

## Relación entre la composición florística y los nutrientes del suelo en comunidades de palmas del Chocó biogeográfico en Colombia y Ecuador

Juan Carlos Copete<sup>1</sup>, Rodrigo Cámara-Leret<sup>2</sup>, Mauricio Sanchez<sup>3</sup> & Henrik Balslev<sup>4</sup>

1. Maestría en Bosque y Conservación Ambiental, Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín; jccopetem@unal.edu.co
2. Department of Identification & Naming, Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, TW9 3AE, UK; r.camaraleret@kew.org
3. Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín; msanchezs@unal.edu.co
4. Ecoinformatics and Biodiversity Group, Department of Bioscience, Aarhus University, Build 1540, Ny Munkegade 116, DK-8000 Aarhus C., Denmark; henrik.balslev@bios.au.dk

Recibido 18-VII-2018. Corregido 30-IV-2019. Aceptado 20-VI-2019.

**Abstract: Relationship between floristic composition and soil nutrients in palm communities at the Chocó region of Colombia and Ecuador.** One of the most important questions in ecology is: which are the environmental factors that explain the high plant diversity of tropical forests? We studied the floristic composition of palm communities and their relationship to soil nutrients in two localities of the Chocó region to understand (1) how soil nutrients vary between the two localities; (2) what is the relationship between soil nutrients and palm floristic composition; (3) what are the most important nutrients that explain the variation in floristic composition of palm communities; and (4) how does the abundance of the most exuberant understory and canopy palm species vary along the concentration gradient of the most important nutrients? We established 20 transects (5 x 500 m) and identified all palm individuals of all growth stages. Soil samples were taken at each transect at the beginning, middle, and end. Macronutrients (Al, Ca, Mg, K, P) were extracted with the Mehlich-III technique and their concentrations were analyzed by inductively coupled plasma emission spectrometry (ICP-OES). We used Mantel test, partial Mantel tests, linear regressions, and non-metric multidimensional scaling to determine if the concentration of nutrients was related to the floristic composition. We found a total of 9 158 individuals and 33 species of palms in the 5 ha covered by our transects. Floristic composition had a positive and significant correlation with soil nutrients ( $r_M = 0.63-0.69$ ) and with geographical distance between transects ( $r_M = 0.71-0.75$ ), whereas the soil nutrients were highly correlated with geographical distance ( $r_M = 0.72$ ). We also found a small, yet significant, relationship between soil fertility and the abundance of understory palms, but no relationship with canopy palms. Our results demonstrate for the first time that soils play an important role in the composition of palm communities at local scales in the Chocó region, and that infertile and phosphorus-rich soils have the highest palm diversity.

**Key words:** Arecaceae; exchangeable bases; lowland forests; edaphic gradient; Mantel test.

Copete, J. C., Cámara-Leret, R., Sanchez, M. & Balslev, H. (2019). Relación entre la composición florística y los nutrientes del suelo en comunidades de palmas del Chocó biogeográfico en Colombia y Ecuador. *Revista de Biología Tropical*, 67(4), 716-732.

En ecología, una de las preguntas más importantes es: ¿cuáles son los factores que explican la alta diversidad de especies de plantas en los bosques tropicales? Este tema representa una de las principales preguntas

que la ecología tropical debe responder en los próximos años (Pennisi, 2005); por ello, se han planteado varias hipótesis para resolver esta interrogante. Una de ellas predice una relación positiva entre la diversidad de especies de

plantas y la precipitación (Gentry, 1982a, 1988; Wright, 1992; Specht & Specht, 1993; Clinebell, Phillips, Gentry, Stark, & Zuuring, 1995; Aplet, Hughes, & Vitousek, 1998). Esto se ha podido confirmar tanto a escalas continentales como locales (Bjorholm, Svenning, Skov, & Baslev, 2005; Slik et al., 2009; Eiserhardt, Svenning, Kissling, & Balslev, 2011). Otra hipótesis postula que la diversidad florística está relacionada con la fertilidad del suelo; sin embargo, los estudios muestran evidencias contradictorias, así que la diversidad puede tanto aumentar con la fertilidad del suelo (Gentry, 1988; Clinebell et al., 1995; Duivenvoorden, 1994; Tuomisto, Zuquim, & Cárdenas, 2014) o disminuir (Huston, 1980; Tuomisto et al., 2002; Slik et al., 2009; Peñas-Claros et al., 2012).

De igual manera, puede presentarse un pico intermedio donde existe una correlación positiva en varias partes del gradiente edáfico, negativa en otras (Ashton, 1992), o simplemente no existe una relación entre la fertilidad de los suelos y la riqueza de las comunidades de plantas (Quinto-Mosquera & Moreno-Hurtado, 2014). Los que mantienen que hay una relación proponen que las diferencias se deben a la heterogeneidad de los suelos y la metodología de los muestreos. En el neotrópico, los trabajos que relacionan las variables edáficas con la composición florística de las comunidades de palmas se han centrado en la Amazonia y en el noroccidente de Panamá (Vormisto, Svenning, Hall, & Balslev, 2004; Andersen, Turner, & Dalling, 2010; Kristiansen et al., 2012; Cámara-Leret, Tuomisto, Ruokolainen, Balslev, & Kristiansen, 2017; Olivares, Svenning, Va Bodegom, Valencia, & Balslev, 2017; Stevenson, Aldana, Cardena, & Negret, 2018). Además, se ha determinado que, en los bosques tropicales, la presencia y ausencia de algunas especies de plantas está directamente relacionada con la disponibilidad o concentración de ciertos nutrientes en el suelo (John et al., 2007).

Por ejemplo, se ha reportado que existen asociaciones pronunciadas de muchas especies de árboles (Condit, Engelbrecht, Pino, Pérez, & Turner, 2013) y palmas (Cámara-Leret et al., 2017) a diferentes concentraciones de fósforo,

lo que sugiere un papel predominante de este nutriente en la distribución y abundancia de las especies de plantas tropicales (Vitousek, 1984; Swaine, 1996; Potts, Ashton, Kaufman, & Plotkin, 2002). El Chocó biogeográfico es uno de los lugares con mayor diversidad de plantas del mundo (Gentry, 1982b, 1986, 1993; Forero & Gentry, 1989; Faber-Langendoen & Gentry, 1991; Galeano, 2001). Su gran diversidad se ha explicado por la alta precipitación en la región (que pueden alcanzar los 11 000 mm anuales en la parte central) y por las bajas concentraciones de nutrientes (como Ca, Mg, K, P, Na) (Gentry, 1986; Faber-Langendoen & Gentry, 1991). En general, los suelos se caracterizan por ser muy pobres en nutrientes, son de extrema acidez, alta saturación de aluminio y de gran concentración de materia orgánica (Faber-Langendoen & Gentry, 1991; Quinto-Mosquera & Moreno-Hurtado, 2016). Sus altos niveles de acidez se deben a la alta precipitación y lixiviación de nutrientes como Ca, Mg, K, y Na (Quinto-Mosquera & Moreno-Hurtado, 2016).

Las palmas son un ícono de los bosques tropicales donde, a menudo, son muy diversas localmente hiperdominantes (Henderson, 2002; Dransfield et al., 2008; ter Steege et al., 2013; Balslev, Bernal, & Fay, 2016). Presentan muchas formas de crecimiento (Balslev et al., 2011) y juegan un rol determinante en el funcionamiento de los ecosistemas (Kahn & de Granville, 1992; Henderson, 2002). En los bosques de tierras bajas del Chocó, las comunidades de palmas están representadas por un conjunto de especies de géneros comunes como *Geonoma* y *Bactris* que son los más diversos (Henderson, Galeano, & Bernal, 1995; Galeano & Bernal, 2010; Balslev, Pedersen, Navarrete, & Pintaud, 2015). Estas comunidades de palmas son reconocidas por su alta diversidad y densidad de especies (Tabla 1). Adicionalmente, tienen multiplicidad de usos en esta zona (Ledezma-Renteria & Galeano, 2014; Cámara-Leret, Copete, Balslev, Soto-Gómez, & Macia, 2016; Schneider, Cámara-Leret, Barfod, & Weckerle, 2017) y ha sido catalogada como la segunda familia más usada después de Lauraceae (Galeano, 2000). Por

TABLA 1  
Diversidad y abundancia de palmas en diferentes estudios realizados en el Chocó biogeográfico

TABLE 1  
Palm diversity and abundance in different studies made in the Chocó region

Número de especies	Número de individuos	Área muestreada	Localidades	Referencia
33	2098	2.5 ha	Chocó central	Ramírez-Moreno & Galeano (2011)
33	-	3.75 ha	Chocó central	Cámara-Leret et al. (2014)
21	-	2.25 ha	Chocó sur	Cámara-Leret et al. (2014)
23	1016	22 ha	Chocó sur	Browne & Karubian (2016)
57	3162	12 ha	Chocó norte, central, sur	
33	1831	5 ha	Chocó norte y sur	Esta investigación

estas razones, las palmas son un excelente grupo para estudiar cómo influyen los factores edáficos sobre la composición florística en la localidad antes descrita.

