

Asociación y abundancia relativa de especies de la familia Rubiaceae en la parcela permanente Isla Barro Colorado

J. Alberto Meléndez Juan *Universidad Autónoma de Santo Domingo (UASD)*

El estudio continuo de

Keywords: Asociación, Diversidad, Rubiaceae,

1 Introducción

Las comunidades vegetales de los bosques neotropicales ejemplifican la diversidad y complejidad ecológica de la región tropical. El estudio continuo de su riqueza y abundancia relativa permite identificar las especies raras, las cuales son más vulnerables a los cambios en su hábitat y por lo tanto propensas a extinguirse localmente (Volkov, Banavar, Hubbell, & Maritan, 2003). Adicionalmente, monitorear la diversidad como propiedad de las comunidades vivientes resulta de suma importancia para analizar el efecto que tiene la transformación de los ecosistemas en las comunidades naturales. Claramente existe entonces la necesidad de conocer como se encuentran asociadas las especies entre sí dentro de las comunidades ecológicas para ayudar a comprender los factores que inciden en su conservación (Moreno, 2001).

La familia Rubiaceae es un importante grupo de plantas vasculares de distribución cosmopolita con una marcada diversidad en regiones tropicales y subtropicales (Davis et al., 2009). Muchas de las especies que componen esta familia se encuentran adaptadas a la vida en la penumbra, y prosperan bajo la sombra del dosel selvático. En estas selvas tropicales, el grado de ordenación y riqueza de las comunidades que componen el sotobosque dependen en gran medida de interacciones entre las distintas especies (Torres-Leite et al., 2019), además de factores ambientales de su hábitat, ya que muchas de estas especies están adaptadas a rangos elevados de acidez y otras condiciones específicas de los componentes del suelo, como la concentración de distintos metales (Jansen, Robbrecht, Beeckman, & Smets, 2000).

Es preciso señalar que trabajos anteriores (Condit et al., 2002) sobre el bosque tropical panameño y el grado de reemplazo entre especies de distintas comunidades o diversidad beta, sugieren que la disimilaridad tiende a aumentar en función de la distancia a la cual se encuentran separadas en el espacio. Sin embargo, estos trabajos no restan importancia a la variabilidad del hábitat y se toman en cuenta en este estudio, ya que un acercamiento inicial a los datos de abundancia de las distintas especies de Rubiaceae en Barro Colorado arrojó indicios de posibles patrones acerca de su distribución, y se plantea la posibilidad de que existan especies con algún grado de asociación respecto a las variables ambientales que allí imperan.

Aunque la distribución de la abundancia de las especies actualmente es en buena parte atribuida a los mecanismos que definen a una comunidad en particular, como la prevalencia de especies dominantes, relativamente más abundantes en comparación con las especies raras. Las medidas para la distribución de la abundancia relativa se encuentran sujetas a interacciones que aún no se conocen del todo, ni en qué grado inciden en la estructura de la comunidad (Néda, Horvat, Toháti, Derzsi, & Balogh, 2008).

El presente estudio evalúa la relación entre abundancia relativa de especies de la familia Rubiaceae y su distribución en una porción de bosque tropical en la parcela permanente Barro Col-

orado Island (en lo adelante BCI), Colón, Panamá. Las parcelas permanentes, como BCI, son una excelente fuente de datos demográficos y posibilitan el estudio continuo de la diversidad a nivel local y contribuyen a medir el aporte de la familia Rubiaceae a la diversidad de su comunidad. En ese sentido, este trabajo aprovecha la información disponible (Hubbell, Condit, & Foster, 2021), y herramientas de libre acceso (Martínez Batlle, 2020), para conocer posibles patrones de asociación entre estas especies, como varía la diversidad con respecto a las características del hábitat en el cual crecen estas poblaciones de plantas, y otras condiciones ambientales mediante análisis estadístico de datos de los censos realizados en BCI.

2 Metodología

2.1 *Ámbito de estudio*

BCI es una estación de censo permanente administrada por el Center for Tropical Forest Science ubicada en el centro de la isla artificial Barro Colorado, con las coordenadas 09° 09'N, 079° 50'O. La parcela consiste en un polígono de 50 hectáreas cuadradas en el cual se han contabilizado todos los árboles con más de 10 mm de diámetro a la altura del pecho cada cinco años desde 1985 (Condit, Chisholm, & Hubbell, 2012; Condit, Pérez, Lao, Aguilar, & Hubbell, 2017; Hubbell & Foster, 1983; Hubbell et al., 1990). En este estudio se utilizaron los datos del censo realizado en el año 2015.

Los datos referentes a cada uno de los 50 cuadrantes de una hectárea que componen BCI, fueron manejados en R (R Core Team, 2020), partiendo de su disposición en dos matrices: de comunidad y ambiental (Martínez Batlle, 2020). Estas matrices contienen datos de las variables ambientales, tales como condiciones edáficas, tipo de hábitat, topografía del lugar, clasificación etaria del bosque, y datos demográficos y georeferenciación espacial de todos los individuos censados. Se adaptaron *scripts* reproducibles recuperados de Martínez Batlle (2020), utilizando la colección de paquetes multifuncionales Tidyverse (Wickham, 2017), paquetes gráficos y de procesamiento de datos espaciales para la representación de mapas y figuras como mapview (Appelhans, Detsch, Reudenbach, & Woellauer, 2019) y simplefeatures (Pebesma, 2018); y herramientas de análisis estadístico, como vegan (Oksanen et al., 2019), indicpecies (De Cáceres & Legendre, 2009), entre otros (ver información suplementaria: 5).

A fin de conocer las características distintivas de los datos conservados en las matrices de comunidad y ambiental, se realizó un análisis exploratorio de los mismos que incluyó la visualización de gráficos, tablas, mapas de los cuadrantes de una hectárea y paneles de correlación lineal entre variables de ambas matrices, esto permitió obtener una perspectiva general y ayudó a determinar los procedimientos posteriores que se detallan a continuación.

2.2 *Medición de asociación*

Para las pruebas de medición de asociación, se calculó la distancia euclídea entre los cuadrantes considerados como objetos. Para esto, fue requerida la transformada de la matriz de comunidad por el método de Hellinger, el cual consiste en la radicación al cuadrado de la abundancia relativa y_{ij} (cociente resultante de cada valor de abundancia entre la suma de los sitios) como muestra la fórmula 1. Donde j refiere a cada especie o columna en la matriz, i es la fila o cuadrante e $i+$ representa la suma de filas de la matriz de la i -ésima fila (Legendre & Gallagher, 2001). Además, la distancia euclídea entre cuadrantes en cuanto a la ocurrencia de especies fue evaluada aplicando el índice de disimilaridad de Jaccard de la matriz normalizada, con valores de abundan-

cia convertidos en valores binarios (Borcard, Gillet, & Legendre, 2018). De la misma manera, se utiliza la métrica de Jaccard aplicada a la matriz de comunidad transpuesta y convertida a datos de presencia/ausencia para medir el grado de asociación entre especies.

$$y' = \sqrt{\frac{y_{ij}}{y_{i+}}} \quad (1)$$

Para poder comparar la relación entre las especies según su abundancia numérica, se utilizó estandarización *ji*-cuadrado de la matriz de comunidad transpuesta (Legendre & Gallagher, 2001). La ocurrencia entre las especies y su distribución en BCI fue examinada por medio de el coeficiente de correlación entre rangos de Spearman para medir el grado de asociación entre las variables riqueza numérica de especies y la abundancia con las variables ambientales geomorfológicas y la composición química del suelo (Borcard et al., 2018).

2.3 *Análisis de agrupamiento*

Tanto el método jerárquico aglomerativo de asociación entre pares de cuadrantes (según la composición de especies) bajo el criterio de enlace completo, y el método Ward basado en la varianza mínima, fueron utilizados en un acercamiento preliminar al análisis de agrupamiento para contrastar su eficacia en conseguir grupos consistentes y con significado ecológico (Borcard et al., 2018). Estos generaron dendrogramas que posteriormente son comparados con la matriz de distancia de cuerdas (Legendre & Gallagher, 2001), utilizando correlación cofenética entre ambos para determinar el número ideal de grupos. Además, se utilizó remuestreo bootstrap y bootstrap multiescalar para conocer la probabilidad de éxito en la inferencia del número de grupos y la identidad de sus componentes (Borcard et al., 2018). Las reparticiones se basaron en una probabilidad de 91% o más de acierto para el método bootstrap y de un 95% para bootstrap multiescalar.

