Informe Final

Dependencia espacial de los patrones de diversidad de plantas de sotobosque en las vertientes orientales de los andes ecuatorianos

Roberto Román-RR

2024-07-01

# Introducción

Los neotrópicos constituyen una de las regiones biogeográficas más cautivantes para explorar y describir los patrones de diversidad vegetal (Bhatta *et al.* 2018), pero aún más interesante ha sido entender los procesos subyacentes involucrados en moldear estos patrones (Magurran & Dornelas 2010). En la actualidad, se conoce que la importancia relativa de los procesos ecológicos e históricos que gobiernan los patrones de diversidad y ensamblaje de comunidades de plantas y animales es dependiente de la escala de análisis utilizada (Barton *et al.* 2013; Chave 2013). Por ejemplo, en árboles los resultados contrastantes respecto a la importancia relativa de predictores ecológicos y evolutivos a nivel regional y global, parece tener su origen en la granularidad o escala (i.e. tamaño de parcelas) empleada (Keil *et al.* 2012; Keil & Chase 2019). A nivel local, la importancia relativa de los procesos también podría subyacer en otros componentes espaciales, destacando la altitud por su alta correlación con gradientes ambientales (Rahbek 2005). Entendiendo mejor la dependencia espacial de los patrones de biodiversidad vegetal y de los procesos que la mantienen, permitiría predecir cómo cambios ambientales afectan la biodiversidad a distintas escalas, así como delimitar las escalas apropiadas para estudiar los mecanismos involucrados en el ensamblaje de comunidades, además de ayudarnos a mejorar el manejo y restauración de la biota en el planeta (Mac Nally *et al.* 2004; Cavender-Bares *et al.* 2009; Berdugo *et al.* 2022) .

En estudios previos se ha sintetizado la dependencia espacial de los patrones de diversidad y de los procesos subyacentes a estos en un marco común (Keil *et al.* 2012; Barton *et al.* 2013). A escalas pequeñas, eventos estocásticos (e.g. lluvia de semillas), filtros ambientales, y rasgos inherentes a las especies modulan el asentamiento y competencia de las especies, mientras que, a escalas grandes, la capacidad de dispersión y procesos biogeográficos cobran mayor relevancia Zarnetske *et al.* (2019). Estas observaciones explican los patrones de variación espacial de la alfa y beta diversidad. Por ejemplo, a escalas locales se aprecia una rápida acumulación de especies a medida que aumenta la granularidad de los datos, reduciéndose la pendiente de acumulación a medianas escalas, y volviendo a aumentar a escalas grandes, dado que se agrupan especies de ecosistemas diversos separados por barreras ambientales (Barton *et al.* 2013; Storch 2016; Sabatini *et al.* 2022). Aunque es generalmente aceptado esta dependencia espacial de los patrones y procesos de la diversidad biológica, esta dependencia, a excepción de notables contribuciones, ha sido escasamente evaluada en diferentes rangos altitudinales (Sabatini *et al.* 2018; Dembicz *et al.* 2021).

En plantas, los estudios sobre el rol de la escala sobre patrones de diversidad alfa y beta han sido en su mayoría en árboles y a extensiones regionales o globales (Keil & Chase 2019; Sebald *et al.* 2021; Sabatini *et al.* 2022). En general, se observa una relación positiva entre escala de análisis y la diversidad alfa, mientras que una relación negativa con la diversidad beta (Barton *et al.* 2013; Zhang *et al.* 2018). Además, varios estudios resaltan la dependencia espacial diferencial de los procesos y patrones de diversidad de plantas (Sabatini *et al.* 2022). Por ejemplo, en árboles de la amazonía ecuatoriana se observa a escalas grandes una asociación más fuerte entre predictores abióticos y la tasa de recambio de especies (diversidad beta), que a escalas más finas (Guevara Andino *et al.* 2021). No obstante, estas asociaciones parecen variar según el grupo y la forma de vida. A escalas pequeñas, la beta diversidad de plantas herbáceas vasculares expresa una asociación positiva con la altitud (Dembicz *et al.* 2021), en contraste a lo observado en árboles, cuya riqueza suele disminuir con la altitud (Sabatini *et al.* 2018). Por lo tanto, en otros estratos del bosque, como el sotobosque, la magnitud de dependencia podría ser diferente, ya que los procesos ecológicos y ambientales tienen una importancia relativa diferente a la del dosel, y, por tanto, potencialmente siendo diferente su dependencia espacial (Bhatta *et al.* 2018; Castorani *et al.* 2021). Así mismo, debido a esta importancia relativa diferencial de los procesos, la dependencia espacial de los patrones de diversidad vegetal en este estrato será potencialmente diferente a la del dosel (Bhatta *et al.* 2018).

A extensiones locales, la dependencia espacial de la diversidad y de los procesos del sotobosque podría depender a su vez de otros predictores. Los gradientes altitudinales son de particular interés al exhibir en pequeñas extensiones de terreno importantes gradientes ambientales (Rahbek 2005; Dembicz *et al.* 2021). Los patrones de gamma diversidad de plantas neotropicales exhiben un aumento en la densidad de especies a medida que aumenta la altitud, y una menor densidad de plantas a altitudes inferiores (Lomolino 2001). En cierta medida, estos patrones responden a la superficie disponible en los gradientes altitudinales, siendo mayor en tierras bajas, y muy reducida en ecosistemas montañosos (Lomolino 2001). Debido a la pequeña extensión de área que abarca un gradiente altitudinal completo, la utilización de una determinada escala de análisis en el estudio de los procesos moldeadores a distintos gradientes altitudinales, tendrá un efecto pivotante sobre las conclusiones obtenidas (Rahbek 2005; Keil & Chase 2019). Este comportamiento es similar a los problemas de escala observados al comparar la diversidad en gradientes latitudinales, observándose un gradiente de acumulación de especies desde los subtrópicos hacia los trópicos (Brown 2014). No obstante, a diferencia de un gradiente latitudinal, la magnitud de dependencia espacial de los gradientes altitudinales será mayor (Rahbek 2005). Por tanto, a extensiones locales la diversidad alfa y beta del sotobosque y los procesos que mantienen esta diversidad, dependerán de la escala de análisis y la altitud (Bhatta *et al.* 2018).