En las comunidades de palmas, las especies de sotobosque suelen ser más diversas y abundantes que las del dosel, patrón que algunas comunidades de árboles también siguen (Gentry & Dodson, 1987; Duivenvoorden, 1994; Balslev et al., 2011). Sin embargo, son escasos los estudios ecológicos que han analizado las preferencias edáficas de ambas formas de crecimiento (Duque, Sánchez, Cavelier, & Duivenvoorden, 2002; Costa, Jean-Louis, Albertina, & Ocirio, 2009; Kristiansen et al., 2012; Cámara-Leret et al., 2017). En el Chocó, pocas investigaciones han evaluado la influencia de los nutrientes sobre la composición florística. Tampoco existen estudios a nivel de comunidad de palmas o de especies individuales. Entre los trabajos antes realizados, se destaca el de Quinto-Mosquero & Moreno-Hurtado (2014), quienes realizaron un inventario florístico en dos parcelas permanentes de una hectárea en Salero (Chocó central) y encontraron que la diversidad de florística está positivamente correlacionada con la concentración de aluminio (Al) y negativamente con la topografía.

En este estudio se exploró la relación entre la composición florística de comunidades de palmas y la concentración de nutrientes en el suelo. Para ello, utilizamos datos florísticos y edáficos recolectados en 20 transectos distribuidos en el Chocó norte (Colombia) y Chocó

sur (Ecuador). Específicamente, se analizó (1) cuánto varía la concentración de los nutrientes del suelo entre las dos localidades; (2) cuál es la relación entre los nutrientes del suelo y la composición florística de palmas; (3) cuáles nutrientes explican mejor la variación en la composición florística de las comunidades de palmas; y (4) cómo varía la abundancia de las especies más dominantes de sotobosque y de dosel a lo largo del gradiente de concentración de los nutrientes más importantes (bases intercambiables y fósforo).

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Área de estudio:** El Chocó biogeográfico se extiende desde el extremo sur de Panamá hasta el norte de Ecuador y cubre aproximadamente 1 500 km (Conservation International, 2014). Presenta una alta precipitación de ~ 11 000 mm en el centro del Chocó biogeográfico, la cual va disminuyendo hasta 2 000 - 3 000 mm en los extremos norte y sur. La temperatura media anual es de 27 °C y la humedad relativa es 90 % (Eslava, 1992; Poveda, Rojas, Rudas, & Rangel, 2004). El trabajo se realizó en Colombia en el departamento de Chocó, Municipio Acandí, corregimiento de Capurganá (2 983 mm) y en Ecuador en la provincia de Santo Domingo de los Tsáchilas (3 340 mm).

**Muestreo de campo y análisis de suelos:** En el 2011 y 2017, recolectamos datos sobre la distribución y abundancia de especies de

TABLA 2  
Localidades de los 20 transectos de comunidades de palmas realizados en el Chocó biogeográfico

TABLE 2  
Localities of 20 transects of palm communities in the Chocó region

Localidades	Provincia	País	Altura	Latitud	Longitud
Capurganá	Acandí	Colombia	235	8°38'40.0"	77°21'40.0"
Capurganá	Acandí	Colombia	189	8°38'43.8"	77°21'39.1"
Capurganá	Acandí	Colombia	355	8°38'28.2"	77°21'49.2"
Capurganá	Acandí	Colombia	294	8°38'38.6"	77°22'01.3"
Capurganá	Acandí	Colombia	197	8°36'42.2"	77°21'22.4"
Capurganá	Acandí	Colombia	275	8°36'53.0"	77°21'30.6"
Capurganá	Acandí	Colombia	395	8°37'11.3"	77°22'38.4"
Capurganá	Acandí	Colombia	225	8°36'48.8"	77°21'29.8"
Capurganá	Acandí	Colombia	104	8°36'52.2"	77°20'54.3"
Capurganá	Acandí	Colombia	233	8°36'46.9"	77°20'6.03"
Sto. Domingo	Sto. Domingo	Ecuador	232	0° 02'04.19"	79°24'18.73"
Sto. Domingo	Sto. Domingo	Ecuador	238	0° 01'21.74"	79°23'54.74"
Sto. Domingo	Sto. Domingo	Ecuador	236	0° 01'08.92"	79°23'33.66"
Sto. Domingo	Sto. Domingo	Ecuador	251	0° 00'54.42"	79°23'13.76"
Sto. Domingo	Sto. Domingo	Ecuador	159	0° 35'24.52"	79°21'36.58"
Sto. Domingo	Sto. Domingo	Ecuador	193	0° 35'32.73"	79°21'50.59"
Sto. Domingo	Sto. Domingo	Ecuador	195	0° 35'41.00"	79°21'40.59"
Sto. Domingo	Sto. Domingo	Ecuador	519	0° 17'15.29"	79°08'22.27"
Sto. Domingo	Sto. Domingo	Ecuador	573	0° 14'22.73"	79°09'21.14"
Sto. Domingo	Sto. Domingo	Ecuador	198	0° 35'37.21"	79°21'45.35"

palmas en dos localidades del Chocó: Capurganá y Santo Domingo (Tabla 2). Utilizamos imágenes satelitales para encontrar sitios apropiados para establecer 20 transectos en bosques de tierras bajas no inundables sin aparente influencia humana (10 en Capurganá y 10 en Santo Domingo). Cada transecto tuvo un tamaño de 5 x 500 m y fue dividido en 100 subunidades de 5 x 5 m. Estos se ubicaron estratificadamente a una distancia de 500 m cada uno siguiendo el protocolo establecido por Balslev et al. (2010). Se registró la localización geográfica en el punto medio de cada transecto con un GPS utilizando el sistema de coordenadas Universal Transversal Mercator (UTM). En cada subunidad, identificamos y contamos todos los individuos de palmas presentes de todos los estados de crecimiento (plántulas, juveniles, subadultos y adultos) siguiendo las definiciones de categorías de crecimiento propuestas por Balslev et al. (2010). Las muestras

de las especies recolectadas fueron depositadas en los herbarios de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín (MEDEL) y la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCA).

Las muestras de suelos fueron recolectadas a lo largo de cada transecto a 0, 250 y 500 m, correspondiendo a las subunidades 1, 50 y 100. En total, se analizaron 57 muestras de suelo, tres por cada transecto (Capurganá: 28, Santo Domingo: 29). Para tres de ellos, solo se analizaron dos muestras de suelo. Cada una fue obtenida al mezclar cinco submuestras recolectadas en cada esquina y en el centro de la subunidad a una profundidad de 0 - 10 cm. Primero, se retiró la capa de materia orgánica, las piedras, raíces y material diferente al suelo. Las muestras fueron secadas al aire libre y almacenadas en bolsas ziploc en campo. Seguidamente, se analizaron en el laboratorio de suelos de la Universidad de Aarhus de Dinamarca. La extracción de nutrientes (Al, Ca, Mg,

K, Na y P) se realizó con la técnica Mehlich-III (Mehlich, 1984) y las concentraciones se analizaron con espectrometría de emisión con plasma de acoplamiento inductivo (ICP-OES). Para los análisis, se utilizó el promedio de la concentración de nutrientes de cada transecto.

**Análisis de los datos:** Para calcular la similitud florística entre transectos, se utilizó el índice de Sørensen, para datos de presencia - ausencia, y el índice de Steinhaus, para datos de abundancia. Para calcular este último, se utilizó la fórmula  $2W / (A + B)$ , donde W es la abundancia de especies compartidas entre dos transectos, A es la suma de las abundancias de todas las especies en el primer transecto y B es la suma de las abundancias de todas las especies en el segundo transecto (Legendre & Legendre, 2012). Para explorar las diferencias en la composición florística entre los sitios de muestreo, se realizó una ordenación usando la prueba de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), la cual mapea los valores de disimilitud florística entre sitios en un espacio de ordenación con un número predefinido de dimensiones (Minchin, 1987). También se produjo una ordenación bidimensional utilizando la función metaMDS en el paquete R *VEGAN* (Oksanen et al., 2016) y se proyectaron las variables de suelo en la ordenación utilizando la función *envfit*. Asimismo, se calcularon los coeficientes de correlaciones al cuadrado ( $R^2$ ) para cada predictor en relaciones con los ejes NMDS y se determinó su importancia o probabilidad estadística con una prueba de permutación de Monte Carlo utilizando 999 permutaciones aleatorias.

