UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA INDOAMÉRICA

FACULTAD DE CIENCIAS DEL MEDIO AMBIENTE

CARRERA DE INGENIERÍA EN BIODIVERSIDAD Y RECURSOS GENÉTICOS

TEMA:

COMPOSICIÓN QUÍMICA DE LAS COMUNIDADES DE HELECHOS CON RELACIÓN A LOS GRADIENTES ESPACIALES Y AMBIENTALES DE LA AMAZONÍA ECUATORIANA.

Trabajo de Titulación previo a la obtención del título de Ingeniería en Biodiversidad y Recursos Genéticos

Autor (a)

Segura Melo Renato Sebastián

Tutor (a)

Guevara Andino Juan Ernesto, PhD.

QUITO-ECUADOR

2021

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

Yo, Renato Sebastián Segura Melo, declaro ser autor del Trabajo de Titulación con el nombre "COMPOSICIÓN QUÍMICA DE LAS COMUNIDADES DE HELECHOS CON RELACIÓN A LOS GRADIENTES ESPACIALES Y AMBIENTALES DE LA AMAZONÍA ECUATORIANA", como requisito para optar al grado de Ingeniero en Biodiversidad y Recursos Genéticos 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 de 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 del 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 existe 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 8 días del mes de febrero de 2021, firmo conforme:

Autor: Renato S. Segura

Firma:

Número de Cédula: 1725560393
Dirección: Pichincha, Quito, Carcelén.
Correo Electrónico: renawipipe18@hotmail.com
Teléfono: 0987392284

APROBACIÓN DEL TUTOR

En mi calidad de Tutor del Trabajo de Titulación "COMPOSICIÓN QUÍMICA DE LAS COMUNIDADES DE HELECHOS CON RELACIÓN A LOS GRADIENTES ESPACIALES Y AMBIENTALES DE LA AMAZONÍA ECUTORIANA" presentado por Renato Sebastián Segura Melo, para optar por el Título Ingeniero en Biodiversidad y Recursos Genéticos,

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, 8 de febrero del 2021

PhD. Juan Ernesto Guevara Andino
1710445865

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 Ingeniero en Biodiversidad y Recursos Genéticos, son absolutamente originales, auténticos y personales y de exclusiva responsabilidad legal y académica del autor.

Quito, 8 de febrero del 2021

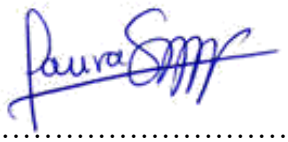
Renato Sebastián Segura Melo

1725560393

APROBACIÓN DE LECTORES

El trabajo de Integración Curricular, ha sido revisado, aprobado y autorizado su impresión y empastado, sobre el Tema: "COMPOSICIÓN QUÍMICA DE LAS COMUNIDADES DE HELECHOS CON RELACIÓN A LOS GRADIENTES ESPACIALES Y AMBIENTALES DE LA AMAZONÍA ECUTORIANA", previo a la obtención del Título de Ingeniero en Biodiversidad y Recursos Genéticos, reúne los requisitos de fondo y forma para que el estudiante pueda presentarse a la sustentación del trabajo de titulación.

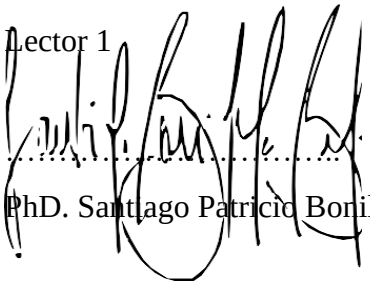
Quito, 8 de febrero 2021



……..

PhD. Laura Inés Salazar Cotugno

Lector 1



……

PhD. Santiago Patricio Bonilla Bedoya

Lector 2

DEDICATORIA

Este proyecto está dedicado con todo mi amor y cariño a mis padres Galo Segura y Silvia Melo, que sin esperar nada a cambio se esforzaron y se sacrificaron para que el futuro mío y de mi familia no padezca necesidades.

A mi amado hijo Ezequiel por ser más que mi motivación mi disciplina, quién me ha enseñado a perseverar ante toda circunstancia y de esta manera darle un futuro próspero y feliz.

A mis adorados abuelos, Eduardo y Elena personas que me han cuidado y dado su cariño desde que era un niño.

A mi hermano Diego Segura por cuidarme y protegerme hasta el día de hoy.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi familia en especial a mis padres quiénes a pesar de las adversidades me apoyaron incondicionalmente.
Agradezco a Diego, mi hermano por ser mi apoyo y no abandonarme en las circunstancias más difíciles de mi vida.

Agradezco al Dr. Juan Guevara por ser mi tutor y ser una guía indispensable en el desarrollo de mi propuesta.

Agradezco a la Dra. Laura Salazar por orientarme y motivarme en aspectos muy importantes tanto en lo profesional como en lo personal. Además, le agradezco por darme la oportunidad y la confianza de trabajar en uno de sus proyectos, en donde pude conocer mi verdadera vocación.

Agradezco al Dr. Santiago Bonilla por todos los conocimientos y enseñanzas impartidas en el transcurso de la carrera. También le agradezco la oportunidad y la confianza, que me ha otorgado para trabajar en varios proyectos, en los que descubrí mi segunda vocación.

Agradezco a la lng. Daniela Franco por brindarme su amistad desinteresadamente.

Finalmente, agradezco a la MSc. Paola Altamirano por ser un gran apoyo en cada uno de los proyectos en los que hemos trabajado juntos, pero por sobre todo ser una excelente compañera y amiga.

UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA INDOAMÉRICA

FACULTAD DE CIENCIAS DEL MEDIO AMBIENTE

CARRERA DE INGENIERÍA EN BIODIVERSIDAD Y RECURSOS GENÉTICOS

TEMA: "COMPOSICIÓN QUÍMICA DE LAS COMUNIDADES DE HELECHOS CON RELACIÓN A LOS GRADIENTES ESPACIALES Y AMBIENTALES DE LA AMAZONÍA ECUTORIANA"

AUTOR: Segura Melo Renato Sebastián

TUTOR: PhD. Juan Ernesto Guevara Andino

RESUMEN EJECUTIVO

La diversidad química y taxonómica son dos dimensiones principales de la biodiversidad. La diversidad química asociada a la producción de metabolitos secundarios que las plantas usan como mecanismos de defensa contra herbívoros ha sido como una aproximación para entender las relaciones plantas-herbívoros como mecanismos de coexistencia (especies de plantas a escala local y regional), evolución y generación de biodiversidad. A pesar de la relevancia del estudio de la diversidad química de defensa existen muy pocos trabajos que estudien la diversidad química en los helechos que son un elemento abundante y diverso del sotobosque de los bosques tropicales. En esta propuesta se busca describir y analizar la relación entre la diversidad química y taxonómica de helechos a escala local y a través de gradientes espaciales y ambientales. En base análisis de metabolómica, diversidad taxonómica y química alfa y beta se busca determinar si la alta diversidad química asociada a defensas se correlaciona con la diversidad taxonómica de las comunidades helechos y de este modo determinar una potencial medida en la diversidad alfa de herbívoros. Además, esta propuesta busca deducir cuál es el rol de los factores ambientales y espaciales en la diversidad beta y si la misma puede mediar cambios en los patrones de diversidad química. Finalmente, este estudio servirá para entender de mejor manera los posibles recambios en el pool de herbívoros a través de gradientes espaciales y ambientales.

DESCRIPTORES: diversidad química, diversidad taxonómica, diversidad funcional, helechos, diversidad alfa, diversidad beta, escalas espaciales y ambientales.

PhD. Juan Ernesto Guevara Andino
1710445865

UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA INDOAMÉRICA

FACULTAD DE CIENCIAS DEL MEDIO AMBIENTE

CARRERA DE INGENIERÍA EN BIODIVERSIDAD Y RECURSOS GENÉTICOS

THEME: "CHEMICAL COMPOSITION OF THE FERN COMMUNITIES IN RELATION TO THE SPATIAL AND ENVIRONMENTAL GRADIENTS OF THE ECUTORIAN AMAZON"

AUTHOR: Segura Melo Renato Sebastián

TUTOR: Guevara Andino Juan Ernesto, PhD

ABSTRACT

Chemical and taxonomic diversity are two main dimensions of biodiversity. The chemical diversity associated with the production of secondary metabolites that plants use as defense mechanisms against herbivores has been an approximation to understand plant-herbivorous relationships as mechanisms of coexistence (plant species at local and regional level) evolution and biodiversity generation. Despite the relevance of the study of defense chemical diversity, there is very little work to study chemical diversity in ferns that are an abundant and diverse element of tropical forests' undergrowth. This proposal seeks to describe and analyze the relationship between ferns' chemical and taxonomic diversity at the local level and through spatial and environmental gradients. Based on the metabolomic analysis, taxonomic diversity, and alpha and beta chemistry, it seeks to determine whether the high chemical diversity associated with defenses correlates with the taxonomic diversity of fern communities and how to determine a potential measure in the alpha diversity of herbivores. Additionally, this proposal seeks to deduce the role of environmental and spatial factors in beta diversity and mediate changes in chemical diversity patterns. Finally, this study will better understand possible spare parts in the herbivore pool through spatial and environmental gradients.

***KEYWORDS*:** chemical diversity, taxonomic diversity, functional diversity, ferns, alpha diversity, beta diversity, spatial and environmental scales.

Checked by

Lcda. Estefanía Quezada T MSc

English Language Teacher

Friday, February 19th 2021

TABLA DE CONTENIDOS

PORTADA……... I

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

APROBACIÓN DEL TUTOR..... III

DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD..... IV

APROBACIÓN DE LECTORES V

DEDICATORIA VI

AGRADECIMIENTOS VII

RESUMEN EJECUTIVO VIII

ABSTRACT..... IX

CAPÍTULO I

1.INTRODUCCIÓN 2

1.1OBJETIVOS 10

1.1.1Objetivo General..... 10

1.1.2Objetivos Específicos..... 10

CAPÍTULO II

2. METODOLOGÍA 11

2.1 ÁREA DE ESTUDIO 11

2.2 RECOPILACIÓN DE DATOS: DATOS FLORÍSTICOS 13

2.6 ANÁLISIS QUÍMICOS..... 16

2.7 ANÁLISIS DE DATOS..... 17

2.8 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS 19

CAPÍTULO III

3. RESULTADOS ESPERADOS 22

3.1 VALORACIÓN DE LA CURVA DE ACUMULACIÓN CHAO 1 Y CHAO 2 25

3.2 ESTIMACIÓN DE LA DIVERSIDAD BETA EN LOS TRES SITIOS 27

3.3 DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y DIVERSIDAD ALFA QUÍMICA 29

3.4 DIVERSIDAD BETA TAXONÓMICA Y DIVERSIDAD BETA QUÍMICA 30

3.5 CRONOGRAMA DE ACTIVIDADES..... 18

3.6 PRESUPUESTO 20
CAPÍTULO IV
4. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES. 21
LITERATURA CITADA: 22
ANEXOS 30

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Total, de especies encontradas en la Reserva Ecológica Kapawi. 22
Tabla 2. Las 10 especies más representativas de la provincia de Sucumbíos en base a los registros obtenidos por la DatawebEcuador. 23
Tabla 3. Las 10 especies más representativas de la provincia de Orellana en base a los registros obtenidos por la DatawebEcuador. 24
Tabla 4. Las 10 especies más representativas de la provincia de Pastaza en base a los registros obtenidos por la DatawebEcuador. 25
Tabla 5. Coeficiente de similitud de las especies de helechos presentes en los tres sitios de estudio. 28
Tabla 6. Fechas en las que se realizarán cada una de las actividades establecidas. 18
Tabla 7. Esta tabla muestra el presupuesto estimado para la implementación y realización del proyecto. 20
Tabla 8. Definición de las múltiples dimensiones de la diversidad química. 30

TABLA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de los sitios de estudio ubicados en la región amazónica del Ecuador 12
Figura 2. Medidas de los transectos que se utilizarán para la recopilación de datos florísticos ambientales y químicos. 13
Figura 3. Curvas de acumulación de especies y estimador Chao 1 de los tres sitios de estudio; la línea de color tomate indica las especies registradas, mientras que la línea de color plomo representa Chao 1. 26
Figura 4. Curvas de acumulación de especies de Chao 2. La línea de color plomo representa Chao 2, la cual muestra una estimación alta de especies esperadas, mientras que la línea de color tomate muestra las especies registradas. 27
Figura 5. Dendrograma basado en el índice de similitud de Jaccard y cifrado de los sitios de estudio. 28
Figura 6. Relación entre la diversidad alfa taxonómica, diversidad alfa química y diversidad química. a) A mayor diversidad alfa taxonómica, mayor es la diversidad química. b) A mayor diversidad alfa química, mayor es la diversidad alfa de insectos. 29
Figura 7. A mayor diversidad beta de herbívoros especialistas, mayor será la diversidad beta química..... 31

CAPÍTULO I

1. INTRODUCCIÓN

Los ecólogos y biólogos evolutivos enfrentan grandes desafíos al evaluar la biodiversidad, por lo que han buscado y empleado distintas dimensiones de esta, para comprender las particularidades de todos los procesos ecológicos y evolutivos que se encuentran latentes en la biodiversidad. El desafío es aún mayor en Ecuador, debido a sus características geográficas pues tiene una extensión territorial de apenas de 258000 km^2 que representa apenas el 0,02% de la superficie terrestre del mundo (Neill, 2012). A pesar de su limitado tamaño Ecuador es uno de los 17 países megadiversos del mundo; considerado así por su diversidad de ecosistemas y por su gran cantidad de especies tanto de flora como de fauna (Mittermeier et al., 1998). Esta gran biodiversidad se debe a diferentes factores ambientales como la presencia de los Andes, el callejón interandino, corrientes marinas (corriente fría de Humboldt y las corrientes cálidas del norte) y la actividad volcánica que favorece a la creación de microambientes (Velásquez, 2014).

