

Sucesión ecológica de la vegetación en el sector norte de la Serranía de Los Yarigués

(Santander)

Camilo Andrés Vargas Cadena

Trabajo de Grado para Optar al Título de Biólogo

Director

Björn Reu

Dr. en Ciencias Naturales

Codirector

Daniel Mauricio Díaz Rueda

Ingeniero Forestal

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Bucaramanga

2024

Dedicatoria

A mi familia, en especial a mi nona Sildana, mi madre Nelcy y mi hermana Jennifer, por sus enseñanzas y su apoyo incondicional durante toda mi vida.

Agradecimientos

A mis profesores Björn Reu y Daniel Mauricio Díaz Rueda, por brindarme su apoyo, su confianza, sus enseñanzas y su guía durante todo este proceso de formación.

Al proyecto de investigación “*Transiciones socioecológicas de los paisajes de los Andes Nororientales: conectando conocimiento para la conservación de la biodiversidad y el desarrollo rural resiliente*” Código n.º 110285270085, con centros de Imputación Presupuestal nº 2781 y nº8038; por los recursos brindados para el desarrollo de este trabajo. Así mismo, a todas las personas involucradas, que enriquecieron mi formación al compartir su conocimiento, sus experiencias y sus perspectivas durante el desarrollo de este proyecto.

A doña Argemira Rodríguez Solano, a la familia Fernández Manrique y al Ingeniero Juan Fernando Martínez, por su hospitalidad y apoyo durante la recolección de los datos en la fase de campo.

A la Escuela de Biología de la Universidad Industrial de Santander, a mis maestros, por el conocimiento aportado y por brindar este espacio de formación académica y profesional.

Tabla de Contenido

	Pág.
Introducción.....	11
1. Objetivos.....	14
1.1 Objetivo General	14
1.2 Objetivos Específicos	14
1.3 Competencias de la pasantía de investigación	14
2. Metodología	15
2.1 Área de estudio.....	15
2.2 Diseño de muestreo	17
2.3 Obtención de los datos.....	18
2.4 Procesamiento de los especímenes.....	18
2.5 Análisis de los datos	19
2.5.1 Diversidad	19
2.5.2 Composición y Estructura.....	20
2.5.2.1 Disimilitud en la composición florística	20
2.5.2.2 Estructura horizontal.....	20
2.5.3 Especies Indicadoras	21
3. Resultados.....	22
3.1 Diversidad.....	23
3.2 Composición y Estructura.....	24
3.2.1 Disimilitud en la composición florística.....	24
3.2.2 Estructura horizontal	27

3.3 Especies Indicadoras	34
4. Discusión	36
4.1 Composición y Estructura.....	36
4.1.1 Disimilitud en la composición florística.....	36
4.1.2 Estructura horizontal	37
4.2 Especies Indicadoras	43
5. Conclusiones	48
6. Recomendaciones.....	49
Referencias Bibliográficas.....	50

Lista de Tablas

	Pág.
Tabla 1 <i>Listas de especies indicadoras asociadas a cada tipo de bosque en diferente estado sucesional</i>	35

Lista de Figuras

	Pág.
Figura 1 <i>Mapa general del área de estudio</i>	16
Figura 2 <i>Curvas de rarefacción utilizando la serie de números de Hill de orden 0, 1 y 2 para cada uno de los tipos de bosque en diferente estado sucesional</i>	24
Figura 3 <i>Gráficos del Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) para los sitios de cada categoría sucesional</i>	25
Figura 4 <i>Comparación de los valores de DAP de los individuos muestreados en las diferentes categorías de sucesión</i>	29
Figura 5 <i>Índice de Valor de Importancia (IVI) por especies para cada una de las categorías de sucesión</i>	31
Figura 6 <i>Índice de Valor de Importancia (IVI) por familias para cada una de las categorías de sucesión</i>	33

Lista de Apéndices

Apéndice A. Riqueza de especies por géneros y familias

Apéndice B. Abundancias de individuos por especies, géneros y familias

Apéndice C. Abundancias de individuos por especies y familias para los bosques de 10 años

Apéndice D. Abundancias de individuos por especies y familias para los bosques de 30 años

Apéndice E. Abundancias de individuos por especies y familias para los bosques de 40 años

Apéndice F. Abundancias de individuos por especies y familias para los bosques de más de 60 años

Apéndice G. Índice de Valor de Importancia (IVI) por especies para los bosques de 10 años

Apéndice H. Índice de Valor de Importancia (IVI) por especies para los bosques de 30 años

Apéndice I. Índice de Valor de Importancia (IVI) por especies para los bosques de 40 años

Apéndice J. Índice de Valor de Importancia (IVI) por especies para los bosques de más de 60 años

Apéndice K. Índice de Valor de Importancia (IVI) por familias para los bosques de 10 años

Apéndice L. Índice de Valor de Importancia (IVI) por familias para los bosques de 30 años

Apéndice M. Índice de Valor de Importancia (IVI) por familias para los bosques de 40 años

Apéndice N. Índice de Valor de Importancia (IVI) por familias para los bosques de más de 60 años

Los apéndices están adjuntos y puede visualizarlos en la base de datos de la biblioteca UIS.

Resumen

Título: Sucesión ecológica de la vegetación en el sector norte de la Serranía de Los Yariguíes (Santander)*

Autor: Camilo Andrés Vargas Cadena**

Palabras Clave: Sucesión ecológica, bosques, cronosecuencia, serranía, Yariguíes, Santander

Descripción: La sucesión ecológica se basa en el estudio de los cambios que ocurren en la estructura y la composición de las comunidades biológicas, y de cómo varían y se reensamblan las especies a lo largo del tiempo tras sufrir procesos de perturbación. Este tipo de estudios pueden aportar información valiosa y útil en, por ejemplo, la elaboración y ejecución de proyectos sobre restauración ecológica, al sugerir cuáles pueden ser las especies más adecuadas, cuáles las técnicas más efectivas, y cuál puede ser el momento más apropiado para intervenir e imitar los mecanismos de sucesión naturales. Así, durante el presente trabajo, se recolectó información sobre bosques con diferentes edades de desarrollo en tres localidades del norte de la Serranía de Los Yariguíes, elaborando una cronosecuencia donde se obtuvieron cuatro categorías sucesionales, con bosques secundarios de 10, 30 y 40 años y bosques conservados de más de 60 años de edad. Se realizó una caracterización florística y una comparación entre las categorías sucesionales a través de análisis de diversidad, composición y estructura, y de especies indicadoras. Se encontró que la riqueza de especies, la diversidad y la estructura horizontal (DAP) de los bosques secundarios aumentan en medida del avance de la sucesión. Se pudo evidenciar también, que no hay una relación clara entre la composición florística y las categorías de sucesión, ya que la composición puede estar más influenciada por otros factores conductores tales como las condiciones del clima y del suelo particulares de cada localidad. Finalmente se encontró una relación entre la ecología de las especies indicadoras y las categorías sucesionales a las cuales se asociaron, presentando los bosques secundarios una predominancia de especies del tipo heliófitas, caracterizadas por ser pioneras en ambientes perturbados, en contraste con las especies tardías del tipo esciófitas predominantes en los bosques conservados.

* Trabajo de Grado

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Biología. Director: Björn Reu. Doctor en Ciencias Naturales. Codirector: Daniel Mauricio Díaz Rueda. Ingeniero Forestal

Abstract

Title: Ecological succession of vegetation in the northern sector of the Serranía de Los Yariguíes (Santander)*

Author(s): Camilo Andrés Vargas Cadena¹

Key Words: Ecological succession, forests, chronosequence, mountain range, Yariguíes, Santander

Description: The ecological succession is based on the study of the changes that occur in the structure and composition of biological communities, and how they vary and reassemble over time after having undergone disturbance processes. This type of study can provide valuable and useful information in, for example, the development and execution of ecological restoration projects, by suggesting which species may be most suitable, which techniques may be most effective, and which may be the most appropriate time to intervene and imitate natural succession mechanisms. Thus, during the present study, information was collected on forests with different development ages in three localities in the north of the Serranía de Los Yariguíes, creating a chronosequence where four successional categories were obtained, with secondary forests of 10, 30 and 40 years and preserved forests of more than 60 years of age. A characterization and comparison between the successional categories was carried out through analysis of diversity, composition and structure, and indicator species. Species richness, diversity and horizontal structure (DBH) of secondary forests were found to increase as succession progresses. It was also found that there is no clear relationship between floristic composition and successional categories, since composition may be more influenced by other driving factors such as climate and the particular soil conditions of each location. Finally, a relationship was found between the ecology of the indicator species and the successional categories to which they were associated, with secondary forests showing a predominance of heliophyte species, characterized by being pioneers in disturbed environments, in contrast to the late species of the sciophyte type that predominate in conserved forests.

* Degree Work

¹Faculty of Sciences. School of Biology. Biology. Director: Björn Reu. PhD in Natural Sciences. Co-director: Daniel Mauricio Díaz Rueda. Forestry Engineer

Introducción

La sucesión ecológica se centra en el estudio de los cambios que ocurren en la estructura y la composición de las comunidades biológicas; de cómo estas se reensamblan y varían a lo largo del tiempo y el espacio después de haber pasado por procesos de perturbación natural o antropogénica (Chang & Turner, 2019). Así, las perturbaciones al ser un evento en el tiempo que causan cambios abruptos en la estructura de las poblaciones, comunidades o ecosistemas, pueden resultar en la remoción sustancial de la vegetación en un área determinada, generando la fragmentación y la pérdida del hábitat; ocasionando que una gran extensión de vegetación continua sea transformada en otros tipos de vegetación, obteniendo como resultado fragmentos dispersos del tipo original (Pickett & White, 1985; Wilcove *et al.*, 1986). Estos procesos generan unos impactos sobre el ambiente que incluyen: i) la reducción de la cantidad general del hábitat, ii) el incremento en el aislamiento entre fragmentos y el aumento en el efecto de borde y iii) el número de parches de hábitat; lo que puede conducir a una disminución general en la biodiversidad (Fahrig, 2003).

Las transformaciones en el uso del suelo son un tipo de perturbación que resulta principalmente en la modificación de la apariencia física de un paisaje; como sucede en las tierras que son dedicadas a la agricultura o la ganadería. El posterior abandono de estas tierras daría paso a lo que se conoce como la Sucesión Secundaria; la cual ocurre cuando nuevas comunidades de plantas colonizan un terreno previamente ocupado por otra comunidad como, por ejemplo, el rebrote de un bosque después de ocurrido un incendio o la colonización en campos agrícolas abandonados (Gurevitch *et al.*, 2021, Capítulo 13, p. 377).

La Serranía de Los Yariguíes, ubicada en el flanco occidental de la cordillera Oriental, departamento de Santander, es importante en aspectos como especiación, endemismo y diversidad biológica, gracias a que posee unas características ambientales particulares como su aislamiento geográfico, su amplio gradiente altitudinal (que va desde los 200 hasta los 3400 m s.n.m.), su relieve topográfico y las contrastantes condiciones climáticas presentes entre sus vertientes oriental y occidental (Donegan *et al.*, 2005; Moreno & Tinjaca, 2018; Plata-Castro, 2022). Sin embargo, también es un sitio en el que históricamente se han desarrollado diversos procesos de cambio del paisaje debido a la acción de conductores ecológicos, sociales, económicos, políticos e institucionales que han influido en la transformación del uso del suelo (Montero & Viales, 2015). Eventos como: la construcción de caminos en el siglo XIX, que dio paso al aumento del flujo de colonizadores debido a la demanda de trabajadores dada por la bonanza del comercio de productos como el tabaco, maderas de tinte o la explotación de la corteza de quina (León, 2012; Hurtado, 2016); el crecimiento económico y la industrialización en el siglo XX, que a su vez influyeron en el crecimiento de la urbanización (Serrano, 2013; López, 2018); el conflicto armado que comenzó a mediados del siglo XX y se extendió hasta entrado el siglo XXI; así como el proceso de la reforma agraria que pretendía una mejor distribución de la tierra enfocándose en los pequeños y medianos productores (Corella, 1996). Todos estos eventos han contribuido al cambio en el uso del suelo, y consecuentemente en la transformación de las coberturas vegetales, dando como resultado “un paisaje agrario con una matriz de cultivos, parches de vegetación secundarios en diferentes etapas de sucesión y amplias zonas de bosque” (Ruíz-Nieto, 2018, p. 48).

A pesar de su importancia, la Serranía de Los Yariguíes ha contado con muy poca exploración científica en el pasado; y es a partir del presente siglo que se empiezan a publicar

estudios que contribuyen al conocimiento de la biodiversidad de la zona (véase Díaz-Piedrahita & Rodríguez-Cabeza, 2011, 2012; Aguilar-Cano *et al.*, 2018; Jara-Muñoz & Zabala-Rivera, 2018; Lehnert *et al.*, 2019; Mendoza-Cifuentes *et al.*, 2020, Díaz-Rueda *et al.*, *En revisión*).

En este sentido, el estudio de la sucesión ecológica secundaria en este sector de La Serranía de Los Yariguíes puede aportar información valiosa que sirva como base en la elaboración de, por ejemplo, proyectos sobre restauración ecológica (Prach *et al.*, 2001; Walker & del Moral, 2009; Walker *et al.*, 2009); teniendo en cuenta que los resultados de este tipo de análisis puede guiar futuras actividades en la restauración al sugerir cuales son las especies más adecuadas para utilizar, dependiendo del estado actual del sitio y de factores abióticos como el clima y el tipo de suelo; cuales son las técnicas más efectivas, y cuál puede ser el momento más apropiado para intervenir e imitar los mecanismos de sucesión naturales; ayudando a delinear los límites en los esfuerzos de la restauración reduciendo significativamente los costos y el trabajo relacionados a la intervención (Hodacova & Prach, 2003; Prach & Hobbs, 2008; Prach & Walker, 2011). Dentro del área de estudio, en las áreas de amortiguación del Parque Nacional Serranía de Los Yariguíes (PNN SEYA) se han implementado algunos proyectos sobre restauración ecológica que vale la pena mencionar (véase Prado-Castillo *et al.*, 2018; Céspedes *et al.*, 2020); así como algunos estudios de evaluación de los procesos de restauración realizados en el área (véase Posada, 2022).

