

**VARIABILIDAD EN PARAMETROS DEMOGRAFICOS Y FUNCIONALES
ENTRE POBLACIONES DE *Zamia encephalartoides* D. W Stev EN
HABITATS CONTRASTANTES**

JHON ALEXANDER MANTILLA CARREÑO



**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA
2016**

**VARIABILIDAD EN PARAMETROS DEMOGRAFICOS Y FUNCIONALES
ENTRE POBLACIONES DE *Zamia encephalartoides* D. W Stev EN
HABITATS CONTRASTANTES**

JHON ALEXANDER MANTILLA CARREÑO

Pasantía de investigación presentada como requisito para optar al título de

BIÓLOGO

Directora

CRISTINA LOPEZ GALLEGO PhD.

Bióloga

Universidad de Antioquia



**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA
2016**

AGRADECIMIENTOS

A mi Familia por su incondicional apoyo durante este tiempo, especialmente a mis Abuelos a mi Madre y a mi Tía.

A la profesora Alicia Rojas por la confianza y el apoyo constante durante el desarrollo de la pasantía.

A la profesora Cristina López-Gallego por las sugerencias, dedicación y paciencia.

A los compañeros que amablemente me acompañaron en el trabajo de campo.

A Ecopetrol y la Red Nacional de Jardines Botánicos de Colombia por el financiamiento del proyecto.

A la Universidad Industrial de Santander y a los docentes de la escuela de Biología por su contribución en mi proceso de formación profesional.

A los habitantes de la vereda Llanadas-Calicho, Chocóa y el corregimiento de Umpala por su amabilidad y apoyo durante la fase de campo del proyecto.

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCION	12
1. COMPETENCIAS DE LA PASANTIA	15
2. MATERIALES Y METODOS	16
2.1. ESPECIE DE ESTUDIO	16
2.2. SITIOS DE ESTUDIO	17
2.3. DENSIDAD Y ESTRUCTURA POBLACIONAL	18
2.4. CARACTERIZACIÓN DEL HÁBITAT	19
2.5. ESTIMACION DE RASGOS FUNCIONALES	20
3. RESULTADOS	22
3.1. DENSIDAD Y ESTRUCTURA POBLACIONAL	22
3.2. COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN	26
3.3. VARIABILIDAD EN RASGOS FUNCIONALES	29
4. DISCUSIÓN	34
4.1 DENSIDAD Y ESTRUCTURA POBLACIONAL	34
4.2 CARACTERIZACIÓN GENERAL DEL HÁBITAT	35
4.3 VARIABILIDAD INTRAESPECÍFICA EN RASGOS FUNCIONALES	37
5. CONCLUSIONES	40
6. RECOMENDACIONES	41
BIBLIOGRAFIA	42
ANEXOS	48

LISTA DE TABLAS

Pág.

Tabla 1. Rasgos funcionales medidos en cada una de las poblaciones de *Z. encephalartoides*. **23**

Tabla 2. Resultados de la prueba de normalidad Shapiro-Wilk para los rasgos funcionales medidos en tres poblaciones de *Z. encephalartoides*. Se resaltan los valores significativos ($*P < 0,05$). **24**

Tabla 3. Comparación de tamaños poblacionales e individuos por estado de desarrollo, en las tres principales poblaciones conocidas para la especie *Z. encephalartoides*. **26**

Tabla 4. Prueba de Kolmogorov-Smirnov para evaluar la distribución de frecuencia de los individuos de *Z. encephalartoides* en las tres poblaciones. **28**

Tabla 5. Valores de los parámetros ecológicos para las diez especies con mayor importancia ecológica (IVI) dentro de la comunidad vegetal asociada a la población de *Z. encephalartoides* en la vereda Llanadas-Calicho. **30**

Tabla 6. Resultados del análisis de suelo para la población de *Z. encephalartoides*, en la vereda Llanadas-Calicho. **30**

Tabla 7. Valores medios, desviación estándar y coeficiente de variación, para los rasgos medidos en cada población de *Z. encephalartoides* (Llanadas-Calicho; Chocóa; Umpala). **32**

Tabla 8. Coeficientes de correlación de Spearman entre los diferentes rasgos funcionales estudiados (Nombre completo en Tabla 1). En negrilla se resaltan las correlaciones significativas ($*P < 0,05$). **33**

Tabla 9. Promedios de disimilitud y porcentaje de contribución de los atributos funcionales, a las diferencias entre las poblaciones de *Z. encephalartoides*. Análisis SIMPER. **34**

Tabla 10. Discriminación entre los individuos de diferentes poblaciones según los rasgos funcionales de acuerdo al modelo de función discriminante. En negrilla se resaltan los atributos significativos ($*P < 0.05$). **35**

Tabla 11. Discriminación entre los individuos en microambientes diferentes según los rasgos funcionales, de acuerdo al modelo de función discriminante. En negrilla se resaltan los atributos significativos ($*P < 0.05$). **36**

LISTA DE FIGURAS

Pág.

- Figura 1.** Ubicación de las tres poblaciones de *Zamia encephalartoides* D. W. Stev. **19**
- Figura 2.** Área de distribución de la población de *Z. encephalartoides* en la vereda Llanadas-Calicho. **25**
- Figura 3.** Distribución del número de individuos por sexo en cada categoría de tamaño. (# I.M: individuos masculinos; # I.F: individuos femeninos). **26**
- Figura 4.** Comparación de la estructura poblacional en las tres poblaciones principales de la especie *Z. encephalartoides*. **27**
- Figura 5.** Estructura de la vegetación acompañante en la población de *Z. encephalartoides*, en la vereda Llanadas-Calicho. **a)** Estructura horizontal. **b)** Estructura vertical. **29**
- Figura 6.** Perfil de vegetación de un transecto de 50 metros en la vereda Llanadas-Calicho. **29**
- Figura.7.** Gráfico de dispersión resultado del análisis discriminante, donde se muestra la distribución de los individuos de cada población (puntos), Llanadas-Calicho = Amarillo; Chocóa = Rojo; Umpala = verde. **35**

LISTA DE ANEXOS

Pág.

Anexo A. Listado de las familias, géneros y especies encontradas en la vegetación acompañante en la población de *Z. encephalartoides* en la vereda Llanadas-Calicho. **50**

Anexo B. Valores de abundancia, frecuencia y dominancia e índice de valor de importancia **IVI**, determinado para cada una de las diferentes especies encontradas. **51**

RESUMEN

TITULO: VARIABILIDAD EN PARAMETROS DEMOGRAFICOS Y FUNCIONALES ENTRE POBLACIONES DE *Zamia encephalartoides* D. W Stev EN HABITATS CONTRASTANTES *

AUTOR: Jhon Alexander Mantilla Carreño **

PALABRAS CLAVE: *Zamia encephalartoides*, nueva población, demografía, ecología funcional.

DESCRIPCION:

La especie *Z. encephalartoides* se distribuye en sitios caracterizados por fuertes presiones ambientales para las plantas, así como en hábitats menos hostiles con mayor disponibilidad de recursos, por ejemplo, en cuanto a la disponibilidad de agua y nutrientes. Por lo tanto, este contraste de hábitats puede afectar significativamente la variabilidad en atributos demográficos, morfológicos y funcionales en la especie. En este estudio, comparamos atributos demográficos, morfológicos y funcionales para las tres poblaciones más grandes conocidas de *Z. encephalartoides*. Desarrollamos como objetivos principales: (I) Comparar la densidad y estructura poblacional en tres poblaciones de *Zamia encephalartoides* y caracterizar diferencias en su hábitat en términos de cobertura vegetal, y (II) Analizar la variabilidad de rasgos funcionales morfo-fisiológicos dentro y entre poblaciones de *Z. encephalartoides* en hábitats contrastantes. La vegetación acompañante en el sitio de Chocóa, ofrece una estructura de dosel que brinda baja incidencia de sol sobre la mayoría de individuos que componen la población, mientras que en Llanadas-Calicho y en Umpala los individuos presentan mayor exposición al sol, lo cual probablemente representa un ambiente más estresante para las plantas. Encontramos que la población de Llanadas-Calicho presenta un buen estado de conservación, con alta representación de individuos en los primeros estados de desarrollo y adultos muy activos reproductivamente; similar a lo observado en la estructura poblacional de la población de Umpala. La población de Chocóa difiere en su estructura poblacional de las otras dos poblaciones al presentar una mayor proporción de individuos en estadios de plántulas y juveniles. Por su parte, el conjunto de rasgos funcionales evaluados mostro diferencias significativas entre las tres poblaciones de *Z. encephalartoides*. Las poblaciones difieren en sus estrategias funcionales en el “espectro de economía foliar” de las plantas, con estrategias que enfatizan en la adquisición de recursos en ambientes menos estresantes en la población de Chocóa (que es la población que posiblemente tiene mayor fecundidad y reclutamiento), y estrategias que enfatizan en la conservación de recursos en ambientes más estresantes en Llanadas-Calicho y Umpala. Rasgos como el área foliar específica (SLA), el grosor de la hoja (Lth) y el contenido de materia seca (LDMC) de los foliolos, así como rasgos del tamaño general de la planta (área foliar, superficie de la copa y diámetro del tallo) explican la divergencia en estrategias funcionales entre las poblaciones. Sugerimos que se exploren más a fondo estas diferencias demográficas y funcionales en las poblaciones, ya que este tipo de estudios son muy importantes para el monitoreo de las tendencias en las poblaciones y por ende para el planteamiento de estrategias de conservación adecuadas.

* Pasantía de Investigación.

** Facultad de Ciencias, Escuela de Biología. Directora: Ph. D. Cristina López-Gallego.

ABSTRACT

TITLE: VARIABILITY PARAMETERS DEMOGRAPHIC AND FUNCTIONAL BETWEEN POPULATIONS *Zamia encephalartoides* Stev D. W CONTRASTING HABITATS *

AUTHOR: Jhon Alexander Mantilla Carreño **

KEY WORDS: *Zamia encephalartoides*, new population, demographics, functional ecology.

DESCRIPTION:

The species *Z. encephalartoides* is distributed in countries characterized by strong environmental pressures for plants sites, as well as less hostile habitats with greater availability of resources, for example, as to the availability of water and nutrients. Therefore, these contrast habitats can significantly affect the variability in demographic, morphological and functional attributes in the species. In this study, we compared demographic, morphological and functional attributes for the three largest known populations *Z encephalartoides*. We develop main objectives: (i) compare the density and population structure in three populations of *Zamia encephalartoides* and characterize differences in their habitat in terms of vegetation cover, and (ii) analyze the variability of morpho-physiological functional traits within and among populations *Z. encephalartoides* contrasting habitats. The accompanying vegetation on the site Chocóa offers a canopy structure that provides low incidence of sun on most individuals in the population, while in Llanadas-Calicho and Umpala individuals have increased sun exposure, which probably It represents a stressful environment for plants. We found that the population of Llanadas-Calicho in a good state of preservation, with high representation of individuals in the early stages of development and very active reproductively adults; similar to that observed in the population structure of the population of Umpala. Chocóa population differs in its population structure of the other two people to have a higher proportion of individuals in seedling and sapling stages. For its part, the set of functional traits evaluated showed significant differences among the three populations *Z encephalartoides*. The populations differ in their functional strategies in the "spectrum of foliar economy" of plants, with strategies that emphasize resource acquisition in less stressful environments in the town of Chocóa (the population may have higher fertility and recruitment) and strategies that emphasize resource conservation in more stressful environments in Llanadas-Calicho and Umpala. Features such as specific leaf area (SLA) and the thickness of the leaflet (Lth) and dry matter content (LDMC) of the leaflets, as well as features of the overall size of the plant (leaf area, surface of the cup and diameter stem) explain the divergence between populations functional strategies. We suggest that further explore these demographic and functional differences in populations, since such studies are very important for monitoring trends in populations and thus for the planning of conservation strategies appropriate.

* Research Internship.

** Faculty of Science, Department of Biology. Director: Ph. D. Cristina López-Gallego.

INTRODUCCION

Las Gimnospermas del orden Cycadales son el único grupo no extinto de la clase Cycadopsida, y su historia se remonta entre 280 a 325 millones de años (Donaldson. 2003). Las Cycadas son reconocidas como el grupo de plantas con semilla más ancestral aun no extinto, que representan un grupo natural de plantas con un solo origen evolutivo (Stevenson. 1990; Chase et al. 1993; Donaldson. 2003; Hill et al. 2003). De acuerdo con “The World List of Cycads”, el orden comprende 10 géneros con aproximadamente 343 especies y subespecies aceptadas, distribuidas en dos familias: Cycadaceae y Zamiaceae (Stevenson. 1992; Calonje et al. 2015). Estas plantas se distribuyen de manera restringida en los trópicos y subtropicos de América, África, Asia y Australia, donde constituyen un componente minoritario de la flora (Donaldson. 2003). Sin embargo, durante el periodo jurásico conocido como “Era de las Cycadas” estas plantas fueron muy comunes alrededor del mundo (Donaldson. 2003, Gonzales. 2004).

En la actualidad, la mayoría de las especies de Cycadas del mundo están en riesgo de extinción por causas antrópicas. Factores como la destrucción y alteración del hábitat natural, así como la eliminación masiva de plantas producto de su extracción con fines ornamentales, con frecuencia se citan como las razones principales de la disminución y desaparición de las poblaciones de Cycadas (Donaldson. 2003). Además, el escaso conocimiento científico de la ecología de la mayoría de las especies del grupo ha limitado la implementación de estrategias de conservación integrales y efectivas.

Para la flora nativa de Colombia se registra la familia Zamiaceae con 21 especies del genero *Zamia*, de las cuales 13 son endémicas (López-Gallego. 2015). No obstante, aproximadamente el 65% de las mismas se encuentran categorizadas en algún grado de amenaza, según La lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN. 2001) y el Libro rojo de plantas de Colombia (Galeano et al. 2005). Algunos estudios de tipo demográfico, ecológico y de genética poblacional (Negrón-Ortiz & Breckon. 1989; López-Gallego. 2008 y López-Gallego & O’Neil. 2010, entre otros) han permitido la exploración de varios aspectos de la historia de vida de diferentes especies para hacer recomendaciones de conservación. Sin embargo, la continua generación de información sobre la distribución, estructura y dinámica de las poblaciones se hace cada vez más necesaria como la base de planes integrales de conservación. En este sentido, se destaca la elaboración del “Plan de acción para la conservación de las *Zamias* de Colombia” (López-Gallego. 2015), cuya reciente publicación incluye una compilación de la información disponible para las especies del país, y resalta las necesidades de generación de conocimiento

en la diversidad, historia de vida, amenazas y estado de conservación de las especies de *Zamia* existentes en Colombia.

