

Diversidad de comunidades de palmas en el Chocó biogeográfico y su relación con la precipitación

Diversity of palm communities in the biogeographic Chocó and its relation with precipitation

Juan Carlos Copete^{1*} | Mauricio Sánchez² | Rodrigo Cámara-Leret³ | Henrik Balslev⁴

- Recibido: 29/ene/2018
- Aceptado: 13/nov/2018
- Publicación en línea: 3/may/2019

Citación: Copete JC, Sánchez M, Cámara-Leret R, Balslev H. 2019. Diversidad de comunidades de palmas en el Chocó biogeográfico y su relación con la precipitación. *Caldasia* 41(2):358–369.
doi: <https://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v41n2.66576>.

ABSTRACT

The tropical forests of the Chocó region support one of the largest concentrations of plant species in the world. Palms (Arecaceae) are one of the most important families in the Chocó lowlands, but their ecology remains little studied. We studied the diversity of palm communities in the Chocó and the relationship between diversity and precipitation in 48 transects distributed along a precipitation gradient covering 2000–10 000 mm annual rainfall. In each transect (5×500 m) all species of palms were identified, and all individuals were counted. We recorded a total of 57 species of palms (mean ± SD: 17 ± 8 in each transect) and we counted 37 955 individuals (791 ± 446 per transect). We found that palm richness and abundance were significantly related to precipitation ($r_2 = 0.86$; $P > 0.001$). We also found that palm community composition was strongly correlated to the geographic distance between transects ($r_M = 0.63$; $P = 0.001$). The recorded palm richness is one of the highest for the Neotropics. In addition, it is the first time that this relationship between precipitation, richness, and abundance of palms is documented at the regional level for the Chocó biodiversity hotspot.

Keywords. Arecaceae, biodiversity, community ecology, Neotropic, tropical forests

^{1*} Universidad Nacional de Colombia (Sede Medellín). Maestría en Bosque y Conservación ambiental. Cra. 65 #59a-110, Medellín, Colombia. jccopetem@unal.edu.co

² Universidad Nacional de Colombia (Sede Medellín). Departamento de Ciencias Forestales. Cra. 65 #59a-110, Medellín, Colombia. msanchezs@unal.edu.co

³ Royal Botanic Gardens, Kew. Department of Identification & Naming. Richmond, Surrey, TW9 3AE, UK. r.camaralernet@kew.org

⁴ Aarhus University. Department of Bioscience. Ecoinformatics and Biodiversity Group. Build 1540, Ny Munkegade 116, DK-8000 Aarhus C., Denmark. henrik.balslev@bios.au.dk

* Autor para correspondencia



RESUMEN

Los bosques tropicales del Chocó biogeográfico presentan una de las mayores concentraciones de especies de plantas del mundo. Las palmas (Arecaceae) son una de las familias más importantes en las tierras bajas del Chocó, pero su ecología está poco estudiada. Investigamos la diversidad de comunidades de palmas en el Chocó y su relación con la precipitación en 48 transectos distribuidos en un gradiente de 2000–10 000 mm de precipitación. En cada transecto (5×500 m) se identificaron todas las especies de palmas y se contabilizaron todos los individuos. Registramos un total de 57 especies de palmas (promedio ± DS: 17 ± 8 por transecto) y 37 955 individuos (791 ± 446). Encontramos que la riqueza y abundancia de palmas están significativamente relacionadas con la precipitación ($r^2 = 0,86$; $P > 0,001$). Se registró una fuerte correlación positiva entre la composición florística de las comunidades de palmas y la distancia geográfica ($r_M = 0,63$; $P = 0,001$). La riqueza registrada es una de las más altas para el Neotrópico. La relación entre la precipitación, riqueza y abundancia de palmas por primera vez se documenta a escala regional en este punto caliente de biodiversidad.

Palabras clave. Arecaceae, biodiversidad, bosques tropicales, ecología de comunidades, Neotrópico

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales albergan la mayor diversidad de especies de plantas en el mundo (Gentry 1982, Balslev et al. 1998, Antonelli y Sanmartín 2011). El Chocó es una de las regiones con mayor riqueza de especies de plantas ('biodiversity hotspot' sensu Myers et al. 2000), alto grado de endemismo (Gentry 1986, 1993, McNeely et al. 1990, Antonelli y Sanmartín 2011) y tiene una gran fracción de plantas sin descubrir (Joppa et al. 2011).

Las palmas son un grupo icónico de los bosques tropicales. Su distribución abarca todo el trópico donde a menudo son muy diversas y abundantes. Las palmas presentan diferentes formas de vida, desde muy pequeñas en el sotobosque hasta muy altas alcanzando el dosel (Balslev et al. 2016). Las palmas están bien representadas en el Chocó con 122 especies de las cuales 32 son endémicas (Balslev et al. 2015). Son la segunda familia de plantas más utilizadas, después de Lauraceae, en la costa pacífica colombiana (Galeano 2000) y son de gran importancia económica para los habitantes del Chocó, ya que sus productos son comercializados en mercados regionales, nacionales e internacionales (Brokamp et al. 2011, Valois-Cuesta et al. 2013, Ledezma-Rentería y Galeano 2014, Cámara-Leret et al. 2016, Ledezma-Rentería et al. 2016). Por su riqueza, diversidad, importancia socio-económica y función ecológica, es

esencial evaluar los patrones de riqueza de las palmas en el Chocó y analizar sus determinantes ambientales.

La región del Chocó se caracteriza por presentar una elevada precipitación, hasta 11 000 mm anuales en el centro del departamento del Chocó y disminuye hacia los extremos norte y sur, donde ronda los 2000–3000 mm anuales (Eslava 1992, Poveda et al. 2004).

Numerosos autores han confirmado que la diversidad de especies de plantas en los bosques tropicales aumenta con la precipitación y disminuye con la estacionalidad (Gentry 1982, 1988, Wright 1992, Specht y Specht 1993, Clinebell-H et al. 1995, Aplet et al. 1998). En una revisión de literatura se encontró que en 82 de 85 casos estudiados, la precipitación y la temperatura explican el 60 % de la variabilidad en la riqueza de especies, y la precipitación es el factor dominante en latitudes tropicales, mientras que la temperatura y la precipitación controlaban la riqueza de especies en zonas árticas y templadas (Francis y Currie 2003, Hawkins et al. 2003, Bjorholm et al. 2005).

