

La familia Arecaceae en la parcela permanente de 50ha, Barro Colorado Island.

Ecología de comunidades, biodiversidad, agrupamiento y asociación, en un bosque tropical lluvioso.

Marcos Antonio González Reyes Estudiante, Universidad Autónoma de Santo Domingo (UASD)

Sobre la familia Arecaceae en la parcela de 50ha de Barro Colorado Island se conoce muy poco de su ecología, diversidad, asociación (entre especies y variables ambientales y de suelo, especie/especie, y sitios/especies), y como se agrupan los sitios en base a sus características. Con este trabajo se busca conocer más de la ecología de la familia. En base a los datos obtenidos se concluye que *Chamaedorea tepejilote* y *Bactris barronis* son las dos especies que no se asocian con otras especies. La abundancia de la familia Arecaceae se encontró asociada con la orientación media. La riqueza de la familia se asoció a su vez con la variable geomorfológica de pico. Mediante técnicas de agrupamiento se lograron alcanzar 5 grupos de sitios mediante la técnica Ward, destacando el grupo 4 por su asociación con variables como Potasio, Hierro y Aluminio. Se detectaron especies indicadoras en este agrupamiento, siendo éstas, *Elaeis oleifera*, *Bactris major* y *Attalea butyracea*; de igual manera hubo especies con preferencias por hábitats tales, *OldLow* y *Swamp*. Mediante los análisis de ecología espacial, se encontró que *Bactris major* tuvo dependencia espacial por ciertas variables, como Ca, B y Mg, donde bajos valores de estas variables llevan a que haya abundancia significativa de esta especie en sus sitios de muestreo. Los bajos valores de asociación que presenta el grupo 4 variables de suelo y algunas variables ambientales/geomorfológicas, muestran una mejor perspectiva de por qué este grupo presenta esta distribución y especies muy particulares *Attalea butyracea*, *Bactris major* y *Elaeis oleifera*, especies que no se presentan en sitios tan contiguos como son los sitios 13, 18 y 23. Observar como el material estudiado se estructura dentro del área muestreada nos ayudaría a tener una idea de como estarían conformadas las comunidades de esta familia dentro de otras áreas de estudio que queramos analizar en el futuro. Los estudios y análisis empleados en este trabajo son extrapolables a cualquier sitio, y probablemente el presente trabajo establezca un precedente para investigadores que deseen realizar este tipo de investigación.

Keywords: Arecaceae, BCI, Lago Gatún, Panamá

1 Introducción

En las últimas décadas se ha venido implementando el uso de modelos matemáticos y estadísticos con el fin de estudiar la ecología, diversidad de especies, entre otros, lo que hoy en día se conoce como ecología numérica. Esta busca una manera de ayudar en el entendimiento de las cuestiones ecológicas, que no serían fáciles de estudiar sin las herramientas apropiadas, y que tardarían más del tiempo que actualmente se consume en este tipo de investigaciones, para esto se basa en la recopilación de datos de campo y posterior generación de una base de datos, de la cual se extraerán los datos necesarios para la implementación de los análisis pertinentes, los cuales pueden ser: para estudio de asociaciones de especies, determinar riqueza-abundancia, diversidad, impacto de factores tanto bióticos como abióticos, etc.

La riqueza de especies de plantas está fuertemente asociada a la temperatura, radiación solar y potencial de evapotranspiración, y muestra una baja relación con la precipitación (Currie, 1991). Aunque el número absoluto de especies puede cambiar con el tiempo, debido a eventos de especiación, extinción o dispersión, la persistencia de patrones predecibles nos dice que tales eventos y sus consecuencias están de alguna manera limitados geográficamente, sugieren que si entendiéramos los factores que gobiernan los patrones geográficos, sería posible predecir la riqueza actual donde faltan datos empíricos, así como modelar cómo los patrones podrían cambiar con el tiempo, dados los cambios (pasado / futuro) en los factores de control (O'Brien, 1998).

Barro Colorado es una isla localizada en el lago Gatún del Canal de Panamá. Es un área protegida, en la cual se estudian los bosques tropicales y que junto con otras cinco penínsulas cercanas, forma el Monumento Natural Barro Colorado. Fue estructurado en 1923 y está administrado por el Instituto Smithsonian desde 1946 (Condit, 1998; Hubbell, Condit, & Foster, 2005).

Las Arecaceas (palmas/palmeras) son plantas monocotiledóneas y presentan un crecimiento apical, que al perder esta parte, detienen su crecimiento, secan y mueren. Las palmas cuentan con aproximadamente 3,500 especies, en su mayoría representada por árboles, también se encuentran arbustos y enredaderas. Las formas arbóreas no presentan ramificación en el tronco y tienen una corona terminal en hojas, generalmente llamadas frondas, que emergen de una en una de la yema apical. La lignina de sus paredes celulares le confiere al tallo gran rigidez, y como monocotiledóneas no poseen crecimiento secundario. Algunas de ellas tienen valor económico y pueden ser fuente de alimento, refugio, ropa y combustible (Glimn-Lacy & Kaufman, 2006). Dentro del área, la familia cuenta con cuatro tribus: Iriarte (1 especie), Cocoseae (6), Areceae (1), y Chamaedeeae (1). Debido a la importancia para la estructura y composición de los bosques, su conservación puede requerir el establecimiento de una serie de grandes reservas (Scariot, 1999).

Los bosques tropicales de tierra firme de tierras bajas poseen mayor riqueza, mientras que los bosques pantanosos o que crecen en suelos arenosos o en áreas con clima estacional tienen muchas menos especies; las comunidades de palmeras en la Amazonía centro-occidental y en América Central son significativamente más ricas que la región promedio y las del Caribe son significativamente más pobres en especies, las palmeras son a menudo especies clave de los ecosistemas y forman conjuntos complejos de diferentes formas de crecimiento coexistentes que van desde pequeños arbustos hasta árboles altos y lianas (Balslev et al., 2011).

Es importante entender las diferencias entre la dinámica de los fragmentos de bosque y el bosque continuo, a fin de propiciar una guía para el diseño y manejo de las reservas naturales y para la ejecución de acciones conservacionistas (Scariot, 1999).

En el presente trabajo se realizarán análisis (medición de asociación, análisis de agrupamiento, diversidad, y ecología espacial), a fin de conocer la estructura ecológica de la familia, y se formularon las siguientes preguntas que ayudarán a dirigir y enfocar esta investigación:

- ¿Dentro de la familia estudiada se presentan especies, sitios, y variables asociadas?,
- ¿Cómo se organizan o agrupan los sitios en el área muestreada?,
- ¿Existe alguna relación entre estos grupos y variables/atributos?,
- ¿Hay especies indicadoras o con preferencia por determinadas condiciones ambientales/atributos?,
- ¿Está suficientemente representada mi familia, según la diversidad presentada?,
- ¿Existe asociación de la diversidad alpha con variables ambientales/atributos?, ¿Con cuáles?,
- ¿Existe contribución local o por alguna especie a la diversidad beta?,
- ¿Alguna(s) especies de mi familia presenta(n) patrón aglomerado, y de ser así, cuáles?, ¿Dicho patrón se asocia con alguna variable?,
- ¿Predicen bien la ocurrencia de dicha(s) especie(s) los modelos de distribución de especies (SDM)?

2 Metodología

2.1 Área de estudio

El área de estudio fue la parcela permanente de 50ha en Isla Barro Colorado, la parcela (en lo adelante BCI), abarca 0.5 km² de los 54 km² que comprende la isla, cuenta con al menos 315 especies identificadas (Condit, 1998), distribuidas en 88 familias. Forma parte de “*The Center for Tropical Science*”, una red compuesta aproximadamente 15 países, que estudian los bosques tropicales y la metodología estandarizada en grandes parcelas permanentes, siendo la parcela de 50ha de BCI, la primer gran parcela en ser establecida, censada por primera vez en los años 1981-1983 (Condit, 1998), localizada en el Lago Gatún en Panamá (Hubbell et al., 2005) (ver figura 1).

Este tipo de área de estudio se establece con el fin de recolectar y analizar datos ecológicos para monitorear la dinámica de poblaciones y la diversidad en estaciones de trabajo permanentes a largo plazo. Esto se conoce como “*Long-Term Monitoring*”, puede ser definido como el levantamiento de datos durante determinado período de tiempo en áreas contaminadas o con un alto índice de pérdida de especies. En palabras de Lindenmayer & Likens (2010), son las mediciones empíricas repetidas basadas en el campo, se recopilan continuamente y luego se analizan durante al menos 10 años. Es un estudio a largo plazo cuando documenta los procesos importantes que componen el ecosistema o el tiempo de generación del organismo dominante, así, su duración se mide con la velocidad dinámica del sistema que se está estudiando (Franklin, 1989).