Zamia encephalartoides; especie endémica de Colombia y objeto del presente estudio, es una especie típica del bosque seco tropical en la zona andina colombiana. La especie tiene poblaciones tanto en zonas abiertas como en sitios con matorrales secos con mediana a alta exposición lumínica, y en zonas de cobertura boscosa donde se presentan como plantas del sotobosque (López-Gallego. 2015). Recientemente descrita (Stevenson. 2001) y con un único artículo científico publicado (Gonzales. 2004), es una especie poco estudiada. Este limitado conocimiento de la especie ha generado conflictos respecto a su evaluación en las Listas rojas de categorización de riesgo de extinción (Stevenson. 2010; Galeano et al. 2005). Sin embargo, la elaboración del “Plan de acción para la conservación de *Z. encephalartoides*” (López-Gallego. 2011) ha permitido obtener un mejor entendimiento de la demografía y ecología de la especie, y ha proporcionado datos importantes para la correcta categorización de la amenaza para la especie. En la evaluación inicial para la especie, en la Lista roja de plantas de Colombia se categorizó su grado de amenaza como: Críticamente amenazada (CR) (Galeano et al. 2005), pero luego de un mejor estudio la especie se categorizó como En peligro (EN) (López-Gallego. 2015).

Si bien se tiene información sobre algunos parámetros demográficos para varias poblaciones de la especie, no se tiene conocimiento sobre su ecología funcional. El estudio de las especies desde la perspectiva de la ecología funcional permite reconocer la variedad de roles que cumplen las especies en las comunidades y ecosistemas, así como las formas en que ocurren las interacciones entre factores específicos del ambiente y las especies, lo cual se conoce como diversidad funcional (Salgado-Negret. 2015). La diversidad funcional es una de las dimensiones de la diversidad, que se precisa como el grado de diferencias en rasgos funcionales entre y dentro de las especies (Mason & de Bello. 2013). Los rasgos funcionales se definen como las características morfológicas, fisiológicas o fenológicas que influyen directa o indirectamente en la adecuación (*fitness*) de las especies al ambiente, a través de sus efectos sobre el crecimiento la reproducción y la supervivencia (Violle et al. 2007; De la Riva et al. 2014). Por lo tanto, este punto de vista funcional puede aportar información relevante sobre aspectos ecológicos que permitan comprender las estrategias de las especies en cuanto a la disponibilidad y uso de los recursos del medio.

Además del aporte a nivel de la comunidad de especies, los estudios enfocados en la exploración de las relaciones funcionales entre diferentes órganos de la planta, han revelado aspectos importantes en la economía y coordinación funcional de hojas, tallos y raíces a nivel de individuos y poblaciones (Reich et

al. 1999; Wright et al. 2004; Chave et al. 2009; De la Riva et al. 2014). La integración de atributos específicos sugiere la existencia de “espectros funcionales” (Reich et al. 2003), que se repiten en los diferentes tipos de ecosistemas, producto de las restricciones imperantes en el ambiente (Salgado-Negret. 2015). Por otro lado, aunque muchos autores han reconocido la implicación de rasgos funcionales en la explicación de las relaciones de las especies y su respuesta a los cambios en gradientes ambientales (Cornwell & Ackerly. 2009; Buisson et al. 2013; Salgado-Negret. et al 2013 entre otros), los estudios se han enfocado en las relaciones a nivel interespecífico donde únicamente se ha considerado el valor promedio de los rasgos, ignorando la variación entre los individuos de una misma especie, es decir, la variabilidad intraespecífica (Albert et al. 2011; de Bello et al. 2011). En este sentido, cabe resaltar que parte de la variabilidad de estos rasgos está condicionada de manera considerable, por la historia filogenética de las especies (De la Riva et al. 2014), pero también en gran medida por factores ambientales a escala de población e incluso por diferencias en el ambiente al que se exponen los individuos dentro de una población.

De acuerdo con el conocimiento que existe para la especie *Zamia encephalartoides*, sus poblaciones se establecen en hábitats xerofíticos con poca cobertura de dosel y humedad del suelo, al igual que en hábitats con matorrales y bosques secos con estructura de dosel y disponibilidad de humedad (López-Gallego. 2015). En este trabajo se presenta una descripción de la variabilidad demográfica (en tamaño y estructura poblacional) y en rasgos funcionales para tres poblaciones de *Z. encephalartoides* establecidas en hábitats contrastantes en cuanto a la disponibilidad de luz y humedad. Este trabajo pretende contribuir en el conocimiento de la biología de la especie, así como al fortalecimiento de planes y estrategias de conservación efectivas.

COMPETENCIAS DE LA PASANTIA

El presente trabajo de investigación se centra en la caracterización ecológica-funcional y demográfica en una especie de Cycada, endémica de Santander.

Al finalizar la pasantía, el estudiante:

- Identifica y diferencia individuos de la especie *Z. encephalartoides* de otras especies de la familia Zamiaceae.
- Toma de manera correcta medidas y datos de parámetros demográficos, así como funcionales para el tratamiento estadístico de los mismos.
- Utiliza las herramientas estadísticas disponibles para el correcto análisis e interpretación de los resultados.
- Identifica las especies de la comunidad vegetal, diferentes a *Z. encephalartoides* para realizar una correcta caracterización de la vegetación.
- Recolecta y procesa las muestras vegetales para ser almacenadas en una colección biológica.
- Analiza e interpreta de manera correcta los resultados obtenidos.

2. MATERIALES Y METODOS

2.1 ESPECIE DE ESTUDIO

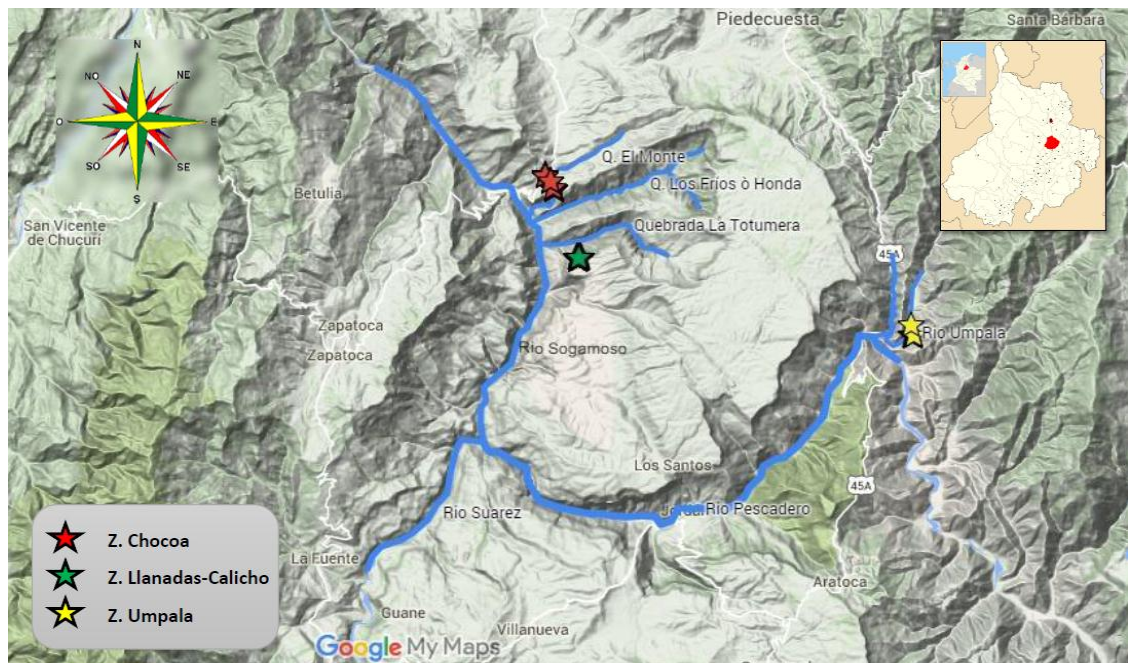
Zamia encephalartoides se caracteriza por ser una planta de aspecto arborescente con las hojas dispuestas en roseta sobre el ápice del tallo. El tallo puede ser solitario o cespitoso de hasta 2 m de longitud y de 20 – 30 cm de diámetro. Cada tallo puede tener de 1-30 hojas, de hasta 1.5 m de longitud, con más de 50 foliolos. Los foliolos son sésiles, coriáceos, lanceolados con una venación conspicuamente párela, de margen entero y revoluto con aproximadamente 35 cm de longitud y 3 cm de ancho (Stevenson. 2001). Esta especie es una planta dioica, es decir con estructuras femeninas y masculinas (Conos o estróbilos) en diferentes individuos. Los estróbilos poliníferos son de color amarillento a marrón claro, pubescentes, pedunculados, de forma cilíndrica de 20 – 30 cm de longitud y 3 – 5 cm de diámetro. Los estróbilos ovulíferos son inicialmente de color marrón claro y se tornan verde oscuro al madurar, son de forma ovoide a cilíndrica, de 25 – 40 cm de largo y 10 – 15 cm de diámetro, con semillas que presentan una sarcotesta blanco-amarillenta a marrón pálido. La especie presenta una alta frecuencia de producción de conos (comparada con otras especies de Cycadas), lo cual resulta en una alta proporción de individuos fértiles en una población en cada evento reproductivo anual. Los conos liberan compuestos volátiles para la atracción de polinizadores, que son coleópteros (Erotylidae: *Pharaxonotha* sp.) reportados como polinizadores especialistas para las Zamias de Colombia (López-Gallego. 2015). La dispersión de sus semillas parece ser limitada, pues no se conocen dispersores animales, por lo que se asume de manera general que la gravedad es el principal factor de dispersión (López-Gallego. 2015).

Es una especie endémica de Santander-Colombia, que crece en zonas abiertas o con matorrales secos en enclaves xerofíticos del norte de la cordillera oriental, sobre suelos rocosos con elevada pendiente y exposición lumínica (Stevenson. 2001). Sin embargo, también es común su presencia como plantas de sotobosque en parches de bosque seco con estructura de dosel (López-Gallego. 2015). En cuanto a su estado de conservación actual, la especie se ha categorizado como (EN) En peligro, de acuerdo con la Lista Roja de plantas de Colombia del 2015. Esta categorización resulta de valores para parámetros de distribución geográfica de Extensión de presencia < 5000 km² y Área de ocupación < 500 km², y de un registro continuo en el deterioro de la calidad del hábitat. La principal amenaza para las poblaciones conocidas de esta especie es la inestabilidad del terreno que produce la pérdida o daño mecánico de los individuos, así como la recolección de plántulas y extracción indiscriminada de estróbilos con semillas (Stevenson, 2001; López-Gallego. 2015).

2.2 SITIOS DE ESTUDIO

Este estudio fue realizado en las tres poblaciones más grandes conocidas de la especie (en términos del número de individuos), en sectores del norte de la cordillera oriental sobre el departamento de Santander. Los tres sitios de estudio, corresponden a dos poblaciones conocidas previamente: la principal población conocida históricamente en el sector de pescadero y el corregimiento Umpala (municipio de Piedecuesta), y una población registrada en el año 2009 en el sector del cañón de las iguanas en la vereda Chocoa (municipio de Girón). El tercer sitio de estudio representa una población recientemente reportada de la especie en el municipio de los Santos (Figura 1).

Figura 1: Ubicación de las tres poblaciones de *Zamia encephalartoides* D. W. Stev.



El nuevo reporte para la especie *Z. encephalartoides*, se ubica en la vereda Llanadas-Calicho al nor-occidente del municipio de Los Santos. El sitio se caracteriza por enclaves xerofíticos interandinos de bosque seco tropical. El relieve es fuertemente quebrado de tipo rocoso, con pendientes entre 8 a 35°, en la ladera sur de la quebrada La Totumera, cerca de su desembocadura en el río Sogamoso. El rango altitudinal donde se distribuye la población fue determinado de acuerdo a los individuos georreferenciados, encontrándose individuos de la especie entre 940 hasta 1034 msnm. La precipitación media anual oscila entre 500 a 950 mm por año, presentando una distribución anual tipo bimodal con dos periodos de lluvia (abril-mayo y septiembre-noviembre) y dos periodos secos (diciembre-febrero y junio-agosto), características comunes

en la región andina colombiana, mientras que la temperatura media anual oscila entre 23 – 25°C (Duarte-Espinel. 1998; IDEAM. 2016).

La población de Llanadas-Calicho se localiza en un sitio dominado por bosque seco tropical, donde los individuos de la especie focal se encuentran creciendo sobre suelos rocosos. La población de Chocóa presenta individuos que se encuentran en su mayoría distribuidos en sombra en suelos rocosos con elevada pendiente, al igual que bajo relictos de bosque seco de galería en suelos con alta disponibilidad hídrica. En la población de Umpala los individuos se distribuyen en una matriz ecológica constituida por matorrales secos con pocos árboles, que brindan algunos lugares con buena disponibilidad de sombra para los individuos de la población, sin embargo, al estar situados sobre mesetas escarpadas la mayoría de estos individuos presentan una fuerte incidencia directa del sol.

2.3. DENSIDAD Y ESTRUCTURA POBLACIONAL

Los datos sobre tamaño y estructura poblacional de las poblaciones de Umpala y Chocóa fueron extraídos de López-Gallego et al. 2011. Para estimar el tamaño, la densidad y la estructura poblacional en el sitio de Llanadas-Calicho, realizamos un muestreo en dos salidas de campo en los meses de octubre del 2015 y enero del 2016. Realizamos recorridos sistemáticos sobre el área de distribución de la población, de tal forma que permitieran encontrar el mayor número de plantas. Cada uno de los individuos hallados fue marcado con una placa de acero inoxidable numerada y colocada sobre el tallo o el peciolo de una hoja, de acuerdo al tamaño de la planta. Cada individuo fue georreferenciado, y se elaboró un mapa del territorio cubierto por la población, con el fin de establecer el área de distribución mediante el uso del software Google Earth™ Pro (2016). La densidad poblacional se estimó usando el valor del área de distribución de la población y el número total de individuos registrados, según la fórmula: $Densidad\ Poblacional = (\# Individuos / \text{Área } (m^2))^{1/2}$ (Müller-Dombois & Ellenbery. 1974). Adicionalmente, registramos el número de individuos con conos masculinos y femeninos en la población, para reportar la proporción de plantas fértiles en el periodo reproductivo del año 2015. El sexo de los individuos fue determinado por la presencia de conos o remanentes sobre la corona de hojas o los catafilos.