En el trópico la relación entre la precipitación y la riqueza de especies de palmas ha sido mayormente estudiada a escalas continentales y con datos de presencia-ausencia. En América, África y Madagascar la precipitación es el factor que mejor explica la riqueza de palmas a escalas continentales

(Bjorholm *et al.* 2005, Blach-Overgaard *et al.* 2010, Rakotoarinivo *et al.* 2013). En Tailandia, la precipitación es el segundo factor más importante después de la latitud en explicar la diversidad y distribución de especies de palmas (Tovaranonte *et al.* 2015). En la Península de Yucatán Mexicana la riqueza de palmas fue asociada positivamente con la precipitación, pero no con la abundancia (Alvarado-Segura *et al.* 2012). En el Chocó, Ramírez y Galeano (2011) estudiaron a escala regional la relación entre la precipitación y la riqueza de palmas, y plantearon la hipótesis que la riqueza aumenta hacia el centro de la región, donde la precipitación es mayor. En su investigación, muestrearon dos localidades (Tutunendo y Angostura) en el centro del departamento del Chocó colombiano, y registraron una mayor riqueza de palmas en Tutunendo (10 000 mm) que en Angostura (8000 mm).

Nuestro objetivo fue explorar la relación entre la riqueza y abundancia de palmas con la precipitación a escalas regionales en el Chocó biogeográfico. Abordamos este objetivo utilizando datos florísticos y ambientales obtenidos en 48 transectos en Colombia y Ecuador. A diferencia de

investigaciones previas a escalas continentales y basadas en datos de potencial de especies, en este estudio exploramos los patrones a escalas regionales con datos de abundancia y riqueza medidos directamente en muestreos de campo. Mientras que estudios anteriores (e.g. Ramírez y Galeano 2011) incluyen una pequeña fracción del gradiente de precipitación (8000–10 000 mm) y de diversidad florística (33 especies), en este estudio abarcamos un gradiente de precipitación mayor (2000–10 000 mm) e incluimos 57 especies, aproximadamente 50 % de la flora de palmas del Chocó.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El Chocó biogeográfico se extiende desde el extremo sur de Panamá hasta el norte de Ecuador, y cubre aproximadamente 71 000 km². Presenta una alta precipitación que alcanza ~11 000 mm en el centro del departamento del Chocó (Colombia) y disminuye hasta 2000–3000 mm en los extremos norte y sur. La temperatura media anual es de 27 °C y la humedad relativa es 90 % (Eslava

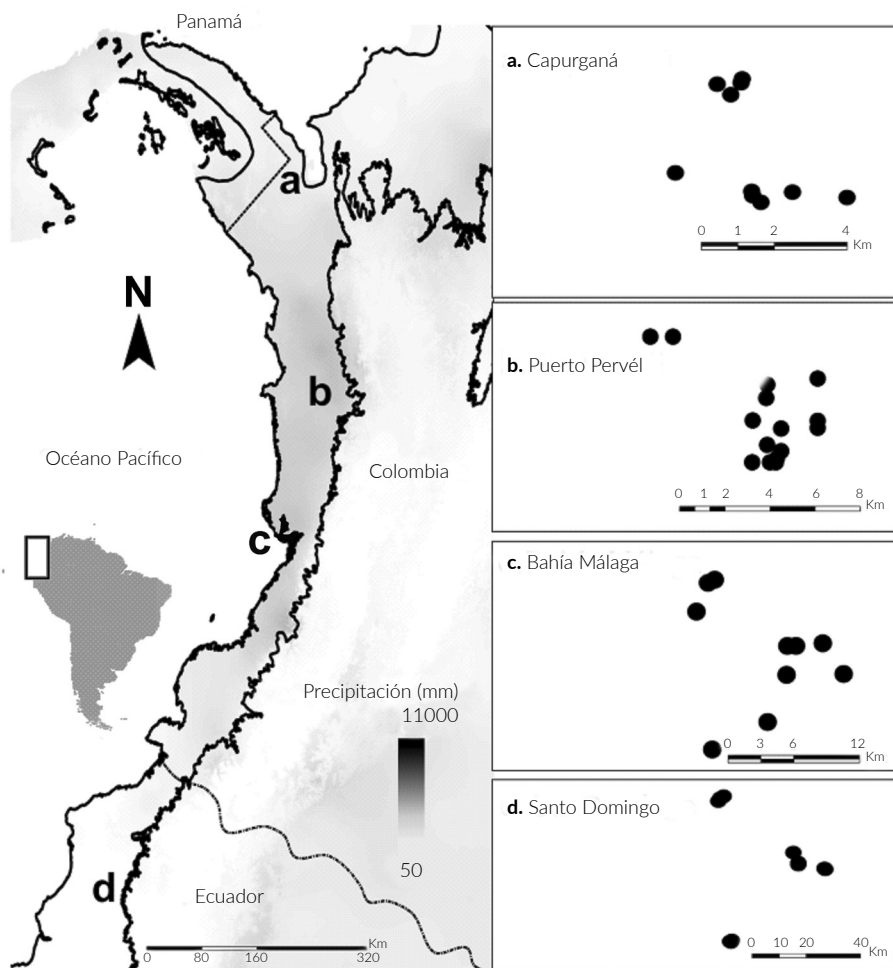


Figura 1. Localización de los 48 transectos muestreados en cuatro regiones del Chocó biogeográfico. Las cajillas a la derecha muestran la distancia entre cada uno de los transectos realizados en cada región.

1992, Poveda et al. 2004). La investigación se realizó en Colombia en el departamento de Chocó en la región de Capurganá, donde la precipitación media anual oscila entre 2000–2983 mm, en Puerto Pervél (7127 mm), en el Valle del Cauca en la región de Bahía Málaga (7622 mm) y en Ecuador en la provincia de Santo Domingo de los Tsáchilas, en Santo Domingo (3340 mm) (Fig. 1).

Los datos de precipitación anual (en mm) fueron obtenidos de la base de datos de WorldClim Versión 2, a resolución espacial de 30 segundos (~ 1 km²) (Fick y Hijmans 2017).

Toma de Datos

Entre 2011–2017 se tomaron datos de distribución y abundancia de especies de palmas a lo largo del Chocó biogeográfico (Fig. 1). Se utilizaron imágenes satelitales para establecer los 48 transectos en bosques de tierras bajas no inundables sin influencia humana. Cada transecto tuvo un tamaño de 5×500 m y fue dividido en 100 subunidades de 5×5 m. Los transectos fueron ubicados estratificadamente a una distancia de 500 m del borde de los caminos o de los ríos, siguiendo la metodología de Balslev et al. (2010). Se registró la localización geográfica en el punto medio de cada transecto con un GPS de mano según el sistema de coordenadas Universal Transversal Mercator (UTM). En cada subunidad se identificaron y contabilizaron todos los individuos presentes de todos los estados de crecimiento (plántulas, juveniles, subadultos y adultos). Se recolectaron muestras de algunas de las especies presentes dentro de los transectos y estas fueron depositadas en los herbarios del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá (COL), Universidad Tecnológica del Chocó (CHOCO), Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCA) y de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín (MEDEL).

