

**DIVERSIDAD BETA DEL BOSQUE SECO TROPICAL EN LA REGIÓN NORTE  
DEL CARIBE COLOMBIANO**

**HECTOR GABRIEL GARCÍA QUIÑONES**

**MAESTRÍA EN ECOLOGÍA Y BIODIVERSIDAD  
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS  
UNIVERSIDAD DEL MAGDALENA  
2020**

**DIVERSIDAD BETA DEL BOSQUE SECO TROPICAL EN LA REGIÓN NORTE  
DEL CARIBE COLOMBIANO**

Presentado Por

**HECTOR GABRIEL GARCÍA QUIÑONES, Biólogo**

Trabajo de investigación presentado como requisito parcial para optar al título de  
Maestría en Ecología y Biodiversidad

Área

**Biodiversidad y herramientas para medición y conservación**

Director

**EDUINO CARBONÓ DELAHOZ, M.Sc.**

Profesor Asociado Universidad del Magdalena  
Grupo Fitotecnia del Trópico

Codirector

**WILLINTON BARRANCO P., M.Sc.**

Director Académico Programa de Biología Universidad del Magdalena  
Grupo de Investigación en Ecología Neotropical - GIEN

Maestría en Ecología y Biodiversidad

Facultad de Ciencias Básicas

Universidad del Magdalena

2020

## **Agradecimientos**

A la Universidad del Magdalena, en especial a la vicerrectoría de investigación, por apoyar la realización del presente estudio, mediante la convocatoria FONCIENCIAS 2017 y al equipo de colaboradores de esta dependencia.

Sinceros agradecimientos por facilitar el acceso a los sitios de muestreo a las propietarias de La Reserva Miramar (La Guajira), Eva y Enna Olmos; a Rosamira Guillen-Directora ejecutiva de la Fundación Proyecto Tití, a Luis Pérez Barrios-Funcionario de la Corporación Autónoma Regional del Canal del Dique y a los propietarios de la Hacienda El Ceibal Mono Titi (Bolívar); a Marcela Celis-investigadora de la Universidad del Norte, a Gina Rodríguez-Fundación Ecosistemas Secos de Colombia y a los propietarios de la Reserva el Palomar (Atlántico); al Biólogo Elkin Hernández Rolong Parque Nacional Natural Tayrona y a Juan Carlos Dib Díaz Granados propietario de la Reserva Kalashe Kalahabia (Magdalena).

Agradecimientos especiales a “El Chiqui”, a Lino Olivares, a “El Pale” y a José Arrieta, por su apoyo y colaboración en los muestreos de vegetación. Al equipo “*efectivo*” de bosque seco tropical de la Universidad del Magdalena, los estudiantes de Biología Samir Villa, Rosa Silva, Omar Guerra, el docente investigador y director del presente trabajo Eduino Carbonó de la Hoz y Willinton Barranco, investigador y codirector de este estudio, por todo el tiempo, apoyo y dedicación prestada desde el inicio de esta idea hasta su culminación.

Agradecimientos personales a Larry Jiménez, Yeison Gutiérrez, Kevin Miranda, Jorge Mercado, Jeiner Castellanos, Soraya Urzola, Irma Quintero y Diego Yepes-R. (Q.E.P.D.) por sus aportes al trabajo en diferentes instancias.

## Tabla de Contenido

Resumen .....	8
Abstract .....	9
Introducción.....	10
Planteamiento del Problema .....	14
Pregunta de Investigación .....	15
Justificación.....	17
Antecedentes .....	19
Marco Teórico .....	21
Bosque Seco Tropical .....	21
Definición .....	21
Distribución mundial.....	22
Distribución neotropical.....	23
Presencia en Colombia .....	24
Fragmentación .....	25
Medida de la diversidad biológica .....	27
Análisis de diversidad Beta .....	27
Diversidad Beta en el Neotrópico.....	29
Hipótesis.....	31
Objetivos .....	32
Objetivo General .....	32
Objetivos Específicos.....	32
Metodología.....	33
Muestreos .....	33
Análisis Estadístico .....	35
Resultados .....	40
Discusión.....	61
Referencias .....	65
Anexos .....	89

## Lista de tablas

Tabla 1. Composición florística registrada en fragmentos de BST del caribe colombiano.....	41
Tabla 2. Listado de especies de plantas con flores de mayor índice de valor de importancia (IVI), registradas en el fragmento de bosque seco tropical del caribe colombiano ubicado en el departamento del Atlántico. Frecuencia relativa (FER), densidad relativa (DER) y cobertura relativa (COR).....	46
Tabla 3. Listado de especies de plantas con flores de mayor índice de valor de importancia (IVI), registradas en el fragmento de bosque seco tropical del caribe colombiano ubicado en el departamento de Bolívar. Frecuencia relativa (FER), densidad relativa (DER) y cobertura relativa (COR).....	47
Tabla 4. Listado de especies de plantas con flores de mayor índice de valor de importancia (IVI), registradas en el fragmento de bosque seco tropical del caribe colombiano ubicado en el departamento de La Guajira. Frecuencia relativa (FER), densidad relativa (DER) y cobertura relativa (COR).....	47
Tabla 5. Listado de especies de plantas con flores de mayor índice de valor de importancia (IVI), registradas en el fragmento de bosque seco tropical del caribe colombiano ubicado en el departamento del Magdalena. Frecuencia relativa (FER), densidad relativa (DER) y cobertura relativa (COR).....	48
Tabla 6. Abundancia, riqueza específica, índices de diversidad, dominancia y equidad calculados para cuatro fragmentos de BST del caribe colombiano. ATL = Atlántico, BOL = Bolívar, GUA = La Guajira y MAG = Magdalena.....	51
Tabla 7. Índices de diversidad Beta (cualitativos y cuantitativos) calculados para cuatro fragmentos de bosque seco tropical del caribe colombiano. $J$ = número de especies compartidas, $I_J$ = Coeficiente cualitativo de similitud de Jaccard, $I_{sor}$ = Coeficiente cualitativo de similitud de Sorensen, $\beta_{sor}$ = Diversidad Beta (disimilaridad de Sorensen), $\beta_{sim}$ = Diversidad Beta de Simpson (disimilaridad debida a remplazo), $\beta_{nes}$ = Diversidad Beta resultante (Disimilaridad debida a anidamiento), $\beta_{cc}$ = Diversidad Beta Total (disimilaridad de Jaccard), $\beta_{.3}$ = remplazo de especies relativizadas (disimilaridad debida a remplazo), $\beta_{rich}$ = diferencia de riqueza de especies relativizadas (disimilaridad debida a diferencia de riqueza), $NODF$ = Medida de anidamiento basado en superposición y decrecimiento. ATL = Atlántico, BOL = Bolívar, GUA = La Guajira y MAG = Magdalena. ....	55

## Lista de figuras

Figura 1. Localización de los fragmentos de BST seleccionados como sitios de muestreo para la realización del presente estudio. (1) GUA = La Guajira, (2) MAG = Magdalena, (3) ATL = Atlántico y (4) BOL = Bolívar.....	34
Figura 2. Curva de muestreo de extrapolación (líneas punteadas) y rarefacción (líneas continuas) basada en cobertura del muestreo de plantas con flores presentes en cuatro fragmentos de BST del caribe colombiano. Diversidad calculada al 95% de intervalo de confianza (Bootstrap=50 repeticiones). .....	40
Figura 3. Grafica de la distribución de abundancia de las especies registradas en fragmentos de BST del caribe colombiano.....	43
Figura 4. Distribución de individuos de acuerdo con los estratos para la vegetación registrada en cuatro fragmentos de BST del caribe colombiano estudiados. ....	44
Figura 5. Distribución de individuos en clases diamétricas (intervalos de DAP cm) para la vegetación registrada en fragmentos de BST del caribe colombiano. ....	45
Figura 6. Comportamiento de los valores calculados para los índices de diversidad alfa en cuatro fragmentos de BST del caribe colombiano (ATL = Atlántico, BOL = Bolívar, GUA = La Guajira y MAG = Magdalena). <b>A</b> = N (número de individuos), <b>B</b> = S (Riqueza específica), <b>C</b> = $\lambda$ (Índice de Simpson), <b>D</b> = $D_{Mg}$ (Índice de Margalef), <b>E</b> = $H'$ (Índice de Shannon-Wiener), <b>F</b> = $N_0$ (Numero de Hill 0 = S), <b>G</b> = $J'$ (índice de equidad de Pielou), <b>H</b> = $N_1$ (Numero de Hill 1 = $e^{H'}$ ), <b>I</b> = $E'$ (índice de equidad de Hill) y <b>J</b> = $N_2$ (Numero de Hill 2 = $1/\lambda$ ).....	52
Figura 7. Perfiles de diversidad basado en datos de abundancia de plantas con flores presentes en cuatro fragmentos de bosque seco tropical del caribe colombiano. Diversidad calculada con Números de Hill $q=0$ , $q=1$ y $q=2$ , al 95% de intervalo de confianza y Bootstrap=50 repeticiones. ....	54
Figura 8. Dendrograma de disimilaridad con datos cualitativos (presencia/ausencia) mediante el coeficiente de similitud de Sørensen entre cuatro fragmentos de BST del caribe colombiano. ....	57
Figura 9. Dendrograma de disimilaridad calculado con datos cuantitativos (abundancia) mediante el índice de Morisita-Horn entre cuatro fragmentos de BST del caribe colombiano. ....	57
Figura 10. Agrupación de los fragmentos de bosque seco tropical del caribe colombiano estudiados en base a la similitud de la comunidad de especies de plantas con flores (presencia/ausencia). Método de agrupación UPGMA, coeficiente de similitud de Jaccard, ajuste cofenético: 0.8294978. ....	58
Figura 11. Valores de (disimilaridad) calculados con datos cuantitativos (abundancia) aplicando el índice de Bray-Curtis ( $BRAY = BRAY.BAL + BRAY.GRA$ ) y datos cualitativos (presencia/ausencia) aplicando los índices de Sorensen ( $SOR = SIM + NES$ ) y Jaccard ( $JAC = J.TU + J.NE$ ), en los fragmentos de bosque seco tropical del caribe colombiano estudiados.....	59

## Lista de anexos

Anexo 1. Lista de especies de plantas con flores registradas en cuatro fragmentos de bosque seco tropical del caribe colombiano. Incluye las familias según APG IV (2016). ATL = Atlántico, BOL = Bolívar, GUA = La Guajira y MAG = Magdalena. [No. UTM de la serie E. Carbonó (EC)]. .....	89
Anexo 2. Promedio de las alturas (h), Número de individuos (N), Unidades Muestréales (UM), Área Basal (AB), Frecuencia relativa (FER), Densidad relativa (DER), Cobertura relativa (COR) e índice de valor de importancia (IVI) de las especies vegetales presentes en el fragmento de bosque seco tropical ubicado en el departamento de Atlántico. ....	96
Anexo 3. Promedio de las alturas (h), Número de individuos (N), Unidades Muestréales (UM), Área Basal (AB), Frecuencia relativa (FER), Densidad relativa (DER), Cobertura relativa (COR) e índice de valor de importancia (IVI) de las especies vegetales presentes en el fragmento de bosque seco tropical ubicado en el departamento de Bolívar. ....	98
Anexo 4. Promedio de las alturas (h), Número de individuos (N), Unidades Muestréales (UM), Área Basal (AB), Frecuencia relativa (FER), Densidad relativa (DER), Cobertura relativa (COR) e índice de valor de importancia (IVI) de las especies vegetales presentes en el fragmento de bosque seco tropical ubicado en el departamento de La Guajira. ....	101
Anexo 5. Promedio de las alturas (h), Número de individuos (N), Unidades Muestréales (UM), Área Basal (AB), Frecuencia relativa (FER), Densidad relativa (DER), Cobertura relativa (COR) e índice de valor de importancia (IVI) de las especies vegetales presentes en el fragmento de bosque seco tropical ubicado en el departamento del Magdalena. ....	103

## Resumen

Con el propósito de analizar la diversidad beta en el bosque seco tropical de la región norte del Caribe colombiano, entre septiembre de 2018 y junio de 2019, se realizaron levantamientos florísticos en cuatro fragmentos en los departamentos de Atlántico, Bolívar, La Guajira y Magdalena. Mediante el uso de índices conocidos, fueron calculados valores de distintos componentes de la diversidad. Se observó heterogeneidad en la composición entre sitios y la modelación de la estructura de sus comunidades dominada por recambio de especies. La disimilitud fue afectada por la alteración en la configuración espacial del paisaje y factores de cambio locales ejercen influencia sobre la variación de la composición florística. Pocas especies se registraron simultáneamente en todos los sitios, en tanto, muchas se confinaron a lugares definidos, en un modelo de distribución de abundancias que se ajustaría al tipo logserie. Un rasgo relevante fue la escasa aparición de especies de maderas valiosas, posiblemente producto de extracción selectiva. Los fragmentos estudiados se justifican como objetivo de conservación biológica, pero debido a la alta variación en la composición de especies encontrada, convendría incorporar más fragmentos para abarcar mayor diversidad del bosque seco en el norte del Caribe colombiano.

**Palabras claves:** Bosques fragmentados, composición, distribución de abundancias, estructura, rotación espacial de especies, similitud.

## **Abstract**

With the purpose of analyzing beta-diversity in the tropical dry forest of the northern Colombian Caribbean region, between September 2018 and June 2019, floristic surveys were carried out in four fragments in Atlántico, Bolívar, La Guajira and Magdalena departments. Using known indices, values of different components of diversity were calculated. Heterogeneity in composition between sites and modeling of the structure of their communities dominated by species turnover was observed. The dissimilarity was affected by the alteration in the spatial configuration of the landscape and local factors of change influence the variation of the floristic composition. Few species were recorded simultaneously at all sites, while many were confined to defined locations, in an abundance distribution model that would fit the logseries type. A relevant feature was the low appearance of valuable wood species, possibly the product of selective extraction. The fragments studied are justified as a biological conservation objective, but due to the high variation in the composition of species found, it would be convenient to incorporate more fragments to cover greater diversity of the dry forest in the northern Colombian Caribbean.

**Key words:** Composition, Distribution of abundances, Fragmented forests, Similarity, Spatial species turnover, Structure.

## Introducción

La región Caribe de Colombia exhibe variedad ecológica en su estructura geográfica, así como, distintas formas de uso del suelo desarrolladas sobre condiciones ambientales heterogéneas (IDEAM *et al.* 2007). A baja altitud, gran extensión del territorio, formado por colinas, contrafuertes montañosos, y planicies aluviales, tiene clima cálido seco, donde se desarrolla vegetación modelada por condiciones de estacionalidad marcada en la distribución de la lluvia que influye sobre sus rasgos estructurales, fisonómicos y funcionales, configurando el Bosque Seco Tropical - BST (IAVH 1998, Miles *et al.* 2006). Este bosque integrante del grupo florístico de Centro América y norte de Sudamérica (Pizano *et al.* 2014, Dryflor 2016, Kattan *et al.* 2019), de resaltado estado de fragmentación, alto grado de transformación y pocos remanentes de estructura y composición semejantes a las condiciones originales (González-M. *et al.* 2018), luce como un mosaico de parches de diferente extensión, cubiertos por vegetación natural, inmersos en matrices de hábitats modificados (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010). La fragmentación anotada es reconocida como un carácter del bosque seco Neotropical de existencia antigua, relacionada con la evolución y biogeografía de los linajes de plantas que contiene (Pennington *et al.* 2009, Dick y Pennington 2019), y también, con intervención humana intensa durante largo tiempo (Fajardo *et al.* 2005, Portillo-Quintero *et al.* 2015).

Aunque hay referencias de estudios sobre la cobertura vegetal en el caribe colombiano (IAVH 1998), y publicaciones de los últimos años indican un interés creciente en conocer el BST (Mendoza 1999, Marulanda *et al.* 2003, Ruiz y Fandiño 2009, Carbonó-Delahoz y García-Q. 2010, Patiño y Rangel-Ch. 2011, Rangel-Ch. *et al.* 2011, Rangel-Ch. 2012, Rodríguez *et al.* 2012, Castellanos-Castro y Newton 2015, Olascuaga-Vargas *et al.* 2016, Sanmartín-Sierra *et al.* 2016, Herazo *et al.* 2017, Aldana-Domínguez *et al.* 2017, García-Martínez y Mercado-Gómez 2017, Lücking *et al.* 2019), lo alcanzado hasta el momento es considerado insuficiente

(Kattan *et al.* 2019). En lo referente a estimación de biodiversidad, se nota mayor dedicación al estudio de la diversidad alfa - $\alpha$ , de la cual, la riqueza de especies es la medida más visible, y menor atención a la beta diversidad -  $\beta$ , o variación en la composición de especies entre sitios en un área geográfica de interés (Qiao *et al.* 2015). Abordar el estudio de ambos componentes de la diversidad, es de considerable importancia cuando se intenta comprender el surgimiento y mantenimiento de esta en diferentes sistemas (Wilsey 2010), ya que la diversidad  $\beta$ , generalmente, establece la relación directa de la diversidad a escalas locales con el conjunto amplio de las especies a escala regional o gamma diversidad -  $\gamma$  (Baselga y Leprieur 2015), e indica el grado de diferenciación entre las comunidades biológicas (Anderson *et al.* 2011).

El concepto de  $\beta$  diversidad es aplicado al grado de cambio en la composición de la comunidad, de una unidad de muestreo a otra, a lo largo de gradientes (Carvalho *et al.* 2012), o de manera más general, a la variación en la composición de la comunidad entre las unidades de muestreo (Anderson *et al.* 2011). Amplio número de medidas, buscando una estimación apropiada, han sido propuestas (Koleff *et al.* 2003, Legendre y De Cáceres 2013, Calderón *et al.* 2016), desde el trabajo pionero de Whittaker (1960), ya como la razón de diversidades gamma ( $\gamma$ ) y alfa ( $\alpha$ ) o mediante medidas multivariadas de rotación de especies entre pares de sitios. No obstante, aún no se alcanza un consenso general sobre la forma más adecuada para responder con mayor exactitud cuestionamientos específicos, aunque se acepta que la cuantificación de las diferencias en la composición de comunidades es capital para muchos estudios ecológicos y se cuenta con diferentes enfoques aplicables para intentar obtener resultados verificables.

El análisis de los patrones espaciales de los conjuntos de especies en las comunidades naturales, se enmarca en dos teorías que enfatizan diferentes procesos contribuyentes al mantenimiento de la diversidad; una, asume que la

distribución espacial de las especies es controlada por respuestas diferenciales de estas a los factores del ambiente, por lo tanto, la  $\beta$  es impulsada por la heterogeneidad ambiental; mientras otra, admite que es dependiente de la composición de las comunidades circundantes, de la capacidad de dispersión de las especies y otros factores estocásticos y la  $\beta$  modelada por el historial de dispersión (Chase 2007, Jamoneau *et al.* 2012). Distintos estudios denotan la importancia relativa de estos procesos en la estructuración de las comunidades de acuerdo con caracteres del paisaje y la escala de análisis aplicada (Gómez-Ruíz *et al.* 2016), manifestando que, a pesar de la importancia de los procesos asociados al nicho en condiciones de fuerte filtrado ambiental, igualmente importantes pueden ser los asociados a la teoría neutral (Chase y Myers 2011). De manera que para comprender con mayor exactitud la rotación de especies y la diversidad en general, se requeriría la interpretación acertada de la relación de la composición de especies con la heterogeneidad ambiental y espacial.

Estudios a escala local, en BST del Caribe, han estimado la rotación entre fragmentos con distinto grado de intervención, encontrando alta diversidad beta atribuible a diferencias ambientales y de manejo (Castellanos-Castro y Newton 2015). Es conocido que la fragmentación del hábitat, entendida como ruptura de este, puede conducir a una mayor diversidad beta (Fletcher *et al.* 2018). Pero, es de advertir que con los valores obtenidos mediante los índices de disimilitud habituales, se dificulta avanzar en la elucidación de los posibles procesos responsables de las diferencias en la composición de especies y de la rotación entre sitios (Calderón-Patrón 2016); por lo tanto, dividir la diversidad  $\beta$  en sus componentes, da lugar a un mejor entendimiento de las posibles causales de las diferencias, con consecuentes impactos sobre las estrategias de conservación (Moreno *et al.* 2017). En ese sentido, hay propuestos varios métodos que separan los componentes de la diversidad beta, para los casos en que se producen diferentes patrones de composición (Baselga 2010, Baselga 2012, Carvallo *et al.* 2012, Carvallo *et al.* 2013, Podani y Schmera 2016).

Teniendo como objetivo cuantificar la diferenciación composicional en el BST del Caribe colombiano e identificar factores responsables de la variación en comunidades florísticas del mismo, se propuso la ejecución de este trabajo tratando de estimar el grado de variación en la composición florística entre fragmentos remanentes de BST en el norte del Caribe colombiano.

La información básica se obtuvo midiendo la composición de comunidades de plantas con flores, en cuatro fragmentos distanciados geográficamente, ubicados en la zona norte de la región. Se espera que los resultados obtenidos coadyuven a mejorar el conocimiento de la biodiversidad del BST en el Caribe colombiano y entender su comportamiento, contribuyendo a soportar el desarrollo de estrategias de manejo de la diversidad regional y apoyar la planificación de su conservación.

## Planteamiento del Problema

La pérdida de la cobertura original del bosque seco tropical (BST) ha llevado a catalogarlo como uno de los ecosistemas más degradados y amenazados en el mundo (Janzen 1988, Miles *et al.* 2006). Se estima que en el mundo quedan un poco más de un millón de kilómetros cuadrados de este ecosistema (Miles *et al.* 2006, Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010) y se calcula que cerca del 48,5% de la cobertura que ocupaba ha sido transformado a otros usos del suelo (Hoekstra *et al.* 2005). En Suramérica este ecosistema ha perdido un 60% de su cobertura original (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010) y en Colombia, más del 90% de estos bosques han sido talados, quedando menos del 4% de la cobertura original de bosque maduro en conservación y un 5% de lo que pueden denominarse remanentes con algún grado de intervención (Pennington 2014).

El BST en Colombia es uno de los ecosistemas naturales por excelencia transformado para practicar la agricultura y la ganadería, lo que ha conllevado al desarrollo de asentamientos humanos estables; una alta porción de la población del país está asentada en las zonas secas de la cuenca del río Magdalena y en la planicie del Caribe (Pizano y García 2014). Esto sumado a la presencia de especies maderables de buena calidad, han propiciado su fuerte transformación (Ceballos 1995, Fajardo *et al.* 2005, Carbonó-Delahoz y García-Q. 2010). La condición actual del BST pone en riesgo a la biodiversidad asociada a los procesos ecológicos que aseguran la funcionalidad de este bioma y a los servicios de captura de carbono, reciclaje de nutrientes, protección del suelo a la erosión, regulación de agua, polinización, control biológico de plagas y provisión de alimentos y madera que proveen (Maass *et al.* 2005, Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010).

La presente propuesta de investigación contribuirá al incremento de conocimiento sobre la vegetación del bosque seco tropical, en aras de suplir la necesidad de contar con valoraciones comprobables de la condición de este ecosistema en el caribe colombiano y así, poder planificar tareas de conservación.

## Pregunta de Investigación

Para soportar la afirmación de que el bosque seco tropical colombiano proviene de una sola matriz original, era suficiente enunciar la hipótesis de los refugios pleistocénicos propuesta por Haffer (1979, 1982): el norte de Suramérica permaneció siendo tropical durante los periodos glaciales e interglaciares, con periodos de humedad y sequía alternativos durante el Cuaternario; lo que causó grandes cambios en la distribución de la vegetación boscosa y no boscosa: los bosques se contraían y fragmentaban durante los periodos fríos (glaciales) y se expandían durante los periodos interglaciares. En el periodo Cuaternario en Colombia hubo corredores secos de norte a sur, que actuaron como refugios para la fauna y flora de ese entonces (Hernández-Camacho y Sánchez-Páez 1992). Estos corredores se extendieron de manera interrumpida en los diferentes valles interandinos. Las diferentes sabanas interandinas, las áreas áridas y xerófitas y los fragmentos de bosque seco que existen en la actualidad quedaron como remanentes de vegetación de estos procesos (Hernández-Camacho *et al.* 1992).

Recientemente, la hipótesis de refugios pleistocénicos ha sido criticada con evidencias paleoecológicas (palinología), modelos de simulación de dinámica de la vegetación (rechazo a expansión de las sabanas sobre la selva amazónica), datos de divergencia genética (especiación de animales antes del Pleistoceno) (Pennington *et al.* 2000, 2004, 2009), aunque hay nuevos datos de presencia de bosques secos estacionales en la amazonía durante el Pleistoceno, que se fundamenta en la hipótesis de vicarianza para un área históricamente amplia de bosques tropicales estacionalmente secos (Pennington *et al.* 2000).

De lo anterior se puede afirmar que los bosques secos tropicales del norte de Colombia provienen de una sola matriz original y que el estado actual de estos es resultado de la fragmentación natural y antropogénica (Pennington *et al.* 2000). Esto

permite suponer que diferentes fragmentos de bosque seco tropical mantendrán cierto grado de similitud. Por tanto, la pregunta que guía esta investigación es: ¿Cuál es el grado de variación en la composición florística entre fragmentos remanentes de BST en el norte del Caribe colombiano? y ¿A qué componente de la diversidad beta puede ser atribuida la variación en la composición florística entre fragmentos de BST en la costa caribe de Colombia?

## Justificación

En la actualidad existe la necesidad de estudiar los fragmentos de BST existentes en el país para tratar de conservarlo (Pizano y García 2014), pues al alto grado de amenaza que sufre, se suman las deficiencias que presentan las estrategias para su conservación. Entre ellas se encuentran la baja representatividad en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas, la altísima relictualidad e inventarios taxonómicos extremadamente incompletos, entre otros aspectos (Pennington 2014). Se estima que sólo el 3% de los bosques secos del país están incluidos en áreas protegidas (Arango *et al.* 2003), todos ellos en la ecorregión del Caribe donde se encuentran los fragmentos de bosque mejor conservados (Pizano y García 2014).

