

**Diversidad de cinco bosques de Tierra Firme del Chocó Biogeográfico y su relación con  
variables ambientales**

**CAMILO PALACIOS HURTADO**

**Universidad Nacional Abierta y a Distancia- UNAD**

**Escuela de Ciencias Agrícolas, Pecuarias y del Medio Ambiente**

**Ingeniería Agroforestal**

**CEAD Medellín**

**2020**

**Diversidad de cinco bosques de Tierra Firme del Chocó Biogeográfico y su relación con  
variables ambientales**

**CAMILO PALACIOS HURTADO**

**Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:**

**Ingeniero Agroforestal**

**Directora**

**M.Sc., Luisa Fernanda Casas Herrera**

**Docente Ocasional ECAPMA – UNAD**

**Co-asesor**

**M.Sc., Miguel Ángel Peña**

**Docente UNAL, sede Medellín**

**Universidad Nacional Abierta y a Distancia- UNAD**

**Escuela de Ciencias Agrícolas, Pecuarias y del Medio Ambiente**

**Ingeniería Agroforestal**

**CEAD Medellín**

**2020**

## **DEDICATORIA**

A mi hijo Martín, a mi madre, a mi compañera Dayhana; pero ante todo a mi “OMA” por inculcarme su eterna admiración por las plantas.

## AGRADECIMIENTOS

En primera instancia quiero agradecer a cada uno de los miembros de las comunidades afrodescendientes e indígenas que permitieron y participaron de manera activa en el establecimiento de parcelas permanentes en el Choco Biogeográfico, sin su conocimiento, ayuda y convicción, este trabajo no hubiese podido ser realizado. Por ello quiero agradecer en especial a las comunidades de los resguardos indígenas de Jeikerazabi y Polines, pertenecientes al Cabildo Indígena de Mutatá. Así como a los miembros de los Consejos Comunitarios de Comunidades Negras de Apartado Buenavista, Bahía Málaga y Pie de Pepe.

A la convicción y entereza de mi madre Jacqueline y de mi tía Esperanza.

A la profesora Luisa Casas sólo me queda expresarle mi gratitud por su paciencia y convicción por acompañarme de manera atenta en las etapas de mi carrera profesional y apoyarme siempre como persona y profesional.

Al profesor Miguel Ángel Peña, del departamento de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional, por sus significativas contribuciones para la elaboración y corrección de este documento.

Al ingeniero forestal Álvaro Javier Vásquez, por facilitarme los datos puntuales de las variables ambientales utilizadas y la explicación detallada de cada una de estas.

A los investigadores Saúl Hoyos y Heriberto David, por compartir libremente los datos de la parcela de El Aguacate, localizada en Acandí.

También quiero reconocer a todas aquellas entidades facilitadoras de información de las parcelas permanentes tales como: el Instituto Alexander von Humboldt (IAvH), en especial al investigador Roy Gonzáles; el Herbario de la Universidad de Antioquia (HUA) y a Carbono &

Bosques.

Por último, pero no menos importante, quiero agradecer a mi compañera Dayhana por su paciencia e incondicional apoyo en muchos momentos de mi vida.

Tener la oportunidad de haber estado en campo en algunos de los bosques del Pacífico Colombiano, significó para mí no solo la oportunidad de admirar infinitamente su diversidad, sino también de enamorarme de su belleza.

## RESUMEN

Los bosques tropicales del Chocó Biogeográfico han sido reconocidos por su altísima diversidad biológica por numerosos autores, las condiciones únicas que se presentan en esta región producto de sus variables climáticas, edáficas y su localización espacial en el extremo norte de América del Sur, le ha permitido ser una zona de intercambio florístico, entre la flora de Centroamérica y Suramérica; que a su vez han generado una enorme riqueza florística en los bosques de este territorio. El presente estudio pretende determinar la composición florística y la riqueza de cinco (5) bosques de tierra firme en una escala local y regional de esta región, y su relación con las variables ambientales de cada locación (climáticas, edáficas y del terreno). Para ello se utilizó la información de cinco parcelas permanentes de 1 ha (100 x 100 m), establecidas en diferentes locaciones de este territorio, donde se determinó la composición florística, la diversidad Alpha ( $\alpha$ ) y Beta ( $\beta$ ) y su posible relación con 42 variables ambientales en cada sitio. La abundancia reporta una media de  $541,6 \pm 57,6$  individuos  $ha^{-1}$  y la riqueza una media de  $127 \pm 39,38$  especies  $ha^{-1}$ . Sobresale la hiperdominancia de algunas familias taxonómicas como Fabaceae, Moraceae y Arecaceae. La diversidad presentó relaciones positivas con la orientación de la pendiente, la precipitación anual y el Índice de rugosidad del terreno y negativas con la densidad aparente del suelo y la temperatura media del trimestre más lluvioso. Sin embargo, solamente el 39,4 % de la varianza de la composición de especies fue explicada mediante las 42 variables utilizadas en este estudio. Finalmente, podría considerarse que la diversidad de las especies en una escala regional está más relacionada con los procesos aleatorios o biológicos propuestos por la teoría neutral, que por las variables climáticas, edáficas y del terreno.

**Palabras claves:** Bosque Húmedo tropical, parcela permanente, diversidad, teoría neutral, índices de diversidad, variables ambientales.

## ABSTRACT

The tropical forests of Chocó Biogeographic have been recognized for their high biological diversity by numerous authors, the unique conditions that occur in this region as a result of its climatic, edaphic variables and its spatial location in the extreme north of South America, has allowed it be an area of floristic exchange, between the flora of Central and South America; which in turn have generated enormous floristic richness in the forests of this territory. The present study tries to determine the floristic composition and the richness of five (5) mainland forests on a local and regional scale of this region, and its relationship with the environmental variables of each location (climatic, edaphic and terrain). For this, the information of five permanent plots of 1 ha (100 x 100 m), established in different locations of this territory, was used, where the floristic composition, the Alpha ( $\alpha$ ) and Beta ( $\beta$ ) diversity and their possible relationship were determined with 42 environmental variables at each site. The abundance reports an average of  $541.6 \pm 57.6$  individuals ha<sup>-1</sup> and the wealth an average of  $127 \pm 39.38$  species ha<sup>-1</sup>. The hyperdominance of some taxonomic families such as Fabaceae, Moraceae and Arecaceae stands out. The diversity presented positive relationships with the orientation of the slope, the annual precipitation and the roughness index of the terrain and negative with the apparent density of the soil and the average temperature of the rainiest quarter. However, only 39.4% of the variance of the species composition was explained using the 42 variables used in this study. Finally, it could be considered that the diversity of species on a regional scale is more related to the random or biological processes proposed by the neutral theory.

**Key words:** Tropical Rain Forest, permanent plot, diversity, neutral theory, diversity indices, environmental variables.

## CONTENIDO

1.	INTRODUCCIÓN .....	12
2.	IDENTIFICACIÓN DEL PROBLEMA .....	14
3.	JUSTIFICACIÓN .....	16
4.	OBJETIVOS .....	18
5.	MARCO TEÓRICO.....	19
6.	HIPÓTESIS.....	21
7.	METODOLOGÍA .....	22
7.1.	ÁREA DE ESTUDIO .....	22
7.2.	MUESTREOS DE LA VEGETACIÓN Y RECOLECCIÓN DE DATOS .....	25
7.3.	ANÁLISIS DE DATOS.....	26
7.3.1.	Diversidad .....	26
7.3.1.1.	Diversidad Alpha ( $\alpha$ ).....	26
7.3.1.2.	Diversidad Beta (B) .....	28
7.3.1.3.	Curvas de acumulación de especies .....	29
7.3.2.	Análisis multivariado .....	29
7.3.2.1.	Análisis de Componentes Principales .....	31
7.3.2.2.	Análisis de Correspondencia Canónica (ACC).....	32
8.	RESULTADOS.....	33
8.1.	COMPOSICIÓN FLORÍSTICA .....	33
8.2.	DIVERSIDAD ALPHA (A) .....	36
8.3.	DIVERSIDAD BETA (B) .....	37
8.4.	CURVAS DE RAREFACCIÓN Y ACUMULACIÓN DE ESPECIES .....	39
8.5.	RELACIÓN ENTRE LA DIVERSIDAD FLORÍSTICA Y LAS CONDICIONES AMBIENTALES .....	41
9.	DISCUSIÓN .....	49
10.	CONCLUSIONES .....	53
11.	BIBLIOGRAFÍA .....	55
12.	ANEXOS .....	62



## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localización de las parcelas permanentes en el área de estudio. ....	24
Figura 2. Curva de rarefacción para cada uno de los cinco bosques de Tierra Firme del Chocó Biogeográfico objeto de estudio. ....	40
Figura 3. Curva de acumulación de especies para cada uno de los cinco bosques de Tierra Firme del Chocó Biogeográfico objeto de estudio. ....	41
Figura 4. Análisis de Componentes Principales (ACP) para 42 variables ambientales y 5 variables de diversidad en cinco bosques de tierra firme del Chocó Biogeográfico. ....	43
Figura 5. Análisis de Correspondencia Canónica para variables ambientales y la composición florística de las 50 especies más abundantes en cinco bosques de tierra firme del Chocó Biogeográfico. El término row corresponde a la parcela asociada: Row1: Buenavista (a), Row2: Parcela El Aguacate (b), Row3: Parcela Pie de Pepe (c), Row4: Chontadural (d) y Row5: Bahía Málaga (e). ....	48

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Localización de cada una de las parcelas permanentes objeto de estudio. ....	22
Tabla 2. Variables ambientales y del terreno definidas para cada una de las locaciones de estudio. .....	30
Tabla 3. Cantidad de registros, especies, géneros y familias taxonómicas en cada una de las parcelas de estudio. ....	33
Tabla 4. Familias más abundantes por parcela y total. ....	34
Tabla 5. Especies más abundantes por parcela y total. ....	35
Tabla 6. Índices de Diversidad Alpha ( $\alpha$ ) para cada uno de los cinco bosques de Tierra Firme del Chocó Biogeográfico objeto de estudio. ....	37
Tabla 7. Valores del índice de similitud de Jaccard para cada una de las parcelas establecidas en 5 bosques de Tierra Firme del Chocó Biogeográfico. ....	38
Tabla 8. Valores del índice de similitud de Sorensen para cada una de las parcelas establecidas en 5 bosques de Tierra Firme del Chocó Biogeográfico. ....	38
Tabla 9. Especies abundantes presentes en varias parcelas. ....	38
Tabla 10. Coeficientes de correlación por rangos de Spearman entre 42 variables ambientales y 5 variables de diversidad en cinco bosques de tierra firme del Chocó Biogeográfico. Incluye el Valor-p de significancia estadística. ....	44

## **LISTA DE ANEXOS**

Anexo 1. Resultados de ACP (Diversidad-VARIABLES ambientales).....	62
Anexo 2. Resultados del ACC (Variables ambientales-50spp más dominantes) .....	65

## 1. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales de Latinoamérica, son considerados como uno de los ecosistemas con mayor jerarquía por múltiples razones, entre ellas resaltan, su extensión geográfica, grado de conservación, diversidad biológica y funcionalidad (Kaboli et al., 2014; Lewis, 2009). Además los bosques tropicales son considerados como uno de los ecosistemas con mayor diversidad y complejidad florística, estos contienen la mayor diversidad de plantas que cualquier otro ecosistema (Ghazoul, J. & Sheil, 2011).

En Colombia, los bosques tropicales ocupan alrededor de 58.633.631 hectáreas y las regiones que contienen la mayor cantidad de esta cobertura corresponden a la Amazonía y el Pacífico (MADS, 2020). Un poco más de la mitad de estos bosques se encuentran en territorios de comunidades indígenas y de comunidades afrocolombianas, *“aproximadamente el 51,7 % del total de bosques naturales de la nación están localizados en territorios colectivos”* (MADS, 2020). En este ecosistema se registran temperaturas superiores a 24°C y precipitaciones entre los 2000 y 4000 mm (Holdridge et al., 1971).

En particular, la región del Pacífico Colombiano puede considerarse como una de las regiones con mayor diversidad florística del planeta (Casas et al., 2018; Forero & Gentry, 1989; García et al., 2002; Gentry, 1986, 1988). Esta región presenta unas condiciones únicas y favorables para la enorme riqueza florística que habita en los bosques de este territorio, dichas condiciones son producto de las variables climáticas, edáficas y su localización espacial en el extremo norte de América del Sur, que le ha permitido ser una zona de intercambio florístico, entre la flora de Centroamérica y Suramérica (Gentry, 1986; González-Maya et al., 2012; Pérez-Escobar et al., 2019; Quinto & Moreno, 2014; Rangel & Arellano, 2004).

La relación que existe entre la diversidad florística de los bosques tropicales y las variables

ambientales como el clima, la precipitación, la topografía y los suelos; en parte es definida por la teoría del nicho (Faith & Ferrier, 2002; Townsend & Soberón, 2012); donde se sustenta que las especies evolucionan como una respuesta a las condiciones específicas de una locación particular (J. E. Duivenvoorden, 1995; Faith & Ferrier, 2002; Steege et al., 1993). En contraste, otros estudios a una escala local han determinado que la influencia de los suelos y las condiciones ambientales de los bosques tropicales no juega un papel definitivo para explicar la diversidad de estos; sino que esta, es producto de los procesos biológicos y aleatorios propios de cada locación (Duque et al., 2003; Hubbell, 2006; Quinto & Moreno, 2014; Rosindell et al., 2011).

Esta tesis tiene como objeto determinar y comparar la composición florística y la riqueza de cinco bosques del Chocó Biogeográfico (Colombia), mediante el análisis de los datos de cinco (5) parcelas permanentes de 1 ha cada una (100 x 100 m), establecidas en diferentes años y locaciones de esta región de Colombia; para posteriormente establecer la posible relación que existe entre la diversidad arbórea de estos bosques con las condiciones ambientales en cada sitio.

## 2. IDENTIFICACIÓN DEL PROBLEMA

Una de las principales problemáticas de los bosques tropicales es la pérdida de la Biodiversidad y de los Servicios Ecosistémicos que estos contribuyen (Andrade Correa, 2011; Brooks et al., 2002); particularmente en Colombia, la deforestación es la principal causa de la pérdida de dicha biodiversidad (Armenteras & Rodríguez, 2014; IDEAM, 2019). Durante décadas, estos ecosistemas han sido sometidos a una gran cantidad de disturbios y perturbaciones de origen antrópico, causando grandes pérdidas sobre su biodiversidad y funcionalidad (Cayuela, 2006; Loennig & Markussen, 2003) y originando una continua y acelerada fragmentación y degradación de las coberturas naturales originales de este territorio (Armenteras & Rodríguez, 2014; Chazdon, 2014; Espelta, 2016).

La región del Pacífico Colombiano no ha estado exenta de este tipo de disturbios, siendo el año 2016 un año excepcional para este fenómeno, ya que el Sistema de Monitoreo de Bosques y Carbono del IDEAM reportó un aumento significativo de la deforestación en la región natural del Pacífico, año en el que esta región concentró el 16,2 % de la deforestación nacional, siendo la región con el mayor crecimiento de la deforestación en comparación con otras regiones (González et al., 2018). En boletines más actualizados, los departamentos del Chocó y Nariño, se encuentran dentro de los ocho (8) departamentos con las tasas más altas de deforestación en el país (IDEAM, 2019). Las principales causas de la deforestación en la región Pacífico corresponden principalmente a la ampliación de la frontera agrícola y ganadera, la minería, la expansión de los cultivos de uso ilícito y la extracción de maderas (González, Cubillos, et al., 2018).

Por ello surge la necesidad de investigar una biodiversidad tan compleja como la de pacífico colombiano, donde habitan un vasto número de especies de diferentes grupos biológicos y

aunque existen una gran cantidad de publicaciones, estas se quedan cortas frente a la gran cantidad de especies y las múltiples relaciones ecológicas que tienen con el medio. En la actualidad existen diversos estudios científicos y publicaciones que han demostrado la enorme diversidad florística que existe en el Chocó Biogeográfico (Forero & Gentry, 1989; García et al., 2002, 2004). Sin embargo, han sido pocas las publicaciones que han realizado comparaciones que resalten las diferencias entre diversos sitios de este extenso territorio megadiverso (Casas et al., 2018; Gentry, 1988; Quinto & Moreno, 2014; Torres-Torres et al., 2015).