Para comparar la estructura poblacional de la población de Llanadas-Calicho con la información disponible para las otras dos poblaciones, clasificamos el número total de individuos registrados en Llanadas-Calicho por estados de desarrollo, de acuerdo a López-Gallego et al. 2011. Estos individuos se clasificaron como: plántulas = 2 a 6 foliolos; juveniles = 7 a 40 foliolos y adultos = 41 a 82 foliolos en la hoja más larga. Esta clasificación de estadios se hizo con base en el

atributo: número de foliolos en la hoja más larga de la planta, como se ha recomendado en varios estudios demográficos para Cycadas (Farrera & Vovides. 2004; López-Gallego et al. 2011). Además de comparar las proporciones de plántulas, juveniles y adultos entre poblaciones, construimos distribuciones de frecuencias de los individuos en las categorías de tamaño según el número de foliolos, para lo cual calculamos la abundancia relativa para cada categoría expresada en valores de porcentaje (%). Estas distribuciones fueron usadas para comparar la estructura poblacional entre las tres poblaciones, usando una prueba de Kolmogorov-Smirnov. Los análisis se realizaron con el software estadístico Past 3.01 (Hammer et al. 2001) y Excel. 2013.

2.4. CARACTERIZACIÓN DEL HÁBITAT

Para describir el hábitat de la población de Llanadas-Calicho usamos parámetros abióticos relacionados con las características del suelo, así como bióticos relacionados con la vegetación del sitio. Para una caracterización química y física del suelo, tomamos una muestra de suelo de 1 kg en el sitio de estudio, compuesta por 5 submuestras de los lugares donde se encontró suelo bien estructurado (Reeuwijk, 1998). La muestra de suelo fue analizada en el Laboratorio Químico de Suelos de la Universidad Industrial de Santander (Uis). Para esta muestra se determinó el pH y textura del suelo, así como el contenido de nutrientes y minerales disponibles (%C, P, Ca, Mg, Na, K, B, Fe, Mn, Cu, Zn, S).

Para caracterizar la composición y la estructura de la comunidad arbustiva y arbórea del sitio, establecimos 5 unidades de muestreo tipo transecto, cada una de 50x4 m para completar 0,1 ha (siguiendo los métodos de ISA-JAUM. 2004). En cada transecto censamos y registramos todos los individuos con DAP \geq 2,5 cm. Se colectaron muestras representativas de los individuos siguiendo métodos estándar para el procesamiento y conservación de muestras botánicas (Villarreal et al. 2004). Se registró la abundancia de cada morfotipo y se identificaron las muestras colectadas hasta la unidad taxonómica de género o hasta especie en los casos posibles. Además, registramos datos de altura (total y fuste), cobertura de copa, diámetro a la altura del pecho (DAP) y la coordenada en el transecto para cada uno de los individuos.

Para el análisis de datos de la composición florística y estructura de la comunidad vegetal, estimamos la densidad relativa mediante la relación $\# \text{ Individuos} / \text{Área} \times 10^{-3}$ (Albesiano & Rangel. 2006), la frecuencia relativa, y el área basal calculada con la fórmula: $\text{Área basal} = \pi/4 \times (\text{DAP})^2$. Calculamos el Índice de Valor de Importancia (IVI) para cada una de las especies, como la sumatoria de los

valores de densidad relativa, frecuencia relativa y dominancia relativa (Marín-Corba & Betancur. 1997).

Para describir la estructura horizontal de la vegetación, se realizaron diagramas de acuerdo a las distribuciones de frecuencia en intervalos de clase por diámetro, siguiendo la ley de Sturges (Rangel & Velázquez. 1997; Albesiano & Rangel. 2006). Las escalas de altura para diferenciar los estratos en el área de estudio y describir la estructura vertical, fueron establecidas siguiendo la propuesta de Albesiano & Rangel. 2006, ajustada a los parámetros de muestreo de este trabajo. Se establecieron tres tipos de estratos: Arbustivo (>1,5-5m); Subarbóreo (arbolito) (>5-12m) y Arbóreo inferior (>12-25m). Determinamos la frecuencia de individuos en cada estrato, al igual que la distribución de la cobertura vegetal y se hicieron diagramas estructurales de acuerdo a los valores expresados en porcentaje. Finalmente, se elaboró un diagrama de perfil de vegetación de un transecto de 50 m, para representar la estructura del bosque (Davis & Richards. 1933).

2.5. ESTIMACIÓN DE RASGOS FUNCIONALES

En cada una de las tres poblaciones de *Z. encephalartoides* (Umpala, Chocoa y Llanadas-Calicho) seleccionamos de manera aleatoria 50 individuos adultos, los cuales debían presentar tallos bien desarrollados y un buen número de hojas. Para cada individuo se estimaron valores para nueve atributos funcionales, derivados del tamaño de los individuos, así como de la morfología y fisiología de la hoja, de acuerdo a la conocida relación de estos atributos con la eficiencia en el uso de los recursos (De la Riva et al. 2014). La colecta del material de campo y las mediciones necesarias para la estimación de los rasgos funcionales, se realizaron siguiendo los protocolos de Cornelissen et al. 2003 y Pérez-Harguindeguy et al. 2013. Los rasgos estimados a nivel de la hoja y la planta entera se describen en la tabla 1.

Para la estimación del diámetro del tallo, altura del tallo, superficie, amplitud y longitud del foliolo, se utilizó una cinta métrica con precisión de ± 1 mm, mientras que para las determinaciones de la masa se usó una balanza con precisión de 0,01 mg. Para determinar los rasgos AF, SLA, Lth y LDMC tomamos una muestra de tres hojas por individuo y estimamos estos valores en cada hoja, para finalmente obtener valores medios por rasgo para cada uno de los individuos. La estimación del área foliar se realizó con imágenes fotográficas estandarizadas, para cada una de las tres hojas, usando el software *ImageJ* (Abramoff et al. 2004).

Tabla 1: Rasgos funcionales medidos en cada una de las poblaciones de *Z. encephalartoides*.

Rasgo funcional	Abreviatura	Descripción
<i>Área Foliar</i>	AF (mm ²)	Valor de superficie del haz de la hoja.
<i>Área Foliar Especifica</i>	SLA (mm ² /g ⁻¹)	Área foliar por unidad de masa seca del foliolo.
<i>Amplitud media del foliolo</i>	Afm (mm)	Promedio del ancho de los 4 foliolos más largos.
<i>Longitud media del foliolo</i>	Lfm (mm)	Promedio del largo de los 4 foliolos más largos.
<i>Grosor de la hoja</i>	Lth (mm)	Masa fresca de la hoja por unidad de área.
<i>Contenido de materia seca</i>	LDMC (mg/g ⁻¹)	Masa seca por unidad de masa fresca saturada de agua.
<i>Diámetro del Tallo</i>	Diam Tallo (mm)	Medido en la parte más ancha del tallo.
<i>Altura del Tallo</i>	Alt Tallo (mm)	Medido desde los catafilos al suelo.
<i>Superficie de la copa</i>	Superficie (mm ²)	Calculada considerando una elipse.

Para caracterizar de manera general el microclima de cada individuo, describimos la cobertura del dosel en el sitio donde se encontraba establecido, clasificando el individuo como: en ambiente de sol o sombra. Establecimos esta clasificación de acuerdo a la posición del individuo en el espacio (bajo el dosel o en zona abierta) o estimando la exposición directa al sol durante las horas disponibles para la planta.

Para evaluar la interrelación entre los rasgos estimados, realizamos análisis de correlación simple por pares de variables (Correlación de Spearman), y determinamos que era apropiado el uso de análisis multivariados para comparar la variabilidad en rasgos funcionales entre poblaciones. Usamos un análisis multivariante de varianza de dos vías o PerManova (Anderson. 2001), para establecer si existen diferencias significativas para los rasgos funcionales entre las tres poblaciones de *Z. encephalartoides* estudiadas, así como entre los individuos presentes en sombra o en sol. Usamos un análisis SIMPER (porcentaje de similaridad) para evaluar el aporte individual de los atributos funcionales a las diferencias observadas entre poblaciones y entre el microclima de los individuos (sol o sombra) (Clarke. 1993). Adicionalmente, realizamos un análisis de función discriminante (AD) para evaluar la asignación de los

individuos en las tres poblaciones previamente establecidas y para determinar que variables permiten diferenciarlas como grupos funcionales. Del mismo modo, realizamos un AD para evaluar la asignación de los individuos, de acuerdo a la variación en el microclima. Estos análisis se realizaron con el software estadístico Past 3.08 (Hammer et al. 2001) y STATISTICA 7.0 (2004).

La prueba de normalidad para los rasgos funcionales estimados estableció que los atributos Altura del Tallo, amplitud del foliolo (Afm) y longitud del foliolo (Lfm) se ajustan a una distribución normal, mientras que los atributos: Diámetro del Tallo, Superficie, área foliar (AF), área foliar específica (SLA), grosor de la hoja (Lth) y contenido de materia seca de la hoja (LDMC) son variables que no se ajustan a la distribución normal (Tabla 2). De acuerdo con estos resultados, transformamos todas las variables a su valor logarítmico para realizar los análisis multivariados.

Tabla 2: Resultados de la prueba de normalidad Shapiro-Wilk para los rasgos funcionales medidos en tres poblaciones de *Z. encephalartoides*. Se resaltan los valores significativos (* $P < 0,05$).

Rasgo estimado	N	Shapiro-Wilk W	p(normal)
<i>Diam Tallo (mm)</i>	150	0.9426	8,39E-03*
<i>Alt. Tallo (mm)</i>	150	0.9866	0.1578
<i>Superficie</i>	150	0.9759	0.00973*
<i>Afm (mm)</i>	150	0.9923	0.5997
<i>Lfm (mm)</i>	150	0.9923	0.6013
<i>AF (mm²)</i>	150	0.9428	8,70E-03*
<i>SLA (mm²/mg-1)</i>	150	0.8328	8,52E-09*
<i>Lth (mm)</i>	150	0.5909	9,98E-16*
<i>LDMC (mg g-1)</i>	150	0.8397	1,64E-08*

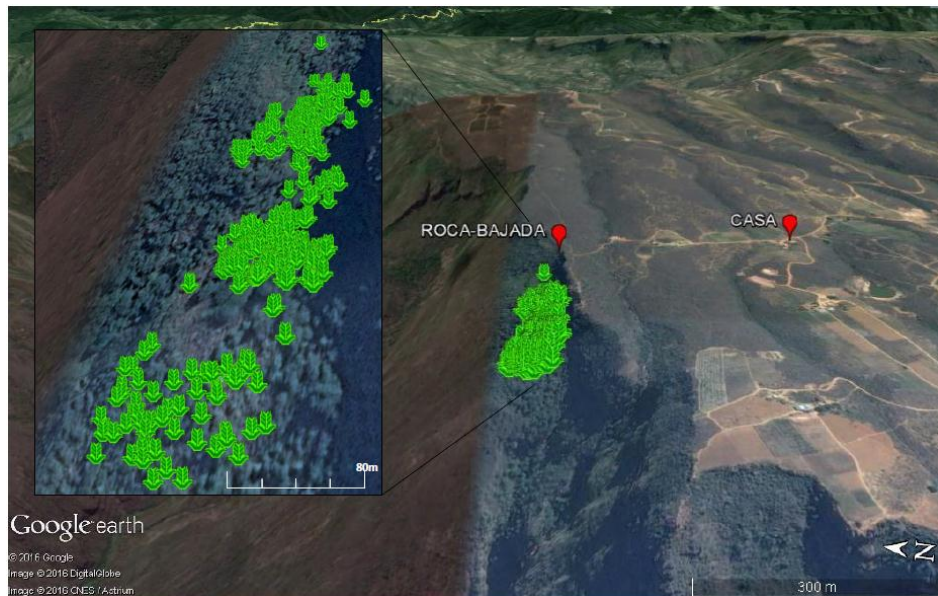
3. RESULTADOS

3.1. DENSIDAD Y ESTRUCTURA POBLACIONAL

Un total de 798 individuos de la especie *Z. encephalartoides* fueron localizados en la población de Llanadas-Calicho. Para la temporada reproductiva del 2015, identificamos 33 individuos masculinos, con un total de 27 estróbilos poliníferos maduros, y 35 individuos femeninos con un total de 28 estróbilos ovulíferos maduros. El área de ocupación total estimada para la población fue de 17,875 m², lo cual resulta en una densidad de 0,22 indiv/m². Los individuos en esta población estaban agregados en tres grupos principales, ubicados de acuerdo a la variación en la estructura de dosel (Figura 2). Es de resaltar que algunos

individuos fueron difíciles de registrar debido a la topología del terreno, y estimamos que la población podría estar compuesta por más de 1000 individuos.

Figura 2: Área de distribución de la población de *Z. encephalartoides* en la vereda Llanadas-Calicho.



La estructura poblacional en la población de Llanadas-Calicho se caracteriza por una marcada reducción en el número de individuos a medida que aumentan las clases de tamaño, siendo las clases con mayor número de folíolos las menos representadas en la población (Figura 4).

Según las observaciones de los atributos reproductivos, los individuos masculinos más pequeños con presencia de cono tienen 30 folíolos en la hoja más larga, mientras que las plantas femeninas más pequeñas con presencia de cono tienen 32 folíolos en la hoja más larga. También observamos que los individuos con más de 54 y hasta 66 folíolos en la hoja más larga representan las clases con mayor actividad reproductiva, es decir con mayor presencia de individuos en estado fértil y estructuras reproductivas (Figura 3).

El tamaño poblacional (número de individuos) registrado para la población de Llanadas-Calicho resulta ser mayor comparado con la población de Umpala, mientras que con respecto a la población de Chocóa, presenta un valor ligeramente menor (Tabla 3). Al comparar los tamaños poblacionales de acuerdo a los estadios de desarrollo, observamos que la población de Chocóa es una población con alto número de plántulas, que presenta pocos individuos adultos y juveniles. En cuanto a las poblaciones de Llanadas-Calicho y Umpala, observamos valores similares en la presencia de plántulas y adultos, pero

considerablemente diferentes con respecto a la presencia de individuos juveniles (Tabla 3).

Figura 3: Distribución del número de individuos por sexo con presencia de conos en el año 2015 en cada categoría de tamaño. (# I.M: individuos masculinos; # I.F: individuos femeninos).

