

Estudio Poblacional de *Zamia encephalartoides* D.W.Stev., en el Embalse de Topocoro,
municipio de Betulia Santander

Jeferson Aceros Calderón

Trabajo de Grado para Optar al Título de Biólogo

Directora

Cristina López Gallego

PhD en Biología de la Conservación

Codirectora

Alicia Rojas

Especialista en Conservación de Recursos Naturales

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Biología

Bucaramanga

2023

Dedicatoria

Quisiera empezar esta dedicatoria nombrando a mis abuelos, Modesto Acero y Gustavo calderón. Dedico a ustedes este trabajo, a un par de hombres campesinos con profundo conocimiento de la tierra y las plantas. A mí a abuelo Modesto, quien solía sentarse a contarme sus historias y a transmitirme la importancia de respetar el bosque, los saberes ancestrales y la vida. A mi abuelo Gustavo, quien me enseñó la importancia del trabajo y la perseverancia desde que era un niño, aunque siempre lo observaba desde la distancia. A mi abuela Miriam Suárez, que siempre habla de mí con orgullo y cuenta cómo su nieto favorito viaja y conoce diferentes lugares.

A mi madre Mireida Calderón Suárez, quien ha estado para mí, sin importar las dificultades, dedicándome su tiempo sin importar lo agotador o largo haya sido su día. A mi padre Humberto Aceros Quintero, quien me ha alentado siempre a seguir mis sueños y me ha brindado innumerables consejos y su apoyo incondicional. Gracias por estar a mi lado sin esperar nada a cambio y por dar lo mejor de ustedes para hacerme feliz. Este logro es uno de muchos que espero los haga sentir orgullosos. Ansió que vengan muchos más en el futuro.

Este logro también es un reconocimiento a los grandes amigos de mi vida: Manuel, Juan José, Withman, Óscar, Andrés Felipe y Néstor. Ustedes siempre me han impulsado, han estado a mi lado en momentos de soledad, compartiendo tanto mis tristezas como mis alegrías. A Hanny Matajira, por alentarme cada día a ser mejor y por creer en mí incluso más de lo que yo mismo hago.

Por último, aunque no menos importante, quiero dedicar este trabajo a mi querido profesor, Humberto García. Él fue la primera persona que me brindó una oportunidad académica y me animó a seguir una carrera científica. A todos ustedes solo quiero decirles: *¡Lo Logramos!*

Agradecimientos

A mi directora la doctora Cristina López Gallego, por todo su apoyo, dedicación, consejo
y esfuerzo.

A mi querida profesora Alicia Rojas, por brindarme la mano cuando todo parecía ir
bastante mal.

A Manuel Calsada y Juan José Fernández, por estar pendiente de cada avance y
aconsejarme.

A Óscar Núñez por aguantar calor, sol y caminatas largas en el Cañón del Chicamocha.
Por toda su paciencia en cada ocasión que lo molesté para hacerle preguntas metodológicas o de
contenido. Enserio mi más grande y sentido agradecimiento.

A Jorge mi auxiliar de campo, gracias por todo el esfuerzo y apoyo.

A la empresa CMR y todo su personal, por brindarme las comodidades necesarias y la
compañía para poder realizar todo el trabajo de campo.

A mis padres, por su financiamiento.

A Hanny Matajira, por su apoyo incondicional.

Tabla de Contenido

	Pág.
Introducción	11
1. Marco teórico	13
1.1 El género <i>Zamia</i>	13
1.1.1 Diversidad del género <i>Zamia</i>	13
1.1.2 <i>Zamia encephalartoides</i>	14
1.2 Parámetros poblacionales y estructura de población	15
1.2.1 Características de la estructura poblacional	15
1.2.2 Distribución espacial de la población	16
1.3 Ecología Funcional	17
2. Objetivos	18
2.1 Objetivo General	18
2.2 Objetivos Específicos	18
3. Competencias de la pasantía	19
4. Materiales y métodos	20
4.1 Área de estudio	20
4.2 Densidad y estructura poblacional	21
4.3 Distribución espacial	23
4.4 Estimación de rasgos funcionales	24
5. Resultados	27
5.1 Densidad y estructura poblacional	27
5.2 Distribución poblacional	31

5.3 Rasgos funcionales.....	33
6. Discusión.....	43
6.1 Densidad y estructura poblacional.....	43
6.2 Distribución poblacional.....	45
6.3 Rasgos funcionales.....	46
7. Conclusiones.....	48
8. Recomendaciones	49
Referencias Bibliográficas	51
Apéndices.....	58

Lista de Tablas

	Pág.
Tabla 1 <i>Rasgos funcionales</i>	24
Tabla 2 <i>Rasgos morfológicos y fisiológicos</i>	25
Tabla 3 <i>Estadígrafos resumen cálculo de densidad población Balzora – El Limón</i>	27
Tabla 4 <i>Densidad y número de individuos de la población Balzora – El Limón</i>	28
Tabla 5 <i>Número de individuos y densidad de las poblaciones Balzora – El Limón, La Habana y Llanadas – Calicho</i>	29
Tabla 6 <i>Abundancia relativa por categoría de tamaño para la especie <i>Zamia encephalartoides</i> en las poblaciones estudiadas</i>	30
Tabla 7 <i>Promedio, desviación estándar y coeficiente de variación de los rasgos funcionales en las poblaciones</i>	34
Tabla 8 <i>Prueba de comparación múltiple de cada pareja poblacional posible, con ajuste de Benjamini-Hochberg</i>	41
Tabla 9 <i>Variables influyentes y porcentaje de comparación a las diferencias entre las poblaciones de <i>Zamia encephalartoides</i></i>	42

Lista de Figuras

	Pág.
Figura 1 <i>Plano Área de estudio</i>	20
Figura 2 <i>Distribución de los individuos por sexo en cada categoría de tamaño para el periodo 2020 – 2021</i>	28
Figura 3 <i>Estructura poblacional de Zamia encephalartoides en la población Balzora – El Limón</i>	30
Figura 4 <i>Distribución de Zamia encephalartoides en el predio Holanda (Balzora – El Limón)</i> .	31
Figura 5 <i>Perspectiva de la distribución de la población Balzora – El Limón</i>	32
Figura 6 <i>Distribución por categoría de tamaño población Balzora – El Limón</i>	33
Figura 7 <i>Variedad de los rasgos funcionales para la especie Zamia encephalartoides</i>	36
Figura 8 <i>Correlación de rasgos funcionales para las poblaciones de Zamia encephalartoides</i> ..	37
Figura 9 <i>Esquema de correlaciones fenotípicas para los rasgos morfológicos y fisiológicos</i>	38
Figura 10 <i>Análisis NMDS para los individuos pertenecientes a las poblaciones Balzora – El Limón, Chocoa, Llanadas – Calicho y Umpalá</i>	39
Figura 11 <i>Boxplot de distribución de los rasgos funcionales en cada una de las poblaciones</i>	43

Lista de Apéndices**pág.**

Apéndice A. Estructura poblacional de <i>Z. encephalartoides</i> en las poblaciones Llanadas – Calicho, Chocoa, Umpalá y La Habana	58
Apéndice B. Resumen de la estructura poblacional de <i>Zamias</i> y <i>Cycadas</i> en el continente	59

Resumen

Título: Estudio Poblacional de *Zamia encephalartoides* D.W.Stev., en el Embalse de Topocoro, municipio de Betulia Santander *

Autor: Jeferson Aceros Calderón **

Palabras Clave: *Zamia*, Cycadas, Estructura, Rasgos Funcionales, Conservación.

Descripción: El género *Zamia*, con 86 especies, destaca como el más diverso entre las Cycadas. Colombia lidera en diversidad de zamias a nivel mundial, albergando 26 especies. A pesar de considerarse “fósiles vivientes” debido a su radiación temprana, muchas de sus poblaciones en el mundo se encuentran en peligro, por pérdida de hábitat o comercio ilegal. *Zamia encephalartoides*, endémica de Santander, enfrenta esta realidad. Este estudio, describe una nueva población de la especie *Zamia encephalartoides* en Betulia – Santander, circunscrita a un área de reserva del embalse Topocoro. Allí se realizaron estimaciones demográficas, georreferenciación de individuos, análisis de estructura poblacional y análisis de sus rasgos funcionales. Los resultados obtenidos para esta población fueron comparados con las poblaciones descritas anteriormente por Mantilla y, Castellanos y Pérez. Se encontró que la densidad de *Z. encephalartoides* en la población estudiada es mayor en comparación a las otras. No obstante, otras especies de *Zamia* y Cycadas del continente poseen una densidad mayor. Dentro de los rasgos funcionales estudiados para esta especie, se encontró que están relacionadas a estrategias de retorno lento; como tasas de crecimiento lento y hojas de mayor costo. Dentro de las poblaciones la especie muestra adaptaciones a diferentes condiciones ambientales, con algunas poblaciones asociadas a ambientes húmedos y sombreados, y otras a ambientes secos con alta incidencia de luz. Observándose así, correlaciones esperadas entre los rasgos para este tipo de estrategias, aunque con diferencias entre las poblaciones. Recomendamos realizar mayores esfuerzos en la investigación de la dinámica poblacional de la especie. Así como, en su genética poblacional y distribución espacial; sumando también el uso de sistemas de información geográfica, que permitan identificar áreas prioritarias para la conservación de la especie. Estos hallazgos pueden contribuir al desarrollo de estrategias efectivas de conservación, no solo para esta especie, sino para otras especies vegetales a futuro.

* Trabajo de Grado

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Programa Biología. Directora: Cristina López Gallego. PhD en Biología de la Conservación. Codirectora: Alicia Rojas. Especialista en Conservación de Recursos Naturales.

Abstract

Title: Population Study of *Zamia encephalartoides* D.W. Stev., in the Topocoro Reservoir, Betulia Municipality, Santander*

Author: Jeferson Aceros Calderón**

Key Words: *Zamia*, Cycadas, Population Structure, Functional Traits, Conservation.

Description: The *Zamia* genus is one of the most diverse within Cycads, comprising a total of 86 species. Colombia stands out as the country with the greatest diversity of zamias in the world, housing 26 species. While Cycadas are considered "Living Fossils" due to their ancient lineage, many of their populations worldwide are in danger due to habitat loss or illegal trade. *Zamia encephalartoides*, an endemic species of the Santander Department, is not exempt from this reality. The following study describes a new population of the *Zamia encephalartoides* species in Betulia - Santander, confined to a reserve area known as Embalse Topocoro. Demographic estimations, georeferencing of individuals, population structure analysis, and analysis of their functional traits were conducted. The results obtained for this population were compared with populations previously described by Mantilla and Castellanos & Pérez. It was found that the density of *Z. encephalartoides* in the studied population is higher compared to others. However, other *Zamia* and Cycada species on the continent exhibit higher densities. Among the functional traits studied for this species, they were found to be related to slow-return strategies, such as slow growth rates and higher-cost leaves. Within the populations, the species shows adaptations to different environmental conditions, with some populations associated with humid and shaded environments, and others in dry environments with high light incidence. Expected correlations between traits for this type of strategy were observed, albeit with differences among populations. We recommend making further efforts in researching the population dynamics of the species, as well as its population genetics and spatial distribution. This could be augmented using geographic information systems, which would help identify priority areas for species conservation. These findings may contribute to the development of effective conservation strategies, not only for this species but also for other plant species in the future.

* Degree Work

**Faculty of Science. School of Biology. Director: Cristina López Gallego. PhD in Conservation Biology. Codirector: Alicia Rojas. Specialist in Natural Resource Conservation.

Introducción

El orden Cycadales es el único grupo de Gimnospermas no extinto dentro de la clase Cycadopsida (Mantilla, 2016). Se remontan a más de 280 millones de años y representan uno de los grupos más antiguos de plantas con semilla que aún existen (Donaldson *et al.*, 2003). Este orden se restringe a regiones tropicales y subtropicales de América, África, Asia y Australia (Donaldson *et al.*, 2003; Gonzales, 2004). Actualmente el orden Cycadales comprende las familias Cycadaceae y Zamiaceae, siendo esta última la única registrada de forma silvestre en Colombia (López – Gallego, 2015; López – Gallego *et al.*, 2019;).

Dentro de las 26 especies del género descritas en Colombia. (Sociedad Colombiana de Cycadas, 2023) se destaca *Zamia encephalartoides*, una especie del bosque seco tropical en la zona andina colombiana, endémica del departamento de Santander. Se encuentra en zonas abiertas con matorrales secos y exposición lumínica variable, así como en áreas boscosas como planta de sotobosque (Mantilla, 2016; López – Gallego, 2015). A pesar de ser recientemente descrita (Stevenson, 2001), *Z. encephalartoides* ha recibido poca atención en su investigación, lo que ha generado incertidumbre en su estado de conservación e inclusión a listas rojas (Mantilla, 2016; Galeano *et al.*, 2005; Stevenson, 2010).

En general, las especies del género *Zamia*, se encuentran críticamente amenazadas, con poblaciones pequeñas en fragmentos de bosques muy reducidos y aislados (Segalla, 2019; Stevenson *et al.*, 2003). Su reproducción es particularmente desafiante debido a su condición dioica y dependencia de vectores especializados para la polinización, lo que influye en su viabilidad y riesgo de extinción (Segalla, 2019; Donaldson *et al.*, 2003; Stevenson *et al.*, 2003, Mora, Yáñez – Espinoza, Flores & Nava – Zárate, 2013).

La investigación sobre estas especies se ha obstaculizado por la naturaleza aislada de las poblaciones, lo que ha limitado el progreso en el conocimiento de las especies de *Zamia* colombianas (Galeano *et al.*, 2005). No obstante, esfuerzos como el Plan de Acción Para la Conservación de Zamias de Colombia y el Atlas de Zamias de Colombia, realizado por López – Gallego y colaboradores para el año 2015 y 2019 respectivamente, han contribuido significativamente al conocimiento del género. Estos esfuerzos han convertido a Colombia en el primer país en Sudamérica que ha desarrollado un plan para la conservación de cycadas (Segalla, 2019). Además de que han identificado problemas generales para la conservación de las especies de *Zamia*, incluyendo la sobreexplotación, la degradación del hábitat y la fragmentación de las poblaciones (López – Gallego, 2015).

A pesar de estos avances, aún hay posibilidad de que existan poblaciones no registradas en varias regiones de Colombia, incluyendo la zona andina. Por lo tanto, este trabajo tiene como objetivo caracterizar una población de *Zamia encephalartoides* recientemente descubierta cerca del embalse Topocoro, en el municipio de Betulia - Santander. El estudio busca contribuir al conocimiento de la biología de la especie, su demografía, ecología funcional y distribución espacial, con el fin de fortalecer planes y estrategias de conservación futuros. También se pretende determinar si existen diferencias significativas entre esta población y las descritas previamente en términos de su demografía y ecología funcional.