Para determinar el estado de la biodiversidad de un ecosistema, una de las herramientas de mayor uso consiste en las caracterizaciones bióticas (Villarreal et al., 2004), de acuerdo con esta premisa y con las diversas problemáticas que se expusieron anteriormente, es vital reconocer la composición florística y determinar la diversidad de estas locaciones, con el fin de generar conocimiento acerca de estas y propiciar herramientas para el uso sostenible y conservación de las mismas.

### 3. JUSTIFICACIÓN

El reconocimiento que tienen los bosques tropicales, está principalmente basado en la gran cantidad de especies que albergan (Cracraft & Prum, 1988; Forero & Gentry, 1989; Haffer, 1967; Kaboli et al., 2014; Phillips et al., 1994); en los servicios ecosistémicos que brindan a un sinnúmero de poblaciones urbanas y rurales (Edwards et al., 2014; Ferraz et al., 2014). Además del preponderante papel que juegan en el ciclo mundial del carbono, como sumideros y reservorios de carbono (Alvarez et al., 2012; Brown, 1997; Girardin et al., 2010)

Si bien la deforestación en los bosques tropicales ha desencadenado una serie de consecuencias negativas para el territorio y para las comunidades asentadas en estos (González, Joubert, et al., 2018), entre las consecuencias que más afectan la región del Pacífico Colombiano, se podrían mencionar la pérdida de la Biodiversidad, el aumento de las emisiones de Gases de Efecto Invernadero, la pérdida y disminución de los Servicios Ecosistémicos brindados por el bosque y la sedimentación y erosión de cuencas (Armenteras & Rodríguez, 2014; González, Cubillos, et al., 2018). Además de esta problemática, es importante resaltar que en esta región existen grandes vacíos de información sobre diversos grupos biológicos y que por ello es fundamental que se realicen de manera continua investigaciones y publicaciones sobre la biodiversidad de esta región (Faber-Langendoen & Gentry, 1991; Rangel & Arellano, 2004), que permitan a la comunidad científica y a los funcionarios de distintas dependencias gubernamentales, encontrar mecanismos de conservación y preservación de las especies, esto en conjunto con las comunidades que habitan estos territorios y que hacen uso de esta riqueza biológica (Jaramillo, 2006; Sarkar et al., 2009; Valois-Cuesta et al., 2013).

Este proyecto de investigación pretende generar información sobre las especies arbóreas



presentes en cada una de las 5 locaciones donde se establecieron parcelas permanentes, esto con el fin de determinar la riqueza de las especies y la posible relación de esta, con las variables ambientales de cada sitio. Con el objetivo de realizar un aporte para el estudio y el manejo sostenible de estos bosques, principalmente para las comunidades que habitan estos territorios y las autoridades que rigen los mismos.

## **4. OBJETIVOS**

### **4.1. OBJETIVO GENERAL**

Determinar la diversidad florística de cinco (5) bosques de tierra firme del Chocó Biogeográfico, y a su vez establecer si existe una relación entre dicha diversidad y las condiciones ambientales en cada sitio.

### **4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

Determinar la composición florística de 5 bosques de tierra firme del Chocó Biogeográfico.

Estimar los índices de diversidad Alpha de la flora de los sitios propuestos para el presente estudio.

Definir si existe algún grado de similitud florística entre los sitios de estudio.

Establecer la posible relación que exista entre la diversidad y las condiciones ambientales en cada sitio.

## 5. MARCO TEÓRICO

Las parcelas permanentes de vegetación son un método que se han empleado por ecólogos, biólogos y forestales en diferentes bosques del mundo, con el fin de estudiar su funcionamiento, composición, estructura y su dinámica (Lewis, 2009; Vallejo-Joyas et al., 2005; Wolf et al., 2009) . También con el fin de analizar los procesos naturales que permiten la existencia de un alto número de especies que habitan en estos ecosistemas y las interacciones que ocurren entre ellos (Condit, 1995; Hubbell et al., 2001). En Colombia, las primeras parcelas permanentes establecidas en bosques tropicales fueron realizadas por del Valle (1979) en la región de Urabá durante la década de 1970 (Vallejo-Joyas et al., 2005). En años recientes; diferentes investigadores, grupos de investigación e instituciones han venido estableciendo un gran número de parcelas permanentes en diferentes bosques del territorio nacional, he incluso durante la realización del Inventario Forestal Nacional (2015- en adelante) el IDEAM en conjunto con otra entidades, ha liderado el establecimiento de un gran número de parcelas bajo la metodología de parcela permanente. (Barreto et al., 2018; Yepes, et al, 2011).

Son pocos los autores que reportan el establecimiento de parcelas para el estudio de la vegetación en el Chocó Biogeográfico; en la región de Urabá a finales de la década del 70, Del Valle (1979) determina el crecimiento diamétrico del Cativo (*Prioria copaifera* Griseb) en 3 años de medición (Vallejo-Joyas et al., 2005). Posteriormente, el mismo investigador estudió el crecimiento de las especies Cedro (*Cedrela odorata* L.) y Roble o Guayacán rosado (*Tabebuia rosea* (Bertol.) DC.) en la misma región (Vallejo-Joyas et al., 2005 citando a Del Valle, 1985 y 1989). En 1998, la profesora Gloria Galeano, adscrita en ese entonces al Instituto de Ciencias Naturales, reporta el establecimiento de una parcela de una hectárea, para el estudio de la vegetación leñosa con  $DAP \geq 10$  cm, en el Golfo de Tribugá, municipio de Nuquí, Chocó

(Galeano et al., 1998) y después el establecimiento de dos muestreos más de 0,4 ha para la vegetación con  $DAP \geq 5$  cm en el mismo sector (Galeano, 2001). En el Salero, corregimiento del municipio de Unión Panamericana, García et al., (2002) establecieron 2 parcelas permanentes de 1 ha cada una, para determinar la composición, estructura y etnobotánica de la vegetación en un bosque primario de tierra firme.

Otro estudio realizado en el Jardín Botánico del Pacífico, localizado en el municipio de Bahía Solano, Chocó, determinó que se establecieron 3 parcelas de muestreo de 20 x 50 m en bosques de tierra firme con edades diferentes (Torres-Torres et al., 2015), donde se registraron las especies leñosas con diámetros  $\geq 2,5$  cm. En contraste, Casas et al., (2018) reporta dos parcelas de 0,5 ha cada una, en bosques inundables de la Reserva Sasardí (Serranía costera de Tripogadí, Municipio de Acandí, Chocó), donde se registraron los individuos con  $DAP \geq 10$  cm.

Por último, a través del Programa Biodiversidad-Reducción de Emisiones por Deforestación y Degradación (BIOREDD+ REDD+) se determinó la estructura y alometría en bosques tropicales del Chocó, a través de los datos obtenidos en 15 parcelas permanentes de 1 ha y 125 parcelas temporales de 0,25 ha (Duque et al., 2017b), siendo este quizás el proyecto más completo y con una mayor recopilación de datos e información, en esta región del territorio nacional.

Varios de los estudios anteriormente mencionados, hicieron uso de las parcelas permanentes para determinar la composición florística en cada locación, siendo entendida esta, como la riqueza de especies de la vegetación en un área geográfica dada (Condit, 1995; Pyke et al., 2001); siendo el conocimiento de esta diversidad, un insumo fundamental para que las autoridades locales puedan elaborar programas de Conservación y Restauración, además, para que las comunidades que habitan estos territorios puedan hacer un uso sostenible de los ecosistemas; por ello surge la necesidad de explicar qué especies habitan un área, cómo coexisten dichas especies y cuáles son

sus respuestas a cambios antrópicos o de origen natural (Villarreal et al., 2004).

## 6. HIPÓTESIS

Diversos autores consideran que la heterogeneidad ambiental incide directamente sobre el desarrollo de las especies, es decir, en una escala regional o del paisaje, los patrones de riqueza están definidos por la variación ambiental (Duivenvoorden & Lips, 1995; Duque et al., 2001). ¿Pero qué ocurre cuando existen divergencias (sutiles o no) en las variables ambientales de una región biogeográfica como el pacífico Colombiano?; algunos autores consideran que variaciones locales como la topografía, la fertilidad de los suelos, el contenido de aluminio del suelo y la precipitación pueden alterar considerablemente los patrones de riqueza de las especies (Gentry, 1988; Lescure & Boulet, 1985; Prada et al., 2017). Pero otros autores difieren de esta afirmación y concluyen que los procesos biológicos y/o aleatorios son aquellos que tienen más incidencia en determinar la riqueza y la distribución de las especies en los bosques tropicales (Barreto et al., 2010; Duque et al., 2003; Hubbell, 2006; Mosquera & Hurtado, 2014; Peña et al., 2010; Rosindell et al., 2011).

En consecuencia a estas teorías, este estudio pretende determinar si son las variables ambientales o no (Teoría del Nicho), las que determinan la riqueza; en una escala local, para cada locación de manera individual y en una escala subregional para los 5 sitios elegidos.

De aquí surge la pregunta de investigación que el presente estudio plantea: *¿Hasta qué punto la Teoría del Nicho es suficiente para determinar la variación en la composición florística de las especies leñosas en bosques de tierra firme del Chocó Biogeográfico?*

## 7. METODOLOGÍA

### 7.1. ÁREA DE ESTUDIO

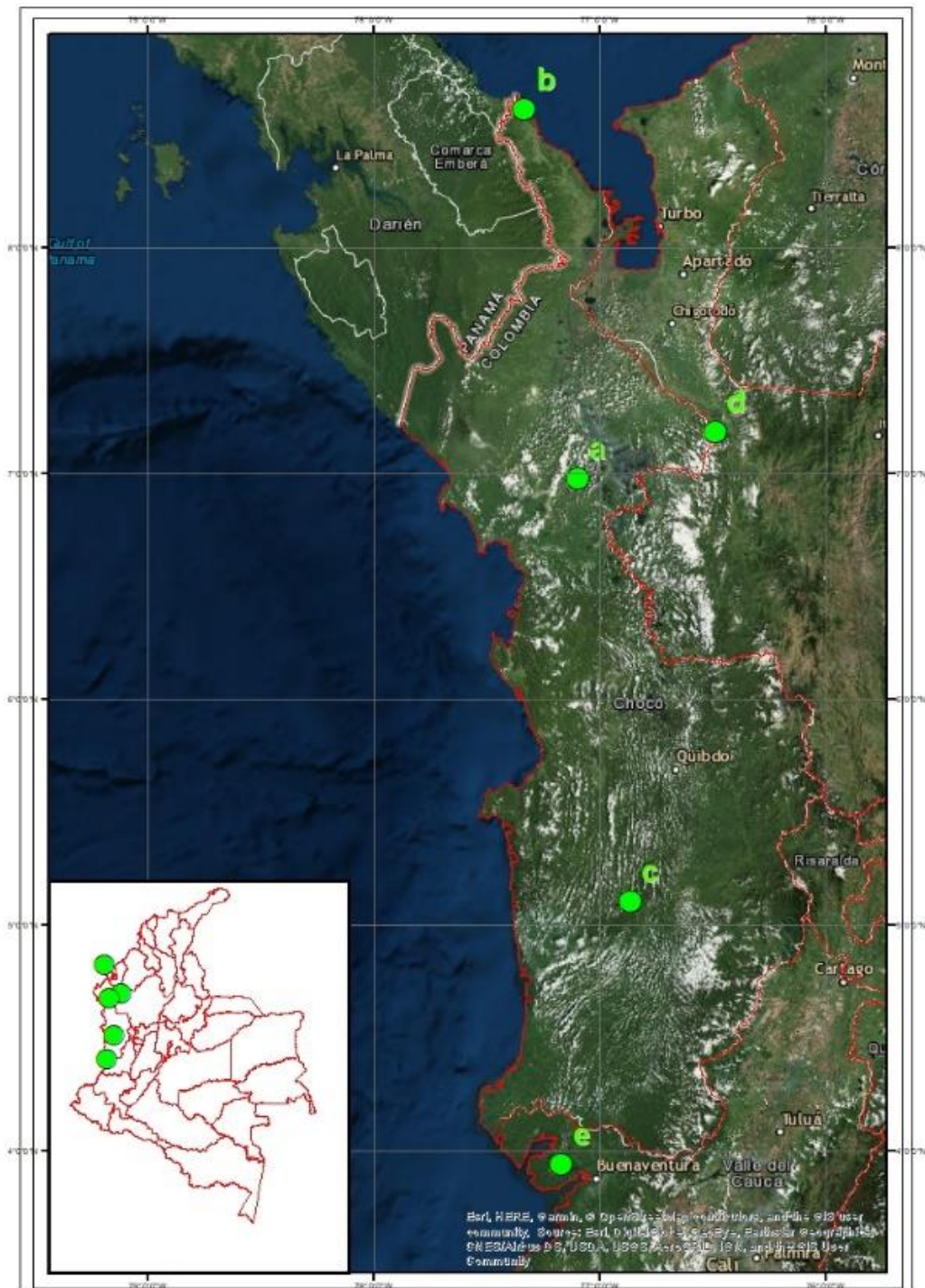
Con el fin de poder determinar la composición florística y la riqueza de cinco bosques de tierra firme del Chocó Biogeográfico, y su posible relación con las condiciones ambientales en cada locación, se analizaron los datos de cinco (5) parcelas permanentes 1 ha cada una (100 x 100 m), establecidas en diferentes locaciones de este territorio y por diferentes institutos de investigación, como el Herbario de la Universidad de Antioquia (HUA), la Corporación Fragmento, Carbono & Bosques, CONIF y el Instituto Alexander von Humboldt (IAvH). Las zonas de vida que abarcan este estudio, corresponden a las de bh-T y bp-T, con altitudes entre los 130 y 600 msnm, temperaturas entre los 23°C y 29°C, y precipitaciones que varían entre 1400 y 8000 mm anuales (Holdridge, 1978).

Los lugares específicos donde se establecieron las parcelas de vegetación, objeto de este estudio, corresponden a la parcela (a), localizada en el municipio del Carmen del Darién, corregimiento de Curbaradó; la parcela (b), localizada en el municipio de Acandí, corregimiento de Capurganá; la parcela (c), localizada en el municipio de Medio Baudó, sector de Pie de Pepe; éstas localizadas en el departamento del Chocó. La parcela (d) se localiza en el departamento de Antioquia, municipio de Mutatá, en el resguardo Emberá Chontadural y la parcela (e), se localiza en el departamento del Valle, en el municipio de Buenaventura (ver Tabla 1 y Figura 1).

*Tabla 1. Localización de cada una de las parcelas permanentes objeto de estudio.*

ID Parcela	Nombre	Longitud	Latitud	Altura m.s.n.m	Municipio	Departamento
a	Buenavista	6,980	-77,093	138	Carmen Darién	del Chocó
b	Aguacate	8,616	-77,328	200	Acandí	Chocó

c	Pie de Pepe	5,108	-76,862	64	Medio Baudó	Chocó
d	Chontadural	7,187	-76,486	250	Mutatá	Antioquia
e	Bahía Málaga	3,944	-77,167	38	Buenaventura	Valle del Cauca



*Figura 1. Localización de las parcelas permanentes en el área de estudio.*

*Nota: Los puntos verdes corresponden a las parcelas permanentes establecidas. Parcela (a) Buenavista, parcela (b) El Aguacate, parcela (c) Pie de Pepe, parcela (d) Chontadural y parcela (e) Bahía Málaga.*



## 7.2. MUESTREOS DE LA VEGETACIÓN Y RECOLECCIÓN DE DATOS

La recopilación de los datos de las parcelas permanentes corresponde a la participación de diferentes organizaciones en variados proyectos; por ejemplo, la parcela localizada en el corregimiento de Capurganá (parcela b), establecida por la Corporación Fragmento y el Herbario de la Universidad de Antioquia; la parcela localizada en el municipio del Carmen del Darién (parcela a) fue establecida por Carbono & Bosques, CONIF & USAID, en el marco del Programa BIOREDD+. Finalmente, las parcelas (c, d y e) fueron establecidas en el convenio del Monitoreo de la Biodiversidad en las Parcelas Permanentes de los Proyectos REDD+ establecidas en el marco del Programa BIOREDD+ entre la Agencia de los Estados Unidos para el Desarrollo Internacional (USAID) y el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Es importante resaltar que la información de estos proyectos es de carácter público, sólo que debe conservarse el nombre de las personas y entidades involucradas en dichos estudios.

