

Estructura y composición florística de diferentes estados sucesionales del bosque Andino (Golconda, Parque Yariguíes, Colombia)

Structure and floristic composition of different successional states of the Andean Forest (Golconda, Yariguíes Park, Colombia)

Magda Rocío Escobar-Alba ^{1*}, Olfa Pablo Andrés Gil-Leguizamón ², Jorge David Mercado-Gómez ³,
María Eugenia Morales-Puentes ⁴

- Received: 07/08/2024
- Accepted: 24/04/2025
- Online Publishing: 17/06/2025

Citación: Escobar-Alba MR, Gil-Leguizamón PA, Mercado-Gómez JD, Morales-Puentes ME. 2025. Estructura y composición florística de diferentes estados sucesionales del bosque Andino (Golconda, Parque Yariguíes, Colombia). 47:e115695. doi: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v47.115965>

RESUMEN

Los bosques andinos son formaciones vegetales de elevaciones medias afectados por actividades antrópicas, con vacíos de información particularmente en áreas protegidas y en aquellas sujetas a procesos de recuperación. El objetivo de este estudio fue caracterizar diferentes estados de sucesión vegetal del Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes, Hato-Santander (PNN SYA), Colombia. Se hicieron parcelas Whittaker modificadas; se determinó la composición, estructura y diversidad en seis fases de la sucesión, incluyen pastizal enmalezado, helechal, arbustal bajo, arbustal alto, bosque secundario y bosque de referencia. Se identificaron 247 especies, 143 géneros y 70 familias. Las especies herbáceas dominan en fases iniciales de la sucesión (pastizales y helechales), mientras que, los arbustos y árboles en las etapas intermedias y avanzadas (arbustales y bosques). La abundancia por coberturas, altura y DAP, decrece a medida que incrementa el intervalo. Las especies dominantes en las fases iniciales de la sucesión corresponden a gramíneas de interés pecuario y a pioneras exóticas, que son reemplazadas por especies nativas en fases intermedias y avanzadas. La zona de Golconda presenta importante vegetación andina cuyo potencial de recuperación es facilitado, por ser área protegida con abandono de actividades antrópicas y desarrollo de restauración asistida. La información aquí consolidada resalta la importancia del sistema de áreas protegidas para la conservación de la biodiversidad, y contribuye al conocimiento y manejo de la flora andina en recuperación.

Palabras clave: área protegida, Andes, ecosistemas perturbados, restauración ecológica, riqueza.

1 Grupo Sistemática Biológica, Herbario UPTC, Programa de Biología, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Colombia; magda.escobar01@uptc.edu.co

2 Grupo Sistemática Biológica, Herbario UPTC, Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Colombia; pablo.gil@uptc.edu.co

3 Grupo Evolución y Sistemática Tropical, Departamento de Botánica y Química, Universidad de Sucre, Sincelejo, Colombia; jorge.mercado@unisucra.edu.co

4 Grupo Sistemática Biológica, Herbario UPTC, Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Colombia; maria.morales@uptc.edu.co

* Autor para correspondencia



ABSTRACT

Andean forests are plant formations at medium elevations affected by anthropogenic activities, with information gaps, particularly in protected areas and those subjected to recovery processes. The objective of this study was to characterize different states of plant succession in Serranía de los Yariguíes National Natural Park, Hato-Santander (PNN SYA, for its acronym in Spanish), Colombia. Modified Whittaker plots were made; the composition, structure, and diversity were determined in six phases of succession, including weeded grassland, fern-dominated area, low shrubland, tall shrubland, secondary forest, and reference forest. 247 species, 143 genera, and 70 families were identified. Herbaceous species dominate in the initial phases of succession (grasslands and fern-dominated areas), while shrubs and trees dominate in the intermediate and advanced stages (shrublands and forests). Abundance by cover, height, and DBH decreases as the interval increases. The dominant species in the initial phases of succession correspond to grasses of livestock interest and exotic pioneers, which are replaced by native species in intermediate and advanced phases. The Golconda zone presents important Andean vegetation whose recovery potential is facilitated, as it is a protected area with the abandonment of anthropogenic activities and the development of assisted restoration. The information consolidated here highlights the importance of the protected area system for biodiversity conservation and contributes to the knowledge and management of the Andean flora under recovery.

Keywords: Andes; disturbed ecosystems; ecological restoration; protected area; richness.

INTRODUCCIÓN

Los bosques andinos se encuentran sobre los 1000 m altitudinales hasta el límite con los páramos, son biodiversos, con endemismos y prestadores de servicios ecosistémicos (Cuatrecasas 1958, Brown y Kappelle 2001, Murcia *et al.* 2017). En Colombia el 66 % de la población humana se concentra en la región Andina (24,5 %), causando una reducción de la cobertura de estos bosques (> 50 %) por actividades agropecuarias, ganadería, entre otras (Rodríguez *et al.* 2013), lo cual ha generado matrices de bosques abiertos, densos, fragmentados, en los cuales la disponibilidad de hábitat es menor; pero también se han propiciado diferentes estados de sucesión. La problemática principal radica en que estos bosques fragmentados también son hallados en áreas protegidas (Armenteras *et al.* 2003, Tejedor-Garavito *et al.* 2012). La sucesión ecológica hace referencia a los cambios en composición, estructura y función que sufre un ecosistema luego de ser perturbado, a través de etapas diferenciadas hasta recomponer el sistema a una forma similar a la original (Salamanca y Camargo 2000, Martínez-Ramos y García-Orth 2007).

Analizar la sucesión ecológica de los ecosistemas es clave para abordar planes de conservación, ya que estos resultados permiten conocer la dinámica de las comunidades

y, por lo tanto, los procesos de sustitución natural de las especies que integran una comunidad ecológica por otro conjunto de especies, como resultado de la propia dinámica interna de los ecosistemas (Guariguata y Ostertag 2001). De hecho, los ecosistemas se recuperan por sí solos, cuando no existen o se eliminan tensiones o barreras que impiden su regeneración, de esta forma, una de las primeras acciones para recuperar un ecosistema es retirar factores que impiden la expresión de mecanismos de regeneración natural (Zaplata y Dullau 2022). No obstante, no conocer la dinámica de la sucesión es el primer problema que evita procesos o planes de restauración eficientes (Vargas 2011). En otras palabras, la planificación de la conservación requiere datos detallados sobre la biodiversidad para informar acciones que van desde la compra de tierras y la gestión de la misma; sin embargo, la presencia constante de lagunas sustanciales en los datos e incluso el conocimiento fundamental de los diferentes componentes de la biodiversidad (Hill *et al.* 2016), y por lo tanto, sesgos sistemáticos en los datos sobre las áreas protegidas (Vellend *et al.* 2013, González *et al.* 2016), no permiten la implementación correcta de estos planes.

Las áreas de amortiguación del Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes (PNN SYA) evidencia actividades de sustento humano, y tiene zonas de vegetación en diferentes

estados de sucesión (Díaz 2008, Caro-Melgarejo *et al.* 2018, Vergara 2018, Vergara-Buitrago 2018). No obstante, se desconocen datos como la riqueza, la composición, y la estructura de cada etapa de la trayectoria ecológica sucesional, que permitan dilucidar el comportamiento de la flora en fragmentos de bosques Andinos, hoy protegidos, que han presentado intervención antrópica (Prado-Castillo *et al.* 2018).

La toma de decisiones en torno a la conservación, el uso y el manejo de los bosques tropicales depende de la información consolidada sobre las especies de plantas que los componen, la forma en que estas se distribuyen en el espacio y las comunidades que constituyen (Luna-Blanco *et al.* 2022). Estos datos son relevantes para conocer no solo a las especies y sus hábitos de crecimiento; también los patrones en la diversidad que son insumos primordiales para comprender las dinámicas que ocurren en áreas disturbadas que han sido abandonadas y que pertenecen a un área natural protegida (Prado-Castillo *et al.* 2018). Por lo anterior, la presente investigación tuvo como objetivo la caracterización de la flora y la estructura de la vegetación andina en diferentes estados sucesionales en una zona del PNN SYA, incluyendo: pastizal enmalezado, helechal, arbustal bajo, arbustal alto, bosque secundario y bosque de referencia.

MÉTODOS

Área de estudio: el Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes es un área protegida desde el año 2005 (Resolución 0603, 2005), se ubica en las estribaciones occidentales de la cordillera Oriental, en el departamento de Santander-Colombia. El clima del Parque presenta dos comportamientos debido a su topografía; el flanco occidental con alta precipitación (4000 mm/año) por la influencia del río Magdalena, y el oriental menos húmedo (1200 mm/año). El gradiente altitudinal varía entre 500-3200 m (Díaz 2008). La caracterización se realizó en el flanco oriental, en el municipio del Hato, vereda Hoya Negra, zona Golconda (300 ha) entre 2100 y 2270 m de elevación (Fig. 1).