La Amazonía ecuatoriana se ubica en la región denominada del piedemonte del Napo que a su vez se localiza en la porción nor-occidental de la Amazonía (Guevara et al., 2016; Pitman et al., 2001). Esta es una de las regiones de más alta biodiversidad en los trópicos. Estudios recientes plantean que la alta diversidad de especies en la Amazonía Occidental puede explicarse a partir de los cambios geomorfológicos y climáticos generados por el levantamiento de los Andes (Bass et al., 2010; Hoorn et al., 2010). Este evento modificó el clima regional, lo que a su vez provocó cambios en el paisaje amazónico al reestructurar los patrones de drenaje y la creación de mosaicos de hábitats que fueron determinantes en los procesos de especiación y distribución de especies en los Andes y la Amazonía.

En el Ecuador se han registrado un total de 17748 especies de plantas y se estima que aún falta por descubrir un 15% de total de angiospermas (Neill, 2012). En este contexto la Amazonía ecuatoriana se caracteriza por poseer extraordinarios niveles de biodiversidad. Por ejemplo, se estima que existen más de 4000 especies de plantas vasculares en el Parque Nacional Yasuní

de las cuales se han documentado 2700 especies entre las que se destacan lianas, epifitas, pteridofitas, árboles y arbustos (Bass et al., 2010). Además, la Amazonía ecuatoriana se destaca por su alta diversidad de especies de árboles, es así que varios estudios (Ter Steege et al., 2016) estiman que el número de especies arbóreas que se encontraría entre 5487 a 6300 especies de árboles y que aún resta por descubrir del 42 al 63% de las mismas (Guevara Andino et al., 2019; Ter Steege et al., 2013).

Las Pteridofitas o helechos a nivel mundial poseen un total de 11000 a 12000 y la mayor concentración de diversidad se encuentra en los bosques montanos tropicales, mientras que en los bosques tropicales húmedos representan uno de los grupos de plantas más abundantes y diversos (Navarrete, 2001; Salazar et al., 2013). En Ecuador la diversidad de helechos es notablemente alta, aproximadamente 1400 especies de helechos; su mayor diversidad se encuentra en los bosques nubosos entre los 1500 m y 3000 m de altura. En la región andina también existen países con una alta diversidad de especies como Perú (1200 especies) y Bolivia (1163 especies) (L. Salazar et al., 2013).

Barrington et al., (1993) explica que los helechos tienen tres relevantes atributos biogeográficos: (i) su distribución está definida por características abióticas como el clima y el suelo, (ii) los helechos presentan una reproducción biológica única y a consecuencia de esta, tienen limitaciones ecológicas y de distribución de especies, para compensar estas limitaciones los helechos han desarrollado rangos de dispersión a larga distancia, (iii) pese a que la dispersión a larga distancia es una fuerza dominante en la distribución de helechos, esta no tendría eficacia si los helechos no contaran con esporas pequeñas y livianas. Estas condiciones físicas les otorgan la posibilidad de convertirse en un gametofito competente para producir células germinales masculinas y femeninas.

Los factores edáficos son considerados un factor muy determinante en la distribución de especies de plantas (Poulsen et al., 2006). Esta distribución de la vegetación en el suelo depende de un sinnúmero de factores como la disponibilidad de nutrientes, propiedades de retención de agua, condiciones físicas e interacciones bióticas que son restringidas por las propiedades del suelo. Es decir, que si las propiedades del suelo no son aptas para una determinada especie de

planta, esta tiene una baja probabilidad de que se establezca fuera de su nicho de tolerancia independientemente de las condiciones climáticas (Tuomisto et al., 2016; Zuquim et al., 2019).

Existen varios estudios que indican relaciones importantes entre la composición de especies y las propiedades del suelo y el clima (Poulsen et al., 2006; Tuomisto et al., 2016, 2003; Tuomisto, Zuquim, y Cárdenas, 2014; Tuomisto y Poulsen, 1996). En los helechos, su distribución está condicionada por hábitats idóneos y no por sus capacidades de dispersión (Tuomisto y Poulsen, 1996; Zuquim et al., 2012). Es decir que, las especies de helechos alcanzan su mayor riqueza en lugares con suelos ricos. Además, los diferentes géneros de helechos se diversifican más en suelos ricos que en pobres (Tuomisto et al., 2014). Para ello se toman en cuenta dos propiedades importantes como lo la textura del suelo (arcilla, limo y arena) y las bases intercambiables (Ca, Mg, K y Na) (Tuomisto et al., 2016, 2014, 2003; Zuquim et al., 2012). Por ende, los suelos ricos poseen un alto contenido de arcilla y de cationes, en contraste con los suelos pobres. (Zuquim et al., 2012). También, estos factores ambientales influyen en los rasgos funcionales de las plantas, como por ejemplo al influenciar la diversidad química foliar de la especies de árboles tropicales (Asner y Martin, 2016; Asner et al., 2014; Fyllas et al., 2009).

La diversidad química asociada a defensas contra herbívoros es una de las dimensiones de la biodiversidad que se deriva del efecto sinérgico entre procesos ecológicos y evolutivos que determinan la evolución de conjuntos únicos de químicos (Garcia-Rodríguez et al., 2012; Wetzel et al., 2019). Los especialistas han descrito más de 200000 estructuras químicas (Wetzel et al., 2019) pero se conoce muy poco sobre la función de estos compuestos químicos en la naturaleza (Garcia-Rodríguez et al., 2012). Además, la absoluta diversidad química tiene efectos implícitos en los organismos que interactúan con las plantas; estas interacciones de plantas y herbívoros, han sido blancos evolutivos móviles donde la variabilidad de los metabolitos secundarios es en sí misma una característica defensiva (Garcia-Rodríguez et al., 2012). La plasticidad de la diversidad química difiere por medio de la ontogenia y la fenología, en respuesta a condiciones abióticas e interacciones bióticas (Wetzel et al., 2019).

En los últimos años se ha dado una multitud de investigaciones, que han sido impulsadas por la metabolómica y otros métodos modernos en química analítica. Para cuantificar la diversidad química utilizan teorías sobre el cálculo y la interpretación biológica de métricas que evalúan las múltiples dimensiones, escalas de diversidad (espaciales y temporales) , incluida la riqueza, uniformidad, índices de diversidad, diversidad funcional y diversidad alfa, gamma y beta (Tabla 8) (Garcia-Rodríguez et al., 2012; Wetzel et al., 2019).

Por otra parte la variación en la diversidad química en los bosques tropicales es el resultado de la estructura filogenética de las comunidades de plantas y de los factores ambientales (Asner y Martin, 2010; Asner et al., 2014; Fyllas et al., 2009). Es así que, la evolución de las características químicas asociadas a defensas de las comunidades de plantas hospederas ha sido condicionada por la presión selectiva de herbívoros y agentes patógenos, de allí que los rasgos de estructura y defensa son imprescindibles para optimizar la subsistencia de las hojas para una futura ganancia de carbono. Los rasgos funcionales de las hojas se ven afectados cuando las comunidades de plantas no disponen de recursos (luz y nutrientes). Por ende, la planta tiene que asignar los recursos disponibles exclusivamente para el crecimiento o para formar su estructura y defensa (Asner y Martin, 2012).

La inversión química se encuentra en las láminas foliares de las plantas, debido a la complejidad de su medio como la competencia y la coexistencia de especies. Por lo que se han adaptado a su entorno empleando ciertos elementos químicos de la naturaleza para sintetizarlos y utilizarlos en diferentes funciones entre las que se destacan (a) la captura y crecimiento de luz, (b) estructura y defensa y (c) el mantenimiento y el metabolismo. Cabe recalcar que los compuestos químicos varían de una función a otra, por ejemplo: los compuestos de crecimiento de captura de luz engloban pigmentos fotosintéticos (clorofila, carotenoides, nitrógeno, fósforo y compuestos de carbono), mientras que los compuestos que están presentes en la defensa de la estructura son la lignina y la celulosa, por último los elementos químicos que se encuentran en el metabolismo de mantenimiento son el Ca, K, Mg, Zn, Mn, B y Fe (Asner y Martin, 2012).

En el estudio realizado por Fyllas et al. (2009) documentaron la masa foliar a lo largo de la cuenca del Amazonas y encontraron que algunas propiedades químicas (C, N y Mg) están

relacionadas con la taxonomía de las especies arbóreas. Aunque, otras características foliares están condicionadas por los nutrientes del sitio, ya que las especies que ocupan suelos de mayor fertilidad tienen componentes químicos (N, P, K, Mg y C) más altos, que las especies que ocupan suelos de menor fertilidad.

Asimismo, estudios posteriores asocian los cambios de elevación, la fertilidad de los suelos y el clima con los nutrientes foliares derivados de las rocas, como el fósforo (P) y el calcio (Ca), el magnesio (Mg) y el potasio (K) que regulan el crecimiento y el metabolismo celular. Además, los nutrientes foliares como los azúcares y el almidón (que se transforman en celulosa y lignina), los polifenoles y antioxidantes (flavonoides), son compuestos que sirven de base para la estructura y defensa entre las especies coexistentes (como la herbivoría) y las perturbaciones climáticas (como la sequía). También, la alta diversidad química responde a la alta diversidad filogenética de la Amazonía Occidental, debido a la enorme presión selectiva por parte de los herbívoros, reduciendo el almacenamiento de carbono soluble en las copas de los árboles. Para minimizar esta pérdida de carbono soluble, los árboles aumentan las inversiones químicas en celulosa y lignina, creando de esta manera una táctica defensiva (Asner y Martin, 2016; Asner et al., 2014).

La composición de las comunidades de herbívoros se relaciona con las comunidades de plantas, por lo que la alta diversidad de comunidades de plantas produce una gran cantidad de recursos capaz de mantener a un grupo más diverso de especies de herbívoros. Sin embargo, estas relaciones de plantas y herbívoros poseen resultados contrastantes, ya que esta riqueza de plantas no muestra el espacio funcional disponible de los herbívoros (Pellissier et al., 2013). Además, se ha establecido que una mayor especialización ecológica produce una mayor diversidad de insectos, debido a que ocupan nichos reducidos dentro de una comunidad (Dyer et al., 2007).

La diversidad de herbívoros por especie de planta y la amplitud de la dieta, son dos componentes que sirven de estimadores globales de la diversidad de insectos, los cuales son modificados por las variaciones ambientales (Rodríguez-Castañeda et al., 2010). Así, los patrones de diversidad definen la especialización de los insectos herbívoros en las plantas hospederas, pues la especialización es mayor en latitudes bajas que en latitudes más altas. Esto se debe a que los bosques tropicales son químicamente diferentes en comparación a los bosques

templados, lo que ha llevado a que los bosques tropicales posean presiones selectivas más fuertes por parte de sus enemigos naturales (Dyer et al., 2007). Por lo tanto, las latitudes bajas influyen fuertemente en el aumento de la biodiversidad y se correlacionan positivamente entre la diversidad y la especialización del hábitat (Rodríguez-Castañeda et al., 2010).

En el caso de la elevación, las especies experimentan una fuerte variación abiótica en distancias extremadamente cortas. Por ejemplo, con la elevación creciente se producen cambios en la temperatura, en la velocidad del viento, en la exposición a los rayos UV y en el suelo, que afectan a los rasgos funcionales, especialmente a la química de las plantas, lo que impacta a sus capacidades defensivas (Pellissier et al., 2012). Esto ha producido relaciones entre comunidades bióticas únicas, por tanto, se han originado asociaciones entre la diversidad de herbívoros, la especialización y el agrupamiento de especies. Además, la temperatura influye en los factores ecológicos de la planta huésped, lo que determina su calidad, la depredación, el parasitismo y la competencia. Los mismos pueden restringir la distribución de especies y la elección de la planta huésped (Rodríguez-Castañeda et al., 2010).

Por lo que la diversidad, el ataque, la abundancia y especialización de herbívoros son modificadas por los gradientes espaciales (Pellissier et al., 2012).En ese sentido, diversos estudios de diversidad beta de herbívoros en relación con los gradientes espaciales, de perturbación y climáticos constataron una alta rotación de especies entre lugares que comprenden diferentes tipos de vegetación (Novotny et al., 2007). Estos ambientes abióticos también afectan las características fenotípicas de las plantas que indirectamente impactan a los herbívoros (Pellissier et al., 2013).