Puesto que se encontraron patrones consistentes en la composición y número de grupos entre los métodos examinados (ver figura 1), los análisis de agrupamiento posteriores se basaron en los producidos mediante enlace completo, para el cual se consideraron dos grupos compuestos por 20 y 30 cuadrantes, respectivamente.

Para conocer cuales especies son características o se encuentran asociadas a cada grupo, se utiliza la métrica del “valor indicador” o IndVal (Dufrene & Legendre, 1997), la cual está basada en permutaciones aleatorias de los sitios según la ocurrencia de las especies y su abundancia. Así mismo, se estudia el grado de asociación de las especies con cierta preferencia por las combinaciones de cuadrantes consideradas como grupos, indicado por el coeficiente de correlación biserial puntual (Borcard et al., 2018). Se llevó a cabo un acercamiento parecido al anterior durante las pruebas estadísticas de la hipótesis nula, sobre la base de que las especies que se encontraban en cuadrantes pertenecientes a un determinado grupo lo hacían por obra del azar. Esta prueba se logró mediante reordenación aleatoria de los valores de abundancia y comparando su distribución con los valores obtenidos anteriormente (Cáceres & Legendre, 2009). Para estas pruebas de asociación y las subsiguientes se utilizó un nivel de significancia $\alpha = 0.05$.

2.4 *Ordenación*

Las características de la varianza en los datos ambientales en BCI fueron estudiados mediante análisis de sus componentes principales (PCA) (Borcard et al., 2018). Este método permitió resumir la multidimensionalidad de las variables, explicar la varianza y los posibles patrones que

estos podrían seguir. Esto se realizó también para la matriz de comunidad, con valores de abundancia normalizados por la transformada Hellinger, además de un análisis de correspondencia (CA) de la misma matriz. De manera alternativa, se realiza un análisis de las coordenadas principales (PCoA) para ayudar a conocer la relación entre las especies, utilizando el coeficiente de disimilitud de Jaccard como medida, y a su vez usando los promedios ponderados por los valores de abundancia para permitir su representación en los diagramas *biplot* (Borcard et al., 2018).

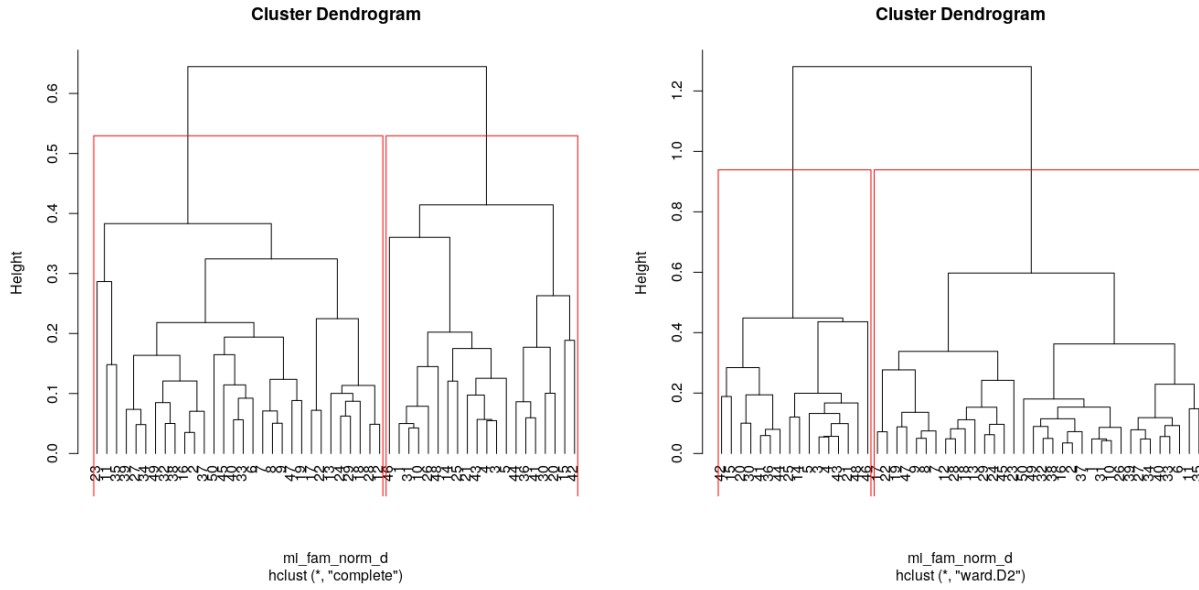


Figure 1: Dendrogramas de los grupos producidos por Ward y Complete.

Se realizó un acercamiento restringido de la ordenación para probar el grado de dependencia de los datos de la matriz de comunidad con la matriz ambiental, mediante ajuste lineal en un análisis de redundancia (RDA) (Borcard et al., 2018), utilizando la matriz de comunidad transformada por Hellinger. Se seleccionaron las variables que presentaron cierto grado de asociación, y (a discreción y de manera secuencial) se excluyeron algunas de estas, con el objetivo de reducir el grado de colinealidad entre las variables independientes restantes.

2.5 Análisis de la diversidad

Con la finalidad de asignar medidas apropiadas a la diversidad de especies, y aprovechando su relación con los índices de Shannon y Simpson, se empleó la serie de números de diversidad de Hill, la fórmula de la entropía de Rengi y el índice de equidad de Pielou. Se examinó la posible correlación entre estas medidas y las variables ambientales que aparentaron tener algún efecto en la riqueza y equidad de la comunidad (Borcard et al., 2018). Además, mediante interpolación por rarefacción al número de individuos del cuadrante con la menor abundancia, se compara el valor esperado de riqueza para todos los sitios. Adicionalmente, se estima la riqueza de la familia Rubiaceae que resultaría de aumentar al doble el muestreo realizado en BCI, mediante los métodos de extrapolación incluidos en las colecciones de funciones SpadeR y iNEXT (Chao, Ma, Hsieh, & Chiu, 2016; Hsieh, Ma, & Chao, 2020), modificadas por Martínez Batlle (2020).

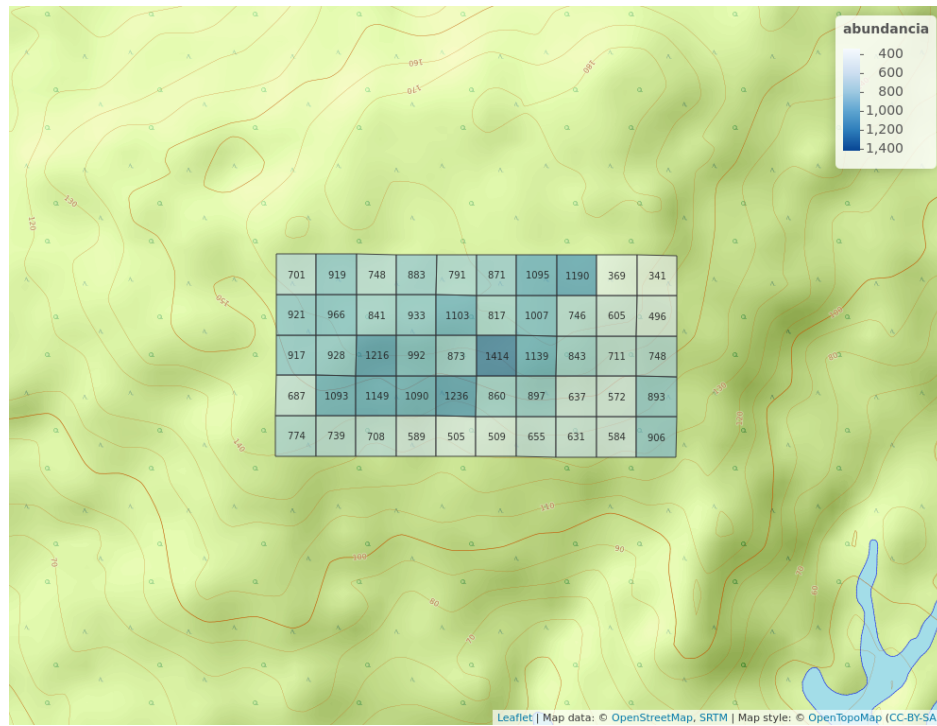


Figure 3: Abundancia de rubiaceas en BCI

Los valores para el coeficiente de Spearman presentados en el panel de correlación de la figura 4, no mostraron evidencia de que exista relación entre la riqueza y la abundancia especies con las variables geomorfológicas notadas en la matriz de variables ambientales. Sin embargo, el mismo análisis sugiere una posible relación entre la abundancia numérica de especies y la composición del suelo, mostrando relación positiva con valores altos de aluminio y fósforo. Así como negativa, para valores altos de pH y concentraciones de otros elementos.