Muestreo: se caracterizaron seis tipos de vegetación: 1) Pastizal enmalezado (con dominancia de especies de interés alimenticio para ganado, entremezclado con distintas hierbas y enredaderas nativas, con árboles para sombrío de ganado), 2) Helechal (dominada por helecho marranero, con algunas hierbas y arbustos que alcanzan 3 m alt.),

3) Arbustal bajo (dominada por arbustos hasta 6 m de altura, con algunos parches de helecho marranero), 4) Arbustal alto (con presencia de arbustos y arbolitos que alcanzan 12 m alt.), 5) Bosque secundario (Bosques regenerados, con menos arbustos y más arbolitos y árboles que alcanzan los 15 m alt.), y 6) Bosque de referencia (bosque muy poco intervenido mayor dominancia de árboles que el bosque secundario, con presencia de especies de importancia maderable) (Prado-Castillo *et al.* 2018). En cada uno se establecieron parcelas de Whittaker (Campbell *et al.* 2002) con modificaciones (cuadrante de 50x20 m). En su interior se ubicaron subparcelas, según la siguiente conformación: 1) diez subparcelas de 2 x 0,5 m, en donde se evaluaron tanto individuos herbáceos como aquellos leñosos con diámetro a la altura del pecho (DAP) < 1 cm; 2) dos subparcelas de 5 x 2 m, para árboles y arbustos con DAP entre 1 cm y < 5 cm; 3) Una subparcela central de 20 x 5 m, para árboles con DAP entre 5 cm y < 10 cm; 4) parcela principal (50 x 20 m) para árboles con DAP ≥ 10 cm. Se registraron datos de altura para cada individuo (m), cobertura (m²), DAP (cm), abundancia (para especies de crecimiento rizomatoso se obtuvo el porcentaje de cobertura) y hábitos de crecimiento (árbol, arbusto, hierba y trepadoras) siguiendo para el último parámetro a David-Higuita y Álvarez-Dávila (2018).

Identificación taxonómica: las muestras recolectadas se procesaron en el Herbario de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC), bajo la numeración de *Alvarado-Fajardo y Sánchez-C.* La determinación se hizo con ayuda de claves y tratamientos taxonómicos como la Flora mesoamericana (<http://legacy.tropicos.org/Project/FM>), Flora de Nicaragua (<http://legacy.tropicos.org/Project/FN>) y la guía de campo para familias y géneros plantas leñosas del noroeste de Suramérica (Gentry 1993), corroboración con ejemplares del Herbario UPTC, herbarios virtuales como Herbario Nacional Colombiano (COL), Herbario Forestal (UDBC) y Jardín Botánico de Bogotá (JBB). Los acrónimos de los herbarios siguen a Holmgren *et al.* (1990) y actualizados según Thiers (c2023). La actualización nomenclatural de las especies se llevó a cabo a través de Trópicos (www.tropicos.org) con el sistema de clasificación APG IV (2016).

Estructura: se cuantificaron los hábitos de crecimiento por especie en cada fase de la sucesión siguiendo a David-Higuita y Álvarez-Dávila (2018). Así mismo, se determinó la distribución de abundancias por intervalos

de clase para cobertura de herbáceas (once intervalos, amplitud de clase 0,091 m²), cobertura de árboles y arbustos (once intervalos, amplitud de clase de 8,35 m²), DAP (nueve intervalos con amplitud de clase 9,2 cm) y altura (doce intervalos, con una amplitud de clase de 1,92 m) según lo indica Rangel-Ch. y Velázquez (1997) y se graficaron con el paquete ggplot2 (Wickham 2011) en Rstudio. Estos análisis permiten comprender el arreglo físico de las comunidades según los estratos verticales y horizontales; y así poder dilucidar su estado sucesional. Para identificar las especies arbóreas y arbustivas ecológicamente importantes en cada levantamiento, se calculó el índice de predominio fisionómico – IPF (Rangel-Ch. y Velázquez 1997) y para especies herbáceas el índice de Valor de Importancia Relativa – VIR (Álvarez-Lopezello *et al.* 2016). Estos índices consideran variables estructurales de las especies y sus valores van de cero a 300 puntos, distribuidos entre las especies que componen la cobertura. Para cada tipo de vegetación, fueron escogidas como representativas, las cinco especies que presentaron los valores más altos.

Complejidad de muestreos: para evaluar la completitud de los muestreos, se emplearon las curvas de rarefacción y extrapolación-interpolación propuestas por Chao y Jost (2012). Este método, también descrito por Chao *et al.* (2014), utiliza la muestra y construye una curva de completitud con el doble del tamaño de la muestra de referencia más pequeña para la comparación entre las muestras. En este sentido, las curvas se realizaron con intervalos de confianza del 95 %, a través del remuestreo de 100 pseudorreplikas de bootstrap. Estas curvas fueron desarrolladas en el paquete iNEXT para R (Hsieh *et al.* 2016) según los parámetros utilizados por Colwell *et al.* (2012) y Chao *et al.* (2014).

Diversidad alfa: para estimar la diversidad alfa de los diferentes estados de sucesión se emplearon números efectivos de especies (Jost 2007). El número efectivo de especies, está compuesto por niveles u órdenes que permiten comparar la magnitud de la diferencia en diversidad entre localidades, que calcula cuánto se pierde o se gana en biodiversidad en cada localidad (Moreno *et al.* 2011).

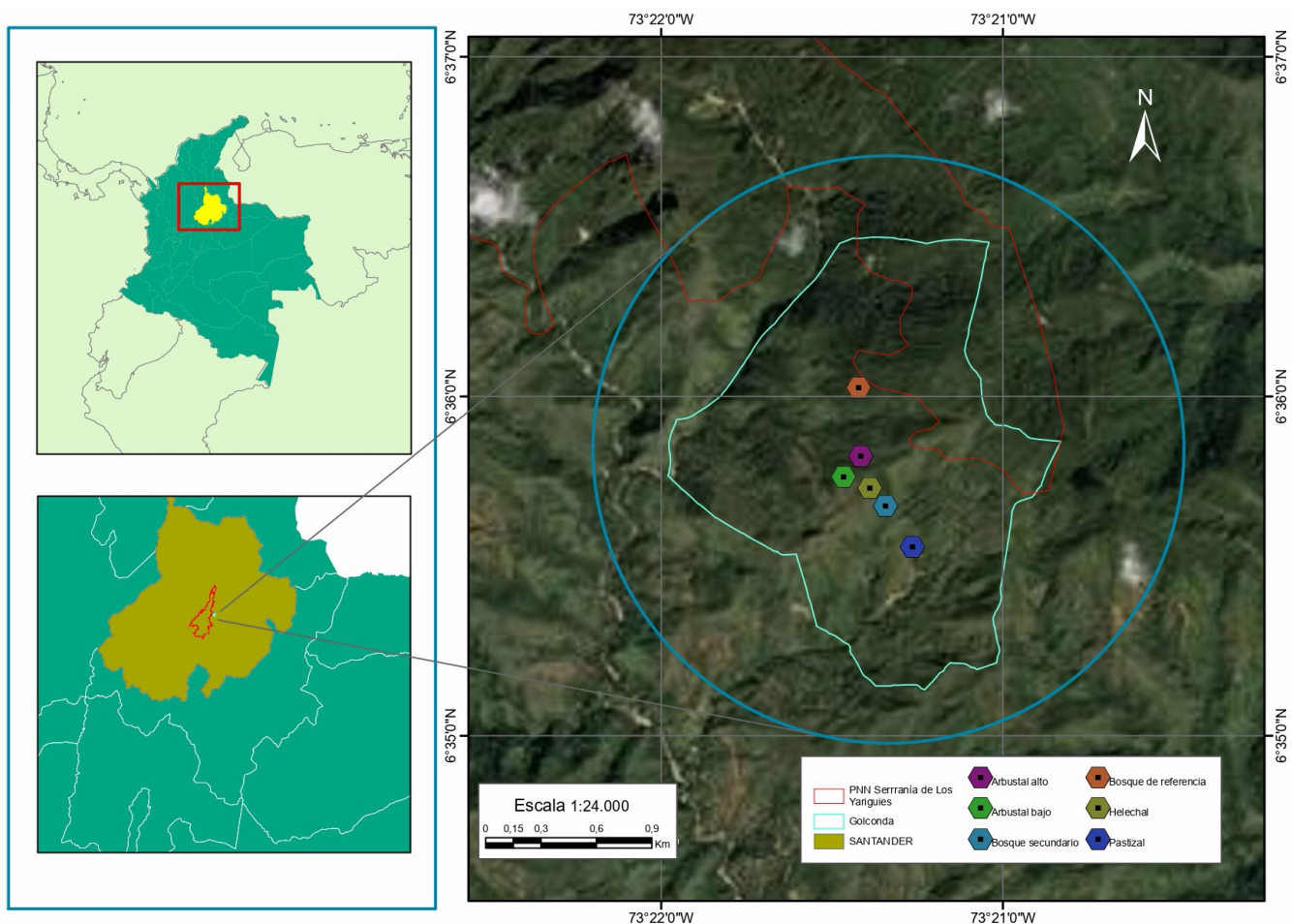


Figura 1. Localización del área de muestreo.