**Distancias geográficas:** Para medir la distancia geográfica entre sitios y transectos, se utilizaron las coordenadas geográficas (UTM). Por su parte, la matriz de distancia geográfica se calculó utilizando la distancia euclidiana con datos transformados a logaritmo en base 10 (Andersen et al., 2010). Adicionalmente, se aplicó una transformación logarítmica con el fin de hacer más simétrica la distribución de

los datos y con el fin de que se acercara más a la distribución normal.

**Test de Mantel y Mantel parcial:** Se realizó esta prueba para calcular si la disimilitud en composición florística está correlacionada con la disimilitud en la concentración de nutrientes de suelo. Este se aplicó tanto con datos de presencia - ausencia como con datos de abundancias. Es importante aclarar que transformamos todas las variables edáficas al logaritmo en base 10 antes de los análisis. Cada una de ellas se estandarizó (promedio = 0, varianza = 1) antes de combinarlas en una matriz de distancia euclidiana. Asimismo, se realizó un test parcial de Mantel para controlar la autocorrelación espacial y así evitar inflar la importancia de las variables ambientales. Se utilizó el estadístico de Mantel ( $r_M$ ) y establecimos la significancia estadística de las correlaciones en  $P < 0.001$  con un test de Monte Carlo con 999 permutaciones aleatorias. Por último, para observar la relación entre la abundancia de las palmas del sotobosque, dosel y las bases intercambiables, se realizó un análisis de correlación y regresión lineal simple. Todos las pruebas con Mantel y Mantel parcial fueron realizadas con la función *mantel* en R, del paquete *VEGAN* (Oksanen et al., 2016) y, en general, todos los análisis fueron realizados con el programa estadístico R versión 3.3.2. (R Development Core Team, 2017).

## RESULTADOS

### Patrones generales florísticos y edáficos:

Un total de 9 158 individuos y 33 especies de palmas fueron registrados en 20 transectos que cubren una área de 5 ha (Tabla 3). La abundancia de palmas en los transectos varió en un rango de 96 - 1 670 individuos (media  $\pm$  DS:  $868 \pm 319$ ) y 7 - 15 especies (media  $\pm$  DS:  $6 \pm 2$ ). Las especies más frecuentes fueron *Synechanthus warscewiczianus* (presente en 18 de 20 transectos), *Socratea exorrhiza* (17 / 20) y *Geonoma cuneata* (16 / 20). Las más abundantes fueron *Welfia regia* (2 060 individuos), *Phytelephas macrocarpa* (1 726) y *Synechanthus warscewiczianus* (1 088). Cuatro

TABLA 3

Abundancia y frecuencia de las 33 especies registradas en 20 transectos en dos regiones del Chocó biogeográfico

TABLE 3

Abundance and frequency of the 33 species recorded in 20 transects in two regions in the Chocó

Especie	Abundancia	Promedio $\pm$ DS	Frecuencia	Capurganá	Sto. Domingo	Sotobosque	Dosel
<i>Welfia regia</i> H. Wendl. ex Andres	2060	686.66 $\pm$ 670.20	3	2 060			x
<i>Synechanthus warszewiczianus</i> H. Wendl.	1088	57.26 $\pm$ 98.13	18	88	1000	x	
<i>Phytelephas macrocarpa</i> Ruiz & Pav.	1726	86.3 $\pm$ 107.92	10	1 726		x	
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H. Wendl.	511	28.38 $\pm$ 38.11	17	329	182		x
<i>Bactris barronis</i> L. H. Bailey	453	22.65 $\pm$ 29.76	10	453		x	
<i>Geonoma cuneata</i> H. Wendl. ex Spruce	407	25.43 $\pm$ 33.74	16	322	85	x	
<i>Geonoma interrupta</i> (Ruis & Pav.) Mart.	383	19.15 $\pm$ 24.94	10	383		x	
<i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz & Pav.	370	25.33 $\pm$ 36.27	11	86	284		x
<i>Wettinia kalbreyeri</i> (Burret) R. Bernal	349	87.25 $\pm$ 29.71	4	349			x
<i>Prestoea ensiformis</i> (Ruiz & Pav.) H. E. Moore	316	158 $\pm$ 19.79	2		316	x	
<i>Chamaedorea pinnaefrons</i> (Jacq.) Oerst.	279	25.36 $\pm$ 37.26	10	273	6	x	
<i>Bactris gasipaes</i> Kunth var. <i>chichagui</i> (H. Karst.) A. J. Hend.	201	20.02 $\pm$ 16.52	10	201			x
<i>Phytelephas aequatorialis</i> Spruce	129	16.125 $\pm$ 12.92	8		129	x	
<i>Chamaedorea allenii</i> L. H. Bailey	127	6.35 $\pm$ 10.75	9	127		x	
<i>Chamaedorea linearis</i> (Ruiz & Pav.) Mart.	102	17 $\pm$ 22.88	6		102	x	
<i>Astrocaryum standleyanum</i> L. H. Bailey	100	4.4 $\pm$ 5.15	13	88	12		x
<i>Pholidostachys dactyloides</i> H. E. Moore	83	16.6 $\pm$ 18.32	5		83	x	
<i>Bactris maraja</i> Mart.	82	4.1 $\pm$ 7.62	8	82		x	
<i>Wettinia aequalis</i> (O. F. Cook & Doyle) R. Bernal	62	31 $\pm$ 2.82	2		62	x	
<i>Calyptranche costatifrons</i> (L. H. Bailey) de Nevers	58	2.9 $\pm$ 10.80	3	58		x	
<i>Wettinia quinaria</i> (O. F. Cook & Doyle) Burret	47	4.27 $\pm$ 8.50	5	37	10		x
<i>Bactris hondurensis</i> Standl.	46	2.3 $\pm$ 12.51	2	46		x	
<i>Attalea colenda</i> (O. F. Cook) Balslev & A. J. Hend.	41	20.5 $\pm$ 19.09	2	41			x
<i>Attalea allenii</i> H. E. Moore	37	3.9 $\pm$ 10.29	1	37		x	

CUADRO 2. (Continuación) / TABLE 2. (Continued)

Especie	Abundancia	Promedio ± DS	Frecuencia	Capurganá	Sto. Domingo	Sotobosque	Dosel
<i>Hyospate elegans</i> Mart.	30	10 ± 7	3		30	x	
<i>Bactris coloradonis</i> L. H. Bailey	26	4.72 ± 10.27	2	26		x	
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.	15	3.75 ± 4.27	4		15		x
<i>Desmoncus orthacanthos</i> Mart.	8	0.4 ± 0.94	5	8		x	
<i>Alphanes tricuspidata</i> Borchs. et al	6	0.3 ± 1.12	2		6	x	
<i>Geonoma undata</i> Klotzsch	6	6	1		6	x	
<i>Chamadorea deneversiana</i> Grayum & Hodel	5	2.5 ± 2.12	2		5	x	
<i>Desmoncus cirrhifer</i> A.H. Gentry & Zardini	4	4	1		4	x	
<i>Geonoma calyptrogynoides</i> Burret	1	1	1	1			x

especies (*Attalea allenii*, *Desmoncus cirrhifer*, *Geonoma calyptrogynoides* y *Geonoma undata*) fueron encontradas en solo un transecto y siete (*Astrocaryum standleyanum*, *Bactris barronis*, *Bactris gasipaes* var. *chichagui*, *Chamaedorea pinnatifrons*, *Geonoma interrupta*, *Iriartea deltoidea*, *Phytelephas macrocarpa*) se identificaron en al menos 10 transectos (Tabla 3). De las 33 especies registradas, 15 fueron exclusivas de Santo Domingo y 11 de Capurganá. Únicamente siete se comparten entre los dos sitios. Las especies de dosel más abundantes fueron *Welfia regia* y *Socratea exorrhiza* y las del sotobosque fueron *Phytelephas macrocarpa* y *Synechanthus warscewiczianus* (Tabla 3). Los valores de disimilitud florística para el índice de Sørensen fueron 0.04 - 0.90 (media = 0.48), y para el índice de Steinhaus fueron 0.19 - 0.99 (media = 0.77).