Figure 4: Panel de correlacion de Spearman entre los datos de la comunidad y las variables edafológicas.

Las pruebas de correlación entre los grupos 1 y 2 formulados por completo, resultaron significativas respecto a la variable fósforo. Por otro lado, el contenido de cobre y la abundancia global promedio, es decir, la media correspondiente a todas las plantas en BCI, son significativamente diferentes entre los sitios de ambos grupos, para un nivel de significancia de $\alpha = 0.1$ (ver 5).

El grupo 2 contiene los sitios con tendencia a presentar valores altos de acidez y contenido de aluminio. Es probable que las especies indicadoras del grupo con un mayor contenido de cobre estén mostrando preferencia por estas condiciones ambientales. Indicios de esto, además, pudieron observarse en los valores del índice de correlación de Spearman, el cual indicaba una relación negativamente significativa entre la abundancia y el pH (ver mapas de las figuras 6 y 7). No obstante, el pH y la mayoría de componentes del suelo en BCI tienen valores bastante homogéneos, y más bien se presentan pequeños gradientes entre los cuadrantes, lo cual evita que este tipo de acercamiento sea concluyente.

Las especies *Alseis blackiana* y *Psychotria limonensis* fueron las que obtuvieron un valor alto de confianza al examinar su potencial como especies indicadoras del grupo 1. Para el caso del grupo 2, las especies indicadoras fueron *Faramea occidentalis*, *Psychotria horizontalis* y *Coussarea curvigemma*. La ocurrencia de *A. blackiana* y *Pentagonia macrophylla* indica su preferencia por el grupo 1. Por otra parte, la muy dominante *F. occidentalis*, *Psychotria deflexa*, *P. racemosa*, *P. horizontalis*, *Posoqueria latifolia*, *Alibertia edulis* y *Coussarea curvigemma* resultan de interés por ocurrir de manera sistemática en el grupo 2.

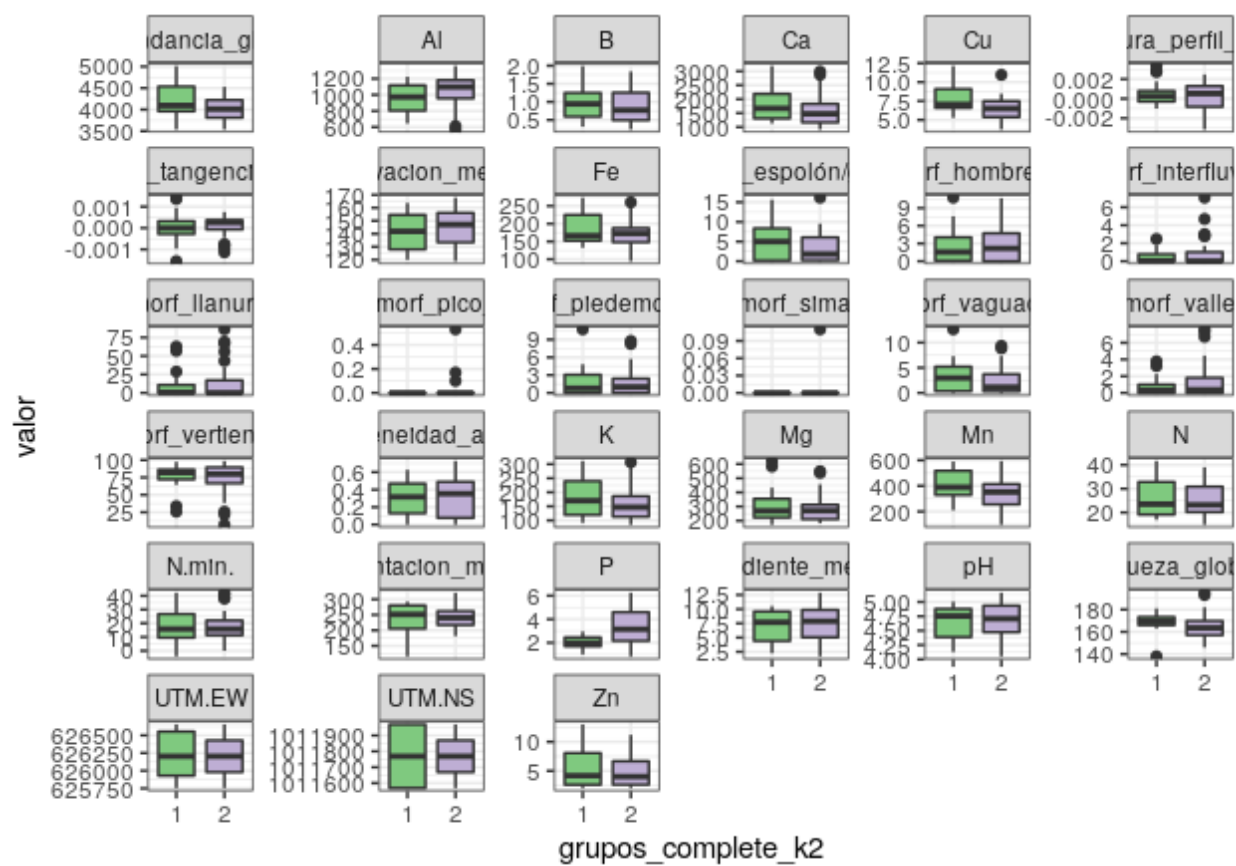


Figure 5: Diagramas de caja de las variables que tuvieron un efecto, según las pruebas de igualdad de medias. Los valores que presentan las medianas de la variable fósforo son muy distintos entre el grupo 1 (verde) y el grupo 2 (gris).

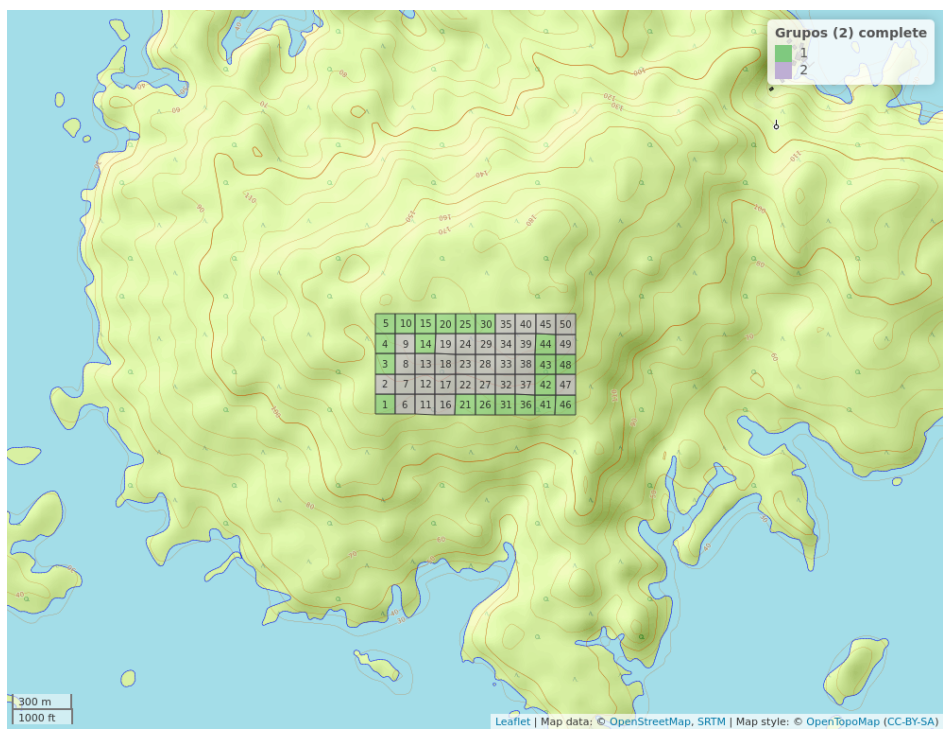


Figure 6: Mapa en el que se presenta la repartición de sitios en los grupos formulados por enlace completo.