Entre los procesos más relevantes utilizados para explicar los patrones de diversidad, las variables relacionadas con la temperatura y disponibilidad de agua destacan por su importancia en el ensamblaje de comunidades vegetales (Wang *et al.* 2009). De hecho, se asocia a estas variables con la tasa de producción primaria neta (PPN) en ecosistemas terrestres, sugiriéndose un efecto significativo de la PPN en el gradiente de biodiversidad latitudinal, es decir, la acumulación de especies en los trópicos (Brown 2014; Castorani *et al.* 2021). En árboles, este comportamiento se cumple, explicando la temperatura y precipitación una gran proporción de la variación de riqueza a nivel global, apreciándose un aumento en la magnitud de esta asociación al aumentar la granularidad (Wang *et al.* 2009). En extensiones locales, efectos similares podrían observarse, no obstante, la magnitud de su efecto será diferente, debido a gradientes topográficos y ambientales localmente distintivos, y a los rasgos exclusivos de las comunidades vegetales (González-Caro *et al.* 2014). Más aún, incorporando la dependencia altitudinal, la magnitud del efecto de la precipitación y temperatura será distintiva para los distintos rangos altitudinales, debido a que las especies han desarrollado adaptaciones especificas a su entorno (Wang *et al.* 2009). Además, dado que la cantidad de precipitación del suelo se asocia a la temperatura y precipitación, estas variables se relacionan indirectamente con la absorción de nutrientes de las plantas (Grantz 1990; Zhang *et al.* 2021). Recientemente, se ha sugerido que la cantidad de precipitación del suelo se asocia con una reducción en la riqueza de especies, debido a que limita el asentamiento y desarrollo de las plantas (Zhang *et al.* 2021). Por lo tanto, a extensiones locales, la dependencia espacial de la precipitación y temperatura sobre los patrones de diversidad del sotobosque será distintiva en diferentes gradientes altitudinales.

Ecuador, conocido por ser uno de los países megadiversos del mundo, representa un lugar idóneo para explorar la dependencia espacial de los procesos y patrones de diversidad de plantas de sotobosque (Myers *et al.* 2000; Jenkins *et al.* 2013). La cadena montañosa de los Andes ha generado un amplio mosaico de ecosistemas contenidos en un extenso gradiente altitudinal, desde los bosques de tierras bajas en la Amazonía, hasta los páramos en las vertientes andinas (Cuesta *et al.* 2017). La región nororiental ecuatoriana se caracteriza por presentar un amplio gradiente altitudinal, exhibiendo comunidades vegetales de sotobosque distintivas en cada ecosistema presente. En este trabajo, expandimos pruebas realizadas previamente sobre la dependencia espacial de los patrones y procesos de biodiversidad de plantas de sotobosque a nivel local, en un gradiente altitudinal ubicado en las vertientes orientales de la cordillera oriental de los Andes en Ecuador. En particular, nos enfocamos en las siguientes interrogantes: (a) ¿a cuál rango altitudinal la magnitud de dependencia espacial de la diversidad de plantas de sotobosque es mayor?; y, (b) ¿al controlar el efecto de la altitud, a qué escala de análisis la importancia relativa de la precipitación y temperatura sobre la diversidad de plantas de sotobosque es menor?

Para responder a estas preguntas, planteamos dos hipótesis. De acuerdo a los patrones de densidad de especies en los gradientes altitudinales (Lomolino 2001), (H1) se esperaría una dependencia espacial de la diversidad de plantas de sotobosque distintiva en cada gradiente, existiendo una mayor dependencia en altitudes mayores (Mac Nally *et al.* 2004; Wang *et al.* 2009; Keil *et al.* 2012; Chave 2013). Por su parte, al considerar resultados de estudios previos en árboles de la amazonía ecuatoriana, donde la importancia de variables abioticas es mayor a escalas grandes (Guevara Andino *et al.* 2021), (H2) se esperaría que el efecto de la temperatura y precipitación se asocie a la diversidad de plantas de sotobosque con mayor fuerza a escalas grandes, siendo este efecto dependiente de la altitud, (H3) permitiendo encontrar una asociación más fuerte en rangos altitudinales altos (Keil & Chase 2019). Por lo tanto, la altitud tendrá un efecto pivotante sobre la dependencia espacial de los procesos y patrones de diversidad de plantas de sotobosque.

# Metodología

## Área de estudio

El área de estudio se extiende en la provincia de Napo, Ecuador, entre los 250 y 3500 m. Tiene una extensión de 7800 Km2, abarcando las formaciones vegetales de Bosques siempreverde de tierras bajas, piemontano, montano bajo, montano, y páramo. La mayoría de parcelas están concentradas en la reserva biológica Yanayacu (0°35’S, 77°53’W; 1600 m), donde los estudios de interacciones biológicas continúan actualmente.

## Muestreo en campo

Los datos a ser utilizados en este trabajo corresponden a una base de datos de diversidad e interacciones ecológicas entre plantas de sotobosque e insectos del Orden Lepidoptera. El objetivo principal de las investigaciones fue evaluar las interacciones ecológicas entre estos grupos (Para una descripción detallada de los métodos utilizados en campo ver Dyer *et al.* (2007) y Dyer *et al.* (2010)). Los datos botánicos corresponden al censo de los árboles, arbustos y hierbas de sotobosque de hasta 10 m de altura dentro de parcelas circulares de 10 m de diámetro. La extensión temporal de muestreo abarca desde el año 2005 hasta el 2022. En estas parcelas, se tomó muestras de las plantas y se depositó los vouchers en herbarios ecuatorianos para confirmar la determinación taxonómica de los taxones observados. En total, la base de datos comprende 637 parcelas, distribuidas en las vertientes orientales de la cordillera oriental de los Andes en Ecuador. Estas parcelas están ubicadas en un extenso rango altitudinal, comprendido desde los 250 m hasta los 3500 m.

