



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**PATRONES DE DIVERSIDAD EN COMUNIDADES  
DE PALMAS (ARECACEAE) EN SELVAS  
MEDIANAS DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN:  
DETERMINANTES AMBIENTALES Y ESPACIALES**

Tesis que presenta

**ARTURO ANTONIO ALVARADO SEGURA**

En opción al título de

**DOCTOR EN CIENCIAS**

**(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)**

Mérida, Yucatán, México.

Julio de 2013

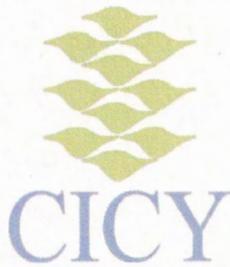






ARTURO ANTONIO ALVARADO SEGURA CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATAN A.C.





## RECONOCIMIENTO



Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis titulado **"PATRONES DE DIVERSIDAD EN COMUNIDADES DE PALMAS (ARECACEAE) EN SELVAS MEDIANAS DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN: DETERMINANTES AMBIENTALES Y ESPACIALES"** fue realizado en los laboratorios de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección de la Dra. Luz María Calvo Irabién y el Dr. Rodrigo Duno de Stefano, dentro de la Opción Doctorado después de Maestría, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente,

---

**Dr. Felipe A. Vázquez Flota**

**Coordinador de Docencia**

**Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.**



Mérida, Yucatán, México, a 01 de julio de 2013

### **DECLARACIÓN DE PROPIEDAD**

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.

Firma:



Nombre: Arturo Antonio Alvarado Segura



## **AGRADECIMIENTOS**

Mi agradecimiento a las instituciones y a las personas que contribuyeron para realizar este trabajo. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de doctorado 69390 y la beca mixta otorgada para hacer una estancia en la Universidad de Aarhus (Dinamarca). A la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. por permitirme realizar mis estudios y desarrollar esta investigación, bajo la asesoría de la Dra. Luz María Calvo Irabién y el Dr. Rodrigo Duno de Stefano, a quienes agradezco su tiempo, dirección, consejos y contribuciones. Asimismo al Séptimo Programa Marco Palms 2009-2013 (Impactos de la cosecha de palmeras en los bosques tropicales), coordinado por el Dr. Henrik Balslev de la Universidad de Aarhus, por el apoyo económico para realizar el trabajo de campo.

Al comité tutorial por sus aportaciones en los exámenes: Dra. Luz María Calvo Irabién, Dr. Rodrigo Duno de Stefano, Dr. José Luis Hernández Stefanoni y Dr. Henrik Balslev. Así como a las personas que conformaron el comité del examen predoctoral: Dra. Eurídice Leyequién, Dr. Germán Carnevali, Dr. Henrik Balslev, Dr. José Luis Hernández Stefanoni, Dr. Juan Manuel Dupuy y Dr. Guillermo Ibarra por aceptar amablemente formar parte del Comité y por sus aportaciones para el tema del Capítulo dos.

A los integrantes del comité revisor de esta tesis: Dr. Henrik Balslev, Dr. Francisco José Zamudio Sánchez, Dr. Germán Carnevali, Dr. Juan Manuel Dupuy, Dr. José Luis Hernández Stefanoni, Dr. Rodrigo Duno de Stefano y Dra. Luz María Calvo Irabién, por sus observaciones y correcciones.

Al Dr. Henrik Balslev del Ecoinformatic Group (Bioscience Department, Aarhus University), por permitirme realizar la estancia en su grupo de trabajo así como por la ayuda que me proporcionó durante la misma. Asimismo a los miembros del grupo de Ecoinformática por su apoyo y amistad, en especial a: Dennis Pedersen, Birgitte Bergmann, Pedro Abellán, Lene S. Damgaard, Karin Ø. Madsen, Rosemberg Menezes, Anders S. Barfod, Peder Klith Bøcher, Katrine Turner así como a Jens-Christian Svenning y Finn Borchsenius, profesores del curso de Macroecología y Biogeografía. Del mismo modo, al Biól. César Grandez, de la Universidad Nacional de la Amazonía Peruana, por invitarme a la expedición biológica, como parte también del Séptimo Programa Marco Palms 2009-2013.

De manera especial a todo el equipo que colaboró en la organización y realización del trabajo de campo en Quintana Roo, México: Luz María Calvo Irabién, Rodrigo Duno, Henrik Balslev, Dennis Pedersen, Gabriel R. Dzib, Lene S. Damgaard, Karin Ø. Madsen, Orquídea Alvarado, Angélica Serralta y Ángel Moo. Un agradecimiento también a todas las autoridades en el estado de Quintana Roo que dieron los permisos para acceder a los sitios: A. Kanxoc, en Kantunilkin; Biól. Fernando Ursúa y Biól. Yadira Gómez, en la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an; F. Gutiérrez, en Tres Garantías y R. Guzmán y G. Huchim, en Caobas.

A mis amigos/as y compañeros/as del CICY: Enrique López, Hernán Villanueva, Lucía Sanaphre, Leonardo López, Agatha Rosado, Rosalina Rodríguez, Azucena Canto, Filogonio May, Jeanett Escobedo, Edilia de la Rosa, Juan Pablo Pinzón, Karla Almanza, Waldemar Santamaría, Oscar Yam, Virginia Ramírez, Jorge Aguilar, Yazmín Martínez, Lupita Carrillo, Violeta Arriola y Eliana Noguera.

## ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE GENERAL .....	i
ÍNDICE DE FIGURAS .....	iii
ÍNDICE DE CUADROS .....	v
RESUMEN.....	1
ABSTRACT .....	3
INTRODUCCIÓN GENERAL .....	5
ANTECEDENTES .....	7
La diversidad biológica y sus patrones .....	7
Enfoques para explicar la diversidad de especies.....	9
Estimación y niveles de la diversidad de especies .....	10
Generalidades de las palmas .....	12
Determinantes de la diversidad de palmas y el efecto de la escala espacial.....	16
OBJETIVOS .....	20
JUSTIFICACIÓN .....	20
PREGUNTAS Y ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN .....	21
REFERENCIAS .....	24
PALM SPECIES RICHNESS, ABUNDANCE AND DIVERSITY IN THE YUCATAN PENINSULA, IN A NEOTROPICAL CONTEXT .....	31
ABSTRACT .....	31
INTRODUCTION .....	32
MATERIALS AND METHODS .....	33
Study area .....	33
Traits, biogeography and taxonomy.....	34
Richness, composition, abundance and diversity .....	34
RESULTS .....	35
Traits, biogeography and taxonomy.....	35
Richness, composition, abundance and diversity .....	36
The Yucatan Peninsula's palm communities in a Neotropical context .....	37
DISCUSSION .....	41
The Yucatan Peninsula's palms.....	41
The Yucatan Peninsula's palm communities .....	41
The Yucatan Peninsula's palm communities in a neotropical context .....	43
CONCLUSION.....	44
REFERENCES .....	44
APPENDIX .....	48

EFFECTO DEL CLIMA, EL SUELO, LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN Y EL ESPACIO SOBRE LA DIVERSIDAD EN COMUNIDADES DE PALMAS A DIFERENTES ESCALAS ESPACIALES .....	51
RESUMEN.....	51
INTRODUCCIÓN.....	52
MÉTODOS .....	55
Área de estudio .....	55
Diseño de muestreo y medición de variables .....	56
Peso relativo del ambiente versus la estructura espacial.....	58
Evaluación del efecto de las variables ambientales sobre los patrones de diversidad .....	59
Evaluación del efecto de la escala.....	59
RESULTADOS .....	60
Efecto del ambiente versus la estructura espacial sobre la composición, riqueza, diversidad y abundancia de palmas a escala regional.....	60
Determinantes ambientales de la composición, riqueza, diversidad y abundancia de palmas a escala regional .....	63
Efecto de la escala.....	66
DISCUSIÓN.....	67
Peso relativo del ambiente y la estructura espacial sobre los patrones de diversidad a escala regional.....	67
Efecto de las variables climáticas, edafotopográficas y de estructura de la vegetación sobre los patrones de diversidad de palmas a escala regional.....	70
Efecto de la escala.....	72
CONCLUSIONES.....	73
REFERENCIAS .....	75
APÉNDICE .....	80
DISCUSIÓN GENERAL .....	85
Riqueza, abundancia, diversidad y composición de palmas en la Península de Yucatán: patrones y sus determinantes .....	85
CONCLUSIONES GENERALES.....	88
PERSPECTIVAS.....	89
Monodominancia en comunidades de palmas en la Península de Yucatán .....	89
Implicaciones para la conservación .....	92
REFERENCIAS .....	94

## ÍNDICE DE FIGURAS

### CAPÍTULO I

<b>Figura 1.</b> (a) Distribución de las palmas, y (b) sus patrones de riqueza de especies a nivel mundial (Kissling <i>et al.</i> , 2012; Dransfield <i>et al.</i> , 2008).....	13
<b>Figura 2.</b> Transectos de 5×500 m, divididos en subunidades de 5×5 m.....	22
<b>Figura 3.</b> Estrategia de investigación y estructura del documento.....	23

### CAPÍTULO II

<b>Figure 1.</b> The Yucatan Peninsula Biotic Province includes the states of Yucatan, Campeche and Quintana Roo in Mexico, and northern Guatemala and Belize. ....	34
<b>Figure 2.</b> Palm species distribution patterns and characteristics of the study sites. ....	39
<b>Figure 3.</b> Variation in palm species richness, total abundance and diversity between the three Yucatan Peninsula study sites (SDTF: semi-deciduous tropical forest; SETF: semi-evergreen tropical forest; ETF: evergreen tropical forest). ....	39
<b>Figure 4.</b> Patterns in palm richness, abundance and diversity (Fisher's $\alpha$ ) of 28 sites grouped into four regions in the neotropics: YP (Yucatan Peninsula); CA (Central America); NSA (Northern South America); WA (Western Amazon). ....	40

### CAPÍTULO III

<b>Figura 1.</b> Ubicación del área de estudio. Se muestran los tres sitios de muestreo con características distintivas de clima, tipo de vegetación y edad geológica de los sedimentos. ....	56
<b>Figura 2.</b> Determinantes de la composición de especies a escala regional (a) Partición de la variación en la composición de especies en función del ambiente (Amb), la estructura espacial (Esp) y el efecto combinado ambiente-espacio (Comb). (b) Análisis de correspondencias canónicas (CCA) de la composición de especies de palmas, con base en datos de abundancia. ....	61
<b>Figura 3.</b> Partición de la variación en la riqueza de especies, la diversidad alfa de Fisher y la abundancia de palmas en función del ambiente (Amb), la estructura espacial (Esp) y el efecto combinado ambiente-espacio (Comb), a escala regional (a–c) y a escala local (d–f). ....	62

<b>Figura 4.</b> Efecto climático, edafo-topográfico y de estructura de la vegetación sobre la composición, la riqueza de especies, la diversidad alfa de Fisher y la abundancia de palmas. ....	74
<b>Figura S1.</b> Prueba de significancia de los vectores PCNM generados con base en las coordenadas UTM de los transectos.....	82
<b>Figura S2.</b> Efecto de las variables (A) climáticas, (B) edafo-topográficas y (C) de estructura de la vegetación sobre la (a) composición, (b) riqueza, (c) abundancia y (d) diversidad alfa de Fisher. ....	83
<b>Figura S3.</b> Distribución y riqueza de especies del género <i>Chamaedorea</i> en su área de distribución. Está representado el número de especies en una cuadrícula de 1° de latitud por 1° de longitud (Eiserhardt et al. 2013).....	84
 <b>CAPÍTULO IV</b>	
<b>Figura 1.</b> Riqueza, composición y abundancia de palmas en tres sitios de la Península de Yucatán. ....	86
<b>Figura 2.</b> Efecto climático, edafotopográfico y de estructura de la vegetación, así como la combinación por pares de estos factores sobre las cuatro variables-respuesta analizadas (dentro las elipses).....	88
<b>Figura 3.</b> Distribución de las comunidades monodominantes de palmas en la Península de Yucatán .....	90

---

**ÍNDICE DE CUADROS**
**CAPÍTULO I**

<b>Cuadro 1.</b> Lista de especies de palmas nativas de la Península de Yucatán .....	15
<b>Cuadro 2.</b> Determinantes de la riqueza, abundancia y composición de palmas a través de diferentes escalas espaciales .....	19

**CAPÍTULO II**

<b>Table 1.</b> Traits, biogeography and taxonomy for native palm species of the Yucatan Peninsula .....	38
<b>Appendix 1.</b> Species richness, number of individuals per hectare and Fisher's $\alpha$ index values for 28 palm communities in the Neotropics .....	47

**CAPÍTULO III**

<b>Cuadro 1.</b> Variables predictivas usadas para explicar la riqueza de especies, la diversidad alfa de Fisher, la abundancia total y la composición de especies en las comunidades de palmas de la Península de Yucatán .....	55
<b>Cuadro 2.</b> Coeficientes de regresión estandarizados para predecir la riqueza de especies, la diversidad alfa de Fisher y la abundancia total de palmas a partir de variables ambientales en dos escalas espaciales (regional y local) .....	64
<b>Cuadro 3.</b> Coeficientes de regresión estandarizados para predecir la abundancia total de palmas y la abundancia de la especie dominante a partir de variables ambientales....	65
<b>Cuadro 4.</b> Coeficientes de regresión estandarizados para predecir la abundancia total de palmas a partir de variables ambientales en dos categorías de estadio de desarrollo: a) juveniles y plántulas y b) adultos y subadultos .....	66
<b>Cuadro S1.</b> Características de los tres sitios muestreados y rango de valores de las variables climáticas, edafotopográficas y de estructura de la vegetación .....	80
<b>Cuadro S2.</b> Resumen de resultados del análisis de correspondencias canónicas (CCA) .....	81



---

## RESUMEN

Se describen los patrones de diversidad en comunidades de palmas ubicadas en selvas medianas a lo largo de un gradiente ambiental en la Península de Yucatán. Además se evalúa el peso de los determinantes climáticos, edafotopográficos, de estructura de la vegetación y espaciales sobre las siguientes variables-respuesta: composición, riqueza, abundancia y diversidad alfa de Fisher. En 45 transectos de 2500 m<sup>2</sup> localizados en tres sitios, se contabilizaron e identificaron, a nivel de especie, todos los individuos de palmas, clasificándolos en estadios de desarrollo: plántulas, juveniles, subadultos y adultos. El análisis se hizo mediante regresión lineal para la riqueza, la diversidad y la abundancia y mediante correspondencias canónicas para la composición, utilizando el enfoque de partición de la variación. La riqueza, abundancia y diversidad tuvieron valores tres veces mayores en el sitio ubicado en el sur, con selva perennifolia, que en el extremo norte del gradiente, con selva subcaducifolia. En el sur dominaron las especies de la subfamilia Arecoideae y en el norte, las especies de la subfamilia Coryphoideae. Siete de las once especies encontradas en los 45 transectos sólo fueron registradas en el sur, que tuvo nueve especies en total. Las únicas especies encontradas a lo largo de todo el gradiente fueron: *Chamaedorea seifrizii* y *Sabal yapa*. La especie dominante (mayor abundancia y mayor frecuencia) en la selva subcaducifolia y en la selva subperennifolia fue *Thrinax radiata*, mientras que en la selva perennifolia fue *Cryosophila stauracantha*. A escala regional (ca. 400 km), el efecto más relevante sobre las cuatro variables-respuesta (composición, riqueza, diversidad y abundancia) fue la combinación ambiente-espacio. Esto confirma que las variables ambientales están estructuradas espacialmente a lo largo del gradiente. Los grupos de factores ambientales más relevantes para explicar los patrones de diversidad fueron el clima, el suelo y la combinación de ambos, cuya importancia relativa varió dependiendo de la variable-respuesta analizada. Se observó un efecto dominante del clima sobre la riqueza así como de la combinación clima-suelo sobre la diversidad, mientras que el peso relativo de los determinantes climáticos, edafotopográficos y de estructura de la vegetación sobre la abundancia y la composición fue más equitativo. Las variables ambientales más importantes que afectaron los patrones de diversidad fueron la cantidad de precipitación anual y su estacionalidad. En la comparación a escala regional y local, la diversidad fue la única variable-respuesta que mostró un peso similar de sus determinantes ambientales y espaciales, en ambas escalas.



---

## ABSTRACT

Diversity patterns in palm communities located in medium statured forests along an environmental gradient in the Yucatan Peninsula are described as well as an assessment of the effect of climatic, edaphotopografic, vegetation and spatial structure as determinants of the composition, richness, abundance and Fisher's alpha diversity. In forty-five transects of 2500 m<sup>2</sup> located in three sites, all individual palms, including seedlings, juveniles, sub-adults and adults, were counted and identified to species level. Using the variation partitioning approach, richness, diversity and abundance data were analyzed by linear regression, and species composition data were analyzed by canonical correspondence analysis. Palm richness, abundance and diversity values were three times higher in the evergreen tropical forest (southern site) compared with the semi-deciduous tropical forest located in the northern site of the environmental gradient. Species from the subfamily Arecoideae dominated humid areas of the gradient while species from the subfamily Coryphoideae dominated the drier locations. Seven of the eleven species found were recorded only in the evergreen forest, which had a total of nine palm species. The only species found along all the gradient were: *Chamaedorea seifrizii* and *Sabal yapa*. The dominant species (most abundant and most frequent) in the semi-deciduous and semi-evergreen forest was *Thrinax radiata*, while the dominant species in the evergreen forest was *Cryosophila stauracantha*. At regional scale (ca. 400 km), the strongest effect on the four response variables (composition, richness, diversity and abundance) was the space-environment mixed effect. This confirms that environmental variables are spatially structured along the gradient. Climate, soil, and the combination of both factors, were the relevant environmental variables to explain the observed diversity patterns. Their importance varied depending on the analyzed response variable. A dominant climate effect on richness and climate-soil mixed effect on Fisher's alpha diversity were observed, while the relative weight of climatic, edaphotopografic, and vegetation structure determinants on abundance and composition was more equitable. The most important environmental variables affecting diversity patterns were annual rainfall and its seasonality. In the comparison at regional and local scale, diversity was the only response variable that showed a similar relative weight of their space-and-environmental determinants, in both scales.



---

## INTRODUCCIÓN GENERAL

En un sentido amplio, la biodiversidad es la variedad de la vida en la Tierra (Gaston, 2000). La biodiversidad abarca la variedad de la vida desde genes hasta ecosistemas, pasando por poblaciones y comunidades. Sin embargo, el concepto más popular de biodiversidad se relaciona con la diversidad de especies, entendida como la riqueza de especies, que es el número de especies observadas o estimadas en un área (Lomolino *et al.*, 2010; Gaston, 2000). Desde una perspectiva espacial, la diversidad de especies se puede estudiar a diferentes niveles: alfa, beta y gama. La diversidad alfa se refiere a la riqueza de especies en una comunidad ecológica local; la diversidad beta se refiere al cambio en la composición de especies entre hábitats adyacentes pero reconociblemente diferentes; y la diversidad gama es la riqueza de especies en una región que se origina al combinar comunidades ecológicas locales (Lomolino *et al.*, 2010).

Aún cuando en las últimas décadas se ha avanzado en el entendimiento de los factores que determinan la diversidad de las especies (e.g. Field *et al.*, 2009; Mittelbach *et al.*, 2007; Bjorholm *et al.*, 2005; Gentry, 1988; Shmida y Wilson, 1985), todavía sigue siendo uno de los retos que la ciencia afronta (Pennisi, 2005; Gaston, 2000). Un mejor entendimiento de los factores que determinan la diversidad de las especies y de su distribución heterogénea en la Tierra (Gaston, 2000), permitirá también comprender las causas y consecuencias de las altas extinciones actuales (Barnosky *et al.*, 2011), para diseñar estrategias efectivas que promuevan la conservación y el aprovechamiento sustentable de los recursos naturales (Legendre *et al.*, 2005; Pennisi, 2005).

La familia de las palmas (Arecaceae), ha sido usada ampliamente en los trópicos como modelo para estudiar la diversidad de especies, sus causas y su mantenimiento (Couvreur y Baker, 2013). Las palmas son monocotiledóneas distintivas de las regiones tropicales y subtropicales (Dransfield *et al.*, 2008), con diversas formas de vida (Balslev *et al.*, 2011) y abundantes registros fósiles (Harley, 2006), cuya abundancia en el dosel o en el sotobosque las convierte en elementos ecológicamente relevantes en el funcionamiento de algunos ecosistemas (Dransfield *et al.*, 2008; Henderson, 2002). Existen más de 2400 especies de palmas a nivel global que pertenecen a cinco subfamilias, con una distribución heterogénea de sus patrones de riqueza (Kissling *et al.*, 2012; Dransfield *et al.*, 2008).

En la PY existen asociaciones vegetales donde las palmas son elementos importantes o dominantes (Sánchez e Islebe, 2002; Miranda, 1958) y se les encuentra en diferentes tipos

de selva y en el matorral de duna costera (Orellana, 1992; Miranda, 1958), por lo que las comunidades de palmas son ecológicamente relevantes.

Este trabajo contribuye al entendimiento de la importancia relativa del ambiente (variables climáticas, edafotopográficas, y de estructura de la vegetación) y la estructura espacial sobre los patrones de riqueza, abundancia, diversidad y composición de especies, utilizando como modelo de estudio a las comunidades de palmas de tres sitios, con condiciones bioclimáticas diferentes, en la Península de Yucatán (PY). Estos sitios tienen características distintivas de geomorfología, edad geológica, precipitación anual y el tipo de selva mediana (subcaducifolia, subperennifolia y perennifolia). En cada sitio de estudio, se establecieron 14–16 unidades de muestreo (transectos de 5×500 m) en localidades asociadas con áreas de conservación. El sitio ubicado al norte del gradiente ambiental analizado, se estableció en las proximidades de la Reserva Yum Balam; el sitio del centro, en la Reserva de Sian Ka'an; y el sitio en el sur, en Unidades de Manejo y Conservación de la Vida Silvestre (UMA's), en los ejidos Caobas y Tres Garantías.

También se discute el papel de otros factores sobre los patrones de diversidad observados; éstos incluyen: factores históricos, como la dispersión limitada (a través del análisis de la estructura espacial de las unidades muestrales, nombrado en lo sucesivo como "la estructura espacial"), la historia evolutiva de las especies y la historia geológica de la región. Los avances en la comprensión de los determinantes –ambientales e históricos– de la diversidad de especies, podrían utilizarse ante escenarios cambiantes (como el cambio de uso del suelo, los cambios drásticos ocasionados por desastres naturales, o el cambio climático) para diseñar estrategias efectivas de manejo y/o conservación. La conservación de la diversidad de especies de palmas es relevante en la PY, donde el 50% de las especies están registradas en alguna categoría de riesgo ecológico (DOF, 2010).

Por último, es relevante mencionar que los datos y resultados de este trabajo forman parte del Proyecto "FP7-Palms 2009-2013", en una colaboración de universidades europeas y americanas, lideradas por la Universidad de Aarhus, en Dinamarca. Esto implica que la información generada en el presente trabajo, al incluirse en análisis dentro de un contexto más amplio, puede contribuir a obtener conclusiones más generales para el entendimiento de los determinantes de la diversidad en las comunidades de palmas.

---

## ANTECEDENTES

### La diversidad biológica y sus patrones

A la gran variedad de formas de vida y las adaptaciones de los organismos al ambiente, se le conoce como diversidad biológica o biodiversidad (Magurran, 2004; Gaston, 2000). Se estima que actualmente existen 3–10 millones de especies, de las cuales 1.5–2 millones han sido nombradas y clasificadas, incluyendo 250,000 especies vegetales (Cardinale *et al.*, 2012; Naeem *et al.*, 2012; May, 1988). Desde la aparición de la vida en la Tierra, los seres vivos han evolucionando continuamente, formándose nuevas especies a la vez que otras se extinguen. La biodiversidad es el resultado de este proceso de evolución y diversificación, por un lado, y de las extinciones, por otro, a lo largo de millones de años. Actualmente esta biodiversidad está siendo amenazada por la actividad antrópica en prácticamente todos los ecosistemas terrestres y acuáticos, reduciéndola a sólo las especies que tienen utilidad inmediata (Cardinale *et al.*, 2012).

Aunque se reconocen distintos niveles de la biodiversidad, desde genes hasta ecosistemas, es la diversidad de especies la que se ha estudiado con mayor detalle, como un reconocimiento a la especie como unidad biológica, pero también por razones prácticas y por la facilidad en la toma de datos (Gaston, 2000). Por diversidad de especies se entiende la riqueza de especies ponderada por sus abundancias relativas, en un tiempo y un espacio determinados (Colwell, 2009; Hubbell, 2001). No obstante la variedad de índices propuestos para describir las características estructurales de las comunidades biológicas, la mayoría de los estudios ecológicos y biogeográficos utilizan la riqueza de especies, que es el número de especies observado o estimado en un lugar y tiempo determinados, como índice de diversidad (Lomolino *et al.*, 2010; Magurran, 2004).

En los estudios de distribución de la diversidad, utilizando diferentes grupos de seres vivos como modelos (e.g., insectos, aves, mamíferos, plantas vasculares, gimnospermas, angiospermas), se han encontrado patrones muy heterogéneos (Lomolino *et al.*, 2010). Se dice que las plantas tienen gran relevancia como grupo indicador de los patrones de la diversidad de especies porque son elementos clave de los ecosistemas terrestres y constituyen la base de todas las cadenas alimenticias. Es por esta razón que los patrones de riqueza vegetal se usan ampliamente para establecer prioridades de conservación a escala global (Kreft y Jetz, 2007).

Uno de los patrones de diversidad más generales, sorprendentes y estudiados por mucho tiempo, es el incremento de la riqueza de especies desde las latitudes altas al Ecuador, conocido como el gradiente latitudinal de la diversidad de especies (Lomolino *et al.*, 2010; Gentry, 1988). El gradiente latitudinal ha probado su validez no solamente para la combinación de todos los organismos sino también para la mayoría de los taxones mayores (clases, ordenes y familias) de microbios, plantas y animales, y tanto para ecosistemas terrestres como acuáticos (Lomolino *et al.*, 2010). Por otro lado, existen algunas excepciones conocidas del gradiente latitudinal de diversidad, como es el caso de la distribución de las especies de la familia Pinaceae, restringido al hemisferio norte, o el de una avispa parásita que pertenece a la familia Ichneumoidae (orden: Hymenoptera) cuya mayor diversidad se encuentra en las latitudes altas (Lomolino *et al.*, 2010).

Los patrones de riqueza de las plantas vasculares coinciden con el gradiente latitudinal, siendo las regiones de Costa Rica-Chocó, el trópico Andino oriental, la costa Atlántica de Brasil, la parte norte de Borneo y Nueva Guinea, los centros de mayor riqueza (Kreft y Jetz, 2007). El patrón latitudinal de la riqueza de especies de palmas (Arecaceae) es similar al encontrado para las plantas vasculares, lo cual ha sido corroborado tanto en el Neotrópico (Bjorholm *et al.*, 2006, 2005; Kreft *et al.*, 2006) como en el Paleotrópico (Blach-Overgaard *et al.*, 2010) así como a escala global (Kissling *et al.*, 2012).

Aunque los patrones de diversidad de una gran variedad de taxones coinciden con el gradiente latitudinal, existen otras características de los patrones que varían significativamente entre regiones y entre grupos taxonómicos. Este hecho refleja la influencia de otros factores geográficos y físicos como la topografía, la posición relativa a la costa, el efecto península o el efecto de la profundidad de los cuerpos de agua en la distribución de los seres vivos, mismos que pueden acentuar, ocultar o revertir el gradiente latitudinal de diversidad (Lomolino *et al.*, 2010).

Las principales hipótesis para explicar la distribución de la diversidad de especies pueden agruparse en: (i) los modelos nulos, que incluyen la hipótesis del dominio intermedio (mid-domain effect) y la teoría neutral de la biodiversidad y la biogeografía, (ii) las interacciones biológicas, como la competencia, la depredación, el mutualismo, y (iii) los factores abióticos/ambientales, como el clima, los eventos tectónicos y oceanográficos, los flujos glaciares, la estacionalidad, la energía solar y la aridez (Lomolino *et al.*, 2010). Varios de los factores que afectan la diversidad a escalas espaciales grandes (regional, continental o global) y en periodos que abarcan miles o millones de años, pueden considerárseles como

variables históricas (Benton, 2009). Como ejemplo de la evaluación de las variables históricas, Kissling *et al.* (2012) cuantificaron la importancia del efecto climático histórico sobre la diversidad y la distribución a escala global de la familia Arecaceae, encontrando que la riqueza de especies fue influenciada fuertemente por las variaciones climáticas en el Cuaternario en combinación con las condiciones ambientales actuales, mientras que los límites globales de distribución de dicha familia fueron explicados por la temperatura contemporánea, sin una influencia significativa de las variaciones climáticas históricas.

### **Enfoques para explicar la diversidad de especies**

Existen dos enfoques principales para explicar la diversidad de las especies: la teoría de nicho (o determinismo ambiental) y la teoría neutral (Legendre *et al.*, 2005; Vormisto *et al.*, 2004; Tuomisto *et al.*, 2003). Hutchinson desarrolló en 1957, con base en los planteamientos de Grinnell en 1917 y de Elton en 1927, el modelo conceptual multidimensional de nicho ecológico, con la finalidad de explicar el modo en que las condiciones ambientales limitan la distribución y la abundancia de las especies (Lomolino *et al.*, 2010). La definición de Hutchinson se asemeja más al enfoque de Grinnell, quien conceptuó el nicho ecológico como los requerimientos ambientales de las especies, que al enfoque de Elton, quien lo conceptuó como el impacto per cápita que las especies provocan en un tiempo determinado sobre el ambiente donde se desarrollan o de las interacciones entre ellas (Leibold, 1995).

Lo que se denomina ahora como "teoría de nicho" se basa en el enfoque que Hutchinson adoptó (enfoque de requerimiento ambiental, *sensu* Leibold, 1995), sobre la manera en que los organismos se relacionan con su ambiente, aunque simplificando o ignorando el efecto de estas interacciones sobre la aptitud de dichos organismos (Leibold y Geddes, 2005). Hutchinson planteó que, durante un periodo de tiempo, cada especie es limitada en su distribución geográfica por un determinado número de factores ambientales, lo que da lugar al espacio multidimensional de nicho, en el que cada eje representa una variable diferente. Por lo tanto, el nicho de una especie puede visualizarse como la combinación de diferentes variables que permiten que los individuos sobrevivan y se reproduzcan, y que las poblaciones mantengan su número. El nicho de cada especie es único porque difiere, al menos ligeramente (algunas veces mucho), en la combinación de los rangos de las variables ambientales que las especies requieren para que sus individuos sobrevivan y se reproduzcan, y sus poblaciones crezcan (Lomolino *et al.*, 2010).