Durante el establecimiento de este tipo de muestreo, en cada una de las parcelas se registraron los siguientes datos:

- Georreferenciación y altitud del punto 0 de cada parcela.
- Medición y marcación de todos los individuos leñosos (árboles y palmas) con diámetro  $\geq$  10 cm.
- Se tomó la altura del 15 % de los árboles.
- Colecta de morfotipos botánicos, para su posterior identificación en herbario.

## **7.3. ANÁLISIS DE DATOS**

### **7.3.1. Diversidad**

#### **7.3.1.1. Diversidad Alpha ( $\alpha$ )**

La diversidad alfa corresponde a la riqueza de especies de una comunidad determinada, y que además puede considerarse homogénea (Villarreal et al., 2004). Esta diversidad y riqueza de especies de cada una de las locaciones seleccionadas, se evaluó por medio de los índices alfa (Número de especies o riqueza (S), Alpha de Fisher ( $\alpha$ ), Simpson (D), Shannon-Wiener (H)).

El cálculo de estos índices se describe a continuación:

#### **Número de especies (S)**

Este índice corresponde a la medición directa de la riqueza de especies de una locación y está dado por el número de especies, puede considerarse como la “diversidad neta” de cada uno de los bosques por analizar (Krebs, 2014; Magurran, 1988).

#### **Alpha de Fisher ( $\alpha$ )**

El Alpha de Fisher permite hacer comparaciones fieles del nivel de diversidad de las especies entre sitios, dada una misma área y varía en términos de la abundancia. Se entiende que a medida que el valor es mayor, la diversidad de la locación es mayor (Magurran, 2004).

$$S = \alpha \ln\left(1 + \frac{n}{\alpha}\right)$$

Donde:

S es el número de especies, n el número de individuos y  $\alpha$  el alfa de Fisher.

## **Índice de Simpson (D)**

Este índice permite determinar la dominancia de las especies en un área de muestreo, ciertamente se entiende como la probabilidad de que las especies más comunes sean mejor representadas en dicho. Los valores de este índice varían entre cero (0) y uno (1), a medida que la diversidad sea mayor, el valor será cercano a 0; mientras que si la dominancia es mayor, el valor será más cercano a 1 (Krebs, 2014; Magurran, 1988). Este índice se calcula mediante la siguiente expresión matemática:

$$D = \sum \left(\frac{n_i}{N}\right)^2$$

Donde:

D: Índice de Simpson,  $n_i$ : Número de individuos de la  $i$ -ésima especie y N: Número total de individuos.

## **Índice de Shannon (H)**

Determina la equidad según la abundancia de cada una de las especies en un muestreo y a su vez define la heterogeneidad de una comunidad. Los valores varían entre uno y cinco, donde cinco es muy diverso, y uno poco diverso (Krebs, 2014; Magurran, 1988). La expresión matemática es la siguiente:

$$H = - \sum \left(\frac{n_i}{N} * \ln \frac{n_i}{N}\right)$$

Donde:

H: Índice de Shannon-Wiener,  $n_i$ : Número de individuos de la  $i$ -ésima especie y N: Número total de individuos.

### **7.3.1.2. Diversidad Beta (B)**

La diversidad beta representa el recambio o la diferencia en composición florística a medida que se va de un lugar a otro, por tanto, su medición se basa en establecer proporciones o diferencias (Villarreal et al., 2004). Su evaluación permite ver la similitud o diferencia existente entre las áreas comparadas (Colwell & Elsensohn, 2014; Krebs, 2014; Magurran, 1988); tal es el caso de los índices de Jaccard ( $\beta_{jac}$ ) y Sorensen ( $\beta_{so}$ ), que son comúnmente usados en estudios de diversidad.

#### **Índice de Jaccard ( $\beta_{jac}$ )**

El índice de Jaccard mide la similitud o disimilitud que existe entre dos comunidades de muestreo, varía entre 0 y 1, siendo 0 si las comunidades evaluadas no poseen especies en común y 1 cuando dos comunidades comparten el mismo número de especies exactamente (McGarigal et al., 2018) . Está dado por la expresión:

$$\beta_{jac} = \frac{C}{(a + b) - C}$$

Donde:

a: Número de especies presentes en la comunidad A

b: Número de especies presentes en la comunidad B

C: Número de especies comunes entre las dos comunidades objeto de comparación. Medidas de Disimilaridad.

#### **Índice de Sorensen ( $\beta_{so}$ )**

Este es uno de los índices más utilizado para el análisis de similitudes de comunidades y permite

comparar dos comunidades entre sí, mediante la ausencia/presencia de las especies contenidas en cada una de ellas (Moravie et al., 1999). Este índice está dado por la ecuación:

$$\beta_{so} = \frac{2C}{a + b} * 100$$

Donde:

a: Número de especies presentes en la comunidad A

b: Número de especies presentes en la comunidad B

C Número de especies comunes entre las dos comunidades objeto de comparación.

### **7.3.1.3. Curvas de acumulación de especies**

Con el fin de evaluar la fiabilidad de los muestreos realizados en cada locación, se generaron curvas de acumulación de especies en función del número de individuos (método de rarefacción) y en función del área (método spp. vs. área) (Colwell et al., 2005; Colwell & Elsensohn, 2014).

### **7.3.2. Análisis multivariado**

Para determinar la relación que existe entre la diversidad y las variables ambientales de cada uno de los sitios, se utilizó una base de datos compuesta por 42 variables, definidas a continuación según su fuente y tipo de variable (ver Tabla 2). Las primeras 29 variables corresponden a variables climáticas consultadas y descargadas a través de las plataformas libres

<https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html> y [http://chave.ups-tlse.fr/pantropical\\_allometry.htm](http://chave.ups-tlse.fr/pantropical_allometry.htm).

Las variables 26 a la 33 corresponden a variables edáficas consultadas a través de la plataforma [https://soilgrids.org/#!//?layer=ORCDRC\\_M\\_sl2\\_250m&vector=1](https://soilgrids.org/#!//?layer=ORCDRC_M_sl2_250m&vector=1). De la 34 a la 38 son de origen nacional y corresponden a datos suministrados por el IDEAM (<http://www.ideam.gov.co/>). Finalmente, las variables de la 39 a la 42, corresponden a variables del terreno elaboradas a partir de un Modelo de Elevación Digital cuya escala es 1:100.000, elaborado en ArcGis 10.5.

*Tabla 2. Variables ambientales y del terreno definidas para cada una de las locaciones de estudio.*

No	Variable	Descripción	Fuente
1	BIO_1	Temperatura media anual	<a href="https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html">https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html</a>
2	BIO_2	Rango de temperaturas diurnas	
3	BIO_3	Isotermalidad	
4	BIO_4	Estacionalidad en la temperatura	
5	BIO_5	Temperatura máxima del mes más cálido	
6	BIO_6	Temperatura mínima del mes más frío	
7	BIO_7	Rango anual de temperatura	
8	BIO_8	Temperatura media del trimestre más lluvioso	
9	BIO_9	Temperatura media del trimestre más seco	
10	BIO_10	Temperatura media del trimestre más cálido	
11	BIO_11	Temperatura media del trimestre más frío	
12	BIO_12	Precipitación anual	
13	BIO_13	Precipitación del mes más lluvioso	
14	BIO_14	Precipitación del mes más seco	
15	BIO_15	Estacionalidad en la precipitación (coeficiente de variación)	
16	BIO_16	Precipitación del trimestre más lluvioso	
17	BIO_17	Precipitación del trimestre más seco	
18	BIO_18	Precipitación del trimestre más cálido	
19	BIO_19	Precipitación del trimestre más frío	
20	AETyr	Evapotranspiración actual	<a href="http://chave.ups-tlse.fr/pantropical_allometry.htm">http://chave.ups-tlse.fr/pantropical_allometry.htm</a>
21	alpha_AE T	Coefficiente de Evapotranspiración actual/Evapotranspiración potencial	
22	pet_he_yr	Evapotranspiración potencial anual (mm/año)	
23	SWC (yr)	Contenido de agua en el suelo	
25	E	Estrés ambiental	
26	BLD	Densidad aparente de una fracción de suelo (kg/m <sup>3</sup> )	

27	CEC	Capacidad de intercambio catiónico (cmol/kg)	<a href="https://soilgrids.org/#!/?!?layer=ORCDRC_M_sl2_250m&amp;vector=1">https://soilgrids.org/#!/?!?layer=ORCDRC_M_sl2_250m&amp;vector=1</a>
28	CLYPPT	% del contenido de arcilla del suelo	
29	CRFVOL	Fragmentos volumétricos gruesos (% , >2mm*Fracción)	
30	ORCDRC	Contenido de carbono orgánico en el suelo	
31	PHIHOX	pH en agua en suelo X 10	
32	SLTPPT	% del contenido de limo en el suelo	
33	SNDPPT	% del contenido de arena en el suelo	
34	Soil	Tipo de suelo	<a href="http://www.ideam.gov.co/">http://www.ideam.gov.co/</a>
35	brillosola	Horas de sol al día (h)	
36	vientosCOL	Velocidad (m/s)	
37	RadiacionC	kWh/m2	
38	Elevación	Altura sobre el nivel del mar (msnm)	
39	aspect	Orientación de la pendiente considerada para cada celda, medida en grados en sentido horario (Norte = 0 ° = 360 °).	Modelo de Elevación Digital
40	flow	La dirección en la que fluye el agua, a partir de la variación del valor de la elevación en la celda.	
41	slope	El cambio en la elevación con respecto a un cambio en la posición horizontal, medida en contra de la pendiente. (°)	
42	TRI	Diferencia en elevación entre las ocho celdas circundantes a la celda máxima y el valor de la celda mínima. (m)	

### 7.3.2.1. Análisis de Componentes Principales

Ahora, para determinar las relaciones lineales entre la diversidad y las variables ambientales que se presentaron anteriormente (climáticas, edáficas y del terreno), en primera medida se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con el fin de sintetizar o reducir la dimensionalidad del conjunto de datos, esta herramienta estadística permite a su vez hallar las causas de la variabilidad de un conjunto de datos y ordenarlas por importancia (Ávila Pérez et al., 2015). Posteriormente, se realizó un análisis de correlación por rangos de Spearman, que reconoce el grado de asociación entre variables y determinar su independencia o dependencia entre las mismas (Gauthier, 2001); este coeficiente resulta bastante útil cuando se trata de valores de n

menores a 30 (Mondragón, 2014).

### **7.3.2.2. Análisis de Correspondencia Canónica (ACC)**

Por último, para explicar la relación entre las variables ambientales y la variación florística de la diversidad de las parcelas, se efectuó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC); el ACC es una herramienta estadística que ha permitido relacionar la abundancia de especies con variables ambientales en diversos estudios ecológicos (Borcard et al., 2011; Ter Braak, 1986). Para el caso del presente estudio, sólo se realizó el ACC para las 50 especies más abundantes en este estudio, esto por el número reducido de parcelas y la alta diversidad que estas presentan.



## 8. RESULTADOS

### 8.1. COMPOSICIÓN FLORÍSTICA

Se encontraron un total de 2708 individuos con DAP  $\geq$  10 cm en las 5 parcelas de este estudio, de los cuales 2445 (91,1 %) corresponden a especies arbóreas y 263 (8,85 %) a palmas. Las parcelas que presentaron una mayor cantidad de registros, fueron (e) Bahía Málaga y (c) Pie de Pepe, con 637 y 537, respectivamente. Así mismo, la parcela que registró la mayor cantidad de especies, géneros y familias fue (d) Chontadural, con 187 especies, 113 géneros y 43 familias (Tabla 3); en contraste, la menos diversa fue la parcela (a) Buenavista, con 86 especies, 65 géneros y 30 familias (Tabla 3).

*Tabla 3. Cantidad de registros, especies, géneros y familias taxonómicas en cada una de las parcelas de estudio.*

Parcela	Cantidad de registros	Cantidad de especies	Cantidad de Géneros	Cantidad de Familias
Buenavista	504	86	65	30
El Aguacate	489	100	74	31
Pie de Pepe	537	140	89	37
Chontadural	541	187	113	43
Bahía Málaga	637	122	80	32

Las familias botánicas que presentaron una mayor cantidad de individuos en todas las parcelas corresponden principalmente a Fabaceae (370), Moraceae (292), Arecaceae (263), Myristicaceae (243) y Euphorbiaceae (164) (Tabla 4). En el caso de algunas de las parcelas se presentó una mayor dominancia de ciertas familias taxonómicas, con respecto a otras; por ejemplo, en la parcela (a) Buenavista, las 3 familias más abundantes Fabaceae (125), Moraceae (83) y Euphorbiaceae (45), representaron el 50 % del total de individuos de esa parcela. Situación que discrepa con las parcelas (d) Chontadural y (e) Bahía Malaga, donde las 3 familias más

abundantes representan el 37,15 % y el 37,83 %, respectivamente (Tabla 4).

Tabla 4. Familias más abundantes por parcela y total.

Zona	Familias más abundantes	Número de individuos
Buenavista	Fabaceae	125
	Moraceae	83
	Euphorbiaceae	45
Bahía Málaga	Arecaceae	98
	Sapotaceae	72
	Myristicaceae	71
El Aguacate	Moraceae	93
	Myristicaceae	73
	Fabaceae	48
Chontadural	Arecaceae	83
	Fabaceae	71
	Moraceae	47
Pie de Pepe	Fabaceae	90
	Melastomataceae	81
	Myristicaceae	47
TOTAL	Fabaceae	370
	Moraceae	292
	Arecaceae	263
	Myristicaceae	243
	Euphorbiaceae	164

Para realizar el mismo ejercicio de abundancias con especies, se trabajó solamente con aquellas especies que estuviesen plenamente determinadas, esto porque la determinación incompleta de algunas especies, podría incurrir en un error para las abundancias totales de los 5 bosques de estudio. Las especies plenamente identificadas que presentaron una mayor cantidad de individuos corresponden a *Orphanodendron bernalii* Barneby & J.W. Grimes (91), *Welfia regia* Mast. (90), *Brosimum utile* (Kunth) Oken (65), *Castilla tunu* Hemsl. (60) y *Compsonura mutisii* A.C. Sm. (59) (Tabla 5). De estas especies, sólo *B. utile* es reportada en 4 de las 5 parcelas ((a) Buenavista, (c) Pie de Pepe, (d) Chontadural y (e) Bahía Málaga); mientras que *W. regia* es

reportada en 3 ((c) Pie de Pepe, (d) Chontadural y (e) Bahía Málaga); por su parte, las especies *O. bernalii* y *C. tunu* son reportadas exclusivamente en dos parcelas. Finalmente, *C. mutisii* solamente es reportada en la parcela (b) El Aguacate.

Tabla 5. Especies más abundantes por parcela y total.