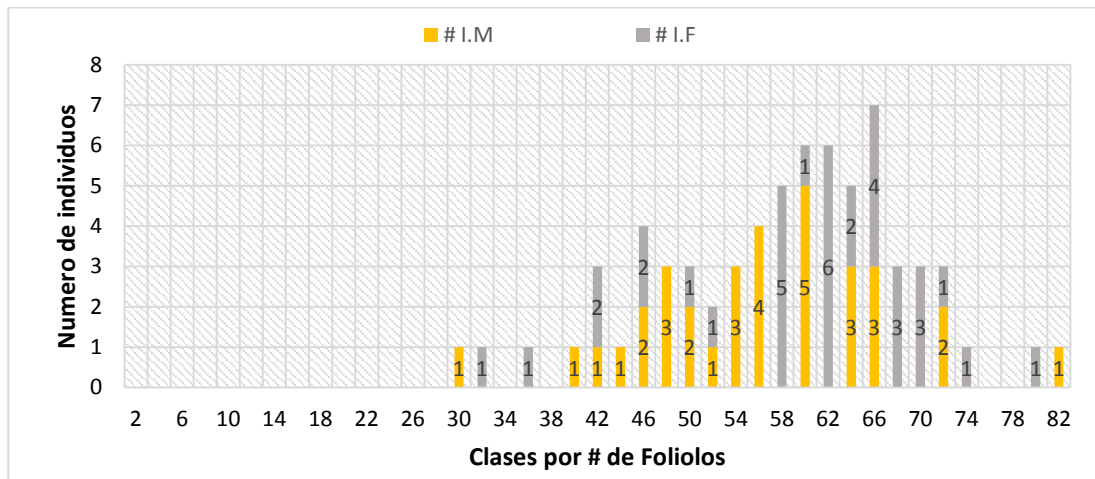


Tabla 3: Comparación de tamaños poblacionales e individuos por estado de desarrollo, en las tres principales poblaciones conocidas para la especie *Z. encyphalartoides*.

	Llanadas-Calicho	Chocoa	Umpala
Plántulas	338	726	320
Juveniles	317	49	129
Adultos	143	97	143
Total de individuos	798	872	592

Al comparar la distribución de los individuos de cada población en función del número máximo de foliolos (estructura poblacional), observamos de manera general que la estructura poblacional de Llanadas-Calicho es similar a la estructura poblacional en Umpala, mientras que la estructura poblacional de Chocoa resulta ser diferente a las de las otras poblaciones (Figura 4 y Tabla 4). La población de Chocoa presenta aproximadamente un 82% de los individuos en las categorías de tamaño más pequeñas (dos a seis foliolos) y tan solo un 12% en las restantes categorías de tamaño (ocho a ochenta foliolos en la hoja más larga). La población de Llanadas-Calicho con un 43% y Umpala con un 51% respectivamente, presentan valores más similares en las categorías de tamaño de dos a seis foliolos, lo que resulta en una representación más homogénea (comparado con Chocoa) de las categorías de tamaño restantes (ocho a ochenta foliolos) en estas dos poblaciones.

Figura 4: Frecuencia de individuos por categoría de tamaño y estructura poblacional de las tres poblaciones principales de la especie *Z. encephalartoides*.

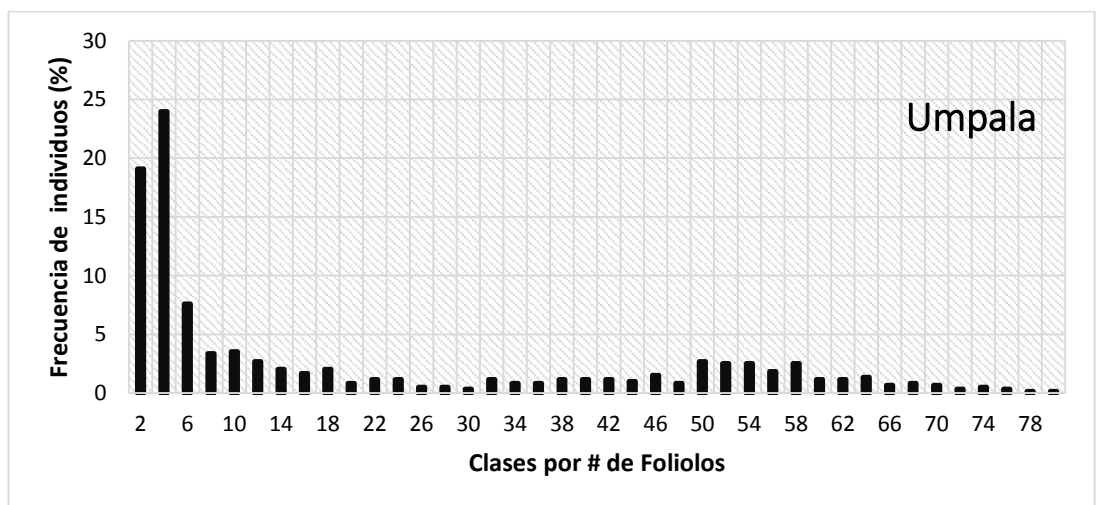
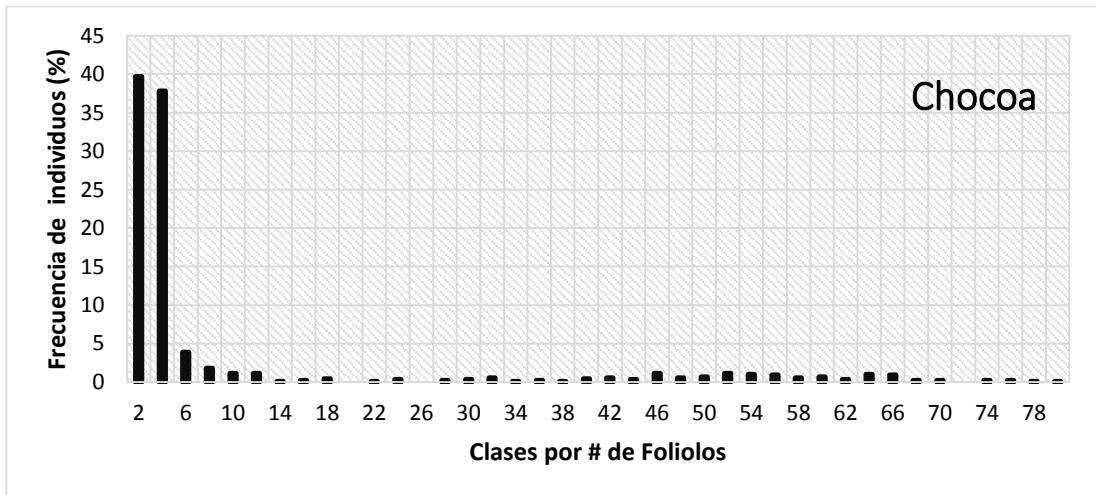
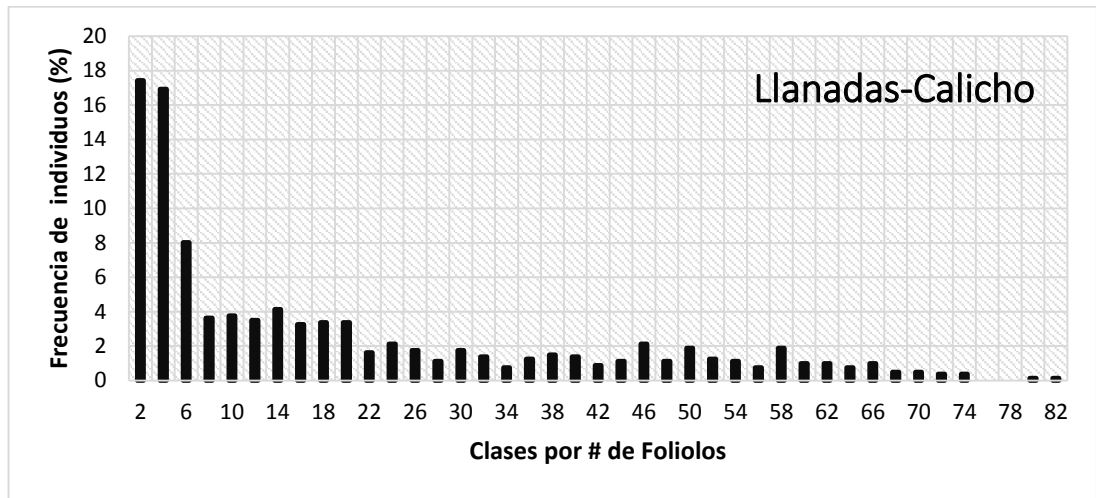


Tabla 4: Comparación de la estructura poblacional entre sitios, según una prueba de Kolmogorov-Smirnov. Se presentan los valores de $*P < 0,05$ por debajo de la diagonal principal, y los valores para el estadístico D por encima de la diagonal principal.

	Llanadas-Calicho	Chocoa	Umpala
Llanadas-Calicho		0,5122	0,14634
Chocoa	2,12E-05*		0,4878
Umpala	0,73816	6,16E-05*	

3.2. COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN

En 0,1 ha muestreada en el área de ocupación de la población de Llanadas-Calicho, se registró un total de 110 individuos de plantas leñosas y 9 individuos de plantas suculentas (Cactáceas) con una densidad de 1,19 ind/m², distribuidas en 29 familias, 36 géneros y 44 especies. El promedio de especies por familia fue de 1,52, con un 55,2% de las familias representadas por una sola especie. La familia Fabaceae fue la más diversa con 4 especies, seguida de las familias Acanthaceae y Moraceae con 3 especies cada una. El promedio de géneros por familia, así como el de especies por género fue de 1,24 y de 1,13 respectivamente. El 76% de las familias fueron representadas por un solo género, mientras que las familias con más géneros fueron: Fabaceae seguida de Moraceae con 4 y 3 géneros respectivamente. El género con más especies fue *Justicia* con tres especies, seguido de *Clusia*, *Erythroxylum*, *Eugenia* y *Petrea* cada uno con dos especies (Anexo A.).

La estratificación horizontal de la vegetación mostro que la mayoría de los individuos se ubican en la clase diamétrica: I (2,5 – 8,5 cm), mientras que el 74% de los individuos presentan diámetros menores o iguales a 14,5 cm, contribuyendo con el 20,2% del área basal total. Esto contrasta con la distribución del área basal para las clases de diámetro mayor, donde el 5,8% de los individuos en la clase diamétrica: V (>26,6 cm) representan el 45% del área basal total estimada para la vegetación muestreada (Figura 5.a). En cuanto a la estructura vertical, se encontró que los estratos con mayor frecuencia son: el Arbustivo y Subarbóreo (arbolito) con 43,7 y 46,2 % respectivamente, indicando que la gran mayoría de los individuos (89,9%) presentan alturas entre 1,5 y los 12 m. La distribución de la cobertura en los tres tipos de estratos muestra que el estrato Arbóreo inferior, con una frecuencia de individuos del 10,1% representa el estrato con mayor cobertura 46,7%; seguido del estrato Subarbóreo con el 42,2% de cobertura (Figura 5.b). Por último, la elaboración del perfil de vegetación sugiere que la vegetación no presenta un dosel continuo sobre el perfil del suelo, sino que se ordena en pequeños parches con pocos individuos separados por formaciones rocosas (Figura 6).

Figura 5: Estructura de la vegetación acompañante en la población de *Z. encephalartoides* en la vereda Llanadas-Calicho. **a)** Estructura horizontal. **b)** Estructura vertical.

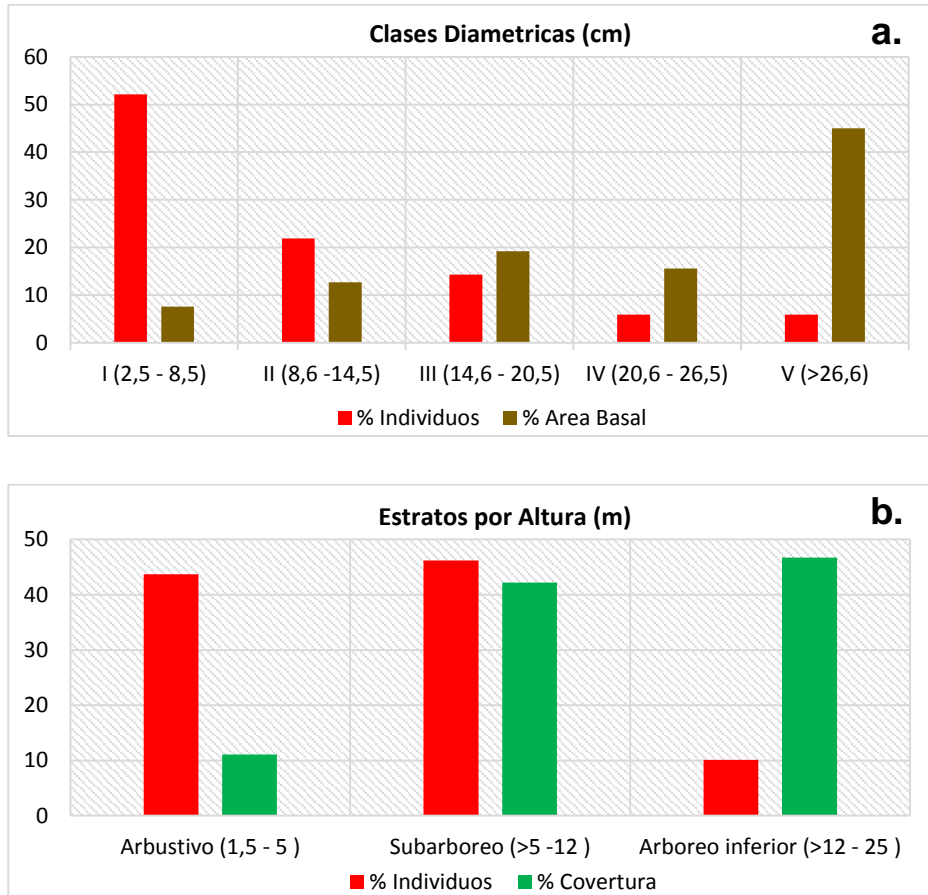
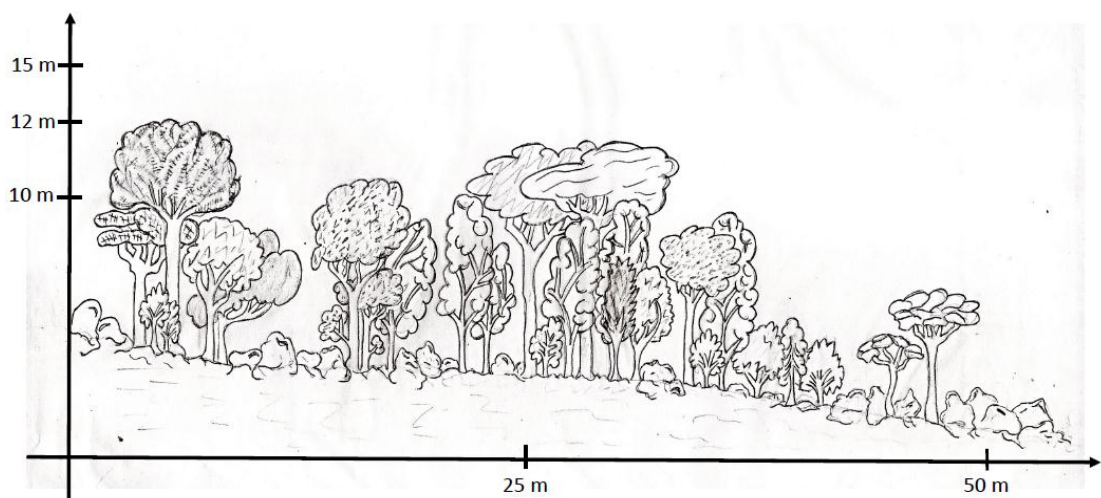


Figura 6: Perfil de vegetación de un transecto de 50 metros en la vereda Llanadas-Calicho.