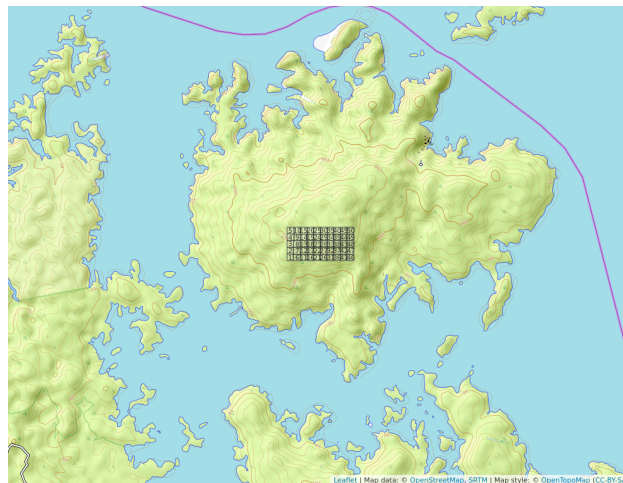


Figure 1: Área de estudio, parcela de 50ha, Isla Barro Colorado.

2.2 Materiales y métodos

En el presente estudio se trabajó con la familia Arecaceae Schultz Sch., dentro de la parcela presenta 9 especies y 7 géneros. El estudio se fundamentó en el uso del censo #7 de BCI, tomando en cuenta una matriz de comunidad que contiene los datos relevantes de las especies censadas. Según (Condit, 1998), la metodología del censo utiliza como criterio de exclusión, aquellos individuos con menos de 1 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP). Los censos, por lo general, se actualizan cada 5 años. Para las labores de monitoreo de la inmigración, extinción y reemplazo en la parcela, los individuos se identifican con un código único, de forma que los datos sirvan para evaluar, longitudinalmente, si hay nuevas especies, así como para actualizar la abundancia en cada momento censal.

2.2.1 Medición de Asociación

Este análisis estuvo basado en los modos Q y R, en tanto que se realizaron comparaciones entre sitios y entre especies. El modo Q se fundamentó en la composición de especies y variables ambientales para evaluar la disimilaridad entre sitios. Utilizamos la distancia euclídea aplicada a datos de abundancia de una matriz de comunidad transformados por método *Hellinger*, por medio de métricas de disimilaridad de *Jaccard* y *Sorensen* para datos transformados de presencia-ausencia, para evaluar disimilaridad entre sitios según su composición. Del mismo modo se evaluó disimilaridad entre sitios a través de variables mixtas de la matriz ambiental en modo Q, utilizando la métrica de *Gower*.

En modo R se calculó el grado de dependencia presente entre especies empleando, en la matriz de comunidad transpuesta, tanto la transformación *Chi*, a los datos de abundancia para la posterior estimación de la distancia, que nos permite comparar especies, como la métrica de *Jaccard* a datos de presencia-ausencia. Finalmente, evaluamos el grado de asociación entre las variables ambientales a partir de los índices de correlación de *Pearson* y *Spearman*, aplicados a las variables cuantitativas de la matriz ambiental.

Las representaciones de las matrices de disimilaridad obtenidas, se realizaron utilizando ‘mapas de calor’, en los que se representaron, con distintas tonalidades de colores rosa (alta similitud) y azul (poca o nula similitud), las distancias obtenidas."

2.2.2 Análisis de Agrupamiento

Se realizaron análisis de agrupamiento utilizando técnicas de agrupamiento jerárquico, para agrupar según características o preferencias comunes entre sitios, aquí se utilizan criterios de enlace y sus resultados se visualizan en dendrogramas, para cuya elaboración se usó distancia Euclídea, que es la distancia entre un punto y otro según variables descriptivas y se usa la distancia mínima. Aquí se utilizó el agrupamiento *Ward* de distancia exigua, determinado para 5 grupos de sitios, el objetivo es definir grupos de manera que la suma de cuadrados se minimice dentro de cada uno de ellos, basándose en el criterio del modelo lineal de mínimos cuadrados (Borcard, Gillet, & Legendre, 2018). También se aplicaron otras pruebas, en este caso *ANOVA*, evalúa homogeneidad de medias, para la cual no se cumplen muchos de los supuestos; y *Kruskal-Wallis* que evalúa homogeneidad de medianas; para calcular asociación entre variables ambientales y de suelo, y los grupos formados (Batlle, 2020).

Para la generación de dendrogramas se utilizó la función ‘*hclust*’ del paquete ‘*stats*’, presente por defecto en R. A su vez se utilizó correlación cofenética para determinar el número de grupos de sitios más apropiado; y ‘anchura de silueta’ para determinar cuantos grupos serían necesarios o más representativos, así como pruebas multivariadas de *Bootstrap* en búsqueda de los sitios que presentaran mayores probabilidades de formar grupos, y la generación de mapas de calor para representar los grupos de sitios y la distancia entre especies.

2.2.3 Diversidad Ecológica

Para calcular el grado de diversidad alpha se usaron los grupos generados mediante el análisis de agrupamiento, ‘*grupos_ward_k5*’. A fin de calcular esto se utilizan métodos como la Entropía de Shannon H_1 , que calcula el grado de desorden en la muestra; índice de concentración de Simpson, que calcula la probabilidad de que dos individuos seleccionados aleatoriamente puedan ser de la misma especie, Equidad de Pielou $J = H_1 / H_0$. Números de Hill, riqueza de especies $N_0 = q$,

número de especies abundantes $N_1 = e^H$, y el inverso de Simpson $N_1 = 1/\lambda$; y ratios de Hill $E_1 = N_1/N_0$ (su versión para equidad Shannon), $E_2 = N_2/N_0$ (versión de equidad de Simpson).

También se usaron modelos con enfoques asintóticos:

- Modelo homogéneo (estándar y MLE), este modelo asume que todas las especies tienen la misma incidencia o probabilidades de detección.

- Chao1 devolverá una estimación de la riqueza de especies basada en un vector o matriz de datos de abundancia; y Chao1-bc, una forma corregida por sesgos para el Chao1.

- iChao1, al igual que el estimador Chao1, el estimador iChao1 es un límite inferior aproximado para cualquier tamaño de muestra; el estimador iChao1 es un límite inferior mayor, porque siempre es mayor o igual que el estimador Chao1 (Chiu, Wang, Walther, & Chao, 2014).

- Basados en “cobertura” o “completitud de muestra”. ACE para datos de abundancia.

- Estimadores Jackknife de primer, utiliza la frecuencia de los únicos para estimar el número de especies no detectadas; y de segundo orden, utiliza las frecuencias de ejemplares únicos y duplicados para estimar el número de especies no detectadas; estiman la riqueza de especies.

Para diversidad beta se calculó la contribución de las especies y los sitios a la misma, usando la función “*determinar_contrib_local_y_especie*”, usando la transformación de Hellinger.

2.2.4 Análisis de Ecología Espacial

En ecología espacial se utilizó la transformada de hellinger y la matriz ambiental para crear un cuadro de vecindad y ver como se autocorrelacionan los sitios, se genera un correlograma para las variables que queremos estudiar mediante la función ‘*sp.correlogram*’ y para varias variables como la abundancia de especies y variables ambientales. También se usaron otros métodos como la prueba Mantel, para aplicarla a datos de comunidad, es necesario quitar la tendencia espacial. Para ello, primero hay que ajustar la matriz de comunidad transformada por Hellinger a la matriz de posiciones XY. El modelo resultante explicará las abundancias de especies transformadas según la posición. Los residuos de dicho modelo, contendrán la proporción de las abundancias transformadas no explicada por la posición. Si dicha proporción presenta autocorrelación espacial (cuadros de 1 Ha cercanos entre sí que presentan correlación positiva o negativa), entonces es probable que se esté frente a un caso de dependencia espacial inducida por una variable interviniente con matrices de distancia para autocorrelación espacial con y sin tendencia.

De igual forma, se utilizó el I de Moran, con una matriz de abundancia de especies transformada sin tendencia que se aplica a variables ambientales para obtener los datos de autocorrelación y distribución de especies y variables en los sitios de muestreo.

Para este estudio se utilizó el software estadístico R (R Core Team, 2020), los paquetes *vegan* (Oksanen et al., 2019), *tidyverse* (Wickham, 2017), *sf* (Pebesma, 2018), *mapview* (Appelhans, Detsch, Reudenbach, & Woellauer, 2019), *leaflet* (Cheng, Karambelkar, & Xie, 2018), *ez* (Lawrence, 2016), *psych* (Revelle, 2019), *adespatial* (Dray et al., 2020), *stats* (R Core Team, 2020) y scripts del repositorio “Scripts de análisis de BCI” (Batlle, 2020).