Por otro lado, la teoría neutral de la biogeografía y la biodiversidad (Hubbel, 2001), enfatiza la existencia de patrones espaciales (autocorrelación) en la distribución de las especies como resultado de su capacidad limitada de dispersión (que en lo sucesivo se referirá como “dispersión limitada”), bajo los supuestos de que todas las especies son demográfica y ecológicamente equivalentes, y que la diversidad de especies en una comunidad es el resultado aleatorio del balance entre las inmigraciones y las extinciones, más los procesos de especiación. La teoría neutral está construida con base en los conceptos de la teoría de la biogeografía de islas de MacArthur y Wilson, y fue concebida como una generalización de la misma (Hubbel, 2001). La equivalencia ecológica en la teoría neutral significa que las probabilidades de nacimiento, muerte, dispersión, e incluso especiación, de los individuos, son idénticas, independientemente del ambiente (abiótico y biótico) donde se desarrollen (Hubbell, 2001).

La teoría de nicho y la teoría neutral no son enfoques necesariamente excluyentes para explicar los determinantes de la diversidad de especies. Por lo tanto, en ecología es importante evaluar si existen patrones espaciales significativos (dispersión limitada) o si son las variables ambientales (disponibilidad y heterogeneidad de los recursos) las que explican la diversidad, y cuál es el peso relativo de cada uno de estos grupos de factores (Legendre *et al.*, 2005). Varios trabajos han evaluado la contribución relativa de la dispersión limitada y el efecto ambiental, ya sea sobre la riqueza o sobre la composición de especies (e.g. López-Martínez *et al.*, 2013; Normand *et al.*, 2006; Vormisto *et al.*, 2004; Tuomisto *et al.*, 2003).

### **Estimación y niveles de la diversidad de especies**

La riqueza de especies es la medida comunitaria más utilizada por su facilidad para estimar la diversidad de especies, al mismo tiempo que cada vez se encuentra más evidencia de que es una medida relacionada con importantes atributos funcionales de las comunidades (Magurran, 2004; Morin, 1999). Prácticamente los 20 índices más usados para estimar la diversidad de especies, se correlacionan con la riqueza, al grado que es común usar el término riqueza como sinónimo de diversidad (Lomolino *et al.*, 2010; Magurran, 2004). Sin embargo, el uso de ambos términos como sinónimos podría generar confusión puesto que son dos fenómenos diferentes; ya que la riqueza sólo se refiere al número de especies observado o estimado en una comunidad, en tanto que la diversidad depende del número de especies y el número de individuos que tiene cada una (Tuomisto, 2010).

La ponderación dada por el número de individuos con el que cada especie contribuye al total de la muestra (conocida como abundancia relativa), da lugar a los diferentes índices de diversidad; estos índices son funciones matemáticas que combinan riqueza y abundancia (relativa) en un solo número (Colwell, 2009). Entre los índices de diversidad más usados en ecología destacan el de Simpson, Shannon y el alfa de Fisher (Colwell, 2009; Morin, 1999). El índice de Simpson ( $D$ ) y el índice de Shannon ( $H$ ), se calculan usando las siguientes expresiones:

$$D = \sum_{i=1}^S p_i^2 \qquad H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i)$$

donde  $p_i$  representa la abundancia relativa de la  $i$ -ésima especie, con  $i = 1, \dots, S$ , y  $\ln(p_i)$ , es el logaritmo natural de  $p_i$ . Para una interpretación más intuitiva de estos índices, las formas más usadas son  $1/D$ , en el caso del índice de Simpson, y  $e^H$ , para el índice de Shannon (Magurran, 2004).

Por otra parte, el índice alfa ( $\alpha$ ) de Fisher, se deriva de la serie logarítmica, propuesta como modelo general de la abundancia relativa de las especies, bajo el supuesto que en una comunidad muchas especies cuentan con muy pocos individuos y pocas especies son muy abundantes (Fisher *et al.*, 1943); la serie logarítmica, se representa como:

$$\alpha x, \frac{\alpha x^2}{2}, \frac{\alpha x^3}{3}, \dots, \frac{\alpha x^n}{n}$$

donde  $\alpha x$  indica el número de especies que tienen un solo individuo en la muestra,  $\alpha x^2/2$  representa el número de especies que tienen dos individuos en la muestra, y así sucesivamente;  $\alpha$  es el índice de diversidad y  $0 < x < 1$  (Fisher *et al.*, 1943). Para estimar a  $\alpha$  a partir de una base de datos, se requiere conocer  $S$  (el número de especies),  $N$  (el número total de individuos en la comunidad) y un método iterativo que utilice la siguiente expresión (Colwell, 2009; Magurran, 2004):

$$S = \alpha \ln \left( 1 + \frac{N}{\alpha} \right)$$

donde  $\ln(\cdot)$  representa la función logaritmo natural. El índice alfa de Fisher es robusto con respecto a los valores extremos de abundancia, prácticamente insensible a la variación del tamaño de la muestra, con buena capacidad de discriminación entre comunidades y no requiere que la distribución de las abundancias relativas se ajuste a la distribución de la serie

logarítmica (Colwell, 2009; Magurran, 2004). Los tres índices de diversidad descritos en esta sección pueden calcularse usando el paquete computacional EstimateS (Colwell, 2005).

Por otro lado, se reconocen diferentes niveles de la diversidad de especies, dependiendo de la escala espacial en que se evalúa (Lomolino *et al.*, 2010). En primer término, la diversidad alfa puede estimarse ya sea con la riqueza de especies o con alguno de los índices de diversidad, enfocada a una comunidad ecológica a escala local (Legendre *et al.*, 2005). En segundo lugar, la diversidad gama se obtiene al combinar la diversidad existente en un gran número de sitios dentro de la región de interés; el valor de la diversidad gama puede calcularse utilizando los mismos índices con los que se mide la diversidad alfa (Legendre *et al.*, 2005). Por último, la diversidad beta es la variación en la composición de especies entre sitios de un área de interés. Puede entenderse como el recambio de especies a lo largo de un gradiente o bien la variación en la composición de especies entre sitios, sin referencia a algún gradiente o dirección (Anderson *et al.*, 2010; Legendre *et al.*, 2005). La diversidad beta puede estimarse con índices generados a partir de datos de presencia-ausencia o de abundancia, o bien, utilizando los métodos de ordenación multivariados (Legendre *et al.*, 2005).

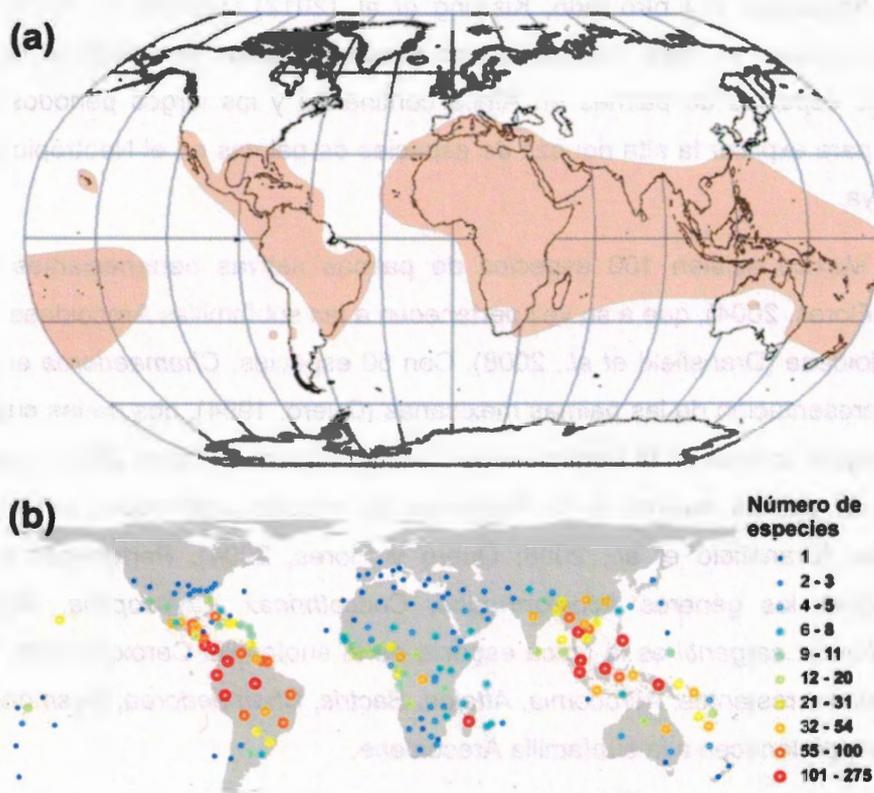
El presente trabajo se centra en la evaluación y comparación de la diversidad alfa (a través de la riqueza de especies y el índice alfa de Fisher) en las comunidades locales de palmas. Se utilizó el índice alfa de Fisher por sus características antes descritas y por el hecho de que se ha usado para describir los patrones de diversidad en otras comunidades de palmas neotropicales (Normand *et al.*, 2006; Valencia *et al.*, 2004; Vormisto *et al.*, 2004). Adicionalmente, a escala regional también se estudia la variación en la composición de especies usando datos de abundancia.

## **Generalidades de las palmas**

Las palmas (Arecaceae) constituyen una familia de las angiospermas con una arquitectura y características macro-morfológicas que las hacen un grupo fácilmente distinguible, por sus tallos leñosos generalmente no ramificados y las grandes hojas formando un penacho en el ápice. Pocos grupos de plantas pueden igualarse a las palmas en belleza y majestuosidad, al mismo tiempo que gozan de gran popularidad, al grado que Stephan Endlicher, un botánico alemán del Siglo XIX, las consideró como la realeza del reino vegetal (Galeano y Bernal, 2010). Las palmas están representadas por plantas pequeñas (50 cm de altura) a grandes (>40 m), armadas o inermes, policárpicas o monocárpicas, dioicas o

monoicas, unisexuales o hermafroditas; con tallos solitarios o cespitosos; hojas flabeladas (palmeadas o costapalmeadas) o pinnadas; inflorescencias infrafoliares, interfoliares o suprafoliares; flores trímeras, pequeñas y numerosas y frutos drupáceos con endocarpo frecuentemente duro. Aunque en la mayoría de las especies los tallos se elevan verticales o ligeramente inclinados, en otras el tallo crece postrado sobre el suelo o bien tienen tallos que no se sostienen por sí mismos sino que utilizan la vegetación circundante para crecer (especies lianoides); las especies lianoides o trepadoras están representadas en la Península de Yucatán por *Desmoncus orthacanthos*. Las palmas son elementos fundamentales de la fisonomía en un gran número de ecosistemas tropicales y subtropicales, desde el nivel del mar hasta los 3200 m de altitud, formando ya sea parte del sotobosque o del dosel superior (Galeano y Bernal, 2010; Dransfield *et al.*, 2008; Quero y Flores, 2004).

Los registros fósiles de esta familia son los más abundantes dentro de las monocotiledóneas y datan desde finales del Cretácico medio hasta inicios del Cretácico superior (93.5-89 MA) (Harley, 2006). Su distribución abarca los trópicos y subtropicos (Fig. 1a), pero su mayor riqueza de especies ocurre en los bosques tropicales lluviosos (Fig. 1b).



**Figura 1** (a) Distribución de las palmas, y (b) sus patrones de riqueza de especies a nivel mundial (Kissling *et al.*, 2012; Dransfield *et al.*, 2008).

A nivel mundial existen más de 2400 especies de palmas, agrupadas en 183 géneros y en cinco subfamilias: Calamoideae, Nypoideae, Ceroxyloideae, Coryphoideae y Arecoideae (Dransfield *et al.*, 2008; Govaerts y Dransfield, 2005). Sin embargo, la riqueza de especies se encuentra distribuida heterogéneamente en los diferentes continentes (Fig. 1b): en América crecen más de 730 especies (65 géneros), en África ca. 65 especies (16 géneros), en la región Asia-Pacífico ca. 1200 especies (57 géneros) y en Australia ca. 58 especies (22 géneros) (Dransfield *et al.*, 2008; Henderson, 2002).

La familia ha sido utilizada como modelo de estudio para entender la diversidad de especies en los bosques tropicales (Couvreur y Baker, 2013). Por ejemplo, Couvreur *et al.* (2011) encontraron que muy probablemente la diversificación de las palmas, al menos desde el Neógeno, ocurrió a tasas de acumulación constante (“efecto museo”); a partir de esos resultados los autores sugieren que los biomas muy parecidos a los bosques tropicales lluviosos han estado presentes desde el periodo del Cretácico medio en Laurasia. Al mismo tiempo, estos autores sugieren que el proceso de evolución de acumulación constante iniciado hace millones de años, puede explicar en parte la alta riqueza de especies en los bosques tropicales. Por otro lado, Kissling *et al.* (2012) sugieren un fuerte efecto de los factores históricos: es decir, las extinciones pre-Cuaternarias para explicar, en parte, la baja riqueza de especies de palmas en África continental y los largos periodos de estabilidad climática para explicar la alta riqueza de especies de palmas en el Neotrópico y en la región Indomalaya.

En México existen 100 especies de palmas nativas pertenecientes a 20 géneros (Quero y Flores, 2004), que a su vez pertenecen a las subfamilias Arecoideae, Coryphoideae o Ceroxyloideae (Dransfield *et al.*, 2008). Con 50 especies, *Chamaedorea* es el género con mayor representación de las palmas mexicanas (Quero, 1994), dos de las cuales, *C. seifrizii* y *C. oblongata*, crecen en la Península de Yucatán (Quero y Flores, 2004; Cuadro 1). Las 20 especies de palmas nativas de la Península de Yucatán pertenecen a 13 géneros y tres subfamilias (Dransfield *et al.*, 2008; Quero y Flores, 2004). Pertenecen a la subfamilia Coryphoideae los géneros *Acoelorrhapha*, *Coccothrinax*, *Cryosophila*, *Thrinax* y *Sabal*; *Pseudophoenix sargentii* es la única especie de la subfamilia Ceroxyloideae y las especies de los géneros restantes, *Acrocomia*, *Attalea*, *Bactris*, *Chamaedorea*, *Desmoncus*, *Gaussia* y *Roystonea*, pertenecen a la subfamilia Arecoideae.

**Cuadro 1.** Lista de especies de palmas nativas de la Península de Yucatán.

Nombre científico	Autor(es)	Referencia	Año
<i>Acoelorrhaphe wrightii</i>	(Griseb. y H. Wendl.) H. Wendl. ex Becc.	Webbia 2: 109	1907
<i>Acrocomia aculeata</i>	(Jacq.) Lodd. ex Mart.	Hist. Nat. Palm. 3(8): 286	1845
<i>Attalea butyracea</i>	(Mutis ex L. f.) Wess. Boer	Pittieria 17: 292	1988
<i>Attalea cohune</i>	Mart.	Voy. Amér. Mér. 7(3): 121	1844
<i>Bactris major</i>	Jacq.	Select. Stirp. Amer. Hist. (ed. 1780-1781) 135	1780
<i>Bactris mexicana</i>	Mart.	Voy. Amér. Mér. 7(3): 65-66	1844
<i>Chamaedorea oblongata</i>	Mart.	Hist. Nat. Palm. 3(7): 160	1838
<i>Chamaedorea seifrizii</i>	Burret	Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 14(123): 268-269.	1938
<i>Coccothrinax readii</i>	H.J. Quero R.	Principes 24: 118.	1980
<i>Cryosophila stauracantha</i>	(Heynh.) R. Evans	Syst. Bot. Monogr. 11(1):152	1986
<i>Desmoncus orthacanthos</i>	Mart.	Hist. Nat. Palm. 2(3): 87, t. 69, 98	1824
<i>Gaussia maya</i>	(O.F. Cook) H.J. Quero R. et R.W. Read	Syst. Bot. 11(1): 152-153, f. 9-12, 20-22.	1986
<i>Pseudophoenix sargentii</i>	H. Wendl. ex Sarg.	Bot. Gaz. 11(11): 314-315	1886
<i>Roystonea dunlapiana</i>	P.H. Allen	Ceiba 3(1): 15, f. 1-3.	1952
<i>Roystonea regia</i>	(Kunth) O.F. Cook	Science 12(300): 479	1900
<i>Sabal gretherae</i>	H.J. Quero R.	Principes 35(4): 219-223.	1991
<i>Sabal mexicana</i>	Mart.	Hist. Nat. Palm. 3: 246-247.	1839
<i>Sabal yapa</i>	C. Wright ex Becc.	Webbia 2: 64.	1907
<i>Sabal mauritiformis</i>	(H. Karst.) Griseb. y H. Wendl.	Fl. Brit. W. I. 514.	1864
<i>Thrinax radiata</i>	Lodd. ex Schult. y Schult. f.	Linn. Syst. Veg. 7(2): 1301.	1830

**Referencias:** Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Nov 2009 <http://www.tropicos.org>; Quero y Flores (2004); Govaerts y Dransfield (2005).

En la Península de Yucatán algunas especies de palmas tienen distribución restringida: *Sabal gretherae*, crece en un área muy reducida en la parte norte de Quintana Roo, en un sector de potreros (Quero y Flores, 2004), mientras que tanto *Gaussia maya* como *Chamaedorea oblongata* crecen sólo en el extremo sureste de la Península (Quero y Flores, 2004). Asimismo, *Pseudophoenix sargentii* tiene una distribución restringida, formando poblaciones, generalmente pequeñas, en un patrón discontinuo a lo largo de, y en

localidades cercanas a, la zona costera de Yucatán y Quintana Roo (Quero y Flores, 2004; Durán, 1995). Por el contrario, *Acrocomia aculeata* y *Sabal yapa*, son especies con amplia distribución peninsular y aparentemente a ambas especies les favorecen las condiciones de perturbación (Quero y Flores, 2004; Orellana, 1992). Coexisten en la selva mediana subcaducifolia y subperennifolia, *Thrinax radiata*, *Sabal yapa* y *Chamaedorea seifrizii* mientras que *T. radiata*, *P. sargentii*, *Coccothrinax readii* y *S. yapa* pueden coexistir en la duna costera (Quero y Flores, 2004; Durán y Franco, 1992). Respecto al endemismo de las especies peninsulares, *G. maya* es endémica de la Provincia Biótica Península de Yucatán, mientras que *C. readii* y *S. gretherae* son especies endémicas de la porción mexicana de la Península (Quero y Flores, 2004).

En cuanto a su estado de conservación, nueve de las palmas nativas de la Península de Yucatán están enlistadas en alguna de las categorías de riesgo de la Norma Oficial Mexicana (DOF, 2010): *Coccothrinax readii*, *Cryosophila stauracantha*, *Gaussia maya*, *Pseudophoenix sargentii* y *Thrinax radiata* como especies amenazadas mientras que *Bactris major*, *Roystonea dunlapiana*, *R. regia* y *Sabal gretherae* como especies que requieren protección especial.

Por otro lado, desde el punto de vista económico, las palmas peninsulares son importantes por el uso generalizado que se hace de ellas, pues todas tienen algún tipo de uso, destacándose aquéllas para material de construcción y para uso ornamental (de la Torre *et al.*, 2009). El uso de las especies del género *Sabal* tiene una tradición milenaria en la Península de Yucatán, lo que ha propiciado su manejo y cultivo (Martínez-Ballesté *et al.*, 2008; Pulido *et al.*, 2007) e influenciado su distribución.

### **Determinantes de la diversidad de palmas y el efecto de la escala espacial**

El objeto de estudio de la ecología de comunidades es el ensamblaje de especies de plantas y animales con relación a los factores con los que interactúan, mismos que pueden caracterizarse mejor en las escalas espaciales y temporales en que ocurren (Willis y Whittaker, 2002). Se ha propuesto que el clima, el hábitat, la dispersión limitada y las interacciones bióticas tienen un efecto importante sobre la diversidad y la abundancia de las especies, cuyo peso varía dependiendo de la escala de análisis (McGill, 2010). Típicamente los fenómenos ocurren en diferentes escalas espaciales, temporales y en los distintos niveles de organización biológica. Generalmente, los determinantes de los patrones de diversidad observados operan en escalas diferentes; en algunos casos, un patrón puede

entenderse como el resultado de los comportamientos colectivos de grandes conjuntos de unidades de menor escala pero en otros casos el patrón puede explicarse a partir de ciertos factores que actúan en una escala mayor. Por lo tanto, para profundizar en el entendimiento de los factores que determinan la diversidad de las especies, se requieren evaluaciones multi- y trans-escalares (Lomolino *et al.* 2010).

Los elementos de la escala espacial son la extensión y el grano. La extensión es toda el área geográfica que cubren las unidades muestrales y el grano es la resolución más fina dentro un conjunto de datos, esto es, el tamaño de la unidad muestral (Rahbek, 2005). La terminología de la escala espacial no es única; en este trabajo se sigue la propuesta de Eiserhardt *et al.* (2011), con base en la extensión: escala espacial local (<1 km), de paisaje (1–200 km), regional (200–2000 km) o continental y global (>2000 km).

Gran parte de las investigaciones sobre los factores que determinan los patrones de distribución y abundancia de especies, composición comunitaria y riqueza de especies en las comunidades de palmas han sido realizadas en el Neotrópico (e.g., Svenning *et al.*, 2009, 2008; Pintaud *et al.*, 2008; Bjorholm *et al.*, 2006, 2005; Boll *et al.*, 2005; Svenning, 2001, 1999), aunque también existen estudios en el Paleotrópico. En un trabajo realizado en África, se encontró que el clima, particularmente la disponibilidad de agua, fue el determinante más relevante para explicar la distribución de 25 (de un total de 29) especies a escala continental; las otras cuatro especies fueron influenciadas por la temperatura (Blach-Overgaard *et al.*, 2010). Asimismo, en un estudio de las 145 especies de palmas conocidas de Nueva Guinea, Bachman *et al.* (2004) encontraron que los patrones de riqueza en un gradiente elevacional están determinados por el área y el efecto del dominio-central (mid-domain effect). A continuación se describen brevemente los principales determinantes de la riqueza, abundancia y composición de especies de palmas, en diferentes escalas espaciales.

**Riqueza de especies.** A escala continental, se ha encontrado que la riqueza de especies de palmas, está fuertemente determinada por la disponibilidad de agua (la precipitación anual y la estacionalidad de la precipitación), la fertilidad del suelo (Bjorholm *et al.*, 2005) así como la topografía y la productividad del sitio (Kreft *et al.*, 2006). Por otro lado, se ha sugerido que los patrones de riqueza de palmas son consecuencia de la historia de los linajes, a nivel de subfamilia (Dransfield *et al.*, 2008). En el Neotrópico, las especies palmeadas de la subfamilia Coryphoideae se asocian con climas estacionales y con menor humedad, lo que refleja su ruta de invasión boreotropical; mientras que la distribución de las especies de la subfamilia Arecoideae, que ha estado presente en Centro y Sudamérica al menos desde el

Terciario temprano, se asocia mejor con las regiones más húmedas del continente, lo que refleja un mayor tiempo de adaptación a las condiciones ambientales de esas regiones (Balslev *et al.*, 2011; Bjorholm *et al.*, 2006). También se ha documentado el papel de la riqueza de especies de palmas de la metacomunidad en la riqueza local (Kristiansen *et al.*, 2011). A escala local, los factores ambientales importantes como determinantes de la riqueza de especies son la fertilidad, la textura y el drenaje del suelo, la altura y apertura del dosel y la exposición al viento (Eiserhardt *et al.*, 2011; Svenning *et al.*, 2009; Svenning, 2001).

**Composición comunitaria.** A escala continental, la composición de especies depende más de la autocorrelación espacial de los sitios (una medida indirecta de la dispersión limitada) que de los factores ambientales (Bjorholm *et al.*, 2008). A escala regional, de paisaje y local, se ha encontrado, en la cuenca occidental del Amazonas, que las características físicas del suelo, la hidrología, la topografía, la apertura del dosel así como la autocorrelación espacial son factores relevantes (Svenning *et al.*, 2009; Normand *et al.*, 2006; Vormisto *et al.*, 2004). Se ha encontrado que el efecto de la capacidad de dispersión de las especies a grandes escalas, es una explicación suplementaria de la diversidad de las comunidades ecológicas a escala local, pero no excluye la hipótesis del determinismo ecológico local (Vormisto *et al.*, 2004). Por otro lado, a escala local la interacción de depredadores y dispersores de semillas puede influenciar la composición florística en algunas comunidades (Fragoso, 1997).

**Abundancia.** Los patrones de abundancia a escala de paisaje de algunas especies de palmas del estrato superior en Centroamérica, han sido correlacionados con la temperatura media anual, la estacionalidad de la temperatura, la temperatura mínima mensual, la estacionalidad de la precipitación y la precipitación mínima mensual (Sesnie *et al.*, 2009). En la Península de Yucatán se ha sugerido como posibles determinantes de la abundancia a escala local de algunas especies, la cobertura del dosel (reflejando la disponibilidad de luz) en el caso de *Chamaedorea seifrizii* (López-Toledo *et al.*, 2011; Orellana, 1992) y la textura, humedad y concentración de potasio en el suelo en la distribución y abundancia de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii* (Escamilla-Bencomo *et al.*, 2005; Olmsted y Alvarez-Buylla, 1995; Ayora y Orellana, 1993). Se ha planteado que la presencia de animales dispersores, herbívoros o depredadores de semillas puede alterar la densidad de individuos en la comunidades (Henderson, 2002; Svenning, 2001). La influencia de algunos roedores sobre la abundancia de *Astrocaryum mexicanum* en fragmentos de bosque en Los Tuxtlas (Veracruz, México; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2007) o el efecto de la fauna en la depredación

de semillas de *Pseudophoenix sargentii* en la Península de Yucatán, son ejemplos de la influencia del comportamiento animal sobre la abundancia (Durán y Franco, 1992).

En el Cuadro 2 se sintetiza la información relacionada con la riqueza, la abundancia y la composición de palmas; el símbolo "X" representa que se ha encontrado evidencia del efecto de la variable explicativa sobre la variable respuesta, en la escala espacial que se indica. Dentro de los factores climáticos, la disponibilidad de agua incluye variables como la precipitación media anual, la estacionalidad de la precipitación o la evapotranspiración; la temperatura incluye la temperatura media anual, la estacionalidad de la temperatura y sus valores extremos. Se consideran tres elementos de los factores edafotopográficos: la textura y la fertilidad del suelo así como la microtopografía, todos relacionados entre sí. La estructura de la vegetación incluye la altura y apertura del dosel o diferentes estadios sucesionales del bosque. Las interacciones bióticas incluyen las relaciones planta-planta o planta-animales (como la herbivoría, la depredación y la dispersión de semillas). Por último, la dispersión a gran escala hace referencia a las mediciones hechas indirectamente a través de la estructura espacial de las comunidades.

**Cuadro 2.** Determinantes de la riqueza, abundancia y composición de palmas a través de diferentes escalas espaciales.

Factor Determinante (variable explicativa) Variable comunitaria (de respuesta)	Climáticos		Edafo-topográficos			Bióticos		Dispersión a gran escala
	Disponibilidad de agua	Temperatura	Fertilidad del suelo	Textura del suelo	(Micro)-Topografía	Estructura de la vegetación	Interacciones bióticas	
<b>Riqueza de especies</b>								
Local					X	X		
Paisaje			X	X	X			
Regional	X		X					
Continental/global	X	X	X					X
<b>Abundancia</b>								
Local	X		X	X	X	X	X	
Paisaje	X		X	X	X		X	
Regional			X					
Continental/global								
<b>Composición comunitaria</b>								
Local			X		X	X	X	
Paisaje			X	X	X		X	
Regional	X		X	X				X
Continental/global	X	X						X

## OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo es contribuir al entendimiento de la importancia relativa que tienen distintos factores sobre los patrones de diversidad en las comunidades de palmas en la Península de Yucatán.

Los objetivos particulares son:

- Sintetizar la información morfológica, biogeográfica y taxonómica relevante de las 20 palmas nativas de la Península de Yucatán.
- Caracterizar y comparar los patrones de riqueza, composición, abundancia y diversidad de palmas a lo largo de un gradiente ambiental en el este de la PY.
- Comparar los patrones de diversidad encontrados en la PY con los de otras comunidades de palmas en el Neotrópico y explorar el grado de asociación entre la riqueza, abundancia y diversidad de palmas, con las variables ambientales analizadas.
- Evaluar cuál es el peso relativo del ambiente y la estructura espacial sobre cuatro variables-respuesta (composición comunitaria, riqueza de especies, diversidad alfa de Fisher y abundancia) en las comunidades de palmas de la PY.
- Dentro de las variables ambientales, determinar cuál es el peso de las variables climáticas, edafo-topográficas y de estructura forestal sobre las variables-respuesta, y qué variables individuales son más relevantes.
- Evaluar la correspondencia entre los determinantes de los patrones de diversidad a escala regional (entre sitios bioclimáticos) con aquellos factores que los determinan a escala local (dentro de sitios, 25–35 km de extensión).

## JUSTIFICACIÓN

La Península de Yucatán (PY) cuenta con una ubicación geográfica y condiciones ambientales diferentes al resto del país. Su edad geológica relativamente reciente ( $\leq 65$  MA), su suelo calizo poco profundo, y una altitud promedio de 10 msnm con algunas colinas que no rebasan los 250 msnm, son características únicas (Vázquez-Domínguez y Arita, 2010; Lugo-Hubp *et al.*, 1992). Además, su posición geográfica favorece la convergencia de taxones de Norte- y Centro-América, así como de la región caribeña (Estrada-Loera, 1991). Esto explica, por ejemplo, el que no obstante el porcentaje bajo de especies de palmas en la PY (20%), se encuentren representados el 65% de los géneros mexicanos (13/20) y las tres subfamilias que existen en México. Además, su topografía y composición geológica

relativamente homogénea (Ibarra-Manríquez *et al.*, 2002; Lugo-Hubp *et al.*, 1992) y su ubicación cerca del límite septentrional de distribución de las palmas neotropicales (Bjorholm *et al.* 2005), hacen de la PY un escenario ideal para evaluar el efecto de variables edafoclimáticas sobre los patrones de diversidad de especies, utilizando a las palmas como modelo de estudio (Couvreur y Baker, 2013).

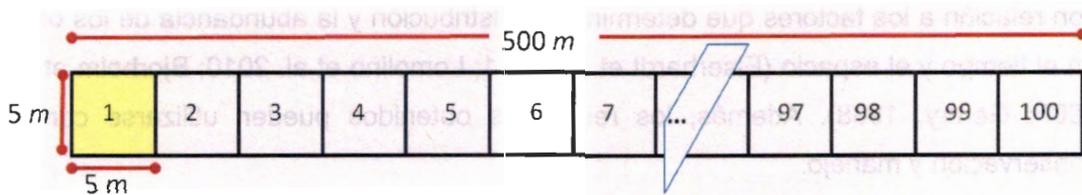
Las palmas en la PY son importantes ecológica y económicamente (de la Torre *et al.*, 2009; Martínez-Ballesté *et al.*, 2008; McKillop, 2006; Sánchez e Islebe, 2002; Miranda, 1958). Ambas situaciones, hacen que los estudios para incrementar el conocimiento de la diversidad de especies y sus determinantes, sean relevantes. Adicionalmente, el 50% de las palmas peninsulares están registradas en alguna categoría de riesgo ecológico (DOF, 2010).

Por todo lo anterior, estudiar la diversidad de palmas en la Península de Yucatán tiene un valor especial para indagar una de las preguntas clásicas en la ecología y la biogeografía con relación a los factores que determinan la distribución y la abundancia de los organismos en el tiempo y el espacio (Eiserhardt *et al.*, 2011; Lomolino *et al.* 2010; Bjorholm *et al.*, 2006, 2005; Gentry, 1988). Además, los resultados obtenidos pueden utilizarse con fines de conservación y manejo.