## Diseño experimental

Las variables dependientes o de respuesta utilizadas en esta investigación son la alfa y beta diversidad, expresadas como el número de Hill 1 (Diversidad verdadera de Shannon), y el índice de disimilaridad de Sorensen, respectivamente (ver Jost (2007) y Baselga (2010) para detalles en su cálculo). Las variables independientes o predictoras son la escala de análisis, temperatura, precipitación y la altitud. Los parámetros climáticos de precipitación y temperatura se extrajeron para cada parcela de los ráster de variables ambientales WorldClim 2.1 (Fick & Hijmans 2017). Del abanico de variables ambientales de WorldClim relacionadas a la precipitación y temperatura, se utilizó BIO18 (Precipitation of Warmest Quarter) y BIO4 (Temperature Seasonality) como variables subrogadas a la precipitación y temperatura, respectivamente, al ser las variables con mayor correlación con la diversidad alfa y beta (Anexo ). Por su parte, la altitud correspondió al dato asociado a cada parcela obtenido en campo.

Para el análisis de los datos, se realizó un agrupamiento preliminar con el algoritmo DBSCAN de las 637 parcelas disponibles, en función de su cercanía geográfica y altitudinal. En total, se obtuvieron 12 grupos de parcelas distintivas. Esto redujo problemas asociados a la autocorrelación espacial, y también permitió controlar el efecto de la distancia geográfica en las variables dependientes. Posterior a la obtención de los grupos, dentro de cada i grupo y j altitud se agruparon aleatoriamente parcelas de acuerdo con el factor de agrupamiento o escala de análisis. La escala de análisis se calculó como la suma del área en m2 de las n parcelas agrupadas del grupo i y altitud j. Entonces, los datos de flora y datos asociados de las parcelas independientes fueron agrupados en nuevas parcelas de mayores dimensiones, dependiendo de la escala de análisis. Esto supuso que una nueva parcela de 125 m2 fuera una parcela compuesta de los registros botánicos y datos asociados agrupados de tres parcelas de 25 m2 ubicadas en el grupo i y altitud j.

Respecto a los datos de temperatura y precipitación de las nuevas parcelas, estos se calcularon como el promedio de las n parcelas agrupadas. En cuanto a la diversidad alfa, los datos de frecuencia de las especies agrupadas en las nuevas parcelas se utilizaron para calcular este índice. Por su parte, la beta diversidad se estimó entre pares de nuevas parcelas de cada i grupo y j altitud, mientras que la temperatura y precipitación fueron expresadas como la diferencia entre los pares nuevas de parcelas.

El procedimiento descrito permitió obtener aleatoriamente n parcelas nuevas de cada i grupo y j altitud. Por lo tanto, se realizó iterativamente este procedimiento mediante bootstrap para obtener múltiples muestras de cada i grupo y j altitud a diferentes escalas de análisis, hasta una escala máxima de 250 m2. Con ello, fue posible aumentar la muestra de rangos altitudinales con baja densidad de parcelas (e.g rangos superiores a los 2500 msnm).

## Inferencia estadística

Para explorar la dependencia espacial de la diversidad de plantas de sotobosque en diferentes rangos altitudinales (H1), se ajustó una regresión lineal para cada índice de diversidad (alfa y beta), utilizando la altitud, escala de análisis y la interacción entre estas dos. También se estimó la diversidad promedio en el gradiente altitudinal mediante un ANOVA, y una prueba posthoc de Tukey.

En cuanto a la segunda hipótesis (H2) respecto a la asociación entre la diversidad de plantas de sotobosque y la temperatura/precipitación en diferentes escalas de análisis, se ajustaron dos regresiones lineales, una para cada índice de diversidad, utilizando como variable de control la altitud, y como predictores la escala de análisis, temperatura, precipitación, y la interacción de estas dos últimas con la escala.

Para la última hipótesis (H3), se dividió la base de datos de cada índice de diversidad de acuerdo al rango altitudinal y se ajustó una regresion lineal a cada rango altitudinal. En estas regresiones, se utilizó la escala de análisis, temperatura, precipitación, y la interacción de estas dos últimas con la escala.

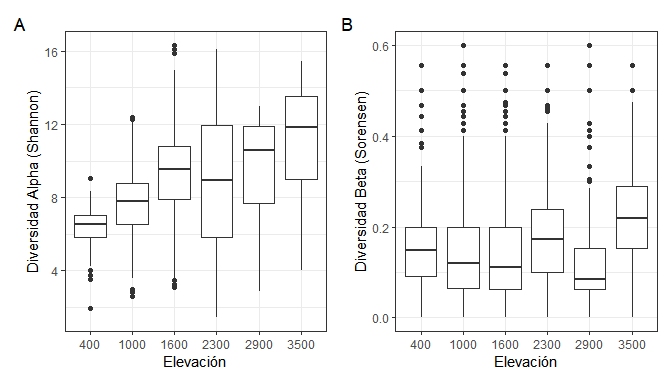
En todos los modelos ajustados, se comprobó la normalidad y homocedasticidad de los residuos, y se descartó multicolinealidad, mediante gráficos diagnósticos y pruebas de Levene y Kolmogorov, y la prueba de factor de inflación de la varianza (VIF), respectivamente.

Todos los procesos de depuración, manejo, análisis y reportería de datos, se realizaron en el software y ambiente de programación estadística R versión 4.3.2, con los paquetes dplyr, sf, ggplot, plyr, tidyr, y base (R Core Team 2023).

# Resultados

## Dependencia espacial de la diversidad de plantas de sotobosque de acuerdo al rango altitudinal

El patrón de diversidad alfa en los gradientes altitudinales fue ascendente, observándose en bosques montanos altos la máxima diversidad de plantas de sotobosque (Promedio=11.1, p=0.005, Anexo ). En los bosques de tierras bajas se reportó la diversidad alfa más baja (Promedio=6.22, p<0.05; Figura A), seguido de los bosques piemontanos (Promedio=7.6, p<0.05). La diversidad beta mostró un patrón similar pero más discreto, en particular dentro del rango de los 350 y 1600 msnm, donde las diferencias no fueron significativas (Anexo ). Aun así, se reportó la mayor diversidad beta en los bosques montanos altos (Promedio=0.21, p<0.05, Figura B).



