



EVIDENCIA DE DIRECCIONALIDAD DEL PROCESO DE SUCESIÓN TEMPRANA DEL BOSQUE ALTOANDINO

Directionality evidence in high andean forest early successional process

Manuel Lequerica¹, Mauricio Bernal² & Pablo R. Stevenson³

Lequerica, M., Bernal, M. & Stevenson, P. (2017). Evidencia de direccionalidad del proceso de sucesión temprana del bosque altoandino. *Colombia Forestal*, 20(1),63-84.

Recepción: 14 de enero de 2016

Aceptación: 24 de octubre de 2016

Resumen

Los bosques secundarios han aumentado su extensión en las últimas décadas y han sido propuestos como elementos de conservación. El propósito de este estudio fue evaluar la composición vegetal y la diversidad en potreros y bosques en Granada, Cundinamarca (Colombia), para comprobar si los procesos sucesionales demuestran direccionalidad. Se ubicaron seis parcelas de 0.1 Ha del borde del bosque hacia el potrero y hacia el bosque. Para cada parcela se determinó la estructura de la vegetación, diversidad, y composición florística. Se encontró que la diversidad de los bosques es significativamente superior a la de los potreros en etapas tempranas de sucesión. Por medio de ordenaciones el estado sucesional de cada una de las parcelas y se caracterizó, observando que la vegetación tiende a agruparse según su edad, evidencia de que la sucesión es un proceso direccional. Dibujando perfiles de vegetación y calculando la densidad de plántulas a lo largo del gradiente bosque-potrero, se encontró que el reclutamiento de plántulas no es significativamente diferente entre el borde y el interior del bosque. Por último, se encontró una relación inversamente proporcional entre distancias florísticas

y geográficas de las parcelas, señalando la discontinuidad como una barrera a la sucesión del bosque. **Palabras clave:** bosque secundario, distancia florística, distancia geográfica, diversidad, potreros abandonados

Abstract

Secondary growth forests have increased their extension in the last decades, and have been suggested as potential conservation reservoirs. The objective of this study was to evaluate diversity and vegetation composition in pastures and forests at Granada, Cundinamarca (Colombia) to assess if successional processes show evidence of directionality, we placed six plots by 0.1-ha in the forest edges, one towards the forest and other to the abandoned paddocks in three locations. We determined the average vegetation structure, diversity, and floristic composition for each plot. We found that diversity is significantly higher in forest plots than in paddock plots (at early succession stage) in high Andean cloud ecosystems. The successional stage of each one of the study sites was characterized using non-metric multidimensional scaling. This analysis shows that vegetation tends to group in function of age groups more that it does

- 1 Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia. Integrative Ecology Lab, School of Life and Environmental Sciences, Faculty of Science, The University of Sydney, Sydney, Australia. manuel.lequerica@sydney.edu.au. Autor de correspondencia.
- 2 Jardín Botánico de Cartagena Guillermo Piñeres, Turbaco, Colombia. mauriciobernalro@gmail.com
- 3 Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia. pstevens@uniandes.edu.co

<http://dx.doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2017.1.a06>

by geographic location of the plots, suggesting succession is a directional process. Seedling recruitment was not significantly different between forest edge and forest interior. An inverse relation was found between floristic and geographic distances, reflecting the fact that matrix discontinuity is a limiting factor

for seed dispersal, thus it is a barrier for high Andean cloud forest succession.

Key words: secondary growth forest, floristic distance, geographic distance, diversity abandoned paddocks

INTRODUCCIÓN

La intervención antrópica sobre la diversidad ha sido fuerte en el territorio colombiano, principalmente por medio de conversión de los bosques a sistemas agrícolas (cafetales, pastizales y cultivos varios) y pecuarios (Cavelier *et al.*, 2001). Aunque, se prevé que en el futuro próximo las migraciones del campo a las ciudades y la estabilización demográfica en los países tropicales se verá reflejada en una recuperación progresiva de los ecosistemas impactados por el desarrollo, es importante comprender cuáles son los mecanismos subyacentes a las dinámicas de sucesión (Wright & Muller-Landau, 2006). Lo anterior ubica los ecosistemas tropicales como potenciales lugares de conservación de la biodiversidad. El estudio de los fenómenos naturales de sucesión se vuelve importante en miras a recuperar la biodiversidad de los sitios perturbados por medio de procesos de restauración (Cairns Jr., 1988). Según Gentry (2001), para 1991 se estimaba que menos del 10 % de los bosques alto-andinos estaba intacto, razón por la cual es apropiado observar con atención los procesos que se llevan a cabo en estos bosques para facilitar su conservación.