Análisis

Se cuantificó la riqueza de especies de palmas con el alfa de Fisher, definido por la fórmula:

$$S = \alpha \ln(1 + n / \alpha)$$

donde S es el número de especies, n el número de individuos y α el alfa de Fisher. Este índice es ampliamente utilizado porque es casi insensible al tamaño de muestra y discrimina bien entre comunidades (Magurran 2004, Colwell 2009). Se utilizó el programa PAST versión 3.1 (Hammer et al. 2001). Se realizó una regresión lineal simple para observar la relación entre la precipitación, el número de especies (S), número de individuos y diversidad de palmas.

Las distancias geográficas fueron obtenidas en campo mediante un GPS de mano, y se calculó una matriz de distancias geográficas utilizando el índice euclidiano transformado en logaritmo en base 10. Realizamos un test de Mantel para evaluar si la disimilitud en la composición florística está correlacionada con la disimilitud en precipitación. Para controlar la autocorrelación espacial y así evitar inflar la importancia de las variables ambientales, realizamos un test parcial de Mantel, por el cual la correlación con las distancias geográficas transformadas logarítmicamente se controló antes de calcular la correlación entre las diferencias florísticas y ambientales. Las pruebas de Mantel y Mantel parcial se realizaron con datos de presencia-ausencia y con datos de abundancia. Para ambos, se utilizó la forma estandarizada de la estadística de Mantel (r_M), que es equivalente al coeficiente de correlación de Pearson entre dos matrices de disimilitud. En todos los casos, se estableció la significancia estadística de cada correlación en $P < 0,001$ con una prueba de Monte Carlo con 999 permutaciones aleatorias. Se utilizó el paquete *vegan* (Oksanen et al. 2016), del programa estadístico R versión 3.3.2. (R Core Team 2017).

RESULTADOS

Riqueza

Se registraron 57 especies y 37 955 individuos de palmas en los 48 transectos que cubren en total doce hectáreas (Tabla 1). Las regiones del Chocó central presentaron un mayor número de especies y mayor riqueza (S) que las regiones de los extremos norte y sur (Tabla 1).

Abundancia

Bahía Málaga fue la región con mayor abundancia de palmas (promedio = 1363 individuos por transecto), seguida de Puerto Pervél (916 individuos), correspondiendo a las regiones centrales del Chocó (Tabla 1). Las especies más abundantes fueron *Wettinia quinaria* (O.F. Cook & Doyle) Burret (124 ± 162), *Oenocarpus bataua* Mart. (123 ± 207), *Welfia regia* H. Wendl. ex Andres (87 ± 217), *Euterpe oleracea* Mart. (43 ± 177) y *Synechanthus warscewiczianus* H.Wendl. (40 ± 90) (Tabla 2). *Socratea exorrhiza* H. Wendl. fue la especie más frecuente (45 de los 48 transectos), seguida de *Geonoma cuneata* H. Wendl. ex Spruce (43), *Oenocarpus bataua* y *Wettinia quinaria* (ambas 30).

Las palmas más abundantes son representativas de las especies más altas como es el caso de *Oenocarpus bataua* y *Socratea exorrhiza* (Fig. 2), pero también están representadas por algunas palmas pequeñas de sotobosque como *Geonoma cuneata* (Fig. 3).

Tabla 1. Características ambientales y florísticas de las cuatro regiones estudiadas del Chocó.

Localidad	No. Transectos	Precipitación media anual (mm)	Promedio individuos/Transecto \pm desviación estándar	No. total especies	Promedio especies/transecto \pm desviación estándar	Alfa de Fisher
I. Capurganá	10	2142	417 \pm 123	18	11,5 \pm 2,06	2,415
II. Puerto Pervél	15	7280	916 \pm 167	35	21,5 \pm 2,35	4,342
II. Bahía Málaga	10	6077	1363 \pm 320	42	27 \pm 2,40	5,355
IV. Santo Domingo	13	2650	491 \pm 387	22	10 \pm 1,77	2,855
Total	48	18149	37955	57	18,5 \pm 8,58	14,967



Figura 2. Algunas de las especies más abundantes del dosel de los bosques del Chocó **a.** *Wettingia quinaria*; **b.** *Oenocarpus bataua*; **c.** *Welfia regia*; **d.** *Euterpe oleracea*; **e.** *Socratea exorrhiza* y **f.** *Attalea colenda*.

Relación entre precipitación, riqueza y abundancia

Se encontró una correlación positiva entre la precipitación y la diversidad de especies ($r^2 = 0,84$; $P < 0,001$; $n = 48$), (Fig. 4a). De igual forma, la precipitación presentó una fuerte correlación positiva con la abundancia de palmas ($r^2 = 0,53$; $P < 0,001$; $n = 48$) (Fig. 4b). Al igual que la diversidad y la abundancia, encontramos una mayor riqueza (alfa de Fisher) en la zona central del Chocó donde la precipitación es mayor ($r^2 = 0,78$; $P < 0,001$; $n = 48$) (Fig. 4c).

Según la prueba de Mantel, existen correlaciones positivas entre la composición florística y la precipitación tanto al analizar datos de presencia-ausencia ($r_M = 0,88$; $P = 0,001$; $n = 48$) como de abundancia ($r_M = 0,79$; $P = 0,001$; $n = 48$). Se encontró una correlación positiva entre la distancia geográfica y la composición de las comunidades de palmas en el Chocó, para datos de presencia-ausencia ($r_M = 0,63$; $P = 0,001$; $n = 48$) como para datos de abundancia ($r_M = 0,57$; $P = 0,001$; $n = 48$). Después de controlar el efecto

de la distancia geográfica con la prueba de Mantel parcial, todas las correlaciones entre la composición florística y la precipitación se mantuvieron estadísticamente significativas tanto para datos de presencia-ausencia ($r_M = 0,80$; $P = 0,001$; $n = 48$) como de abundancia ($r_M = 0,67$; $P = 0,001$; $n = 48$).