Zona	Especies más abundantes	Número de individuos
Apartado Buenavista	<i>Orphanodendron bernalii</i>	86
	<i>Caryodendron angustifolium</i>	34
	<i>Castilla tunu</i>	31
	<i>Eschweilera pittieri</i>	22
	<i>Oenocarpus bataua</i>	21
Bahía Málaga	<i>Oenocarpus mapora</i>	43
	<i>Welfia regia</i>	30
	<i>Croton crenatus</i>	29
	<i>Iryanthera ulei</i>	27
	<i>Brosimum utile</i>	25
El Aguacate	<i>Compsoeura mutisii</i>	59
	<i>Castilla tunu</i>	29
	<i>Tovomita choisyana</i>	29
	<i>Trophis caucana</i>	21
	<i>Tetragastris panamensis</i>	19
Chontadural	<i>Welfia regia</i>	33
	<i>Iriartea deltoidea</i>	29
	<i>Brosimum utile</i>	20
	<i>Browneopsis excelsa</i>	18
	<i>Cecropia insignis</i>	15
Pie de Pepe	<i>Miconia multispicata</i>	35
	<i>Welfia regia</i>	27
	<i>Miconia trinervia</i>	26
	<i>Pentaclethra macroloba</i>	24
	<i>Alchornea floribunda</i>	21
TOTAL	<i>Orphanodendron bernalii</i>	91
	<i>Welfia regia</i>	90
	<i>Brosimum utile</i>	65
	<i>Castilla tunu</i>	60
	<i>Compsoeura mutisii</i>	59

## 8.2. DIVERSIDAD ALPHA (A)

La diversidad neta presentó los mayores valores en los Bosques de Tierra Firme de Chontadural (d) y Pie de Pepe (c), con 187 y 140 especies respectivamente; mientras que los valores menores en Buenavista (a) y El Aguacate (b) (Tabla 6). Situación similar se presentó para el Alpha de Fisher, donde los valores más altos los registraron nuevamente las parcelas de Chontadural (d) y Pie de Pepe (c), con 101,21 y 61,54, respectivamente (Tabla 6). Estos dos índices constituyen un referente de la enorme diversidad de especies registradas en las parcelas de Chontadural (d) y Pie de Pepe (c).

Los valores del índice de equidad de Shannon-Wiener muestran valores medianamente altos a altos (3,71 a 4,68) para los 5 bosques del presente estudio, mostrando un patrón similar al observado en los índices de Diversidad Neta y el Alpha de Fisher, siendo los bosques de Chontadural (d) y Pie de Pepe (c), quienes tuvieron los valores más altos (4,68 y 4,24; respectivamente), en contraposición con los bosques de Buenavista (a) y El Aguacate (b); quienes aportaron los valores menores (3,71 y 3,96; respectivamente) (Tabla 6). Este resultado evidencia de cierto modo la heterogeneidad y diversidad de los bosques de Chontadural (d) y Pie de Pepe (c) respecto a los de Buenavista (a) y El Aguacate (b).

Finalmente, el índice de dominancia de Simpson, permite tener una aproximación más real de la abundancia relativa de las especies frente al número total de individuos de cada una de las parcelas, mostrando que la dominancia de algunas especies es mayor en la parcela de Buenavista (a) (0,050), frente a otras parcelas como Chontadural (d) (0,017) y Bahía Málaga (e) (0,022) (Tabla 6). Para el caso específico del bosque de Buenavista (a), es importante resaltar que la dominancia de las 3 especies más abundantes *O. bernalii*, *Caryodendron angustifolium* y *C. tunu*

(ver Tabla 5), representan casi el 30 % del total de los individuos; caso contrario del bosque de Chontadural (d), donde la dominancia de las 3 especies más abundantes sólo representa el 15 %, siendo estas *Welfia regia*, *Iriartea deltoidea* y *Brosimum utile*. De esto último, podemos concluir que los bosques de Chontadural (d) y Bahía Málaga (e) poseen una dominancia baja, es decir, son coberturas boscosas más heterogéneas.

*Tabla 6. Índices de Diversidad Alpha ( $\alpha$ ) para cada uno de los cinco bosques de Tierra Firme del Chocó Biogeográfico objeto de estudio.*

Locación	Diversidad Neta (S)	Alpha de Fisher ( $\alpha$ )	Shannon (H)	Simpson (D)
Buenavista	86	29,81	3,71	0,050
El Aguacate	100	38,04	3,96	0,034
Pie de Pepe	140	61,54	4,25	0,024
Chontadural	187	101,21	4,68	0,017
Bahía Málaga	122	44,82	4,23	0,022

### 8.3. DIVERSIDAD BETA (B)

Los índices de similitud de Jaccard y Sorensen, indican que tan “semejantes” pueden llegar a ser dos comunidades teniendo en cuenta el número de especies que comparten entre sí, los valores de estos índices oscilan entre 0 y 1, siendo sitios muy diferentes aquellos cercanos a cero, y muy similares aquellos cercanos a uno. Para el índice de Jaccard, los valores de similitud varían entre 0,057 y 0,191 (Tabla 7); mientras que para el índice de Sorensen, los valores oscilan entre 0,083 y 0,321 (Tabla 8); denotando una alta divergencia florística entre las parcelas, pues son muy pocas las especies que comparten entre sí.

Las parcelas que registran una mayor similitud entre sí, corresponden a las parcelas de Pie de Pepe (c) y Bahía Málaga (e) según los valores de ambos índices (0,191 y 0,321; respectivamente) (Tabla 7 y Tabla 8); esto seguido de los valores registrados entre las parcelas de Buenavista (a) y

Chontadural (d) (0,164 y 0,281). En contraste con esta situación, la parcela de la Reserva El Aguacate (b), es la que presenta las mayores divergencias florísticas con el resto de las parcelas, reconociendo valores casi nulos de similitud (Tabla 7 y Tabla 8).

Tabla 7. Valores del índice de similitud de Jaccard para cada una de las parcelas establecidas en 5 bosques de Tierra Firme del Chocó Biogeográfico.

Parcela	El Aguacate	Pie de Pepe	Chontadural	Bahía Málaga
Buenavista	0,057	0,113	0,164	0,124
El Aguacate		0,043	0,088	0,047
Pie de Pepe			0,121	0,191
Chontadural				0,138

Tabla 8. Valores del índice de similitud de Sorensen para cada una de las parcelas establecidas en 5 bosques de Tierra Firme del Chocó Biogeográfico.

Parcela	El Aguacate	Pie de Pepe	Chontadural	Bahía Málaga
Buenavista	0,108	0,204	0,281	0,221
El Aguacate		0,083	0,162	0,09
Pie de Pepe			0,216	0,321
Chontadural				0,242

De las especies plenamente identificadas, la especie *Virola sebifera* Aubl. fue la única especie que se reportó en todas las parcelas del presente estudio (Tabla 9), mientras las especies *Brosimum utile* (Kunth) Oken, *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Kuntze, *Simarouba amara* Aubl. y *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel fueron reportadas en 4 de las parcelas. Otras 11 especies fueron reportadas de manera simultánea en 3 parcelas.

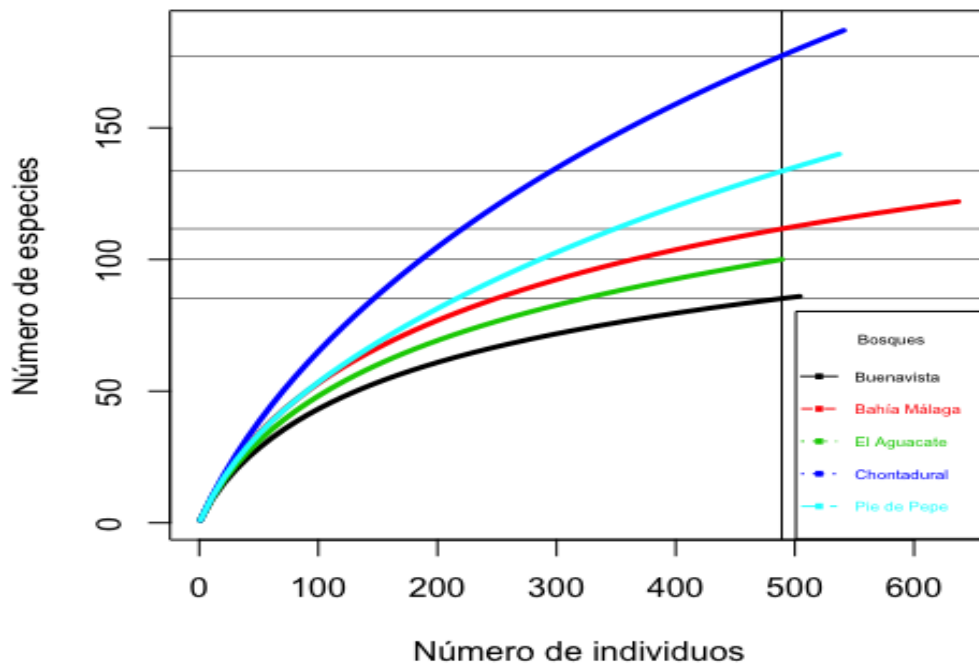
Tabla 9. 16 Especies más abundantes presentes en varias parcelas.

Especies presentes en varias parcelas	Buenavista	Aguacate	Pie de Pepe	Chontadural	Bahía Málaga	Total general
<i>Virola sebifera</i>	17	1	18	3	3	42
<i>Brosimum utile</i>	6	0	14	20	25	65
<i>Pentaclethra macroloba</i>	4	0	24	9	4	41
<i>Simarouba amara</i>	0	4	3	2	2	11
<i>Garcinia madruno</i>	2	1	0	1	1	5
<i>Welfia regia</i>	0	0	27	33	30	90

<i>Eschweilera sclerophylla</i>	16	0	3	0	20	39
<i>Iriartea deltoidea</i>	0	0	7	29	2	38
<i>Oenocarpus bataua</i>	21	0	5	11	0	37
<i>Tapirira guianensis</i>	0	15	10	1	0	26
<i>Eschweilera pittieri</i>	22	0	0	1	1	24
<i>Brosimum guianense</i>	13	5	5	0	0	23
<i>Tetragastris panamensis</i>	1	19	0	2	0	22
<i>Socratea exorrhiza</i>	0	0	4	8	7	19
<i>Pouteria torta</i>	9	0	2	3	0	14
<i>Perebea guianensis</i>	8	0	2	4	0	14

#### 8.4. CURVAS DE RAREFACCIÓN Y ACUMULACIÓN DE ESPECIES

Las curvas de rarefacción denotan que los bosques del resguardo indígena de Chontadural (parcela d), son los más diversos de este estudio; seguidos de Pie de Pepe (c) y Bahía Málaga (e). Mientras que los bosques del Consejo Comunitario de Apartado Buenavista (a) y la Reserva Ecológica El Aguacate (b), son los menos diversos (Figura 2). Siendo el bosque de Bahía Málaga el que más individuos registra y el de la Reserva el Aguacate, el de la menor cantidad de individuos.



*Figura 2. Curva de rarefacción para cada uno de los cinco bosques de Tierra Firme del Chocó Biogeográfico objeto de estudio.*

Se utilizó el estimador Chao 1 para determinar la efectividad del muestreo realizado en cada una de las parcelas, este mostró que las parcelas en Bahía Málaga (e) y Buenavista (a) alcanzaron los valores más altos para este estimador, con 77,6 % y 74,8 %, respectivamente. Mientras que los valores más bajos de este, fue para las parcelas en Chontadural (d) y Pie de Pepe (c), con 58,5 % y 61,9 %, respectivamente.

La curva de acumulación de especies indica que no se alcanzó totalmente la asíntota esperada hacia el final del muestreo en la mayoría de las parcelas (Figura 3). En esta se observa que para el estimador Chao 1 el número de especies estimadas tiende a aumentar significativamente en las parcelas Pie de Pepe (c) y Chontadural (d), mientras que para la parcela de Buenavista (a), se



denota una tendencia a la estabilización. Sin embargo, es evidente que un mayor muestreo en estas áreas podría suministrar una información más completa del número de especies estimadas.

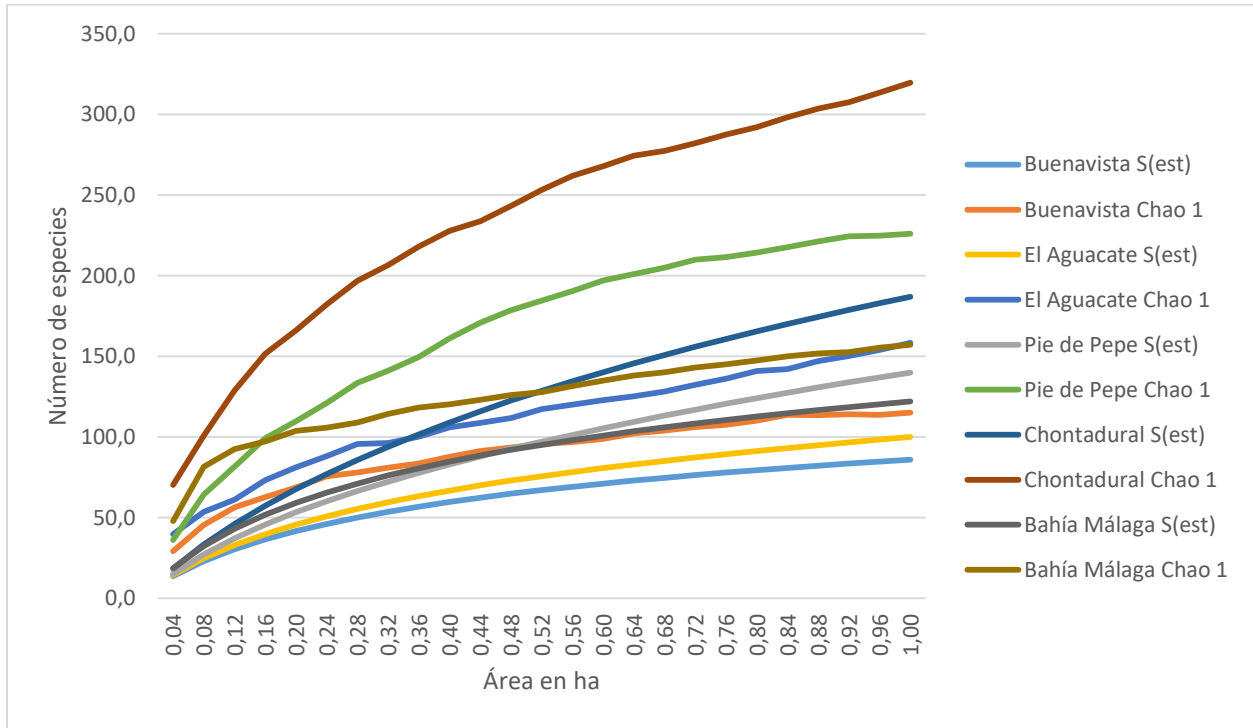


Figura 3. Curva de acumulación de especies para cada uno de los cinco bosques de Tierra Firme del Chocó Biogeográfico objeto de estudio.

## 8.5. RELACIÓN ENTRE LA DIVERSIDAD FLORÍSTICA Y LAS CONDICIONES AMBIENTALES

Los resultados del ACP determinaron que 3 componentes explicaron el 92,7 % de la variabilidad de los datos de diversidad y de las variables ambientales definidas para este estudio, estos componentes presentaron eigenvalues significativos ( $\geq 1$ ), por su parte los dos primeros componentes explicaron el 73 % de esta variabilidad (ver Anexo 1). En el primer componente las variables que tuvieron mayor peso positivo fueron precipitación del mes más lluvioso (BIO13), precipitación del trimestre más lluvioso (BIO16) y precipitación del trimestre más frío (BIO19),

y las de mayor peso negativo fueron el coeficiente de variación en la estacionalidad de la precipitación (BIO15), densidad aparente del suelo (BLD) y ph del suelo (PHIHOX); para el segundo componente las variables que tuvieron mayor peso positivo fueron el rango de temperaturas diurnas (BIO2), Rango anual de temperatura (BIO7) y la velocidad del viento (VientosCol), y las de mayor peso negativo fueron Estrés ambiental (E), las horas de sol al día (Brillosolar) y temperatura mínima del mes más frío (BIO6) (ver Anexo 1).

Se pudo evidenciar una fuerte relación positiva entre la mayoría de índices de diversidad con el Índice de rugosidad del terreno (TRI), el contenido de Carbono orgánico en el suelo (ORCDRC), la pendiente (slope) y la dirección en la que fluye el agua a partir de variación del valor de la elevación (flow); en contraste, las variables que presentaron una relación negativa fueron la densidad aparente del suelo (BLD) y la radiación solar (RadiacionC). Mientras que variables como la temperatura (BIO1), el ph del suelo (PHIHOX) y la elevación (alt) registraron una relación nula con las variables de diversidad (ver Figura 4).

