



**UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA  
INDOAMÉRICA**

**DIRECCIÓN DE POSGRADO  
MAESTRÍA DE BIODIVERSIDAD Y CAMBIO CLIMÁTICO**

**TEMA: DIVERSIDAD BETA DE INTERACCIONES PLANTA-INSECTO A  
LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL PARA ENTENDER LOS  
MECANISMOS QUE REGULAN EL ENSAMBLAJE DE COMUNIDADES  
EN LA CORDILLERA ORIENTAL DE LOS ANDES NORTE.**

Trabajo de investigación previo a la obtención del título de Magister en Biodiversidad y Cambio Climático.

**Autor(a)**

Betzabet Carolina Obando Tello

**Tutor (a)**

María José Endara Burbano, PhD.

QUITO-ECUADOR

2022

**AUTORIZACIÓN POR PARTE DEL AUTOR PARA LA CONSULTA,  
REPRODUCCIÓN PARCIAL O TOTAL, Y PUBLICACIÓN ELECTRÓNICA  
DEL TRABAJO DE TÍTULACIÓN**

Yo, Betzabet Carolina Obando Tello, declaro ser autor del Trabajo de Investigación con el nombre “DIVERSIDAD BETA DE INTERACCIONES PLANTA-INSECTO A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL PARA ENTENDER LOS MECANISMOS QUE REGULAN EL ENSAMBLAJE DE COMUNIDADES EN LA CORDILLERA ORIENTAL DE LOS ANDES NORTE”, como requisito para optar al grado de Magister en Biodiversidad y Cambio Climático y autorizo al Sistema de Bibliotecas de la Universidad Tecnológica Indoamérica, para que con fines netamente académicos divulgue esta obra a través del Repositorio Digital Institucional (RDI-UTI).

Los usuarios del RDI-UTI podrán consultar el contenido de este trabajo en las redes de información del país y del exterior, con las cuales la Universidad tenga convenios. La Universidad Tecnológica Indoamérica no se hace responsable por el plagio o copia del contenido parcial o total de este trabajo.

Del mismo modo, acepto que los Derechos de Autor, Morales y Patrimoniales, sobre esta obra, serán compartidos entre mi persona y la Universidad Tecnológica Indoamérica, y que no tramitaré la publicación de esta obra en ningún otro medio, sin autorización expresa de la misma. En caso de que exista el potencial de generación de beneficios económicos o patentes, producto de este trabajo, acepto que se deberán firmar convenios específicos adicionales, donde se acuerden los términos de adjudicación de dichos beneficios.

Para constancia de esta autorización, en la ciudad de Quito, a los 23 días del mes de noviembre de 2022, firmo conforme:

Autor: Betzabet Carolina Obando Tello

Firma: .....

Número de Cédula: 1723514574

Dirección: Pichincha, Quito, San Juan.

Correo Electrónico: becha1405@hotmail.com

Teléfono: (02)2573147 / 0983161809

### **APROBACIÓN DEL TUTOR**

En mi calidad de Tutor del Trabajo de Titulación “DIVERSIDAD BETA DE INTERACCIONES PLANTA-INSECTO A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL PARA ENTENDER LOS MECANISMOS QUE REGULAN EL ENSAMBLAJE DE COMUNIDADES EN LA CORDILLERA ORIENTAL DE LOS ANDES NORTE” presentado por Betzabet Carolina Obando Tello, para optar por el Título Magister en Biodiversidad y Cambio Climático,

### **CERTIFICO**

Que dicho trabajo de investigación ha sido revisado en todas sus partes y considero que reúne los requisitos y méritos suficientes para ser sometido a la presentación pública y evaluación por parte del Tribunal Examinador que se designe.

Quito, 23 de noviembre del 2022

.....

PhD, María José Endara Burbano

## **DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD**

Quien suscribe, declaro que los contenidos y los resultados obtenidos en el presente trabajo de investigación, como requerimiento previo para la obtención del Título de Magister en Biodiversidad y Cambio Climático, son absolutamente originales, auténticos y personales y de exclusiva responsabilidad legal y académica del autor.

Quito, 23 de noviembre 2022

.....

Betzabet Carolina Obando Tello

1723514574

## **APROBACIÓN TRIBUNAL**

El trabajo de Titulación, ha sido revisado, aprobado y autorizada su impresión y empastado, sobre el Tema: DIVERSIDAD BETA DE INTERACCIONES PLANTA-INSECTO A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL PARA ENTENDER LOS MECANISMOS QUE REGULAN EL ENSAMBLAJE DE COMUNIDADES EN LA CORDILLERA ORIENTAL DE LOS ANDES NORTE, previo a la obtención del Título de Magister en Biodiversidad y Cambio Climático, reúne los requisitos de fondo y forma para que el estudiante pueda presentarse a la sustentación del trabajo de titulación.

Quito, 23 de noviembre de 2022

.....

Carvajal Endara Sofia Verónica, PhD.

PRESIDENTE DEL TRIBUNAL

.....

Laura Inés Salazar Cotugno, PhD.

VOCAL

.....

María José Endara Burbano, PhD.

VOCAL

## **DEDICATORIA**

Dedico este trabajo de grado a los motores de mi vida, Santy mi compañero fiel, mi más grande orgullo, a mi pequeña Freya, la motivación de cada día, a esas manitos y ojitos que jamás dejaron de darme amor y aliento, tu más que nadie, sabes toda la dedicación que puse en esto. A mi madre ya que sin ella jamás lo hubiera logrado, siempre fue la roca que me sostuvo y nunca dejó de creer en mí.

A mi familia que siempre me apoyó y estuvo caminando junto a mí.

## **AGRADECIMIENTO**

A la Universidad Tecnológica Indoamérica (UTI) por su participación en mi crecimiento profesional y laboral. A mi tutora, María José Endara PhD, porque jamás dejó de creer en mí y ha sido el mejor ejemplo de científica, madre y ser humano, mi agradecimiento infinito por su compañía y apoyo académico y financiero durante todo mi trabajo de investigación. A Juan Guevara PhD, por permitirme ser parte de su proyecto y sus conocimientos compartidos durante el proceso académico.

Infinitas gracias a Natasha Baer quien fue mi maestra y me acompañó en todo el proceso de la fase de laboratorio, todo mi conocimiento lo debo a su entrega y paciencia.

A Roberto Román quien estuvo en los momentos de análisis de los datos, me ayudaste a entender cómo se comportan las redes.

A Dome por ser una gran amiga y formar parte en todas las fases de mi trabajo.

Juan Carlos, gracias por ser parte de mi fase de campo y ayudarme con la taxonomía de *Piper*.

A Sofia Carvajal PhD, gracias por el conocimiento y el tiempo que dedicaste a leer y tratar de entender lo que quería plasmar.

A todas las comunidades que nos abrieron sus puertas, especialmente Pachacutik e Histani , gracias por permitirnos entrar a sus bosques.

## ÍNDICE DE CONTENIDOS

<b>AUTORIZACIÓN POR PARTE DEL AUTOR PARA LA CONSULTA, REPRODUCCIÓN PARCIAL O TOTAL, Y PUBLICACIÓN ELECTRÓNICA DEL TRABAJO DE TÍTULACIÓN .....</b>	<b>ii</b>
<b>APROBACIÓN DEL TUTOR.....</b>	<b>iii</b>
<b>DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD.....</b>	<b>iv</b>
<b>APROBACIÓN TRIBUNAL .....</b>	<b>v</b>
<b>DEDICATORIA.....</b>	<b>vi</b>
<b>AGRADECIMIENTO .....</b>	<b>vii</b>
<b>ÍNDICE DE CONTENIDOS.....</b>	<b>viii</b>
<b>ÍNDICE DE TABLAS.....</b>	<b>xi</b>
<b>ÍNDICE DE FIGURAS.....</b>	<b>xii</b>
<b>RESUMEN EJECUTIVO .....</b>	<b>xiii</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>xv</b>
<b>CAPÍTULO I.....</b>	<b>1</b>
<b>INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
<b>Objetivos:.....</b>	<b>5</b>
Objetivo General .....	5
Objetivos específicos .....	5
<b>CAPÍTULO II .....</b>	<b>6</b>
<b>METODOLOGÍA .....</b>	<b>6</b>
<b>Línea de investigación.....</b>	<b>6</b>
<b>Área de estudio .....</b>	<b>6</b>
<b>Objetos de estudio .....</b>	<b>7</b>
<b>Diseño de investigación.....</b>	<b>9</b>
<b>Análisis de datos .....</b>	<b>10</b>
<b>Determinación de MOTUS (Unidades taxonómicas operacionales moleculares) ...</b>	<b>10</b>
<b>Objetivo 1: Descripción de las redes de interacciones planta-herbívoro en el género <i>Piper</i> a lo largo de un gradiente altitudinal. ....</b>	<b>10</b>
<b>Diversidad alfa de herbívoros, <i>Piper</i> e interacciones .....</b>	<b>10</b>
<b>Descripción de la red de interacciones .....</b>	<b>11</b>



Objetivo 2. Descripción del recambio en especies y en la identidad de interacciones a lo largo de un gradiente altitudinal. ....	12
Recambio en especies y en la identidad de interacciones .....	12
Objetivo 3. Determinar si existe una relación entre la diversidad de especies y la diversidad de interacciones en el género <i>Piper</i> y sus insectos herbívoros asociados a lo largo de un gradiente altitudinal. ....	13
Relación entre la diversidad de especies y la diversidad alfa de interacciones .....	13
Relación entre la diversidad de especies y la diversidad beta de interacciones.....	14
CAPÍTULO III.....	15
RESULTADOS .....	15
Hallazgos generales .....	15
Objetivo 1: Descripción de las redes de interacciones planta-herbívoro en el género <i>Piper</i> a lo largo de un gradiente altitudinal. ....	15
Diversidad alfa de especies de <i>Piper</i> y sus herbívoros .....	15
Redes de interacciones planta-herbívoro .....	16
Diversidad alfa de interacciones .....	16
.....	17
Red de interacciones planta-herbívoros.....	18
Objetivo 2. Descripción del recambio en especies y en la identidad de interacciones a lo largo de un gradiente altitudinal. ....	19
Recambio en especies y en la identidad de interacciones .....	19
Diversidad beta de interacciones .....	21
Objetivo 3. Determinar si existe una relación entre la diversidad de especies y la diversidad de interacciones en el género <i>Piper</i> y sus insectos herbívoros asociados a lo largo de un gradiente altitudinal. ....	22
Relación entre la diversidad de especies y la diversidad alfa de interacciones .....	22
Relación entre la disimilitud de especies y la diversidad beta de interacciones .....	24
CAPÍTULO IV .....	26
DISCUSIÓN .....	26
Objetivo 1: Descripción de las redes de interacciones planta-herbívoro en el género <i>Piper</i> a lo largo de un gradiente altitudinal. ....	27
Diversidad alfa de <i>Piper</i> y herbívoros .....	27
Redes de interacciones planta-herbívoro .....	28
Diversidad de interacciones.....	28

<b>Objetivo 2. Descripción del recambio en especies y en la identidad de interacciones a lo largo de un gradiente altitudinal. ....</b>	<b>29</b>
<b>Recambio en especies y en la identidad de interacciones .....</b>	<b>29</b>
<b>Diversidad beta de herbívoros y <i>Piper</i> .....</b>	<b>29</b>
<b>Objetivo 3. Determinar si existe una relación entre la diversidad de especies y la diversidad de interacciones en el género <i>Piper</i> y sus insectos herbívoros asociados a lo largo de un gradiente altitudinal. ....</b>	<b>30</b>
<b>Diversidad beta de interacciones .....</b>	<b>30</b>
<b>CAPÍTULO V.....</b>	<b>32</b>
<b>CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES .....</b>	<b>32</b>
<b>Conclusiones .....</b>	<b>32</b>
<b>Recomendaciones .....</b>	<b>33</b>
<b>LITERATURA CITADA .....</b>	<b>34</b>
<b>ANEXOS.....</b>	<b>42</b>