## PREGUNTAS Y ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN

En esta investigación se establecieron 45 transectos lineales de 5×500 m (Fig. 2) ubicados en tres sitios bioclimáticos a lo largo de un gradiente ambiental en la parte este de la Península de Yucatán (Quintana Roo, México). Se contabilizaron e identificaron todos los individuos –plántulas, juveniles, subadultos y adultos– de palmas y se registró un conjunto de variables ambientales edafo-topográficas (profundidad del suelo, grosor de la capa de hojarasca, porcentaje de rocosidad) y de estructura de la vegetación (altura del dosel, diámetro a la altura del pecho (dap) del árbol más alto y cobertura del dosel). Las variables-respuesta fueron la riqueza de especies, la composición (listado de las especies presentes) y la abundancia total (número de individuos de todas las especies) de palmas. Asimismo, se registraron las coordenadas geográficas de cada transecto (para generar las variables espaciales). Adicionalmente, con base en los datos de riqueza y abundancia se calculó el índice alfa de Fisher usando el paquete EstimateS (Colwell, 2005). Las preguntas de investigación así como una síntesis de la estrategia de investigación seguida en este trabajo se presenta en la Fig. 3.

Este documento está estructurado en cuatro capítulos (Fig. 3). El presente Capítulo 1, de antecedentes, presenta una revisión de conceptos ecológicos utilizados a lo largo del trabajo y una descripción general de las palmas así como de los principales determinantes de su diversidad. En el capítulo 2, se comparó la diversidad de palmas entre los tres sitios bioclimáticos analizados; los resultados obtenidos de riqueza, abundancia y diversidad alfa de Fisher en la Península de Yucatán se compararon con otras comunidades de palmas del Neotrópico. En el Capítulo 3, se evaluó el peso relativo de los factores ambientales (edafo-topográficos, climáticos y de estructura forestal) y espaciales sobre la riqueza, composición, abundancia y diversidad de palmas en dos escalas espaciales: de paisaje (25–35 km) y regional (ca. 400 km). Finalmente en el Capítulo 4, se presenta la discusión y las conclusiones generales así como las perspectivas.



**Figura 2.** Transectos de 5×500 m, divididos en subunidades de 5×5 m.

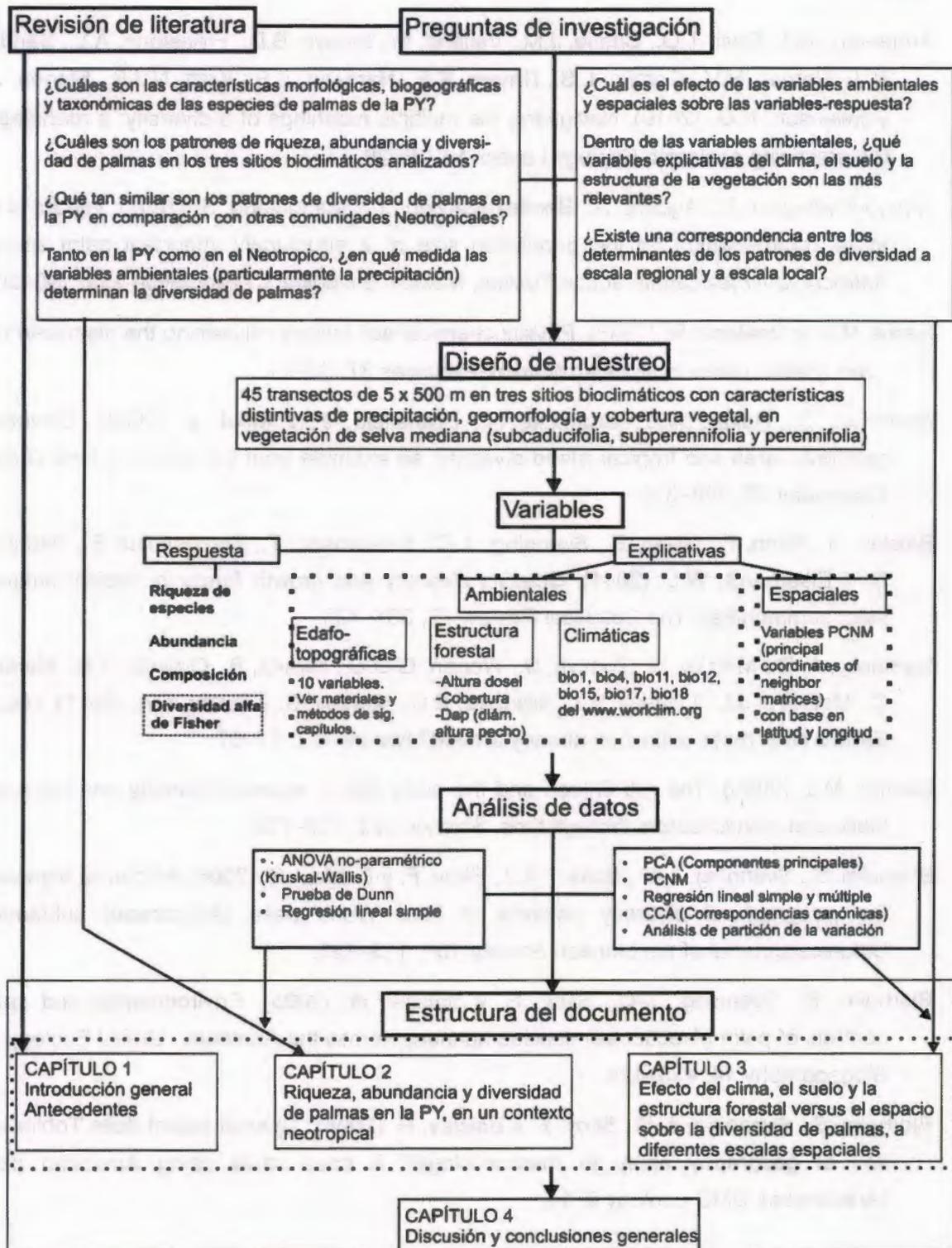


Figura 3. Estrategia de investigación y estructura del documento.

## REFERENCIAS

- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C. y Swenson, N.G. (2010). Navigating the multiple meanings of  $\beta$ -diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14, 19–28.
- Arroyo-Rodríguez, V., Aguirre, A., Benitez-Malvido, J. y Mandujano, S. (2007). Impact of rain forest fragmentation on the population size of a structurally important palm species: *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 138, 198–206.
- Ayora, N.N. y Orellana, R. (1993). Physicochemical soil factors influencing the distribution of two coastal palms in Yucatan Mexico. *Principes* 37, 82–91.
- Bachman, S., Baker, W.J., Brummitt, N., Dransfield, J. y Moat, J. (2004). Elevational gradients, area and tropical island diversity: an example from the palms of New Guinea. *Ecography* 27, 299–310.
- Balslev, H., Kahn, F., Millan, B., Svenning, J.-C., Kristiansen, T., Borchsenius, F., Pedersen, D. y Eiserhardt, W.L. (2011). Species diversity and growth forms in tropical american palm communities. *The Botanical Review* 77, 381–425.
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B. y Ferrer, E.A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51–57.
- Benton, M.J. (2009). The red Queen and the court Jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *Science* 323, 728–732.
- Bjorholm, S., Svenning, J.-C., Baker, W.J., Skov, F. y Balslev, H. (2006). Historical legacies in the geographical diversity patterns of New World palm (Arecaceae) subfamilies. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151, 113–125.
- Bjorholm, S., Svenning, J.-C., Skov, F. y Balslev, H. (2005). Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecology and Biogeography* 14, 423–429.
- Bjorholm, S., Svenning, J.-C., Skov, F. y Balslev, H. (2008). To what extent does Tobler's 1st law of geography apply to macroecology? A case study using American palms (Arecaceae). *BMC Ecology* 8, 11.

- Blach-Overgaard, A., Svenning, J.-C., Dransfield, J., Greve, M. y Balslev, H. (2010). Determinants of palm species distributions across Africa: the relative roles of climate, non-climatic environmental factors, and spatial constraints. *Ecography* 33, 380–391.
- Boll, T., Svenning, J.-C., Vormisto, J., Normand, S., Grández, C. y Balslev, H. (2005). Spatial distribution and environmental preferences of the piassaba palm *Aphandra natalia* (Arecaceae) along the Pastaza and Urituyacu rivers in Peru. *Forest Ecology and Management* 213, 175–183.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S. y Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67.
- Colwell, R.K. (2005). Estimate S: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5.2, User's Guide and application. Univ. Connecticut, USA. Disponible en: <http://purl.oclc.org/estimates>. [Acceso 06/12/2011]
- Colwell, R. K. (2009). Biodiversity: Concepts, patterns and measurement. In: *The Princeton Guide to Ecology*, Levin, S. A. (ed). Princeton University Press, Princeton & Oxford, pp. 257–263.
- Couvreur, T.L.P. y Baker, W.J. (2013). Tropical rain forest evolution: palms as a model group. *BMC Biology* 11, 48.
- Couvreur, T.L.P., Forest, F. y Baker, W.J. (2011). Origin and global diversification patterns of tropical rain forests: inferences from a complete genus-level phylogeny of palms. *BMC Biology* 9, 44.
- de la Torre, L., Calvo-Irabien, L.M., Salazar, C., Balslev, H. y Borchsenius, F. (2009). Contrasting palm species and use diversity in the Yucatan Peninsula and the Ecuadorian Amazon. *Biodiversity Conservation* 18, 2837–2853.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059. SEMARNAT. México, D.F. 78 p.
- Dransfield, J., Uhl N.W., Asmussen, C.B., Baker, W.J., Harley, M.M. y Lewis, C.E. (2008). *Genera Palmarum: The Evolution and Classification of Palms*. Kew Publishing, Royal Botanic Gardens, Kew. 732 p.
- Durán, R. (1995). *Pseudophoenix sargentii*: an endangered palm species. *Principes* 39, 219–224.

- Durán, R. y Franco, M. (1992). Estudio demográfico de *Pseudophoenix sargentii*. Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines 21, 609–621.
- Eiserhardt, W.L., Svenning, J.-C., Kissling, W.D. y Balslev, H. (2011). Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Annals of Botany* 108, 1391–1416.
- Eiserhardt, W.L., Svenning, J.-C., Baker, W.J., Couvreur, T.L.P. y Balslev, H. (2013). Dispersal and niche evolution jointly shape the geographic turnover of phylogenetic clades across continents. *Scientific Reports* 3, 1–8.
- Escamilla-Bencomo, J.A., Quintal-Tun, F., Medina-Lara, F., Guzmán, A., Pérez, E. y Calvo-Irabién, L.M. (2005). Relaciones suelo-planta en ecosistemas naturales de la Península de Yucatán: comunidades dominadas por palmas. En: *Caracterización y Manejo de los Suelos de la Península de Yucatán: Implicaciones Agropecuarias, Forestales y Ambientales*, Bautista, F. y G. Palacio (eds). Universidad Autónoma de Campeche-Universidad Autónoma de Yucatán, México. pp. 159–172.
- Estrada-Loera, E. (1991). Phytogeographic relationships of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography* 18, 687–697.
- Field, R., Hawkins, B.A., Cornell, H.V., Currie, D.J., Diniz-Filho, J.A.F., Guegan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M. y Turner, J.R.G. (2009). Spatial species-richness gradients across scales: a metaanalysis. *Journal of Biogeography* 36, 132–147.
- Fisher, R.A., Corbet, A.S. y Williams, C.B. (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* 12, 42–58.
- Fragoso, J.M.V. (1997). Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology* 85, 519–529.
- Galeano, G. y Bernal, R. (2010). *Palmas de Colombia: Guía de Campo*. Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá. 688 p.
- Gaston, K.J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature* 405, 220–226.
- Gentry, A.H. (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75, 1–34.
- Govaerts, R. y Dransfield, J. (2005). *World Checklist of Palms*. Richmond, Royal Botanic Gardens, Kew. 223 p.

- 
- Harley, M.M. (2006). A summary of fossil records for Arecaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151, 39–67.
- Henderson, A. (2002). *Evolution and Ecology of Palms*. The New York Botanical Garden, New York. 257 p.
- Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA. 375 p.
- Ibarra-Manríquez, G., Villaseñor, J.L., Durán, R. y Meave, J. (2002). Biogeographical analysis of the tree flora of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography* 29, 17–29.
- Kissling, W.D., Baker, W.J., Balslev, H., Barfod, A.S., Borchsenius, F., Dransfield, J., Govaerts, R. y Svenning, J.-C. (2012). Quaternary and pre-Quaternary historical legacies in the global distribution of a major tropical plant lineage. *Global Ecology and Biogeography* 21, 909–921.
- Kreft, H., Sommer, J.H. y Barthlott, W. (2006). The significance of geographic range size for spatial diversity patterns in Neotropical palms. *Ecography* 29, 21–30.
- Kreft, H. y Jetz, W. (2007). Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 5925–5930.
- Kristiansen, T., Svenning, J.C., Pedersen, D., Eiserhardt, W., Grández, C. y Balslev, H. (2011). Local and regional palm (Arecaceae) species richness patterns and their cross-scale determinants in the western Amazon. *Journal of Ecology* 99, 1001–1015.
- Leibold, M.A. (1995). The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76, 1371–1382.
- Leibold, M.A. y Geddes, P. (2005). El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecología Austral* 15, 117–129.
- Legendre, P., Borcard, D. y Peres-Neto, P.R. (2005). Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75, 435–450.
- Lomolino, M.V., Riddle, B.R., Whittaker, R.J. y Brown, J.H. (2010). *Biogeography*, 4<sup>th</sup> edition. Sinauer Associates, Massachusetts, USA. 878 p.
- López-Martínez, J.O, Hernández-Stefanoni, J.L., Dupuy, J.M. y Meave, J.A. (2013). Partitioning the variation of woody plant  $\beta$ -diversity in a landscape of secondary tropical dry forests across spatial scales. *Journal of Vegetation Science* 24, 33–45.

- López-Toledo, L., Horn, C., López-Cen, A., Collí-Díaz, R. y Padilla, A. (2011). Potential management of *Chamaedorea seifrizii* (Palmae), a non-timber forest product from the tropical forest of Calakmul, Southeast México. *Economic Botany* 65, 371–380.
- Lugo-Hubp, J., Aceves-Quesada, J. F. y Espinasa-Pereña, R. (1992). Rasgos geomorfológicos mayores de la península de Yucatán. *Revista del Instituto de Geología. UNAM* 10, 143–150.
- Magurran, A.E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, UK. 256 p.
- Martínez-Ballesté, A., Martorell, C. y Caballero, J. (2008). The effect of Maya traditional harvesting on the leaf production, and demographic parameters of Sabal palm in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Forest Ecology and Management* 256, 1320–1324.
- May, R. M. (1988). How many species are there on Earth? *Science* 241, 1441–1449.
- MBG [Missouri Botanical Garden] (2009). Tropicos.org. Disponible en: <http://www.tropicos.org>. [Acceso 26/11/2011].
- McGill, B.J. (2010). Matters of scales. *Science* 328, 575–576.
- McKillop, H. (2006). Prehistoric maya use of native palms: archaeobotanical and ethnobotanical evidence. En: *The Managed Mosaic: Ancient Maya Agriculture and Resource Use*, Fedick, S. L. (ed). University of Utah, USA, pp. 278–271.
- Miranda, F. (1958). Estudios acerca de la vegetación [de la Península de Yucatán]. En: *Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento*, Tomo II (E. Beltrán, ed.). Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, A.C. México, D. F. pp. 215–271.
- Mittelbach, G.G., Schemske D.W., Cornell H.V. *et al.* (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10, 315–331.
- Morin, P.J. (1999). *Community Ecology*. Blackwell Science, USA.
- Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67.
- Normand, S., Vormisto, J., Svenning, J.-C., Grández, C. y Balslev, H. (2006). Geographical and environmental controls of palm beta diversity in paleo-riverine terrace forest in Amazonian Peru. *Plant Ecology* 186, 161–176.
- Olmsted, I. y Alvarez-Buylla, E.R. (1995). Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* 5, 484–500.
- Orellana, R. (1992). Síndromes morfológicos y funcionales de las palmas de la Península de Yucatán. *Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines* 21, 651–667.

- Pennisi, E. (2005). What determines species diversity? *Science* 309, 90.
- Pintaud, J.-C., Galeano, G., Balslev, H., Bernal, R., Borchsenius, F., Ferreira, E., de Granville, J.-J., Mejía, K., Millán, B., Morales, M., Noblick, L., Stauffer, F.W. y Kahn, F. (2008). Las palmeras de América del Sur: diversidad, distribución e historia evolutiva. *Revista Peruana de Biología* 15, 7–29.
- Pulido, M.T., Valverde, T. y Caballero, J. (2007). Variation in the population dynamics of the palm *Sabal yapa* in a landscape shaped by shifting cultivation in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 23, 139–149.
- Quero, H. (1994). *Palmae. Flora de Veracruz* 81. Instituto de Ecología A. C. Veracruz, Méx.
- Quero, H. y Flores, J.S. (2004). *Arecaceae: Taxonomía, Florística y Etnobotánica. Etnoflora Yucatanense* 23. México: Universidad Autónoma de Yucatán. 119 p.
- Rahbek, C. (2005). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8, 224–239.
- Sánchez, S.O. e Islebe, G.A. (2002). Tropical forest communities in southeastern Mexico. *Plant Ecology* 158, 183–200.
- Sesnie, S.E., Finegan, B., Gessler, P.E. y Ramos, Z. (2009). Landscape-scale environmental and floristic variation in Costa Rican old-growth rain forest remnants. *Biotropica* 41: 16–26.
- Shmida, A. y Wilson, M.V. (1985). Biological Determinants of Species Diversity. *Journal of Biogeography* 12, 1–20.
- Svenning, J.-C. (1999). Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology* 87, 55–65.
- Svenning, J.-C. (2001). On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *The Botanical Review* 67, 1–41.
- Svenning, J.-C., Borchsenius, F., Bjorholm, S. y Balslev, H. (2008). Hightropical net diversification drives the New World latitudinal gradient in palm (Arecaceae) species richness. *Journal of Biogeography* 35, 394–406.
- Svenning, J.-C., Harlev, D., Sørensen, M.M. y Balslev, H. (2009). Topographic and spatial controls of palm species distributions in a montane rain forest, southern Ecuador. *Biodiversity Conservation* 18, 219–228.

- Tuomisto, H. (2010). A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia* 164, 853–860.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. y Yli-Halla, M. (2003). Dispersal, environment, and floristic variation of western amazonian forests. *Science* 299, 241–243.
- Valencia, R., Foster, R. B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J.-C., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magaard, E. y Balslev, H. (2004). Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92, 214–229.
- Vázquez-Domínguez, E. y Arita, H. T. (2010). The Yucatan peninsula: biogeographical history 65 million years in the making. *Ecography* 33, 212–219.
- Vormisto, J., Svenning, J.-C., Hall, P. y Balslev, H. (2004). Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in *terra firme* forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology* 92, 577–588.
- Willis, K.J. y Whittaker, R.J. (2002). Species diversity – scale matters. *Science* 295, 1245–1248.

## **<sup>1</sup>PALM SPECIES RICHNESS, ABUNDANCE AND DIVERSITY IN THE YUCATAN PENINSULA, IN A NEOTROPICAL CONTEXT**

### **ABSTRACT**

Species richness, abundance and diversity patterns in palm communities in the Yucatan Peninsula were compared at three sites with different forest type (semi-deciduous, semi-evergreen, and evergreen), as well as different precipitation, geomorphology and soil depth. All individual palms, including seedlings, juveniles and adults, were identified and counted in forty-five (0.25 ha) transects. A total of 46 000 individual palms belonging to 11 species from nine genera and two subfamilies were recorded. Palm richness, diversity and abundance were highest in the evergreen forest. Species from the subfamily Coryphoideae dominated the semi-deciduous and semi-evergreen forests while species from the subfamily Arecoideae dominated the evergreen forest. Seven species were found only in the evergreen forest. *Chamaedorea seifrizii* and *Sabal yapa* were found in all three forest types, while *Thrinax radiata* was found in the semi-deciduous and semi-evergreen forests and *Coccothrinax readii* only in the semi-evergreen forest. Compared to other neotropical palm communities, the richness and diversity in the Yucatan Peninsula are lower than in the western Amazon basin. Although palm richness and diversity on the Yucatan Peninsula were positively associated with precipitation, other variables, in particular soil depth and fertility as well as habitat heterogeneity (microtopography and canopy cover), need to be considered to better understand the observed patterns.

**Key words:** Arecaceae, Palmae, palm species composition, Fisher's  $\alpha$ , edaphic and climatic factors.

---

<sup>1</sup> Alvarado-Segura, A. A., Calvo-Irabién, L. M., Duno de Stefano, R. and Balslev. 2012. Palm species richness, abundance and diversity in the Yucatan Peninsula, in a neotropical context. *Nordic Journal of Botany* 30: 613–622

## INTRODUCTION

Spatial heterogeneity in the distribution and abundance of living organisms, and the ecological and historical factors that affect them are central topics in biology and biogeography (Gaston 2000, Lomolino et al. 2010). Understanding what determines species diversity and its geographical distribution is relevant for the establishment of conservation and management strategies that mitigate deforestation and loss of biodiversity (Houghton 2005, Pennisi 2005).

In a recent review, Eiserhardt et al. (2011) found that climate, soil chemistry, hidrology, topography, forest structure, species interaction and dispersal limitation have a relative and differentiated weight on palm species distribution, community composition and species richness, through spatial scales. These authors pointed out that not all factors have been assessed at all scales and new studies are needed to improve our understanding of what determines palm distribution, community composition and richness across spatial scales but also among regions and ecosystems.

Palms constitute an interesting model for the study of species diversity patterns because they have broad distributions and high abundance in tropical and subtropical zones (Henderson 2002, Dransfield et al. 2008), they have diverse life forms (Balslev et al. 2011), and they determine the function of many tropical ecosystems (Kahn and de Granville 1992, Henderson 2002). Previous research on palms in the Yucatan Peninsula (YP) covered aspects of ethnobotany, conservation and management, population dynamics and structure, ecophysiology and taxonomy (e.g. Orellana 1992, Quero and Flores 2004, Calvo-Irabién et al. 2009, de la Torre et al. 2009, López-Toledo et al. 2011). However, no research has explicitly evaluated the factors that drive palm community richness, composition, abundance, and diversity patterns. The YP provides an ideal setting for testing hypotheses related to the effects that climate and soil can have on biodiversity distribution because it is a biotic province (Ibarra-Manríquez et al. 2002) with relatively homogeneous topography and geology (Lugo-Hubp et al. 1992). The fact that palm communities in the YP are located close to the northern limit of the distribution of Arecaceae in the neotropics (Bjorholm et al. 2005, Dransfield et al. 2008), facilitates comparisons with palm communities in Central and South America, with the purpose of better understanding variation in local and regional patterns and the factors that produce such variation. In the YP, palm communities are less species rich and have lower diversity index values than in Central and South America, but the communities maintain relatively large numbers of individuals per area (Appendix 1).

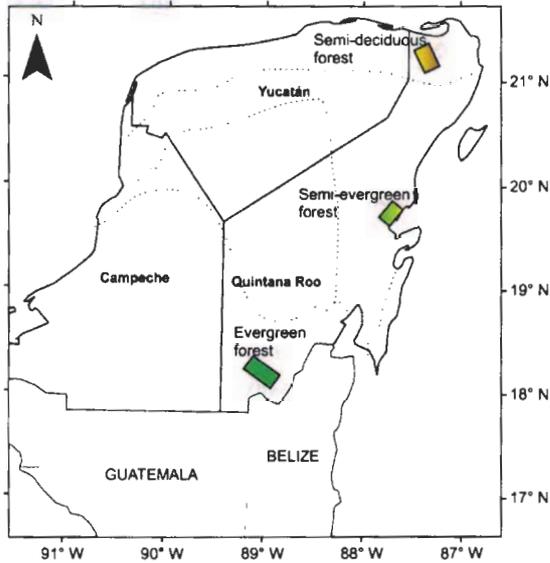
Here, we characterize these patterns on the eastern YP and contrast them with those of other neotropical palm communities. As much as 50% of the native palms on the YP belong to at least one ecological risk category (DOF 2010), which makes our results relevant for conservation efforts. The present study has four specific objectives: 1) to synthesize recent biological data on the native palms of the YP; 2) to characterize and compare the richness, composition, abundance and diversity of palms in three forest types; 3) to compare diversity patterns between palm communities in the YP and those at other sites in the neotropics; and 4) to analyze the degree of association between palm community richness, abundance and diversity and the studied environmental variables (particularly rainfall) on both regional (YP) and continental (neotropics) scales.

## MATERIALS AND METHODS

### Study area

The study area covers a north–south environmental gradient in the eastern YP in Mexico (Fig. 1). The climate is warm, subhumid, with summer rainfall and a dry season from February to April, annual mean temperature around 26°C, and annual average rainfall of 1000–1500 mm from north to south in the gradient (Herrera-Sansores 2011). The microrelief is almost flat and made up of Tertiary (65–2.6 million years old) and Quaternary (2.6 million years to present) limestone sediments, with an average elevation of 10 m a.s.l. and some hills that do not reach above 250 m a.s.l. (Lugo-Hubp et al. 1992). The calcareous soils form a mosaic of black litosols and red rendzinas distributed in small patches, resulting in a highly heterogeneous edaphic environment (Bautista and Palacio 2005).

The forests at our study sites are semi-deciduous tropical forest in the north with 50–75% of the trees losing their leaves in the dry season, semi-evergreen tropical forest in the center with 25–50% deciduous trees, and evergreen tropical forest in the south with <5% deciduous trees (Sánchez and Islebe 2002, Ek-Díaz 2011). These forests are medium statured with canopies to 25 m tall, and they have at least four floristic associations in which palms constitute important elements: *Manilkara zapota*–*Terminalia buceras*–*Cryosophila stauracantha* community; *M. zapota*–*Thrinax radiata* community; *M. zapota*–*Coccothrinax readii* community; and *Trichilia glabra*–*Brosimum alicastrum*–*Attalea cohune* community (Sánchez and Islebe 2002, Ek-Díaz 2011).



**Figure 1.** The Yucatan Peninsula Biotic Province includes the states of Yucatan, Campeche and Quintana Roo in Mexico, and northern Guatemala and Belize. The 45 study transects were placed in semi-deciduous (north), semi-evergreen (central) and evergreen (south) forests. The dashed lines show areas with different geological age of sediments.

### Traits, biogeography and taxonomy

We synthesized biological traits, biogeographic, and taxonomic information relating to the YP's palm species following the taxon list of Quero and Flores (2004) updated to the nomenclature of the 'World Checklist of palms' by Govaerts and Dransfield (2005). Data included and data sources were: life forms (Balslev et al. 2011); habitat (Orellana 1992, Henderson 2002, Quero and Flores 2004); distribution (Balslev et al. 2011); leaf and stem morphology (Henderson 2002, Quero and Flores 2004); and subfamily (Dransfield et al. 2008).

### Richness, composition, abundance and diversity

Sampling units were 5×500 m transects, each divided into 100 sub-units of 5×5 m (Balslev et al. 2010b). We established 15 transects in the semi-deciduous forest, 14 in the semi-evergreen forest and 16 in the evergreen forest. To ensure that the sample was homogeneous and comparable, transects were located in forest without recent anthropogenic disturbance. The effect of sampling effort on palm richness assessment in this study was minimal because the palm species are well known and richness per site (3–9 species) is low (Magurran 2004).

In sub-units 1, 25, 50, 75 and 100 in each transect we measured soil depth (cm), leaf litter thickness (cm), rock coverage (%), height (m) and dbh of the highest tree. Rock coverage was estimated in four categories: 0=0–25%, 1=26–50%, 3=51–75% and 4=76–100%. Height

of the tallest tree was estimated visually and its diameter measured at breast height. Canopy openness was estimated in all sub-units following the method described by Brown et al. (2000).

All palm individuals, including seedlings, juveniles, and adults were counted in each 5×5 m sub-unit (Balslev et al. 2010b), and identified to species. In subsequent analyses, the total number of individuals, including all size classes, was used.

Transect- and site-level diversity was determined by calculating the Fisher's alpha ( $\alpha$ ) index with the EstimateS software package (Colwell 2005). Fisher's  $\alpha$  is widely used because it is robust in terms of extreme abundance values, nearly insensitive to sample size and discriminates well between communities (Magurran 2004, Colwell 2009). As a complement, the Berger-Parker dominance index was calculated to show the number of individuals in the most abundant species. Its reciprocal value is often used to facilitate result interpretation, so that higher values indicate greater community evenness, and therefore lower dominance (Magurran 2004, Colwell 2009).

Palm species richness, total abundance and Fisher's  $\alpha$  diversity between sites in the YP, and between 28 neotropical palm communities (Appendix 1), were compared using a Kruskal-Wallis nonparametric analysis and a Dunn test for the post hoc multiple comparisons (Zar 1999). A linear regression analysis was applied to explore associations between richness, abundance and diversity in relation to mean annual rainfall, one of the most relevant factors in continental-scale palm richness distribution (Bjorholm et al. 2005). Variables were tested for normality and were logarithmically transformed in order to avoid heteroscedasticity. In all cases, differences were considered statistically significant when  $p \leq 0.05$ . Statistical analyses were run with the R program (R Development Core Team 2011).

## RESULTS

### Traits, biogeography and taxonomy

There are 20 native palm species in the YP that belong to 13 genera, and three subfamilies (Table 1). They belong to five different life forms in the system proposed by Balslev et al. (2011): 1) seven large-sized species; 2) six with small trunks ( $\leq 8$  m); 3) one lianoid species (*Desmoncus orthacanthos*); 4) four with medium-sized leaves and trunks; and 5) two of small to medium size with a robust trunk (Table 1). Five of the twenty species have a cespitose trunk (*Bactris major*, *B. mexicana*, *D. orthacanthos*, *Acoelorrhaphe wrightii* and *Chamaedorea*

*seifrizii*) and the rest are solitary. Except for *C. seifrizii*, the cespitose species have thorns on their leaves and/or trunks. Of the solitary species, only *Acrocomia aculeata* and *Cryosophila stauracantha* have thorns. All eleven species in the subfamily Arecoideae and the one species in the subfamily Ceroxyloideae have pinnate leaves while the eight species in the subfamily Coryphoideae have palmate leaves (Table 1).

Of the species in the semi-deciduous forest, 66% had palmate leaves. The semi-evergreen forest had 75% palmate leaved species and the evergreen forest had 33% (Fig. 2). Leaf type is one of the features that are related to lineage evolutionary history (Dransfield et al. 2008).

### **Richness, composition, abundance and diversity**

We recorded eleven of the twenty species known for the YP (Fig. 2): *Attalea cohune*, *Bactris major*, *Chamaedorea oblongata*, *Chamaedorea seifrizii*, *Coccothrinax readii*, *Cryosophila stauracantha*, *Desmoncus orthacanthos*, *Gaussia maya*, *Sabal mauritiiformis*, *Sabal yapa* and *Thrinax radiata*. The number of species in the evergreen forest was three times as high as in the semi-deciduous forest and twice that found in the semi-evergreen forest (Fig. 2). *Chamaedorea seifrizii* and *S. yapa* were found in all three forest types, while *T. radiata* was found in the semi-deciduous forest and semi-evergreen forest. Seven species were found only in the evergreen forest and *C. readii* only in the semi-evergreen forest (Fig. 2).