Los helechos comprenden el 10% del número total de especies vasculares por ende conforman una parte fundamental de la flora en los bosques tropicales de tierras bajas. De modo que registrar los patrones de distribución y las asociaciones ecológicas puede ayudar a comprender la composición de las comunidades de plantas en las selvas tropicales (Tuomisto y Poulsen, 1996). Sin embargo, hasta ahora se han abordado pocos estudios referentes a la diversidad química (diversidad funcional) de los helechos y sus interacciones con los herbívoros invertebrados (helechos-herbívoros) (Carvajal et al., 2018; Farias et al., 2020). Los herbívoros

invertebrados son capaces de perseguir a sus huéspedes e incluso en las regiones tropicales (Novotny, 2009). En consecuencia, las especies de helechos tropicales han desarrollado en sus hojas un sinnúmero de defensas químicas en contra de los herbívoros invertebrados como triterpenoides, taninos, saponinas y fenoles. De igual manera algunas especies de helechos manifestaron una cierta cantidad de tricomas (Farias et al., 2020). Pese a ello se ha documentado que los helechos han formado relaciones mutualistas y asociaciones con los insectos, ya que al parecer existe una tolerancia limitada de pastoreo entre helechos y algunos insectos, especialmente Lepidoptera y en ocasiones Hemiptera (Page et al., 2002).

Además, Page et al., (2002) denota que los helechos, son plantas que utilizan una amplia diversidad química para su defensa en contra de los herbívoros invertebrados, por lo que, este armamento químico se ha convertido en una defensa eficaz para repeler a los insectos. A pesar de su eficacia, los recursos y la energía que los helechos emplean para la elaboración de su armamento químico son muy altos, pues estos componentes químicos a veces son muy complejos. Tal es el caso del esporofito del helecho *Pteridium,* que comprende un arsenal químico enorme entre los que se destacan, los taninos, sesquiterpenoides, fenoles, cianuros, dos carcinógenos y un leucemiageno (Page et al., 2002).

Por lo tanto, esta propuesta se centra en correlacionar la diversidad química en relación a la diversidad taxonómica alfa de helechos y como esta es una medida indirecta potencial de interacciones entre plantas - herbívoros y a la misma vez de la diversidad de herbívoros en relación a los gradientes espaciales y ambientales. Esta medida indirecta comprueba los efectos de la diversidad química en el consumidor utilizando la diversidad alfa, la cual predice los efectos interindividuales en la dinámica de la población utilizando la diversidad beta y examina la gama completa de fitoquímicos que enfrenta la población de herbívoros (Wetzel et al., 2019).

Para ello vamos a utilizar una tecnología innovadora y poderosa conocida como metabolómica, que se centra en el análisis de los metabolitos primarios y secundarios ante varios factores estresantes y su relación con el fenotipo del organismo (Matich et al., 2019). Además, la metabolómica es una herramienta que puede ser aprovechada para la identificación de especies confusas o que estén estrechamente asociadas a biomas con un alto grado de biodiversidad

(Endara et al., 2018). No obstante, determinar la diversidad química es un desafío al momento de compararla con la diversidad taxonómica, ya que estos taxones de plantas producen una gran variedad de compuestos diferentes y por ende sus metabolitos no son idénticos (Richards et al., 2015).

En este estudio, se plantean dos hipótesis que nos guiarán en la obtención de los resultados esperados. En la primera, se plantea que a mayor diversidad taxonómica alfa de helechos mayor será su diversidad química alfa; esta hipótesis se propone a consecuencia de que las plantas son químicamente diversas e incluso esta diversidad química puede variar entre diferentes especies con el objetivo de reducir el daño de los herbívoros (Richards et al., 2015; Salazar et al., 2016). En la segunda, se plantea que las escalas espaciales y ambientales, configuran la composición de las comunidades de helechos, lo que potencialmente determinarían las diferencias en la producción de defensas químicas. Por consiguiente, a mayor sea la diversidad beta de las comunidades de helechos mayor será la disparidad de la defensa química de las comunidades de helechos debido a diferencias en la presión selectiva que ejercen diferentes conjuntos de especies de herbívoros a lo largo de un gradiente. Esta hipótesis se presenta debido a que la diversidad beta es un componente primordial de la diversidad química que sirve para estudiar las interacciones de las plantas que expresan como los organismos perciben los cambios químicos con respecto a la variación del espacio y el ambiente (Wetzel et al., 2019).

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivo General

Analizar la diversidad química y taxonómica de las comunidades de helechos de la Amazonía ecuatoriana con relación a las escalas espaciales y ambientales.

1.1.2 Objetivos Específicos

1) Determinar si la diversidad taxonómica alfa de las comunidades de helechos se correlaciona con la diversidad química alfa de las comunidades de helechos.

2) Evaluar como la presión de la diversidad de herbívoros afecta a la diversidad química de las comunidades de helechos considerando que la diversidad beta de las comunidades de helechos cambia con relación a las escalas espaciales y ambientales.

CAPÍTULO II

2. METODOLOGÍA

2.1 ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio se llevará a cabo en tres sitios de la Amazonía ecuatoriana en donde se cubrirá un gradiente edáfico y climático, desde el norte hacia el sur de la Amazonía occidental, en las provincias de Sucumbíos, Orellana y Pastaza. Los transectos se establecerán en dos áreas protegidas y en una reserva ecológica. Los sitios de estudio se detallan a continuación en orden geográfico, es decir de norte a sur.

Reserva de Producción de Fauna Cuyabeno se encuentra ubicada al nororiente del territorio ecuatoriano en las provincias de Sucumbíos y Orellana, cuenta con una superficie de 590112 ha. En la parte baja, se encuentra la cuenca del río Aguarico, mientras que, en la parte alta, la cuenca del río Güeppí. Está situada a una altura mínima de 177 m.sn.m y a una altura máxima de 326 m.s.n.m, tiene un clima tropical húmedo y su temperatura promedio es de 24°C, con una precipitación media anual de 3300 mm. Existe dos tipos de suelos en la Reserva: suelos arcillosos rojos, compactos y poco y permeables y suelos de depresiones pantanosas (Ministerio del Ambiente, 2012).

Parque Nacional Yasuní es una importante área protegida que desafía grandes amenazas antrópicas las cuales están presentes en toda la región. Se ubica en una intersección única entre los Andes, el Amazonas y el Ecuador (Bass et al., 2010). Específicamente en el centro oriente de la región amazónica, en las provincias de Orellana y Pastaza, posee una extensión de 1’022736 ha, por lo que es considerada el área protegida más grande del Ecuador continental (Ministerio del Ambiente, 2011). Está situada entre los 190 a 400 m.s.n.m, tiene un clima tropical húmedo y se caracteriza por tener temperaturas que van desde los 24°C hasta los 27°C que se efectúa en todos los meses del año, tiene una precipitación media anual de 3200 mm. Debido a la erosión de los Andes, los suelos son sedimentos fluviales geológicamente jóvenes (Bass et al., 2010; Ministerio del Ambiente, 2011).

Reserva Ecológica Kapawi es un Proyecto comunitario en la Amazonía ecuatoriana que ofrece servicios de ecoturismo y de alta calidad. Está situada entre los 200 a 400 m.s.n.m. Así mismo, se ubica en la provincia de Pastaza, en el sureste de la Amazonía ecuatoriana a orillas del sur del río Pastaza, en la desembocadura del río Capahuari a 100 km de distancia de los Andes. (United Nations Development Programme, 2012).

Por lo general, la región Amazónica tiene un clima tropical húmedo, por lo que la temperatura promedio es de 25°C. Las precipitaciones varían de entre los 3000 mm hasta los 6000 mm. Posee los suelos más fértiles a nivel de la cuenca del Amazonas; la química del suelo manifiesta valores de pH bajos, carencia de cationes básicos intercambiables (Ca2+,Mg2+,K+) aglomeración de cationes intercambiables ácidos (Al3+,H+) y abarca un contenido medio de materia orgánica (Figura 1) (Bonilla-Bedoya et al., 2017).

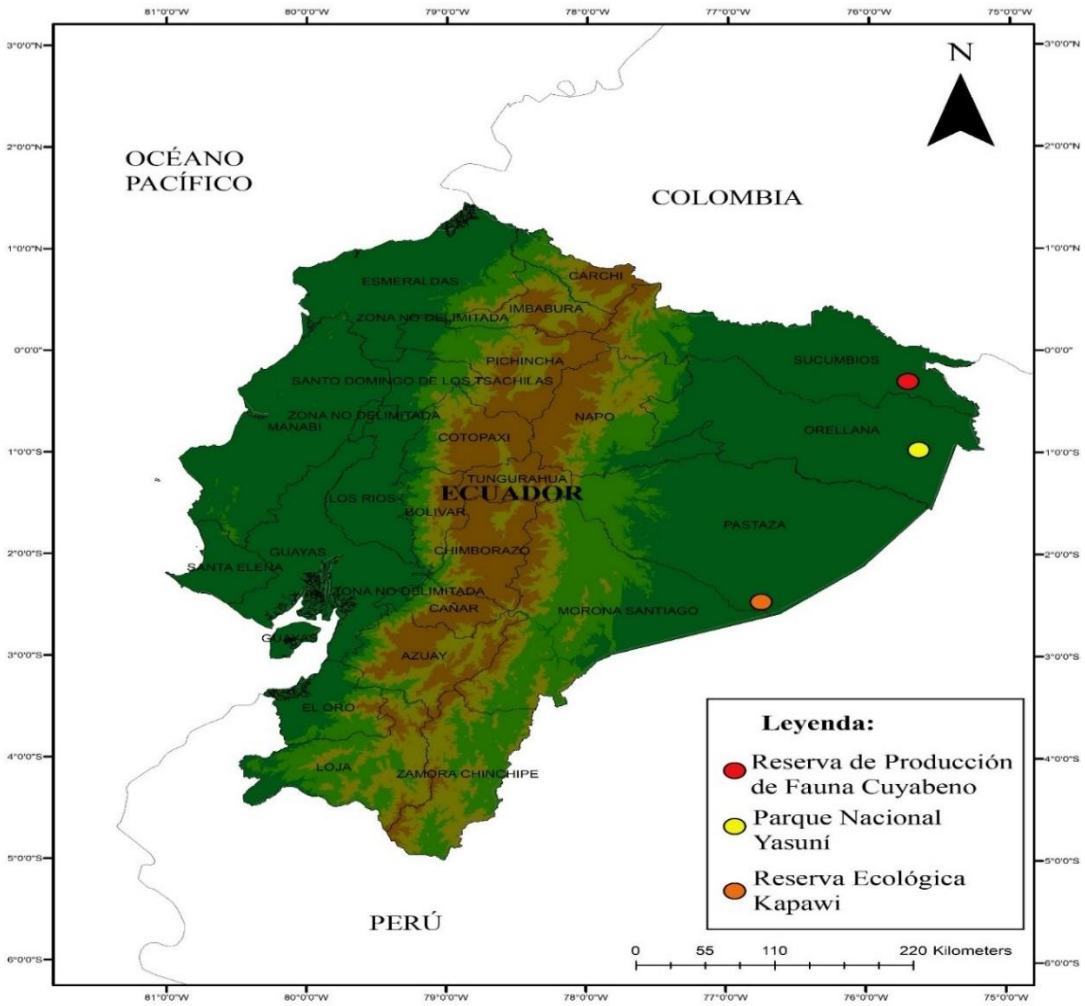


Figura 1. Mapa de los sitios de estudio ubicados en la región amazónica del Ecuador

2.2 RECOPILACIÓN DE DATOS: DATOS FLORÍSTICOS

Se establecerán un total de 10 transectos de 500 m de largo por 5 m de ancho; estos transectos se los dividirán en 5 subunidades de 100 m (Figura 2). Además, las coordenadas de los transectos serán obtenidas por medio de GPS en intervalos de 100 m. En el interior de cada transecto se hará un inventario de pteridofitas, en lo que se registrarán todos los helechos terrestres con al menos una hoja verde de más 10 cm de largo o mayor, posteriormente serán identificadas por especie y registradas clasificándolas en cada subunidad del transecto. También se incluirán helechos epífitos, los cuales serán colectados a una altura máxima de 2 m sobre el suelo. Se contabilizará el número de individuos para cuantificar la abundancia de la especie. En el caso de algunas especies que se reproducen clonalmente, solo se contabilizará el número de colonias: cada tallo de enraizamiento se contará como un individuo. Se colectarán tres muestras por cada especie de helecho encontrada para su posterior identificación que se realizará en El Herbario Nacional del Ecuador (QCNE). Estas muestras serán depositadas en el herbario de la Universidad Tecnológica Indoamérica (UTI) y en el herbario de la Universidad de las Américas (UDLA). Por último, siguiendo el protocolo establecido, se tomarán muestras de química de cada una de las morfoespecies de helechos registradas en los diferentes transectos.