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Análisis cuantitativos de la red; C (conectividad), Riqueza de Piper dentro de la red, Densidad promedio de enlace para Piper L/S, Riqueza de herbívoros dentro de la red, Densidad promedio de enlaces para los herbívoros L/S, Riqueza de interacciones dentro de la red.....	19
<b>Tabla 2.</b> Análisis de Diversidad Beta de interacciones mediante el método de Bray-Curtis; i y j son las bandas altitudinales comparadas entre sí, (S) disimilitud en la composición de especies, (WN) disimilitud total de la red, (ST) disimilitud en las comunidades de los componentes de la red. ....	22
<b>Tabla 3.</b> Resultados de los modelos lineales generalizados utilizando como variable predictora a la diversidad alfa de interacciones a lo largo del gradiente altitudinal. dAICc: Criterio de información de Akaike corregido para tamaños de muestras pequeñas. df son los grados de libertad. dAICc diferencia en puntuaciones entre modelos. Wi: AIC peso (nivel de apoyo a un modelo, peso máximo=1). ....	23
<b>Tabla 4.</b> Parámetros estimados (estimado, error estándar, valor de t) para la variable predictora de los modelos seleccionados con relación a la diversidad alfa de interacciones.....	23
<b>Tabla 5.</b> Modelo lineal generalizado utilizando como variable predictora a la diversidad beta de interacciones, la disimilitud de Piper y sus herbívoros y las distancias geográficas a lo largo del gradiente altitudinal. AICc: Criterio de información de Akaike corregido para tamaños de muestras pequeñas. Df son los grados de libertad. dAICc diferencia en puntuaciones entre el mejor modelo (listado primero) y cada modelo de la competencia. Wi: AIC peso (nivel de apoyo a un modelo, peso máximo=1). ....	24
<b>Tabla 6.</b> Parámetros estimados (estimado, error estándar, valor de t) para las variables predictoras de los modelos seleccionados con relación a la diversidad beta de interacciones.....	25

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Mapa de distribución y localización de los sitios de muestreo. Los colores representan las bandas altitudinales muestreadas. ....	7
<b>Figura 2.</b> Representación gráfica de la diversidad alfa de <i>Piper</i> , herbívoros y sus interacciones a lo largo del gradiente altitudinal. Las especies de <i>Piper</i> incluidas en la figura son las más representativas en cada banda altitudinal. El tamaño de los círculos está relacionado al valor del índice de diversidad alfa de Shannon, a mayor valor, más grande el círculo. ....	17
<b>Figura 3.</b> Red de interacciones del género <i>Piper</i> (izquierda) y sus insectos herbívoros (derecha) a lo largo del gradiente altitudinal. Morado representa a la banda altitudinal de 0-500 m, Azul representa a la banda altitudinal de 500-1000 m, Verde oscuro representa a la banda altitudinal de 1000-1500 m, Verde claro representa la banda altitudinal de 1500-2000 m y Amarillo representa la banda altitudinal de 2000-2500 m. El grosor de las líneas representa la abundancia de herbívoros que se alimentan de cada especie de <i>Piper</i> . ....	19
<b>Figura 4.</b> Análisis de coordenadas principales (PCoA) de la comunidad de <i>Piper</i> (A), y de la comunidad de herbívoros (B) a lo largo del gradiente altitudinal. Los puntos más cercanos entre sí son los sitios que comparten alguna especie de <i>Piper</i> o herbívoro. ....	21

**UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA INDOAMÉRICA**  
**DIRECCIÓN DE POSGRADO**  
**MAESTRÍA DE BIODIVERSIDAD Y CAMBIO CLIMÁTICO**

**TEMA: DIVERSIDAD BETA DE INTERACCIONES PLANTA-INSECTO A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL PARA ENTENDER LOS MECANISMOS QUE REGULAN EL ENSAMBLAJE DE COMUNIDADES EN LA CORDILLERA ORIENTAL DE LOS ANDES NORTE.**

**Autor(a):** Betzabet Carolina Obando Tello

**Tutor (a):** María José Endara Burbano, PhD.

**RESUMEN EJECUTIVO**

Entender la dinámica y los procesos que dan forma a los bosques tropicales sigue siendo una de las principales preguntas en Ecología. Probablemente las interacciones antagónicas cumplan un papel muy importante en el mantenimiento de estos bosques, pues aproximadamente el 40% de toda la biodiversidad terrestre está representado por plantas y sus herbívoros asociados. Estas relaciones son fundamentales para poder mantener estos bosques dinámicos y complejos. Identificar estas redes y como podrían variar a lo largo de un gradiente ambiental es fundamental para determinar cuáles son las variables que están determinando dichos cambios. En este contexto, esta investigación se centró en identificar cómo la diversidad beta de interacciones planta-herbívoro en el género de plantas *Piper* varía en un gradiente altitudinal en la cordillera oriental de los Andes norte. Se estudió cinco bandas altitudinales que iban desde los 200 m.s.n.m hasta los 2500 m.s.n.m, dentro de las cuales se muestrearon dos diferentes localidades. El género *Piper* es uno de los géneros más diversos y comunes en el sotobosque de los trópicos. En este género, se ha descrito con detalle la relación directa

que tiene con el orden Lepidóptera, considerado el grupo de herbívoros más abundante y diverso de los Trópicos. Dentro de la red de interacciones, se pudieron identificar 62 especies del género *Piper* asociadas a 41 especies de herbívoros pertenecientes principalmente a la familia de polillas Geometridae. Para este grupo de polillas, se ha documentado un alto nivel de especialización con el género *Piper*. En total, se encontró una red conformada por 48 interacciones que no se encuentran compartidas a lo largo del gradiente altitudinal. Modelos lineales entre especies de plantas hospederas del género *Piper* y sus herbívoros asociados determinaron que los patrones de diversidad beta de interacciones están mayormente influenciados por el recambio en la identidad de las especies de *Piper*. En conclusión, a lo largo del gradiente, el alto recambio en la estructura de los componentes de la red estaría determinando una alta diversidad beta de interacciones a lo largo del gradiente altitudinal.

**Palabras clave:**

Diversidad Beta, Gradiente altitudinal, Interacciones planta-herbívoro, Red trófica.

## ABSTRACT

Understanding the dynamics and processes that shape tropical forests remains one of the main questions in ecology. Antagonistic interactions probably play a very important role in the maintenance of these forests, as approximately 40% of all terrestrial biodiversity is represented by plants and their associated herbivores. These relationships are fundamental to maintain these dynamic and complex forests. Identifying these networks and how they might vary along an environmental gradient is fundamental to determine which variables are determining these changes. In this context, this research focused on identifying how the beta diversity of plant-herbivore interactions in the plant genus *Piper* varies along an altitudinal gradient in the eastern cordillera of the northern Andes. Five altitudinal bands ranging from 200 m.a.s.l. to 2500 m.a.s.l. were studied, with two different localities sampled at each band. The genus *Piper* is one of the most diverse and common understory genera in the tropics. In this genus, the direct relationship with the order Lepidoptera, considered the most abundant and diverse group of herbivores in the Tropics, has been described in detail. Within the interaction network, 62 species of the genus *Piper* were associated with 41 species of herbivores, mainly from the moth family Geometridae. For this group of moths, a high level of specialization with the genus *Piper* has been documented. In total, a network of 48 interactions was documented. These interactions are not shared along the altitudinal gradient. Lineal models of the association between host plant species of the genus *Piper* and their associated herbivores determined that beta diversity patterns of interactions are mostly influenced by turnover in *Piper* species identity. In conclusion, along the gradient, the high turnover in the structure of the network components would be driving a high beta diversity of interactions along the altitudinal gradient.

**Keywords:** Altitudinal gradient, beta diversity, food web, plant-herbivore interactions.

## **CAPÍTULO I**

### **INTRODUCCIÓN**

La diversidad biológica es el resultado de procesos ecológicos y evolutivos que subyacen la estructura y ensamblaje de las comunidades (Dell et al., 2019; Rawat et al., 2015). Tradicionalmente, la diversidad biológica ha sido vinculada con la variedad de especies, variación genética entre poblaciones, variación en comunidades y ecosistemas, así como con la variación en los mecanismos que originan y mantienen la diversidad (Futuyma & Agrawal, 2009; McGlinn et al., 2021).

Recientemente, estudios han sugerido añadir una nueva dimensión a la diversidad biológica. Este eje estaría relacionado con la variedad de las relaciones tróficas dentro de una comunidad (Dyer et al., 2010; Carstensen et al., 2014). La diversidad de interacciones interespecíficas se puede definir como la riqueza y abundancia relativa de estas interacciones en una comunidad determinada (Dyer et al., 2010; Pardikes et al., 2018). Dichas redes ecológicas impulsan los flujos de materia y energía en los ecosistemas, ayudando así al desarrollo, funcionalidad y estabilidad de los bosques tropicales (Evans et al., 2016; Dattilo et al., 2018). Las interacciones planta-herbívoro pueden cambiar en el espacio y tiempo, principalmente debido a procesos de especiación, extinción, a la dispersión de las especies que componen las redes y a cambios en el medioambiente (Novotny et al., 2006).



Debido a que las plantas y los insectos que las consumen representan aproximadamente el 40% de la macro-diversidad terrestre mundial (Dattilo et al., 2018), y más de la mitad de los organismos presentes en los bosques tropicales (Coley et al., 2005; Kursar et al., 2009), el estudio de las interacciones entre ambos organismos es esencial para el entendimiento del funcionamiento de los ecosistemas. Es bien reconocido que en los trópicos existe una tasa de herbivoría más alta que en zonas templadas (Coley et al., 2005; Pitteloud et al., 2020). Esto estaría a su vez generando una presión selectiva para que las plantas evolucionen defensas químicas contra herbívoros más rápidamente que en otras zonas (Coley & Kursar 2014; Pitteloud et al., 2020). En este sentido, varios modelos coevolutivos han planteado posibles escenarios sobre cómo los insectos herbívoros impulsan la diversificación de especies de plantas en los trópicos en relación con la evolución de defensas químicas, ayudando a entender mejor la complejidad y el dinamismo que los bosques tropicales representan (Endara et al., 2015; Endara et al., 2017).

Los trópicos albergan aproximadamente al 85% de la diversidad total de insectos. La región de los Andes Norte en particular, es considerada un hotspot de biodiversidad y endemismo (Zvereva y Kozlov 2021; Salcido et al., 2020). Así, por ejemplo, se han registrado aproximadamente 130 especies de polillas del género *Eois*, uno de los grupos más importantes de herbívoros pertenecientes al orden Lepidóptera (Rodríguez-Castañeda et al., 2010; Strutzenberger y Fiedler et al., 2011), siendo estos los insectos herbívoros más importantes en los trópicos. Estos niveles extraordinarios de diversidad, se ha planteado, son el resultado de la gran diversidad de ecosistemas creados por el gradiente altitudinal presente a lo largo de los Andes (Strutzenberger y Fiedler et al., 2011). Dicho gradiente altitudinal está asociado con variaciones en condiciones ambientales tales como: presión atmosférica, temperatura, rayos UV, edafología, entre otras (Pellissier et al., 2012; Cuyckens et al., 2015; Tylianakis et al., 2010; Moreira et al., 2018).

Hace más de 50 años, Janzen (1967) propuso que la variación ambiental presente en los gradientes de elevación ha reducido la superposición de la distribución de especies en las partes altas. En bosques temperados, se ha encontrado que la disminución en la riqueza de especies (McGlin et al., 2020) y sus abundancias (Pitteloud et al., 2020) estarían asociadas a la disminución de la temperatura mientras aumenta la elevación. El gradiente de elevación genera así información sobre las fuerzas históricas y actuales que han creado vida (Longino y Colwell 2011), impulsando la variación en la composición de especies, los rasgos que estas poseen y las interacciones entre ellas (Moreira et al., 2018; Pitteloud et al., 2022).

La variación en la identidad de las especies que ocurren en dos o más comunidades locales y que ocupan gradientes espaciales y/o ambientales es lo que se conoce como diversidad beta (Balsega 2008; Anderson et al., 2010). Estos cambios podrían estar relacionados con gradientes ambientales y espaciales que serían fundamentales para entender los mecanismos que determinan el ensamblaje de dichas comunidades (Novotny et al., 2005; Lewinsohn y Roslin 2008). La diversidad beta podría ser medida por el recambio de especies entre sitios (turnover o rotación) o la pérdida y ganancia de especies (anidamiento) de un sitio a otro (Balsega 2012).

En plantas, la diversidad beta a lo largo de gradientes está directamente relacionada con variables ambientales, tales como la precipitación, temperatura y diferencias en las características edáficas y su predominancia a diferentes escalas espaciales (Brehm et al., 2003; Moreira et al., 2018). Por otra parte, la diversidad beta de insectos herbívoros estaría condicionada a la amplitud de la dieta y a la probabilidad de encontrar a su planta hospedera a través del tiempo y espacio dentro del gradiente altitudinal, así como a la variación espacial y temporal de las defensas químicas de sus plantas hospederas (Novotny et al., 2006; Dyer., 2010). También, podría estar relacionado a la estacionalidad especialmente en bosques de zonas templadas (Fernández-Conradi et al., 2020).

Por lo tanto, la diversidad beta de interacciones entre plantas e insectos herbívoros estaría determinada por la variación en las especies de plantas y sus herbívoros, o únicamente por el cambio solo en plantas, o el cambio de sus herbívoros (Novotny 2006) o inclusive por la preferencia que estos herbívoros presentan en la red (Conna et al., 2009), además de las distancias geográficas y ambientales que se presentan en el gradiente (Lewinsohn et al., 2008).