Dado lo anterior, la finalidad del presente estudio radica en aportar información que permita describir y entender mejor los procesos de sucesión ecológica de la vegetación, que tienen lugar en las estribaciones al norte de la Serranía de Los Yariguíes; generando conocimientos que brindan la oportunidad de comprender las trayectorias de la sucesión secundaria en la región.

1. Objetivos

1.1 Objetivo General

Contribuir al conocimiento y al entendimiento de los procesos de sucesión ecológica de la vegetación que tienen lugar en el sector norte de la serranía de Los Yareguíes (Santander).

1.2 Objetivos Específicos

- Determinar taxonómicamente las especies de plantas identificadas y recolectadas.
- Analizar y comparar la información obtenida sobre los bosques con diferentes estados de sucesión.
- Describir el proceso del recambio de especies a lo largo de la sucesión ecológica de la vegetación.

1.3 Competencias de la pasantía de investigación

Durante el desarrollo de la pasantía, el estudiante demostrará que:

- Obtiene información sobre la vegetación a través del establecimiento de parcelas.
- Realiza el procesamiento adecuado (recolección, prensado y secado) del material vegetal recolectado, para su posterior preservación en una colección biológica.
- Determina taxonómicamente las especies vegetales recolectadas en campo.
- Procesa la información recolectada a través de la construcción de una base de datos.
- Analiza los datos recolectados por medio del uso del lenguaje de programación R.
- Explica de manera detallada y concisa mediante la escritura de un informe técnico, el procedimiento y los resultados del trabajo.

2. Metodología

La presente pasantía de investigación se enmarcó en el proyecto “Transiciones socioecológicas de los paisajes de los Andes Nororientales, conectando conocimiento para la conservación de la biodiversidad y el desarrollo rural resiliente”, y se desarrolló simultáneamente con las otras pasantías: “Estructura y composición florística de diferentes coberturas vegetales en el sector norte de la Serranía de Los Yariquíes (Santander)” (Herrera-Pacheco, 2023), y “Efecto de las Condiciones Climáticas en la Composición de las Coberturas Vegetales en el Sector Norte de la Serranía de Los Yariquíes (Santander) (Plata-Castro, 2022)”.

2.1 Área de estudio

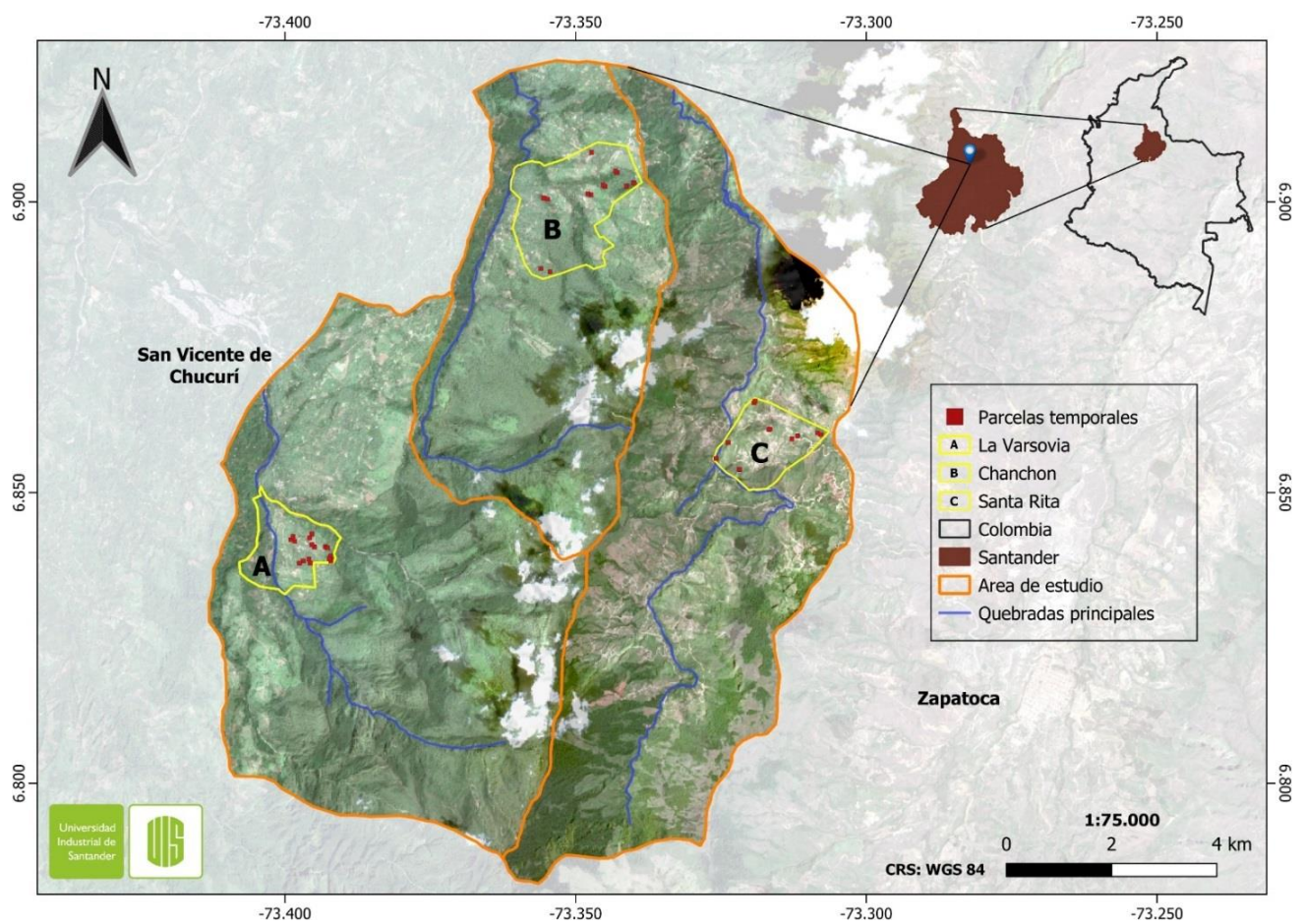
El área de estudio se ubica en una zona de amortiguación en el sector norte del Parque Nacional Natural Serranía de Los Yariquíes (PNN SEYA), el cual se encuentra en el departamento de Santander (Figura 1). Esta serranía comprende un área de aproximadamente 500.000 ha; el 39% del territorio corresponde a zonas de bosques conservado, y el 61% restante son tierras dedicadas al uso agropecuario, de estas; el 26% está ocupado principalmente por cultivos de café y cacao, y un 35% con pastos y ganadería (Donegan *et al.*, 2005).

Las localidades de muestreo se encuentran dentro del área que comprende las microcuencas Las Cruces (Sector Varsovia, Figura 1 ubicación A), Los Medios (Sector Chanchón, Figura 1 ubicación B) y El Ramo (Sector Santa Rita, Figura 1 ubicación C); localizadas hacia el norte de la serranía en los municipios de San Vicente de Chucurí (A y B) y Zapatoca (C), en un gradiente altitudinal entre 1100 y 2200 m.s.n.m. Al occidente, las microcuencas de Las Cruces y Los Medios presentan una mayor tasa de humedad y precipitación respecto al flanco oriental debido a su ubicación; ya que reciben una gran cantidad de nubosidad

que se origina en el Magdalena Medio y se descarga sobre la serranía generando distintos tipos de bosque como el bosque húmedo tropical y los bosques altoandinos. Por el contrario, la microcuenca El Ramo, ubicada en la vertiente oriental, presenta un ambiente mucho más seco, con drenajes que descienden con poco caudal (Olaya *et al.*, 2010; Plata-Castro, 2022).

Figura 1

Mapa general del área de estudio



Nota. Área de estudio y las localidades de muestreo asociadas a las diferentes microcuencas, con sus respectivos puntos de muestreo. Mapa elaborado por Mateo Jaimes; Proyecto *Transiciones socioecológicas de los paisajes de los Andes Nororientales*.

2.2 Diseño de muestreo

Se realizó un muestreo aleatorio estratificado en áreas donde se tomaron como referencia de un bosque conservado aquellos con una edad de más de 60 años; y de un bosque secundario aquellos con una edad promedio de 35 años; los cuáles han sido fuertemente perturbados en el pasado, y actualmente se encuentran en estado de sucesión secundaria. Allí, se establecieron 26 parcelas de vegetación, cada una con una superficie de 20 x 20 m (0.04 ha), de la siguiente manera:

En la localidad de Varsovia se establecieron ocho (8) parcelas; de las cuales cuatro (4) fueron ubicadas en coberturas de bosque conservado de más de 60 años y cuatro (4) en coberturas de bosque secundario con una edad de 30 años. En la localidad de Chanchón se establecieron 10 parcelas; cuatro (4) ubicadas en zonas de bosque conservado y seis (6) en zonas de bosque secundario de diferentes edades: dos en un bosque de 45 años, otras dos en un bosque de 35 años y dos adicionales en un bosque de 10 años (tomado como una referencia de sucesión temprana). Finalmente, en la localidad de Santa Rita se establecieron las últimas ocho (8) parcelas; cuatro (4) ubicadas en zonas de bosque conservado de más de 60 años y cuatro (4) en zonas de bosque secundario de 30 años.

Teniendo en cuenta lo anterior, se estableció una cronosecuencia de las diferentes coberturas con diferentes edades de sucesión, indicando las parcelas establecidas en cada una de ellas. Una cronosecuencia se define como un conjunto de comunidades que presentan diferentes edades desde la perturbación y que se asume que representan una sola comunidad a lo largo del tiempo (Gurevitch *et al.*, 2021, Capítulo 13, p. 374). Así, se obtuvo como resultado las siguientes cuatro categorías utilizadas para la comparación de los distintos estados sucesionales:

i) Bosque conservado de más de 60 años (12 parcelas), ii) Bosque secundario de 40 años (4 parcelas), iii) Bosque secundario de 30 años (8 parcelas) y iv) Bosque secundario de 10 años (2 parcelas). Cabe aclarar que se estableció la categoría de 40 años para las dos parcelas de 35 y las dos de 45 años de Chanchón, debido al bajo número de repeticiones (parcelas) que presentaron dichas coberturas.

Las edades de los bosques secundarios y conservados fueron confirmadas a través del uso de imágenes históricas del IGAC (Instituto Geográfico Agustín Codazzi) sobre los sitios de muestreo; realizando una interpretación de las coberturas vegetales entre los años 60, 80 y 90, junto con imágenes actuales tomadas con la ayuda de un dron.

2.3 Obtención de los datos

Dentro de las parcelas se registraron todos los individuos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) $\geq 2,5$ cm. De cada uno de estos individuos se tomó información sobre el hábito de crecimiento como arbustivo, arbóreo, palma, helecho arbóreo, entre otros; el DAP (cm), la altura total (m) y otras características como la presencia de flores, frutos, exudados, olores y esencias vegetales que contribuyeran a su identificación. También, se recolectaron muestras botánicas de los individuos, ya fuera en estado vegetativo o reproductivo, las cuales fueron debidamente prensadas y alcoholizadas para su preservación y posterior determinación en el herbario UIS.

2.4 Procesamiento de los especímenes

Los ejemplares recolectados fueron procesados en el herbario de la Universidad Industrial de Santander (UIS) donde se ingresaron a un horno para su respectivo secado. Una vez secos los ejemplares, se procedió a organizarlos por familias botánicas y a determinarlos taxonómicamente a nivel de género y especie, si era posible, mediante diferentes métodos y medios como: I) la comparación con la colección de referencia del herbario; II) el uso de guías y claves taxonómicas

como las de Galeano y Bernal (2010), Gentry (1993), Mendoza *et al.* (2004), Forero y Romero (2005), entre otras; y III) el uso de recursos electrónicos como JSTOR Plant Science (<http://www.jstor.org/>), GBIF (<https://www.gbif.org/>), Tropicos (<http://www.tropicos.org/>), el Herbario Nacional Colombiano (<http://www.biovirtual.unal.edu.co/en/collections/search/plants/>) y el Catálogo de Plantas y Líquenes de Colombia (<http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co/>). Finalmente, se elaboró un archivo *Darwin Core* con la información de los especímenes recolectados que fueron ingresados a la colección del herbario UIS.

2.5 Análisis de los datos

La información se registró inicialmente en formatos físicos y posteriormente, se digitalizó en el *software Excel*. Se utilizó el *software OpenRefine* para la revisión y corrección de posibles errores en la estructura general de los datos (filas, columnas, vacíos, etc.), así como errores tipográficos en los nombres de las especies. Con el uso de las librerías y paquetes *vegan*, *ape*, *indicspecies*, *iNEXT* y *ggplot2* del programa estadístico *R* (*R Core Team*, 2024), se realizaron los análisis de caracterización y comparación entre los tipos de bosque con diferentes estados sucesionales, de la siguiente manera:

2.5.1 Diversidad

Debido a que el esfuerzo de muestreo no fue el mismo para todas las categorías sucesionales; se estimó la riqueza y los índices de equidad de Shannon y de dominancia de Simpson a través del uso del paquete “*iNEXT*”; este ofrece funciones para calcular y generar las curvas de rarefacción que permiten evidenciar las diferencias en la diversidad basadas en el tamaño de la muestra, a través del uso de la serie de números de Hill (Hsieh *et al.*, 2016). Esta serie de números de Hill (q_0 = riqueza, q_1 = índice exponencial de Shannon y q_2 = índice inverso

de Simpson) permiten calcular el número efectivo de especies presentes en una muestra, es decir, que son a una medida del número de especies cuando cada una de estas es considerada por su abundancia relativa; permitiendo las comparaciones entre índices de diversidad gracias a las transformaciones matemáticas utilizadas sobre los índices originales de Shannon y Simpson (Hill, 1973).

2.5.2 Composición y Estructura

Se realizaron los siguientes análisis para visualizar las diferencias a nivel de composición y estructura florística entre los bosques con diferentes estados sucesionales.