DISCUSIÓN

Riqueza

Los resultados de esta investigación (57 especies en doce hectáreas) corroboran que el Chocó es una de las regiones más ricas en especies de palmas (Balslev et al. 2015). A escala regional, Ramírez y Galeano (2011) registraron 33 especies de palmas en 2,5 ha, Gentry (1986) registró 17 especies en 0,1 ha y Browne y Karubian (2016) registraron 23 especies en 5,5 ha. En nuestro estudio, los géneros con mayor número de especies corresponden a palmas de sotobosque (*Geonoma* con diez especies y *Bactris* con ocho) que son también el grupo más rico en especies en

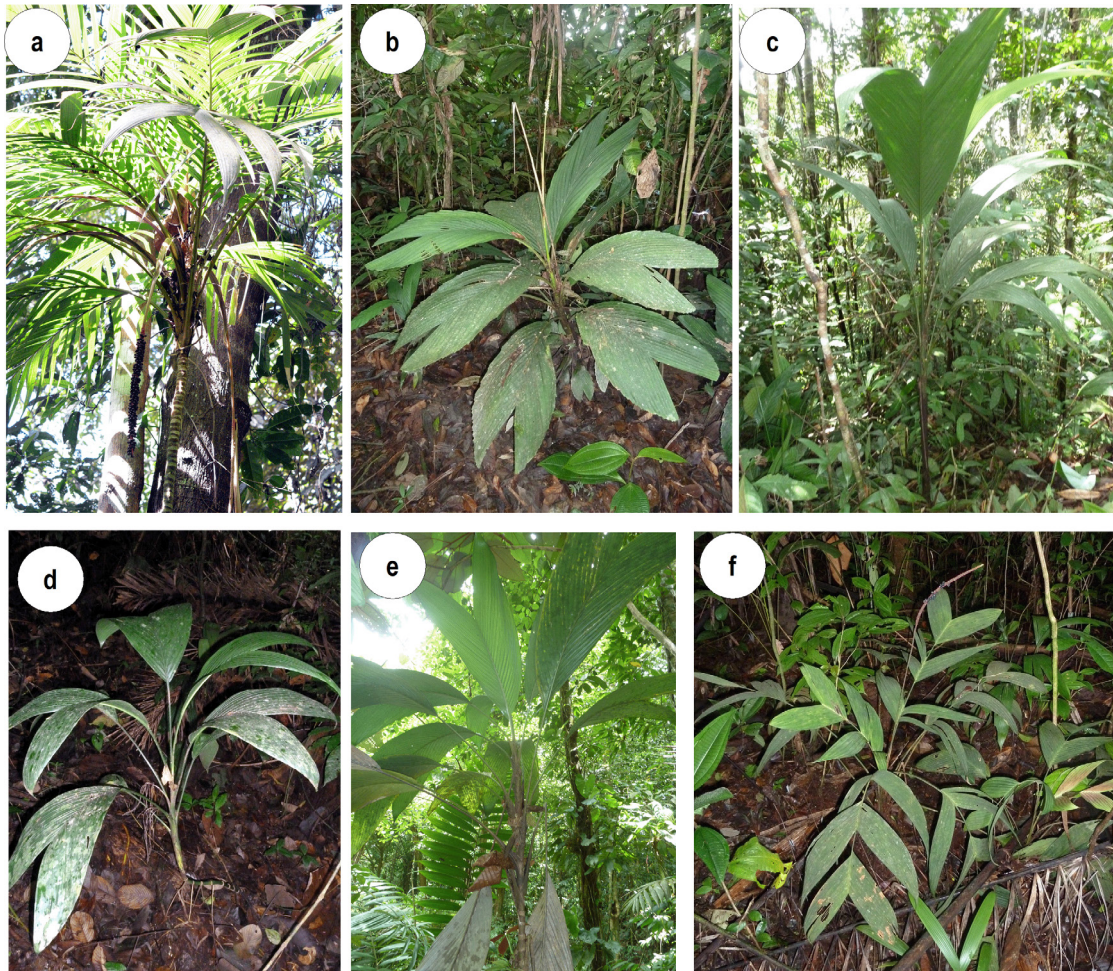


Figura 3. Algunas de las especies más abundantes de sotobosque **a.** *Calyptranthes costatifrons*; **b.** *Aiphanes macroloba*; **c.** *Synechanthus warscewiczianus*; **d.** *Chamaedorea deneversiana*; **e.** *Bactris chocoensis* (Bernal et al. 2014) y **f.** *Geonoma cuneata*.

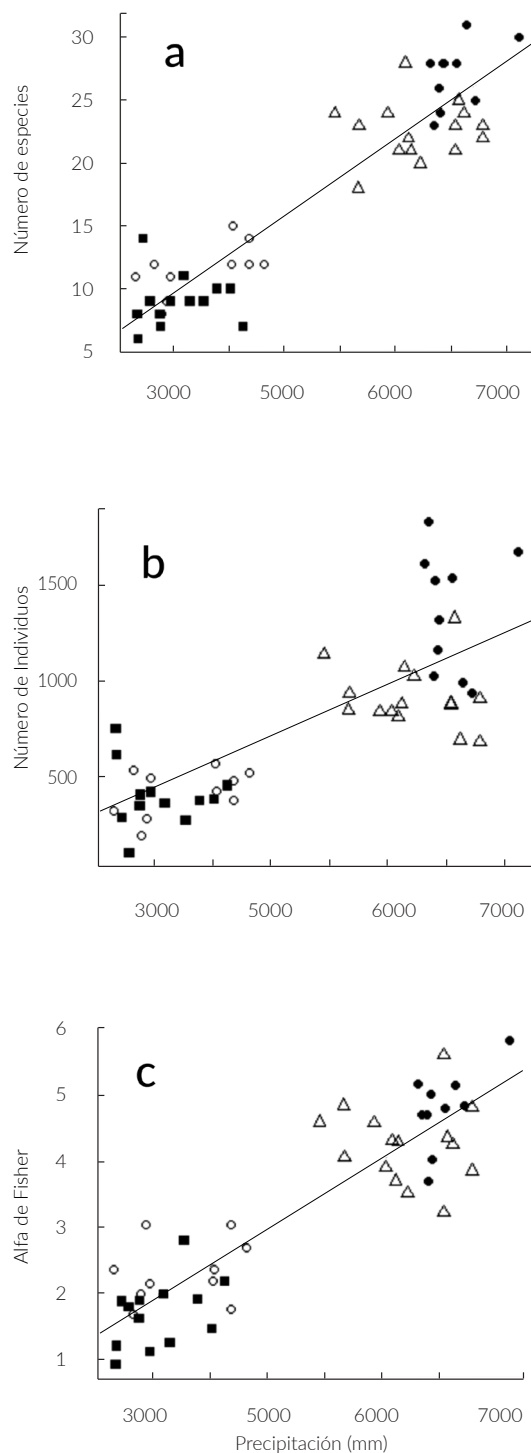


Figura 4. Relación entre precipitación y **a.** número de especies; **b.** abundancia y **c.** diversidad de palmas (Alfa de Fisher) en 48 transectos en el Chocó. Círculos rellenos = Bahía Málaga (Chocó central), triángulos = Puerto Pervél (Chocó central), círculos sin relleno = Capurganá (Chocó noreste), cuadros rellenos = Santo Domingo (Chocó sur).

la serranía del Darién (Cano et al. 2017) y en el occidente Amazónico (Balslev et al. 2017, Cámara-Leret et al. 2017a).