A pesar de que el BST es uno de los ecosistemas más amenazados de nuestro país, es muy poco lo que se conoce sobre este, pues la investigación sobre este tipo de ecosistemas, de sus procesos y servicios que presta es apenas incipiente (Pennington 2012). No se cuenta con datos biológicos, ecológicos y sociales sólidos que nos permitan diseñar herramientas que aseguren la gestión integral del BST (Batiste 2014). Los estudios sobre este tipo de ecosistemas son muy importantes para que la conservación sea efectiva, tiene que estar basada en un conocimiento sólido sobre la identidad taxonómica, la distribución y la biología de los organismos (Pennington 2014).

Aunque para Colombia existen algunos trabajos relacionados con el BST, la mayoría de los estudios florísticos que se han desarrollado se han enfocado en hacer inventarios de alguna región en particular (análisis de diversidad alfa). Ejemplo de esto son los estudios sobre la flora del BST para la costa Caribe (Mendoza-C. 1999, Lowy 2000, Flórez y Etter 2003, Marulanda *et al.* 2003, Ruiz, Fandiño y Chazdon 2005, Repizo y Devia 2008, Linares y Orozco 2009, Carbonó-Delahoz y García-Q. 2010, García y Rivera 2010, Rodríguez *et al.* 2012, Rangel-

Ch. 2012, Rangel-Ch. *et al.* 2012, Herazo, Mercado y Mendoza 2017), los estudios sobre la flora del cañón del Chicamocha y Norte de Santander (Albesiano y Fernández 2006, Albesiano y Rangel 2006, Carrillo-Fajardo, Rivera-Díaz y Sánchez-Montaña 2007, Valencia-Duarte *et al.* 2012), los estudios sobre la flora del Valle del Cauca (González y Devia 1995, Adarve *et al.* 2010, Torres *et al.* 2012, Vargas 2012), los estudios sobre la flora del Tolima y Huila (Figuroa y Galeano 2007), y finalmente los estudios sobre la flora del valle del río Patía (Fernández-Pérez y Fernández 1992).

A la puntualidad de estos estudios se suma la falta de evidencia biológica verificable (exicados), que impide poner a prueba o revisar la identidad y características de lo reportado, lo que implica que la mayoría de los estudios realizados hasta el momento presentan un grado significativo de incertidumbre en cuanto a la identidad y las características de los taxones registrados, como se ha determinado en estudios con mamíferos colombianos (Gómez-Sandoval, Mojica-Corzo y Mejía-Egas 2017).

El presente estudio de diversidad beta en BST tiene la potencialidad de ser una herramienta visible para el manejo sostenible y conservación de la biodiversidad, para este tipo de ecosistema.

## Antecedentes

Un análisis sobre el estado del conocimiento del bosque seco tropical (Kattan *et al.* 2019) definió que en los últimos 40 años se han realizado alrededor de 180 estudios en el país, de los cuales la tercera parte (+/- 60) tuvieron como objeto las plantas y una proporción similar se ubicaron en la región Caribe colombiano. De los estudios florísticos que se desarrollaron en el Caribe Colombiano relacionados con el BST, la mayoría se enfocaron en hacer inventarios de alguna región en particular (análisis de diversidad alfa).

Lozano-C. (1986), comparó la flora del Parque Nacional Natural Tayrona, La Guajira, la serranía de La Macuira y los Medanos de Coro (Venezuela), utilizando listados preexistentes y exicados de herbarios, encontrando 781 especies de plantas con flores y pteridofitos. Luego Mendoza-C. (1999), analizó la estructura y riqueza florística de siete remanentes de BST en la región Caribe (Bolívar y Magdalena) y valle seco del río Magdalena (Tolima), encontrando 308 especies en total y un promedio de 60 especies. Seguidamente, Lowy (2000) generó el listado de la flora vascular terrestre del Archipiélago de San Andrés y Providencia, reportando 409 especies, producto de literatura y exicados. Flórez y Etter (2003) identificaron 73 especies de plantas en dos islas del archipiélago de San Bernardo (Bolívar) y Marulanda y colaboradores (2003), registraron 155 especies de plantas vasculares de un fragmento de bosque seco tropical, localizado en San Sebastián (Magdalena). Ruiz, Fandiño y Chazdon (2005), reportaron 72 especies de plantas leñosas para el BST de la isla de Providencia. Más tarde, Ruiz y Fandiño (2007, 2009) reportan 70 y 113 especies de plantas en esta isla, respectivamente. Repizo y Devia (2008), elaboraron una guía de campo para el reconocimiento y usos de árboles y arbustos del valle seco del río Magdalena y de la región Caribe colombiana e incluyeron algunos aspectos ecológicos.

Años mas tarde, Carbonó-Delahoz y García-Q. (2010), realizaron levantamientos dentro del PNN Tayrona, registrando 77 especies de plantas con flores características de enclaves secos de BST del norte del caribe colombiano. luego, García y Rivera (2010), inventariaron 200 especies de plantas con flores del BST en Aguachica-Cesar. Un trabajo reciente es el elaborado por Rodríguez y colaboradores (2012), en el cual presentaron 300 especies producto del inventario florístico de seis localidades de bosque seco en los departamentos de Atlántico y Bolívar en el Caribe colombiano. ese mismo año Rangel-Ch. (2012), elaboró la síntesis de la vegetación presente en la región caribe de Colombia con base en la composición florística y en aspectos estructurales y simultáneamente, Rangel-Ch. y colaboradores (2012), mediante información disponible (secundaria), documentaron la flora de algunos municipios de La Guajira, Cesar, Magdalena, Atlántico, Sucre y Córdoba. Tiempo después Olascuaga-Vargas y colaboradores (2016), realizaron la caracterización estructural y composición florística de la vegetación sucesional en un fragmento de BST en Toluviejo-Sucre, registrando 138 especies de plantas con flores; Sanmartín-Sierra y colaboradores (2016), analizaron la estructura y composición de la vegetación en dos fragmentos de BST en la Reserva Natural Sanguaré, San Onofre (Sucre), registrando 82 especies de plantas con flores y Herazo, Mercado y Mendoza (2017) caracterizaron la estructura y composición en fragmentos de BST ubicados en los Montes de María, departamento de Sucre, obteniendo como resultado el registro de 363 especies.

Estudios que analicen la variación en la composición de especies entre sitios (análisis de diversidad beta) en Colombia son pocos: Castellanos-Castro y Newton (2015), describieron cambios en la estructura y composición de 126 parcelas de vegetación diferenciadas en etapa sucesional y ubicadas a lo largo de un gradiente topográfico y de contenido de nutrientes en el suelo, en fragmentos de BST del Norte de Colombia y recientemente, Kattan y colaboradores (2019), exploraron algunos de los desafíos para elaborar planes de conservación que tengan en cuenta la diversidad beta, a través de un análisis del estado del conocimiento y los patrones de la diversidad beta a escala de Colombia.

## Marco Teórico

### Bosque Seco Tropical

#### Definición

Son diversas las definiciones de BST (Pennington 2014), todo depende desde la perspectiva con la que se aborde (climática, biogeográfica, ecológica, entre otras). De acuerdo con el sistema de clasificación de zonas de vida Holdridge, los bosques secos tropicales y subtropicales se encuentran en áreas donde la temperatura anual es mayor a 17° C y la evapotranspiración supera a la precipitación, la cual está entre 250 y 2000 mm por año (Holdridge 1967, Murphy y Lugo 1986). También son considerados un bioma dado que representa un conjunto de ecosistemas muy similares entre sí por su fisionomía y vegetación (Hernández-Camacho 1992). En el sentido más amplio, el BST es simplemente un bioma forestal que ocurre en tierras bajas de zonas tropicales y que se caracteriza por presentar una estacionalidad marcada de lluvias con varios meses de sequía (Mooney *et al.* 1995). De manera alternativa, se puede definir como un tipo de vegetación que experimenta un periodo de sequía de al menos 5 o 6 meses con procesos ecológicos marcados por esta estacionalidad (Pennington *et al.* 2006).

En un sentido más estricto, autores como Sánchez-Azofeifa *et al.* (2005) definen al BST como un tipo de vegetación dominado por árboles deciduos en el cual al menos el 50% de las especies vegetales presentes son tolerantes a la sequía, la temperatura promedio anual es igual o superior a 25° C, la precipitación anual total es de 700 a 2000 mm, y hay tres o más meses de sequía (<100 mm) al año. Otra definición establece que el BST se caracteriza por presentar una evapotranspiración potencial que supera a la precipitación, una temperatura anual promedio igual o mayor a 17° C, y una precipitación anual entre 250 a 2000 mm (Dirzo *et al.* 2011).

En tanto que una definición más ampliada y actual de BST, la cual incluye bosques de tierras bajas con una fuerte estacionalidad de lluvias (Pizano y García 2014).

Pero, independiente de una definición específica, la característica más típica del bosque seco tropical es la estacionalidad marcada de lluvias que incluye varios meses de sequía (Gentry 1995, Pennington *et al.* 2009, Dirzo *et al.* 2011). Dicha estacionalidad limita la productividad primaria y la biodiversidad de plantas, las cuales son menos altas en este bioma que en bosques tropicales más húmedos (Pennington *et al.* 2000). Al mismo tiempo, esta estacionalidad ha resultado en una serie de adaptaciones morfológicas, fisiológicas, y de comportamiento de plantas, animales, hongos y organismos del suelo, que determina los procesos ecosistémicos de estos bosques como la productividad y el ciclaje de agua, nutrientes y carbono (Pennington *et al.* 2009, Dirzo *et al.* 2011).

#### Distribución mundial

Se estima que quedan un poco más un millón de kilómetros cuadrados de BST a nivel mundial (Miles *et al.* 2006, Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010). Más de la mitad (54,2%) se encuentra en Sur América, y el resto del área está dividida entre Norte y Centro América, África y Eurasia, con una pequeña proporción (3,8%) en Australasia y Asia suroriental (Miles *et al.* 2006). El BST en Sur América está presente en Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y Brasil, con las mayores extensiones continuas en Bolivia y Brasil (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010). Se encuentra en áreas relativamente planas con suelos de fertilidad intermedia y pH moderado, que presentan una baja pérdida de nutrientes por lixiviación y desarrollo pedogénico (Ratter *et al.* 1978, Vargas y Allen 2008, Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010).

## Distribución Neotropical

Los bosques secos se distribuyen en el Neotrópico desde el noroccidente de México hasta el norte de Argentina y el suroriente de Brasil. Están distribuidos en unidades biogeográficas que a pesar de ser consideradas independientes (Hueck 1978, Cabrera y Willink 1980) se han definido como el mismo bioma de distribución amplia (Pennington *et al.* 2000, Pennington *et al.* 2006, Linares-Palomino *et al.* 2011).

Según los fósiles y los datos climáticos históricos, el BST es un bioma relativamente antiguo que surgió durante el Eoceno medio en Norte América (Pennington *et al.* 2009) y se expandió y contrajo con las variaciones climáticas del Pleistoceno (van der Hammen y Absy 1974, Haffer 1982, Prance 1982, Connor 1986, Caetano y Naciri 2011) se piensa que el BST alcanzó su mayor extensión en Sur América durante los periodos secos de contracción de los bosques en el Pleistoceno, cuando era muy extenso en el occidente de Brasil/Argentina y Paraguay, pero ocurría en regiones discontinuas en el resto del continente, desde la catinga brasilera hasta el norte de los valles interandinos de Perú, Bolivia, Ecuador y Colombia (Prado y Gibbs 1993, Prado 2000, Pennington *et al.* 2009, Caetano y Naciri 2011, Linares *et al.* 2011).

En la actualidad, el BST está representado por núcleos florísticos que son el resultado de la fragmentación y vicarianza del BST que existía durante el Pleistoceno (Pennington *et al.* 2000). Inicialmente 23 núcleos florísticos de BST se han establecido para el Neotrópico (Linares-Palomino *et al.* 2011). A nivel regional, estos 23 núcleos se agrupan, por similitud florística, en cuatro grandes regiones de bosque seco: el Caribe/Mesoamérica, los Andes (excluyendo a Bolivia), el sur de Sur América, y Brasil y recientemente se han reorganizado en 12 grupos florísticos (Dryflor 2016).

## Presencia en Colombia

Según Pennington (2014), Colombia es un país privilegiado para estudiar el BST, ya que en nuestro país este ecosistema existe en seis regiones biogeográficas diferentes: el valle del río Patía en el sur del valle geográfico del Cauca, el valle del río Cauca, el alto y medio valle del río Magdalena, Santander y Norte de Santander, la costa Caribe, y la Orinoquía. Esto quiere decir que a pesar de que el BST comparte características similares como una fuerte estacionalidad de lluvias en estas seis regiones, los suelos y la estacionalidad climática varían, y como consecuencia su composición vegetal, animal, fungal y microbiana. Adicionalmente en Colombia se unen elementos biológicos del BST del Caribe y México en el norte, como del BST de Ecuador, Brasil y Bolivia en el sur, lo cual indica una biogeografía muy interesante.

Desde el punto de vista biogeográfico, estas seis regiones difieren en cuanto a su origen evolutivo y la composición de especies que los conforman (Pennington *et al.* 2009). En la región Caribe el BST está presente en la franja costera que incluye los bosques insulares de Tierra Bomba, Islas del Rosario, San Bernardo, San Andrés, Providencia y Santa Catalina (Rodríguez *et al.* 2012). En la región Norandina los bosques secos están en la zona norte de la cordillera Oriental en las inmediaciones de Cúcuta, los valles de Convención y Ocaña y el valle medio del río Chicamocha (Valencia-Duarte *et al.* 2012). Mientras tanto, el BST de la región del río Magdalena abarca las llanuras de la franja adyacente al río Magdalena en los departamentos del Huila, Cundinamarca y Tolima (Figueroa y Galeano 2007). Así mismo, en el valle geográfico del río Cauca el BST está representado por los valles interandinos del río Cauca que van desde el sur del departamento del Valle del Cauca hasta Antioquia en el norte (Arcila-Cardona *et al.* 2012, Torres *et al.* 2012, Vargas 2012). Más al sur también hay bosque seco en el valle del río Patía en los departamentos de Nariño y Cauca. Finalmente, en los Llanos hay bosques caducifolios que han sido clasificados como BST en el piedemonte llanero en los departamentos de Arauca y Meta (Galán de Mera *et al.* 2006), y en los afloramientos rocosos del

escudo Guayanés en el departamento del Vichada en lo que se conoce como el Andén Orinoqués (Espinal y Montenegro 1963, Castro-Lima 2013). Estos bosques ocurren bajo condiciones de precipitaciones mucho más altas comparadas a las otras regiones donde ocurre el BST (al menos 2,500 mm al año), sin embargo, presentan estrés hídrico por ocurrir sobre suelos arenosos que no retienen la humedad (Castro 2003). Como consecuencia, comparten varias especies de plantas con el BST en otras regiones del país (Galán de Mera *et al.* 2006, Castro-Lima 2013).

Como resultado de las presiones de selección asociadas a una estacionalidad marcada, el BST presenta niveles muy altos de endemismo y de diversidad beta (diferencia en diversidad de especies en pequeñas escalas geográficas), lo que quiere decir que la alta biodiversidad asociada al BST tiene una distribución geográfica restringida típica de cada localidad donde existe este bioma (Dirzo *et al.* 2011). La combinación de esta concentración de especies endémicas y una alta biodiversidad de plantas y animales hace que los BST sean de altísima prioridad para la conservación (Dirzo y Raven 2003).

### Fragmentación

Por estas condiciones favorables de clima y suelos, históricamente el BST ha soportado a grandes poblaciones de humanos (Ewel 1999, Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005) por lo cual en la actualidad es considerado como uno de los biomas tropicales más amenazados (Janzen 1988). De hecho, los análisis espaciales demuestran que aproximadamente el 97% del BST que queda actualmente está amenazado por factores antropogénicos como la fragmentación, la expansión agrícola, la ganadería, el fuego y la minería (Miles *et al.* 2006); lo que antes era un bosque abundante que cubría grandes áreas discontinuas desde México hasta el norte de Argentina, ahora sólo existe en pequeños fragmentos aislados (Fajardo *et al.* 2005, Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010).

La distribución actual del BST está directamente relacionada con los procesos de deforestación y colonización que se han desarrollado desde las primeras ocupaciones humanas hace 14,500 años en el país (van der Hammen 1992, Etter *et al.* 2008). Por ejemplo, la intensificación de la agricultura en las zonas del Caribe, los Andes y el valle del Cauca hace 2000 años permitió el establecimiento de culturas y crecimiento poblacional que resultó en la deforestación de grandes áreas de coberturas naturales incluyendo el BST (Melo 1998, Etter *et al.* 2008).

Los registros arqueológicos demuestran que, en zonas estacionales como el Caribe, los valles del Magdalena y del Cauca, y la región del Chicamocha, se utilizaban el fuego y las hachas de piedra para sembrar cultivos rotatorios por medio de tala y quema (Tovar 1993). Durante la época de la conquista la población indígena decreció significativamente, pero se inició la ganadería, la cual se expandió en el Caribe y las regiones andinas y del Orinoco (Etter *et al.* 2008). Esta introducción de ganado bovino a las zonas de bosque seco en la región del Caribe y los valles del Cauca y Magdalena fue la principal causa de transformación del BST (Díaz 2006). Como consecuencia, para finales del siglo XX, el bosque seco se había reducido aproximadamente a un 10%, ya que se había sido reemplazado por pastizales, campos agrícolas y asentamientos humanos (Díaz 2006).

La tendencia de rápida transformación de BST ha continuado persistentemente. En la actualidad se le suman a la agricultura y a la ganadería presiones como la minería, el desarrollo urbano y el turismo (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010), lo cual ha resultado en que el BST en Colombia no sólo este completamente fragmentado, sino que además se encuentre en estados sucesionales intermedios, rodeado por matrices de transformación (Miles *et al.* 2006, Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010, Pizano y García 2014).

## Medida de la diversidad biológica

Los estudios sobre medición de biodiversidad se han centrado en la búsqueda de parámetros para caracterizarla como una propiedad emergente de las comunidades ecológicas, relacionada con el espacio, lo que la permite descomponer en gamma, beta y alfa, para su comprensión. Según Whittaker (1972), la diversidad gamma es la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un paisaje, resultante tanto de las diversidades alfa como de las diversidades beta; la diversidad beta es el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje y la diversidad alfa es la riqueza de especies de una comunidad particular a la que consideramos homogénea. Es en ese intento de encontrar un patrón de medida de validez universal capaz de ofrecer estimaciones comparables de diversidad biológica, por lo que se describen diferentes índices.

### Análisis de diversidad Beta

El concepto de diversidad  $\beta$  también tiene gran relevancia en ecología y biogeografía para comprender, cuantificar y valorar la diversidad biológica, y puede considerarse como un concepto clave para entender el funcionamiento de los ecosistemas, para la conservación de la biodiversidad y para el manejo de los ecosistemas (Legendre *et al.* 2005), aunque antes ya se había definido como “la magnitud de cambio en la composición de las especies a lo largo de un gradiente ambiental o entre diferentes comunidades en un paisaje” (Whittaker 1977).

Para algunos autores (Vellend 2001, Moreno y Rodríguez 2010; Anderson *et al.* 2011), el recambio de especies es el cambio en la composición y estructura de las comunidades de una unidad de muestreo a otra a lo largo de un gradiente espacial,

temporal o ambiental. Para Tuomisto (2010, 2011) el recambio de especies incluye a todo un subgrupo de medidas de disimilitud o diferenciación en la composición de especies que pueden expresarse en función de la partición aditiva de la diversidad gamma.

La diversidad  $\beta$  puede entenderse como el resultado de dos (2) fenómenos (Jost 2007): la diferenciación en la composición de especies (turnover o recambio) y el anidamiento entre comunidades con diferente número de especies. Contrario al anidamiento, el recambio implica la sustitución de unas especies por otras como consecuencia del arreglo espacial o de restricciones espaciales y/o históricas.

Baselga (2010) mide la diversidad  $\beta$  total para un conjunto de comunidades con el índice de similitud de Sørensen ( $\beta_{sor}$ ), con el cual se puede describir la diferenciación espacial y las diferencias en riqueza de especies entre las comunidades (Koleff *et al.* 2003). El principal aporte de Baselga (2010) es que logra dividir esta diversidad  $\beta$  total en 2 componentes independientes: 1) la diferenciación en la composición de especies, medida con el índice de Simpson ( $\beta_{sim}$ ), que describe la variación sin la influencia de gradientes de riqueza y 2) el anidamiento ( $\beta_{nes}$ ).

Baselga (2010) propone el índice  $\beta_{nes}$  para el componente de anidamiento con el siguiente razonamiento: cuando dos comunidades presentan la misma riqueza de especies, no existe anidamiento entre ellas, por lo que la diversidad  $\beta$  deberá ser originada por diferencias en la composición de especies. En estas circunstancias, el resultado de  $\beta_{sor}$  y  $\beta_{sim}$  es el mismo. Sin embargo, cuando las comunidades presentan un número diferente de especies, el resultado de ambos índices ya no es el mismo; por lo tanto, no toda la diversidad  $\beta$  será originada por diferencias en composición de especies y esto significa que el factor de anidamiento se encuentra

presente. Baselga (2010) aplica una partición aditiva de la diversidad  $\beta$ , tanto para pares de sitios como para múltiples sitios.

#### Diversidad Beta en el Neotrópico

Los trópicos soportan más de 200,000 especies de plantas con flores, incluyendo muchas especies de árboles (Prance *et al.* 2000). Sin embargo, incluso entre diferentes áreas geográficas, la composición de las especies puede variar dramáticamente. Para las selvas tropicales de África, Asia y las Américas que tienen más de 106 km<sup>2</sup> de tamaño, la diversidad global o gamma varía de unas 30,000 a 120,000 especies de plantas con flores (Groombridge 1992).

Está bien establecido que parcelas forestales más pequeñas que varían de 0.001 a 0.01 km<sup>2</sup> en el área contienen de 30 a 300 especies de árboles (alfa diversidad). Hay menos información disponible para la diversidad beta, que describe cómo la composición de las especies varía de un área a otra (Ter Steege *et al.* 2000).

En un análisis realizado por Condit y colaboradores (2002) en diversidad beta de bosques tropicales, comparan la composición de especies de parcelas forestales ubicadas a distancias de 10<sup>-1</sup> a 10<sup>3</sup> km en Panamá (sur de Mesoamérica), Ecuador y Perú (Amazonas occidental). Este tipo de análisis es fundamental para los conceptos que controlan la diversidad en las comunidades ecológicas. El recambio de especies puede reflejar procesos determinantes, como las adaptaciones de las especies a las diferencias en clima o sustrato, o puede resultar de una dispersión limitada junto con la especiación, respuesta retardada al cambio climático u otros efectos históricos. Es quizás más importante, la diversidad beta que la diversidad alfa para la conservación, porque la rotación de las especies influye en la diversidad a grandes escalas.

Hubbell (2001) y Harte y colaboradores (1999a, 1999b) han derivado teorías que relacionan la rotación de especies con la distancia a las relaciones entre áreas y la

riqueza total de especies. En bosques muy ricos del neotrópicos, estas teorías pueden permitirnos interpolar la rotación de especies y estimar la distribución y diversidad de las especies a escalas relevantes para la conservación, incluso con los datos escasos de parcelas forestales que están actualmente disponibles (Condit *et al.* 2002).

Qian y colaboradores (2005) sugieren que el predominio general de la distancia sobre el medio ambiente en la diversidad beta, sugiere que la historia y la geografía han tenido una fuerte influencia en la diversidad regional de estas floras templadas (este de Asia y este de Norteamérica). La mayor diversidad beta en el Neotrópico refleja, presumiblemente, una mayor variación espacial en la geología y el clima y un retraso en la recuperación de los bosques después de las marcadas variaciones temporales en el clima durante el último ciclo glacial (Duivenvoorden *et al.* 2002)

Hughes y colaboradores (2013), afirman que independientemente de las diferencias detalladas en el tiempo y las trayectorias de la diversificación de especies y sus causas subyacentes en diferentes biomas neotropicales, la evidencia combinada en todos los linajes de plantas neotropicales sugiere fuertemente que las altas tasas de recambio de especies pueden haber sido el sello distintivo de la dinámica evolutiva de las plantas en el Neotrópico a través de gran parte del Cenozoico, y esa fracción muy alta, pero todavía no cuantificada, de la diversidad de especies existentes se remonta al Mioceno Medio-Tardío.

Una vez más, estos trabajos proporcionan indicadores interesantes sobre la idea de una alta rotación de especies y una preponderancia de Mioceno Medio y Tardío y una posterior diversificación de la diversidad de especies existentes. Los avances metodológicos en la estimación de las tasas de especiación, extinción y diversificación neta, tanto del registro fósil como de las filogenias, indican el camino para probar estas ideas a fondo en los próximos años (Hughes *et al.* 2013).

## **Hipótesis**

Considerando el bosque seco tropical del norte de Colombia como una unidad biogeográfica, sobre la base de compartir ancestralmente la biota (Pennington *et al.* 2000, 2006, 2009, Linares-Palomino *et al.* 2011) y caracterizada por presentar ensamblajes florísticos particulares con alta rotación de especies (Dryflor 2016), para este trabajo la hipótesis fue que, entre los fragmentos de bosque seco tropical de la región norte del Caribe colombiano estudiados, habría una alta diferenciación en la composición florística y por consiguiente, alta diversidad beta.

## **Objetivos**

### **Objetivo General**

Analizar el grado de cambio (diversidad beta) en términos de composición florística y estructura de la vegetación entre cuatro fragmentos de BST en la región norte del Caribe colombiano.

### **Objetivos Específicos**

Caracterizar la composición florística en cuatro fragmentos de BST en la región norte del Caribe colombiano.

Evaluar la estructura de la vegetación en cuatro fragmentos de BST en la región norte del Caribe colombiano.

Estimar la diversidad beta entre cuatro fragmentos de BST en la región norte del Caribe colombiano.