Por su parte, la abundancia de individuos en las parcelas estuvo más asociado a variables como la orientación de la pendiente (aspect), la precipitación anual (BIO12), la precipitación del mes más lluvioso (BIO13), la precipitación del trimestre más lluvioso (BIO16) y la precipitación del trimestre más frío (BIO19). Y registró una relación negativa con el ph del suelo (PHIHOX), la temperatura media del trimestre más lluvioso (BIO8) y la estacionalidad en la precipitación (BIO15) (ver Figura 4).

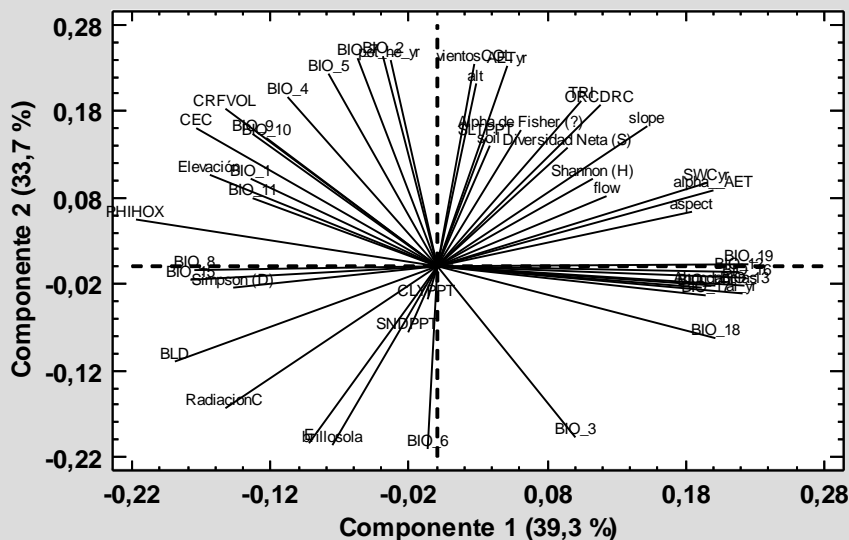


Figura 4. Análisis de Componentes Principales (ACP) para 42 variables ambientales y 5 variables de diversidad en cinco bosques de tierra firme del Chocó Biogeográfico.

Con respecto al análisis de correlación por rangos de Spearman, este corroboró algunas de las correlaciones positivas que mostró el ACP, por ejemplo, registró relaciones positivas de la riqueza con las variables dirección en la que fluye el agua a partir de variación del valor de la elevación (flow) y el Índice de rugosidad del terreno (TRI) (0,58 y 0,50, respectivamente) (Tabla 10); mientras que otras variables que no registró el ACP, tuvieron una relación positiva más significativa, tal es el caso de la orientación de la pendiente (aspect) y la precipitación anual (BIO12) (ambas con 0,60) (Tabla 10).

Las variables que mostraron una correlación negativa más significativa con la diversidad, principalmente fueron la densidad aparente del suelo (BLD) y la temperatura media del trimestre más lluvioso (BIO8) (-0,8 y -0,6; respectivamente) (Tabla 10); situación que no difiere mucho con los resultados del ACP.

En cuanto a la abundancia de individuos, esta presentó una correlación positiva muy alta con las variables Orientación de la pendiente (aspect), precipitación del trimestre más lluvioso (BIO16) y precipitación del trimestre más frío (BIO19) (1; 0,9 y 0,9; respectivamente); con las variables dirección en la que fluye el agua a partir de variación del valor de la elevación (flow) y el Índice de rugosidad del terreno (TRI), también presentó una correlación positiva, aunque un poco más leves (0,86 y 0,8; respectivamente) (Tabla 10). Por el contrario, las variables temperatura media del trimestre más lluvioso (BIO8), densidad aparente del suelo (BLD) y ph del suelo (PHIHOX) (-1, -0,9 y -0,9; respectivamente), presentaron correlaciones negativas muy fuertes con la abundancia (Tabla 10).

*Tabla 10. Coeficientes de correlación por rangos de Spearman entre 42 variables ambientales y 5 variables de diversidad en cinco bosques de tierra firme del Chocó Biogeográfico. Incluye el Valor-p de significancia estadística.*

VARIABLES Ambientales/Diversidad	Abundancias	Diversidad Neta (S)	Alpha de Fisher ( $\alpha$ )	Simpson (D)	Shannon (H)
<b>AETyr</b>	0,3	0,4	0,4	-0,3	0,4
Valor-P	0,5485	0,4237	0,4237	0,5485	0,4237
<b>alpha_AET</b>	0,7379	0,3689	0,3689	-0,3689	0,3689
Valor-P	0,14	0,4606	0,4606	0,4606	0,4606
<b>alt</b>	<b>0,8</b>	0,5	0,5	-0,7	0,5
Valor-P	<b>0,1096</b>	0,3173	0,3173	0,1615	0,3173
<b>Elevación</b>	-0,4	0,2	0,2	-0,1	0,2
Valor-P	0,4237	0,6892	0,6892	0,8415	0,6892
<b>aspect</b>	<b>1</b>	<b>0,6</b>	<b>0,6</b>	<b>-0,8</b>	<b>0,6</b>
Valor-P	<b>0,0</b>	<b>0,2301</b>	<b>0,2301</b>	<b>0,1096</b>	<b>0,2301</b>
<b>BIO_1</b>	-0,5643	-0,3591	-0,3591	0,6669	-0,3591
Valor-P	0,2591	0,4726	0,4726	0,1823	0,4726
<b>BIO_10</b>	-0,3591	-0,1539	-0,1539	0,4104	-0,1539
Valor-P	0,4726	0,7582	0,7582	0,4118	0,7582
<b>BIO_11</b>	<b>-0,7</b>	-0,5	-0,5	<b>0,8</b>	-0,5
Valor-P	<b>0,1615</b>	0,3173	0,3173	<b>0,1096</b>	0,3173
<b>BIO_12</b>	<b>0,7</b>	<b>0,6</b>	<b>0,6</b>	-0,5	<b>0,6</b>
Valor-P	<b>0,1615</b>	<b>0,2301</b>	<b>0,2301</b>	0,3173	<b>0,2301</b>
<b>BIO_13</b>	<b>0,7</b>	<b>0,6</b>	<b>0,6</b>	-0,5	<b>0,6</b>
Valor-P	<b>0,1615</b>	<b>0,2301</b>	<b>0,2301</b>	0,3173	<b>0,2301</b>

<b>BIO_14</b>	0,5	0,2	0,2	-0,1	0,2
Valor-P	0,3173	0,6892	0,6892	0,8415	0,6892
<b>BIO_15</b>	-0,5	-0,2	-0,2	0,1	-0,2
Valor-P	0,3173	0,6892	0,6892	0,8415	0,6892
<b>BIO_16</b>	<b>0,9</b>	0,5	0,5	-0,6	0,5
Valor-P	<b>0,0719</b>	0,3173	0,3173	0,2301	0,3173
<b>BIO_17</b>	0,5	0,2	0,2	-0,1	0,2
Valor-P	0,3173	0,6892	0,6892	0,8415	0,6892
<b>BIO_18</b>	0,5	0,2	0,2	-0,1	0,2
Valor-P	0,3173	0,6892	0,6892	0,8415	0,6892
<b>BIO_19</b>	<b>0,9</b>	0,5	0,5	-0,6	0,5
Valor-P	<b>0,0719</b>	0,3173	0,3173	0,2301	0,3173
<b>BIO_2</b>	0,1026	0,3591	0,3591	-0,2052	0,3591
Valor-P	0,8374	0,4726	0,4726	0,6815	0,4726
<b>BIO_3</b>	0,1026	0,3591	0,3591	-0,2052	0,3591
Valor-P	0,8374	0,4726	0,4726	0,6815	0,4726
<b>BIO_4</b>	-0,1	0	0	-0,1	0
Valor-P	0,8415	1	1	0,8415	1
<b>BIO_5</b>	-0,3	-0,1	-0,1	0,3	-0,1
Valor-P	0,5485	0,8415	0,8415	0,5485	0,8415
<b>BIO_6</b>	-0,4104	-0,2052	-0,2052	0,3591	-0,2052
Valor-P	0,4118	0,6815	0,6815	0,4726	0,6815
<b>BIO_7</b>	0,1026	0,3591	0,3591	-0,2052	0,3591
Valor-P	0,8374	0,4726	0,4726	0,6815	0,4726
<b>BIO_8</b>	<b>-1</b>	<b>-0,6</b>	<b>-0,6</b>	<b>0,8</b>	<b>-0,6</b>
Valor-P	<b>0</b>	<b>0,2301</b>	<b>0,2301</b>	<b>0,1096</b>	<b>0,2301</b>
<b>BIO_9</b>	-0,3	-0,1	-0,1	0,3	-0,1
Valor-P	0,5485	0,8415	0,8415	0,5485	0,8415
<b>BLD</b>	<b>-0,9</b>	<b>-0,8</b>	<b>-0,8</b>	<b>0,9</b>	<b>-0,8</b>
Valor-P	<b>0,0719</b>	<b>0,1096</b>	<b>0,1096</b>	<b>0,0719</b>	<b>0,1096</b>
<b>brillosola</b>	-0,2236	-0,3354	-0,3354	0,1118	-0,3354
Valor-P	0,6547	0,5023	0,5023	0,8231	0,5023
<b>CEC</b>	-0,5	-0,3	-0,3	0,4	-0,3
Valor-P	0,3173	0,5485	0,5485	0,4237	0,5485
<b>CLYPPT</b>	-0,5	-0,4	-0,4	0,7	-0,4
Valor-P	0,3173	0,4237	0,4237	0,1615	0,4237
<b>CRFVOL</b>	-0,3	0,1	0,1	0	0,1
Valor-P	0,5485	0,8415	0,8415	1	0,8415
<b>E</b>	-0,5	-0,3	-0,3	0,4	-0,3
Valor-P	0,3173	0,5485	0,5485	0,4237	0,5485
<b>flow</b>	<b>0,866</b>	<b>0,5774</b>	<b>0,5774</b>	<b>-0,866</b>	<b>0,5774</b>
Valor-P	<b>0,0833</b>	<b>0,2482</b>	<b>0,2482</b>	<b>0,0833</b>	<b>0,2482</b>
<b>ORCDRC</b>	0,2052	0,4104	0,4104	-0,1026	0,4104

Valor-P	0,6815	0,4118	0,4118	0,8374	0,4118
<b>PHIHOX</b>	<b>-0,9</b>	<b>-0,5</b>	<b>-0,5</b>	<b>0,6</b>	<b>-0,5</b>
Valor-P	<b>0,0719</b>	<b>0,3173</b>	<b>0,3173</b>	<b>0,2301</b>	<b>0,3173</b>
<b>RadiacionC</b>	<b>-0,7071</b>	-0,3536	-0,3536	0,3536	-0,3536
Valor-P	<b>0,1573</b>	0,4795	0,4795	0,4795	0,4795
<b>slope</b>	0,4104	0,3591	0,3591	-0,3591	0,3591
Valor-P	0,4118	0,4726	0,4726	0,4726	0,4726
<b>SLTPPT</b>	-0,1	0,5	0,5	-0,1	0,5
Valor-P	0,8415	0,3173	0,3173	0,8415	0,3173
<b>SNDPPT</b>	0,3	-0,1	-0,1	-0,3	-0,1
Valor-P	0,5485	0,8415	0,8415	0,5485	0,8415
<b>soil</b>	0,5	0,4	0,4	-0,7	0,4
Valor-P	0,3173	0,4237	0,4237	0,1615	0,4237
<b>SWCyr</b>	<b>0,7379</b>	0,3689	0,3689	-0,3689	0,3689
Valor-P	<b>0,14</b>	0,4606	0,4606	0,4606	0,4606
<b>TRI</b>	<b>0,8</b>	0,5	0,5	<b>-0,7</b>	0,5
Valor-P	<b>0,1096</b>	0,3173	0,3173	<b>0,1615</b>	0,3173
<b>vientosCOL</b>	0,3162	0,1581	0,1581	-0,1581	0,1581
Valor-P	0,5271	0,7518	0,7518	0,7518	0,7518
<b>ai_yr</b>	<b>0,9</b>	0,5	0,5	-0,6	0,5
Valor-P	<b>0,0719</b>	0,3173	0,3173	0,2301	0,3173
<b>pet_he_yr</b>	0,3	0,4	0,4	-0,3	0,4
Valor-P	0,5485	0,4237	0,4237	0,5485	0,4237

El Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) de las 5 parcelas permanentes con las 50 especies más abundantes en cinco bosques de tierra firme del Chocó Biogeográfico y las 42 variables ambientales de cada locación, evidenció que los dos primeros ejes explican el 39,4 % de la varianza de la composición de especies con respecto a las variables utilizadas, los *eigenvalues* fueron 0,7925 y 0,5861, para el primer y segundo eje respectivamente (ver Anexo 2). Esto indica que un 60,6 % de la variación de la composición florística de las 50 especies más abundantes, quedó sin explicar.

Este mismo análisis permitió demostrar la asociación fuerte entre algunas de las variables utilizadas y las 50 especies más abundantes; tal es el caso de la variable orientación de la pendiente (*aspect*), que estuvo asociada con las especies *Browneopsis excelsa*, *Cecropia insignis*,

*Rinorea* sp., *Inga punctata*, *Guarea guidonia*, *Brosimum utile*, *Croton chocoanus*, *Miconia trinervia*. En cambio la Radiación estuvo más asociada a las especies *Cynometra bauhiniifolia*, *Tetragastris panamensis*, *Compsoeura mutisii*, *Tovomita choisyana*, *Trophis caucana* y *Aspidosperma megalocarpon* (ver Figura 5).

Del mismo modo, la variable temperatura máxima del mes más cálido (BIO5) estuvo asociada a las especies *Orphanodendron bernalii*, *Caryodendron angustifolium*, *Eschweilera pittieri*, *Pseudolmedia laevigata*, *Pouteria torta*, *Perebea guianensis* e *Inga spectabilis*. De manera contrastante, dos variables climáticas como la precipitación anual (BIO12) y la precipitación del trimestre más cálido (BIO18), estuvieron muy asociadas a las especies *Welfia regia*, *Pourouma bicolor*, *Socratea exorrhiza*, *Iriartea deltoidea*, *Pentaclethra macroloba*, *Otoba latialata*, *Miconia multispicata* y *Osteophloeum platyspermum* (ver Figura 5).

Por último, la Figura 5 permite evidenciar un importante resultado para este estudio; en el cuadrante superior izquierdo, que es donde están concentradas la mayor cantidad de especies de las 50 especies más abundantes y a su vez, en este cuadrante se encuentran las 3 locaciones (parcelas) que presentaron una mayor diversidad de especies (Chontadural, Bahía Málaga y Pie de Pepe); es en este cuadrante donde las variables de precipitación anual (BIO12), precipitación del trimestre más cálido (BIO18) y orientación de la pendiente (aspect) tienen una asociación determinante en las zonas de mayor diversidad de los cinco bosques de tierra firme estudiados.