El gradiente ambiental puede inducir directamente sobre la composición de especies dentro de los componentes de la red, afectando inclusive la capacidad de las especies de formar vínculos estables, creando cambios en la estructura de la red (Pitteloud et al., 2020). En bosques tropicales, el estudio de las variaciones en la composición de interacciones a lo largo de gradientes es complejo. Esto se debe principalmente a que, en estos bosques, existen gran cantidad de especies raras lo que incorpora interacciones no comunes dentro de la comunidad (Novotny y Basset, 2005, Novotny 2009).

Tanto la teoría como los inventarios realizados en zonas tropicales sugieren que las zonas bajas de altitud poseen mayor diversidad de especies de plantas e insectos herbívoros (Pitteloud et al., 2020). Por lo tanto, a altitudes más bajas, se esperaría encontrar más especies e individuos de plantas y de sus insectos herbívoros asociados, y, por ende, un mayor número de interacciones que en las zonas de mayor altitud. Debido a que *Piper* constituye uno de los géneros de plantas más diversos y abundantes en los bosques tropicales, el objetivo de este estudio es identificar cómo cambios en la diversidad de *Piper* y sus insectos herbívoros estarían asociados a un gradiente altitudinal. Además, se pretende determinar cuál sería el mejor predictor de la diversidad de interacciones, ayudando así a entender de mejor manera cual sería el patrón en la diversidad beta de interacciones. El estudio de cómo las interacciones ecológicas varían a lo largo del gradiente altitudinal en los Andes Norte es importante para entender cómo las especies responden a gradientes ambientales (Poisot et al., 2012). En los trópicos, este conocimiento es sumamente importante para determinar los efectos del cambio climático.

**Objetivos:**

## Objetivo General

- Identificar cómo la diversidad y la estructura de las interacciones planta-herbívoro en el género *Piper* cambian a lo largo de un gradiente altitudinal.

## Objetivos específicos

- Describir las redes de interacciones planta-herbívoro en el género *Piper* a lo largo de un gradiente altitudinal.
- Describir el recambio en especies y en la identidad de interacciones a lo largo de un gradiente altitudinal.
- Determinar si existe una relación entre la diversidad de especies y la diversidad de interacciones en el género *Piper* y sus insectos herbívoros asociados a lo largo de un gradiente altitudinal.

## **CAPÍTULO II**

### **METODOLOGÍA**

#### **Línea de investigación**

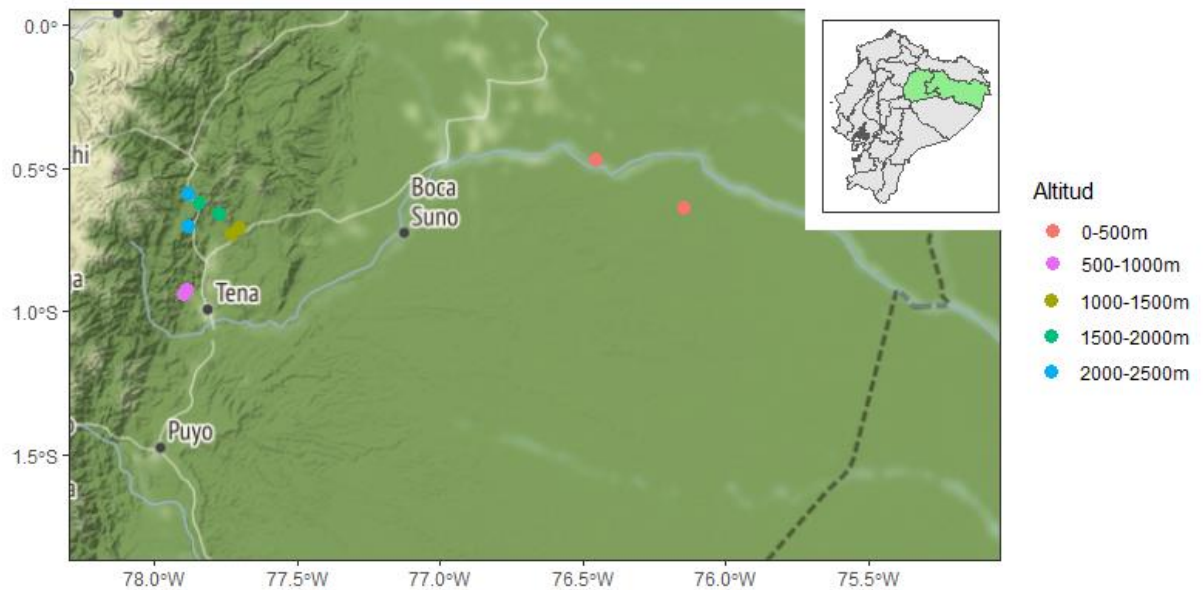
El presente estudio se enmarca en la línea de investigación de Biodiversidad y Biogeografía. Se pretende determinar cómo el ensamblaje de interacciones dentro del género *Piper* con sus herbívoros asociados cambia a lo largo de un gradiente altitudinal.

#### **Área de estudio**

El presente estudio se realizó en la cordillera oriental de los Andes norte del Ecuador, en un gradiente altitudinal desde los 200 a los 2500 m.s.n.m. Dentro de este gradiente encontramos cuatro ecosistemas. Entre los 158 y 350 m.s.n.m. encontramos el bosque inundado de la llanura aluvial de los ríos de origen amazónico con una temperatura promedio de 25.6°C y precipitación de 3074 mm anuales. A continuación, a una altitud promedio de 400-1200 m.s.n.m, se encuentra el bosque siempre verde pie montano del norte de la cordillera oriental de los Andes, el cual presenta una temperatura anual de 22.3°C y una precipitación promedio de 2203 mm al año. A 1200-2000 msnm está el bosque siempre verde montano bajo del norte de la cordillera de los Andes, presentando una temperatura promedio de 20.4°C y una precipitación de 4656 mm al año, y finalmente a una altitud de 2000-3000 m.s.n.m, está el bosque siempre verde montano del norte de la cordillera de los Andes (MAE, 2013).

El gradiente altitudinal abarcó las siguientes bandas altitudinales: Estación de Biodiversidad Tiputini y Sacha Lodge (0-500 m.s.n.m), Colonso-Chalupas y Colonso-Chuncho (500-1000 m.s.n.m), Pachacutik e Histani (1000-1500 m.s.n.m), Cocodrilos y Jumandi (1500-2000 m.s.n.m), y finalmente, Cosanga y Bajo Guacamayos (2000-2500 m.s.n.m) (Figura.1). Se realizó dos muestreos en cada banda altitudinal durante los meses de junio a septiembre desde 2019 al 2021.

**Figura 1.** Mapa de distribución y localización de los sitios de muestreo. Los colores representan las bandas altitudinales muestreadas.



### Objetos de estudio

El género *Piper* abarca alrededor de 1000 especies de hierbas y arbustos en los trópicos (Dyer et al., 2012; Salazar et al., 2016), siendo uno de los linajes más diversos de angiospermas, con un tiempo de origen estimado en ~65 millones de años (Jaramillo y Manos 2001). Este género crece principalmente en bosques de tierras bajas y bosques montanos, y está directamente condicionado a zonas de baja elevación y con precipitación alta (Rodríguez-Castañeda et al., 2010). *Piper* representa uno de los géneros de plantas más importantes del bosque en términos de diversidad de especies,

encontrándose entre las 10 especies más abundantes y ricas en las selvas tropicales (Dyer et al., 2004; Dyer et al., 2010). Morfológicamente, *Piper* presenta hojas simples y alternas unidas a tallos nudosos. Sus inflorescencias tipo espádice están formadas por miles de diminutas flores (Souza et al., 2004). *Piper* ha sido ampliamente investigado en búsqueda de fitoquímicos tales como amidas e imidas que son biológicamente activos (Parmar et al., 1997; Dyer et al., 2004). Hasta ahora, se han encontrado un total de 667 compuestos químicos (Richards et al., 2015), los cuales se cree podrían estar asociados directamente a la defensa contra sus herbívoros (Glassmire et al., 2019). Esta alta diversidad de químicos estaría generando niveles altos de especialización en sus herbívoros (Ehrlich & Raven 1964). Por otro lado, el nivel de especialización de los herbívoros también podría estar ligado a cómo dichos insectos secuestran a los “compuestos tóxicos” de *Piper* como mecanismo de defensa contra sus principales predadores (Dyer et al., 2007; Conna et al., 2009). Estudios recientes sugieren que el género *Piper* tiene una relación altamente estrecha con la familia de insectos polilla Geometridae, considerándose una de las interacciones antagónicas más extendidas en los bosques tropicales (Conna et al., 2009).

En el estudio realizado por Dyer et al., en 2004, se determinó que la química, los niveles de herbivoría y la diversidad de *Piper*, podrían estar vinculados a cambios en la disponibilidad de luz que ingresa al sotobosque, pues estaría regulando la producción de algunos compuestos químicos. Glassmire (2019), estudiando a *Piper kelleyi*, determinó que uno de los mecanismos de defensa anti herbívoros es la capacidad de generar una mayor cantidad de metabolitos secundarios mientras están expuestos a mayor cantidad de luz, permitiendo que estas relaciones tróficas estén determinadas por su ubicación en un paisaje fitoquímico diverso (Richards et al., 2015). Del mismo modo, Pitteloud et al., 2020, describe que las comunidades de plantas en las zonas bajas de los Alpes Suizos son más apetecibles y contienen mayores metabolitos secundarios, lo que hace que los herbívoros generen una presión selectiva más fuerte.

### **Diseño de investigación**

Para el muestreo sistemático de plantas, insectos herbívoros y sus interacciones, se establecieron una serie de cuatro transectos en cada sitio de muestreo, enfocándose principalmente en individuos juveniles de hasta 2.5 m de altura del género *Piper*. Utilizando un diseño de muestreo basado en Gentry, en cada localidad se realizó un transecto principal de 400 m de longitud y cuatro sub-transectos de 50 x 5m perpendiculares a este. En cada sub-transecto, se marcaron todos los individuos juveniles de *Piper* e identificaron a nivel de especie, colectándose especímenes voucher. La identificación taxonómica se realizó en el Herbario Nacional del Ecuador (QCNE) y en el herbario de la Universidad Tecnológica Indoamérica (HUTI).

Las interacciones entre plantas hospederas y sus insectos herbívoros se determinaron realizando búsquedas de orugas de mariposas (Lepidóptera) en aproximadamente 5 hojas jóvenes y maduras por cada planta individual de *Piper*. Esto varió dependiendo de las especies muestreadas, pues existen especies de *Piper* que pueden llegar a tener más de 100 hojas y estas fueron revisadas casi en su totalidad.

La colección de herbívoros se realizó por medio de la observación de orugas que se encontraban alimentándose de hojas de individuos de *Piper*. Cada colecta recibió un código único, y esta fue asociada a su respectiva planta hospedera. Las larvas de Lepidóptera fueron conservadas en alcohol al 95% y su identificación taxonómica se realizó mediante métodos moleculares. Cada herbívoro fue secuenciado por el fragmento corto del gen de la subunidad mitocondrial del citocromo c oxidasa (COI) “barcoding” (Wilson et al., 2018).

Para la extracción de ADN se utilizó el protocolo modificado de Chelex al 5% (Lienhard y Schaffer 2018) en especímenes pequeños, los cuales medían menos de 0.5 cm. Para especímenes mayores de 0.5 cm se utilizó el protocolo de extracción con reactivo CTAB (Doyle y Doyle., 1987; Cullings 1992). Para la PCR se utilizaron primers universales para el gen Citocromo c oxidasa 1, LCO1490 (5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG) y HCO2198 (5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAATCA) (Folmer et al., 1994) y los primers



modificados para lepidópteros LepF1 (5'-ATTCAACCAATCATAAABATATTGG) y LepR1 (5'TAAACTTCTGGATGTCCAAAAATCA) (Hebert et al., 2004).

El trabajo de extracción e identificación se lo realizó en los laboratorios de Biología Molecular de la Universidad Tecnológica Indoamérica y Universidad de las Américas y la secuenciación de las morfoespecies se los realizó en Corea del Sur con la empresa Macrogen.

### **Análisis de datos**

#### **Determinación de MOTUS (Unidades taxonómicas operacionales moleculares)**

Para la edición y análisis de las secuencias de COI se utilizó el Software de bioinformática Geneious Prime (Kearse et al., 2012). En este software, se limpiaron las secuencias, se realizó el alineamiento y se creó un árbol filogenético preliminar de toda la comunidad de herbívoros presentes en el estudio usando métodos de reconstrucción de árboles de unión de vecinos (Kearse et al., 2012).