La alta riqueza de especies de palmas a escalas continentales y regionales está muy ligada a factores ambientales

(Eiserhardt et al. 2011). La correlación positiva encontrada entre diversidad de palmas y precipitación a escala regional corrobora lo encontrado en estudios anteriores en América, África y Madagascar (Bjorholm et al. 2005, Blach-Overgaard et al. 2010, Eiserhardt et al. 2011, Alvarado-Segura et al. 2012, Rakotoarinivo et al. 2013, Tovarante et al. 2015). Esto confirma que la riqueza de especies de palmas incrementa con la precipitación a escalas continentales y regionales.

Abundancia

La abundancia de palmas disminuyó desde el centro del Chocó hacia los extremos y estuvo correlacionada con la precipitación. Una explicación a este patrón podría ser que las especies más abundantes (*Euterpe oleracea*, *Euterpe precatoria*, *Oenocarpus bataua*, *Socratea exorrhiza*, *Wettinia quinaria* y *Welfia regia*) son especies medianas-altas adaptadas para sobrevivir en ambientes muy húmedos que presentan menor densidad en lugares con menor precipitación. Cuando estas especies se excluyen de los análisis los valores en la regresión lineal cambian ($r^2 = 0,08$; $P = 0,04$; $n = 48$) (Tabla 2).

Las especies de palmas más abundantes en el Chocó central son diferentes a las encontradas en los extremos norte y sur. Por ejemplo, *Wettinia quinaria* es más abundante en el centro que en el norte/sur del Chocó posiblemente porque es una especie más tolerante a los altos niveles de precipitación. En cambio, las especies de *Chamaedorea* son más abundantes en el extremo norte que en el centro y que en el sur. Esto puede ser explicado por la historia biogeográfica del género, cuyo centro de diversificación es Centroamérica (Hodel 1992, Galeano y Bernal 2010). Las especies de palmas más abundantes en este trabajo (*Wettinia quinaria* y *Oenocarpus bataua*) son similares a las registradas en otros inventarios en el Chocó (Faber-Langendoen y Gentry 1991, Galeano 2001, Asprilla et al. 2003, Rangel 2004, Mosquera et al. 2007, Ramírez y Galeano 2011, Torres-Torres et al. 2016) y se destacan por su importancia etnobotánica en el noroeste suramericano (Cámara-Leret et al. 2017b). En el Chocó, los tallos de *W. quinaria* se usan ampliamente en la construcción de casas, mientras que los frutos de *O. bataua* se valoran para la alimentación humana (Cámara-Leret et al. 2016). Futuros estudios enfocados a mejorar nuestra comprensión sobre el nicho climático-edáfico de las especies de palmas del Chocó, su respuesta a los cambios climáticos (Loarie et al. 2009), y la relación entre la abundancia y la influencia humana (Levis et al. 2017) serán importantes para desarrollar estrategias para minimizar la pérdida de biodiversidad en este punto caliente de biodiversidad.

Tabla 2. Especies registradas en los 48 transectos y sus abundancias en las cuatro regiones estudiadas del Chocó

Especie	Abundancia total	Promedio \pm desviación estándar	Número de colección	Capurganá	Puerto Pervél	Bahía Málaga	Santo Domingo
<i>Aiphanes hirsuta</i> Burret	20	0,41 \pm 1,12			18	2	
<i>Aiphanes macroloba</i> Burret	72	1,5 \pm 6,98			72		
<i>Aiphanes tricuspida</i> Borchs et al	24	0,5 \pm 1,82	HB 8345			18	6
<i>Ammandra decasperma</i> O.F.Cook	714	14,87 \pm 45,18			146	568	
<i>Asterogyne martiana</i> (H. Wendl.) H. Wendl.ex Hemsl	536	11,16 \pm 34,57			407	129	
<i>Astrocaryum standleyanum</i> L. H. Bailey	510	10,62 \pm 29,27		88	1	402	19
<i>Attalea allenii</i> H. E. Moore	621	12,94 \pm 18,21	JCC 36	37	373	211	
<i>Attalea colenda</i> (O. F.Cook) Balslev & A.J. Hend	42	0,87 \pm 4,98					42
<i>Attalea cuatrecasana</i> (Dugand) A.j. Hend et al	125	2,60 \pm 12,62				125	
<i>Bactris barronis</i> L.H. Bailey	507	10,56 \pm 21,67		453	41	13	
<i>Bactris chochoensis</i> R. Bernal, Galeano, Copete, Cámara-Leret	79	1,64 \pm 3,54			61	18	
<i>Bactris coloniata</i> L.H. Bailey	409	8,52 \pm 16,36			384	25	
<i>Bactris coloradonis</i> L.H. Bailey	175	3,64 \pm 6,02		26	96	53	
<i>Bactris gasipaes</i> Kunth var. chichagui (H. Karst.) A.J. Hend	223	4,64 \pm 10,95					223
<i>Bactris hondurensis</i> Standl	380	7,91 \pm 12,66	JCC 38	46	231	103	
<i>Bactris maraja</i> Mart	492	10,25 \pm 28,91		82	380	30	
<i>Bactris setulosa</i> H. Karst	64	1,33 \pm 5,09			4	60	
<i>Caliptrogyne costatifrons</i> (L.H. Bailey) de Nevers	58	1,20 \pm 7,01	JCC 39	58			
<i>Chamaedorea allenii</i> L.H. Bailey	127	2,64 \pm 7,53	JCC 36	127			
<i>Chamaedorea christinae</i> Hodel	3	0,06 \pm 0,43				3	
<i>Chamaedorea deneversiana</i> Grayum & Hodel	36	0,75 \pm 2,19	HB 8348		1	30	5
<i>Chamaedorea linearis</i> (Ruiz & Pav.) Mart	127	2,64 \pm 9,68					127
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i> (Jacq.) Oerst	279	5,81 \pm 20,28	JCC 37	273			6
<i>Chelyocarpus dianeurus</i> (Burret) H. E. Moore	194	4,04 \pm 9,91			78	116	
<i>Desmoncus cirrhifer</i> A.H. Gentry & Zardini	65	1,35 \pm 2,32			28	33	4
<i>Desmoncus orthacanthos</i> Mart	8	0,16 \pm 0,63	JCC 34	8			
<i>Euterpe oleracea</i> Mart	2056	42,83 \pm 176,55			169	1887	
<i>Euterpe precatoria</i> Mart	827	17,23 \pm 34,24			195	632	
<i>Geonoma calyptrogynoides</i> Burret	401	8,35 \pm 17,86		1	81	319	
<i>Geonoma chocola</i> Wess. Boer	4	0,08 \pm 0,57				4	
<i>Geonoma cuneata</i> H. Wendl. ex Spruce	1382	28,79 \pm 30,67	JCC 41; HB 8343, 8344,	322	633	329	98
<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth	228	4,75 \pm 11,22			84	144	
<i>Geonoma divisa</i> H. E. Moore	63	1,32 \pm 3,93			63		
<i>Geonoma interrupta</i> (Ruis & Pav.) Mart	476	9,91 \pm 18,32		383		93	

