

## Diversidad y estructura genética de cuatro especies arbóreas clave del Bosque Seco Tropical en Colombia

Diversity and genetic structure of four keystone trees species of the Colombian Dry Tropical Forest

KELLY T. BOCANEGRA-GONZÁLEZ<sup>1\*</sup>, EVERT THOMAS<sup>2</sup>, MARIE-LAURE GUILLEMIN<sup>3,4</sup>, CAROLINA ALCÁZAR CAICEDO<sup>2</sup>, LUIS GONZALO MOSCOSO HIGUITA<sup>5</sup>, MAILYN A. GONZALEZ<sup>6</sup>, DULCINEIA DE CARVALHO<sup>7</sup>

<sup>1</sup>Grupo de Investigación en Biodiversidad y Dinámica de Ecosistemas Tropicales, Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia. ktbocanegr@gmail.com

<sup>2</sup>Bioversity International, Lima, Perú. E.Thomas@cgiar.org

<sup>3</sup>Instituto de Ciencias Ambientales y Evolutivas, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

<sup>4</sup>CNRS, Sorbonne Universités, UPMC University Paris VI, PUC, UACH, UMI 3614, Evolutionary Biology and Ecology of Algae, Station Biologique de Roscoff, CS 90074, Place G. Teissier, 29680 Roscoff, France. marielaure.guillemain@gmail.com

<sup>5</sup>Forestpa SAS, Medellín, Colombia. moscosoluisgonzalo@yahoo.es

<sup>6</sup>Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. gonzalez.mailyn@gmail.com

<sup>7</sup>Laboratório de Conservação Genética de espécies Florestais, Universidade de Lavras, Lavras, Brazil. dul.car@hotmail.com

\*Autor para correspondencia.

### RESUMEN

El Bosque Seco Tropical (bs-T) es uno de los ecosistemas más degradados de Colombia requiriendo acciones urgentes para la conservación de sus relictos remanentes y la restauración de áreas degradadas. La diversidad genética es una herramienta fundamental para identificar áreas prioritarias de conservación *in situ*, y evaluar la calidad de las poblaciones como fuentes de semilla para su uso en la restauración. Aquí se presentan los resultados de una caracterización genética realizada con marcadores moleculares ISSRs (*Inter Simple Sequence Repeats*) en 251 individuos de cuatro especies clave del bs-T Colombiano: *Bursera simaruba*, *Platymiscium pinnatum*, *Hura crepitans* y *Caesalpinia ebano*. Las poblaciones más diversas para las cuatro especies se encontraron en la región del Caribe y en el enclave del Cañón del Chicamocha. *Platymiscium pinnatum* y *B. simaruba* también mostraron valores altos de diversidad en el valle del río Cauca y el desierto de La Tatacoa, respectivamente. Además, se evidenció estructura genética en las cuatro especies que podría estar asociada a las transformaciones históricas del bs-T en los periodos geológicos del Pleistoceno y el Holoceno. Finalmente, se identificaron fuentes de semilla en cada región para cada especie y entre ellos se destacan el norte Caribe y el área del enclave del Cañón del Chicamocha, por su riqueza y particularidad genética.

**Palabras clave.** *Caesalpinia ebano*, diversidad genética, ISSR, marcadores moleculares, restauración.

**Citación:** Bocanegra-González KT, Thomas E, Guillemin ML, Alcázar Caicedo C, Mocosso Higuaita LG, Gonzalez MA, de Carvalho D. 2019. Diversidad y estructura genética de cuatro especies arbóreas clave del Bosque Seco Tropical en Colombia. *Caldasia* 41(1): 78–91. doi: 10.15446/caldasia.v41n1.71327.

**Recibido:** 05/abr/2018 **Aceptado:** 13/dic/2018

## ABSTRACT

The Dry Tropical Forest (DTF) is one of the most degraded ecosystems in Colombia requiring urgent actions for the conservation of remaining populations and restoration of degraded sites. Genetic diversity is a fundamental tool that can be used to identify priority areas for *in situ* conservation and to evaluate the quality of populations as seed sources for use in restoration projects. Here we present the results of a genetic characterization of 251 individuals of four key species of Colombian DTF using ISSR (*Inter Simple Sequence Repeats*) molecular markers: *Bursera simaruba*, *Platymiscium pinnatum*, *Hura crepitans* and *Caesalpinia ebano*. The most diverse populations of all four species were observed in the Caribbean region and in the Chicamocha Canyon. Moreover, *B. simaruba* and *P. pinnatum* showed high genetic diversity in populations from the Cauca river valley and the Tatacoa desert, respectively. Strong spatial genetic structure was found for all four species and we propose that the observed genetic divergence could be linked to historical transformations of the DTF during geological periods of the Pleistocene and the Holocene. Finally, we identified potential seed sources in each region for each species and stress the importance of the northern Caribbean region and the Chicamocha Canyon for harboring high and unique genetic diversity.

**Key words.** *Caesalpinia ebano*, genetic diversity, ISSR, molecular markers, restoration.

## INTRODUCCIÓN

El Bosque Seco Tropical (bs-T) es definido como un ecosistema que se produce en climas cálidos durante todo el año, que incluye periodos de abundante precipitación y largas estaciones secas ([Constantino c2012](#)). Está presente en casi todos los continentes, pero más de la mitad de la cobertura remanente de este ecosistema se encuentra en Suramérica ([Sánchez-Azofeifa et al. 2005](#), [Miles et al. 2006](#)). En el caso de Colombia, el bs-T ocupa un área intermedia, entre los bosques de Centroamérica y los de Suramérica ([Etter 1993](#), [Sánchez-Azofeifa et al. 2013](#)), presentando también niveles intermedios de endemismo y diversidad beta ([Linares-Palomino et al. 2011](#)). No obstante, igual que los bosques regionales, el bs-T en Colombia se encuentra gravemente degradado y distribuido en fragmentos aislados de diversos tamaños desde la región Caribe hasta el enclave del río Patía al Suroccidente del país ([Pizano y García 2014](#)). Estas características lo convierten en un ecosistema de gran prioridad para la conservación ([Dirzo y Raven 2003](#)).

Sin embargo, la baja representación del bs-T en el sistema nacional colombiano de

áreas protegidas (SINAP) (Tabla 1) y la escasa información a escala nacional de los componentes de su biodiversidad han generado fuertes limitaciones para establecer estrategias para su recuperación y conservación. Cabe mencionar que en las últimas dos décadas se ha incrementado el interés por el estudio de este ecosistema, no obstante, las investigaciones en su mayoría corresponden a caracterizaciones florísticas y ecológicas a escala local ([Marulanda et al. 2003](#), [Barreto et al. 2007](#), [Linares y Fandiño 2009](#), [Díaz-Pérez et al. 2011](#), [Vargas 2012](#), [Fernández-Méndez et al. 2013](#), [Camargo 2015](#), [Castellanos-Castro y Newton 2015](#), [Ramírez-Padilla et al. 2015](#), [Vitola et al. 2017](#)).