The species with the highest number of individuals were *C. stauracantha*, *T. radiata* and *C. oblongata* (Fig. 2), and together they accounted for 75% of all individuals. Although present only in the evergreen forest, *C. stauracantha* accounted for 48% of all individuals in the study area and 75% of the individuals in the evergreen forest. In a comparison by site, the most abundant species in the semi-deciduous forest were *T. radiata* and *C. seifrizii*; in the semi-evergreen forest they were *T. radiata* and *C. readii*, and in the evergreen forest they were *C. stauracantha* and *C. oblongata* (Fig. 2).

Species richness, total abundance and diversity values were higher in the evergreen forest than in the other two sites (Fig. 3); means for these three community variables differed between sites (richness:  $X^2_2=33$ ; total abundance:  $X^2_2=26.5$ ; diversity:  $X^2_2=39$ ; Fig. 3). Total abundance and richness were higher in the evergreen forest than at the drier sites, which showed no differences among them (Fig. 3A, 3B). The evergreen forest had the highest palm species diversity of the three studied forest types (Fig. 3C).

Palm community evenness (estimated as the reciprocal of the Berger-Parker index) decreased progressively from north to south forest type: semi-deciduous forest = 2.04; semi-evergreen forest = 1.92; evergreen forest = 1.33.

### **The Yucatan Peninsula's palm communities in a Neotropical context**

Richness in the 28 analyzed neotropical palm communities (Appendix 1) ranged from three species in northern Quintana Roo, in the YP, to 54 (median=25) in Iquitos-Pebas, in the western Amazon basin. The studied regions had different species richness values ( $\chi^2_3=20$ ), with the overall lowest average in the YP. These values did not differ from those reported for northern South and Central America but were lower than those for the western Amazon basin (Fig. 4A).

It is noticeable that sites with the highest species richness did not necessarily have higher total abundance. At the 28 analyzed neotropical sites, total abundance ranged from 167 to 9865 individuals per hectare (median=2888). The lowest values are reported in a semi-deciduous seasonal forest in the Mokoti River basin (Pará, Brazil) and the highest values in a 'terra firme' rainforest in the Ucayali and Urituyacu river basins in the western Amazon. Total abundance differed between regions ( $\chi^2_3=11$ ). The value for the YP's palm communities did not differ from that of the other three palm communities (Fig. 4B).

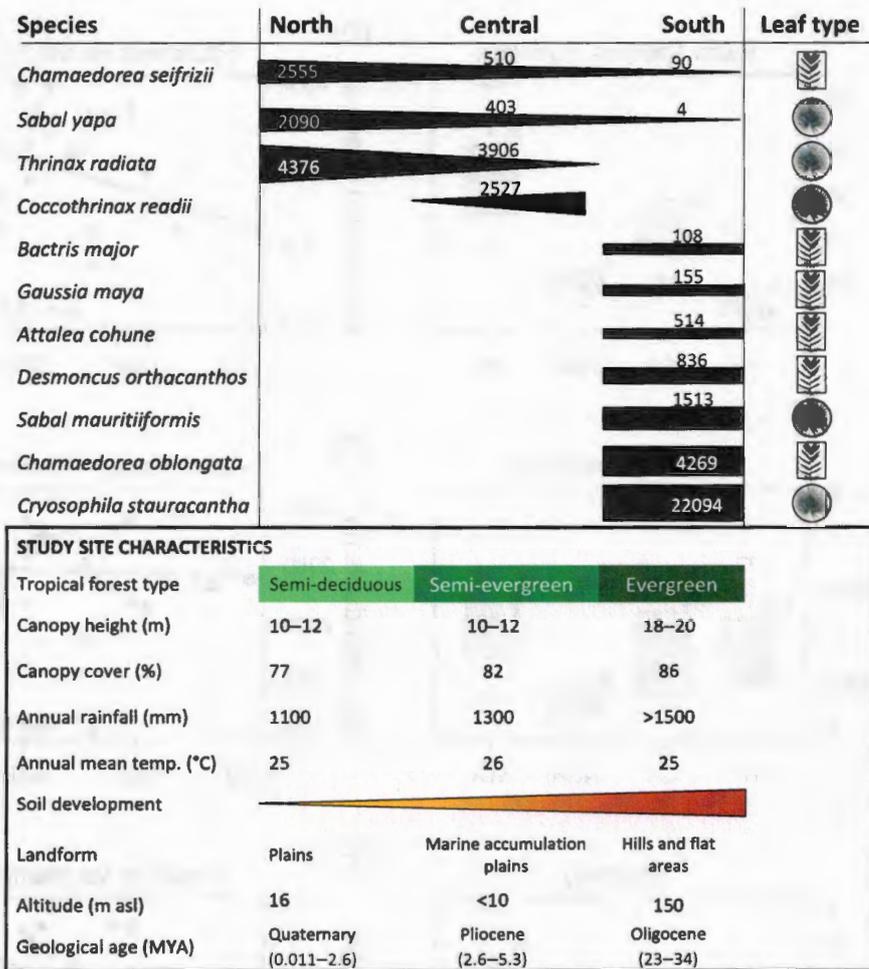
Diversity values also differed between regions ( $\chi^2_3=16.5$ ) with a behavior similar to that of richness. The Fisher's  $\alpha$  values for the YP's palm communities were lower than the western Amazon basin (Fig. 4C), but did not differ from that of northern South and Central America. In the YP, the index value ranged from 0.30 to 0.86, while in the other analyzed communities it ranged from 1.42 (La Perla Forest, western Ecuador) to 7.18 (Genaro Herrera, Peru).

In this neotropical comparison, mean annual rainfall at the YP sites (1100–1500 mm) was markedly lower than for the rest of the analyzed sites (1728 to >5000 mm). Positive relationships existed between rainfall and richness (Fig. 4D;  $r^2=0.16$ ,  $P=0.034$ ,  $n=28$ ) and rainfall and diversity (Fig. 4F;  $r^2=0.28$ ,  $P=0.006$ ,  $n=28$ ), but not between rainfall and total abundance (Fig. 4E;  $r^2=0.003$ ,  $P=0.798$ ,  $n=28$ ).

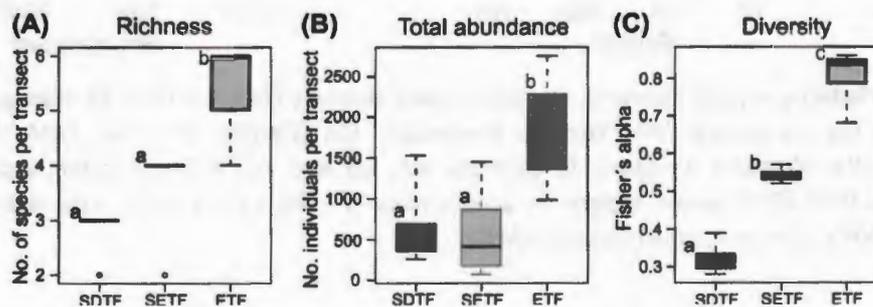
**Table 1.** Traits, biogeography and taxonomy for native palm species of the Yucatan Peninsula.

	<sup>6</sup> Scientific name	<sup>1</sup> Life form	<sup>2,3</sup> Solitary stem?	<sup>2,3</sup> Armature in stems and/or leaves?	<sup>2,3</sup> Leaves	<sup>2,3</sup> Inflorescence position	<sup>2</sup> Maximum diameter of fruit (mm)	<sup>3,4</sup> Forest type	<sup>5</sup> Global distribution	<sup>5</sup> Subfamily
1	<i>Pseudophoenix sargentii</i>	4	Yes	No	Pinnate	Interfoliar	17	Setf, CoDu	ANT, CA	Ceroxyloideae
2	<i>Acrocomia aculeata</i>	1	Yes	Yes	Pinnate	Interfoliar	50	Sdtf, Setf (SV)	ANT, CA, SA	Arecoideae
3	<i>Attalea butyracea</i>	1	Yes	No	Pinnate	Interfoliar	45	Setf	CA, SA	Arecoideae
*4	<i>Attalea cohune</i>	1	Yes	No	Pinnate	Interfoliar	45	Setf (SV)	CA, SA	Arecoideae
*5	<i>Bactris major</i>	5	No	Yes	Pinnate	Interfoliar	35	Setf (FA)	CA, SA	Arecoideae
6	<i>Bactris mexicana</i>	5	No	Yes	Pinnate	Interfoliar	12	Setf	NA, CA	Arecoideae
*7	<i>Desmoncus orthacanthos</i>	8	No	Yes	Pinnate	Interfoliar	50	Setf, Etf	CA, SA	Arecoideae
*8	<i>Chamaedorea oblongata</i>	5	Yes	No	Pinnate	Infrafoliar	8	Setf	CA, SA	Arecoideae
*9	<i>Chamaedorea seifrizii</i>	5	No	No	Pinnate	Infrafoliar	8	Sdtf, Setf, Etf	CA	Arecoideae
*10	<i>Gaussia maya</i>	3	Yes	No	Pinnate	Interfoliar (or infra)	15	Setf, Etf	CA, ANT	Arecoideae
11	<i>Roystonea dunlapiana</i>	1	Yes	No	Pinnate	Infrafoliar	10	Setf, Etf	ANT, CA	Arecoideae
12	<i>Roystonea regia</i>	1	Yes	No	Pinnate	Infrafoliar	11	Sdtf, FA	ANT, CA	Arecoideae
13	<i>Acoelorrhaphe wrightii</i>	5	No	Yes	Palmate	Interfoliar	9	Savanna (FA)	ANT, CA, SA	Coryphoideae
14	<i>Sabal gretherae</i>	4	Yes	No	Palmate	Interfoliar	20	Sdtf (SV)	YP	Coryphoideae
15	<i>Sabal mexicana</i>	1	Yes	No	Palmate	Interfoliar	17	Sdtf (SV)	NA, CA	Coryphoideae
*16	<i>Sabal yapa</i>	1	Yes	No	Palmate	Interfoliar	6	Sdtf, Setf (SV)	NA, CA	Coryphoideae
*17	<i>Sabal mauritiformis</i>	3	Yes	No	Palmate	Interfoliar	11	Setf, Etf (SV)	NA, CA, SA	Coryphoideae
*18	<i>Cryosophila stauracantha</i>	5	Yes	Yes	Palmate	Interfoliar	14	Setf, Etf	CA	Coryphoideae
*19	<i>Coccothrinax readii</i>	3	Yes	No	Palmate	Interfoliar	13	Setf, CoDu	YP	Coryphoideae
*20	<i>Thrinax radiata</i>	3	Yes	No	Palmate	Interfoliar	8	Sdtf, Setf, CoDu	ANT, CA	Coryphoideae

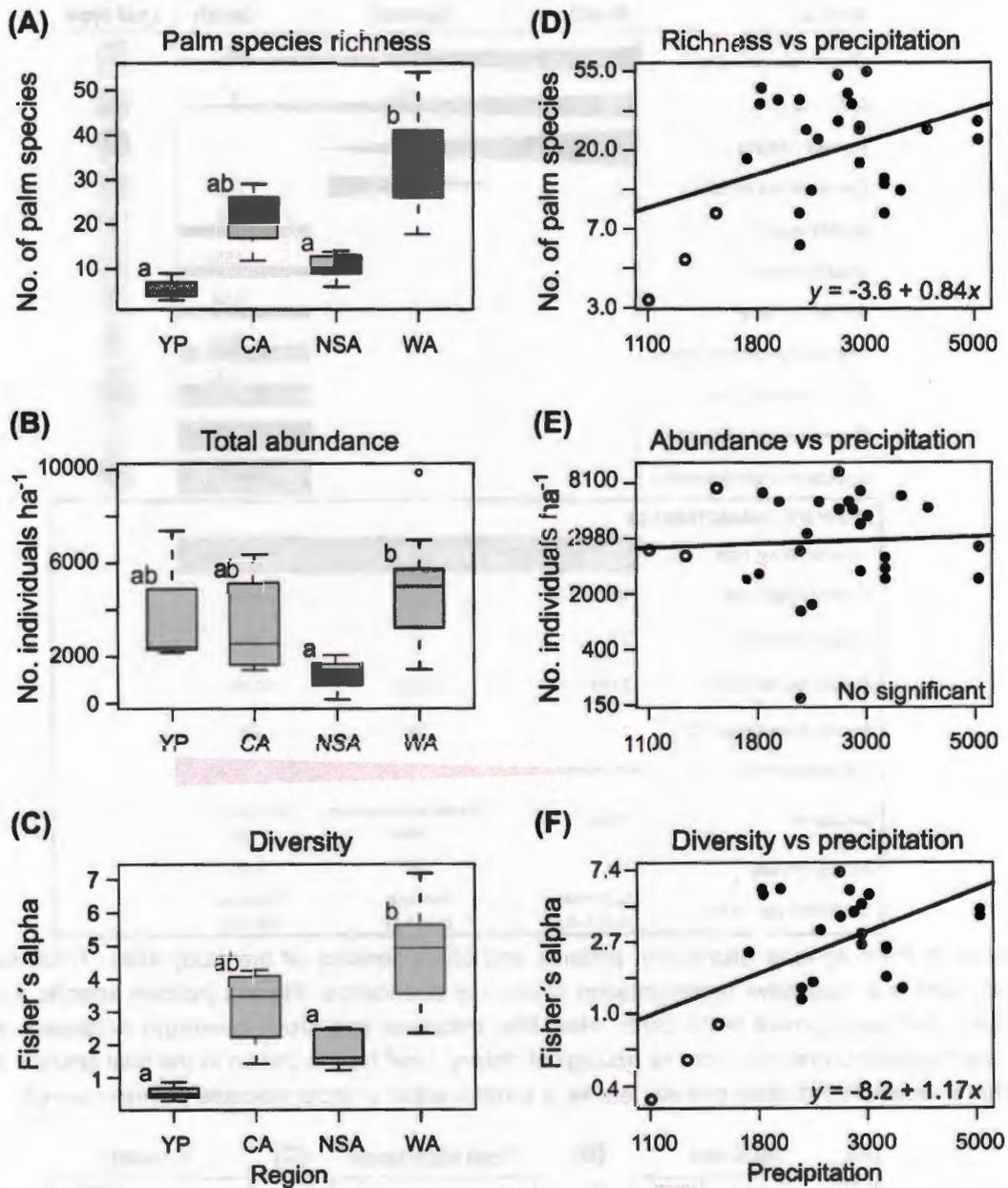
**References:** <sup>1</sup>Balslev et al. 2011, <sup>2</sup>Henderson 2002, <sup>3</sup>Quero and Flores 2004, <sup>4</sup>Orellana 1992, <sup>5</sup>Dransfield et al. 2008. **Nomenclature:** CoDu = coastal dune, Dtf = deciduous tropical forest, Sdtf = subdeciduous tropical forest, Setf = semi-evergreen tropical forest, Etf = evergreen tropical forest, SV = secondary vegetation, FA = flooded area, NA = North America, CA = Central America, SA = South America, ANT = Antilles, YP = Yucatan Peninsula. **Life form nomenclature:** (1) large tall-stemmed palms (stem ≤35 m, diameter ≤40 cm), (3) medium-sized palms (stem ≤15 m, diameter ≤15 cm, leaves 2–4 m), (4) medium/small palms with stout stem (diameter 30–60 cm, or with the stem diameter significantly enlarged by persistent skirt of dead leaves), (5) small palms (stem 0.1–8 m, diameter 0.4–12 cm), (8) climbing palms. Asterisk on the left indicates that the species was in the sampled area.



**Figure 2.** Palm species distribution patterns and characteristics of the study sites. Thickness of the black bars is a qualitative representation of species abundance. Figures indicate specific abundance values. Soil development (>soil depth, >leaf litter thickness and <rock coverage) increased on a north to south gradient, resulting from its geological history. Leaf type is shown in the final column: a symbol within a rectangle indicates pinnate leaves; a symbol within a circle indicates palmate leaves.



**Figure 3.** Variation in palm species richness, total abundance and diversity between the three Yucatan Peninsula study sites (SDTF: semi-deciduous tropical forest; SETF: semi-evergreen tropical forest; ETF: evergreen tropical forest). All three variables showed statistical differences ( $p < 0.001$ ) between sites based on a Kruskal-Wallis nonparametric test. Different letters within the same variable indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) based on a Dunn multiple comparisons test.



**Figure 4.** Patterns in palm richness, abundance and diversity (Fisher's  $\alpha$ ) of 28 sites grouped into four regions in the neotropics: YP (Yucatan Peninsula); CA (Central America); NSA (Northern South America); WA (Western Amazon). In boxplots (4A, 4B and 4C) different letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ) between regions. In scatter plots (4D, 4E, 4F), X and Y axes are at a logarithmic scale and YP's sites are shown by open circles.

---

## DISCUSSION

### The Yucatan Peninsula's palms

A large proportion of the palm genera and subfamilies known in Mexico can be found in the YP. Only 20% of the known species in Mexico are present in the YP, but they account for 65% of the country's palm genera and 75% of the subfamilies in the neotropics. Life form distribution among the YP's palm communities is similar to those of South America, where large species and small stemmed species account for 70% of the total species (Balslev et al. 2011).

The high percentage (40%) of species with palmate leaves in the YP is worth noticing; it is ten times higher than in the other areas, where palmate leaved palms constitute only 4% (Balslev et al. 2011). The evergreen forest had the lowest percentage of species with palmate leaves in the study area, but this was still eight times greater than in Central and South America and three times greater than in Veracruz, Mexico (Quero 1994). Leaf type is linked to a species' evolutionary history and the majority of the members in a subfamily have the same leaf type (Dransfield et al. 2008). In the neotropics, species of the subfamily Coryphoideae were distributed from the boreotropical to southern regions during the Paleocene/Eocene (56 million years ago). This explains their broad representation throughout North America, parts of Central America and the Caribbean, where they are associated with seasonal climates and lower humidity (Bjorholm et al. 2005, 2006, Balslev et al. 2011). In contrast, fossil records from the Tertiary (65 million years ago) in Central and South America, as well as phylogenetic relationships, suggest that initial diversification in the subfamily Arecoideae (that has pinnate leaves) occurred in the New World and resulted in species which prefer rainforest habitats. In the YP, the predominance of the subfamily Coryphoideae in the semi-deciduous forest and semi-evergreen forest versus the predominance of the subfamily Arecoideae in the evergreen forest coincides with the water availability requirements described for these subfamilies.

### The Yucatan Peninsula's palm communities

The palm richness and abundance observed in the evergreen forest in the YP can be attributed to a combination of environmental and historical factors. The YP emerged gradually from the sea starting in the south and moving in a northern direction leading to the greatest sediment accumulation and soil development in the south (Vázquez-Domínguez and Arita 2010). Rainfall is greater in the southern YP, which acts in conjunction with the deeper soils

to produce greater water availability (Fig. 2). The positive association between palm species richness and water availability agrees with general plant species distribution (Gentry 1988), and particularly with palm species distribution (Bjorholm et al. 2005). In addition, because regional richness influences local richness (Bjorholm et al. 2006, Balslev et al. 2011), it is probable that the proximity of the evergreen forest of the YP to the Central and South American forests may contribute to explain the higher species richness in the wetter portion of the gradient.

At a local scale, micro-environmental heterogeneity, resulting from variations in microrelief, soil depth and light availability in the forest understory can also affect palm richness and abundance (Svenning 2001). The topographic variation and particular soil characteristics, from plains to rolling hills, has been suggested to strongly affect forest structure and species composition in the YP (Dupuy et al. 2012). Another factor is light availability: canopy cover is dense and permanent in the evergreen forest (Sánchez and Islebe 2002), creating conditions that could favor shade tolerant species such as *Chamaedorea oblongata* and *Cryosophila stauracantha* (Orellana 1992, Quero and Flores 2004). However, tree-fall gaps observed in this area created micro-environmental heterogeneity (Chazdon 1986) favoring the coexistence of sun-loving (*Chamaedorea seifrizii*) and shade tolerant species (*Chamaedorea oblongata*; Orellana 1992). In contrast, the greater deciduousness and more open canopy of the semi-deciduous and semi-evergreen forests result in less light heterogeneity and more sunlight, promoting the establishment of sun-loving species. These sites also have a more homogeneous topography than the evergreen forest. Therefore, the higher richness, abundance and diversity values observed in the evergreen forest are probably related to a combination of greater topographical heterogeneity with a combination of plains and hills (Lugo-Hubp et al. 1992), greater soil depth, and a canopy ranging from closed to open which allows the coexistence of palm species with different light and soil requirements (Svenning 2001).

It can be inferred that niche requirements provide an effective explanation for palm species distribution and abundance (Lomolino et al. 2010). For example, *Chamaedorea seifrizii* and *S. yapa* abundance decreased from north to south along the environmental gradient (Fig. 2), possibly because their niche requirements are closer to that of the semi-deciduous forest (Orellana 1992). Recently López-Toledo et al. (2011) found that *C. seifrizii* is more abundant in low and medium tropical forests, preferring localities with rendzin soils. *Thrinax radiata* and *C. readii* distribution and abundance are influenced by soil texture and potassium cation

concentrations, as well as soil moisture; *T. radiata* grows best in soils with high organic matter content whereas *C. readii* grows well in poor soils (Ayora and Orellana 1993, Escamilla-Bencomo et al. 2005). Further research is needed in order to deepen our understanding on the effect of particular environmental factors on the abundance and distribution of YP's palm species.

As expected, different species dominated at the three sites in the YP (Fig. 2). In the evergreen forest, the most abundant species (*C. stauracantha* and *C. oblongata*) were also the most frequent (>90%), while the two least abundant species (*Bactris major* and *Attalea cohune*) were also the least frequent (<13%). The combination of high abundance and frequency for *C. stauracantha* and *C. oblongata* qualify them as oligarchic species in the evergreen forest (*sensu* Pitman et al. 2001), while the same is true of *T. radiata* in the semi-deciduous and semi-evergreen forests. The oligarchic dominance of these palms in the YP is similar to that reported for palm communities in the western Amazon basin, where 20% of the species account for 80% of individuals (Montufar and Pintaud 2006), and in Los Tuxtlas, Mexico, where two palm species account for 69% of individuals (Bongers et al. 1988). Despite oligarchic dominance of the evergreen forest palm community by two species, this site also had the highest diversity (Fig. 3). This apparent contradiction can be explained by the greater weight given to species number than to total abundance in the calculation of the Fisher's  $\alpha$  diversity index, a phenomenon also reported for other palm communities in the neotropics (Balslev et al. 2011).

### **The Yucatan Peninsula's palm communities in a neotropical context**

The lower palm richness values observed for the YP compared to those of other neotropical palm communities agrees with the expected continental pattern (Bjorholm et al. 2005). Indeed, the fact that in our results rainfall was positively associated with richness and diversity, agrees with previous reports where water availability variables explain most of the palm species richness patterns at a continental scale (Bjorholm et al. 2005, Eiserhardt et al. 2011). However, no such pattern was observed in abundance between regions and there was no association with rainfall, suggesting that abundance, at the local scale, is determined by factors such as topographical heterogeneity and light exposure (Svenning 2001, Lomolino et al. 2010).

## CONCLUSION

As reported for other neotropical palm communities, richness and diversity in the YP are positively associated with rainfall. However, rainfall alone explains a relatively low percentage of variation in richness (16%) and diversity (28%), suggesting an important role for other environmental variables such as soil characteristics (fertility, depth), canopy cover, and topographic relief (Ayora and Orellana 1993, Vormisto et al. 2004, Bjorholm et al. 2005). At a local scale, habitat heterogeneity (micro-topography and light availability) seems to be important for understanding palm distribution and abundance (Ayora and Orellana 1993, Svenning 2001). Other factors are also clearly relevant; for example, the fact that the subfamily Coryphoideae is concentrated in the driest zone while the subfamily Arecoideae dominated the wettest zone suggests that including lineage and site evolutionary history, as well as the influence of regional richness on local species richness (Bjorholm et al. 2006, Balslev et al. 2011) could enable a better understanding of the palm community richness and diversity patterns in the YP.

**Acknowledgements** – We thank CONACyT for the doctoral Grant to the first author. The FP7-Palms 2009-2013 funded the field work. D. Pedersen, G. R. Dzib, L. S. Damgaard, K. Ø. Madsen, O. Alvarado, A. Serralta and A. Moo are thanked for their help in the field. We also thank the local authorities for permitting the work: A. Kanxoc, in Kantunilkin; F. Ursúa and Y. Gómez, in the Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an; F. Gutiérrez, in Tres Garantías and finally R. Guzmán and G. Huchim, in Caobas. Drs. J. L. Hernández-Stefanoni, J. M. Dupuy and G. Ibarra-Manríquez kindly commented on an early draft of this paper. We are also grateful to all those who helped us as field guides.

## REFERENCES

- Ayora, N. N. and Orellana, R. 1993. Physicochemical soil factors influencing the distribution of two coastal palms in Yucatan Mexico. – *Principes* 37: 82–91.
- Baez, S. and Balslev, H. 2007. Edge effects on palm diversity in rain forest fragments in western Ecuador. – *Biodivers. Conserv.* 16: 2201–2211.
- Balslev, H. et al. 2010a. Palms and palm communities in the upper Ucayali river valley—a little known region in the Amazon basin. – *Palms* 54: 57–72.
- Balslev, H. et al. 2010b. El uso de transectos para el estudio de comunidades de palmas. – *Ecol. Boliv.* 45: 8–22.

- Balslev, H. et al. 2011. Species diversity and growth forms in tropical American palm communities. – *Bot. Rev.* 77: 381–425.
- Bautista, F. and Palacio, G. (eds.) 2005. Caracterización y manejo de los suelos de la Península de Yucatán: implicaciones agropecuarias, forestales y ambientales. – UAC–UADY, Méx.
- Bjorholm, S. et al. 2005. Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. – *Global Ecol. Biogeogr.* 14: 423–429.
- Bjorholm, S. et al. 2006. Historical legacies in the geographical diversity patterns of New World palm (Arecaceae) subfamilies. – *Bot. J. Linn. Soc.* 151: 113–125.
- Bongers, F. et al. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas. – *Vegetatio* 74: 55–80.
- Borchsenius, F. 1997. Palm Communities in western Ecuador. – *Principes* 41: 93–99.
- Brown, N. et al. 2000. An improved method for the rapid assessment of forest understorey light environments. – *J. Appl. Ecol.* 37: 1044–1057.
- Calvo-Irabién, L. M., Zapata, M. T., Iriarte-Vivar, S. 2009. Effects of leaf harvest on *Thrinax radiata* palm: implications for management and conservation. – *J. Trop. For. Sci.* 21: 34–44.
- Chazdon, R. L. 1986. Light variation and carbon gain in rain forest understorey palms. – *J. Ecol.* 74: 995–1012.
- Colwell, R. K. 2005. Estimate S: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5.2, User's Guide and application. – Univ. Connecticut. <<http://purl.oclc.org/estimates>>, accessed 6 Dec 2010.
- Colwell, R. K. 2009. Biodiversity: concepts, patterns, and measurement. – In: *The Princeton Guide to Ecology*, S.A. Levin (editor). Princeton Univ., pp. 257–263.
- De la Torre, L. et al. 2009. Contrasting palm species and use diversity in the Yucatan Peninsula and the Ecuadorian Amazon. – *Biodiver. Conserv.* 18: 2837–2853.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059. – SEMARNAT. México, D.F.
- Dransfield, J. et al. 2008. *Genera Palmarum: the evolution and classification of palms.* – Royal Botanic Gardens, Kew.

- Dupuy, J. M. et al. 2012. Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. – *Biotropica* 44: 151–162.
- Eiserhardt, W. L. et al. 2011. Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales. – *Ann. Bot.* 108: 1391–1416.
- Ek-Díaz, A. 2011. Vegetación. – In: Pozo C, Armijo-Canto N, Calmé S (eds.) *Riqueza Biológica de Quintana Roo: Riqueza biológica de Quintana Roo: un análisis para su conservación*. Tomo I. – Ecosur, Conabio, Gob. Q. Roo, Méx., pp. 62–77.
- Escamilla-Bencomo, J. A. et al. 2005. Relaciones suelo-planta en ecosistemas naturales de la Península de Yucatán: comunidades dominadas por palmas. – In: F. Bautista and G. Palacio (eds.) *Caracterización y manejo de los suelos de la Península de Yucatán: implicaciones agropecuarias, forestales y ambientales*. UAC–UADY, Méx., pp. 159–172.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. – *Nature* 405: 220–227.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 1–34.
- Govaerts, R. and Dransfield, J. 2005. *World checklist of palms*. – Royal Botanic Gardens.
- Henderson, A. 2002. *Evolution and Ecology of Palms*. – The New York Botanical Garden Press.
- Herrera-Sansores, J. C. 2011. Clima. In: Pozo, C., Armijo-Canto, N., Calmé, S. (eds.) *Riqueza biológica de Quintana Roo: un análisis para su conservación*. Tomo I. Ecosur, Conabio, Gob. Q. Roo, México, pp. 50–56.
- Houghton, R. A. 2005. Tropical deforestation as a source of greenhouse gas emissions. In: Moutinho, P. and Schwartzman, S. (eds) *Tropical deforestation and climate change*. – Amazon Institute for Environmental Research. Brazil, pp. 13–21.
- Ibarra-Manríquez, G. et al. 2002. Biogeographical analysis of the tree flora of the Yucatan Peninsula. – *J. Biogeogr.* 29: 17–29.
- Kahn, F. and de Granville, J. J. 1992. *Palms in forest ecosystems of Amazonia*. – Springer Verlag.
- Lomolino, M. V. et al. 2010. *Biogeography*, 4th ed. – Sinauer Associates.
- López-Toledo, L. et al. 2011. Potential management of *Chamaedorea seifrizii* (Palmae), a non-timber forest product from the tropical forest of Calakmul, Southeast México. – *Econ. Bot.* 65(4):371–380.

- Lugo-Hubp, J., Aceves-Quesada, J. F., Espinasa-Pereña, R. 1992. Rasgos geomorfológicos mayores de la península de Yucatán. – *Rev. Inst. Geol. UNAM* 10: 143–150.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. – Blackwell.
- Montufar, R. and Pintaud, J. C. 2006. Variation in species composition, abundance and microhabitat preferences among western Amazonian terra firme palm communities. – *Bot. J. Linn. Soc.* 151: 127–140.
- Normand, S. et al. 2006. Geographical and environmental controls of palm beta diversity in paleo-riverine terrace forest in Amazonian Peru. – *Plant Ecol.* 186: 161–176.
- Orellana, R. 1992. Síndromes morfológicos y funcionales de las palmas de la Península de Yucatán. – *Bull. Inst. fr. études andines* 21: 651–667.
- Pennisi, E. 2005. What determines species diversity? – *Science* 309: 90.
- Pitman, N. C. A. et al. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. – *Ecology* 82: 2101–2117.
- Quero, H. 1994. *Palmae. Flora de Veracruz* 81. – Instituto de Ecología A. C. México.
- Quero, H. and Flores, J.S. 2004. *Arecaceae: taxonomía, florística y etnobotánica. Etnoflora Yucatanense* 23. – UADY, México.
- R Development Core Team. 2011. *R: a language and environment for statistical computing*. – R Foundation for Statistical Computing. <<http://www.R-project.org/>>.
- Salm, R. et al. 2007. Cross-scale determinants of palm species distribution. – *Acta Amaz.* 37: 17–25.
- Sánchez, S. O. and Islebe, G. A. 2002. Tropical forest communities in southeastern Mexico. – *Plant Ecol.* 158: 183–200.
- Svenning, J.-C. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of Neotropical rain-forest palms (Arecaceae). – *Bot. Rev.* 67: 1–53.
- Vázquez-Domínguez, E. and Arita, H. T. 2010. The Yucatan peninsula: biogeographical history 65 million years in the making. – *Ecography* 33: 212–219.
- Vormisto, J. et al. 2004. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. – *J. Ecol.* 92: 577–588.
- Yung-Ho, W. 2008. Palm community structure and land cover changes in the San Juan Biological Corridor, Costa Rica. – *Biotropica* 40: 44–54.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*, 4th ed. – Prentice Hall Inc. New Jersey.