## **Metodología**

### **Muestreos**

Se analizaron los datos obtenidos de los muestreos realizados entre septiembre del 2018 y junio del 2019 en cuatro fragmentos del BST en el norte del Caribe de Colombia (Figura 1). Los sitios se escogieron utilizando mapas nacionales de coberturas de la tierra (IDEAM, 2015a) y considerando su localización en la región, la homogeneidad en la cobertura y la accesibilidad para el desarrollo del trabajo (seguridad, garantía de acceso y movilidad). Se ubicaron a distancias de 20 a 200 km entre sí en matrices de más de 300 ha de BST con historias de intervención similares (remanentes de bosque fragmentado, áreas de ganadería y cultivos abandonados) en lugares que hoy están dedicados a la protección de la biodiversidad. El clima en la región de estudio es cálido semiárido (clasificación de Caldas-Lang), con una precipitación media anual entre 1.000 y 1.500 mm en un patrón bimodal de máxima pluviosidad en octubre, una temperatura media anual que oscila entre 26 y 28 °C y una máxima de 34 °C (IDEAM, 2015b). Los sitios de muestreo fueron: 1) la reserva Miramar, a 180 m s.n.m., en jurisdicción del municipio de Dibulla (departamento de La Guajira), denominado GUA, con un relieve de colinas bajas en estribaciones de la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM), surcado por corrientes permanentes de agua e inmerso en una zona de ganadería y cultivos transitorios; 2) en inmediaciones del Parque Nacional Natural Tayrona (departamento de Magdalena), a 50 m s.n.m., denominado MAG, con relieve de laderas y cauces de quebradas intermitentes en las estribaciones noroccidentales de la SNSM en un área de amortiguación del parque natural con indicios de ganaderías; 3) en la reserva El Palomar, municipio de Piojó (departamento del Atlántico), a 200 m s.n.m., denominado ATL, de relieve quebrado con pendientes moderadas y cauces de quebradas intermitentes, rodeado de fincas ganaderas y cultivos transitorios; (4) en la hacienda El Ceibal, municipio de Santa Catalina (departamento de Bolívar), a 40 m s.n.m., denominado BOL, de relieve plano con presencia de colinas bajas e influido por inundaciones temporales del Canal del Dique en un área de fincas ganaderas.

Este trabajo está inmerso en el proyecto de investigación “Composición florística y estructura de la vegetación en fragmentos de bosque seco tropical del Caribe colombiano” Financiado con recursos aportados por la convocatoria FONCIENCIAS 2017, de la Vicerrectoría de Investigación - Universidad del Magdalena, por lo tanto, los sitios en los que se ejecutaron los levantamientos corresponden con los mismos escogidos para el desarrollo de este proyecto. En los sitios seleccionados (Figura 1), se aplicó la metodología de transectos de Gentry (1982), según lo propuesto por el Instituto Humboldt para el muestreo de plantas leñosas (Villareal *et al.* 2006) con algunas modificaciones. En cada sitio se eligió una zona homogénea en su fisonomía, en la que se trazaron diez parcelas de 2 m x 50 m para un total de 1000 m<sup>2</sup> correspondiente a 0.1 ha. En los levantamientos de los sitios, se registraron todos los individuos leñosos de diámetro  $\geq 1$  cm a la altura del pecho (DAP = 1.3 m de la base) o de perímetro  $\geq 3.15$  cm a la altura del pecho (CAP = 1.3 m de la base), tomada como medida de área basal, lo que permitió estimar índices comparables.

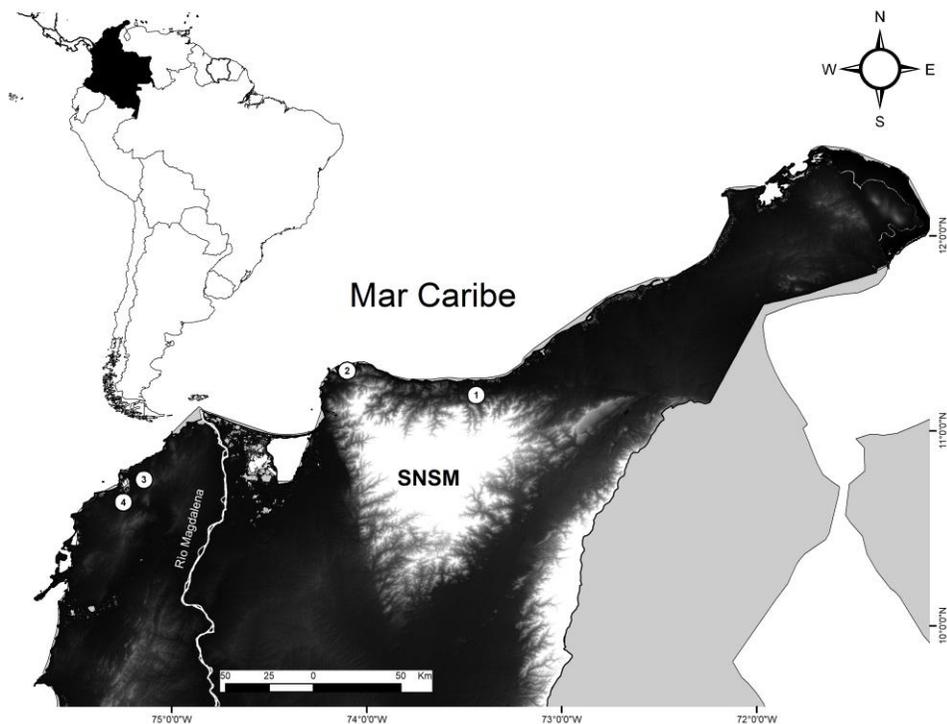


Figura 1. Localización de los fragmentos de BST seleccionados como sitios de muestreo para la realización del presente estudio. (1) GUA = La Guajira, (2) MAG = Magdalena, (3) ATL = Atlántico y (4) BOL = Bolívar.

Las plantas se identificaron en campo, pero para posterior comprobación se tomaron fotografías y muestras botánicas, prensadas y procesadas según los estándares establecidos y se alcoholizaron para asegurar su preservación y traslado, se corroboraron mediante bibliografía, comparación con ejemplares de herbario, consulta de especialistas y de plataformas virtuales del Herbario Nacional Colombiano - COL (<http://www.biovirtual.unal.edu.co>), Herbario Universidad de Harvard - GH (<http://huh.harvard.edu>), Jardín Botánico de New York - NY (<http://www.nybg.org>), Jstor Plant Science (<https://plants.jstor.org/>), The Plant List (<http://www.theplantlist.org/>) y Tropicos (<http://www.tropicos.org>).

Las muestras generadas se depositaron en una colección legalmente constituida de representación geográfica regional como lo es el Herbario Universidad del Magdalena – UTMC (Thiers 2020), bajo la numeración seriada E. Carbonó y se recolectaron bajo el permiso marco de recolección de especímenes silvestres de la diversidad biológica con fines de investigación científica no comercial No.1293 de 2013 expedido por la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales-ANLA, otorgado al proyecto de investigación “Composición florística y estructura de la vegetación en fragmentos de bosque seco tropical del Caribe colombiano”, financiado por Vicerrectoría de Investigación - Universidad del Magdalena, mediante convocatoria FONCIENCIAS 2017.

### **Análisis Estadístico**

Con el propósito de evaluar la completitud del muestreo, se estimó la cobertura del muestreo (¿qué proporción de la comunidad o ensamble está representada en las especies registradas?) haciendo uso del estimador de cobertura ( $\hat{C}_n$ ) propuesto por Chao y Jost (2012), para cada relicto. Este análisis se realizó haciendo uso del paquete estadístico en línea iNEXT (Chao *et al.* 2016). Se debe tener en cuenta que

la cobertura de un muestreo varía de 1 a 100%; cuando esta toma valores cercanos a 100%, el muestreo es completo con respecto a la técnica utilizada.

Con el objeto de evaluar la estructura de la vegetación en los fragmentos, cada valor de CAP se transformó a DAP y luego a área basal mediante la ecuación  $AB = \pi/4(DAP)^2$  (Franco-Roselli *et al.* 1997). Se calculó el Índice de Valor de Importancia (IVI) para las especies, sumando los parámetros estructurales de densidad (DER), frecuencia (FER) y la dominancia (DOR) relativas (Finol 1976), el cual es un estimativo de cuán dominante es cada especie con respecto a la totalidad de las especies registradas en el muestreo. Con el Índice de Valor de Importancia (IVI) se midió el aporte de frecuencia, densidad y dominancia relativa de las especies leñosas, como una forma de analizar la estructura y composición de la flora leñosa. El Índice de valor de importancia (Stiling 1999) está compuesto por la suma de la densidad, frecuencia y dominancia relativas. Su máximo valor es de 300, e indica la importancia estructural de una especie en particular respecto a la comunidad florística muestreada, y se calcula con la siguiente fórmula:  $IVI = DER + DOR + FER$ , donde  $IVI =$  Índice de Valor de Importancia,  $DER =$  Densidad Relativa,  $DOR =$  Dominancia Relativa y  $FER =$  Frecuencia Relativa. La densidad relativa se refiere al porcentaje de la suma de todas las “ocurrencias” de una especie en particular respecto a la sumatoria de las ocurrencias de todas las especies de la misma comunidad o parcela. Se calcula de la siguiente manera:  $DER = (E_i / \Sigma E) \times 100$ , dónde:  $DER =$  Densidad Relativa,  $E_i =$  Numero de ocurrencias de la especie  $i$ ,  $\Sigma E =$  Número total de individuos. La dominancia relativa se expresa como valor relativo de la sumatoria de las áreas basales de la siguiente manera:  $DOR = (\Sigma AB_i / \Sigma AB) \times 100$ , dónde:  $DOR =$  Dominancia relativa de la especie  $i$ ,  $\Sigma AB_i =$  Sumatoria de las áreas basales de la especie  $i$ ,  $\Sigma AB =$  Sumatoria de las áreas basales de todas las especies en la muestra. El área basal se calcula elevando al cuadrado el DAP de cada individuo, y multiplicando el resultado por la constante 0.7854. El área basal se expresa en  $cm^2$ . La frecuencia relativa de las especies mide su dispersión dentro la comunidad vegetal.  $FER = (F_i / \Sigma F) \times 100$ , dónde:  $FER =$  Frecuencia relativa de

la especie  $i$ ,  $F_i$  = Número de cuadrantes donde la especie  $i$  ocurre,  $\Sigma F$ = Sumatoria total de ocurrencias de todas las especies en todos los transectos.

Para evaluar la distribución de los individuos por tamaños se construyeron intervalos de clase a partir del DAP mediante la ecuación  $C = (X_{\text{Máx.}} - X_{\text{Min.}}) / m$ , donde  $C$  = amplitud del intervalo;  $m = 1 + 3.3 \log N$ ;  $N$  = No. de individuos (Rangel-Ch. y Velásquez 1997).

La evaluación de la estructura vertical de la vegetación se hizo a partir de los datos de altura por individuo y de acuerdo con los estratos propuestos por Rangel y Lozano (1986): Rasante <0.3m; herbáceo 0.31–1,5 m; arbustivo 1.51–5 m; subarbóreo o de arbolitos 5.1–12 m; arbóreo inferior 12.1–25 m; arbóreo superior >25 m. Se elaborará el perfil de alturas de las especies presentes en el sitio muestreado. Se incluyen los datos de altura promediados por especies para brindar una aproximación al estado real de la vegetación en cada sitio de estudio.

Con el fin de determinar la estructura, se analizó la diversidad en los sitios de muestreo mediante el uso de los índices de diversidad alfa verdadera ( $\alpha$ ), expresados en los números efectivos de especies propuestos por Jost (2006). Se tomaron en cuenta tres medidas de diversidad,  $q_0$  que representa la riqueza de especies y es insensible a las abundancias.  $q_1$  es el exponencial del índice de Shannon, donde todas las especies son incluidas con un valor proporcional a sus abundancias dentro de la comunidad. Por último,  $q_2$  es el inverso del índice de Simpson, esta toma en cuenta la frecuencia de las especies más abundantes en la comunidad.

Vellend (2001) concuerda con lo expuesto por Anderson y colaboradores (2011), al distinguir dos tipos de diversidad  $\beta$ : rotación y variación. Ambos tienen claras raíces históricas en la conceptualización original de Whittaker (1960, 1972): *i*) La noción de diversidad  $\beta$  como recambio y tiene como idea central medir el cambio en la estructura de la comunidad de una unidad de muestreo a otra a lo largo de un gradiente espacial, temporal o ambiental (direccional). *ii*) La noción de variación en la estructura de la comunidad entre un conjunto de unidades de muestra dentro de una extensión espacial o temporal dada, o dentro de una categoría dada de un factor (como un tipo de hábitat o tratamiento experimental. La variación se mide entre todos los pares posibles de unidades, sin referencia a ningún gradiente o dirección en particular (no direccional), y tiene una correspondencia directa con la dispersión multivariada o la variación en la estructura de la comunidad (Legendre *et al.* 2005).

Para comparar la similitud florística cualitativa entre los fragmentos estudiados se calculó el coeficiente de similitud de Sørensen, basado en presencia/ausencia de especies y con las abundancias se calculó el índice de similitud de Morisita Horn (cuantitativa). El coeficiente de similitud de Sørensen (Czekanovski-Dice-Sørensen), es un índice de carácter cualitativo, el cual se considera como la medida inversa a la diversidad Beta ( $Beta = 1 - Sørensen$ ) y relaciona el número de especies en común con la media aritmética de las especies en dos sitios (Magurran 1988). El intervalo de valores para este índice va de cero cuando no hay especies compartidas entre dos sitios, hasta uno cuando los dos sitios tienen la misma composición de especies. El índice de Morisita-Horn, es un índice de carácter cuantitativo, el cual es considerado como una medida directa del cambio de especies entre dos sitios ( $Beta = Morisita-Horn$ ), está fuertemente influenciado por la riqueza de especies y el tamaño de las muestras, y tiene la desventaja de que es altamente sensible a la abundancia de la especie más abundante (Magurran 1988, Baev y Penev 1995). El intervalo de valores para este índice va de cero cuando dos sitios tienen la misma composición de especies, hasta uno cuando no hay especies compartidas entre los dos sitios.

La diversidad  $\beta$  (relación de la composición florística) de los fragmentos se exploró mediante un análisis de ordenación Bray-Curtis (1957), no direccional. A manera complementaria, se generaron los respectivos Dendrograma de disimilaridad y un NMDS (por sus siglas en inglés, Non-Metric MultiDimensional Scaling). La Beta o recambio espacial de especies entre sitios (direccional) podría ir desde un verdadero remplazo hasta patrones de anidamiento, donde los ensamblajes empobrecidos estarían formados por subconjuntos de especies de los ensamblajes más ricos (Baselga 2010). Para explorar este patrón, se realizó un análisis del cambio espacial de la diversidad beta, estimando las tasas de recambio según los índices propuestos por Baselga (2010), los cuales analizan el disimilaridad total ( $\beta_{sor} = \beta_{sim} + \beta_{nes}$ ) en dos componentes: remplazo de especies ( $\beta_{sim}$ ) y disimilaridad derivada de anidamiento ( $\beta_{nes}$ ). Valores obtenidos mediante índices propuestos por Carvalho y colaboradores (2012), descomponen la diversidad beta total ( $\beta_{cc}$ ) en remplazo de especies relativizadas ( $\beta_{-s}$ ) y diferencia de riqueza de especies relativizadas ( $\beta_{rich}$ ), también se hallaron.

En concreto, se utilizaron estos índices para explorar los patrones de beta diversidad entre pares de sitios de muestreo (pairwise dissimilarities,  $n = 2$ ), generando una distribución de valores para cada combinación de dos niveles (noción direccional). Con el fin de detectar la existencia de verdadero anidamiento, se aplicó *NODF* (por sus siglas en inglés, Nestedness Metric based on overlap and decreasing fill), medida propuesta por Almeida-Neto y colaboradores (2008). Adicionalmente se corrieron los datos mediante múltiples sitios (multiple-site dissimilarities,  $n > 2$ ), para corroborar el patrón observado. Para la ejecución de los análisis se utilizaron los paquetes *betapart* 1.5.1 (Baselga *et al.* 2018) y *Vegan* 2.5-6 (Oksanen 2019) ejecutados en el programa R versión 3.6.2 (R Development Core Team 2019).

## Resultados

### Complejidad del muestreo

La cobertura del muestreo de plantas con flores presentes en cuatro fragmentos de bosque seco tropical del caribe colombiano fue alta para cada uno de los fragmentos estudiados ( $\hat{C}_n > 0.96 = 96\%$ ). Todas las curvas generadas para cada fragmento analizado intentan formar una asíntota y el fragmento Bolívar presentó el menor porcentaje de cobertura del muestreo, permitiendo interpolar los demás fragmentos hasta este nivel; lo que demuestra que el método utilizado y el esfuerzo de muestreo fueron adecuados para obtener una buena estimación de la diversidad en cada uno de los sitios (Figura 2).

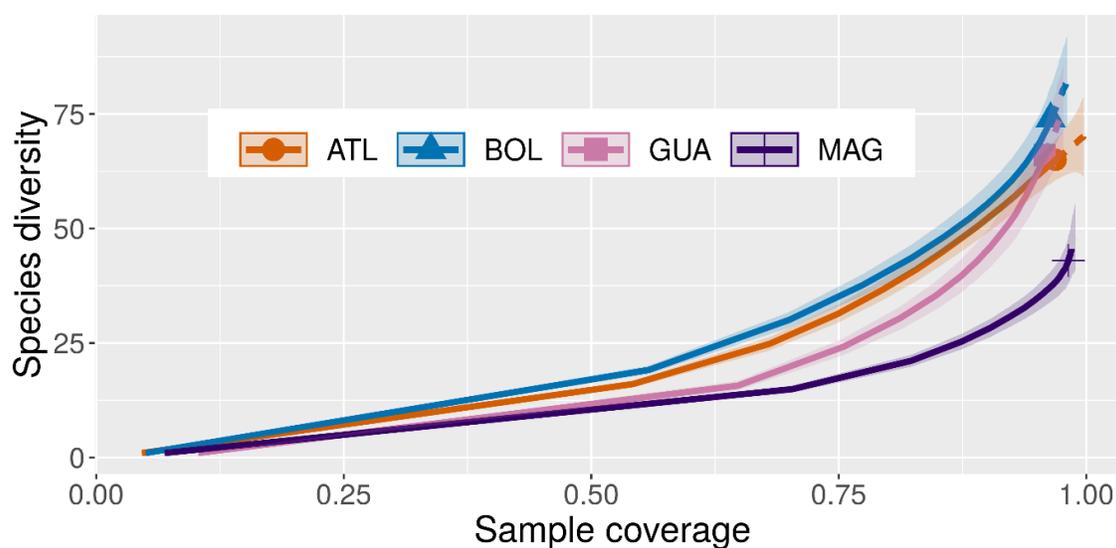


Figura 2. Curva de muestreo de extrapolación (líneas punteadas) y rarefacción (líneas continuas) basada en cobertura del muestreo de plantas con flores presentes en cuatro fragmentos de BST del caribe colombiano. Diversidad calculada al 95% de intervalo de confianza (Bootstrap=50 repeticiones).

### Composición

En total, se registraron 1977 individuos con  $DAP \geq 1$  cm, correspondientes a 166 especies, pertenecientes a 55 familias de plantas con flores en cuatro fragmentos

de BST del caribe colombiano. En la Tabla 1 se presentan los resultados de los valores de la composición florística, por cada fragmento de BST muestreado.

Tabla 1. Composición florística registrada en fragmentos de BST del caribe colombiano.

Fragmento	Especies	Géneros	Familias
Atlántico	65	57	26
Bolívar	74	71	32
La Guajira	66	61	35
Magdalena	43	39	20

En los cuatro levantamientos realizados (Anexo 1), la familia de mayor riqueza específica fue Fabaceae (28 spp.), seguida de Rubiaceae (12 spp.), Malvaceae (10 spp.), Bignoniaceae (8 spp.) y Capparaceae (8 spp.).

*Astronium graveolens*, *Bursera simaruba* y *Acacia polyphylla* se encontraron en todos los fragmentos; 109 especies solo en alguno de ellos, 35 en dos y 19 en tres (Anexo 1).

Se registraron especies poco frecuentes en la región, como *Homalolepis cedron* y *Pterygota colombiana* para el fragmento ubicado en el departamento La Guajira (Anexo 1).

Se referencian especies (Anexo 1) típicas de sectores secos y que en general corresponden a la flora característica del ecosistema de BST dominante en el cinturón árido pericaribeño (Pizano y Garcia 2014). Las familias presentes y con mayor riqueza específica son comunes en la mayoría de los bosques secos de Colombia, donde la familia con mayor representación es Fabaceae y otras son Rubiaceae, Malvaceae, Bignoniaceae y Capparaceae; esto de acuerdo con lo encontrado en levantamientos realizados en otras áreas secas del Caribe

colombiano (Mendoza 1999, Phillips y Miller 2002, Carbonó y García-Q. 2010, Rangel-Ch. 2012, Rodríguez *et al.* 2012, Herazo *et al.* 2017).

### Abundancia

En total, para los cuatro fragmentos estudiados se registraron 1977 individuos de plantas con flores con DAP  $\geq 1$  cm. El fragmento Bolívar presentó la mayor abundancia (534 individuos), seguido de Guajira (528 individuos) y Magdalena (495 individuos); Atlántico registró el valor más bajo, con 420 individuos (Anexos 2, 3, 4 y 5).

Las especies más abundantes en todo el estudio fueron *Protium tenuifolium* (140 individuos), *Bursera simaruba* (108 individuos), *Mayna grandifolia* (90 individuos), *Capparidastrium tenuisiliquum* (88 individuos), *Homalolepis cedron* (77 individuos) y *Calycophyllum candidissimum* con 76 individuos (Anexos 2, 3, 4 y 5).

En general, la distribución de abundancia de las especies – SAD (por sus siglas en inglés, según Ulrich, Matthews y Kubota 2020) registrada en fragmentos de BST del caribe colombiano, se ajusta al modelo *logseries*, con mayor proporción de “especies raras”, baja aparición de “especies de abundancia intermedia” y pocas “muy abundantes” (Figura 3).

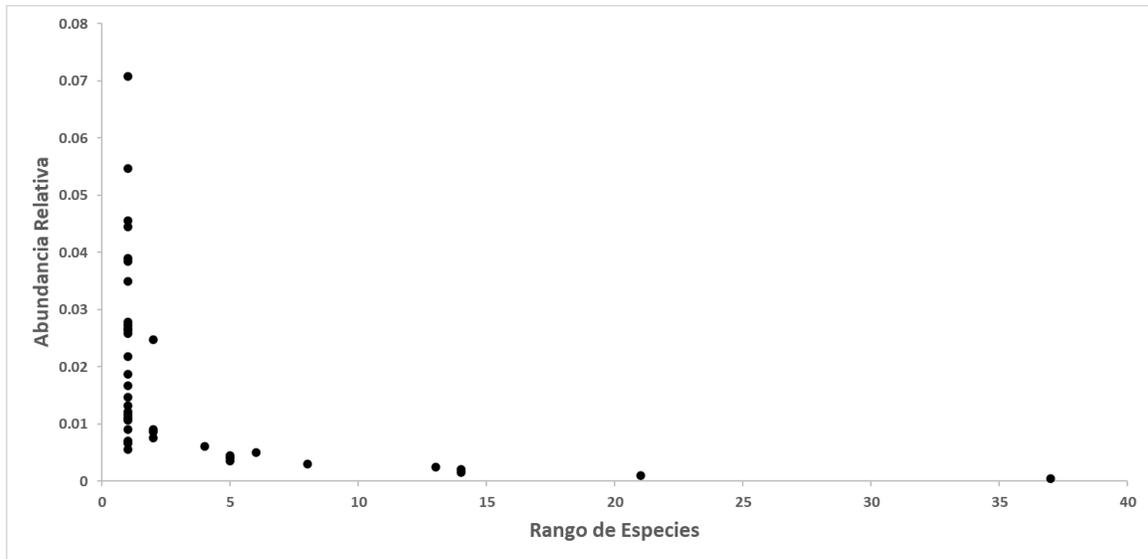


Figura 3. Grafica de la distribución de abundancia de las especies registradas en fragmentos de BST del caribe colombiano.

De manera adicional, en recorridos por las partes adyacentes a los sitios estudiados, se registraron otras especies, no tenidas en cuenta al momento de los análisis: *Cojoba rufescens* (Benth.) Britton & Rose y *Cordia alba* (Jacq.) Roem. & Schult. en Atlántico; *Maclura tinctoria* (L.) D.Don ex Steud. y *Pithecellobium lanceolatum* (Willd.) Benth. en Bolívar; *Bellucia pentamera* Naudin y *Gliricidia sepium* (Jacq.) Walp. en La Guajira; *Neocapparis pachaca* (Kunth) Cornejo y *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg. en Magdalena.

#### Estructura vertical

El análisis de la estructura vertical mostró que la mayor proporción de los individuos (80 %), se encuentra en los estratos Arbustivo y Arbolito; la porción restante (20 %) son árboles (Figura 4). El promedio de altura para todo el estudio fue de 8.26 m. El fragmento con mayor promedio de altura fue Atlántico (9.18 m), seguido de Bolívar (8.32 m) y Guajira (8.24 m); el más bajo fue Magdalena con 7.44 m (Anexos 2, 3, 4 y 5).