La conservación de ecosistemas a largo plazo no solo depende de la preservación de la riqueza de especies en las comunidades, sino también depende de la diversidad genética de las poblaciones de especies clave dentro del paisaje ([Hughes et al. 1997](#), [Luck et al. 2003](#)). Conservar poblaciones genéticamente diversas permite maximizar el potencial evolutivo, mejorar las respuestas a disturbios, reducir al mínimo los riesgos a largo plazo de extinción y perpetuar los servicios que prestan las especies de plantas a la sociedad ([Allendorf y Luikart 2009](#)). A

pesar de que el entendimiento de la diversidad y estructura genética de las poblaciones y su nivel de conexión entre los fragmentos es imprescindible para implementar estrategias de restauración y conservación efectivas (Cascante *et al.* 2002, Mckay *et al.* 2005, Allendorf y Luikart 2009), en Colombia existen muy pocos estudios enfocados a especies claves del bs-T (Thomas *et al.* 2017a, Bocanegra-González *et al.* 2018, Bocanegra-González y Guillemín 2018). Dicha información es indispensable en el contexto actual de cambio climático y de aumento de las presiones antrópicas sobre las especies tropicales maderables (Blaser *et al.* 2011), ya que el potencial efecto de la fragmentación del bs-T sobre el componente genético de las especies genera una gran preocupación.

La fragmentación puede estar teniendo varias consecuencias en las especies arbóreas como la reducción del tamaño poblacional, la restricción del flujo génico entre fragmentos aislados, el aumento de la endogamia, la reducción del vigor de las plántulas y en casos extremos la extinción local (Kageyama *et al.* 1998, Aguilar *et al.* 2006). De hecho, estos efectos ya han sido registrados en especies nativas de los bs-T de Centro y Sur América como *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken (Chase *et al.* 1995), *Samanea saman* (Jacq.) Merr. (Cascante *et al.* 2002), *Tabebuia ochracea* (Cham.) Standl. (Moreira *et al.*

2009), *Caryocar brasiliense* Cambess. (de Melo Jr *et al.* 2012) y *Dipteryx alata* Vogel (Tambarussi *et al.* 2017). En Colombia, la ausencia de información genética sobre especies locales hace difícil definir los efectos potenciales de este fenómeno. No obstante, los primeros estudios demuestran que la fragmentación del bs-T ha tenido un fuerte impacto en la diversidad genética de poblaciones naturales de especies arbóreas como *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. (Thomas *et al.* 2017a), *Anacardium excelsum* L. (Bocanegra-González y Guillemín 2018) y *Ceiba pentandra* L. Gaertn (Bocanegra-González *et al.* 2018) localizadas en las áreas más aisladas y con mayores presiones antropogénicas como los enclaves del río Patía, el Cañón del Chicamocha y algunas zonas al norte del Valle del Río Cauca (Arcila-Cardona *et al.* 2012, Valencia-Duarte *et al.* 2012, Vergara 2015).

Un elemento adicional a destacar, es que las poblaciones de estas especies han mostrado un patrón de estructuración genética corroborando la separación histórica entre las áreas de bs-T del Caribe y de los valles interandinos (Espinal 1964, Muñoz-Uribe 2012). Particularmente, el grado de estructuración genética de las especies es un elemento sumamente importante al momento de definir fuentes de germoplasma para programas de restauración (Mckay *et al.* 2005, Thomas *et al.* 2014, 2017b).

**Tabla 1.** Regiones de bosque seco tropical (bs-T) en Colombia y unidades de conservación del Sistema Nacional de áreas Protegidas (SINAP) asociadas.

Región de bs-T	Unidades de conservación
Costa Caribe	1. Parque Nacional Natural Tayrona 2. Santuario de Flora y Fauna los Colorados 3. Parque Isla de Salamanca 4. Santuario de Fauna y Flora los Flamencos 5. Parque Nacional Natural Old McBean Lagoon
Valle del río Cauca, Valle del río Magdalena, Enclave del Cañón del Chicamocha	Ninguna
Enclave del río Patía	Ninguna – Área propuestas: Santuario de Flora y Fauna del Bosque seco del Patía

Esta investigación estimó el nivel de diversidad y estructura genética de cuatro especies clave del bs-T mediante marcadores moleculares ISSR (Inter Simple Sequence Repeat), los cuales ofrecen una ventaja en especies no modelo, ya que no necesitan conocimiento previo del genoma, y han dado resultados valiosos en otras especies arbóreas del bs-T (de Abreu Moreira *et al.* 2015, Jiménez *et al.* 2015, dos Santos *et al.* 2016).

*Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae), *Platymiscium pinnatum* (Jacq.) Dugand (Fabaceae) y *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae) son especies distribuidas sobre una amplia área del continente americano, todas presentando estados de conservación bajo la categoría *no evaluado* (NE) (Klitgaard 2005, Daly c2015, Murillo-A. c2015). No obstante, se ha reportado que la pérdida de hábitat ha afectado poblaciones de *B. simaruba* en Puerto Rico (Dunphy y Hamrick 2007) y México (Bravo-Bolaños *et al.* 2016). Del mismo modo, para *H. crepitans* se reportó que las poblaciones con los mayores niveles de diversidad genética se encuentran en áreas ya fragmentadas de bs-T en Venezuela, las cuales pueden presentar problemas de conservación en el futuro (Nassar *et al.* 2011). Por otro lado, *Caesalpinia ebano* H.Karst. (Fabaceae), es un árbol endémico de Colombia, que se distribuye desde el norte de la región del Valle del Río Cauca hasta el Caribe y su estado de conservación está en la categoría *en peligro* (EN) dada las pocas poblaciones que se mantienen hoy día (Cárdenas y Salinas 2007, Gradstein c2015). Nuestra hipótesis sugiere que las cuatro especies tienen niveles reducidos de diversidad genética dada la fragmentación del hábitat y además siguen un patrón de estructuración genética que indica una separación histórica entre las áreas de bs-T del Caribe y los valles interandinos. Finalmente, esperamos que este estudio contribuya directamente a los procesos

de restauración y conservación de estas especies en los distintos fragmentos de bs-T en Colombia, delimitando potenciales fuentes de germoplasma y poblaciones prioritarias para la conservación.