En este sentido, se calcularon los niveles de diversidad de orden cero (0D) o riqueza de especies; diversidad de primer orden (1D) o exponencial del índice de Shannon, que pondera la diversidad por la abundancia relativa de las especies y determina el número efectivo de especies, y de segundo orden (2D) o inverso del índice de Simpson, el cual mide las especies efectivas dominantes (para mayor detalle revisar Moreno *et al.* 2011). Todos los índices se basaron en una estimación estadística del número efectivo de cualquier orden $D \geq 0$, estimando la diversidad a través de las tasas de descubrimiento de nuevas especies, siguiendo las recomendaciones de Chao y Jost (2015). Los análisis de diversidad alfa se llevaron a cabo utilizando el paquete iNEXT para R (Hsieh *et al.* 2016).

RESULTADOS

Composición: el pastizal enmalezado presentó la mayor riqueza de especies (72), seguido del bosque secundario (69), y la menor riqueza en el helechal (35). Se registraron 70 familias, con 143 géneros y 247 especies; de las cuales, dos son Chlorantales, 30 Magnólicas, 29 monocotiledóneas, 164 eudicotiledóneas, 22 pteridófitos, una licófito (*Lycopodiella cernua* (L.) Pic. Serm.) y una gimnosperma (*Podocarpus oleifolius* D. Don). Por su parte, Asteraceae (16 géneros /31 especies), Melastomataceae (8/28), Lauraceae (2/14), Rubiaceae (10/14) y Clusiaceae (3/11), junto a los géneros *Miconia* (catorce) y *Clusia* (ocho) fueron representativos por su abundancia y riqueza.

En el pastizal enmalezado se encontraron 72 especies en 59 géneros y 32 familias, las más ricas fueron Asteraceae (diez géneros /doce especies); Melastomataceae (4/11), Poaceae (7/8), Rubiaceae (4/4) y Cyperaceae (3/3); mientras que los géneros más ricos incluyen: *Miconia* (5 especies), *Chaetogastra* (2) y *Ageratina* (2). En el helechal se hallaron 35 especies en 29 géneros y 18 familias, las familias importantes por riqueza fueron Melastomataceae (4/7), Asteraceae (3/5), Poaceae (4/4) y los géneros *Ageratina* (2), *Chromolaena* (2), *Rhynchospora* (2) y *Miconia* (2). En el arbustal bajo se encontraron 47 especies, 38 géneros y 25 familias, de las cuales Melastomataceae (4/8) Asteraceae (4/7), Poaceae (3/3), Rubiaceae (3/3), Apocynaceae (2/2) y los géneros *Miconia* (3) y *Baccharis* (2) fueron los más ricos. En el arbustal alto se hallaron 58 especies, 40 géneros y 27 familias. Los taxones más ricos fueron Melastomataceae (4/7), Asteraceae (3/5), Euphorbiaceae (3/4), Piperaceae (2/4), Clusiaceae y los géneros

Miconia (4), *Cyathea* (3), *Palicourea* (2) y *Clusia* (2). En el bosque secundario se encontraron 69 especies en 45 géneros y 35 familias. En el caso de las familias más ricas se hallaron Asteraceae (2/6), Melastomataceae (3/6), Rubiaceae (4/6), Cyatheaceae (2/5) y Lauraceae (1/5) y los géneros *Mikania* (4), *Miconia* (4), *Piper* (4), *Clusia* (3) y *Cyathea* (3). En el bosque de referencia se encontraron 62 especies, en 52 géneros y 38 familias; Melastomataceae (2/6), Lauraceae (2/5), Araliaceae (3/4), Rubiaceae (4/4), Clusiaceae (2/3) y los géneros *Miconia* (5), *Guatteria* (2), *Dendropanax* (2), *Clusia* (2) y *Geissanthus* (2) fueron los más ricos.

Estructura: a nivel general se encontró que, el 44 % de especies (109) fueron árboles, 29 % (71) hierbas, 20 % (50) arbustos y 7 % (17) trepadoras; en los arbustales y en los bosques se siguió el mismo patrón de dominancia por hábitos de crecimiento; mientras que, en pastizal enmalezado y helechal predominaron las hierbas. La distribución de abundancia por intervalos de clase para altura, coberturas y DAP mostró que para todas las fases de la sucesión la mayoría de individuos se ubican en los intervalos de menor valor y esta cantidad decrece a medida que incrementa el valor del intervalo (Fig. 4).

Pastizal enmalezado: la mayoría de las especies fueron de hábito herbáceo (36 especies), seguido de arbustos (16), árboles (16) y por último trepadoras (4). La distribución de individuos por cobertura de hierbas mostró que el 75 % de individuos (327) presentaron coberturas menores a 0,091 m², el 16 % (72) entre 0,092 y 0,183 m² y los 9 % (38) restantes entre 0,275 m² y 1,003 m², la especie con mayor cobertura fue *Urochloa decumbens* (Stapf) R.D. Webster; así mismo, por cobertura para árboles y arbustos el 58 % de individuos (52) presentaron < 8,37 m². Respecto al DAP, el 83 % de individuos (50) presentaron DAP < 8,2 cm. Por altura el 90 % de los individuos (448) presentaron < 1,95 m, el 10 % (50) entre 1,96 y 7,7 m y un individuo de 8 m. La especie con mayores dimensiones estructurales fue *Calycolpus moritzianus* (O. Berg) Burret, con registros de 27,7 cm de DAP, 8 m de altura y 24,5 m² de área de copa.

Helechal: las hierbas fueron más ricas (18), seguida de los árboles (11) y los arbustos (6). En la distribución de individuos por cobertura para hierbas, el 93 % (100) presentaron < 0,091 m², 5 % (6) entre 0,092 y 0,274 m² y el 2 % (2) restante entre 0,913 – 1,003 m² que corresponden a *P. esculentum* subsp. *arachnoideum* × *P. esculentum* subsp.

campestre (1 m²). Para árboles y arbustos el 97 % de los individuos (34) presentaron < 8,37 m² y el 3 % restante corresponde a un individuo de *Vismia baccifera* (L.) Triana & Planch. con 12 m². En la distribución de abundancia según DAP, el 63 % de individuos (19) presentaron DAP < 8,2 cm, y los restantes entre 8,3 cm y 22,5 cm, *Viburnum* aff. *tinoides* L.f. registró el mayor DAP (19,2 cm). Por altura, la distribución de individuos mostró que el 83 % tienen < 1,95 m; las mayores alturas las presentan *Myrsine coriacea* (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult. (7,71 m) y *Clethra fagifolia* Kunth (9,61 m).

Arbustal bajo: la mayoría de especies fueron árboles (17), seguidas de hierbas (13), arbustos (8) y trepadoras (8). En la distribución de abundancia por cobertura de herbáceas, el 72 % de los individuos (122) presentaron < 0,091 m² de cobertura, el 23 % (39) entre 0,092 y 0,547 m² y el 4 % (8) entre 0,639 y 0,912 m², las mayores coberturas las presentó *P. esculentum* subsp. *arachnoideum* × *P. esculentum* subsp. *campestre* (0,7 m²) y *Oligactis* aff. *volubilis* (Kunth) Cass. (0,85 m²). Para árboles y arbustos el 98 % de individuos (264) presentaron < 8,37 m² y 2 % con 24 m² que corresponden a *Andesanthus lepidotus* (Bonpl.) P.J.F. Guim. & Michelang. (dos) y *Ocotea* sp. 1 (uno). Según el DAP, el 97 % de los individuos (248) presentaron < 8,2 cm, el individuo con mayor valor fue *V. baccifera* con 18 cm. De acuerdo a la altura de los individuos, el 95 % presentaron < 3,8 m de altura, y 5 % (3) entre 7,71 y 9,61 m, que corresponden a *A. lepidotus* y *Ocotea* sp.1.

Arbustal alto: las formas de crecimiento más ricas fueron los árboles (29), arbustos (13), hierbas (11) y trepadoras (5). La distribución de abundancias según la cobertura de hierbas mostró que, el 82 % de individuos (157) presentaron < 0,091 m², el 9 % (18) entre 0,092-0,183 m² y el 9 % (18) restante entre 0,184 m² y 0,638 m². En árboles y arbustos el 64 % de individuos (125) presentaron coberturas < 8,37 m², el 32 % entre 8,38 m² y 25,07 m² y el restante 4 % entre 25,08 m² y 50,12 m², en donde la mayor cobertura se registró para *C. fagifolia* con 49,5 m². Según el DAP, el 59 % de los individuos (100) presentan < 8,2 cm, el 34 % (57) entre 9,51 cm y 18,68 cm, y el restante 7 % (12) entre 15,4 cm y 36,7 cm; el individuo con mayor valor fue *V. baccifera* con 33,2 cm. La distribución por alturas mostró que el 55 % de los individuos (213), presentaron menos de 1,95 m, el 23 % (90) entre 1,96 m y 5,78 m, el 21 % (84) entre

5,7 m y 11,53 m y el 1 % restante con alturas mayores a 12 m de individuos de *C. fagifolia* y *Croton smithianus* Croizat.