Todas las secuencias fueron asignadas a MOTUs (unidades taxonómicas operacionales moleculares, por sus siglas en inglés, Blaxter et al., 2005). Para la asignación de MOTUs se estimó la divergencia en secuencias COI mediante el programa ASAP (Assemble Species by Automatic Partitioning). ASAP crea particiones de especies a partir de alineaciones de secuencias de locus únicos (Puillandre et al., 2020). Se utilizaron los parámetros por defecto para el agrupamiento. La identificación taxonómica de los herbívoros hasta el nivel de familia se realizó mediante el BLASTing de cada secuencia consenso en la página web de NCBI BLAST.

#### **Objetivo 1: Descripción de las redes de interacciones planta-herbívoro en el género *Piper* a lo largo de un gradiente altitudinal.**

##### **Diversidad alfa de herbívoros, *Piper* e interacciones**

Con el objetivo de determinar la riqueza local, se estimó la riqueza específica (S) utilizando el número total de especies obtenidas para la comunidad de herbívoros, especies del género *Piper* y de sus interacciones, así como las abundancias de cada uno de sus componentes en cada sitio, a lo largo del gradiente altitudinal.

La diversidad alfa de herbívoros y plantas del género *Piper* fue estimada por medio del índice de Shannon, utilizando el Programa PAST (versión 4.9). La diversidad alfa de interacciones fue analizada por medio del índice de Shannon con la ayuda del paquete Bipartite (Dormann et al., 2008) de Rstudio ver 2.16 (R Development Core Team, 2022).

### **Descripción de la red de interacciones**

Para representar gráficamente la red de interacciones e identificar cómo se da el recambio a lo largo del gradiente altitudinal y que tan fuertes o débiles son las redes, se realizó un análisis de índices de red bipartita. Para esto, se utilizó una matriz de interacción que contiene a las especies de herbívoros en filas y a las especies de *Piper* en columnas. Este análisis determina el "enlace" de una o varias interacciones entre un par de especies llamadas "nodos" (un enlace desde el nivel trófico inferior (plantas del género *Piper*), otro enlace desde el superior (herbívoros), y el número de observaciones de un enlace llamados "bordes o interacciones" (Dormann et al., 2009; Datillo et al., 2018). Se utilizó el entorno estadístico R ver 2.16 (R Development Core Team, 2022) con el paquete "bipartite" (Dormann et al., 2008).

Con el fin de identificar el grado de conexión de la red, se estimó la densidad (D) de enlaces promedio de plantas del género *Piper* y sus insectos herbívoros. Este parámetro se calculó utilizando la relación del (L) número de interacciones/ (S) el número de especies de *Piper* y sus herbívoros respectivamente (Dattilo et al., 2018).

Para estimar la generalización de la red, se realizó un análisis de conectividad (C), el cual está determinado por el porcentaje de las interacciones observadas con respecto al total de posibles interacciones (Cheshire et al., 2021). En este análisis, (I) representa el número de interacciones observadas en la red, (M) es el número de especies de herbívoros multiplicado por el número de especies de plantas, que corresponde al tamaño de la matriz (Heleno et al., 2012).

Donde:

$$C = \frac{I}{M} 100$$

El valor de conectividad (C) va de 0-100%, donde 0% representa una alta especialización y 100% una alta generalización de la red.

## **Objetivo 2. Descripción del recambio en especies y en la identidad de interacciones a lo largo de un gradiente altitudinal.**

### **Recambio en especies y en la identidad de interacciones**

Para determinar cambios en la comunidad de herbívoros a lo largo del gradiente ambiental, se realizó el análisis UniFrac. Este método determina la diversidad beta utilizando información filogenética (Leprieun et al., 2012), puesto que mide la proporción de la historia evolutiva única de cada comunidad (Lozupone et al., 2011). Los valores de UniFrac fluctúan entre 0 (cuando las comunidades comparten las mismas ramas en el árbol filogenético) y 1 (cuando las comunidades son completamente diferentes y ninguna rama se comparte) (Leprieun et al., 2012). Para graficar las distancias obtenidas con UniFrac se realizó un PCoA, el cual es un método de ordenamiento que ayuda a visualizar las diferencias en los datos en un espacio euclidiano de pocas dimensiones (Zuur et al., 2007). Para este último análisis se utilizó el Programa PAST4 (versión 4.9).

Para determinar cambios en las comunidades de *Piper* a lo largo del gradiente altitudinal, se realizó un análisis de disimilitud de Bray-Curtis. Este índice arrojó una matriz, la cual fue utilizada para visualizar gráficamente las diferencias entre comunidades mediante un PCoA.

La diversidad beta de interacciones a lo largo del gradiente altitudinal se estimó utilizando el índice de disimilitud de Bray-Curtis y la función `betalinker_multi` en el paquete "bipartite R" dentro del programa R ver 2.16 (R Development Core Team, 2022). Con este método se particionan los componentes de la red. Los valores

obtenidos van de 0 (no existen diferencias entre pares) a 1 (existen diferencias entre pares) (Legendre 2014). Este análisis se realizó para identificar el valor de disimilitud por pares en las cinco bandas altitudinales:

Se compararon pares de redes y se tomó en cuenta los siguientes componentes:

Beta\_S, la disimilitud en la composición de especies.

Beta\_WN, la disimilitud entre las dos redes o la diversidad beta de interacción total.

Beta\_ST, la disimilitud (componente) explicada por la diferencia en la composición de la comunidad de especies.

**Objetivo 3. Determinar si existe una relación entre la diversidad de especies y la diversidad de interacciones en el género *Piper* y sus insectos herbívoros asociados a lo largo de un gradiente altitudinal.**

#### **Relación entre la diversidad de especies y la diversidad alfa de interacciones**

Para determinar la relación existente entre la diversidad de *Piper* y sus herbívoros con la diversidad de interacciones planta-herbívoro, se construyeron varios modelos lineales generalizados (GLM), los cuales nos permiten determinar qué variable explica mejor la diversidad de interacciones en el gradiente altitudinal (Müller et al., 2012). Para ello utilizamos la diversidad de herbívoros, diversidad de *Piper*, altitud y las interacciones entre estas, como criterio para la selección de los modelos. Al realizar el análisis de distribución de datos se determinó que los mismos no eran normales, por lo que se realizó una transformación logarítmica. Para determinar qué modelo era el que más se ajustaba a los datos, se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC, Akaike Information Criteria), un método de máxima verosimilitud que determina cuáles parámetros son los más probables a partir de los datos obtenidos (Fuentes et al., 2015).

### **Relación entre la diversidad de especies y la diversidad beta de interacciones**

Para determinar la relación que existe entre la disimilitud de *Piper*, herbívoros, distancias geográficas y la diversidad beta de interacciones planta-herbívoro, se construyeron modelos lineales generalizados (GLMs), utilizando valores promedio de la matriz de disimilitud de *Piper* y los promedios de la matriz de disimilitud filogenética (UniFrac) para los herbívoros, junto con datos de altitud. Los datos de altitud fueron transformados a distancias geográficas usando la función `sf: Simple Features for R` (Pebesma et al., 2018). Para determinar el modelo de mejor ajuste se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC).

## **CAPÍTULO III**

### **RESULTADOS**

#### **Hallazgos generales**

Se censaron un total de 1094 individuos de *Piper* agrupados en 62 especies. Para la recolección de herbívoros se revisó un promedio de 5 hojas por individuo, dando un total aproximado de 5470 hojas muestreadas. Se colectaron 75 larvas de herbívoros, de los cuales 60 fueron identificados utilizando métodos moleculares, y agrupados en 41 MOTUS (Anexo 1). Existieron 15 herbívoros que no se pudo realizar el análisis de barcoding debido a que el material era muy poco para la extracción de ADN o porque las secuencias no funcionaron para los análisis correspondientes.

#### **Objetivo 1: Descripción de las redes de interacciones planta-herbívoro en el género *Piper* a lo largo de un gradiente altitudinal.**

##### **Diversidad alfa de especies de *Piper* y sus herbívoros**

La riqueza del género *Piper* a lo largo del gradiente altitudinal está representada por un total de 62 especies y una abundancia de 1094 individuos. La banda altitudinal con más riqueza de especies es de la 0-500 m, albergando 24 especies (Anexo 2). Mientras que la banda altitudinal que posee la riqueza más baja es la banda que va de 500-1000 m, donde se encontraron solamente 9 especies de *Piper*. De acuerdo con el índice de Shannon, la banda altitudinal de 1000-1500 m presenta la mayor diversidad alfa ( $H' = 2.30$ ). Por otro lado, la banda altitudinal de 500-1000 m es la banda que presenta la diversidad alfa más baja dentro de todas las bandas ( $H' = 0.46$ ).

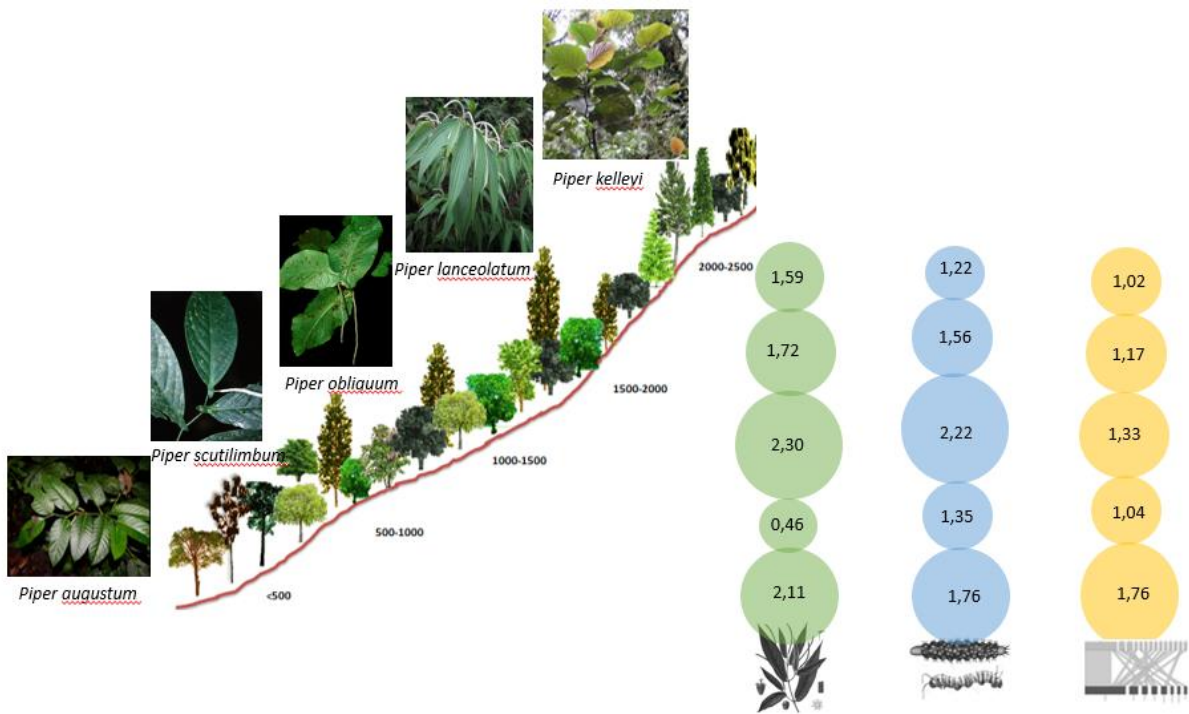
Con respecto a la riqueza en herbívoros se identificó un total de 73 larvas de Lepidóptera, 2 larvas de Hymenoptera y una larva de coleóptera alimentándose de las hojas de *Piper* a lo largo del gradiente altitudinal (Anexo 1). De estos, 60 individuos fueron identificados utilizando barcoding y los análisis de divergencia de secuencias COI agruparon a estos herbívoros en 41 MOTUS. La banda altitudinal más rica en especies fue de 0-500 m, albergando 14 MOTUS. La banda altitudinal que posee la riqueza más baja fue la de 500-1000 m, con 6 especies de herbívoros. De acuerdo con el índice de Shannon la banda altitudinal más diversa fue de 1000-1500 m ( $H' = 2.22$ ), mientras que la banda altitudinal que posee la diversidad alfa más baja fue la de 2000-2500 m ( $H' = 1.22$ ).

### **Redes de interacciones planta-herbívoro**

#### **Diversidad alfa de interacciones**

Con respecto a la diversidad alfa de interacciones planta-herbívoro, se identificó que existe una riqueza de 48 interacciones, con una abundancia de 60 interacciones presentes a lo largo del gradiente altitudinal. La banda altitudinal más rica en interacciones fue la de 0-500 m, albergando 17. La banda altitudinal de 500-1000 m fue la banda que presentó la riqueza más baja alojando 6 interacciones. De acuerdo con el índice de Shannon, la banda altitudinal más diversa es la de 0-500 m ( $H' = 1.76$ ), mientras que la banda altitudinal de 2000-2500 m fue la banda que presentó la diversidad más baja ( $H' = 1.02$ ) (Figura 2).