3 Resultados

3.1 Riqueza-abundancia y presencia-ausencia

La familia Arecaceae estuvo representada por 2,637 individuos, dentro de los que hubo una riqueza de 9 especies y 7 géneros. La especie más abundante fue *Oenocarpus mapora* con 1,802 individuos, seguida de *Socratea exorrhiza* (500); *Astrocaryum standleyanum* y *Bactris major* fueron las

de abundancia media con 152 y 112 individuos respectivamente; y *Attalea butyracea*, *Elaeis oleifera*, *Bactris coloniata*, *Bactris barronis* y *Chamaedorea tepejilote* 32, 20, 10, 5 y 4 individuos respectivamente (ver tabla 1 y figura 2). La mayor abundancia de la familia estuvo presente en los sitios 5, 6 y 27, con 113, 171 y 136 individuos respectivamente; y los sitios 35, 40 y 41 los de menor abundancia, presentando 9, 15 y 10 individuos respectivamente (ver figura S3). Los cuadrantes que mayor riqueza mostraron tuvieron una riqueza de 5 a 6 especies, los que menor abundancia mostraron, tuvieron de 2 a 3 especies, así mismo ninguno presentó la totalidad de especies (9) presentes en la parcela (ver figura S4).

Table 1: Abundancia de individuos por especie de la familia Arecaceae.

Latin	n
<i>Oenocarpus mapora</i>	1802
<i>Socratea exorrhiza</i>	500
<i>Astrocaryum standleyanum</i>	152
<i>Bactris major</i>	112
<i>Attalea butyracea</i>	32
<i>Elaeis oleifera</i>	20
<i>Bactris coloniata</i>	10
<i>Bactris barronis</i>	5
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	4

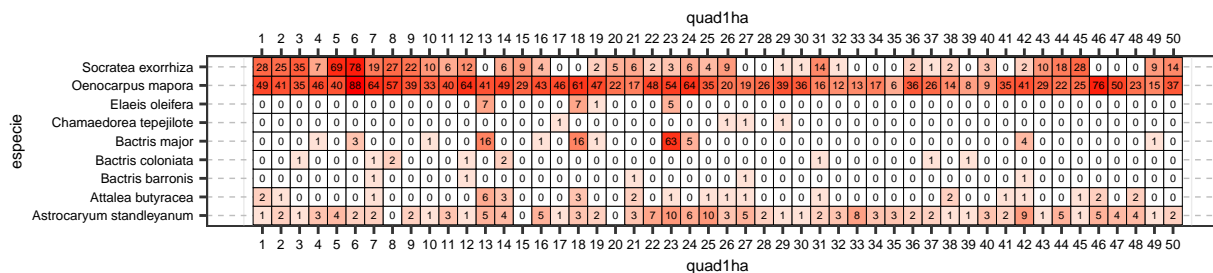


Figure 2: Abundancia de individuos por especie en cada cuadrante.

3.2 Análisis de Asociación

Los sitios mostraron grados de correlación estadística mediante análisis de disimilitud de distancia Euclídea, de igual manera se encontraron sitios altamente disímiles del conjunto (sitios 18, 21, 31 y 42) (ver figura 3).

Para la asociación de especies, los datos arrojaron que *Chamaedorea tepejilote* y *Bactris barronis* son especies que no presentan asociaciones con otras; *Socratea exorrhiza* se asocia con *Bactris coloniata*, *Oenocarpus mapora*, *Astrocaryum standleyanum*, *Attalea butyracea* y *Bactris major*; *Oenocarpus mapora* presenta asociaciones con las demás especies; el mismo caso anterior se repite con las especies *Astrocaryum standleyanum* y *Attalea butyracea*; *Elaeis oleifera* presenta asociaciones con *A. standleyanum*, *Bactris major*, *A. butyracea* y *Oenocarpus mapora*; *Bactris major* carece de asociación con las especies *Chamaedorea tepejilote*, *Bactris barronis* y *Bactris coloniata*, (ver figuras 4 y 5).

Se observaron asociaciones entre variables geomorfológicas y variables de riqueza-abundancia, la abundancia de la familia Arecaceae se encontró asociada a la variable de pendiente media; y la riqueza de especies estuvo relacionada con geomorfología de pico, (ver figura 6). En cuanto a variables de suelo y riqueza-abundancia, la abundancia estuvo asociada significativamente con las variables *B*, *Ca*, *Cu*, *K*, *Mn*, *Zn*, *N*, *N.min*, y *pH* de manera negativa, mientras que la riqueza no mostró asociación significativa con ninguna variable de suelo, (ver figura 7).

3.3 Análisis de Agrupamiento

Se detectaron sitios con altas probabilidades de formar grupos, cuyo agrupamiento por método “ward” resultó en cinco grupos, un gran grupo con 24 sitios; uno mediano con 15; y tres pequeños con 2, 3 y 6 sitios cada uno, (ver figura 8). A pesar de la autocorrelación que presentan los sitios entre sí, la composición de especies de la familia afecta la distribución de los grupos, haciendo que los sitios formen agrupamientos discontinuos, (ver figura 9). Este patrón de distribución tiene grados de correlación con variables ambientales como *Al*, *B*, *Mn*, *Cu*, *Zn*, *N*, *pH*, *K*; y variables geomorfológicas de elevación media, hombrera y pendiente media, (ver figura 10). Los sitios pertenecientes al grupo cuatro tienen marcada asociación con variables de suelo como (Potasio, Hierro, Aluminio) mientras que con otras variables de suelo tiene valores de asociación bajos; con variables ambientales/geomorfológicas como (Riqueza global, Vertiente, Heterogeneidad ambiental y Pendiente media) presenta altos grados de dependencia.

Se observaron especies indicadoras en el agrupamiento “ward” mediante método del valor indicador (IndVal), las cuales fueron *Elaeis oleifera*, *Bactris major* y *Attalea butyracea* en el grupo 4; con la suma de grupos 1+2 se encuentra *Socratea exorrhiza*, y para los grupos 4+5 *Astrocaryum standleyanum* (figuras S6 y S7). A su vez, se detectaron especies con preferencias por hábitats con el Coeficiente de Correlación Biserial Puntual (CCBP), las cuales fueron: *Socratea exorrhiza* con preferencia por los hábitats *OldLow* (bosque viejo con relieve bajo) y “*OldSlope*” (Bosque viejo con pendiente) en el grupo 2; y *Elaeis oleifera*, *Bactris major* y *Attalea butyracea* en el grupo 4, con preferencia por los hábitats *OldLow* y *swamp* (pantano).

3.4 Análisis de Diversidad

Se determinó que la riqueza de la familia Arecaceae (9 especies) en BCI, está representada en su totalidad, la cobertura del conjunto de datos fue del 100% y todos los valores estimados de riqueza fueron del 95%. En cuanto a los grupos encontrados: todos los grupos mostraron completitud de muestra del 100% y valores estimados de riqueza del 95%.

En diversidad alpha la Equidad de Pielou y la Ratios de Hill mostraron asociación estadística con la elevación media y abundancia global. Para diversidad beta, se encontró que tanto los sitios (13 y 23), como las especies (*Attalea butyracea*, *Socratea exorrhiza* y *Bactris major*), contribuyen a esta diversidad (ver figura 11).

3.5 Análisis de Ecología Espacial

Se detectaron autocorrelaciones mediante el I de Moran, tanto para las especies, como para las variables geomorfológicas y de suelo. Las especies que mostraron autocorrelación fueron *Astrocaryum standleyanum* con valor positivo para los órdenes 1, 2, y negativo para órdenes 5 y 6; *Elaeis oleifera* y *Oenocarpus mapora* en el orden 1, positiva y negativa respectivamente; *Socratea exorrhiza*

positiva para orden 1 y negativa para orden 5. Las variables geomorfológicas que tuvieron autocorrelación la presentaron solo para 1 orden, como es el caso de llanura, espolón/gajo, vertiente y vaguada. Para las variables de suelo las más destacables son: *Al* con valor positivo para orden 1 y negativo para orden 7; *B*, *Ca*, *Zn* y *K* en los órdenes 1-3 (positiva) y 5-8 (negativa); *Mg* órdenes 1-3 (positiva) y 6-8 (negativa); *Fe* positiva en los órdenes (1, 2) y negativa en (7, 8); *Cu* en órdenes 1 y 2; *Mn* positiva para orden 1 y negativa para el 4; *P* positiva en órdenes (1, 4) y negativa en los (2, 6) *N* 1-2 (positiva) y 4-6 (negativa); *N.min* 1-3 (positiva) y 7-9 (negativa); *pH* órdenes 1-3 (positiva) y 4-7 (negativa); pendiente y orientación media para orden 1; y elevación media, positiva para órdenes (1, 2) y negativa para (3, 4). La distribución de *pH* en la parcela se presenta de izquierda a derecha, hacia la izquierda se encuentran los valores de *pH* más bajos y hacia la derecha los más altos (ver figura S5).

Hubo autocorrelación para el orden 3 en la prueba de Mantel, con significancia para un valor de 0.001. El *I* de Moran con la matriz transformada de Hellinger con y sin tendencia, muestra que *Bactris major* tiene una dependencia espacial con ciertas variables, como *Ca*, *B* y *Mg*, donde bajos valores de estas variables llevan a que haya abundancia significativa de esta especie en sus sitios de muestreo, mostró un grado de preferencia por altos valores de *P*; esta especie se describe como calcifila (Grandtner & Chevrette, 2013). *Elaeis oleifera* guardó preferencia por variables como llanura; hábitats *OldLow* y *Swamp*; en interacción con valores altos de *Al* y bajos valores de *N*, *K*, *Mg*, *pH* y elevación media, esta especie puede aumentar su abundancia. En sitios de baja abundancia *A. butyracea* mostró tener preferencia por bajos niveles de geomorfología de vaguada y *N*; la alta abundancia se relacionó con valores altos de *pH* y espolón/gajo, y bajos valores de *Al*; estos resultados basados en los Clusters Lisa (ver figuras S8, S9, S10, S11 y S12). Los sitios del grupo 4 (13, 18 y 23) son de los que presentan mayor heterogeneidad ambiental, valores de elevación media similares, cercanos valores *Cu*, *Mn* y *Ca*.