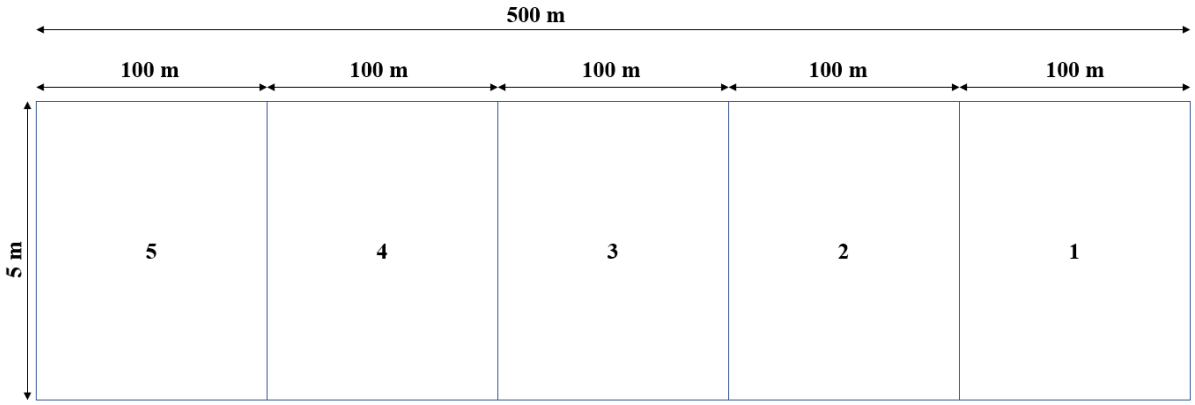


Figura 2. Medidas de los transectos que se utilizarán para la recopilación de datos florísticos ambientales y químicos.

Estimamos que los 10 transectos muestren representatividad en la riqueza de especies helechos. Por ello, utilizaremos modelos no paramétricos debido a que son efectivos, fáciles, rápidos de ejecutar, entender y explicar. Los modelos que vamos a utilizar son Chao 1 y Chao 2. Chao 1,

estima la abundancia de individuos que pertenecen a una determinada clase en una muestra, en cambio Chao 2, estima la abundancia, lo cual manifiesta que requiere datos de presencia o ausencia de una especie en una muestra (Escalante et al., 2003).

Para evaluar la diversidad alfa de helechos que podría ser encontrada en los tres sitios de estudio (Reserva de Producción de Fauna Cuyabeno, Parque Nacional Yasuní y Reserva Ecológica Kapawi) de la Amazonía ecuatoriana, accedimos a la plataforma virtual dataWebEcuador de la Pontifica Universidad Católica del Ecuador (PUCE) (https://bioweb.bio/portal/). En donde realizamos una búsqueda exhaustiva de las especies de pteridofitas, seleccionamos las especies más representativas en cuanto al número de registros; luego se las clasificó en las tres provincias que comprenden cada uno de los sitios de estudio y se consideró sus niveles de altitud que se promedian entre 177 a 400 m.s.n.m (Bass et al., 2010; Ministerio del Ambiente, 2011; United Nations Development Programme, 2012). Los datos serán analizados por el software Statical Estimation of especies Richness and Shared Species from Samples (EstimateS) (http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/).

Para estimar la diversidad beta de helechos utilizamos índice de Jaccard debido a que este manifiesta el grado de recambio de especies entre sitios y además muestra la similitud de especies semejantes entre dos muestras. Este índice tiene un intervalo de cero cuando entre los sitios no comparten especies y uno los sitios tienen la misma composición de especies (ausencia y presencia de especies) (Reyes et al., 2009). La información biológica se analizó en el programa PAST 4 (https://www.softpedia.com/get/Science-CAD/PAST.shtml).

2.3 DATOS AMBIENTALES

Se tomarán muestras de suelo en tres puntos diferentes: en el principio (50 m), en el medio (250 m) y al final (450 m) de los transectos y a una profundidad de 20 cm. Las muestras se guardarán en fundas plásticas (las fundas plásticas fueron etiquetadas para evitar cualquier tipo de confusión o error) y se secarán al aire en el laboratorio de la Universidad de las Américas (UDLA). En el laboratorio se analizarán las propiedades del suelo como la textura del suelo, las bases intercambiables y aluminio mediante extracción en acetato de amonio a pH 7 (Tuomisto et al., 2016, 2014).

Los datos climáticos como la temperatura y la precipitación se derivarán de los valores mensuales de los mismos, que estarán disponibles en la plataforma virtual Bioclim. Además, utilizaremos WorldClim (http://www.worldclim.org/bioclim) para descargarnos la base de datos con una resolución de 2,5 minutos de arco (Tuomisto et al., 2014).

2.4 DATOS ESPACIALES

Los datos espaciales serán producidos en base a un estudio realizado por Jones et al., (2007). En el programa Space Maker2, se generarán dos conjuntos de variables espaciales en función de las coordenadas x e y, de cada una de las parcelas muestreadas (Borcard et al., 2004). En el primero constarán los nueve términos de un polinomio con tendencia cúbica. Estas variables representarán estructuras lineales o curvas en toda la superficie de la zona de estudio. El segundo se creará utilizando el método coordenadas principales de matrices vecinas (PCNM), en el cual constarán vectores ortogonales, que variarán en todas las escalas comprendidas por el esquema de muestreo (Borcard y Pierre, 2002). Este método crea predictores los cuales pueden ser agregados tanto en modelos de análisis de regresión como en modelos canónicos, en consecuencia configuran una herramienta flexible que contrasta distintos grupos de modelos autorregresivos y análisis de superficie; que son usados generalmente en análisis ecológicos y geográficos (Dray et al., 2006).

2.5 DATOS QUÍMICOS

Se tomarán muestras de química de cada una de las morfoespecies de helechos registradas en los diferentes transectos. Para ello, en un sobre se etiquetarán todos los datos respectivos de cada muestra. Se limpiarán las hojas con papel higiénico para separar cualquier material extraño que pueda alterar la composición de la hoja. Una vez realizado este procedimiento se colocarán en los sobres, es importante mencionar que se harán dos muestras para tener una de respaldo por cualquier circunstancia. El sobre debe estar totalmente lleno de material vegetal, luego se depositará la cantidad suficiente de silica gel en cada sobre.

2.6 ANÁLISIS QUÍMICOS

Para los análisis químicos, se han recurrido a varios métodos analíticos como la espectrometría de masas (EM) que se complementa con la espectrometría de resonancia magnética nuclear (RMN). Esta complementariedad nos permite manejar grandes conjuntos de datos derivados de la amplificación del metaboloma (Krishnan et al., 2005). De manera que la resolución estructural proporcionada por los datos espectrales de H-NMR nos permite comparar la diversidad química entre la diversidad taxonómica y evaluar su relación con otras variables ecológicas o funcionales (Richards et al., 2015).

Los análisis químicos se llevarán a cabo en el laboratorio de la Universidad de las Américas (UDLA). Para lo cual, las hojas se secarán en el campo con silica gel y a temperatura ambiente. Los metabolitos secundarios serán extraídos y analizados mediante el protocolo de Wiggins et al., (2016) el cual fue adaptado al protocolo Endara et al., (2018). Por lo tanto, se extraerán 100 mg de hojas molidas en 1,0 ml de tampón de extracción. Luego se centrifugará alrededor de 5 minutos y el sobrenadante será transferido a un frasco de vidrio y se repetirá nuevamente la extracción. Los extractos obtenidos, se diluirán cinco veces, en una combinación de 200 µl de crudo con 790 µl de acetonitrilo más 10 µl de estándar interno. Estos metabolitos solubles se analizarán a través de cromatografía líquida de ultra rendimiento combinada con la espectrometría de masas (UPLC-MS) para esto se utilizará el sistema Acquity UPLC I-Class y un espectrómetro Xevo G2 Q-Tof. Los datos serán recogidos en modo ionización negativa (Endara et al., 2018).

Los datos brutos del análisis UPLCS-MS se procesarán para detectar picos, alineación de picos y filtrado de picos usando MassLinx y el paquete R xcms. Luego se transformarán estos datos en formato mzXML usando como herramienta mzConvert. Este proceso de análisis de datos se efectuará en cada una de las especies encontradas y se lo hará de forma independiente. Los datos obtenidos serán procesados en el paquete R CAMERA, en donde se asignarán los diferentes iones derivados de un compuesto (Endara et al., 2018a, 2018b).

2.7 ANÁLISIS DE DATOS

2.7.1 Diversidad alfa taxonómica y diversidad alfa química

Para calcular la diversidad alfa taxonómica y la diversidad alfa química de los helechos utilizaremos dos índices de biodiversidad en donde se medirá la riqueza específica y la riqueza estructural de los 10 transectos distribuidos en cada uno de los tres sitios de estudio. Para medir la riqueza específica usaremos el índice de Margalef, la cual nos permitirá estimar el número total de especies y el número de especies helechos en una comunidad, para ello utilizaremos la siguiente fórmula (Murillo Contreras, 2002).

$$D_{MG} = \frac{S - 1}{\ln(N)}$$

Donde:

S = número total de especies y

N = número total de individuos

En cuanto a la riqueza estructural usaremos el índice de Shannon-Weaver (H´) que sirve para estimar la diversidad alfa taxonómica de helechos. Se eligió este índice porque provee valores uniformes relevantes de todas las especies de la muestra y predice a que especie pertenecerá el individuo que se haya seleccionado aleatoriamente; se empleará la siguiente fórmula (Moreno, 2001).

$$\mathrm{H}' = -\sum_{\mathrm{i=l}}^{\mathrm{s}} \mathrm{pi} \times \ln(\mathrm{pi})$$

$$\mathrm{pi} = \mathrm{n_i} \,/\, \mathrm{N}$$

Donde:

S = Número de especies presentes,

N = Número total de individuos y

ni = Número de individuos de la especie i,

Una vez definido los índices de diversidad con los que vamos a trabajar, se procesan los datos espectrales de la resonancia magnética nuclear (RMN) por medio del software MestReNova (Mestrelab Research) (Richards et al., 2015). Este software procesa y muestra una alta resolución de espectros RMN y especialmente usa datos brutos que pueden ser enviados electrónicamente (Willcott, 2009). Los extractos brutos se corregirán y se alinearán usando el pico de disolvente y se normalizarán en el área total de 100 y se agruparán cada 0,04 ppm de 0,5 a 14 ppm. Los datos de cada especie se exportarán y se combinarán en un conjunto de datos para su análisis. Posteriormente, se calcularán los índices de diversidad expuestos anteriormente (Richards et al., 2015).

Luego se calculará las muestras utilizando métodos multivariados no supervisados, esto se lo realizará para medir la eficacia de un subconjunto de variables y la forma en que se encuentran organizados estos agrupamientos (Sadeck, 2010). Es lo más adecuado para analizar los datos metabolómicos. Para lo cual será necesario visualizar los patrones de agrupación en las muestras, de tal manera que se utilizará la agrupación jerárquica con múltiples algoritmos de aglomeración, ya que funciona bien para un número limitado de especies, esto proporcionará una medida de disimilitud entre los conjuntos de datos químicos para ello se emplearán dendrogramas (Embrechts et al., 2013). La corriente iónica total (TIC), se normalizará dividiendo por la suma del TIC para todas las características en el cromatograma de una muestra, permitiéndonos mejorar los datos obtenidos. Se ajustará un modelo de agrupamiento jerárquico a los datos normalizados con 10000 permutaciones utilizando el paquete R pvclust (Suzuki et al, 2006). Este paquete evalúa la incertidumbre en el análisis de conglomerados jerárquicos (Shimodaira et al., 2014).

Se realizará la agrupación jerárquica utilizando la medida de similitud de correlación de Pearson que nos servirá para agrupar datos secuenciales de química (Reeb et al., 2015). Posteriormente, se elegirá el algoritmo de agrupamiento para cada análisis, para el desarrollo de cada análisis nos apoyaremos en la correlación de la matriz original y la distancia patrística en el respectivo diagrama de agrupamiento jerárquico. Además, se evaluarán los grupos de valores insesgados de ≥ 95% que servirá para respaldar los datos analizados. Para finalizar, se utilizará una herramienta conocida como Random Forest, que predecirá la exactitud de la clasificación de las muestras por especies. Se utilizará xcms para producir una matriz que

indicará la muestra por compuesto. Este análisis nos ayudará clasificar las muestras por especie y a predecir el modelo con un mínimo de error (Endara et al., 2018).

2.8 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

2.8.1 Diversidad beta taxonómica y diversidad beta química

Para evaluar la diversidad beta taxonómica y diversidad beta química utilizaremos el índice de Whittaker mediante la siguiente fórmula. Este índice arrojará datos cualitativos de presencia y ausencia, facilitando el análisis de los datos (Moreno, 2001).

$$\beta = \frac{S}{\alpha - 1}$$

Donde:

S = es el número de especies registradas en un conjunto de muestras y

α = Número promedio de especies en las muestras

Par obtener la diversidad beta química, se utilizará el mismo software que se usará obtener la diversidad alfa química. Es decir que datos RMN serán procesados por medio del software MestReNova (Mestrelab Research) (Richards et al., 2015). Se realizará el mismo procedimiento que se ejecutó para obtener los extractos brutos en la diversidad beta química. Solo que en este método, se calculará el índice de diversidad de Whittaker (Richards et al., 2015).

Posteriormente, se usarán datos de presencia y ausencia de las propiedades cromatográficas, puesto que los compuestos químicos variarán entre comunidades. Se evaluará la disimilitud química entre todas las especies de cada uno de los sitios, para ello se utilizará espectros de masas y alineación del cromatograma del tiempo de retención. Estos cromatogramas se alinearán usando MZmine. Este software posee un visualizador de gráficos de dispersión, que le permite hacer comparaciones con múltiples muestras (Pluskal et al., 2010). Además, se utilizará una combinación de datos espectrales de masa y masa molecular para determinar la similitud de los compuestos químicos entre los diferentes sitios de muestreo. En el paquete

picante R se usará la función raoD (Kembel et al., 2010); este paquete nos permitirá diferenciar la química de las especies en una comunidad con alta diversidad química y en una comunidad con baja diversidad química (Salazar et al., 2016).