Por su parte, las concentraciones de nutrientes no presentaron mayores diferencias entre regiones ( $t = 1.34$ ,  $P = 0.21$ ). Sin embargo, los suelos de Capurganá presentaron concentraciones más altas que los de Santo Domingo (Tabla 4). La concentración de bases intercambiables (Ca, K, Mg) fue cuatro veces mayor en Capurganá que en Santo Domingo y presentó una alta variación entre transectos en ambas regiones. Los nutrientes que más contribuyeron a la concentración de bases intercambiables fueron Ca y Mg (Tabla 4). Cabe agregar que la concentración de los nutrientes como Ca, Mg y Na fueron mayores en Capurganá, mientras que el Al, pH, K, P fueron mayores en Santo Domingo (Tabla 4).

Los nutrientes que más aportaron a la variación de la composición florística en las regiones fueron Ca, Mg, Na, K y P (Tabla 5) según el análisis de NMDS. Los valores de correlaciones del NMDS muestran que la composición florística y abundancia de palmas está fuertemente correlacionada con todas las variables edáficas, con excepción del Al y el pH (Tabla 5, Fig. 1). Además, el pH, P y K muestran un patrón similar y son más importantes en Santo Domingo (Fig. 1). El pH y el Al fueron las variables que menos se correlacionaron con el resto de las variables,

TABLA 4  
Promedio y rango de la concentración de nutrientes  
en dos localidades del Chocó biogeográfico

TABLE 4  
Means and ranges of nutrient concentrations  
in two localities in the Chocó region

Variable edáfica	Localidad	
	Capurganá	Sto. Domingo
Ca + K + Mg	44.53 (18.79 - 71.47)	10.44 (5.59 - 18.52)
ECE	45.25 (19.30 - 72.39)	10.68 (5.72 - 18.64)
Al	0.01 (0.01 - 0.04)	0.02 (0.01 - 0.09)
pH	4.97 (4.66 - 5.36)	5.23 (4.91 - 5.69)
Ca	30.08 (7.66 - 52.71)	8.31 (4.24 - 15.10)
K	0.07 (0.004 - 0.30)	1.66 (0.82 - 2.79)
Mg	14.42 (6.90 - 21.41)	0.19 (0.08 - 0.44)
Na	0.42 (0.07 - 0.71)	0.05 (0.04 - 0.06)
P	2.20 (1.63 - 3.23)	5.15 (1.06 - 11.67)

Las concentraciones de Al, Ca, K Mg y Na en cmolc/kg.  
Concentraciones del P en mg/kg.

mientras que el Na y Mg presentaron las mayores correlaciones ( $r = 0.90$ ), seguidos por Ca y Mg ( $r = 0.88$ ) (Tabla 6).

**Relación entre la composición florística y edáfica:** La correlación entre las matrices de disimilitud en composición florística y edáfica, según los datos de presencia - ausencia, fue 0.69 y, según los datos de abundancia, fue 0.63 ( $P = 0.001$  para ambos casos). Por otro lado, la correlación entre la disimilitud florística y geográfica fue estadísticamente significativa, tanto para los datos de presencia - ausencia ( $r_M = 0.75$ ,  $P = 0.001$ ) como de abundancia ( $r_M = 0.71$ ,  $P = 0.001$ ) (Tabla 7A). Todas estas relaciones entre la distancia geográfica y las variables edáficas fueron estadísticamente significativas excepto para el pH y el Al (Tabla 7B). El test de Mantel parcial entre las matrices de disimilitud florística y edáfica, que controlaba el efecto de la distancia geográfica, también arrojó resultados estadísticamente significativos para datos de presencia - ausencia ( $r_M = 0.31$ ,  $P = 0.001$ ) y de abundancia ( $r_M = 0.24$ ,  $P = 0.002$ ) (Tabla 7A).

**Relación entre bases intercambiables y abundancia:** Se registraron 24 especies de palmas del sotobosque (Fig. 2A, Fig. 2B, Fig. 2C, Fig. 2D, Fig. 2E y Fig. 2F) y nueve del dosel (Fig. 2G, Fig. 2H, Fig. 2I, Fig. 2J, Fig. 2K y Fig. 2L). Al considerar ambas localidades conjuntamente, se encontró una relación significativa entre las bases intercambiables (Ca + K + Mg) y la abundancia de las palmas del sotobosque ( $r^2 = 0.37$ ,  $P = 0.004$ ). Sin embargo,

TABLA 5  
Coeficientes de correlación de las variables edáficas según un escalamiento multidimensional  
no métrico (NMDS) de 20 transectos en el Chocó biogeográfico

TABLE 5  
Correlation coefficients of edaphic variables according to a non-metric multidimensional  
scaling ordination of 20 transects in the Chocó region

	NMDS1	NMDS2	R <sup>2</sup>	P-valor
Bases intercambiables (Ca + K + Mg)	-0.969	-0.243	0.702	0.001***
Al	0.873	0.486	0.152	0.212
pH	0.578	-0.815	0.262	0.064
Ca	-0.933	-0.359	0.617	0.001***
K	0.954	-0.299	0.596	0.003**
Mg	-0.999	-0.005	0.909	0.001***
Na	-0.981	-0.192	0.600	0.003**
P	0.373	-0.927	0.469	0.008**



TABLA 6  
Coeficiente de correlación lineal de Pearson entre las variables edáficas en 20 transectos en el Chocó biogeográfico

TABLE 6  
Linear Pearson correlation coefficient between edaphic variables in 20 transects in the Chocó region

Variables edáficas	Variables edáficas							
	Mg	Ca	Na	K	P	Al	Ca+K+Mg	ECE
pH	-0.56	-0.35	-0.56	0.62	0.59	0.01	-0.42	-0.43
Mg		0.88	0.90	-0.71	-0.47	-0.34	0.94	0.94
Ca			0.81	-0.56	-0.33	-0.45	0.98	0.98
Na				-0.64	-0.45	-0.33	0.86	0.87
K					0.52	0.009	-0.62	-0.62
P						0.14	-0.38	-0.38
Al							-0.43	-0.43
Ca+ K+ Mg								-0.43

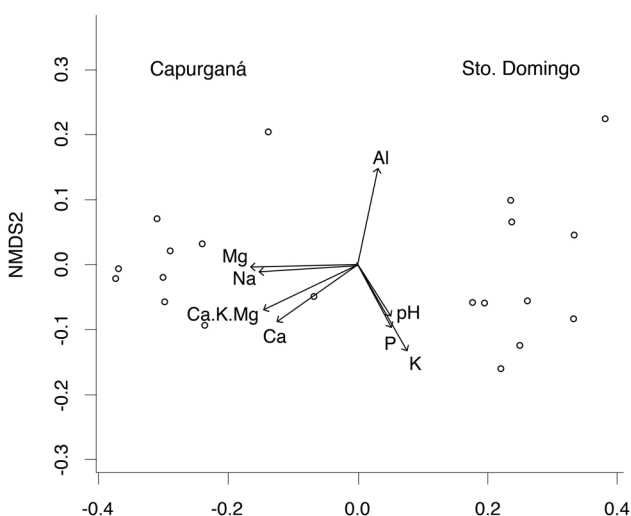


Fig. 1. Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) que muestra las proyecciones de las variables edáficas en 20 transectos en el Chocó biogeográfico, basado en la disimilitud en la composición florística medida con del índice de Steinhaus (Stress = 0.071).

Fig. 1. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) with projection of soil variables in 20 transects in the Chocó region, based on the dissimilarity of floristic composition as measured with the Steinhaus index (Stress = 0.071).

al analizar por separado ambas zonas, se encontró un patrón diferente. En Capurganá, por un lado, las bases intercambiables no presentaron una relación estadísticamente significativa con la abundancia de palmas del sotobosque (Fig. 3A) o dosel (Fig. 3B). Por otro lado, en Santo Domingo las bases intercambiables sí presentaron una relación estadísticamente significativa

con la abundancia de palmas de sotobosque (Fig. 3C), pero no con las de dosel (Fig. 3D).