1. Marco teórico

1.1 El género *Zamia*

El género *Zamia* es un grupo de plantas con alta importancia a nivel mundial y nacional. Hasta la fecha, se han descrito 86 especies para el género (The World List of Cycads, 2023). En Colombia se han registrado 26 especies, representando el 30.23% de las especies de este género en el mundo. Dentro de estas 26 especies, 18 se consideran endémicas del territorio colombiano. (López – Gallego, 2015; López – Gallego, 2019; Sociedad Colombiana de Cycadas, 2023).

Este género forma parte de la familia Zamiaceae, que junto a la familia Cycadaceae conforman el orden Cycadales. Se destacan por ser unas de las plantas con semilla más primitivas que persisten en la actualidad, con un registro fósil superior a los 250 millones de años. Aunque su diversidad fue mayor en la era mesozoica, durante el jurásico, hace aproximadamente 150 millones de años. Muchas de las especies actuales de cycadas muestran similitudes con sus ancestros mesozoicos, lo que les otorga el título de “fósiles vivientes” (López – Gallego, 2019; Stevenson, 1990; Chase *et al.*, 1993; Donaldson *et al.*, 2003; Hill *et al.*, 2003; López – Gallego, 2015).

1.1.1 Diversidad del género *Zamia*

El género *Zamia* es considerado el más diverso de los géneros de cycadas en términos de ecología y morfología. Estas plantas son endémicas del neotrópico y se distribuyen desde el sur de Norteamérica, la Amazonía, las islas del Caribe y el cerrado en Suramérica (López – Gallego, 2019). No obstante, pese a su amplia distribución muchas poblaciones de *Zamia* sufren de pérdida de hábitat y a menudo se encuentran en poblaciones pequeñas y en ambientes altamente

degradados (Segalla, 2019; Stevenson, 1993; Walters *et al.*, 2004; Mankga & Essoufou, 2017; Calonje, Meerow *et al.*, 2019). Si bien las especies de *Zamia* no son las únicas con tendencia a poseer una distribución restringida en comparación con otras especies de plantas tropicales. Si son en su mayoría endémicas, con poblaciones creciendo en áreas remotas con acceso limitado (Segalla, 2019; Stevenson, 1993; López – Gallego, 2015; Calonje, Meerow *et al.*, 2019).

En Colombia se han registrado especies de *Zamia* hacia el Norte del Caribe, en el piedemonte y en algunas zonas de la Orinoquía, y en las regiones Andina, Pacífica y Amazónica; presentando mayor diversidad en estas últimas tres (López – Gallego, 2019). Pese a esto, todas las especies endémicas de la región Andina se encuentran en alguna categoría de amenaza ya sea “En Peligro” o “En Peligro Crítico”; debido a la alta degradación de su hábitat y la presencia de pocas poblaciones viables (López – Gallego, 2019).

1.1.2 *Zamia encephalartoides*

Esta especie posee aspecto arborescente, con hojas en roseta sobre el ápice del tallo. Los tallos pueden ser solitarios o cespitosos, alcanzando hasta 2 m de longitud y 20 – 30 cm de diámetro. Cada tallo puede albergar de 1 – 30 hojas, que miden hasta 1.5 m de longitud y tienen más de 50 foliolos. Los foliolos son sésiles y coriáceos, lanceolados, con venación paralela conspicua, de margen entero y revuelto, midiendo 35 cm de longitud y 3 cm de ancho (Mantilla, 2016; Stevenson, 2001).

Zamia encephalartoides es una especie dioica, sus estróbilos políniferos son de color beige a amarillo claro, pubescentes, pedunculados y de forma cilíndrica con 20 – 30 cm de longitud y de 3 – 5 cm de diámetro. Por otra parte, los estróbilos ovulíferos son inicialmente de color marrón, tornándose a verde oscuro al madurar. Tienen forma ovoide a cilíndrica, con 25 – 40 cm de longitud y 10 – 15 cm de diámetro. Las semillas presentan sarcotesta blanco – amarillenta a marrón

pálido. Aunque se han reportado que los coleópteros del género *Pharaxonotha*, pertenecientes a la familia Erotylidae, son los polinizadores de esta especie. Su dispersión parece ser limitada, pues no se reportan dispersores animales, dejando a la gravedad como su principal factor de dispersión (Mantilla, 2016; López – Gallego, 2015).

Hasta el momento se han descrito cuatro poblaciones de esta especie para el departamento de Santander en los municipios de Girón (Chocó), Los Santos (Llanadas – Calicho), Piedecuesta (Umpalá) y Cepitá (La Habana).

1.2 Parámetros poblacionales y estructura de población

Las propiedades biológicas de una especie, en relación con las particularidades del entorno en el que habita y las posibles interacciones con otros organismos, juegan un papel importante en la determinación de las características de una población. Estas propiedades biológicas representan las causas últimas en la variación sobre las dimensiones espacial y temporal de la población (Morlans, 2004).

Para abordar el estudio de las poblaciones, es crucial entender el concepto de población desde una perspectiva estadística y ecológica (Krebs, 1999). Desde una perspectiva estadística, una población se refiere al conjunto de elementos bajo estudio. Mientras que, desde un punto de vista ecológico, una población es un grupo de individuos de una especie que cohabitan en una misma área y tiempo (Hone *et al.*, 2015).

1.2.1 Características de la estructura poblacional

La estructura poblacional se enfoca en el estudio descriptivo y estadístico de las características específicas de una población, que son fundamentales para comprender su dinámica. Algunas de estas características incluyen la abundancia y la densidad poblacional. Las cuales a su vez se pueden reconocer como totales o relativas. La abundancia total o absoluta se define como

el número absoluto de individuos de la población p.ej. (la cantidad de individuos de *Z. encephalartoides* presentes en el área de estudio de este trabajo). Por otra parte, la abundancia relativa, permite comparar dos o más situaciones p.ej. (el número de individuos machos con relación al número de individuos totales de *Z. encephalartoides* presentes en el área de estudio). Por su parte, la densidad absoluta o total es el número de organismos por unidad de área o volumen, mientras que la densidad relativa mide el número de ejemplares por unidad muestral que no guarda relación directa con el área (Krebs, 1999; Martella, 2012).

Otra característica de tipo estructural en una población es la proporción de edades o clases de edad, la cual se refiere a la cantidad de individuos de cada edad o intervalo de edad dentro de la población. Sin embargo, determinar estas clases o edades requiere un conocimiento profundo de la biología de la especie. También se considera la proporción de sexos, la cual es el número o proporción de individuos de uno y otro sexo en la población. La determinación de la proporción de edades y de sexos en una población, son fundamentales para realizar inferencias futuras de la misma; siendo necesario además en el caso de las plantas, conocer sus mecanismos de polinización (Morlans, 2004).

1.2.2 Distribución espacial de la población

Finalmente, dentro de la estructura poblacional se encuentra la distribución de la población, la cual puede dispersarse en tres tipos de patrones espaciales, uniforme, aleatorio o al azar, y agrupada. La distribución uniforme tiene lugar cuando la competencia por los recursos es muy aguda, esto implica el establecimiento de territorios. La distribución aleatoria es aquella donde no hay grado de afinidad, se infiere que el ambiente es muy homogéneo y no hay atracción social. Por último, la distribución agrupada es aquella irregular, que ocurre como respuesta a diferencias locales en el hábitat. Donde los individuos encuentran la mejor combinación de factores para su

supervivencia. Esta agrupación responde también al modo de reproducción, dispersión e incluso factores abióticos recurrentes, la cual la convierte en la distribución más frecuente en la naturaleza (Morláns, 2004; Krebs, 1999).

1.3 Ecología Funcional

Otra perspectiva dentro del estudio ecológico de las poblaciones, que permite reconocer la variedad de roles que cumplen las especies en las comunidades y ecosistemas; así como, las interacciones entre factores específicos del ambiente y las especies, es la ecología funcional (Mantilla, 2016; Salgado – Negret, 2015). Para estudiar la ecología funcional de una población, se debe partir de la diversidad funcional de estas, la cual precisa el grado de diferencias en rasgos funcionales entre y dentro de las especies (Mason & Bello, 2013). Los rasgos funcionales son definidos como las características morfológicas, fisiológicas o fenológicas que influyen de forma directa o indirecta en la adecuación de las especies al ambiente; debido a sus efectos en el crecimiento, la reproducción y la supervivencia (Mantilla, 2016; Violle *et al.*, 2007; De la Riva *et al.*, 2014).

2. Objetivos

2.1 Objetivo General

Evaluar factores demográficos y la variación de rasgos funcionales en la población de *Zamia encephalartoides* presente en el embalse Topocoro, área correspondiente al municipio de Betulia (Santander – Colombia).

2.2 Objetivos Específicos

- Determinar la densidad y estructura de la población de *Z. encephalartoides* presente en el embalse Topocoro del municipio Betulia – Santander.
- Estimar valores de rasgos funcionales específicos para la población de *Z. encephalartoides* en el embalse Topocoro.
- Comparar factores demográficos y funcionales entre las diferentes poblaciones de *Z. encephalartoides* descritas hasta el momento para el Cañón del Chicamocha (Santander-Colombia).

3. Competencias de la pasantía

- Identifica y diferencia individuos de *Z. encephalartoides* de otras especies pertenecientes a la familia Zamiaceae.
- Toma mediciones correctamente, además de datos demográficos y rasgos funcionales para posteriores análisis.
- Usa de manera adecuada métodos estadísticos para el correcto análisis e interpretación de los resultados.

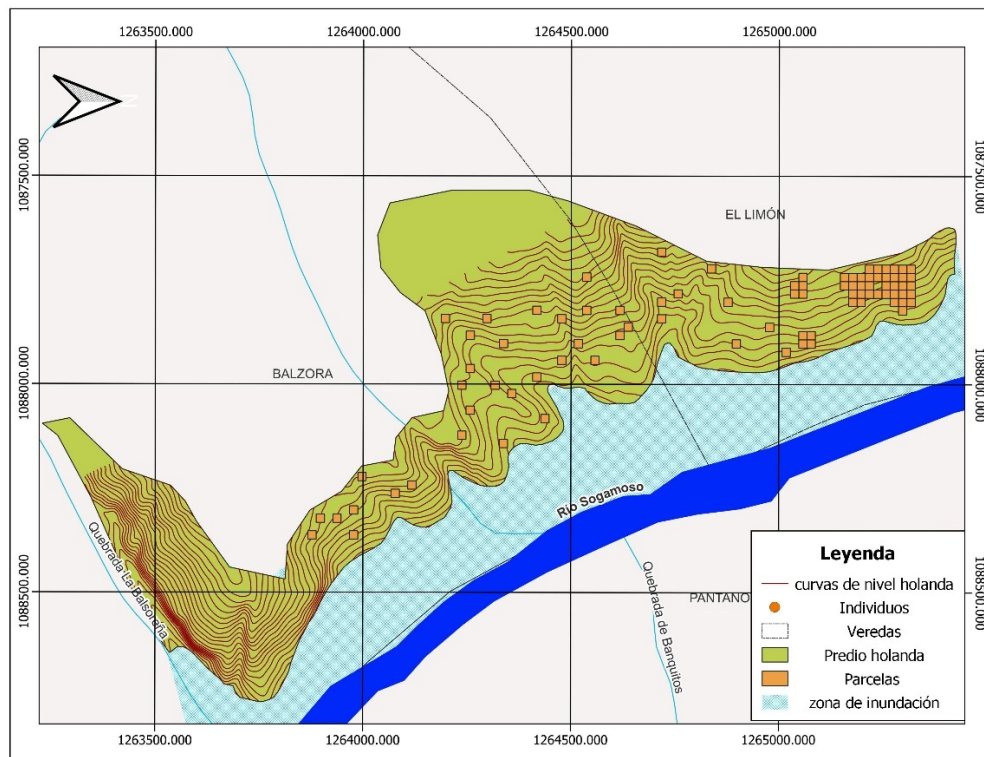
4. Materiales y métodos

4.1 Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en el predio “HOLANDA”, ubicado en las veredas Balzora y El Limón del municipio de Betulia, Santander, en las proximidades de las áreas de reserva del embalse Topocoro. El predio “HOLANDA” abarca una extensión de 71.3 ha y se caracteriza por su topografía agreste, con fuertes pendientes a lo largo de su territorio. Se encuentra situado entre los 290 a 560 m.s.n.m., y presenta una vegetación típica de los enclaves xerofíticos interandinos. La precipitación anual varía entre los 500 y 950 mm, lo que da lugar a un clima tropical bimodal, con dos periodos de lluvia y dos de sequía al año. Estas condiciones climáticas clasifican a la zona como Bosque Seco Tropical (Bs-T) según la caracterización de Holdridge, (1967) (Figura 1).

Figura 1

Plano Área de estudio



4.2 Densidad y estructura poblacional

Las estimaciones demográficas de la población de *Z. encephalartoides* en el predio “HOLANDA” se llevaron a cabo en dos salidas de campo, una en los meses de noviembre a diciembre de 2020 y la otra en marzo a abril de 2021. Sin embargo, durante la primera salida se identificó la dificultad de abarcar toda la extensión del predio debido al tiempo y la topografía abrupta en ciertas áreas, que resultaban inaccesibles para el muestreo. En consecuencia, los datos recopilados en la primera salida se consideraron preliminares y se utilizaron para calcular el tamaño de muestra necesario para llevar a cabo un muestreo representativo en toda la zona de estudio. Para este cálculo, se optó por un margen de error del 20% y un nivel de confianza del 95%, empleando la siguiente fórmula:

$$n = (t^2 \cdot CV^2) / (E^2 + (t^2 \cdot CV^2) / N)$$

Dónde: n= número de unidades muestrales, E= Error, t= Valor de la tabla de t-student, N= Total de unidades muestrales de la población, CV= coeficiente de variación (Mostacedo, B., & Fredericksen, T, 2000).

Dado que la única variable cuantitativa en este estudio es la densidad de la población, se llevó a cabo un proceso para determinar el valor promedio y la desviación estándar de esta variable. Inicialmente, se dividió la totalidad del predio “HOLANDA” en cuadrículas de 20 x 20 metros utilizando el programa QGIS 3.16.14, con el propósito de parcelar toda el área de estudio previamente muestreada. Se procedió entonces a calcular la densidad para cada una de las parcelas muestreadas hasta el momento, lo que permitió obtener el promedio y la desviación estándar de las parcelas muestreadas. Utilizando “N” para representar el número de parcelas hasta ahora muestreadas, se procedió a calcular el valor de “n” necesario para asegurar que el muestro fuese representativo.

Una vez calculado el tamaño de la muestra, se procedió a seleccionar aleatoriamente el número de parcelas requeridas para completar el muestreo. Estas parcelas fueron delimitadas con dimensiones de 20 x 20 metros y se aseguró una distancia mínima de 20 metros entre ellas. La recolección de datos en estas parcelas se realizó durante la segunda salida de campo. En cada parcela, se identificaron y numeraron secuencialmente todos los individuos de *Z. encephalartoides* encontrados, utilizando placas de acero inoxidable que se colocaron en los tallos o peciolo de las plantas según su tamaño. Además, se registró la ubicación geográfica precisa de cada individuo, lo que permitió la creación de un mapa detallado del territorio cubierto por la población estudiada. La densidad poblacional se estimó mediante la relación entre el número de individuos censados y el área total muestreada, utilizando la fórmula: $Densidad\ poblacional = \frac{Número\ de\ individuos}{Área}$. Además, se llevó un registro del número de individuos que presentaban conos masculinos y femeninos, lo que permitió determinar la proporción de plantas fértiles durante el periodo de estudio. La identificación del sexo de los individuos se basó en la presencia de conos o remanentes de estos en la corona de las hojas, los catafilos, y la presencia o ausencia de semillas adyacentes a la planta.

