110	-0,419
Bio1	-0,986	1,000	0,144	0,341	-0,011	0,983	0,987	-0,051	0,996	0,997	0,999	0,999	0,407	0,346	0,109	-0,008	0,404	0,127	-0,076	0,414
Bio2	-0,102	0,144	1,000	-0,196	0,218	0,306	0,008	0,882	0,181	0,133	0,151	0,137	0,042	0,179	-0,001	0,295	0,097	0,014	-0,157	-0,054
Bio3	-0,302	0,341	-0,196	1,000	-0,695	0,237	0,444	-0,632	0,298	0,370	0,319	0,368	0,507	0,414	0,502	-0,568	0,453	0,516	0,366	0,573
Bio4	0,033	-0,011	0,218	-0,695	1,000	0,069	-0,102	0,511	0,035	-0,055	0,018	-0,054	-0,346	-0,274	-0,386	0,506	-0,323	-0,386	-0,168	-0,489
Bio5	-0,966	0,983	0,306	0,237	0,069	1,000	0,944	0,126	0,988	0,978	0,985	0,979	0,372	0,340	0,076	0,077	0,382	0,094	-0,134	0,365
Bio6	-0,975	0,987	0,008	0,444	-0,102	0,944	1,000	-0,207	0,975	0,989	0,983	0,989	0,438	0,356	0,155	-0,092	0,424	0,171	-0,032	0,467
Bio7	0,066	-0,051	0,882	-0,632	0,511	0,126	-0,207	1,000	-0,001	-0,075	-0,035	-0,070	-0,214	-0,061	-0,242	0,507	-0,144	-0,237	-0,300	-0,322
Bio8	-0,982	0,996	0,181	0,298	0,035	0,988	0,975	-0,001	1,000	0,990	0,997	0,993	0,382	0,331	0,092	0,037	0,379	0,106	-0,090	0,363
Bio9	-0,986	0,997	0,133	0,370	-0,055	0,978	0,989	-0,075	0,990	1,000	0,996	0,998	0,431	0,365	0,132	-0,039	0,426	0,153	-0,067	0,450
Bio10	-0,984	0,999	0,151	0,319	0,018	0,985	0,983	-0,035	0,997	0,996	1,000	0,997	0,395	0,336	0,096	0,009	0,392	0,114	-0,082	0,396
Bio11	-0,985	0,999	0,137	0,368	-0,054	0,979	0,989	-0,070	0,993	0,998	0,997	1,000	0,420	0,356	0,124	-0,028	0,415	0,142	-0,070	0,431
Bio12	-0,405	0,407	0,042	0,507	-0,346	0,372	0,438	-0,214	0,382	0,431	0,395	0,420	1,000	0,948	0,731	-0,380	0,970	0,776	0,653	0,853
Bio13	-0,342	0,346	0,179	0,414	-0,274	0,340	0,356	-0,061	0,331	0,365	0,336	0,356	0,948	1,000	0,667	-0,185	0,969	0,723	0,616	0,794
Bio14	-0,086	0,109	-0,001	0,502	-0,386	0,076	0,155	-0,242	0,092	0,132	0,096	0,124	0,731	0,667	1,000	-0,703	0,617	0,984	0,674	0,601
Bio15	-0,023	-0,008	0,295	-0,568	0,506	0,077	-0,092	0,507	0,037	-0,039	0,009	-0,028	-0,380	-0,185	-0,703	1,000	-0,224	-0,690	-0,426	-0,449
Bio16	-0,412	0,404	0,097	0,453	-0,323	0,382	0,424	-0,144	0,379	0,426	0,392	0,415	0,970	0,969	0,617	-0,224	1,000	0,670	0,569	0,869
Bio17	-0,102	0,127	0,014	0,516	-0,386	0,094	0,171	-0,237	0,106	0,153	0,114	0,142	0,776	0,723	0,984	-0,690	0,670	1,000	0,703	0,646
Bio18	0,110	-0,076	-0,157	0,366	-0,168	-0,134	-0,032	-0,300	-0,090	-0,067	-0,082	-0,070	0,653	0,616	0,674	-0,426	0,569	0,703	1,000	0,431
Bio19	-0,419	0,414	-0,054	0,573	-0,489	0,365	0,467	-0,322	0,363	0,450	0,396	0,431	0,853	0,794	0,601	-0,449	0,869	0,646	0,431	1,000