Bosque secundario: la mayor riqueza de especies se registró para árboles (38), seguida de hierbas (16), arbustos (10) y trepadoras (5). Por coberturas, el 65 % de individuos herbáceos (67) presentaron < 0,091 m², el 33 % (34) entre 0,092-0,456 m², y el 2 % restante corresponde a dos individuos, uno de *Palicourea* cf. *stellata* C.M. Taylor con 0,6 m² y otro de *Philodendron* sp. con 0,75 m². Para árboles y arbustos el 89 % de los individuos (226) con < 25,07 m², y 11 % entre 25,08 m² y 50,12 m², la mayor cobertura se registró para *Myrcia* sp. 1 con 50 m². Según el DAP, el 20 % de individuos (51) presentaron < 8,2 cm, el 53 % (134) entre 8,3 y 15,3 cm, el 17 % (42) entre 15,4 y 22,5 cm, y el restante 10 % (24) entre 22,6 y 72,7 cm, el individuo con mayor DAP corresponde a *Myrcia* sp. 2 (65,9 cm). Por altura, el 29 % (105) con < 1,95 m; el 51 % (183) entre 5,79 m y 11,53 m, siendo *Tournefortiopsis* cf. *crispiflora* (Vahl) Borhidi el individuo más alto con 16 m.

Bosque de referencia: las formas de crecimiento más ricas fueron los árboles (50 especies), seguido de arbustos (5), hierbas (5) y trepador (1). En la distribución de individuos por cobertura, el 97 % de las hierbas (37) presentaron < 0,091 m² y el 3 % con 0,12 m² con *Elaphoglossum* sp. 2. Para árboles y arbustos el 64 % de los individuos (123) presentaron < 8,37 m², el 20 % (37) entre 8,38 m² y 33,42 m², el 16 % (32) entre 33,42 m² y 91,87 m² y solo *Alfaroa* cf. *williamsii* Ant. Molina presentó hasta 136 m². De acuerdo al DAP, el 56 % de los individuos (101) con < 8,2 cm, el 41 % (74) entre 8,3 cm y 36,8 cm, el 2 % (4) entre 36,9 y 58,4 cm, y dos individuos de *A. cf. williamsii* con 71 cm y 79 cm cada uno. Según la altura, el 22 % de los individuos (50) con < 1,95 m y disminuye la abundancia a medida que incrementa el valor del intervalo, las especies con individuos más altos fueron *Protium towarensense* Pittier (21 m), *Quercus humboldtii* Bonpl. (23 m) y *A. cf. williamsii* (23 m).

Especies ecológicamente importantes según IPF e IVR: en el estrato arbóreo y arbustivo del pastizal enmalezado dominó *C. moritzianus*, en helechal *V. baccifera*, en arbustal bajo *A. lepidotus*, en arbustal alto *C. fagifolia* y *V. baccifera*, en bosque secundario *Myrcia* sp. 1 y *C. fagifolia* y en el bosque de referencia *A. cf. williamsii*. Para hierbas, en pastizal enmalezado dominó *U. decumbens*, en helechal y arbustal bajo *P. esculentum* subsp. *arach-*

Tabla 1. Especies y morfotipos ecológicamente importantes por comunidad.

Especie	IPF	Especie	VIR
Bosque de referencia			
<i>Alfaroa</i> cf. <i>williamsii</i>	62,2	<i>Elaphoglossum</i> sp. 2	134,8
<i>Protium towarensense</i>	31,5	<i>Elaphoglossum</i> sp. 1	56,0
cf. <i>Nectandra</i>	24,8	<i>Anthurium caucanum</i>	36,2
<i>Quercus humboldtii</i>	18,2	cf. <i>Nectandra</i>	25,2
<i>Clusia alata</i>	16,4	<i>Peperomia aguillae</i>	10,9
Bosque secundario			
<i>Myrcia</i> sp. 1	47,6	<i>Renealmia alpinia</i>	21,6
<i>Clethra fagifolia</i>	47,0	<i>Piper phytolaccifolium</i>	21,6
<i>Hedyosmum</i> cf. <i>racemosum</i>	40,3	<i>Hedyosmum</i> cf. <i>racemosum</i>	18,0
<i>Cyathea squamipes</i>	26,6	<i>Philodendron</i> sp.	17,7
<i>Vismia baccifera</i>	23,7	Lauraceae sp. 3	12,5
Arbustal alto			
<i>Clethra fagifolia</i>	52,8	<i>Psychotria erythrocephala</i>	27,7
<i>Vismia baccifera</i>	51,6	<i>Piper pertomentellum</i>	26,8
<i>Cyathea squamipes</i>	46,6	<i>Clusia</i> aff. <i>ellipticifolia</i>	24,5
<i>Croton smithianus</i>	36,9	Asteraceae sp. 5	21,7
<i>Andesanthus lepidotus</i>	26,5	<i>Mikania</i> sp. 1	16,4
Arbustal bajo			
<i>Andesanthus lepidotus</i>	127,4	<i>P. esculentum</i> subsp. <i>arachnoideum</i> × <i>P. esculentum</i> subsp. <i>campestre</i>	37,3
<i>Clethra fagifolia</i>	47,1	<i>Piper pertomentellum</i>	26,3
<i>Miconia dodecandra</i>	31,9	<i>Oligactis</i> aff. <i>volubilis</i>	25,2
<i>Vismia baccifera</i>	20,7	<i>Sticherus pallescens</i>	20,9
<i>Miconia lehmannii</i>	14,0	<i>Clethra fagifolia</i>	18,8
Helechal			
<i>Vismia baccifera</i>	70,5	<i>P. esculentum</i> subsp. <i>arachnoideum</i> × <i>P. esculentum</i> subsp. <i>campestre</i>	78,3
<i>Ageratina</i> sp. 3	54,2	<i>Melinis minutiflora</i>	51,6
<i>Clethra fagifolia</i>	54,0	<i>Coccocypselum lanceolatum</i>	38,0
<i>Andesanthus lepidotus</i>	30,3	<i>Clethra fagifolia</i>	18,5
<i>Viburnum</i> aff. <i>tinoides</i>	29,6	<i>Anemia villosa</i>	16,1
Pastizal enmalezado			
<i>Calycolpus moritzianus</i>	139,5	<i>Urochloa decumbens</i>	26,8
<i>Ageratina arbutifolia</i>	33,6	<i>Lantana</i> aff. <i>canescens</i>	23,0
<i>Miconia theizans</i>	25,7	<i>P. esculentum</i> subsp. <i>arachnoideum</i> × <i>P. esculentum</i> subsp. <i>campestre</i>	18,5
<i>Myrsine coriacea</i>	20,3	<i>Clidemia ciliata</i>	17,6
<i>Piper eriopodon</i>	19,9	<i>Chromolaena odorata</i>	14,8

noideum × *P. esculentum* subsp. *campestre*, en arbustal alto *P. erythrocephala* (K. Schum. & K. Krause) Standl., en bosque secundario *Renealmia alpinia* (Rottb.) Maas y en bosque de referencia dominó *Elaphoglossum* sp. 2, *Piper phytolaccifolium* Opiz y *Piper pertomentellum* Trel. & Yunck. (Tabla 1).

Complejidad de muestreos: las curvas de rarefacción e interpolación - extrapolación indican que en el área de estudio se recopiló 89 % de número efectivo de especies en el bosque de referencia, 92 % en bosque secundario y

helechal, y más de 95 % en arbustales y pastizal enmalezado; el muestreo es representativo en los tipos de vegetación, siendo proporcional el cambio en la completitud del muestreo, al duplicar el número de individuos muestreados (Figs. 2a-2b).