2.5.2.1 Disimilitud en la composición florística. Con el objetivo de identificar las principales tendencias de variación florística entre las parcelas de los bosques con diferentes edades, se realizó un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA), el cual es un método de ordenación sin restricciones que nos permite representar y visualizar sobre un gráfico de ordenación una matriz de distancias, usando una medida de disimilitud de preferencia (Palacio *et al.*, 2020). En este caso, se utilizó el índice de Bray-Curtis como medida de disimilitud entre las parcelas (Ricotta & Podani, 2017).

2.5.2.2 Estructura horizontal. Teniendo en cuenta que las especies de árboles leñosas aumentan el grosor de su tronco con la edad, se realizó un gráfico de violín y de dispersión de puntos para visualizar y comparar la distribución del DAP de los individuos a lo largo de las diferentes categorías de sucesión. También, se realizaron análisis del Índice de Valor de Importancia (IVI), con el objetivo de visualizar cuales fueron las familias y las especies con mayor importancia ecológica para cada categoría sucesional. Este índice se basa en la sumatoria de los parámetros de abundancia, frecuencia y dominancia relativa; donde la abundancia hace referencia al número de individuos de una especie en un área dada; la frecuencia es la

probabilidad de encontrar una especie dentro de una unidad muestral, y se expresa como el porcentaje del número de unidades muestrales en las que se encuentra la especie en relación al total de unidades muestrales; y la dominancia en función del área basal, la cual hace referencia a la superficie de una sección transversal del tallo del individuo a una altura del suelo determinada (en este caso 1,3 m), y se expresa en m^2 de material vegetal por unidad de superficie (Matteucci & Colma, 1982).

2.5.3 Especies Indicadoras

Se realizó un análisis de especies indicadoras utilizando la función “multipatt ()” del paquete *indicspecies* dentro del *software* estadístico R. Esta función puede utilizar una matriz de abundancias para evaluar la solidez y la significancia estadística de la relación entre la abundancia/ocurrencia de especies y grupos de sitios. El valor del indicador se construye a partir de dos componentes: el componente A que es el valor predictivo positivo de la especie como indicador (especificidad) y señala la probabilidad de que el sitio analizado corresponda al grupo de sitios objetivo dado el hecho de que la especie haya sido encontrada; y el componente B el cual es la sensibilidad de la especie como indicador (fidelidad) y señala la probabilidad de que se encuentre la especie en los sitios que corresponden al grupo objetivo (Dufrene & Legendre 1997; De Cáceres & Legendre, 2009). Como resultado, se generan listados de especies que se pueden asociar a los grupos particulares de sitios o combinaciones de estos. En este caso, los grupos de sitios están representados por las parcelas que fueron agrupadas en las cuatro categorías de bosques en sucesión de 10, 30, 40 y más de 60 años.

3. Resultados

En general se identificaron un total de 3148 individuos distribuidos en 257 especies, 152 géneros y 57 familias botánicas. La familia y el género con el mayor número de especies fueron Lauraceae con 28 y *Miconia* con 12, respectivamente (Apéndice A). Las mayores abundancias se presentaron en las familias Melastomataceae (345) y Piperaceae (248), en los géneros *Piper* (248) y *Miconia* (234), y en las especies *Calycolpus moritzianus* (183) y *Piper aduncum* (155) (Apéndice B).

Para los bosques de 10 años se registró un total de 306 individuos, distribuidos en 27 especies, 23 géneros y 19 familias botánicas. La especie más abundante fue *Piper aduncum* (149), seguida por *Banara guianensis* (36) y *Cestrum schlechtendahlia* (21) (Apéndice C).

En los bosques de 30 años se registraron un total de 871 individuos distribuidos en 91 especies, 67 géneros y 34 familias botánicas. Las especies más abundantes fueron *Myrsine coriacea* (106), *Calycolpus moritzianus* (88) y *Miconia dodecandra* (64) (Apéndice D).

Para los bosques de 40 años se registraron un total de 484 individuos distribuidos en 70 especies, 50 géneros y 32 familias botánicas. Las especies más abundantes fueron *C. moritzianus* (81), *Miconia prasina* (32) y *Myrsine latifolia* (25) (Apéndice E).

Finalmente, para los bosques conservados de más de 60 años se registró un total de 1487 individuos distribuidos en 184 especies, 116 géneros y 50 familias botánicas. Las especies más abundantes fueron *Arawakia cf. oblongeolata* (60), *Meriania haemantha* (59) y *Protium cundinamarcense* (54) (Apéndice F).

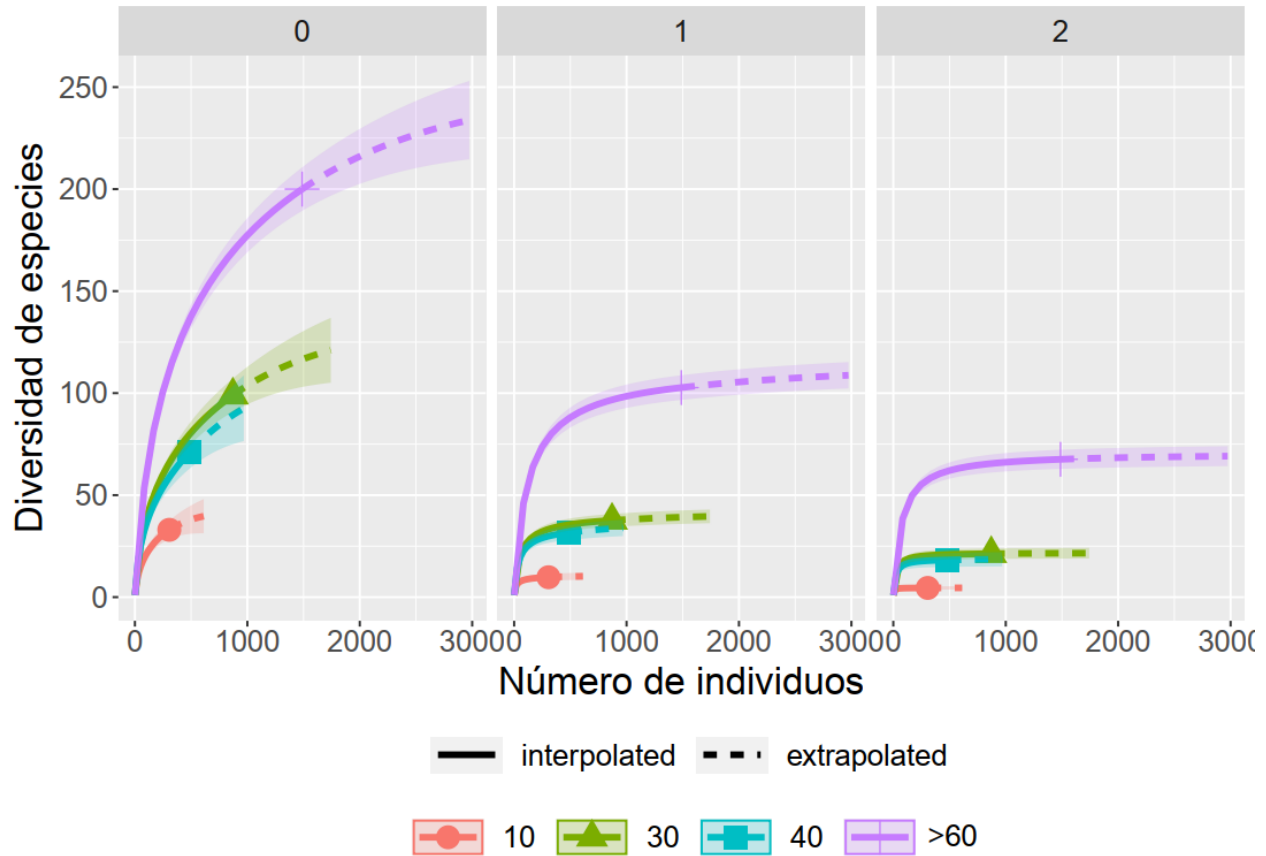
3.1 Diversidad

En las curvas de rarefacción obtenidas, se observa que existen diferencias significativas de diversidad para cada categoría sucesional; se puede evidenciar un patrón en el cual el número de individuos, la riqueza (q_0) y la diversidad (q_1 y q_2) de especies aumenta en medida del grado de sucesión del bosque, siendo los bosques de 10 años los menos diversos con una riqueza total de 27 especies; seguidos por los de 30 y 40 años, con riquezas de 91 y 70 especies, respectivamente, sin embargo para estas dos categorías las curvas de rarefacción y sus intervalos de confianza se solaparon, indicando que no existen diferencias significativas entre estas ellas; finalmente la categoría de los bosques conservados de más de 60 años presentó los valores más altos en índices de diversidad y riqueza con 184 especies registradas. Las curvas para los índices de diversidad exponencial de Shannon (q_1) e inverso de Simpson (q_2), al tener en cuenta las abundancias de las especies, evidencian un patrón en el cual los bosques en sucesión temprana (10 años), presentan la menor equidad en la abundancia de especies, lo cual va aumentando a medida que se avanza en la sucesión (bosques de 30 y 40 años), reflejándose la mayor equidad en la abundancia de especies en los bosques conservados de más de 60 años (Figura 2).

También, se puede constatar que la riqueza de especies (q_0) no se estabiliza a medida que se agregan más individuos a la muestra (valores extrapolados), indicando la posibilidad de que aún falten especies por registrar en cada categoría sucesional (Figura 6). Por el contrario, al tener en cuenta la abundancia relativa de las especies en el índice exponencial de Shannon (q_1) y el índice inverso de Simpson (q_2), las curvas muestran una tendencia de alcanzar la asíntota, indicando que el número de especies abundantes y dominantes muestreadas fue apropiado (Figura 2).

Figura 2

Curvas de rarefacción utilizando la serie de números de Hill de orden 0, 1 y 2 para cada uno de los tipos de bosque en diferente estado sucesional



Nota. Curvas de rarefacción obtenidas por métodos de interpolación (línea sólida) y extrapolación (línea punteada) para cada uno de los análisis de la serie de números de Hill (q_0 = riqueza, q_1 = índice exponencial de Shannon y q_2 = índice inverso de Simpson).

3.2 Composición y Estructura

3.2.1 Disimilitud en la composición florística

Al observar los resultados del análisis de ordenamiento, se evidencia la existencia de dos principales gradientes en la diferenciación de la composición florística. El primer componente

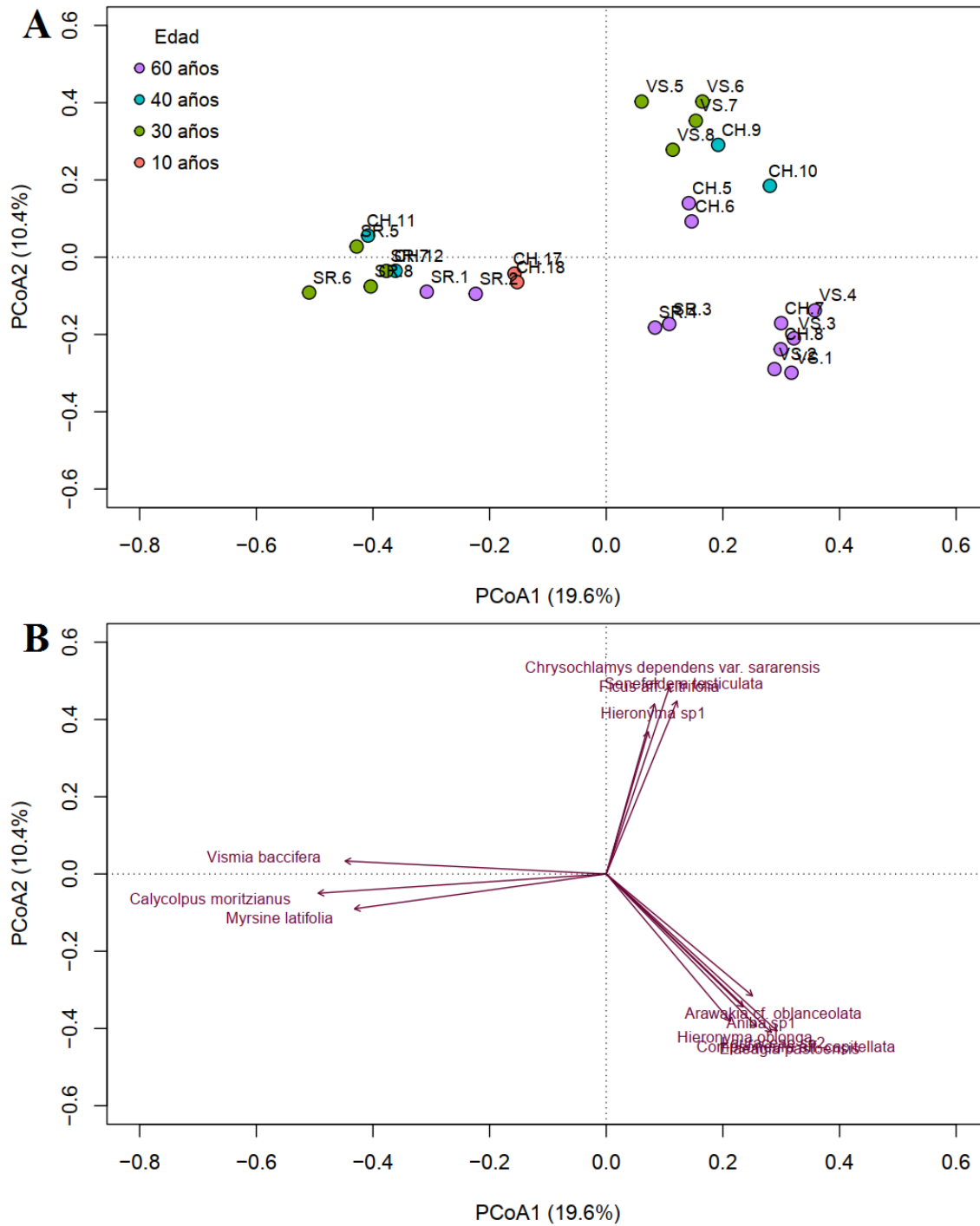
principal PCoA1 en el eje X explica el 19.6% de la varianza en la composición florística y está relacionado principalmente con la diferenciación entre las dos vertientes de la serranía, agrupando la gran mayoría de los sitios de muestreo de la vertiente occidental (localidades Chanchón y Varsovia) hacia la derecha, y la mayoría de los sitios de muestreo de la vertiente oriental (localidad Santa Rita) hacia la izquierda. El segundo componente principal PCoA2 en el eje Y explica el 10.4% de la varianza encontrada en la composición florística y se relaciona principalmente con la diferenciación entre las categorías de bosques conservados de más de 60 años ubicados hacia la parte inferior y los bosques secundarios ubicados hacia la parte superior de la gráfica, principalmente de las localidades de Chanchón y Varsovia en la vertiente occidental (Figura 3, A). También se pueden observar las principales especies que relacionan las agrupaciones de los sitios de muestreo (Figura 3, B); hacia la izquierda las especies que están más relacionadas con los bosques secundarios, principalmente de Santa Rita y algunos de Chanchón. Arriba a la derecha, las especies relacionadas principalmente a los bosques secundarios de Varsovia y algunos de Chanchón. Y abajo a la derecha, las especies relacionadas a los bosques conservados de más de 60 años. Se muestran solo las especies que aportan una contribución significativa en el ordenamiento multivariado (valor de $p \leq 0.001$).