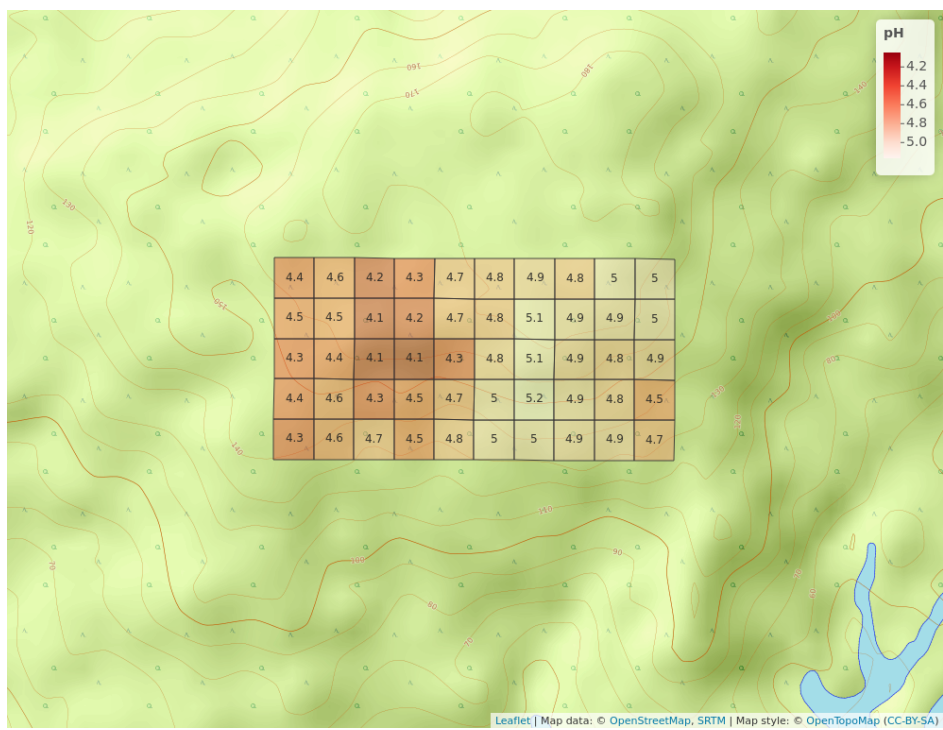


Figure 7: pH del suelo en los cuadros de 1ha

En el diagrama rotulado como escalamiento 1 de la figura 8, se observan tres grupos de cuadrantes diferenciados entre sí. Un grupo de sitios con un alto grado de acidez y contenido en aluminio, otro grupo caracterizado por la presencia de elementos metálicos, y un tercero, con una cantidad de fósforo, nitrógeno y valor de pH mayor. En el caso de las variables geomorfológicas, algunos sitios están asociados a un alto porcentaje de llanura y hombrera, aunque la mayoría se encuentra más cerca del origen formado por los ejes de los componentes principales 1 y 2 (ver figura S2).

Los resultados del PCA de los datos de la matriz de comunidad se encuentran resumidos en los diagramas de la figura 9. El escalamiento 1, muestra muchos de los cuadrantes dispuestos alrededor del origen formado por los ejes, lo que indica una contribución a la varianza relativamente equitativa por parte de las especies. Sin embargo, aparecen también unos cuantos cuadrantes con valores atípicos y más alejados. Se nota como las especies *A. blackiana*, *C. curvigemma*, *P. marginalis* y *P. horizontalis*, presentan una contribución desproporcionada a la varianza total, en comparación con el resto de las especies.

El escalamiento 2 de la figura 10 en el análisis de correspondencia mostró que las especies *Psychotria graciliflora* y *Psychotria grandis* se encuentran asociadas. Ambas especies, además, tienen valores de abundancia parecidos dentro de la comunidad (65 y 57 individuos, respectivamente). Casi todas las demás especies se encuentran próximas al punto de intersección, salvo aquellas que presentaron una abundancia reducida, y en consecuencia, aparecen cercanas a los pocos cuadrantes en los que se encuentran representadas. La disparidad en la incidencia de las especies se refleja en su disposición en el diagrama. Sin embargo, estos resultados no coinciden del todo con los arrojados por el PCA de la matriz de distancias.

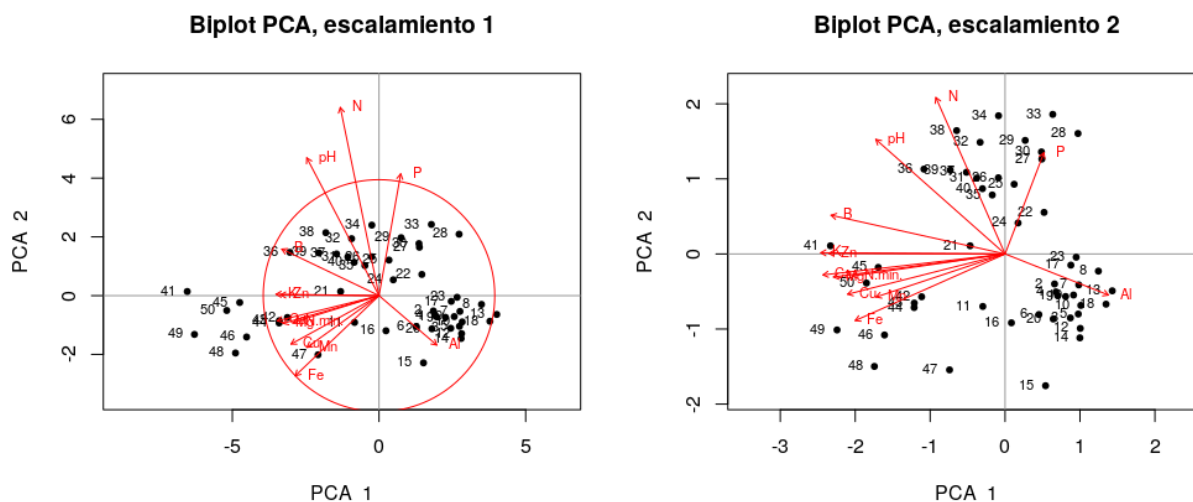


Figure 8: Biplots generados en el PCA de las variables de suelo. Se observa que las variables nitrógeno, fósforo y pH aportan la mayor parte de la varianza explicada. La relación entre las variables se encuentra debidamente representada en el recuadro del escalamiento 2, por medio de los ángulos que forman sus vectores.

Se observa asociación entre el contenido de cobre, manganeso y fósforo con algunos sitios y especies, en el *biplot* del análisis de coordenadas principales de la figura S3. También, algunas de las especies menos abundantes de la comunidad se presentan asociadas a algunos sitios comunes entre las mismas. Es probable que esta aparente asociación aparezca debido a la combinación de una incidencia restringida por parte de estas especies y al alto grado de autocorrelación entre los cuadrantes.

Se destacan los patrones encontrados en los resultados de las pruebas de asociación y los arrojados por el análisis de redundancia. En los *triplots* producidos por RDA (figura 11), se observó que *Psychotria horizontalis* y *Psychotria marginata* se encuentran asociadas a un grupo de cuadrantes, los que a su vez, constituyen un microhabitat encontrado sobre una pequeña meseta en la parte nor-oriental de BCI, y se diferencian además, por una elevada concentración de fósforo y aluminio en el suelo. Por otro lado, la especie *Alseis blackiana* presenta asociación con el contenido de metales como manganeso, hierro y cobre. Esto último coincide con los resultados vistos en el PCA, lo que demuestra cierto grado de preferencia hacia estas condiciones ambientales por parte de esta especie.