## APPENDIX

**Appendix 1.** Species richness, number of individuals per hectare and Fisher's  $\alpha$  index values for 28 palm communities in the Neotropics. The Fisher's  $\alpha$  index was taken directly from the articles or calculated from reported data using the EstimateS package (Colwell, 2005).

#	Locality	Region	Habitat	Mean annual rainfall (mm/yr)	m a.s.l.	Area sampled (ha)	No. individuals ha <sup>-1</sup>	No. species	Fisher's $\alpha$
1	Northern Quintana Roo	YP	Semi-deciduous forest	1100	16	3.75	2406	3	0.30
2	Central Quintana Roo	YP	Semi-evergreen forest	1300	08	3.50	2167	4	0.52
3	Southern Quintana Roo	YP	Evergreen forest	1500	150	4	7396	9	0.86
4	<sup>1</sup> San Juan Biological Corridor, C. Rica	CA	Lowland wet forest	3962	86	0.4	5173	26	+
5	<sup>2</sup> Western Ecuador	CA	Tropical moist forest	2900	200	0.5	1644	17	3.03
6	<sup>3</sup> Bosque protector La Perla (Western Ecuador)	CA	Evergreen lowland rainforest	3500	250	1	6371	12	1.42
7	<sup>4</sup> Tutunendo, Colombia	CA	Tropical lowland rainforest	5000	90	1.5	2545	29	4.27
8	<sup>4</sup> Angostura, Colombia	CA	Tropical lowland rainforest	5000	140	1	1429	23	3.89
9	<sup>4</sup> Guyana Francesa, Piste St Elie	NSA	Poorly drained terra firme	3250	50	0.3	1728	13	2.52
10	<sup>4</sup> Guyana Francesa, Piste St Elie	NSA	Well drained terra firme	3250	50	0.5	1432	14	2.47
11	<sup>5</sup> Guyana Francesa, Waki River valley	NSA	Terra firme rainforest	3250	150	0.2	2094	9	1.66
12	<sup>6</sup> Río Mokoti Basin (Pará, Brasil)	NSA	Lowland seasonal dry forest	2200	254	0.6	800	9	1.42

13	<sup>6</sup> Río Mokoti Basin (Pará Brasil)	NSA	Hill seasonal dry forest	2200	281	0.6	167	6	1.22
14	<sup>5</sup> Tucuruí, Pará (Brasil)	NSA	Terra firme rainforest	2321	66	3.84	897	12	1.55
15	<sup>4</sup> Reserva Ducke, Amazonas Brazil	WA	Terra firme rainforest	2200	65	7.2	2358	38	+
16	<sup>5</sup> Río Negro, Amazonas (Brazil)	WA	Terra firme rainforest	2271	94	0.72	3230	26	+
17	<sup>4</sup> Cuyabeno river, Ecuador	WA	Terra firme rainforest	2400	250	1	5745	23	3.2
18	<sup>7</sup> Yasuni (Ecuador)	WA	Terra firme rainforest	2800	200	2.5	5012	36	4.13
19	<sup>8</sup> Genaro Herrera (Perú)	WA	Terra firme rainforest	2629	107	2.0	5010	52	7.18
20	<sup>8</sup> Intuto (Perú)	WA	Terra firme rainforest	2749	133	1.5	5752	41	5.58
21	<sup>5</sup> Lower Ucayali river	WA	Terra firme rainforest	2631	119	0.71	9865	29	3.86
22	<sup>9</sup> Río Pastaza river (Perú)	WA	Terra firme rainforest	2900	130	0.5	3838	26	4.60
23	<sup>9</sup> Río Urituyacu (Perú)	WA	Terra firme rainforest	2900	130	2.0	6975	27	2.62
24	<sup>9</sup> Río Tigre, Perú	WA	Terra firme rainforest	2000	130	1.5	5752	38	5.69
25	<sup>7</sup> Pebas-Iquitos (Perú)	WA	Terra firme rainforest	3000	100	2.75	4456	54	5.26
26	<sup>10</sup> Upper Ucayali river (Perú)	WA	Andean hills	1835	660	2	1622	36	5.66
27	<sup>10</sup> Upper Ucayali river (Perú)	WA	Terraces	1848	289	3.25	6756	44	5.28
28	<sup>10</sup> Upper Ucayali river (Perú)	WA	Floodplain	1728	164	3.25	1460	18	2.36

**References:** <sup>1</sup>Yung-Ho (2008), <sup>2</sup>Borchsenius (1997), <sup>3</sup>Baez and Balslev (2007), <sup>4</sup>Balslev et al. (2011), <sup>5</sup>Kahn and de Granville (1992), <sup>6</sup>Salm et al. (2007), <sup>7</sup>Vormisto et al. (2004), <sup>8</sup>Montufar and Pintaud (2006), <sup>9</sup>Normand et al. (2006), <sup>10</sup>Balslev et al. (2010a). "+", data were not available for computations.

**Nomenclature:** YP = Yucatan Peninsula, CA = Central America, NSA = Northern South America, WA = Western Amazon.



## **<sup>2</sup>EFFECTO DEL CLIMA, EL SUELO, LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN Y EL ESPACIO SOBRE LA DIVERSIDAD EN COMUNIDADES DE PALMAS A DIFERENTES ESCALAS ESPACIALES**

### **RESUMEN**

**Preguntas:** (i) ¿Cuál es efecto del ambiente y las variables espaciales sobre la composición, riqueza, diversidad y abundancia de palmas? (ii) Dentro de las variables ambientales, ¿qué variables del clima, el suelo y la estructura de la vegetación son más relevantes y cuál es el peso de cada uno de estos grupos? (iii) ¿Existe una correspondencia entre los determinantes de los patrones de diversidad, a escala regional y a escala local?

**Ubicación:** Península de Yucatán, México.

**Métodos:** Se contabilizaron e identificaron a nivel de especie todos los individuos de palmas, en 45 transectos de 5×500 m ubicados en tres sitios. Los datos fueron analizados mediante regresión lineal, análisis de correspondencias canónicas y partición de la variación, usando como variables explicativas el clima, el suelo, la estructura de la vegetación y las coordenadas principales de matrices vecinas (PCNM).

**Resultados:** En términos generales, el efecto combinado ambiente-espacio fue el más fuerte para explicar los patrones en la composición, riqueza, diversidad y abundancia de palmas a escala regional. Considerando sólo las variables ambientales, fueron el clima, el suelo y la combinación de ambos los que tuvieron mayor contribución. Particularmente, se observó un efecto dominante del clima sobre la riqueza y de la combinación clima-suelo sobre la diversidad; en cambio, hubo un peso relativo más equitativo de los tres grupos de variables ambientales para explicar los patrones de abundancia y composición. Los resultados observados para la abundancia a nivel comunitario estuvieron influenciados por los determinantes de la abundancia de la especie dominante. Las variables ambientales con una mayor influencia sobre los patrones de diversidad fueron la cantidad de precipitación anual y su estacionalidad. Al comparar el peso relativo del ambiente y el espacio en las escalas regional y local, la única variable-respuesta que mostró un peso relativo similar fue la diversidad alfa de Fisher.

---

<sup>2</sup> Artículo para someter al Journal of Vegetation Science.

Alvarado-Segura, A. A., Calvo-Irabién, L. M., Duno de Stefano, R., Hernández-Stefanoni, J. L., Balslev, H.

**Conclusiones:** El efecto combinado de las variables ambientales y espaciales fue el de mayor importancia para explicar los patrones de diversidad observados, confirmando que las variables ambientales (principalmente las climáticas) están estructuradas espacialmente a lo largo del gradiente. Se observó la presencia de un distrito meridional con mayor riqueza de especies en contraste con un distrito septentrional pobre en riqueza, reportado previamente para otros grupos biológicos. Esta división refleja la historia evolutiva de las palmas; el norte dominado por especies de la subfamilia Coryphoideae, adaptadas a condiciones más secas y estacionales, mientras que el sur está dominado por especies de la subfamilia Arecoideae, con requerimientos mayores de humedad y menor estacionalidad. Los determinantes de los patrones de diversidad son dependientes de la escala y de la variable-respuesta evaluada.

## INTRODUCCIÓN

Los patrones de riqueza y composición de especies en las comunidades vegetales han sido estudiados a través de diversos gradientes como el latitudinal, altitudinal y ambiental (Gentry 1988; Gaston 2000); no obstante, aún sigue siendo un reto para la ciencia el entendimiento de los factores que determinan la diversidad de las especies (Pennisi 2005). La identificación y explicación de dichos patrones es de interés para la ecología por varias razones: (i) incrementa nuestro entendimiento del mantenimiento de la diversidad, (ii) algunas especies y/o comunidades pueden usarse como indicadores de la dinámica de las condiciones ambientales, (iii) se establecen las bases para predecir la respuesta potencial de las especies y/o las comunidades antes escenarios cambiantes, como el climático (Toledo et al. 2012), y (iv) el conocimiento de los determinantes de la diversidad de especies puede servir para diseñar y/o mejorar los planes de restauración, conservación y manejo (Pennisi 2005; Toledo et al. 2012), particularmente en un periodo como el actual con altas tasas de extinción (Barnosky et al. 2011) y cuando el número de especies en muchos ecosistemas naturales se reduce a solo aquellas que tienen una utilidad inmediata (Naeem et al. 2012).

Para evaluar los factores que afectan la diversidad de especies, se ha usado a las palmas (Arecaceae) como modelo de estudio, debido a su amplia distribución en los trópicos y subtropicos, su gran número de especies (>2400), y al impacto que su abundancia tiene en algunos ecosistemas (Couvreur y Baker 2013). El clima (en especial la disponibilidad de agua), los factores edafotopográficos, la hidrología, la heterogeneidad micro-ambiental, la disponibilidad de luz, las interacciones bióticas y la dispersión limitada, tienen un efecto importante sobre la riqueza y la composición de especies en las comunidades de palmas (Svenning 2001; Bjorholm et al. 2005; Eiserhardt et al. 2011).

Por otro lado, se ha observado que los sitios más cercanos entre sí presentan mayor similitud en la composición y en la riqueza de especies (Vormisto et al. 2004; Normand et al. 2006; Bjorholm et al. 2008), lo que sugiere que la disposición geográfica de las comunidades vegetales así como las interrelaciones entre ellas, es decir la estructura espacial, puede jugar un papel importante para explicar los patrones de diversidad. En particular, la estructura espacial puede proporcionar información sobre el efecto de factores como la dispersión limitada, que puede ocurrir en extensiones grandes y en tiempo evolutivo o en extensiones pequeñas y en tiempo ecológico; también puede interpretarse como el resultado de variables ambientales no cuantificadas, pero que se encuentran estructuradas espacialmente (Borcard y Legendre 2002).

Al igual que con otros grupos vegetales, los determinantes de la diversidad de especies de palmas, tanto ambientales (bióticos y abióticos) como históricos (e.g. dispersión limitada), son dependientes de la escala (Gaston 2000; McGill 2010; Eiserhardt et al. 2011). Dos atributos de la escala son importantes para el análisis de la distribución espacial de la riqueza y composición de especies así como sus determinantes: el grano, que es el tamaño de la unidad de observación, y la extensión, que se refiere al espacio geográfico que abarca el conjunto de las unidades de observación (Rahbek 2005). En el presente estudio, se explora únicamente la extensión de la escala. En ese contexto, Eiserhardt et al. (2011) mostraron el efecto diferenciado de varios factores climáticos, edafo-topográficos y de estructura de la vegetación sobre la composición y la riqueza de especies de palmas, a través de las escalas local (<1 km), de paisaje (1–200 km), regional (200–2000 km) y continental (>2000 km). Dichos autores encontraron que la riqueza de especies estuvo influenciada por el clima y la dispersión limitada, en las escalas continental y global; los factores edáficos, resultaron importantes en todas las escalas, excepto la local; mientras que la topografía fue importante a escala local y de paisaje. En cambio, la variación en la composición de especies, estuvo determinada por los factores edáficos en las escalas local, de paisaje y regional; la topografía, la hidrología y la estructura forestal, fueron significativas a escala local y de paisaje; y la dispersión limitada, tuvo un efecto en todas las escalas.

La Península de Yucatán (PY) se localiza cerca del límite septentrional del área de distribución de las palmas neotropicales (Bjorholm et al. 2005) y alberga 20 especies de palmas nativas que pertenecen a 13 géneros (Quero y Flores 2004). Si bien la riqueza de especies en la PY es menor que en otras comunidades de palmas neotropicales (Bjorholm et al. 2005; Alvarado-Segura et al. 2012), las palmas son elementos importantes, o incluso

dominantes, de la vegetación (Miranda 1958; Sánchez e Islebe 2002). Por otro lado, la PY tiene una topografía y composición geológica relativamente homogéneas, con un gradiente ambiental de noroeste a sureste, principalmente con respecto a la precipitación anual y la profundidad del suelo (Lugo-Hubp et al. 1992; Bautista et al. 2011). Las condiciones anteriores constituyen un escenario propicio para probar hipótesis de la influencia del clima y el suelo sobre los patrones de diversidad.

En este trabajo se evalúa la importancia relativa del ambiente y la estructura espacial sobre los patrones de diversidad de palmas, considerando dos extensiones de la escala espacial (regional y local) y tres tipos de variables ambientales (climáticas, edafotopográficas y de estructura de la vegetación; Cuadro 1). El diseño y los objetivos abordan algunos de los problemas de investigación que se han identificado al evaluar los determinantes de la diversidad en las comunidades de palmas. Específicamente se busca responder las siguientes preguntas, tanto a escala regional (entre sitios) como a escala local (dentro de un mismo sitio): (i) ¿Cuál es la importancia relativa de las variables ambientales y la estructura espacial sobre la composición, riqueza, diversidad y abundancia? (ii) Dentro de las variables ambientales, ¿cuáles son los determinantes más relevantes y cuál es la importancia relativa del clima, el suelo y la estructura de la vegetación? (iii) ¿Existe una correspondencia entre los factores que determinan los patrones de diversidad a escala regional con aquellos que los determinan a escala local?

**Cuadro 1.** Variables predictivas usadas para explicar la riqueza de especies, la diversidad alfa de Fisher, la abundancia total y la composición de especies en las comunidades de palmas de la Península de Yucatán.

Abreviatura	Variable explicativas (unidades)
<i>Climáticas</i>	
Te_med	Temperatura media anual (°C).
Te_est	Estacionalidad de la temperatura, i.e. desviación estándar de los valores mensuales promedio (°C).
Te_Tfrio	Temperatura promedio en el trimestre más frío (°C).
PP_anual	Precipitación anual (mm año <sup>-1</sup> ).
PP_est	Estacionalidad de la precipitación, i.e. coeficiente de variación de los valores mensuales (mm).
PP_Tseco	Precipitación en el trimestre más seco (mm).
PP_Tcal	Precipitación en el trimestre más cálido (mm).
PP_Tfrio	Precipitación en el trimestre más frío (mm).
<i>Edafo-topográficas</i>	
ALTI	Altitud del punto central del transecto (m snm).
M_TOP	Microtopografía, i.e. diferencia entre el punto más elevado y el punto más bajo del transecto (m).
PROF	Profundidad del suelo (cm).
HOJ	Grosor de la capa de hojarasca (cm).
Cob_Roc	Cobertura rocosa (%).
pH	pH
HUM_SUE	Humedad del suelo (%).
CEN	Contenido de cenizas en el suelo (%)
EAC	Acidez intercambiable del suelo (cmol kg <sup>-1</sup> )
CEC	Capacidad de intercambio catiónico (cmol kg <sup>-1</sup> )
P	Cantidad de fósforo en el suelo (mg kg <sup>-1</sup> suelo)
<i>Estructura de la vegetación</i>	
Alt_dosel	Altura del dosel (m)
Cob_dosel	Cobertura del dosel (%)
DAP	Diámetro a la altura del pecho del árbol más alto (cm)
<i>Espaciales</i>	
Vectores PCNM	Obtenidos a partir de las coordenadas UTM (X, Y) de los transectos. Ver el procedimiento en materiales y métodos.

Todas las variables climáticas y la ALTI, se tomaron de la base de datos worldclim (Hijmans et al. 2005). Siguiendo la metodología descrita por Balslev et al. (2010), las variables pH, HUM, CEN, EAC, CEC y P, se obtuvieron de los análisis de laboratorio de las muestras de suelo tomadas en los transectos; las variables restantes se midieron directamente en campo.

## MÉTODOS

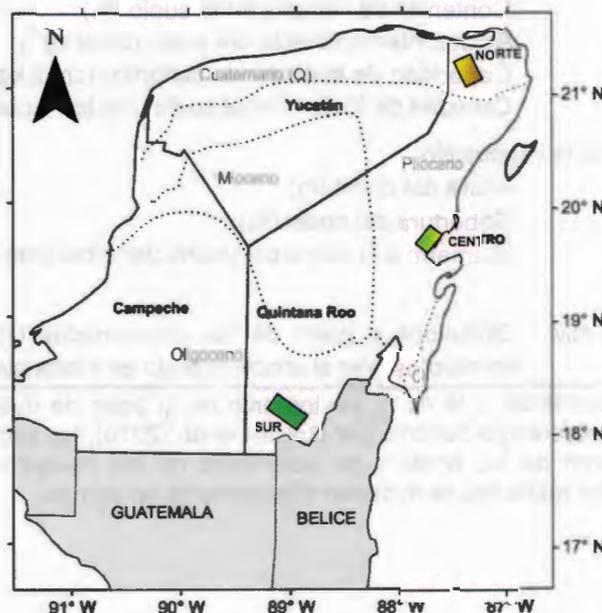
### Área de estudio

El estudio se realizó en la parte este de la PY, México (Fig. 1). El clima en el área es cálido subhúmedo con lluvias en verano; la temperatura media anual es de 26°C y el rango de

precipitación media anual varía de 1000–1500 mm, con tendencia creciente en sentido norte-sur (Herrera-Sansores 2011). El relieve es semiplano, con una altitud promedio de 10 msnm y algunas colinas que no rebasan los 250 m (Lugo-Hubp et al. 1992; Tello y Castellanos 2011). Los suelos son de origen calizo, generalmente jóvenes, poco desarrollados y con profundidades menores a 25 cm (Bautista y Palacio 2005). La selva mediana subperennifolia es el tipo de vegetación dominante, con árboles entre 10–25 m de altura, y una pérdida del follaje en el 25–50% de los árboles durante la época seca del año; en la parte norte del gradiente, se localiza la selva mediana subcaducifolia, con pérdida del follaje en el 50–75% de los árboles, mientras que en el extremo sur se localiza la selva mediana perennifolia, con pérdida del follaje en <5% de los árboles (Miranda 1958; Ek-Díaz 2011).

### Diseño de muestreo y medición de variables

Las unidades de muestreo fueron transectos lineales de 5×500 m, cada uno dividido en 100 subunidades de 5×5 m (Balslev et al. 2010). Se establecieron 45 transectos a lo largo de un gradiente ambiental: 15 en la selva subcaducifolia, 14 en la selva subperennifolia y 16 en la selva perennifolia. Los transectos fueron ubicados en áreas con la menor perturbación antropogénica reciente y con la presencia de al menos una especie de palma (Fig. 1).



**Fig. 1.** Ubicación del área de estudio. Se muestran los tres sitios de muestreo con características distintivas de clima, tipo de vegetación y edad geológica de los sedimentos. Las líneas punteadas muestran áreas con diferente edad geológica (Bautista et al. 2011; Lugo-Hubp et al. 1992). Los tipos de vegetación son (Miranda, 1958; Ek-Díaz 2011): selva mediana subcaducifolia (sitio norte), selva mediana subperennifolia (sitio centro), selva mediana perennifolia (sitio sur).

En cada una de las subunidades de 5×5 m, se contabilizaron todos los individuos de palmas, clasificándolos en uno de cuatro estadios de desarrollo: plántulas, juveniles, subadultos o adultos. Las plántulas son individuos pequeños con hojas aún sin dividirse; los juveniles son suficientemente desarrollados para portar hojas divididas, pero aún no han iniciado su reproducción; los subadultos son casi del mismo tamaño que los adultos, pero sin órganos reproductivos; los adultos son aquellos individuos que han alcanzado la etapa reproductiva (Balslev et al. 2010). Cada individuo se identificó a nivel de especie basados en el listado de Quero y Flores (2004), actualizado con la nomenclatura de Govaerts y Dransfield (2005). Para estimar la diversidad por transecto se calculó el índice alfa de Fisher, utilizando el paquete EstimateS (Colwell 2005). De las variables ambientales (Cuadro 1) registradas para cada transecto, las climáticas fueron tomados de la base de datos WorldClim (<http://www.worldclim.org>) con una resolución de ca. 1 km<sup>2</sup> (Hijmans et al. 2005), mientras que las variables restantes fueron registradas en campo conforme al procedimiento descrito por Balslev et al. (2010).

Para evaluar el efecto de la estructura espacial, se usaron las coordenadas UTM (Universal Transverse Mercator) del punto medio de cada transecto. Utilizando exclusivamente estas coordenadas UTM se generó un conjunto de variables espaciales, mediante el método de coordenadas principales de matrices vecinas (PCNM, Principal Coordinates of Neighbor Matrices) propuesto por Borcard y Legendre (2002). Dado que las variables espaciales (vectores PCNM's) no presentan correlación entre ellas, pueden utilizarse como variables explicativas para evaluar el efecto de la estructura espacial en datos ecológicos, sin problemas de multicolinealidad (Borcard y Legendre 2002). A partir de las coordenadas de los 45 transectos de este estudio, el análisis de PCNM produjo 22 vectores PCNM de los cuales sólo el primero resultó con valores positivos y una autocorrelación espacial significativa. Adicionalmente, se calcularon los vectores PCNM dentro de cada sitio para hacer el análisis a escala local, resultando que el número de ellos con valores positivos y una autocorrelación espacial significativa fueron: tres en la selva subcaducifolia, cinco en la selva subperennifolia y tres en la selva perennifolia (Fig. S1). La prueba de significancia sobre los vectores PCNM se hizo a través del estadístico de prueba I de Moran con  $P < 0.05$  (Borcard et al. 2011). Los cálculos se hicieron utilizando la biblioteca PCNM del programa R (R Development Core Team 2011).

### Peso relativo del ambiente versus la estructura espacial

La evaluación, a escala regional, del efecto de las variables explicativas sobre cada variable-respuesta (composición, riqueza, diversidad alfa de Fisher y abundancia), se hizo por medio del enfoque de partición de la variación (Borcard et al. 2004; Legendre 2008), utilizando los datos de los 45 transectos. En la partición de la variación total de cada variable-respuesta, se consideraron dos grupos de variables explicativas: el ambiente y la estructura espacial.

El cálculo de los componentes de la partición, para cada variable-respuesta, se hizo en tres pasos: (i) Para obtener la variación explicada por el ambiente ( $R_{Amb}^2$ ), se ajustó en cada caso un modelo de regresión lineal sobre: (a) la riqueza de especies, (b) la diversidad y (c) la abundancia, usando como variables explicativas las variables climáticas, edafotopográficas y de estructura de la vegetación (Cuadro 1). Por otro lado, la evaluación del efecto de dichas variables ambientales sobre (d) la composición de especies se hizo utilizando el análisis de correspondencias canónicas (CCA, canonical correspondence analysis), el cual permite asociar los patrones de variación en la composición de especies con los mejores determinantes ambientales (ter Braak 1986). La selección de variables en la regresión y en el CCA se hizo con el procedimiento backward, usando adicionalmente los factores de inflación de la varianza en el CCA (Zar 2010; Borcard et al. 2011). En estos análisis, la matriz ambiental inicial fue de dimensión 45×22, que corresponden a los 45 transectos y a las 22 variables ambientales (Cuadro 1); la matriz  $Y$ , de composición de especies con datos de abundancia, tuvo 45 filas (transectos) y 11 columnas (especies). (ii) Para obtener la variación explicada por la estructura espacial ( $R_{Esp}^2$ ) sobre cada variable-respuesta se hicieron los mismos análisis que en el paso (i), pero utilizando los vectores PCNM (variables espaciales) como variables explicativas. (iii) Finalmente se ajustó un modelo de regresión (o de CCA) que tuvo como componentes todas las variables ambientales y espaciales significativas, para obtener la variación total explicada por el modelo ( $R_{Amb+Esp}^2$ ). Los componentes de la partición de la variación se calcularon con las siguientes expresiones:  $U_{Amb} = R_{Amb+Esp}^2 - R_{Esp}^2$ ;  $U_{Esp} = R_{Amb+Esp}^2 - R_{Amb}^2$ ;  $Comb = R_{Amb+Esp}^2 - U_{Amb} - U_{Esp}$ , donde  $U_{Amb}$  es la variación explicada únicamente por el ambiente;  $U_{Esp}$  es la variación explicada únicamente por la estructura espacial y  $Comb$  es el efecto combinado ambiente-espacio.

## **Evaluación del efecto de las variables ambientales sobre los patrones de diversidad**

La evaluación del efecto de las variables ambientales individuales sobre la riqueza, diversidad y abundancia de palmas se hizo mediante el análisis de regresión y en el caso de la variación en la composición de palmas, se utilizó el análisis de correspondencias canónicas (CCA), ambos análisis descritos en el paso (i) de la sección anterior.

En las comunidades de palmas de la selva subcaducifolia y subperennifolia, *Thrinax radiata* concentró más del 48% del total de individuos, y en la selva perennifolia, *Cryosophila stauracantha* concentró el 75%. Dado que se ha documentado que las especies dominantes, en términos de abundancia y frecuencia, desempeñan un papel fundamental en la estructura de la mayoría de los ecosistemas (Gaston y Fuller 2008), se evaluó por separado el efecto de las variables ambientales sobre la abundancia total y sobre la abundancia de la especie dominante, con la finalidad de analizar la influencia de la especie dominante sobre los resultados observados a nivel comunitario. Por otro lado, dado que se ha reportado que el efecto de las variables ambientales sobre la abundancia a nivel comunitario puede cambiar dependiendo del estadio de desarrollo de los individuos (Kristiansen et al. 2009; Dupuy et al. 2012), se realizaron dos análisis de regresión complementarios sobre la abundancia: uno para plántulas y juveniles, y otro para adultos y subadultos. Estos resultados se compararon con los obtenidos para el análisis de la abundancia considerando los individuos de todos los estadios de desarrollo.

## **Evaluación del efecto de la escala**

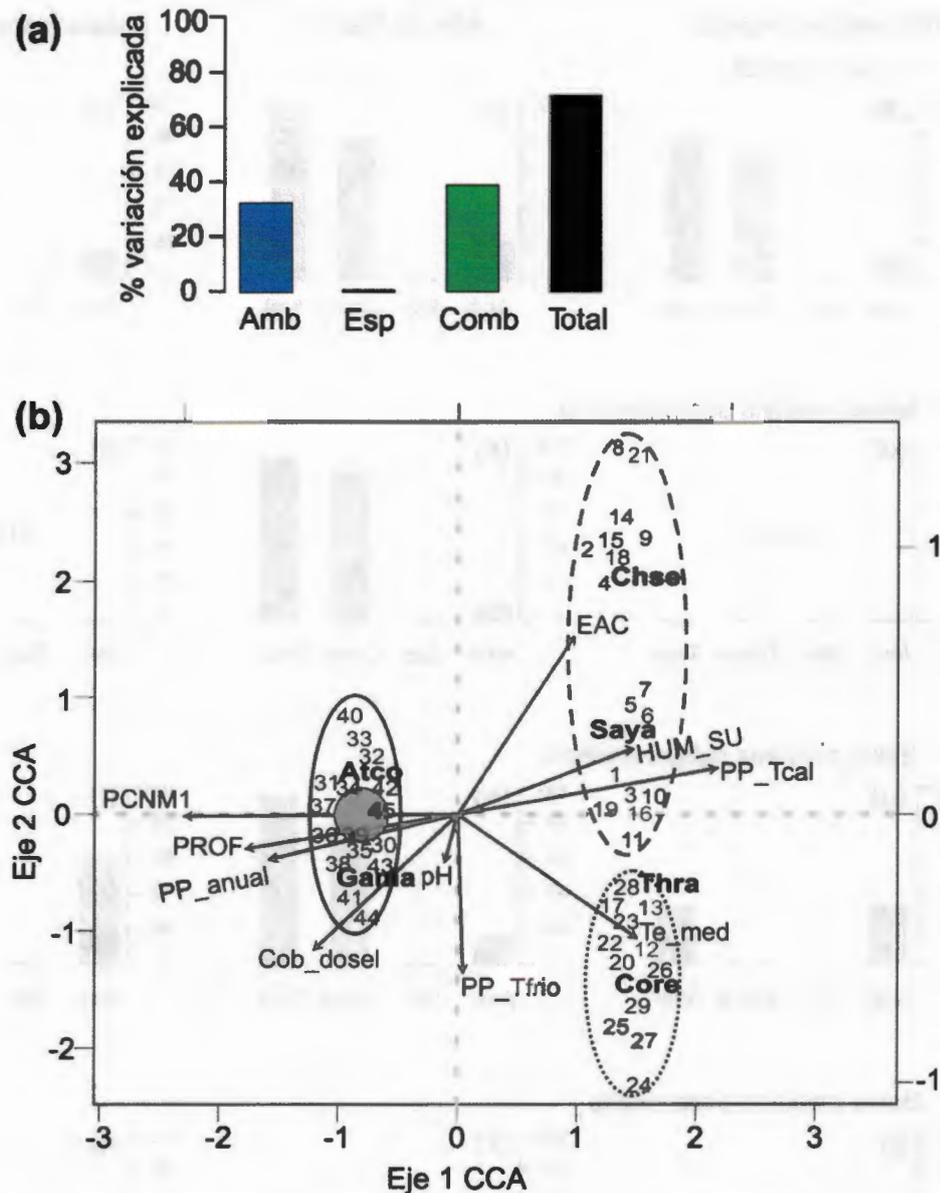
El efecto de la escala sobre los factores que determinan (i) la riqueza, (ii) la diversidad y (iii) la abundancia de palmas, se evaluó por medio de los análisis descritos para la evaluación a escala regional (i.e., regresión múltiple, partición de la variación), pero considerando únicamente los datos provenientes de cada sitio. A escala local, se probaron únicamente las variables ambientales que resultaron significativas a escala regional; como variables espaciales, se utilizaron los vectores PCNM positivos con una autocorrelación espacial significativa (Fig. S1) generados para cada sitio. En los análisis de regresión a escala regional y local, se probó la normalidad de la variable dependiente, haciendo las transformaciones apropiadas [ $\log(x)$ ,  $\log(x+1)$ , raíz cuadrada( $x$ )], en caso necesario (Zar 2010). Los cálculos se hicieron utilizando el programa R (R Development Core Team 2011).