Se evidencia claramente una agrupación de los sitios de muestreo que corresponden a los bosques conservados de más de 60 años, los cuales presentan registros exclusivos de la especies que soportan dicha similitud: *Arawakia* cf. *oblanceolata*, *Compsooneura* aff. *capitellata*, *Elaeagia pastoensis*, Lauraceae sp2 y *Aniba* sp1 (Figura 3).

Figura 3

Gráficos del Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) para los sitios de muestreo de cada

categoría sucesional



Nota. A. Se aprecia cada uno de los sitios de muestreo con su respectiva etiqueta y agrupados por colores según la categoría sucesional de la que forman parte. (CH = Chanchón, SR = Santa Rita y VS =

Varsovia). **B.** Se observan las principales especies que soportan la diferenciación en la composición florística entre los distintos sitios de muestreo. La sumatoria de las dos primeras coordenadas principales explica el 30% de la variación total en los datos.

Sin embargo, es evidente también que algunos de los sitios que hacen parte de la categoría de bosques conservados de más de 60 años (SR.1 y SR.2), la mitad de los pertenecientes a la categoría de bosques de 40 años (CH.11 y CH.12) y los dos correspondientes a los bosques de 10 años (CH.17 y CH.18) presentaron una tendencia de agrupación con los bosques de 30 años de Santa Rita, lo cual podría ser explicado gracias a los registros de las especies que soportan esta similitud en estos sitios; *Calycolpus moritzianus*, *Vismia baccifera* y *Myrsine latifolia*. De igual forma, se podría explicar las tendencias de agrupación que tienen los sitios CH.9, CH.10 (bosques de 40 años), y CH.5 (bosques de más de 60 años) con los bosques de 30 años de la Varsovia, quienes presentaron registros principalmente de la especie *Chrysochlamys dependens* var. *sararensis* (Figura 3).

En síntesis, lo que podemos observar con el análisis de ordenación es que no existe una agrupación clara de las cuatro categorías sucesionales a través de los dos primeros componentes principales, es decir, que no se observa un gradiente claro en la composición florística que sea resultado de la sucesión ecológica.

3.2.2 Estructura horizontal

Al visualizar las distribuciones de los valores de DAP en los diferentes tipos de bosques se puede observar que la mayor densidad de los individuos leñosos (más del 75%), no superan los 10 cm de grosor, lo cual es más notorio para los bosques en sucesión temprana de 10 años, donde predominan casi que en su totalidad este tipo de individuos (Figura 4). Los diagramas para

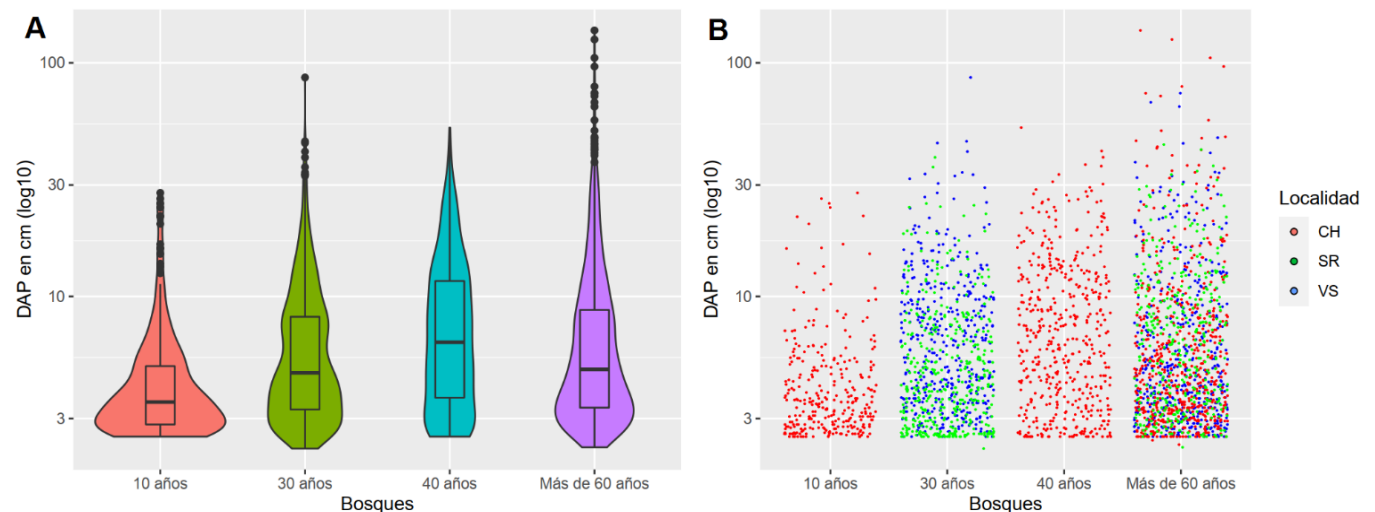
los bosques de 30 y más de 60 años obtuvieron una distribución de datos muy similar, con varios individuos que superan los 30 cm de DAP, siendo los bosques conservados quienes presentaron la mayor abundancia de árboles grandes. Por su parte, los bosques de 40 años presentaron una distribución del DAP un poco más uniforme y con una mediana superior respecto a las demás categorías sucesionales (Figura 4).

Al analizar cada categoría en particular, se observa que en los bosques de 10 años casi la totalidad de los individuos censados no superaron los 10 cm de diámetro y solo un pequeño porcentaje (6.5%) se encuentra por encima de este valor con individuos de especies como *Lauraceae* sp10 (11.3 cm), *Alchornea latifolia* (12.6 cm), *Vismia baccifera* (16.1 cm), *Erythrina poeppigiana* (20.44 cm), *Myrsine coriacea* (21.9 cm) y *Calycolpus moritzianus*, que fue la especie con el individuo de mayor DAP en esta categoría con 27.8 cm. En los bosques de 30 años este porcentaje aumentó, con el 17.4% de los individuos superando el DAP de los 10 cm; entre los más grandes se encontraron individuos pertenecientes a las especies *C. moritzianus* (35.8 cm), *Syzygium jambos* (39.4 cm), *Heliocarpus americanus* (41.7 cm), *Conceveiba pleiostemona* (45.4 cm), *A. latifolia* (46.1 cm) y finalmente el individuo más grande de esta categoría correspondiente a *Ficus* aff. *citrifolia* con 86.6 cm de DAP. Los bosques de 40 años por su parte obtuvieron el mayor porcentaje de elementos fustales (DAP > 10 cm), con un 30% de los individuos totales; siendo los más grandes aquellos pertenecientes a las especies *C. moritzianus* (33.2 cm), *Ficus americana* (36.1 cm), *Beilschmiedia towarensis* (36.7 cm), *Meliosma occidentalis* (39.4 cm), *Ficus crassiuscula* (41.9 cm) y *A. latifolia* (52.8 cm). Finalmente, para los bosques conservados con más de 60 años, solo el 20.7% del total de individuos superaron los 10 cm de DAP, en este caso los individuos más grandes correspondientes a las especies *Aniba* sp1 (67.8 cm), *Naucleopsis naga* (74.1 cm), *Protium*

stevensonii (74.2 cm), *C. pleiostemona* (79.2 cm) y *Trigonobalanus excelsa*, cuyos individuos ocuparon las primeras cuatro posiciones, teniendo el más grande 137.7 cm de DAP.

Figura 4

Comparación de los valores de DAP de los individuos muestreados en las diferentes categorías de sucesión



Nota. Gráfico de violín (en A) donde se aprecia mejor la densidad de la distribución de los valores de DAP. Gráfico de dispersión de puntos (en B) que representan los valores de DAP para cada individuo en su correspondiente categoría sucesional.

Con el Índice de Valor de Importancia (IVI) se pueden distinguir las especies y las familias con mayor importancia ecológica para cada tipo de bosque, en diferente estado sucesional. La abundancia junto a la dominancia relativa fueron los parámetros que más se destacaron en el valor del IVI para los bosques secundarios de 10 y 30 años. Para los bosques de 40 y más de 60 años, la dominancia relativa fue el parámetro más relevante dentro del valor del IVI (Figuras 5 y 6).

Para los bosques conservados de más de 60 años las primeras 10 especies representaron el 30.7% del total del IVI; para la categoría de 40 años el 50.7% del IVI; para los bosques de 30 años el 46.8% del IVI; y para los bosques de 10 años el 76% del IVI total (Figura 5).

En los bosques en sucesión temprana (10 años), la especie con mayor importancia ecológica fue *Piper aduncum* (24%), debido principalmente a la gran abundancia de individuos que presentó; seguida por *Calycolpus moritzianus* (12.7%), la cual resaltó por su gran dominancia relativa pero baja abundancia de individuos, y las especies *Banara guianensis* (8.8%) y *Cestrum schlechtendalii* (5%), que destacaron también por su abundancia relativa (Figura 3).

Para los bosques de 30 años se destaca una combinación de especies que resaltan algunas por su abundancia y otras por su dominancia: en primer lugar, la especie *C. moritzianus* (9.6%), gracias a su gran dominancia y abundancia relativa, seguida por *Myrsine coriacea* (6.3%), la cual presentó la mayor abundancia en estos tipos de bosques, y *Miconia dodecandra* (5.4%) que presentó el mayor valor de frecuencia relativa. También se destacaron aquí las especies de *Ficus* aff. *citrifolia* (5.4%), *Cyathea brachypoda* (5.1%) y *Conceveiba pleiostemona* (4.2%), principalmente por su dominancia relativa (Figura 5).

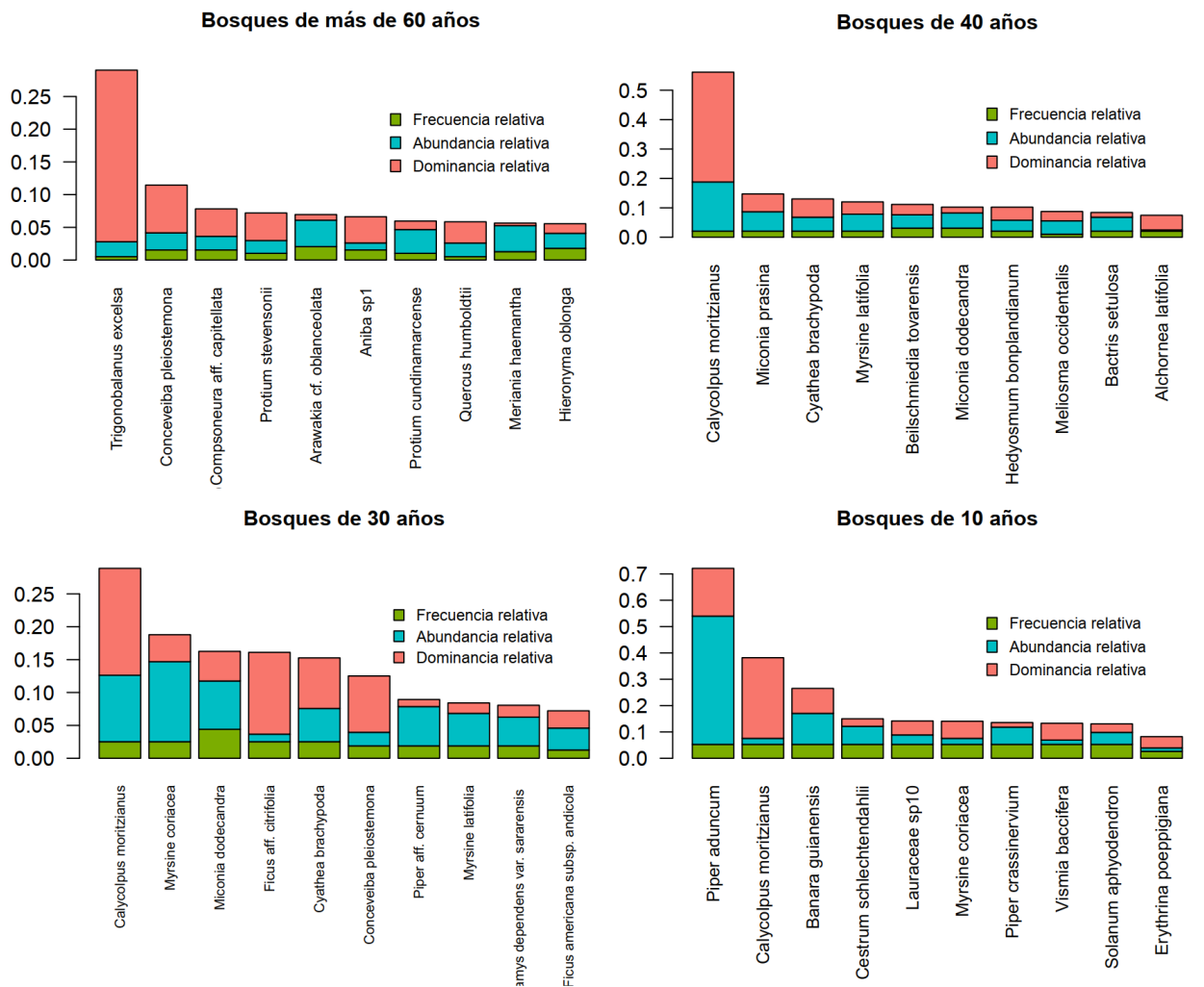
En los bosques de 40 años, el mayor valor de importancia ecológica lo obtiene de nuevo *C. moritzianus* (18.7%), debido a su gran dominancia y abundancia relativa respecto a las demás especies presentes, que destacan principalmente por su abundancia: *Miconia prasina* (4.9%), *C. brachypoda* (4.3%), *Myrsine latifolia* (4%), entre otras (Figura 5).