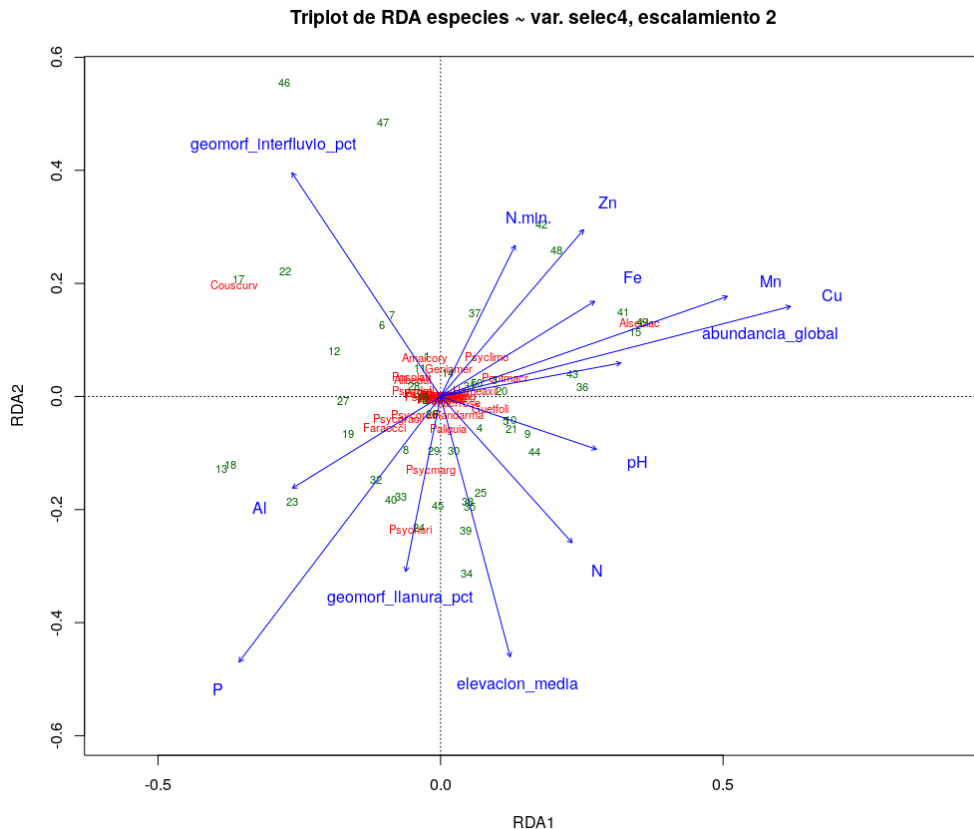


Figure 11: Triplot del RDA de los valores de abundancia transformados. Las variables ambientales que se observan son aquellas que fueron seleccionadas para restringir la varianza explicada de los datos de comunidad.

La riqueza de la familia Rubiaceae aumenta en función del contenido de hierro, nitrógeno y nitrógeno mineralizado. La equidad pareciera también estar asociada con estas variables, además de que la misma es mayor hacia el norte de bci (13).

Aparte del cuadrante #50, los sitios con la mayor riqueza presentan también mucha abundancia. El cuadrante #1, con la menor riqueza, presenta una de las mayores dominancias. Sucede algo similar en el cuadrante #28, aunque en este caso el valor riqueza de especies presentado no es tan bajo, sino que en comparación, contiene una desorbitada abundancia (1414 individuos).

Las especies que contribuyen de manera significativa a la diversidad beta, fueron las que también resultaron ser indicadoras debido a su incidencia en los grupos 1 y 2. Con la excepción de la especie *Macrocnemum roseum*, la cual tiene una abundancia mucho menor que la de las demás especies que resultan de este análisis.

La riqueza de especies (número de Hill 0 en el gráfico de la figura 12) presenta la mayor contribución a la medida de diversidad beta para la comunidad. Así sucede, ya que la abundancia de las especies dominantes no varía drásticamente entre cuadrantes, y es precisamente su composición de especies lo que diferencia a los sitios entre sí.

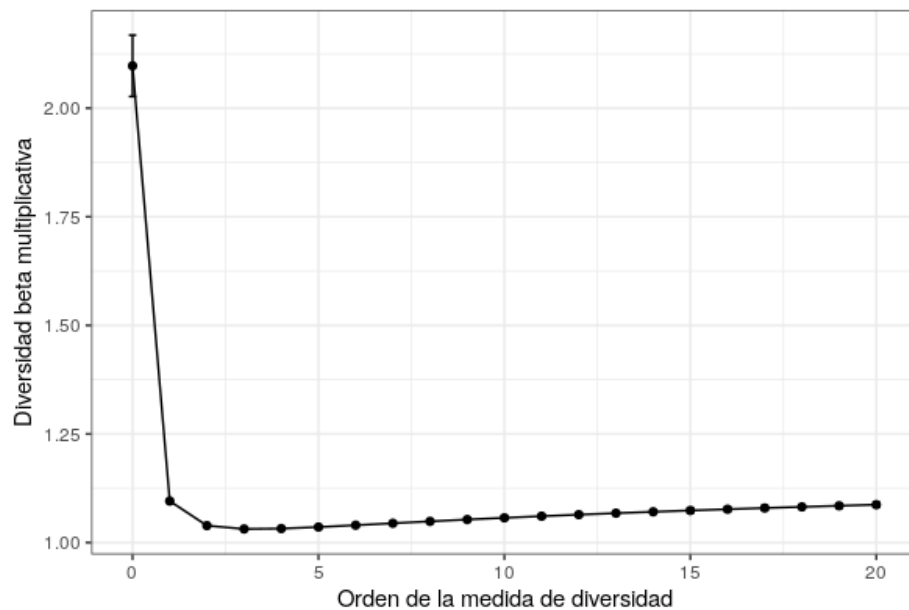


Figure 12: Gráfico de la diversidad beta multiplicativa en función de los números de diversidad en la serie de Hill.

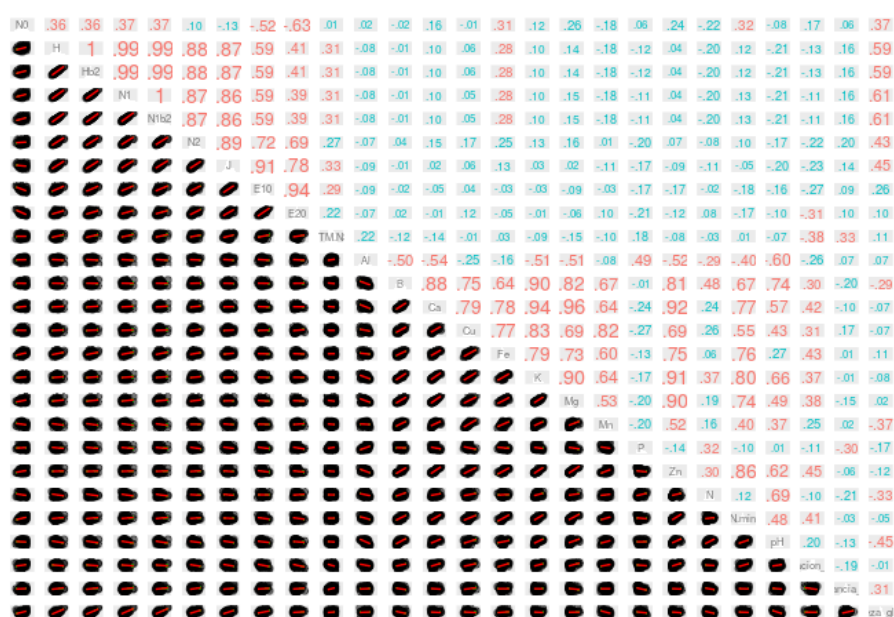


Figure 13: Correlación entre diversidad/equidad y algunas de las variables ambientales destacadas. N0: riqueza de especies; H: entropía de Shannon; Hb2: entropía de Shannon con 2 como base del logaritmo; N1 y N2: Números de Hill; N1b2: Número de Hill 1 en base log 2; J: Equidad de Pielou; E10 y E20: ratios de Hill 1 y 2.