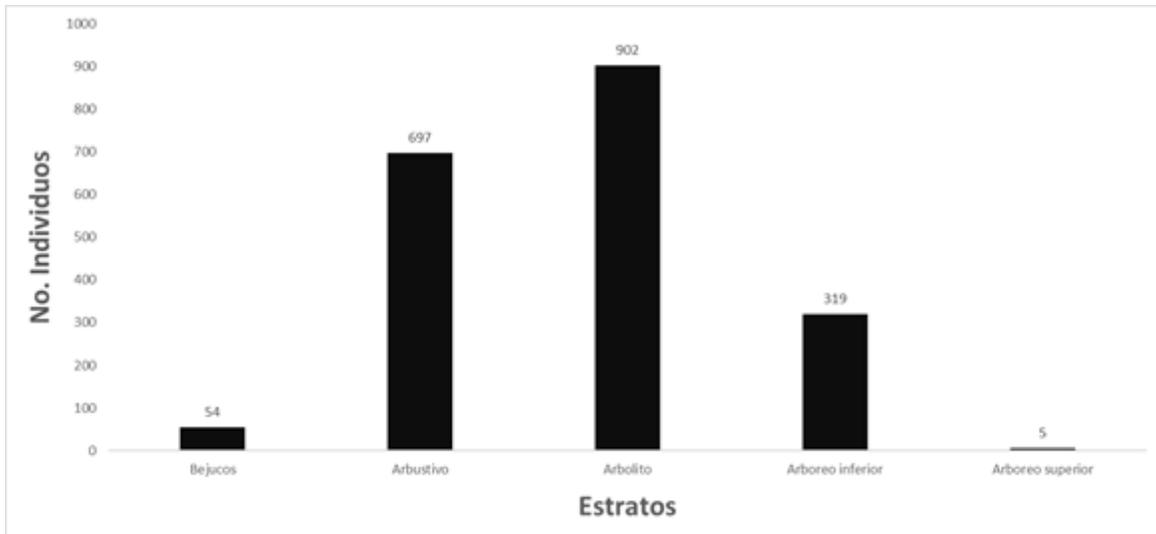


Figura 4. Distribución de individuos de acuerdo con los estratos para la vegetación registrada en cuatro fragmentos de BST del caribe colombiano estudiados.

#### Evaluación de la distribución de los individuos por clases diamétricas

En general, la distribución de los individuos muestreados en los cuatro fragmentos de BST del caribe colombiano, según intervalos de clases diamétricas (Rangel-Ch y Velázquez 1997), mostró una curva en forma de **J** invertida para todos los sitios, con la mayor proporción de los individuos incluidos en la menor clase diamétrica, con valores de DAP  $\leq 12$  cm (Figura 5).

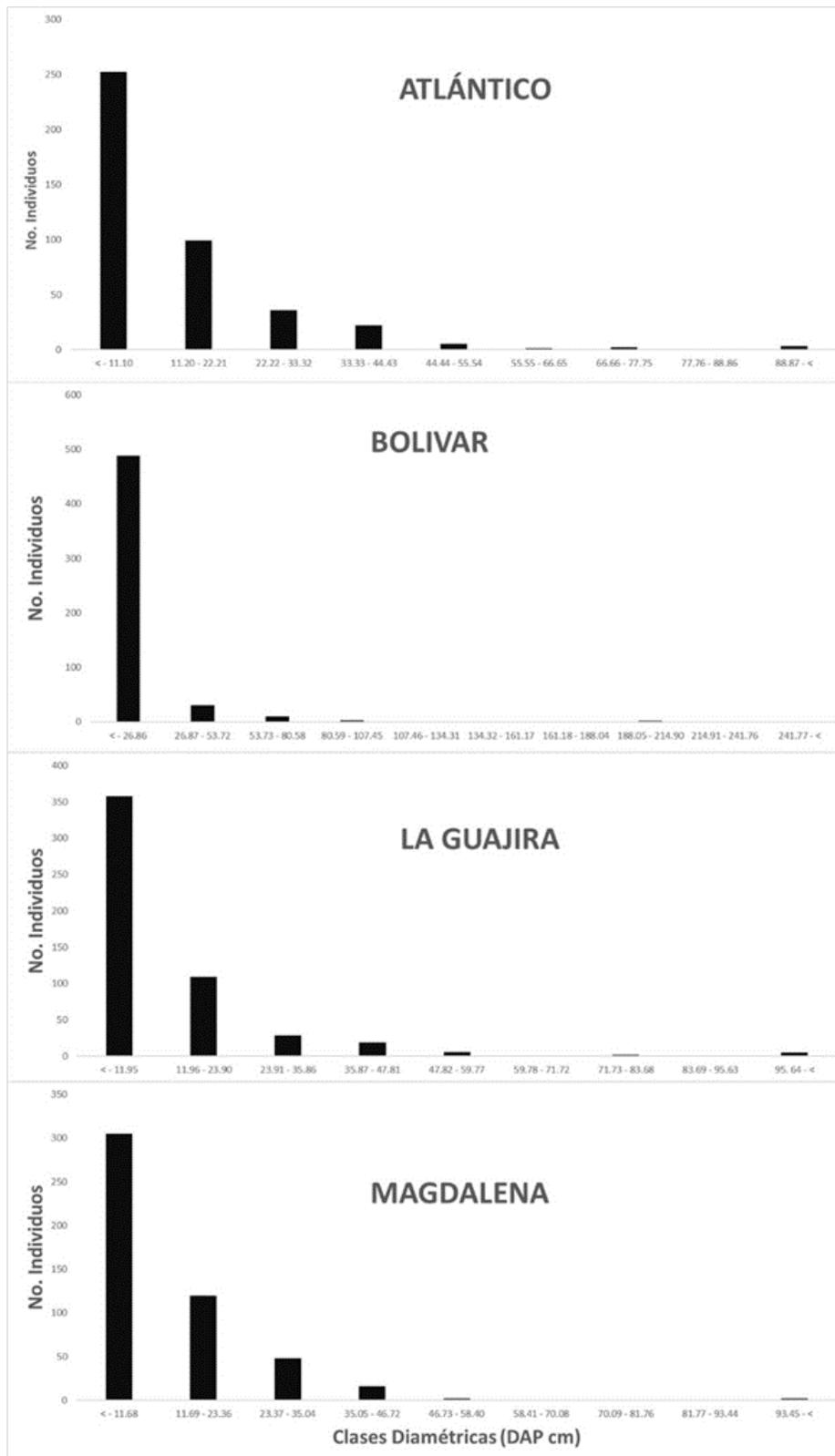


Figura 5. Distribución de individuos en clases diamétricas (intervalos de DAP cm) para la vegetación registrada en fragmentos de BST del caribe colombiano.

### Índice de Valor de Importancia

Con el Índice de Valor de Importancia (IVI) se midió el aporte de frecuencia, densidad y cobertura relativa de las especies de plantas con flores, como una forma de analizar la estructura y composición de la flora del sitio estudiado. Para el fragmento ubicado en el departamento del Atlántico, entre las siete especies que presentan los mayores valores de importancia y que sumados representan la mitad de este (155.87), cinco son árboles y dos tienen porte de arbolitos (Tabla 2). El atributo que más influyó en el IVI fue la cobertura relativa.

Tabla 2. Listado de especies de plantas con flores de mayor índice de valor de importancia (IVI), registradas en el fragmento de bosque seco tropical del caribe colombiano ubicado en el departamento del Atlántico. Frecuencia relativa (FER), densidad relativa (DER) y cobertura relativa (COR).

Especie	FER	DER	COR	IVI
<i>Bursera simaruba</i>	5.40	9.28	25.66	40.35
<i>Hura crepitans</i>	5.40	10.95	14.36	30.72
<i>Sorocea sprucei</i>	5.40	9.28	10.50	25.20
<i>Sterculia apetala</i>	3.24	1.66	16.71	21.62
<i>Calycophyllum candidissimum</i>	4.86	6.90	6.73	18.50
<i>Pseudopiptadenia pittieri</i>	2.70	3.57	3.91	10.18
<i>Coursetia ferruginea</i>	3.78	5.23	0.25	9.28

Para el fragmento ubicado en el departamento de Bolívar, entre las nueve especies que presentan los mayores valores de importancia y que sumados representan la mitad de este (151.37), seis son árboles y tres tienen porte de arbolitos (Tabla 3). El atributo que más influyó en el IVI fue la cobertura relativa.

Tabla 3. Listado de especies de plantas con flores de mayor índice de valor de importancia (IVI), registradas en el fragmento de bosque seco tropical del caribe colombiano ubicado en el departamento de Bolívar. Frecuencia relativa (FER), densidad relativa (DER) y cobertura relativa (COR).

Especie	FER	DER	COR	IVI
<i>Cavanillesia platanifolia</i>	1.30	1.31	36.97	39.58
<i>Mayna grandifolia</i>	3.91	15.73	0.93	20.57
<i>Lecythis minor</i>	4.34	9.55	4.25	18.15
<i>Hura crepitans</i>	2.60	1.49	13.94	18.05
<i>Bursera simaruba</i>	3.47	5.80	5.36	14.64
<i>Pseudobombax septenatum</i>	0.43	0.18	12.28	12.90
<i>Calycophyllum candidissimum</i>	3.91	5.61	2.17	11.70
<i>Quadrella odoratissima</i>	3.04	3.93	1.19	8.16
<i>Trichilia acuminata</i>	3.04	4.30	0.22	7.57

Para el fragmento ubicado en el departamento de La Guajira, entre las siete especies que presentan los mayores valores de importancia y que sumados representan la mitad de este (156.35), cinco son árboles, una tiene porte de arbolito y otra es una palma (Tabla 4). El atributo que más influyó en el IVI fue la cobertura relativa.

Para el fragmento ubicado en el departamento del Magdalena, entre las nueve especies que presentan los mayores valores de importancia y que sumados representan la mitad de este (154.54), cinco son árboles y cuatro tienen porte de arbolitos (Tabla 5). El atributo que más influyó en el IVI fue la densidad relativa.

Tabla 4. Listado de especies de plantas con flores de mayor índice de valor de importancia (IVI), registradas en el fragmento de bosque seco tropical del caribe

colombiano ubicado en el departamento de La Guajira. Frecuencia relativa (FER), densidad relativa (DER) y cobertura relativa (COR).

Especie	FER	DER	COR	IVI
<i>Protium tenuifolium</i>	4.82	26.51	26.42	57.76
<i>Bursera simaruba</i>	2.75	5.30	14.13	22.19
<i>Homalolepis cedron</i>	5.51	14.58	0.72	20.82
<i>Ficus insipida</i>	2.75	0.75	14.35	17.87
<i>Schizolobium parahyba</i>	1.37	0.75	13.97	16.11
<i>Attalea butyracea</i>	2.75	0.94	7.39	11.09
<i>Spondias mombin</i>	2.75	1.89	5.83	10.48

Tabla 5. Listado de especies de plantas con flores de mayor índice de valor de importancia (IVI), registradas en el fragmento de bosque seco tropical del caribe colombiano ubicado en el departamento del Magdalena. Frecuencia relativa (FER), densidad relativa (DER) y cobertura relativa (COR).

Especie	FER	DER	COR	IVI
<i>Capparidastrium tenuisiliquum</i>	5.98	16.76	2.30	25.06
<i>Astronium graveolens</i>	2.99	6.66	11.14	20.80
<i>Casearia tremula</i>	5.98	10.50	3.01	19.50
<i>Handroanthus billbergii</i>	4.79	5.25	7.34	17.39
<i>Cynophalla flexuosa</i>	5.98	9.29	1.75	17.04
<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	4.79	4.84	4.80	14.44
<i>Quadrella odoratissima</i>	5.38	5.05	3.42	13.86
<i>Calycophyllum candidissimum</i>	4.19	3.43	5.78	13.41
<i>Bursera simaruba</i>	2.99	2.02	7.99	13.01

Índices de diversidad alfa ( $\alpha$ )

En el presente trabajo, se hizo uso de índices de diversidad alfa tradicionales, con el fin de analizar la estructura de los fragmentos de bosque seco tropical estudiados.

La riqueza específica ( $S$ ) es la forma más sencilla de medir la biodiversidad, ya que se basa únicamente en el número de especies presentes, sin tomar en cuenta el valor de importancia de estas (Moreno 2001). El valor de riqueza específica más alto lo presentó el fragmento Bolívar y el menor valor, el fragmento Magdalena (Tabla 6).

El índice de diversidad de Margalef ( $D_{Mg}$ ) transforma el número de especies por muestra a una proporción a la cual las especies son añadidas por expansión de la muestra (Magurran 1998). Supone que hay una relación funcional entre el número de especies y el número total de individuos. El valor de diversidad más alto lo presentó el fragmento Bolívar y el menor valor, el fragmento Magdalena (Tabla 6).

El índice de dominancia de Simpson ( $\lambda$ ) se basa en la dominancia, parámetro inverso al concepto de uniformidad o equidad de la comunidad. Toma en cuenta la representatividad de las especies con mayor valor de importancia sin evaluar la contribución del resto de las especies (Moreno 2001). Este índice manifiesta la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra sean de la misma especie y está fuertemente influido por la importancia de las especies más dominantes (Magurran 1988, Peet 1974). El valor de dominancia más alto lo presentó el fragmento Guajira y el menor valor, los fragmentos Atlántico y Bolívar (Tabla 6).

La serie de los números de Hill, permiten calcular el número efectivo de especies en una muestra, es decir, una medida del número de especies cuando cada especie es ponderada por su abundancia relativa (Hill 1973, Magurran 1988). Los más importantes son:  $N0$  = número total de especies, equivalente a  $S$  (Riqueza específica);  $N1$  = número de especies abundantes, equivalente a  $e^{H'}$  (exponencial de Shannon-Wiener);  $N2$  = número de especies muy abundantes, equivalente a  $1/\lambda$

(inverso de dominancia de Simpson). El valor de  $N0$  más alto lo presento el fragmento Bolívar y el menor valor, el fragmento Magdalena; el valor de diversidad de  $N1$  más alto lo presentó el fragmento Bolívar y el menor valor, el fragmento Magdalena y El valor de  $N2$  más alto lo presentó el fragmento Atlántico y el menor valor, el fragmento Guajira (Tabla 6).

El índice de equidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ), expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra. Mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una colección (Magurran 1988, Peet 1974, Baev y Penev 1995). Asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra. Adquiere valores entre cero, cuando hay una sola especie, y el logaritmo de  $S$ , cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Magurran 1988). El valor de equidad más alto lo presento el fragmento Bolívar y el menor valor, el fragmento Magdalena (Tabla 6).

El índice de equidad de Pielou ( $J'$ ), mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada. Su valor va de cero a uno, de forma que uno corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes (Magurran 1988). El valor de equidad más alto lo presento el fragmento Atlántico y el menor valor, el fragmento Guajira (Tabla 6).

El índice de equidad de Hill ( $E'$ ), se calcula dividiendo los numero de Hill, su valor va de cero a uno, de forma que uno corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes (Magurran 1988). Sin embargo, este índice puede causar malentendidos en algunos casos particulares: alcanza valores altos cuando la equidad es alta (dos o más especies codominan la comunidad) o bien cuando una especie incipientemente domina a la comunidad (Baev y Penev 1995). El valor de equidad más alto lo presento el fragmento Magdalena y el menor valor, Guajira (Tabla 6).

Tabla 6. Abundancia, riqueza específica, índices de diversidad, dominancia y equidad calculados para cuatro fragmentos de BST del caribe colombiano. ATL = Atlántico, BOL = Bolívar, GUA = La Guajira y MAG = Magdalena.

Índices	ATL	BOL	GUA	MAG
N (número de individuos)	420	534	528	495
S (Riqueza específica)	65	74	66	43
$D_{Mg}$ (Índice de Margalef)	10.60	11.62	10.37	6.77
$\lambda$ (Índice de Simpson)	0.05	0.05	0.10	0.07
$N_0$ (Número de Hill 0 = S)	65	74	66	43
$N_1$ (Número de Hill 1 = $e^{H'}$ )	33.59	36.11	22.01	21.28
$N_2$ (Número de Hill 2 = $1/\lambda$ )	21.73	20.20	9.73	14.49
$H'$ (Índice de Shannon-Wiener)	3.51	3.59	3.09	3.06
$J'$ (índice de equidad de Pielou)	0.84	0.83	0.74	0.81
$E'$ (índice de equidad de Hill)	0.64	0.55	0.44	0.68

Los índices de diversidad alfa, utilizados en este estudio, aunque tienen sus variaciones notables y fundamentos diferentes, muestran un comportamiento similar. Los índices afectados por el número de especies denotan un decaimiento en el fragmento Magdalena (Figuras 6-D, 6-F), los afectados por la abundancia relativa de los individuos muestran un alza en Bolívar (Figuras 6-A, 6-B), los afectados por las especies más abundantes un desequilibrio en Guajira (Figuras 6-C, 6-H, 6-J) y los que intentan representar la distribución equitativa de los individuos entre las especies registradas, reflejan a Magdalena como el fragmento más equilibrado del presente estudio (Figuras 6-E, 6-G, 6-I).

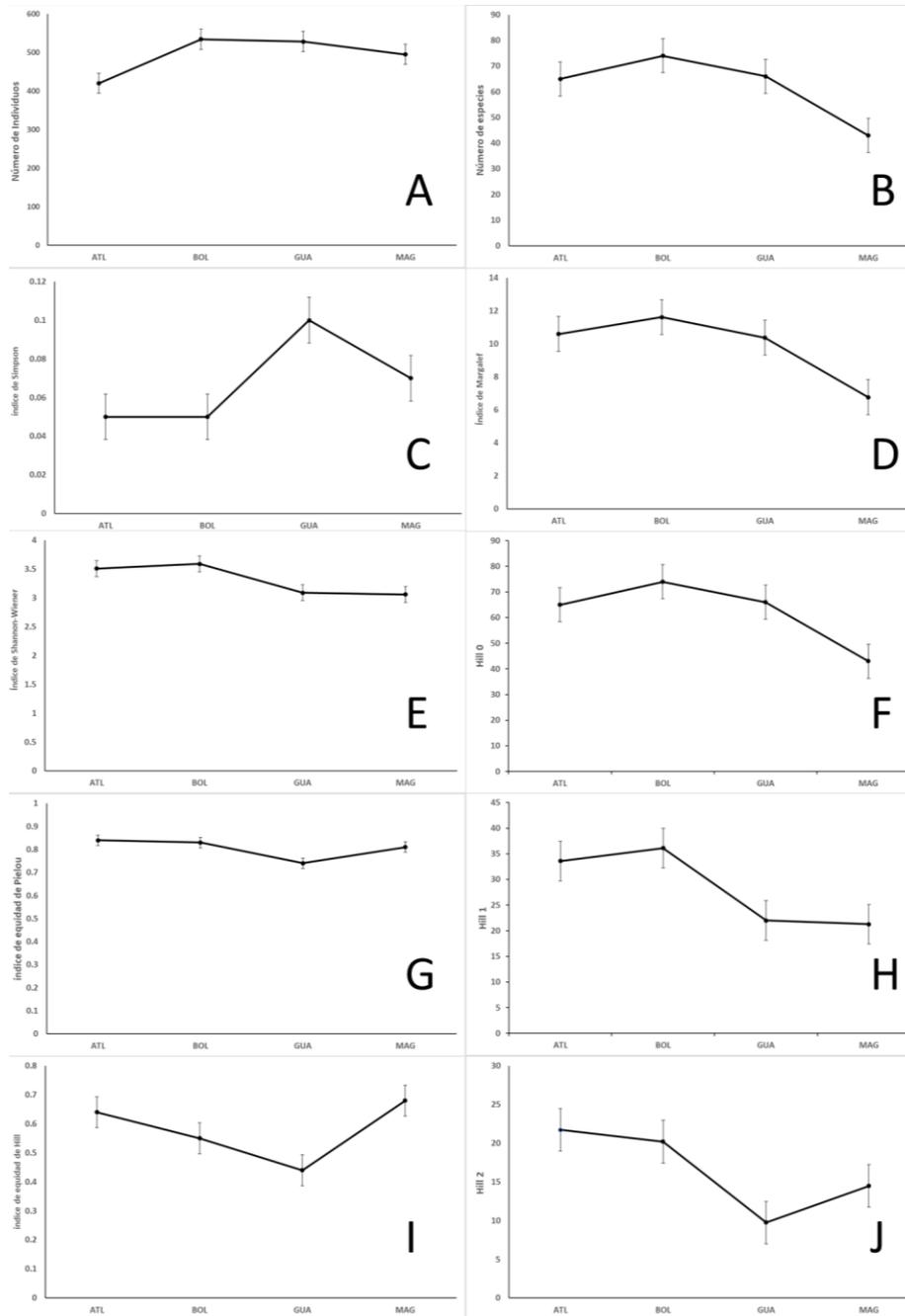


Figura 6. Comportamiento de los valores calculados para los índices de diversidad alfa en cuatro fragmentos de BST del caribe colombiano (ATL = Atlántico, BOL = Bolívar, GUA = La Guajira y MAG = Magdalena). **A** = N (número de individuos), **B** = S (Riqueza específica), **C** =  $\lambda$  (Índice de Simpson), **D** =  $D_{Mg}$  (Índice de Margalef), **E** =  $H'$  (Índice de Shannon-Wiener), **F** =  $N_0$  (Numero de Hill 0 = S), **G** =  $J'$  (índice de equidad de Pielou), **H** =  $N_1$  (Numero de Hill 1 =  $e^{H'}$ ), **I** =  $E'$  (índice de equidad de Hill) y **J** =  $N_2$  (Numero de Hill 2 =  $1/\lambda$ ).

En el análisis de perfiles de diversidad (Chao *et al.* 2020) basado en datos de abundancia de plantas con flores presentes en cuatro fragmentos de BST del caribe colombiano, se observó que la diversidad referida a la riqueza de especies ( $q=0$ ), el fragmento Bolívar supera en magnitud a los demás fragmentos; los fragmentos Atlántico y Guajira comparten el mismo nivel de riqueza y Magdalena registra el número de especies efectivas más bajo (Figura 7).

Respecto a la diversidad de especies comunes ( $q=1$ ), se observa la clara conformación de dos grupos (comunidades): Atlántico y Bolívar se agrupan y presentan el mayor número de especies comunes. Guajira y Magdalena conforman otro grupo, pero con cerca de la mitad de las especies comunes (Figura 7).

Con relación a la diversidad de especies muy abundantes ( $q=2$ ), el comportamiento fue similar a lo observado respecto a las especies comunes, pero con la disminución de las curvas que componen el perfil de diversidad y la separación del fragmento Guajira de los demás, seguramente ligado a la presencia de especies con alto número de individuos, como *H. cedron* (Figura 7).

Haciendo una observación general de perfiles de diversidad basados en datos de abundancia de plantas con flores presentes en cuatro fragmentos de BST del caribe colombiano, se puede afirmar que, aunque los fragmentos Atlántico, Bolívar y Guajira presentan mayores valores de especies efectivas, es el fragmento Magdalena en el que mejor se distribuyen las abundancias entre las especies, es decir, que es el ensamblaje más uniforme o equitativo de los estudiados.

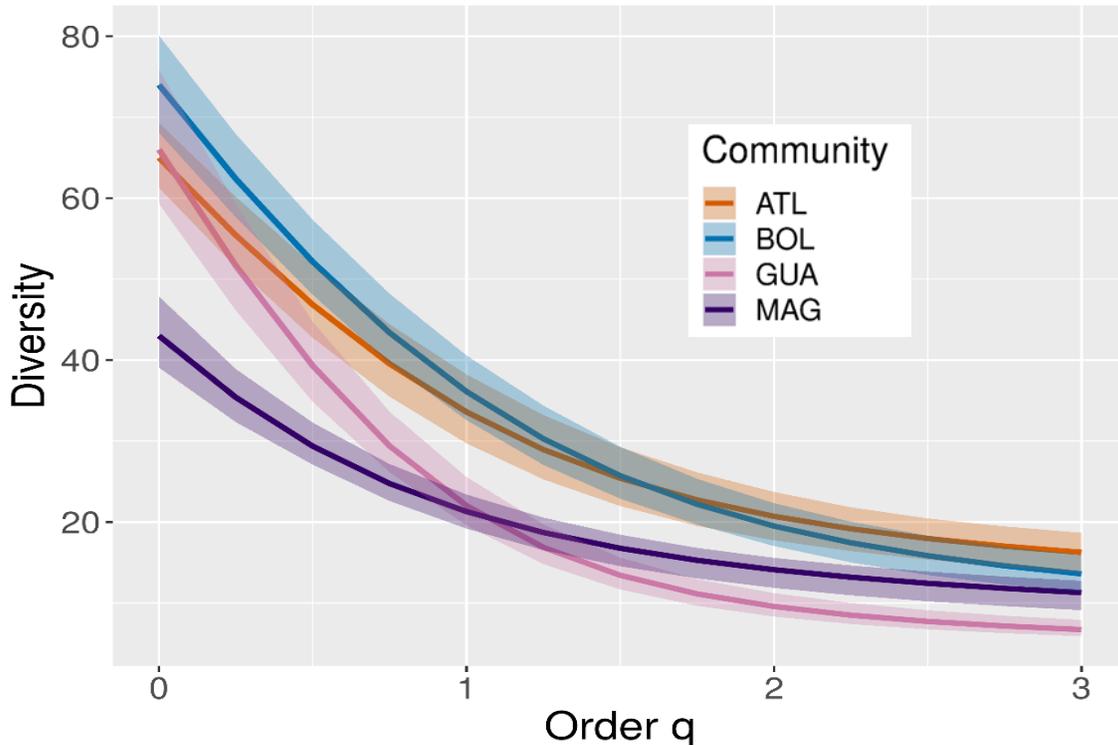


Figura 7. Perfiles de diversidad basado en datos de abundancia de plantas con flores presentes en cuatro fragmentos de bosque seco tropical del caribe colombiano. Diversidad calculada con Números de Hill  $q=0$ ,  $q=1$  y  $q=2$ , al 95% de intervalo de confianza y Bootstrap=50 repeticiones.

La diversidad beta o diversidad entre hábitats es el grado de reemplazo de especies o cambio biótico a través de gradientes ambientales (Whittaker 1972). A diferencia de las diversidades alfa y gamma que pueden ser medidas fácilmente en función del número de especies, la medición de la diversidad beta es de una dimensión diferente porque está basada en proporciones o diferencias (Magurran 1988). Estas proporciones pueden evaluarse con base en índices o coeficientes de similitud, de disimilitud o de distancia entre las muestras a partir de datos cualitativos (presencia/ausencia de especies) o cuantitativos (abundancia proporcional de cada especie medida como número de individuos, biomasa, densidad, cobertura, etc.), o bien con índices de diversidad beta propiamente dichos (Magurran 1988, Wilson y Shmida 1984).

Los índices de diversidad Beta más altos se presentaron entre los fragmentos de BST ubicados en La Guajira y el Magdalena ( $\beta_{sor} = 0.87$ ), lo que permite afirmar que las mayores diferencias (disimilitud) se expresan entre este par de fragmentos; el dato más bajo de diversidad Beta se registró entre las comunidades de Atlántico y Bolívar ( $\beta_{sor} = 0.49$ ), confirmando la similitud existente entre estos fragmentos de bosque seco (Tabla 7).