**Respuesta de las palmas más abundantes a las bases intercambiables y P:** Las especies de sotobosque *Geonoma cuneata*, *G. interrupta* y *Phytelephas macrocarpa* fueron las más abundantes a bajas concentraciones de

TABLA 7

Test de Mantel entre las matrices de disimilitud florística y edáfica en 20 transectos en el Chocó biogeográfico y test de Mantel parcial (A) y test de Mantel entre las variables edáficas individuales y la distancia geográfica (B)

TABLE 7

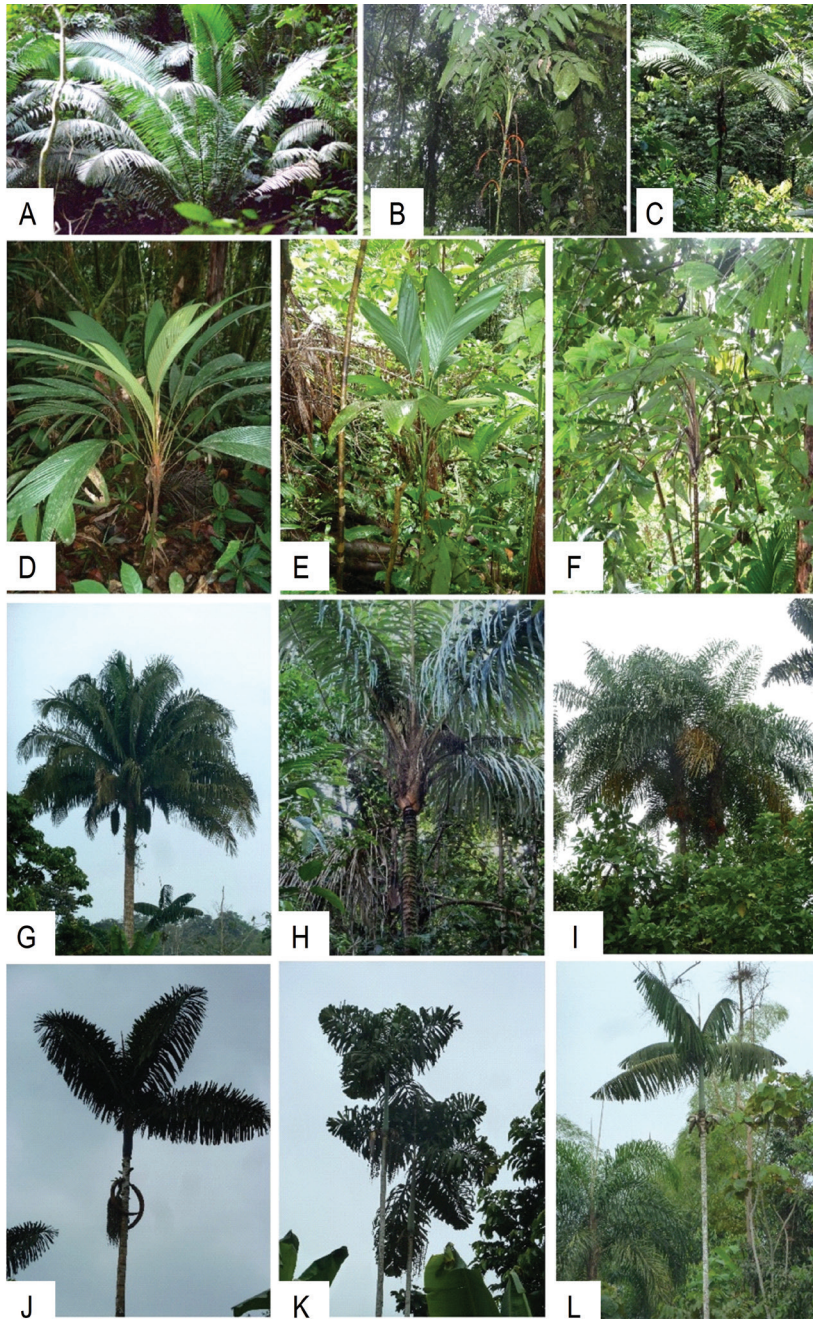
Mantel test between floristic and edaphic dissimilarities in 20 transects in the Chocó region, and partial Mantel test (A) and Mantel test between individual edaphic variables and geographic distance (B)

A Variables edáficas	Test de Mantel		Test Parcial de Mantel	
	Presencia/ausencia	Abundancia	Presencia/ausencia	Abundancia
Todos los suelos	0.69 ***	0.63***	0.31 ***	0.24**
Bases intercambiables	0.63***	0.57***	0.31***	0.23**
Distancia geográfica	0.75***	0.71***		
Al	0.12**	0.21**	0.20**	0.32**
ECEC	0.63***	0.57***	0.31***	0.22***
pH	0.05	0.04	-0.17	-0.15
Ca	0.50***	0.46***	0.21**	0.16**
K	0.33***	0.26***	0.03	-0.04
Mg	0.77***	0.67***	0.46***	0.29***
Na	0.58***	0.44***	0.14**	-0.08
P	0.36***	0.35***	0.15**	0.14**
<b>B</b>	rM	P - valor		
Ca+K+Mg	0.63	0.001		
CEC	0.63	0.001		
Al	-0.01	0.502		
pH	0.21	0.012		
Ca	0.51	0.001		
K	0.41	0.001		
Mg	0.75	0.001		
Na	0.67	0.001		
P	0.36	0.001		

P, mientras que *Synechanthus warscewiczianus* fue la más abundante en suelos con altas concentraciones de P (Fig. 4A). A su vez, *S. warscewiczianus* mostró preferencia por suelos con bajas concentraciones de bases intercambiables, mientras que *G. cuneata*, *G. interrupta* y *P. macrocarpa* abundaron en los transectos con altas concentraciones de bases intercambiables (Fig 4B). Entre las palmas del dosel, se encontró que *Socratea exorrhiza* crecía más en todo el gradiente de P y bases intercambiables (Fig. 4C, Fig. 4D), mientras que *Iriartea deltoidea* lo hacía en suelos con concentración intermedias de P y bases intercambiables (Fig. 4C, Fig. 4D).

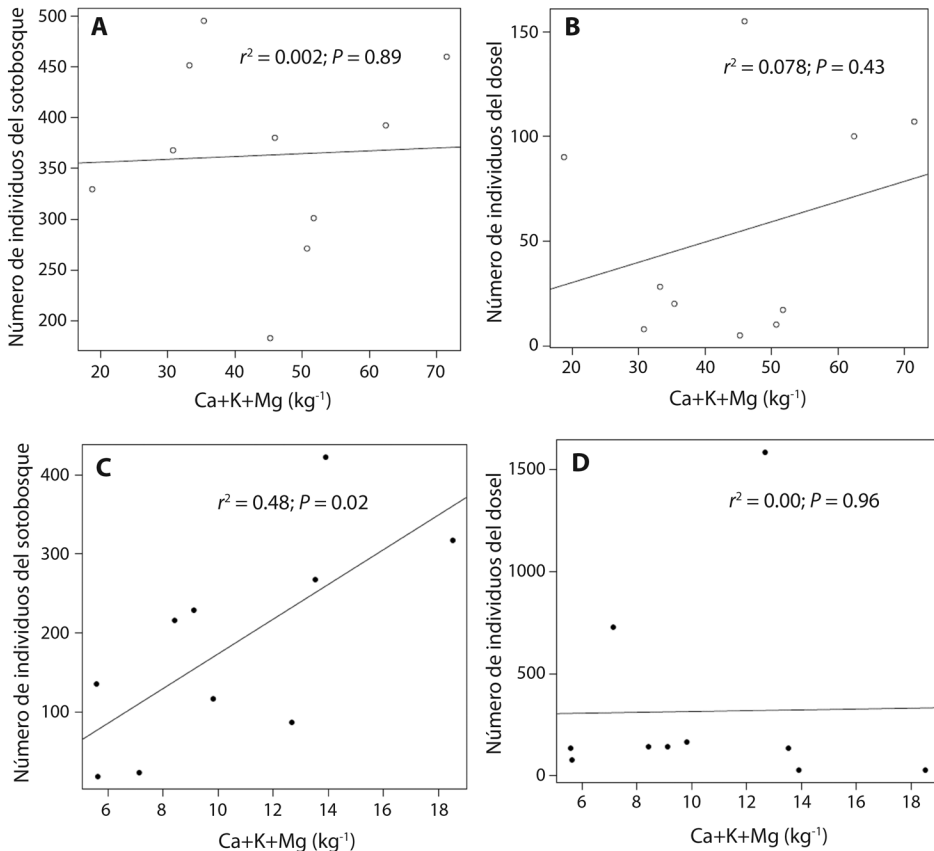
## DISCUSIÓN

La concentración de nutrientes de los suelos de Capurganá y Santo Domingo presentó una variación que está dentro de los rangos resgistrados anteriormente en el Chocó biogeográfico (Faber-Langendoen & Gentry, 1991; Galeano, 2001; Quinto-Mosquera & Moreno-Hurtado, 2016) y en la Amazonia que también posee los suelos de tierras firmes y un promedio similar de precipitación (Poulsen, Tuomisto, & Balslev, 2006; Kristiansen et al., 2012). Una explicación a la alta variación en la concentración de nutrientes de los suelos en esta investigación es que los suelos en



**Fig. 2.** Ejemplo de especies de palmas de sotobosque (A - F) y dosel (G - L) que crecen en los bosques del Chocó biogeográfico. (A) *Phytelephas macrocarpa*, (B) *Chamaedorea allenii*, (C) *Bactris barronis*, (D) *Geonoma cuneata*, (E) *Chamaedorea deneversiana*, (F) *Aiphanes tricuspidata*, (G) *Attalea colenda*, (H) *Astrocaryum standleyanum*, (I) *Bactris gasipaes* var. *chichagui*, (J) *Iriartea deltoidea*, (K) *Socratea exorrhiza*, (L) *Wettinia quinaria*.