**Figura** **.** A. Boxplot de diversidad alfa (Shannon) en diferentes rangos altitudinales. B. Diversidad beta (Sorensen) en diferentes rangos altitudinales

Respecto a los patrones de dependencia espacial de la diversidad alfa, en todos los rangos altitudinales la escala de análisis se correlacionó positivamente con la diversidad alfa, explicando el modelo el 49% de la variación de la diversidad alfa (F(11, 1288)=114.4, p<0.05; Tabla ). Además, la asociación entre la diversidad alfa y la escala de análisis fue aumentando conforme aumentó la altitud (Anexo A). Entre los 2900 y 3500 msnm, la dependencia espacial de la diversidad alfa fue la más alta (=0.843, p<0.05, y =0.759, p<0.05, respectivamente). No obstante, a los 2300 msnm la escala de análisis no dependió del rango altitudinal (=0.361, p>0.05), aunque persiste la asociación positiva entre la diversidad alfa y escala de análisis. La asociación más debil entre la diversidad alfa y la escala de análisis se apreció a los 400 msnm (=0.228, p<0.05).

**Tabla** **.** Coeficientes de los modelos lineales ajustados a la diversidad Alfa y Beta

|  | Alpha | Beta |
| --- | --- | --- |
| (Intercept) | 5.000 [4.173, 5.827] \*\*\* | 0.213 [0.183, 0.243] \*\*\* |
| plots\_agreggated | 0.228 [0.095, 0.361] \*\*\* | -0.009 [-0.014, -0.005] \*\*\* |
| fct\_elev1000 × plots\_agreggated | 0.177 [0.023, 0.331] \* | -0.017 [-0.022, -0.011] \*\*\* |
| fct\_elev1600 × plots\_agreggated | 0.324 [0.178, 0.470] \*\*\* | -0.017 [-0.022, -0.011] \*\*\* |
| fct\_elev2300 × plots\_agreggated | 0.133 [-0.031, 0.296] | -0.011 [-0.017, -0.005] \*\*\* |
| fct\_elev2900 × plots\_agreggated | 0.531 [0.342, 0.719] \*\*\* | -0.020 [-0.027, -0.013] \*\*\* |
| fct\_elev3500 × plots\_agreggated | 0.615 [0.427, 0.804] \*\*\* | -0.009 [-0.016, -0.002] \* |
| Num.Obs. | 1300 | 2600 |
| R2 | 0.494 | 0.352 |
| R2 Adj. | 0.490 | 0.349 |

En cuanto a la diversidad beta, la asociación con la escala de análisis fue negativa y más discreta en comparación a la diversidad alfa, explicando el modelo un 35% de la variación (F(11, 2588)=127.6, p<0.05; Tabla ). En cierta medida, la asociación entre la diversidad beta y escala de análisis fue aumentando conforme aumentó la altitud, no obstante, este patrón fue menos conspicuo que la asociación con la diversidad alfa (Anexo B). Por ejemplo, en el rango altitudinal de 3500 msnm la asociación fue menor (=-0.018, p<0.05) que a los 1000 y 1600 msnm (=-0.026, p<0.05). A los 2900 msnm la asociación entre la diversidad beta y escala de análisis alcanza su pico máximo (=-0.029, p<0.05), y a los 400 mnsnm su valor más bajo (=-0.009, p<0.05). No obstante, las diferencias en la magnitud de asociación entre los 2900 y 1000-1600 msnm fue mínima.

## Asociación entre la diversidad de plantas de sotobosque y la temperatura/precipitación en diferentes escalas de análisis

Al controlar el efecto de la altitud, el modelo de dependencia espacial de la diversidad alfa asociada a la temperatura/precipitación mostró una alta bondad de ajuste, llegando a explicar hasta un 55% de la varianza (F(10, 1289)=157.6, p<0.05; Tabla ). En general, la temperatura y precipitación se asociaron positivamente a la diversidad alfa, aunque el efecto de la temperatura fue más importante (=0.2, p<0.05; Anexo A) que la precipitación (=0.0049, p<0.05; Anexo B). Además, el efecto de ambas variables fluctúo de acuerdo a la escala de análisis empleada. Al aumentar la escala de análisis, el efecto de la temperatura sobre la diversidad alfa aumentó (= 0.00059, p<0.05), mientras que la asociación de la diversidad alfa con la precipitación se debilitó a mayores escalas (= -0.000026, p<0.05).

Similarmente, el modelo de dependencia espacial de la diversidad beta asociada a la temperatura/precipitación explicó hasta un 36% de la varianza (F(10, 2589)=144.8, p<0.05; Tabla ). En este modelo, el efecto de la temperatura sobre la diversidad beta fue positivo (= 0.017, p<0.05; Anexo A), mientras que la precipitación no tuvo ninguna asociación con la diversidad beta (= -0.0003, p>0.05; Anexo B). Además, al aumentar la escala de análisis, el efecto de la temperatura disminuyó gradualmente (= -0.0001, p<0.05).

**Tabla** **.** Coeficientes de los modelos lineales ajustados a la diversidad alfa y beta de plantas de sotobosque, utilizando como variables predictoras la altitud, precipitación (bio\_18), temperatura (bio\_4), y las interacciones temperatura\*escala de análisis y precipitación\*escala de análisis.

|  | Alfa | Beta |
| --- | --- | --- |
| (Intercept) | -9.0e+00 [-1.1e+01, -6.7e+00] \*\*\* | 2.7e-01 [2.6e-01, 2.9e-01] \*\*\* |
| fct\_elev1000 | 6.0e+00 [5.2e+00, 6.9e+00] \*\*\* | -9.7e-03 [-2.6e-02, 7.0e-03] |
| fct\_elev1600 | 7.1e+00 [6.1e+00, 8.2e+00] \*\*\* | -7.9e-03 [-2.5e-02, 9.2e-03] |
| fct\_elev2300 | 6.5e+00 [5.4e+00, 7.7e+00] \*\*\* | 1.9e-02 [1.3e-04, 3.7e-02] \* |
| fct\_elev2900 | 5.4e+00 [3.9e+00, 7.0e+00] \*\*\* | -5.2e-02 [-7.8e-02, -2.7e-02] \*\*\* |
| fct\_elev3500 | 4.2e+00 [2.1e+00, 6.3e+00] \*\*\* | 8.8e-02 [6.7e-02, 1.1e-01] \*\*\* |
| escala | 1.2e-02 [3.9e-03, 2.1e-02] \*\* | -8.8e-04 [-9.5e-04, -8.2e-04] \*\*\* |
| bio\_4 | 2.0e-01 [1.4e-01, 2.6e-01] \*\*\* | 1.7e-02 [1.3e-02, 2.1e-02] \*\*\* |
| bio\_18 | 4.9e-03 [2.2e-03, 7.5e-03] \*\*\* | -3.0e-04 [-7.6e-04, 1.6e-04] |
| escala × bio\_4 | 5.9e-04 [3.8e-04, 8.0e-04] \*\*\* | -9.7e-05 [-1.4e-04, -5.4e-05] \*\*\* |
| escala × bio\_18 | -2.6e-05 [-3.3e-05, -1.8e-05] \*\*\* | 4.8e-06 [4.8e-07, 9.1e-06] \* |
| Num.Obs. | 1300 | 2600 |
| R2 | 0.550 | 0.359 |
| R2 Adj. | 0.547 | 0.356 |