Como agregado de los resultados obtenidos, se pretendió saber si existía una relación entre la distancia física (geográfica) y la distancia biológica (diversidad beta) entre los fragmentos. Para ello se realizó la prueba de Mantel (Método de Pearson y Spearman) entre la matriz de distancias biológicas construida a partir del coeficiente de similitud de Sørensen (presencia o no de especies) y la distancia (en kilómetros) entre los sitios estudiados, obteniendo una relación poco importante (Pearson  $r_M=0.384$ ,  $P < 0,05$  y Spearman  $r_M=0.2571$ ,  $P < 0,05$  ) entre ambos elementos, lo que probablemente indica que el aislamiento geográfico contribuye en menor medida a la diferenciación de la composición de las comunidades.

Teniendo en cuenta el índice de partición de la Beta diversidad de Baselga (2010) se presenta un fuerte patrón de recambio de especies ( $\beta_{sim}$ ) entre los cuatro fragmentos de bosque seco tropical estudiados, con valores muy bajos de anidamiento ( $\beta_{nes}$ ). El valor mayor de recambio de especies se dio entre los fragmentos de bosque seco tropical Guajira y Magdalena ( $\beta_{sim} = 0.83$ ), y la mayor pérdida de especies ( $\beta_{nes} = 0.085$ ) se presentó entre los fragmentos de bosque seco tropical Atlántico y Magdalena (Tabla 7).

Tabla 7. Índices de diversidad Beta (cualitativos y cuantitativos) calculados para cuatro fragmentos de bosque seco tropical del caribe colombiano.  $J$  = número de

especies compartidas,  $I_J$  = Coeficiente cualitativo de similitud de Jaccard,  $I_{sor}$  = Coeficiente cualitativo de similitud de Sorensen,  $\beta_{sor}$  = Diversidad Beta (disimilaridad de Sorensen),  $\beta_{sim}$  = Diversidad Beta de Simpson (disimilaridad debida a remplazo),  $\beta_{nes}$  = Diversidad Beta resultante (Disimilaridad debida a anidamiento),  $\beta_{cc}$  = Diversidad Beta Total (disimilaridad de Jaccard),  $\beta_{-3}$  = remplazo de especies relativizadas (disimilaridad debida a remplazo),  $\beta_{rich}$  = diferencia de riqueza de especies relativizadas (disimilaridad debida a diferencia de riqueza),  $NODF$  = Medida de anidamiento basado en superposición y decrecimiento. ATL = Atlántico, BOL = Bolívar, GUA = La Guajira y MAG = Magdalena.

Índices	ATL-BOL	ATL-GUA	ATL-MAG	BOL-GUA	BOL-MAG	GUA-MAG
$J$	35	19	18	18	13	7
$I_J$	0.20	0.13	0.14	0.11	0.10	0.06
$I_{sor}$	0.50	0.29	0.33	0.25	0.22	0.12
$\beta_{sor}$	0.49	0.70	0.66	0.74	0.77	0.87
$\beta_{sim}$	0.46	0.70	0.58	0.72	0.69	0.83
$\beta_{nes}$	0.034	0.002	0.085	0.015	0.080	0.034
$\beta_{cc}$	0.663	0.830	0.80	0.852	0.875	0.931
$\beta_{-3}$	0.576	0.821	0.555	0.786	0.576	0.705
$\beta_{rich}$	0.086	0.008	0.244	0.065	0.298	0.225
$NODF$	0.538	0.292	0.418	0.272	0.302	0.162

Dendrogramas realizados mediante el coeficiente de similitud de Sørensen (Figura 8) y el índice de disimilaridad de Morisita-Horn (Figura 9), indicaron una separación del fragmento ubicado en el Magdalena, con el resto y confirmaron la fuerte relación existente entre las comunidades de Atlántico y Bolívar, en relación con la composición de especies y sus abundancias.

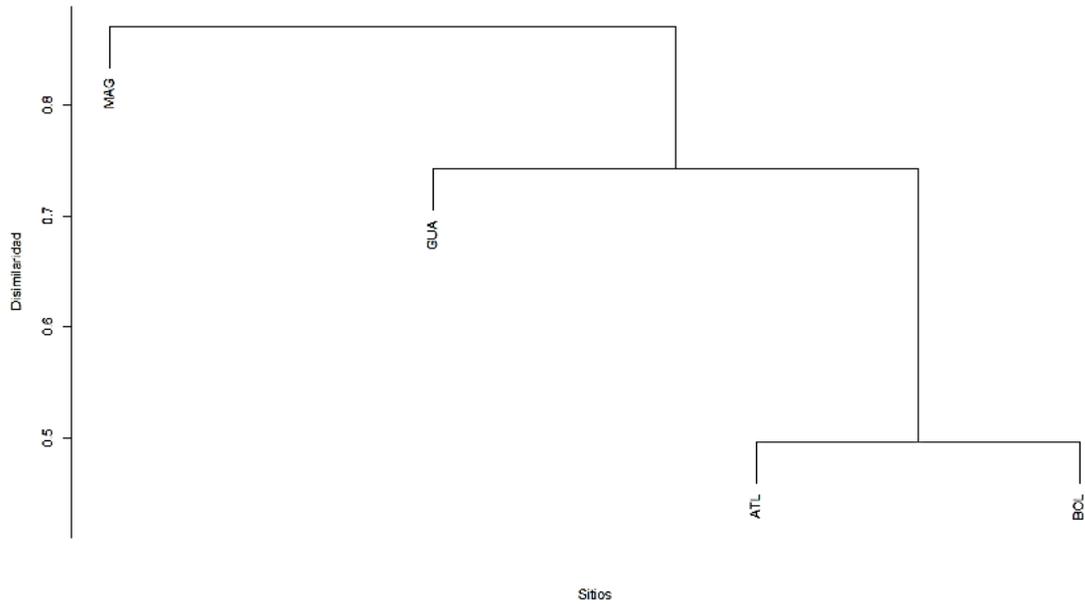


Figura 8. Dendrograma de disimilitud con datos cualitativos (presencia/ausencia) mediante el coeficiente de similitud de Sørensen entre cuatro fragmentos de BST del caribe colombiano.

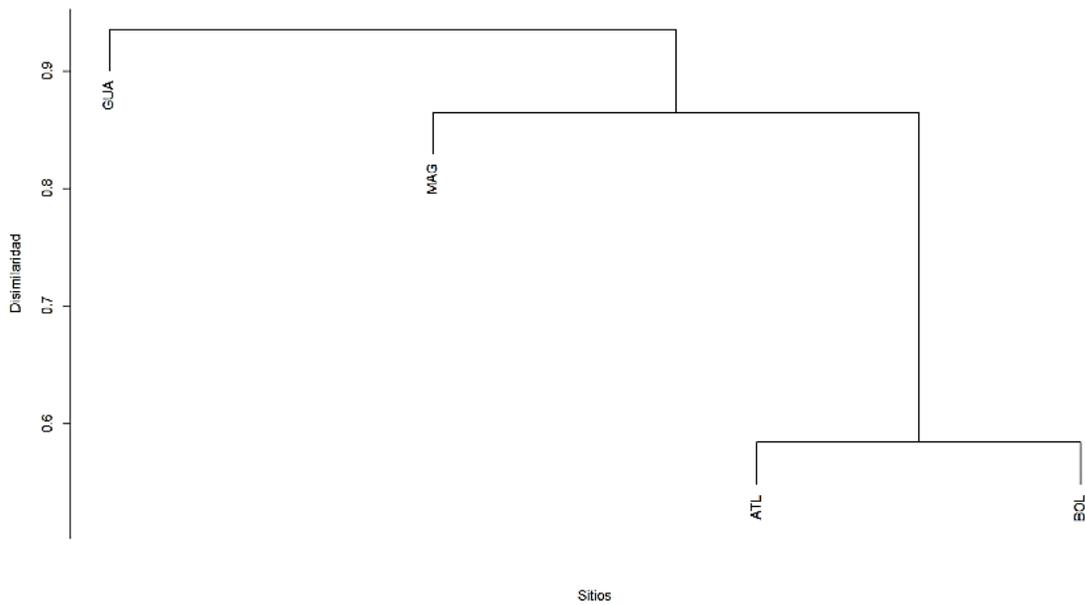


Figura 9. Dendrograma de disimilitud calculado con datos cuantitativos (abundancia) mediante el índice de Morisita-Horn entre cuatro fragmentos de BST del caribe colombiano.

Resultado del análisis de conglomerados utilizando el coeficiente de Jaccard con el método del grupo de pares no ponderados con media aritmética (UPGMA, por sus siglas en inglés *unweighted pair group method with arithmetic mean*), que presentó el mejor ajuste según lo definido por su distancia cofenética, corroboraron que los fragmentos de BST estudiados, se asocian, formando tres grupos según la composición florística (Figura 10), es decir, existe una disimilitud general entre zonas, por encima del 50 %. Un primer grupo lo conforman Atlántico y Bolívar, que presentaron menor disimilitud. Guajira conforma el segundo grupo y Magdalena el tercer grupo; este último fue más disímil con los otros fragmentos, observándose menor semejanza entre este y el primer grupo.

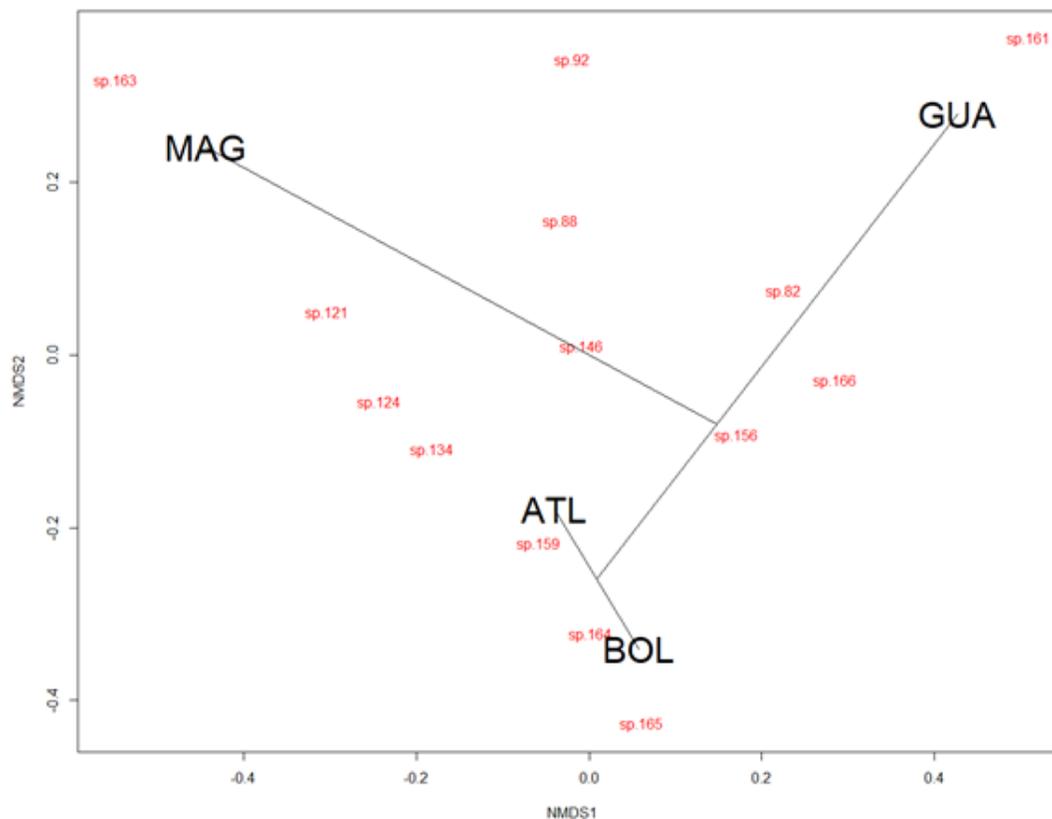


Figura 10. Agrupación de los fragmentos de bosque seco tropical del caribe colombiano estudiados en base a la similitud de la comunidad de especies de plantas con flores (presencia/ausencia). Método de agrupación UPGMA, coeficiente de similitud de Jaccard, ajuste cofenético: 0.8294978.

Los valores de  $\beta$  (disimilaridad) obtenidos mediante rutinas de comparación entre múltiples sitios (multiple-site dissimilarities,  $n > 2$ ), muestran el asentado peso (participación o influencia) que tiene el recambio de especies sobre la diferenciación relativa en la composición entre los sitios estudiados (Figura 11).

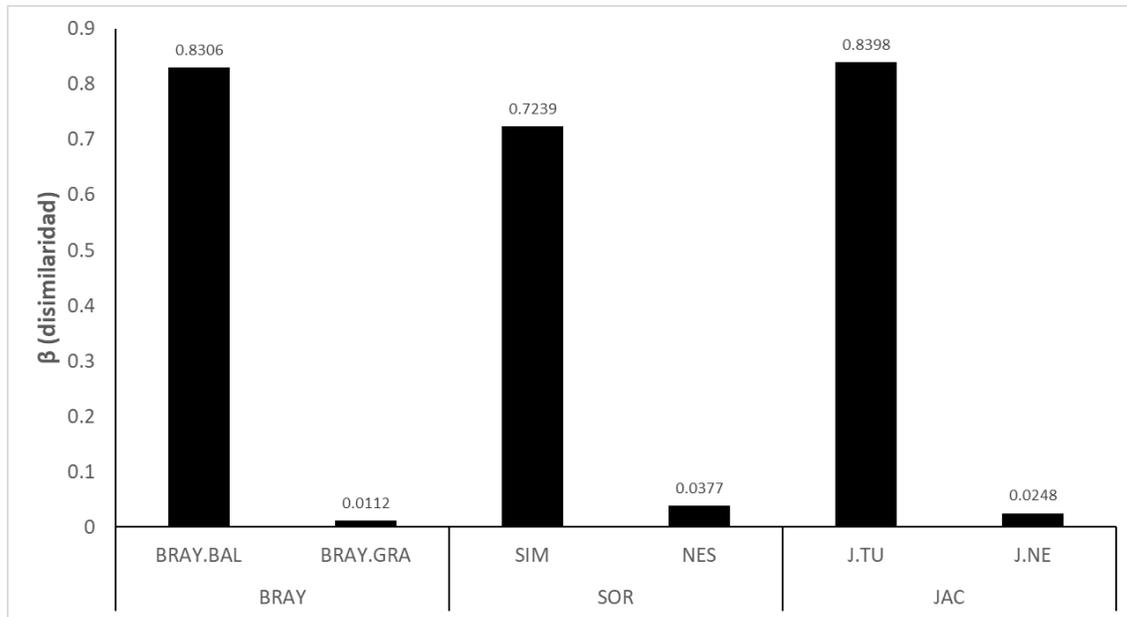


Figura 11. Valores de (disimilaridad) calculados con datos cuantitativos (abundancia) aplicando el índice de Bray-Curtis (BRAY = BRAY.BAL + BRAY.GRA) y datos cualitativos (presencia/ausencia) aplicando los índices de Sorensen (SOR = SIM + NES) y Jaccard (JAC = J.TU + J.NE), en los fragmentos de bosque seco tropical del caribe colombiano estudiados.

En la búsqueda de evaluar la diferenciación relativa en la composición de especies entre los fragmentos estudiados, es mandatorio utilizar la partición multiplicativa de la diversidad, porque debe mantenerse la independencia entre  $\alpha$  y  $\beta$  (Wilson y Shmida 1984). El método multiplicativo  $\gamma = \alpha \times \beta$  (Chao *et al.* 2012),  $\beta$  hace referencia al número de comunidades virtuales en la región, distintas en su composición de especies (que no comparten entre ellas ninguna especie), pero que

mantienen la diversidad  $\alpha$  promedio observada y son denominadas según Jost (2007) número efectivo de comunidades.

Según lo anterior y teniendo en cuenta que para el presente estudio  $\gamma$  es 166 especies de plantas con flores, al dividirla según el método multiplicativo, el número de especies por comunidad efectiva es  $\alpha = 62$ . La diversidad  $\beta$  (relación multiplicativa) se calculó:  $\beta = \gamma / \alpha$ ;  $\beta = 166 / 62$ ;  $\beta = 2.67$ . Este último valor se refiere a que manteniendo la diversidad  $\alpha$  promedio observada, la región presenta 2.67 comunidades virtuales, distintas en su composición de especies de plantas con flores o que la diversidad  $\gamma$  (regional) es 2.67 veces más diversa que el promedio de los cuatro fragmentos estudiados.

## Discusión

Los resultados obtenidos evidenciaron la heterogeneidad en la composición de los fragmentos de BST a lo largo de la región norte del Caribe colombiano. Con base en la literatura existente (Pennington, et al., 2009), la diferenciación entre los fragmentos evaluados permite conjeturar que estos han derivado de una matriz de vegetación original-mente heterogénea establecida en la región bajo el influjo de procesos favorecedores de esa condición que, afectada por la intervención antrópica, sufrió el fraccionamiento en parches con ensamblajes florísticos diferenciados en distintas condiciones ambientales (Tscharntke, et al., 2012; Arroyo-Rodríguez, et al., 2013; Soares, et al., 2019); sin embargo, sería conveniente contemplar la influencia del historial de perturbación particular de cada localidad en la modelación estructural de la vegetación. La proporción de especies en cada fragmento fue menor que en el conjunto general y la estructura de sus comunidades se ha modelado por rotación espacial. La diversidad beta observada fue alta, resultado que coincide con lo encontrado por Castellanos-Castro & Newton (2015) en el BST del Caribe colombiano, por Kattan, et al. (2019) en el BST de Colombia, y por distintos autores en bosques tropicales estacionalmente secos (Pennington, et al., 2009; Apgaua, et al., 2014; Soares, et al., 2019). Se reitera que la diversidad beta se ve afectada por la marcada alteración en la configuración espacial del paisaje (Fletcher, et al., 2018), proceso que puede ocasionar distintos cambios ambientales y generar diferenciación florística entre comunidades locales (Arroyo-Rodríguez, et al., 2016).

En el caso del presente estudio, aunque no se sometió a comprobación, se puede inferir que la variabilidad ambiental en el paisaje influyó sobre la composición de las comunidades más que el impulso de las características locales en la composición particular de cada fragmento. Se sabe que los patrones de diversidad beta se relacionan con los procesos que operan a escala local y regional dependiendo de la configuración espacial regional y de las comunidades de plantas

(Arroyo-Rodríguez, et al., 2013), hecho observado en otros ambientes secos (De Jesus, et al., 2018). Con base en los resultados, es posible concluir, al igual que otros autores (Soares, et al., 2019), que la diversidad beta es la que más contribuye a la diversidad regional, generando el patrón de muchas especies restringidas localmente y con conjuntos distintos de especies exclusivas en cada fragmento. En los cuatro fragmentos las especies que representaron más de la mitad del índice de valor de importancia (mayores IVI) correspondieron a aquellas con las características del bosque seco tropical americano. Entre ellas se destacan *B. simaruba* y *C. candidissimum*, reconocidas como especies de amplia distribución en el Neotrópico y constantes en los ensamblajes de este ecosistema. Algunas otras registradas en los fragmentos estudiados y en sitios adyacentes son generalistas ecológicos de amplia distribución en los bosques secos, pero poco abundantes localmente (*Maclura tinctoria*, *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alba*), lo que coincide con lo reportado por Dryflor (2016) para el bosque seco tropical estacional americano. Dada la alta tasa de recambio en los fragmentos, pocas especies fueron de amplia distribución, en tanto que muchas estaban confinadas a lugares definidos, lo que denota un patrón considerado propio de los bosques tropicales y de los secos en particular (Soares, et al., 2019). Con un bajo grado de uniformidad, el modelo de distribución de abundancias (SAD) general podría ajustarse al tipo de series logarítmicas (Ulrich, et al., 2020), en el que aparecen de forma proporcionalmente menor las especies de amplia distribución en comparación con las espacialmente restringidas, lo que se vería incentivado por la heterogeneidad ambiental (Jenkins, et al., 2018). Se admite que el comportamiento de la distribución de la abundancia local puede reflejar una complejidad en la que contrastan las expresiones de cada fragmento específico según el influjo de factores locales y los patrones comunitarios regionales (Ulrich, et al., 2016).

La diferencia de la composición florística entre los fragmentos podría responder a la distancia: el BOL (El Ceibal) y el ATL (El Palomar), separados por menos de 50 km,

fueron menos disímiles comparados con el MAG (Tayrona) y el GUA (Miramar), separados entre sí por más de 50 km. La presencia de este patrón de decaimiento de la disimilitud se ve respaldada por una diversidad beta menor entre zonas consecutivas (Rosabal, et al., 2016), hecho atribuible a la similitud de las condiciones ambientales en sitios cercanos o a la separación de las especies con diferentes características fisiológicas. La diversidad beta puede verse influida por la distancia geográfica o ambiental y la composición de especies puede variar en las comunidades debido a diferencias ambientales entre sitios o a limitaciones espaciales e históricas (De Jesús, et al., 2018). En este caso en particular, los resultados arrojados por la prueba de Mantel no evidenciaron una relación entre los dos elementos, lo que sugiere que la distancia contribuye en menor medida a la diferencia en la composición de las comunidades. Se observó una diferencia entre el MAG (Tayrona) y el resto de fragmentos, en especial en cuanto a la riqueza específica, que se explicaría por factores que influyen en la variación estacional en la disponibilidad de agua (Castellanos-Castro & Newton, 2015) y generan un enclave seco en el flanco noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta, lo que aunado a la poca conexión con los otros sitios, determina la preponderancia de impulsores ambientales de la diversidad beta, ya que en hábitats con fuertes filtros ambientales solo un pequeño número de especies del grupo regional logra tolerar las duras condiciones, por lo que la estructuración de las comunidades de plantas puede verse determinada por procesos de selección de nicho, como se ha señalado para otros grupos biológicos (Audino, et al., 2017). En el fragmento GUA (Miramar) dominó *P.tenuifolium*, especie perennifolia, rasgo este que se ha observado en varias especies presentes en el sitio. Se ha reportado la presencia de bosques secos con especies de hoja perenne en algunas regiones neotropicales (Fajardo, et al., 2005) y la adaptación a la pobreza de nutrientes en los suelos de las laderas costeras de la Sierra Nevada explicaría su presencia allí, así como en algunas regiones de Venezuela.

Las pocas muestras de especies reconocidas como útiles en los sitios estudiados reflejarían el tipo de degradación a que han sido sometidos. Por ejemplo, la escasez de muestras de especies consideradas valiosas por su madera como la caoba (*Swietenia macrophylla* King), el cedro (*Cedrela odorata* L.), el carreto (*Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg.) y el nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) (Cárdenas & Salinas, 2007), y la palma amarga (*Sabal mauritiiformis* (H. Karst.) Griseb. y H. Wendl), usada en la construcción de techos, cuya limitada presencia o total ausencia en los transectos analizados puede atribuirse a la extracción selectiva durante largo tiempo. Si bien la evaluación de la degradación de un bosque requiere el uso de una metodología apropiada, en este caso la ausencia de algunas clases diamétricas, la baja densidad o desaparición de especies de valor comercial y la mayor densidad y dominancia de especies de poco valor comercial, permiten definirlos como bosque degradados (Vásquez-Grandón, et al., 2018). El estudio de la diversidad beta cobra importancia porque ofrece respaldo para la planeación de estrategias de conservación biológica.

La interpretación acertada de los patrones de diversidad en este paisaje, donde la fragmentación del hábitat a causa de las actividades humanas compromete la conservación de las comunidades biológicas, permite proyectar acciones de manejo o de intervención con mayor grado de certidumbre (Si, et al., 2015). Dado que la diversidad beta fue la que más contribuyó a la diversidad total, todos los fragmentos estudiados merecen catalogarse como objetivos para la conservación. Además de proteger los parches estudiados, la gran diferencia en la composición de las especies sugiere la necesidad de integrar más fragmentos, independientemente de su extensión (Soares, et al., 2019), para mantener la diversidad en proporción con la escala del paisaje (Arroyo-Rodríguez, et al., 2009) en los bosques secos del Caribe colombiano.

## Referencias

Adarve, J.A., Torres, M., Home, J., Vargas, J.A., Rivera, K., Duque, O.L., Cárdenas, M., Londoño, V. y González, A.M. 2010. Estructura y riqueza florística del PNR El Vínculo, Buga, Colombia. *Cespedesia* 32: 21-36

Albesiano, S. y Fernández-Alonso, J.L. 2006. Catálogo comentado de la flora vascular de la franja tropical (500-1200m) del cañón del río Chicamocha (Boyacá-Santander, Colombia). Primera Parte. *Caldasia* 28: 23–44.

Albesiano, S. y Rangel-Ch, J.O. 2006. Estructura de la vegetación del Cañón del río Chicamocha, 500-1200m; Santander, Colombia: Una herramienta para la conservación. *Caldasia* 28: 307–325.

Aldana-Domínguez, J., Montes, C., Martínez, M., Medina, M., Hahn, J. y Duque, M. 2017. Biodiversity and Ecosystem Services Knowledge in the Colombian Caribbean: Progress and Challenges. *Tropical Conservation Science* 10: 1–41.

Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr.,P., Loyolaand, R. y Ulrich, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117: 1227–1239.

Anderson, M. J., T. O. Crist, J. M. Chase, M. Vellend, B. D. Inouye, A. L. Freestone, N. J. Sanders, H. V. Cornell, L. S. Comita, K. F. Davies, S. P. Harrison, N. J. B. Kraft, J. C. Stegen y N. G. Swenson. 2011. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14:19-28.

Apgaua, D.M.G., dos Santos, R.M., Pereira, D.G.S., de Oliveira Menino, G.C., Pires, G.G. y Fontes, M.A.L. y Tng, D.Y.P. 2014. Beta-diversity in seasonally

dry tropical forests (SDTF) in the Caatinga Biogeographic Domain, Brazil, and its implications for conservation. *Biodivers. Conserv.* 23:217–232.