## MATERIALES Y MÉTODOS

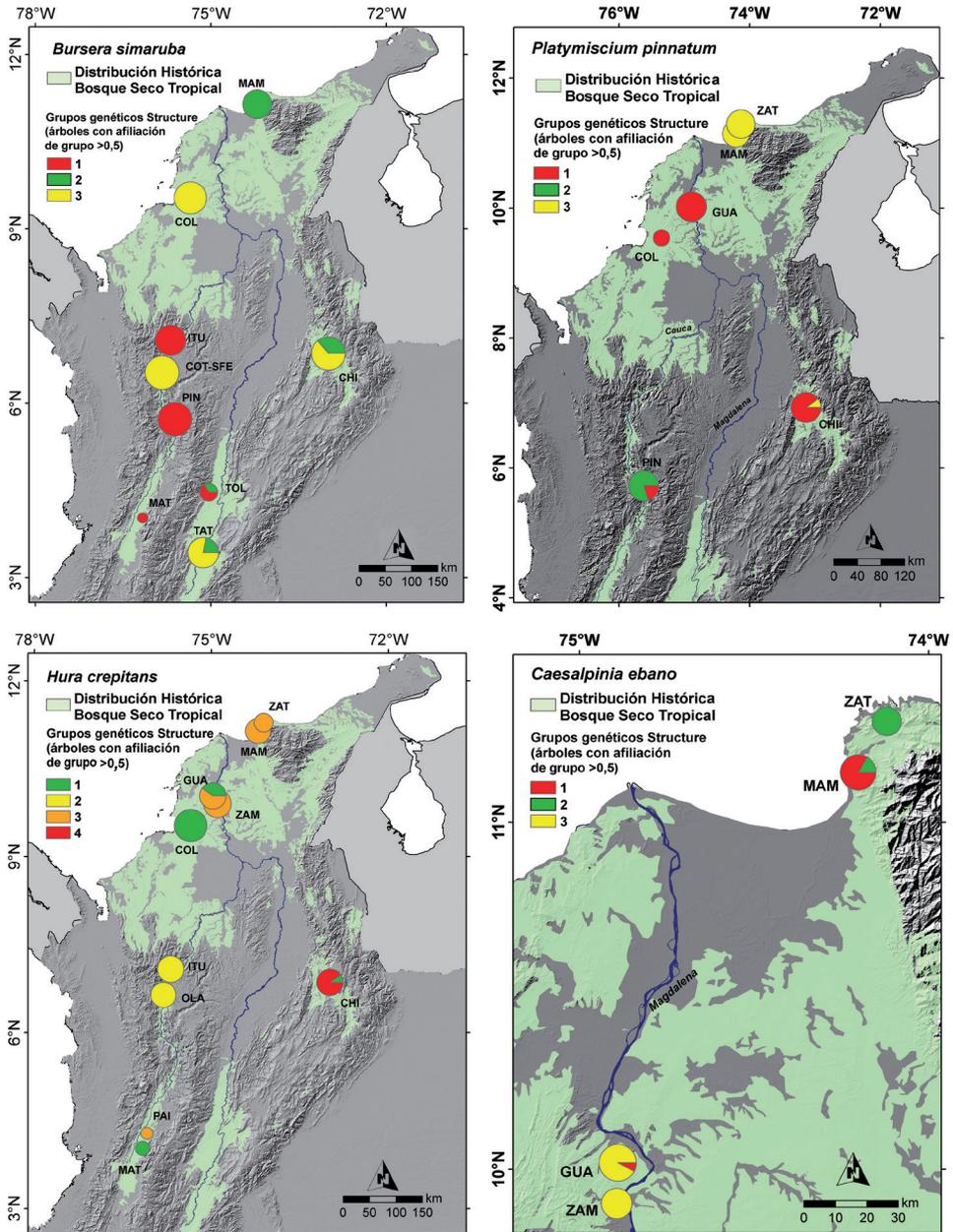
### Área de estudio

Se recolectaron muestras de tejido en catorce localidades de bosque seco tropical (bs-T) en Colombia (Tabla 2, Fig. 1). Las cuatro especies estudiadas no fueron halladas en cada una de las localidades: *B. simaruba* fue muestreada en nueve sitios, *P. pinnatum* en seis sitios, *H. crepitans* en diez sitios y *C. ebano* en cuatro sitios (Tabla 2, Fig. 1).

En cada localidad se recolectaron hojas jóvenes y sanas de individuos reproductivos de las especies disponibles. El número de individuos muestreados dependió de la abundancia en terreno (Tabla 2). Para cada especie se consideró una distancia mínima de 50 metros entre individuos para evitar en el muestreo altos valores de parentesco (González y Arenas-Castro 2017). El muestreo en campo fue guiado por mapas de idoneidad basados en datos de ocurrencia de las especies a lo largo del bs-T en Colombia obtenidos a partir de registros de colecciones botánicas. Todo el material biológico fue recolectado según el Decreto 302 de 2003 de Colombia.

### Extracción de ADN y amplificación con marcadores ISSR

La extracción de ADN se realizó usando el procedimiento descrito por Doyle y Doyle (1987) y utilizando 500 mg de hojas secas. Se comprobó la amplificación de doce partidores de ISSR en cada especie estudiada (Material suplementario – Anexo 1). Para cada ISSR el programa de PCR contó con 37 ciclos de amplificación que consistió en 2 minutos de



**Figura 1.** Localidades muestreadas por especie, grupos genéticos y afiliación de individuos a cada grupo. \*El tamaño de los círculos representa el tamaño de la muestra por sitio.

iniciación a 94 °C, desnaturalización a 94 °C durante 15 segundos, emparejamiento a 42 °C durante 30 segundos y extensión de 72 °C durante 1 minuto y un paso final a 72 °C durante

7 minutos. En cada reacción se usó un volumen de 13 µl, compuesto por 3 µl de ADN y 10 µl de mezcla [1,5 µl de PCR 10X (integrado por 500 mM de Tris-HCl pH 8,0; 200 mM de KCl;

2,5 mg/ml de BSA; 200 mM de Tartrazina y 1 % de Ficoll) 1,5 µl de dNTP + MgCl<sub>2</sub> (dNTP a 2,5 mM; MgCl<sub>2</sub> a 25mM), 0,25 µl de Taq polimerasa, 2 µl de primer (2 µM) y el volumen restante se completó con agua pura].

A los productos de amplificación se añadieron 2µl de GelRed™, como marcador de peso molecular fue usado GeneRuler 100 pb (Thermo Scientific, Massachusetts, EE. UU.), y se separaron mediante electroforesis horizontal (80V, 3:30) en gel de agarosa al 1,5 % (p/v). Después de la electroforesis, el gel fue expuesto a la luz ultravioleta en el equipo UVP Doc-It-LS y fotografiado.