**Fig. 2.** Examples of palm species of the understory (A - F) and canopy (G - L) that grow in the Chocó region's forests. (A) *Phytelephas macrocarpa*, (B) *Chamaedorea allenii*, (C) *Bactris barronis*, (D) *Geonoma cuneata*, (E) *Chamaedorea deneversiana*, (F) *Aiphanes tricuspidata*, (G) *Attalea colenda*, (H) *Astrocaryum standleyanum*, (I) *Bactris gasipaes* var. *chichagui*, (J) *Iriartea deltoidea*, (K) *Socratea exorrhiza*, (L) *Wettinia quinaria*.



**Fig. 3.** Relación entre el número de individuos de palmas de (A) sotobosque de Capurganá, (B) dosel de Capurganá, (C) sotobosque de Santo Domingo, (D) dosel de Santo Domingo con el promedio de concentración de bases intercambiables (Ca + Mg + K) en el Chocó biogeográfico.

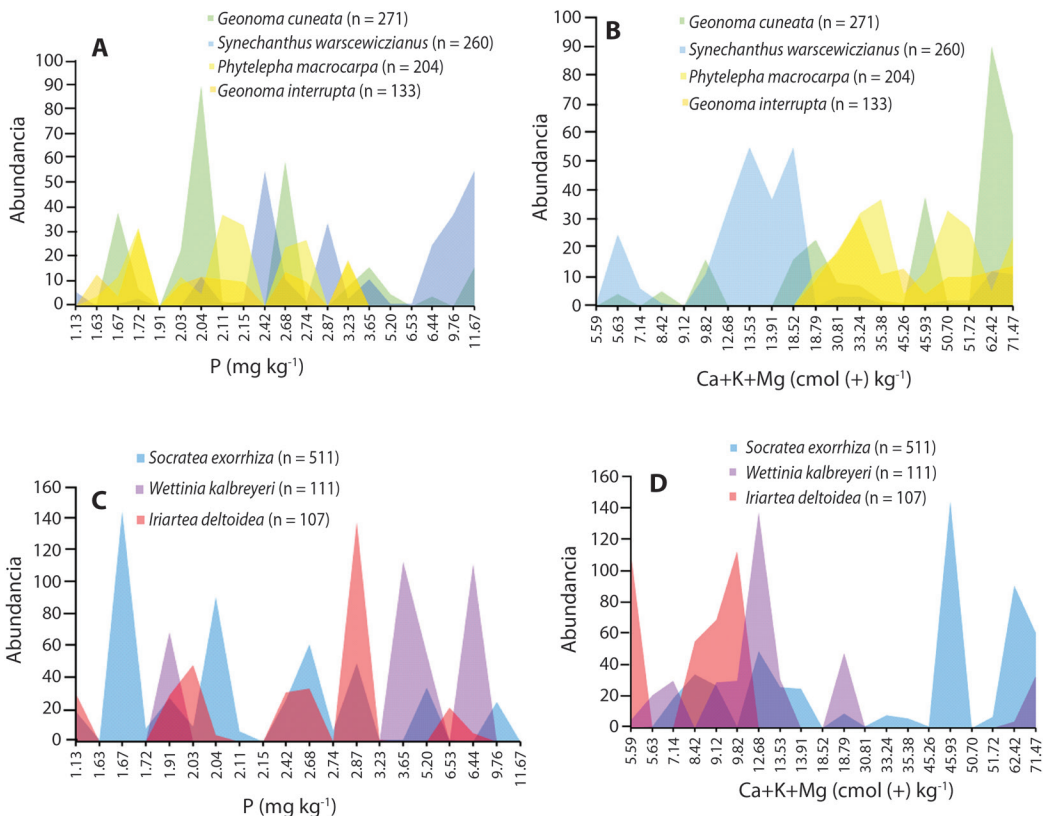
**Fig. 3.** Relationship between the number of palm individuals in the (A) understory of Capurganá, (B) canopy of Capurganá, (C) understory of Santo Domingo, (D) canopy of Santo Domingo with the concentration of mean exchangeable bases (Ca + Mg + K) in the Chocó region.

el Chocó suelen ser más ricos en nutrientes en lugares donde la precipitación es menor (Quinto-Mosquera & Moreno-Hurtado, 2016) y, en este estudio, se muestrearon transectos con un rango de precipitación de 2983 - 3340 mm, donde presentaban mayores promedios de concentración las bases intercambiables en Capurganá que en Santo Domingo. Mientras tanto, en el caso del P, por ejemplo, la concentración promedio en Santo Domingo fue más del doble que en Capurganá (Tabla 4).

Nuestros resultados apoyan la hipótesis general de que la composición florística de los bosques tropicales está relacionada con los

nutrientes del suelo. Si bien esto se ha demostrado en bosques amazónicos y en Panamá (Poulsen et al., 2006; Kristiansen et al., 2012; Garibaldi, Nieto-Ariza, Macía, & Cayuela, 2014; Tuomisto et al., 2014; Cámara-Leret et al., 2017; Stevenson et al., 2018; Muscarella et al., 2018), nuestro estudio es el primero en resaltar que, en las tierras bajas del Chocó, la composición de las comunidades de palmas está relacionada con los nutrientes: los suelos con concentraciones bajas en bases intercambiables son más ricos en especies.

Asimismo, en esta investigación, las variables edáficas mayormente correlacionadas con



**Fig. 4.** Abundancia de las palmas del sotobosque y del dosel a lo largo del gradiente de concentración de fósforo (P) y bases intercambiables (Ca + K + Mg) en 20 transectos en el Chocó biogeográfico: (A - B) sotobosque. (C - D) dosel.

**Fig. 4.** Abundance of understory and canopy palms along the concentration gradient of phosphorus (P) and exchangeable bases (Ca + K + Mg) in 20 transects in the Chocó region: (A - B) understory. (C - D) canopy.

la composición florística, según el test de Mantel, fueron Mg, Ca, Na, y P. Esto sugiere que, al igual que en Amazonia (Peñas-Claros et al., 2012, Cámara-Leret et al., 2017), en las tierras bajas del Chocó biogeográfico las bases intercambiables y el P son los factores importantes que determinan la composición de las comunidades de palmas. El rol del P como determinante de la distribución de árboles también se ha comprobado en las Dipterocarpaceae en Borneo (Paoli, Curran, & Zak, 2006) y *Entandrophragma* en África (Hall, Mckenna, Ashton, & Gregoire, 2004). Las bases intercambiables son más importantes para explicar la composición de especies de palmas en Capurgana, mientras que, en Santo Domingo, el P explica la riqueza de especies (Fig. 1).

Nuestros resultados son consistentes con los de Garibaldi et al. (2014) quienes, en la Península Azuero de Panamá, encontraron que la fertilidad y el P presentan una alta correlación con la composición florística.

Por otra parte, se encontró una pequeña relación positiva entre las bases intercambiables y la abundancia de palmas de sotobosque en las tierras bajas del Chocó biogeográfico. Estos resultados son el reflejo de las altas abundancias de algunas especies de palmas del sotobosque como *Phytelphas macrocarpa* que es una especie indicadora de suelos ricos en nutrientes (Kahn & Mejia, 1990). Aunque no se detectó una diferencia significativa entre las bases intercambiables y las palmas del dosel, esto puede deberse a que esas plantas tienden

a ser más generalistas. Por ejemplo, *Socratea exorrhiza* (una palma de dosel) estuvo presente en casi todos los transectos y con abundancias muy semejantes entre cada uno. Lo mismo se ha reportado en la Amazonia (Cámara-Leret et al., 2017), donde *Socratea exorrhiza* crece tanto en suelos pobres como ricos en nutrientes. Lastimosamente, nuestros datos no permiten explorar la respuesta de especies de dosel con baja abundancia, como *Oenocarpus bataua*, la cual crece en suelos pobres en nutrientes en la Amazonia occidental (Cámara-Leret et al., 2017).