La evaluación ecológica de las especies mediante la estimación del **IVI** sugiere que las primeras diez especies representan más del 50% del valor de importancia total (Tabla 5). Según los parámetros evaluados, las especies *Brosimum cf. alicastrum*, *Platypodium elegans* y *Hura crepitans* son las más importantes ecológicamente dentro de la comunidad vegetal evaluada, alcanzando los mayores valores del IVI total (Anexo B.).

Tabla 5: Valores de los parámetros ecológicos para las diez especies con mayor importancia ecológica (IVI) dentro de la comunidad vegetal asociada a la población de *Z. encephalartoides* en Llanadas-Calicho.

Especie	Abun rel. (%)	Frec rel. (%)	Domi rel. (%)	IVI
<i>Brosimum cf. alicastrum</i>	5,88	3,95	36,04	45,87
<i>Platypodium elegans</i>	1,68	2,63	10,85	15,16
<i>Hura crepitans</i>	3,36	3,95	6,34	13,64
<i>Neea divaricata</i>	4,20	5,26	2,52	11,98
<i>Bursera simaruba</i>	2,52	3,95	4,11	10,58
<i>Morisonia americana</i>	3,36	3,95	2,91	10,22
<i>Piptocoma cf. discolor</i>	5,88	2,63	0,77	9,29
<i>Pradosia colombiana</i>	1,68	2,63	4,92	9,24
<i>Petrea pubescens</i>	5,04	1,31	2,84	9,20
<i>Helicostylis sp</i>	2,52	1,31	5,11	8,94

Tabla 6: Resultados del análisis de suelo para la población de *Z. encephalartoides*, en la vereda Llanadas-Calicho.

Tipo de suelo					Textura de suelo									
Franco-Arenoso					% Arena	% Limo	% Arcilla						pH	
					60	34	6						6,5	
% C	P	B	Fe	Mn	Cu	Zn	S	Ca	Mg	Na	K	CIC	CE	
	(ppm)							meq/100g suelo					meq/100g	mmhos/cm
1,49	7,33	0,82	2,14	10,15	0,39	1,64	6,7	8,8	0,81	0,06	0,8	11,6	0,09	
Valor Ref.	4 a 10	20 a 40	0,5 a 2	2,5 a 5	0,6 a >2	0,6 a >2	>1,5	5 a 10	5 a 10	0,5 a 1,5	<1	0,4 a 0,7	15 a 25	<0,45 (Bajo)

Los resultados del análisis de suelo revelan que el área de estudio se caracteriza por presentar un suelo ácido de tipo Franco-Arenoso, con un valor de 6,5 unidades de pH y baja conductancia eléctrica (CE). El contenido de materia orgánica definido por el %C orgánico, así como el porcentaje de arcilla en el suelo son bajos. Esto se refleja con el bajo valor obtenido para la capacidad de intercambio catiónico (CIC), indicando bajas retenciones de nutrientes y baja fertilidad del suelo. Se observó una baja disponibilidad de Fósforo (P) y un valor normal para la disponibilidad de Azufre (S). Entre los principales cationes intercambiables el Potasio (K) presenta la mayor disponibilidad, mientras que (Ca, Mg y Na) presentan valores normales. Con respecto a los micronutrientes, el Manganeso (Mn) presenta una alta disponibilidad, mientras que Hierro (Fe) y

Cobre (Cu) presentaron bajos valores. El Boro (B) y Zinc (Zn) se presentan con valores normales (Tabla 6). Estos resultados fueron interpretados siguiendo lo reportado por algunos autores y resultados estándar de acuerdo la técnica de determinación (Garrido-Valero, 1993; Mckean, 1993; Espinoza et al, 2012; Agrolab, 2005).

3.3. VARIABILIDAD EN RASGOS FUNCIONALES

Observamos que la población de Chocóa presenta los valores más altos en los atributos foliares: área foliar (AF), área foliar específica (SLA), longitud media del foliolo (Lfm) y amplitud media del foliolo (Afm), lo cual es congruente con el mayor valor obtenido para el atributo superficie de la planta, además es la población que presenta los individuos con mayor altura de tallo (Tabla 7). En la población de Llanadas-Calicho encontramos el valor más alto para el atributo foliar contenido de materia seca (LDMC), mientras que para la población de Umpala encontramos los valores más altos en los rasgos grosor de la hoja (Lth) y diámetro del tallo (Tabla 7). En general, los resultados obtenidos para las tres poblaciones sugieren que la población de Chocóa es la que presenta los individuos de mayor tamaño, mientras que la población de Umpala presenta los individuos de menor tamaño, con hojas más pequeñas y con los valores más bajos de área foliar y superficie de la planta.

Los rasgos superficie de la copa, área foliar y altura del tallo son los que presentan mayor variabilidad respecto a su media poblacional, indicando alta heterogeneidad en los tamaños de las plantas dentro y entre las poblaciones estudiadas (Tabla 7). No obstante, el número promedio de foliolos en cada población fue de 55 foliolos en la hoja más larga por individuo, mientras que el número de hojas vario de 25 a 30 hojas por individuo. Por el contrario, atributos como: longitud media del foliolo (Lfm), diámetro del tallo y amplitud media del foliolo (Afm) son atributos que presentan valores que difieren entre poblaciones, pero presentan poca variabilidad en relación a su media, es decir una mayor homogeneidad en la variación de estos rasgos a través de las tres poblaciones (Tabla 7). El rasgo contenido de materia seca (LDMC) mostro poca variabilidad en relación a la media de la población de Umpala y mayor heterogeneidad en Chocóa y Llanadas-Calicho. También observamos que el rasgo área foliar específica (SLA) presenta alta variabilidad en los individuos de Chocóa, mientras que para Umpala y Llanadas-Calicho es más homogéneo. De igual forma, el atributo grosor de la hoja (Lth) presenta alta variabilidad en la población de Umpala, pero resulta ser baja y homogénea en Chocóa y Llanadas-Calicho.

Tabla 7: Valores medios, desviación estándar y coeficiente de variación, para los rasgos medidos en cada población de *Z. encephalartoides* (Llanadas-Calicho; Chocoa; Umpala).

Llanadas-Calicho	N	Media	Dev Estándar	CV%
Lfm (mm)	50	272,0075	36,85664	13,54986
Diam. Tallo (mm)	50	181,5924	38,65096	21,28446
Área Foliar (mm²)	50	249491	78283,2	31,37715
Afm (mm)	50	30,84	5,81765	18,86398
SLA (mm²/mg)	50	3,308713	0,6403086	19,3522
Lth (mm)	50	0,6617806	0,05649889	8,537405
LDMC (mg/g)	50	472,3274	76,58083	16,2135
Alt. Tallo (mm)	50	602,71	303,81	50,40752
Superficie (mm²)	50	3744293	2601832	69,48795
Chocoa	N	Media	Dev Estándar	CV%
Lfm (mm)	50	327,9375	47,95687	14,62378
Diam. Tallo (mm)	50	188,2522	31,06981	16,50435
Área Foliar (mm²)	50	320567	98505,19	30,72845
Afm (mm)	50	31,20264	4,827247	15,47064
SLA (mm²/mg)	50	5,367459	2,403773	44,78418
Lth (mm)	50	0,5902365	0,04937998	8,366134
LDMC (mg/g)	50	346,3648	74,7463	21,58022
Alt. Tallo (mm)	50	759,6	446,4232	58,771
Superficie (mm²)	50	4192057	3130109	74,6676
Umpala	N	Media	Dev Estándar	CV%
Lfm (mm)	50	244,505	34,14561	13,9652
Diam. Tallo (mm)	50	193,7006	40,87899	21,10421
Área Foliar (mm²)	50	157281	51615,94	32,81767
Afm (mm)	50	23,515	4,8259	20,52265
SLA (mm²/mg)	50	3,242183	0,7106287	21,91821
Lth (mm)	50	0,9467658	1,024655	108,2269
LDMC (mg/g)	50	391,2691	35,44906	9,06002
Alt. Tallo (mm)	50	674,36	371,2709	55,0553
Superficie (mm²)	50	2597094	1783846	68,68623

Los rasgos funcionales examinados mostraron relaciones significativas entre los grupos de rasgos funcionales de la hoja y del tamaño general de la planta (Tabla 8). Estas relaciones resultan ser fuertemente negativas en el caso del grosor de la hoja (Lth) respecto del área foliar (AF), área foliar específica (SLA) y el tamaño de los folíolos (Lfm, Afm); mientras que se hace positiva en relación al contenido de materia seca (LDMC) y el diámetro del tallo. El rasgo, contenido de materia seca (LDMC) presenta correlación negativa con la longitud del folíolo (Lfm) y marcadamente negativa con (SLA). Del mismo modo, el área foliar específica

(SLA) y el área foliar (AF) están relacionadas con la variación en el tamaño del foliolo (Afm, Lfm), al igual que con el diámetro del tallo. Los rasgos de tamaño de toda la planta presentan relaciones positivas y significativas entre ellos, así como con el (AF) y el tamaño del foliolo (Afm, Lfm).

Tabla 8: Coeficientes de correlación de Spearman entre los diferentes rasgos funcionales estudiados (el nombre completo de cada rasgo se describe en la Tabla 1). En negrilla se resaltan las correlaciones significativas (* $P < 0,05$).

		Lth	LDMC	SLA	AF	Lfm	Afm	Diam Tallo	Altura Tallo
Hoja	<i>Lth</i>								
	<i>LDMC</i>	0.263*							
	<i>SLA</i>	-0.751*	-0.731*						
	<i>AF</i>	-0.466*	-0.018	0.331					
	<i>Lfm</i>	-0.506*	-0.280*	0.463*	0.761*				
	<i>Afm</i>	-0.515*	0.077	0.294*	0.651*	0.480*			
Planta	<i>Diam Tallo</i>	0.223*	0.134	-0.181*	0.211*	0.013	-0.058		
	<i>Altura Tallo</i>	0,056	-0,021	0,003	0,159	0,094	-0,025	0,256*	
	<i>Superficie</i>	-0.093	0.102	0.022	0.437*	0.241*	0.264*	0.374*	0,408*

Al comparar los valores promedio de los rasgos funcionales observamos diferencias significativas entre las tres poblaciones de estudio: (PermANOVA F : 13,794; $P = 0,0001$), al igual que entre los individuos que se disponen en sitios definidos por la incidencia directa del sol o por la sombra del dosel (microclima de sol o sombra) (PermANOVA F : 4,1149; $P = 0,005$). Adicionalmente, no observamos interacciones entre los factores población y disponibilidad de luz en sus efectos sobre la variabilidad funcional (interacción: F : -9,3942; $P = 0,9839$).

Los atributos a nivel de hoja: área foliar específica (SLA), área foliar (AF) y amplitud media del foliolo (Afm), así como los atributos de Superficie y Altura del tallo a nivel de la planta entera, son los rasgos que más contribuyen a las diferencias observadas entre las tres poblaciones (Tabla 9). Considerando específicamente las comparaciones entre poblaciones: entre Llanadas-Calicho vs Chocóa los rasgos funcionales área foliar específica (SLA), área foliar (AF) y contenido de materia seca (LDMC) presentan el mayor aporte a las diferencias entre estas poblaciones; mientras que para la comparación entre Llanadas-Calicho vs Umpala los atributos funcionales área foliar (AF) y amplitud media del foliolo (Afm) son los que marcan las diferencias entre estas; para la comparación entre Chocóa vs Umpala, se observa que nuevamente los rasgos área foliar específica (SLA) y área foliar (AF) presentan el mayor aporte a las diferencias encontradas, aunque el grosor de la hoja (Lth) también contribuye de manera significativa a la disimilitud de estas poblaciones.

Tabla 9: Promedios de disimilitud y porcentaje de contribución de los atributos funcionales, a las diferencias entre las poblaciones de *Z. encephalartoides*. según el análisis SIMPER.

		Llanadas-C vs Chocoa		Llanadas-C vs Umpala		Chocoa vs Umpala		Todos los grupos	
	Atributo	Av. Dissim	Contrib. %	Av. Dissim	Contrib. %	Av. Dissim	Contrib. %	Av. Dissim	Contrib. %
Hoja	SLA	0,6527	23,08	0,3535	12,3	0,7235	20,37	0,5766	18,69
	AF	0,5774	20,42	0,8073	28,1	1,107	31,15	0,8304	26,92
	Lfm	0,3195	11,3	0,2514	8,75	0,4422	12,45	0,3377	10,95
	Afm	0,2598	9,187	0,4403	15,32	0,4549	12,81	0,385	12,48
	LDMC	0,4931	17,44	0,3005	10,46	0,2991	8,421	0,3642	11,81
	Lth	0,1922	6,795	0,3499	12,18	0,4939	13,9	0,3453	11,2
	Planta	Superficie	1,276	43,33	1,344	43,84	1,353	50,44	1,324
Alt. Tallo		0,9815	33,33	0,9369	30,57	0,9545	35,59	0,9576	33,05
Diam Tallo		0,3333	11,32	0,3957	12,91	0,3411	12,72	0,3567	12,31

Comparando los atributos funcionales de acuerdo a la variación del microambiente (sol vs sombra), encontramos que a nivel de los rasgos de hoja, las diferencias entre grupos son determinadas por los atributos área foliar (AF) y área foliar específica (SLA), con un 28,98% y 20,71% de contribución a la disimilitud respectivamente. En cuanto a los atributos de la planta entera, se encontró nuevamente que la Superficie de la planta y la Altura del tallo con un 49,65% y 36,5% respectivamente, son los atributos con mayor aporte a la disimilitud.