Mientras en el cuadrante superior derecho se observa que la variable de radiación solar (RadiacionC), está más asociada a un reducido número de especies y a la parcela del Aguacate (b), localizada en el municipio de Acandí, dentro del área de influencia del Golfo de Urabá, siendo esta una zona de transición de bosque húmedo a bosque seco. Por último, la variable temperatura máxima del mes más cálido (BIO5), estuvo asociada a un número aún más reducido

de especies y a la parcela de Buenavista (a)

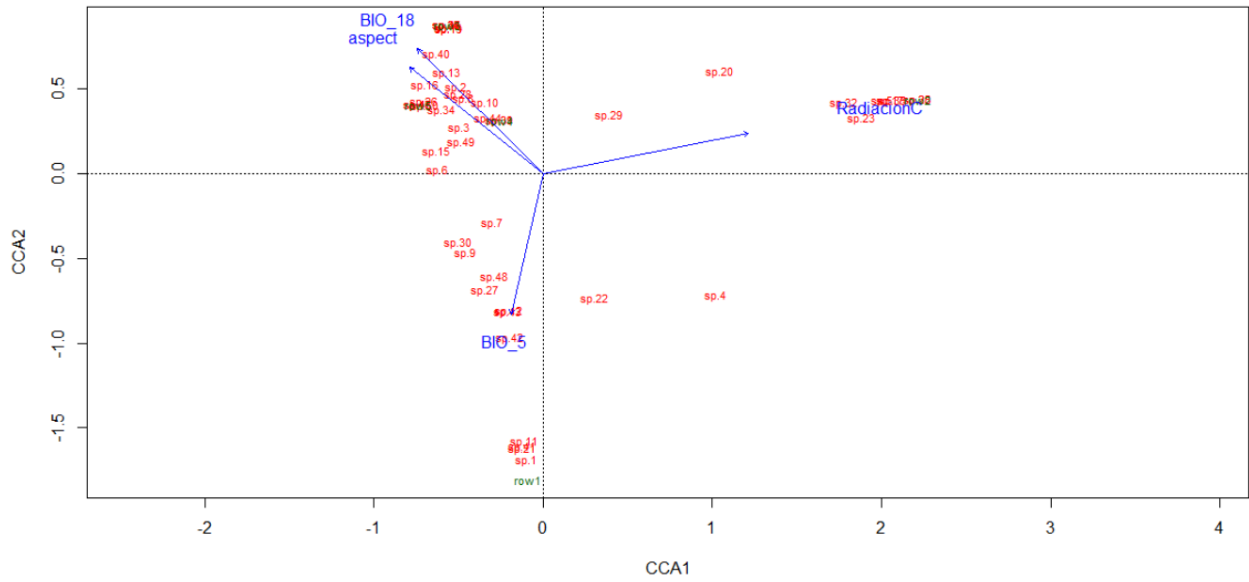


Figura 5. Análisis de Correspondencia Canónica para variables ambientales y la composición florística de las 50 especies más abundantes en cinco bosques de tierra firme del Chocó Biogeográfico. El término row corresponde a la parcela asociada: Row1: Buenavista (a), Row2: Parcela El Aguacate (b), Row3: Parcela Pie de Pepe (c), Row4: Chontadural (d) y Row5: Bahía Málaga (e).



## 9. DISCUSIÓN

La dominancia de algunas familias taxonómicas en el presente estudio, como Fabaceae, Moraceae, Arecaceae, Myristicaceae y Euphorbiaceae, concuerda con otros estudios que reportan estas mismas familias como las más dominantes de los bosques del pacífico colombiano (Alvarez-Dávila et al., 2016; Faber-Langendoen & Gentry, 1991; Galeano, 2001; Galeano et al., 1998; Gentry, 1986; Quinto & Moreno, 2014). Igualmente sobresale la hiperdominancia de algunas familias taxonómicas como Fabaceae, Moraceae y Arecaceae; escenario que también es reportado en estudios de otros bosques tropicales, como en la Amazonía (Pitman et al., 2001; Ter Steege et al., 2013).

También resalta la importancia de la familia Arecaceae en estos ecosistemas, pues no sólo es una familia que presentó una gran cantidad de individuos, sino que además registra una notable variedad de especies (Copete et al., 2019; Galeano, 2001; Ramírez-Moreno & Galeano, 2011); aun cuando en el presente estudio, sólo se tuvieron en cuenta los individuos con DAP  $\geq 10$  cm y esta limitante puede reducir considerablemente un número importante de individuos y especies de diversas familias, particularmente de la familia de las palmas (Arango et al., 2010; Copete et al., 2019; Ramírez-Moreno & Galeano, 2011). Por su parte Ter Steege et al., (2013), reporta a las especies de palmas *Iriartea deltoidea*, *Oenocarpus bataua* y *Socratea exorrhiza*, dentro del grupo de 20 especies más abundantes en la Amazonía; situación que no diverge mucho con este estudio, puesto que estas 3 especies se encuentran dentro del grupo de las 30 especies más abundantes de los bosques de tierra firme del Chocó Biogeográfico.

Asimismo, se evidenció que las 30 especies más abundantes de este estudio agrupan un poco más del 40 % del total de los individuos (2708), situación similar a lo registrado en otros estudios de

diversidad en bosques tropicales, tanto en escalas locales como regionales (Condit et al., 1999; Quinto & Moreno, 2014; Ter Steege et al., 2013; Wolf et al., 2009). Mientras que el 50 % de las especies (230) pueden considerarse especies raras, puesto que sólo reportaron uno o dos individuos. En cuanto al número de especies, este estudio reporta una media de  $127 \pm 39,38$  especies  $\text{ha}^{-1}$  con  $\text{DAP} \geq 10$  cm; mientras que en las parcelas del Salero, reportadas por Quinto & Moreno (2014) registraron  $198,5 \pm 34,6$  especies  $\text{ha}^{-1}$  en el bajo Atrato. Estos valores son un poco menores, frente a la diversidad de los bosques de la Amazonía, donde parcelas de gran tamaño como Yasuní y Amacayacu, reportaron  $213.3 \pm 13.3$  especies  $\text{ha}^{-1}$  y  $191.2 \pm 20.8$  especies  $\text{ha}^{-1}$ , respectivamente (Duque et al., 2017b).

Por su lado, los índices de diversidad Beta evidenciaron una alta divergencia florística entre los cinco bosques de tierra firme del Chocó Biogeográfico. Las parcelas más cercanas entre sí, Buenavista (a) y Chontadural (d), que tienen una distancia horizontal la una de la otra de un poco más de 70 km, apenas comparten un poco más del 16 % de las especies; siendo esto muy similar a la Beta-diversidad registrada en bosques del canal de Panamá, donde se presenta un rápido descenso de la similitud de especies entre parcelas, a medida que la distancia entre ellas aumenta (Condit et al., 2002). Situación que claramente concuerda con la parcela El Aguacate (b), cuya distancia con la parcela más cercana es de 182 km y sólo comparten el 5 % de las especies.

Las correlaciones positivas que presentó la precipitación anual con la riqueza de especies y los índices de diversidad, concuerda sustancialmente en otros estudios sobre la importancia de esta variable para el establecimiento de especies en los bosques de bajura (Faber-Langendoen & Gentry, 1991; Gentry, 1986; Guariguata & Kattan, 2002). Sin embargo, destaca que una variable como la orientación de la pendiente hubiese obtenido valores de correlación iguales a la precipitación; al revisar los datos puntuales por parcela, se encontró que las parcelas con mayor

diversidad son aquellas cuya orientación de la pendiente es hacia el noroccidente, situación donde la luz del poniente sería la que tendría mayor relación con la diversidad arbórea de especies; siendo esto completamente divergente con el bosque seco tropical, donde algunos autores consideran que posiblemente la luz del saliente, se encuentra más relacionada con la diversidad de estos ecosistemas (Vásquez, 2016).

Una de las variables que tuvo más peso en el ACP y que además tuvo correlaciones negativas muy significativas con la riqueza de especies y la abundancia de individuos, fue la densidad aparente del suelo. Las locaciones donde los valores de la densidad del suelo fueron mayores, fueron justamente las menos diversas y las de menor cantidad de individuos  $ha^{-1}$ . Se entiende que a medida que aumenta la densidad, es más difícil que las especies arbóreas puedan distribuir sus raíces en el suelo y mucho menos puedan desarrollar el resto de sus procesos biológicos de una manera adecuada (Asok & Sobha, 2014; Sarvade et al., 2016).

En este estudio, la pendiente no tuvo una correlación (negativa) con la diversidad o el número de individuos, no obstante, otros autores consideran que a medida que aumenta esta variable, es más difícil el establecimiento de especies arbóreas e incluso aumenta la mortalidad de individuos de las mismas (Barreto et al., 2010; Bohlman et al., 2008; Laurance et al., 2010). Esto podría explicarse por los valores similares que obtuvieron las parcelas frente a esta variable, ya que estos valores son producto de un modelo de elevación digital en una escala macro y no se obtuvieron los valores en campo, que podrían ser muy divergentes entre sí.

Cuatro de las variables ambientales (radiación, temperatura máxima del mes más cálido, precipitación anual y precipitación del trimestre más cálido) tuvieron una asociación fuerte con un número considerable de especies del grupo de las 50 especies más dominantes para los bosques del Chocó Biogeográfico. Mientras que sólo una variable del terreno (orientación de la

pendiente), estuvo asociada a otro grupo de especies (ver Figura 5). Si bien el grupo de 42 variables ambientales sólo pudo determinar el 39,4 % de la varianza de la composición florística de las 50 especies más dominantes, cabe resaltar que no se contó con la información de variables muy importantes del suelo; como el contenido de materia orgánica, el Fosforo, Potasio y el Aluminio en el suelo, siendo este último, un elemento que genera un efecto de toxicidad sobre las plantas de los bosques tropicales y que puede influir en la diversidad de estas (Barreto et al., 2010; Bohlman et al., 2008; Laurance et al., 2010; Quinto & Moreno, 2014).

Por último, se puede considerar que las variables ambientales utilizadas sólo explicaron un porcentaje menor al 40 % de la varianza de la composición de las 50 especies más dominantes y que este valor sería mucho más reducido, si dicho análisis se hubiese realizado para el total de las 459 especies identificadas en las 5 parcelas permanentes; esto porque a medida que aumenta el número de especies e individuos, puede aumentar considerablemente la varianza. Siendo así, no sólo las variables ambientales determinan la diversidad y la distribución de las especies arbóreas en los bosques tropicales, a diferentes escalas; sino que otras variables como el espacio, los procesos biológicos y aleatorios, también tienen una importancia muy relevante a la hora de definir la diversidad en los bosques tropicales (Condit et al., 1999; Hubbell, 2006; Quinto & Moreno, 2014; Rosindell et al., 2011; Wolf et al., 2009).

## 10. CONCLUSIONES

En las 5 parcelas permanentes establecidas en el Chocó Biogeográfico se registraron un total de 2708 individuos, 549 especies, 212 géneros y 55 familias taxonómicas. Las familias más abundantes fueron Fabaceae (370), Moraceae (292) y Arecaceae (263). Nuestros resultados coincidieron con la hiperdominancia de algunas pocas familias taxonómicas para los bosques tropicales propuesta por diversos autores.

Las especies más abundantes en este estudio fueron *Orphanodendron bernalii* Barneby & J.W. Grimes (91), *Welfia regia* Mast. (90), *Brosimum utile* (Kunth) Oken (65), *Castilla tunu* Hemsl. (60) y *Compsonaura mutisii* A.C. Sm. (59). Las parcelas que tuvieron una mayor diversidad según los índices de diversidad Alpha, fueron Chontadural (d) y Pie de Pepe (c), con 187 y 140 especies respectivamente; mientras que los valores menores en Buenavista (a) y El Aguacate (b), con 86 y 100 especies respectivamente. Las 30 especies más abundantes agruparon el 40 % del total de individuos, mientras que el 50 % de las especies (230) sólo reportaron uno o dos individuos.

Los índices de diversidad Beta evidenciaron una alta divergencia florística entre los cinco bosques de tierra firme que fueron objeto de estudio, dicha divergencia aumentó considerablemente cuando se incrementó la distancia geográfica entre las parcelas.

Las variables ambientales que evidenciaron una mayor correlación positiva con la diversidad, fueron la precipitación anual y la orientación de la pendiente, esta última demostró que las parcelas con una pendiente orientada hacia el noroccidente fueron las más diversas; dado esto, sería importante realizar estudios posteriores con el fin de determinar la influencia de la luz del poniente sobre la diversidad de los bosques húmedos tropicales. Por su parte, la densidad

aparente del suelo, fue la variable que reportó correlaciones negativas muy significativas con la riqueza de especies y la abundancia de individuos. Bajo esta premisa, los suelos compactados y degradados, pueden dificultar de una manera significativa el establecimiento de especies e individuos arbóreos.

Cuatro de las variables ambientales (radiación, temperatura máxima del mes más cálido, precipitación anual y precipitación del trimestre más cálido) tuvieron una asociación fuerte con un número considerable de especies del grupo de las 50 especies más dominantes. Mientras que sólo una variable del terreno (orientación de la pendiente), estuvo asociada a otro grupo de especies dentro de las 50.

Por último, las 42 variables (climáticas, edáficas y del terreno) utilizadas para este estudio, sólo pudieron explicar el 39,6 % de la variación de la composición de las 50 especies más dominantes de los bosques del de tierra firme del Chocó Biogeográfico. Por lo tanto, se considera que la teoría del nicho es insuficiente para explicar la diversidad de las especies leñosas de los bosques tropicales del Pacífico en una escala local y regional.

## 11. BIBLIOGRAFÍA

- Alvarez-Dávila, E., Jaramillo-Giraldo, G. C., Cogollo-Rivera, C. C., Martínez-Higuera, H., Rojas, E., & Fernández-Méndez, F. (2016). Structure and diversity of the three plant associations in the San Juan River delta, Chocó, Colombia. *Revista Árvore*. <https://doi.org/10.1590/0100-67622016000500007>
- Alvarez, E., Duque, A., Saldarriaga, J., Cabrera, K., de las Salas, G., del Valle, I., Lema, A., Moreno, F., Orrego, S., & Rodríguez, L. (2012). Tree above-ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forests of Colombia. *Forest Ecology and Management*. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.12.013>
- Andrade Correa, M. (2011). Estado del conocimiento de la biodiversidad en Colombia y sus amenazas. Consideraciones para fortalecer la interacción ciencia-política. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*.
- Arango, D. A., Duque, Á. J., & Muñoz, E. (2010). Dinámica poblacional de la palma Euterpe oleracea (Arecaceae) en bosques inundables del Chocó, Pacífico Colombiano. *Revista de Biología Tropical*. <https://doi.org/10.15517/rbt.v58i1.5222>
- Armenteras, D., & Rodríguez, N. (2014). Dinámicas y causas de deforestación en bosques de Latino América: Una revisión desde 1990. *Colombia Forestal*. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2014.2.a07>
- Asok, S., & Sobha, V. (2014). Analysis of Variation of Soil Bulk Densities with Respect to Different Vegetation Classes, in a Tropical Rain Forest-A Study in Shendurney Wildlife Sanctuary, S. Kerala, India. *Global Journal of Environmental Research*, 8(1), 17–20.
- Ávila Pérez, H., García Ibañez, S., & Rosas Acevedo, J. L. (2015). Análisis de Componentes Principales , como herramienta para interrelaciones entre variables fisicoquímicas y biológicas en un ecosistema léntico de Guerrero , México. *Revista Iberoamericana de Ciencias*.
- Barreto, J., Duque, A., Cárdenas, D., & Moreno, H. (2010). Variación florística de especies arbóreas a escala local en un bosque de tierra firme en la Amazonia colombiana. *Acta Amazonica*.
- Barreto, J. S., Ramírez Echeverry, S., Peña, M. A., Capachero, C., Barbosa, A. P., Panev, M., Fernando, Phillips, J. F., & Moreno, L. M. (2018). *Manual de Campo Inventario Forestal Nacional Colombia*. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales – IDEAM-. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible.
- Bohlman, A. S., Laurance, F. W., Laurance, G. N. S., Ascimento, E. M. H., Fearnside, M. P., & Andrade, A. (2008). Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18463>
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). Numerical Ecology with R. In *Numerical Ecology with R*. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6>