Diversidad alfa: el número efectivo de especies mostró que el pastizal enmalezado y el bosque secundario son los estados sucesionales más ricos (72 y 69 especies respectivamente), mientras que el helechal (35) y arbustal bajo (47) presentaron los valores más bajos. Sin embargo,

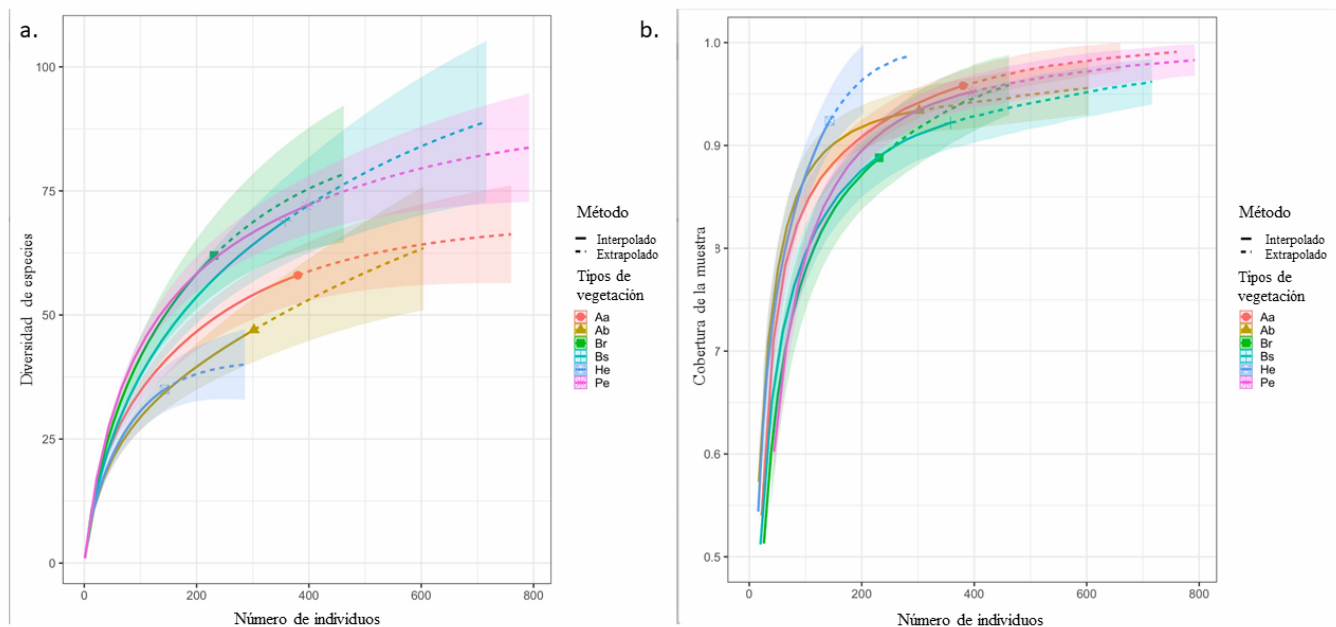


Figura 2. Curvas de rarefacción. a. Diversidad en número efectivo de especies, según el número de individuos de la muestra. b. Cobertura del muestreo en número de individuos. Pe=Pastizal enmalezado, He=Helechal, Ab=Arbustal bajo, Aa=Arbustal alto, Bs=Bosque secundario, Br=Bosque de referencia

el número efectivo de especies (1D) y el número efectivo de especies dominantes (2D), es dos veces mayor en el pastizal enmalezado ($^1D=39$; $^2D=24$) y en el bosque de referencia ($^1D=36$; $^2D=18$), respecto al helechal ($^1D=19$; $^2D=11$) y arbustal bajo ($^1D=17$; $^2D=9$) (Fig. 3).

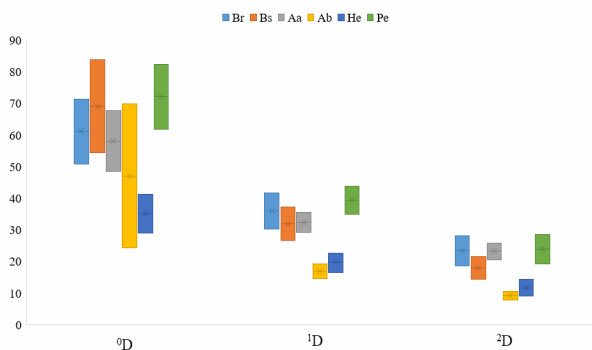


Figura 3. Diversidad en número efectivo de especies para los órdenes 1D , 2D y 3D , para los seis tipos de vegetación. Pe=Pastizal enmalezado, He=Helechal, Ab=Arbustal bajo, Aa=Arbustal alto, Bs=Bosque secundario, Br=Bosque de referencia

DISCUSIÓN

Composición: la composición florística del área de estudio presenta importantes elementos nativos cuya domi-

nancia va cambiando en función del estado sucesional; por ejemplo dominaron Asteraceae, Poaceae y Cyperaceae en el pastizal enmalezado y en el helechal, ya que son grupos que presentan numerosas semillas y dispersión anemófila (Lozano *et al.* 2008), comunes en áreas abiertas; además, son los parches con menor tiempo de abandono dentro del área protegida. No obstante, se evidenció la presencia de *Miconia*, *Andesanthus* y *Vismia*, que reflejan la capacidad del sistema para recuperar composición ya sea por dispersión de semillas desde los parches aledaños o por activación del banco de semillas germinable (Rodríguez-Santamaría *et al.* 2006); sin embargo, son estadios sucesionales en donde es necesaria la restauración asistida, y un manejo adecuado de las especies invasoras como *U. decumbens* y *P. esculentum* subsp. *arachnoideum* × *P. esculentum* subsp. *campestre* (Gil-Leguizamón *et al.* 2018).

Las fases intermedias de la sucesión (arbustal bajo, arbustal alto y bosque secundario) está conformada por grupos pioneros y de sucesión intermedia, con Asteraceae, Poaceae, Apocynaceae, Melastomataceae, Piperaceae, Clusiaceae y helechos arborescentes (*Cyathea*), que indican que la sucesión dentro del área protegida ocurre de manera favorable, con géneros de vida larga como *Piper*, *Clethra* y *Vismia*,

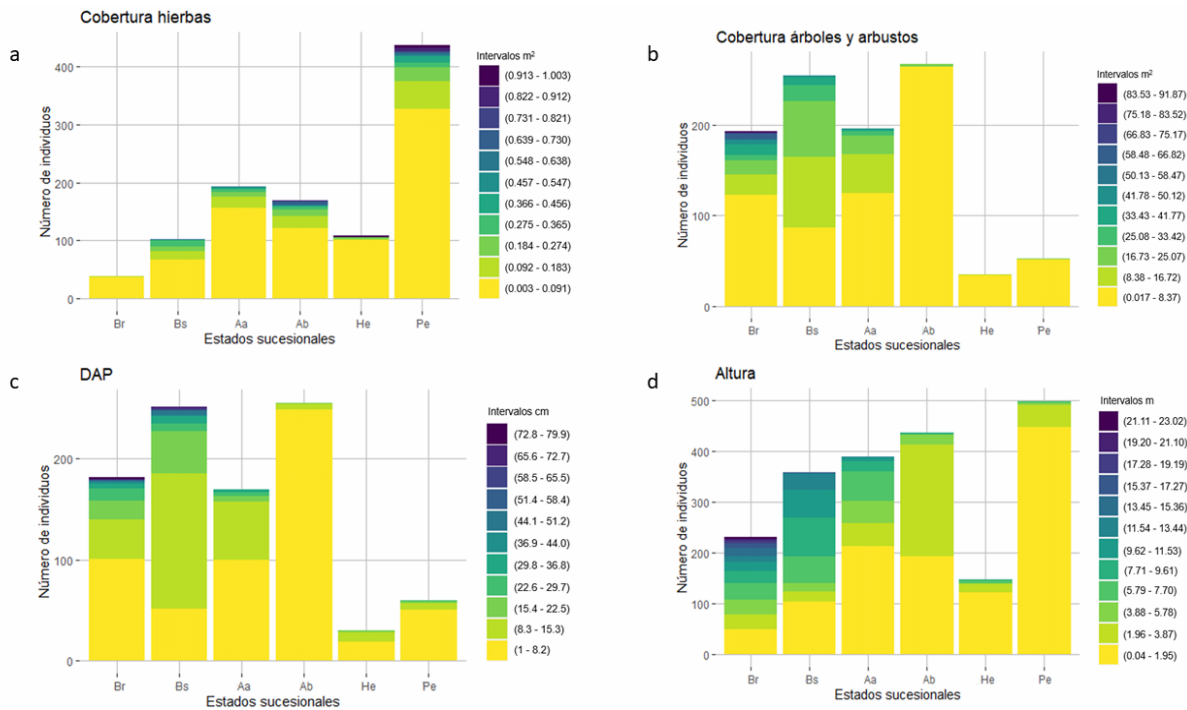


Figura 4. Distribución de abundancias en las seis comunidades, de acuerdo a parámetros estructurales; Pe=Pastizal enmalezado, He=Helechal, Ab=Arbustal bajo, Aa=Arbustal alto, Bs=Bosque secundario, Br=Bosque de referencia, para A. Cobertura de hierbas, B. Cobertura de árboles y arbustos, C. DAP y D. Altura.

abundantes en fases intermedias de sucesión y adaptadas a variados ambientes (Giraldo-Cañas 2000), que contribuyen a la recuperación en composición, estructura y función (Guariguata y Ostertag 2001). El bosque de referencia es la comunidad con mayor tiempo de abandono, con especies tolerantes a la sombra, de gran porte, que usualmente no se registran en fases tempranas (Guariguata y Ostertag 2001) tales como, *P. oleifolius*, *Billia rosea* (Planch. & Linden) C. Ulloa & P. Jørg. y *Magnolia cf. arcabucoana* (Lozano) Go vaerts, y grupos de Lauraceae y Araliaceae.