## Dependencia espacial de la asociación entre temperatura/precipitación y la diversidad de plantas de sotobosque en diferentes altitudes

La asociación entre la alfa diversidad y la temperatura/precipitación no presentó una tendencia clara al analizar los modelos en distintos rangos altitudinales (Tabla ). La temperatura tuvo el mayor efecto sobre la diversidad alfa a 2300 mnsm (=0.427, p<0.05), y su efecto dependió de la escala de análisis utilizada, por lo que a mayor escala la magnitud del efecto de la temperatura aumentó (=0.002, p<0.05). A 1600 msnm, el efecto de la temperatura fue menor (=0.340, p<0.05), pero no dependió de la escala de análisis (= -0-002, p>0.05). En el resto de rangos altitudinales, la temperatura no tuvo una asociación signiticativa con la diversidad alfa (p>0.05, Tabla ). Por su parte, la asociación entre la precipitación y diversidad alfa aumentó gradualmente hasta los 2300 mnsm (=0.061, p<0.05) donde alcazó su pico máximo, aunque solamente a los 1000 mnsm esta asociación dependió de la escala de análisis (=0.0002, p<0.05). Después de los 2300 msnm, el efecto de la precipitación sobre la diversidad alfa fue despreciable (=0.043, p>0.05).

**Tabla** **.** Coeficientes de los modelos lineales para cada rango altitudinal ajustados a la diversidad alfa de plantas de sotobosque, utilizando como variables predictoras la precipitación (bio\_18), temperatura (bio\_4), y las interacciones temperatura\*escala de análisis y precipitación\*escala de análisis.

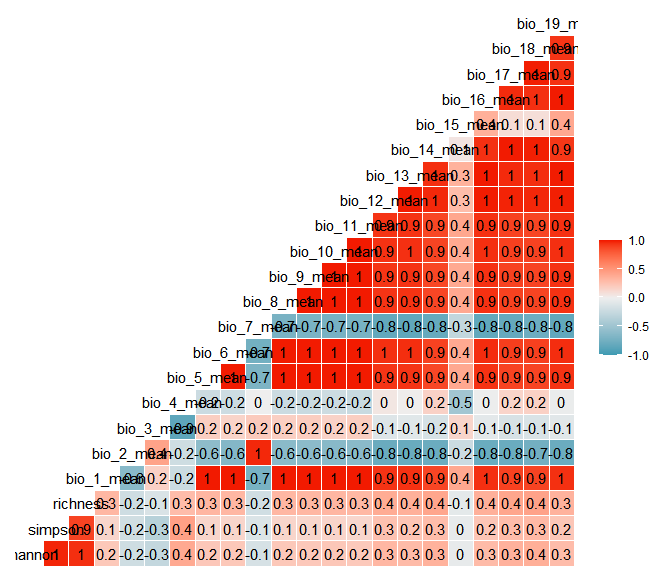
|  | 400 | 1000 | 1600 | 2300 | 2900 | 3500 |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| (Intercept) | -115.748 [-248.063, 16.566] + | 9.802 [5.010, 14.594] \*\*\* | -11.207 [-18.586, -3.827] \*\* | -31.599 [-41.334, -21.864] \*\*\* | -14.725 [-36.563, 7.114] | 302.534 [-15.513, 620.581] + |
| escala | 0.132 [-1.374, 1.638] | -0.113 [-0.154, -0.072] \*\*\* | 0.067 [0.020, 0.114] \*\* | -0.097 [-0.167, -0.026] \*\* | -0.214 [-0.518, 0.091] | -1.658 [-3.835, 0.519] |
| bio\_4 | 2.166 [-0.861, 5.193] | -0.450 [-0.935, 0.034] + | 0.340 [0.095, 0.585] \*\* | 0.427 [0.262, 0.592] \*\*\* | 0.177 [-0.057, 0.410] | -5.105 [-11.429, 1.219] |
| bio\_18 | 0.027 [0.011, 0.043] \*\* | 0.014 [-0.002, 0.030] + | 0.015 [0.003, 0.027] \* | 0.061 [0.045, 0.077] \*\*\* | 0.043 [-0.001, 0.086] + | -0.163 [-0.524, 0.197] |
| escala × bio\_4 | -0.004 [-0.036, 0.029] | 0.012 [0.008, 0.017] \*\*\* | -0.002 [-0.003, 0.000] + | 0.002 [0.001, 0.003] \*\* | 0.004 [0.000, 0.007] \* | 0.036 [-0.011, 0.084] |
| escala × bio\_18 | 0.000 [0.000, 0.000] | 0.000 [-0.001, 0.000] \*\*\* | 0.000 [0.000, 0.000] | 0.000 [0.000, 0.000] | 0.000 [0.000, 0.001] | -0.001 [-0.004, 0.003] |
| Num.Obs. | 100 | 300 | 500 | 200 | 100 | 100 |
| R2 | 0.482 | 0.566 | 0.516 | 0.747 | 0.775 | 0.691 |
| R2 Adj. | 0.454 | 0.558 | 0.511 | 0.741 | 0.763 | 0.675 |

La asociación de la diversidad beta con la temperatura aumentó en desde los 1000 (=0.048, p<0.05) hasta los 1600 mnsm (=0.066, p<0.05), y su efectó dependió de la escala de análisis empleada, por lo que al aumentar la escala de análisis su efecto aumentó (=0.0001, p<0.05; Tabla ). No obstante, a 2900 msnm el efecto de la temperatura disminuyó en comparación a las anteriores altitudes. Además, en el resto de rangos no se encontró una asociación significativa (p>0.05). Por su parte, la precipitación no se asoció con la diversidad beta en ninguno de los rangos altitudinales al considerar la interacción con la escala de análisis.