- Brooks, T. M., Mittermeier, R. a, Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. a B., Rylands, A. B., Konstant, W. R., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., & Hilton-Taylor, C. (2002). Habitat Loss and Extinction in the Hotspots of Biodiversity\rPérdida de Hábitat y Extinciones en Áreas Críticas para la Biodiversidad. *Conservation Biology*. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00530.x>
- Brown, S. (1997). Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer. *FAO Forestry Paper*. <https://doi.org/ISBN 92-5-103955-0>
- Casas, L. F., González, D. M., Segura, B., Mosquera, R. A., & Álvarez-Dávila, E. (2018). Diversidad y estructura de bosques contrastantes en la región del Chocó-Darién, Colombia. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*. *RIAA*, 9(2), 18–25.
- Cayuela, L. (2006). Deforestación y fragmentación de bosques tropicales montanos en los Altos de Chiapas, México. Efectos sobre la diversidad de árboles. *Ecosistemas: Revista Científica y Técnica de Ecología y Medio Ambiente*. <https://doi.org/10.7818/re.2014.15-3.00>
- Chazdon, R. L. (2014). Second Growth The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation-University Of Chicago Press. In *Second Growth\_ (2014)*. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226118109.001.0001>
- Colwell, R. ., Mao, C. ., & Chang, J. (2005). Interpolando, extrapolando y comparando las curvas de acumulación de especies basadas en su incidencia. *Sobre Diversidad Biológica: El Significado de Las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. <https://doi.org/84-932807-7-1>
- Colwell, R. K., & Elsensohn, J. E. (2014). EstimateS turns 20: Statistical estimation of species richness and shared species from samples, with non-parametric extrapolation. *Ecography*. <https://doi.org/10.1111/ecog.00814>
- Condit, R. (1995). Research in large, long-term tropical forest plots. In *Trends in Ecology & Evolution*. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88955-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88955-7)
- Condit, R., Ashton, P. S., Manokaran, N., LaFrankie, J. V., Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (1999). Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: Comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rstb.1999.0517>
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E. G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R. B., Núñez, P. V., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H. C., Losos, E., & Hubbell, S. P. (2002). Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.1066854>
- Copete, J. C., Sánchez, M., Cámara-Leret, R., & Balslev, H. (2019). Diversity of palm communities in the biogeographic chocó and its relation with precipitation. *Caldasia*. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v41n2.66576>
- Cracraft, J., & Prum, R. O. (1988). Patterns and Processes of Diversification: Speciation and Historical Congruence in Some Neotropical Birds. *Evolution*. <https://doi.org/10.2307/2409043>
- Duivenvoorden, J. E. (1995). Tree species composition and rain forest-environment relationships in the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonia. *Vegetatio*. <https://doi.org/10.1007/BF00034341>



- Duivenvoorden, J. F., & Lips, J. M. (1995). *A land-ecological study of soils, vegetation, and plant diversity in Colombian Amazonia*. The Tropenbos Foundation.
- Duque, A., Cavelier, J., & Posada, A. (2003). Strategies of Tree Occupation at a Local Scale in terra firme Forests in the Colombian Amazon. *Biotropica*. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2003.tb00258.x>
- Duque, A., Sánchez, M., Cavelier, J., Duivenvoorden, J. F., Miraña, P., Miraña, J., & Matapi, A. (2001). Relación bosque-ambiente en el medio Caquetá, Amazonia colombiana. In J. F. Duivenvoorden, H. Baslev, J. Cavelier, C. Grandez, H. Tuomisto, & R. Valencia (Eds.), *Evaluación de recursos vegetales no maderables en la Amazonia noroccidental* (pp. 99–130). IBED, Universiteit van Amsterdam.
- Duque, A., Muller-Landau, H. C., Valencia, R., Cardenas, D., Davies, S., de Oliveira, A., Pérez, Á. J., Romero-Saltos, H., & Vicentini, A. (2017). Insights into regional patterns of Amazonian forest structure, diversity, and dominance from three large terra-firme forest dynamics plots. *Biodiversity and Conservation*. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1265-9>
- Duque, Alvaro, Saldarriaga, J., Meyer, V., & Saatchi, S. (2017). Structure and allometry in tropical forests of Chocó, Colombia. *Forest Ecology and Management*, *405*, 309–318. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.048>
- Edwards, D. P., Tobias, J. A., Sheil, D., Meijaard, E., & Laurance, W. F. (2014). Maintaining ecosystem function and services in logged tropical forests. In *Trends in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.07.003>
- Espelta, J. A. D. G. T. M. R. J. (2016). *Degradación de bosques en Latinoamérica: Síntesis conceptual, metodologías de evaluación y casos de estudio nacionales*.
- Faber-Langendoen, D., & Gentry, A. H. (1991). The Structure and Diversity of Rain Forests at Bajo Calima, Choco Region, Western Colombia. *Biotropica*. <https://doi.org/10.2307/2388682>
- Faith, D. P., & Ferrier, S. (2002). Linking beta diversity, environmental variation, and biodiversity assessment. In *Science*.
- Ferraz, S. F. B., Ferraz, K. M. P. M. B., Cassiano, C. C., Brancalion, P. H. S., da Luz, D. T. A., Azevedo, T. N., Tambosi, L. R., & Metzger, J. P. (2014). How good are tropical forest patches for ecosystem services provisioning? *Landscape Ecology*. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-9988-z>
- Forero, E., & Gentry, A. H. (1989). *Lista anotada de las plantas del departamento del Chocó, Colombia*.
- Galeano, G. (2001). Estructura, riqueza y composición de plantas leñosas en el golfo de Tribugá, Chocó, Colombia. *Caldasia*, *23*(1), 213–236.
- Galeano, G., Cedjel, J., & Pardo, M. (1998). Structure and floristic composition of a one hectare plot of wet forest at the Pacific Coast of Chocó, Colombia. In F. Dallmeier & J. Comiskey (Eds.), *Forest Biodiversity in North, Central and South America and the Caribbean: Research and Monitoring* (pp. 557–574). Unesco and the Parthenon Publishing Group.

- García, F., Moreno, M., Robledo, D., Mosquera, L., & Palacios, L. (2004). Composición y diversidad florística de los bosques de la cuenca hidrográfica del río Cabí, Quibdó-Chocó. *Investigación Biodiversidad y Desarrollo*, 20, 13–23.
- García, F., Palacios, J., Ramos, Y. A., Mena, A., Arroyo, J. E., & González, M. (2002). Composición, estructura y etnobotánica de un bosque pluvial tropical (bpT) en Salero, Chocó. *Revista Institucional Universidad Tecnológica Del Chocó*, 17, 3–9.
- Gauthier, T. D. (2001). Detecting trends using Spearman's rank correlation coefficient. *Environmental Forensics*. <https://doi.org/10.1006/enfo.2001.0061>
- Gentry, A. H. (1986). Species richness and floristic composition of Choco Region plant communities. *Caldasia*, 15(71–75), 71–91.
- Gentry, A. H. (1988). Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. <https://doi.org/10.2307/2399464>
- Ghazoul, J. & Sheil, D. (2011). Tropical rain forest ecology, diversity, and conservation. In *Choice Reviews Online* (Issue Oxford University Press). <https://doi.org/10.5860/choice.48-5063>
- Girardin, C. A. J., Malhi, Y., Aragão, L. E. O. C., Mamani, M., Huaraca Huasco, W., Durand, L., Feeley, K. J., Rapp, J., Silva-Espejo, J. E., Silman, M., Salinas, N., & Whittaker, R. J. (2010). Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02235.x>
- González-Maya, J. F., Viquez-R, L. R., Pineda-Guerrero, A., Vela-Vargas, I. M., Cruz-Lizano, I., Hoepker, A., & Calvo, M. (2012). Connecting two continents : species richness , functional traits and extinction risk in the Panamanian Isthmus-Choco continuum. *Revista Biodiversidad Neotropical*.
- González, J., Cubillos, A., Chadid, M., Arias, M., Zúñiga, E., Cubillos, M., Joubert, F., & Pérez, I. (2018). *Lineamientos conceptuales y metodológicos para la caracterización de causas y agentes de la deforestación en Colombia*.
- González, J., Joubert, F., Cubillos, A., Pérez, I., Chadid, M., Cubillos, A., Arias, M., & Zúñiga, E. (2018). *Recomendaciones de medidas y acciones territoriales para la reducción de la deforestación y la gestión de los bosques en el Pacífico colombiano*.
- Guariguata, M. R., & Gustavo Kattan. (2002). Ecología y conservación de bosques neotropicales. In *Ecología y conservación de bosques neotropicales*.
- Haffer, J. (1967). Speciation in Colombian forest birds west of Andes. *Novitates Zoologicae*.
- Holdridge, L. R. (1978). Ecología basadas en zonas de vida. In *Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas IICA*.
- Holdridge, L. R., Grenke, W. ., Hatheway, W. ., Liang, T., & Tosi, J. A. (1971). Forest environments in tropical life zones, a pilot study. In *Pergamon Press*.

- Hubbell, S. P. (2006). Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. In *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1387:NTATEO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1387:NTATEO]2.0.CO;2)
- Hubbell, S. P., Ahumada, J. A., Condit, R., & Foster, R. B. (2001). Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. *Ecological Research*. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2001.00445.x>
- IDEAM. (2019). Resultados Monitoreo de la Deforestación. In *Visión Amazonía*. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Jaramillo, M. A. (2006). Using Piper species diversity to identify conservation priorities in the Chocó Region of Colombia. *Biodiversity and Conservation*. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-5018-9>
- Kaboli, M., Guillaumet, A., Prodon, R., Ghalambor, C. K., Huey, R. B., Martin, P. R., Tewksbury, J. J., Wang, G., Kessler, M., Herzog, S. K., Fjeldså, J., Bach, K., Mazerolle, M. J., Monographs, E., Noon, B. R., Navarro-Sigüenza, A. G., Poulsen, B. O., Mcadam, A. G., Hipsley, C. A., ... J, F. E. (2014). El estado de los bosques del mundo 2012. *Biotropica*. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00709.x>
- Krebs, C. J. (2014). Ecological data for field studies. In *Ecological Methodology*.
- Laurance, S. G. W., Laurance, W. F., Andrade, A., Fearnside, P. M., Harms, K. E., Vicentini, A., & Luizão, R. C. C. (2010). Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: A landscape-scale study. *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01122.x>
- Lescure, J.-P., & Boulet, R. (1985). Relationships Between Soil and Vegetation in a Tropical Rain Forest in French Guiana. *Biotropica*. <https://doi.org/10.2307/2388508>
- Lewis, O. T. (2009). Biodiversity change and ecosystem function in tropical forests. *Basic and Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2008.08.010>
- Loennig, L., & Markussen, M. (2003). Pobreza, deforestación y sus eventuales implicaciones para la biodiversidad en Guatemala. *Economía, Sociedad y Territorio*, 4(14), 279–315.
- Magurran, A. E. (1988). Ecological Diversity and Its Measurement. In *Ecological Diversity and Its Measurement*. <https://doi.org/10.1007/978-94-015-7358-0>
- Magurran, A. E. (2004). Introduction: measurement of (biological) diversity. In *Measuring Biological Diversity*. <https://doi.org/10.2989/16085910409503825>
- McGarigal, K., Compton, B. W., Plunkett, E. B., DeLuca, W. V., Grand, J., Ene, E., & Jackson, S. D. (2018). A landscape index of ecological integrity to inform landscape conservation. *Landscape Ecology*. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0653-9>
- Mondragón, M. A. (2014). Uso de la Correlación de Spearman en un estudio de intervención en fisioterapia. *Movimiento Científico*. <https://doi.org/10.33881/2011-7191.mct.08111>
- Moravie, M. A., Durand, M., & Houllier, F. (1999). Ecological meaning and predictive ability of social status, vigour and competition indices in a tropical rain forest (India). *Forest Ecology and Management*. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00480-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00480-0)

- Peña, M., Cardenas, D., & Duque, A. (2010). Distribución de especies y su relación con la variación ambiental y espacial a escala local en un bosque de tierra firme en la Amazonía Colombiana. *Actualidades Biológicas*, 32(92), 41–51.
- Pérez-Escobar, O. A., Lucas, E., Jaramillo, C., Monro, A., Morris, S. K., Bogarín, D., Greer, D., Dodsworth, S., Aguilar-Cano, J., Sanchez Meseguer, A., & Antonelli, A. (2019). The Origin and Diversification of the Hyperdiverse Flora in the Chocó Biogeographic Region. In *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01328>
- Phillips, O. L., Hall, P., Gentry, A. H., Sawyer, S. A., & Vásquez, R. (1994). Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.7.2805>
- Pitman, N. C. A., Terborgh, J. W., Silman, M. R., Núñez, P. V., Neill, D. A., Cerón, C. E., Palacios, W. A., & Aulestia, M. (2001). Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2101:DADOTS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2101:DADOTS]2.0.CO;2)
- Prada, C. M., Morris, A., Andersen, K. M., Turner, B. L., Caballero, P., & Dalling, J. W. (2017). Soils and rainfall drive landscape-scale changes in the diversity and functional composition of tree communities in premontane tropical forest. *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.1111/jvs.12540>
- Pyke, C. R., Condit, R., Aguilar, S., & Lao, S. (2001). Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.2307/3237007>
- Quinto, H., & Moreno, F. (2014). Diversidad florística arbórea y su relación con el suelo en un bosque pluvial tropical del chocó biogeográfico. *Revista Arvore*. <https://doi.org/10.1590/s0100-67622014000600017>
- Ramírez-Moreno, G., & Galeano, G. (2011). Comunidades de palmas en dos bosques de chocó, Colombia. *Caldasia*.
- Rangel, O., & Arellano, P. (2004). Clima del Chocó Biogeográfico: Costa Pacífica de Colombia. *Diversidad Biótica IV*.
- Rosindell, J., Hubbell, S. P., & Etienne, R. S. (2011). The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten. In *Trends in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.024>
- Sarkar, S., Sánchez-Cordero, V., Londoño, M. C., & Fuller, T. (2009). Systematic conservation assessment for the Mesoamerica, Chocó, and Tropical Andes biodiversity hotspots: A preliminary analysis. *Biodiversity and Conservation*. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9559-1>
- Sarvade, S., Gupta, B., & Singh, M. (2016). Composition, diversity and distribution of tree species in response to changing soil properties with increasing distance from water source — a case study of Gobind Sagar Reservoir in India. *Journal of Mountain Science*. <https://doi.org/10.1007/s11629-015-3493-y>
- Steege, H., Jetten, V. G., Polak, A. M., & Werger, M. J. A. (1993). Tropical rain forest types and

soil factors in a watershed area in Guyana. *Journal of Vegetation Science*.  
<https://doi.org/10.2307/3236137>

- Ter Braak, C. J. F. (1986). Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1938672>
- Ter Steege, H., Pitman, N. C. A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R. P., Guevara, J. E., Phillips, O. L., Castilho, C. V., Magnusson, W. E., Molino, J. F., Monteagudo, A., Vargas, P. N., Montero, J. C., Feldpausch, T. R., Coronado, E. N. H., Killeen, T. J., Mostacedo, B., Vasquez, R., Assis, R. L., ... Silman, M. R. (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.1243092>
- Torres-Torres, J. J., Mena-Mosquera, V. E., & Álvarez-Dávila, E. (2015). Composición y diversidad florística de tres bosques húmedos tropicales de edades diferentes, en El Jardín Botánico del Pacífico, municipio de Bahía Solano, Chocó, Colombia. *Revista Biodiversidad Neotropical*. <https://doi.org/10.18636/bioneotropical.v6i1.197>
- Townsend, A., & Soberón, J. (2012). Ecological niches and geographic distributions. *Choice Reviews Online*. <https://doi.org/10.5860/choice.49-6266>
- Vallejo-Joyas, M. I., Londoño-Vega, A. C., López-Camacho, R., Galeano, G., Álvarez-Dávila, E., & Devia-Álvarez, W. (2005). *Establecimiento de parcelas permanentes en bosques de colombia* (Serie: Mét). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Valois-Cuesta, H., Martínez-Ruiz, C., Rentería Cuesta, Y. Y., & Panesso Hinestroza, S. M. (2013). Diversidad, patrones de uso y conservación de palmas (Arecaceae) en bosques pluviales del Chocó, Colombia. *Revista de Biología Tropical*. <https://doi.org/10.15517/rbt.v6i1i4.12858>
- Vásquez, A. J. (2016). *Modelación de distribución de especies arbóreas de Bosque Seco Tropical en Colombia para la priorización de áreas de conservación y restauración*. Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín.
- Villarreal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H., Ospina, M., & Umaña, A. M. (2004). Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. In *Programa Inventarios de Biodiversidad; Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt*.
- Wolf, A., Davies, S., & Condit, R. (2009). Ecological Insights from Long-term Research Plots in Tropical and Temperate Forests. *Bulletin of the Ecological Society of America*. <https://doi.org/10.1890/0012-9623-90.4.519>
- Yepes, et al., 2011. (2011). Protocolo para la estimación nacional y subnacional de biomasa-carbono en Colombia. In *Julio de 2011, Colombia*.