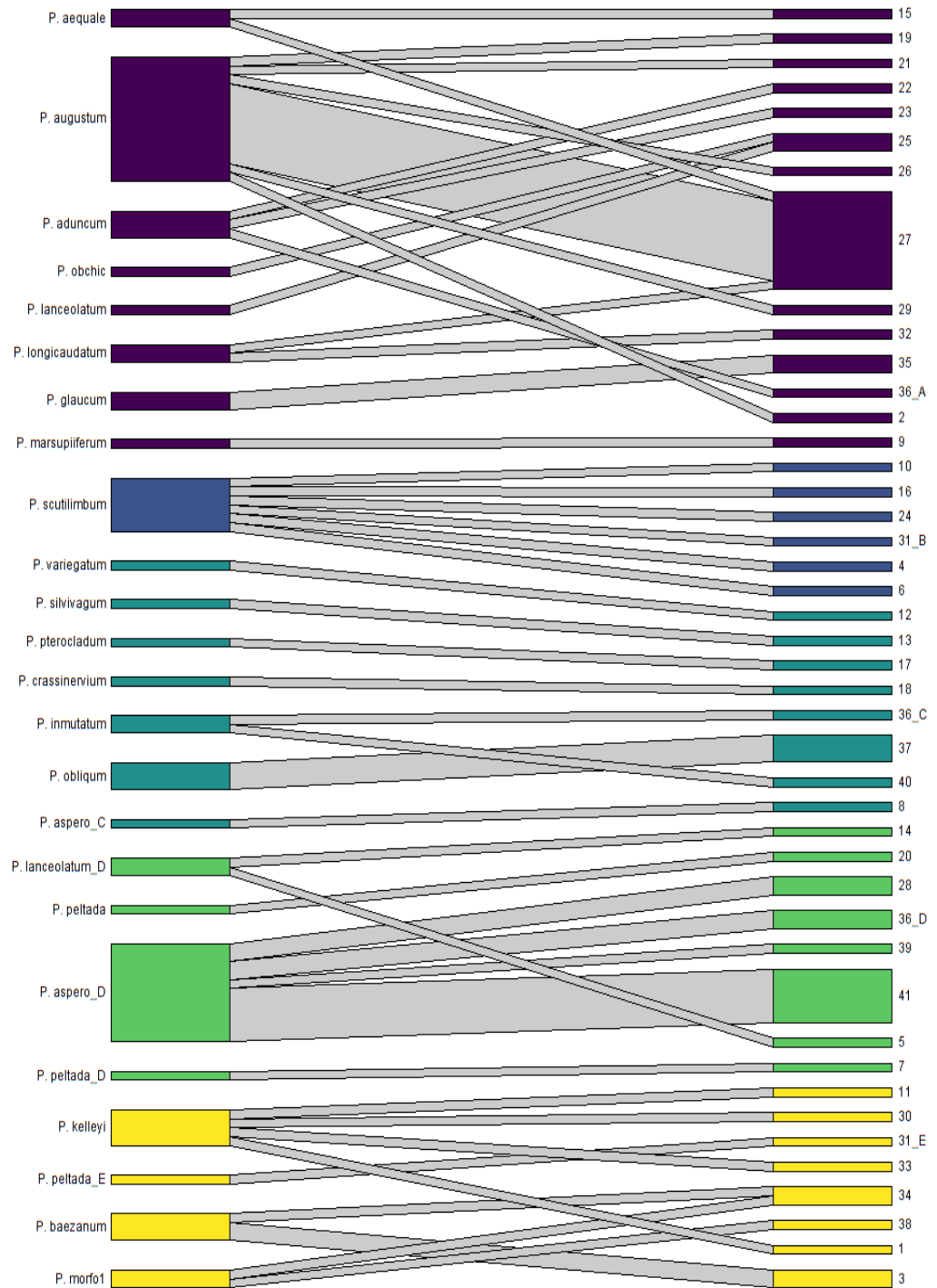
**Figura 2.** Representación gráfica de la diversidad alfa de *Piper*, herbívoros y sus interacciones a lo largo del gradiente altitudinal. Las especies de *Piper* incluidas en la figura son las más representativas en cada banda altitudinal. El tamaño de los círculos está relacionado al valor del índice de diversidad alfa de Shannon, a mayor valor, más grande el círculo.





## Red de interacciones planta-herbívoros

Dentro de la red de interacciones planta-herbívoro del género *Piper*, se observaron 48 interacciones en total a lo largo del gradiente altitudinal (Figura 3).



**Figura 3.** Red de interacciones del género *Piper* (izquierda) y sus insectos herbívoros (derecha) a lo largo del gradiente altitudinal. Morado representa a la banda altitudinal de 0-500 m, Azul representa a la banda altitudinal de 500-1000 m, Verde oscuro representa a la banda altitudinal de 1000-1500 m, Verde claro representa la banda altitudinal de 1500-2000 m y Amarillo representa la banda altitudinal de 2000-2500 m. El grosor de las líneas representa la abundancia de herbívoros que se alimentan de cada especie de *Piper*.

Dentro del análisis cuantitativo de la red se identificó que el porcentaje de conectividad que presenta cada red es relativamente bajo (menor al 35%), exceptuando la banda altitudinal de 500-1000 m, que presenta un valor de conectividad de 100% probablemente debido a que existe una sola especie hospedera de *Piper*. Con relación a la densidad promedio de enlaces se puede observar que *Piper* interactúa en promedio con 2 especies herbívoros, mientras que los herbívoros se alimentan de 1 especie de *Piper* en promedio (Tabla 1).

**Tabla 1.** Análisis cuantitativos de la red; C (conectividad), Riqueza de *Piper* dentro de la red, Densidad promedio de enlace para *Piper* L/S, Riqueza de herbívoros dentro de la red, Densidad promedio de enlaces para los herbívoros L/S, Riqueza de interacciones dentro de la red.

Banda altitudinal	C	Riqueza de <i>Piper</i>	L/S ( <i>Piper</i> )	Riqueza de herbívoros	L/S (Herbívoros)	Riqueza de interacciones
0-500 m	15%	8	2.12	14	1.21	17
500-1000 m	100%	1	6	6	1	6
1000-1500 m	14%	7	1.14	8	1	8
1500-2000 m	33%	3	2.6	8	1	8
2000-2500 m	28%	4	2.25	8	1.12	9

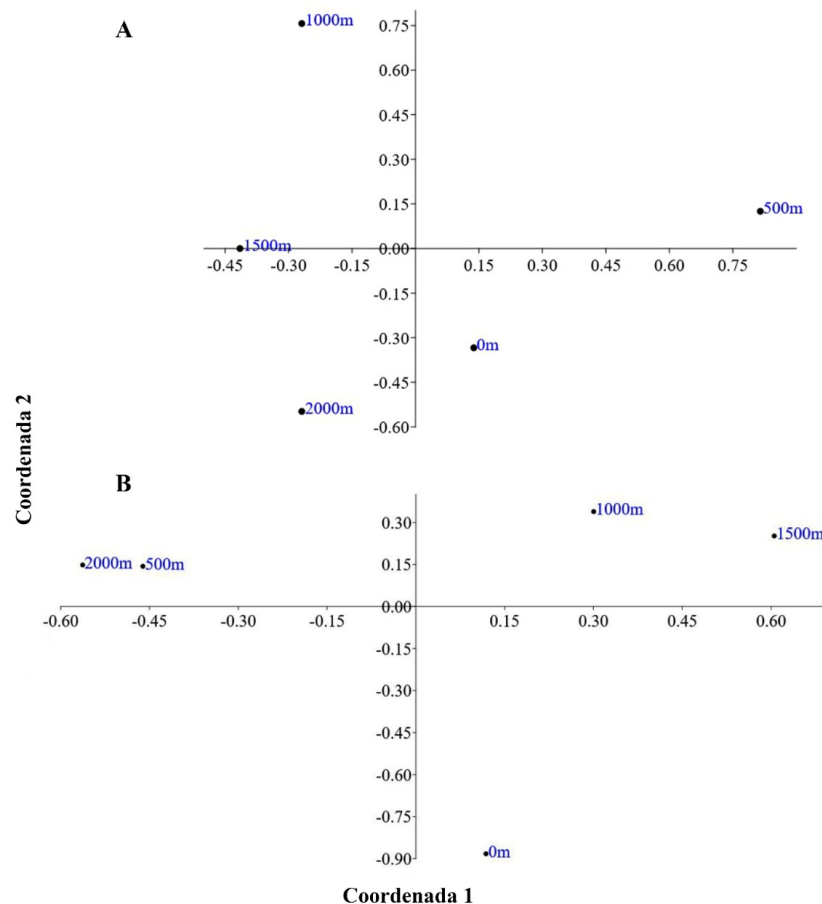
## **Objetivo 2. Descripción del recambio en especies y en la identidad de interacciones a lo largo de un gradiente altitudinal.**

### **Recambio en especies y en la identidad de interacciones**

La banda altitudinal con mayor recambio en la composición de especies de *Piper* se encuentra entre los 500-1000 m. En general, pocas especies del género *Piper* se comparten a lo largo del gradiente. Por ejemplo, *Piper lanceolatum* se encuentra en

las bandas altitudinales de 0-500 m y de 1500-2000 m. De la misma manera, *Piper aspero* se comparte entre las bandas altitudinales de 1000-1500 m y de 1500-2000 m. Finalmente, *Piper peltada* se encuentra en la banda altitudinal de 1500-2000 m y en la banda de 2000-2500 m (Figura 4A).

Usando la matriz de disimilitud con relación a la distancia filogenética (UniFrac) de los herbívoros, se pudo identificar que todas las bandas altitudinales comparten por lo menos un MOTU. El MOTU 36 (*Eois*, Geometridae) es el herbívoro que se comparte entre las bandas altitudinales de 0-500 m, 1000-1500 m y 1500-2000 m. Del mismo modo, el MOTU 31 (Lepidóptera) se encuentra en las bandas altitudinales entre 500-1000 m y 2000-2500 m respectivamente. Aunque estos MOTUS se compartan en todas las bandas altitudinales, la diversidad beta de herbívoros sigue siendo alta (Figura 4B).



**Figura 4.** Análisis de coordenadas principales (PCoA) de la comunidad de *Piper* (A), y de la comunidad de herbívoros (B) a lo largo del gradiente altitudinal. Los puntos más cercanos entre sí son los sitios que comparten alguna especie de *Piper* o herbívoro.

### **Diversidad beta de interacciones**

Los resultados de los análisis de redes bipartitas determinaron que la diversidad beta de interacciones planta-herbívoro en *Piper* es alta a lo largo del gradiente. Con respecto a la disimilitud de interacciones a lo largo del gradiente altitudinal, se pudo identificar que todas las comunidades son heterogéneas ya que no comparten ninguna interacción (Tabla 6).

En cuanto a la diversidad beta de interacciones, con relación a la disimilitud en la composición de especies, está representada por un bajo número de especies de herbívoros y *Piper* que se comparten a nivel de pares ( $S = 0.95$ ) pues se comparten solo tres especies: *Piper aspero*, *Piper lanceolatum* y *Piper peltada* y dos especies de herbívoros MOTU 31 y MOTU 36 a lo largo del gradiente (Tabla 2).

La diversidad beta de interacciones total, basada en la disimilitud de interacciones, es del 100% para toda la gradiente ya que ninguna de las interacciones se comparte dentro del gradiente altitudinal. Por lo tanto, estas interacciones son únicas ( $WN = 1$ ).

Con relación en la disimilitud en las comunidades de *Piper* y herbívoros ( $ST=1$ ) a lo largo del gradiente, se determinó que estas comunidades son completamente diferentes a lo largo del gradiente. Sin embargo, la disimilitud entre las bandas altitudinales de 1000-1500 m y de 1500-2000 m presenta un valor menor ( $ST = 0.97$ ), ya que estas bandas comparten *Piper aspero* y MOTU 36.