Después, se transformarán los datos químicos tomando su logaritmo natural, debido a que las defensas de las plantas pueden responder con más fuerza a la presión de los herbívoros. Luego se comparará con el grupo de datos de las variables ambientales, para ello se generará un conjunto de datos polinomiales que constará de las variables originales y sus funciones cuadráticas y cúbicas. Utilizando el software R con la función forwrad.sel con el paquete Packfor (R Development Core Team, 2006) ; se seleccionará progresivamente cada conjunto de las variables explicativas tanto ambientales como espaciales. Estas variables serán clasificadas para seleccionar las variables que tengan una contribución significativa, que explicará la variación en la composición florística (Jones et al., 2007).

Se cuantificará la proporción de la variación en la composición de la comunidad por la variación en cada una de las cuatro combinaciones de los grupos de variables explicativas y espaciales, para ello se utilizará la partición de variación de (Borcard et al., 1992). Se ajustarán los valores de R^2 para tener en cuenta el número de sitios de muestreo y las variables explicativas. Se usarán estos valores de R_a^2, para posteriormente calcular las fracciones puramente ambientales, espaciales y ambiental espacialmente estructurada de la variación total en la composición florística (Borcard et al., 1992). Se procederá a realizar 999 permutaciones para probar la significancia de las fracciones puramente ambientales y espaciales, usando las funciones de lenguaje R varpart, rda y anova.cca en la biblioteca vegana (Oksanen et al., 2007).

Para complementar los análisis de partición de variación nos centraremos en el modelo ambiental polinomial y en el modelo espacial PCNM, este modelo nos permite identificar las estructurales espaciales y posteriormente relacionarlas con los procesos ecológicos (Gendreau-berthiaume, 2004). Las variables explicativas se dividirán en cuatro subconjuntos: topografía, estructura del bosque, tipo de suelo y datos químicos cuantitativos del suelo, mientras que en los PCNM se dividirán en tres subgrupos de 34 variables PCNM. Cada subconjunto será una escala amplia, media y fina. Se ejecutarán los RDA seguidas de la partición de variación con cada uno de los subconjuntos de PCNM compuestos con el conjunto completo de variables ambientales (Jones et al., 2007).

Después se correrá los RDA y se usará individualmente los modelos espaciales polinomiales, los modelos espaciales PCNM completo y el modelo polinomial completo como el conjunto de datos explicativo en CANOCO (Braak et al., 2002). Se extraerán las valoraciones de los sitios ajustados para cada uno de los tres primeros ejes canónicos y se los mapeará para que puedan ser visualizados los patrones principales de la estructuración espacial y ambiental que hayan sido detectados en los grupos de datos de pteridofitas. Con el programa Permute, se realizará múltiples análisis de regresión para comprobar qué variables ambientales contribuirán más a las valoraciones del sitio en cada eje de ordenación ambiental. El mismo procedimiento se usará para verificar qué variables ambientales estaban más fuertemente relacionadas con los patrones espaciales en la composición florística que será representada por las valoraciones de sitio en cada PCNM y por el eje de ordenación polinomial (Jones et al., 2007).

Por último, se extraerán las puntuaciones de las especies en CANOCO para verificar qué especies de pteridofitas estaban mejor modeladas por los ejes de ordenación espacial del PCNM y los ejes de ordenación ambiental polinomial. Se tabularán las especies con las diez puntuaciones más altas en cada eje e interpretamos sus patrones de distribución (Jones et al., 2007).

CAPÍTULO III

3. RESULTADOS ESPERADOS

En la Reserva Ecológica Kapawi se contaron un total de 27 especies de pteridofitas en un solo transecto (Tabla 1). Las 10 especies más abundantes fueron *bolbitis lindigii, cyathea sp1, diplazium sp1, elaphoglosum,* morfoespecie 2, morfoespecie 4, morfoespecie 5, *polybotria sp2, polybotria sp3 y tectaria sp1*. Cabe recalcar que todavía nos encontramos en fase de identificación, por tal motivo se proporciona solamente el número de especies encontradas en el sitio.

Tabla 1. Total, de especies encontradas en la Reserva Ecológica Kapawi.

Número	**Especie**	**Altura mínima**	**Altura máxima**
1	Bolbitis lindigii	254	264
2	Campyloneurum CF	254	264
3	Cyathea peciolo verde	254	264
4	Cyathea sp1	254	264
5	Danea	254	264
6	Didymoclaena Tronclatula	254	264
7	Diplazium sp1	254	264
8	Elaphoglosum	254	264
9	Morfoespecie 1	254	264
10	Morfoespecie 2	254	264
28	Morfoespecie 3	254	264
11	Morfoespecie 4	254	264
12	Morfoespecie 5	254	264
13	Morfoespecie 6	254	264
14	Morfoespecie 7	254	264
15	Morfoespecie 8	254	264
16	Morfoespecie 9	254	264
17	Morfoespecie 10	254	264

18	Morfoespecie 11	254	264
19	Morfoespecie 12	254	264
20	Morfoespecie 13	254	264
21	Morfoespecie 14	254	264
22	Polybotria sp1	254	264
23	Polybotria sp2	254	264
24	Polybotria sp3	254	264
25	Tectaria sp1	254	264
26	Thelypteris glandular	254	264
27	Thelypteris sp1	254	264

Nota: Elaboración propia, datos de campo.

En los registros de la provincia de Sucumbíos se encontró un total de 13 especies en ocho géneros y cuatro familias. Las especies más abundantes según los registros fueron *Cyathea pungens* y una especie indeterminada (Tabla 2) (Romoleroux et al., 2018).

Tabla 2. Las 10 especies más representativas de la provincia de Sucumbíos en base a los registros obtenidos por la DatawebEcuador.

N°	**Familia**	**Género**	**Especie**	**Sitio de estudio**	**Altitud mínima**	**Altitud máxima**	**N° de registros**
1	*Cyatheaceae*	*Cnemidaria*	*Sp.*	R.P.F.C	200	400	2
2	*Cyatheaceae*	*Cyathea*	*pungens*	R.P.F.C	200	400	2
3	*Cyatheaceae*	*Cyathea*	*tortuosa*	R.P.F.C	200	400	1
4	*Dryopteridaceae*	*Stigmatopteris*	*Sp.*	R.P.F.C	200	400	1
5	*Dryopteridaceae*	*Stigmatopteris*	*heterophlebia*	R.P.F.C	200	400	1
6	*Dryopteridaceae*	*Stigmatopteris*	*lechleri*	R.P.F.C	200	400	1
7	*Dryopteridaceae*	*Elaphoglossum*	*erinaceum*	R.P.F.C	200	400	1
8	*Dryopteridaceae*	*Elaphoglossum*	*raywaense*	R.P.F.C	200	400	1
9	*Lycopodiaceae*	*Phlegmariurus*	*linifolius*	R.P.F.C	200	280	1
10	*Selaginellaceae*	*Selaginella*	*Sp.*	R.P.F.C	200	280	1

Nota: Elaboración propia, descarga de datos de la página web dataWebEcuador para más información dirigirse a este link https://bioweb.bio/portal/

En la provincia de Orellana se encontraron un total de 151 especies en 45 géneros y 12 familias. Las especies con más registros fueron *Thelypteris biformata, Stigmatopteris heterophlebia y Cyathea lasiosora* (Tabla 3) (Romoleroux et al., 2018).

Tabla 3. Las 10 especies más representativas de la provincia de Orellana en base a los registros obtenidos por la DatawebEcuador.

N°	Familia	Género	Especie	Sitio de estudio	Altitud mínima	Altitud máxima	N° de registros
1	*Cyatheaceae*	*Cyathea*	*lasiosora*	P.N.Y	250	350	11
2	*Dryopteridaceae*	*Stigmatopteris*	*heterophlebia*	P.N.Y	260	350	15
3	*Hymenophyllaceae*	*Trichomanes*	*diversifrons*	P.N.Y	260	350	10
4	*Pteridaceae*	*Adiantum*	*obliquum*	P.N.Y	250	350	10
5	*Pteridaceae*	*Adiantum*	*guayanense*	P.N.Y	250	350	8
6	*Pteridaceae*	*Antrophyum*	*terminatum*	P.N.Y	260	350	8
7	*Selaginellaceae*	*Selaginella*	*geniculata*	P.N.Y	200	300	11
8	*Selaginellaceae*	*Selaginella*	*lechleri*	P.N.Y	250	350	10
9	*Thelypteridaceae*	*Thelypteris*	*biformata*	P.N.Y	200	300	22
10	*Thelypteridaceae*	*Thelypteris*	*abrupta*	P.N.Y	200	300	10

Nota: Elaboración propia, descarga de datos de la página web dataWebEcuador para más información dirigirse a este link https://bioweb.bio/portal/

En la provincia de Pastaza se encontró un total de 22 especies en 12 géneros y 8 familias. Las especies más abundantes fueron *Cyathea lasiosora, Stigmatopteris heterophlebia, Stimatoptesi opaca, Mickelia nicotianifolia* y una especie indeterminada (Tabla 4) (Romoleroux et al., 2018).

Tabla 4. Las 10 especies más representativas de la provincia de Pastaza en base a los registros obtenidos por la DatawebEcuador.

N°	Familia	Género	Especie	Sitio de estudio	Altitud mínima	Altitud máxima	N° de registros
1	*Athyriaceae*	*Diplazium*	*cristatum*	R.E.K	300	350	1
2	*Cyatheaceae*	*Cyathea*	*lasiosora*	R.E.K	250	350	3
3	*Dryopteridaceae*	*Stigmatopteris*	*heterophlebia*	R.E.K	200	400	3
4	*Dryopteridaceae*	*Stigmatopteris*	*opaca*	R.E.K	200	400	2
5	*Dryopteridaceae*	*Mickelia*	*nicotianifolia*	R.E.K	200	400	2
6	*Marattiaceae*	*Danaea*	*nodosa*	R.E.K	300	350	1
7	*Polypodiaceae*	*Serpocaulon*	*triseriale*	R.E.K	300	350	1
8	*Pteridaceae*	*Adiantum*	*Sp.*	R.E.K	344	344	1
9	*Selaginellaceae*	*Selaginella*	*Sp.*	R.E.K	290	350	2
10	*Tectariaceae*	*Tectaria*	*Sp.*	R.E.K	350	350	1

Nota: Elaboración propia, descarga de datos de la página web dataWebEcuador para más información dirigirse a este link https://bioweb.bio/portal/

3.1 VALORACIÓN DE LA CURVA DE ACUMULACIÓN CHAO 1 Y CHAO 2

La curva de acumulación de especies de Chao 1 se ejecutó en los tres sitios de estudio (R.P.F.C, P.N.Y y R.E.K) la cual nos sirvió para estimar el número de especies de helechos que posiblemente ocurrirán en los 10 transectos que se planea establecer. Por lo tanto, esta curva mostró que no se alcanzó la asíntota, debido a que los transectos no obtuvieron la riqueza total de especies que se encuentra en los tres sitios de estudio. En el sitio uno, el estimador de riqueza Chao 1 expresa 402 especies esperadas, de las 25 que fueron registradas. En el sitio dos, el estimador de riqueza Chao 1 expresa 191 especies esperadas de las 46 registradas. Finalmente, en el sitio tres el estimador de Chao 1 indica 177 especies esperadas de las 63 registradas (Figura 2).

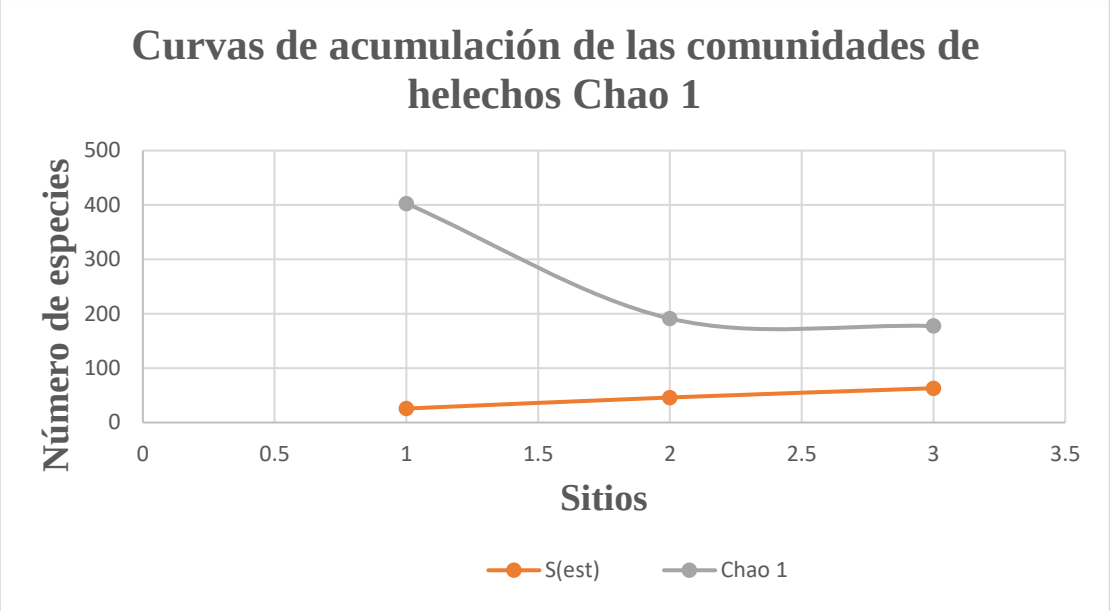


Figura 3. Curvas de acumulación de especies y estimador Chao 1 de los tres sitios de estudio; la línea de color tomate indica las especies registradas, mientras que la línea de color plomo representa Chao 1.