Los bosques conservados de más de 60 años presentan una estructuración un poco similar a la de los bosques de 40 años, exhibiendo a *Trigonobalanus excelsa*, la especie de mayor importancia ecológica con valores muy por encima de las demás, con un porcentaje del IVI del

9.7%, debido a la gran dominancia relativa que presentaron sus individuos; y la siguen *C. pleiostemona* (3.8%), *Compsonera* aff. *capitellata* (2.6%) y *Protium stevensonii* (2.4%), también debido a su dominancia relativa, y finalmente la especie *Arawakia* cf. *oblanceolata* (2.3%), que se destacó por presentar la mayor abundancia y frecuencia relativa en estos tipos de bosque (Figura 5).

Figura 5

Índice de Valor de Importancia (IVI) por especies para cada una de las categorías de sucesión



Nota. Gráficos de barras que representan los valores del IVI de las primeras 10 especies para cada categoría sucesional. La escala del valor del IVI se presenta como la sumatoria de los valores absolutos de

frecuencia, abundancia y dominancia relativa; el IVI en porcentaje se puede apreciar en los Apéndices G, H, I, J.

En el análisis de importancia ecológica por familias, se pudo evidenciar también que las primeras 10 familias abarcaron un porcentaje muy elevado del IVI. Así, para los bosques de más de 60 años sumaron un total del 57.2% del IVI; Para los bosques secundarios de 40 años el 70.1% del IVI; para los de 30 años el 73.3% del IVI; y finalmente para los de 10 años el 83.5% del valor total del IVI (Figura 6).

En los bosques en sucesión temprana de 10 años, la mayor importancia ecológica la obtuvo la familia Piperaceae (27.3%), gracias a su gran abundancia relativa; seguida por Myrtaceae (13.2%) que, a pesar de presentar una abundancia relativamente baja, se destacó por presentar el valor de dominancia más alto para esta categoría; después Salicaceae (9.3%) y Solanaceae (8.5%) que resaltan principalmente por su abundancia (Figura 6).

Para los bosques de 30 años se observaron valores de IVI más equitativos; Myrtaceae (11.3%), Moraceae (10.2%) y Euphorbiaceae (9.8%) con una gran dominancia relativa, seguidas por las familias con mayor abundancia: Primulaceae (9.3%) y Melastomataceae (8.6%), esta última presentando la mayor frecuencia relativa para esta categoría (Figura 6).

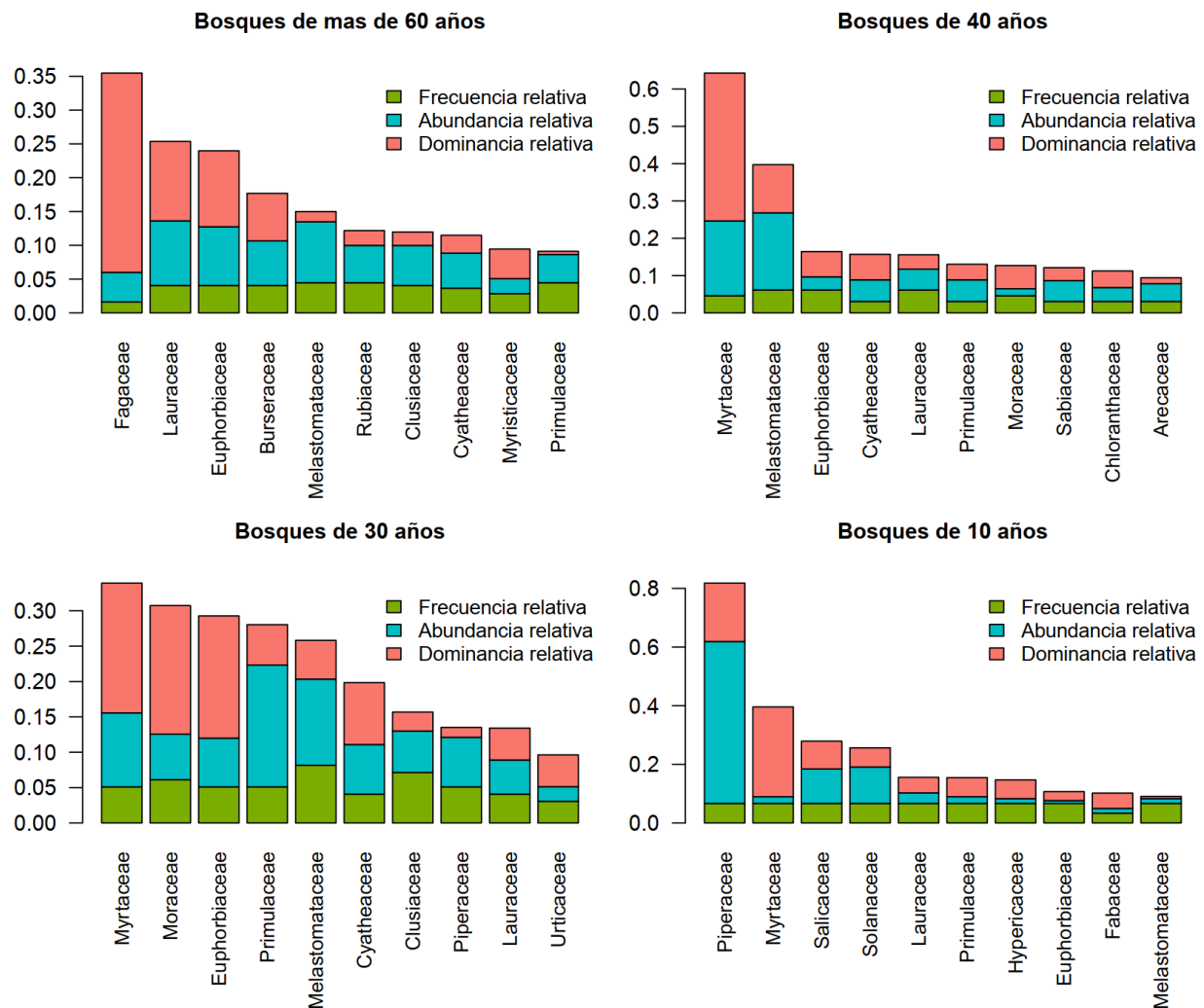
En los bosques secundarios de 40 años, las familias con mayor importancia ecológica fueron Myrtaceae (21.4%), gracias a su gran dominancia relativa y Melastomataceae (13.2%), principalmente por su abundancia y frecuencia relativa respecto a las demás, seguida por Euphorbiaceae (5.5%), con una frecuencia igual a la anterior, pero con una abundancia y dominancia relativa muy inferior (Figura 6).

Finalmente, para los bosques conservados de más de 60 años se resalta mejor la abundancia y dominancia relativa que presentaron las familias Lauraceae (8.5%), Euphorbiaceae

(8%) y Burseraceae (5.9%) respecto a la gran dominancia de la familia Fagaceae (11.8%), así como Melastomataceae (5%), Rubiaceae (4.1%) y Clusiaceae (4%), que obtuvieron los mayores valores en abundancia y frecuencia relativa (Figura 4).

Figura 6

Índice de Valor de Importancia (IVI) por familias para cada una de las categorías de sucesión



Nota. Gráficos de barras que representan los valores del IVI de las primeras 10 familias para cada categoría sucesional. La escala del valor del IVI se presenta como la sumatoria de los valores absolutos de frecuencia, abundancia y dominancia relativa; el IVI en porcentaje se puede apreciar en los Apéndices K, L, M, N.

3.3 Especies Indicadoras

Se pueden apreciar las especies indicadoras que están significativamente asociadas (valor de $p < 0.05$) a cada tipo de bosque en diferente estado sucesional (Tabla 1).

Para los bosques de 10 años se evidencian siete especies indicadoras fuertemente asociadas a este grupo, de las cuales las primeras cinco (*Banara guianensis*, *Cestrum schlechtendahlia*, Lauraceae sp10, *Solanum aphyodendron* y *Urera caracasana*.) se encuentran exclusivamente (Componente A = 1) y en todos los sitios de muestreo de este grupo (Componente B = 1); las dos especies restantes, *Piper aduncum* y *Piper crassinervium*, aunque están presentes en todos los sitios de muestreo de bosques secundarios de 10 años (B = 1), no están restringidas a estos (A = 0.99 y 0.95, respectivamente), lo que indica que dichas especies se encuentran registradas también en bosques con un estado sucesional más avanzado .

En los bosques de 30 años las dos especies indicadoras *Baccharis nitida* y *Ficus aff. citrifolia*, obtuvieron estadísticos más bajos, ya que, aunque se registraron solo en los sitios pertenecientes a este grupo (A = 1), no se encontraron en todas las parcelas asociadas a esta categoría, registrándose solo en la mitad de estas (B = 0.5).

En los bosques de 40 años la especie indicadora con mayor valor fue *Beilschmiedia towarensis*, encontrándose en la mayoría de parcelas de este grupo (B=0.75) y ampliamente restringida a este, pero no en su totalidad (A=0.96); las especies exclusivas en esta categoría (A=1): *Hampea thespesioides*, y las morfoespecies *Inga* sp6 y *Myrcia* sp1 no se registraron en todas las parcelas de esta categoría (B = 0.5); así como las especies restantes, *Myrcia cf. splendens*, *Bactris setulosa* y *Miconia trinervia*, las cuales tampoco se encuentran exclusivamente en esta categoría (A < 1).

Finalmente, para los bosques de más de 60 años, la especie indicadora *Arawakia* cf. *oblanceolata* se asoció fuerte y exclusivamente dentro de esta categoría (A=1), sin embargo, no se registró en todas las parcelas que hacen parte de este grupo (B = 0.66).

Tabla 1

Listas de especies indicadoras asociadas a cada tipo de bosque en diferente estado sucesional

Grupos	Especies	Componente			
		Componente A	B	Estadístico	Valor de p
Bosques de 10 años	<i>Banara guianensis</i>	1	1	1	0,004
	<i>Cestrum schlechtendahlia</i>	1	1	1	0,004
	<i>Lauraceae</i> sp10	1	1	1	0,004
	<i>Solanum aphyodendron</i>	1	1	1	0,004
	<i>Urera caracasana</i>	1	1	1	0,004
	<i>Piper aduncum</i>	0,9884	1	0,994	0,003
	<i>Piper crassinervium</i>	0,9524	1	0,976	0,003
Bosques de 30 años	<i>Baccharis nitida</i>	1	0,5	0,707	0,04
	<i>Ficus</i> aff. <i>citrifolia</i>	1	0,5	0,707	0,027
Bosques de 40 años	<i>Beilschmiedia towarensis</i>	0,9565	0,75	0,847	0,013
	<i>Hampea thespesioides</i>	1	0,5	0,707	0,013
	<i>Inga</i> sp6	1	0,5	0,707	0,02
	<i>Myrcia</i> sp1	1	0,5	0,707	0,014
	<i>Myrcia</i> cf. <i>splendens</i>	0,973	0,5	0,697	0,016
	<i>Bactris setulosa</i>	0,965	0,5	0,695	0,044
	<i>Miconia trinervia</i>	0,913	0,5	0,676	0,02
Bosques de más de 60 años	<i>Arawakia</i> cf. <i>oblanceolata</i>	1	0,6667	0,816	0,035

Nota. Se aprecian los valores para cada componente A y B; el valor del indicador que señala la fuerza de relación de la especie encontrada con el grupo de sitios; y el valor de p, que evidencia la significancia del análisis efectuado.

4. Discusión

La diversidad, riqueza, composición y estructura de las especies varían a lo largo de las etapas de sucesión que se presentan dentro de una cobertura vegetal. La conformación de estas características y la trayectoria de la sucesión dependerán en gran medida de diferentes factores específicos, entre los más importantes; el uso del suelo y la magnitud de la perturbación que tuvieron lugar en los sitios previo a la colonización vegetal, así como la disponibilidad de recursos tanto bióticos como abióticos adyacentes a estos.

Se pudo evidenciar entonces que los bosques en sucesión temprana presentan una riqueza y diversidad de especies muy baja, caracterizada por una marcada abundancia de individuos jóvenes y la predominancia de unas pocas especies pioneras del tipo heliófitas, principalmente efímeras; al avanzar en el tiempo, en los bosques en sucesión intermedia, la riqueza y la diversidad de especies comienzan a incrementar, con una predominancia de especies del tipo heliófitas durables y con la presencia de algunas especies esciófitas que ayudan a la formación de un dosel arbóreo cerrado; finalmente, en los bosques con una sucesión avanzada, la riqueza y la diversidad de especies aumenta de manera drástica llegando a presentar valores muy similares a los de bosques maduros primarios, donde predominan las especies del tipo esciófitas, de crecimiento más lento y maderas más duras, algunas de gran porte con árboles emergentes del dosel que presentan una mayor acumulación de nutrientes y biomasa.