**Tabla 2.** Análisis de Diversidad Beta de interacciones mediante el método de Bray-Curtis; i y j son las bandas altitudinales comparadas entre sí, (S) disimilitud en la composición de especies, (WN) disimilitud total de la red, (ST) disimilitud en las comunidades de los componentes de la red.

i	j	S	WN	ST
0-500 m	1000-1500 m	1	1	1
0-500 m	1500-2000 m	0.88	1	1
0-500 m	2000-2500 m	1	1	1
0-500 m	500-1000 m	0.95	1	1
1000-1500 m	1500-2000 m	0.85	1	0,97
1000-1500 m	2000-2500 m	0.95	1	1
1000-1500 m	500-1000 m	1	1	1
1500-2000 m	2000-2500 m	0.95	1	1
1500-2000 m	500-1000 m	0.95	1	1
2000-2500 m	500-1000 m	1	1	1

**Objetivo 3. Determinar si existe una relación entre la diversidad de especies y la diversidad de interacciones en el género *Piper* y sus insectos herbívoros asociados a lo largo de un gradiente altitudinal.**

#### **Relación entre la diversidad de especies y la diversidad alfa de interacciones**

Para identificar si la diversidad de herbívoros, la diversidad de *Piper*, la altitud o la suma de estas variables son los responsables de determinar la diversidad de interacciones a lo largo del gradiente altitudinal, se construyeron varios modelos GLMs (modelos lineales generalizados). Se elaboraron ocho posibles modelos, los cuales usaron las variables predictoras de forma simple y combinadas (Tabla 3). El Criterio de Información de Akaike, determinó que el modelo que incluía únicamente la diversidad de herbívoros sería el que mejor está explicando la diversidad alfa de interacciones a lo largo del gradiente altitudinal. El modelo escogido resultó ser uno de los modelos más simples (Tabla 1), el cual muestra que la diversidad alfa de interacciones tiene una relación positiva con la diversidad de herbívoros. Es decir, un incremento en la diversidad de especies de insectos herbívoros se traduce en un incremento en la diversidad alfa de interacciones (Tabla 4).

**Tabla 3.** Resultados de los modelos lineales generalizados utilizando como variable predictora a la diversidad alfa de interacciones a lo largo del gradiente altitudinal. dAICc: Criterio de información de Akaike corregido para tamaños de muestras pequeñas. df son los grados de libertad. dAICc diferencia en puntuaciones entre modelos. Wi: AIC peso (nivel de apoyo a un modelo, peso máximo=1).

Modelo	dAICc	df	Wi:AIC
Diversidad alfa interacciones~Diversidad herbívoros	0	3	0.8454
Diversidad alfa interacciones~1	9	2	0.0093
Diversidad alfa interacciones~Diversidad de herbívoros+Diversidad de <i>Piper</i>	5.8	4	0.0467
Diversidad alfa interacciones~Diversidad de herbívoros+Diversidad de <i>Piper</i> *Herbívoros+ <i>Piper</i>	9.8	5	0.0063
Diversidad alfa interacciones~Altitud	11.7	3	0.0024
Diversidad alfa interacciones~Diversidad de <i>Piper</i>	13.3	3	0.0011
Diversidad alfa interacciones~Diversidad de herbívoros+Diversidad de <i>Piper</i> + Altitud	13.4	5	0.0011
Diversidad alfa interacciones~Diversidad de herbívoros+Diversidad de <i>Piper</i> *Herbívoros+ <i>Piper</i> +Altitud	23.7	6	<0.001

**Tabla 4.** Parámetros estimados (estimado, error estándar, valor de t) para la variable predictora de los modelos seleccionados con relación a la diversidad alfa de interacciones.

Modelo	Estimado	Error estándar	Valor de t
Diversidad alfa interacciones~Diversidad herbívoros	0,6261	0,1854	3,376

## Relación entre la disimilitud de especies y la diversidad beta de interacciones

Los resultados basados en los diferentes modelos lineares generalizados (GLMs) determinaron que los modelos que mejor explican los patrones observados de diversidad beta de interacciones incluyen la influencia del recambio o disimilitud entre las comunidades de *Piper*, y el incremento en las distancias geográficas presentes a lo largo del gradiente altitudinal. Siendo la disimilitud entre las comunidades de *Piper* el predictor más importantes en términos de determinar los patrones de diversidad beta de interacciones (Tabla 5). El modelo seleccionado sugiere que la diversidad beta de interacciones tiene una relación positiva con la disimilitud en las comunidades de *Piper*. Es decir, un incremento en la disimilitud de las comunidades de *Piper* se traduce en un incremento en la diversidad beta de interacciones a lo largo del gradiente altitudinal. (Tabla 6).

**Tabla 5.** Modelo lineal generalizado utilizando como variable predictora a la diversidad beta de interacciones, la disimilitud de *Piper* y sus herbívoros y las distancias geográficas a lo largo del gradiente altitudinal. AICc: Criterio de información de Akaike corregido para tamaños de muestras pequeñas. Df son los grados de libertad. dAICc diferencia en puntuaciones entre el mejor modelo (listado primero) y cada modelo de la competencia. Wi: AIC peso (nivel de apoyo a un modelo, peso máximo=1).

Modelo	dAICc	df	Wi:AIC
Diversidad beta interacciones~Disimilitud <i>Piper</i>	0.0	3	0.5224
Diversidad beta interacciones~ Distancias geográficas	1.4	3	0.2546
Diversidad beta interacciones~Disimilitud herbívoros	2.9	3	0.1240
Diversidad beta interacciones~ Disimilitud <i>Piper</i> + Distancias geográficas	3.7	4	0.0802
Diversidad beta interacciones~ Disimilitud <i>Piper</i> +Distancias geográficas	6.9	4	0.0167
Diversidad beta interacciones~Disimilitud herbívoros + Disimilitud <i>Piper</i> + Distancias geográficas	12.4	5	0.0011
Diversidad beta interacciones~Disimilitud herbívoros*Disimilitud <i>Piper</i> + Distancias geográficas	12.4	5	0.0011
Diversidad beta interacciones~Disimilitud herbívoros+ Distancias geográficas* Disimilitud <i>Piper</i> + Distancias geográficas	27.4	6	<0.001
Diversidad beta interacciones~Disimilitud herbívoros+ Disimilitud <i>Piper</i> * Disimilitud herbívoros +Disimilitud <i>Piper</i> + Distancias geográficas	27.4	6	<0.001

**Tabla 6.** Parámetros estimados (estimado, error estándar, valor de t) para las variables predictoras de los modelos seleccionados con relación a la diversidad beta de interacciones.

<b>Modelo</b>	<b>Estimado</b>	<b>Error estándar</b>	<b>Valor de t</b>
Diversidad beta interacciones~Disimilitud <i>Piper</i>	0.213552	0.09747	2.191



## CAPÍTULO IV

### DISCUSIÓN

La diversidad de interacciones es un nuevo eje de la diversidad biológica que nos ayuda a entender cómo la dinámica de los ecosistemas se podría mantener o modificar si alguno de los componentes de las redes se pierde. Por ejemplo, como consecuencia oculta de la extinción de especies. Por lo tanto, la diversidad de interacciones debería ser considerada en estudios ecológicos, sobre todo en los bosques tropicales, ya que estos ecosistemas son mucho más complejos y dinámicos (Dattilo et al., 2018).

Dentro de los factores que afectan la diversidad de interacciones, se mencionan a los gradientes altitudinales ya que estos influyen directamente en la composición y distribución de especies, en la calidad de las plantas hospederas, en la depredación, y en el parasitismo (Rodríguez-Castañeda et al., 2010, Dyer 2010, Pardikes et al., 2018). En nuestro estudio, aunque la altitud no estuvo directamente asociada con la diversidad de herbívoros y de especies del género *Piper* a lo largo del gradiente, la diversidad de interacciones si presentó una asociación directa con el aumento en la altitud (Figura 2), tomando en cuenta que la banda altitudinal que va de 500-1000 m presenta solo 6 interacciones y podría estar modificando este patrón. Los resultados de los modelos utilizados nos indican que la diversidad de interacciones estaría influenciada en mayor medida por la diversidad y composición de la comunidad de herbívoros a nivel local, y a lo largo del gradiente, por la diversidad y composición de sus especies hospederas de *Piper* (Tabla 3 y Tabla 5), con la diversidad alfa y beta de interacciones incrementando a lo largo del gradiente a medida que la diversidad y disimilitud de la comunidad de herbívoros y sus plantas hospederas aumentan respectivamente. En términos de la diversidad beta, estos resultados concuerdan con lo encontrado por Novotny et al., (2006) y Dyer (2010) los cuales documentan que la diversidad de interacciones está estrechamente ligada con una mayor diversidad y riqueza de plantas hospederas. Sin embargo, a diferencia de las redes documentadas en estos estudios,

nuestra red presenta una alta especialización debido a que los herbívoros solo se están alimentando de 1 o 2 especies de *Piper* respectivamente, concordando con lo encontrado con Rodríguez-Castañeda et al., 2010 el cual determinó que los trópicos albergan especies de herbívoros especializadas con una baja capacidad de dispersión.

**Objetivo 1: Descripción de las redes de interacciones planta-herbívoro en el género *Piper* a lo largo de un gradiente altitudinal.**

**Diversidad alfa de *Piper* y herbívoros**

La diversidad de plantas en los trópicos puede llegar a superar por diez las especies que se encuentran en 10.000 km<sup>2</sup> con relación a bosques templados (Novotny et al., 2006). Con relación a *Piper* la riqueza de este género está sobre las 1000 especies registradas para los trópicos (Rodríguez-Castañeda et al., 2010) y en Ecuador aproximadamente 300 especies de este género se encuentran registradas, de las cuales 157 son nativas y 61 endémicas (Callejas et al., 2017). Dentro de nuestro estudio se identificaron 62 especies de *Piper* representando de esta manera el 21% de las especies de este género para Ecuador.

En el caso del orden Lepidóptera, el cual es el más grupo más diverso de herbívoros, y específicamente de la familia Geometridae, (Brehm et al., 2007) se ha determinado que el pico de diversidad se encuentra en altitudes entre los 500-2100 m.s.n.m. Del mismo modo, Beck et al., 2016 identificó que la mayor riqueza de polillas de la familia Geometridae se encuentra en altitudes medias y no tiene relación directa con factores abióticos como el clima o la geografía. En este estudio, la comunidad de herbívoros asociada a *Piper* presentó una dinámica parecida, ya que la mayor diversidad de herbívoros se encuentra entre los 1000-1500 m.s.n.m y estos pertenecen en su mayoría a la familia Geometridae (Anexo 1).

Por otro lado, Rodríguez-Castañeda et al., (2010) identificó que el pico en la diversidad de *Piper* se encuentra en zonas bajas y esta disminuye con el aumento en la altitud. Condiciones ambientales como la temperatura, la cual es constante en zonas bajas y aumentan con la altitud, estaría generando y manteniendo esta diversidad.

Nuestros resultados presentan una dinámica diferente, pues la mayor diversidad de *Piper* se encuentra entre los 1000-1500 m.s.n.m (Figura 2), aunque la riqueza de *Piper* si es mayor en las zonas bajas. Esta diferencia podría estar relacionada con que el análisis de diversidad de Shannon toma en cuenta las abundancias relativas de cada una de las especies presentes en cada sitio. En este caso, la banda altitudinal de 1000-1500 m presenta la mayor equitatividad con relación a la abundancia relativa de sus especies.

Estudios realizados en zonas templadas (Moreira et al., 2018) identifican que la estabilidad climática presente en las zonas bajas podría permitir una mayor diversidad en todos los componentes de una red de interacciones. Además, las especies de plantas presentes en las zonas más bajas y cálidas en los bosques templados europeos presentan una mayor cantidad de defensas químicas ya que sufren de mayor presión por parte de sus herbívoros (mayor diversidad de especies de herbívoros en zonas bajas), y estas van disminuyendo a la par que aumenta la altitud (Pitteloud et al., 2020).

### **Redes de interacciones planta-herbívoro**

#### **Diversidad de interacciones**

El análisis de redes de interacción en cualquier nivel es fundamental para comprender como los ecosistemas se mantienen estables en el tiempo y espacio. Para redes planta-polinizador a lo largo de un gradiente altitudinal en Arizona, se determinó que estas se vuelven más anidadas y exhiben una menor especialización general en la red (Cheshehire et al., 2021). En contraste, en nuestro análisis de redes ecológicas entre *Piper* y sus herbívoros a lo largo del gradiente altitudinal se pudo identificar que la mayoría de la red está directamente relacionada con la variabilidad de sus componentes a lo largo del gradiente (Figura 3) y presentan una mayor especialización general de la red (Tabla 2).

En el género *Piper*, es bien documentada la especificidad que presenta la familia de herbívoros Geometridae, con una dieta limitada de una a dos especies de *Piper* por especie de herbívoro (Conna et al., 2009; Strutzenberger y Fiedler et al., 2011). En este estudio, encontramos 37 herbívoros asociados con *Piper* que pertenecen a la familia

Geometridae, y específicamente al género *Eois* (Anexo 1), representando así el 62% de la comunidad de herbívoros. Esta alta especificidad podría deberse a la alta diversidad fitoquímica que presenta el género, con aproximadamente 667 metabolitos secundarios identificados (Conna et al., 2009). Por ejemplo, Glassmire et al., (2019), determinó que existe una relación entre la diversidad fitoquímica de *Piper kelleyi* y la especialización de los herbívoros asociados de la familia Geometridae (*Eois*). Así mismo, Strutzenberger y Fiedler et al., (2011) encontraron que la disponibilidad de especies de *Piper* dentro de los bosques andinos estaría influyendo en la diversificación y evolución del género *Eois*.