### Análisis de datos

Los fragmentos amplificados de ISSR fueron incluidos en una matriz como ausentes (0), presentes (1) y en el caso de los datos faltantes como (-1). Se asumió que cada banda representaba el fenotipo en un solo locus bialélico (Crema *et al.* 2009). Los parámetros de diversidad genética de índice de Shannon (I) y heterocigosidad esperada (He) se calcularon utilizando el software GenAlEx 6.5 (Peakall y Smouse 2012) al igual que la estimación del número bandas privadas (Pa) en cada población.

Para evaluar la estructura genética de cada especie se realizaron análisis de conglomerados Bayesianos con STRUCTURE 2.2 (Pritchard *et al.* 2000). Los análisis se realizaron usando un modelo de mezcla (i.e., admixture) asumiendo que las frecuencias alélicas están correlacionadas entre poblaciones, con un quemado de 500 000 iteraciones y 1 000 000 iteraciones posteriores. Para *B. simaruba*, *H. crepitans* y *C. ebano* se tomaron en cuenta las localidades de muestreo para obtener resultados más estables y coherentes. Se usaron siete repeticiones independientes para cada número de grupos genéticos putativos (i.e. K) evaluado. Para cada especie en estudio, los K máximos evaluados correspondían al número de sitios muestreados con datos de

ISSRs más uno. Se analizaron entonces para *B. simaruba* K = 1–10, *P. pinnatum* K = 1–7, *H. crepitans*, K = 1–11, *C. ebano* K = 1–5. Para estimar el número de K más probable en cada conjunto de datos, se calculó el ΔK de Evanno. De acuerdo con Evanno *et al.* (2005) el uso del valor ΔK permite encontrar el número real de grupo genéticos presentes en un conjunto de datos obtenido con marcadores dominantes, a pesar de existencia de divergencia genética leve. Utilizamos CLUMPP (Jakobsson y Rosenberg 2007) para unir los resultados de las siete ejecuciones independientes para cada valor de K. CLUMPP permite corroborar las similitudes entre los resultados entregados por las ejecuciones independientes realizadas en STRUCTURE y aliviar los efectos estocásticos siempre presentes en análisis de conglomerados Bayesianos.

### RESULTADOS

Para cada una de las especies se generó un conjunto de datos de “fingerprinting” usando los genotipos únicamente para los partidores de ISSRs en los cuales se obtuvo una amplificación (i.e. al menos una banda visible en el gel) para el 90 % o más de los individuos, esto con el objetivo de evitar el exceso de datos faltantes. Para *B. simaruba* y *P. pinnatum* se usaron ocho partidores de ISSRs, para *H. crepitans* cinco partidores de ISSRs y para *C. ebano* nueve partidores de ISSRs (ver Material suplementario – Anexo 1 para más detalles). Además, para cada especie fueron eliminados previo a los análisis los individuos que presentaron fallas en más del 50 % de las amplificaciones. Se analizaron entonces 73 individuos de *B. simaruba*, 48 de *P. pinnatum*, 85 de *H. crepitans* y 41 de *C. ebano* (Tabla 2).

### Diversidad genética

Los marcadores generaron 68 bandas para *B. simaruba*, 58 bandas para *P. pinnatum*, 45 bandas para *H. crepitans* y 62 bandas para

**Tabla 2.** Regiones de bosque seco tropical (bs-T) y distribución de la diversidad genética. Código de poblaciones estudiadas (Cod), Número de muestras (N), Índice de Shannon (I), Heterocigosidad esperada (He).

Regiones de bs-T	Municipio	Cod	<i>B. simaruba</i>			<i>P. pinnatum</i>			<i>H. crepitans</i>			<i>C. ebano</i>			
			N	I	He	N	I	He	N	I	He	N	I	He	
Costa Caribe	Santa Marta	MAM	8	0,43	0,29	7	0,34	0,23	9	0,38	0,26	12	0,33	0,22	
	Coloso	COL	11	0,44	0,30	3	0,20	0,13	15	0,49	0,33	-	-	-	
	Guamo	GUA	-	-	-	10	0,43	0,29	10	0,42	0,28	13	0,41	0,27	
	Zambrano	ZAM	-	-	-	-	-	-	11	0,35	0,23	9	0,37	0,25	
	Santa Marta	ZAT	-	-	-	9	0,36	0,24	5	0,19	0,13	9	0,32	0,22	
Valle del río Cauca	La pintada	PIN	10	0,36	0,24	10	0,43	0,29	-	-	-	-	-	-	
	La paila	PAI	-	-	-	-	-	-	3	0,27	0,18	-	-	-	
	Ituango	ITU	9	0,36	0,25	-	-	-	10	0,28	0,18	-	-	-	
	Cotové-Santa Fe de Antioquia	COT-SFE	11	0,36	0,24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Tuluá	MAT	1	-	-	-	-	-	3	0,10	0,07	-	-	-	
	Olaya	OLA	-	-	-	-	-	-	9	0,33	0,22	-	-	-	
	Valle del río Magdalena	Villavieja	TAT	10	0,4	0,28	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Venadillo	TOL	3	0,22	0,15	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Enclave del Cañón del Chicamocha	Piedecuesta	CHI	11	0,42	0,28	10	0,33	0,22	10	0,34	0,22	-	-	-
		Total		74			49			85			43		
Media			0,37	0,25		0,34	0,23		0,31	0,21		0,35	0,24		

*C. ebano*, el número total de bandas por partidor osciló de cuatro a doce, dependiendo de la especie y del partidor ISSR (Material suplementario – Anexo 1). El promedio de loci polimórficos fue muy similar para las cuatro especies y varió de 61,31 % en *H. crepitans* a 68,38 % en *B. simaruba* (Material suplementario – Anexo 1).

Para las especies *B. simaruba* y *H. crepitans* la diversidad genética fue más baja en los sitios del Valle del río Cauca respecto a las regiones del Cañón del Chicamocha y el Caribe, siendo esta última región la que presentó mayores valores para ambas especies (Tabla 2). Los sitios localizados en los municipios de Venadillo (TOL) y Tuluá (MAT) ubicados en los Valles de los ríos Magdalena y Cauca presentaron los índices más bajos para *B. simaruba* y *H. crepitans* (Tabla 2). En el caso de *P. pinnatum*, en la región Caribe se encontraron los sitios con la diversidad genética más baja en el municipio de Colosó (COL) así como la más alta en el municipio del Guamo (GUA) (Tabla 2). Finalmente, para *C. ebano* no se evidenciaron muchas diferencias entre los cuatro sitios muestreados en la región Caribe, aunque las localidades de la ciudad de Santa Marta, MAM y ZAT, mostraron ser ligeramente menos diversas (Tabla 2).