Arango, N., D. Armenteras, M. Castro, T. Gottsmann, O. L. Hernández, C. L. Matallana, M. Morales, L. G. Naranjo, L. M. Renjifo, L. F. Trujillo y H. F. Villareal. 2003. Vacíos de conservación del Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia desde una perspectiva ecorregional. WWF (Fondo Mundial para la Naturaleza), Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D. C., 64 pp.

Arcila-Cardona, A. M., Valderrama-Ardila, C. y Chacón de Ulloa, P. 2012. Estado de fragmentación del bosque seco de la cuenca alta del río Cauca, Colombia. *Biota Colombiana* 13:86–101.

Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F. y Benítez-Malvido, J. 2009. Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conserv. Biol.* 23(3):729-739.

Arroyo-Rodríguez, V., Rös, M., Escobar, F., Melo, F.P.L., Santos, B.A., Tabarelli, M. y Chazdon, R. 2013. Plant beta-diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology* 101: 1449–1458.

Baev, P. V. y Penev, I.D. 1995. BIODIV: program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap, and cluster analysis. Versión 5.1. Pensoft, Sofia-Moscow, 57 pp.

Barton PS, Cunningham SA, Manning AD y Gibb H, Lindenmayer DB, Didham RK. 2013. The spatial scaling of beta diversity. *Global Ecol. Biogeog.* 22:639–647.

Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19:134-143.

Baselga, A. 2012. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography* 21: 1223-1232.

Baselga, A. y Orme, C.D.L. 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 808-812.

Baselga, A. & Leprieur, F. 2015. Comparing methods to separate components of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 1069-1079.

Baselga, A., Orme, D., Villegier, S., De Bortoli, J., Leprieur, F., Logez, M. y Henriques-Silva, R. 2018. betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. R package version 1.5.1. <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>

Batiste, B. 2014. Presentacion. El Bosque Seco Tropical en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia.353 p.

Bernal, R., Gradstein, S.R. y Celis, M. 2015. Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. [www.catalogoplantacolombia.unal.edu.co](http://www.catalogoplantacolombia.unal.edu.co)

Cabrera, A.L. y Willink, A. 1980. Biogeografía de América Latina. Washington, D.C., Organización de los Estados Americanos.

Caetano, S. y Naciri, Y. 2011. The biogeography of seasonally dry tropical forests in South America. Páginas 23–44 en R. Dirzo, H.S. Young, H.A. Mooney, y

G. Ceballos, editores. Seasonally Dry Tropical Forest. Island Press, Washington, DC, EE.UU.

Calderón-Patrón J.M., Goyenechea, I., Ortiz-Pulido, R., Castillo-Cerón, J., Manriquez, N., Ramírez-Bautista, A., Rojas-Martínez, A.E., Sánchez-Rojas, G., Zuria, I. & Claudia E. Moreno, C. E. 2016. Beta Diversity in a Highly Heterogeneous Area: Disentangling Species and Taxonomic Dissimilarity for Terrestrial Vertebrates. *PLoS ONE* 11(8): e0160438.

Carbonó-Delahoz, E. y García-Q., H. 2010. La vegetación terrestre en la ensenada de Neguanje, Parque Nacional Natural Tayrona (Magdalena, Colombia). *Caldasia* 32 (2): 235-256.

Cárdenas, D. y Salinas, N. (eds.). 2007. Libro Rojo de Plantas de Colombia, Volumen 4. - Especies Maderables Amenazadas. Primera Parte. Serie de Libros rojos de especies amenazadas para Colombia. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial- Instituto Alexander Von Humboldt- INVEMAR - Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia- Instituto Amazónico de Investigaciones Científica SINCHI. 232 pp.

Carrillo-Fajardo, M., O. Rivera-Díaz, O. y Sánchez-Montaña, R. 2007. Caracterización florística y estructural del bosque seco tropical del Cerro Tasajero, San José del Cúcuta (Norte de Santander), Colombia. *Actualidades Biológicas* 29: 55-73.

Carvalho, J. C., Cardoso, P y Gómes, P. 2012. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology Biogeography* 21: 760-771.

Carvalho, J. C., Cardoso, P., Borges, P. A. V., Schmera, D. & Podani, J. 2013. Measuring fractions of beta diversity and their relationship to nestedness. A theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos* 122: 825-834.

Castellanos-Castro, C. y Newton, A. C. 2015. Environmental heterogeneity influences trajectories in Colombian seasonally Dry Tropical Forests. *Biotropica* 47 (6): 660-671.

Castro, D.M. 2003. Ensayo sobre tipología de suelos colombianos- énfasis en génesis y aspectos ambientales. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencia* 27: 319–341.

Castro-Lima, F. 2013. Avance del conocimiento de la flora del Andén Orinoqués en el departamento del Vichada, Colombia. *Orinoquia* 14:58–67.

Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology and conservation in neotropical dry forest. Pp: 195-220. En: Bullock S. H., H. A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts. 450 pp.

Chao, A. y Jost, L., 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93 (12): 2533-2547.

Chao, A., Ma, K. H., and Hsieh, T. C. 2016. iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online. [http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software\\_download/](http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/)

Chao A., Kubota, Y., Zelený, D., Chiu, C-H., Li, C-F., Kusumoto, B., Yasuhara, M., Thorn, S., Wei, C-L., Costello, M. y Colwell, R. 2020. Quantifying sample completeness and comparing diversities among assemblages. *Ecological Research*. 35:292–314. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12102>

Chase, J. M. 2007. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *PNAS* 104 (44): 17430–17434.

Condit, R., Pitman, N., Leigh Jr., E., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R., Núñez, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H., Losos, E. y Hubbell, S. 2002. Beta-diversity in Tropical Forest Trees. *Science* 295: 666-669.

Connor, E.F. 1986. The role of Pleistocene forest refugia in the evolution and biogeography of tropical biotas. *Trends in Ecology and Evolution* 1: 165–168.

De Jesus, S., Pedro, W.A. y Bispo, A.A. 2018. Bird diversity along a gradient of fragmented habitats of the Cerrado., *An. Acad. Bras. Cienc.* 90(1): 123-135.

Díaz, J.M. 2006. Bosque Seco Tropical Colombia. Banco de Occidente, I/M Editores. Cali, Colombia.

Dick, C. W. y Pennington, R. T. 2019. History and Geography of Neotropical tree diversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 50: 12.1-12.23.

Dirzo, R. y Raven, P. H. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environmental Resources* 28:137–167.

Dirzo, R., H.S. Young H.A. Mooney, y G. Ceballos. 2011. Introduction. Páginas XI–XIII en R. Dirzo, H.S. Young, H.A. Mooney, y G. Ceballos, editores. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Island Press, Washington D.C., EE.UU.

Dryflor, Banda K, Delgado SA, Dexter KG, Linares PR, Oliveira FA, Prado D, Pullan M, Quintana C, Riina R, Rodríguez GM, Weintritt J, Acevedo RP, Adarve J, Álvarez J, Aranguren AB, Arteaga JC, Aymard G, Castaño A, Ceballos MN,

Cogollo A, Cuadros H, Delgado F, Devia W, Dueñas H, Fajardo L, Fernández A, Ángel M, Franklin J, Freid EH, Galetti LA, Gonto R, González R, Graveson R, Helmer EH, Idárraga A, López R, Marcano VH, Martínez OG, Maturo HM, McDonald M, McLaren K, Melo M, Mijares F, Mogni V, Molina D, Moreno N, Nassar JM, Neves DM, Oakley LJ, Oatham M, Olvera LA, Pezzini FF, Reyes OO, Ríos ME, Rivera O, Rodríguez N, Rojas A, Särkinen T, Sánchez R, Smith M, Vargas C, Villanueva B, Pennington T. 2016. Plant diversity patterns in Neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353(6306):1383–1387.

Duivenvoorden, J. F., J.C. Svenning & S.J. Wright. 2002. Beta diversity in tropical forests. *Science* 295: 636-637.

Espinal, L.S. y Montenegro, E. 1963. Formaciones vegetales de Colombia; memoria explicativa sobre el mapa ecológico. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Departamento Agrológico. Bogotá, Colombia.

Etter, A., McAlpine, C. A. y Possingham, H. 2008. Historical patterns and drivers of landscape change in Colombia since 1500: a regionalized spatial approach. *Annals of the Association of American Geographers* 98:2–23.

Ewel, J. J. 1999. Natural systems as models for the design of sustainable systems of land use. *Agroforestry Systems* 45:1–21.

Fajardo, L., V. Gonzales, J. Nassar, P. Lacabana, C. A. Portillo, F. Carrasquel y J. P. Rodríguez. 2005. Tropical dry forests of Venezuela: Characterization and current conservation status. *Biotropica* 37: 531-546.

Fernández-Pérez, A y Fernández, S.I. 1992. Contribución al estudio florístico de la hoya hidrográfica del río Patía. *Novedades Colombianas, Nueva Época* 5: 27–44.

Figuroa, Y., y G. Galeano. 2007. Lista comentada de las plantas vasculares del enclave seco interandino de la Tatacoa (Huila, Colombia). *Caldasia* 29:263–281.

Finol, H. 1976. Estudio fitosociológico de las unidades 2 y 3 de la Reserva Forestal de Carapo, Estado de Barinas. *Acta Botánica Venezuelica* 10 (1–4): 15–103.

Fletcher, R. J., Didham, R. K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R. M., Rosindell, J., Holt, R. D., Gonzalez, A., Pardini, R., Damschen, E. I., Melo, F. P. L., Ries, L., Prevedello, J. A., Tschamntke, T., Laurance, W. F., Lovejoy, T. y Haddad, N. M. 2018. Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation* 226: 9 - 15

Flórez, C.A. y Etter, A. 2003. Caracterización ecológica de las islas Múcura y Tintipán, archipiélago de San Bernardo, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 27 (104): 343-356.

Franco-Roselli, P., Betancur, J. y Fernández-A., J.L. 1997. Diversidad florística en dos bosques subandinos del sur de Colombia. *Caldasia* 19 (1–2): 205–234

Galan de Mera, A., González, A., Morales, R., Oltra, B. y Vicente Orellana, J.A. 2006. Datos sobre la vegetación de los Llanos Occidentales del Orinoco (Venezuela). *Acta Botanica Malacitana* 31:97–129.

García, J.D. y Rivera, O. 2010. Composición florística del bosque de Agüil (Aguachica, Cesar) con anotaciones sobre su estructura. Páginas 575–601 en J.O. Rangel, editor. Colombia Diversidad Biótica VIII: Media y baja montaña de la serranía de Perijá. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá, Colombia.

García-Martínez, S. y Mercado-Gómez, J. D. 2017. Diversidad de briófitos en fragmentos de bosque seco tropical, Montes de María, Sucre, Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88: 824–831.

Gentry, A. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. Páginas 146 -194 en S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina, editores. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

Gómez-Ruiz, P. A., Tapia-Sedeño, A., Ramírez-García, B., Pinho, B. X. y Arroyo-Rodríguez, V. 2016. Diferenciación florística a lo largo de un gradiente de perturbación antrópica en un paisaje tropical fragmentado. *Mex. Nat.* 7: 1-5

Gómez-Sandoval, P., Mojica-Corzo, J., Mejía-Egas, O. 2017. Trazabilidad de los registros de mamíferos en el marco del otorgamiento de licencias ambientales para proyectos de hidrocarburos en Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.* 41(158):51-58.

González-M. R., García, H., Isaacs, P., Cuadros, H., López-Camacho, R., Rodríguez, N., Pérez, K., Mijares, F., Castaño-Naranjo, A., Jurado, R., Idárraga-Piedrahíta, A., Rojas, A., Vergara, H. y Pizano, C. 2018. Disentangling the environmental heterogeneity, floristic distinctiveness and current threats of tropical dry forests in Colombia. *Environ. Res. Lett.* 13: 045007.

González, S.D. y W. Devia. 1995. Caracterización fisionómica de la flora de un bosque seco secundario en el corregimiento de Mateguarda, Tulúa-Valle. *Cespedesia* 20: 35–65.

Graves, S. 2014. Contribution of tropical agricultural trees to species diversity and carbon: a new landscape perspective enabled by high-resolution hyperspectral and lidar images (Tesis de Maestría). Gainesville: University of Florida. 84 p.

Groves C. 2003. Drafting a conservation blueprint: a practitioner's guide to planning for biodiversity. Washington DC: Island Press.

Groombridge, B. 1992. Global Biodiversity." Status of the Earth's Living Resources. A report compiled by the World Conservation Monitoring Centre, London: Chapman & Hall.

Haffer, J. 1979. Quaternary biogeography of tropical lowland South America. Páginas 107–140 en W. E. Duellman editor. The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution, and Dispersal. Museum of Natural History, The University of Kansas, Lawrence, Kansas, EE.UU.

Haffer, J. 1982. General aspects of the Refuge Theory. Páginas 6–22 en G.T. Prance, editor. Biological Diversification in the Tropics. Columbia University Press, New York, EE.UA.

Harte J., McCarthy S., Taylor K., Kinzig A. & Fischer M.L. 1999a. Estimating species-area relationships from plot to landscape scale using species spatial-turnover data. *Oikos*, 86, 45–54.

Harte, J., Kinzig, A. y Green, J. 1999b. Self-Similarity in the Distribution and Abundance of Species. *Science* 284 (5412): 334-336.

Herazo, F., Gómez, J. y Mendoza, H. 2017. Estructura y Composición Florística del bosque seco tropical en los Montes de María (Sucre-Colombia). *Ciencia en Desarrollo* 8 (1): 71-82.

Hernández-Camacho, J. 1992. Vulnerabilidad y estrategias para la conservación de algunos biomas de Colombia. Páginas 191-202 en G. Halffter,

editor. La diversidad biológica de Iberoamérica. *Acta Zoológica Mexicana*. Volumen especial. México, D. F., México.

Hernández-Camacho, J. y Sánchez-Páez., H. 1992. Biomas Terrestres de Colombia. Páginas 153–190 en G. Halffter, editor. La diversidad biológica de Iberoamérica. *Acta Zoológica Mexicana*. Volumen especial. México, D. F., México.

Hernández-C. J., Walschburger-B. T., Ortiz-Q., R. y Hurtado-G., A. 1992. Origen y distribución de la biota suramericana y colombiana. Páginas 55–104 en G. Halffter, editor. La diversidad biológica de Iberoamérica. *Acta Zoológica Mexicana*. Volumen especial. México, D. F., México.

Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-432.

Hoekstra, J., Boucher, T., Ricketts, T. y Roberts, C. 2005. Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters* 8: 23-29.

Holdridge, L. R. 1967. Life Zone Ecology, Photographic supplement prepared by J.A. Tosi Jr., rev. ed. San José, Costa Rica: Tropical Science Center.

Hubbell, S.P. 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (Princeton University Press, Princeton, NJ).

Hueck, K. 1978. Los Bosques de Sudamérica. Eschborn, Germany: Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit.

Hughes, C., Pennington, R.T. y Antonelli., A. 2013. Neotropical Plant Evolution: Assembling the Big Picture. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2013, 171, 1–18.

IAVH. 1988. El Bosque seco Tropical (Bs-T) en Colombia. Instituto de Investigacion de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá.

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales – IDEAM. (2015b). Atlas climatológico de Colombia – Interactivo – año 2015, Volumen 1. Bogotá, D. C.

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales – IDEAM. (2015a). Mapas de coberturas de la tierra, Período 2010-2012. Escala 1:100.000. Catálogo de mapas de la plataforma del Sistema de Información Ambiental de Colombia – SIAC, Ministerio del Medio Ambiente y desarrollo Sostenible. <http://www.siac.gov.co/catalogo-de-mapas>

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales –IDEAM, Instituto Geográfico Agustín Codazzi - IGAC, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt - IAvH, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives De Andreis - Invemar, I. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi - Sinchi e Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico John von Neumann - IIAP. 2007. Ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico John von Neumann, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives De Andreis e Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi. Bogotá, D. C, 276 p. + 37 hojas cartográficas.

Jamoneau, A., Chabrierie, O., Closset-Kopp, D. y Decocq, G. 2012. Fragmentation alters beta-diversity patterns of habitat specialists within forest metacommunities. *Ecography* 35: 124–133.

Janzen, D. H. 1988. Tropical dry forest: the most endangered major tropical ecosystem. Pp: 130-137. *En*: Wilson E. O. (ed.). Biodiversity. National Academy Press, Washington, D. C.

Jenkins M.F., White, E.P., Hurlbert, A.H. 2018. The proportion of core species in a community varies with spatial scale and environmental heterogeneity. *PeerJ* 6: e6019.

Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent Alpha and beta components. *Ecology*, 88, 2427–2439.

Kattan, G., Sanchez, C., Velez, C., Ramirez, L. y Celis, M. 2019. Beta diversity and knowledge gaps of Colombia's dry forest: implications for their conservation. *Caldasia* 41(1):1-11.

Koleff, P., K. Gaston y J. Lennon. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72:367-382.

Legendre, P., D. Borcard y P. R. Peres-Neto. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75:435-450.

Legendre, P. y De Cáceres, M. 2013. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters* 16: 951-963.

Linares-Palomino, R., A.T. Oliveira-Filho, y R.T. Pennington. 2011. Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody plants. Páginas 3–21 en R. Dirzo, H.S. Young, H.A. Mooney, y G. Ceballos, editores. *Seasonally Dry Tropical Forest*. Island Press, Washington, DC, EE.UU.

Lowy, P. 2000. Flora vascular terrestre del archipiélago de San Andrés y Providencia. *Biota Colombiana* 1:109–124.

Lozano-C., G. 1986. Comparación florística del Parque Nacional Natural Tayrona, La Guajira y la Macuira-Colombia y los Medanos de Coro-Venezuela. *Mutisia* 67: 1-26.

Lücking, R., Moncada B., Martínez-Habibe M. C., Salgado-Negret B. E., Celis M., Rojas-Zamora, O., Rodríguez-M. G. M., Brokamp, G, Borsch, T. 2019. Lichen diversity in colombian caribbean dry forest remnants. *Caldasia* 41(1):194-214.

Maass, J. M., P. Balvanera, A. Castillo, G. C. Daily, H. A. Mooney, P. Ehrlich, M. Quesada, A. Miranda, V. J. Jaramillo, F. García-Oliva, A. Martínez-Yrizar, H. Cotler, J. López-Blanco, A. Pérez-Jiménez, A. Búrquez, C. Tinoco, G. Ceballos, L. Barraza, R. Avala, y J. Sarukhán. 2005. Ecosystem services of tropical dry forests: insights from long-term ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecology and Society* 10:1–17.

MacGregor-Fors I. y Schondube JE. 2011. Use of tropical dry forests and agricultural areas by Neotropical bird communities. *Biotropica* 43(3):365–370.

Mac Nally R, Fleishman E, Bulluck LP y Betrus CJ. 2004. Comparative influence of spatial scale on beta diversity within regional assemblages of birds and butterflies. *J. Biogeogr.* 31(6):917–929.

Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, New Jersey, 179 pp.

Marulanda, L.O., Uribe, A., Velásquez, P., Montoya, M.MA., Idárraga, A., López, M.C. y López, J.M. 2003. Estructura y composición de la vegetación de un fragmento de bosque seco en San Sebastián, Magdalena (Colombia) I. Composición de plantas vasculares. *Actualidades Biológicas* 25: 17–30.

Melo, J.O. 1998. Historia de Colombia: la dominación española. Biblioteca Familiar de la Presidencia de la República. Bogotá, Colombia.

Mendoza-C., H. 1999. Estructura y riqueza florística del bosque seco tropical de la región Caribe y el valle del río Magdalena, Colombia. *Caldasia* 21 (1): 70-94.

Miles, L., A. C. Newton, R. S. De Fries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos y Gordon, J. E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33 (3): 491-505.

Mooney, H.A., Bullock, S.H. y Medina, E. 1995. Introduction. Páginas 1–8 en Bullock, S.H., Mooney, H.A. y Medina, E. editors. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 pp.

Moreno, C. E. y P. Rodríguez. 2011. Commentary: Do we have a consistent terminology for species diversity? Back to basics and toward a unifying framework. *Oecologia* 167:889-892.

Moreno, C. E., Calderón-Patrón, J. M., Arroyo-Rodríguez, V., Barragán, F., Escobar, F., Gómez-Ortiz, Y., Martín-Regalado, N., Martínez-Falcón, A. P., Martínez-Morales, M. A., Mendoza, E., Ortega-Martínez, I. J., Pérez-Hernández, C. X., Pineda, E., Pineda-López, R., C. Ríos-Díaz, L., Rodríguez, P., Rosas, F.,

Schondube, J. E. y Zuria, I. 2017. Measuring biodiversity in the Anthropocene: a simple guide to helpful methods. *Biodivers Conserv* 26:2993–2998.

Murphy P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annals Review of Ecology and Systematics* 17: 67-68.

Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E y Wagner H. 2019. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-6. <https://cran.r-project.org/package=vegan>.

Olascuaga-Vargas, D., Mercado-Gómez, J. y Sánchez-Montaña, L. 2016. Análisis de la vegetación sucesional en un fragmento de bosque seco tropical en Tolúviejo-Sucre (Colombia). *Colombia Forestal*, 19(1), 23-40.

Patiño, R. D. U., y Rangel-Ch., O. 2011. La vegetación boscosa en la Estación de Primates Colosó-Sucre. In O. Rangel-Ch (Ed.), Colombia Diversidad Biótica XI Patrones de la estructura y de la riqueza de la vegetación en Colombia. Bogotá, Colombia: Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Medio Ambiente (pp. 253–268).

Peet, R. K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 285-307.

Pennington, R.T. 2012. Prólogo. *Biota Colombiana* 13: 3–4.

Pennington, T. 2014. Prefacio. El Bosque Seco Tropical en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia. 353 p.

Pennington, R. T., Prado, D.E. y Pendry, C.A. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27:261–273.

Pennington, R.T., Lavin, M., Prado, D.E., Pendry, C., Pell, S.K. y Butterworth, C.A. 2004. Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of Tertiary and Quaternary diversification. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 359: 515-538.

Pennington R.T., Lewis, G.P. y Ratter, J.A. 2006. An Overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forest. Pp. 1-29. En: Pennington T., Gwilyn P. L. y J. A. Ratter (eds.). Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. Plant Diversity, Biogeography and Conservation. *The Systematics Association. Special Volume Series* 69.

Pennington, R.T., Lavin, M. y Oliveira-Filho, A. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:437–457.

Phillips, O. y Miller, J.S. 2002. Global Patterns of Plants Diversity: Alwyn H. Gentry's Forest Transect Data Set. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden Vol. 89. 319 pp. St. Louis, Missouri.

Pizano, C. y García, H. (Eds). 2014. El Bosque Seco Tropical en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia. 353 p.

Pizano, C., González, R., González, M.F., Castro-Lima, F., López, R., Rodríguez, N., Idárraga-Piedrahíta, A., Vargas, W., Vergara-Varela, H., Castaño-Naranjo, A., Devia, W., Rojas, A., Cuadros, H. & Toro, J.L. 2014. Las plantas de los bosques secos de Colombia. En C. Pizano & H. García (eds.). El Bosque Seco

Tropical en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia.

Podani, J. y Schmera, D. 2016. Once again on the components of pairwise beta diversity. *Ecological Informatics* 32: 63-68.

Portillo-Quintero, C. A., y G. A. Sánchez-Azofeifa. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143:144–155.

Portillo-Quintero, C., Sánchez-Azofeifa, A., Calvo-Alvarado, J., Quesada, M. y do Espírito Santo, M. M. 2015. The role of tropical dry forests for biodiversity, carbon and water conservation in the neotropics: lessons learned and opportunities for its sustainable management. *Reg Environ Change* 15:1039–1049.

Prado, D.E. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany* 57: 437–461.

Prado, D. E. y Gibbs, P. E. 1993. Patterns os species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902–927.

Prance, G.T. 1982. Forest refuges: evidende from woody angiosperms. Páginas 137–159 en G. T. Prance, editor. *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York, EE.UU.

Qian, H., Ricklefs, R.E. y White, P.S. 2005. Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecology Letters*, 8: 15–22.

Qiao, X., Li, Q., Jiang, Q., Lu, J. Franklin, S., Tang, Z, Wang, Q. Zhang, J., Lu, Z., Bao, D., Guo, Y., Liu, H., Xu, Y. y Jiang, M. 2015. Beta diversity determinants in Badagongshan, a subtropical forest in central China. *Sci. Rep.* 5, 17043.

R Development Core Team. 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna <http://www.r-project.org/>

Rangel-Ch., J.O. 2012. La vegetación de la región caribe de Colombia: Composición florística y aspectos de la estructura. En: Rangel-Ch., J.O. (ed.). Colombia Diversidad Biótica XII: La región Caribe de Colombia, Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales: 365-476.

Rangel-Ch, O., Cantillo, H. E., y Garay, H. 2011. La estructura y el patrón de riqueza de la vegetación en localidades del departamento de Córdoba. In O. Rangel-Ch (Ed.), Colombia Diversidad Biótica XI Patrones de la estructura y de la riqueza de la vegetación en Colombia. Bogotá, Colombia: Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Medio Ambiente, pp. 203–251.

Rangel-Ch., J.O., Cortes, D. y Carvajal-C., J.E. 2012. La biodiversidad de Municipios de la región Caribe de Colombia. En: J.O. Rangel-Ch., J.O., Aguirre-C., J. y Rodríguez, C.L. (eds). Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible-Universidad Nacional DE Colombia, Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá D.C., Colombia. 713 pp

Rangel-Ch., J. O. y Velásquez, A. 1997. Métodos de estudio de la vegetación. En: J.O. Rangel-Ch., Lowry, P. y Aguilar, M. (eds.). Colombia: diversidad biótica II: 59–87. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá.

Rangel-Ch., J. O., y Lozano-C., G. 1986. Un perfil de vegetación entre La Plata (Huila) y el volcán Puracé. *Caldasia* 14(68–70): 533–547.

Ratter, J. A., Askew, G. P., Montgomery, R. F. y Gifford, D. R. 1978. Observations on the vegetation of Northern Mato Grosso. II. Forests and soils of the Rio Suia-Missu area. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 203:191–208.