4 Discusión

La determinación de las especies indicadoras *Faramea occidentalis* y *Alseis blackiana* de los grupos uno y dos podría estar asociada a la evidente dominancia que presentan estas especies en la comunidad de rubiaceas. Especialmente *F. occidentalis*, cuya abundancia alcanza valores extremos dentro de todo BCI e incluso podría estar inclinando los resultados de estos análisis?. Esto se vuelve razonable al tomarse en cuenta el hecho de que muchas especies se presentaban con pocos valores de abundancia, varias incluso representadas por un solo individuo.

El contenido de aluminio y fósforo pareciera estar caracterizando la abundancia relativa de las especies de la familia Rubiaceae. Adicionalmente, esta comunidad podría dividirse en dos grupos más o menos diferenciados entre sí por sus diferencias en el contenido de Cu y P del suelo.

Las especies con preferencia por el grupo 1 evaden sistemáticamente al grupo 2 y viceversa. Esta diferenciación en la ocurrencia de las especies no se explica del todo con las variables ambientales medidas en BCI y es posible que exista algún otro factor que determina la ordenación de esta comunidad de plantas. La cobertura del dosel arbóreo podría ser una de estas variables a considerarse, puesto que las especies dominantes en la comunidad son a la vez tolerantes a la sombra (Grandtner & Chevrette, 2013). Además, los análisis de agrupamiento aquí realizados pudieron haberse visto sesgados por la heterogeneidad morfológica que pueden presentar las plantas de esta familia. Estas especies presentan diversos hábitos de crecimiento, desde porte herbáceo y arbustivo a árboles relativamente grandes. Esto hace que el hecho de que se incluya el criterio de dap de 10 mm en el momento de ser censadas podría estar excluyendo especies clave en el rompecabezas.

Trabajos anteriores se han referido a la tolerancia de esta familia hacia los metales pesados().

Algunas de las pruebas estadísticas empleadas en este estudio requieren del supuesto de independencia entre muestras, supuesto que es incumplido por los cuadrantes en BCI debido a su contigüidad. Sin embargo, esta condición permitió un acercamiento comparativo con las técnicas apropiadas para el análisis de muestras con cierto grado asociación entre sí. Además, en BCI, tanto las variables ambientales como las comunidades de plantas se encuentran correlacionadas espacialmente. El área correspondiente a la parcela es bastante homogénea en cuanto a sus condiciones físicas, ya que fué diseñada para que así fuera (Baillie, Elsenbeer, Barthold, Grimm, & Stallard, 2006). Como la misma se encuentra situada sobre el dorso de una cuesta de andesita, las variables edafológicas aquí presentes en su mayoría siguen un gradiente a lo largo de todo BCI, resultado de la meteorización de la roca original (Patino, Velbel, Price, & Wade, 2003).

Por lo tanto, es razonable considerar que los patrones encontrados entre métodos contrastados son evidencia del grado de importancia que presentan las condiciones ambientales (especialmente las relacionadas con la composición química del suelo) en la estructuración de las comunidades de especies de Rubiaceae.

5 Información de soporte

Table S1: Abundancia total por especie.

Latin	n
<i>Faramea occidentalis</i>	24989
<i>Alseis blackiana</i>	7928
<i>Psychotria horizontalis</i>	2453
<i>Coussarea curvigemma</i>	2010
<i>Palicourea guianensis</i>	1118
<i>Randia armata</i>	937
<i>Psychotria marginata</i>	761
<i>Alibertia edulis</i>	417
<i>Pentagonia macrophylla</i>	306
<i>Guettarda foliacea</i>	252
<i>Hamelia axillaris</i>	128
<i>Macrocnemum roseum</i>	87
<i>Posoqueria latifolia</i>	73
<i>Psychotria limonensis</i>	70
<i>Genipa americana</i>	67
<i>Psychotria graciliflora</i>	65
<i>Psychotria grandis</i>	57
<i>Psychotria deflexa</i>	38
<i>Amaioua corymbosa</i>	19
<i>Psychotria chagrensis</i>	16
<i>Psychotria acuminata</i>	14
<i>Tocoyena pittieri</i>	8
<i>Psychotria racemosa</i>	7
<i>Psychotria cyanococca</i>	4
<i>Chimarrhis parviflora</i>	3
<i>Coutarea hexandra</i>	3

Latin	n
<i>Psychotria brachiata</i>	3
<i>Appunia seibertii</i>	2
<i>Borojoa panamensis</i>	1
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i>	1
<i>Rosenbergiodendron formosum</i>	1

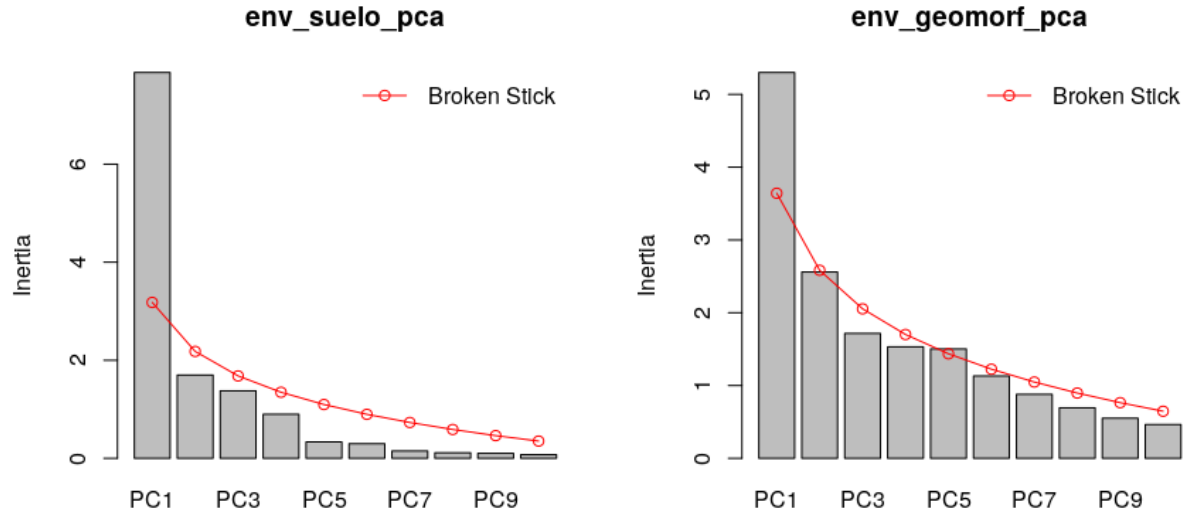


Figure S1: Componentes principales de la varianza en las variables de suelo y geomorfología en BCI. En estos gráficos se incluye el comportamiento de la varianza explicada, predicho por el modelo de vara quebrada, representado por la línea roja formando la curva. (La escala denominada “Inertia” representa la suma de los cuadrados de toda la varianza).

PCoA con promedios ponderados de especies

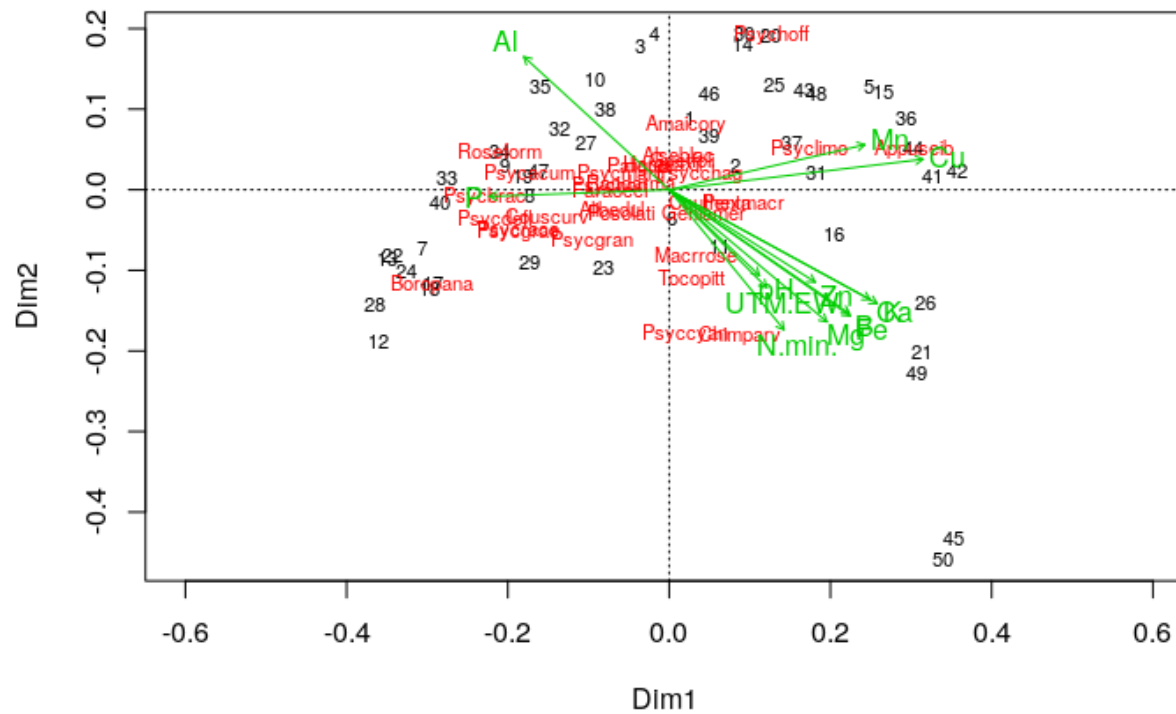


Figure S3: Biplot de PCoA de las distancias de Jaccard. Las distancias entre especies están ponderadas en base a sus valores de abundancia.