**Tabla** **.** Coeficientes de los modelos lineales para cada rango altitudinal ajustados a la diversidad beta de plantas de sotobosque, utilizando como variables predictoras la precipitación (bio\_18), temperatura (bio\_4), y las interacciones temperatura\*escala de análisis y precipitación\*escala de análisis.

|  | 400 | 1000 | 1600 | 2300 | 2900 | 3500 |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| (Intercept) | 0.236 [0.194, 0.278] \*\*\* | 0.273 [0.252, 0.295] \*\*\* | 0.243 [0.224, 0.261] \*\*\* | 0.286 [0.255, 0.316] \*\*\* | 0.144 [0.103, 0.184] \*\*\* | 0.328 [0.279, 0.378] \*\*\* |
| escala | -0.001 [-0.001, 0.000] \*\*\* | -0.001 [-0.001, -0.001] \*\*\* | -0.001 [-0.001, -0.001] \*\*\* | -0.001 [-0.001, -0.001] \*\*\* | 0.000 [-0.001, 0.000] \* | -0.001 [-0.001, 0.000] \*\*\* |
| bio\_4 | -0.103 [-0.232, 0.026] | 0.048 [0.012, 0.084] \*\* | 0.066 [0.048, 0.083] \*\*\* | -0.001 [-0.015, 0.013] | 0.020 [0.011, 0.029] \*\*\* | -0.018 [-0.391, 0.355] |
| bio\_18 | 0.000 [-0.001, 0.001] | 0.000 [-0.001, 0.001] | 0.001 [-0.001, 0.002] | 0.001 [-0.001, 0.002] | 0.001 [-0.001, 0.002] | 0.006 [-0.017, 0.029] |
| escala × bio\_4 | 0.000 [-0.001, 0.002] | 0.000 [-0.001, 0.000] \* | 0.000 [0.000, 0.000] \*\* | 0.000 [0.000, 0.000] | 0.000 [0.000, 0.000] \* | 0.001 [-0.002, 0.004] |
| escala × bio\_18 | 0.000 [0.000, 0.000] | 0.000 [0.000, 0.000] | 0.000 [0.000, 0.000] | 0.000 [0.000, 0.000] | 0.000 [0.000, 0.000] | 0.000 [0.000, 0.000] |
| Num.Obs. | 200 | 600 | 1000 | 400 | 200 | 200 |
| R2 | 0.097 | 0.451 | 0.391 | 0.244 | 0.596 | 0.173 |
| R2 Adj. | 0.074 | 0.447 | 0.388 | 0.234 | 0.586 | 0.152 |

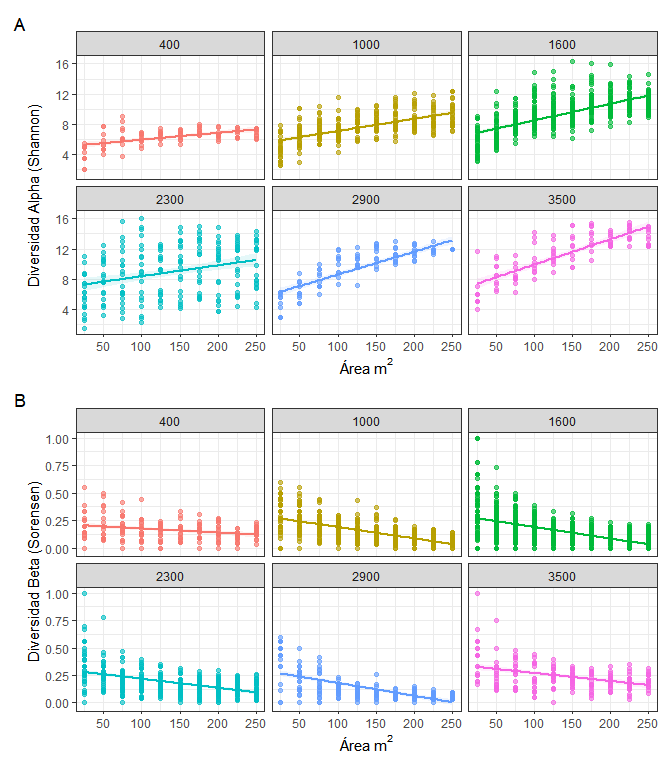
# Anexos



**Figura** **.** Múltiples correlaciones entre variables climáticas de WorldClim e índices de diversidad Alfa

**Tabla** **.** Anova de 1 factor utilizando como variable de respuesta y la diversidad Alpha y la elevación como variable explicativa