La curva de acumulación de especies de Chao 2 de igual manera se ejecutó en los tres sitios de estudio para estimar el número de especies registradas y estimadas para las especies de helechos que posiblemente se encontrarán en los 10 transectos. En el sitio uno el estimador de incidencia y ausencia Chao 2 refleja 25 especies estimadas de las 25 especies observadas. En el sitio dos, Chao 2 señala 120 especies estimadas de las 46 especies registradas. En el sitio tres, Chao 2 muestra 140 especies estimadas de las 63 registradas (Figura 3).

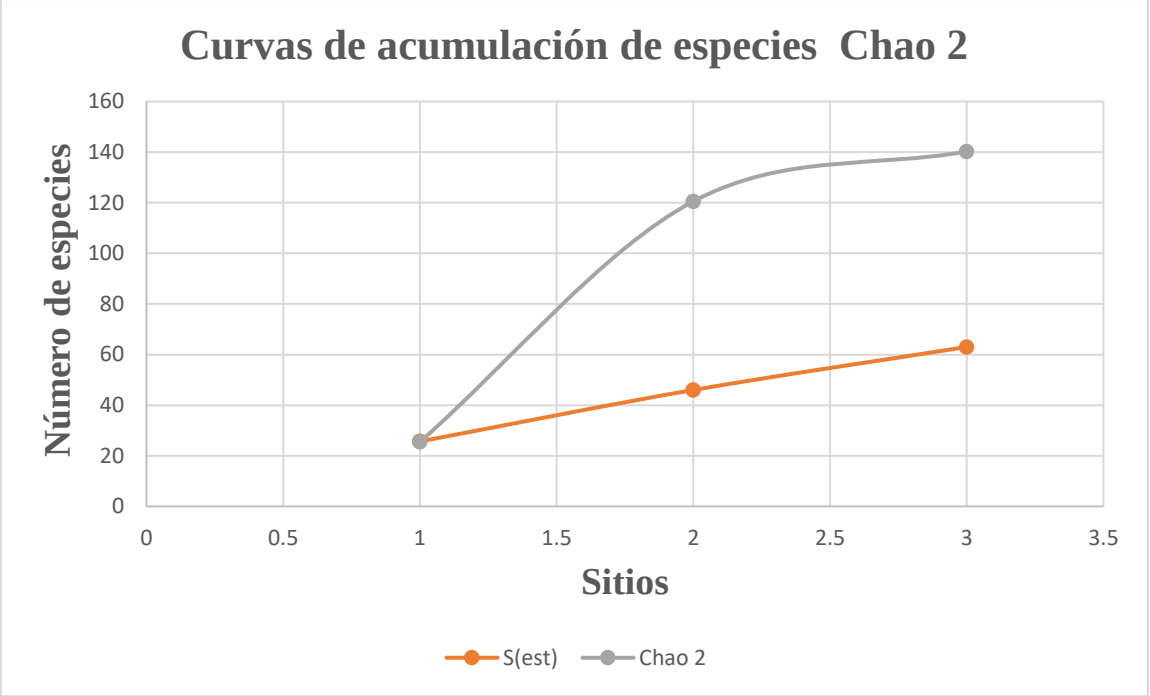


Figura 4. Curvas de acumulación de especies de Chao 2. La línea de color plomo representa Chao 2, la cual muestra una estimación alta de especies esperadas, mientras que la línea de color tomate muestra las especies registradas.

Este resultado alto de Chao 1 y Chao 2, se debe al bajo número de especies registradas, a causa de que aún no se ha realizado un conteo de individuos en los 10 transectos de los sitios de estudio, por tal motivo solo se tomó en cuenta la presencia y ausencia de los individuos en los tres sitios, ya que solo nos basamos en registros de la web por lo que es probable que con la colección y el conteo de los datos verdaderos la curva alcance la asíntota y tenga un porcentaje mayor en la riqueza total de especies.

3.2 ESTIMACIÓN DE LA DIVERSIDAD BETA EN LOS TRES SITIOS

El índice de Jaccard muestra que los tres sitios de estudio comparten muy pocas especies. Es así que los dos sitios que más comparten especies en proporción a los datos obtenidos son Yasuní y Kapawi (0,163), mientras que los dos sitios que comparten menos especies son Yasuní y Cuyabeno (0,076) y en término medio se encuentran Cuyabeno y Kapawi (0,096) (Tabla 6).

Tabla 5. Coeficiente de similitud de las especies de helechos presentes en los tres sitios de estudio.

Sitios	Cuyabeno	Yasuní	Kapawi
Cuyabeno	1	0,076	0,096
Yasuní	0,076	1	0,163
Kapawi	0,096	0,163	1

Nota: Elaboración propia, desarrollado a partir del programa PAST 4.

El dendrograma muestra la poca similitud de especies que se encuentran en los tres sitios de estudio, por lo que los tres sitios muestran una alta proporción de diferencia entre especies. Sin embargo, los sitios que más comparten especies son Yasuní y Kapawi (Figura 4). Este resultado de poca semejanza, se debe a que no se han tomado datos reales, sino que estos datos han sido extraídos de la datawebEcuador (https://bioweb.bio/portal/), razón por la cual no muestra la similitud verdadera entre los sitios de estudio. Por lo que esperamos que con los datos reales aumente la similitud de especies entre los sitios.

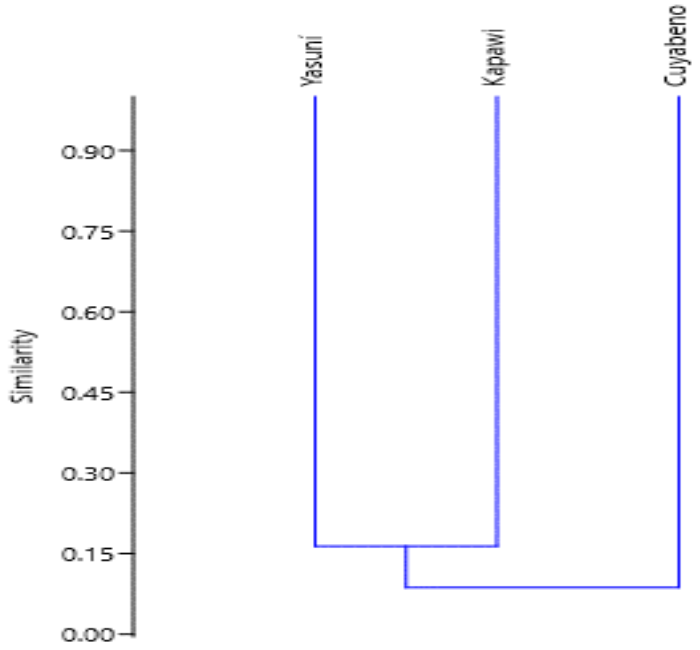


Figura 5. Dendrograma basado en el índice de similitud de Jaccard y cifrado de los sitios de estudio.

3.3 DIVERSIDAD ALFA TAXONÓMICA Y DIVERSIDAD ALFA QUÍMICA

Los resultados generales de varios estudios muestran que la diversidad química aumenta con la diversidad taxonómica, debido a que la mayoría de las familias de plantas no muestran propiedades químicas únicas por lo que son ampliamente variables a nivel taxonómico e incluso la diversidad química demuestran un grado de diferenciación entre especies. Esta diversidad química dentro de una comunidad se vincula con la diversidad de insectos porque se forma un circuito de retroalimentación positiva en donde una mayor diversidad química genera mayores niveles de especialización y generalización razón por lo cual contribuye a una mayor diversidad de herbívoros (Figura 5) (Asner y Martin, 2009; Richards et al., 2015; Scherber et al., 2010).

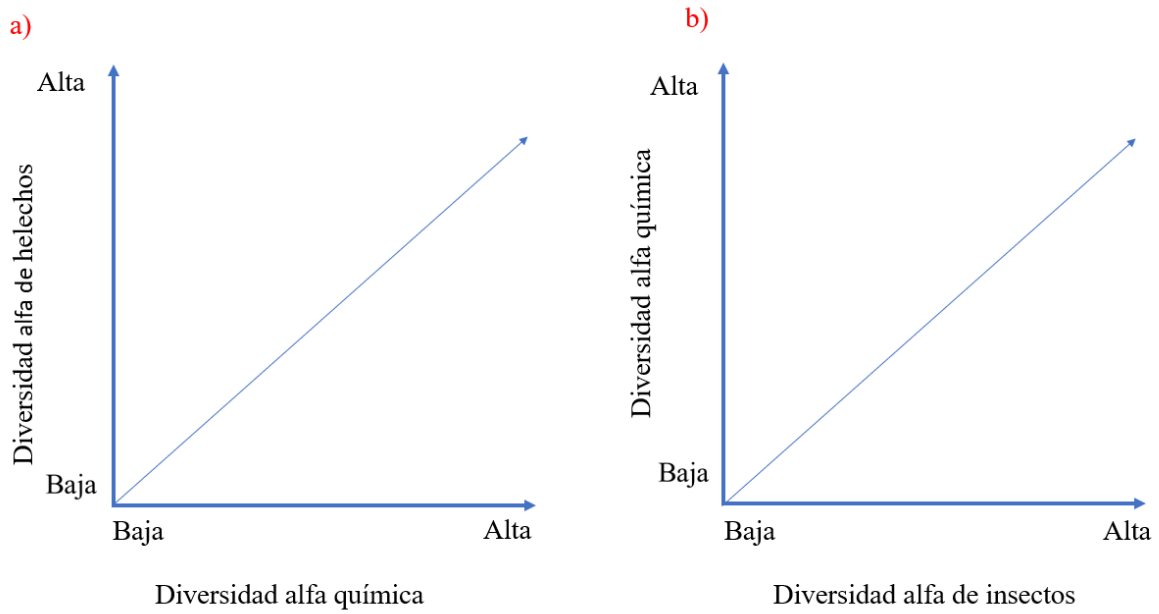


Figura 6. Relación entre la diversidad alfa taxonómica, diversidad alfa química y diversidad química. a) A mayor diversidad alfa taxonómica, mayor es la diversidad química. b) A mayor diversidad alfa química, mayor es la diversidad alfa de insectos.

Es así que, determinamos que el sitio de estudio en donde más puede expresarse un aumento en la diversidad química alfa de helechos es en el Parque Nacional Yasuní, pues este alberga una mayor cantidad de diversidad taxonómica alfa según los registros obtenidos por la dataWebEcuador (https://bioweb.bio/portal/) (Tabla 3), que a su vez mantendría una alta

diversidad de herbívoros en comparación de la Reserva Ecológica Kapawi (Tabla 2) que mantendría una media de diversidad de herbívoros, mientras que en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno mantendría una baja diversidad de herbívoros (Tabla 1).

3.4 DIVERSIDAD BETA TAXONÓMICA Y DIVERSIDAD BETA QUÍMICA

Estudios demuestran que los gradientes espaciales y ambientales configuran la composición de las comunidades de helechos (Tuomisto y Poulsen, 1996; Zuquim et al., 2012) y las interacciones con herbívoros, puesto que comunidades de plantas más diversas representan un espacio de recursos más grande que es capaz de sustentar un conjunto más diverso de especies de herbívoros. Lo que conlleva a un aumento en la diversidad química que es usada principalmente para la producción de defensas químicas (Pellissier et al., 2013). Este aumento de diversidad química se asocia positivamente con herbívoros especialistas. Por ejemplo, las plantas en los bosques tropicales tienen defensas químicas muy diferentes, lo que hace que muchas especies de plantas sean únicas en sus comunidades en cuanto a su diversidad química, esta cualidad potencia la especialización en herbívoros (Asner y Martin, 2016; Asner et al., 2014; Becerra, 2015; Rodríguez-Castañeda et al., 2010). En contraste, con las elevaciones más altas, las plantas producen una menor cantidad de defensas químicas, por lo que los herbívoros generalistas son más comunes en elevaciones más altas. Por ende, si aumenta la diversidad química en elevaciones altas es probable que tenga graves efectos sobre la diversidad taxonómica de los herbívoros, puesto que los generalistas son más susceptibles a los aumentos en la diversidad química (Figura 6) (Becerra, 2015; Dyer et., 2014).