## **Objetivo 2. Descripción del recambio en especies y en la identidad de interacciones a lo largo de un gradiente altitudinal.**

### **Recambio en especies y en la identidad de interacciones**

#### **Diversidad beta de herbívoros y *Piper***

Los gradientes ambientales presentan variables interrelacionadas que podrían estar afectando a la diversidad beta per se. La diversidad beta de herbívoros presentes en nuestro estudio determina que existe un alto recambio de especies dentro de todo el gradiente, pues solo 2 MOTUS son compartidos dentro de las bandas altitudinales (Figura 3), presentando de esta manera una alta especificidad, como se ha documentado para bosques tropicales en general (Rodríguez-Castañeda et al., 2010). Esto concuerda con lo que encontró Brehm et al. (2003) donde determina que la diversidad beta de herbívoros de la familia Geometridae en un bosque montano lluvioso andino está relacionada directamente con la altitud y la temperatura ambiental.

En general, los bosques tropicales presentan una estructura vegetal altamente heterogénea con relación al gradiente altitudinal (Paulsch, 2002). Esta heterogeneidad podría ser una respuesta a la variación en variables abióticas, tales como pendiente, disponibilidad de nutrientes, temperatura, precipitación, que se presentan a lo largo de gradientes altitudinales (Paulsh, 2002). Resultados de este estudio son congruentes con este patrón ya que la composición de especies de *Piper* muestra la tendencia a ser

comunidades altamente heterogéneas a lo largo del gradiente altitudinal de los Andes Norte, con apenas tres especies de *Piper* compartidas a lo largo del gradiente.

**Objetivo 3. Determinar si existe una relación entre la diversidad de especies y la diversidad de interacciones en el género *Piper* y sus insectos herbívoros asociados a lo largo de un gradiente altitudinal.**

### **Diversidad beta de interacciones**

Identificar cómo la diversidad beta de interacciones varía a lo largo de un gradiente ambiental, y cuáles son los propulsores de esta variación, sigue siendo un tema complicado de descifrar. Por ejemplo, para Burkle y Alarcón (2011) la disimilitud de las interacciones mutualistas a lo largo de un gradiente ambiental no fue explicada directamente por la disimilitud en las comunidades de plantas y polinizadores. Sino más bien, esta disimilitud estaría relacionada con la rotación en la composición de especies y el recableado de las interacciones que pueden ocurrir a lo largo de los años, generando de esta manera redes más generalistas. En cambio, para CaraDonna et al., (2017) el impulsor principal en la diversidad beta de interacciones polinizador-planta estaría determinada por el recableado de las interacciones en lugar de por la rotación de especies, pues existe un reensamblaje de interacciones de especies. En un sistema de interacciones diferente, Poisot et al. (2012), en cambio, no encontraron un patrón en la diversidad beta de interacciones y sus componentes dentro de una red huésped-parásitos.

Para interacciones antagónicas, se ha propuesto que el cambio en cuatro componentes de la red podría afectar los patrones de la diversidad beta de interacciones; el recambio de las especies de plantas y sus herbívoros, de especies de plantas y no de herbívoros, de herbívoros y no de plantas y la preferencia del herbívoro en la red trófica (Novotny 2009). En este estudio, el recambio en la composición de la comunidad de especies de *Piper*, sería el componente que más influencia tiene en los patrones de diversidad beta de interacciones a lo largo del gradiente altitudinal, concordando con lo encontrado por Dyer (2010) y Novotny et al (2006) en donde la

diversidad de interacciones está estrechamente ligada con una mayor diversidad y riqueza de plantas hospederas.

En nuestro estudio, la alta diversidad beta en interacciones es el resultado del alto recambio o disimilitud que encontramos entre ensamblajes locales de plantas hospederas, así como de la especificidad en la utilización de la planta hospedera por parte de los herbívoros de *Piper* a escala local (Novotny 2002; Novotny et al. 2006). Este patrón refleja el hecho de que la identidad de las interacciones no es redundante, tal como lo demostró el análisis de conectividad donde en general menos del 35% de las redes se repiten en cada banda altitudinal (Tabla 2). Cambios abruptos en factores ambientales como la temperatura a lo largo de gradientes espaciales imponen restricciones fisiológicas tanto a herbívoros como a plantas impidiendo su dispersión y creando comunidades únicas en cada banda altitudinal q (Novotny 2002). En los Andes norte, nuestros resultados sugieren que las redes de interacciones únicas presentes en cada banda altitudinal podrían estar geográficamente estructuradas y posiblemente determinadas por fuerzas selectivas que operan a escala local (Poisot et al., 2012).

Nuestros resultados también plantean la posibilidad de que las características de las redes de interacciones entre las especies de plantas hospederas de *Piper* y sus herbívoros asociados pueden hacer que esta red sea más vulnerable a los efectos del cambio climático. Así, nuevas combinaciones de interactores pueden formarse en cada banda altitudinal debido a la expansión o contracción del rango de distribución de especies de plantas por efecto del cambio climático. Esto a su vez, tendría un efecto negativo en la red de interacción de las especies de plantas y herbívoros previamente coexistiendo en un ensamblaje local, provocando extinciones locales de especies de herbívoros especialistas o reducción drástica de su abundancia.

## CAPÍTULO V

### CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

#### **Conclusiones**

Resultados de este estudio demuestran que las redes ecológicas no son estáticas y están influenciadas por un sin número de componentes que varían temporal y espacialmente. Debido a que las plantas y sus herbívoros asociados son los grupos más diversos en un bosque tropical, el estudio de los cambios en la presión que ejercen los herbívoros sobre las comunidades de plantas y por ende en la diversidad de interacciones a lo largo de un gradiente altitudinal es fundamental para comprender la estructura y la dinámica de los ecosistemas tropicales. Los trabajos que documentan las redes tróficas son fundamentales a largo plazo, pues pueden generar datos esenciales al momento de generar proyectos de conservación de ecosistemas.

La presión que ejercen los herbívoros estaría determinando la diversidad de interacciones a nivel local, mientras que el recambio de especies en las comunidades de *Piper* sería el precursor de una alta diversidad beta a lo largo de la gradiente ambiental, permitiendo de esta manera que ninguna de las interacciones se comparta en ninguna de las bandas altitudinales. Aunque la altitud no es la variable que determina directamente estos cambios, debemos tener en cuenta que los gradientes altitudinales podrían estar ejerciendo una presión selectiva a la comunidad de herbívoros y determinando cambios en la amplitud de la dieta y la especialización.

## **Recomendaciones**

El estudio y análisis de las redes ecológicas sigue siendo un campo de la ecología que debería ser evaluado constantemente, debido a que nos ayuda a comprender de mejor manera como los ecosistemas funcionan y evolucionan en el tiempo y espacio. Por otro lado, al conservar redes ecológicas se estaría conservando la funcionalidad del ecosistema. Por lo que se sugiere que los estudios de diversidad no solo tomen en cuenta a especies en específico, sino a toda la red en la cual las especies son parte.

Por otra parte, la presión generada por el cambio climático (aumento en la temperatura y cambio en los patrones de estacionalidad) podrían ser un factor importante al momento en que las interacciones se puedan dar. La asincronía fenológica podría cumplir un papel fundamental en la cantidad y calidad de las posibles interacciones que se puedan generar en los ecosistemas, pues podrían cambiar la composición de las comunidades de plantas y sus insectos asociados por ejemplo al momento de atrasar o adelantar la producción de hojas nuevas, principal alimento de los insectos herbívoros.

Se recomienda que en próximos estudios dirigidos a identificar la diversidad de interacciones en un gradiente ambiental también se tomen en cuenta variables ambientales (temperatura, cobertura vegetal, precipitación). Dichos factores ambientales también podrían estar ejerciendo presión selectiva, como en el caso del género *Piper*, el cual se ve afectado directamente por factores como la luz al momento de generar compuestos químicos en respuesta a la defensa contra la herbivoría. La utilización de experimentos de trasplantes recíprocos podría ser muy útiles en determinar la contribución relativa tanto de los factores abióticos como de los bióticos en la alta diversidad beta de interacciones a lo largo del gradiente altitudinal.



## LITERATURA CITADA

- Baselga, A. (2008) Determinants of species richness, endemism and turnover in European longhorn beetles. *Ecography*, 31, 263–271.
- Baselga, A. (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*.
- Beck, J., McCain, C. M., Axmacher, J. C., Ashton, L. A., Bärtschi, F., Brehm, G., & Novotny, V. (2017). Elevational species richness gradients in a hyperdiverse insect taxon: a global meta-study on geometrid moths. *Global Ecology and Biogeography*, 26(4), 412-424.
- Blaxter, M., Mann, J., Chapman, T., Thomas, F., Whitton, C., Floyd, R., & Abebe, E. (2005). Defining operational taxonomic units using DNA barcode data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1462), 1935–1943.
- Brehm, G., Süssenbach, D., & Fiedler, K. (2003). Unique elevational diversity patterns of geometrid moths in an Andean montane rainforest. *Ecography*, 26(4), 456-466.
- Brehm, G., Homeier, J., & Fiedler, K. (2003). Beta diversity of geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) in an Andean montane rainforest. *Diversity and Distributions*, 9(5), 351-366.
- Burkle, L. A., & Alarcón, R. (2011). The future of plant–pollinator diversity: understanding interaction networks across time, space, and global change. *American journal of botany*, 98(3), 528-538.
- Callejas, R., Santiana, J., Tye, A. 2017. Piperaceae. En: León-Yáñez, S., R. Valencia, N. Pitmam, L. Endara, C. Ulloa Ulloa y H. Navarrete (Eds). *Libro Rojo de Plantas Endémicas del Ecuador*. Publicaciones del Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.

- CaraDonna, P. J., Petry, W. K., Brennan, R. M., Cunningham, J. L., Bronstein, J. L., Waser, N. M., & Sanders, N. J. (2017). Interaction rewiring and the rapid turnover of plant–pollinator networks. *Ecology letters*, 20(3), 385-394.
- Carstensen, D. W, Sabatino M, Trøjelsgaard K, Morellato LPC (2014) Beta Diversity of Plant-Pollinator Networks and the Spatial Turnover of Pairwise Interactions. *PLoS ONE* 9(11): e112903.
- Chesshire, P. R., McCabe, L. M., & Cobb, N. S. (2021). Variation in Plant–Pollinator Network Structure along the Elevational Gradient of the San Francisco Peaks, Arizona. *Insects*, 12(12), 1060.
- Coley, P. D., Lokvam, J., Rudolph, K., Bromberg, K., Sackett, T. E., Wright, L., ... & Kursar, T. A. (2005). Divergent defensive strategies of young leaves in two species of *Inga*. *Ecology*, 86(10), 2633-2643.
- Cullings, K.W. (1992). Design and testing of a plant-specific PCR primer for ecological and evolutionary studies. *Molecular Ecology* 1:233-240.
- Cuyckens, E., Malizia, L y Cecilia Blundo. (2015). Composición, diversidad y estructura de comunidades de árboles en un gradiente altitudinal de selvas subtropicales de montaña (Serranías de Zapla, Jujuy, Argentina). *Madre y Bosques*.
- Dell, J. E., Salcido, D. M., Lumpkin, W., Richards, L. A., Pokswinski, S. M., Loudermilk, E. L., y Dyer, L. A. (2019). Interaction diversity maintains resiliency in a frequently disturbed ecosystem. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 145.
- Dormann, CF., Gruber, B & Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *R News*, 8, 8-11.
- Dormann, C., Fründ, J., Blüthgen, N & Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2: 7–24.