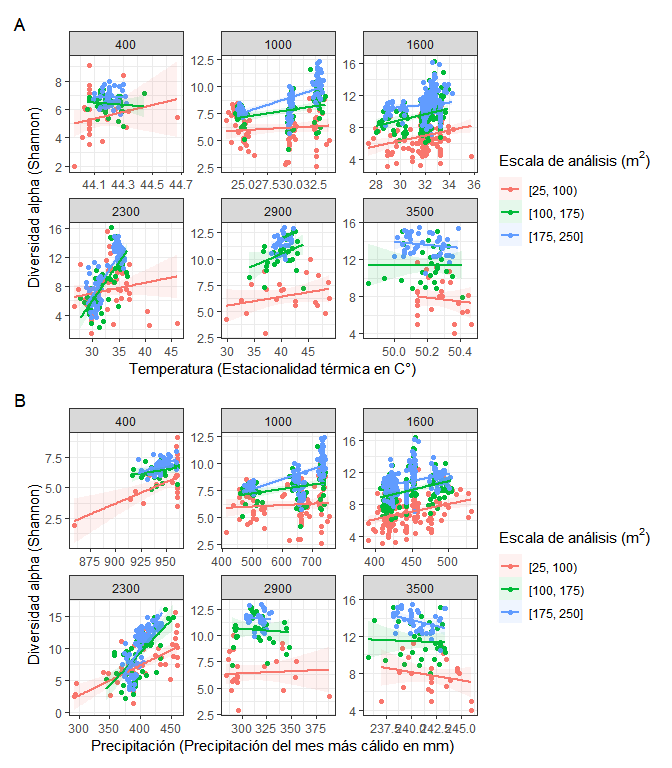
| part | term | statistic | (1) |
| --- | --- | --- | --- |
| estimates | (Intercept) | estimate | 6.255 [5.770, 6.739] \*\*\* |
| estimates | fct\_elev1000 | estimate | 1.425 [0.865, 1.984] \*\*\* |
| estimates | fct\_elev1600 | estimate | 3.056 [2.525, 3.586] \*\*\* |
| estimates | fct\_elev2300 | estimate | 2.643 [2.050, 3.237] \*\*\* |
| estimates | fct\_elev2900 | estimate | 3.477 [2.792, 4.162] \*\*\* |
| estimates | fct\_elev3500 | estimate | 4.927 [4.242, 5.612] \*\*\* |
| gof | Num.Obs. |  | 1300 |
| gof | R2 |  | 0.187 |
| gof | R2 Adj. |  | 0.184 |



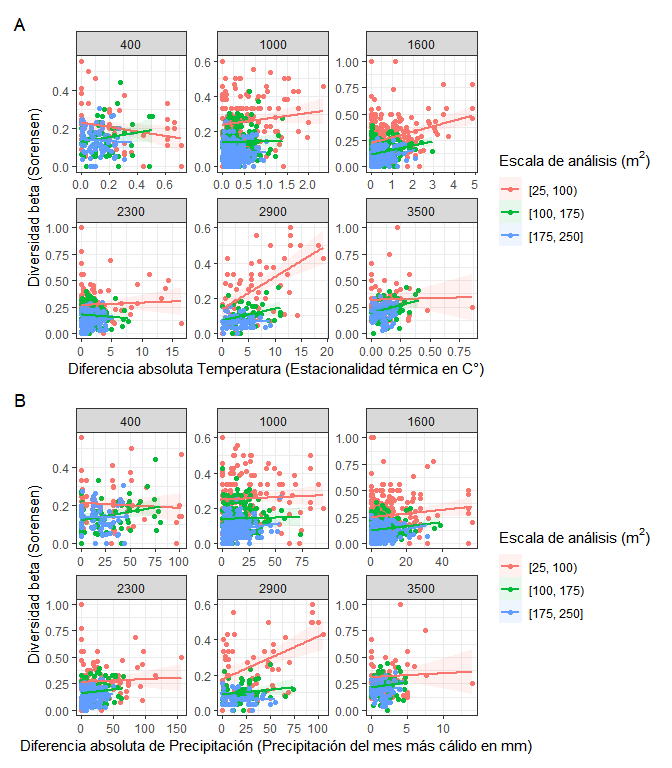
**Figura** **.**  A. Diversidad alfa (Shannon) en función de la escala de análisis y elevación. B. Diversidad Beta (Sorensen) en función de la escala de análisis y elevación.

**Tabla** **.** Anova de 1 factor utilizando como variable de respuesta y la diversidad Beta y la elevación como variable explicativa

| part | term | statistic | (1) |
| --- | --- | --- | --- |
| estimates | (Intercept) | estimate | 0.161 [0.144, 0.178] \*\*\* |
| estimates | fct\_elev1000 | estimate | -0.011 [-0.031, 0.008] |
| estimates | fct\_elev1600 | estimate | -0.012 [-0.030, 0.007] |
| estimates | fct\_elev2300 | estimate | 0.026 [0.005, 0.046] \* |
| estimates | fct\_elev2900 | estimate | -0.025 [-0.049, -0.001] \* |
| estimates | fct\_elev3500 | estimate | 0.081 [0.057, 0.105] \*\*\* |
| gof | Num.Obs. |  | 2600 |
| gof | R2 |  | 0.047 |
| gof | R2 Adj. |  | 0.045 |



**Figura** **.**  A. Diversidad alfa (Shannon) en función de la temperatura a diferentes rangos altitudinales y escalas de análisis. B. Diversidad alfa (Shannon) en función de la precipitación a diferentes rangos altitudinales y escalas de análisis.



**Figura** **.**  A. Diversidad beta (Sorensen) en función de la temperatura a diferentes rangos altitudinales y escalas de análisis. B. Diversidad beta (Sorensen) en función de la precipitación a diferentes rangos altitudinales y escalas de análisis.

# Literatura citada

Barton PS, Cunningham SA, Manning AD, Gibb H, Lindenmayer DB & Didham RK. 2013. [The spatial scaling of beta diversity](https://doi.org/10.1111/geb.12031). Global Ecology and Biogeography. 22(6): 639-647.

Baselga A. 2010. [Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x). Global Ecology and Biogeography. 19(1): 134-143.

Berdugo MB, Gradstein SR, Guérot L, León-Yánez S, Bendix J & Bader MY. 2022. [Diversity patterns of epiphytic bryophytes across spatial scales: Species-rich crowns and beta-diverse trunks](https://doi.org/10.1111/btp.13113). Biotropica. 54(4): 893-905.

Bhatta KP, Grytnes JA & Vetaas OR. 2018. [Scale sensitivity of the relationship between alpha and gamma diversity along an alpine elevation gradient in central Nepal](https://doi.org/10.1111/jbi.13188). Journal of Biogeography. 45(4): 804-814.

Brown JH. 2014. [Why are there so many species in the tropics?](https://doi.org/10.1111/jbi.12228) Journal of Biogeography. 41(1): 8-22.

Castorani MCN, Harrer SL, Miller RJ & Reed DC. 2021. [Disturbance structures canopy and understory productivity along an environmental gradient](https://doi.org/10.1111/ele.13849). Ecology Letters. 24(10): 2192-2206.

Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA & Kembel SW. 2009. [The merging of community ecology and phylogenetic biology](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x). Ecology Letters. 12(7): 693-715.