(Continúa)

Tabla 2. Especies registradas en los 48 transectos y sus abundancias en las cuatro regiones estudiadas del Chocó (continuación)

Especie	Abundancia total	Promedio \pm desviación estándar	Número de colección	Capurganá	Puerto Pervél	Bahía Málaga	Santo Domingo
<i>Geonoma paradoxa</i> Burret	68	1,41 \pm 7,77				68	
<i>Geonoma trianda</i> (Burret) Wess. Boer	21	0,43 \pm 2,23				15	
<i>Geonoma undata</i> Klotzsch	6	0,12 \pm 0,86					6
<i>Hyospate elegans</i> Mart	279	5,81 \pm 19,44			24	225	30
<i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz & Pav	856	17,83 \pm 56,02		86	0	120	650
<i>Manicaria saccifera</i> Gaertn	471	9,81 \pm 20,23			349	122	
<i>Mauritiella macroclada</i> (Burret) Burret	171	3,56 \pm 23,37			171		
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart	5882	122,5 \pm 207,07	HB 8341, 8342, 8347		1850	4015	17
<i>Oenocarpus minor</i> Mart	1142	23,79 \pm 45,84			1094	48	
<i>Pholidostachys dactyloide</i> H.E. Moore	301	6,27 \pm 9,46			145	68	88
<i>Pholidostachys pulchra</i> H. Wendl. ex Burret	69	1,43 \pm 3,27				69	
<i>Phytelephas aequatorialis</i> Spruce	169	3,52 \pm 9,26					169
<i>Phytelephas macrocarpa</i> Ruiz & Pav	1726	35,96 \pm 80,97	JCC 35	1726			
<i>Prestoea decurrens</i> (H. Wendl. ex Burret) H.E. Moore	163	3,39 \pm 11,79				163	
<i>Prestoea ensiformis</i> (Ruiz & Pav.) H.E. Moore	317	6,60 \pm 32,03				0	317
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H. Wendl	1828	38,08 \pm 36,82		329	744	498	257
<i>Socratea hecatonandra</i> (Dugand). R. Bernal	4	0,08 \pm 0,45				4	
<i>Synechanthus warscewiczianus</i> H. Wendl	1918	39,96 \pm 90,24		88	20	23	1787
<i>Welfia regia</i> H. Wendl. ex Andres	4159	86,65 \pm 217,10			996	1103	2060
<i>Wettinia equalis</i> (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal	245	5,10 \pm 11,33			104	16	125
<i>Wettinia kalbreyeri</i> (Burret) R. Bernal	349	7,27 \pm 25,49					349
<i>Wettinia quinaria</i> (O.F. Cook & Doyle) Burret	5950	124 \pm 161,72		37	4610	1293	10
<i>Wettinia radiata</i> (O.F. Cook & Doyle) R. Bernal	534	11,12 \pm 24,87			95	439	

PARTICIPACIÓN DE AUTORES

JCC, RCL MS y HB concibieron el estudio; JCC y HB colectaron los datos; JCC y RCL analizaron los datos; JCC y RCL escribieron el artículo, y todos los autores realizaron revisiones.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

AGRADECIMIENTOS

Nuestros más sinceros agradecimiento a las comunidades de Capurganá, Puerto Pervél, Bahía Málaga y Santo

Domingo, por permitirnos realizar el trabajo de campo en su territorio; a nuestro equipo de campo: Ingrid Olivares, Javier Carreño, Luis Alberto Núñez, David Jiménez, Roberto Carrillo, Dennis Pedersen, David Salas, Leivi Mosquera y Danni Mosquera; a nuestros ayudantes de campo en cada comunidad por su valiosa ayuda en la toma de datos; a los profesores Gloria Galeano y Eva Ledezma, por su interés en la realización de este trabajo; a dos evaluadores anónimos por sus valiosos comentarios. HB agradece el Danish Council for Independent Research - Natural Sciences [beca#4181-00158] y la Comunidad Europea [FP7 beca #212631].