4.1 Composición y Estructura

4.1.1 *Disimilitud en la composición florística*

Como se mencionó en los resultados, la composición florística no presenta un gradiente claro que derive directamente de las categorías sucesionales establecidas. Es decir, que aunque la

composición pueda ser en parte un producto de factores como la edad del bosque, parece estar más influenciada por otros factores tales como, las condiciones climáticas y edáficas de cada sitio en particular. Ya que el estudio se realizó en el sector norte de la serranía, pero los sitios de muestreo se ubicaron en ambas vertientes, las cuales presentan características climáticas contrastantes, siendo la vertiente occidental más húmeda y presentando una mayor tasa de precipitación respecto a la vertiente oriental (Olaya *et al.*, 2010; Moreno & Tinjaca, 2018), lo cual puede llegar a ser un factor de influencia mucho más crítico en la composición florística de los sitios (Plata-Castro, 2022). Por ende, no se observa un patrón claro que pueda identificar la trayectoria sucesional en la composición de especies vegetales en toda el área estudiada.

Se podría indicar entonces, que la colonización de especies que ocurre luego de la perturbación y que da como resultado la composición florística actual de estos bosques, puede variar de forma relevante en función de una gran cantidad de factores que cambian de manera independiente; tales como la magnitud y el tipo de intervención, o la misma ubicación geográfica de los sitios la cual determinará a su vez los factores de clima y suelo que influenciarán en la composición florística actual de los sitios, dando como resultado unas trayectorias sucesionales particulares y diferentes (Martínez-Ramos, 1985; Guariguata & Ostertag, 2002; Plata-Castro, 2022).

4.1.2 Estructura horizontal

En general, las distribuciones de los DAP muestran claramente que la mayoría de los individuos se concentran en valores inferiores a los 10 cm, disminuyendo la frecuencia de estos a medida que aumenta el valor en el diámetro, es decir mayor cantidad de individuos jóvenes respecto a individuos longevos en cada categoría sucesional; lo cual coincide con lo encontrado en otros estudios llevados a cabo en diferentes formaciones vegetales (Cantillo-H *et al.*, 2004;

Dueñas *et al.*, 2007; Bohórquez *et al.*, 2012; Rodríguez *et al.*, 2014; Cortés-Ballén *et al.*, 2020; Duque-Castrillón & Sierra-Giraldo, 2022; Alvarado-Reyes *et al.*, 2024), y que se puede considerar como un comportamiento común en los bosques naturales con un buen estado de desarrollo, ya que con el tiempo estos individuos aumentarán su diámetro, es decir, crecerán, asegurando la viabilidad de las poblaciones de especies (Lamprecht, 1990). En síntesis, este patrón indica que en los sitios de estudio se está llevando a cabo un proceso sucesional con regeneración activa de individuos; considerado como un factor sustancial a la hora de garantizar la futura diversidad, dinámica y productividad de los bosques (Grubb, 1977; Hartshorn, 1980).

Así, se puede evidenciar como en los bosques de 10 años se concentra el mayor reservorio de individuos jóvenes en comparación a los estados sucesionales más avanzados. También, que los bosques de 30 años presentan similitud en la estructura diamétrica en comparación con los bosques conservados de más de 60 años, evidenciando que estos bosques secundarios pueden incrementar su nivel de semejanza estructural con los bosques primarios a medida que aumenta su longevidad (Saldarriaga *et al.*, 1988; Aide *et al.*, 1996). Es decir, que en solo 30 años los bosques tropicales en sucesión secundaria pueden llegar a acercarse a la estructura de un bosque conservado, sin embargo, como se evidencio en los resultados anteriores no necesariamente asemejan su composición florística.

Es importante señalar aquí que los bosques secundarios de 40 años obtuvieron un porcentaje mayor de elementos fustales ($DAP > 10$ cm) en comparación con los bosques conservados de más de 60 años, algo que podría ser contradictorio, ya que se espera que en los bosques de mayor edad se encuentre un promedio más elevado del valor de DAP debido a la madurez de sus individuos. Sin embargo, este patrón de distribución en el DAP podría ser explicado al tener en cuenta que la categoría de bosques de 40 años presenta un sesgo muestral,

ya que esta categoría se definió agrupando dos sitios de muestreo ubicados en bosques con una edad real estimada en 35 años y dos sitios ubicados en bosques con una edad de 45 años, resultando en un total de cuatro (4) parcelas para esta categoría. Por lo tanto, este bajo número muestral dentro de esta categoría donde solo se registraron 484 individuos, en comparación con los bosques conservados donde se registraron 1487 individuos, puede estar afectando este promedio del DAP que se observa en los resultados, ya que como se constató, la gran mayoría de individuos que se registraron tienden a poseer un valor del DAP inferior a los 10 cm, lo cual influye en la distribución del promedio del DAP que se observa para cada categoría sucesional.

Para los bosques secundarios, se pudo evidenciar que las especies con el mayor valor del IVI se caracterizan por ser especies del tipo heliófitas, en contraste con los bosques conservados donde la mayor importancia ecológica la obtienen especies del tipo esciófitas.

Las plantas heliófitas suelen ser especies intolerantes a la sombra, de crecimiento rápido y eficiencia de reproducción caracterizada por una producción abundante de semillas, por lo cual suelen ser aptas para la colonización de espacios abiertos al desarrollarse mejor en condiciones con altos niveles de luz; en contraste con especies del tipo esciófitas, que son aquellas especies que suelen presentar un crecimiento más lento que las heliófitas, con semillas y plántulas de tamaño mediano a grande y que son principalmente tolerantes a la sombra, aunque pueden llegar a aumentar su crecimiento como reacción a la apertura del dosel (Finegan, 1993; Finegan & Delgado, 1997, como se citó en Louman *et al.*, 2001). Se ha reportado que las especies del tipo heliófitas durables suelen encontrarse en mayor proporción que las esciófitas en áreas perturbadas y bosques secundarios en distintas etapas de sucesión, en comparación con los bosques primarios donde resalta la abundancia principalmente de las especies tolerantes a la sombra (Morales-Salazar *et al.*, 2013). Sin embargo, también se ha reportado que las heliófitas

durables pueden llegar a ser predominantes independientemente de la longevidad de los bosques e inclusive siendo más abundantes que las esciófitas en los bosques maduros (Sánchez *et al.*, 2007); ya que pueden establecerse bajo el dosel arbóreo, pero con necesarios requerimientos de claros que faciliten la entrada de la luz al suelo y favorezcan su crecimiento y desarrollo (Hartshorn, 1980).

Así, se puede observar que en los bosques de 10 años la mayor importancia ecológica la obtiene la especie *Piper aduncum*, una especie heliófita efímera; seguida por las especies heliófitas durables *Calycolpus moritzianus*, *Banara guianensis* y *Cestrum schlechtendahlia*. Para los bosques de 30 y 40 años se observa la predominancia de heliófitas durables como *C. moritzianus*, *Myrsine coriacea*, *M. latifolia*, *Miconia dodecandra*, *M. prasina*, *Ficus* aff. *citrifolia*, entre otras; junto a elementos que pueden ser especies consideradas tanto heliófitas durables como esciófitas, tales como *Conceveiba pleiostemona*, *Beilschmiedia towarensis* y *Meliosma occidentalis*. Finalmente, en los bosques de más de 60 años, la mayor importancia ecológica la obtienen principalmente especies del tipo esciófitas como *Trigonobalanus excelsa*, *Componeura* aff. *capitellata*, *Protium stevensonii* y *Arawakia* cf. *oblanceolata*, entre otras.

Esto se ve reflejado a su vez en la importancia ecológica de las familias para cada categoría sucesional, donde en los bosques secundarios predominan familias tales como Piperaceae, Myrtaceae, Melastomataceae, Moraceae, Euphorbiaceae y Primulaceae. Y en los bosques conservados principalmente las familias Fagaceae, Lauraceae, Euphorbiaceae, Burseraceae, Melastomataceae y Rubiaceae, presentando coincidencias con algunos estudios realizados en bosques andinos con elevaciones similares (Galindo-T *et al.*, 2003; Alvarado-Reyes *et al.*, 2024). Cabe destacar aquí a la familia Lauraceae, una familia muy valiosa la cual se presentó como la segunda con mayor importancia ecológica para los bosques conservados, con

unos valores de frecuencia, abundancia y dominancia relativa más equitativos, y siendo la familia con la mayor riqueza de especies de todo el estudio. Destacando los registros de dos especies maderables importantes en la región; *Licaria cannella*, conocida localmente como “Chaparro”, y *Caryodaphnopsis yariguiensis*, “Panelo” o “Panela quemada”, una especie recién descrita para la ciencia. Dichas especies están representadas solo por unos pocos individuos juveniles que se encontraron en los bosques conservados de Varsovia y Chanchón, ya que muy seguramente debido a la excesiva entresaca de sus individuos, ya no son tan dominantes en los bosques de la región.

Al observar detalladamente las especies con mayor importancia ecológica, resalta el hecho de que para cada categoría sucesional se presenta una o dos especies muy predominantes por sobre las demás, ya sea por sus abundancias, sus dominancias (área basal) o por el conjunto de ambos parámetros; más no por su frecuencia relativa, indicando una alta diversidad beta por recambio de especies. Se tiene entonces que, para los bosques secundarios de 10, 30 y 40 años, la especie *Calycolpus moritzianus* resalta por su marcada concurrencia, gracias a que sus individuos fueron mucho más dominantes y abundantes respecto a los individuos de las demás especies presentes, siendo superada solo en los bosques de 10 años por la gran abundancia que registró la especie *Piper aduncum* en estos sitios. Este patrón concuerda con lo reportado por Quirós y Finegan (1996) quienes apuntan que, en los bosques secundarios con una edad superior a los 15 años, se suele presentar la dominancia de una o un grupo pequeño de especies del tipo heliófitas durables.

Calycolpus moritzianus, conocida comúnmente como “Arrayán”, es una especie endémica del norte de Sudamérica registrada solo para los países de Colombia, Venezuela y Ecuador; puede alcanzar los 10 m de altura y florecer durante todo el año, produciendo unos

frutos de tipo baya de aproximadamente 2 cm que pueden contener numerosas semillas, las cuales son muy apetecidas por la fauna local, principalmente las aves pero también por mamíferos herbívoros de gran importancia para el ecosistema como lo es el “Oso de Anteojos” (*Tremarctos ornatus*) que consumen sus frutos y favorecen su dispersión (Cardona *et al.*, 2011; WFO, 2024). Por sus características y lo observado en campo esta especie se puede considerar como una heliófita durable, que puede colonizar rápidamente los espacios abiertos de áreas perturbadas. Se le han reportado usos como cercas vivas, fuente de madera y combustible (García & Suárez, 2008, como se citó en Hernández-Contreras *et al.*, 2020) y también otros usos importantes como el artesanal, alimenticio y medicinal (Ariza *et al.*, 2010), concordando con algunos de los usos que se le da en la zona de estudio, como madera para leña y estacones para cercas.

La especie con mayor importancia ecológica para los bosques de más de 60 años, *Trigonobalanus excelsa*, resalta principalmente por su gran dominancia y poca frecuencia relativa, ya que solo se registró en dos (2) de los 12 sitios de muestreo establecidos para los bosques conservados; razón por la cual, aunque es una especie exclusiva para los bosques conservados, no obtuvo un valor significativo en el análisis de especies indicadoras. En estos sitios se hallaron varios individuos de gran porte pertenecientes a esta especie, con unos diámetros que superaron inclusive el metro de grosor, ostentando la mayor área basal de todo el estudio, pero con unas abundancias y frecuencias relativas muy bajas, lo cual es evidente en la distribución de sus valores para cada parámetro del IVI. Cabe resaltar que no se registraron individuos de diámetro pequeño para esta especie, indicando que no hay una regeneración natural del “Roble Negro” dentro de los sitios de muestreo; este patrón se refuerza con los comentarios que se obtuvieron in situ por parte del señor don Edgardo (dueño del predio donde

se establecieron las 4 parcelas de bosques conservados para Chanchón); quien nos comentó que esta población de roble se salvó de la explotación gracias a que él le compró a su padre el parche de bosque donde están ubicados, asegurando que en la región se ha explotado mucho esta especie y que los individuos que no se talaron fue porque “estaban huecos en el centro, por pudrición, y no valía la pena cortarlos”, lo cual fue constatado en campo al momento de realizar las respectivas mediciones. Cabe destacar también, que el censo de los individuos de esta especie endémica para Colombia, representa un nuevo registro y una ampliación en su rango de distribución tanto para el departamento de Santander, como para el país.

En síntesis, los patrones estructurales y de composición que se observan aquí recalcan la importancia del uso del suelo, y la influencia de factores abióticos como el clima y las condiciones edáficas del sitio, como elementos determinantes de la trayectoria de sucesión; ya que la sucesión secundaria es un proceso que se ve influido por factores probabilísticos, por la biología de las especies y sus interacciones con plantas y animales, y por los componentes tanto bióticos (vegetación) como abióticos (clima, tipo de suelo) de la zona, que a la final determinaran el tipo de composición y estructura florística que se tengan en determinada etapa de sucesión (Guariguata & Ostertag, 2002). En este caso, observando un patrón de alta diversidad beta entre los sitios de muestreo, indicando que la sucesión ecológica es altamente variable en este sector de La Serranía de Los Yariquíes y no sigue un patrón común para todos los sitios.