Repizo, A. y Devia, C. 2008. Árboles y arbustos del valle seco del río Magdalena y de la región Caribe colombiana: su ecología y usos-Guía de campo. Pontificia Universidad Javeriana y Corporación Autónoma Regional del Canal del Dique (Cardique). Bogotá, Colombia.

Rodríguez G., Banda-R., k., Reyes-B., S. y Estupiñán-González, A. 2012. Lista comentada de las plantas vasculares de bosques secos prioritarios para la conservación en los departamentos de Atlántico y Bolívar (Caribe colombiano). *Biota Colombiana* 13 (2): 7-39.

Rosabal, D., Burgaz, A.R. y Reyes, O.J. 2016. Analizando la diversidad beta en ensamblajes de líquenes en un gradiente vertical sobre cinco especies de forófitos en la pluvisilva montana de la Gran Piedra, Cuba. *Bot. complut.* 40: 23-33.

Ruiz, J., Fandiño, M. y Chazdon, R.L. 2005. Vegetation structure, composition and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica* 37:397–407.

Ruiz, J. y M. C. Fandiño. 2009. Estado del bosque seco tropical e importancia relativa de su flora leñosa, islas de la vieja Providencia y Santa Catalina, Colombia, Caribe suroccidental. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23 (126): 5-15.

Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J.M., Stoner, K. E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E. L., Calvo-Alvarado, J. C., Kalacska, M. E. R., Fajardo, L., Gamon, J. A. y Cuevas-Reyes, P. 2005. Research priorities for Neotropical dry forests. *Biotropica* 37:477–485.

Sanmartín-Sierra D. R., Angarita-Hernández D. F. & Mercado-Gómez J. D. 2016. Estructura y composición florística del bosque seco tropical de Sanguaré-Sucre (Colombia). *Ciencia en Desarrollo* 7 (2): 43 – 56.

Si, X., Baselga, A. y Ding, P. 2015. Revealing Beta-Diversity Patterns of Breeding Bird and Lizard Communities on Inundated Land-Bridge Islands by Separating the Turnover and Nestedness Components. *PLoS ONE* 10(5): e0127692.

Soares, C.J.R.S., Sampaio, M.B., Santos-Filho, F.S., Martins, F.R. y dos Santos, F.A.M. 2019. Patterns of species diversity in different spatial scales and spatial heterogeneity on beta diversity. *Acta Botanica Brasilica*: 1-8.  
DOI:10.1590/0102-33062019abb0054.

Stiling, P. 1999. Ecology: Theories and applications. New Jersey: Prentice Hall, 3rd. Edition, 539 pp.

Ter Steege, H., Sabatier, D., Castellanos, H., Van Andel, T., Duivenvoorden, J., Adalardo De Oliveira, A., Ek, R., Lilwah, R., Maas, P. y Mori, S. 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology*, 16(6), 801-828.

Thiers B. 2020. Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's virtual herbarium. Available at <<http://sweetgum.nybg.org/ih/>>. En fecha: enero de 2020.

Torres G, A. M., J. B. Adarve, M. Cárdenas, J. A. Vargas, V. Londoño, K. Rivera, J. Home, O. L. Duque, y Á. M. González. 2012. Dinámica sucesional de un fragmento de bosque seco tropical del Valle del Cauca, Colombia. *Biota Colombiana* 13:66–85.

Tovar, H. 1993. Relaciones y visitas a los Andes (S. XVI): Región del Alto Magdalena. Vol.VI de Colección de Historia de la Biblioteca Nacional. Colcultura e Instituto Colombiano de Cultura Hispánica. Bogotá, Colombia.

Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.R., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C. Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H. y Westphal, C. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87: 661–685.

Tuomisto, H. 2010. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33:2-22.

Tuomisto, H. 2011. Do we have a consistent terminology for species diversity? Yes, if we choose to use it. *Oecologia* 167:903-911.

Ulrich, W., Soliveres, S., Thomas, A.D., Dougill, A.J., y Maestre, F.T. 2016. Environmental correlates of species rank – abundance distributions in global drylands. *Perspect. Plant Ecol. Syst.* 20: 56–64.

Ulrich, W., Matthews, T.J. y Kubota, Y. 2020. Constraints on the distribution of species abundances indicate universal mechanisms of community assembly. *Ecological Research*, 1–10. DOI: <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12095>

Valencia-Duarte, J., L. N. Trujillo Ortiz, y O. Vargas Ríos. 2012. Dinámica de la vegetación en un enclave semiárido del río Chicamocha, Colombia. *Biota Colombiana* 13:40–65.

van der Hammen, T. 1992. Historia, Ecología y Vegetación. COA-Fondo FEN-FPC Banco Popular. Bogotá, Colombia.

van der Hammen, T. y Absy, M. L. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1: 3–26.

Vargas, W. 2012. Los bosques secos del Valle del Cauca, Colombia: una aproximación a su flora actual. *Biota Colombiana* 13:102–164.

Vargas, R. y Allen, E. B. 2008. Biomass and carbón accumulation in a fire chronosequence of a seasonally dry tropical forest. *Global Change Biology* 14:109–124.

Vásquez-Grandón, A., Donoso, P. y Gerding, V. 2018. Forest Degradation: When Is a Forest Degraded? *Forests* 9 (11):726. doi:10.3390/f9110726

Veech J.A. y Crist T.O. 2007. Habitat and climate heterogeneity maintain beta-diversity of birds among landscapes within ecoregions. *Global Ecol. Biogeogr.* 16(5):650–656.

Vellend, M. 2001. Do commonly used indices of  $\beta$ -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science* 12:545-552.

Villarreal H., Álvarez, M., Córdoba, M., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H. Ospina, M. y Umaña, A. 2006. Plantas. En Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad, segunda edición (pp. 69-90).

Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.

Wilson, M.V. y Shmida, A. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology*, 72: 1055-1064.

Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30:279- 338.

Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2/3): 213-251.

Whittaker, R. H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. In *Evolutionary biology*, M. K. Hecht, W. C. Steere y B. Wallace (eds.). Plenum, New York. p.1-67.

Wilsey, B.J. 2010. An empirical comparison of beta diversity indices in establishing prairies. *Ecology*, 91(7): 1984–1988.

## Anexos

Anexo 1. Lista de especies de plantas con flores registradas en cuatro fragmentos de bosque seco tropical del caribe colombiano. Incluye las familias según APG IV (2016). ATL = Atlántico, BOL = Bolívar, GUA = La Guajira y MAG = Magdalena. [No. UTMC de la serie E. Carbonó (EC)].

FAMILIA / <i>Especie</i>	ATL	BOL	GUA	MAG	No. UTMC
<b>ACANTHACEAE</b>					
<i>Aphelandra pulcherrima</i> (Jacq.) Kunth	x	-	-	-	EC 6137
<i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl.	-	x	-	-	EC 6411
<b>ACHARIACEAE</b>					
<i>Mayna grandifolia</i> (H. Karst.) Warb.	x	x	-	-	EC 6177
<b>ACHATOCARPACEAE</b>					
<i>Achatocarpus nigricans</i> Triana	x	-	-	-	EC 6132
<b>ANACARDIACEAE</b>					
<i>Anacardium excelsum</i> (Bertero ex Kunth) Skeels	-	-	x	-	EC s/n
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	x	x	x	x	EC 6200
<i>Spondias mombin</i> L.	x	x	x	-	EC 6193
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	-	x	-	-	EC 6409
<b>APOCYNACEAE</b>					
<i>Aspidosperma desmanthum</i> Benth. ex Müll.Arg.	x	-	x	x	EC 6128
<i>Tabernaemontana grandiflora</i> Jacq.	x	x	x	-	EC 6148
<b>ARACEAE</b>					
<i>Dracontium purdieanum</i> (Schott) Engl.	-	x	-	-	
<b>ARALIACEAE</b>					
<i>Aralia excelsa</i> (Griseb.) J.Wen	-	x	-	-	EC 6393
<b>ARECACEAE</b>					
<i>Attalea butyracea</i> (Mutis ex L.f.) Wess.Boer	-	-	x	-	EC s/n
<i>Euterpe precatoria</i> Mart.	-	-	x	-	EC s/n
<b>ARISTOLOCHIACEAE</b>					
<i>Aristolochia maxima</i> Jacq.	-	-	x	-	EC 6354
<b>ASTERACEAE</b>					
<i>Verbesina columbiana</i> B.L.Rob.	-	-	x	-	EC 6352

<b>BIGNONIACEAE</b>					
<i>Adenocalymma aspericarpum</i> (A.H.Gentry) L.G.Lohmann	-	-	x	-	EC 6333
<i>Adenocalymma inundatum</i> Mart. ex DC.	x	x	-	-	EC 6144
<i>Anemopaegma orbiculatum</i> (Jacq.) DC.	-	x	-	-	EC s/n
<i>Crescentia cujete</i> L.	-	x	-	-	EC s/n
<i>Fridericia conjugata</i> (Vell.) L.G.Lohmann	-	x	-	-	EC s/n
<i>Handroanthus billbergii</i> (Bureau & K.Schum.) S.O.Grose	-	-	-	x	EC 6230
<i>Handroanthus chrysanthus</i> (Jacq.) S.O.Grose	x	x	-	-	EC 6143
<i>Roseodendron chryseum</i> (S.F.Blake) Miranda	-	x	x	-	EC 6314
<b>BIXACEAE</b>					
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	-	-	x	-	EC 6348
<b>BORAGINACEAE</b>					
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	-	-	-	x	EC 6229
<i>Cordia collococca</i> L.	-	x	x	-	EC 6420
<i>Cordia nodosa</i> Lam.	x	-	-	-	EC 6187
<b>BURSERACEAE</b>					
<i>Bursera graveolens</i> (Kunth) Triana & Planch.	x	-	x	-	EC 6140
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	x	x	x	x	EC 6135
<i>Protium sagotianum</i> Marchand	-	-	x	-	EC 6346
<i>Protium tenuifolium</i> (Engl.) Engl.	-	-	x	-	EC 6276
<b>CACTACEAE</b>					
<i>Pereskia guamacho</i> F.A.C.Weber	x	-	-	x	EC 6136
<b>CAPPARACEAE</b>					
<i>Capparidastrum frondosum</i> (Jacq.) Cornejo & Iltis	x	x	-	-	EC 6141
<i>Capparidastrum tenuisiliquum</i> (Jacq.) Hutch.	x	-	-	x	EC 6150
<i>Capparis indica</i> (L.) Druce	x	x	-	x	EC 6149
<i>Crateva tapia</i> L.	x	x	x	-	EC 6154
<i>Cynophalla flexuosa</i> (L.) J.Presl	-	x	-	x	EC 6242
<i>Cynophalla verrucosa</i> (Jacq.) J.Presl	x	-	-	-	EC 6176
<i>Morisonia americana</i> L.	-	-	-	x	EC 6223
<i>Quadrella odoratissima</i> (Jacq.) Hutch.	x	x	-	x	EC 6213
<b>CELASTRACEAE</b>					
<i>Celastrus</i> sp.	-	x	-	-	EC 6425
<i>Maytenus longipes</i> Briq.	-	x	-	-	EC 6405
<i>Maytenus</i> sp.	-	-	x	-	EC 6323
<b>CHRYSOBALANACEAE</b>					
<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	-	-	x	-	EC 6322

<i>Parinari pachyphylla</i> Rusby	-	-	x	-	EC 6305
<b>COMBRETACEAE</b>					
<i>Combretum fruticosum</i> (Loefl.) Stuntz	-	x	x	-	EC s/n
<i>Terminalia oblonga</i> (Ruiz & Pav.) Steud.	-	x	-	-	EC 6403
<b>CONNARACEAE</b>					
<i>Connarus panamensis</i> Griseb.	-	-	x	-	EC 6291
<b>DILLENIACEAE</b>					
<i>Davilla</i> sp.	-	-	x	-	EC s/n
<b>ERYTHROXYLACEAE</b>					
<i>Erythroxylum</i> sp.	-	x	-	-	EC 6404
<i>Erythroxylum carthagenense</i> Jacq.	x	-	-	-	EC 6196
<i>Erythroxylum hondense</i> Kunth	x	-	-	-	EC 6188
<b>EUPHORBIACEAE</b>					
<i>Croton niveus</i> Jacq.	x	-	-	x	EC 6197
<i>Hura crepitans</i> L.	x	x	-	x	EC s/n
<i>Manihot carthagenensis</i> (Jacq.) Müll.Arg.	-	-	-	x	EC s/n
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	x	x	-	-	EC 6361
<b>FABACEAE</b>					
<i>Acacia collinsii</i> Saff.	x	x	-	-	EC 6194
<i>Acacia polyphylla</i> DC.	x	x	x	x	EC 6190
<i>Acacia tamarindifolia</i> (L.) Willd.	-	-	-	x	EC s/n
<i>Albizia niopoides</i> (Benth.) Burkart	-	-	x	x	EC 6345
<i>Bauhinia glabra</i> Jacq.	x	x	x	-	EC 6286
<i>Brownea rosa-de-monte</i> Bergius	-	-	x	-	EC 6300
<i>Caesalpinia coriaria</i> (Jacq.) Willd.	x	x	-	x	EC 6408
<i>Centrolobium paraense</i> Tul.	x	x	x	-	EC 6130
<i>Coursetia ferruginea</i> (Kunth) Lavin	x	x	x	-	EC 6246
<i>Inga hayesii</i> Benth.	x	x	-	-	EC 6171
<i>Leucaena trichodes</i> (Jacq.) Benth.	-	-	-	x	EC 6225
<i>Libidibia punctata</i> (Willd.) Britton	-	-	-	x	EC 6249
<i>Lonchocarpus punctatus</i> Kunth	x	-	x	x	EC 6152
<i>Lonchocarpus sanctae-marthae</i> Pittier	-	-	-	x	EC 6235
<i>Lonchocarpus violaceus</i> (Jacq.) DC.	-	x	-	-	EC 6427
<i>Machaerium biovulatum</i> Micheli	-	-	x	x	EC 6226
<i>Machaerium glabratum</i> Pittier	-	-	x	-	EC 6317
<i>Machaerium goudotii</i> Benth.	-	-	-	x	EC 6231
<i>Mimosa arenosa</i> (Willd.) Poir.	-	-	-	x	EC 6220

<i>Pithecellobium hymenaeafolium</i> (Willd.) Benth.	x	-	-	x	EC 6172
<i>Platymiscium pinnatum</i> (Jacq.) Dugand	x	-	-	x	EC 6234
<i>Pseudopiptadenia pittieri</i> (Harms) G.P.Lewis	x	-	-	-	EC 6160
<i>Pterocarpus acapulcensis</i> Rose	-	-	-	x	EC 6227
<i>Pterocarpus officinalis</i> Jacq.	-	x	-	-	EC 6374
<i>Pterocarpus</i> sp.	-	-	-	x	EC 6210
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F.Blake	-	-	x	-	EC 6330
<i>Swartzia simplex</i> (Sw.) Spreng.	X	x	-	-	EC 6181
<i>Zygia latifolia</i> (L.) Fawc. & Rendle	-	x	x	-	EC 6299
<hr/>					
HERNANDIACEAE					
<i>Gyrocarpus americanus</i> Jacq.	-	-	-	x	EC s/n
<hr/>					
HYPERICACEAE					
<i>Vismia baccifera</i> (L.) Planch. & Triana	-	-	x	-	EC 6295
<hr/>					
INDETERMINADA					
Bejuco Kalimba	-	-	x	-	EC 6304
<hr/>					
INDETERMINADA					
Látigo	-	-	x	-	EC 6303
<hr/>					
LACISTEMATACEAE					
<i>Lacistema aggregatum</i> (P.J.Bergius) Rusby	-	-	x	-	EC 6301
<hr/>					
LAMIACEAE					
<i>Vitex compressa</i> Turcz.	-	x	-	-	EC 6412
<i>Vitex cymosa</i> Bertero ex Spreng.	-	-	-	x	EC 6245
<hr/>					
LAURACEAE					
<i>Aniba citrifolia</i> (Nees) Mez	-	-	x	-	EC 6282
<hr/>					
LECYTHIDACEAE					
<i>Gustavia superba</i> (Kunth) O.Berg	x	x	-	-	EC 6185
<i>Lecythis minor</i> Jacq.	-	x	-	-	EC 6363
<hr/>					
LOGANIACEAE					
<i>Strychnos tarapotensis</i> Sprague & Sandwith	-	x	-	-	EC 6392
<hr/>					
MALPIGHIACEAE					
<i>Bunchosia argentea</i> (Jacq.) DC.	-	-	x	-	EC 6292
<i>Bunchosia diphylla</i> (Jacq.) Cuatrec. & Croat	-	-	-	x	EC 6228
<i>Bunchosia odorata</i> (Jacq.) Juss.	X	-	x	-	EC 6153
<hr/>					
MALVACEAE					
<i>Apeiba tibourbou</i> Aubl.	X	x	x	-	EC 6328
<i>Cavanillesia platanifolia</i> (Humb. & Bonpl.) Kunth	-	x	-	-	EC 6365
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	x	x	x	-	EC 6338

<i>Luehea candida</i> (Moc. & Sessé ex DC.) Mart.	x	-	-	-	EC 6131
<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav.	x	-	-	-	EC 6184
<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	x	-	-	-	EC s/n
<i>Pachira quinata</i> (Jacq.) W.S.Alverson	-	x	-	-	EC s/n
<i>Pseudobombax septenatum</i> (Jacq.) Dugand	x	x	-	x	EC s/n
<i>Pterygota colombiana</i> Cuatrec.	-	-	x	-	EC 6279
<i>Sterculia apetala</i> (Jacq.) H.Karst.	x	x	-	-	EC s/n
<hr/>					
MELASTOMATACEAE					
<i>Miconia ibaguensis</i> (Bonpl.) Triana	-	-	x	-	EC 6307
<i>Miconia spicellata</i> Bonpl. ex Naudin	-	-	x	-	EC 6271
<hr/>					
MELIACEAE					
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	-	-	x	-	EC 6306
<i>Trichilia acuminata</i> (Humb. & Bonpl. ex Schult.) C.DC.	x	x	-	-	EC 6166
<i>Trichilia hirta</i> L.	x	x	x	-	EC 6318
<hr/>					
MORACEAE					
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	-	x	x	-	EC 6288
<i>Ficus insipida</i> Willd.	-	-	x	-	EC s/n
<i>Sorocea sprucei</i> (Baill.) J.F.Macbr.	x	x	x	-	EC 6129
<hr/>					
MYRTACEAE					
<i>Eugenia acapulcensis</i> Steud.	x	x	-	-	EC 6162
<i>Myrcia</i> sp.	-	-	x	-	EC 6310
<hr/>					
NYCTAGINACEAE					
<i>Guapira fragrans</i> (Dum.Cours.) Little	-	-	-	x	EC 6215
<i>Guapira uberrima</i> (Standl.) Lundell	-	-	x	-	EC 6320
<i>Neea nigricans</i> Fawc. & Rendle	-	x	-	x	EC 6243
<i>Pisonia aculeata</i> L.	x	-	-	-	EC 6164
<hr/>					
OPILIACEAE					
<i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth.	-	-	x	-	EC 6315
<hr/>					
PERACEAE					
<i>Pera</i> sp.	-	-	x	-	EC 6337
<hr/>					
PHYTOLACCACEAE					
<i>Seguieria americana</i> L.	x	-	-	-	EC 6155
<i>Trichostigma octandrum</i> (L.) H.Walter	-	x	-	-	EC 6371
<hr/>					
PIPERACEAE					
<i>Piper reticulatum</i> L.	-	-	x	-	EC 6298
<i>Piper tuberculatum</i> Jacq.	-	x	-	-	EC 6372
<hr/>					
POACEAE					

<i>Guadua amplexifolia</i> J.Presl	-	x	-	-	EC 6373
<b>POLYGONACEAE</b>					
<i>Coccoloba obovata</i> Kunth	x	-	x	-	EC 6204
<i>Coccoloba obtusifolia</i> Jacq.	-	-	-	x	EC 6224
<i>Ruprechtia cruegeri</i> Griseb. ex Lindau	-	x	-	-	EC 6410
<i>Ruprechtia ramiflora</i> (Jacq.) C.A.Mey.	-	-	-	x	EC 6216
<i>Triplaris americana</i> L.	x	x	-	-	EC 6133
<i>Triplaris purdiei</i> Meisn.	x	-	-	-	EC 6195
<b>PRIMULACEAE</b>					
<i>Bonellia frutescens</i> (Mill.) B.Ståhl & Källersjö	x	-	-	x	EC 6147
<b>RUBIACEAE</b>					
<i>Calycophyllum candidissimum</i> (Vahl) DC.	x	x	-	x	EC 6170
<i>Chomelia spinosa</i> Jacq.	x	-	-	-	EC 6169
<i>Gonzalagunia cornifolia</i> (Kunth) Standl.	-	x	-	-	EC 6417
<i>Isertia</i> sp.	x	-	x	-	EC 6151
<i>Margaritopsis microdon</i> (DC.) C.M.Taylor	x	-	-	-	EC 6173
<i>Palicourea domingensis</i> (Jacq.) DC.	-	-	x	-	EC 6284
<i>Pentagonia amazonica</i> (Ducke) L.Andersson & Rova	-	-	x	-	EC 6283
<i>Pogonopus speciosus</i> (Jacq.) K.Schum.	-	-	x	-	EC 6334
<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	x	x	-	-	EC 6146
<i>Randia dioica</i> H.Karst.	x	-	-	-	EC 6145
<i>Randia</i> sp.	-	-	-	x	EC 6219
<i>Rudgea cornifolia</i> (Kunth) Standl.	-	-	x	-	EC 6277
<b>RUTACEAE</b>					
<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	-	x	-	-	EC 6385
<b>SALICACEAE</b>					
<i>Casearia corymbosa</i> Kunth	-	-	x	-	EC 6321
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	-	x	-	-	EC 6414
<i>Casearia tremula</i> (Griseb.) Griseb. ex C.Wright	-	-	-	x	EC 6214
<i>Xylosma intermedia</i> (Seem.) Griseb.	x	x	-	-	EC 6168
<b>SAPINDACEAE</b>					
<i>Allophylus racemosus</i> Sw.	-	x	-	-	EC 6407
<i>Melicoccus bijugatus</i> Jacq.	-	x	-	-	EC s/n
<i>Melicoccus oliviformis</i> Kunth	x	x	-	x	EC 6142
<i>Paullinia alata</i> (Ruiz & Pav.) G.Don	-	x	-	-	EC s/n
<i>Paullinia nitida</i> Kunth	-	x	-	-	EC 6415
<i>Sapindus saponaria</i> L.	-	x	-	-	EC 6424

SAPOTACEAE					
<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni	x	-	-	-	EC 6186
<i>Pradosia colombiana</i> (Standl.) T.D.Penn. ex T.J.Ayers & Bouff.	-	x	-	x	EC 6232
SIMAROUBACEAE					
<i>Homalolepis cedron</i> (Planch.) Devecchi & Pirani	-	-	x	-	EC 6285
SOLANACEAE					
<i>Cestrum</i> sp.	-	-	x	-	EC 6309
<i>Cestrum latifolium</i> Lam.	x	-	-	-	EC 6156
VIOLACEAE					
<i>Hybanthus prunifolius</i> (Humb. & Bonpl.ex Schult.)Schulze-Menz	-	x	-	-	EC 6274

Anexo 2. Promedio de las alturas (h), Número de individuos (N), Unidades Muestrales (UM), Área Basal (AB), Frecuencia relativa (FER), Densidad relativa (DER), Cobertura relativa (COR) e índice de valor de importancia (IVI) de las especies vegetales presentes en el fragmento de bosque seco tropical ubicado en el departamento de Atlántico.