Las bajas correlaciones entre la fertilidad y palmas, tanto de sotobosque como de dosel, pueden deberse a que las muestras se limitaron a una parte del gradiente climático del Chocó (Capurganá al norte y Santo Domingo al sur). También se observó que algunas especies fueron más abundantes en sitios con determinada concentración de nutrientes, por ejemplo, la palma de dosel *Iriartea deltoidea* fue más abundante en suelos medianamente fértiles y con concentración medias de P. Esto es similar a lo reportado en la Amazonia occidental (Cámara-Leret et al., 2017). Otras palmas como *Geonoma cuneata* son más abundantes en suelos pobres en bases intercambiables y con baja concentración de P. Igualmente, *Wettia quinaria*, *Welfia regia* y *Oenocarpus bataua* eran más frecuentes en suelos pobres en nutrientes y en lugares con altas precipitaciones. Por el contrario, especies como *Phytelephas macrocarpa* y *Astrocayrum standleyanum* fueron muy abundantes en sitios ricos en nutrientes.

## AGRADECIMIENTOS

Nuestros más sinceros agradecimientos a la comunidad de Capurganá y los alrededores de Santo Domingo por permitirnos realizar el trabajo en su territorio, especialmente a Roberto Carrillo y David Salas por su valioso apoyo en la toma de información. También, extendemos gratitud a nuestros ayudantes de campo en cada una de las regiones por su gran colaboración, así como a cinco evaluadores anónimos por sus valiosos comentarios en el

manuscrito. HB agradece al Danish Council for Independent Research - Natural Sciences [beca #4181-00158] y a la comunidad europea [FP7 beca #212631].

## RESUMEN

En ecología una de las preguntas más importantes es: ¿cuáles son los factores ambientales que explican la alta diversidad de especies de plantas en los bosques tropicales? En este trabajo, se estudiaron las comunidades de palmas y su relación con los nutrientes del suelo en dos localidades del Chocó biogeográfico. Específicamente, se investigó: (1) cómo varían los nutrientes del suelo entre las dos localidades; (2) cuál es la relación entre los nutrientes del suelo y la composición florística de palmas; (3) cuáles son los nutrientes más importantes que explican la variación en la composición florística de las comunidades de palmas; y (4) cómo varía la abundancia de las especies dominantes de sotobosque y de dosel a lo largo del gradiente de concentración de los nutrientes más importantes. Se realizaron 20 transectos de 500 x 5 m (5 ha), en los cuales se identificaron y contaron todos los individuos de palmas en sus diferentes estadios de crecimiento. Las muestras de suelo se tomaron en cada uno de los transectos a los 0, 250 y 500 m. Los cationes (Al, Ca, Mg, K, P) se extrajeron con la técnica Mehlich-III y las concentraciones se analizaron con espectrometría de emisión con plasma de acoplamiento inductivo (ICP-OES). La concentración de macronutrientes se relacionó con la composición florística mediante el test de Mantel, el test parcial de Mantel, regresiones lineales y escalamiento multidimensional no métrico (NMDS). Se encontraron 9 158 individuos y 33 especies de palmas en las 5 ha cubiertas por los transectos. La composición florística presentó una correlación positiva y significativa con los nutrientes del suelo ( $rM = 0.63-0.69$ ) y con la distancia geográfica entre los transectos ( $rM = 0.71-0.75$ ), mientras que las variables edáficas mostraron una alta correlación con la distancia geográfica ( $rM = 0.72$ ). Asimismo, se encontró una débil relación significativa entre la fertilidad del suelo y la abundancia de palmas de sotobosque, pero ninguna con las palmas del dosel. Nuestros resultados demuestran que los suelos juegan un papel importante en la composición de las comunidades de palmas a escalas locales en la región del Chocó, y que los suelos más pobres y ricos en fósforo presentan la mayor diversidad de palmas.

**Palabras clave:** Arecaceae; bases intercambiables; bosques de tierras bajas; gradiente edáfico; test Mantel.

## REFERENCIAS

Andersen, K. M., Turner, B. L., & Dalling, J. W. (2010). Soil-based habitat partitioning in understory palms in lower montane tropical forests.



- Journal of Biogeography*, 37, 278-292. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2009.02192.x
- Aplet, G. H., Hughes, R. F., & Vitousek, P. M. (1998). Ecosystem development on Hawaiian lava flows: biome and species composition. *Journal of Vegetation Science*, 9, 17-26. DOI: org/10.2307/3237219
- Ashton, S. P. (1992). Species Richness in Plant Communities. En P.L. Fiedler, & S. K. Jain. (Eds.), *Conservation Biology* (pp. 3-22). Boston, USA: Springer.
- 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(3), 8-22.
- Balslev, H., Kahn, F., Millan, B., Svenning, J. C., Kristiansen, T., Borchsenius, F., ... & Eiserhardt, W. L. (2011). Species diversity and growth forms in tropical American palm communities. *The Botanical Review*, 77, 381-425. DOI: 10.1007/s12229-011-9084-x
- Balslev, H., Pedersen, D., Navarrete, H., & Pintaud, J. C. (2015). Diversidad y abundancia de palmas. En H. Balslev, M. J. Macía, & H. Navarrete (Eds.), *Cosechas de palmas en el Noroeste de Sur America Bases científica para su manejo y Conservación* (pp. 13-25). Quito, Ecuador: Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Balslev, H., Bernal, R., & Fay, M. F. (2016). Palms – emblems of tropical forests. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182(2), 195-200. DOI: 10.1111/boj.12465
- 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. DOI: 10.1111/j.1466-822x.2005.00167.x
- Browne, L., & Karubian, J. (2016). Diversity of palm communities at different spatial scales in a recently fragmented tropical landscape. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182, 1-13. DOI: 10.1111/boj.12384
- Cámara-Leret, R., Paniagua-Zambrana, N., Balslev, H., Barfod, A., Copete, J. C., & Macía, M. J. (2014). Ecological community traits and traditional knowledge shape palm ecosystem services in northwestern South America. *Forest Ecology and Management*, 334, 28-42. DOI: org/10.1016/j.foreco.2014.08.019
- Cámara-Leret, R., Copete, J. C., Balslev, H., Soto-Gómez, M., & Macía, M. J. (2016). Amerindian and Afro-American perceptions of their traditional knowledge in the Chocó biodiversity hotspot. *Economic Botany*, 70(2), 160-175.
- Cámara-Leret, R., Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Balslev, H., & Kristiansen, S. M. (2017). Modelling responses of western Amazonian palms to soil nutrients. *Journal of Ecology*, 105(2), 367-381. DOI: 10.1111/1365-2745.12708
- Condit, R., Engelbrecht, B. M. J., Pino, D., Pérez, R., & Turner, B. L. (2013). Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(13), 5064-5068. DOI: 10.1073/pnas.1218042110
- Conservation International. (2014). Hotspots biodiversity. Recuperado de [http://www.conservation.org/where/priority\\_areas/hotspots/south\\_america/Tumbes-Chocó-Magdalena/Pages/biodiversity.aspx](http://www.conservation.org/where/priority_areas/hotspots/south_america/Tumbes-Chocó-Magdalena/Pages/biodiversity.aspx)
- Costa, F. R. C., Guillaumet, J. L., Lima, A. P., & 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. DOI: 10.3170/2008-8-18478
- Clinebell, H. R. R., Phillips, O. L., Gentry, A. H., Stark, N., & Zuurig, H. (1995). Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation*, 4, 56-90.
- Duivenvoorden, J. F. (1994). Vascular plant species counts in the rain forests of the middle Caqueta area, Colombian Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, 3, 685-715.
- Duque, A., Sánchez, M., Cavelier, J., & Duivenvoorden, J. F. (2002). Different floristic patterns of woody understorey and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 18(4), 499-525. DOI: 10.1017/S0266467402002341
- Dransfield, J., Uhl, N. W., Asmussen, C. B., Baker, W. J., Harley, M. M., & Lewis, C. E. (2008). *Genera Palmarum: the Evolution and Classification of Palms*. Washington D.C., USA: Smithsonian Libraries.
- 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. DOI: 10.1093/aob/mcr146
- Eslava, J. (1992). La precipitación en la Región del Pacífico (Lloró: ¿el sitio más lluvioso del mundo?). *Zenit*, 3, 7-33.
- Faber-Langendoen, D., & Gentry, A. H. (1991). The structure and diversity of rainforest at Bajo Calima, Chocó, western Colombia. *Biotropica*, 23(1), 2-11.
- Forero, E. & Gentry, A. H. (1989). *Lista anotada de las plantas del Departamento del Chocó, Colombia*. Bogotá, Colombia: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