Figure 3: Matriz de correlación entre sitios. En color azul oscuro los sitios que poseen alta asociación, y en color azul claro los de baja asociación.

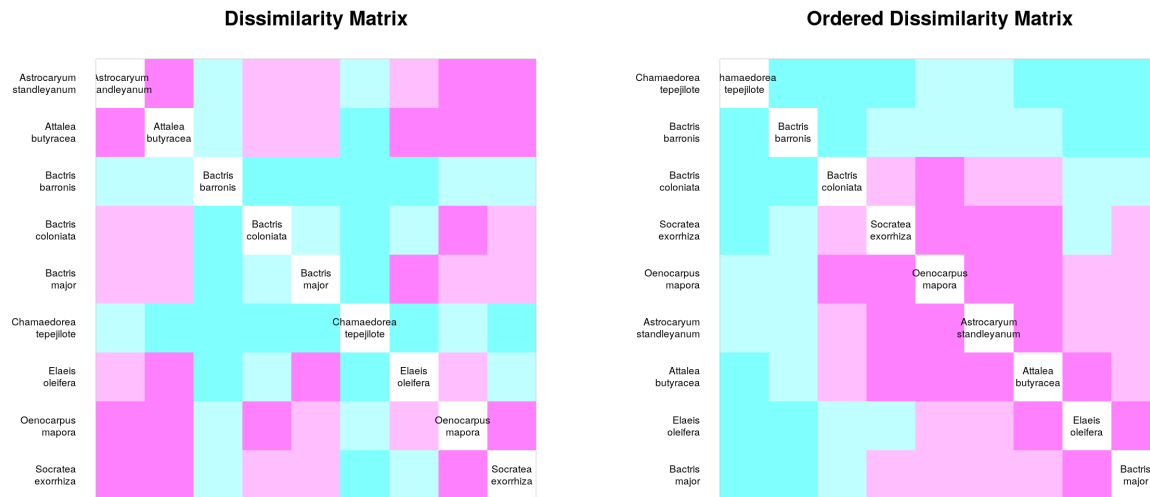


Figure 4: Matriz de asociacion entre especies. Los colores cian significan nula asociaci3n, y los colores fucsia la asociaci3n que presentan las especies.

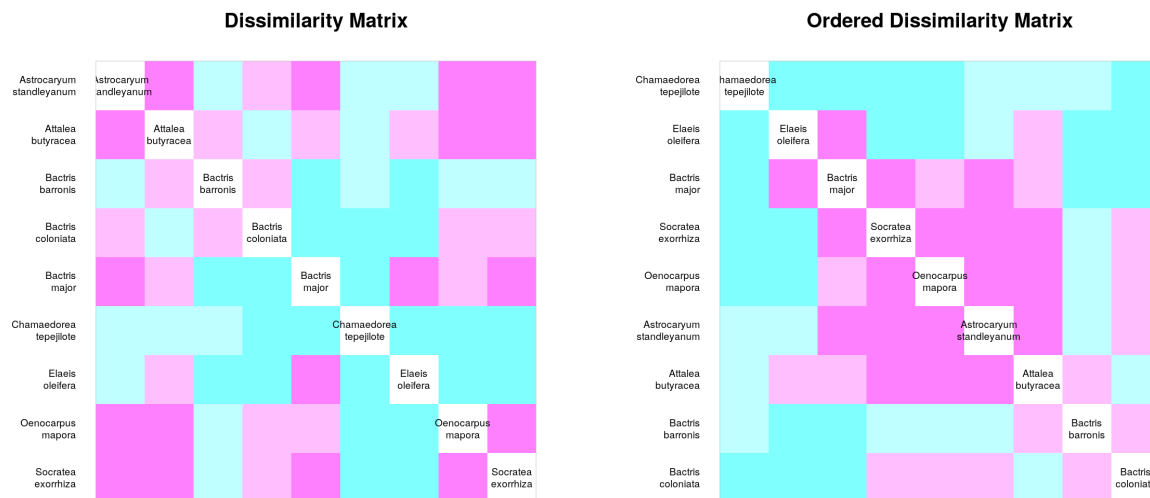


Figure 5: Matriz de distancia entre especies. Los colores cian denotan larga distancia Eucl3dea, y los colores fucsia corta distancia.

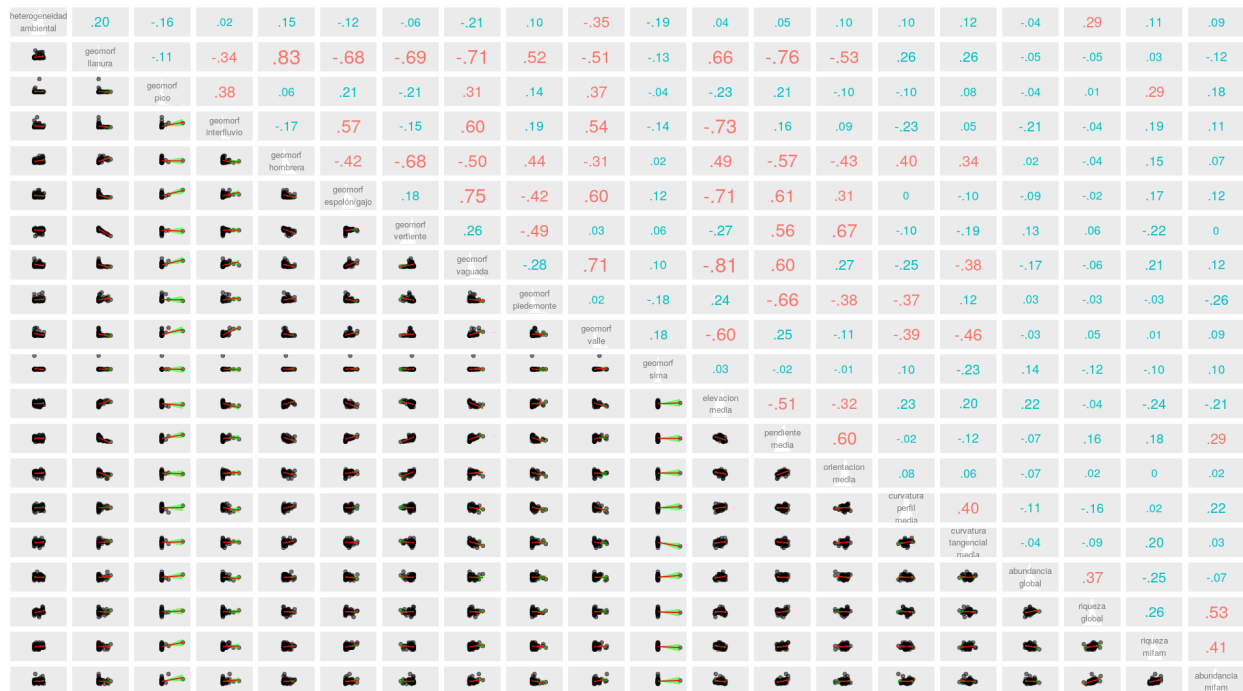


Figure 6: Matriz de correlacion de variables geomorfológicas y abundancia-riqueza.



Figure 7: Matriz de correlacion de variables suelo y abundancia-riqueza.

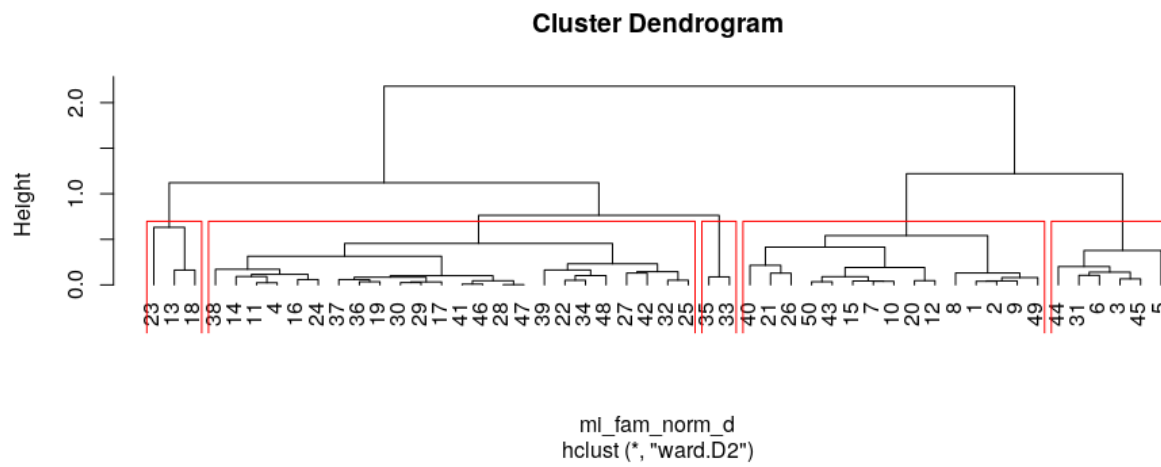


Figure 8: Dendrograma de grupos.