Las tres poblaciones de *Z. encephalartoides* pueden diferenciarse claramente en cuanto a su variabilidad en rasgos funcionales (según el análisis de función discriminante; *Wilks' Lambda*: 0,19550; $F(18,278) = 19,485$; $P < 0,0001$) (Figura 7). El primer eje discriminante, con un valor propio de 1,5627, explica el 71,7% de la variación; mientras que el segundo eje discriminante, con un valor propio de 0,61693, explica el 28,3% restante de la variación. La matriz de confusión construida a partir de la ordenación de las observaciones clasificó correctamente los individuos en los grupos definidos, con un 88% de precisión. El análisis de función discriminante también sugiere que, de las nueve variables utilizadas para el modelo, seis de estas son suficientes para obtener la máxima discriminación entre los grupos, las cuales son: área foliar específica (SLA), área foliar (AF), longitud media del foliolo (Lfm), amplitud media del foliolo (Afm), contenido de materia seca (LDMC) y el diámetro del tallo (Tabla 10).

Por el contrario, los individuos establecidos en microsítios de sombra o luz, no pueden ser discriminados claramente según sus valores para los rasgos

funcionales medidos. El análisis discriminante, obtuvo un 67,33% de precisión en la clasificación de los individuos, y no encuentra diferencias que permitan discriminar como grupos la variación de los atributos individuales según el microclima (*Wilks' Lambda*: 0,8604; $F(4,145) = 5,8818$; $P < 0,0002$). Sin embargo, existen diferencias significativas entre individuos en micrositios contrastantes. En este sentido, las diferencias observadas se dan entre los atributos: área foliar específica (SLA) y longitud del foliolo (Lfm) (Tabla 11).

Figura 7: Gráfico de dispersión resultado del análisis discriminante, donde se muestra la distribución de los individuos de cada población (puntos) según sus valores para todos los rasgos funcionales medidos. Población en Llanadas-Calicho = amarillo; Chococa = rojo; Umpala = verde.

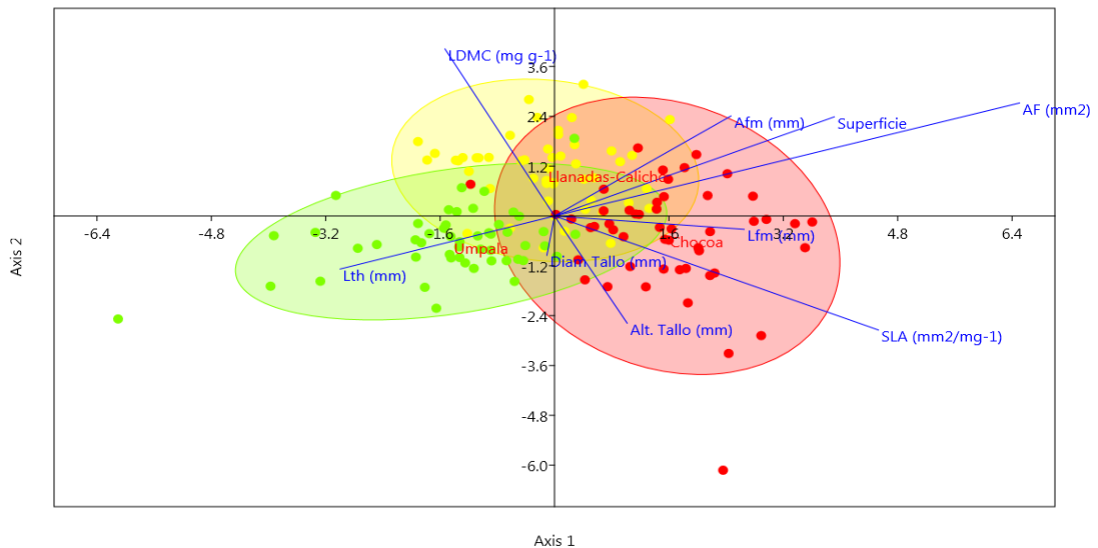


Tabla 10: Discriminación entre los individuos de diferentes poblaciones según los rasgos funcionales de acuerdo al modelo de función discriminante. En negrilla se resaltan los atributos significativos ($*P < 0.05$).

<i>N</i> = 150	<i>Wilks' Lambda</i>	<i>Partial Lambda</i>	<i>P-level</i>
<i>SLA</i>	0,244557	0,799413	0,000000*
<i>AF</i>	0,214069	0,913266	0,001826*
<i>Lfm</i>	0,206414	0,947134	0,022941*
<i>Afm</i>	0,208183	0,939087	0,012678*
<i>LDMC</i>	0,282433	0,692207	0,000000*
<i>LTh</i>	0,196234	0,996270	0,771240
<i>Superficie</i>	0,197098	0,991904	0,568379
<i>Alt Tallo</i>	0,198249	0,986143	0,379146
<i>Diam Tallo</i>	0,205889	0,949550	0,027384*

Tabla 11: Discriminación entre los individuos en microambientes diferentes según los rasgos funcionales, de acuerdo al modelo de función discriminante. En negrilla se resaltan los atributos significativos (* $P < 0.05$).

<i>N = 150</i>	<i>Wilks' Lambda</i>	<i>Partial Lambda</i>	<i>P-level</i>
<i>SLA</i>	0,887284	0,969696	0,034970*
<i>AF</i>	0,857277	0,996375	0,470337
<i>Lfm</i>	0,884511	0,972736	0,045653*
<i>Afm</i>	0,871336	0,987445	0,176641
<i>LDMC</i>	0,857650	0,996808	0,498219
<i>LTh</i>	0,857782	0,996962	0,508776
<i>Superficie</i>	0,859980	0,999516	0,792185
<i>Alt Tallo</i>	0,860148	0,999712	0,838875
<i>Diam Tallo</i>	0,872494	0,986135	0,155484

4. DISCUSION

4.1 DENSIDAD Y ESTRUCTURA POBLACIONAL

La densidad poblacional estimada (0,22 Ind/m²) para la población de *Z. encephalartoides* en la vereda Llanadas-Calicho presenta un valor mayor comparado con resultados obtenidos para otras especies de *Zamia* en Colombia. Por ejemplo, con poblaciones de *Zamia melanorrhachis* D. W. Stev en fragmentos de bosque seco a húmedo, donde la densidad de individuos para las poblaciones estudiadas tiene un promedio de 0,10 Ind/m² (López-Gallego. 2008); o con poblaciones de *Zamia muricata* Willd en parches de bosque seco tropical, en donde las densidades de individuos varían entre 0,007 a 0,01 Ind/m² (Gómez et al. 2014; Vega et al. 2015). No obstante, especies de otros géneros de la familia Zamiaceae, como *Ceratozamia matudae* Lundell y *Dioon edule* Lindl, que son especies endémicas de México, presentan altos valores de densidad de individuos, con 0,33 Ind/m² y de 0,21 a 0,44 Ind/m² respectivamente (Pérez & Vovides. 2004; Octavio-Aguilar et al. 2008). Las diferencias en la densidad de individuos entre las poblaciones pueden ser resultados de patrones de dispersión y establecimiento de plántulas en micrositios que difieren entre las especies y entre poblaciones, lo cual requiere de mayor estudio en las Cycadas. (Alejandre-Rosas et al. 1990).

En general, la estructura poblacional para las tres poblaciones de *Z. encephalartoides* estudiadas se caracterizan por ser una curva en forma de “J invertida” (Bongers et al. 1988), con la mayoría de los individuos distribuidos en las clases de tamaño más pequeñas. Resultados similares se han reportado para poblaciones de otras especies de *Zamia* en Colombia, como lo encontrado (por

López-Gallego. 2008) para poblaciones de *Z. melanorrhachis*. Generalmente, este tipo de estructura poblacional representa poblaciones saludables con buen reclutamiento de individuos. En contraste, algunas poblaciones de *Zamia* en Colombia presentan estructuras poblacionales que sugieren poco reclutamiento, por ejemplo, lo reportado (por Vega et al. 2015) para poblaciones de *Z. muricata* en el Departamento de Santander, donde las poblaciones se caracterizan por presentar la mayoría de individuos en estado adulto y un número muy reducido de plántulas. Para *Z. encephalartoides* observamos que la población de Chocóa difiere significativamente de la población de Llanadas-Calicho y Umpala, principalmente por la alta proporción (>80%) de individuos en estado plántula registrados para Chocóa. Esta diferencia entre la proporción de plántulas entre poblaciones puede deberse a niveles distintos de producción de semillas y/o germinación de plántulas, lo cual necesita de un mayor estudio. Las poblaciones de Llanadas-Calicho y Umpala son poblaciones con distribución similar de individuos en las categorías de tamaño, indicando que son poblaciones estables, con alto número de adultos y reclutamiento de plántulas.

4.2 CARACTERIZACIÓN GENERAL DEL HÁBITAT

La comunidad vegetal que acompaña la población de *Z. encephalartoides* en Llanadas-Calicho se caracteriza por presentar una estructura de dosel discontinua, con parches de vegetación separados por claros establecidos en formaciones rocosas inestables muy drenadas (Figura 6), donde se dificulta la conformación de suelo bien estructurado que permita el establecimiento continuo de la cobertura vegetal (Díaz-Pérez et al. 2011). Sin embargo, es posible encontrar algunos individuos de *Z. encephalartoides* (principalmente adultos) que han colonizado y prosperado en estos claros rocosos, mediante la extensión del rizoma a través del sustrato hasta alcanzar el suelo bajo las rocas o simplemente creciendo sobre alguna de estas (obs. personal). De acuerdo con lo anterior, la distribución de los individuos de *Zamia* en el sitio de Llanadas-Calicho esta principalmente asociada a la disponibilidad de la cobertura vegetal, con la gran mayoría de estos individuos distribuidos bajo los parches con estructura de dosel.

La evaluación de la estructura vertical y horizontal de la vegetación revela que el estrato Arbustivo, aunque presenta alta densidad de individuos, no constituye un componente dominante en cuanto al área basal ocupada, y representa apenas el 12% de la cobertura vegetal. Por el contrario, el estrato Subarbóreo: correspondiente a las clases diamétricas II-III, y que presenta una densidad poco mayor respecto del estrato Arbustivo, conforma el 42% de la cobertura vegetal. Al mismo tiempo, el estrato Arbóreo, representado por las clases diamétricas IV-V y con un 10% del total de individuos registrados, es el estrato dominante

respecto del área basal y la cobertura vegetal (46%). Por lo tanto, el estrato Arbóreo junto con el Subarbóreo (88% del total de la cobertura vegetal) son los principales elementos de la vegetación que determinan la estructura del dosel, propiciando condiciones de sombra y humedad relativa, aprovechadas por especies de sotobosque como el caso de *Z. encephalartoides*.

En cuanto a la diversidad vegetal, la familia Fabaceae se destaca con cuatro especies, siendo un componente característico en bosques secos de Santander, de acuerdo con lo reportado por Albesiano & Rangel. 2006. Por el contrario la familia Moraceae, sin ningún reporte en estudios de caracterización florística en este tipo de hábitats xerofíticos (Albesiano & Rangel. 2006; Albesiano & Fernández-Alonso. 2006; Díaz-Pérez et al. 2011), resulta ser un componente muy importante para la comunidad vegetal desde el punto de vista florístico, de acuerdo a su representatividad de especies, así como desde el punto de vista ecológico y de su contribución ecológica (alto IVI), con dos especies (*Brosimum cf. alicastrum*: IVI=45,87; *Helicostylis sp*: IVI=8,94) constituyendo la mayor parte del estrato Arbóreo y Subarbóreo.

Entre las características fisicoquímicas del suelo en Llanadas-Calicho es importante resaltar que este presenta bajos contenidos de sales y optima disponibilidad de cationes intercambiables, especialmente potasio (K), elemento que ha sido correlacionado de manera positiva con la abundancia de la especie *Dioon sonorensis* (Alvarez-Yépez et al. 2011). La disponibilidad de potasio puede ser un factor limitante para la densidad poblacional de plantas, ya que se encuentra involucrado en procesos fisiológicos clave para las plantas (Morgan. 1984), como por ejemplo el contenido de agua de las hojas, la tasa fotosintética y la conductancia estomática (Egilla et al. 2005). Por otro lado, la estabilidad de estos cationes se relaciona con las propiedades ligeramente acidas del suelo, propiciando mayor disponibilidad de estos para las plantas, evitando que en el complejo de intercambio del suelo abunden hidrogeniones o iones aluminio que impidan a los elementos necesarios como Calcio, Magnesio, Sodio y Potasio permanecer disponibles en el suelo (Garrido-Valero. 1993; Mckean. 1993). La arcilla y la materia orgánica por su parte, tienen la propiedad de comportarse como iones de carga negativa o aniones, siendo capaces de adsorber y retener cationes, propiedad que le brinda al suelo la capacidad de mantener los nutrientes necesarios para las plantas (Garrido-Valero. 1993; Mckean. 1993). Sin embargo, los contenidos de materia orgánica y de arcilla, así como la CIC (capacidad de intercambio catiónico) presentan valores bajos e indican suelos pobres y con baja retención de nutrientes. Esto contrasta con la disponibilidad de los cationes intercambiables, que sugieren suelos con contenidos óptimos en minerales. Estas incongruencias posiblemente se deban a la profundidad que se tomó la muestra de suelo, ya que el contenido de materia orgánica es más

elevado en los primeros cm del perfil de suelo (hasta 5 cm de profundidad en ambientes naturales) (Garrido-Valero. 1993).

4.3 VARIABILIDAD INTRAESPECÍFICA EN RASGOS FUNCIONALES

Las relaciones entre los atributos funcionales que estudiamos en las poblaciones de *Z. encephalartoides* son congruentes con el eje de variación funcional definido (por Wright et al. 2004) a nivel global para 2548 especies de plantas (principalmente Angiospermas), conocido como “espectro de economía foliar”. Este espectro se relaciona con la eficiencia en el uso de recursos, y se basa en la relación existente entre la inversión de recursos en tejidos y su resistencia al estrés ambiental (Freschet et al. 2010). Por lo tanto, en un extremo del eje tendremos especies de lento crecimiento con mayor conservación de recursos, siendo más competitivas en ambientes pobres y secos, mientras que en el otro extremo tendremos especies con mayor adquisición y renovación de recursos, con crecimiento rápido que les permite ser más abundantes en zonas húmedas y fértiles (De la Riva et al. 2014). La mayoría de estudios de variación funcional comparan especies en este espectro funcional, pero también se puede observar variación funcional en cuanto a este espectro dentro de las especies, como es el caso del presente estudio con *Z. encephalartoides*.