LITERATURA CITADA

- Alvarado-Segura AA, Calvo-Irabién LM, De Stefano RD, Balslev H. 2012. Palm species richness, abundance and diversity in the Yucatan Peninsula. In a neotropical context. *Nord. J. Bot.* 30(5):613–622. doi: <https://dx.doi.org/10.1111/j.1756-1051.2012.01593.x>.
- Antonelli A, Sanmartín I. 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon* 60(2):403–414. doi: <http://dx.doi.org/10.1002/tax.602010>.
- Aplet GH, Hughes RF, Vitousek PM. 1998. Ecosystem development on Hawaiian lava flows: Bioma and species composition. *J. Veg. Sci.* 9(1):17–26. doi: <http://dx.doi.org/10.2307/3237219>
- Asprilla A, Mosquera C, García F. 2003. Composición florística de un bosque pluvial tropical (bp-T) en la parcela permanente de investigación en biodiversidad (PPIB) en Salero, Unión Panamericana, Chocó. En: García F, Ramos Y, Palacios J, Arroyo E, Mena A, González M, editores. Salero: Diversidad Biológica de un Bosque Pluvial Tropical (bp-T). Bogotá, D.C.: Editora Guadalupe Ltda.
- Balslev H, Valencia R, Paz G, Miño G, Christensen H, Nielsen I. 1998. Species count of vascular plants in 1-hectare of humid lowland forest in Amazonian Ecuador. En: Dallmeier F, Comiskey JA, editores. Forest Biodiversity in North, Central and South America, and the Caribbean. Man and the Biosphere Series, Vol. 21. Carnforth, Lancashire, UK: Unesco and The Parthenon Publishing Group. p. 585–594.
- Balslev H, Navarrete H, Paniagua-Zambrana N, Pedersen D, Eiserhardt W, Kristiansen T. 2010. El uso de transectos para el estudio de comunidades de palmas. *Ecología en Bolivia* 45(3):8–23.
- Balslev H, Pedersen D, Navarrete H, Pintaud JC. 2015. Diversidad y abundancia de palmas. En: Balslev H, Macía MJ, Navarrete H, editores. Cosechas de palmas en el Noroeste de Sur América: Bases científica para su manejo y Conservación. Ecuador: Pontificia Universidad Católica del Ecuador. p. 13–25.
- Balslev H, Bernal R, Fay MF. 2016. Palms - emblems of tropical forests. *Bot. J. Linn. Soc.* 182(2):195–200. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/boj.12465>.
- Balslev H, Copete JC, Pedersen D, Bernal R, Galeano G, Duque A, Berrio JC, Sanchez M. 2017. Palm Diversity and Abundance in the Colombian Amazon. En: Myster RW, editor. Forest structure, function and dynamics in Western Amazonia. United Kingdom: Wiley Blackwell. p. 101–123.
- Bernal R, Galeano G, Copete J, Cámara-Leret R. 2014. Two new, overlooked species of *Bactris* endemic to the Colombian Chocó. *Palms* 58(1):35–44.
- Blach-Overgaard A, Svenning JC, Dransfield J, Greve M, Balslev H. 2010. Determinants of palm species distributions across Africa: The relative roles of climate, non-climatic environmental factors, and spatial constraints. *Ecography* 33(2):380–391. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06273.x>.
- Bjorholm S, Svenning JC, Skov F, Balslev H. 2005. Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecol. Biogeogr.* 14(5):423–429. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-822x.2005.00167.x>.
- Browne B, Karubian J. 2016. Diversity of palm communities at different spatial scales in a recently fragmented tropical landscape. *Bot. J. Linn. Soc.* 182(2):451–464. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/boj.12384>.
- Brokamp G, Valderrama N, Mittelbach M, Grandez CA, Barford AS, Weigend M. 2011. Trade in palm products in north-western South America. *Bot. Rev.* 77(4):571–606. doi: <https://dx.doi.org/10.1007/s12229-011-9087-7>.
- Cámara-Leret R, Copete JC, Balslev H, Soto-Gómez M, Macía MJ. 2016. Amerindian and Afro-American perceptions of their traditional knowledge in the Chocó biodiversity hotspot. *Econ. Bot.* 70(2):160–175. doi: <https://dx.doi.org/10.1007/s12231-016-9341-3>.
- Cámara-Leret R, Tuomisto H, Ruokolainen K, Balslev H, Kristiansen SM. 2017a. Modelling responses of western Amazonian palms to soil nutrients. *J. Ecol.* 105(2):367–381. doi: <https://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.12708>.
- Cámara-Leret R, Faurby S, Macía MJ, Balslev H, Gödel B, Svenning JC, Kissling WD, Rønsted N, Salsis-Lagoudakis CH. 2017b. Fundamental species traits explain provisioning services of tropical American palms. *Nat. Plants* 3(2):16220. doi: <https://dx.doi.org/10.1038/nplants.2016.220>.
- Cano A, Manrique HF, Hoyos-Gómez SE, Echavarría N, Upegui A, Gonzales MF, Galeano G, Bernal R. 2017. Palms of the Darién Gap (Colombia- Panama). *Palms* 61(1):5–20.
- Colwell RK. 2009. Biodiversity: concepts, patterns and measurement. En: Levin SA, editor. The Princeton Guide to Ecology. USA: Princeton University. p. 257–263.
- Clinebell-H RR, Phillips OL, Gentry AH, Stark N, Zuuring H. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodivers. Conserv.* 4(1):56–90. doi: <https://dx.doi.org/10.1007/BF00115314>.
- Eiserhardt WL, Svenning JC, Kissling WD, Balslev H. 2011. Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Ann. Bot.* 108(8):1391–1416. doi: <https://dx.doi.org/10.1093/aob/mcr146>.
- Eslava J. 1992. La precipitación en la Región del Pacífico (Lloró: ¿el sitio más lluvioso del mundo?). *Zenit* 3:7–33.
- Faber-Langendoen D, Gentry AH. 1991. The structure and diversity of rainforest at Bajo Calima, Chocó, western Colombia. *Biotropica* 23(1):2–11.
- Fick SE, Hijmans RJ. 2017. Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 37(12):4302–4315. doi: <https://dx.doi.org/10.1002/joc.5086>.
- Francis AP, Currie DJ. 2003. A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *Am. Nat.* 161(4):523–536. doi: <https://dx.doi.org/10.1086/368223>.
- Galeano G. 2000. Forest use at the Pacific coast of Chocó, Colombia: A quantitative approach. *Econ. Bot.* 54(3):358–376.
- Galeano G. 2001. Estructura, riqueza y composición de plantas leñosas en el golfo de Tribugá, Chocó, Colombia. *Caldasia* 23(1):213–236.