No se evaluó la variación de la composición de especies dentro de cada sitio, debido a la variación mínima de la identidad de especies dentro de los mismos.

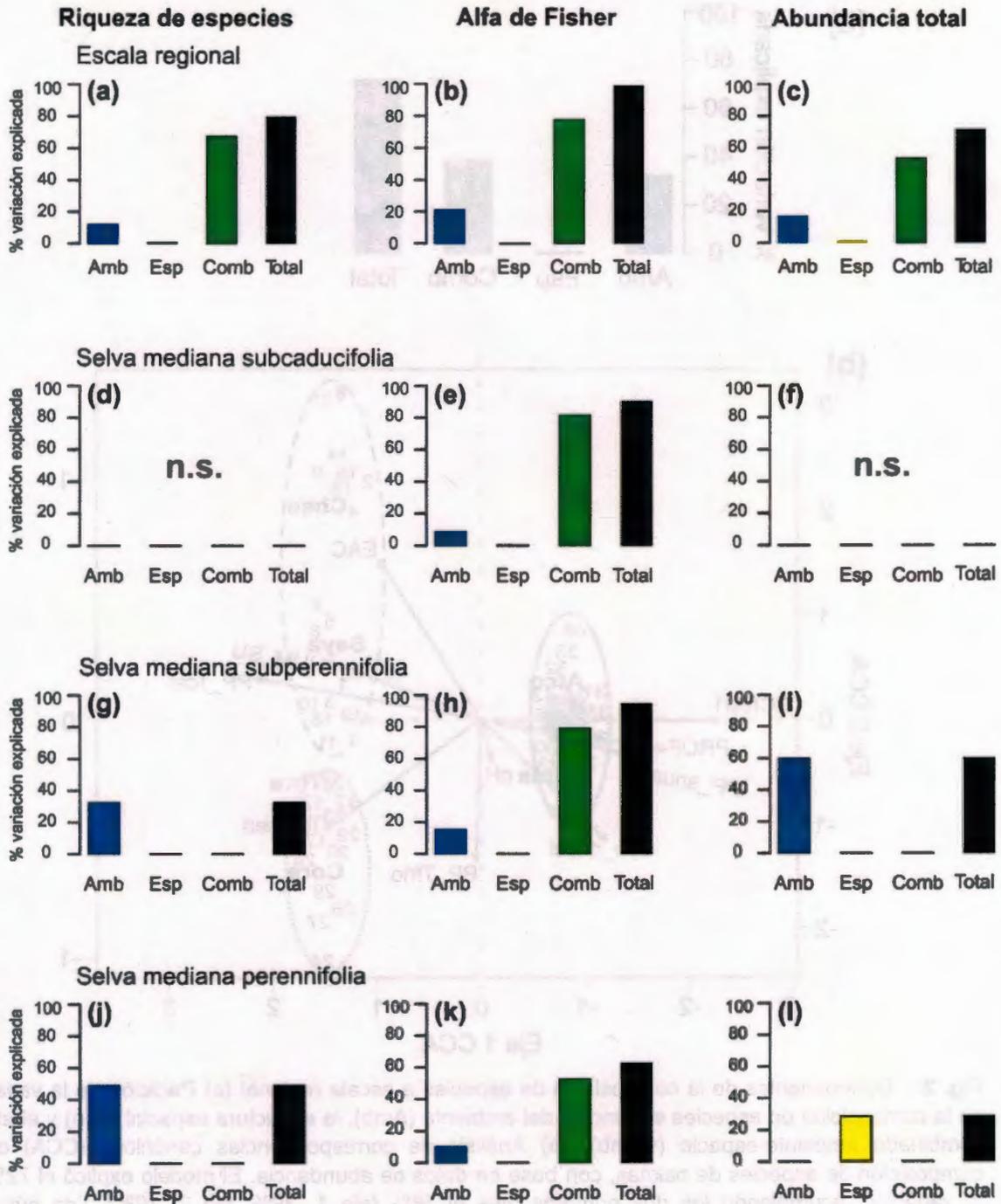
## **RESULTADOS**

### **Efecto del ambiente versus la estructura espacial sobre la composición, riqueza, diversidad y abundancia de palmas a escala regional**

En la evaluación del efecto del ambiente y de la estructura espacial, consistentemente el efecto más relevante sobre las cuatro variables-respuesta (Figs. 2a, 3a, 3b, 3c) fue el efecto combinado del ambiente y el espacio (39–78%), seguido del efecto exclusivamente ambiental (12–33%) y del efecto exclusivamente de la estructura espacial ( $\leq 1\%$ ); sin embargo, la diferencia entre el efecto exclusivamente ambiental y la combinación ambiente-espacio, fue menor en la composición que en cualquiera de las otras variables-respuesta. El mayor valor del efecto exclusivamente ambiental se observó sobre la composición de especies (33%; Fig. 2a), mientras que el efecto combinado (ambiente-espacio) presentó el mayor valor sobre la diversidad alfa de Fisher (78%; Fig. 3b). En todos los casos, el modelo explicó al menos el 71% de la variación total de la variable-respuesta.



**Fig. 2.** Determinantes de la composición de especies a escala regional **(a)** Partición de la variación en la composición de especies en función del ambiente (Amb), la estructura espacial (Esp) y el efecto combinado ambiente-espacio (Comb). **(b)** Análisis de correspondencias canónicas (CCA) de la composición de especies de palmas, con base en datos de abundancia. El modelo explicó el 72% de la variación, acumulando los dos primeros ejes el 58% (eje 1, 39%; eje 2, 19%). Los números representan los transectos muestreados: 1–15, en la selva mediana subcaducifolia (elipse con línea discontinua); 16–29, en la selva mediana subperennifolia (elipse con línea punteada); 30–45, en la selva mediana perennifolia (elipse con línea continua). Las especies en la gráfica se abreviaron como sigue: **Chse**, *Chamaedorea seifrizii*; **Saya**, *Sabal yapa*; **Thra**, *Thrinax radiata*; **Core**, *Coccothrinax readii*; **Atco**, *Attalea cohune*; y **Gama**, *Gaussia maya*; adicionalmente, *Cryosophila stauracantha*, *Chamaedorea oblongata*, *Sabal mauritiiformis*, *Desmoncus orthacanthos* y *Bactris major* se concentraron en el área que corresponde al círculo sombreado dentro de la selva perennifolia.



**Fig. 3.** Partición de la variación en la riqueza de especies, la diversidad alfa de Fisher y la abundancia de palmas en función del ambiente (Amb), la estructura espacial (Esp) y el efecto combinado ambiente-espacio (Comb), a escala regional (a–c) y a escala local (d–l). La notación “n.s.” significa que la regresión no fue significativa.

## Determinantes ambientales de la composición, riqueza, diversidad y abundancia de palmas a escala regional

El análisis de ordenación para la composición de especies formó claramente tres grupos (Fig. 2b), que corresponden a los tres sitios de las comunidades de palmas analizadas. *Sabal yapa* y *Chamaedorea seifrizii* se asociaron a la selva subcaducifolia y *Coccothrinax readii*, a la selva subperennifolia; mientras que *Thrinax radiata*, se ubicó entre la selva subcaducifolia y la selva subperennifolia. Todas las especies restantes se asociaron a la selva perennifolia. De todas las posibles variables explicativas (Cuadro 1), se seleccionaron 10 de ellas en el modelo de CCA más parsimonioso (los vectores en la Fig. 2b), que en conjunto explicaron 72% de la variación en la composición de especies. Al considerar exclusivamente los grupos de variables ambientales (Apéndice, Fig. S2a), las que contribuyeron con mayor fuerza para explicar esta variación fueron las climáticas (24%) y la combinación clima-suelo (18%). Las variables individuales más relevantes, con base en la prueba de contribución marginal, fueron: la precipitación en el trimestre más cálido, la acidez intercambiable del suelo y la cobertura del dosel; también tuvieron una contribución importante la precipitación anual y la precipitación en invierno (Apéndice, Cuadro S2).

En el caso de la riqueza de especies, al comparar mediante el análisis de partición de la variación el peso relativo de cada uno de los grupos de variables ambientales (Apéndice, Fig. S2b), se observó una mayor influencia de las variables climáticas (66%), siendo más relevantes la temperatura media en el trimestre más frío y la precipitación en el trimestre seco (Cuadro 2).

Para la diversidad alfa de Fisher (Apéndice, Fig. S2d), el efecto más importante fue el de la combinación clima-suelo (78%), seguido de una contribución importante del grupo de variables exclusivamente climáticas (18%). De esta combinación de variables, la precipitación en el trimestre más cálido fue claramente la variable individual con mayor peso; sin embargo, en segundo lugar fue importante la influencia de otras variables climáticas y la humedad del suelo, con contribuciones muy similares entre ellas (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Coeficientes de regresión estandarizados para predecir la riqueza de especies, la diversidad alfa de Fisher y la abundancia total de palmas a partir de variables ambientales en dos escalas espaciales (regional y local).

Variable- respuesta	Variable explicativa	Escala regional (n=45)	Escala local (25–35 km de extensión)		
			Subcaducifolia (n=15)	Subperennifolia (n=14)	Perennifolia (n=16)
Riqueza de especies		(R <sup>2</sup> =0.792)	n.s.	(R <sup>2</sup> =0.324)	(R <sup>2</sup> =0.489)
	Te_med	-1.520*			-1.273**
	Te_Tfrio	2.208***			1.197*
	PP_anual	0.433***			
	PP_Tseco	-1.098***			
	CEC	0.322**			0.398 n.s.
	P	-0.325***		-0.613*	-0.609*
Alfa de Fisher		(R <sup>2</sup> =0.988)	(R <sup>2</sup> =0.901)	(R <sup>2</sup> =0.951)	(R <sup>2</sup> =0.625)
	Te_med	0.328***	0.275 n.s.	0.429**	0.977 n.s.
	PP_anual	0.264***	0.849**	-3.153**	
	PP_Tseco	0.387***	0.429*	0.987**	
	PP_Tcal	-0.814***		4.805**	
	PP_Tfrio	-0.373***		2.349*	
	pH	-0.044 n.s.	0.417*		-0.353 n.s.
	HUM_SUE	-0.124***	-0.199 n.s.	-0.930**	-0.666*
ALTITUD	0.372 n.s.	-0.199 n.s.		1.162 n.s.	
Abundancia total		(R <sup>2</sup> =0.704)	n.s.	(R <sup>2</sup> =0.599)	n.s.
	Te_Tfrio	-0.987***			
	PP_Tfrio	0.813***			
	CEN	0.191 n.s.			
	M_TOP	-0.454**			
	Cob_dosel	0.266**			
	DAP	0.362**		0.794**	

Las abreviaturas de las variables explicativas se describen en el Cuadro 1. Para cada modelo de regresión (múltiple), se reporta la estimación de los parámetros incluidos y la varianza explicada por el modelo a través del coeficiente de determinación ajustado (R<sup>2</sup>). Niveles de significancia: \*\*\*P<0.001; \*\*P<0.01; \*P<0.05; n.s.: no significativa.

Para explicar la abundancia total (Fig. S2c), los tres grupos de variables ambientales tuvieron una contribución aproximadamente balanceada (clima, 20%; edafo-topografía, 13%; estructura de la vegetación, 11%). Las variables individuales con mayor contribución para explicar la abundancia fueron la temperatura media y la precipitación, ambas en el trimestre más frío, aunque con contribuciones importantes de la microtopografía y dos variables de la estructura de la vegetación: diámetro a la altura del pecho del árbol más alto y cobertura del dosel (Cuadro 2). En la evaluación del efecto de la especie dominante sobre los patrones de

abundancia observados, la mayoría de las variables (excepto el diámetro del árbol más alto) que explicaron significativamente la abundancia total, explicaron también la abundancia de la especie dominante, con magnitud y sentido similares (Cuadro 3).

**Cuadro 3.** Coeficientes de regresión estandarizados para predecir la abundancia total de palmas y la abundancia de la especie dominante a partir de variables ambientales.

Variable explicativa	Abundancia total	Abundancia de la especie dominante
	(R <sup>2</sup> =0.704)	(R <sup>2</sup> =0.809)
Te_Tfrio	-0.987***	-0.460**
PP_Tfrio	0.813***	0.626***
CEN	0.191 n.s.	0.501***
M_TOP	-0.454**	-0.242*
HUM_SUE		0.394**
PROF		0.221 n.s.
Cob_dosel	0.266**	0.243**
DAP	0.362**	
Alt_dosel		0.260*

El significado de las abreviaturas se encuentra en el Cuadro 1. La comparación entre ambas variables-respuesta se hizo solamente a escala regional. Niveles de significancia: \*\*\* $P < 0.001$ ; \*\* $P < 0.01$ ; \* $P < 0.05$ ; n.s.: no significativa.

Por otro lado, en la comparación de los determinantes de la abundancia de individuos respecto a su estadio de desarrollo, se observó un patrón similar considerando los individuos de todos los estadios de desarrollo (plántulas y juveniles + adultos y subadultos), con relación al patrón de únicamente plántulas y juveniles (Cuadro 4). En cambio, las dos principales variables que explicaron la abundancia de adultos y subadultos (temperatura media anual y estacionalidad de la temperatura), no fueron relevantes para explicar la abundancia de plántulas y juveniles ni la abundancia total.

**Cuadro 4.** Coeficientes de regresión estandarizados para predecir la abundancia total de palmas a partir de variables ambientales en dos categorías de estadio de desarrollo: a) juveniles y plántulas y b) adultos y subadultos.

Variable dependiente	Variable explicativa	Todas las edades	Juveniles y plántulas	Adultos y subadultos
Abundancia total		(R <sup>2</sup> =0.704)	(R <sup>2</sup> =0.703)	(R <sup>2</sup> =0.621)
	Te_med			-1.647***
	Te_est			-1.298***
	Te_Tfrio	-0.987***	-0.942***	
	PP_Tfrio	0.813***	0.775***	
	CEN	0.191 n.s.	0.224 n.s.	
	M_TOP	-0.454**	-0.442**	-0.515***
	P			0.275**
	Cob_dosel	0.266**	0.282**	
DAP	0.362**	0.332**	0.577***	

El significado de las abreviaturas se encuentra en el Cuadro 1. La comparación de la abundancia total en los diferentes estadios de desarrollo, se hizo solamente a escala regional. Niveles de significancia: \*\*\* $P < 0.001$ ; \*\* $P < 0.01$ ; \* $P < 0.05$ ; n.s.: no significativa.

### Efecto de la escala

Al comparar el peso relativo del ambiente y la estructura espacial en las escalas regional y local, se observó que la diversidad alfa de Fisher (Figs. 3b vs 3e, h, k) mostró un patrón similar en ambas escalas, mientras que la riqueza de especies (Figs. 3a vs 3d, g, j) y la abundancia total (Figs. 3c vs 3f, i, l) mostraron diferencias importantes.

A escala local, se observaron también diferencias del peso relativo del ambiente y la estructura espacial dependiendo del tipo de vegetación: la diversidad alfa de Fisher mostró un patrón similar en los tres tipos de vegetación (Figs. 3e, h, k), la riqueza de especies solamente mostró un patrón similar entre la selva subperennifolia y la selva perennifolia (Figs. 3d, g, j), mientras que la abundancia mostró un patrón diferente en cada tipo de vegetación (Figs. 3f, i, l).

Considerando sólo aquellas variables ambientales individuales incluidas en el modelo de regresión significativo a escala regional (Cuadro 2), las que explicaron con mayor fuerza la alfa de Fisher en la selva subcaducifolia y la selva subperennifolia (los sitios más secos en el gradiente) pertenecen al grupo de variables climáticas y edafotopográficas, mientras que en la selva perennifolia (el sitio más húmedo) la variable que fue significativa pertenece al grupo de variables edafotopográficas (humedad del suelo). Para el caso de la riqueza de especies, la cantidad de fósforo en el suelo apareció como variable importante para explicarla tanto en

la selva subperennifolia como en la selva perennifolia, aunque en la última comunidad también fueron importantes dos variables climáticas (temperatura media anual y temperatura media en invierno); el análisis de regresión en la selva subcaducifolia para la riqueza de especies, no resultó significativa. Por último, para la abundancia, la regresión sólo fue significativa con respecto a las variables ambientales en la selva subperennifolia, siendo el diámetro a la altura del pecho del árbol más alto, como una medida indirecta de la estructura de la vegetación, la única variable explicativa con significancia estadística (Cuadro 2).

## DISCUSIÓN

### **Peso relativo del ambiente y la estructura espacial sobre los patrones de diversidad a escala regional**

El mayor efecto de la combinación ambiente-espacio (39–78%), seguido del efecto exclusivamente ambiental (12–33%), sobre la composición, riqueza, diversidad alfa de Fisher y abundancia de palmas, sugiere que las variables ambientales están estructuradas espacialmente (Borcard y Legendre 2002) a lo largo del gradiente ambiental donde fueron ubicados los transectos. Este gradiente ambiental norte-sur está definido con base en la precipitación anual, con contribuciones importantes de la profundidad del suelo y la cobertura del dosel (Sánchez e Islebe 2002, Bautista et al. 2011; Apéndice, Cuadro S1).

Las diferencias en riqueza y composición de especies entre la porción septentrional más seca y la porción meridional húmeda del gradiente también han sido reportadas a partir del estudio de otros grupos biológicos, i.e., leguminosas (Duno-de-Stefano et al. 2012), especies arbóreas (Ibarra-Manríquez et al. 2002), y anfibios y reptiles (Lee 1980). Varios autores coinciden que la PY puede ser dividida en un distrito biogeográfico septentrional y otro meridional (Ibarra-Manríquez et al. 2002; Duno-de-Stefano et al. 2012). El primero incluye la selva subcaducifolia y subperennifolia, mientras que el segundo incluye la selva perennifolia, del presente estudio. Los resultados encontrados en riqueza y composición de especies de palmas, apoyan esta subdivisión biogeográfica. Además, algunas especies de palmas son características de alguno de estos distritos biogeográficos, asociados a determinadas características del suelo: *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii* se restringen al distrito septentrional caracterizado por suelos litosoles, mientras que *Attalea cohune* se distribuye sólo en el distrito meridional en áreas con suelos orgánicos, más profundos y con drenaje deficiente (Sánchez e Islebe 2002).

Con relación al peso relativo de las variables ambientales y la estructura espacial sobre la variación en la composición de especies de palmas, los resultados a escala regional del presente estudio, coinciden con evaluaciones en la región amazónica (ca. 400 km de extensión geográfica); en ambos casos se ha encontrado que el efecto combinado ambiente-espacio tiene una importancia relativa similar (39%). Sin embargo, en el Amazonas el efecto exclusivamente de la estructura espacial, tuvo una contribución mucho mayor (Vormisto et al. 2004; Normand et al. 2006). El mayor peso relativo del efecto exclusivamente espacial en la región Amazónica con relación al encontrado en la PY, puede explicarse por la presencia de un mayor número de barreras físicas (e.g. ríos y pequeñas colinas) entre los sitios amazónicos que limitan la dispersión y que influyen la composición de las especies de palmas (Vormisto et al. 2004; Normand et al. 2006). Por otro lado, puesto que los sitios de muestreo en la PY se localizaron a lo largo de un gradiente ambiental (Bautista et al. 2011; Sánchez e Islebe 2002), cualquier posible efecto de la dispersión limitada correlacionado con el efecto de las variables ambientales, se refleja en el efecto combinado del ambiente y la estructura espacial. Lo anterior sugiere que en la Península de Yucatán, la posible limitación a la dispersión de algunas especies de palmas (e.g. *Thrinax radiata*, *Coccothrinax readii* hacia el sur y *Attalea cohune* hacia el norte) está impuesta por las condiciones contrastantes de clima y suelo entre la parte septentrional y la parte meridional (Apéndice, Cuadro S1).

Una forma de profundizar en el entendimiento del efecto de los factores ambientales (principalmente el clima) y de la estructura espacial (ésta última como una medida indirecta de la dispersión limitada, Bjorholm et al 2005, 2006; Eiserhardt et al. 2013), es contrastando los patrones de distribución particulares (taxones en la PY) y globales. Por ejemplo, se considera que el género *Chamaedorea*, es originario de ambientes húmedos en Centroamérica (Henderson et al. 1995), donde alcanza su mayor riqueza de especies (Apéndice, Fig. S3). De las dos especies encontradas en el área de estudio, *C. oblongata* se distribuye en lugares húmedos, desde Nicaragua hasta México (en los estados de Campeche, Quintana Roo, Chiapas, Oaxaca y Veracruz), mientras que *C. seifrizii* se distribuye en lugares con climas más secos y estacionales desde la costa Atlántica de Centroamérica hasta la PY, y la Península de Florida (Quero 1994; Henderson et al. 1995). Esta preferencia ambiental de la distribución global de *C. oblongata* y de *C. seifrizii* es consistente con su distribución actual en la PY (Quero y Flores 2004).

Dadas las condiciones climáticas de menor humedad y suelos menos desarrollados en la porción septentrional de la PY con respecto a la porción meridional, es posible que la

ausencia de *C. oblongata* en la parte septentrional se deba en mayor medida a las restricciones ambientales (efecto ambiental). Adicionalmente, puede plantearse la hipótesis de que no es la falta de tiempo evolutivo para dispersarse (dispersión limitada) lo que explica la ausencia de *C. oblongata* en la porción septentrional de la PY, puesto que esta especie ha logrado colonizar sitios más norteños (norte de Veracruz, México; Quero 1994), que se encuentran a distancias mayores de su área de origen (Centroamérica); sin embargo, para poner a prueba esta hipótesis sobre el peso relativo del ambiente y la dispersión limitada en la distribución de *C. oblongata*, se necesitan estudios más detallados.

Por otro lado, en la riqueza, la diversidad y la abundancia (Figs. 2a, 3a, 3b, 3c) se observó el mismo patrón del efecto ambiental y la estructura espacial, que lo observado sobre la composición de especies, pero con una contribución aún mayor de la combinación ambiente-espacio. Diversos autores han planteado que los procesos que operan para definir la composición y la riqueza de especies ocurren principalmente en escalas espaciales y temporales amplias, relacionados con la dispersión limitada, mientras que los que definen la abundancia ocurren a escala local y en tiempo ecológico, relacionados con los requerimientos de nicho (Svenning 2001; Begon et al., 2006; Normand et al. 2006; Lomolino et al. 2010). Por lo que se esperaría un mayor efecto exclusivamente de la estructura espacial sobre la composición que sobre la riqueza, la diversidad y la abundancia (en ese orden), mientras que por el contrario, un mayor efecto exclusivamente ambiental sobre la abundancia, la diversidad, la riqueza y la composición de especies (Vormisto et al. 2004; Normand et al. 2006; Bjorholm et al. 2008; Eiserhardt et al. 2011).

No obstante, los patrones similares del peso relativo del ambiente y el espacio sobre las cuatro variables-respuesta analizadas en este estudio, pueden interpretarse como consecuencia de que la mayor parte del efecto ambiental asociado a los patrones de diversidad, está estructurado espacialmente a lo largo del gradiente ambiental; asimismo, se tiene un porcentaje bajo de la variación en los patrones que es explicado por el efecto exclusivamente ambiental (no estructurado espacialmente) y un porcentaje prácticamente nulo del efecto exclusivamente espacial. Es decir, el efecto del gradiente ambiental descrito previamente por otros autores (Bautista et al. 2011; Sánchez e Islebe 2002), lo que lleva implícito un efecto combinado del ambiente y el espacio, es decisivo sobre los patrones de diversidad de palmas en el área de estudio. Por otro lado, cuando el análisis se acota al efecto de las variables ambientales, se observan diferencias del peso relativo del clima, las

variables edafotopográficas y la estructura de la vegetación, dependiendo de la variable-respuesta analizada.

### **Efecto de las variables climáticas, edafotopográficas y de estructura de la vegetación sobre los patrones de diversidad de palmas a escala regional**

Dentro de los factores ambientales, fueron las variables climáticas, las edafotopográficas y la combinación de ambas (clima-suelo) las que influenciaron con mayor fuerza las diferentes variables-respuesta (Apéndice, Fig. S2). Se observó un efecto dominante del clima sobre la riqueza y de la combinación clima-suelo sobre la diversidad, mientras que sobre la composición y la abundancia, se observó un efecto aproximadamente proporcional del clima, el suelo y la estructura de la vegetación. El clima tuvo una contribución importante sobre la riqueza y la composición de especies, (Apéndice, Fig. S2), lo que confirma que a escalas amplias el clima desempeña un papel importante en determinar qué especies de la región logran establecerse en una localidad, definiendo la riqueza y la composición (de Bello et al. 2012). Este resultado de la influencia predominante del clima sobre la riqueza de especies concuerda también con lo reportado de manera general para plantas vasculares (Gentry 1988) y de manera específica, para especies de palmas (Bjorholm et al. 2005). La aparición de una contribución también importante de las variables edafotopográficas, e incluso de la estructura de la vegetación sobre la composición, puede explicarse debido a que en este estudio ésta fue medida en términos de abundancia (y no sólo de presencia-ausencia), y se ha reportado que la abundancia es a su vez influenciada, por dichas variables ambientales (Svenning 2001).

Analizadas de forma individual, las variables más relevantes para explicar las diferencias en riqueza, a escala regional, fueron la precipitación anual, la temperatura media en invierno y la precipitación en época de sequía; mientras que para la variación en la composición de especies, las variables más relevantes fueron la precipitación (anual, en verano y en invierno), y en segundo lugar, la acidez del suelo y la cobertura del dosel (Apéndice, Cuadro S2). Este resultado coincide con el hecho de que la disponibilidad de agua, reflejada de manera indirecta en variables como la precipitación anual y su estacionalidad, han mostrado ser los determinantes principales de los patrones de riqueza y composición de especies de palmas a esta escala (Henderson 2002; Vormisto et al. 2004; Kristiansen et al. 2011).

Por otro lado, la abundancia es la variable-respuesta que recibió un efecto más balanceado de los grupos de variables ambientales (Apéndice, Fig. S2c). La contribución significativa de

las variables edafotopográficas y de estructura de la vegetación sobre la abundancia, está en concordancia con el hecho de que una vez que las especies superan el filtro climático y logran establecerse en una localidad, aumenta la influencia de las variables edafotopográficas (Chazdon 1996; Kristiansen et al. 2011; de Bello et al. 2012) y posiblemente de la disponibilidad de luz (influenciada por la cobertura del dosel de la vegetación circundante) para definir su abundancia (Svenning 2001). Asimismo, la relevancia de la precipitación y la temperatura media, ambas en invierno, como variables predictivas de la abundancia (Cuadro 3), sugiere que una menor estacionalidad de la precipitación en combinación con temperaturas invernales menores así como una mayor cobertura del dosel, favorece el incremento de la abundancia total en el área de estudio. Estas combinación de condiciones climáticas (i.e. mayor precipitación, menor temperatura, mayor cobertura vegetal) se presentan claramente en la unidad biogeográfica meridional, donde la abundancia total respecto a los otros dos sitios hacia el norte fue aproximadamente tres veces mayor; esto sugiere que las condiciones ambientales en el distrito meridional son más favorables para el desarrollo de las palmas y posiblemente de las plantas en general.

La influencia observada de la especie más abundante (Cuadro 3) en cada sitio y de los individuos en estadio de plántulas y juveniles (Cuadro 4) sobre los determinantes de los patrones generales de abundancia, resaltan que para explicar los patrones a nivel comunitario es necesario también fijar la atención en los patrones poblacionales de las especies individuales (Carson y Schnitzer 2008), en particular en las especies dominantes (abundantes y frecuentes) dada su importancia ecológica en la estructura y función de la mayoría de los ensambajes y ecosistemas (Gaston y Fuller 2008), así como en el estadio de desarrollo de los individuos (Kristiansen et al. 2009).

Finalmente, en el caso de la diversidad, como variable comunitaria que combina la riqueza y la abundancia, es posible que sus determinantes sean, en alguna medida, también una combinación de los determinantes de sus componentes. Tres de las variables relevantes para la riqueza y una de las variables relevantes para la abundancia, tuvieron un efecto significativo sobre la diversidad alfa de Fisher (Cuadro 2). Las variables individuales más importantes de estos grupos de variables ambientales revelan el papel de la cantidad de precipitación y de su estacionalidad a lo largo del año sobre la diversidad. No se ha encontrado en la literatura, evaluaciones del peso relativo del clima, el suelo y la estructura de la vegetación sobre los índices de diversidad en las comunidades de palmas.

### **Efecto de la escala**

La diversidad alfa de Fisher fue la única variable-respuesta que tuvo el mismo patrón de comportamiento en cuanto al peso relativo del ambiente y la estructura espacial tanto a escala regional como a escala local (Fig. 3b vs. e, h, k). Dicho patrón mostró que la variación observada es explicada principalmente por el efecto combinado de las variables ambientales y la estructura espacial, lo que puede indicar que a escala local (i.e., 25–35 km) las condiciones ambientales no están organizadas espacialmente al azar sino que presentan algún tipo de patrón (Borcard y Legendre 2002) como ocurre a escala regional. Es notable para el caso de la selva subcaducifolia (escala local), que dada la casi nula variación tanto de la riqueza como la abundancia entre transectos, éstas no pudieron explicarse a través de una asociación con sus variables ambientales; sin embargo, cuando se evalúa la diversidad, variable que mide en qué medida se reparte el total de individuos de la comunidad entre las especies presentes, sí se encontró una asociación significativa (Cuadro 2).

Para explicar la diversidad a escala local, la cantidad de precipitación y su distribución a lo largo del año, cuantificado de manera indirecta por la precipitación en las diferentes estaciones del año (época de secas, invierno y verano, Cuadro 2), tuvieron una gran relevancia en los dos sitios más secos del gradiente, mientras que en la selva perennifolia donde la precipitación es un factor menos limitante, las variables relacionadas con la precipitación no fueron significativas y sólo la humedad del suelo fue la variable predictiva significativa de la diversidad. Alternativamente, es posible que este resultado se deba a que las diferencias de precipitación entre los transectos de la selva perennifolia, no hayan tenido la suficiente variabilidad como en la selva subcaducifolia y subperennifolia, para explicar la variación de la diversidad.

Por otro lado, sobre la variación de la riqueza a escala local, las especies de palmas encontradas en la selva subcaducifolia y subperennifolia fue muy similar en los transectos analizados dentro de cada sitio, dando como resultado una variación entre transectos de la riqueza casi nula. Esto sugiere que las variables ambientales analizadas afectan muy poco la presencia (o ausencia) de las especies registradas en esos sitios. De hecho, sólo se encontró un efecto marginal y con sentido negativo de la cantidad de fósforo en el suelo con respecto a la riqueza, en la selva subperennifolia. En cambio, en la selva perennifolia, con un mayor número de especies y una ligera mayor variación de la riqueza entre transectos, las variables relevantes para explicar la riqueza fueron la temperatura y su estacionalidad, así como también la cantidad de fósforo presente en el suelo.