Para la especie *Z. encephalartoides*, las tres poblaciones estudiadas se establecen en ambientes contrastantes, en términos de la disponibilidad de luz y humedad a la que están expuestos los individuos. Los individuos en las poblaciones de Umpala y Llanadas-Calicho tienden a establecerse en micrositios de alta luminosidad y probablemente poca humedad, lo cual podrían ser condiciones estresantes para las plantas. En contraste, los individuos en la población de Chocoa tienden a establecerse en micrositios de mayor sombra y humedad, en condiciones probablemente menos estresantes. Este estudio sugiere que estas tres poblaciones se diferencian en sus estrategias funcionales, principalmente observadas en divergencias en los rasgos de área foliar específica (SLA), grosor de la hoja (Lth) y el contenido de materia seca (LDMC), lo cual se pueden asociar a estrategias con mayor énfasis en conservación o adquisición de recursos. Mientras que, las plantas establecidas en micrositios de sombra o alta incidencia del sol (independientemente de la población) no presentan patrones claros en sus estrategias funcionales, según la poca divergencia en los mismos rasgos. Finalmente, se presenta divergencia entre las poblaciones en rasgos del tamaño general de la planta, como el alto y diámetro del tallo, la superficie de la copa de las hojas, y el tamaño (Afm, Lfm) de los folíolos y el área foliar. Estos rasgos de tamaño general de la planta presentan alta correlación entre ellos, y son los más variables en estas poblaciones, lo cual probablemente se relaciona no sólo con el ambiente, sino también con el estadio

de desarrollo de los individuos (aunque existen relaciones entre rasgos del tamaño general de la planta con rasgos como SLA, Lth, LDMC).

En la población de Chocóa, con ambiente más húmedo y con mayor cobertura del dosel, encontramos valores de rasgos funcionales que se relacionan con estrategias adquisitivas de recursos; con altos valores de área foliar específica (SLA), y en general mayor superficie foliar y tamaño general de la planta (folíolos más grandes, tallos más altos, copa de hojas con más superficie), rasgos con importantes implicaciones en la economía del carbono y el balance hídrico de las plantas (Salgado-Negret. 2015). Estos resultados pueden ser atribuidos a las condiciones de sombra y mayor disponibilidad hídrica para los individuos de esta población, permitiendo un mayor recambio de nutrientes y baja inversión en mecanismos que regulen la pérdida de agua (bajo grosor de hojas y contenido de materia seca), generando hojas menos densas, con altos contenidos de clorofila y elevadas tasas fotosintéticas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Es posible que este tipo de estrategia funcional tenga un efecto sobre la fecundidad de los individuos y las tasas de reclutamiento de plántulas, lo cual ayudaría a explicar las diferencias observadas en la estructura poblacional en el sitio de Chocóa en comparación con las otras poblaciones.

Por el contrario, en las poblaciones de Llanadas-Calicho y Umpala, en ambientes probablemente más estresantes, encontramos valores de rasgos funcionales relacionados con estrategias conservativas en el uso de recursos; presentando bajos valores de área foliar específica (SLA), y hojas con folíolos más gruesos (alto LTh) y con elevados contenidos de materia seca (LDMC). Sin embargo, el contenido de materia seca en las hojas (LDMC) es mucho mayor en Llanadas-Calicho, mientras que el grosor de las hojas (Lth) es mayor para Umpala, lo cual sugiere que existen algunas diferencias en las estrategias funcionales entre estas dos poblaciones.

El alto valor en el grosor de las hojas (Lth) para la población de Umpala probablemente está relacionado con la mayor exposición al sol que estos individuos presentan, debido al tipo de vegetación (matorral seco) que brinda pocos entornos de sombra favorables para los individuos de *Zamia*. Generalmente en ambientes con alta evapotranspiración de los tejidos, las plantas presentan mayor inversión en atributos estructurales que minimicen las pérdidas de agua, como es el aumento en el (Lth) y (LDMC) (Wilson et al. 1999; Pérez-Harguindeguy et al. 2013). En la población de Llanadas-Calicho, el alto contenido de materia seca (LDMC) se podría relacionar con el déficit hídrico debido a las características del sustrato, que es principalmente rocoso muy drenado e inestable, aunque la mayoría de las plantas están bajo algo de

sombra. Estas diferencias en las estrategias funcionales entre las poblaciones merecen mayor exploración.

A nivel del tamaño general de la planta, se observó que las plantas en los ambientes probablemente más estresantes, tienden a ser más pequeñas (en Umpala y Llanadas-Calicho en comparación con Chocóa): con menores valores de tamaño del tallo, superficie de la copa de hojas, y área foliar. Sin embargo, algunos rasgos como el ancho y largo de los folíolos y el diámetro del tallo presentan poca variabilidad dentro y entre las poblaciones de esta especie, lo cual podría resultar de baja variabilidad genética y/o plasticidad fenotípica para estos rasgos en esta especie, a diferencia de los otros rasgos funcionales. En particular se observó que el grosor de las hojas (Lth) está relacionado de forma positiva con el aumento en el diámetro del tallo, especialmente para la población de Umpala. Resultados similares se han encontrado para especies leñosas en bosques tropicales, y aunque no se conoce bien la causa de esta relación, podría explicarse por la necesidad de las plantas de reducir la tasa de transpiración y poseer tallos más densos con capacidad de retener más agua (De la Riva et al. 2014). Por otro lado, la correlación significativa entre atributos como la Superficie de la planta con los rasgos medidos a nivel de la hoja (AF, A_{fm} y L_{fm}), así como la variación en el tamaño del tallo (Diam Tallo; Alt Tallo) son evidencias de la coordinación funcional entre órganos de la planta, de acuerdo con lo encontrado por De la Riva et al. 2014 para especies de árboles del genero *Quercus*.

En resumen, el conjunto de nueve atributos funcionales medido para las tres poblaciones de *Z. encephalartoides* fue muy útil para caracterizar las diferencias en las estrategias funcionales entre poblaciones en ambientes contrastantes. En particular, las diferencias encontradas entre poblaciones son debidas principalmente a los atributos AF, SLA, LDMC, Lth, superficie de la copa y tamaño del tallo. Estos resultados sugieren que dentro de la especie *Z. encephalartoides*, poblaciones en ambientes con diferentes niveles de exposición a la luz y de disponibilidad de humedad pueden exhibir estrategias funcionales de mayor conservación o de mayor adquisición de recursos en el “espectro de economía foliar” de las plantas.

CONCLUSIONES

En la población de *Z. encephalartoides* de Llanadas-Calicho se censaron 798 individuos, y representan la segunda población de esta especie con mayor número de individuos registrados. La estructura poblacional en Llanadas-Calicho es similar a lo encontrado para la población de Umpala, observándose alta proporción de plántulas y adultos, lo cual sugiere que estas poblaciones son saludables con buen reclutamiento de plantas. La estructura en la población de Chocoa es diferente de las de otras poblaciones, al presentar una proporción mucho más alta de plántulas y juveniles en relación a los adultos.

La población de Llanadas-Calicho se distribuye sobre un relieve muy quebrado y rocoso, en parches de bosque seco con estructura discontinua en el dosel, que ofrece buenas condiciones de sombra a la mayoría de individuos en la población. La riqueza florística de la vegetación acompañante está representada por 29 familias, 36 géneros y 44 especies de plantas leñosas, siendo la familia Fabácea y Moraceae las más diversas, y con mayor importancia ecológica. El suelo del sitio es de propiedades acidas con baja proporción de materia orgánica y baja retención de nutrientes.

Las tres poblaciones presentaron diferencias en sus estrategias funcionales en el “espectro de economía foliar” para las plantas. Los altos porcentajes de disimilitud en los rasgos AF, SLA, LDMC, Lth y superficie de la copa sugieren divergencias en las estrategias funcionales con mayor énfasis en la adquisición de recursos, en el caso de la población de Chocoa, o mayor énfasis en la conservación de recursos en los ambientes probablemente más estresantes de las poblaciones en Umpala y Llanadas-Calicho.

6. RECOMENDACIONES

En general, recomendamos seguir recopilando información sobre la abundancia y estructura poblacional para las principales poblaciones de la especie, pues son los estudios de dinámica poblacional (cambio en los parámetros demográficos a través del tiempo) los que pueden proveer mejor información sobre el estado y tendencias ecológicas en las poblaciones a largo plazo. Además de esto, este estudio sugiere que existe amplia variación en los atributos funcionales entre poblaciones de la especie. Esta variación puede ser estudiada desde un punto de vista morfo-fisiológico, como es el caso de este estudio, pero también desde el punto de vista genético. La variabilidad intraespecífica puede ser resultado de dos mecanismos: (1) Adaptación local, que implica la variación genética entre poblaciones como consecuencia de la evolución bajo diferentes presiones de selección, y/o (2) Plasticidad fenotípica, en referencia a múltiples fenotipos que puede expresar un mismo genotipo en respuesta a la heterogeneidad ambiental (Salgado-Negret, 2015). En este sentido es recomendable la elaboración de estudios de carácter genético, que permitan evaluar y caracterizar la variación de las poblaciones en este nivel, para así obtener un mejor entendimiento de las respuestas funcionales de los individuos y las poblaciones en diferentes ambientes.

BIBLIOGRAFIA

- Abramoff, M.D., Magalhães, Paulo J. & Ram, Sunanda J., (2004). Image processing with ImageJ, Igitur Archief - Utrecht Publishing and Archiving Service.
- Agrolab, (2016). Guía de referencia para la interpretación de análisis de suelos Agrolab. Análisis Técnicos, S. A. (www.agrolab.com.mx).
- Anderson, M.J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32-46.
- Alejandro Rosas, J. A., Sánchez Tinoco, M. Y., & Vázquez Torres, S. M. (1990). Estructura poblacional de *Ceratozamia mexicana* Brongn. (Zamiaceae) en un bosque del centro de Veracruz.
- Albert, C. H., F. Grassein, F. M. Schurr, G. Vieilledent, y C. Violle. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13:217-225.
- Albert, C.H. Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., Lavorel, S. (2010). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* 98: 604–613.
- Alvarez-Yépez, J. C., Dovčiak, M., & Búrquez, A. (2011). Persistense of a rare ancient cycad: effects of environment and demography. *Biological Conservation*, 144(1), 122-130.
- Albesiano, S., & Rangel-Ch, J. O. (2006). Estructura de la vegetación del cañón del río Chicamocha, 500-1200 m; Santander, Colombia: una herramienta para la conservación. *Caldasia*, 28(2), 307-325.
- Albesiano, S., & Fernández-Alonso, J. L. (2006). Catalogo comentado de la Flora Vascular de la franja tropical (500-1200m) del Cañón del río Chicamocha (Boyaca-Santander, Colombia). Primera parte/Catalogue of the vascular plants from the Chicamocha River Canyon (tropical zone), Boyaca-Santander, Colombia. Firts part. *Caldasia*, 23-44.
- Bongers F, Popma J, Meave J, Carabias J (1988) Structure and composition of the lowland rain forest of “Los Tuxtlas”, Mexico. *Vegetatio* 74:55–88.
- Buisson, L., G. Grenouillet, S. Villeger, J. Canal, y P. Laffaille. (2013). Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology* 19:387-400.

Calonje M, Stevenson DW, Stanberg L. The World List of Cycads, online edition [Internet]. (2013-2015). [cited 2015 Oct 15]. Available from: <http://www.cycadlist.org>.

Chase, M.W., Soltis, D.E., Olmstead, R.G., Morgan, D., Les, D.H., Mishler, B.D., Duvall, M.R., Price, R.A., Hills, H.G., Qiu, Y-L., Kron, K.A., Rettig, J.H., Conti, E., Palmer, J.D., Manhart, J.R., Sytsma, K.J., Michaels, H.J., Kress, W.J., Karol, K.G., Clark, W.D., Hedrén, M., Gaut, B.S., Jansen, R.K., Kim, K-L., Wimpee, C.F., Smith, J.F., Furnier, G.R., Strauss, S.H., Xiang, Q-Y., Plunkett, G.M., Soltis, P.S., Swensen, S.M. Williams, S.E., Gadek, P.A., Quinn, C.J., Eguiarte, L.E., Golenberg, E., Learn, G.H., Graham, S.W., Barrett, S.C.H., Dayanandan, S. and 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.

Chave, J., D. Coomes, S. Jansen, S. L. Lewis, N. G. Swenson, y A. E. Zanne. (2009). Towards a worldwide Wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12:351-366.

Clarke, K.R. (1993). Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18:117-143.

Cornwell, W. K., y D. D. Ackerly. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79:109-126.

Davis, T. A. & Richards, P. W. (1933). The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana. An ecological study of a limited area of tropical rain forest. In: *Journal of Ecology*. Vol. 21. Pp. 350 – 384.

De Bello, F., W. Thuiller, J. Leps, P. Choler, J. C. Clement, P. Macek, M. T. Sebastia, y S. Lavorel. (2009). Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science* 20:475-486.

Díaz-Pérez, C. N., Puerto-Hurtado, M. A., & Fernández-Alonso, J. L. (2011). Evaluación del hábitat, las poblaciones y el estatus de conservación del Barrigón (*Cavanillesia chicamochae*, Malvaceae-Bombacoideae). *Caldasia*, 33(1), 105-119.

De la Riva, E. G. et al. (2014). Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. *Ecosistemas* 23, 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.

Duarte-Espinel, J.E. (1998). Estudio de la temperatura en el departamento de Santander. Instituto de Hidrología, Meteorología y estudios ambientales; IDEAM.

Egilla, J.N., Davies, F.T., Button, T.W., (2005). Drought stress influences leaf water content, photosynthesis, and water-use efficiency of *Hibiscus rosasinensis* at three potassium concentrations. *Photosynthetica* 43, 135–140.

Espinoza, L., Slaton, N. A., & Mozaffari, M. (2012). Como interpretar los resultados de los análisis de suelos. Cooperative Extension Service, University of Arkansas, US Department of Agriculture, and county governments cooperating.

Farrera, M. A. P., & 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.

Freschet, G.T., Cornelissen, J.H.C., van Logtestijn, R.S.P., Aerts, R. (2010). Evidence of the “plant economics spectrum” in a subarctic flora. *Journal of Ecology* 98(2): 362–373.

Galeano, G., Bernal, R., Calderón, E., García, N., Cogollo, A. & Idarraga, D. 2005. Libro rojo de plantas de Colombia. Vol. 2: Palmas, Frailejones, y Zamias; Serie Libros rojos de especies amenazadas de Colombia. Instituto Alexander von Humboldt/ICN/Min-Ambiente Bogotá, Colombia.

Garrido-Valero, Soledad. M. (1993). Interpretación de Análisis de Suelos. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Hojas Divulgadoras, Núm. 5/93 HD.

Gonzales, F. (2004). Herbívora en una gimnosperma endémica de Colombia, *Zamia encephalartoides* (Zamiaceae), por parte de *Eumaeus* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Rev. Academia Colombiana Ciencias* 28: 233-244.