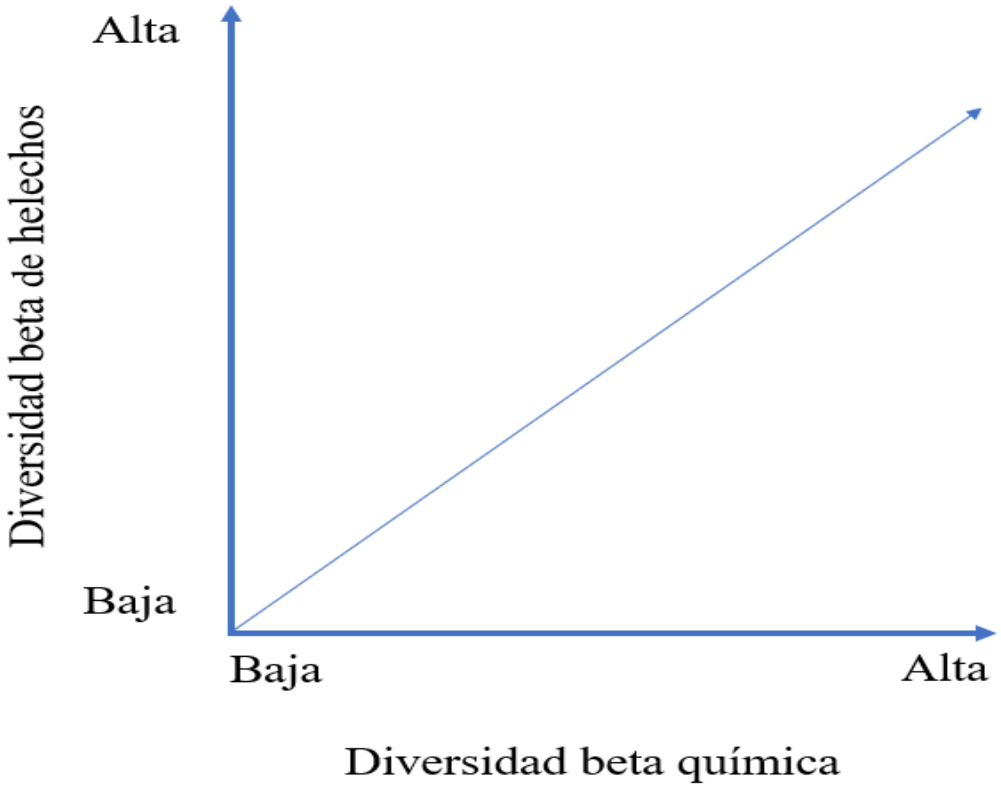


Figura 7. A mayor diversidad beta de helechos, mayor será la diversidad beta química.

3.5 CRONOGRAMA DE ACTIVIDADES

Tabla 6. Fechas en las que se realizarán cada una de las actividades establecidas.

Meses	**Octubre**				**Noviembre**				**Diciembre**				**Enero**				**Febrero**				**Marzo**				**Abril**				**Mayo**			
Tiempo de semanas	**1**	**2**	**3**	**4**	**1**	**2**	**3**	**4**	**1**	**2**	**3**	**4**	**1**	**2**	**3**	**4**	**1**	**2**	**3**	**4**	**1**	**2**	**3**	**4**	**1**	**2**	**3**	**4**	**1**	**2**	**3**	**4**
Investigación exploratoria para la definición del tema			X	X																												
Recopilación y Revisión de Bibliografía				X	X																											
Elaboración de la Introducción					X	X																										
Elaboración de la Metodología					X				X	X																						
Salida de campo al primer sitio de estudio (Kapawi)					X	X																										
Identificación de las especies de helechos encontradas														X	X																	
Elaboración de los Resultados esperados											X	X																				
Elaboración Conclusiones y Recomendaciones												X	X																			
Primera Revisión del Avance de la Propuesta													X																			

Corrección definitiva de la propuesta de investigación														X																	
Versión Aprobada por el tutor																X															
Defensa de la Propuesta de investigación																	X														
Salida de campo al segundo sitio de estudio (Parque Nacional Yasuní)																			X	X											
Salida de campo al segundo sitio de estudio (Reserva de Producción Faunística de Cuyabeno)																					X										
Identificación de las especies encontradas																						X	X								
Tabulación y Análisis de la Información																								X	X						
Análisis e Interpretación de la Información																											X	X			
Elaboración Conclusiones y Recomendaciones																														X	X

3.6 PRESUPUESTO

Se estima que el presupuesto total para concluir esta investigación será de $12724.55 de los cuales $9000 se destinarán a logística que incluye alimentación, transporte y hospedaje, $224.55 se destinarán para la compra de insumos, es decir materiales que se van a utilizar para el trabajo de campo, $500 serán destinados si por si surgen algunos imprevistos y $3000 serán destinados para los análisis de suelos que se llevarán a cabo en la Universidad de las Américas (UDLA) (Tabla 7).

Tabla 7. Esta tabla muestra el presupuesto estimado para la implementación y realización del proyecto.

DESCRIPCIÓN DE MATERIALES	**COSTO UNITARIO**	**COSTO TOTAL**
Papel periódico	$5,00	$15,00
4 borradores	$0,25	$0,75
1 caja de lápiz	$4,00	$12,00
Un paquete de sobres	$10,00	$30,00
2 cuadernos de campo	$10,00	$30,00
2 marcadores	$2,00	$6,00
2 sacapuntas	$0,30	$1,80
Un paquete de fundas	$3,00	$9,00
2 podadoras	$15,00	$45,00
1 metro	$15,00	$45,00
2 cintas	$10,00	$30,00
Análisis de suelos	$1000,00	$3000,00
Viáticos (alimentación, transporte, hospedaje)	$3000,00	$9000,00
Imprevistos	$500,00	$500,00
TOTAL	$4574,55	$12724,55

Nota: Elaboración propia.

CAPÍTULO IV

4. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.

Nuestro estudio confirmaría que la alta diversidad taxonómica alfa de las comunidades de helechos se relaciona con el aumento de la diversidad química alfa, a su vez este aumento de diversidad química alfa generaría una mayor diversidad de herbívoros invertebrados a nivel local. Y que, la configuración de la diversidad taxonómica de las comunidades de helechos se ve impulsada por variables espaciales y ambientales únicas que se encuentran en la Amazonía ecuatoriana, por ende, existirá una mayor diversidad beta de herbívoros especializados, que contribuirán a una mayor disparidad de las defensas químicas de las comunidades de helechos. Es decir que a mayor diversidad química se produzca en las comunidades de helechos, mayor será la presión de los herbívoros en las comunidades de helechos.

Estos resultados servirán para entender de mejor manera la relación entre la diversidad taxonómica y la diversidad química de las comunidades de helecho. Esta diversidad química explicará de forma indirecta la diversidad de especies de herbívoros invertebrados en las regiones tropicales (Garcia-Rodríguez et al., 2012). Además, este estudio podrá ser aprovechado por estudios posteriores, que traten de entrelazar tanto la composición de las comunidades de plantas como la composición de las comunidades de herbívoros invertebrados en base a su arsenal y resistencia química. Y como esta diversidad química alfa difiere con el recambio de especies de plantas o insectos.

Para que estos estudios sean más consistentes se recomienda considerar otros ecosistemas y biomas en las que muestren los vínculos fundamentales entre la diversidad taxonómica y la diversidad química con relación a escalas espaciales y ambientales.

LITERATURA CITADA:

Asner, G. P., y Martin, R. E. (2009). Airborne spectranomics: Mapping canopy chemical and taxonomic diversity in tropical forests. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *7*(5), 269–276. https://doi.org/10.1890/070152

Asner, G. P., y Martin, R. E. (2010). Canopy phylogenetic, chemical and spectral assembly in a lowland Amazonian forest. *New Phytologist*, *189*(4), 999–1012. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03549.x

Asner, G. P., y Martin, R. E. (2012). Contrasting leaf chemical traits in tropical lianas and trees: Implications for future forest composition. *Ecology Letters*, *15*(9), 1001–1007. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01821.x

Asner, G. P., y Martin, R. E. (2016). Convergent elevation trends in canopy chemical traits of tropical forests. *Global Change Biology*, *22*(6), 2216–2227. https://doi.org/10.1111/gcb.13164

Asner, G. P., Martin, R. E., Tupayachi, R., Anderson, C. B., Sinca, F., Carranza-Jiménez, L., & Martinez, P. (2014). Amazonian functional diversity from forest canopy chemical assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *111*(15), 5604–5609. https://doi.org/10.1073/pnas.1401181111

Barrington, D. S. (1993). Ecological and Historical Factors in Fern Biogeography. *Journal of Biogeography*, *20*(3), 275. https://doi.org/10.2307/2845635

Bass, M. S., Finer, M., Jenkins, C. N., Kreft, H., Cisneros-Heredia, D. F., McCracken, S. F., … Kunz, T. H. (2010). Global conservation significance of Ecuador's Yasuní National Park. *PLoS ONE*, *5*(1). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008767

Becerra, J. X. (2015). On the factors that promote the diversity of herbivorous insects and plants in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *112*(19), 6098–6103. https://doi.org/10.1073/pnas.1418643112

Bonilla-Bedoya, S., López-Ulloa, M., Vanwalleghem, T., y Herrera-Machuca, M. Á. (2017). Effects of Land Use Change on Soil Quality Indicators in Forest Landscapes of the Western Amazon. *Soil Science*, *182*(4), 128–136. https://doi.org/10.1097/SS.0000000000000203

Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C., y Tuomisto, H. (2004). *Dissectging the spatial structure of ecological data at multiple scales*. *85*(7), 1826–1832. https://doi.org/10.1890/03-3111

Borcard, D., Legendre, P., y Drapeau, P. (1992). Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation Author (s): Daniel Borcard , Pierre Legendre and Pierre Drapeau Published by : Ecological Society of America PARTIALLING OUT THE SPATIAL COMPONENT OF ECOLOGICAL VARIATION1. *Ecology*, *73*(3), 1045–1055.

Borcard, D., y Pierre, L. (2002). All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Catena*, *140*, 55–65. https://doi.org/10.1016/s0304-3800 (01) 00501-4

Braak, C. J. F. ter, y Smilauer, P. (2002). *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. Retrieved from www.canoco.com website: https://edepot.wur.nl/405659

Carvajal, C. I., Gómez, J. A., Kessler, M., y Krömer, T. (2018). Influence of elevation and habitat disturbance on the functional diversity of ferns and lycophytes. *Plant Ecology and Diversity*, *11*(3), 335–347. https://doi.org/10.1080/17550874.2018.1484526

Dray, S., Legendre, P., y Peres-Neto, P. R. (2006). Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling*, *196*(3–4), 483–493. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.02.015

Dyer, L. A., Singer, M. S., Lill, J. T., Stireman, J. O., Gentry, G. L., Marquis, R. J., … Coley, P. D. (2007). Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature*, *448*(7154), 696–699. https://doi.org/10.1038/nature05884

Dyer, Lee A., Parchman, T. L., Jeffrey, C. S., y Richards, L. A. (2014). New dimensions of tropical diversity: An inordinate fondness for insect molecules, taxa, and trophic interactions. *Current Opinion in Insect Science*, *2*, 14–19. https://doi.org/10.1016/j.cois.2014.06.001

Embrechts, M. J., Gatti, C. J., Linton, J., & Roysam, B. (2013). Hierarchical clustering for large data sets. *Studies in Computational Intelligence*, *410*, 197–233. https://doi.org/10.1007/978-3-642-28696-4_8

Endara, M. J., Coley, P. D., Wiggins, N. L., Forrister, D. L., Younkin, G. C., Nicholls, J. A.,

… Kursar, T. A. (2018). Chemocoding as an identification tool where morphological- and DNA-based methods fall short: Inga as a case study. *New Phytologist*, *218*(2), 847–858. https://doi.org/10.1111/nph.15020

Endara, M. J., Nicholls, J. A., Coley, P. D., Forrister, D. L., Younkin, G. C., Dexter, K. G., … Kursar, T. A. (2018). Tracking of host defenses and phylogeny during the radiation of neotropical inga-feeding sawflies (hymenoptera; argidae). *Frontiers in Plant Science*, *9*(August), 1–16. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01237

Escalante, T. (2003). ¿Cuántas especies hay? los estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos*, *52*(June), 53–56.

Farias, R. de P., da Costa, L. E. N., de Oliveira, A. F. M., Barros, I. C. L., y Mehltreter, K. (2020). Leaf defense syndromes in tropical ferns. *Plant Ecology*, *221*(10), 853–865. https://doi.org/10.1007/s11258-019-00983-4

Fyllas, N. M., Patino, S., Baker, T. R., Bielefeld Nardoto, G., Martinelli, L. A., Quesada, C. A., … Lloyd, J. (2009). Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: Phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences*, *6*(11), 2677–2708. https://doi.org/10.5194/bg-6-2677-2009

Garcia-Rodríguez, Y. M., Bravo-Monzón, A., & Martínez-Díaz, Yesenia and Espinosa-García, F. J. (2012). Variación Fitoquímica Defensiva en Ecosistemas Terrestres. *Temas Selectos En Ecología Química de Insectos*, (May 2014), 217–252.

Gendreau-berthiaume, B. (2004). Spatial analysis : Trend surface analysis and PCNM. *Oecologia*, 9.

Guevara Andino, J. E., Pitman, N. C. A., Ulloa Ulloa, C., Romoleroux, K., Fernández-Fernández, D., Ceron, C., … ter Steege, H. (2019). Trees of Amazonian Ecuador: a taxonomically verified species list with data on abundance and distribution. *Ecology*, *100*(12), 3359207. https://doi.org/10.1002/ecy.2894

Guevara, J. E., Mogollón, H., Pitman, N. C. A., Cerón, C., Palacios, W. A., & Neill, D. A. (2016). A Floristic Assessment of Ecuador's Amazon Tree Flora. *Forest Structure, Function and Dynamics in Western Amazonia*, (December), 27–52. https://doi.org/10.1002/9781119090670.ch2

Hoorn, C., Wesselingh, F. P., ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., …

Antonelli, A. (2010). Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science*, *330*(November), 927–931.