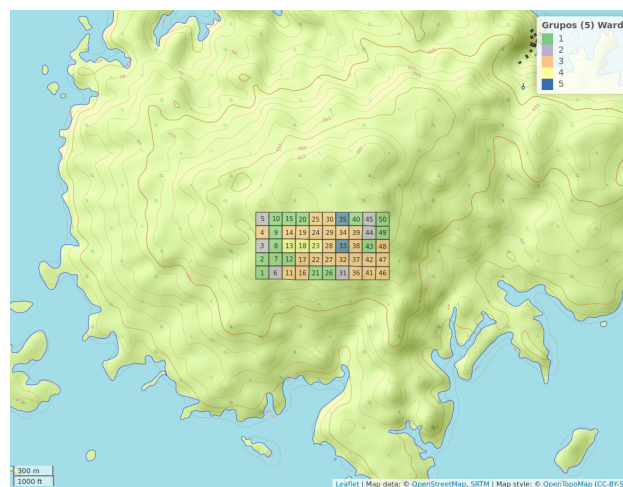


Figure 9: Mapa distribución de sitios agrupados.

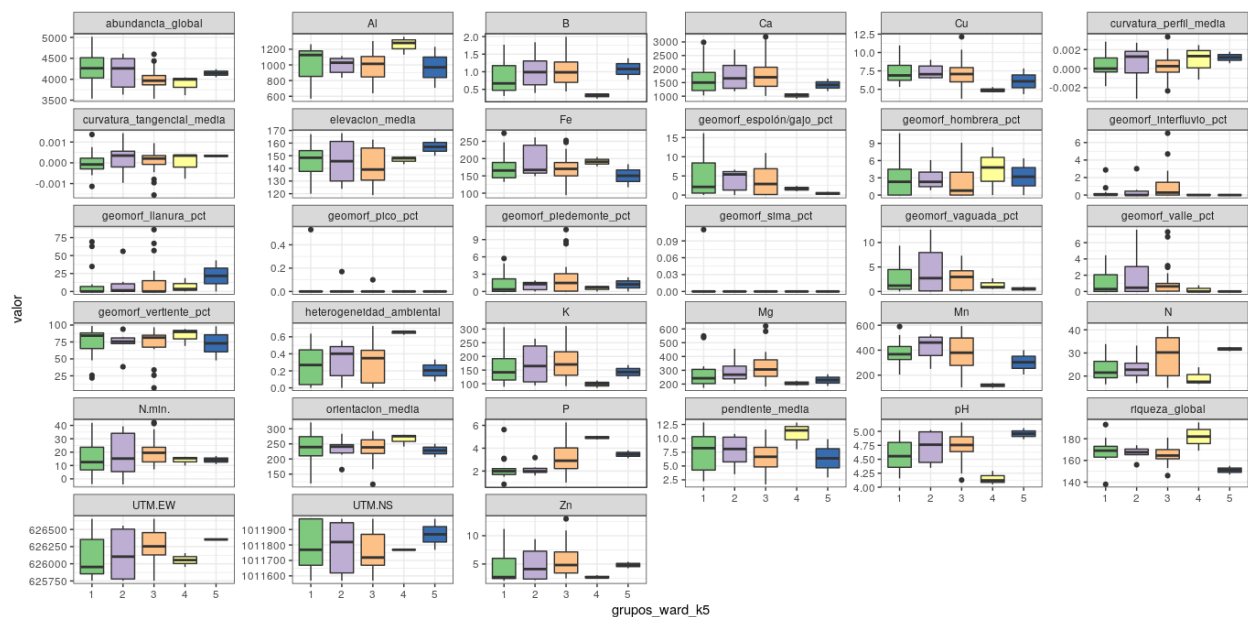


Figure 10: Gráfico de correlación entre variables y grupos de sitios.

```
$especies_contribuyen_betadiv
Astrocaryum standleyanum          Bactris major          Socratea exorrhiza
0.1343330                        0.1513297              0.4695204

$sitios_contribuyen_betadiv
[1] "13" "23"
```

Figure 11: Contribución de sitios y especies a la diversidad beta.

4 Discusión

Bactris barronis y *Chamaedorea tepejilote* fueron las especies que no se relacionaron con otras especies. Cuatro pares de especies presentan asociación significativa, *Bactris major* y *Elaeis oleifera*, *Attalea butyracea* y *E. oleifera*, *Oenocarpus mapora* y *Socratea exorrhiza*, y *Astrocaryum standleyanum* con *B. major*. Los sitios pertenecientes al grupo cuatro tienen marcada asociación con variables de suelo como (Potasio, Hierro, Aluminio y *pH*) mientras que con otras variables de suelo tiene valores de asociación bajos; con variables ambientales/geomorfológicas como (Riqueza global, Vertiente, Heterogeneidad ambiental y Pendiente media) presenta altos grados de dependencia.

También se determinó que la riqueza de la familia está completamente representada, con un 100% de completitud de muestra y cobertura del conjunto, y un 95% de estimación de riqueza. La diversidad alpha demostró estar asociada estadísticamente con algunas variables (elevación media y abundancia global). En la diversidad beta se encontró la contribución de los sitios (13 y

23); y las especies *A. butyracea*, *S. exorrhiza* y *B. major*.

Las especies, *Astrocaryum standleyanum*, *Elaeis oleifera*, *Oenocarpus mapora*, *Socratea exorrhiza*, mostraron la presencia de autocorrelación espacial. Hubo autocorrelación para algunas variables geomorfológicas: llanura, espolón/gajo, vertiente y vaguada. Para las variables de suelo las más destacables son *B*, *Ca*, *Zn* y *K* en los órdenes (1-3 y 5-8); *Mg* órdenes (1-3 y 6-8); *N* (1-2 y 4-6); *N.min* (1-3 y 7-9); y *pH* órdenes (1-7).

La falta de asociaciones de *B. major* y *C. tepejilote* puede estar determinada por baja abundancia de individuos que presentaron, ya que son las 2 especies con la más baja abundancia, también podría estar relacionado con su distribución espacial y algunas variables ambientales como valores bajos de elevación media; y bajos valores de *Al*, *Fe*, *Mn*, y bajos valores de *pH* fomentan la abundancia de *Chamaedorea tepejilote*.

Los bajos valores de asociación que presenta el grupo 4 con otras variables de suelo y algunas variables ambientales/geomorfológicas, muestran una mejor perspectiva de por qué este grupo presenta esta distribución y especies muy particulares *Attalea butyracea*, *Bactris major* y *Elaeis oleifera*, especies que no se presentan en sitios tan contiguos como son los sitios 13, 18 y 23. La asociación de variables también demostró estar correlacionada con la distribución de las especies dentro de la parcela.

Los resultados de los análisis de autocorrelación espacial describirían por qué las especies *A. standleyanum*, *E. oleifera*, *O. mapora*, *S. exorrhiza* son las más abundantes, exceptuando por *Elaeis oleifera*, que es una indicadora significativa del micro hábitat pantanoso (Legendre & Condit, 2019) y reporta un aumento de abundancia de 1 individuo, elevando su abundancia a 17 individuos para esa fecha, actualmente ese número ha incrementado a 20 individuos.

Estudios de poblaciones de especies de la familia Arecaceae también reportan que *Socratea exorrhiza* es una especie que parece siempre presentar una abundancia significativa como reporta (Stevenson & Rodríguez, 2008). En las palmeras, se ha destacado la importancia de variables ambientales: clima, suelos, hidrología y topografía (Balslev et al., 2011).

Los resultados obtenidos en esta investigación servirán a futuro para implementar este tipo de metodología en casi cualquier área de estudio que se proponga investigar, ya que los análisis son extrapolables y adaptables a casi todos los bosques tropicales, y nos ayudarían a entender la ecología de sitios que actualmente desconocemos la estructura de su comunidad, es importante que este tipo de trabajos se sigan realizando con frecuencia en todos los bosques del mundo a fin de observar la dinámica poblacional de distintos ambientes, marcar un punto de partida en estas áreas desconocidas y ver como las sucesiones ecológicas van cambiando con el tiempo, ver como se desarrollan las especies e inventariar especies que tal vez no habíamos visto en algunos sitios debido a distintas razones o variables que tal vez no sabíamos que podían influir en la biodiversidad en el área muestreada.