Chave J. 2013. [The problem of pattern and scale in ecology: What have we learned in 20 years?](https://doi.org/10.1111/ele.12048) Ecology Letters. 16(SUPPL.1): 4-16.

Cuesta F, Peralvo M, Merino-Viteri A, Bustamante M, Baquero F, Freile JF, Muriel P & Torres-Carvajal O. 2017. [Priority areas for biodiversity conservation in mainland Ecuador](https://doi.org/10.1080/23766808.2017.1295705). Neotropical Biodiversity. 3(1): 93-106.

Dembicz I, Dengler J, Steinbauer MJ, Matthews TJ, Bartha S, Burrascano S, Chiarucci A, Filibeck G, Gillet F, Janišová M, et al. 2021. [Fine-grain beta diversity of Palaearctic grassland vegetation](https://doi.org/10.1111/jvs.13045). Journal of Vegetation Science. 32(3).

Dyer LA, Singer MS, Lill JT, Stireman JO, Gentry GL, Marquis RJ, Ricklefs RE, Greeney HF, Wagner DL, Morais HC, et al. 2007. [Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests](https://doi.org/10.1038/nature05884). Nature. 448(7154): 696-699.

Dyer LA, Walla TR, Greeney HF, Stireman JO & Hazen RF. 2010. [Diversity of Interactions: A Metric for Studies of Biodiversity](https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00624.x). Biotropica. 42(3): 281-289.

Fick SE & Hijmans RJ. 2017. [WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas](https://doi.org/10.1002/joc.5086). International Journal of Climatology. 37(12): 4302-4315.

González-Caro S, Umaña MN, Álvarez E, Stevenson PR & Swenson NG. 2014. [Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional-scale environmental gradients in northwest South America](https://doi.org/10.1093/jpe/rtt076). Journal of Plant Ecology. 7(2): 145-153.

Grantz DA. 1990. [Plant response to atmospheric humidity](https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1990.tb01082.x). Plant, Cell & Environment. 13(7): 667-679.

Guevara Andino JE, Pitman NCA, Steege H ter, Peralvo M, Cerón C & Fine PVA. 2021. [The contribution of environmental and dispersal filters on phylogenetic and taxonomic beta diversity patterns in Amazonian tree communities](https://doi.org/10.1007/s00442-021-04981-0). Oecologia. 196(4): 1119-1137.

Jenkins CN, Pimm SL & Joppa LN. 2013. [Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation](https://doi.org/10.1073/pnas.1302251110). Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 110(28): E2603-E2610.

Jost L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha beta concepts. Ecology. 88(10): 2427-2439.

Keil P & Chase JM. 2019. [Global patterns and drivers of tree diversity integrated across a continuum of spatial grains](https://doi.org/10.1038/s41559-019-0799-0). Nature Ecology and Evolution. 3(3): 390-399.

Keil P, Schweiger O, Kühn I, Kunin WE, Kuussaari M, Settele J, Henle K, Brotons L, Pe’er G, Lengyel S, et al. 2012. [Patterns of beta diversity in Europe: The role of climate, land cover and distance across scales](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02701.x). Journal of Biogeography. 39(8): 1473-1486.

Lomolino MV. 2001. [Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views](https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x). Global Ecology and Biogeography. 10(1): 3-13.

Mac Nally R, Fleishman E, Bulluck LP & Betrus CJ. 2004. [Comparative influence of spatial scale on beta diversity within regional assemblages of birds and butterflies](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01089.x). Journal of Biogeography. 31(6): 917-929.

Magurran AE & Dornelas M. 2010. [Biological diversity in a changing world](https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0296). Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 365(1558): 3593-3597.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB da & Kent J. 2000. [Biodiversity hotspots for conservation priorities](https://doi.org/10.1038/35002501). Nature. 403(6772): 853-858.

R Core Team. 2023. [R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing](https://www.r-project.org/).

Rahbek C. 2005. [The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x). Ecology Letters. 8(2): 224-239.

Sabatini FM, Jiménez-Alfaro B, Jandt U, Chytrý M, Field R, Kessler M, Lenoir J, Schrodt F, Wiser SK, Arfin Khan MAS, et al. 2022. [Global patterns of vascular plant alpha diversity](https://doi.org/10.1038/s41467-022-32063-z). Nature Communications. 13(1).

Sabatini FM, Jiménez‐Alfaro B, Burrascano S, Lora A & Chytrý M. 2018. [Beta‐diversity of central European forests decreases along an elevational gradient due to the variation in local community assembly processes](https://doi.org/10.1111/ecog.02809). Ecography. 41(6): 1038-1048.

Sebald J, Thrippleton T, Rammer W, Bugmann H & Seidl R. 2021. [Mixing tree species at different spatial scales: The effect of alpha, beta and gamma diversity on disturbance impacts under climate change](https://doi.org/10.1111/1365-2664.13912). Journal of Applied Ecology. 58(8): 1749-1763.

Storch D. 2016. [The theory of the nested species–area relationship: geometric foundations of biodiversity scaling](https://doi.org/10.1111/jvs.12428). Journal of Vegetation Science. 27(5): 880-891.

Wang Z, Brown JH, Tang Z & Fang J. 2009. [Temperature dependence, spatial scale, and tree species diversity in eastern Asia and North America](https://doi.org/10.1073/pnas.0905030106). Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 106(32): 13388-13392.

Zarnetske PL, Read QD, Record S, Gaddis KD, Pau S, Hobi ML, Malone SL, Costanza J, M. Dahlin K, Latimer AM, et al. 2019. [Towards connecting biodiversity and geodiversity across scales with satellite remote sensing](https://doi.org/10.1111/geb.12887). Global Ecology and Biogeography. 28(5): 548-556.

Zhang Y, He N, Loreau M, Pan Q & Han X. 2018. [Scale dependence of the diversity–stability relationship in a temperate grassland](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12903). Journal of Ecology. 106(3): 1277-1285.

Zhang Y, Xie Y, Ma H, Zhang J, Jing L, Wang Y & Li J. 2021. [The influence of climate warming and humidity on plant diversity and soil bacteria and fungi diversity in desert grassland](https://doi.org/10.3390/plants10122580). Plants. 10(12).