- Galeano G, Bernal R. 2010. Palmas de Colombia. Guía de campo. Bogotá, D.C.: Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.
- Gentry AH. 1982. Patterns of neotropical plants species diversity. En: Hecht MK, Wallace B, Prance GT, editores. *Evolutionary Biology*. Volumen 15. Boston: Springer.
- Gentry AH. 1986. Species richness and floristic composition of Chocó region plant communities. *Caldasia* 15(71-75):71-91.
- Gentry AH. 1988. Changes of plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 75(1):1-34. doi: <http://dx.doi.org/10.2307/2399464>.
- Gentry AH. 1993. Riqueza de especies y composición florística de las comunidades de plantas de la región del Chocó: una actualización. En: Leyva P, editor. *Colombia Pacífico*. Tomo I. Bogotá: Fondo FEN Colombia. p. 201-219.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontol. Electr.* 4(1):9.
- Hawkins BA, Field F, Cornell HV, Currie DJ, Guégan JF, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brian EM, Porter EE, Turner JRG. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84(12):3105-3117. doi: <http://dx.doi.org/10.1890/03-8006>.
- Hodel DR. 1992. *Chamaedorea* palms: the species and their cultivation. Lawrence, Kansas: Allen Press, The International Palm Society.
- Joppa LN, Roberts DL, Myers N, Pimm SL. 2011. Biodiversity hotspots house most undiscovered plant species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108(32):13171-13176. doi: <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1109389108>.
- Ledezma-Renteria E, Galeano G. 2014. Usos de las palmas en las tierras bajas del Pacífico colombiano. *Caldasia* 36(1):71-84. doi: <http://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v36n1.43892>.
- Ledezma-Renteria E, Copete JC, Núñez-Avellaneda LA, Oliveres I. 2016. Biología poblacional y reproductiva, usos y manejo de la palma Cabecinegro (*Manicaria saccifera*) en los bosques inundable del Chocó, Colombia. En: Lasso CA, Colonnello G, Moraes RM, editores. XIV. Morichales, Cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina. Bogotá D. C., Colombia: Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). p. 405-417.
- Levis C, Costa FRC, Bongers F, Peña-Claros M, Clement CR, Junqueira AB, Neves EG, Tamanaha EK, Figueiredo FOG, Salomão RP, Castilho CV, Magnusson WE, Phillips OL, Guevara JE, Sabatier D, Molino JF, Cárdenas-López D, Mendoza AM, Pitman NCA, Duque A, Núñez-Vargas P, Zartman CE, Vasquez R, Andrade A, Camargo JL, Feldpausch TR, Laurance SGW, Laurance WF, Killeen TJ, H. Mendonça-Nascimento HE, Montero JC, Mostacedo B, Amaral IL, Guimarães-Vieira IC, Brien R, Castellanos H, Terborgh J, de Jesus Veiga-Carim M, da Silva-Guimarães JR, de Souza-Coelho L, de Almeida-Matos FD, Wittmann F, Mogollón HF, Damasco G, Dávila N, García-Villacorta R, Coronado ENH, Emilio T, de Andrade Lima-Filho D, Schiatti J, Souza P, Targhetta N, Comiskey JA, Marimon BS, Marimon Jr BH, Neill D, Alonso A, Arroyo L, Carvalho FA, de Souza FC, Dallmeier F, Pansonato MP, Duivenvoorden JF, Fine PVA, Stevenson PR, Araujo-Murakami A, Aymard GAC, Baraloto C, do Amaral DD, Engel J, Henkel TW, Maas P, Petronelli P, Cardenas-Revilla JD, Stropp J, Daly D, Gribel R, Ríos-Paredes M, Silveira M, Thomas-Caesar R, Baker TR, da Silva NF, Ferreira LV, Peres CA, Silman MR, Cerón C, Valverde FC, Di Fiore A, Jimenez EM, Peñuela-Mora MC, Toledo M, Barbosa EM, de Matos-Bonates LC, Arboleda NC, de Sousa-Farias E, Fuentes A, Guillaumet JL, Møller-Jørgensen P, Malhi Y, de Andrade-Miranda IP, Phillips JF, Prieto A, Rudas A, Ruschel AR, Silva N, von Hildebrand P, Vos VA, Zent EL, Zent S, Cintra BBL, Nascimento MT, Oliveira AA, Ramirez-Angulo H, Ramos JF, Rivas G, Schöngart J, Sierra R, Tirado M, van der Heijden G, Torre EV, Wang O, Young KR, Baider C, Cano A, Farfan-Rios W, Ferreira C, Hoffman B, Mendoza C, Mesones I, Torres-Lezama A, Medina MNU, van Andel TR, Villarreal L, Zagt R, Alexiades MN, Balslev H, Garcia-Cabrera K, Gonzales T, Hernandez L, Huamantupa-Chuquimaco I, Manzatto AG, Milliken W, Cuenca WP, Pansini S, Pauletto D, Arevalo FR, Costa-Reis NF, Sampaio AF, Urrego-Giraldo LE, Valderrama-Sandoval EH, Valenzuela-Gamarra L, Vela CIA, ter Steege H. 2017. Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. *Science* 355(6328):925-931. doi: <http://dx.doi.org/10.1126/science.aal0157>.
- Loarie SR, Duffy PB, Hamilton H, Asner GP, Field CB, Ackerly DD. 2009. The velocity of climate change. *Nature* 462:1052-1055. doi: 10.1038/nature08649.
- Magurran AE. 2004. *Measuring biological diversity*. United Kingdom: Blackwell.
- McNeely JA, Miller KR, Reid WV, Mittermeier RA, Werner TB. 1990. *Conserving the World Resources Institute*. Washington, D.C.: Conservation International, WWF-US and the World Bank.
- Mosquera L, Asprilla A, Robledo D. 2007. Diversidad florística de dos zonas de bosque tropical húmedo en el municipio de Alto Baudó, Chocó Colombia. *Acta biol. Colomb.* 12(supl.1):75-90.
- Myers N, Mittermeier AR, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858. doi: <http://dx.doi.org/10.1038/35002501>.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, Hara RBO, Simpson GL, Solymos P, Stevens MH, Wagner H. 2016. VEGAN: Community Ecology Package version 2.4-1. [Revisada en: 27 May 2016]. <https://cran.r-project.org/package=vegan>
- Poveda C, Rojas CA, Rudas A, Rangel O. 2004. El Chocó Biogeográfico: Ambiente físico. En: Rangel O, editor. *Colombia Diversidad Biótica IV: El Chocó biogeográfico/ Costa Pacífica*. Bogotá D.C., Colombia: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. p. 1-21.

- R Core Team c2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [Revisada en: 14 May 2017]. <http://www.R-project.org/>
- Rakotoarinivo M, Blach-Overgaard A, Baker WJ, Dransfield J, Moat J, Svenning JC. 2013. Palaeo-precipitation is a major determinant of palm species richness patterns across Madagascar: A tropical biodiversity hotspot. *Proc. R. Soc. B* 280(1757):20123048. doi: <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.3048>.
- Ramírez G, Galeano G. 2011. Comunidades de palmas en dos bosques de Chocó, Colombia. *Caldasia* 33(2):315–329.
- Rangel JO, editor. 2004. Colombia Diversidad Biótica IV: El Chocó Biogeográfico/Costa Pacífica. Bogotá, D.C.: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Specht A, Specht RL. 1993. Species richness and canopy productivity and Australian plant communities. *Biodivers. Conserv.* 2(2):152–167. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/BF00056131>.
- Tovaranonte J, Blach-Overgaard A, Pongsattayapipat R, Svenning JC, Barfod AS. 2015. Distribution and diversity of palms in a tropical biodiversity hotspot (Thailand) assessed by species distribution modeling. *Nord. J. Bot.* 33(2):214–224. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.00217.x>.
- Torres-Torres JJ, Mena-Mosquera VE, Álvarez-Dávila E. 2016. Composición y diversidad florística de tres bosques húmedos tropicales de edades diferentes, En El Jardín Botánico del Pacífico, municipio de Bahía Solano, Chocó, Colombia. *Rev. Biodivers. Neotrop.* 6(1):12–21. doi: <http://dx.doi.org/10.18636/bioneotropical.v6i1.197>.
- Valois-Cuesta H, Martínez-Ruiz C, Rentería-Cuesta YY, Panesso-Hinestroza SM. 2013. Diversidad, patrones de uso y conservación de palmas (Arecaceae) en bosques pluviales del Chocó, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 61(4):1869–1889. doi: <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v61i4.12858>.
- Wright SJ. 1992. Seasonal drought soil fertility and the species density of tropical forest plants communities. *Trends Ecol. Evol.* 7(8):260–263. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90171-7](http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347(92)90171-7).