- Galeano, G. (2000). Forest use at the Pacific coast of Chocó, Colombia: A quantitative approach. *Economic Botany*, 54(3), 358-376.
- Galeano, G. (2001). Estructura, riqueza y composición de plantas leñosas en el golfo de Tribugá, Chocó, Colombia. *Caldasia*, 23(1), 213-236.
- Galeano, G., & Bernal, R. (2010). *Palmas de Colombia. Guía de campo*. Bogotá, Colombia: Editorial Universidad Nacional de Colombia.
- Garibaldi, C., Nieto-Ariza, B., Macía, M. J., & Cayuela, L. (2014). Soil and geographic distance as determinants of floristic composition in the Azuero Peninsula (Panamá). *Biotropica*, 46(6), 687-695. DOI: org/10.1111/btp.12174
- Gentry, A. H. (1982a). Patterns of neotropical plants species diversity. En M. K. Hecht, B. Wallace, & G. T. Prance (Eds.), *Evolutionary Biology* (pp. 1-84). Boston, USA: Springer.
- Gentry, A. H. (1982b). Patterns of neotropical plants species diversity. *Evolutionary Biology*, 15, 1-84.
- Gentry, A. H. (1986). Species richness and floristic composition of Chocó region plant communities. *Caldasia*, 15, 71-91.
- Gentry, A. H. (1988). Changes of plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 75, 1-34.
- Gentry, A. H. (1993). Riqueza de especies y composición florística de las comunidades de plantas de la región del Chocó: una actualización. En P. Leyva (Ed.), *Colombia Pacífico* (pp. 201-219). Bogotá, Colombia: Fondo FEN Colombia.
- Gentry, A. H., & Dodson, C. (1987). Contribution of non-trees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica*, 19, 149-156.
- Hall, J. S., Mckenna, J. J., Ashton, P. M. D., & Gregoire, T. G. (2004). Habitat characterization underestimates the role of edaphic factors controlling the distribution of *Entandrophragma*. *Ecology*, 85, 2171-2183. DOI: org/10.1890/03-0043
- Henderson, A., Galeano, G., & Bernal, R. (1995). *A field guide to the palms of the America*. New Jersey, USA: Princeton University Press.
- Henderson, A. (2002). *Evolution and Ecology of Palms*. New York, USA: New York Botanical Garden Press.
- Huston, M. (1980). Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *Journal of Biogeography*, 7, 147-157. DOI: 10.2307/2844707
- John, R., Dalling, J. M., Harms, K. E., Yavitt, J. B., Stallard, R. B., Mirabello, M., ... Foster, R. B. (2007). Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 10(43), 864-869. DOI: 10.1073/pnas.0604666104
- Kahn, F., & Mejia, K. (1990). Palm communities in wetland forest ecosystems of Peruvian Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 33-34, 169-179.
- Kahn, F., & De Granville, J. J. (1992). *Palms in forest ecosystems of Amazonia*. Heidelberg, Germany: Springer.
- Kristiansen, T., Svenning, J. C., Eiserhard, W. L., Pedersen, D., Brix, H., Kristiansen, S. M., ... Balslev, H. (2012). Environment versus dispersal in the assembly of western Amazonian palm communities. *Journal of Biogeography*, 39, 1318-1332. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2012.02689.x
- Legendre, P., & Legendre, L. F. (2012). *Numerical Ecology*. Amsterdam, Netherlands: Elsevier.
- Ledezma-Rentería, E., & Galeano, G. (2014). Usos de las palmas en las tierras bajas del Pacífico colombiano. *Caldasia*, 36(1), 71-84.
- Mehlich, A. (1984). Mehlich 3 soil test extractant: a modification of Mehlich 2 extractant. *Communications in Soil Science & Plant Analysis*, 15, 1409-1416. DOI: org/10.1080/00103628409367568
- Minchin, P. R. (1987). An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio*, 69, 89-107.
- Muscarella, R., Bacon, C. D., Faurby, S., Antonelli, A., Kristiansen, S. M., Svenning, J. C., & Balslev, H. (2018). Soil fertility and flood regime are correlated with phylogenetic structure of Amazonian palm communities. *Annals of Botany*, XX, 1-15. DOI: 10.1093/aob/mcy196
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., Hara, R. B. O., ... Wagner, H. (2016). *vegan: Community Ecology Package version 2.4-1*. Recuperado de <https://cran.r-project.org/package=vegan>
- Olivares, I., Svenning, J. C., Va Bodegom, P. M., Valencia, R., & Balslev, H. (2017). Stability in a changing world – palm community dynamics in the hyperdiverse western Amazon over 17 years. *Global Change Biology*, 23, 1232-1239. DOI: 10.1111/gcb.13494
- Paoli, G. D., Curran, L. M., & Zak, D. R. (2006). Soil nutrients and beta diversity in the Bornean Dipterocarpaceae: evidence for niche partitioning by tropical rain forest trees. *Journal of Ecology*, 94, 157-170. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2005.01077.x
- Pennisi, E. (2005). What determines species diversity. *Science*, 309(5731), 90.



- Peñas-Claros, M., Poorter, L., Alarcón, A., Blate, G., Choque, U., Fredericksen, T. S., ... Toledo, M. (2012). Soil effects on forest structure and diversity in a moist and a dry tropical forest. *Biotropica*, 44(3), 276-283. DOI: org/10.1111/j.1744-7429.2011.00813.x
- Potts, M. D., Ashton, P. S., Kaufman, L. S., & Plotkin, J. B. (2002). Habitat patterns in tropical rain forests: a comparison of 105 plots in northwest Borneo. *Ecology*, 83, 2782-2797. DOI: org/10.1890/0012-9658
- Poveda, C., Rojas, C. A., Rudas, A., & Rangel, O. (2004). El Chocó Biogeográfico: Ambiente físico. En O. Rangel (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica IV: El Chocó biogeográfico / Costa Pacífica* (pp. 1-21). Bogotá, Colombia: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Poulsen, A. D., Tuomisto, H., & Balslev, H. (2006). Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. *Biotropica*, 38(4), 468-478. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2006.00168.x
- Quinto-Mosquera, H., & Moreno-Hurtado, F. (2014). Diversidad florística arbórea y su relación con el suelo en un bosque pluvial tropical del Chocó biogeográfico. *Revista Arvore, Viçosa-MG*, 38(6), 1123-1132.
- Quinto-Mosquera, H., & Moreno-Hurtado, F. (2016). Precipitation effects on soil characteristics in tropical rain forests of the Chocó biogeographical region. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 69(1), 7813-7823. DOI: org/10.15446/rfna.v69n1.54749
- R Development Core Team. (2017). R: a language and environment for statistical computing. Recuperado de <http://www.R-project.org>
- Ramírez-Moreno, G., & Galeano, G. (2011). Comunidades de palmas en dos bosques de Chocó, Colombia. *Caldasia*, 33(2), 315-329.
- Schneider, E., Cámara-Leret, R., Barfod, A., & Weckerle, C. S. (2017). Palm use by two chachi communities in Ecuador: a 30-year reappraisal. *Economic Botany*, 71(4), 342-360.
- Slik, J. W. F., Raes, N., Aiba, S. I., Brearley, F. Q., Cannon, C. H., Meijaard, E., ... Wulffraat, S. (2009). Environmental correlates for tropical tree diversity and distribution patterns in Borneo. *Diversity and Distribution*, 15, 523-532. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2009.00557.x
- Specht, A., & Specht, R. L. (1993). Species richness and canopy productivity and Australian plant communities. *Biodiversity and Conservation*, 2(2), 152-167. DOI: 10.1007/BF00056131
- Stevenson, R. P., Aldana, A. M., Cardenas, S., & Negret, P. J. (2018). Flooding and soil composition determine beta diversity of lowland forests in Northern South America. *Biotropica*, 50(4), 1-10. DOI: 10.1111/btp.12541
- Swaine, M. D. (1996). Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. *Journal of Ecology*, 84, 419-428. DOI: 10.2307/2261203
- Ter Steege, H., Pitman, N. C., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomao, R. P., Guevara, J. E., ... Salman, M. R. (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342, 1243092. DOI: 10.1126/science.1243092
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Poulsen, A. D., Moran, R. C., Quintana, C., Cañas, C., & Celi, J. (2002). Distribution and diversity of pteridophytes and melastomataceae along edaphic gradients in Yasuni national park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica*, 34, 516-533. DOI: org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00571.x
- Tuomisto, H., Zuquim, G., & Cárdenas, G. (2014). Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. *Ecography*, 37, 001-013. DOI: 10.1111/ecog.00770
- Vitousek, P. M. (1984). Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology*, 65, 285-298. DOI: org/10.2307/1939481
- Vormisto, H., 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. DOI: org/10.1111/j.0022-0477.2004.00904.x
- Wright, S. J. (1992). Seasonal drought soil fertility and the species density and tropical forest plants communities. *Trends Ecology & Evolution*, 7(8), 260-263. DOI: 10.1016/0169-5347(92)90171