Melastomataceae presentó la mayor riqueza en todas las fases sucesionales, como también lo mencionan Caro (2019) y Castro-Martínez *et al.* (2020) para el PNN SYA; lo que indica que es un componente ecológicamente importante en la zona, debido a la estrategia de dispersión que tiene esta familia (zoocoria y anemocoria), con variada oferta de frutos y semillas y algunos de sus géneros como *Miconia* (presentes en etapas intermedias de la sucesión) que no requieren vector externo de polinización (Goldenberg y Shepherd 1998), siendo factores que le permiten arribar y establecerse en áreas perturbadas.

Estructura: los hábitos de crecimiento mostraron que el 44 % de especies (109) fueron árboles, 29 % (71) hierbas,

20 % (50) arbustos y 7 % (17) trepadoras. En los arbustales y en los bosques se siguió el mismo patrón; en pastizal enmalezado y helechal predominaron las hierbas. En fases intermedias y tardías de la sucesión fueron representativas las especies de porte leñoso (64 %) similar a lo encontrado por Ortíz y Peña (2004) en bosques de Santander (67 %). Esta dominancia de especies leñosas desde fases intermedias en la sucesión soporta desde la estructura de la vegetación, que las condiciones del suelo y de fuentes semilleras son adecuadas para el arribo de especies, que contribuyen a dar continuidad al proceso sucesional (Guariguata y Ostertag 2001). La dominancia de hierbas en las fases iniciales de sucesión responde al menor tiempo de abandono de los parches, en donde recientemente se inició el arribo de plantas leñosas (Castro-Martínez *et al.* 2020).

La abundancia por intervalos de clase para altura, cobertura y DAP presentan un comportamiento similar en todos los tipos de vegetación, la mayoría de los individuos se agrupan en los intervalos inferiores, y decrecen a medida que incrementa el valor de la clase, similar a lo encontrado por Gil-Leguizamón *et al.* (2020) en el páramo de Bijagal en Boyacá, en bosques subandinos de Santander por Camargo-Espitia *et al.* (2019), en bosques premontanos de Cundinamarca por Tinoco-R. *et al.* (2014), en el PNN SYA

de la cordillera Oriental por Caro (2019), y en bosques andinos del Cauca de la cordillera Occidental por García et al. (2010). Lo anterior, se evidencia en comunidades en recuperación y con recambio de individuos (Terradas 2001).

La proporción de individuos herbáceos y de plántulas de especies leñosas disminuye con el paso de la sucesión, esto concuerda con Yepes-Quintero et al. (2010) quienes documentan que en estadíos sucesionales tempranos se concentran más individuos con DAP menor a 10 cm, respecto a edades avanzadas. Los registros de plántulas de especies arbóreas, en el intervalo de menor altura (<1,96 m) pertenecientes a *Weinmannia* en pastizal, *Clethra* en helechal, *Cecropia* y *Andesanthus* en arbustal bajo, *Cyathea* y *Clusia* en arbustal alto, *Oreopanax* y Lauraceae en bosque secundario, *Quercus* y Lauraceae en bosque de referencia o maduro, indican avance progresivo en la sucesión, con proyección a la formación de masas arbóreas con especies nativas, las cuales están arribando a las primeras fases sucesionales, ya sea por proceso de dispersión o expresión del banco de semillas germinable presente en el suelo.

Individuos con coberturas > 25 m², DAP > 37 cm y alturas > 9,2 m, solo fueron registrados en arbustal alto, bosque secundario y bosque maduro, lo que indica que son las comunidades vegetales fisionómicamente más recuperadas. No obstante, el bosque maduro es el único que presenta árboles con coberturas > 58 m², DAP > 72 cm y alturas > 20 m, con cuatro estratos verticales claramente definidos: sotobosque (hasta 5 m), arbustivo (hasta 12 m), dosel (árboles hasta los 20 m) y emergente (> 20 m), encontrados también en otros sectores del Parque (Caro 2019). Lo anterior, indica que la estructura de la vegetación con elementos arbóreos de gran porte requiere años de desarrollo y baja intervención antrópica (Morales-Puentes et al. 2012). Respecto a la cobertura de hierbas, la mayoría de los individuos presentan menos de 910 cm² ($\approx 30 \times 30$ cm); sin embargo, en helechal y pastizal enmalezado algunos de sus elementos presentaron coberturas que ocuparon toda la parcela (1 m²), debido a que en estos tipos de vegetación hay especies de crecimiento rizomatoso como *Melinis minutiflora* P. Beauv., *U. decumbens* y *P. esculentum* subsp. *arachnoideum* \times *P. esculentum* subsp. *campestre*.

Índice de Predominio Fisionómico (IPF) y Valor de Importancia Relativa (VIR): en pastizal *C. moritzianus* fue dominante (árbol inmerso en la matriz de pastizal), ya que es una especie que se adapta a lugares secos y luminosos y que se emplea como sombrío de ganado

(Rivero-Maldonado et al. 2017). En el helechal, arbustales y bosque secundario dominaron *A. lepidotus*, *M. dodecandra*, *M. lehmannii*, *C. fagifolia* y *V. baccifera*, que componen sucesiones intermedias, y son típicas de áreas abiertas (Bali et al. 2010); en bosque secundario fue también dominante *C. squamipes* propia de interior de bosque. En bosque de referencia dominaron *Alfaroa*, *Protium*, *Quercus* y cf. *Nectandra* elementos comunes en ecosistemas conservados (Ariza et al. 2009).

A nivel de hierbas, en pastizal enmalezado domina *U. decumbens*, gramínea utilizada como alimento para ganado, adaptada a suelos ácidos y sin nutrientes (Toledo y Sousa-Serrao 1982). En helechal y arbustal bajo, *P. esculentum* subsp. *arachnoideum* \times *P. esculentum* subsp. *campestre* predomina en los procesos tempranos de sucesión (Morales-Puentes et al. 2012, Castro-Martínez et al. 2020), en conjunto con *Melinis*, *Clethra*, *Baccharis* y *Piper* forman asociaciones, registradas también por Lozano et al. (2008). En los bosques predominaron *Renalmia*, *Philodendron* y *Elaphoglossum* elementos del sotobosque. Lo anterior refleja que, durante la sucesión se presentan grupos de especies herbáceas y leñosas que son reemplazadas por otras, acorde a las condiciones ambientales y al tiempo de recuperación de cada etapa; no obstante, la vegetación con presencia de especies con rápida reproducción vegetativa (*U. decumbens* y *P. esculentum* subsp. *arachnoideum* \times *P. esculentum* subsp. *campestre*) requieren acciones de restauración asistida como las efectuadas en algunos sectores del Parque (Gil-Leguizamón et al. 2018).

Diversidad alfa: la mayor diversidad está en pastizal enmalezado; según Giraldo-Cañas (2000) los estadíos sucesionales más avanzados no son necesariamente más diversos que los jóvenes o intermedios; en el caso del PNN SYA, los resultados permiten inferir que la diversidad es mayor en los estadíos tempranos y tardíos, ya que, el bosque de referencia es la segunda cobertura con mayor número de especies efectivas y especies dominantes efectivas. En este sentido, los estados sucesionales soportan más la hipótesis de sucesión lineal donde la vegetación con el paso del tiempo alcanza un clímax en diversidad y estructura (Clements 1904) que la hipótesis de perturbación intermedia, la cual señala que las zonas intermedias presentan mayor diversidad de especies (Connell 1978). En el caso de los helechales y arbustales bajos, los resultados de este estudio presentan un patrón generalizado, con dominancias marcadas de *Coccocypselum lanceolatum* (Ruiz & Pav.) Pers. y *C. fagifolia* con 33 % de la abundancia, y

en el arbustal bajo *A. lepidotus* y *C. fagifolia* con el 42 % (Castro-Martínez *et al.* 2020).

La diversidad del pastizal enmalezado se debe a que es un área cuyo periodo de abandono, ha permitido la colonización de especies de sucesión temprana, la expresión del banco de semillas germinables, con una capa vegetal que protege al suelo de la erosión (Cortés *et al.* 1999). En las fases iniciales de la sucesión (pastizal enmalezado y helechal) dominan hierbas y arbustos de Poaceae y Asteraceae, así como, especies de *Miconia*, *Vismia*, *Clethra*, *Weinmannia*, *Piper* y *Clusia* (en arbustales y bosque secundario), que dominan en la sucesión intermedia hasta consolidar un sistema como el bosque de referencia con una composición diferente.