La estructura poblacional se evaluó mediante la clasificación de los individuos registrados en tres estados de desarrollo, siguiendo la metodología propuesta por López – Gallego *et al.*, (2011). Estos estados incluyen Plántulas (2 – 6 foliolos), Juveniles (7 – 40 foliolos) y Adultos (41 – 82 foliolos) basados en el número de foliolos presentes en la hoja más larga de cada planta. Esta clasificación se realizó siguiendo el enfoque de Mantilla, (2016), quien se guió de Farrera & Vovides, (2004) y López – Gallego *et al.*, (2011). Posteriormente se generó un gráfico de distribución de frecuencia que representó la cantidad de individuos en cada categoría de tamaño según el número de foliolos. Además, se calculó la abundancia relativa en cada uno de los tres

estados. Estas distribuciones permitieron la comparación de la estructura poblacional entre las cinco poblaciones estudiadas hasta el momento, utilizando un diagrama de barras de frecuencias acumuladas. Todos los análisis se llevaron a cabo en el entorno R, utilizando R Studio versión 2023.06.1. Los datos necesarios para las comparaciones entre poblaciones fueron tomados de los resultados presentados por Matilla, (2016) y Castellanos y Pérez, (2021), en sus respectivos trabajos de grado.

4.3 Distribución espacial

La distribución espacial de una población desempeña un papel fundamental en la comprensión de su estructura. Para abordar este aspecto, se implementaron varias etapas. En primer lugar, se llevó a cabo la visualización de todos los individuos registrados en el censo. Dada la proximidad de algunas parcelas, se decidió considerar solo aquellas que estuvieran separadas por una distancia igual o mayor a 40 metros. Esta selección tuvo como objetivo evitar posibles interferencias entre parcelas y garantizar una distribución equitativa a lo largo del área de estudio.

En segundo lugar, se empleó el análisis no paramétrico de estimación de intensidad de Kernel, para representar la distribución de la abundancia en todo el predio “HOLANDA”. Se creó un gráfico de temperatura que mostraba la variación de la abundancia tanto en contexto general, como desglosada por estados de desarrollo. Por último, con el propósito de brindar una representación más precisa y comprensible de la distribución de la abundancia en el predio, se generó un gráfico tridimensional. Este gráfico permitió una visualización más clara de las áreas con mayor densidad de individuos y proporcionó una aproximación al tipo de distribución presente en la población.

Para llevar a cabo estos análisis espaciales, se usó el paquete Spatstat de R, una herramienta especializada en el estudio de patrones y análisis espaciales en ecología (Baddley, 2008). El uso

de esta herramienta permitió una exploración detallada de la distribución de la población de *Z. encephalartoides* en el predio “HOLANDA”, brindando información valiosa sobre la estructura espacial de la población y su relación con los diferentes estados de desarrollo de la planta.

4.4 Estimación de rasgos funcionales

La selección de individuos adultos, un total de 50 (25 masculinos y 25 femeninos), se llevó a cabo de manera aleatoria. Estos individuos fueron elegidos por su desarrollo adecuado, que incluyó tallos bien desarrollados, y un número sustancial de hojas. Para cada uno de estos individuos, se procedió a estimar nueve rasgos funcionales relacionados con su tamaño, morfología y fisiología de las hojas. La elección de estos rasgos funcionales se basó en su influencia en la eficiencia del uso de los recursos por parte de los individuos, como lo señala Mantilla, (2016) y De la Riva *et al.*, (2014).

Las mediciones y recopilación del material necesario para la estimación de los rasgos funcionales se llevaron a cabo siguiendo los protocolos establecidos por Cornelissen *et al.*, (2003), Perez Herguindeguy *et al.*, (2013) y Gómez – Lopera, (2014). Estos protocolos aseguraron la consistencia y precisión en el cálculo de los rasgos funcionales. Esenciales para comprender la adaptación y las estrategias de uso de recursos de la población. Los rasgos funcionales evaluados se detallan en la Tabla 1.

Tabla 1

Rasgos funcionales

Rango Funcional	Abreviatura	Descripción
Área Foliar	AF (mm ²)	Valor de superficie del haz de la hoja
Área Foliar Especifica	SLA (mm ² /g ⁻¹)	Área foliar por unidad de masa seca del foliolo
Amplitud Media del Foliolo	Afm (mm)	Promedio del ancho de los cuatro foliolos más largos

Rango Funcional	Abreviatura	Descripción
Longitud Media del Foliolo	Lfm (mm)	Promedio del largo de los cuatro foliolos más largos
Grosor de la Hoja	Lth (mm)	Masa fresca de la hoja por unidad de área
Contenido de Materia Seca	LDMC (mg/g ⁻¹)	Masa seca por unidad de masa fresca saturada de agua
Diámetro del Tallo	Diam tallo (mm)	Medido en la parte más ancha del tallo
Altura del Tallo	Alt tallo (mm)	Medido desde los catafilos al suelo
Superficie de la Copa	Superficie (mm ²)	Calculada considerando una elipse

Las mediciones del diámetro del tallo, la superficie, la amplitud y la longitud del foliolo se llevaron a cabo utilizando una cinta métrica con una precisión de aproximadamente 1 mm. Para determinar la masa de los individuos, se utilizó una balanza de precisión con exactitud de 0.01 mg. Se recolectaron muestras de cuatro foliolos representativos de cada individuo, para la estimación de los rasgos funcionales AF, SLA, Lth y LDMC. La determinación de las áreas de cada foliolo se realizó mediante el programa ImageJ (Abramoff *et al.*, 2004).

Para determinar si existían o no correlaciones entre los rasgos, estos se caracterizaron entre morfológicos y fisiológicos (Tabla 2) y se sometieron a correlaciones lineales de Spearman. También se comparó la variabilidad entre los rasgos morfológicos y fisiológicos a partir de la varianza para cada rasgo.

Tabla 2

Rasgos morfológicos y fisiológicos

Rasgos Morfológicos	Rasgos Fisiológicos
Diam tallo	Área Foliar
Alt tallo (mm)	Área Foliar Específica
Amplitud Media del Foliolo	Contenido de Materia Seca
Longitud Media del Foliolo	
Grosor de la hoja	
Superficie de la Copa	

Para finalizar, las comparaciones en la variación de los rasgos funcionales entre las poblaciones, se usó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS). El cual permitió visualizar la similitud o diferencia en los patrones de rasgos funcionales entre las poblaciones. Reduciendo las dimensiones de los datos para poder visualizar la estructura de estos, y observar si existe agrupamiento en las poblaciones según sus rasgos funcionales. Continuo a esto, se realizó un análisis multivariado permutado de varianza (PERMANOVA) para determinar si existían diferencias entre las poblaciones en función de los rasgos funcionales; seguido de una prueba de comparación múltiple para cada pareja poblacional posible, aplicando un ajuste de Benjamini-Hochberg, con el objetivo de identificar que pareja poblacional difiere significativamente entre sí. Por último, se realizó un análisis de similitud porcentual (SIMPER) para identificar las variables que más contribuyen a la diferenciación entre los grupos. Este último análisis se acompañó de un gráfico Boxplot para confirmar de forma visual lo encontrado en los anteriores análisis. Estos análisis permitieron evaluar la variabilidad de los rasgos y examinar la existencia o no de una segregación clara entre las poblaciones estudiadas. Estos análisis fueron elaborados en el entorno R, utilizando R Studio versión 2023.06.1 a través del paquete Vegan. Los datos necesarios para las comparaciones entre poblaciones fueron tomados de los resultados presentados por Matilla, (2016) y Castellanos y Pérez, (2021), en sus respectivos trabajos de grado. Además de los datos de rasgos funcionales facilitados por Mantilla, usados para su trabajo.

5. Resultados

5.1 Densidad y estructura poblacional

En la población Balzora – El Limón se localizó un total de 1440 individuos. Del total de individuos se identificaron 141 adultos en edad reproductiva para la temporada 2021. De estos adultos reproductivos, 24 presentaron estróbilos ovulíferos y 42 estróbilos poliníferos, para un total de 66 adultos fértiles y 75 infértiles. El área muestreada de la población fue 34400 m² (3.44 ha) dividida en 86 parcelas de 20 x 20 m. Se estimó una densidad promedio de 0.042 ind/m² con un error del 30.88% para el área muestreada. En cuanto al área total del estudio, se calculó una densidad aproximada de 0.002 ind/m² (Tabla 3).

Tabla 3

Estadígrafos resumen cálculo de densidad población Balzora – El Limón

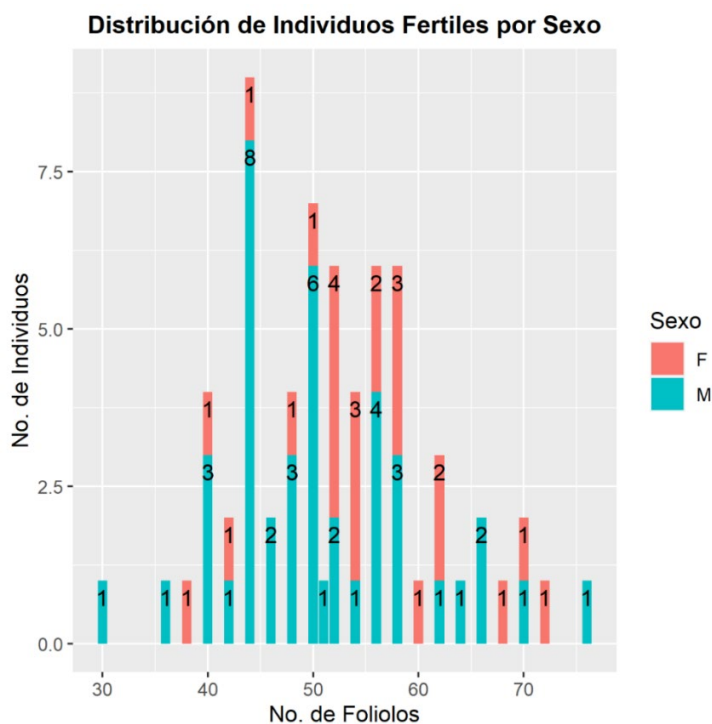
ESTADÍGRAFO	VALOR
Nº Parcelas	86
sumatoria individuos	1440
Densidad (área total)	0.002
Densidad relativa (parcelas)	0.042
Desviación estándar	0.060
C.V%	142.71
Error	30.88 %

Al analizar la estructura de la población Balzora – El limón, se observó una disminución en el número de individuos a medida que aumentaba la clase de tamaño. La clase con menor número de individuos fue adultos, mientras que la clase plántula presentó la mayor cantidad. Estos resultados reflejan que el número de individuos decrece conforme se incrementa la clase de tamaño, siendo la clase plántula la más numerosa (Tabla 4).

Tabla 4*Densidad y número de individuos de la población Balzora – El Limón*

Población	# de Individuos	Densidad
Plántulas	856	0.025
Juveniles	443	0.013
Adultos	141	0.004
Total	1440	0.042

En cuanto a los individuos en estado reproductivo, el masculino con el menor número de foliolos en la hoja más larga presentó 30 foliolos, mientras que en las femeninas el mínimo fue de 38. Por otro lado, los individuos masculinos y femeninos con mayor número de foliolos en su hoja más larga tuvieron 76 y 72 respectivamente. Es importante destacar que las clases con mayor cantidad de individuos fértiles se encuentra en el rango de los 40 a 58 foliolos por hoja (Figura 2).

Figura 2*Distribución de los individuos por sexo en cada categoría de tamaño para el periodo 2020 –**2021*

Al comparar la densidad poblacional entre las poblaciones Balzora – El Limón, La Habana y Llanadas – Calicho, se observó que Llanadas – Calicho presentó mayor densidad. Al analizar por categorías de tamaño, Llanadas – Calicho también mostró la densidad más alta en las clases juveniles y adultos en relación con las otras poblaciones. Por el contrario, la Habana resultó ser la población con menor densidad tanto por categorías de tamaño como por el total de individuos (Tabla 5).

Tabla 5

Número de individuos y densidad de las poblaciones Balzora – El Limón, La Habana y Llanadas – Calicho

Población	Área (m ²)	# Ind. por Clase de Tamaño				Densidad Poblacional			
		Pl.	Ju.	Ad.	T	Pl.	Ju.	Ad.	T
Balzora - El Limón	34400	856	443	141	1440	0.025	0.013	0.004	0.042
Llanadas - Calicho	17875	338	317	143	798	0.019	0.018	0.008	0.045
La Habana	36728	109	50	148	307	0.003	0.001	0.004	0.008

Nota. Pl = Plántulas, Ju= Juveniles, Ad= Adultos y T= Total. Los datos para las poblaciones Chocoa y Umpalá no están disponibles.

La estructura poblacional de Balzora – El Limón, presenta una distribución similar con Llanadas – Calicho y Umpalá. Específicamente Balzora – El limón presentó una proporción de individuos en la categoría plántulas comparable a la de Umpalá. Asimismo, la proporción de individuos juveniles fue similar entre Balzora – El Limón y Llanadas – Calicho (Tabla 6 y Figura 3).