## 12. ANEXOS

### *Anexo 1. Resultados de ACP (Diversidad-VARIABLES ambientales)*

Análisis de Componentes Principales				
Componente			Porcentaje	Porcentaje
Número	Eigenvalor		de varianza	acumulado
	1	18,8806	39,335	39,335
	2	16,1821	33,713	73,047
	3	9,47746	19,745	92,792
	4	3,45979	7,208	100
	5	2,69E-15	0	100
	6	1,93E-15	0	100
	7	1,48E-15	0	100
	8	1,28E-15	0	100
	9	1,08E-15	0	100
	10	9,51E-16	0	100
	11	8,32E-16	0	100
	12	7,59E-16	0	100
	13	6,91E-16	0	100
	14	6,06E-16	0	100
	15	5,36E-16	0	100
	16	5,26E-16	0	100
	17	4,57E-16	0	100
	18	4,10E-16	0	100
	19	3,95E-16	0	100
	20	2,59E-16	0	100
	21	2,12E-16	0	100
	22	2,12E-16	0	100
	23	1,79E-16	0	100
	24	1,07E-16	0	100
	25	9,86E-17	0	100
	<b>26</b>	5,80E-17	0	100
	27	7,53E-18	0	100
	28	2,09E-18	0	100
	29	0	0	100
	30	0	0	100
	<b>31</b>	0	0	100
	32	0	0	100
	33	0	0	100
	34	0	0	100
	35	0	0	100

36	0	0	100
37	0	0	100
38	0	0	100
39	0	0	100
40	0	0	100
41	0	0	100
42	0	0	100
43	0	0	100
44	0	0	100
45	0	0	100
46	0	0	100
47	0	0	100
48	0	0	100

**Tabla de Pesos de los Componentes**

	Componente 1	Componente 2	Componente 3	Componente 4
AETyr	0,0505687	0,231396	0,0948327	-0,00281877
alpha__AET	0,199893	0,088932	0,0965637	0,0919103
alt	0,0288236	0,211189	-0,166441	-0,00277393
Elevación	-0,16372	0,106336	-0,14798	-0,172879
aspect	0,184873	0,0647268	-0,173986	0,00146353
BIO_1	-0,135049	0,102388	0,22593	-0,0254468
BIO_10	-0,123519	0,148538	0,192215	-0,0370228
BIO_11	-0,133054	0,0791455	0,242493	-0,0452541
BIO_12	0,218788	-0,00619089	0,100308	-0,00834069
BIO_13	0,222991	-0,0223919	0,0745877	-0,00958285
BIO_14	0,1911	-0,0237864	0,161633	-0,124629
<b>BIO_15</b>	-0,177878	-0,0155026	-0,201045	0,0672525
BIO_16	0,223873	-0,013621	0,0731456	-0,00163621
BIO_17	0,195192	-0,033025	0,153456	-0,107281
BIO_18	0,201936	-0,0821451	0,105879	-0,0650576
BIO_19	0,225183	0,0036156	0,0348675	0,0944767
BIO_2	-0,0386382	0,243524	0,0196708	-0,0495137
BIO_3	0,0998987	-0,19751	0,0379763	-0,219465
BIO_4	-0,108325	0,195698	-0,0671547	0,183083
BIO_5	-0,078806	0,223991	0,0858575	0,016905
BIO_6	-0,00595071	-0,211244	0,170523	-0,0217466
BIO_7	-0,0565326	0,240772	0,00400991	0,0202086
BIO_8	-0,175209	-0,00302238	0,174413	-0,195288
BIO_9	-0,133151	0,153969	0,170414	-0,04304
BLD	-0,189476	-0,109658	0,103072	0,0881588
brillosola	-0,0751638	-0,206664	-0,145927	0,0104044

CEC	-0,173453	0,159585	0,0338236	0,051003
CLYPPT	-0,00644771	-0,036464	0,319573	0,053202
CRFVOL	-0,153274	0,183958	-0,0110253	-0,0471063
E	-0,0918187	-0,204791	0,0307827	-0,210411
flow	0,12273	0,0819776	-0,248258	0,0810824
ORCDRC	0,11925	0,188017	0,126187	0,0497108
PHIHOX	-0,217742	0,0540182	-0,0776646	-0,0115019
RadiacionC	-0,152411	-0,163409	-0,0846138	-0,133284
slope	0,152385	0,163452	0,0845781	0,133262
SLTPPT	0,0358202	0,149684	0,099573	-0,387401
SNDPPT	-0,0207641	-0,0749708	-0,277829	0,221242
soil	0,0384453	0,13925	-0,261079	-0,0596484
SWCyr	0,196432	0,0968816	0,0959824	0,0965927
TRI	0,105	0,190954	-0,0967407	0,180796
vientosCOL	0,0275732	0,233706	0,03877	0,159079
ai_yr	0,221335	-0,0309801	0,0786546	0,0160359
pet_he_yr	-0,0326048	0,239416	0,0664795	-0,0550415
Abundancias	0,20114	-0,0227022	-0,112562	0,17645
Diversidad				
Neta (S)	0,0946801	0,138374	-0,137174	-0,314665
Alpha de				
Fisher (?)	0,0616129	0,15713	-0,134817	-0,321013
Simpson (D)	-0,14704	-0,0234825	0,16912	0,300198
Shannon (H)	0,112871	0,101848	-0,175748	-0,293913

### Tabla de Componentes Principales

Fila	Componente 1	Componente 2	Componente 3	Componente 4
1	-3,26413	2,51565	2,87105	2,181
2	-5,14763	-4,73028	-1,43452	-0,824901
3	3,33501	-0,691741	3,71832	-1,97071
4	-0,141254	5,41061	-3,07588	-1,16398
5	5,21801	-2,50424	-2,07897	1,77859



Anexo 2. Resultados del ACC (Variables ambientales-50spp más dominantes)

Eigenvalues				
CCA1	CCA2	CCA3	CCA4	
0,7925365	0,5861673	0,5365847	0,3993568	
% Varianza				
0,2280453	0,1614731	0,2273371	0,1543909	0,2287535
	CCA1	CCA2	CCA3	CCA4
row1		-		
	-0,08908718	18.031.873	0,2909107	-0,2025915
row2	221.323.069	0,4392406	-0,20637072	-0,2430457
row3	-0,56641565	0,8765601	138.180.397	-0,6326036
row4	-0,2582755	0,312774	0,02715709	2,3047327
row5				-
	-0,73624471	0,4053217	153.591.344	-0,5533037
v				
	CCA1	CCA2	CCA3	CCA4
sp,1			-	-
	-0,1105125	2,20335835	0,37735346	0,10258211
sp,2	-0,5729215	0,66973429	-0,11941302	0,74508325
sp,3	-0,553624	0,35850967	-0,35208253	0,54021248
sp,4				-
	1,1499077	0,93956689	0,06901935	-0,3515238
sp,5				-
	2,2524218	0,56458161	-0,3235031	0,21095782
sp,6				-
	-0,7011963	0,03014537	-1,66511939	0,77950147
sp,7				-
	-0,3337843	0,38197001	0,81536316	0,36997081
sp,8	-0,5265686	0,58173959	0,94653936	0,09789828
sp,9				-
	-0,514106	0,60668057	-0,76722512	0,65752644
sp,10	-0,3821357	0,55053765	0,26542699	2,55278029
sp,11				-
	-0,1200753	2,06429228	0,35923574	0,09706094
sp,12				-
	-0,2290271	1,06057089	0,49133914	0,76702567
sp,13				-
	-0,641184	0,77779271	0,42246017	0,42734226
sp,14				-
	-0,6266321	1,12445376	1,83500232	0,87192607
sp,15				-
	-0,7063599	0,17242946	-1,66514168	0,53418858

sp,16	-0,7793217	0,68328189	-1,10097294	0,90692542	-
sp,17	2,3069809	0,56305205	-0,2611595	0,12449287	-
sp,18	-0,8270134	0,52940624	-2,09675449	0,87555414	-
sp,19	-0,6234272	1,1176354	1,81787919	0,82888834	-
sp,20	1,1784147	0,78704806	0,56441851	0,46662813	-
sp,21	-0,1382783	-2,1198639	0,27822237	0,17838949	-
sp,22	0,3455785	0,95759426	0,57330458	0,48242473	-
sp,23	2,1161557	0,42555961	-0,22188792	0,01517633	-
sp,24	-0,6362468	1,14490883	1,88637171	1,00103927	-
sp,25	2,4860911	0,57370902	-0,28172729	0,38459829	-
sp,26	-0,7887154	0,555439	-1,77480953	0,64412758	-
sp,27	-0,3860331	0,89799143	-0,04295853	0,36524654	-
sp,28	-0,5607905	0,60808883	-0,3597477	1,00227628	-
sp,29	0,4404639	0,45199528	-0,04682141	2,58607936	-
sp,30	-0,5591923	0,53334788	-1,1779523	0,67109114	-
sp,31	-0,2901173	0,40852609	0,03707354	3,64703567	-
sp,32	1,996172	0,54455909	-0,22546832	0,32686653	-
sp,33	-0,6362468	1,14490883	1,88637171	1,00103927	-
sp,34	-0,6691028	0,49385325	-1,46915801	0,45461933	-
sp,35	2,3227847	0,56399237	-0,2629743	0,14744335	-
sp,36	-0,6362468	1,14490883	1,88637171	1,00103927	-
sp,37	-0,6362468	1,14490883	1,88637171	1,00103927	-
sp,38	2,4860911	0,57370902	-0,28172729	0,38459829	-
sp,39	-0,2901173	0,40852609	0,03707354	3,64703567	-
sp,40	-0,7043777	0,92508648	0,46382664	0,95622315	-
sp,41	-0,1383687	2,10520345	0,50351107	0,36918716	-

sp,42	-0,2173913	1,26296521	0,53272847	0,43241287	-
sp,43	-0,2309661	1,06555534	0,50700964	0,71581421	-
sp,44	-0,3668167	0,42579468	-0,26775903	3,00095141	-
sp,45	-0,6362468	1,14490883	1,88637171	1,00103927	-
sp,46	-0,8270134	0,52940624	-2,09675449	0,87555414	-
sp,47	-0,8270134	0,52940624	-2,09675449	0,87555414	-
sp,48	-0,3209111	0,79641649	0,94222249	0,27709559	-
sp,49	-0,5418625	0,24249591	0,92991356	0,82470553	-
sp,50	-0,7857137	0,52010776	-1,93261387	0,52766262	-
biplot					
	CCA1	CCA2	CCA3	CCA4	
BIO_14	-0,6697928	0,5006681	0,32642286	-0,4406328	
BIO_15	0,7500814	-0,2940545	-0,41554002	0,4221804	
BIO_16	-0,7949283	0,4832049	-0,04781601	-0,3637521	
BIO_17	-0,6707033	0,5099601	0,27257956	-0,4645409	
	BIO_14	BIO_15	BIO_16	BIO_17	BIO_18
1	164,933873	-9,2717948	613,8736732	497,779623	4,93E+02
2	0,4913513	-2,2709007	-57,8452508	14,9610777	-1,15E+02
3	-0,7381061	-0,4722818	256,8580298	20,1280193	8,40E+01
4	0,266046	0,1859343	-0,1812949	15,9678389	7,96E+01
5	-0,2097311	0,197279	-0,7907258	-0,3654833	-1,71E-13
	BIO_3	flow	soil	BIO_4	BIO_6
1	2,38E+00	-6,34E-02	-4,43E+00	-4,18E+01	1,81E+00
2	-2,46E+00	-2,47E+00	-4,03E+00	3,53E+01	-1,06E+00
3	-7,83E-01	6,11E+00	8,12E+00	1,16E+01	-2,17E+00
4	1,01E+00	-3,13E+00	-1,12E+01	-1,99E+01	3,57E+00
5	-8,83E-15	1,38E-14	-8,39E-13	-3,38E-14	-2,78E-14
	BIO_7	BIO_9	PHIHOX	slope	SLTPPT
1	-5,05E+00	-1,26E+00	-1,06E+02	1,78E+01	2,39E+01
2	1,00E+01	3,49E+00	1,90E+01	1,99E+01	1,41E+01
3	1,46E-01	-2,39E+00	-4,15E+01	1,68E+01	-2,85E+01
4	-8,45E+00	-9,48E-01	-1,46E+01	-1,01E+01	-3,97E+01
5	1,02E-14	-1,01E-14	3,46E-14	-8,88E-15	1,53E-13
	SNDPPT	CEC	CLYPPT	CRFVOL	ORCDRC

1	-4,82E+01	-2,77E+01	2,26E+01	-4,76E+01	1,50E+01
2	-4,78E+01	2,64E+01	3,22E+01	4,05E+01	2,11E+01
3	5,58E+01	-1,21E+01	-2,61E+01	-2,25E+01	7,17E+00
4	1,43E+01	-1,00E+01	2,48E+01	-3,48E+01	-1,19E+01
5	-6,31E-14	-8,88E-15	-2,10E-13	5,68E-14	4,44E-15
E		RadiacionC	SWCyr	pet_he_yr	BIO_1
1	-2,75E-03	-1,97E-01	2,94E+00	-1,25E+01	-8,00E-01
2	-3,73E-02	-2,22E-01	1,37E+00	7,38E+01	3,16E+00
3	-4,39E-02	-1,86E-01	1,88E+00	-1,37E+01	-2,55E+00
4	2,70E-02	1,12E-01	-6,19E-01	-6,12E+01	-5,95E-02
5	-3,47E-18	-2,15E-16	-5,47E-15	9,59E-14	-3,04E-14
BIO_10		BIO_2	BIO_5	brillosola	vientosCOL
1	-1,06E+00	-2,15E+00	-3,24E+00	-2,95E-01	-5,74E-02
2	3,88E+00	6,48E+00	8,96E+00	-5,96E-01	5,77E-01
3	-2,61E+00	-6,34E-01	-2,03E+00	-1,89E-02	2,42E-01
4	-8,51E-01	-6,44E+00	-4,89E+00	3,57E-01	-3,17E-01
5	6,05E-15	-8,88E-16	-1,95E-14	-6,38E-16	-1,39E-16
BIO_12		BIO_8	BIO_13	ai_yr	BIO_19
1	1,98E+03	-1,23E+00	2,11E+02	1,34E+04	5,22E+02
2	-2,88E+01	1,65E+00	-2,53E+01	-1,52E+03	-3,07E+01
3	6,82E+02	-4,48E+00	8,31E+01	5,62E+03	3,81E+02
4	4,22E+00	2,63E-01	3,77E+00	1,02E+03	1,08E+01
5	-6,42E-14	-1,14E-14	-6,35E-14	-8,98E-12	-2,34E-13
TRI		BLD	aspect	Eleva	AETyr
1	3,76E-01	-1,11E+03	4,95E+01	-6,00E+01	2,34E+01
2	6,48E+00	3,43E+02	-4,52E+01	-1,21E+00	9,12E+01
3	1,40E+01	-1,14E+03	9,64E+01	-2,45E+01	9,03E+00
4	-8,73E+00	1,19E+03	-5,47E+01	-4,16E+01	-6,73E+01
5	1,33E-14	-4,55E-12	2,42E-13	1,88E-13	9,24E-14
alpha__AET		BIO_11			
1	2,74E+00	-5,45E-01			
2	1,15E+00	2,80E+00			
3	1,70E+00	-2,61E+00			
4	-5,07E-01	1,45E-01			
5	-2,22E-16	-8,83E-15			