### Estructura genética

Se observó estructuración genética en las cuatro especies (Fig. 1 y Material suplementario – Anexo 2). Los patrones de estructuración variaron de la siguiente manera:

El  $\Delta K$  de Evanno ([Evanno et al. 2005](#)) soportó la existencia de tres grupos genéticos en *B. simaruba* (Material suplementario – Anexo 2). Para  $K = 3$ , la distribución geográfica de los grupos es coherente para la mayoría de los lugares, excepto en los municipios de Cotové y Santa Fe de Antioquia (COT-SFE), y están distribuidos

entre las poblaciones de la siguiente manera: el grupo uno tiene mayor representación en las poblaciones de los municipios de Ituango (ITU), La pintada (PIN), Venadillo (TOL) y Tuluá (MAT), el grupo genético dos si bien está distribuido a lo largo del país su mayor representación está en una de las localidades de la ciudad de Santa Marta (MAM). El grupo tres está presente en los sitios de los municipios de Colosó (COL), Cotové, Santa Fe de Antioquia (COT-SFE), Piedecuesta (CHI) y Villa Vieja TAT (Fig. 1).

En el caso de *P. pinnatum* el resultado de  $\Delta K$  soportó un  $K = 3$  como número de grupos genéticos (Material suplementario – Anexo 2). Los resultados para esta especie muestran una separación geográfica definida entre los tres grupos. El grupo genético uno se encuentra en el centro norte del país en los municipios de Piedecuesta (CHI), Colosó (COL) y Guamo (GUA) pertenecientes a la región del enclave del Cañón del Chicamocha y sur de la región Caribe, el grupo dos está presente en la localidad del municipio de La pintada (PIN) en el Valle del río Cauca y el grupo genético tres se encuentra en la región más septentrional en las dos localidades de la ciudad de Santa Marta (ZAT y MAM) (Fig. 1).

En el caso de *H. crepitans* el  $\Delta K$  de Evanno soportó la existencia de cuatro grupos genéticos (Material suplementario 2). El grupo genético uno se encuentra mayormente distribuido en las localidades de los municipios de Colosó (COL) y Tuluá (MAT), el grupo dos está principalmente distribuido en las localidades de los municipios de Ituango (ITU) y Olaya (OLA), el grupo genético tres está al norte del país en los sitios de los municipios de Santa Marta (ZAT, MAM), Guamo (GUA) y Zambrano (ZAM) con una mínima representación en el sur en la localidad del municipio de La paila (PAI); finalmente, el grupo cuatro es

mayormente representado en la región del Cañón del Chicamocha (Fig. 1).

Aunque *C. ebano* presenta una distribución limitada al norte de la región del río Cauca y al Caribe, también se soportó la existencia de tres grupos genéticos (Material suplementario – Anexo 2). Las agrupaciones obtenidas separan un primer grupo genético localizado en una de las localidades del municipio de Santa Marta (ZAT), el grupo 2 también en el mismo municipio en otra localidad (MAM) y finalmente el tercer grupo está presente en las localidades de los municipios de Zambrano (ZAM) y el Guamo (GUA) (Fig. 1).

## DISCUSIÓN

Las especies evaluadas mostraron valores de diversidad genética cercanos entre ellas. No obstante, los niveles de diversidad hallados en los cuatros modelos de estudio son menores a los registrados para otras especies del bosque seco tropical (bs-T) en Suramérica analizadas con marcadores moleculares ISSRs, como *Ficus bonijesulapensis* R.M.Castro (He: 0,30) (Duarte *et al.* 2015) y *Caryocar brasiliense* Cambess. (He: 0,49) (de Melo *et al.* 2012). De acuerdo con Kageyama y Gandara (1998) la fragmentación del paisaje es la principal causa de la pérdida de diversidad genética, cuanto mayor es la fragmentación menor es la variabilidad genética (Hall *et al.* 1996, Cascante *et al.* 2002, Pither *et al.* 2003) debido a que en este proceso se reduce el tamaño efectivo poblacional y el flujo de genes incrementando el efecto de la deriva. Como consecuencia, las poblaciones muy fragmentadas presentan una reducción de la diversidad de alelos contenidos en la población (Nassar *et al.* 2011). Los árboles tropicales son especialmente vulnerables a este proceso debido a su baja densidad, su sistema de auto-incompatibilidad y altas tasas de exogamia (Cascante *et al.*

2002). El efecto de la deriva genética tiende a incrementar en conjunto con el tiempo y poblaciones pequeñas aisladas desde hace muchas generaciones, y estas pueden presentar diversidad genética extremadamente reducida (Amos y Harwood 1998, Lowe *et al.* 2015).

Dado que *B. simaruba* es una especie dominante y de establecimiento rápido podría estar menos afectada, al menos en la inmediatez, a los procesos de pérdida del hábitat del bs-T (Trainer y Will 1984, Gillespie *et al.* 2000, Vereza y Solórzano 2001). De forma contraria, *P. pinnatum* y *H. crepitans*, caracterizadas por su difícil establecimiento y crecimiento lento (Swaine y Beer 1977, Cordero y Boshier 2003), evidencian una diversidad genética más baja en localidades de las regiones del Caribe y el Valle del Río Cauca en comparación con *B. simaruba* de acuerdo con los resultados. Los procesos recientes de transformación del paisaje en estas áreas (Arcila-Cardona *et al.* 2012, Pizano y García 2014) podrían actuar sobre los tamaños poblacionales de estas dos especies, limitando el flujo génico entre parches ubicados en matrices no favorables.

Cabe destacar que los relictos más conservados y conectados de bs-T en Colombia corresponden a los localizados en la región Caribe, que además son los más extensos (Pizano y García 2014). Por el contrario, los fragmentos correspondientes a las otras regiones tienden a presentar disturbios más pronunciados y aislamiento debido a la expansión agrícola y ganadera (Arcila-Cardona *et al.* 2012, Valencia-Duarte *et al.* 2012, Pizano y García 2014). Estos grandes fragmentos de bs-T preservados de la región Caribe podrían explicar porque la mayor diversidad genética regional para las especies *B. simaruba* y *H. crepitans* e intermedia para *P. pinnatum* se encuentran allí. Contrario a lo esperado debido a los altos niveles de fragmentación para los

relictos del bs-T ubicados en el enclave del Cañón del Chicamocha ([Valencia-Duarte et al. 2012](#), [Pizano y García 2014](#), [Rojas 2017](#)), se hallaron niveles intermedios de diversidad genética para *B. simaruba*, *P. pinnatum* y *H. crepitans*,