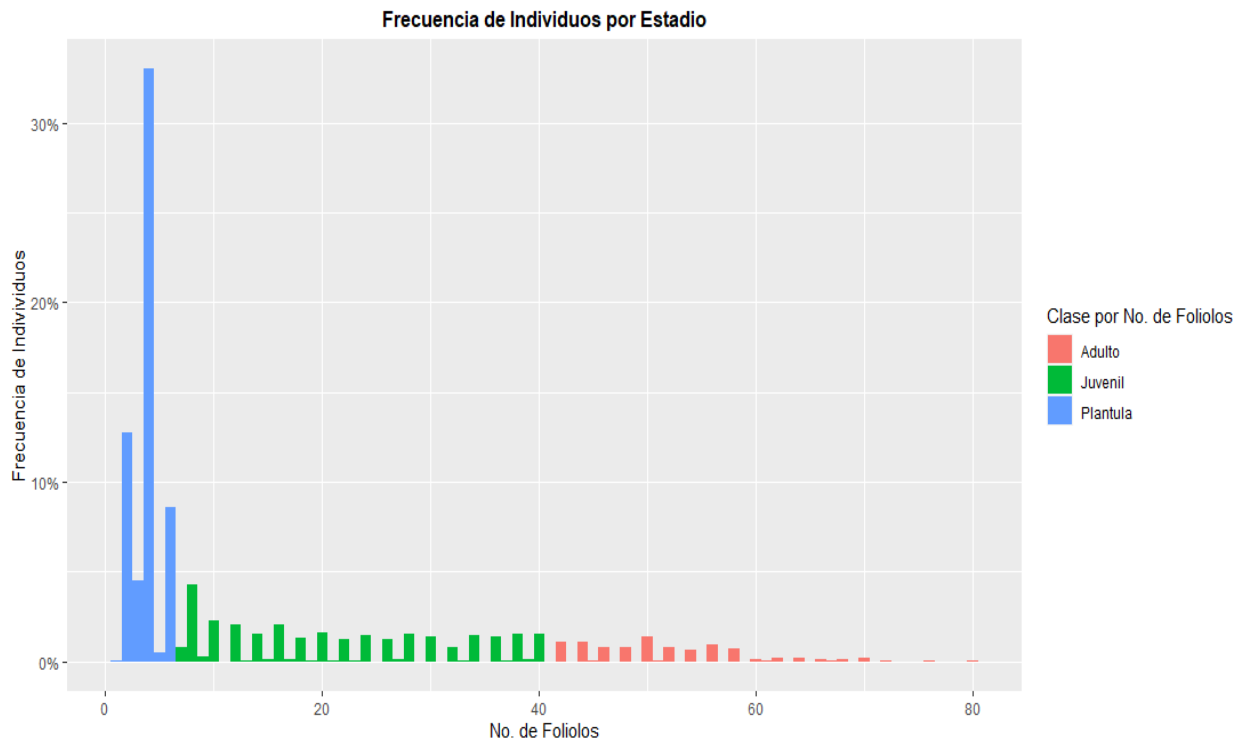
Tabla 6

Abundancia relativa por categoría de tamaño para la especie Zamia encephalartoides en las poblaciones estudiadas

Estadio	Balzora – El Limón (Betulia)		Llanadas - Calicho (Los santos)		Chocoa (Girón)		Umpalá (Piedecuesta)		La Habana (Cepitá)	
	Ind.	Abd. %	Ind.	Abd. %	Ind	Abd. %	Ind	Abd. %	Ind	Abd. %
Plántulas	856	59.44	338	42.36	726	83.26	320	54.05	109	35.50
Juveniles	443	30.76	317	39.72	49	5.62	129	21.79	50	16.29
Adultos	141	9.79	143	17.92	97	11.12	143	24.16	148	48.21
Total	1440	100	798	100	872	100	592	100	307	100

Figura 3

Estructura poblacional de Zamia encephalartoides en la población Balzora – El Limón



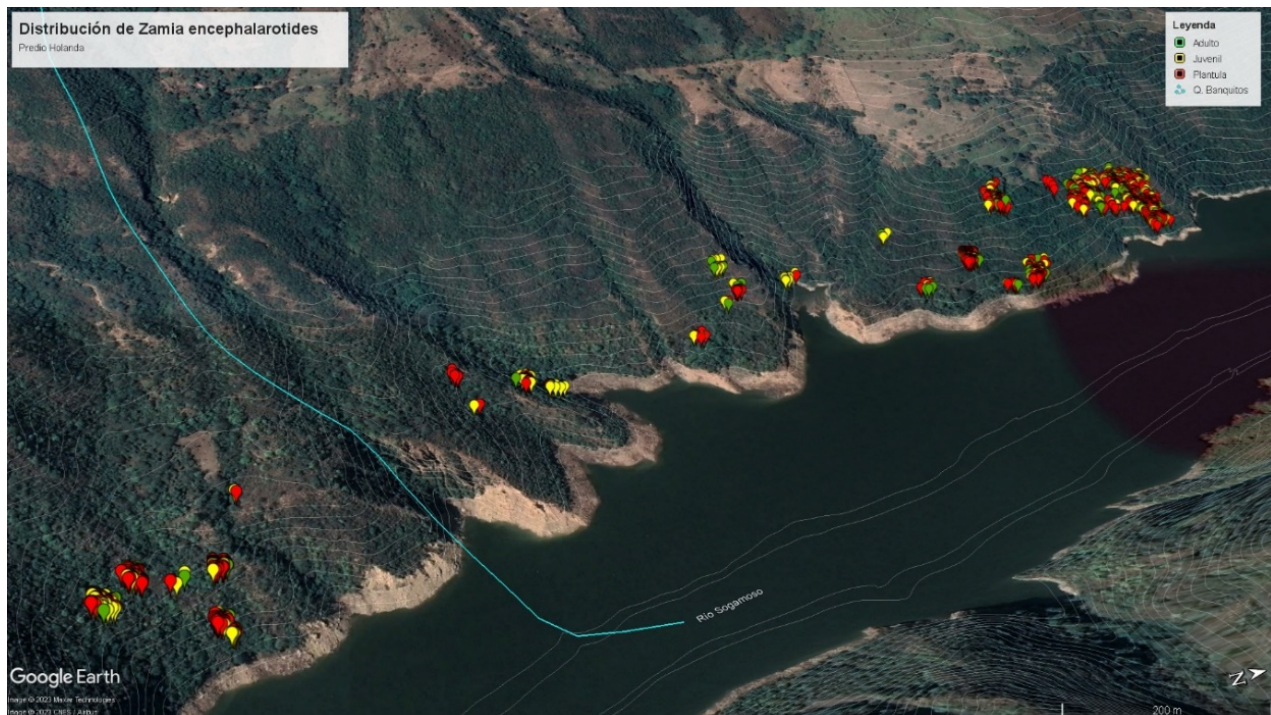
Nota. Las estructuras poblacionales de las poblaciones Llanadas – Calicho, Chocoa, Umpalá y La Habana pueden observarse en el Apéndice A

5.2 Distribución poblacional

Dentro del área de estudio se puede apreciar la formación de tres grupos principales. Ubicados de acuerdo con la estructura de dosel y desnivel acumulado del terreno. Donde se puede observar, que hay una mayor abundancia de individuos de la clase plántula, hacia las zonas con menor pendiente y con mayor presencia de dosel (Figura 4).

Figura 4

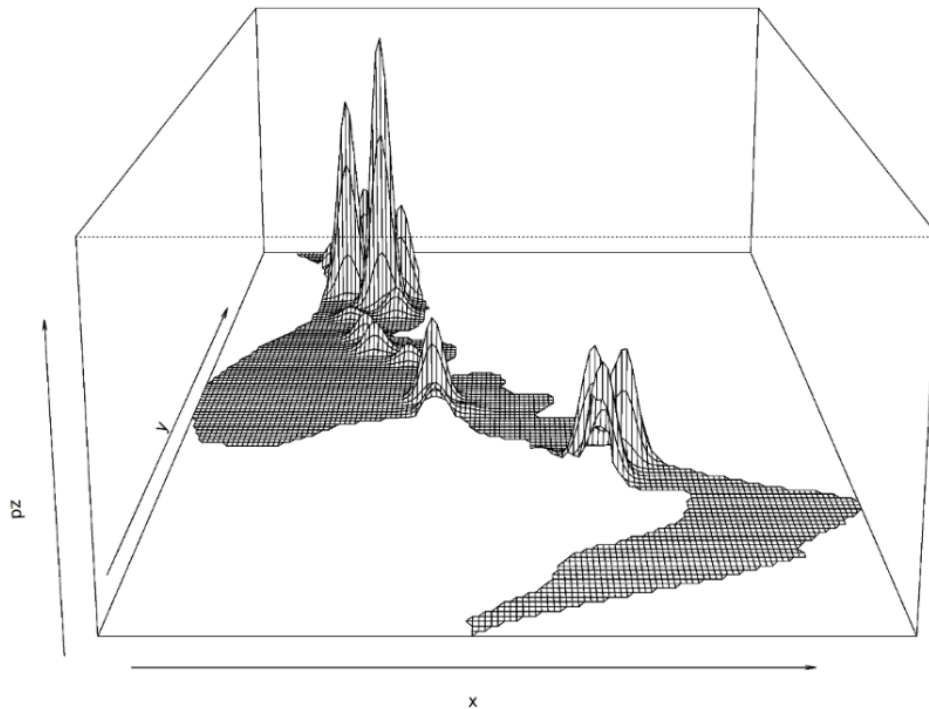
Distribución de Zamia encephalartoides en el predio Holanda (Balzora – El Limón)



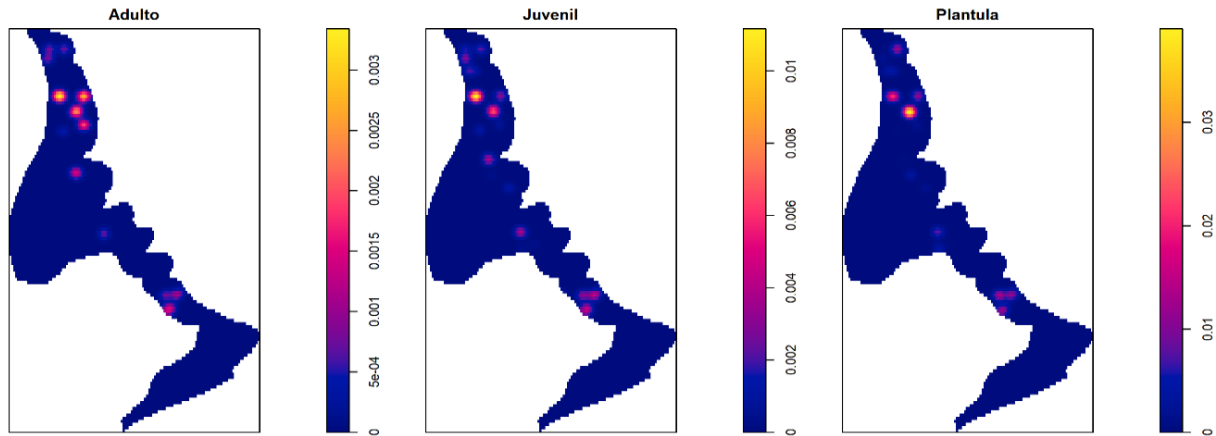
Al representar la distribución de la población a lo largo del área de estudio mediante un gráfico de perspectiva. Se pudo observar de manera más clara una agrupación de individuos hacia ciertas zonas del terreno. Este gráfico evidenció una tendencia en la distribución de los individuos de *Z. encephalartoides* dentro del área. Mostrando una concentración de estos en localizaciones específicas, en lugar de una distribución homogénea (Figura 5).

Figura 5

Perspectiva de la distribución de la población Balzora – El Limón



Al visualizar la distribución de la población en el área de estudio, se observaron tres zonas con variaciones en la abundancia. Hacia el norte del terreno se encontró la mayor cantidad de individuos, seguido de una abundancia intermedia en el sur y una abundancia baja en la zona central. Este patrón se mantuvo al separar la población por clase de tamaño. Sin embargo, la distribución de adultos y juveniles fue más equitativa en toda el área de estudio, en comparación con las plántulas, las cuales se concentraron en ciertos puntos de la zona norte. Cabe destacar que en la zona central se observó mayor abundancia de adultos y juveniles en dos puntos específicos, indicando que esta área está ocupada principalmente por individuos de esta categoría de tamaño (Figura 6).

Figura 6*Distribución por categoría de tamaño población Balzora – El Limón*

5.3 Rasgos funcionales

Al comparar los atributos morfológicos y fisiológicos entre las poblaciones de *Zamia encephalartoides*, se observó que Chocóa y Balzora – El Limón presentaron los valores más altos de área foliar específica (SLA). Esto concuerda con otros atributos como la superficie, longitud y amplitud media de los folíolos (Lfm y Afm), los cuales también fueron mayores en estas poblaciones. En términos generales, Chocóa mostró individuos con mayor envergadura en cuanto al tamaño de la copa y los folíolos, seguido por Balzora – El Limón en superficie foliar. Sin embargo, esta última población presentó el mayor diámetro del tallo. Por su parte, Llanadas – Calicho y La Habana exhibieron individuos de porte intermedio, con altos valores de tallo en la Habana. Finalmente, Umpalá presentó individuos de menor tamaño en sus atributos.

En cuanto a la variabilidad, la altura del tallo y superficie de la copa fueron los atributos morfológicos más variables entre las poblaciones, indicando alta heterogeneidad en el tamaño de los individuos. La menor variabilidad se observó en la longitud, amplitud media de los folíolos

(Lfm y Afm) y grosor de la hoja (Lth). Desde los atributos fisiológicos, el área foliar (AF) y el área foliar específica (SLA) fueron altamente variables, mientras el contenido de materia seca (LMDC) mostró mayor homogeneidad, excepto en Umpalá (Tabla 7).

Tabla 7

Promedio, desviación estándar y coeficiente de variación de los rasgos funcionales en las poblaciones

Balzora – El Limón	N	Media	Dev. Estándar	CV%
Lfm (mm)	50	325.57	42.73	13.12
Diam. Tallo (mm)	50	259.76	108.80	41.88
Área Foliar (mm ²)	50	455808.93	127336.41	27.94
Afm (mm)	50	36.12	5.54	15.35
SLA (mm ² /mg)	50	4.30	0.85	19.90
Lth (mm)	50	0.53	0.06	12.05
LMDC (mg/g)	50	452.37	77.60	17.15
Alt. Tallo (mm)	50	480.40	244.72	50.94
Superficie (mm ²)	50	3980151.28	1605415.75	40.34

Llanadas – Calicho	N	Media	Dev. Estándar	CV%
Lfm (mm)	50	272.01	36.86	13.55
Diam. Tallo (mm)	50	181.59	38.65	21.28
Área Foliar (mm ²)	50	249491.03	78283.16	31.38
Afm (mm)	50	30.84	5.82	18.86
SLA (mm ² /mg)	50	3.31	0.64	19.35
Lth (mm)	50	0.66	0.06	8.54
LMDC (mg/g)	50	472.33	76.58	16.21
Alt. Tallo (mm)	50	602.71	303.81	50.41
Superficie (mm ²)	50	3744293.00	2601832.46	69.49

Chocoa	N	Media	Dev. Estándar	CV%
Lfm (mm)	50	327.94	47.96	14.62
Diam. Tallo (mm)	50	188.25	31.07	16.50
Área Foliar (mm ²)	50	320566.67	98505.23	30.73
Afm (mm)	50	31.20	4.83	15.47
SLA (mm ² /mg)	50	5.37	2.40	44.78
Lth (mm)	50	0.59	0.05	8.37

Chocoa	N	Media	Dev. Estándar	CV%
LMDC (mg/g)	50	346.36	74.75	21.58
Alt. Tallo (mm)	50	759.6	446.42	58.77
Superficie (mm ²)	50	4192057.00	3130109.24	74.67

Umpalá	N	Media	Dev. Estándar	CV%
Lfm (mm)	50	244.51	34.15	13.97
Diam. Tallo (mm)	50	193.70	40.88	21.10
Área Foliar (mm ²)	50	157280.87	51615.94	32.82
Afm (mm)	50	23.52	4.83	20.52
SLA (mm ² /mg)	50	3.24	0.71	21.92
Lth (mm)	50	0.95	1.02	108.23
LMDC (mg/g)	50	391.27	35.45	9.06
Alt. Tallo (mm)	50	674.36	371.27	55.06
Superficie (mm ²)	50	2597094.00	1783845.93	68.69