Especie	h	N	UM	AB (cm <sup>2</sup> )	FER	DER	COR	IVI
<i>Acacia collinsii</i>	2.00	2	1	20.935	0.54	0.48	0.02	1.03
<i>Acacia polyphylla</i>	4.00	1	1	213.616	0.54	0.24	0.19	0.96
<i>Achatocarpus nigricans</i>	10.89	9	1	1476.431	0.54	2.14	1.28	3.96
<i>Adenocalymma inundatum</i>	bejuco	1	1	5.056	0.54	0.24	0.00	0.78
<i>Apeiba tibourbou</i>	4.67	3	2	144.254	1.08	0.71	0.13	1.92
<i>Aphelandra pulcherrima</i>	2.00	2	1	57.196	0.54	0.48	0.05	1.07
<i>Aspidosperma desmanthum</i>	11.33	3	3	718.347	1.62	0.71	0.62	2.96
<i>Astronium graveolens</i>	8.90	10	6	1019.258	3.24	2.38	0.88	6.51
<i>Bauhinia glabra</i>	bejuco	3	2	104.912	1.08	0.71	0.09	1.89
<i>Bonellia frutescens</i>	5.00	2	1	293.564	0.54	0.48	0.25	1.27
<i>Bunchosia odorata</i>	4.50	2	2	88.875	1.08	0.48	0.08	1.63
<i>Bursera graveolens</i>	8.00	3	3	258.093	1.62	0.71	0.22	2.56
<i>Bursera simaruba</i>	15.11	39	10	29593.163	5.41	9.29	25.66	40.35
<i>Caesalpinia coriaria</i>	4.00	1	1	7.9	0.54	0.24	0.01	0.79
<i>Calycophyllum candidissimum</i>	12.34	29	9	7765.621	4.86	6.90	6.73	18.50
<i>Capparidastrum frondosum</i>	4.54	13	6	589.498	3.24	3.10	0.51	6.85
<i>Capparidastrum tenuisiliquum</i>	5.40	5	3	283.768	1.62	1.19	0.25	3.06
<i>Capparis indica</i>	9.75	4	2	744.891	1.08	0.95	0.65	2.68
<i>Centrolobium paraense</i>	11.60	5	3	2117.832	1.62	1.19	1.84	4.65
<i>Cestrum latifolium</i>	2.00	1	1	7.9	0.54	0.24	0.01	0.79
<i>Chomelia spinosa</i>	6.20	5	4	186.598	2.16	1.19	0.16	3.51
<i>Coccoloba obvata</i>	6.50	4	2	728.854	1.08	0.95	0.63	2.67
<i>Cordia nodosa</i>	3.00	2	2	19.75	1.08	0.48	0.02	1.57
<i>Coursetia ferruginea</i>	4.19	22	7	299.489	3.78	5.24	0.26	9.28
<i>Crateva tapia</i>	9.60	5	3	1328.938	1.62	1.19	1.15	3.96
<i>Croton niveus</i>	2.50	2	1	58.46	0.54	0.48	0.05	1.07
<i>Cynophalla verrucosa</i>	3.00	2	1	36.419	0.54	0.48	0.03	1.05
<i>Erythroxylum hondense</i>	7.20	5	5	1062.945	2.70	1.19	0.92	4.81
<i>Erythroxylum carthagenense</i>	8.00	1	1	409.536	0.54	0.24	0.36	1.13
<i>Eugenia acapulcensis</i>	6.30	10	3	518.714	1.62	2.38	0.45	4.45

<i>Guazuma ulmifolia</i>	9.80	5	4	807.222	2.16	1.19	0.70	4.05
<i>Gustavia superba</i>	6.50	2	1	89.27	0.54	0.48	0.08	1.09
<i>Handroanthus chrysanthus</i>	10.67	6	5	669.051	2.70	1.43	0.58	4.71
<i>Hura crepitans</i>	11.54	46	10	16571.198	5.41	10.95	14.37	30.73
<i>Inga hayesii</i>	9.00	2	2	53.72	1.08	0.48	0.05	1.60
<i>Isertia sp.</i>	4.00	3	1	72.206	0.54	0.71	0.06	1.32
<i>Lonchocarpus punctatus</i>	4.50	2	2	60.988	1.08	0.48	0.05	1.61
<i>Luehea candida</i>	6.00	2	1	108.862	0.54	0.48	0.09	1.11
<i>Malvaviscus arboreus</i>	5.00	2	1	53.72	0.54	0.48	0.05	1.06
<i>Mayna grandifolia</i>	4.50	6	2	95.116	1.08	1.43	0.08	2.59
<i>Melicoccus oliviformis</i>	7.57	7	4	1102.682	2.16	1.67	0.96	4.79
<i>Ochroma pyramidale</i>	22.00	1	1	990.976	0.54	0.24	0.86	1.64
<i>Pereskia guamacho</i>	3.60	5	4	316.711	2.16	1.19	0.27	3.63
<i>Pisonia aculeata</i>	3.67	3	2	25.675	1.08	0.71	0.02	1.82
<i>Pithecellobium hymenaeafolium</i>	5.00	2	2	19.355	1.08	0.48	0.02	1.57
<i>Platymiscium pinnatum</i>	10.86	7	4	1409.36	2.16	1.67	1.22	5.05
<i>Pouteria durlandii</i>	6.00	1	1	20.224	0.54	0.24	0.02	0.80
<i>Pseudobombax septenatum</i>	12.00	1	1	284.4	0.54	0.24	0.25	1.03
<i>Pseudopiptadenia pittieri</i>	13.73	15	5	4509.399	2.70	3.57	3.91	10.18
<i>Psychotria microdon</i>	2.00	1	1	5.056	0.54	0.24	0.00	0.78
<i>Quadrella odoratissima</i>	9.67	3	2	617.78	1.08	0.71	0.54	2.33
<i>Randia armata</i>	4.33	4	4	217.882	2.16	0.95	0.19	3.30
<i>Randia dioica</i>	2.80	3	3	63.674	1.62	0.71	0.06	2.39
<i>Sapium glandulosum</i>	17.67	3	2	1681.515	1.08	0.71	1.46	3.25
<i>Seguiera americana</i>	bejuco	1	1	22.831	0.54	0.24	0.02	0.80
<i>Sorocea sprucei</i>	10.49	39	10	12118.995	5.41	9.29	10.51	25.20
<i>Spondias mombin</i>	8.11	9	4	1941.504	2.16	2.14	1.68	5.99
<i>Sterculia apetala</i>	17.14	7	6	19272.524	3.24	1.67	16.71	21.62
<i>Swartzia simplex</i>	8	3	1	195.051	0.54	0.71	0.17	1.42
<i>Tabernaemontana grandiflora</i>	3.50	2	2	14.22	1.08	0.48	0.01	1.57
<i>Trichilia acuminata</i>	4.62	26	4	621.967	2.16	6.19	0.54	8.89
<i>Trichilia hirta</i>	2.00	1	1	6.399	0.54	0.24	0.01	0.78
<i>Triplaris americana</i>	6.00	1	1	25.596	0.54	0.24	0.02	0.80
<i>Triplaris purdiei</i>	10.0	1	1	38.236	0.54	0.24	0.03	0.81
<i>Xylosma intermedia</i>	22.5	2	1	1055.756	0.54	0.48	0.92	1.93
<b>Total</b>	<b>9.18</b>	<b>420</b>	<b>185</b>	<b>115319.934</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>300</b>

Anexo 3. Promedio de las alturas (h), Número de individuos (N), Unidades Muestrales (UM), Área Basal (AB), Frecuencia relativa (FER), Densidad relativa (DER), Cobertura relativa (COR) e índice de valor de importancia (IVI) de las especies vegetales presentes en el fragmento de bosque seco tropical ubicado en el departamento de Bolívar.

Especie	h	N	UM	AB(cm <sup>2</sup> )	FER	DER	COR	IVI
<i>Acacia collinsii</i>	5.00	4	2	27.65	0.87	0.75	0.01	1.63
<i>Acacia polyphylla</i>	4.00	1	1	7.9	0.43	0.19	0.00	0.63
<i>Adenocalymma inundatum</i>	bejuco	5	3	169.771	1.30	0.94	0.07	2.31
<i>Allophylus racemosus</i>	8.20	5	4	220.647	1.74	0.94	0.10	2.77
<i>Anemopaegma orbiculatum</i>	bejuco	1	1	11.376	0.43	0.19	0.00	0.63
<i>Apeiba tibourbou</i>	12.60	5	4	10326.643	1.74	0.94	4.46	7.13
<i>Aralia excelsa</i>	16.00	1	1	420.991	0.43	0.19	0.18	0.80
<i>Arrabidaea conjugata</i>	bejuco	1	1	13.351	0.43	0.19	0.01	0.63
<i>Astronium graveolens</i>	6.43	7	3	353.999	1.30	1.31	0.15	2.77
<i>Bauhinia glabra</i>	bejuco	5	4	295.302	1.74	0.94	0.13	2.80
<i>Bravaisia integerrima</i>	7.00	2	2	207.059	0.87	0.37	0.09	1.33
<i>Brosimum alicastrum</i>	5.00	5	5	139.514	2.17	0.94	0.06	3.17
<i>Bursera simaruba</i>	12.26	31	8	12422.829	3.48	5.81	5.36	14.65
<i>Caesalpinia coriaria</i>	8.33	3	3	195.446	1.30	0.56	0.08	1.95
<i>Calycophyllum candidissimum</i>	9.10	30	9	5040.911	3.91	5.62	2.18	11.71
<i>Capparidastrum frondosum</i>	4.25	4	4	35.55	1.74	0.75	0.02	2.50
<i>Capparis indica</i>	6.67	3	3	267.336	1.30	0.56	0.12	1.98
<i>Casearia sylvestris</i>	7.00	1	1	7.9	0.43	0.19	0.00	0.63
<i>Cavanillesia platanifolia</i>	11.43	7	3	85626.994	1.30	1.31	36.97	39.59
<i>Celastrus sp.</i>	bejuco	2	2	62.015	0.87	0.37	0.03	1.27
<i>Centrolobium paraense</i>	10.56	9	6	1695.814	2.61	1.69	0.73	5.03
<i>Combretum fruticosum</i>	bejuco	6	5	223.333	2.17	1.12	0.10	3.39
<i>Cordia collococca</i>	11.00	3	2	2179.531	0.87	0.56	0.94	2.37
<i>Coursetia ferruginea</i>	4.50	4	2	22.989	0.87	0.75	0.01	1.63
<i>Crateva tapia</i>	6.50	2	2	273.814	0.87	0.37	0.12	1.36
<i>Crescentia cujete</i>	7.00	1	1	126.4	0.43	0.19	0.05	0.68
<i>Cynophalla flexuosa</i>	5.25	8	2	201.292	0.87	1.50	0.09	2.45
<i>Dracontium purdieanum</i>	2.00	1	1	7.9	0.43	0.19	0.00	0.63
<i>Erythroxylum sp.</i>	2.00	1	1	3.871	0.43	0.19	0.00	0.62
<i>Eugenia acapulcensis</i>	10.75	4	2	421.623	0.87	0.75	0.18	1.80

<i>Gonzalagunia cornifolia</i>	8.00	2	2	799.875	0.87	0.37	0.35	1.59
<i>Guadua amplexifolia</i>	8.29	7	2	132.562	0.87	1.31	0.06	2.24
<i>Guazuma ulmifolia</i>	8.50	10	4	1960.464	1.74	1.87	0.85	4.46
<i>Gustavia superba</i>	3.00	1	1	11.376	0.43	0.19	0.00	0.63
<i>Handroanthus chrysanthus</i>	7.00	1	1	96.775	0.43	0.19	0.04	0.66
<i>Hura crepitans</i>	19.63	8	6	32294.568	2.61	1.50	13.94	18.05
<i>Hybanthus prunifolius</i>	3.25	12	6	849.803	2.61	2.25	0.37	5.22
<i>Inga hayesii</i>	6.67	3	3	69.915	1.30	0.56	0.03	1.90
<i>Lecythis minor</i>	9.73	51	10	9856.277	4.35	9.55	4.26	18.15
<i>Lonchocarpus violaceus</i>	8.14	7	2	866.63	0.87	1.31	0.37	2.55
<i>Mayna grandifolia</i>	5.60	84	9	2161.361	3.91	15.73	0.93	20.58
<i>Maytenus longipes</i>	5.75	8	5	1141.866	2.17	1.50	0.49	4.17
<i>Melicoccus bijugatus</i>	7.00	1	1	22.831	0.43	0.19	0.01	0.63
<i>Melicoccus oliviformis</i>	8.00	9	5	398.397	2.17	1.69	0.17	4.03
<i>Neea nigricans</i>	7.11	9	5	444.612	2.17	1.69	0.19	4.05
<i>Pachira quinata</i>	19.00	2	2	3893.436	0.87	0.37	1.68	2.93
<i>Paullinia alata</i>	bejuco	1	1	11.376	0.43	0.19	0.00	0.63
<i>Paullinia nitida</i>	bejuco	3	2	24.332	0.87	0.56	0.01	1.44
<i>Piper tuberculatum</i>	4.67	6	2	172.536	0.87	1.12	0.07	2.07
<i>Pradosia colombiana</i>	10.25	4	4	222.859	1.74	0.75	0.10	2.58
<i>Pseudobombax septenatum</i>	25.00	1	1	28440	0.43	0.19	12.28	12.90
<i>Pterocarpus officinalis</i>	10.75	4	4	3735.91	1.74	0.75	1.61	4.10
<i>Quadrella odoratissima</i>	7.76	21	7	2760.26	3.04	3.93	1.19	8.17
<i>Randia armata</i>	3.00	1	1	15.484	0.43	0.19	0.01	0.63
<i>Roseodendron chryseum</i>	10.93	14	6	4046.459	2.61	2.62	1.75	6.98
<i>Ruprechtia cruegeri</i>	14.57	7	5	2268.88	2.17	1.31	0.98	4.46
<i>Sapindus saponaria</i>	9.33	3	2	1130.411	0.87	0.56	0.49	1.92
<i>Sapium glandulosum</i>	25.00	1	1	2559.6	0.43	0.19	1.11	1.73
<i>Sorocea sprucei</i>	5.43	7	4	400.135	1.74	1.31	0.17	3.22
<i>Spondias mombin</i>	17.00	5	3	4804.543	1.30	0.94	2.07	4.32
<i>Sterculia apetala</i>	14.00	1	1	728.064	0.43	0.19	0.31	0.94
<i>Strychnos tarapotensis</i>	bejuco	13	6	134.142	2.61	2.43	0.06	5.10
<i>Swartzia simplex</i>	4.50	2	2	27.334	0.87	0.37	0.01	1.26
<i>Tabernaemontana grandiflora</i>	5.00	2	1	57.196	0.43	0.37	0.02	0.83
<i>Tapirira guianensis</i>	6.50	2	2	127.98	0.87	0.37	0.06	1.30
<i>Terminalia oblonga</i>	11.35	17	5	2457.137	2.17	3.18	1.06	6.42
<i>Trichilia acuminata</i>	4.57	23	7	519.267	3.04	4.31	0.22	7.57

<i>Trichilia hirta</i>	6.50	2	1	40.606	0.43	0.37	0.02	0.83
<i>Trichostigma octandrum</i>	bejuco	1	1	25.596	0.43	0.19	0.01	0.63
<i>Triplaris americana</i>	8.88	8	2	465.547	0.87	1.50	0.20	2.57
<i>Vitex compressa</i>	7.25	4	4	175.222	1.74	0.75	0.08	2.56
<i>Xylosma intermedia</i>	7.00	1	1	20.224	0.43	0.19	0.01	0.63
<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	5.00	1	1	13.351	0.43	0.19	0.01	0.63
<i>Zygia latifolia</i>	8.00	2	1	192.76	0.43	0.37	0.08	0.89
Total	8.32	534	230	231587.71	100	100	100	300

Anexo 4. Promedio de las alturas (h), Número de individuos (N), Unidades Muestrales (UM), Área Basal (AB), Frecuencia relativa (FER), Densidad relativa (DER), Cobertura relativa (COR) e índice de valor de importancia (IVI) de las especies vegetales presentes en el fragmento de bosque seco tropical ubicado en el departamento de La Guajira.

Especie	h	N	UM	AB (cm <sup>2</sup> )	FER	DER	COR	IVI
<i>Acacia polyphylla</i>	6.00	1	1	6.399	0.69	0.19	0.00	0.88
<i>Adenocalymma aspericarpum</i>	3.00	4	2	16.827	1.38	0.76	0.01	2.15
<i>Agonandra brasiliensis</i>	6.25	8	2	353.762	1.38	1.52	0.24	3.13
<i>Albizia niopoides</i>	4.33	9	4	189.047	2.76	1.70	0.13	4.59
<i>Anacardium excelsum</i>	11.00	1	1	197.5	0.69	0.19	0.13	1.01
<i>Aniba citrifolia</i>	4.67	12	5	135.327	3.45	2.27	0.09	5.81
<i>Apeiba tibourbou</i>	7.00	2	1	710.684	0.69	0.38	0.48	1.55
<i>Aristolochia maxima</i>	bejuco	1	1	7.9	0.69	0.19	0.01	0.88
<i>Aspidosperma desmanthus</i>	9.20	5	4	1127.251	2.76	0.95	0.76	4.46
<i>Astronium graveolens</i>	6.32	19	4	833.529	2.76	3.60	0.56	6.92
<i>Attalea butyracea</i>	6.60	5	4	10993.956	2.76	0.95	7.39	11.10
<i>Bauhinia glabra</i>	bejuco	3	3	460.807	2.07	0.57	0.31	2.95
<i>Bejuco Kalimba (6304)</i>	bejuco	2	2	25.675	1.38	0.38	0.02	1.78
<i>Davilla sp.</i>	bejuco	1	1	11.376	0.69	0.19	0.01	0.89
<i>Brosimum alicastrum</i>	8.00	16	4	2293.686	2.76	3.03	1.54	7.33
<i>Brownea rosa-de-monte</i>	13.33	3	1	1716.038	0.69	0.57	1.15	2.41
<i>Bunchosia argentea</i>	13.00	1	1	365.296	0.69	0.19	0.25	1.12
<i>Bunchosia odorata</i>	8.50	2	2	78.763	1.38	0.38	0.05	1.81
<i>Bursera graveolens</i>	3.00	1	1	61.936	0.69	0.19	0.04	0.92
<i>Bursera simaruba</i>	12.29	28	4	21019.53	2.76	5.30	14.13	22.20
<i>Casearia corymbosa</i>	5.50	4	2	397.37	1.38	0.76	0.27	2.40
<i>Centrolobium paraense</i>	8.14	14	3	733.199	2.07	2.65	0.49	5.21
<i>Cestrum (6309)</i>	8.50	2	1	77.104	0.69	0.38	0.05	1.12
<i>Coccoloba obovata</i>	5.00	1	1	9.559	0.69	0.19	0.01	0.89
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	10.83	6	3	3135.273	2.07	1.14	2.11	5.31
<i>Combretum fruticosum</i>	bejuco	3	2	62.094	1.38	0.57	0.04	1.99
<i>Connarus panamensis</i>	9.50	2	2	402.11	1.38	0.38	0.27	2.03
<i>Cordia collococca</i>	18.00	2	1	1610.968	0.69	0.38	1.08	2.15
<i>Coursetia ferruginea</i>	3.67	3	1	39.5	0.69	0.57	0.03	1.28
<i>Crateva tapia</i>	4.00	1	1	6.399	0.69	0.19	0.00	0.88

<i>Euterpe precatoria</i>	7.25	4	3	261.174	2.07	0.76	0.18	3.00
<i>Ficus insipida</i>	19.25	4	4	21350.619	2.76	0.76	14.36	17.87
<i>Guapira uberrima</i>	3.00	1	1	7.9	0.69	0.19	0.01	0.88
<i>Guarea guidonia</i>	8.00	1	1	20.224	0.69	0.19	0.01	0.89
<i>Guazuma ulmifolia</i>	7.13	8	3	1352.796	2.07	1.52	0.91	4.49
<i>Hirtella racemosa</i>	7.00	1	1	53.404	0.69	0.19	0.04	0.91
<i>Homalolepis cedron</i>	4.66	77	8	1078.982	5.52	14.58	0.73	20.83
<i>Isertia sp.</i>	4.00	1	1	6.399	0.69	0.19	0.00	0.88
<i>Lacistema aggregatum</i>	4.00	2	1	19.75	0.69	0.38	0.01	1.08
<i>Látigo (6303)</i>	5.50	2	1	99.382	0.69	0.38	0.07	1.14
<i>Lonchocarpus punctatus</i>	8.04	23	3	2996.233	2.07	4.36	2.01	8.44
<i>Machaerium biovulatum</i>	4.00	8	4	130.271	2.76	1.52	0.09	4.36
<i>Machaerium glabratum</i>	bejuco	2	1	21.883	0.69	0.38	0.01	1.08
<i>Maytenus sp. (6323)</i>	7.00	1	1	25.596	0.69	0.19	0.02	0.90
<i>Miconia ibaguensis</i>	3.00	1	1	2.844	0.69	0.19	0.00	0.88
<i>Miconia spicellata</i>	6.00	3	3	340.806	2.07	0.57	0.23	2.87
<i>Myrcia sp.</i>	11.00	1	1	38.236	0.69	0.19	0.03	0.90
<i>Palicourea domingensis</i>	2.50	2	2	9.243	1.38	0.38	0.01	1.76
<i>Parinari pachyphylla</i>	4.00	1	1	3.871	0.69	0.19	0.00	0.88
<i>Pentagonia parviflora</i>	3.00	1	1	5.056	0.69	0.19	0.00	0.88
<i>Pera sp.</i>	9.00	1	1	75.919	0.69	0.19	0.05	0.93
<i>Piper reticulatum</i>	5.50	4	3	164.162	2.07	0.76	0.11	2.94
<i>Pogonopus speciosus</i>	7.00	1	1	80.896	0.69	0.19	0.05	0.93
<i>Protium sagotianum</i>	6.70	10	2	354.71	1.38	1.89	0.24	3.51
<i>Protium tenuifolium</i>	10.67	140	7	39297.839	4.83	26.52	26.42	57.77
<i>Pterygota colombiana</i>	13.00	1	1	96.775	0.69	0.19	0.07	0.94
<i>Roseodendron chryseum</i>	7.05	19	2	1690.284	1.38	3.60	1.14	6.11
<i>Rudgea cornifolia</i>	3.40	5	4	61.146	2.76	0.95	0.04	3.75
<i>Schizolobium parahyba</i>	24.25	4	2	20782.372	1.38	0.76	13.97	16.11
<i>Sorocea sprucei</i>	5.43	7	3	123.635	2.07	1.33	0.08	3.48
<i>Spondias mombin</i>	13.60	10	4	8672.857	2.76	1.89	5.83	10.48
<i>Tabernaemontana grandiflora</i>	4.17	6	3	50.086	2.07	1.14	0.03	3.24
<i>Trichilia hirta</i>	6.00	1	1	323.584	0.69	0.19	0.22	1.10
<i>Verbesina columbiana</i>	4.50	2	1	12.956	0.69	0.38	0.01	1.08
<i>Vismia baccifera</i>	11.80	10	2	2027.693	1.38	1.89	1.36	4.64
<i>Zygia latifolia</i>	4.00	1	1	3.871	0.69	0.19	0.00	0.88
<b>Total</b>	<b>8.24</b>	<b>528</b>	<b>145</b>	<b>148722.319</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>300</b>

Anexo 5. Promedio de las alturas (h), Número de individuos (N), Unidades Muestrales (UM), Área Basal (AB), Frecuencia relativa (FER), Densidad relativa (DER), Cobertura relativa (COR) e índice de valor de importancia (IVI) de las especies vegetales presentes en el fragmento de bosque seco tropical ubicado en el departamento del Magdalena.

Especie	h	N	UM	AB (cm <sup>2</sup> )	FER	DER	COR	IVI
<i>Acacia polyphylla</i>	6.17	6	2	465.073	1.20	1.21	0.39	2.80
<i>Acacia tamarindifolia</i>	5.50	6	4	174.274	2.40	1.21	0.15	3.75
<i>Albizia niopoides</i>	9.67	3	1	301.543	0.60	0.61	0.25	1.46
<i>Aspidosperma desmanthum</i>	10.00	1	2	126.4	1.20	0.20	0.11	1.50
<i>Astronium graveolens</i>	10.24	33	5	13378.887	2.99	6.67	11.15	20.81
<i>Bonellia frutescens</i>	6.75	4	3	646.299	1.80	0.81	0.54	3.14
<i>Bunchosia diphylla</i>	5.00	1	1	15.484	0.60	0.20	0.01	0.81
<i>Bursera simaruba</i>	13.90	10	5	9599.764	2.99	2.02	8.00	13.01
<i>Calycophyllum candidissimum</i>	11.65	17	7	6945.127	4.19	3.43	5.79	13.41
<i>Capparidastrum tenuisiliquum</i>	4.17	83	10	2768.16	5.99	16.77	2.31	25.06
<i>Capparis indica</i>	8.33	3	2	500.544	1.20	0.61	0.42	2.22
<i>Casearia tremula</i>	6.92	52	10	3619.148	5.99	10.51	3.02	19.51
<i>Coccoloba obtusifolia</i>	6.33	3	2	141.726	1.20	0.61	0.12	1.92
<i>Cordia alliodora</i>	3.00	1	1	3.871	0.60	0.20	0.00	0.80
<i>Croton niveus</i>	3.54	35	7	460.175	4.19	7.07	0.38	11.65
<i>Cynophalla flexuosa</i>	4.50	46	10	2111.354	5.99	9.29	1.76	17.04
<i>Guapira fragrans</i>	9.00	3	2	622.915	1.20	0.61	0.52	2.32
<i>Gyrocarpus americanus</i>	10.00	1	1	480.636	0.60	0.20	0.40	1.20
<i>Handroanthus billbergii</i>	10.27	26	8	8818.375	4.79	5.25	7.35	17.39
<i>Hura crepitans</i>	22.00	1	1	9132.4	0.60	0.20	7.61	8.41
<i>Leucaena trichodes</i>	10.00	6	5	1737.21	2.99	1.21	1.45	5.65
<i>Caesalpinia coriaria</i>	10.00	1	1	213.616	0.60	0.20	0.18	0.98
<i>Libidibia punctata</i>	16.60	5	5	9396.971	2.99	1.01	7.83	11.83
<i>Lonchocarpus punctatus</i>	7.78	18	6	1915.829	3.59	3.64	1.60	8.83
<i>Lonchocarpus sanctae-marthae</i>	11.67	3	1	1507.004	0.60	0.61	1.26	2.46
<i>Machaerium biovulatum</i>	11.00	10	5	1365.91	2.99	2.02	1.14	6.15
<i>Machaerium goudotii</i>	5.33	6	3	791.817	1.80	1.21	0.66	3.67
<i>Manihot carthaginensis</i>	8.00	5	3	452.591	1.80	1.01	0.38	3.18
<i>Melicoccus oliviformis</i>	12.67	6	3	4046.696	1.80	1.21	3.37	6.38
<i>Mimosa arenosa</i>	8.75	4	4	803.114	2.40	0.81	0.67	3.87

<i>Morisonia americana</i>	10.00	2	2	924.3	1.20	0.40	0.77	2.37
<i>Neea nigricans</i>	11.33	6	2	2757.416	1.20	1.21	2.30	4.71
<i>Pereskia guamacho</i>	8.00	3	3	251.852	1.80	0.61	0.21	2.61
<i>Pithecellobium hymenaeafolium</i>	3.00	1	1	13.351	0.60	0.20	0.01	0.81
<i>Platymiscium pinnatum</i>	10.64	11	7	2512.99	4.19	2.22	2.09	8.51
<i>Pradosia colombiana</i>	12.88	8	5	5092.34	2.99	1.62	4.24	8.85
<i>Pseudobombax septenatum</i>	15.00	1	1	10582.524	0.60	0.20	8.82	9.62
<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	9.46	24	8	5765.42	4.79	4.85	4.80	14.44
<i>Pterocarpus sp.</i>	11.00	2	1	1177.1	0.60	0.40	0.98	1.98
<i>Quadrella odoratissima</i>	4.52	25	9	4116.058	5.39	5.05	3.43	13.87
<i>Randia sp.</i>	8.00	1	1	197.5	0.60	0.20	0.16	0.97
<i>Ruprechtia ramiflora</i>	8.30	10	6	2124.389	3.59	2.02	1.77	7.38
<i>Vitex cymosa</i>	17.00	2	1	1957.936	0.60	0.40	1.63	2.63
Total	7.44	495	167	120016.089	100	100	100	300