Mediante el esfuerzo por disminuir la destrucción de ecosistemas prístinos y el fomento a la conservación y restauración, se puede reparar a gran escala el daño ambiental ocasionado por la transformación a los ecosistemas causado por el hombre (Cairns Jr, 1988). Este estudio se basa en la observación de los fenómenos de sucesión en bosques alto-andinos de niebla. Estos ecosistemas se caracterizan, entre otras cosas, por ser complejos de vegetación capaces de capturar la humedad

suspendida en el aire (niebla) que sumada a la precipitación atmosférica permite una alta disponibilidad de agua a lo largo del año (Hamilton, 1995). Lo anterior hace de este ecosistema un importante actor en la regulación hídrica —cabeceras de montaña, nacimiento de ríos y protección de cuencas— además de un reservorio de biodiversidad (Hamilton, 1995).

Una estrategia estudiada en otros lugares para revertir transformaciones antrópicas a ecosistemas más similares a los bosques originales ha sido permitir la sucesión natural de áreas degradadas en proximidad a fuentes de semillas (Murcia, 1997). Esta estrategia, conocida como restauración pasiva, es un indicador del camino natural de la sucesión y ha arrojado evidencias claras que permiten a los investigadores desarrollar planes eficientes de manejo para zonas de explotación agroindustrial abandonadas con miras a ser restauradas (Murcia, 1997). La restauración pasiva del bosque se da en zonas de perturbación que han sido abandonadas por disminución de productividad o devaluación del producto agrícola explotado anteriormente (Guariguata & Ostertag, 2000), como también en zonas aledañas a bosques primarios para aumentar la conectividad entre estos.

Comprender la restauración pasiva como un proceso de sucesión es ventajoso para el estudio y desarrollo de métodos prácticos en sucesión asistida —restauración—. En algunos casos donde la sucesión natural ha sido arrestada bien sea por factores abióticos del suelo (pH, humedad, compactamiento) o bióticos (competencia con especies invasoras de pastos o hierbas, ausencia de banco de semillas y/o lluvia de semillas) se vuelve

una prioridad asistir el proceso de sucesión (Zanne & Chapman, 2001; Florentine & Westbrooke, 2004). Para comprender la dinámica de sucesión de un bosque secundario es clave observar con detenimiento los siguientes factores: efectos de borde (Oosterhoorn & Kappelle, 2000; Strayer *et al.*, 2003), composición florística del lote en sucesión (Norden *et al.*, 2009), estado, composición y uso anterior de los suelos en sucesión (Hilera-Lanzos & Diez-Hernandez, 2006) y distancia de los lotes en sucesión al bosque (Oosterhoorn & Kappelle, 2000; Norden *et al.* 2009).

De acuerdo a lo observado por otros investigadores, la intensidad en la explotación agrícola (Kok *et al.*, 1995), la cercanía del bosque (Florentine & Westbrooke, 2004), la competencia con pastos exóticos (Ortega-Pieck *et al.*, 2011) y la calidad y cantidad de dispersores (Pedraza & Williams-Linera, 2003) juegan importantes papeles al determinar la estructura de la comunidad (Oosterhoorn & Kappelle, 2000; Paine & Harms, 2009) sugieren el uso de especies de borde de bosque como impulsoras de la regeneración del bosque y el avance de este hacia zonas de explotación agrícola abandonadas.

Las plantas pioneras, como grupo funcional, se pueden dividir en dos grupos principales: las que permanecen en el banco de semillas de un bosque esperando a que la disponibilidad de luz aumente como consecuencia de un disturbio y aquellas cuyas semillas alcanzan nuevos nichos disponibles (por medio de dispersión) para iniciar el proceso de colonización (o recolonización) (Condit *et al.*, 1996). Las plantas pioneras del primer grupo tienen gran importancia en los procesos de sucesión al tener la posibilidad de permanecer en latencia cuando están en sombra y germinar al ser expuestas a luz directa (Swaine & Whitmore, 1988). Dado que en los bordes la incidencia de luz directa es mucho mayor que en el interior del bosque, es razonable asumir una tasa de reclutamiento mayor de las pioneras hacia el borde y en los potreros (claros) que en el bosque (Dalling *et al.*, 1998). Algunas características de las plantas pioneras son:

crecimiento rápido (Lieberman *et al.*, 1985), alta tasa de reclutamiento y de mortalidad (Condit *et al.*, 1996), madera de baja densidad, semillas pequeñas, baja biomasa foliar, alta tasa fotosintética y asociación a los disturbios (Turner, 2001).