La Habana	N	Media	Dev. Estándar	CV%
Lfm (mm)	50	302.06	45.41	15.03
Diam. Tallo (mm)	50	201.61	40.89	20.28
Área Foliar (mm ²)	50	211009.20	54022.05	25.60
Afm (mm)	50	24.10	3.80	15.78
SLA (mm ² /mg)	50	3.63	0.38	10.60
Lth (mm)	50	0.89	0.09	10.47
LMDC (mg/g)	50	398.03	43.63	10.96
Alt. Tallo (mm)	50	447.92	248.74	55.53
Superficie (mm ²)	50	2788600	1259751	45.17

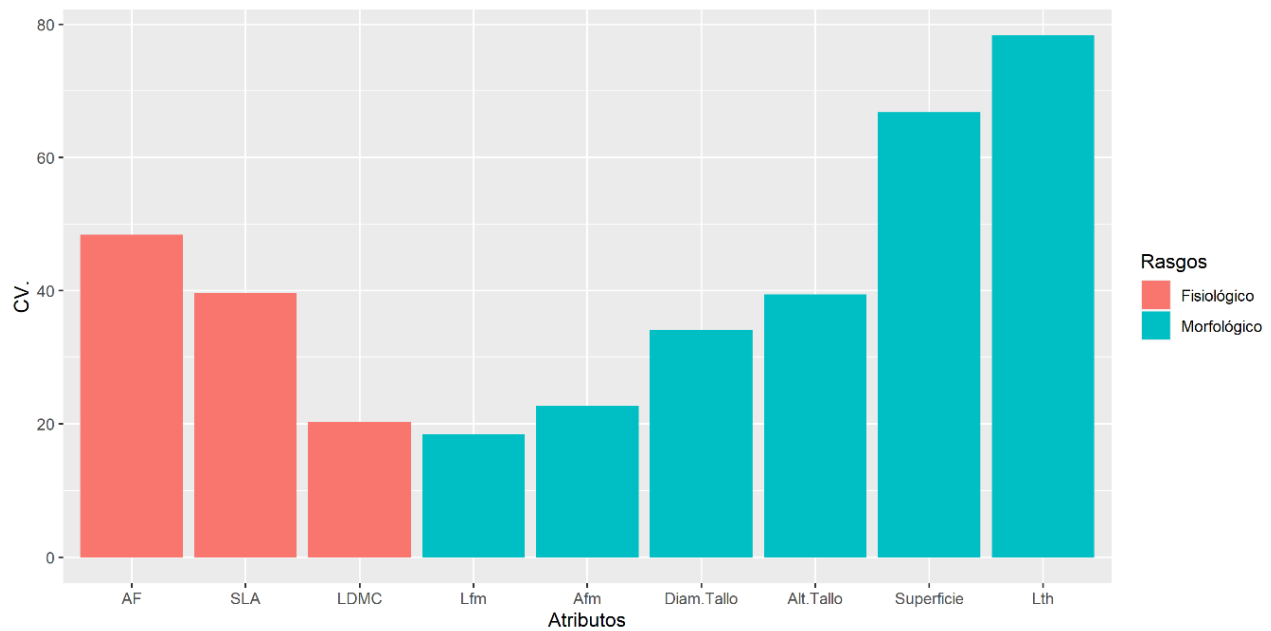
Nota. La información de las poblaciones Llanadas – Calicho, Chocoa, Umpalá y La Habana, fueron tomadas de Matilla, (2016) y Castellanos y Pérez, (2021). Los cuales hacen parte de los resultados publicados en sus respectivos trabajos de grado.

En términos generales, para la especie *Z. encephalartoides* los rasgos morfológicos mostraron una mayor variabilidad fenotípica en comparación con los rasgos fisiológicos. Entre los rasgos morfológicos, el grosor de la hoja (Lth) presentó la varianza más alta, seguido de la superficie foliar. Dentro de los rasgos fisiológicos, el área foliar (AF) fue el carácter con la variación más amplia. El análisis determinó que los atributos morfológicos de las hojas, como

grosor de la hoja (Lth) y superficie, exhiben una variedad fenotípica superior a la encontrada en los rasgos fisiológicos, siendo el área foliar la que presenta mayor variación dentro de estos últimos (Figura 7).

Figura 7

*Variedad de los rasgos funcionales para la especie *Zamia encephalartoides**

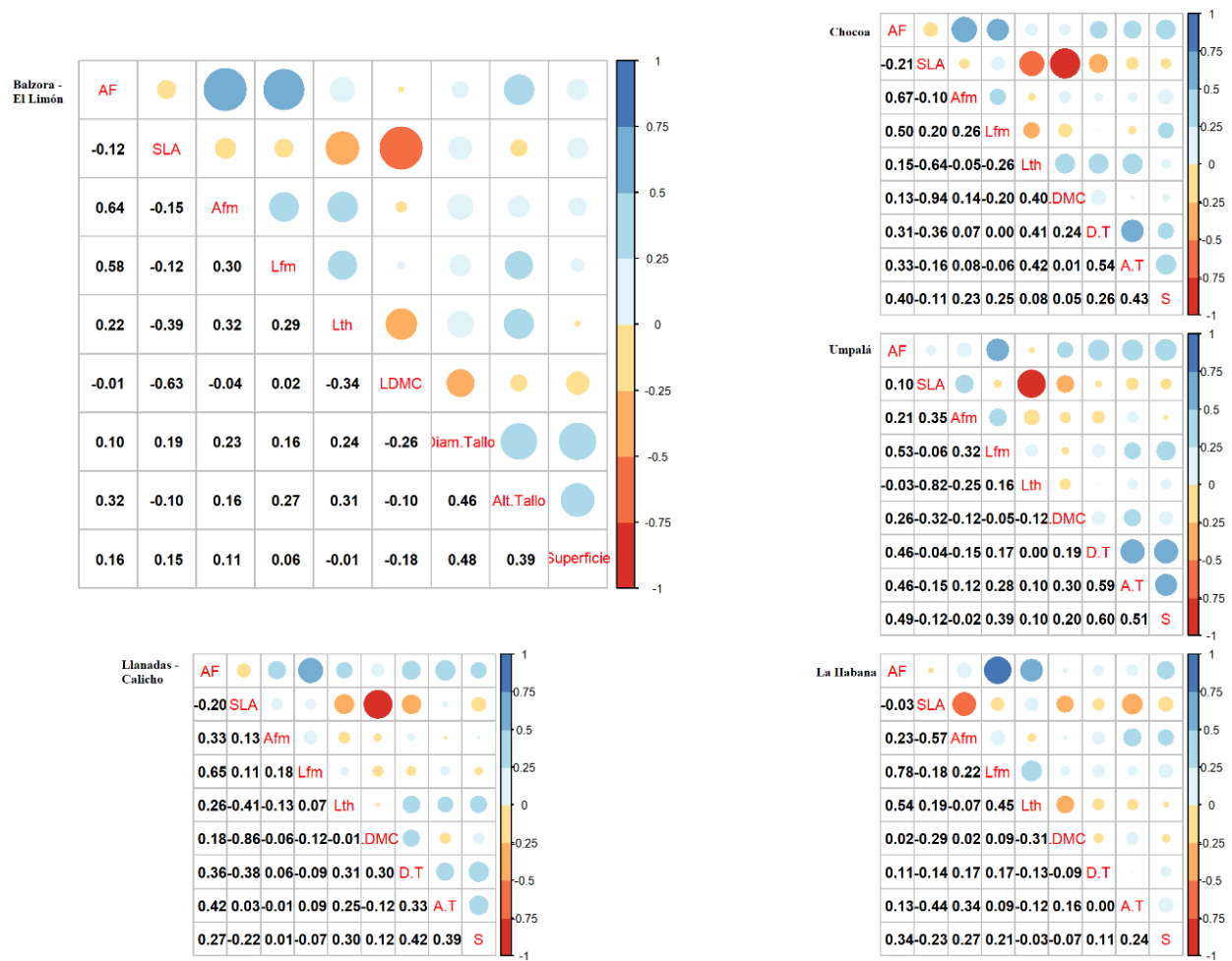


Las relaciones entre los atributos morfológicos y fisiológicos variaron entre las poblaciones. Específicamente, para Llanadas – Calicho y Balzora – El Limón se observaron correlaciones bajas entre el diámetro y la altura del tallo. Mientras que en la población La Habana no se encontró correlación entre estos atributos. De igual forma, las poblaciones Chocóa y La Habana mostraron correlaciones débiles entre la superficie foliar, y el diámetro y altura del tallo. En términos generales, la relación más fuerte se presentó entre el área foliar específica (SLA) y el contenido de materia seca (LMDC) con -0.94 en Chocóa. Seguido de la correlación entre el área foliar específica (SLA) y el grosor de la hoja (Lth), con una correlación negativa de -0.82 en Umpalá. También, se encontraron correlaciones moderadas (0.39 – 0.60) entre el diámetro, altura

del tallo y superficie foliar en las poblaciones Balzora – El Limón, Llanadas – Calicho y Umpalá. Individualmente, La Habana tuvo los valores más bajos de correlación entre los atributos. Mientras que Umpalá, Llanadas – Calicho y Chocóa, presentaron los coeficientes más altos (≥ 80) (Figura 8).

Figura 8

Correlación de rasgos funcionales para las poblaciones de Zamia encephalartoides

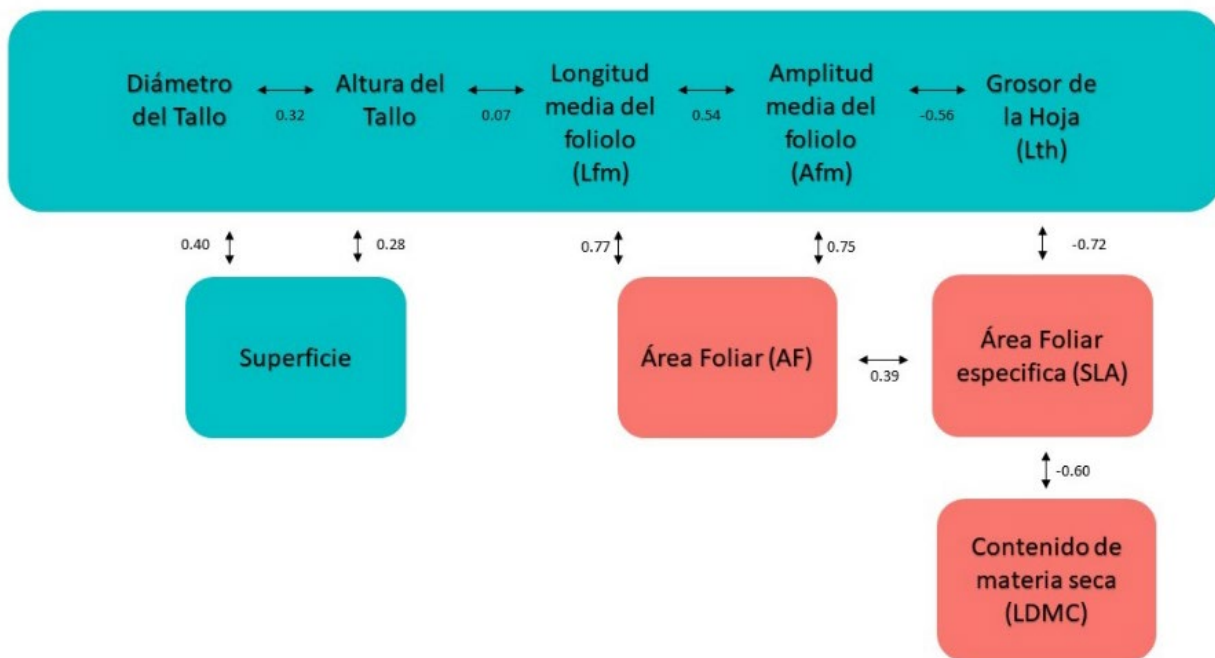


Al considerar las poblaciones Balzora – El Limón, Llanadas – Calicho, Chocóa y Umpalá en conjunto, se observó que las variaciones más fuertes se dieron entre el rasgo fisiológico área foliar (AF) y los rasgos morfológicos, amplitud media del foliolo (Afm) y longitud media del

foliolo (Lfm), con valores de 0.75 y 0.77 respectivamente. Por otro lado, se encontró una correlación fuertemente negativa (-0.72) entre el rasgo fisiológico SLA y el rasgo morfológico Lth, al igual que la relación entre SLA y el contenido de materia seca (LDMC) (-0.60). Las relaciones entre los atributos morfológicos fueron mayormente positivas con correlaciones moderadas entre 0.40 a 0.54. Sin embargo, el grosor de la hoja (Lth) se relacionó negativamente con los demás rasgos, mientras que la altura del tallo tuvo una correlación prácticamente nula con la longitud media del foliolo (Lfm) (Figura 9).