Jones, M. M., Tuomisto, H., Borcard, D., Legendre, P., Clark, D. B., y Olivas, P. C. (2007). Explaining variation in tropical plant community composition: Influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia*, *155*(3), 593–604. https://doi.org/10.1007/s00442-007-0923-8

Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., … Webb, C. O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, *26*(11), 1463–1464. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166

Krishnan, P., Kruger, N. J., y Ratcliffe, R. G. (2005). Metabolite fingerprinting and profiling in plants using NMR. *Journal of Experimental Botany*, *56*(410), 255–265. https://doi.org/10.1093/jxb/eri010

Matich, E. K., Chavez Soria, N. G., Aga, D. S., y Atilla-Gokcumen, G. E. (2019). Applications of metabolomics in assessing ecological effects of emerging contaminants and pollutants on plants. *Journal of Hazardous Materials*, *373*(September 2018), 527–535. https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2019.02.084

Ministerio del Ambiente. (2011). *Plan de Manejo del Parque Nacional Yasuní* (Vol. 53, pp. 1689–1699). Vol. 53, pp. 1689–1699. Quito,Ecuador.

Ministerio del Ambiente. (2012). *Plan de manejo de la Reserva de Producción de Fauna Cuyabeno* (p. 23). p. 23. Retrieved from http://www.rjb.csic.es/jardinbotanico/ficheros/documentos/pdf/pubinv/JMF/PlanManejoIntegralCutucu.pdf

Mittermeier, R. A., Myers, N., Thomsen, J. B., da Fonseca, G. A. B., y Olivieri, S. (1998). Biodiversity hotspot and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology*, *12*, 526–520.

Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad* (Vol. 1; M. y T. SEA, Ed.). Retrieved from http://publications.lib.chalmers.se/records/fulltext/245180/245180.pdf%0Ahttps://hdl.handle.net/20.500.12380/245180%0Ahttp://dx.doi.org/10.1016/j.jsames.2011.03.003%0Ahttps://doi.org/10.1016/j.gr.2017.08.001%0Ahttp://dx.doi.org/10.1016/j.precamres.2014.

Murillo Contreras, L. D. C. (2002). *Medición de Biodiversidad Alfa y Beta en dos Tipos de Vegetación del Parque Nacional Montecristo, El Salvador*.

Navarrete, H. (2001). *Helechos comunes de la Amazonia baja ecuatoriana*. Quito: Editorial Simbioe.

Neill, D. A. (2012). ¿Cuántas especies nativas de plantas vasculares hay en el Ecuador? *Revista Amazónica Ciencia y Tecnología*, *0*(0), 2.

Novotny, V. (2009). Beta diversity of plant-insect food webs in tropical forests: A conceptual framework. *Insect Conservation and Diversity*, *2*(1), 5–9. https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2008.00035.x

Novotny, V., Miller, S. E., Hulcr, J., Drew, R. A. I., Basset, Y., Janda, M., … Weiblen, G. D. (2007). Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature*, *448*(7154), 692–695. https://doi.org/10.1038/nature06021

Oksanen, J., Legendre, P., O'Hara, B., Stevens, M. H. H., Oksanen, M. J., y Suggests, M. (2007). The vegan package. *Community Ecology Package*, *10*, 631–637. Retrieved from http://cc.oulu.fi/~jarioksa

Oliveira, S. M., y Ter Steege, H. (2013). Floristic overview of the epiphytic bryophytes of terra firme forests across the amazon basin. *Acta Botanica Brasilica*, *27*(2), 347–363. https://doi.org/10.1590/S0102-33062013000200010

Page, C. N. (2002). Ecological strategies in fern evolution: A neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *119*(1–2), 1–33. https://doi.org/10.1016/S0034-6667(01)00127-0

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. https://doi.org/10.1002/ece3.296

Pellissier, L., Ndiribe, C., Dubuis, A., Pradervand, J. N., Salamin, N., Guisan, A., & Rasmann, S. (2013). Turnover of plant lineages shapes herbivore phylogenetic beta diversity along ecological gradients. *Ecology Letters*, *16*(5), 600–608. https://doi.org/10.1111/ele.12083

Pitman, N. C. A., Terborgh, J. W., Silman, M. R., Núñez, P. V., Neill, D. A., Cerón, C. E., … Aulestia, M. (2001). Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology*, *82*(8), 2101–2117. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2101:DADOTS]2.0.CO;2

Pluskal, T., Castillo, S., Villar-Briones, A., y Orešič, M. (2010). MZmine 2: Modular framework for processing, visualizing, and analyzing mass spectrometry-based molecular profile data. *BMC Bioinformatics*, *11*. https://doi.org/10.1186/1471-2105-11-395

Pos, E., Guevara, J. E., Molino, J. F., Sabatier, D., Bánki, O. S., Pitman, N. C. A., … ter Steege, H. (2019). Scaling issues of neutral theory reveal violations of ecological equivalence for dominant Amazonian tree species. *Ecology Letters*, *22*(7), 1072–1082. https://doi.org/10.1111/ele.13264

Poulsen, A. D., Tuomisto, H., y Balslev, H. (2006). Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. *Biotropica*, *38*(4), 468–478. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00168.x

R Development Core Team. (2006). A Language and Environment for Statistical Computing (Vol. 2, pp. 1–12). Vol. 2, pp. 1–12. Retrieved from https://www.r-project.org/

Reeb, P. D., Bramardi, S. J., y Steibel, J. P. (2015). Assessing dissimilarity measures for sample-based hierarchical clustering of RNA sequencing data using plasmode datasets. *PLoS ONE*, *10*(7), 1–18. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132310

Reyes, P. R., y Torres-Florez, J. P. (2009). Diversidad, distribución, riqueza y abundancia de condrictios de aguas profundas a través del archipiélago patagónico austral, Cabo de Hornos, Islas Diego Ramírez y el sector norte del paso Drake. *Revista de Biologia Marina y Oceanografia*, *44*(1), 243–251. https://doi.org/10.4067/s0718-19572009000100025

Richards, L. A., Dyer, L. A., Forister, M. L., Smilanich, A. M., Dodson, C. D., Leonard, M. D., y Jeffrey, C. S. (2015). Phytochemical diversity drives plant-insect community diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *112*(35), 10973–10978. https://doi.org/10.1073/pnas.1504977112

Rodríguez-Castañeda, G., Dyer, L. A., Brehm, G., Connahs, H., Forkner, R. E., y Walla, T. R. (2010). Tropical forests are not flat: How mountains affect herbivore diversity. *Ecology Letters*, *13*(11), 1348–1357. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01525.x

Romoleroux, K., Pérez, A., León-Yánez, S., Quintana, C., Navarrete, H., Muriel, P. , Cevallos, D. (2018). *Base de datos del Herbario QCA. Versión 1.0. Pontificia Universidad Católica del Ecuador*.

Sadeck, L., Adaptado, B., Rodriguez, A., y Data, A. (2010). *SELECCIÓN DE VARIABLES PARA CLASIFICACIÓN NO SUPERVISADA UTILIZANDO UN ENFOQUE HÍBRIDO FILTER-WRAPPER*.

Salazar, D., Jaramillo, A., y Marquis, R. J. (2016). The impact of plant chemical diversity on plant–herbivore interactions at the community level. *Oecologia*, *181*(4), 1199–1208. https://doi.org/10.1007/s00442-016-3629-y

Salazar, L., Homeier, J., Kessler, M., Abrahamczyk, S., Lehnert, M., Krömer, T., & Kluge, J. (2013). Diversity patterns of ferns along elevational gradients in Andean tropical forests. *Plant Ecology and Diversity*, *8*(1), 13–24. https://doi.org/10.1080/17550874.2013.843036

Scherber, C., Eisenhauer, N., Weisser, W. W., Schmid, B., Voigt, W., Fischer, M., … Tscharntke, T. (2010). Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature*, *468*(7323), 553–556. https://doi.org/10.1038/nature09492

Shimodaira, H. (2014). pvclust: hierarchical clustering with P-values via multiscale bootstrap resampling. *Bioinformatics*, (June). https://doi.org/22: 1540–1542

Suzuki, R., y Shimodaira, H. (2006). Pvclust: An R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering. *Bioinformatics*, *22*(12), 1540–1542. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btl117

Ter Steege, H., Daniel, S., Mota de Oliveira, S., Magnusson, W. E., Molino, J. F., Gomes, V. F., y Salomão, R. P. (2016). Estimating species richnees in hyper-diverse large tree comunities. *International Journal of Laboratory Hematology*, *38*(1), 42–49. https://doi.org/10.1111/ijlh.12426

Ter Steege, H., Pitman, N. C. A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R. P., Guevara, J. E., … Silman, M. R. (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, *342*(6156). https://doi.org/10.1126/science.1243092

Tuomisto, H., Moulatlet, G. M., Balslev, H., Emilio, T., Figueiredo, F. O. G., Pedersen, D., y Ruokolainen, K. (2016). A compositional turnover zone of biogeographical magnitude

within lowland Amazonia. *Journal of Biogeography*, *43*(12), 2400–2411. https://doi.org/10.1111/jbi.12864

Tuomisto, H., y Poulsen, A. D. (1996). *Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forests*. 283–293.

Tuomisto, H., Poulsen, A. D., Ruokolainen, K., Moran, R. C., Quintana, C., Celi, J., y Cañas, G. (2003). Linking floristic patterns with soil heterogeneity and satellite imagery in Ecuadorian Amazonia. *Ecological Applications*, *13*(2), 352–371. https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0352:LFPWSH]2.0.CO;2

Tuomisto, H., Zuquim, G., y Cárdenas, G. (2014). Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. *Ecography*, *37*(11), 1034–1046. https://doi.org/10.1111/ecog.00770

United Nations Development Programme. (2012). *Kapawi Eco-Lodge and Reserve, Ecuador*. New York, NY.

Velásquez, E. B. (2014). La biodiversidad en el Ecuador. Retrieved from http://190.57.147.202:90/jspui/bitstream/123456789/303/1/La Biodiversidad.pdf

Wetzel, W. C., & Whitehead, S. R. (2019). The many dimensions of phytochemical diversity : linking theory to practice. https://doi.org/10.1111/ele.13422

Wiggins, N. L., Forrister, D. L., Endara, M. J., Coley, P. D., y Kursar, T. A. (2016). Quantitative and qualitative shifts in defensive metabolites define chemical defense investment during leaf development in Inga, a genus of tropical trees. *Ecology and Evolution*, *6*(2), 478–492. https://doi.org/10.1002/ece3.1896

Willcott, M. R. (2009). *MestRe Nova* . 906709. https://doi.org/10.1021/ja906709t

Zuquim, G., Costa, F. R. C., Tuomisto, H., Moulatlet, G. M., y Figueiredo, F. O. G. (2019). The importance of soils in predicting the future of plant habitat suitability in a tropical forest. *Plant and Soil*, *450*(1–2), 151–170. https://doi.org/10.1007/s11104-018-03915-9

Zuquim, Gabriela, Tuomisto, H., Costa, F. R. C., Prado, J., Magnusson, W. E., Pimentel, T., … Figueiredo, F. O. G. (2012). Broad Scale Distribution of Ferns and Lycophytes along Environmental Gradients in Central and Northern Amazonia, Brazil. *Biotropica*, *44*(6), 752–762. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2012.00880.x

ANEXOS

Tabla 8. Definición de las múltiples dimensiones de la diversidad química.

Términos	Definición
Fitoquímicos	Describe compuestos derivados de las plantas que funcionan en interacciones con el ambiente biótico y abiótico.
Diversidad Fitoquímica	Abarca la complejidad de la composición fitoquímica y la variación en la composición mediante las escalas espaciales y temporales.
Riqueza fitoquímica	Es el recuento de compuestos únicos en una muestra de plantas o grupo de plantas.
Uniformidad química	Describe la distribución de la producción total de compuestos dentro de una muestra.
Índices de diversidad	Combinan los componentes de riqueza y uniformidad de diversidad en una única métrica, igualando la contribución de cada compuesto de manera que los compuestos con menor abundancia contribuyan menos a la estimación general de la diversidad.
Diversidad funcional	Es una mezcla fitoquímica que describe el rango de actividades biológicas exhibidas por los compuestos presentes.
Diversidad estructural	Describe la complejidad de las estructuras moleculares presentes en una mezcla fitoquímica.
Diversidad alfa, gamma y beta	Describen la naturaleza jerárquica y multiescalar de la diversidad.
Diversidad alfa	Diversidad alfa química es la diversidad a escala de una sola unidad de muestreo.
Diversidad gamma	Diversidad gamma es la diversidad a escala de población estadística que contiene todas las unidades de muestreo de plantas.
Diversidad beta	Diversidad beta es el recambio en la diversidad química y composición a través del espacio y el tiempo.

Nota: Elaboración propia, términos sintetizados y extraídos de Wetzel et al., (2019).