El segundo sitio con mayor diversidad es el bosque de referencia, ya que corresponde a formación de bosques andinos, los cuales se caracterizan por su exuberante diversidad, por corresponder a la zona en el gradiente de elevación con superposición de rangos de distribución, tanto de los taxones de tierras bajas que incluyen especies de las familias Arecaceae, Fabaceae y Meliaceae con aquellos adaptados a climas montanos y fríos como Clusiaceae Lauraceae y Araliaceae (Hooghiemstra y van der Hammen 1993). Así mismo, es el tipo de vegetación con menor intervención antrópica, en donde, consecuentemente, se encuentran especies de interés maderable que han sobrevivido a la extracción para aprovechamiento de sus maderas (Prado-Castillo *et al.* 2018).

En síntesis, el PNN SYA presenta parches en recuperación debido al abandono, al cual arriban especies leñosas pioneras de vida larga como *A. lepidotus*, *C. fagifolia* y *V. baccifera* que contribuyen a los cambios estructurales en la trayectoria ecológica; así mismo, aunque la composición en especies no se recupera a la par que la estructura, todas las etapas presentan especies nativas típicas de las montañas colombianas, con adaptaciones a áreas intervenidas. Se evidencia que la riqueza es un atributo que se puede recuperar rápidamente, ya que el pastizal enmalezado es la cobertura que presentó mayor número de especies; sin embargo, corresponden a hierbas y arbustos temporales que son reemplazados en las siguientes etapas de la sucesión. La presencia de especies leñosas nativas en todas las etapas sucesionales determina recuperación en diversidad y composición posterior a la historia de disturbio extendida 80 años atrás y junto a la fisionomía de la vegetación,

indican avance en la restauración pasiva hacia un ecosistema de referencia. Actualmente los procesos de restauración activa (Gil-Leguizamón *et al.* 2018) favorecen la integridad ecológica y ecosistémica del PNN SYA. Estos hallazgos evidencian el crucial papel que cumple el sistema de áreas protegidas como estrategia de conservación y recuperación de los ecosistemas afectados por actividades antrópicas, pues facilitan el cese de los disturbios y con ellos los procesos ecológicos naturales.

PARTICIPACIÓN DE AUTORES

MREA realizó el análisis de datos, MREA y PAGL realizaron la interpretación de resultados. MEMP y JDMG realizaron aportes a la discusión y ajustes en el documento final.

CONFLICTO DE INTERÉS

Los autores declaran que no existe conflicto de intereses.

AGRADECIMIENTOS

Al convenio 5211740 Uptc-Ecopetrol (Proyecto restauración ecológica de 16,18 ha en PNN SYA). A la Territorial Nororiental de Parques Nacionales Naturales de Colombia. A la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, al Grupo de investigación Sistemática Biológica (SisBio) y al Herbario UPTC. A la comunidad de Hoya Negra (Hato-Santander), y a Jonifer Afanador, Fernando Corzo e Isnardo Cala.

REFERENCIAS

- Álvarez-Lopezello J, Rivas-Manzano IV, Aguilera-Gómez LI, González-Ledesma M. 2016. Diversidad y estructura de un pastizal en El Cerrillo, Piedras Blancas, Estado de México, México. *Rev Mex Biodivers.* 87(3): 980-989. doi: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.006>
- The Angiosperm Phylogeny Group, Chase MW, Christenhusz MJM, Fay MF, Byng JW, Judd WS, Soltis DE, Mabberley DJ, Sennikov AN, Soltis PS, Stevens PF. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J. Linn. Soc.* 181(1): 1-20. doi: <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Ariza W, Toro JL, Lores A. 2009. Análisis florístico y estructural de los bosques premontanos en el municipio de Amalfi (Antioquia, Colombia). *Colomb. for.* 12(1): 81-102. doi: <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2009.1.a07>

- Armenteras D, Gast F, Villareal H. 2003. Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biol. Conserv.* 113(2): 245-256. doi: [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00359-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00359-2)
- Bali FE, Schwarzkopf T, Rada F, León Y, Gaviria J. 2010. Respuesta hídrica y fenológica de epífitas y plantas de sotobosque de una selva nublada andina introducidas en un bosque secundario. *Ecotrópicos*. 23(1): 1-17. <https://ecotropicos.svecologia.org/index.php/home/article/view/71>
- Brown A, Kappelle M. 2001. Introducción a los bosques nublados del Neotropico. Una síntesis regional. En A. Brown y M. Kappelle. Editores. *Bosques Nublados del Neotrópico*. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio. p. 25-40.
- Camargo-Espitia NA, Gil-Leguizamón PA, Morales-Puentes ME. 2019. Vegetación de un bosque subandino en Bolívar, Santander-Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 67(4): 989-998. doi: <https://doi.org/10.15517/rbt.v67i4.32169>
- Campbell P, Comiskey J, Alonso A, Dallmeier F, Nuñez P, Beltran H, Baldeon S, Nauray W, Colina R, Acurio L, Urdy S. 2002. Modified Whittaker plots as an assessment and monitoring tool for vegetation in a lowland tropical rainforest. *Environ. Monit. Assess.* 76: 19-41. doi: <https://doi.org/10.1023/A:1015264720284>
- Caro DP. 2019. Análisis florístico y aspectos biogeográficos de la flora andina en el flanco oriental de la Serranía de los Yariquíes (Santander, Colombia). [Tesis]. [Tunja, Colombia]: Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.
- Caro-Melgarejo DP, Morales-Puentes ME, Gil-Novoa JE. (Coord.). 2018. Revelando tesoros escondidos: flora y fauna flanco oriental de la Serranía de Los Yariquíes. Tunja. Editorial UPTC. 125: 290 p. doi: <https://doi.org/10.19053/978-958-660-333-1>
- Castro-Martínez AL, Gil-Leguizamón PA, Morales-Puentes ME. 2020. Vegetación asociada con helechales en el Parque Nacional Natural Serranía de Los Yariquíes, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 68(4): 1107-1115. doi: <https://doi.org/10.15517/rbt.v68i4.40451>
- Chao A, Jost L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*. 93(12): 2533-2547. doi: <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol. Monogr.* 84(1): 45-67. doi: <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chao A, Jost L. 2015. Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species. *Methods. Ecol. Evol.* 6(8): 873-882. doi: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12349>
- Clements FE. 1904. The development and structure of vegetation. Botanical Survey of Nebraska, 7. The Botanical Seminar, Lincoln, Nebraska.
- Colwell RK, Chao A, Gotelli NJ, Lin S.-Y, Mao CX, Chazdon RL, Longino JT. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *J. Plant Ecol.* 5(1): 3-21. doi: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr044>
- Connell JH. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs: High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science*. 199(4335): 1302-1310. doi: <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
- Cortés SP, van der Hammen T, Rangel JO. 1999. Comunidades vegetales y patrones de degradación y sucesión en la vegetación de los cerros occidentales de Chia-Cundinamarca - Colombia. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 23(89): 529-254. doi: [https://doi.org/10.18257/raccefyn.23\(89\).1999.2849](https://doi.org/10.18257/raccefyn.23(89).1999.2849)
- Cuatrecasas J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 10(40): 221-264. <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/issue/view/82/196>
- David-Higuita H, Álvarez-Dávila E. 2018. Riqueza total de especies de plantas vasculares en un bosque andino de la cordillera Central de Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 66(1): 227-236. doi: <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v66i1.27548>
- Díaz MC. 2008. Plan de manejo del Parque Nacional Natural Serranía de los Yariquíes. Unidad de Parques Nacionales Naturales - Patrimonio Natural, Fondo Biodiversidad y Áreas Protegidas.
- García C, Suárez C, Daza M. 2010. Estructura y diversidad florística de dos bosques naturales (Buenos Aires, dpto Cauca, Colombia). *Biotechnol. sector agropecuario agroind.* 8(1): 74-82. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=380878960008>
- Gentry AH. 1993. A Field Guide to the Families and Genera of Woody Plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru) with Supplementary Notes on Herbaceous Taxa. University of Chicago Press. Chicago. doi: <https://doi.org/10.2307/4110275>
- Gil-Leguizamón PA, Gil-Novoa JE, Muñoz-Avila J, Moreno-Mancilla O, Camargo-Espitia N, Morales-Puentes ME. 2018. Capítulo IX. Especies objetos de conservación. En: Gil-Novoa JE, Gil-Leguizamón PA, Morales-Puentes ME. (Coord.). La vida en un fragmento de bosque en las rocas: una muestra de la diversidad andina en Bolívar, Santander. Tunja: Editorial UPTC. 129. p. 377-397. doi: <https://doi.org/10.19053/978-958-660-331-7>
- Gil-Leguizamón PA, Morales-Puentes ME, Jácome J. 2020. Estructura del bosque altoandino y páramo en el Macizo de Bijagual, Boyacá, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 68(3): 765-776. doi: <https://doi.org/10.15517/rbt.v68i3.34912>
- Giraldo-Cañas D. 2000. Variación de la diversidad florística en un mosaico sucesional en la cordillera Central Andina (Antioquia, Colombia). *Darwiniana*. 38(1-2): 33-42. <https://www.redalyc.org/pdf/669/66938203.pdf>
- Goldenberg R, Shepherd GJ. 1998. Studies on the reproductive biology of *Melastomataceae* in "cerrado" vegetation. *Plant Syst. Evol.* 211(1-2): 13-29. doi: <https://doi.org/10.1007/BF00984909>

