**Dependencia espacial y altitudinal de la diversidad de plantas de sotobosque de la Amazonía ecuatoriana**

**Roberto Román-RR**

Desde el descubrimiento de los neotrópicos, explorar y describir los patrones de diversidad vegetal ha sido una de las temáticas más cautivantes en la ecología (Bhatta et al. 2018). Pero aún más interesante ha constituido 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 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 (i.e. tamaño de parcelas) empleada (Keil et al. 2012; Keil & Chase 2019). A nivel local, el enmascaramiento de la magnitud de importancia de los procesos también podría subyacer en la exclusión de variables de confusión, destacando la altitud por su alta correlación con gradientes ambientales (Rahbek 2005). Entendiendo mejor la dependencia espacial y altitudinal 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 (Mac Nally et al. 2004; 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 modularán el asentamiento y competencia de las especies, mientras que, a escalas grandes, la capacidad de dispersión y procesos biogeográficos cobrarán mayor relevancia (Zarnetske et al. 2019; Sabatini et al. 2022). Estas observaciones explican los patrones de variación espacial de la alfa 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 separadas 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 plantas, los estudios de dependencia espacial 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 no-lineal positiva entre escala de análisis y la diversidad alfa, mientras que una relación no-lineal negativa con la diversidad beta (Barton et al. 2013; Zhang et al. 2018). Aunque en árboles la dependencia espacial de los patrones y de los procesos moldeadores de biodiversidad ha sido evaluada, en otros estratos del bosque, como el sotobosque, la magnitud de dependencia podría ser diferente. En el sotobosque, 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 moldeadores, 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). Se conoce solo de un estudio que utilice explicitamente la altitud como covariable dentro de modelos de dependencia espacial en la diversidad de plantas, por lo que es incierto su efecto en el neotrópico (Bhatta et al. 2018). Por tanto, a extensiones locales, la diversidad alfa y beta del sotobosque y los procesos que mantienen esta diversidad, dependerán de la granularidad y de 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 humedad 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 humedad 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 y altitudinal de la precipitación y temperatura sobre los patrones de diversidad del sotobosque será distintiva.

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. Debido a los patrones de densidad de especies en cada gradiente, se esperaría una dependencia espacial de la diversidad alfa y beta de plantas de sotobosque distintiva en cada gradiente, así como una magnitud del efecto de la temperatura y precipitación distintiva a distintas escalas, observándose a mayores escalas una asociación más fuerte (Mac Nally et al. 2004; Wang et al. 2009; Keil et al. 2012; Chave 2013; Keil & Chase 2019). En este contexto, el presente trabajo evalúa la dependencia espacial y altitudinal de la diversidad de plantas de sotobosque de la Amazonía Ecuatoriana. Además, se evalúa la dependencia espacial y altitudinal de la precipitación y temperatura sobre la diversidad de plantas de sotobosque.

**Referencias**

Barton PS, Cunningham SA, Manning AD, Gibb H, Lindenmayer DB & Didham RK. 2013. The spatial scaling of beta diversity. Glob Ecol Biogeogr. 22(6): 639-647.

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. 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. J Biogeogr. 45(4): 804-814.

Brown JH. 2014. Why are there so many species in the tropics? J Biogeogr. 41(1): 8-22.

Castorani MCN, Harrer SL, Miller RJ & Reed DC. 2021. Disturbance structures canopy and understory productivity along an environmental gradient. Ecol Lett. 24(10): 2192-2206.

Chave J. 2013. The problem of pattern and scale in ecology: What have we learned in 20 years? Ecol Lett. 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. Neotrop Biodivers. 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. J Veg Sci. 32(3).

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. J Plant Ecol. 7(2): 145-153.

Grantz DA. 1990. Plant response to atmospheric humidity. Plant Cell Environ. 13(7): 667-679.

Jenkins CN, Pimm SL & Joppa LN. 2013. Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation. Proc Natl Acad Sci U S A. 110(28): E2603-E2610.

Keil P & Chase JM. 2019. Global patterns and drivers of tree diversity integrated across a continuum of spatial grains. Nat Ecol Evol. 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. J Biogeogr. 39(8): 1473-1486.

Lomolino M V. 2001. Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views. Glob Ecol Biogeogr. 10(1): 3-13.

Magurran AE & Dornelas M. 2010. Biological diversity in a changing world. Philos Trans R Soc B Biol Sci. 365(1558): 3593-3597.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB & Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature. 403(6772): 853-858.

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. J Biogeogr. 31(6): 917-929.

Rahbek C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. Ecol Lett. 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. Nat Commun. 13(1).

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. J Appl Ecol. 58(8): 1749-1763.

Storch D. 2016. The theory of the nested species–area relationship: geometric foundations of biodiversity scaling. J Veg Sci. 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. Proc Natl Acad Sci U S A. 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. Glob Ecol Biogeogr. 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. J Ecol. 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. Plants. 10(12).