5 Agradecimientos

6 Información de soporte

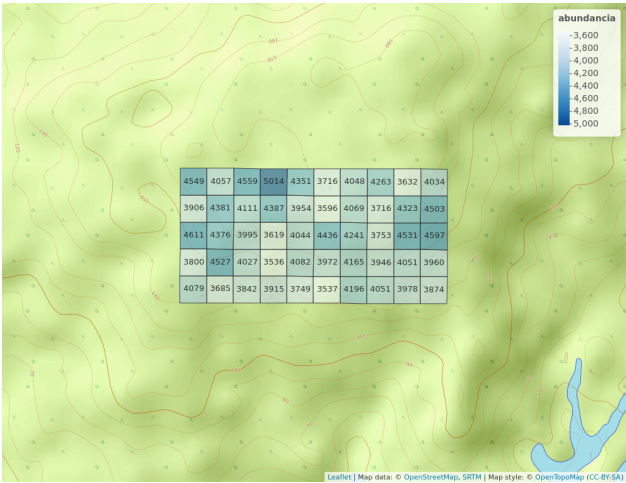


Figure S1: Mapa de abundancia global.

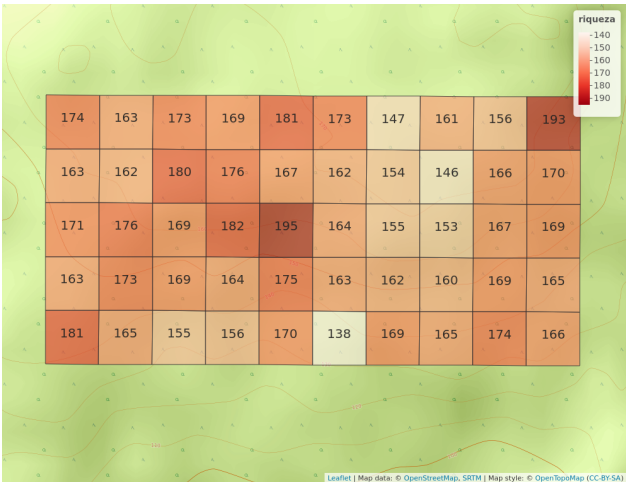


Figure S2: Mapa de riqueza global.

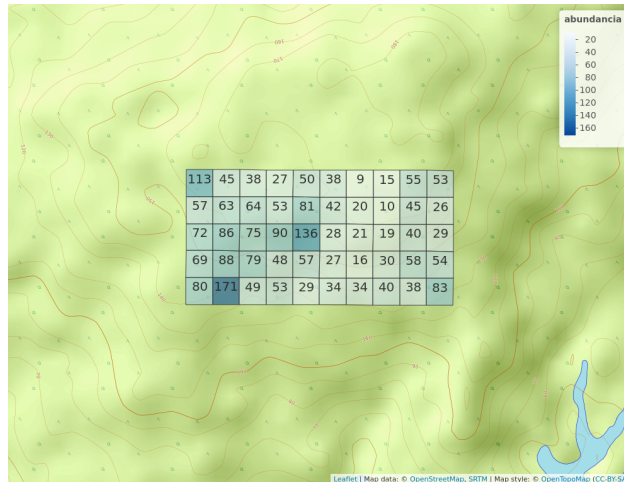


Figure S3: Mapa de abundancia de individuos por cuadrante de la familia Arecaceae.

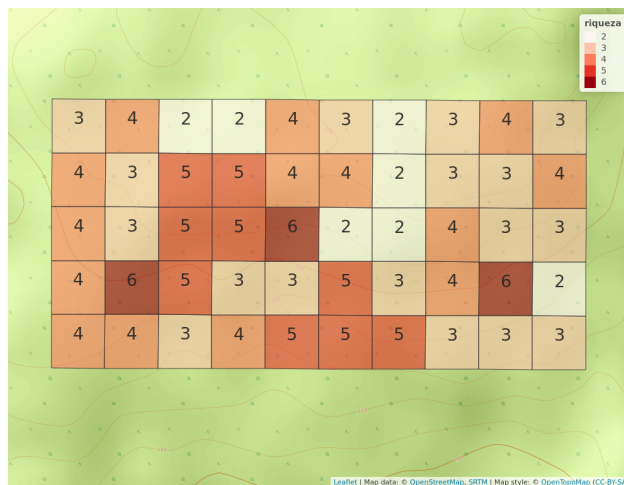


Figure S4: Mapa de riqueza de especies de la familia Arecaceae.

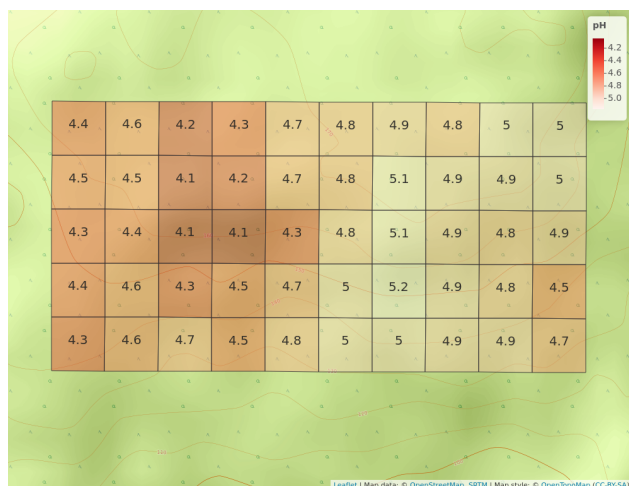


Figure S5: Mapa de pH, parcela de 50ha.


```

Multilevel pattern analysis
-----

Association function: IndVal.g
Significance level (alpha): 0.05

Total number of species: 9
Selected number of species: 5
Number of species associated to 1 group: 3
Number of species associated to 2 groups: 2
Number of species associated to 3 groups: 0
Number of species associated to 4 groups: 0

List of species associated to each combination:

Group 4 #sps. 3
      A      B stat p.value
Elaeis oleifera 0.9935 1.0000 0.997 0.001 ***
Bactris major   0.9654 1.0000 0.983 0.001 ***
Attalea butyracea 0.7130 1.0000 0.844 0.006 **

Group 1+2 #sps. 1
      A      B stat p.value
Socratea exorrhiza 0.9482 1.0000 0.974 0.001 ***

Group 4+5 #sps. 1
      A      B stat p.value
Astrocaryum standleyanum 0.6037 1.0000 0.777 0.029 *
---
Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```

Figure S6: Especies indicadoras mediante IndVal.

```

Multilevel pattern analysis
-----

Association function: r.g
Significance level (alpha): 0.05

Total number of species: 9
Selected number of species: 4
Number of species associated to 1 group: 4
Number of species associated to 2 groups: 0
Number of species associated to 3 groups: 0
Number of species associated to 4 groups: 0

List of species associated to each combination:

Group 2  #sps.  1
              stat p.value
Socratea exorrhiza 0.753   0.008 **

Group 4  #sps.  3
              stat p.value
Elaeis oleifera   0.986   0.001 ***
Bactris major     0.784   0.002 **
Attalea butyracea 0.742   0.006 **
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```

Figure S7: Especies con preferencias por hábitad mediante Coeficiente Correlación Biserual Puntual (CCBP).

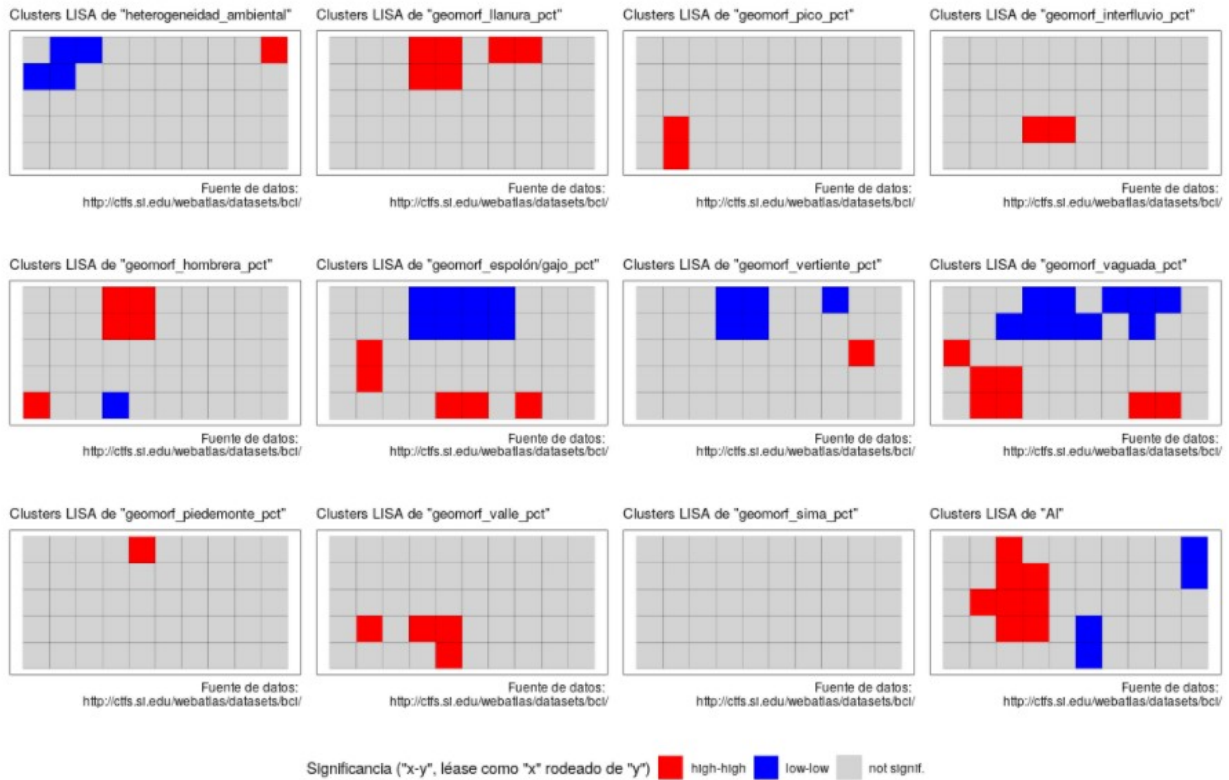


Figure S8: Cluster Lisa variables ambientales.