4.2 Especies Indicadoras

Las especies indicadoras obtienen su Valor del Indicador tomando en cuenta los componentes A y B, que reflejan la especificidad y fidelidad de dichas especies en relación con los grupos de sitios establecidos, es decir, que es una medida de las especies ampliamente restringidas para cada grupo de sitios, en este caso, las categorías sucesionales. Así, al analizar

en detalle las características de las especies seleccionadas para cada categoría sucesional se puede encontrar que:

Para los bosques de 10 años las especies exclusivas *B. guianensis*, *C. schlechtendahlia*, *S. aphyodendron* y *U. caracasana*, se caracterizan por ser arbustos o pequeños árboles que en promedio pueden alcanzar de 10 a 15 m de altura, así como por poseer numerosos frutos pequeños de tipo baya con numerosas semillas que facilitan su dispersión en el ambiente (The World Flora Online [WFO], 2024). Las especies *P. aduncum* y *P. crassinervium*, caracterizadas también por ser arbustos que rara vez superan los 5 m de altura, de frutos pequeños y consideradas plantas pioneras que suelen ser comunes en sitios perturbados con vegetación secundaria (Higuera *et al.*, 2014; WFO, 2024); obtuvieron altos valores de exclusividad para esta categoría sucesional, sin embargo, se pudieron registrar también, aunque con una abundancia mucho menor en las demás categorías sucesionales de bosques de 30, 40 y más de 60 años. Finalmente, se resalta la morfoespecie exclusiva Lauraceae sp10, la cual hace parte de una familia que se caracteriza por poseer especies de gran porte, crecimiento lento y frutos medianos a grandes, sin embargo, al no tener una resolución taxonómica clara a nivel de especie o género se dificulta su descripción. La mayoría de estas especies indicadoras reflejan características propias de plantas del tipo heliófitas, tanto efímeras como durables, que suelen ser pioneras en la colonización de los sitios perturbados. Cabe resaltar aquí, que la alta especificidad de estas especies indicadoras también puede estar influenciada por el hecho de que solo se establecieron dos sitios de muestreo para esta categoría, por lo cual se hace necesario ampliar la cobertura de estos tipos de bosques que representen mejor un estado de sucesión temprana.

En los bosques de 30 años, las especies indicadoras *B. nitida* y *F. aff. citrifolia*, obtuvieron valores de indicador significativos, pero relativamente bajos debido a que solo se

registraron en la mitad de los sitios de muestreo correspondientes a esta categoría; *B. nitida* se registró solo para los sitios correspondientes a la localidad de Santa Rita y *F. aff. citrifolia* solo para los de la localidad de Varsovia. En cuanto a sus características, *B. nitida* hace parte de un género que incluye arbustos dioicos, que pueden producir numerosos frutos que no superan los 5 mm de largo, y vienen acompañados por un vilano de numerosas cerdas libres que le ayudan en la dispersión mediada por el viento (Singh, 2010); algunas especies dentro de este género han sido reportadas en caracterizaciones de bosques secundarios con regeneración natural (Argotty & Collazos, 2001). Por su parte *F. aff. citrifolia* hace parte de un grupo de plantas que pueden crecer como árboles o arbustos, terrestres o hemiepífitos sobre otros árboles y florecer durante todo el año, en general, con una abundante fructificación, son especies que se desarrollan frecuentemente dentro de áreas perturbadas (WFO, 2024); y en este caso la especie *F. aff. citrifolia* ha sido reportada en caracterizaciones de bosques secundarios con un promedio de 15 a 30 años (Vargas, 2012). Con estas características, este par de especies podrían ser consideradas como heliófitas durables, propias de bosques secundarios en estado de sucesión avanzada.

Para los bosques de 40 años, la especie indicadora con mayor valor de indicador fue *B. towarensis*, con gran abundancia para tres de los cuatro sitios de muestreo pertenecientes a esta categoría sucesional; sin embargo, no se encuentra totalmente restringida a esta ya que cuenta con registros, aunque en menor medida, dentro de sitios de muestreo que corresponden a la categoría de bosques de más de 60 años, tanto en la localidad de Chanchón como de Santa Rita. Esta especie se presenta como un árbol de gran porte que puede alcanzar los 30 m de altura y desarrollar unos frutos ovoides que pueden llegar a los 4 cm de largo (WFO, 2024), por lo que se puede considerar una especie del tipo esciófita o heliófita durable. La siguiente especie indicadora *Hampea thespesioides*, junto a las morfoespecies *Inga* sp6 y *Myrcia* sp1, se

encuentran de forma exclusiva para esta categoría, sin embargo, solo se registraron en la mitad de los sitios de muestreo. *H. thespesioides* es una especie endémica de Colombia, y este representa el primer registro para el departamento de Santander, ampliando su distribución conocida en el país (Bernal *et al.*, 2016). Esta especie se caracteriza por ser un árbol que puede alcanzar los 15 m de altura, sus frutos son cápsulas globosas y leñosas, que pueden contener hasta 12 semillas, llegando a ser muy común al interior de rastrojos altos y bosques secundarios (Higuita *et al.*, 2014), por lo cual puede ser considerada como una especie del tipo heliófita efímera o durable. Las siguientes especies *Myrcia cf. splendens*, *Bactris setulosa* y *Miconia trinervia*, se encontraron solo en la mitad de los sitios de muestreo de esta categoría, y a parte se registraron también dentro de los bosques conservados de Chanchón, en este caso con una abundancia de uno a dos individuos; *B. setulosa* registró también un individuo dentro de los bosques secundarios de 30 años de la localidad de Varsovia. Estas especies pueden ser catalogadas también como especies heliófitas, al reunir características tales como ser árboles que rara vez superan los 15 m de altura, con frutos carnosos en general pequeños (de menos de 1 cm) que pueden ser fácilmente dispersados por la fauna local (WFO, 2024). Algunas especies pertenecientes a los géneros *Myrcia* y *Miconia* han sido reportadas con frecuencia en estudios de composición y estructura de bosques secundarios andinos (Argotty & Collazos, 2001; Tepán & Toledo, 2016; Fuel, 2020).

Finalmente, para los bosques conservados de más de 60 años, la especie indicadora *Arawakia cf. oblanceolata*, se encontró de manera exclusiva y presentó la mayor abundancia de individuos dentro de esta categoría. Sin embargo, solo se registró en las localidades que corresponden a la vertiente más húmeda de la serranía, es decir, la occidental (Chanchón y Varsovia), en contraste con la vertiente oriental, en la localidad de Santa Rita, donde no se

registró ningún individuo. Esta especie hace parte de un género descrito recientemente, escindido de *Tovomita*, que se caracteriza por presentar árboles o arbustos que crecen usualmente en las tierras altas de los Andes y el Escudo guayanés; sus frutos son unas cápsulas carnosas de color rojo violáceo de más o menos 6 cm de largo, y contienen de 5 a 6 semillas cubiertas por un llamativo arilo naranja (Marinho *et al.*, 2019). Según las observaciones en campo y este análisis, esta especie indicadora del tipo esciófita, propia del sotobosque, es una especie que podría dar cuenta del estado de conservación de los bosques al presentar una sensibilidad muy alta a las perturbaciones, teniendo en cuenta su exclusividad y gran abundancia en los bosques maduros de más de 60 años, y a su nulo registro en las áreas correspondientes a los bosques secundarios.

En resumen, se puede apreciar una correlación entre los resultados obtenidos de las especies indicadoras con los obtenidos en el análisis estructural (IVI); donde se evidencia que la mayoría de las especies indicadoras se encuentran dentro de las 10 primeras especies con mayor importancia ecológica para cada categoría sucesional; y que las especies con el mayor valor del IVI, junto a las indicadoras para los bosques secundarios de 10, 30 y 40 años son especies pioneras del tipo heliófitas que se caracterizan por colonizar sitios perturbados, y las cuales se encargan de crear las condiciones adecuadas, para que especies tardías del tipo esciófitas, se puedan ir estableciendo con el paso del tiempo a medida que avanza la sucesión.

Se constató también que la diversidad y la estructura de los bosques secundarios tiende a incrementar a medida que avanza la sucesión, aumentando su similitud respecto a los bosques conservados. Sin embargo, la composición de especies no evidenció una clara diferenciación entre las categorías sucesionales, ya que existe un marcado recambio de especies entre las dos vertientes de la serranía, sugiriendo que se debe entender la sucesión en función de las condiciones climáticas y edáficas de cada sector en particular.

Finalmente, teniendo en cuenta los resultados obtenidos en diversidad, composición y estructura, cabe señalar que la separación de las categorías de los bosques de 30 y 40 años no fue realmente necesaria, ya que, aunque esta división se realizó con el objetivo de detallar un mayor gradiente de los diferentes estados de sucesión; la naturaleza de los datos y los resultados obtenidos evidenciaron que no hay diferencias significativas entre estas dos categorías sucesionales y por lo tanto se pudieron haber agrupado dentro de una sola categoría y ser así comparada con el estado de sucesión temprana de los bosques de 10 años y la sucesión avanzada de los bosques conservados de más de 60 años.

5. Conclusiones

Se demostró que la riqueza y la diversidad de especies, así como la estructura en el DAP incrementan en medida del avance de la sucesión ecológica en los bosques secundarios andinos de la zona norte de la Serranía de Los Yariguíes.

Se constató que las especies más representativas dentro de cada categoría sucesional, relacionan su predominancia y exclusividad dado sus requerimientos de luz y sus características de crecimiento, desarrollo y dispersión.

Finalmente se evidenció que la composición florística no se corresponde directamente con la edad de los bosques, ya que esta puede variar en función de factores más influyentes como el clima y las características del suelo, particulares de cada localidad.

6. Recomendaciones

Se sugiere ampliar la recopilación de datos que ayuden a establecer una determinación más clara de todos los factores que influyen en la sucesión secundaria; disponer de una mayor cantidad de sitios de muestreo, en lo posible, con unidades muestrales equitativas para cada categoría sucesional que se pueda entablar. También, complementar con estudios dendrocronológicos que puedan ayudar a establecer de manera más clara las edades de los bosques, generando unas categorías más detalladas y con mejor resolución, teniendo siempre en cuenta, que los procesos de sucesión secundaria se desarrollan de manera continua y gradual. Finalmente, teniendo en cuenta la alta diversidad beta y las condiciones abióticas contrastantes entre las vertientes, se sugiere realizar estudios de sucesión ecológica para cada vertiente o localidad en particular, de esta manera se podría obtener una mejor comprensión de la sucesión, sobre todo en la trayectoria de la composición florística.

Referencias Bibliográficas

- Aguilar-Cano, J., Mendoza-Cifuentes, H., & Ayala-Joya, M. (2018). Dos nuevas especies de árboles molinillo (Magnolia: Magnoliaceae) de la Serranía de los Yarigués, departamento de Santander, Colombia. *Biota Colombiana*, 19, 29-44.
- Aide, T.M., Zimmerman, J.K., Rosario, M., & Marcano, H. (1996). Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in Northeastern Puerto Rico. *Biotropica*, 28(4), 537-548. <https://doi.org/10.2307/2389095>
- Alvarado-Reyes, A. J., Rosero-Lasprilla, L., & Jara-Muñoz, O. A. (2024). Estructura y composición florística de un bosque subandino en Togüí (Boyacá, Colombia). *Biota Colombiana*, 25, e1202. <https://doi.org/10.21068/2539200X.1202>
- Argotty, F., & Collazos, A. (2001). *Composición florística y estructura del bosque secundario, Granja Botana, Universidad de Nariño. Pasto*. [Tesis de grado, Universidad de Nariño]. <https://sired.udenar.edu.co/14101/>
- Ariza Cortés, W., Huertas García, C., Hernández Ortiz, A., Geltvez Bernal, J., González Rodríguez, J., & López Gutiérrez, L. (2010). Caracterización y usos tradicionales de productos forestales no maderables (Pfnm) en el corredor de conservación Guantiva – La Rusia – Iguaque. *Colombia Forestal*, 13(1), 117-140. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2010.1.a05>
- Bernal, R. G., Gradstein, S. R., & Celis M. (2016). *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia*. (Vol. 1 y 2). Editorial Universidad Nacional de Colombia
- Bohórquez, A. F., Sanín, D., y Silva, N. W. (2012). Estructura y composición arbórea de los bosques del diablo (San Félix, Salamina, Caldas), selva altoandina de la cordillera central

- colombiana. *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural*, 16(2), 39-52. <https://revistasojs.ucaldas.edu.co/index.php/boletincientifico/article/view/4544>
- Cantillo-H, E. E., Rodríguez-R, K. J., y Avella-M, E. A. (2004). Diversidad y caracterización florística estructural de la vegetación arbórea en la Reserva Forestal Carpatos (Guasca Cundinamarca). *Colombia forestal*, 8(17), 5-21. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2004.1.a01>
- Cardona, F., Higuira, H., Gómez, S., & Roldán F. (2011). *Flora de Embalses, Centrales Hidroeléctricas de ISAGEN en el Oriente Antioqueño San Carlos, Jaguas y Calderas. Guía Ilustrada*. ISAGEN - Universidad de Antioquia, Herbario Universidad de Antioquia.
- Céspedes-Prada, C., Solano-Gutiérrez, C., Duarte-Sánchez, I. & Cogollo-Calderón, A.M. (Eds.), 2020. *Restauración ecológica de la zona Norte del Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes*. La Imprenta Editores S. A.
- Chang, C. C., & Turner, B. L. (2019). Ecological succession in a changing world. *Journal of Ecology*, 107(2), 503-509. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13132>
- Corella Hurtado, A. (1996). BREVE HISTORIA DE LA REFORMA AGRARIA EN COLOMBIA. *Revista De Ciencias Agrícolas*, 14(1 y 2). Recuperado a partir de <https://revistas.udenar.edu.co/index.php/rfacia/article/view/1164>
- Cortés-Ballén, L. A., Camacho-Ballesteros, S., & Matoma-Cardona, M. (2020). Estudio de la composición y estructura del bosque andino localizado en Potrero Grande, Chipaque (Colombia). *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 23(1). <https://doi.org/10.31910/rudca.v23.n1.2020.1483>

- De Cáceres, M., & Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, 90, 3566-3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>
- Díaz-Piedrahita, S., & Rodríguez-Cabeza B. V. (2011). Novedades en Asteráceas colombianas-I. *Revista de la Academia Colombiana de ciencias exactas, físicas y naturales*, 35, 411-424.
- Díaz-Piedrahita, S., & Rodríguez-Cabeza B. V. (2012). Novedades en Asteráceas colombianas-II. *Revista de la Academia Colombiana de ciencias exactas, físicas y naturales*, 36, 501-515.
- Donegan, T. M., & Huertas, B. (Eds.). (2005). *Threatened Species of Serranía de los Yariguíes: Final Report. Colombian EBA Project Report Series 5*. Fundación ProAves.
- Dueñas, A., Betancur, J., y Galindo, R. (2007). Estructura y composición florística de un bosque húmedo tropical del Parque Nacional Natural Catatumbo Barí, Colombia. *Colombia forestal*, 10(20), 26-39. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2007.1.a02>
- Dufrene, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3), 345-366. <https://doi.org/10.2307/2963459>
- Duque-Castrillón, C. A., & Sierra-Giraldo, J. A. (2022). Estructura y diversidad florística de dos bosques andinos en el Resguardo Indígena Nuestra Señora Candelaria de La Montaña (Riosucio, Caldas, Colombia). *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat. Univ. Caldas*, 26(2), 13-34. <https://doi.org/10.17151/bccm.2022.26.2.1>
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 487-515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>