Por otra parte, se encontró estructura genética geográficamente coherente en las cuatro especies estudiadas. En el caso de *P. pinnatum* se detectó una distinción genética clara entre las localidades del sur del Valle del Río Cauca, el Cañón del Chicamocha con las del sur de la región Caribe y el norte del Caribe, y en el caso de *H. crepitans* se muestra una divergencia entre las localidades de las regiones del sur del Valle del Río Cauca, Cañón del Chicamocha respecto al norte del Valle del Río Cauca con el Caribe. Estas señales podrían estar relacionadas con el aislamiento histórico entre los remanentes de bs-T de los Valles interandinos y el Caribe ([Prado y Gibbs 1993](#), [Pennington et al. 2000](#)), y la posible conexión histórica entre el Caribe y el Cañón de Chicamocha durante la última glaciación como se ha sugerido para otras especies del mismo ecosistema como *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. ([Thomas et al. 2017a](#)), *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. ([Bocanegra-González et al. 2018](#)) y *Anacardium excelsum* L. ([Bocanegra-González y Guillemín 2018](#)). Para estas especies se ha propuesto que los patrones estructurales actuales se deben primero a la vicarianza histórica durante tiempos pre-glaciales y posterior expansión de la vegetación bs-T durante el último período glacial, y segundo, a una contracción de ámbito geográfico más reciente, es decir desde el Holoceno. De otro lado, los resultados genéticos sugieren que algunas poblaciones de *Hura crepitans* y *Bursera simaruba* en valle de Cauca (PAI y MAT, y SFE-COT, respectivamente) podrían ser de origen antropogénico, requiriendo más investigación.

Para garantizar la debida conservación de la diversidad y estructura genética de las

cuatro especies de estudio en el bosque seco colombiano se debería asegurar la protección de las poblaciones más diversas de cada uno de los grupos genéticos. Se identificaron como áreas potenciales para la conservación *in-situ* y fuentes de germoplasma debido a su particularidad genética y niveles de diversidad a las localidades de ITU/PIN, COL y MAM para *B. simaruba*, PIN, GUA y MAM/ZAT para *P. pinnatum*, COL, OLA, CHI y MAM para *H. crepitans*, y ZAT, MAM y GUA/ZAM para *C. ebano*. Destacan las localidades ubicadas en el norte Caribe y enclave del Cañón del Chicamocha como nodos importantes para la conservación de las especies del bs-T por lo que la conservación de estos relictos debería considerarse una prioridad.

Felizmente Mamancana (MAM) representa un área de conservación privada y este estudio ha confirmado su gran importancia. Finalmente, dado que se ha aconsejado evitar el uso de material no local para restauraciones debido a la probabilidad de depresión exogámica ([Mckay et al. 2005](#)), recomendamos el uso de material regional recolectado del mismo grupo genético con el objetivo de conservar las características genéticas históricas locales.

## PARTICIPACIÓN DE AUTORES

ET, CAC y LGMH diseño del proyecto; CAC, LGMH y MAG toma de datos y permisos de movilidad internacional; KTBG y DC diseño y experimento de laboratorio; KTBG, ET y MLG análisis de datos, redacción y edición del documento.

## CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer a las empresas colombianas Ecopetrol y Empresas

Públicas de Medellín, a la Gobernación de Antioquia, a los Donantes del Fondo del CGIAR (<http://www.cgiar.org/who-we-are/cgiar-fund/fund-donors-2>) y al programa de investigación CGIAR Bosques, Árboles y Agroforestería por el apoyo financiero.

## MATERIAL SUPLEMENTARIO

Los anexos del 1 al 3 se presentan como material suplementario bajo el doi: <https://dx.doi.org/10.15446/caldas.v41n1.78348>.

## LITERATURA CITADA

- Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen, MA. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecol. Lett.* 9(8):968–980. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00927.
- Allendorf FW, Luikart G. 2009. Conservation and the genetics of populations. Malden, Massachusetts: Blackwell Publishing.
- Amos W, Harwood J. 1998. Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 353(1366):177–186. doi: 10.1098/rstb.1998.0200.
- Arcila-Cardona MA, Ardila CV, de Ulloa PC. 2012. Estado de fragmentación del bosque seco de la cuenca alta del río Cauca, Colombia. *Biota Colomb.* 13(2):82–101. doi:10.21068/bc.v13i2.264.
- Barreto D, Valero N, Muñoz A, Peralta A. 2007. Efecto de microorganismos rizosféricos sobre germinación y crecimiento temprano de *Anacardium excelsum*. *Zonas áridas* 11(1):240–250. doi:10.21704/za.v11i1.219.
- Blaser J, Sarre A, Poore D, Johnson S. 2011. Estado de la ordenación de los bosques tropicales. Serie técnica OIMT no 38. Yokohama, Japón: Organización Internacional de las Maderas Tropicales.
- Bocanegra-González KT, Guillemín ML. 2018. Guidelines for the restoration of the tropical timber tree *Anacardium excelsum*: first input from genetic data. *Tree Genet. Genomes* 14(4):59. doi: 10.1007/s11295-018-1271-z.
- Bocanegra-González KT, Thomas E, Guillemín ML, de Carvalho D, Gutiérrez JP, Caicedo CA, Moscoso HLG, Becerra LA, González MA. 2018. Genetic diversity of *Ceiba pentandra* in Colombian seasonally dry tropical forest: Implications for conservation and management. *Biol. Cons.* 227:29–37. doi: 10.1016/j.biocon.2018.08.021.
- Bravo-Bolaños O, Sánchez-González A, de Nova-Vazquez JA, Pavón-Hernández NP. 2016. Composición y estructura arbórea y arbustiva de la vegetación de la zona costera de Bahía de Banderas, Nayarit, México. *Bot. sci.* 94(3):603–623. doi:10.17129/botsci.461.
- Camargo RSC. 2015. Evaluación de grupos funcionales potenciales para la restauración de un fragmento de bosque seco tropical de la región del norte del Tolima, municipio de Venadillo. [Tesis]. [Ibagué]: Universidad del Tolima.
- Cárdenas LD, Salinas NR. 2007. Libro rojo de plantas de Colombia. Vol 4. Especies maderables amenazadas, primera parte. Bogotá: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas (SINCHI).
- Cascante A, Quesada M, Lobo JJ, Fuchs EA. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conserv. Biol.* 16(1):137–147. doi: 10.1046/j.1523-1739.2002.00317.
- Castellanos-Castro C, Newton CA. 2015. Leaf and stem trait variation and plant functional types in 113 woody species of a seasonally dry tropical forest. *Colomb. for.* 18(1):117–138. doi: 10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2015.1.a07.
- Chase MR, Boshier DH, Bawa KS. 1995. Population genetics of *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a neotropical tree. 1. Genetic variation in natural populations. *Am. J. Bot.* 82(4):468–475. doi: 10.2307/2445693.
- Constantino E. c2012. Tropical and subtropical dry broadleaf forests. Northern South America: Northern Colombia. [Revisada en: 1 Oct 2018]. <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0229>
- Cordero J, Boshier DH, editores. 2003. Árboles de Centroamérica: un manual para extensionistas. Turrialba, Costa Rica: Oxford Forestry Institute (OFI)/Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE).
- Crema S, Cristofolini G, Rossi M, Conte L. 2009. High genetic diversity detected in the endemic *Primula apennina* Widmer (Primulaceae) using ISSR fingerprinting. *Plant Syst. Evol.* 280(1):29–36. doi: 10.1007/s00606-009-0167-7.