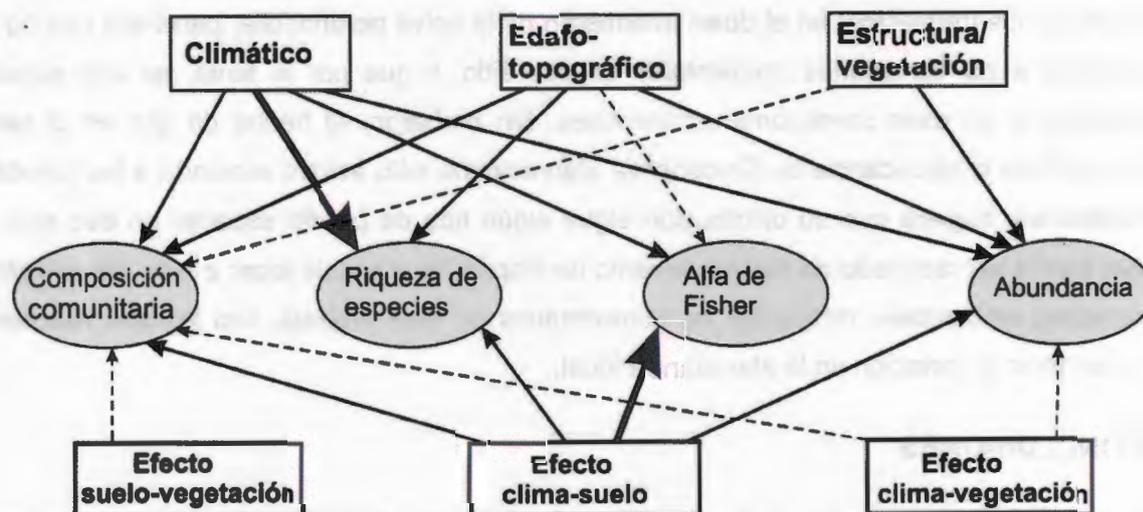
Con relación a la abundancia, a escala local las variables ambientales solo fueron significativas en la selva subperennifolia, siendo el diámetro a la altura del pecho del árbol más alto, que da una idea de la madurez del bosque, la única variable ambiental significativa. Esto podría deberse a la respuesta a la intensidad lumínica de las dos especies dominantes, *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii* (concentraron el 87% de los individuos, presentes en el 93% de los transectos), que alcanzan la etapa adulta en el dosel intermedio (Orellana y Ayora 1993). Por lo general, las especies que alcanzan la etapa adulta en el sotobosque o en el dosel intermedio, son más susceptibles a los rayos directos del sol (Svenning 2001), lo que implica que una vegetación circundante más robusta (>diámetro, >altura, >cobertura del dosel) genera condiciones más propicias para su desarrollo. Por otro lado, *Cryosophila stauracantha*, la especie dominante (concentró el 75% de los individuos y apareció en el 100% de los transectos) en el dosel intermedio de la selva perennifolia, pareciera que no es sensible a las variaciones ambientales en ese sitio, y que por lo tanto, es una especie generalista en esas condiciones ambientales. Sin embargo, el hecho de que en la selva perennifolia la abundancia de *Cryosophila stauracantha* sólo estuvo asociada a las variables espaciales, sugiere que su distribución sigue algún tipo de patrón espacial en ese sitio, lo que puede ser resultado de sus mecanismo de dispersión a escala local; o bien, de que otras variables ambientales relevantes no consideradas en este análisis, son las que realmente determinan la variación en la abundancia local.

## CONCLUSIONES

Se concluye que en el sistema de estudio analizado, la mayor parte de la variación ambiental está estructurada espacialmente (como consecuencia de la existencia del gradiente ambiental), con un porcentaje bajo de la variación que es explicada por el efecto exclusivamente ambiental (no estructurado espacialmente) y un porcentaje prácticamente nulo del efecto exclusivamente espacial. Es decir, el efecto del gradiente ambiental (Bautista et al. 2011; Sánchez e Islebe 2002), lo que lleva implícito una combinación del efecto ambiental y la estructura espacial, es rotundo. Dicho gradiente ambiental está caracterizado principalmente por las diferencias en la cantidad y estacionalidad de la precipitación y por la profundidad del suelo, que propician un ambiente con menor disponibilidad de agua para las plantas en el distrito biogeográfico septentrional, pero que aumenta gradualmente conforme se hace un desplazamiento hacia el distrito meridional.

Considerando únicamente la influencia de las variables ambientales a escala regional, se presenta una síntesis del efecto de los factores climáticos, edafotopográficos y de estructura

de la vegetación (efectos principales, recuadros superiores) así como de los efectos combinados de estos factores (recuadros inferiores) sobre las cuatro variables-respuesta analizadas en este estudio: composición, riqueza, diversidad alfa de Fisher y abundancia de palmas, representadas en los óvalos (Fig. 4). Se observó un efecto dominante del clima sobre la riqueza de especies de palmas y de la combinación clima-suelo sobre la diversidad alfa de Fisher. Las variables de estructura de la vegetación tuvieron una contribución importante sobre la abundancia y, en menor medida, sobre la composición. Las variables climáticas tuvieron una influencia importante ( $\geq 5\%$ ) sobre las cuatro variables-respuesta; asimismo, el efecto combinado del clima y el suelo tuvo una influencia significativa ( $\geq 5\%$ ) sobre las cuatro variables-respuesta.



**Fig. 4.** Efecto climático, edafo-topográfico y de estructura de la vegetación sobre la composición, la riqueza de especies, la diversidad alfa de Fisher y la abundancia de palmas. Las flechas con línea continua más gruesa indican un efecto del factor  $>65\%$  sobre la variable-respuesta; las flechas con línea continua delgada indican un efecto de 5–25%; finalmente, las flechas con línea discontinua indican un efecto  $\leq 3\%$ . Se observó un efecto combinado de los tres grupos de variables de 12% en la composición y de 18% en la abundancia.

Por último, al comparar el peso relativo del ambiente y el espacio sobre los patrones de diversidad a escala regional y a escala local, únicamente se encontró concordancia en los resultados observados para la diversidad alfa de Fisher; con la riqueza y la abundancia no se observó dicha correspondencia en ambas escalas.

## REFERENCIAS

- Alvarado-Segura, A.A., Calvo-Irabién, L.M., Duno de Stefano, R. & Balslev, H. 2012. Palm species richness, abundance and diversity in the Yucatan Peninsula, in a neotropical context. *Nordic Journal of Botany* 30: 613–622.
- Balslev, H., Navarrete, H., Paniagua-Zambrana, N., Pedersen, D., Eiserhardt, W.L. & Kristiansen, T. 2010. El uso de transectos para el estudio de comunidades de palmas. *Ecología en Bolivia* 45: 8–22.
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B. & Ferrer, E.A. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471: 51–57.
- Bautista, F. & Palacio, G. (Eds.) 2005. *Caracterización y Manejo de los Suelos de la Península de Yucatán: Implicaciones Agropecuarias, Forestales y Ambientales*. Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Autónoma de Yucatán.
- Bautista, F., Palacio-Aponte, G., Quintana, P. y Zinck, J. A. 2011. Spatial distribution and development of soils in tropical karst areas from the Peninsula of Yucatan, Mexico. *Geomorphology* 135: 308–321.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*, 4<sup>th</sup> edition. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Bjorholm, S., Svenning, J.-C., Skov, F. & Balslev, H. 2005. Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecology and Biogeography* 14: 423–429.
- Bjorholm, S., Svenning, J.-C., Baker, W.J., Skov, F. & Balslev, H. 2006. Historical legacies in the geographical diversity patterns of New World palm (Arecaceae) subfamilies. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 113–125.
- Bjorholm, S., Svenning, J.-C., Skov, F. & Balslev, H. 2008. To what extent does Tobler's 1st law of geography apply to macroecology? A case study using American palms (Arecaceae). *BMC Ecology* 8: 11. doi:10.1186/1472-6785-8-11.
- Borcard, D. & Legendre, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153: 51–68.

- Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer, New York, USA.
- Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C. & Tuomisto, H. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85: 1826–1832.
- Carson W.P. & Schnitzer, S.A (eds.). 2008. *Tropical Forest Community Ecology*. Wiley-Blackwell, UK.
- Chazdon, R. L. 1996. Spatial heterogeneity in tropical forest structure: Canopy palms as landscape mosaics. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 8–9.
- Colwell, R.K. 2005. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5.2 User's Guide and application*. University of Connecticut, Storrs, Connecticut, USA (June 10, 2012, <http://purl.oclc.org/estimates>).
- Couvreur, T.L.P. & Baker, W.J. 2013. Tropical rain forest evolution: palms as a model group. *BMC Biology* 11:48.
- de Bello, F., Lavorel, S., Lavergne, S., Albert, C.H., Boulangeat, I., Mazel, F. & Thuiller, W. 2012. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography* 35: 1–10.
- Duno-de-Stefano, R., Can-Itzá L.L., Rivera-Ruiz A. & Calvo-Irabién L.M. 2012. Regionalización y relaciones biogeográficas de la Península de Yucatán con base en los patrones de distribución de la familia Leguminosae. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 1053–1072.
- Dupuy, J.M., Hernández-Stefanoni, J.L., Hernández-Juárez, R.A., Tetetla-Rangel, E., López-Martínez, J.O. Leyequién-Abarca, E., Tun-Dzul, F.J. & May-Pat, F. 2012. Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica* 44: 151–162.
- Eiserhardt, W.L., Svenning, J.-C., Baker, W.J., Couvreur, T.L.P. & Balslev, H. 2013. Dispersal and niche evolution jointly shape the geographic turnover of phylogenetic clades across continents. *Scientific Reports* 3 (1164): 1–8. DOI: 10.1038/srep01164.
- Eiserhardt, W.L., Svenning, J.-C., Kissling, W.D. & Balslev, H. 2011. Geographical ecology of the palms (*Arecaceae*): determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Annals of Botany* 108: 1391–1416.

- Ek-Díaz, A. 2011. Vegetación [de Quintana Roo]. En: Riqueza Biológica de Quintana Roo: un Análisis para su Conservación. Tomo I. Pozo, C., N. Armijo-Canto y S. Calmé (eds.). Ecosur-Conabio, Gobierno del Estado de Q. Roo. pp. 62–77.
- Gaston, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220–227.
- Gaston, J. & Fuller, R. A. 2008. Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 14–19.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1–34.
- Govaerts, R. & Dransfield, J. 2005. *World Checklist of Palms*. Richmond, UK, Royal Botanic Gardens, Kew.
- Henderson, A. 2002. *Evolution and Ecology of Palms*. The New York Botanical Garden, Bronx.
- Henderson, A., Galeano, G. & Bernal, R. 1995. *Field Guide to the Palms of the Americas*. Princeton University Press.
- Herrera-Sansores, J.C. 2011. Clima [de Quintana Roo]. In: Pozo C., Armijo-Canto, N., Calmé, S. (Eds.) Riqueza Biológica de Quintana Roo: un Análisis para su Conservación. Tomo I. Ecosur-Conabio, Gobierno del Estado de Q. Roo, pp. 50–56.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978.
- Ibarra-Manríquez, G., Villaseñor, J.L., Durán, R. & Meave, J. 2002. Biogeographical analysis of the tree flora of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography* 29: 17–29.
- Kristiansen, T., Svenning, J.-C., Grández, C., Salo, J. & Balslev, H. 2009. Commonness of Amazonian palm (Arecaceae) species: cross-scale links and potential determinants. *Acta Oecologica* 35: 554–562.
- Kristiansen, T., Svenning, J.-C., Pedersen, D., Eiserhardt, W.L., Grández, C. & Balslev, H. 2011. Local and regional palm (Arecaceae) species richness patterns and their cross-scale determinants in the western Amazon. *Journal of Ecology* 99: 1001–1015.

- Lee, J.C. 1980. An ecogeographic analysis of the herpetofauna of the Yucatan Peninsula. Miscellaneous publication–Museum of Natural History, University of Kansas, 67: 1–75.
- Legendre, P. 2008. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Ecology* 1: 3–8.
- Lomolino, M.V., Riddle, B.R., Whittaker, R.J. & Brown, J.H. 2010. *Biogeography*, 4<sup>th</sup> edition. Sinauer Associates, Massachusetts, USA.
- Lugo-Hubp, J., Aceves-Quesada, J.F. & Espinasa-Pereña, R. 1992. Rasgos geomorfológicos mayores de la península de Yucatán. *Revista del Instituto de Geología UNAM* 10: 143–150.
- McGill, B.J. 2010. Matters of scale. *Science* 328: 575–576.
- Miranda, F. 1958. Estudios acerca de la vegetación [de la Península de Yucatán]. In: Beltrán, E. (ed.). *Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento, Tomo II*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, A.C. México, D.F. pp. 215–271.
- Naeem, S., Duffy, J. E. & Zavaleta, E. 2012. The functions of biological diversity in an age of extinction. *Science* 336: 1401–1406.
- Normand, S., Vormisto, J., Svenning, J.-C., Grandez, C. & Balslev, H. 2006. Geographical and environmental controls of palm beta diversity in paleo-riverine terrace forests in Amazonian Peru. *Plant Ecology* 186: 161–176.
- Orellana, R. & Ayora, N. 1993. Population structure of two palm species in a community of sand dune scrub in the Yucatán Peninsula, México. *Principes* 37: 26–34.
- Pennisi, E. 2005. What determines species diversity? *Science* 309: 90.
- Quero, H. 1994. Flora de Veracruz, Fascículo 81: Palmae. Instituto de Ecología. A.C. México.
- Quero, H. & Flores, J.S. 2004. Arecaceae: Taxonomía, Florística y Etnobotánica. *Etnoflora Yucatanense* 23. México: Universidad Autónoma de Yucatán.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8: 224–239.
- R Development Core Team. 2011. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

- Sánchez, S.O. & Islebe, G.A. 2002. Tropical forest communities in southeastern Mexico. *Plant Ecology* 158: 183–200.
- Svenning, J.-C. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *Botanical Review* 67: 1–53.
- Tello, T.H.A. & Castellanos, M.E.O. 2011. Características geográficas [de Quintana Roo]. In: Pozo, C., Armijo-Canto, N., Calmé, S. (Eds.) *Riqueza Biológica de Quintana Roo: un análisis para su conservación. Tomo I. Ecosur-Conabio, Gobierno del Estado de Q. Roo*, pp. 24–33.
- ter Braak, C.J. F. 1986. Canonical Correspondence Analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67:1167–1179.
- Toledo, M., Peña-Claros, M., Bongers, F., Alarcón, A., Balcazar, J., Chuvíña, J., Leño, C., Licona, J.C. & Poorter, L. 2012. Distribution patterns of tropical woody species in response to climatic and edaphic gradients. *Journal of Ecology* 100: 253–263.
- Vormisto, J., Svenning, J.-C., Hall, P. & Balslev, H. 2004. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology* 92: 577–588
- Zar, J.H. 2010. *Biostatistical Analysis*, 5th ed. Prentice Hall Inc. New Jersey.

## APÉNDICE

**Cuadro S1.** Características de los tres sitios muestreados y rango de valores de las variables climáticas, edafotopográficas y de estructura de la vegetación.

Sitio	Norte	Centro	Sur
<sup>1,3</sup> Tipo de selva	Subcaducifolia	Subperennifolia	Perennifolia
<sup>5</sup> Altura del dosel (m)	10–12	10–12	18
Coordenadas geográficas	21°13'N, 87°21'O	19°46'N, 87°44'O	18°15'N, 89°01'O
<sup>2</sup> Geomorfología	Planicies casi horizontales	Planicies de acumulación marina	Lomeríos
<sup>2</sup> Edad geológica de los sedimentos (MA)	Cuaternario (2.6–0.011)	Plioceno (5.3–2.6)	Oligoceno (34–23)
Te_med	25.1–25.3	25.9–26.0	24.8–25.4
Te_est	19.13–20.21	16.29–17.15	18.26–19.96
Te_Tfrio	22.2–22.4	23.4–23.6	22.0–22.6
PP_anual	1164–1276	1240–1267	1231–1386
PP_est	53–59	51–52	57–58
PP_Tseco	116–125	131–134	104–118
PP_Tcal	436–528	424–457	328–361
PP_Tfrio	143–155	169–182	153–177
ALTI	14–21	3–13	116–201
M_TOP	3.2–9.4	2.8–9.2	1.3–36.5
pH	6.29–7.27	6.66–7.38	6.22–7.61
HUM	33.12–65.95	19.22–42.25	15.01–37.74
CEN	45.62–83.09	50.47–76.21	76.97–89.80
EAC	0.00–0.07	0.00–0.12	0.00–0.03
CEC	52.72–127.67	72.69–118.81	49.56–97.05
P	0.43–5.14	1.54–7.25	0.49–7.88
PROF	12.6–42.2	25.6–37.0	37.2–68.0
Cob_dosel	60.1–87.8	70.9–88.2	78.6–89.6
DAP	11.3–33.8	11.2–20.8	13.8–43.2

<sup>1</sup>Miranda 1958; <sup>2</sup>Lugo-Hubp et al. 1992; <sup>3</sup>Flores & Espejel 1994; <sup>5</sup>Sánchez & Islebe 2002. Todas las variables climáticas y la ALTI, se tomaron de la base de datos climáticos Worldclim (Hijmans et al. 2005). Las variables pH, HUM, CEN, EAC, CEC y P, se obtuvieron de los análisis de laboratorio de las muestras de suelo tomadas en los transectos. Las variables restantes se midieron directamente en campo, siguiendo la metodología descrita por Balslev et al. (2010). El significado de las abreviaturas se encuentra en el Cuadro 1.

**Cuadro S2.** Resumen de resultados del análisis de correspondencias canónicas (CCA)

Sólo con variables ambientales			Con variables ambientales + espaciales		
Partitioning of mean squared contingency coefficient:			Partitioning of mean squared contingency coefficient:		
	Inertia	Proportion		Inertia	Proportion
Total	2.5143	1.0000	Total	2.5143	1.0000
Constrained	1.7897	0.7118	Constrained	1.8028	0.717
Unconstrained	0.7247	0.2882	Unconstrained	0.7116	0.283

**Permutation test of the overall analysis**

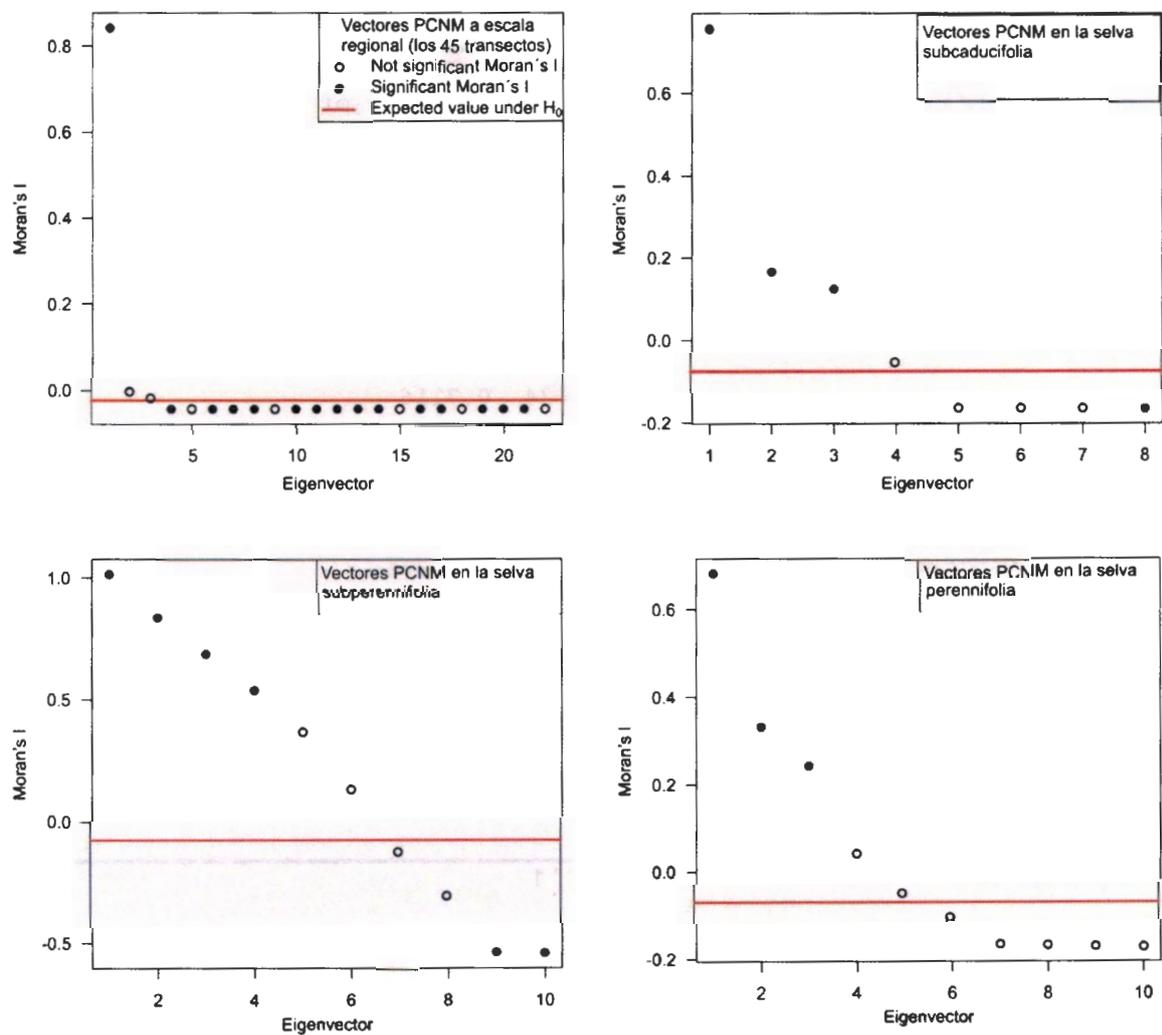
	Df	Chisq	F	N.Perm	Pr(>F)
Model	10	1.8028	8.6140	499	0.0
Residual	34	0.7116			

**Marginal effects of terms**

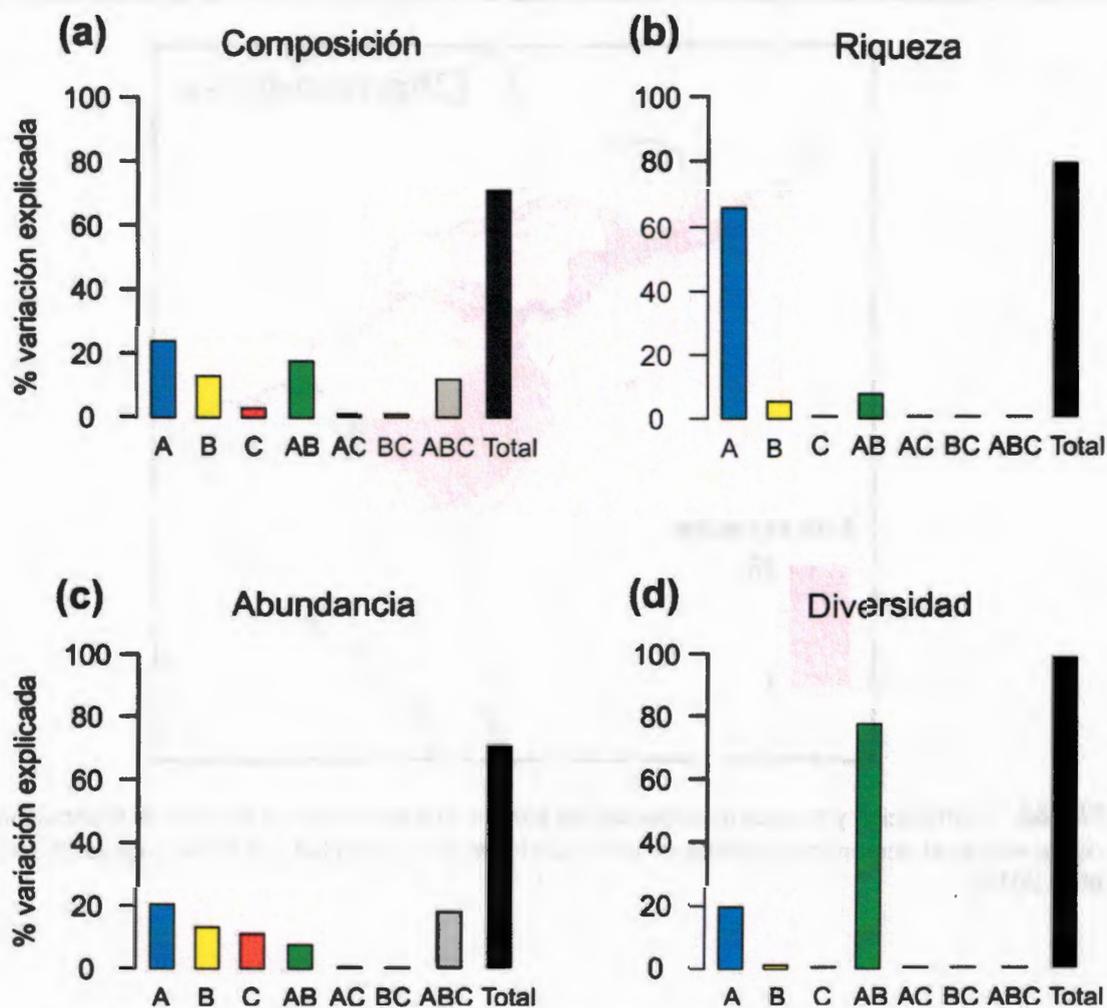
Model: cca(formula = abund ~ pH + MOIST + EAC + PROF + COB + bio1 + bio12 + bio18 + bio19, data = all)

	Df	Chisq	F	N.Perm	Pr(>F)
pH	1	0.0477	2.3062	999	0.0750 .
HUM_SUE	1	0.0444	2.1454	999	0.0720 .
EAC	1	0.2265	10.9408	499	0.0020 **
PROF	1	0.0490	2.3686	9999	0.0515 .
COB	1	0.0758	3.6601	499	0.0040 **
Te_med	1	0.0428	2.0655	2499	0.0644 .
PP_anual	1	0.0545	2.6304	499	0.0200 *
PP_Tcal	1	0.0906	4.3740	499	0.0020 **
PP_Tfrio	1	0.0630	3.0406	499	0.0160 *
Residual	35	0.7247			

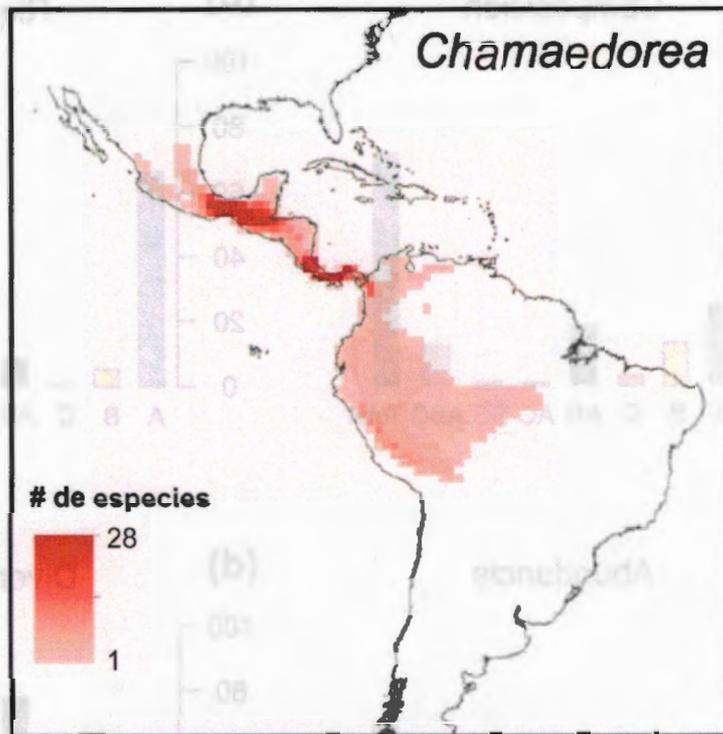
Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1



**Fig. S1.** Prueba de significancia de los vectores PCNM generados con base en las coordenadas UTM de los transectos. A escala regional, el primer vector PCNM fue el único que resultó con valores positivos y una autocorrelación espacial significativa. A escala local, el número de vectores PCNM con valores positivos y una autocorrelación espacial significativa fueron: tres en la selva subcaducifolia, cuatro en la selva subperennifolia y tres en la selva perennifolia. Estos vectores PCNM se usaron como variables espaciales explicativas en los análisis de regresión y de CCA, con las diferentes variables-respuesta.



**Fig. S2.** Efecto de las variables (A) climáticas, (B) edafo-topográficas y (C) de estructura de la vegetación sobre la (a) composición, (b) riqueza, (c) abundancia y (d) diversidad alfa de Fisher. Los efectos combinados de los grupos de variables ambientales se representan en el eje X como AB, AC, BC y ABC. Sobre la composición y la abundancia, los tres grupos de variables ambientales tuvieron un efecto más o menos similar (3–24%), mientras que en la riqueza se observó una influencia dominante del clima (66%) y en la diversidad una influencia dominante de la combinación clima-suelo (78%).



**Fig. S3.** Distribución y riqueza de especies del género *Chamaedorea* en su área de distribución. Está representado el número de especies en una cuadrícula de 1° de latitud por 1° de longitud (Eiserhardt et al. 2013).

## DISCUSIÓN GENERAL

Este trabajo de tesis describe los patrones de diversidad en comunidades de palmas localizadas en sitios con selva mediana a lo largo de un gradiente ambiental, que está relacionado principalmente con la cantidad de precipitación, el desarrollo del suelo y la cobertura vegetal, haciendo una comparación de estos patrones con otras comunidades neotropicales (Capítulo 2). Posteriormente, se indagaron los factores que determinan esos patrones de diversidad utilizando grupos de variables climáticas, edafotopográficas, de estructura de la vegetación y espacial (Capítulo 3). Las variables comunitarias utilizadas para estudiar la variación en los patrones de diversidad fueron la composición, la riqueza de especies, la diversidad alfa de Fisher y la abundancia.

### **Riqueza, abundancia, diversidad y composición de palmas en la Península de Yucatán: patrones y sus determinantes**

Los resultados de este trabajo, particularmente con respecto a riqueza y composición de especies de palmas, coinciden con lo encontrado en evaluaciones de otros grupos biológicos, como las leguminosas y las especies arbóreas (Duno-de-Stefano *et al.*, 2012; Ibarra-Manríquez *et al.*, 2002). Estos estudios proponen la división de la PY en dos unidades biogeográficas, una septentrional seca y otra meridional más húmeda. Las comunidades de palmas de la selva subcaducifolia y subperennifolia en este trabajo, pertenecen a la unidad septentrional y la comunidad de la selva perennifolia pertenece a la unidad meridional. En las dos primeras, la composición de especies fue muy similar, mientras que la comunidad en la selva perennifolia (unidad meridional) tuvo una riqueza de palmas tres veces mayor, incluyendo siete especies exclusivas. Con respecto a la abundancia, se encontró también un valor tres veces mayor en la selva perennifolia que en la selva subcaducifolia (Fig. 1).