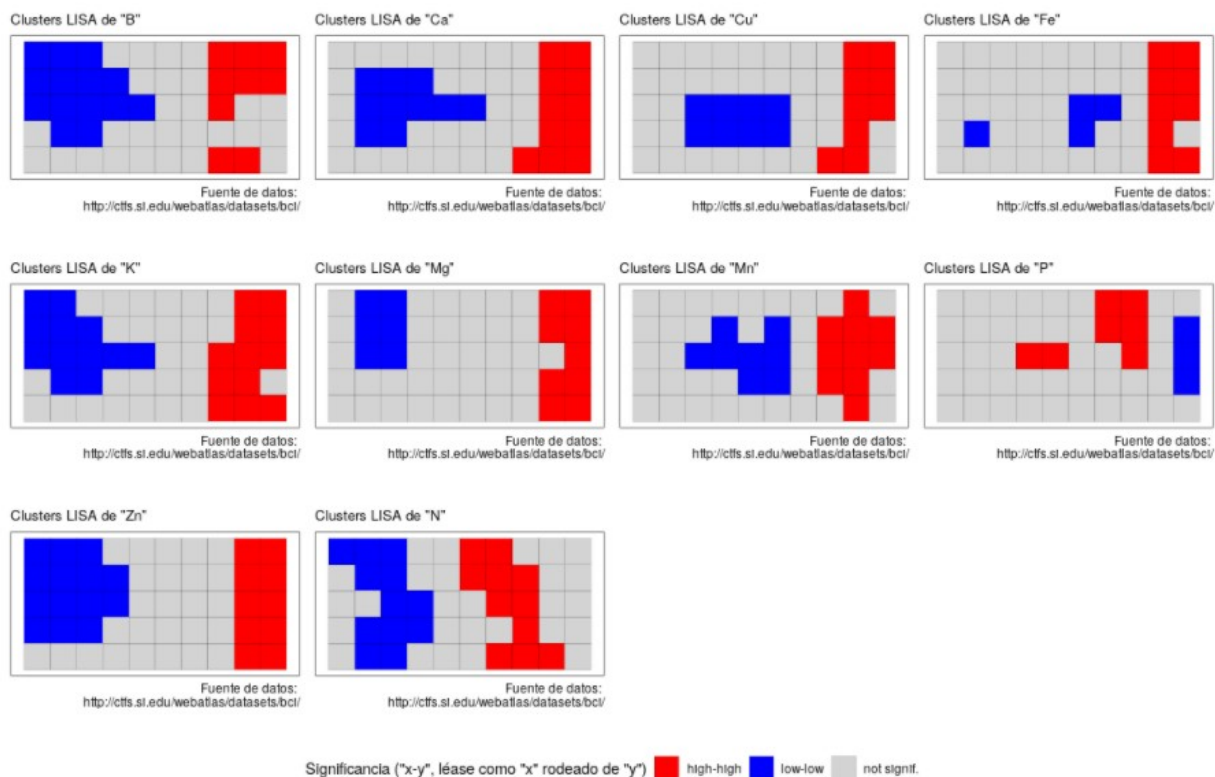


Figure S9: Cluster Lisa variables suelo.

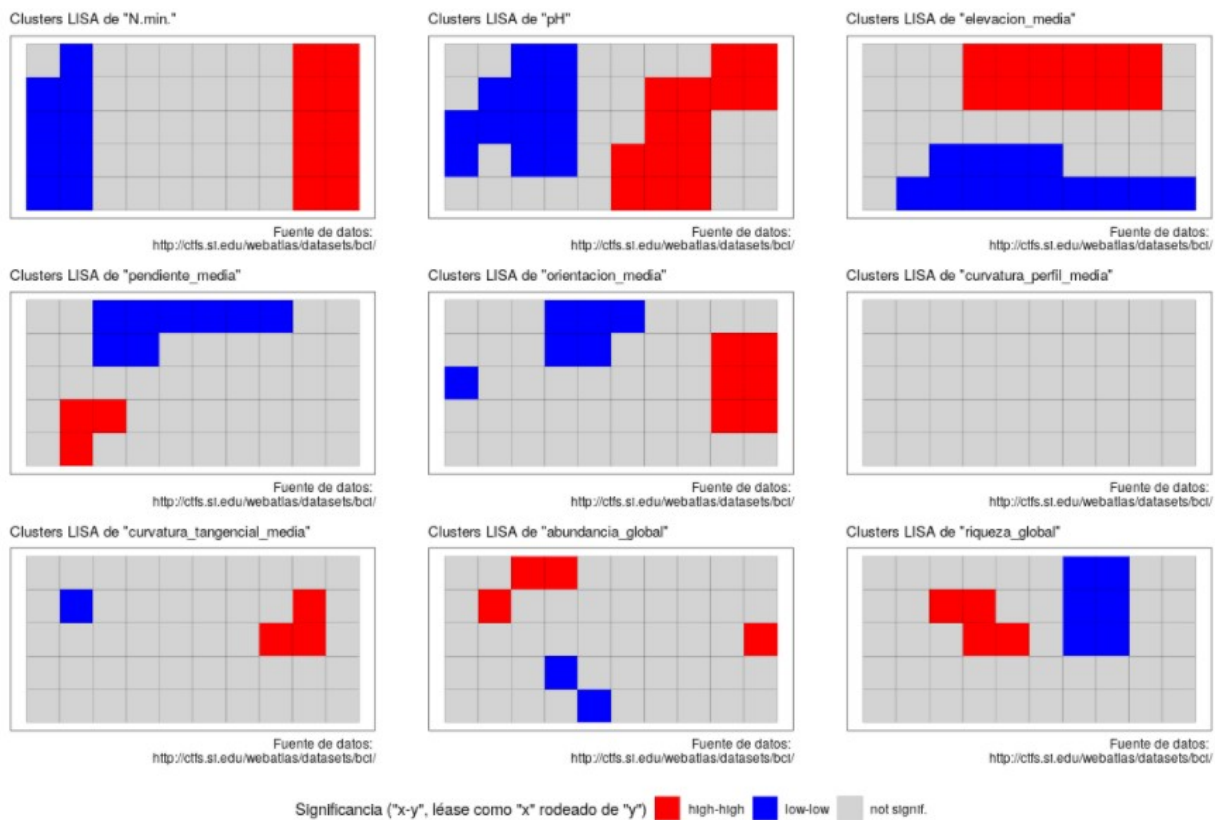


Figure S10: Cluster Lisa variables suelo.