- Daly DC. c2015. *Bursera simaruba*. En: Bernal R, Gradstein SR, Celis M, editores. Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Versión en línea. [Revisada en: 19 Oct 2018]. <http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co>
- de Abreu Moreira P, Brandão MM, de Araujo NH, de Oliveira DA, Fernandes GW. 2015. Genetic diversity and structure of the tree *Enterolobium contortisiliquum* (Fabaceae) associated with remnants of a seasonally dry tropical forest. *Flora* 210:40–46. doi: 10.1016/j.flora.2014.10.005.
- de Melo Jr AF, de Carvalho D, Vieira FA, de Oliveira DA. 2012. Spatial genetic structure in natural populations of *Caryocarpus brasiliense* Camb. (Caryocaraceae) in the North of Minas Gerais, Brazil. *Biochem. Syst. Ecol.* 43:205–209. doi: 10.1016/j.bse.2012.02.005.
- Díaz-Pérez CN, Puerto HMA, Fernández AJL. 2011. Evaluación del hábitat, las poblaciones y el estatus de conservación del Barrigón (*Cavanillesia chicamochae*, Malvaceae-Bombacoideae). *Caldasia* 33(1):105–119.
- Dirzo R, Raven PH. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 28(1):137–167. doi: 10.1146/annurev.energy.28.050302.105532.
- dos Santos AF, Pacheco MV, de Almeida VF, dos Santos FC, Félix FC, das Chagas KPT. 2016. ISSR molecular markers for the study of the genetic diversity of *Mimosa caesalpiniaefolia* Benth. *IDESIA (Arica)* 34:47–52. doi: 10.4067/S0718-34292016000300007.
- Doyle JJ, Doyle JL. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochem. Bull.* 19:11–15.
- Duarte JF, de Carvalho D, de Almeida VF. 2015. Genetic conservation of *Ficus bonijesulapensis* RM Castro in a dry forest on limestone outcrops. *Biochem. Syst. Ecol.* 59:54–62. doi: 10.1016/j.bse.2015.01.008.
- Dunphy BK, Hamrick JL. 2007. Estimation of gene flow into fragmented populations of *Bursera simaruba* (Burseraceae) in the dry-forest life zone of Puerto Rico. *Am. J. Bot.* 94(11):1786–1794. doi: 10.3732/ajb.94.11.1786.
- Espinal LS. 1964. Formaciones vegetales del departamento de Antioquia. *Rev. Fac. Nac. Agron. Medellín* 24(60):1–81.
- Etter A. 1993. Consideraciones generales para el análisis de la cobertura vegetal. Memorias del primer taller de cobertura vegetal. Bogotá, Colombia: Instituto Geográfico Agustín Codazzi, SIG-PAFC (Sistema de Información Geográfica- Plan de Acción Forestal para Colombia).
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol. Ecol.* 14:2611–2620. doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02553.
- Fernández-Méndez F, Bernate-Peña JF, Melo O. 2013. Diversidad arbórea y prioridades de conservación de los bosques secos tropicales del sur del departamento del Tolima en el valle del río Magdalena, Colombia. *Actu. biol.* 35(99):161–183.
- Gillespie TW, Grijalva A, Farris CN. 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecol.* 147(1):37–47. doi: 10.1023/A:1009848525399.
- González M, Arenas-Castro H, editores. 2017. Recolección de tejidos biológicos para análisis genéticos. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Gradstein SR. c2015. *Caesalpinia ebano* H.Karst. En: Bernal R, Gradstein SR, Celis M, editores. Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Versión en línea [Revisada en: 02 Feb 2018]. <http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co>
- Hall P, Walker S, Bawa K. 1996. Effect of forest fragmentation on genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Pithecellobium elegans*. *Conserv. Biol.* 10(3):757–768. doi: 10.1046/j.1523-1739.1996.10030757.
- Hughes JB, Daily GC, Ehrlich PR. 1997. Population diversity: its extent and extinction. *Science* 278(5338):689–692. doi: 10.1126/science.278.5338.689.
- Jakobsson M, Rosenberg NA. 2007. CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics* 23(14):1801–1806. doi: 10.1093/bioinformatics/btm233.
- Jiménez HJ, Martins LSS, Montarroyos AVV, Silva Junior JD, Alzate-Marin AL, Moraes Filho RM. 2015. Genetic diversity of the Neotropical tree *Hancornia speciosa* Gomes in natural populations in Northeastern Brazil. *Genet. Mol. Res.* 14(4):17749–17757. doi: 10.4238/2015.December.21.48.