- Forero, E., & Romero, C. (2005). *Estudios en leguminosas colombianas*. Academia colombiana de ciencias exactas, físicas y naturales ed. Bogotá.
- Fuel, M. A. (2020). *Estructura y composición florística de un bosque secundario en la microcuena media del río Nangulví*. [Tesis de pregrado, Universidad Técnica del Norte]. <https://repositorio.utn.edu.ec/handle/123456789/10376>
- Galeano, G., & Bernal, R. (2010). *Palmas de Colombia. Guía de campo*. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias-Universidad Nacional de Colombia.
- Galindo-T., R., Betancur, J., y Cadena-M., J. (2003). Estructura y composición florística de cuatro bosques andinos del Santuario de Flora y Fauna Guanentá-Alto río Fonce, cordillera oriental colombiana. *Caldasia*, 25(2), 313-335. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/39393>
- Gentry, A. (1993). *A field guide to the families and genera of woody plants of northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú) with supplementary notes on herbaceous taxa*. The University of Chicago Press.
- Grubb, P. J. (1977). Maintenance of Species- Richness in Plant Communities - Importance of Regeneration Niche. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 52, 107-145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x>
- Guariguata, M.R & Ostertag, R. (2002). Sucesión secundaria. En M.R. Guariguata & G.H. Kattan (Eds.), *Ecología y conservación de bosques neotropicales* (pp. 591-623). Libro Universitario Regional (LUR).
- Gurevitch, J., Scheiner, S. M., & Fox, G. A. (2021). *The Ecology of Plants* (3rd Ed.). Sinauer Associates/Oxford University Press.

- Hartshorn, G. S. (1980). Neotropical Forest Dynamics. *Biotropica*, 12(2), 23-30.
<https://doi.org/10.2307/2388152>
- Hernández-Contreras, D. A., Torres-Torres, F., Figueroa-Lozano, M., Sánchez-Montaña, L. R., Posso-Terranova, A. M., & Muñoz-Flórez, J. E. (2021). Genetic structure and diversity of *Calycolpus moritzianus* (Myrtaceae) in the north-eastern Andes of Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 92, 1-13.
<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2021.92.3635>
- Herrera-Pacheco, M.A. (2023). *Estructura y composición florística de diferentes coberturas vegetales en el sector norte de la Serranía de Los Yariguíes (Santander)*. [Tesis de pregrado, Universidad Industrial de Santander].
<https://noesis.uis.edu.co/handle/20.500.14071/14422>
- Higuita, H. D., Díaz, O., Urrea, L. M., & Cardona, F. (2014). *Guía Ilustrada Flora Cañón del río Porce, Antioquia*. EPM E.S.P. Universidad de Antioquia, Herbario Universidad de Antioquia.
- Hill, M.O. (1973). Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology*, 54, 427-432.
- Hodacova, D., & Prach, K. (2003). Spoil heaps from brown coal mining: technical reclamation versus spontaneous revegetation. *Restoration Ecology*, 11, 385-391.
- Hsieh, T.C., Ma, K.H., & Chao, A. (2016). iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 1451-1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>

- Hurtado, H. (2016). *Los efectos económicos de la actividad comercial impulsada - comerciantes alemanes y el auge de la quina en Santander, 1863-1882 por Geo von Lengerke*. [Tesis de pregrado, Universidad de los Andes]. <http://hdl.handle.net/1992/15600>
- Jara-Muñoz, O. A., & Zabala-Rivera, J. C. (2018). Dos nuevas especies de *Begonia* (Begoniaceae) de la Serranía de los Yariguíes (Santander, Colombia). *Novon: A Journal for Botanical Nomenclature*, 26(4), 355-363.
- Lamprecht, H. (1990). *Silvicultura en los trópicos: los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas; posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido*. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH.
- Lehnert, M., Rodríguez, W., Giraldo, L., & Tejedor, A. (2019). New Additions of Scaly Tree Ferns (Cyatheaceae) to the Flora of Colombia. *American Fern Journal*, 109(2), 77-120.
- León, D. (2012). Camino a Barrancabermeja: antecedentes del proceso de colonización en San Vicente de Chucurí 1864-1900. *Anuario de Historia Regional y de las Fronteras*, 17(2), 255-279.
- López Rivera, E. (2018). Reseña. La economía colombiana del siglo XX: Un recorrido por la historia y sus protagonistas. Carlos Caballero. Penguin Random House, 2016. *Tiempo y economía*, 5(2), 227-231. <https://doi.org/10.21789/24222704.1361>
- Louman, B., Quirós, D., & Nilsson, M. (2001). *Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central*. CATIE.
- Marinho, L. C., Cai, L., Duan, X., Ruhfel, B. R., Fiaschi, P., Amorim, A. M., van den Berg, C., & Davis, C. C. (2019). Plastomes resolve generic limits within tribe Clusiaceae (Clusiaceae) and reveal the new genus *Arawakia*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 134, 142-151. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.02.005>

- Martínez-Ramos, M. (1985). Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En Gómez-Pompa & del Amo (Eds.), *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. (Vol. II, pp. 191-239). Editorial Alhambra.
- Matteucci, S., & Colma, A. (1982). *Metodología para el estudio de la vegetación*. Secretaría de la Organización de los Estados Americanos.
- Mendoza, H., Ramírez, B., & Jiménez, L. C. (2004). *Rubiaceae de Colombia. Guía ilustrada de géneros*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Mendoza-Cifuentes, H., Celis, A., Tovar, E., & González, M. (2020). Lintersemia (Rubiaceae: Condamineae), a new and enigmatic genus from the Magdalena Medio Region of Colombia. *Phytotaxa*, 451(1), 001-020. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.451.1.1>
- Montero, A., & Viales, R. (2015). La teoría del cambio en el paisaje a partir del cambio del uso de la tierra y la cobertura del suelo (enfoque LUCC). Su utilidad para la historia ambiental. *Reflexiones*, 94(2), 25-33. <https://doi.org/10.15517/rr.v94i2.25385>
- Morales-Salazar, M. S., Vílchez-Alvarado, B., Chazdon, R. L., Ortiz-Malavasi, E., & Guevara-Bonilla, M. (2013). Estructura, composición y diversidad vegetal en bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 10(24), 1-13. <https://doi.org/10.18845/rfmk.v10i24.1319>
- Moreno, H., & Tinjaca, Z. (2018). *Plan de Manejo del Parque Nacional Natural Serranía de los Yarigués*. Parques Nacionales Naturales de Colombia.
- Olaya, E., Velosa, R., Rodríguez, A., Bueno, J., & Holguín, L. (2010). *Zonificación Ambiental. Parque Nacional Natural Serranía de los Yarigués*. Unidad de Parques Nacionales Naturales - Grupo Tragsa.

- Palacio, F., Apodaca, M., & Crisci, J. (2020). *Análisis multivariado para datos biológicos: Teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara.
- Pickett, S. T., & White, P. S. (1985). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Inc.
- Plata-Castro, A. (2022). *Efecto de las Condiciones Climáticas en la Composición de las Coberturas Vegetales en el Sector Norte de la Serranía de Los Yariguíes (Santander)*. [Tesis de pregrado, Universidad Industrial de Santander].
<https://noesis.uis.edu.co/handle/20.500.14071/11350>
- Posada-Borda, A. (2022). *Evaluación de un proceso de restauración ecológica en el filo de Santa Lucía, Serranía de los Yariguíes, Santander, Colombia*. [Tesis de pregrado, Universidad Industrial de Santander].
<https://noesis.uis.edu.co/handle/20.500.14071/12073>
- Prach, K., Bartha, S., Joyce, C. B., Pyšek, P., van Diggelen, R., & Wiegand, G. (2001). The Role of Spontaneous Vegetation Succession in Ecosystem Restoration: A Perspective. *Applied Vegetation Science*, 4, 111-114. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2001.tb00241.x>
- Prach, K., & Hobbs, R. J. (2008). Spontaneous succession versus technical reclamation in the restoration of disturbed sites. *Restoration Ecology*, 16, 363-366. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00412.x>
- Prach, K., & Walker, L. R. (2011). Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(3), 119-123. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.12.007>

- Prado-Castillo, L. F., Caro-Melgarejo, D. P., Rincón-Puerta, D. A., Parada-Rendón, J., Morales-Puentes, M. E. (Coord.). (2018). *Caminando entre huellas de Yariguíes: La gente y la ciencia en la gestión temprana de la restauración ecológica del área protegida*. Editorial UPTC. <http://repositorio.uptc.edu.co/handle/001/3899>
- Quirós, D., & Finegan, B. (1996). Manejo en un bosque muy húmedo premontano. Área de demostración e investigación La Tirimbina. En CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza), *Silvicultura y manejo de bosques naturales tropicales: curso intensivo internacional*. (Vol. 2: Estudios de casos, pp. 13-24). CATIE. <https://repositorio.catie.ac.cr/handle/11554/7041>
- R Core Team (2024). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Ricotta C., & Podani J. (2017). On some properties of the Bray-Curtis dissimilarity and their ecological meaning. *Ecological Complexity*, 31, 201-205. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2017.07.003>
- Rodríguez, F. T., Barragán-Romero, J. B., & Esquivel, H. E. (2014). Estructura y composición florística de dos fragmentos de bosques premontanos en el municipio de Villeta, Cundinamarca. *Revista de Ciencias*, 18(2), 39-50. <https://doi.org/10.25100/rc.v18i2.6093>
- Ruiz-Nieto, O. (2018). *Suelos, bosques y biodiversidad. Conflictos ambientales y transformación del paisaje en el municipio de Carmen de Chucurí 1902-2018*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Saldarriaga, J. G., West, D. C., Tharp, M. L., & Uhl, C. (1988). Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology*, 76(4), 938-958. <https://doi.org/10.2307/2260625>

- Sánchez, O., Islebe, G. A., & Valdez-Hernández, M. (2007). Flora arbórea y caracterización de gremios ecológicos en distintos estados sucesionales de la selva mediana de Quintana Roo. *Foresta Veracruzana*, 9(2), 17-26.
<https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=49790203>
- Serrano, J. E. (2013). Industria y ciudad. Crecimiento urbano de Barrancabermeja, 1926–1936. *Anuario De Historia Regional Y De Las Fronteras*, 18(1), 127-143.
<https://revistas.uis.edu.co/index.php/anuariohistoria/article/view/3415>
- Singh, G. (2010). *Plant Systematics: An Integrated approach*. (3rd. Ed.). Science Publishers.
- Tepán, B. V., & Toledo, C. A. (2016). *Diversidad y estructura en bosques secundarios andinos del cantón Cuenca, provincia del Azuay*. [Tesis de pregrado, Universidad de Cuenca]
<https://dspace.ucuenca.edu.ec/handle/123456789/26203>
- Vargas, L. (2012). *Análisis de una cronosecuencia de Bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica*. [Tesis de Licenciatura, Instituto Tecnológico de Costa Rica].
<https://hdl.handle.net/2238/3004>
- Walker, L. R., & del Moral, R. (2009). Lessons from primary succession for restoration of severely damaged habitats. *Applied Vegetation Science*, 12, 55-67.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2009.01002.x>
- Walker, L. R., Velázquez, E., & Shiels, A. B. (2009). Applying lessons from ecological succession to the restoration of landslides. *Plant Soil*, 324, 157-168.
<https://doi.org/10.1007/s11104-008-9864-1>
- Wilcove, D. S., McLellan, C. H., & Dobson, A. P. (1986). Habitat fragmentation in the temperate zone. En M. E. Soulé (Eds.), *Conservation biology: science of scarcity and diversity* (pp. 237-256). Sinauer Associates, Inc.

- World Flora Online. (31 de agosto de 2024). *Bactris setulosa* H.Karst. Publicado en internet:
<http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-0000309300>
- World Flora Online. (31 de agosto de 2024). *Banara guianensis* Aubl. Publicado en internet:
<http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-0000921288>.
- World Flora Online. (31 de agosto de 2024). *Beilschmiedia towarensis* (Klotzsch & H.Karst. ex Meisn.) Sachiko Nishida. Publicado en internet:
<http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-0000562134>
- World Flora Online. (6 de septiembre de 2024). *Calycolpus moritzianus* (O.Berg) Burret. Publicado en internet: <http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-0000781846>
- World Flora Online. (31 de agosto de 2024). *Cestrum schlechtendalii* G.Don. Publicado en internet: <http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-0001020875>
- World Flora Online. (31 de agosto de 2024). *Ficus* L. Publicado en internet:
<http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-4000014727>
- World Flora Online. (31 de agosto de 2024). *Miconia trinervia* D.Don ex Loudon. Publicado en internet: <http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-0001078861>
- World Flora Online. (31 de agosto de 2024). *Myrcia splendens* (Sw.) DC. Publicado en internet:
<http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-0000247907>
- World Flora Online. (31 de agosto de 2024). *Piper aduncum* L. Publicado en internet:
<http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-0000479665>
- World Flora Online. (31 de agosto de 2024). *Piper crassinervium* Kunth. Publicado en internet:
<http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-0000478616>
- World Flora Online. (31 de agosto de 2024). *Solanum aphyodendron* S.Knapp. Publicado en internet: <http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-0001026267>

World Flora Online. (31 de agosto de 2024). *Urera caracasana* (Jacq.) Gaudich. ex Griseb.

Publicado en internet: <http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-0000416547>