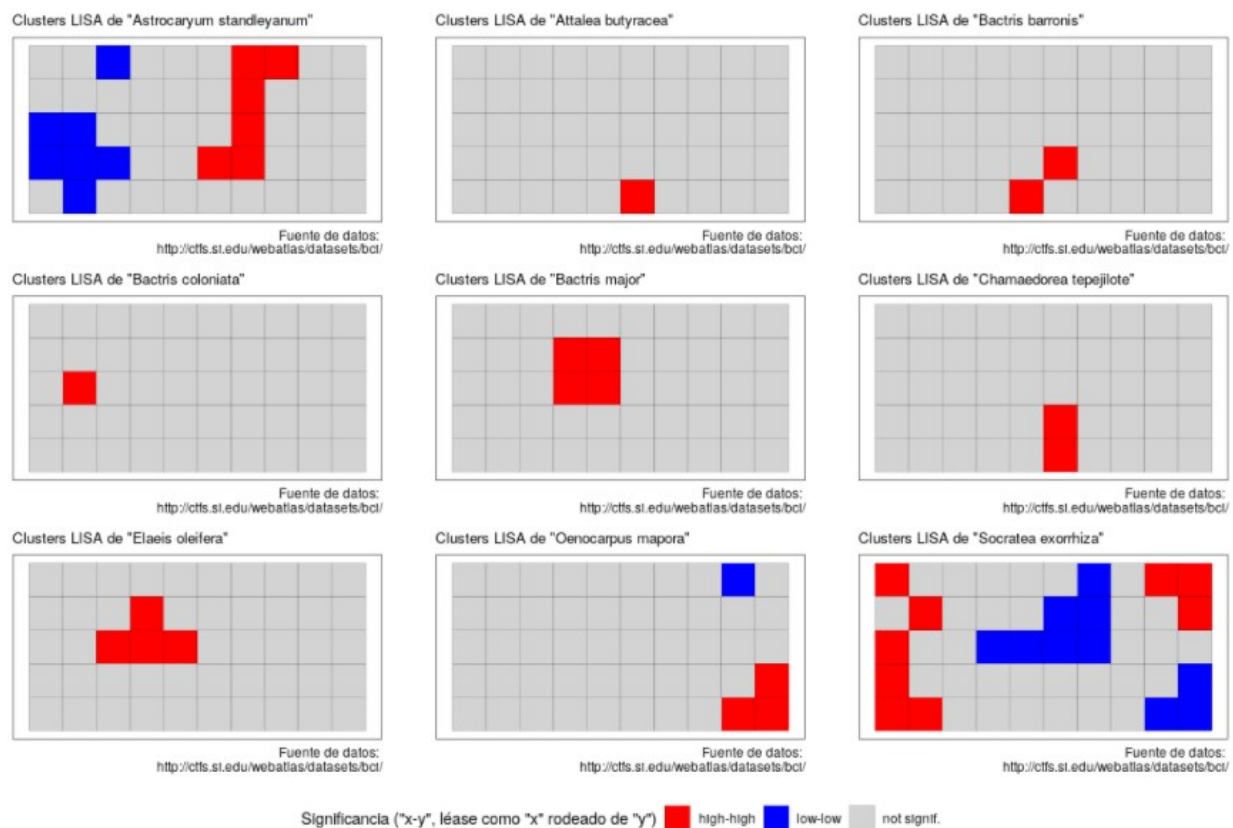


Figure S11: Cluster Lisa especies con tendencia.

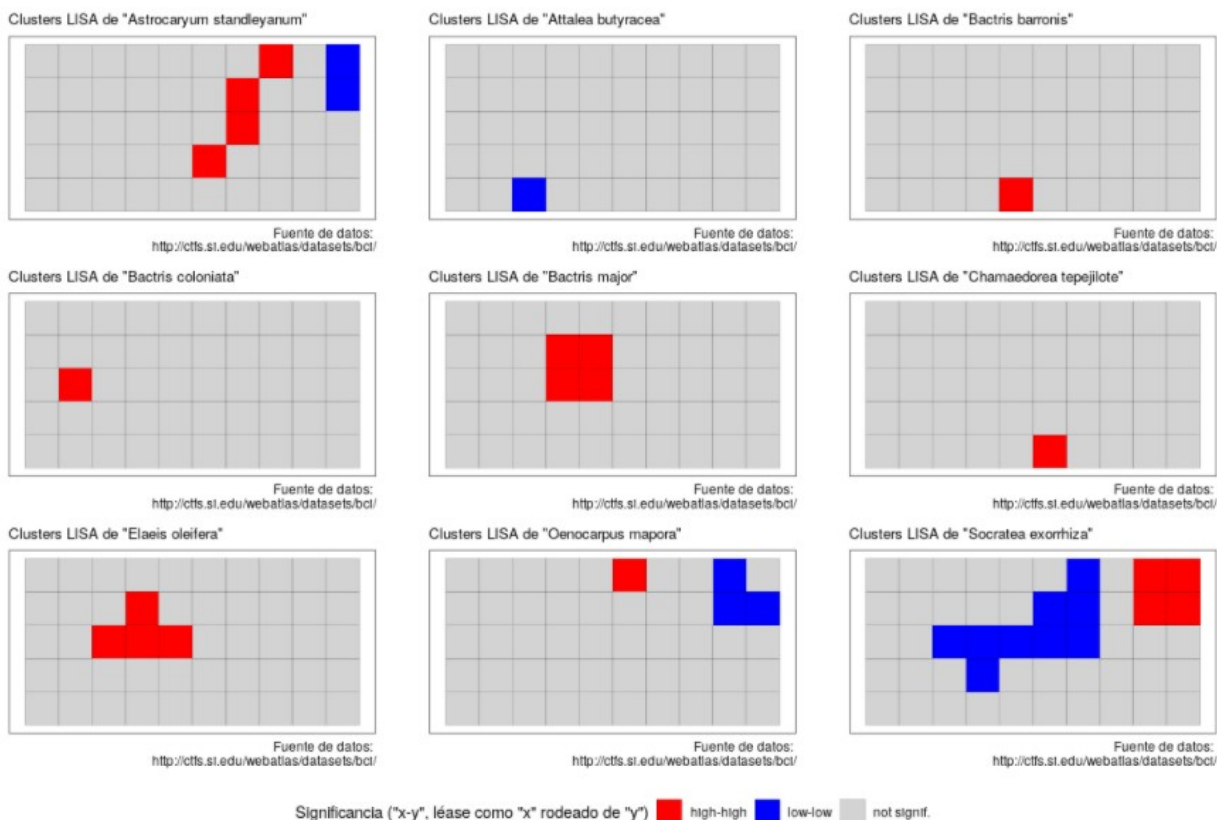


Figure S12: Cluster Lisa especies sin tendencia.

7 Script reproducible

...

Referencias

Appelhans, T., Detsch, F., Reudenbach, C., & Woellauer, S. (2019). *Mapview: Interactive viewing of spatial data in r*. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=mapview>

Balslev, H., Kahn, F., Millan, B., Svenning, J.-C., Kristiansen, T., Borchsenius, F., ... Eiserhardt, W. L. (2011). Species diversity and growth forms in tropical american palm communities. *The Botanical Review*, 77(4), 381–425.

Battle, J. R. M. (2020). biogeografia-master/scripts-de-analisis-BCI: Long coding sessions (Version v0.0.0.9000). <https://doi.org/10.5281/zenodo.4402362>

Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2018). *Numerical ecology with r*. Springer.

Cheng, J., Karambelkar, B., & Xie, Y. (2018). *Leaflet: Create interactive web maps with the javascript 'leaflet' library*. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=leaflet>

Chiu, C.-H., Wang, Y.-T., Walther, B. A., & Chao, A. (2014). An improved nonparametric lower bound of species richness via a modified good–turing frequency formula. *Biometrics*, 70(3), 671–682.

Condit, R. (1998). *Tropical forest census plots: Methods and results from barro colorado island, panama*

and a comparison with other plots. Springer Science & Business Media.

Currie, D. J. (1991). Energy and large-scale patterns of animal-and plant-species richness. *The American Naturalist*, 137(1), 27–49.

Dray, S., Bauman, D., Blanchet, G., Borcard, D., Clappe, S., Guenard, G., ... Wagner, H. H. (2020). *Adespatial: Multivariate multiscale spatial analysis*. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>

Franklin, J. F. (1989). Importance and justification of long-term studies in ecology. In *Long-term studies in ecology* (pp. 3–19). Springer.

Glimn-Lacy, J., & Kaufman, P. B. (2006). Palm family (arecaceae). *Botany Illustrated: Introduction to Plants, Major Groups, Flowering Plant Families*, 125–125.

Grandtner, M. M., & Chevrette, J. (2013). *Dictionary of trees, volume 2: South america: Nomenclature, taxonomy and ecology*. Academic Press.

Hubbell, S., Condit, R., & Foster, R. (2005). *Forest census plot on barro colorado island*. <http://ctfs.si.edu/webatlas/datasets/bci/>.

Lawrence, M. A. (2016). *Ez: Easy analysis and visualization of factorial experiments*. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=ez>

Legendre, P., & Condit, R. (2019). Spatial and temporal analysis of beta diversity in the barro colorado island forest dynamics plot, panama. *Forest Ecosystems*, 6(1), 1–11.

Lindenmayer, D. B., & Likens, G. E. (2010). The science and application of ecological monitoring. *Biological Conservation*, 143(6), 1317–1328.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... Wagner, H. (2019). *Vegan: Community ecology package*. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

O'Brien, E. (1998). Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: An interim general model. *Journal of Biogeography*, 25(2), 379–398.

Pebesma, E. (2018). Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data. *The R Journal*, 10(1), 439–446. <https://doi.org/10.32614/RJ-2018-009>

R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. Retrieved from <https://www.R-project.org/>

Revelle, W. (2019). *Psych: Procedures for psychological, psychometric, and personality research*. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=psych>

Scariot, A. (1999). Forest fragmentation effects on palm diversity in central amazonia. *Journal of Ecology*, 87(1), 66–76.

Stevenson, P. R., & Rodríguez, M. E. (2008). Determinantes de la composición florística y efecto de borde en un fragmento de bosque en el guaviare, amazonía colombiana. *Colombia Forestal*, 11, 5–17.

Wickham, H. (2017). *Tidyverse: Easily install and load the 'tidyverse'*. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=tidyverse>