Gómez R, López-Gallego C, Rojas A. (2014). Caracterización demográfica y del hábitat de una población de *Zamia muricata* para apoyar el programa de conservación integral de especies de plantas prioritarias del bosque seco tropical. Trabajo de grado, Departamento de Biología, Universidad Industrial de Santander, Colombia.

Hammer, Ø, Harper, D.A.T., Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electrónica* 4(1): 9 pp.

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.

IDEAM, (2016). <http://www.ideam.gov.co/>.

ISA-JAUM. (2004). Propuesta metodológica de parcelas normalizadas para los inventarios de vegetación. Equipo de investigación Convenio ISA-JAUM. Medellín. 3-10.

López-Gallego, C., Calonje, M. & Idarràga-Piedrahíta, A. (2011). Conservation assessment and action plan for a threatened Colombian cycad. Conservation Leadership Programme. 37 pp.

López-Gallego, C. (2015). Plan de acción para la conservación de las Zamias de Colombia. Universidad de Antioquia - Instituto de Biología: Bogotá D.C: Colombia. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible; Universidad de Antioquia. 163 p.

López-Gallego, C. (2008). Demographic variation in cycad populations inhabiting contrasting forest fragments. *Biodivers. Conserv.* 17, 1213–1225

Mason, W. H., y F. de Bello. (2013). Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science* 24:777-780.

Marín-Corba, C., & Betancur, J. (1997). Estudio florístico en un robledal del santuario de Flora y Fauna de Iguaque (Boyacá, Colombia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 21(80), 249 – 257

Mckean, S. J. (1993). *Manual de análisis de suelos y tejido vegetal: Una guía teórica y práctica de metodologías.* Ciat.

Morgan, J.M., (1984). Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 35, 299–319.

Muller-Dombois, D. & Ellenbery, H. (1974). Aims and methods of vegetation ecology. New York: J.T. Arthur.

Negrón-Ortiz V, Gorcho DL, Breckon GJ (1996) Population structure in *Zamia* (Zamiaceae) in Northern Puerto Rico. II Seed germination and stage structured population projection. *Int J Plant Sci* 157:605–614

Negrón-Ortiz V. y Breckon G.J. (1989). Population structure in *Zamia debilis* (Zamiaceae). I. Size classes, leaf phenology, and leaf turnover. *American Journal of Botany* 76:891-900.

Octavio-Aguilar, P., González-Astorga, J. & Vovides, A. (2008). Population dynamics of the Mexican cycad *Dioon edule* Lindl. (Zamiaceae): life history stages and management impact. *Botanical Journal of the Linnean Society* 157: 381-391.

Pérez, M. & Vovides, A. (2004). Spatial distribution, population structure, and fecundity of *Ceratozamia matudai* Lundell (Zamiaceae) in El Triunfo biosphere reserve, Chiapas, México. *The Botanical Review* 70 (2): 299-311.

Rangel-CH., J. O. & A. Velázquez. (1997). Métodos de estudio de la vegetación. Págs. 59-87. En: J. O. Rangel-Ch, P. Lowy & M. Aguilar (eds.), *Colombia. Diversidad biótica II: tipos de vegetación en Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales-IDEAM, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.

Reich, P. B., D. S. Ellsworth, M. B. Walters, J. Vose, C. Gresham, J. Volin, y W. Bowman. (1999). Generality of leaf traits relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80:1955-1969.

Reich, P. B., I. J. Wright, J. Cavender-Bares, M. Craine, J. Oleksyn, M. Westoby, y M. B. Walters. (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164:143-S164.

Salgado-Negret, B. (2015) *La Ecología Funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*.

Salgado-Negret, B., F. Pérez, L. Markesteijn, M. Jiménez-Castillo, y J. J. Armesto. (2013). Diverging drought tolerance strategies explain tree species distribution along a fog-dependent moisture gradient in a temperate rain forest. *Oecologia* 173:625-635.

StatSoft, Inc. (2004). STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.

Stevenson, D.W. (2010). *Zamia encephalartoides*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T42151A10668503. <http://dx.doi.org>. 17 June 2016.

Stevenson, D.W. (2001). Cycadales. *Flora de Colombia* 21: 1-92.

Stevenson, D.W. (1990). Morphology and systematics of the Cycadales. *Memoirs of the New York Botanic Garden*, 57, 8–55.

Stevenson, D.W. (1992). A formal classification of the extant cycads. *Brittonia*, 44, 220-223.

Sturges, H. (1926). The choice of a class-interval. *J. Amer. Statist. Assoc.*, 21, 65–66.

Van Reeuwijk, L. P. (1998). Guidelines for quality management in soil and plant laboratories. *FAO Soils Bull.* 74. FAO, Rome

Vega J, & López-Gallego C. (2015). Descripción de la demografía, el hábitat y la variabilidad en rasgos funcionales de cuatro subpoblaciones de *Zamia muricata*

Willd. En bosques secos de Santander. Trabajo de grado, Departamento 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.

Wilson, P. J., K. Thompson, y J. C. Hodgson. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143:155-162.

Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, et al. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827.

ANEXOS

Anexo A. Listado de las familias, géneros y especies encontradas en la vegetación acompañante en la población de *Z. encephalartoides* en la vereda Llanadas-Calicho.

Familia	Genero	Especie	Autor
Acanthaceae	Justicia	<i>Justicia sp1</i>	
Acanthaceae	Justicia	<i>Justicia sp2</i>	
Acanthaceae	Justicia	<i>Justicia sp3</i>	
Annonaceae	Oxandra	<i>Oxandra sp</i>	
Apocynaceae	Aspidosperma	<i>Aspidosperma sp</i>	
Apocynaceae	Cascabela	<i>Cascabela thevetia</i>	(L.) Lippol
Asterácea	Piptocoma	<i>Piptocoma cf. discolor</i>	(Kunth) Pruski
Burserácea	Bursera	<i>Bursera simaruba</i>	(L.) Sarg.
Cactáceae	Cereus	<i>Cereus hexagonus</i>	(L.) Mill.
Cactáceae	Pilosocereus	<i>Pilosocereus sp</i>	
Capparaceae	Morisonia	<i>Morisonia americana</i>	L.
Clusiaceae	Clusia	<i>Clusia alata</i>	Planch. & Triana
Clusiaceae	Clusia	<i>Clusia multiflora</i>	Kunth
Erythroxylaceae	Erythroxylum	<i>Erythroxylum oxycarpum</i>	O.E.Schulz
Erythroxylaceae	Erythroxylum	<i>Erythroxylum sp</i>	
Euphorbiaceae	Hura	<i>Hura crepitans</i>	L.
Euphorbiaceae	Mabea	<i>Mabea nitida</i>	Spruce ex Benth.
Fabaceae (Faboideae)	Platypodium	<i>Platypodium elegans</i>	Vogel
Fabaceae (Mimosoideae)	Calliandra	<i>Calliandra aff. pittieri</i>	Standl.
Fabaceae (Mimosoideae)	Piptadenia	<i>Piptadenia sp</i>	
Fabaceae (Mimosoideae)	Stryphnodendron	<i>Stryphnodendron sp</i>	
Hernandiaceae	Gyrocarpus	<i>Gyrocarpus americanus</i>	Jacq.
Malpighiaceae	Bunchosia	<i>Bunchosia hartwegiana</i>	Benth.
Malpighiaceae	Byrsonima	<i>Byrsonima crassifolia</i>	(L.) Kunth
Malvaceae	Heliocarpus	<i>Heliocarpus americanus</i>	L.
Melastomataceae	Miconia	<i>Miconia rubiginosa</i>	(Bonpl.) DC.
Moraceae	Brosimum	<i>Brosimum cf. alicastrum</i>	Sw.
Moraceae	Helicostylis	<i>Helicostylis sp</i>	
Moraceae	Sorocea	<i>Sorocea sp</i>	
Myrsinaceae	Myrsine	<i>Myrsine guianensis</i>	(Aubl.) Kuntze
Myrtaceae	Eugenia	<i>Eugenia puniceifolia</i>	(Kunth) DC.
Myrtaceae	Eugenia	<i>Eugenia sp</i>	
Nyctaginaceae	Neea	<i>Neea divaricata</i>	Poepp. & Endl.
Solanaceae	Sp	<i>Solanaceae sp</i>	
Rubiaceae	Cosmibuena	<i>Cosmibuena grandiflora</i>	(Ruiz & Pav.) Rusby

Rutaceae	Zanthoxylum	<i>Zanthoxylum sp</i>	
Salicaceae	Casearia	<i>Casearia praecox</i>	Griseb.
Sapindaceae	Dodonaea	<i>Dodonaea viscosa</i>	(L.) Jacq.
Sapotaceae	Pradosia	<i>Pradosia colombiana</i>	(Standl.) & Boufford
Simaroubaceae	Simaba	<i>Simaba cedron</i>	Planch.
Urticaceae	Cecropia	<i>Cecropia peltata</i>	L.
Violaceae	Leonia	<i>Leonia cf. cymosa</i>	Mart.
Verbenaceae	Petrea	<i>Petrea aff. volubilis</i>	L.
Verbenaceae	Petrea	<i>Petrea pubescens</i>	Turcz.

Anexo B. Valores de abundancia, frecuencia y dominancia e índice de valor de importancia **IVI**, determinado para cada una de las diferentes especies encontradas.

<i>Especie</i>	ABUNDANCIA		FRECUENCIA		DOMINANCIA		I.V.I
	Abso	Rela. (%)	Abso	Rela. (%)	Abso	Rela.	
<i>Justicia sp1</i>	1	0,84033613	1	1,31578947	0,00049	0,02330771	2,17943331
<i>Justicia sp2</i>	1	0,84033613	1	1,31578947	0,00049	0,02330771	2,17943331
<i>Justicia sp3</i>	1	0,84033613	2	2,63157895	0,00159	0,07563113	3,54754621
<i>Aspidosperma sp</i>	4	3,36134454	2	2,63157895	0,04409	2,09721787	8,09014135
<i>Cascabela thevetia</i>	1	0,84033613	1	1,31578947	0,01986	0,94467559	3,1008012
<i>Piptocoma cf. discolor</i>	7	5,88235294	2	2,63157895	0,01624	0,77248397	9,28641586
<i>Bursera simaruba</i>	3	2,5210084	3	3,94736842	0,08657	4,11785327	10,5862301
<i>Cereus hexagonus</i>	4	3,36134454	2	2,63157895	0,04361	2,07438583	8,06730932
<i>Pilosocereus sp</i>	5	4,20168067	2	2,63157895	0,01596	0,75916528	7,5924249
<i>Morisonia americana</i>	4	3,36134454	3	3,94736842	0,06124	2,91298758	10,2217005
<i>Clusia alata</i>	4	3,36134454	2	2,63157895	0,020982	0,99804548	6,99096897
<i>Clusia multiflora</i>	1	0,84033613	1	1,31578947	0,01446	0,68781516	2,84394077
<i>Erythroxylum oxycarpum</i>	2	1,68067227	2	2,63157895	0,00673	0,32012421	4,63237542
<i>Erythroxylum sp</i>	2	1,68067227	2	2,63157895	0,003185	0,15150009	4,4637513
<i>Hura crepitans</i>	4	3,36134454	3	3,94736842	0,13321	6,33636635	13,6450793
<i>Mabea nitida</i>	4	3,36134454	2	2,63157895	0,01953	0,92897857	6,92190205
<i>Platypodium elegans</i>	2	1,68067227	2	2,63157895	0,22813	10,851402	15,1636532
<i>Calliandra aff. pittieri</i>	4	3,36134454	1	1,31578947	0,00602	0,28635182	4,96348583
<i>Piptadenia sp</i>	3	2,5210084	3	3,94736842	0,04575	2,17617867	8,64455549
<i>Stryphnodendron sp</i>	2	1,68067227	2	2,63157895	0,01773	0,84335842	5,15560964
<i>Gyrocarpus americanus</i>	1	0,84033613	1	1,31578947	0,02433	1,15729895	3,31342456

<i>Bunchosia hartwegiana</i>	4	3,36134454	3	3,94736842	0,005725	0,27231963	7,58103258
<i>Byrsonima crassifolia</i>	2	1,68067227	1	1,31578947	0,00897	0,42667372	3,42313546
<i>Heliocarpus americanus</i>	1	0,84033613	1	1,31578947	0,00491	0,23355273	2,38967834
<i>Miconia rubiginosa</i>	2	1,68067227	2	2,63157895	0,01036	0,4927915	4,80504271
<i>Brosimum cf. alicastrum</i>	7	5,88235294	3	3,94736842	0,75785	36,0484591	45,8781805
<i>Helicostylis sp</i>	3	2,5210084	1	1,31578947	0,10733	5,10533894	8,94213682
<i>Sorocea sp</i>	1	0,84033613	1	1,31578947	0,00385	0,18313198	2,33925758
<i>Myrsine guianensis</i>	3	2,5210084	1	1,31578947	0,00359	0,17076462	4,0075625
<i>Eugenia puniceifolia</i>	1	0,84033613	1	1,31578947	0,000895	0,04257224	2,19869785
<i>Eugenia sp</i>	1	0,84033613	1	1,31578947	0,00196	0,09323082	2,24935643
<i>Neea divaricata</i>	5	4,20168067	4	5,26315789	0,05294	2,51818358	11,9830221
<i>Solanaceae sp</i>	1	0,84033613	1	1,31578947	0,00115	0,05470176	2,21082737
<i>Cosmibuena grandiflora</i>	3	2,5210084	1	1,31578947	0,03684	1,75235895	5,58915683
<i>Zanthoxylum sp</i>	2	1,68067227	2	2,63157895	0,01393	0,66260478	4,974856
<i>Oxandra sp</i>	2	1,68067227	1	1,31578947	0,01562	0,74299259	3,73945433
<i>Casearia praecox</i>	1	0,84033613	1	1,31578947	0,01775	0,84430976	3,00043536
<i>Dodonaea viscosa</i>	1	0,84033613	1	1,31578947	0,00076	0,03615073	2,19227634
<i>Pradosia colombiana</i>	2	1,68067227	2	2,63157895	0,103506	4,9234437	9,23569492
<i>Simaba cedron</i>	2	1,68067227	2	2,63157895	0,002965	0,1410354	4,45328662
<i>Cecropia peltata</i>	3	2,5210084	2	2,63157895	0,05039	2,39688837	7,54947572
<i>Leonia cf. cymosa</i>	4	3,36134454	2	2,63157895	0,028651	1,36283486	7,35575835
<i>Petrea aff. volubilis</i>	1	0,84033613	1	1,31578947	0,00231	0,10987919	2,26600479
<i>Petrea pubescens</i>	6	5,04201681	1	1,31578947	0,05976	2,84258879	9,20039507