- González A, Cardinale BJ, Allington GRH, Byrnes J, Endsley KA, Brown DG, Hooper DU, Isbell F, O'Connor MI, Loreau M. 2016. Estimating local biodiversity change: a critique of papers claiming no net loss of local diversity. *Ecology*. 97(8): 1949-1960. doi: <https://doi.org/10.1890/15-1759.1>
- Guariguata MR, Ostertag R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *For. Ecol. Manag.* 148(1-3): 185-206. doi: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00535-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1)
- Hill SLL, Harfoot M, Purvis A, Purves DW, Collen B, Newbold T, Burgess ND, Mace GM. 2016. Reconciling biodiversity indicators to guide understanding and action. *Conserv. Lett.* 9(6): 405-412. doi: <https://doi.org/10.1111/conl.12291>
- Hsieh TC, Ma KG, Chao A. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods. Ecol. Evol.* 7(12): 1451-1456. doi: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Holmgren PK, Holmgren NH, Barnett, LC. 1990. Index Herbariorum Standard. IUBS Commission for Plant Taxonomic Databases (TDWG). <http://www.tdwg.org/standards/105>
- Hooghiemstra H, van der Hammen T. 1993. Late Quaternary vegetation history and paleoecology of Laguna Pedro Palo (subandean forest belt, Eastern cordillera, Colombia). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 77(3-4): 235-262. doi: [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(93\)90006-G](https://doi.org/10.1016/0034-6667(93)90006-G)
- Jost L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*. 88(10): 2427-2439. doi: <https://doi.org/10.1890/06-1736.1>
- Lozano P, Busmann R, Kupers M, Lozano DC. 2008. Deslizamientos naturales y comunidades pionera de ecosistemas montaños al occidente del Parque Nacional Podocarpus (Ecuador). *Caldasia*. 30(1): 1-19. <https://www.jstor.org/stable/23642042>
- Luna-Blanco CP, Álvarez-Pérez PJ, Mercado-Gómez J. 2022. Diversidad y estructura fisionómica en dos fragmentos de bosques riparios asociados a ecosistemas secos en el Caribe colombiano (Montes de María -Sucre). *Cienc. desarro.* 13(2): 11-24. doi: <https://doi.org/10.19053/01217488.v13.n2.2022.14137>
- Martínez-Ramos M, García-Orth X. 2007. Sucesión ecológica y restauración de selvas húmedas. *Bol. Soc. Bot. México*. 80(Suplemento): 69-84. doi: <https://doi.org/10.17129/botsci.1758>
- Morales-Puentes ME, Gil-Leguizamón PA, Díaz-Pérez CN, Alvarado VM. 2012. Vida oculta, una muestra de la flora de Boyacá y Casanare - Colombia: Poliducto Andino (1ra ed.). Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia - Ecopetrol.
- Moreno CE, Barragán F, Pineda E, Pavón NP. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Rev Mex Biodivers.* 82(4): 1249-1261. doi: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2011.4.745>
- Murcia C, Guariguata MR, Peralvo M, Gálmez V. 2017. La restauración de bosques andinos tropicales: Avances, desafíos y perspectivas del futuro. *Documentos Ocasionales* 170. Bogor, Indonesia: CIFOR.
- Ortiz MA, Peña AN. 2004. Composición y riqueza de plantas vasculares en dos bosques andinos de la cordillera Oriental Santander, Colombia. [Trabajo de grado]. [Bucaramanga, Colombia]: Universidad Industrial De Santander.
- Prado-Castillo LF, Caro-Merlgarejo DP, Rincón-Puerta DA, Parada-Rendón J, Morales-Puentes ME. (Coords.) 2018. Caminando entre huellas de Yariguíes: la gente y la ciencia en la gestión temprana de la restauración ecológica del área protegida. Editorial UPTC. p. 224. doi: <https://doi.org/10.19053/978-958-660-334-8>
- Rangel-Ch JO, Velázquez A. 1997. Metodos de estudio de la vegetacion. En JO Rangel, PD Lowy, M Aguilar. *Colombia Diversidad Biótica II: Tipos de vegetación en Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional e IDEAM. 2: 59-87.
- Rivero-Maldonado G, Pacheco-Rivera D, Sánchez-Urdaneta AB, Quirós De González M, Sthormes-Méndez G. 2017. Contribuciones al estudio sistemático de especies de *Psidium* (Myrtaceae) de Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 40(1): 53-96. http://sa-ber.ucv.ve/ojs/index.php/rev_abv/article/view/14805
- Rodríguez N, Armenteras-Pascual D, Retana J. 2013. Land use and land cover change in the Colombian Andes: dynamics and future scenarios. *J. Land Use Sci.* 8(2): 154-174. doi: <https://doi.org/10.1080/1747423X.2011.650228>
- Rodríguez-Santamaría MF, Puentes-Aguilar JM, Cortés-Pérez F. 2006. Caracterización temporal de la lluvia de semillas en un bosque nublado del cerro de Mamapacha (Boyacá-Colombia). *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 30(117): 619-624. doi: [https://doi.org/10.18257/raccefyn.30\(117\).2006.2289](https://doi.org/10.18257/raccefyn.30(117).2006.2289)
- Salamanca B, Camargo G. 2000. Protocolo distrital de restauración ecológica. Guía para la restauración de ecosistemas nativos en las áreas rurales de Santa Fe de Bogotá. Convenio DAMA-Fundación Bachaqueros. Departamento Técnico Administrativo Medio Ambiente. Alcaldía Mayor.
- Tejedor-Garavito N, Álvarez E, Arango S, Araujo A, Blundo C, Boza T, La Torre M, Gaviria J, Gutiérrez N, Jørgensen P, León B, López R, Malizia L, Millán B, Moraes M, Pacheco S, Rey J, Reynel C, Timaná de la Flor M, Ulloa C, Cruz V, Newton A. 2012. Evaluación del estado de conservación de los bosques montaños en los Andes tropicales. *Ecosistemas*. 21(1-2): 148-166.
- Terradas J. 2001. Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes. Ediciones Omega, Barcelona.
- Thiers B. 2023. Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. [Revisada en: ene 2023]. <https://sweetgum.nybg.org/science/ih/>
- Tinoco FR, Barragán B, Esquivel HE. 2014. Efecto del tamaño en la estructura, composición y diversidad de bosques premontanos en la cuenca del Rionegro- Cundinamarca. *Rev. asoc. col. cienc. biol.* 26: 46-55.

- Toledo JM, Sousa-Serrao ES. 1982. Pasture and animal production in Amazonia. *Amazonia: Agricultural and Land Use Research*. CIAT, Cali, Columbia, 281-309.
- Vargas O. 2011. Restauración ecológica: biodiversidad y conservación. *Acta biol. colomb.* 16(2): 221-246.
- Vellend M, Baeten L, Myers-Smith IH, Elmendorf SC, Beauséjour R, Brown CD, De Frenne P, Verheyen K, Wipf S. 2013. Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 110(48): 19456-19459. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1312779110>
- Vergara PA. 2018. Reconocimiento territorial participativo de la Serranía de los Yariguíes, microcuenca la Cinco Mil (Santander - Colombia). *Rev. investig. agrar. ambient.* 9(2): 217-230. doi: <https://doi.org/10.22490/21456453.2269>
- Vergara-Buitrago PA. 2018. Los saberes campesinos como estrategia de desarrollo rural en la serranía de los Yariguíes (Santander, Colombia). *An. geogr. Univ. Complut.* 38(2): 461-476. doi: <http://dx.doi.org/10.5209/AGUC.62488>
- Wickham H. 2011. ggplot2. Wiley Interdiscip. Rev. Comput. Stat. 3(2): 180-185. doi: <https://doi.org/10.1002/wics.147>
- Yepes-Quintero AP, Jaramillo-Restrepo SL, del Valle-Arango JI, Orrego-Suáza SA. 2007. Diversidad y composición florística en bosques sucesionales andinos de la region del río Porce, Colombia. *Actual. biol.* 29(86): 107-117. doi: <https://doi.org/10.17533/udea.acbi.329377>
- Zaplata MK, Dullau S. 2022. Applying ecological succession theory to birds in solar parks: an approach to address protection and planning. *Land.* 11(5): 1-16. doi: <https://doi.org/10.3390/land11050718>