Figura 9

Esquema de correlaciones fenotípicas para los rasgos morfológicos y fisiológicos

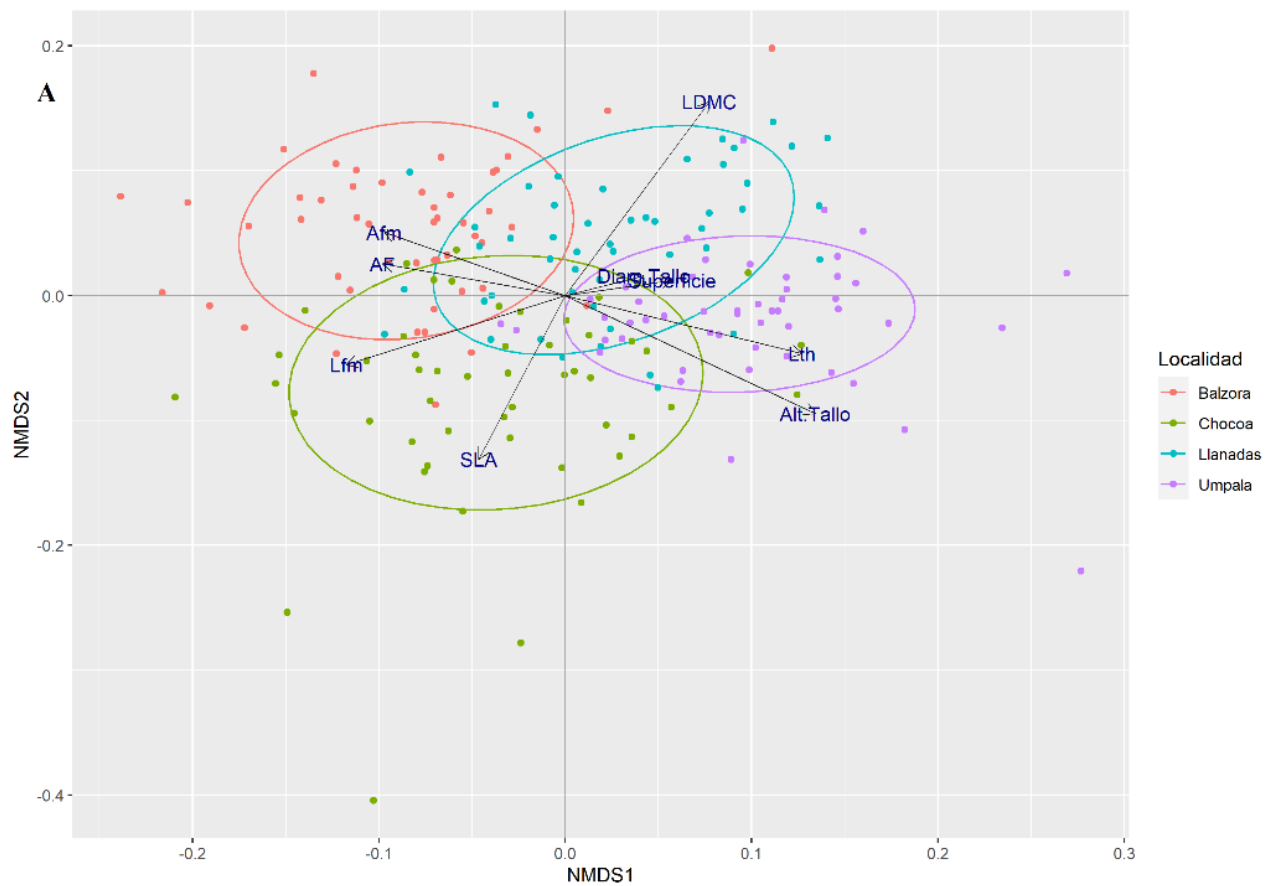


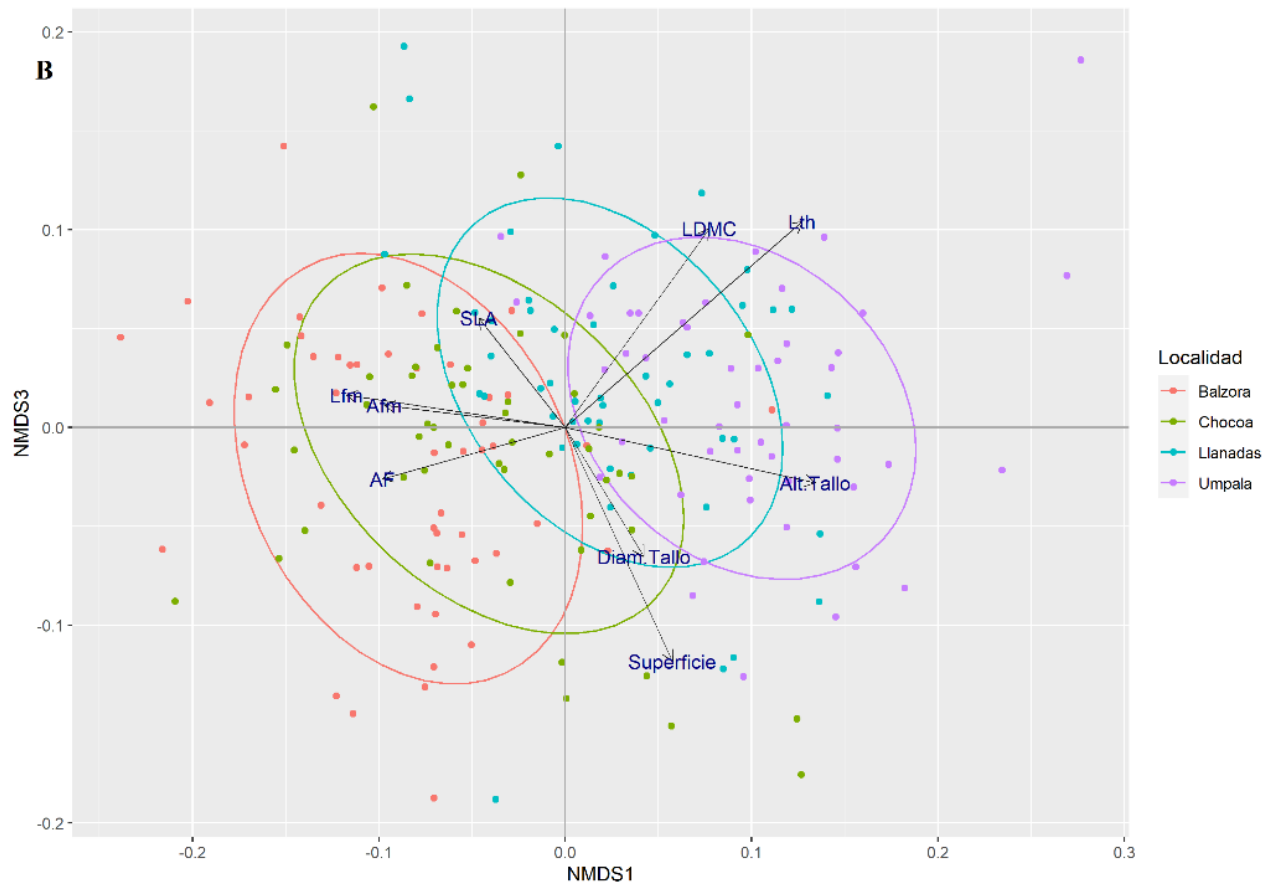
El análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) permitió visualizar la dispersión de los 200 individuos muestreados en las poblaciones Balzora – El Limón, Llanadas – Calicho, Chocoa y Umpalá, según los rasgos funcionales. Este análisis fue realizado con tres

dimensiones y un estrés de 0.13. Mostró una clara separación entre las poblaciones Balzora – El Limón y Umpalá. Esta diferenciación estuvo influenciada mayoritariamente por el rasgo fisiológico área foliar (AF) y los rasgos morfológicos grosor de la hoja (Lth), amplitud media del foliolo (Afm) y altura del tallo. Se distinguieron dos grupos de estrategias ecológicas: uno relacionado a los rasgos foliares como Afm, AF, Lfm y SLA; y otro que mezcla tanto rasgos foliares como Lth, SLA y de tamaño de la planta como la altura y diámetro del tallo (Figura 10).

Figura 10

Análisis NMDS para los individuos pertenecientes a las poblaciones Balzora – El Limón, Chocoa, Llanadas – Calicho y Umpalá





Nota. A) ilustra las dimensiones NMDS 1 vs NMDS2, B) ilustra las dimensiones NMDS 1 vs NMDS 3, se encontró que la dimensión NMDS 1 es la que más aporta a la visualización de los datos.

De forma general para las poblaciones Balzora - El Limón, Llanadas – Calicho, Chocóa y Umpalá; se logra evidenciar diferencias claras en la variabilidad de sus rasgos funcionales (PERMANOVA: $F = 37.889$, $P = 9.999e-05$; siendo $P < 0.05$), este comportamiento también se puede observar al realizar una prueba de comparación múltiple por cada pareja poblacional posible, donde se logra evidenciar que existen diferencias en cada pareja poblacional ($P > 0.05$) (Tabla 8).

Tabla 8

Prueba de comparación múltiple de cada pareja poblacional posible, con ajuste de Benjamini-Hochberg

Pareja Poblacional	F	P	P<0.05
Balzora vs Llanadas	31.479	0.000999001	Si
Balzora vs Chocoa	22.669	0.000999001	Si
Balzora vs Umpalá	77.142	0.000999001	Si
Llanadas vs Chocoa	27.194	0.000999001	Si
Llanadas vs Umpalá	21.607	0.000999001	Si
Chocoa vs Umpalá	45.354	0.000999001	Si

El análisis de similitud porcentual (SIMPER) permitió identificar las variables que contribuyeron mayormente a la diferenciación en rasgos funcionales entre pares de poblaciones. Al comparar Balzora – El Limón con las demás, la mayor variación se presentó contra Umpalá. Influenciada por seis de los nueve rasgos estudiados, siendo los rasgos área foliar (AF), amplitud media del foliolo (Afm) y longitud media del foliolo (Lfm), los que tuvieron el mayor porcentaje de contribución. Aunque la comparación de Balzora – El Limón vs Chocoa mostró mas variables influyentes que vs Llanadas – Calicho, no se encontró diferencias en AF, sugiriendo similitudes ambientales. Sin embargo, hubo variación en el porte de la planta (altura y diámetro del tallo). Entre Chocoa y Umpalá, también hubo diferencias entre las variables, contribuyendo mayormente SLA y superficie foliar, además de los rasgos en común con Balzora vs Umpalá (Lfm, Afm, AF, Lth). Finalmente, las comparaciones Llanadas – Calicho vs Chocoa / Umpalá fueron similares a los resultados presentados por Mantilla, (2016) (Tabla 9).

Tabla 9

Variables influyentes y porcentaje de comparación a las diferencias entre las poblaciones de Zamia encephalartoides.

Comparativa Poblacional	Variable influyente	Average	% contribución
Balzora vs Llanadas	AF	0.021534 **	16.14
	Diam. Tallo	0.020809 **	15.60
Balzora vs Chocóa	Alt. Tallo	0.02015 **	15.04
	LDMC	0.020125 **	15.02
	Diam. Tallo	0.019115 **	14.27
Balzora vs Umpalá	AF	0.031349 **	17.93
	Afm	0.028846 **	16.50
	Lfm	0.023602 **	13.50
	Diam. Tallo	0.02097 **	11.99
	Alt. Tallo	0.019078 **	10.91
	Lth	0.011218 **	6.42
Llanadas vs Chocóa	LDMC	0.023797 **	18.32
	SLA	0.019961 **	15.37
	Lfm	0.018663 *	14.37
	Superficie	0.017944 *	13.81
Llanadas vs Umpalá	Afm	0.019584 **	16.40
	Lth	0.008352 *	7.00
Chocóa vs Umpalá	Lfm	0.025216 **	16.76
	SLA	0.021184 **	14.08
	Afm	0.0195 **	12.96
	AF	0.018159 *	12.07
	Superficie	0.017739 **	11.79
	Lth	0.009889 **	6.57

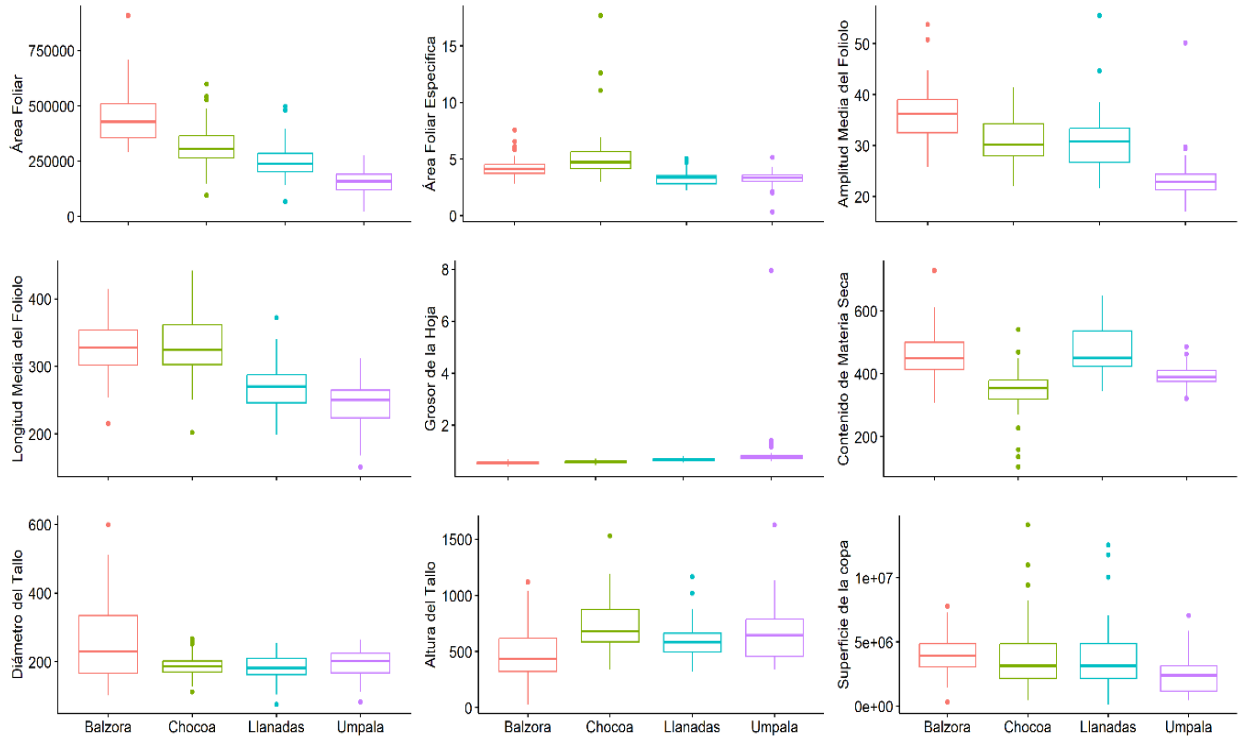
Nota. Valores de significancia arrojados por la prueba de SIMPER del paquete Vegan en R: ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$.

Al comparar la distribución del conjunto de rasgos funcionales entre las poblaciones, se observaron diferencias, siendo mayores en área foliar (AF), amplitud media del foliolo (Afm), longitud media del foliolo (Lfm), grosor de la hoja (Lth) y diámetro del tallo. Además, se evidenció una mayor variación entre Balzora – El Limón y Umpalá, congruente con los análisis previos.

Asimismo, se apreció una leve similitud en la distribución de los rasgos entre Balzora y Chocoa. No obstante, aún se evidenciaron diferencias en la variación de sus rasgos. (Figura 11).

Figura 11

Boxplot de distribución de los rasgos funcionales en cada una de las poblaciones.



6. Discusión

6.1 Densidad y estructura poblacional

Zamia encephalartoides muestra mayor densidad en la población Llanadas - Calicho (0.045 ind/m²) respecto a las otras poblaciones estudiadas para esta especie. No obstante, la población Balzora – El Limón es la población con la segunda mayor área muestreada respecto a las otras. A su vez, en esta población se emplea un método de muestreo diferente, basado en parcelas. Por tanto, al calcular la densidad del área muestreada, se incluyen parcelas con una abundancia de cero, disminuyendo así la densidad final de la población.

En relación con otras poblaciones del género *Zamia* en Colombia, se puede observar que la población Balzora – El Limón es la tercera población con mayor densidad. Siendo mayormente densa la población de *Zamia melanorrhachis* (0.084 ind/m²) descrita por López – Gallego en 2008, para el Atlántico. Sin embargo. Al comparar con otras *Zamias* y *Cycadas* en el continente, se puede apreciar que algunas poseen mayores valores de densidad, como lo es el caso de *Zamia portoricensis* y *Ceratozamia mexicana*; las cuales se registran densidades máximas de 6.2 ind/m² y 1.7 ind/m² respectivamente (Rivera – Fernández et al., 2012; Lazcano – Lara & Ackerman, 2018). Estas diferencias en las densidades de *cycadas* en Colombia y el continente puede deberse a la biología de las especies, así como a la disponibilidad de ambientes donde estas habitan. Muchos de los cuales son destruidos por factores antropogénicos como la expansión agrícola, el uso extensivo de tierras para la ganadería, y el comercio ilegal de las plantas con fines ornamentales (Apéndice B).