- Dormann, C.F. Using bipartite to describe and plot two-mode networks in R. R Package Version 2020, 4, 1–28.
- Doyle, J.J. and J.L. Doyle. (1987). A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemistry Bulletin* 19:11-15.
- Dyer, L. A., & Palmer, A. D. (Eds.). (2004). Piper: a model genus for studies of phytochemistry, ecology, and evolution (pp. 117-134). New York: Kluwer academic/Plenum publishers.
- Dyer, L.A. et al. (2007). Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature*, 448, 696-699.
- Dyer, L. A., Walla, T. R., Greeney, H. F., Stireman III, J. O., & Hazen, R. F. (2010). Diversity of interactions: a metric for studies of biodiversity. *Biotropica*, 42(3), 281-289.
- Dyer, L. A., Letourneau, D. K., Chavarria, G. V., & Amoretti, D. S. (2010). Herbivores on a dominant understory shrub increase local plant diversity in rain forest communities. *Ecology*, 91(12), 3707-3718.
- Ehrlich, P.R., & Raven, P.H. (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Endara, M. J., Weinhold, A., Cox, J. E., Wiggins, N. L., Coley, P. D., y Kursar, T. A. (2015). Divergent evolution in antiherbivore defences within species complexes at a single Amazonian site. *Journal of Ecology*, 103(5), 1107-1118.
- Evans DM, Kitson JJN, Lunt DH et al (2016) Merging DNA metabarcoding and ecological network analysis to understand and build resilient terrestrial ecosystems. *Funct Ecol* 30:1904–1916.
- Fernandez-Conradi, P., Mocellin, L., Desfossez, E., Rasmann, S. (2020). Seasonal changes in arthropod diversity patterns along an Alpine elevation gradient. *Ecological Entomology*.

- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., Vrijenhoek, R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol Mar Biol Biotechnol.* (1994). Oct;3(5):294-9.
- Fuentes M, Óscar A., Arganis Juárez, M. L., Domínguez Mora, R., Fuentes Mariles, G. E., & Rodríguez Vázquez, K. (2015). Maximización de la función de Verosimilitud de Distribuciones de Probabilidad usando Algoritmos Genéticos. *Ingeniería Del Agua*, 19(1), 17–29.
- Futuyma, D. J., & Agrawal, A. A. (2009). Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(43), 18054-18061.
- Gentry, AH. (2001). Patrones de diversidad y composición florística en los bosques de las montañas neotropicales. In: M. Kapelle y A.D. Brown, eds. *Bosques nublados del Neotrópico*. INBio. San José. p:85-123.
- Glassmire, A. E., Philbin, C., Richards, L. A., Jeffrey, C. S., Snook, J. S., y Dyer, L. A. (2019). Proximity to canopy mediates changes in the defensive chemistry and herbivore loads of an understory tropical shrub, *Piper kelleyi*. *Ecology letters*, 22(2), 332-341.
- Hebert, P. D., Penton, E. H., Burns, J. M., Janzen, D. H., & Hallwachs, W. (2004). Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(41), 14812-14817.
- Heleno, R., Devoto, M., & Pocock, M. (2012). Connectance of species interaction networks and conservation value: Is it any good to be well connected? *Ecological Indicators*, 14(1), 7–10.
- Janzen, DH. (1967). Why mountain passes are higher in the tropics. *American Naturalist*, 101, 233-247.

- Jaramillo, M. A., y Manos, P. S. (2001). Phylogeny and patterns of floral diversity in the genus *Piper* (Piperaceae). *American Journal of Botany*, 88(4), 706–716.
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., ... & Drummond, A. (2012). Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28(12), 1647-1649.
- Kursar, T. A., Dexter, K. G., Lokvam, J., Pennington, R. T., Richardson, J. E., Weber, M. G., ... & Coley, P. D. (2009). The evolution of antiherbivore defenses and their contribution to species coexistence in the tropical tree genus *Inga*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(43), 18073-18078.
- Lienhard, A., y Schäffer, S. (2019). Extracting the invisible: obtaining high quality DNA is a challenging task in small arthropods. *PeerJ*, 7, e6753.
- Legendre, P. (2014). Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23(11), 1324–1334.
- Lewinsohn, T. M., y Roslin, T. (2008). Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters*, 11(4), 398-416.
- Longino, J., y Colwell, R. (2011). Density compensation, species composition, and richness of ants on a neotropical elevational gradient. *Ecosphere* 2(3):1-20.
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2013). Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental. Subsecretaría de Patrimonio Natural. Quito.
- Moreira, X., Castagneyrol, B., Abdala-Roberts, L., Berny-Mier y Teran, J. C., Timmermans, B. G., Bruun, H. H., ... & Tack, A. J. (2018). Latitudinal variation in plant chemical defences drives latitudinal patterns of leaf herbivory. *Ecography*, 41(7), 1124-1134.

- Moreira, X., Petry, W. K., Mooney, K. A., Rasmann, S., & Abdala-Roberts, L. (2018). Elevational gradients in plant defences and insect herbivory: recent advances in the field and prospects for future research. *Ecography*, 41(9), 1485-1496.
- Müller, Marlene. "Generalized linear models." In *Handbook of Computational Statistics*, pp. 681-709. Springer, Berlin, Heidelberg, 2012.
- Novotny, V., Miller, S. E., Hulcr, J., Drew, R. A. I., Basset, Y., Janda, M., Weiblen, G. D. (2002). Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature*, 448(7154), 692–695.
- Novotny, V. (2006). Why Are There So Many Species of Herbivorous Insects in Tropical Rainforests? *Science*, 313(5790), 1115–1118.
- Novotny, V., & Weiblen, G. D. (2005). From communities to continents: beta diversity of herbivorous insects. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 463-475). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.
- Novotny, V. (2009). Beta diversity of plant–insect food webs in tropical forests: a conceptual framework. *Insect Conservation and Diversity*, 2(1), 5-9.
- Parmar, V.S., Jain, S.C., Bisht, K.S., Jain, R., Taneja, P., Jha, A., Tyagi, O.D., Prasad, A.K., Wengel, J., Olsen, C.E. and Boll, P.M., (1997). Phytochemistry of the genus *Piper*. *Phytochemistry*, 46(4), pp.597-673.
- Pardikes, N. A., Lumpkin, W., Hurtado, P. J., y Dyer, L. A. (2018). Simulated tri-trophic networks reveal complex relationships between species diversity and interaction diversity. *PLOS ONE*, 13(3), e0193822.
- Paulsch, A. (2002). Development and application of a classification system for undisturbed and disturbed tropical montane forests based on vegetation structure (Doctoral dissertation).

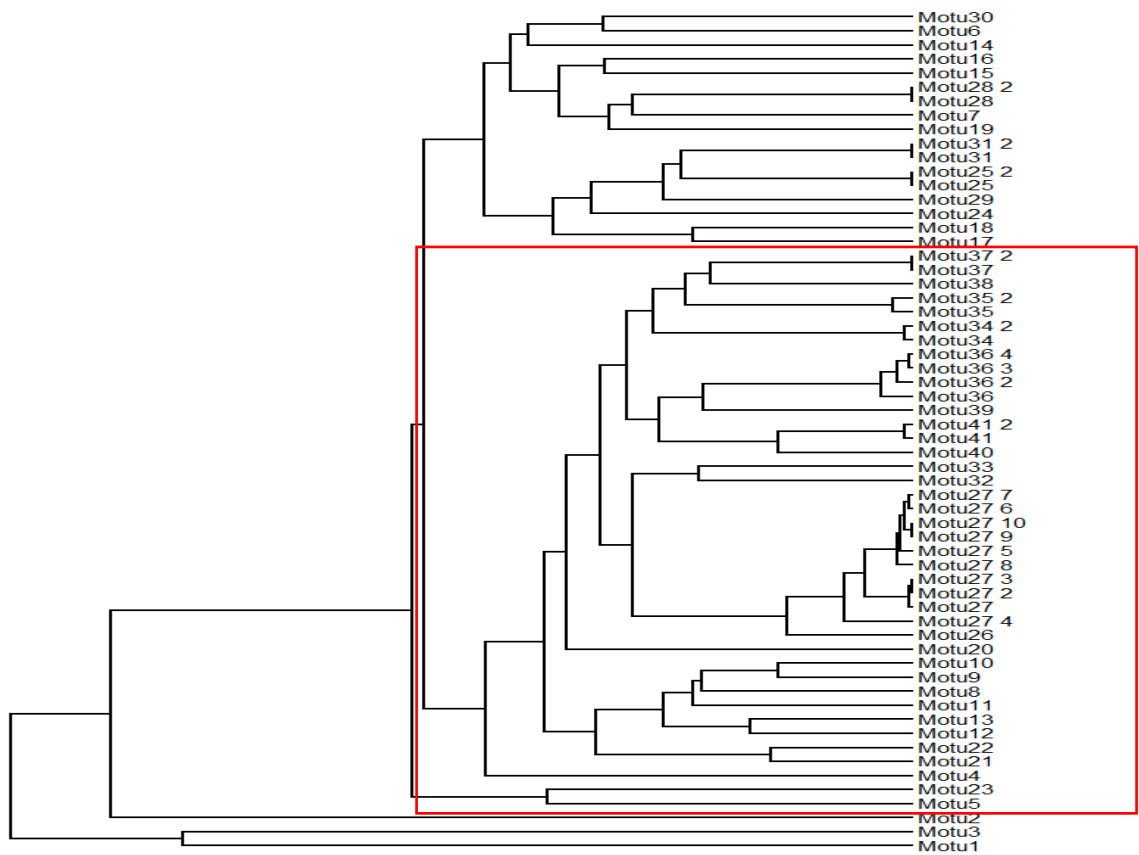
- Pellissier, L., Fiedler, K., Ndribe, C., Dubuis, A., Pradervand, J.-N., Guisan, A., y Rasmann, S. (2012). Shifts in species richness, herbivore specialization, and plant resistance along elevation gradients. *Ecology and Evolution*, 2(8), 1818–1825.
- Pitteloud, C., Walser, J. C., Descombes, P., de Santana, C. N., Rasmann, S., & Pellissier, L. (2020). The structure of plant-herbivore ecological networks varies along elevation gradients. Authorea Preprints.
- Poisot, T., Canard, E., Mouillot, D., Mouquet, N., Gravel, D., y Jordan, F. (2012). The dissimilarity of species interaction networks. *Ecology Letters*, 15(12), 1353-1361. doi:10.1111/ele.12002.
- Puillandre, N., Brouillet, S., & Achaz, G. (2020). ASAP: Assemble Species by Automatic Partitioning. Molecular Ecology Resources.
- Rawat, U. S., & Agarwal, N. K. (2015). Biodiversity: concept, threats and conservation. *Environment Conservation Journal*, 16(3), 19-28.
- Richards, L. A., Dyer, L. A., Forister, M. L., Smilanich, A. M., Dodson, C. D., Leonard, M. D., & Jeffrey, C. S. (2015). Phytochemical diversity drives plant–insect community diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(35), 10973-10978.
- Rodríguez-Castañeda, G., Dyer, L. A., Brehm, G., Connahs, H., Forkner, R. E., & Walla, T. R. (2010). Tropical forests are not flat: how mountains affect herbivore diversity. *Ecology letters*, 13(11), 1348-1357.
- Salazar, D., Jaramillo, A., & Marquis, R. J. (2016). The impact of plant chemical diversity on plant–herbivore interactions at the community level. *Oecologia*, 181(4), 1199–1208.
- Salcido, D. M., Forister, M. L., Lopez, H. G., y Dyer, L. A. (2020). Loss of dominant caterpillar genera in a protected tropical forest. *Scientific reports*, 10.

- Souza, L. A., Moscheta, I. S., & Oliveira, J. H. G. (2004). Morfología y anatomía comparativa de la hoja y tallo de *Peperomia dahlstedtii* C. DC., *Ottonia martiana* Miq. y *Piper diospyrifolium* Kunth (Piperaceae). *Gayana. Botánica*, 61(1), 6-17.
- Strutzenberger, P., & Fiedler, K. (2011). Temporal patterns of diversification in Andean *Eois*, a species-rich clade of moths (Lepidoptera, Geometridae). *Journal of Evolutionary Biology*, 24(4), 919-925.
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., y Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological conservation*, 143(10), 2270-2279.
- Wilson, J., Sing, K y Jaturas, N. (2018). DNA Barcoding: Bioinformatics Workflows for Beginners. *Reference Module in Life Sciences*.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., & Smith, G. M. (2007). Analysing ecological data (Vol. 680). New York: Springer.
- Zvereva, E. L., & Kozlov, M. V. (2021). Latitudinal gradient in the intensity of biotic interactions in terrestrial ecosystems: Sources of variation and differences from the diversity gradient revealed by meta-analysis. *Ecology Letter*.



## ANEXOS

Anexo 1. Árbol filogenético de las secuencias COI de herbívoros asociados con el género *Piper* a lo largo del gradiente altitudinal, agrupados por MOTUS generados con el software ASAP (Puillandre et al., 2020). En el recuadro rojo se encuentran agrupados todas las especies de la familia Geometridae.



Anexo 2. Representación gráfica de la diversidad alfa de Piper, herbívoros y sus interacciones a lo largo del gradiente altitudinal. Las especies de Piper incluidas en la figura son las más representativas en cada banda altitudinal. El tamaño de los círculos está relacionado al valor del índice de diversidad alfa de Shannon, a mayor valor, más grande el círculo.