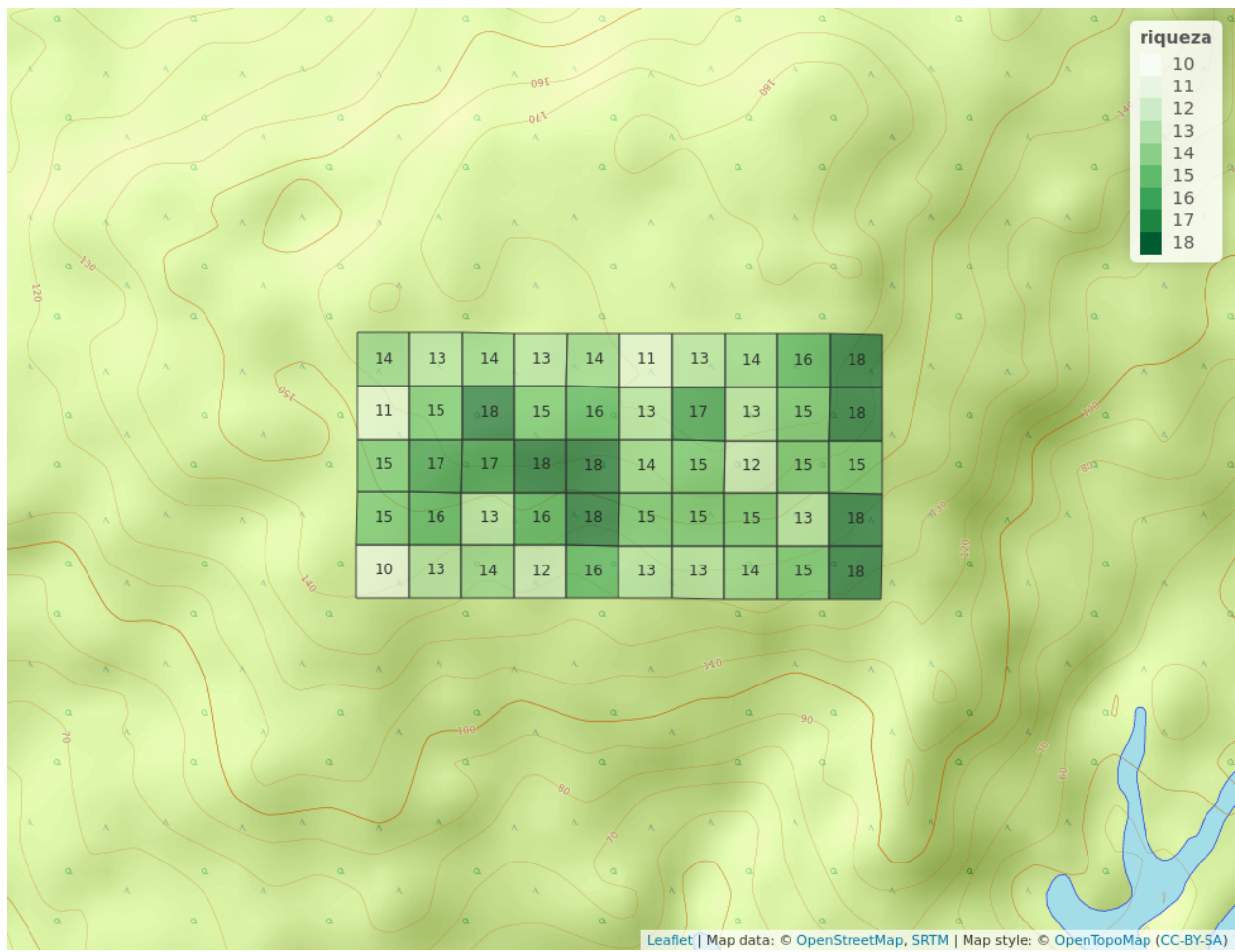


Figure S4: Distribución de la riqueza de rubiaceas en BCI

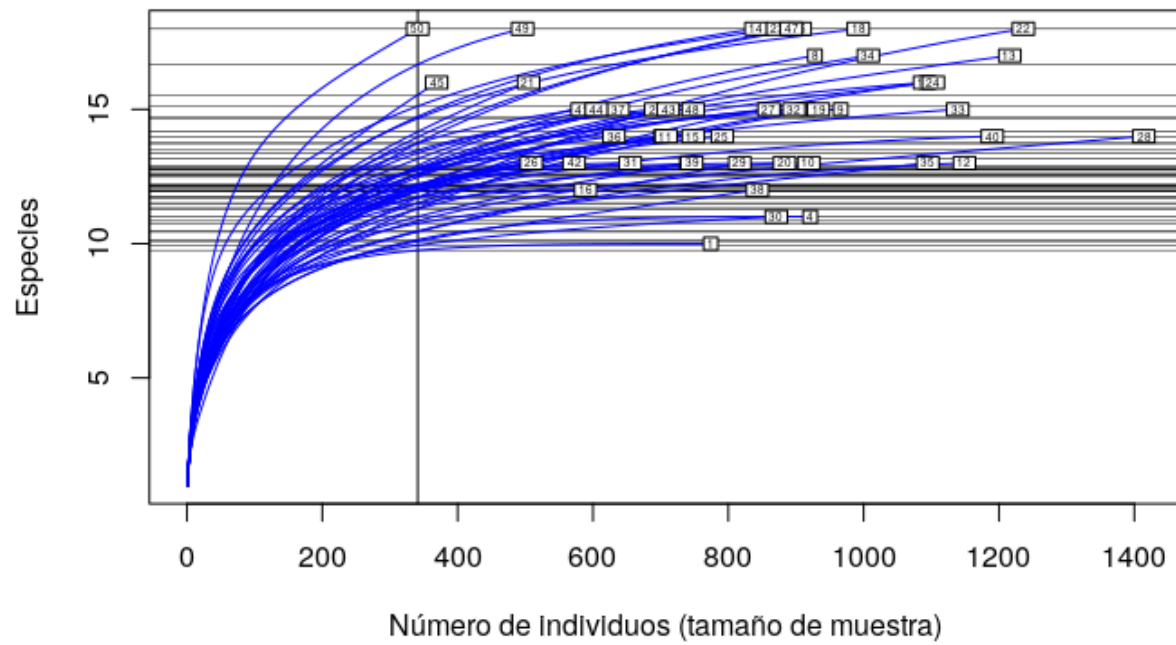


Figure S5: Curva de rarefacción. Las barras horizontales muestran el valor de la riqueza esperada en cada sitio al interpolar las muestras hacia la abundancia mínima observada (341 individuos), presentada por el cuadrante #50.