En la PY las especies de la subfamilia Coryphoideae, con hojas palmeadas, se concentraron en la unidad septentrional más seca, mientras que las especies de la subfamilia Arecoideae, con hojas pinnadas, en el extremo sur más húmedo. Es interesante, sin embargo, que las dos especies más abundantes en los sitios (*Thrinax radiata* en la unidad septentrional y *Cryosophila stauracantha* en la unidad meridional), pertenezcan a la misma subfamilia (Coryphoideae) y sean géneros muy cercanos filogenéticamente (Baker *et al.*, 2009; Dransfield *et al.*, 2008); *Thrinax* es un género antillano y *Cryosophila* es centroamericano (Dransfield *et al.*, 2008; Quero, 1992), lo que pudo influir en las áreas que han colonizado en la PY.

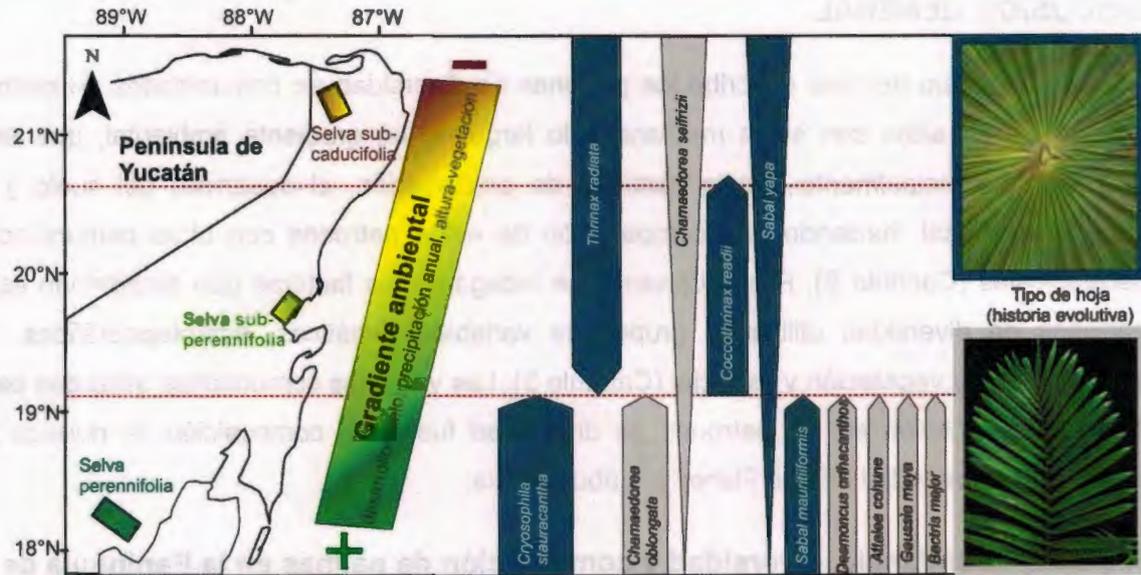


Figura 1. Riqueza, composición y abundancia de palmas en tres sitios de la Península de Yucatán. En cada uno de los sitios se establecieron 14–16 transectos de 2500 m<sup>2</sup>. Se representan las 11 especies muestreadas con una indicación cualitativa de su abundancia, según el grosor de las barras; a escala regional, la especie más abundante es *Cryosophila stauracantha*, le sigue *Thrinax radiata*, así enseguida, y la especie menos abundante es *Bactris major*.

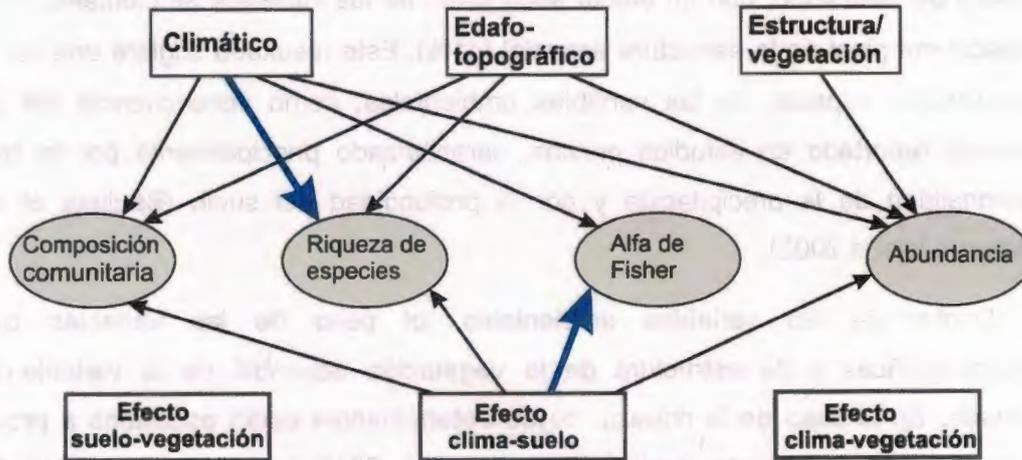
En una primera aproximación (Capítulo 2), se evaluó a escala continental la asociación de los patrones de diversidad con la precipitación anual, confirmándose que la riqueza y la diversidad alfa de Fisher están asociadas positivamente con esta variable climática, caso contrario de la abundancia. Puesto que la precipitación anual por sí sola explicó un porcentaje relativamente bajo ( $\leq 28\%$ ) de la variación de la riqueza y la diversidad, se presumió que otras variables juegan un papel importante, como las características edáficas, la densidad y permanencia de la cobertura vegetal, e incluso otras variables del clima como la estacionalidad de la precipitación o la temperatura (Bjorholm *et al.*, 2005; Vormisto *et al.*, 2004; Ayora y Orellana, 1993). Se ha señalado también la influencia que sobre la diversidad de especies ejercen los factores históricos, incluyendo la evolución del grupo a nivel de subfamilias, la historia geológica de la zona (PY), así como la cercanía a Centroamérica, una región de alta riqueza (Kristiansen *et al.*, 2011; Vázquez-Domínguez y Arita, 2010; Bjorholm *et al.*, 2006). La posible influencia de estos factores sobre los patrones de diversidad de palmas en la PY ha sido descrito en el Capítulo 2.

En una segunda aproximación (Capítulo 3), se evaluó el peso relativo de los factores ambientales y de la estructura espacial, así como su efecto combinado, encontrándose que es la combinación de ambos factores la que explica el mayor porcentaje (39–78%) de los

patrones de diversidad, con un efecto secundario de las variables ambientales (12–33%) y un efecto marginal de la estructura espacial ( $\leq 1\%$ ). Este resultado sugiere una contundente estructuración espacial de las variables ambientales, como consecuencia del gradiente ambiental reportado en estudios previos, caracterizado principalmente por la cantidad y estacionalidad de la precipitación y por la profundidad del suelo (Bautista et al. 2011; Sánchez e Islebe 2002).

Dentro de las variables ambientales, el peso de las variables climáticas, edafotopográficas y de estructura de la vegetación dependió de la variable-respuesta analizada. En el caso de la riqueza, cuyos determinantes están asociados a procesos en escalas espacio-temporales amplias (de Bello *et al.*, 2012; Lomolino *et al.*, 2010; Begon *et al.*, 2006), el clima tuvo un efecto dominante (Fig. 2), lo cual es consistente con lo reportado para comunidades de palmas a escala regional (Normand *et al.*, 2006) y continental (Bjorholm *et al.*, 2005). Por otra parte, es interesante que las variables edafotopográficas y las de estructura de la vegetación hayan tenido una influencia importante sobre la composición; esto se debe, muy probablemente, a que en este trabajo la composición de especies fue analizada en términos de abundancia y no sólo de la presencia-ausencia de las especies.

En contraposición, se espera que los determinantes de la abundancia estén asociados principalmente con procesos locales y en tiempo ecológico (Svenning, 2001), lo que es consistente con la contribución significativa de los factores edáficos y de estructura de la vegetación para explicar la abundancia (Fig. 2), como ha sido reportado previamente (Svenning, 2001; Clark *et al.*, 1995). Por otro lado, el efecto dominante de la combinación clima-suelo sobre la diversidad puede explicarse por el hecho de que no obstante que es una variable comunitaria que resulta de una combinación de la riqueza y la abundancia (Colwell, 2009), en este trabajo tuvo mayor influencia la riqueza, lo que se reflejó también en sus determinantes. El mayor peso de la riqueza en comparación con la abundancia en el cálculo de la diversidad alfa de Fisher ha sido reportado previamente (Balslev et al. 2011).



**Figura 2.** Efecto climático, edafotopográfico y de estructura de la vegetación, así como la combinación por pares de estos factores sobre las cuatro variables-respuesta analizadas (dentro las elipses). Las flechas gruesas indican que el factor explica >65% de la variación de la variable-respuesta, mientras que las líneas delgadas un efecto de 5–25%. No se muestran los efectos  $\leq 3\%$ .

Considerando la magnitud de los parámetros individuales y su nivel de significancia en el modelo seleccionado para cada variable-respuesta, las variables climáticas son las que tuvieron mayor relevancia en todos los casos: la cantidad de precipitación anual y su estacionalidad así como la temperatura media invernal desempeñan un papel importante para explicar la riqueza; las dos primeras son relevantes también para explicar la diversidad (Cuadro 2, Capítulo 3) y la composición (Cuadro S2, Apéndice del Capítulo 3); por último, para explicar la abundancia (Cuadro 2, Capítulo 3), es relevante la estacionalidad de la precipitación. Estos resultados resaltan la importancia de la precipitación y su estacionalidad sobre los patrones de diversidad a escala regional, así como la temperatura media invernal para la riqueza, que podría ser una limitante para la fisiología de las plantas, considerando que las bajas temperaturas han sido reportadas como limitantes para la distribución y abundancia de las palmas (Gatti *et al.*, 2008). Los resultados encontrados en la PY son consistentes con lo que ocurre a escalas más amplias (continental y global), donde la variación de la precipitación y/o la temperatura en el año son importantes para explicar los patrones de riqueza (Kissling *et al.*, 2012; Kristiansen *et al.*, 2011; Bjorholm *et al.*, 2005).

## CONCLUSIONES GENERALES

Se concluye que en las comunidades de palmas del este de la Península de Yucatán (PY), las condiciones ambientales contrastantes entre la unidad septentrional más seca y la unidad meridional más húmeda, explican en gran medida las variaciones en composición,

riqueza, abundancia y diversidad de palmas, a lo largo del gradiente ambiental. El efecto del gradiente ambiental sobre los patrones de diversidad, lo que implica una combinación del efecto ambiental y la estructura espacial, es contundente. Dicho gradiente ambiental está caracterizado principalmente por las diferencias en la cantidad y estacionalidad de la precipitación y por la profundidad del suelo, que propician un ambiente con menor disponibilidad de agua para las plantas en el distrito biogeográfico septentrional, disponibilidad que aumenta gradualmente hacia el distrito meridional. El efecto combinado del clima (principalmente la precipitación y su estacionalidad) con las características edáficas, fue importante para explicar los patrones observados en las cuatro variables-respuesta analizadas. El clima tuvo un efecto relevante sobre la riqueza y la composición, a su vez que las características edáficas y la estructura de la vegetación sobre la abundancia. El efecto del clima sobre la riqueza y de la combinación clima-suelo sobre la diversidad fueron dominantes, explicando más del 65% de la variación. Dada la concentración de individuos (>48%) en una sola especie para las comunidades estudiadas, los patrones de abundancia a nivel comunitario así como sus determinantes, se vieron fuertemente afectados por el comportamiento de la especie dominante. Por último, al comparar el peso relativo de las variables ambientales y espaciales sobre los patrones riqueza, abundancia y diversidad a escala regional y a escala local, únicamente se encontró concordancia en los resultados observados para la diversidad alfa de Fisher.

## **PERSPECTIVAS**

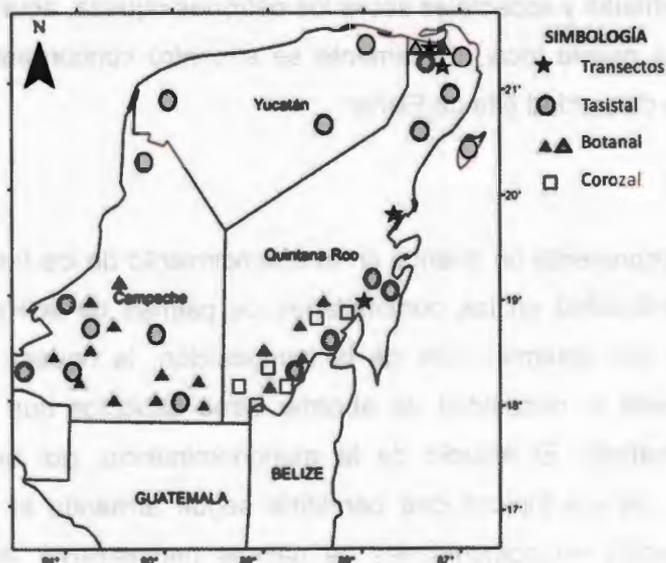
Este trabajo representa un avance en el entendimiento de los factores que influyen los patrones de diversidad en las comunidades de palmas de la Península de Yucatán, particularmente de los determinantes de la composición, la riqueza y la diversidad. Sin embargo, es evidente la necesidad de abordar otros aspectos que estuvieron fuera del alcance de este trabajo. El estudio de la monodominancia, por ser la antítesis de la diversidad, es uno de los tópicos que permitiría seguir armando el rompecabezas de la diversidad de especies en comunidades de palmas peninsulares, en particular, y de la diversidad de especies, en general.

### **Monodominancia en comunidades de palmas en la Península de Yucatán**

A pesar de la imagen general que se tiene de las regiones tropicales caracterizadas por una alta riqueza florística, existen también áreas dominadas por una o pocas especies

(Gentry, 1988). Las comunidades vegetales monodominantes son aquellas donde una sola especie concentra al menos el 60% de la cobertura (Peh *et al.*, 2011; Hart *et al.*, 1989).

A nivel mundial, se han publicado más de 20 casos de monodominancia en los bosques tropicales, donde mayoritariamente las especies dominantes pertenecen a la familia Fabaceae (Peh *et al.*, 2011). En la PY existen comunidades vegetales que incluyen especies dominantes pertenecientes a varias familias, e.g. corchal (*Anona glabra*), carrizal (*Thalia geniculata*), pucteal (*Terminalia buceras*), ramonal (*Brosimum alicastrum*), tintal (*Haematoxylum campechianum*), chechenal (*Metopium brownei*), tular (*Typha angustifolia*) y zapotal (*Manilkara zapota*) (Sánchez e Islebe, 2002; Flores y Espejel, 1994; Miranda, 1958). También se reconocen al menos tres comunidades monodominantes de palmas (palmares, Fig. 2): tasistales (*Acoelorrhaphe wrightii*), botanales (*Sabal mauritiformis*) y corzales (*Attalea cohune*) (Quero y Flores, 2004; Miranda, 1958). Adicionalmente, se han observado manchones de palmares de *Sabal mexicana*, *Pseudophoenix sargentii*, *Sabal gretherae* y los ch'itales de *Thrinax radiata* (Quero, 1992; Miranda y Hernández-X, 1963). A veces, los palmares son de origen primario o pueden ser de origen antrópico (Quero, 1992).



**Figura 3.** Distribución de las comunidades monodominantes de palmas en la Península de Yucatán (Quero y Flores, 2004).

Aunque no existe un determinante único de todos los casos de monodominancia, algunos de los factores más notables son: las limitaciones edáficas, el fenómeno de la sucesión después de un periodo de perturbación, el aislamiento de las comunidades, la herbivoría y el índice de mortalidad y la baja capacidad de dispersión de las especies.

Además, se han propuesto como mecanismos algunas características particulares de las especies como la tolerancia a la sombra y la sobrevivencia de plántulas debajo del dosel cerrado (Peh *et al.*, 2011).

La información de los factores que determinan la monodominancia en la PY es escasa. Con relación a las comunidades monodominantes de palmas, se ha reportado que el drenaje del suelo es uno de los factores relevantes (Miranda, 1958). Los tasistales (*Acoelorrhaphe wrightii*) se asocian a depresiones con suelos inundados en algún periodo del año, formando franjas en los bordes o islotes de pantanos, arroyos y lagunas o cerca de la línea de costa donde existen condiciones salobres (Quero y Flores, 2004; Miranda, 1958). Los botanales de *Sabal mauritiiformis* crecen en suelos con drenaje moderadamente deficiente, con inundaciones periódicas durante gran parte del año (Miranda, 1958). Los corozales (*Attalea cohune*) crecen en las orillas de los ríos, valles e incluso en laderas de los cerros, donde los suelos son profundos y bien drenados pero un breve periodo de inundación propicia un mejor desarrollo del corozal (Miranda, 1958). Es importante destacar que otras comunidades monodominantes como el carrizal, corchal, pucteal, tintal y tular están también asociados a la presencia de una lámina de agua durante buena parte del año; caso contrario a las comunidades presumiblemente de origen antrópico como el ramonal y el zapotal, que pueden encontrarse en suelos calizos rocosos y con frecuencia en cerros (Miranda y Hernández-X, 1963).

Es posible que la influencia humana sea un determinante importante en la distribución de algunas especies, como es el caso del género *Sabal*, por la importancia que han tenido en el techado de casas en el medio rural (Martínez-Ballesté *et al.*, 2008); de hecho, los palmares de *Sabal mexicana* con frecuencia son un indicador de perturbación humana y presencia del fuego. En el caso de los corozales que se encuentran en los alrededores de zonas arqueológicas, su presencia puede deberse a la influencia humana en el pasado (McKillop, 1996), en una situación similar a los ramonales (*Brosimum alicastrum*), especie que complementariamente es dispersada por murciélagos (Peters y Pardo-Tejeda, 1982). El uso de las palmas nativas por los mayas, para algunas especies como *Attalea cohune*, *Acrocomia aculeata* y *Bactris major*, data desde el periodo clásico (300–900 D.C) con base en estudios arqueológicos (McKillop, 1996).

Por lo anteriormente descrito, estudiar la monodominancia —el extremo de la imagen general de alta riqueza— en los bosques tropicales, contribuye a mejorar nuestra comprensión del origen y mantenimiento de la diversidad de especies (Hart *et al.*, 1989). De

hecho, en los lugares donde colindan las comunidades monodominantes y las mixtas se pueden evaluar los determinantes de la monodominancia y, por extensión, evaluar y profundizar en la comprensión de los determinantes que mantienen la diversidad en el otro extremo (Gross *et al.*, 2000; Hart *et al.*, 1989).

Otros elementos relevantes que no fue abordados en el presente estudio y que contribuirían a mejorar el entendimiento de los determinantes de la estructura comunitaria en el bosque tropical son: (i) el efecto de la influencia antrópica presente y pasada sobre la distribución y abundancia de las comunidades de palmas, así como (ii) la evaluación del efecto de los factores históricos (e.g. dispersión limitada, efecto de la variación del clima en escala geológica) sobre los patrones de diversidad.

### **Implicaciones para la conservación**

Tomando en cuenta el alto porcentaje de especies de palmas de la PY en alguna categoría de riesgo ecológico, los resultados encontrados en este trabajo pueden contribuir a mejorar los planes de manejo y conservación de estas especies. El 50% de las palmas de la PY pertenecen a alguna categoría de riesgo (como especies amenazadas o especies que requieren protección especial) de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana 059; en todo México este porcentaje alcanza el 64% (DOF, 2010). Además, tres de las especies peninsulares bajo riesgo ecológico según la Norma Oficial Mexicana están también en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza: *Gaussia maya*, *Roystonea dunlapiana* y *Sabal gretherae* (IUCN, 2010). En los transectos de este trabajo, fueron registradas cinco de las seis especies amenazadas en la PY (*Cryosophila stauracantha*, *Thrinax radiata*, *Chamaedorea oblongata*, *Coccothrinax readii* y *Gaussia maya*), y una de las cuatro que requieren protección especial (*Bactris major*). *Pseudophoenix sargentii* es la otra especie amenazada, y *Roystonea dunlapiana*, *R. regia* y *Sabal gretherae*, las otras especies que requieren protección especial (DOF, 2010).

Desde una perspectiva de conservación, llama la atención que cuatro de las especies amenazadas que fueron registradas en los transectos, hayan sido también las especies más abundantes (con la excepción de *Gaussia maya*). Esto sugiere que el estado de conservación de estas especies es adecuado en la selva mediana de la parte este de la PY, lo que enfatiza la importancia de esas áreas para la conservación de dichas especies. Sobre todo tomando en cuenta que entre las especies más abundantes, *Thrinax radiata* es la única representante del género en México (aunque también se distribuye en la región

Caribeña) y *Coccothrinax readii* es endémica de la PY. Asimismo entre las especies menos abundantes, *Gaussia maya* es endémica de la Provincia Biótica Península de Yucatán (Quero y Flores, 1992).

Resalta también que a pesar de la abundancia de algunas especies en un área determinada, su vulnerabilidad ecológica puede deberse a la fragmentación de su hábitat por el cambio del uso del suelo (para agricultura, ganadería, desarrollo urbano), disminución de las poblaciones por desastres como huracanes o incendios, o bien por la extracción intensiva de sus productos o subproductos para su uso o comercialización, como es el caso de *Pseudophoenix sargentii* o de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii* (Calvo-Irabién *et al.*, 2009; Olmsted y Alvarez-Buylla, 1995; Duran y Franco, 1992).

Por otro lado, las especies sensibles a las perturbaciones han sido afectadas con la reducción de su hábitat (es el caso de *Cryosophila stauracantha*, *Chamaedorea oblongata*, *Bactris mexicana*, *Gaussia maya* y *Roystonea dunlapiana* asociadas a la selva subperennifolia) o por la transformación en áreas agropecuarias de las zonas inundables en la selva, que son el hábitat de *R. dunlapiana* (Orellana 1992).

El hecho que en este trabajo, se haya observado un fuerte peso del ambiente (efecto exclusivamente ambiental o de las variables ambientales estructuradas espacialmente) sobre las variables comunitarias estudiadas, particularmente sobre la composición de especies, implica que para los planes de conservación es necesario contar con porciones representativas y de tamaño suficiente de los diferentes tipos de hábitat que albergan diferentes composiciones florísticas, incluyendo las especies menos abundantes o de distribución restringida (Legendre *et al.*, 2005) así como las especies más abundantes (Gaston y Fuller 2008).

Particularmente en el este de la PY, y considerando las áreas naturales protegidas (ANP) a lo largo del gradiente (Área de Protección de Flora y Fauna de Yum Balam en el norte, Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an en el centro y Reserva de la Biósfera de Calakmul en el sur), parecería que son suficientes las ANP ya existentes. Lo que se recomienda es manejar adecuadamente y monitorear las ANP que existen, mas que crear nuevas. Por ejemplo, las especies registradas en el distrito septentrional, se encuentran dentro de Sian Ka'an o en Yum Balam. Por otro lado, siete de las nuevas especies encontradas en la selva perennifolia en el distrito meridional, han sido reportadas en Calakmul (Martínez *et al.*, 2001); las otras dos especies son *Bactris major*, con distribución

restringida, y *Sabal yapa*, que tiene distribución amplia en la PY (Quero y Flores, 2004). No obstante, para tomar una decisión definitiva, además de considerar el caso de especies de distribución restringida como *Bactris major*, debe valorarse la importancia que tiene el sitio ubicado en el sur del gradiente en el presente estudio, puesto que en los lugares colindantes en Belice, no existe una red de ANP.

## REFERENCIAS

- Baker, W.J., Savolainen, V., Asmussen-Lange, C.B., Chase, M. W., Dransfield, J., Forest, F., Harley, M. M., Uhl, N.W. y Wilkinson, M. (2009). Complete generic-level phylogenetic analyses of palms (Arecaceae) with comparisons of supertree and supermatrix approaches. *Syst. Biol.* 58, 240–256.
- Balslev, H., Kahn, F., Millan, B., Svenning, J.-C., Kristiansen, T., Borchsenius, F., Pedersen, D. y Eiserhardt, W.L. (2011). Species diversity and growth forms in tropical american palm communities. *The Botanical Review* 77, 381–425.
- Begon, M., Townsend, C.R. y Harper, J.L. (2006). *Ecology: From Individuals to Ecosystems*, 4<sup>th</sup> edition. Blackwell Publishing, Oxford, UK. 738 p.
- Bjorholm, S., Svenning, J.-C., Baker, W.J., Skov, F. y Balslev, H. (2006). Historical legacies in the geographical diversity patterns of New World palm (Arecaceae) subfamilies. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151, 113–125.
- Bjorholm, S., Svenning, J.-C., Skov, F. y Balslev, H. (2005). Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecology and Biogeography* 14, 423–429.
- Calvo-Irabién, L.M., Zapata, M.T. e Iriarte-Vivar, S. (2009). Effects of leaf harvest on *Thrinax radiata* palm: implications for management and conservation. *Journal of Tropical Forest Science* 21, 34–44.
- Clark, D.A., Clark, D.B., Sandoval, R. y Castro, M.V. (1995). Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain-forest palms. *Ecology* 76, 2581–2594.
- Colwell, R. K. (2009). Biodiversity: Concepts, Patterns and Measurement. In: *The Princeton Guide to Ecology*, Levin, S. A. (ed). Princeton University Press, Princeton & Oxford, pp. 257–263.
- Costa, F.R.C, Guillaumet J.-L., Lima, A.P. y Pereira, O. S. (2009). Gradients within gradients: the mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science* 20, 69–78.

- de Bello, F., Lavorel, S., Lavergne, S., Albert, C.H., Boulangeat, I., Mazel, F. y Thuiller, W. 2012. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography* 35, 1–10.
- de la Torre, L., Calvo-Irabién, L.M., Salazar, C., Balslev, H. y Borchsenius, F. (2009). Contrasting palm species and use diversity in the Yucatan Peninsula and the Ecuadorian Amazon. *Biodiver. Conserv.* 18, 2837–2853.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059. SEMARNAT. México, D.F. 78 p.
- Dransfield, J., Uhl, N.W., Asmussen, C.B., Baker, W.J., Harley, M.M. y Lewis, C.E. (2008). *Genera Palmarum: The Evolution and Classification of Palms*. Kew Publishing, Royal Botanic Gardens, Kew. 732 p.
- Duno-de-Stefano, R., Can-Itzá L.L., Rivera-Ruiz A. y Calvo-Irabién L.M. (2012). Regionalización y relaciones biogeográficas de la Península de Yucatán con base en los patrones de distribución de la familia Leguminosae. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83, 1053–1072.
- Durán, R. (1992). Estudio demográfico de *Pseudophoenix sargentii*. *Bulletin de l'Institut Francais d' Etudes Andines* 21, 609–621.
- Estrada-Loera, E. (1991). Phytogeographic relationships of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography* 18, 687–697.
- Flores, J.S. y Espejel, I. (1994). Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense* 3. México: Universidad Autónoma de Yucatán. 119 p.
- Gaston, J. y Fuller, R. A. (2008). Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 23, 14–19.
- Gatti, M.G., Campanello, P.I., Montti, L.F. y Goldstein, G. (2008). Frost resistance in the tropical palm *Euterpe edulis* and its pattern of distribution in the Atlantic Forest of Argentina. *Forest Ecology and Management* 256, 633–640.
- Gentry, A.H. (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75, 1–34.
- Gross, N.D., Torti, S.D., Feener, D.H. Jr. y Coley, P.D. (2000) Monodominance in an African rain forest: Is Reduced Herbivory Important? *Biotropica* 32, 430–439.
- Hart, T.B., Hart, J.A. y Murphy, P.G. (1989) Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *The American Naturalist* 133, 613–633.

- Ibarra-Manríquez, G., Villaseñor, J.L., Durán, R. y Meave, J. (2002). Biogeographical analysis of the tree flora of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography* 29, 17–29.
- IUCN (2010) IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>.
- Kissling W.D., Baker W.J., Balslev H., Barfod A.S., Borchsenius F., Dransfield J., Govaerts R. y Svenning J.-C. (2012). Quaternary and pre-Quaternary historical legacies in the global distribution of a major tropical plant lineage. *Global Ecology and Biogeography* 21, 909–921.
- Kristiansen, T., Svenning, J.-C., Pedersen, D., Eiserhardt, W.L., Grández, C. y Balslev, H. (2011). Local and regional palm (Arecaceae) species richness patterns and their cross-scale determinants in the western Amazon. *Journal of Ecology* 99, 1001–1015.
- Legendre, P., Borcard, D. y Peres-Neto, P.R. (2005). Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75, 435–450.
- Lomolino M.V., Riddle B.R., Whittaker R.J. y Brown J.H. (2010). *Biogeography*, 4<sup>th</sup> edition. Sinauer Associates, Massachusetts, USA. 878 p.
- Lugo-Hubp, J., Aceves-Quesada J.F. y Espinasa-Pereña, R. (1992). Rasgos geomorfológicos mayores de la península de Yucatán. *Revista del Instituto de Geología UNAM* 10, 143–150.
- Martínez, E., Sousa-S., M. y Ramos-Álvarez, C. H. (2001). Listados Florísticos de México, Región de Calakmul, Campeche (Vol. XII). Instituto de Biología, UNAM. 57 p.
- Martínez-Ballesté, A., Martorell, C. y Caballero, J. (2008). The effect of Maya traditional harvesting on the leaf production, and demographic parameters of *Sabal* palm in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Forest Ecology and Management* 256, 1320–1324
- McKillop, H. (2006). Prehistoric maya use of native palms: archaeobotanical and ethnobotanical evidence. En: *The Managed Mosaic: Ancient Maya Agriculture and Resource Use*, Fedick, S. L. (ed). University of Utah, USA, pp. 278–271.
- Miranda, F. (1958). Estudios acerca de la vegetación [de la Península de Yucatán]. En: *Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento*, Tomo II (E. Beltrán, ed.). Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, A.C. México, D. F. pp. 215–271.
- Miranda, F. y Hernández X., E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. México, Universidad Nacional Autónoma de México. 148 p.
- Olmsted, I. y Alvarez-Buylla, E.R. (1995). Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* 5, 484–500.

- Orellana, R. (1992). Síndromes morfológicos y funcionales de las palmas de la Península de Yucatán. *Bulletin de l'Institut Francais d' Etudes Andines* 21, 651–667.
- Peh, K.S.H., Lewis, S.L. y Lloyd, J. (2011). Mechanisms of monodominance in diverse tropical tree-dominated systems. *Journal of Ecology* 99, 891–898.
- Peters, C.M. y Pardo-Tejeda, E. (1982). *Brosimum alicastrum* (Moraceae): Uses and potential in Mexico. *Economic Botany* 36, 166–175.
- Quero, H.J. (1992). Current status of mexican palms. *Principes* 36, 203–216.
- Quero, H. y Flores, J.S. (2004). *Arecaceae: Taxonomía, Florística y Etnobotánica*. *Etnoflora Yucatanense* 23. México: Universidad Autónoma de Yucatán. 119 p.
- Sánchez, S.O. y Islebe, G.A. 2002. Tropical forest communities in southeastern Mexico. *Plant Ecol.* 158, 183–200.
- Svenning, J.-C. (2001). On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *Botanical Review* 67, 1–53.
- Vázquez-Domínguez, E. y Arita, H. T. (2010). The Yucatan peninsula: biogeographical history 65 million years in the making. *Ecography* 33, 212–219.
- Vormisto, J., Svenning, J.-C., Hall, P. y Balslev, H. (2004). Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology* 92, 577–588.