La estructura poblacional presentada por la población Balzora – El Limón se presenta como una “J invertida” o curva de Deevey tipo III (Perez & Vovides, 2004; Bongers *et al.*, 1988). Lo cual indica altas tasas de mortalidad en plántulas, y altas tasas de supervivencia en las clases restantes; siendo más alta en los adultos (Rivera – Fernández *et al.*, 2012). Coincidiendo con la estrategia presentada por las especies forestales de larga vida en bosques tropicales descrita por Silvertown *et al.*, (1995). Este comportamiento lo comparten la mayoría de las especies de *cycadas* reportadas para el continente (Apéndice B). Lo cual representa poblaciones saludables que poseen un buen reclutamiento de individuos (Matilla, 2016). Por tanto, la presencia de adultos constituye un elemento de garantía para la persistencia de la población (Octavio – Aguilar, 2017). Este comportamiento contrasta con otras poblaciones de *Z. encephalartoides* como La Habana (Castellanos & Pérez, 2021), o poblaciones de otras especies de *Zamia* para Colombia y el

continente como lo son: Monserrate B y Embalse (Vega, 2015) para *Z. incognita*, SF2 (Lazcano – Lara & Ackerman, 2018) para *Z. portoricensis*, y Veracruz (Octavio – Aguilar et al, 2017) para *Z. inermis* (Apéndice B). Estas diferencias en la estructura poblacional respecto al comportamiento general de las demás poblaciones, puede atribuirse a diferencias en la producción de semillas, germinación de plántulas o alteraciones del paisaje de naturaleza antropogénica. Interrumpiendo con la distribución espacial ideal de la población. Afectando los vecindarios necesarios para la reproducción de la especie, ya sea aislando individuos adultos, lo cual impide los eventos de polinización, o reduciendo la cantidad de machos asociados a hembras cercanas (Lazcano – Lara, 2018).

6.2 Distribución poblacional

La población Balzora – El Limón, demuestra una tendencia en la distribución de sus individuos a lo largo del área de estudio. Concentrando mayor número de individuos hacia la zona norte y sur. Zonas que son mayoritariamente densas por la clase plántula. Este comportamiento guarda relación con lo descrito por Newell en 1983 para la especie *Z. pumila*; donde relacionó un mayor número de plántulas en zonas con pendientes menos empinadas. La presencia alta de individuos adultos y juveniles también se puede ver relacionada a la formación de microhábitats que permiten mayor supervivencia en las plántulas; tal como lo son las zonas de sombra, las cuales mantienen mayor humedad relativa en el ambiente (Negrón – Ortiz, 1996). Este comportamiento en la supervivencia de juveniles bajo sombra es típico de *Ceratozamia matudai* cuya supervivencia puede ser de muchos años siempre que se encuentra bajo estas condiciones (Pérez Farrera, 2004). De igual forma, este comportamiento en la densidad puede atribuirse a la formación de vecindarios. Pues el éxito reproductivo se ve mayormente representado en zonas con mayor proximidad entre plantas adultas. No obstante, estos vecindarios deben ser predominantemente dominados por

machos. Lo cual incrementa la probabilidad de polinización reduciendo el costo para los insectos polinizadores en encontrar una recompensa y puede hacer innecesario aumentar su capacidad de distinguir hembras, las cuales no entregan una recompensa a estos (Octavio – Aguilar, 2017; Lazcano – Lara, 2018).

6.3 Rasgos funcionales

Los rasgos funcionales estudiados en las cinco poblaciones de *Z. encephalartoides*, son comunes de especies asociadas a estrategias de retorno lento. Estas especies se caracterizan por presentar tasas de crecimiento lentas, produciendo hojas con alta esperanza de vida; la cuales son estructuralmente más costosas, poseen bajo contenido de nitrógeno y una baja tasa fotosintética (Donovan *et al.*, 2011). Este comportamiento es típico de la familia Zamiaceae que muestra alta inversión estructural y resistencia mecánica (habilidad de las plantas a resistir el daño físico o de insectos); lo cual le permite ser más resistente a ambientes de alta desecación en comparación con Cycadaceae y otras Angiospermas (Meng *et al.*, 2022).

Si bien existen variaciones para los rasgos funcionales en las poblaciones de *Z. encephalartoides*, se evidencian similitudes en las estrategias ecológicas de cada población. Las poblaciones de Chocoa y Balzora – El Limón, exhiben estrategias asociadas a ambientes de menor estrés, debido a su establecimiento en zonas con mayor humedad y sombra (Mantilla, 2016). Por otro lado, las poblaciones La Habana, Llanadas – Calicho y Umpalá, se asocian a ambientes con alta incidencia lumínica y sequía. Estas poblaciones presentan estrategias mayormente asociadas a la resistencia y tolerancia fisiológica en zonas secas. La exposición a este tipo de ambientes secos y con tendencia a la aridificación es el mayor conductor en la diversificación de las especies de Cycadas (Gutiérrez – Ortega *et al.*, 2018).

Los valores de correlación observados en los rasgos funcionales de *Z. encephalartoides* se ajustan a las expectativas para especies adaptadas a zonas áridas y con alta exposición a la luz solar. Lo cual favorece la formación de hojas con un área foliar específica (SLA) bajo, y laminas gruesas, que pueden tener tejidos especializados, como células con paredes más gruesas o mayor contenido de agua. Estos atributos, permiten afrontar condiciones climáticas adversas, al tiempo que conservan mayor cantidad de materia seca, lo que indica una mayor densidad del tejido foliar y, en consecuencia, menor área de superficie disponible para la transpiración (Wright *et al.*, 2004; Pérez – Harguindeguy *et al.*, 2013; Meng *et al.*, 2022).

En contraste con lo informado por Gómez – Lopera y López – Gallego, (2014) para *Z. obliqua*, se pueden apreciar diferencias significativas en las correlaciones entre los rasgos fisiológicos y morfológicos en *Zamia encephalartoides*. En particular, se pueden observar correlaciones más fuertes dentro de los rasgos fisiológicos en comparación con los rasgos morfológicos, opuesto a lo observado en *Zamia obliqua*. Asimismo, las correlaciones entre los rasgos fisiológicos y morfológicos son mayores en *Z. encephalartoides*. Este patrón puede atribuirse a las notables diferencias climáticas presentes en donde estas dos especies prosperan. *Z. obliqua* se distribuye en bosques húmedos tropicales en el sur de Panamá, las regiones del Darién y el Choco biogeográfico. Mientras que *Z. encephalartoides* restringe su distribución a los bosques secos tropicales del Cañón del Chicamocha. Estas divergencias en los patrones de correlación entre las especies pueden reflejar adaptaciones únicas a sus respectivos hábitats.

El análisis de variabilidad de rasgos entre las poblaciones revela dos estrategias ecológicas: una relacionada a rasgos foliares, y otro que mezcla tantos rasgos foliares como de tamaño de la planta. Esto contrasta con los hallazgos reportados por Matilla, (2016), quien identificó diferencias entre las poblaciones Llanadas – Calicho y Umpalá. En este estudio se observa una agrupación

más tenue entre estas poblaciones, caracterizada por la respuesta de los rasgos contenido de materia seca de la hoja (LMDC) y grosor de la hoja (Lth). Estos resultados confirman que estas poblaciones ocupan áreas más áridas y con mayor exposición al sol. Llevándolas a adoptar estrategias que impliquen mayor tolerancia a la desecación y una mayor resistencia mecánica.

Por otra parte, la población Balzora – El Limón se distingue de la población Chocoa, a pesar de las similitudes en sus entornos. La población Chocoa se diferencia principalmente por el rasgo área foliar específica (SLA), mientras que Balzora – El Limón exhibe estrategias más relacionadas a la amplitud del foliolo y el área foliar. Estas diferencias y similitudes en las estrategias ecológicas entre las poblaciones resaltan la adaptación única de estas a los ambientes en que habitan. Por último, es de destacar que la población Umpalá parece estar mejor adaptada a condiciones más secas en comparación con otras poblaciones, priorizando estrategias que involucren hojas más gruesas y mayor contenido de masa seca.

7. Conclusiones

El estudio de densidad poblacional de *Zamia encephalartoides* destaca mayor densidad en la población Llanadas – Calicho. De igual forma se logra evidenciar diferencias en densidades entre las poblaciones de *Z. encephalartoides* y otras Cycadas, las cuales se atribuyen a la biología de estas especies y sus amenazas específicas. La estructura poblacional de la población Balzora – El limón, así como las reportadas para las otras poblaciones de la especie *Z. encephalartoides* excepto en la población La Habana, reflejan una estrategia de vida saludable, con reclutamiento adecuado y presencia significativa de adultos.

La población Balzora – El Limón revela un patrón de distribución espacial agrupado que sugiere una estrategia de supervivencia y reproducción adaptada a las condiciones de su entorno.

La concentración de plántulas en áreas de menor pendiente y la presencia de individuos adultos y juveniles en zonas sombreadas, indican una maximización de la supervivencia en un hábitat caracterizado por la aridez y la alta radiación solar.

Las variaciones en los rasgos funcionales de *Z. encephalartoides* señalan su adaptación a distintos ambientes. Con algunas poblaciones especializadas en la adquisición de recursos en hábitats levemente más húmedos y sombreados, y otras con estrategias de resistencia en condiciones soleadas y secas. Los rasgos funcionales de *Z. encephalartoides* se ajustan a los presentados por especies que habitan ambientes áridos y soleados. Las similitudes entre las poblaciones Llanadas – Calicho y Umpalá, sugieren adaptaciones compartidas a entornos altamente luminosos y secos. A pesar de encontrarse en hábitats similares, las poblaciones Balzora – El Limón y Chocoa, muestran adaptaciones únicas en sus rasgos funcionales. Chocoa se destaca por su eficiencia en la adquisición de recursos, mientras que Balzora – El Limón prioriza la expansión de la superficie foliar. Todas las poblaciones de *Z. encephalartoides* varían significativamente en sus rasgos funcionales, en respuesta a sus hábitats específicos. Esta adaptación local es esencial para la supervivencia en ambientes contrastantes.

8. Recomendaciones

Se sugiere profundizar la investigación para *Zamia encephalartoides* continuando con estudios de dinámica poblacional a largo plazo; además de incluir análisis de perturbación prospectiva usando matices de sensibilidad y estabilidad. Esto permitiría conocer a mayor profundidad sus dinámicas poblacionales y comprender como diversas condiciones futuras podrían influir en las poblaciones. La incorporación de estudios de genética poblacional brindaría información valiosa sobre la historia evolutiva, flujo genético y posibles efectos de la

fragmentación del hábitat para la especie. El uso de sistemas de información geográfica facilitaría la integración de datos espaciales, para así comprender la distribución la población. Permitiendo analizar los patrones de distribución potencial y modelamientos de nicho a futuro de la especie y de sus poblaciones, facilitando identificar áreas prioritarias o de alto valor para su conservación. De igual forma es importante estudiar las interacciones de la especie *Zamia encephalartoides* con otros organismos. Hasta la fecha solo se ha estudiado sus interacciones con predadores y polinizadores. Sin embargo, no se han evaluado otros grupos como hongos micorrícicos o bacterias fijadoras de nitrógeno. Estos estudios pueden dilucidar las condiciones edáficas necesarias para el establecimiento y supervivencia de la especie. La combinación de estos enfoques complementarios en futuras investigaciones permitiría escoger y articular mejores estrategias de conservación, propagación y reintroducción para la especie; o incluso ser relevantes como ejemplo para otras investigaciones en diferentes especies vegetales.

Referencias Bibliográficas

- Abràmoff, M. D., Magalhães, P. J., & Ram, S. J. (2004). Image processing with ImageJ. *Biophotonics international*, 11(7), 36-42.
- Baddeley, A. (2008). Analysing spatial point patterns in R. Technical report, CSIRO, 2010. Version 4. Available at www.csiro.au/resources/pf16h.html.
- Bongers, F., Popma, J., Del Castillo, J. M., & Carabias, J. (1988). Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, 74, 55-80.
- Calonje, M., Meerow, A. W., Griffith, M. P., Salas-Leiva, D., Vovides, A. P., Coiro, M., & Francisco-Ortega, J. (2019). A time-calibrated species tree phylogeny of the New World cycad genus *Zamia* L. (Zamiaceae, Cycadales). *International Journal of Plant Sciences*, 180(4), 286–314. doi:10.1086/702642
- Calonje, M., Stevenson, D.W., & Osborne, R. (2019). The World List of Cycads, online edition [Internet]. 2013–2019. <http://www.cycadlist.org> (accessed 20 March 2019).
- Calonje M, Stevenson DW, Osborne R. The World List of Cycads, online edition [Internet]. 2013-2023. [cited 2023 Sep 28]. Available from: <http://www.cycadlist.org>.
- Castellanos, C., Pérez, D. (2021). Demografía y variabilidad de rasgos funcionales de una población de *Zamia encephalartoides* (D. W. Stev.) en el cañón del Chicamocha. Trabajo de grado, Programa de ingeniería forestal, Universidad Industrial de Santander.
- Castro – Hernández, J., Calonje, M., López – Gallego, C., (2023) El Género *Zamia* (Zamiaceae, Cycadales) en Colombia. Sociedad Colombiana de Cycadas (SCC); Grupo de Investigación Ecología Evolutiva y Conservación (EECO), Universidad de Antioquia. <http://cycadascolombia.org/>

- Chase, M. W., Soltis, D. E., Olmstead, R. G., Morgan, D., Les, D. H., Mishler, B. D., ... & Albert, V. A. (1993). Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80, 528-580.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., ... & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, 51(4), 335-380.
- De la Riva, E. G., Pérez-Ramos, I., Fernández, C. N., Olmo, M., Arana, T. M., & Villar, R. (2014). Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. *Ecosistemas*, 23(2), 82-89.
- Donaldson, JS. (2003). Cycads: status survey and conservation action plan. IUCN/SSC Cycad Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 86 pp.
- Donovan, L. A., Maherali, H., Caruso, C. M., Huber, H., & de Kroon, H. (2011). The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(2), 88-95.
- Fajardo M. (2012). Viabilidad de una población de *Zamia encephalartoides* (Gymnospermae) en el Cañón del Chicamocha: implicaciones en conservación. Trabajo de grado, Departamento de Biología, Universidad de los Andes, Colombia.
- Galeano, G., Calderón, E., & García, N. (2005). Libro rojo de plantas de Colombia. Volumen 2: Palmas, frailejones y zamias. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia, 454-454.
- Gómez-Lopera, N., & López-Gallego, C. (2014). Estimación de heredabilidad y correlaciones genéticas en caracteres morfológicos y fisiológicos para una población de *Zamia obliqua* A. Br.(Zamiaceae: Cycadales). *Actualidades Biológicas*, 36(101), 137-148.