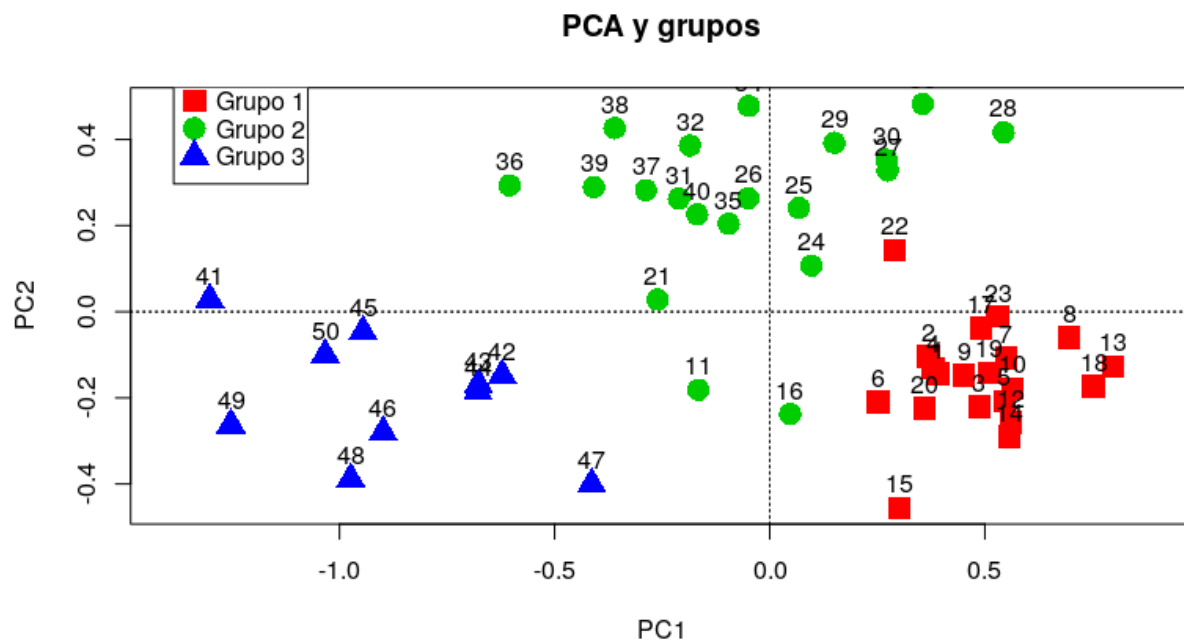


Figure S6: Diagrama PCA de los grupos de cuadrantes según variables de suelo

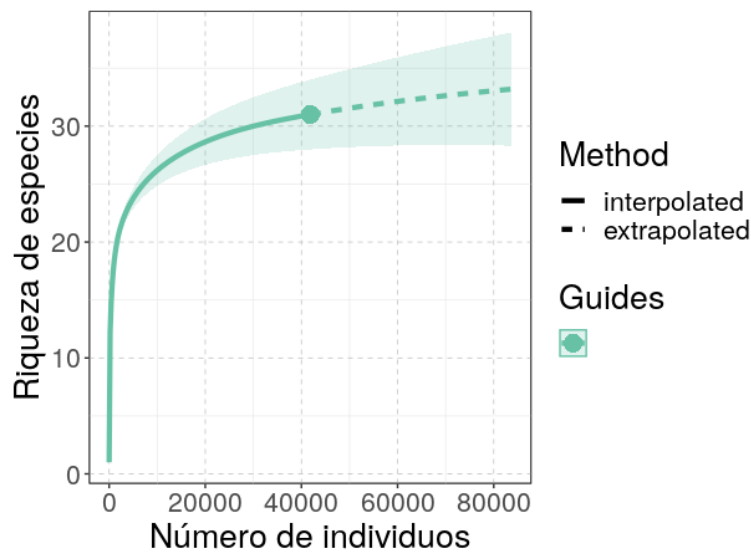


Figure S7: Curva de acumulación de especies hacia el doble de la abundancia encontrada en BCI. Se estima que la riqueza aumentaría en cuatro especies en consecuencia de duplicar el censo, o replicarlo en otra zona de Barro Colorado. El intervalo para un 95% de confianza se representa con los márgenes verde pálido.

6 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>
- Baillie, I., Elsenbeer, H., Barthold, F., Grimm, R., & Stallard, R. (2006). *Semi-detailed soil survey of barro colorado island, panama*.
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2018). *Numerical Ecology with R. Second Edition* (pp. 52–66). <https://doi.org/10.1007/978-3-319-71404-2>
- Cáceres, M. D., & Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: Indices and statistical inference. *Ecology*, 90(12), 3566–3574.
- Chao, A., Ma, K. H., Hsieh, T. C., & Chiu, C.-H. (2016). *SpadeR: Species-richness prediction and diversity estimation with r*. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=SpadeR>
- Condit, R., Chisholm, R. A., & Hubbell, S. P. (2012). Thirty years of forest census at Barro Colorado and the importance of immigration in maintaining diversity. *PLOS ONE*, 7(11), 1–6. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049826>
- Condit, R., Pérez, R., Lao, S., Aguilar, S., & Hubbell, S. P. (2017). Demographic trends and climate over 35 years in the Barro Colorado 50 ha plot. *Forest Ecosystems*, 4(1), 17. <https://doi.org/10.1186/s40663-017-0103-1>
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R., ... Hubbell, S. (2002). Beta-diversity in tropical forest trees. *Science (New York, N.Y.)*, 295, 666–669. <https://doi.org/10.1126/science.1066854>
- Davis, A. P., Govaerts, R., Bridson, D. M., Ruhsam, M., Moat, J., & Brummitt, N. A. (2009). A global assessment of distribution, diversity, endemism, and taxonomic effort in the rubiaceae1. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 96(1), 68–78.
- De Cáceres, M., & Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: Indices and statistical inference. In *Ecology*. Retrieved from <http://sites.google.com/site/miqueldecaceres/>
- Dufrene, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67, 345–366. <https://doi.org/10.2307/2963459>
- Grandtner, M., & Chevrette, J. (2013). *Dictionary of trees, volume 2: South america: Nomenclature, taxonomy and ecology*. Retrieved from <https://books.google.com.do/books?id=XALRl1qzcLMC>
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2020). *INEXT: Interpolation and extrapolation for species diversity*. Retrieved from http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/
- Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (1983). Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. In T. Whitmore, A. Chadwick, & A. Sutton (Eds.), *Tropical rain forest: Ecology and management* (pp. 25–41). Oxford: The British Ecological Society.
- Hubbell, S. P., Condit, R., Foster, R. B., Grubb, P. J., Thomas, C. D., Hassell, M. P., & May, R. M. (1990). Presence and absence of density dependence in a neotropical tree community. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 330(1257), 269–281. <https://doi.org/10.1098/rstb.1990.0198>
- Hubbell, S., Condit, R., & Foster, R. (2021). Forest Census Plot on Barro Colorado Island. Retrieved March 23, 2021, from <http://ctfs.si.edu/webatlas/datasets/bci/>
- Jansen, S., Robbrecht, E., Beeckman, H., & Smets, E. (2000). Aluminium accumulation in rubiaceae: An additional character for the delimitation of the subfamily rubioideae? *IAWA Journal*, 21. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000245>
- Legendre, P., & Gallagher, E. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129, 271–280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>
- Martínez Batlle, J. R. (2020). biogeografia-master/scripts-de-analisis-BCI: Long coding ses-

sions (Version v0.0.0.9000). <https://doi.org/10.5281/zenodo.4402362>

Moreno, C. E. (2001). *Manual de métodos para medir la biodiversidad*. Universidad Veracruzana.

Néda, Z., Horvat, S., Toháti, H. M., Derzsi, A., & Balogh, A. (2008). A spatially explicit model for tropical tree diversity patterns. *arXiv E-Prints*, arXiv:0803.3704.

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>

Patino, L., Velbel, M., Price, J., & Wade, J. (2003). Trace element mobility during spheroidal weathering of basalts and andesites in hawaii and guatemala. *Chemical Geology*, 202. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2003.01.002>

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/>

Torres-Leite, F., Cavatte, P. C., Garbin, M. L., Hollunder, R. K., Ferreira-Santos, K., Capetine, T. B., ... Carrijo, T. T. (2019). Surviving in the shadows: Light responses of co-occurring rubiaceae species within a tropical forest understory. *Flora*, 261, 151487. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151487>

Volkov, I., Banavar, J. R., Hubbell, S. P., & Maritan, A. (2003). Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, 424(6952), 1035–1037. <https://doi.org/10.1038/nature01883>

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