- Kageyama PY, Gandara FB, Souza LD. 1998. Consequências genéticas da fragmentação sobre populações de espécies arbóreas. *IPEF* 12(32):65–70.
- Klitgaard BB. 2005. *Ptatymiscium* (Leguminosae: Dalbergiaceae): Biogeography Systematics, Morphology, Taxonomy and Uses. *Kew Bull.* 60(3):321–400.
- Linares R, Fandiño MC. 2009. Estado del bosque seco tropical e importancia relativa de su flora leñosa, islas de la Vieja Providencia y Santa Catalina, Colombia, Caribe suroccidental. *Acad. Colomb. Ci. Exact.* 33(126):5–16.
- Linares-Palomino R, Oliveira-Filho AT, Pennington RT. 2011. Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody plants. En: Dirzo R, Young HS, Mooney HA, Ceballos G, editores. *Seasonally dry tropical forests: Ecology and conservation.* Washintong DC: Island Press. p. 3–21.
- Lowe A, Cavers S, Boshier D, Breed M, Hollingsworth P. 2015. The resilience of forest fragmentation genetics—no longer a paradox—we were just looking in the wrong place. *Heredity* 115(2):97–99. doi: 10.1038/hdy.2015.40.
- Luck GW, Daily GC, Ehrlich PR. 2003. Population diversity and ecosystem services. *Trends Ecol. Evol.* 18(7):331–336. doi: 10.1016/S0169-5347(03)00100-9.
- Marulanda LO, Uribe A, Velásquez P, Montoya MA, Idárraga A, López MC, López JM. 2003. Estructura y composición de la vegetación de un fragmento de bosque seco en San Sebastián, Magdalena (Colombia). I. Composición de plantas vasculares. *Actu. biol.* 25(78):17–30.
- McKay JK, Christian CE, Harrison S, Rice K. 2005. “How local is local?” - a review of practical and conceptual issues in the genetics of restoration. *Restor. Ecol.* 13(3):432–440. doi: 10.1111/j.1526-100X.2005.00058.
- Miles L, Newton AC, DeFries RS, Ravilious C, May I, Blyth S, Kapos V, Gordon JE. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J. Biogeogr.* 33:491–505. doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x.
- Moreira PA, Fernandes GW, Collevatti RG. 2009. Fragmentation and spatial genetic structure in *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae) a seasonally dry Neotropical tree. *For. Ecol. Manage.* 258(12):2690–2695. doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.037.
- Munoz-Urbe PA. 2012. Holocene climate variability in tropical South America: case history from a high-mountain wet zone in NW Colombia based on palynology and X-ray microfluorescence. [Tesis]. [Geneva]: University of Geneva.
- Murillo-A. J. c2015 *Hura crepitans* L. En: Bernal R, Gradstein SR, Celis M, editores. *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia.* Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Versión en línea [Revisada en: 24 Feb 2018]. <http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co>
- Nassar JM, Garcia-Rivas AE, Gonzalez-Carcacia JA. 2011. Patterns of genetic diversity in tree species of fragmented dry forests in Venezuela. *Interiencia* 36(12):914–922.
- Peakall R, Smouse PE. 2012. GenAIEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update. *Bioinformatics* 28(19):2537–2539. doi: 10.1093/bioinformatics/bts460.
- Pennington RT, Prado DE, Pendry CA. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *J. Biogeogr.* 27(2):261–273. doi: 10.1046/j.1365-2699.2000.00397.
- Pither R, Shore JS, Kellman M. 2003. Genetic diversity of the tropical tree *Terminalia amazonia* (Combretaceae) in naturally fragmented populations. *Heredity* 91(3):307–313. doi: 10.1038/sj.hdy.6800299.
- Pizano C, García H, editores. 2014. *El bosque seco tropical en Colombia.* Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Prado DE, Gibbs PE. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 80(4):902–927. doi: 10.2307/2399937.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155(2):945–959.
- Ramírez-Padilla BR, Macías-Pinto DJ, Varona-Balcazar G. 2015. Lista comentada de plantas vasculares del valle seco del río Patía, suroccidente de Colombia. *Biota Colomb.* 16:2 doi: 10.21068/bc.v16i2.374.
- Rojas A. 2017. Verificación de coberturas de bosque seco tropical en el nodo norandino (Santander y Norte de Santander). Bogotá: Instituto de Investigación Biológica Alexander von Humboldt.

- Sánchez-Azofeifa GA, Quesada M, Rodríguez JP, Nassar JM, Stoner KE, Castillo A, Garvin T, Zent IL, Calvo Alvarado JC, Kalacska MER, Fajardo L, Gamon JA, Cuevas Reyes P. 2005. Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica* 37(4):477–485. doi: 10.1046/j.0950-091x.2001.00153.x-i1.
- Sánchez-Azofeifa GA, Powers JS, Fernandes GW, Quesada M, editores. 2013. *Tropical dry forests in the Americas: ecology, conservation, and management*. Nueva York: CRC Press.
- Swaine MD, Beer T. 1977. Explosive seed dispersal in *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae). *New Phytol.* 78(3):695–708. doi: 10.1111/j.1469-8137.1977.tb02174.x.
- Tambarussi EV, Sebbenn AM, Alves-Pereira A, Vencovsky R, Cambuim J, da Silva A, Mores M, de Moraes MLT. 2017. *Dipteryx alata* Vogel (Fabaceae) a neotropical tree with high level of selfing: implication for conservation and breeding programs. *Ann. For. Res.* 60(2):243–261. doi: 10.15287/afr.2017.842.
- Thomas E, Jalonen R, Loo J, Boshier D, Gallo L, Cavers S, Bordács S, Smith P, Bozzano M. 2014. Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. *For. Ecol. Manage.* 333:66–75. doi:10.1016/j.foreco.2014.07.015.
- Thomas E, Gil Tobón C, Gutiérrez JP, Alcázar Caicedo C, Moscoso Higueta LG, Becerra LA, Loo J, González MA. 2017a. Genetic diversity of *Enterolobium cyclocarpum* in Colombian seasonally dry tropical forest: implications for conservation and restoration. *Biodivers. Conserv.* 26(4):825–842. doi: 10.1007/s10531-016-1274-8.
- Thomas E, Alcazar C, Moscoso H, Vasquez LG, Osorio A, Salgado LF, Gonzalez B, Parra-Quijano M, Bozzano M, Loo M, Jalonen J, Ramirez R. 2017b. The importance of species selection and seed sourcing in forest restoration for enhancing adaptive potential to climate change: Colombian tropical dry forest as a model. In: *The Lima Declaration on Biodiversity and Climate Change: Contributions from Science to Policy for Sustainable Development*. Technical Series No.89. CBD Tech. L. Rodríguez & I. Anderson. Editors. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal. P. 122–134.
- Trainer JM, Will TC. 1984. Avian methods of feeding on *Bursera simaruba* (Burseraceae) fruits in Panama. *Auk.* 101(1):193–195.
- Valencia-Duarte J, Ortiz LNT, Ríos OV. 2012. Dinámica de la vegetación en un enclave semiárido del río Chicamocha, Colombia. *Biota Colomb.* 13(2):40–65. doi: 10.21068/bc.v13i2.262.
- Vergara HV. 2015. Patrones de la vegetación y tipos de uso de la tierra en el valle del Patía. *Colomb. for.* 18(1):25–45. doi: 10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2015.1.a02.
- Vargas W. 2012. Los bosques secos del Valle del Cauca, Colombia: una aproximación a su flora actual. *Biota Colomb.* 13(2):102–164. doi: 10.21068/bc.v13i2.265.
- Verea C, Solórzano A. 2001. La comunidad de aves del sotobosque de un bosque deciduo tropical en Venezuela. *Ornitol. Neotrop.* 12:235–253.
- Vitola FH, Gómez JM, Cifuentes HM. 2017. Estructura y Composición Florística del Bosque Seco Tropical en los Montes de María (Sucre-Colombia). *Cienc en Desarr.* 8(1):71–82. doi: 10.19053/01217488.v8.n1.2017.5912.