- González, F. (2004). Herbivoría en una gimnosperma endémica de Colombia, *Zamia encephalartoides* (Zamiaceae) por parte de *Eumaeus* (Lepidoptera: Lycaenidae). Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 28(107), 233-244.
- Gutiérrez-Ortega, J.S., Yamamoto, T., Vovides, A.P., Farrera, M.A., Martínez, J., Molina-Freaner, F., Watano, Y., and Kajita, T. (2018). Aridification as a driver of biodiversity: A case study for the cycad genus *Dioon* (Zamiaceae). Annals of Botany 121, 47–60.
- Hill, K. D., Chase, M. W., Stevenson, D. W., Hills, H. G., & Schutzman, B. (2003). The families and genera of cycads: a molecular phylogenetic analysis of Cycadophyta based on nuclear and plastid DNA sequences. International Journal of Plant Sciences, 164(6), 933-948.
- Hone, J., Drake, V. A., & Krebs, C. J. (2015). Prescriptive and empirical principles of applied ecology. Environmental Reviews, 23(2), 170-176.
- Krebs CJ (1999) Ecological methodology, 2nd edn. Benjamin Cummings, San Francisco
- Lazcano-Lara, J. C., & Ackerman, J. D. (2018). Best in the company of nearby males: Female success in the threatened cycad, *Zamia portoricensis*. PeerJ, 6, e5252.
- López Gallego, C., Cárdenas, D., Velásquez-Tibatá, J., Rojas, A., Cogollo, Á., Idárraga, Á., ... & Noguera Urbano, E. (2019). Atlas de la biodiversidad de Colombia. Zamias.
- López-Gallego, C. (2008). Demographic variation in cycad populations inhabiting contrasting forest fragments. Biodiversity and Conservation, 17, 1213-1225.
- López-Gallego, C. (2015). Plan de acción para la conservación de las zamias de Colombia. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible–Universidad de Antioquia, Instituto de Biología. Grupo de Investigación EECO (Ecología Evolutiva y Conservación).
- Mankga, L. T., & Yessoufou, K. (2017). Factors driving the global decline of cycad diversity. AoB Plants, 9(4). doi:10.1093/aobpla/plx022

- Mantilla Carreño, J. A. (2016). Variabilidad en parámetros demográficos y funcionales entre poblaciones de *Zamia encephalartoides* D. W. Stev. en hábitats contrastantes. Trabajo de grado, Escuela de Biología, Universidad Industrial de Santander.
- Martella, M. B., Trumper, E. V., Bellis, L. M., Renison, D., Giordano, P. F., Bazzano, G., & Gleiser, R. M. (2012). Manual de Ecología. Evaluación de la biodiversidad. Reduca (Biología), 5(1).
- Mason, N. W., & De Bello, F. (2013). Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 777-780.
- Meng, Y. Y., Xiang, W., Wen, Y., Huang, D. L., Cao, K. F., & Zhu, S. D. (2022). Correlations between leaf economics, mechanical resistance, and drought tolerance across 41 cycad species. *Annals of Botany*, 130(3), 345-354.
- Mora, R., Yáñez-Espinosa, L., Flores, J., & Nava-Zárate, N. (2013). Strobili and seed production of *Dioon edule* (Zamiaceae) in a population with low seedlings density in San Luis Potosí. Mexico. *Tropical Conservation Science*, 6(2), 268–282.
- Morláns, C., & María, B. (2014). Introducción a la ecología de poblaciones. Editorial científica universitaria- Universidad Nacional de Catamarca, 5-7.
- Mostacedo, B., & Fredericksen, T. (2000). Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal (Vol. 87). Santa Cruz, Bolivia: Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR).
- Negrón-Ortiz, V., Gorchov, D. L., & Breckon, G. J. (1996). Population structure in *Zamia* (Zamiaceae) in northern Puerto Rico. II. Seed germination and stage-structured population projection. *International Journal of Plant Sciences*, 157(5), 605-614.

- Newell, S. J. (1983). Reproduction in a natural population of cycads (*Zamia pumila* L.) in Puerto Rico. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 464-473.
- Octavio-Aguilar, P., Rivera-Fernández, A., Iglesias-Andreu, L. G., Vovides, P. A., & de Cáceres-González, F. F. N. (2017). Extinction risk of *Zamia inermis*: a demographic study in its single natural population. Biodiversity and conservation, 26, 787-800.
- Pérez Farrera, M. A., & Vovides, A. P. (2004). Spatial distribution, population structure, and fecundity of *Ceratozamia matudai* Lundell (Zamiaceae) in El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico. The Botanical Review, 70(2), 299-311.
- Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, et al. 2013. New handbook for standardised measurements of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany 61: 167–234.
- Pulido, M. T., Vargas-Zenteno, M., Vite, A., & Vovides, A. P. (2015). Range extension of the endangered Mexican cycad *Ceratozamia fuscoviridis* Moore (teosintle): implications for conservation. Tropical Conservation Science, 8(3), 778-795.
- Rivera-Fernández, A., Octavio-Aguilar, P., Sánchez-Coello, N. G., Sánchez-Velásquez, L. R., Vázquez-Torres, S. M., & Iglesias-Andreu, L. G. (2012). Estructura poblacional y distribución espacial de *Ceratozamia mexicana* Brongn. (Zamiaceae) en un ambiente conservado y en uno perturbado. Tropical and subtropical Agroecosystems, 15(2), S110-S117.
- Salgado-Negret, B. López-Ordoñez, J., Stiles, F. G., & Parra Vergara, J. L. (2015). La Ecología Funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

- Segalla, R., Telles, F. J., Pinheiro, F., & Morellato, P. (2019). A review of current knowledge of Zamiaceae, with emphasis on *Zamia* from South America. *Tropical Conservation Science*, 12, 1940082919877479.
- Silvertown, J.W., Franco M., Menges, E. 1995. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*. 10, 591-597.
- Stevenson, D. W. (1990). Morphology and systematics of the Cycadales. *Mem NY Bot Gard*, 57, 8-55.
- Stevenson, D. W. (1993). The Zamiaceae in Panama with comments on phytogeography and species relationships. *Brittonia*, 45(1), 1–16.
- Stevenson, D. W. (2001). Flora de Colombia. Monografía No. 21. Orden Cycadales. UNIBIBLOS. Bogotá, DC, Colombia.
- Stevenson, D. W. (2004). Cycads of Colombia. *Botanical Review*, 70(2), 194–234.
- Stevenson, D. W. (2010). *Zamia encephalartoides*. The IUCN Red List of Threatened Species.
- Stevenson, D. W., Vovides, A. P., & Chemnick, J. (2003). Regional overview: New world. In J. Donaldson (Ed.), *Cycads status survey and conservation action plan* (pp. 31–38). Gland, Switzerland: IUCN.
- Taylor, A. S. B., Haynes, J. L., Stevenson, D. W., Holzman, G., & Mendieta, J. (2012). Biogeographic insights in Central American cycad biology (pp. 73–98). In L. Stevens (Ed.), *Global advances in biogeography*. Rijeka, Croatia: IntechOpen.
- Vega J. 2015. Descripción de la demografía, el hábitat y la variabilidad en rasgos funcionales de tres poblaciones de *Zamia muricata* en bosques secos de Santander. Trabajo de grado, Escuela de Biología, Universidad Industrial de Santander, Colombia.

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007).

Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892.

Walters, T., Osborne, R., & Decker, D. (2004). *Cycad classification concepts and recommendations* (pp. 1–11). Wallingford, England: CAB International.

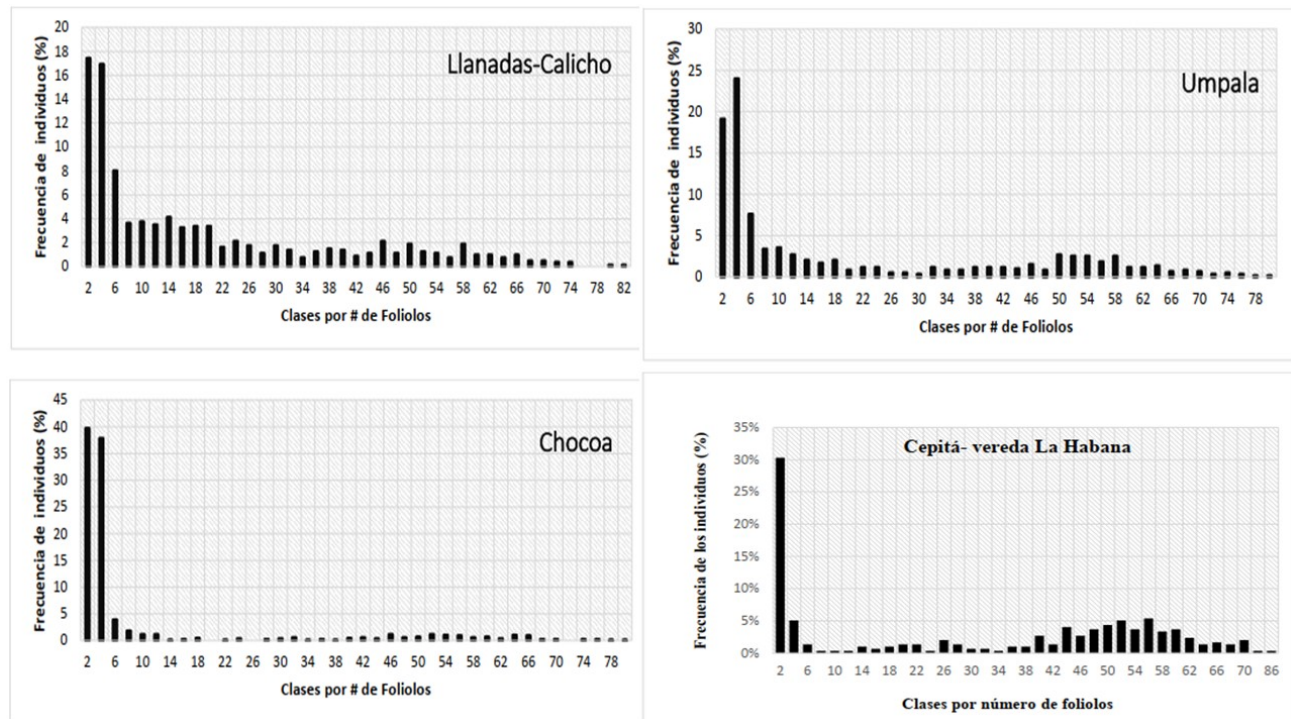
Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827.

Zabaleta D, López-Gallego C. 2013. Patrones de herbivoría en poblaciones de cícadras de diferentes hábitats y para distintos tipos de herbívoros. Trabajo de grado, Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Colombia.

Apéndices

(No lleva número de capítulo e inicia en hoja nueva)

Apéndice A. Estructura poblacional de *Z. encephalartoides* en las poblaciones Llanadas – Calicho, Chocoa, Umpalá y La Habana



Nota. Esta información fue tomada de Matilla, (2016) y Castellanos y Pérez, (2021). Los cuales hacen parte de los resultados publicados en sus respectivos trabajos de grado.

Apéndice B. Resumen de la estructura poblacional de Zamias y Cycadas en el continente

Especie	Ubicación	País	Densidad ind/m2	N	% Plántulas	% Juveniles	% Adultos	Área m2	Año	Autor
<i>Zamia encephalartoides</i>	Balzora - El Limón (Santander)	CO	0.042	1440	59.44	30.76	9.79	26000	2023	Aceros - Calderón
	Llanadas - Calicho (Santander)	CO	0.045	798	42.36	39.72	17.92	17875	2016	Mantilla
	Chocoa (Santander)	CO	-	872	83.26	5.62	11.12	-	2016	Mantilla
	Umpalá (Santander)	CO	-	592	54.05	21.79	24.16	-	2016	Mantilla
	La Habana (Santander)	CO	0.008	307	35.5	16.29	48.21	36728	2021	Castellanos & Perez
<i>Zamia incognita</i>	Capilla Baja (Santander)	CO	0.01	134	-	-	-	14071	2014	Gómez
	Monsserate A (Santander)	CO	0.007	390	50.7	12.2	37.1	17953	2015	Vega
	Monsserate B (Santander)	CO	0.0046	78	1.3	30.3	68.4	10487	2015	Vega
	Suratá	CO	-	-	0	19	81	-	2015	Vega
	Embalse	CO	-	-	34.7	18.7	46.7	-	2015	Vega
<i>Zamia melanorrhachis</i>	Bosque remanente RF1 (Atlántico)	CO	0.0841	197	-	-	-	500	2008	López - Gallego
	Bosque remanente RF2 (Atlántico)	CO	0.0521	100	-	-	-	500	2008	López - Gallego
	Bosque de regeneración SF3 (Atlántico)	CO	0.0368	144	-	-	-	500	2008	López - Gallego
	Bosque de regeneración SF4 (Atlántico)	CO	0.0344	101	-	-	-	500	2008	López - Gallego
	ET1	PR	6.2	3099	67.8	7.1	25.1	500	2018	Lazcano - Lara
<i>Zamia portoricensis</i>	ET2	PR	1.2	612	66.99	3.6	29.41	500	2018	Lazcano - Lara
	SF1	PR	2.1	1065	75.5	4.04	20.46	500	2018	Lazcano - Lara
	SF2	PR	1.8	913	28.26	21.25	50.49	500	2018	Lazcano - Lara

Especie	Ubicación	País	Densidad ind/m2	N	% Plántulas	% Juveniles	% Adultos	Área m2	Año	Autor
<i>Zamia inermis</i>	Veracruz	MX	0.035	654	12.69	3.98	83.33	19600	2017	Octavio - Aguilar et al
	Rancho del Niño	MX	0.44	1056	-	-	-	2400	2008	Octavio - Aguilar et al
<i>Dioon edule</i>	El Farallón	MX	0.31	1488	-	-	-	4800	2008	Octavio - Aguilar et al
	Monte oscuro	MX	0.21	3402	-	-	-	16200	2008	Octavio - Aguilar et al
<i>Dioon spinulosum</i>	El Potrero	MX	0.25	467	-	-	-	1800	2009	Salomé - Castañeda
	Cerro Bola	MX	0.35	635	-	-	-	1800	2009	Salomé - Castañeda
<i>Ceratozamia mexicana</i>	Sitio conservado	MX	1.7	339	53.98	30.1	15.92	200	2012	Rivera - Fernández et al
	Sitio con perturbación	MX	0.5	100	48	18	34	200	2012	Rivera - Fernández et al
<i>Ceratozamia fuscoviridis</i>	Chapulhuacán	MX	0.36	143	74.13	25.17	0.7	400	2015	Pulido et al
	Tlanchinol	MX	0.94	375	68.27	13.87	17.86	400	2015	Pulido et al
	Xochicoatlán	MX	0.52	209	77.51	10.05	12.44	400	2015	Pulido et al
	Juárez Hidalgo	MX	0.65	259	79.54	13.13	7.33	400	2015	Pulido et al
	Molango	MX	0.68	272	50.37	26.47	23.16	400	2015	Pulido et al
	San Bartolo Tutotepec	MX	0.95	378	47.62	50	2.38	400	2015	Pulido et al

Nota. CO = Colombia, PR = Puerto Rico, MX = México.