La hipótesis del desequilibrio afirma que luego de un disturbio la probabilidad de que la composición florística de un bosque retorne a su estado original (o similar) es muy remota. Sin embargo, esta hipótesis ha sido estudiada con anterioridad (Hubbell, 1979) y puesta a prueba, intercambiando la dimensión temporal por la espacial (Terborgh *et al.*, 1996). Este estudio arrojó evidencia hacia la direccionalidad de la sucesión primaria en los bosques. De acuerdo con esto, es posible afirmar que existen mecanismos biológicos intrínsecos a los bosques que regulan en gran medida la composición de especies, a pesar de los disturbios (Terborgh *et al.*, 1996). Sin embargo, estudios recientes han mostrado que es difícil predecir con exactitud varios atributos de los bosques sucesionales (Norden *et al.*, 2015).

Observar el proceso de sucesión de un bosque en tiempo real sería ideal, pero pasarían décadas antes de extraer suficiente información concluyente sobre la dinámica de intercambio de especies. Para superar este obstáculo temporal es posible observar distintos parches de un mismo bosque que hayan sufrido disturbios en diferentes momentos del pasado. Al realizar dichas observaciones de parches con disturbios de diferentes edades se puede decir que se intercambia la dimensión temporal por la espacial. Examinar la combinación de plantas observadas en cada uno estos parches — en otras palabras, comparar su composición florística— es de gran utilidad para determinar si existe direccionalidad en el proceso de sucesión. En el caso particular de este estudio, se espera que, en caso de haber direccionalidad, las parcelas con edades similares (entiéndase como momentos sucesionales equivalentes), tengan una composición florística parecida y que los individuos jóvenes en estadios sucesionales tempranos sean también similares a los de estadios tardíos. En términos

generales, si la sucesión es un proceso direccional se espera que la composición florística de un área particular sea determinada por mecanismos intrínsecos a los bosques y no tanto como consecuencia del azar (Terborgh *et al.*, 1996). La capacidad de dispersión de una planta es un factor importante en la composición florística de un área, por esta razón, es de esperarse que, si el azar es importante, la distancia geográfica juegue un rol importante explicando la composición de especies en distintos lugares (Dalling *et al.* (1998).

El propósito de este estudio fue esclarecer las relaciones entre la composición florística y el proceso de sucesión en un bosque húmedo alto andino. Con el ánimo de cumplir con tal propósito, se proponen cuatro preguntas relevantes a los aspectos principales de los procesos ecológicos de este ecosistema. Al pie de cada pregunta se sugiere una hipótesis de estudio:

¿Existen diferencias en la composición florística y diversidad entre bosques secundarios y potreros en estados iniciales del proceso de sucesión? Se espera encontrar diferentes especies de plantas en parcelas con diferentes estados del proceso de sucesión, debido a la disparidad de condiciones (p.e. luz solar, nutrientes, humedad del suelo) entre parcelas.

¿Es la sucesión un proceso aleatorio o existe evidencia para afirmar que hay patrones direccionales? Es de suponer que la vegetación de cada parcela será determinada por la disponibilidad de nichos, principalmente de luz solar (Lohbeck *et al.* 2014). Si se tiene en cuenta que las características abióticas de todas las parcelas son relativamente similares (tipo de suelo, precipitación, temperatura, humedad, y altitud) se puede suponer que parcelas con edades similares tendrán una composición florística similar y que la sucesión sigue un patrón direccional.

¿Hay mayor reclutamiento de plántulas en los bordes que en el interior de los bosques? El borde del bosque presenta dos características que permiten asumir que tendrán un reclutamiento de plántulas mayor que el observado tanto en el interior

del bosque como en el potrero. En primer lugar, hay un gradiente desde el borde del bosque hacia el potrero en donde el número de semillas en el suelo se reduce a medida que se incrementa la distancia con el bosque. Por otro lado, existe un gradiente de luz desde el borde del bosque hacia su interior, siendo menor la disponibilidad de este recurso a medida que aumenta la distancia desde el borde hacia adentro del bosque. Según lo anterior, el borde del bosque es donde estos dos gradientes comparten su punto máximo (mayor luminosidad y mayor cantidad de semillas). Por tanto, se espera que el número de plántulas sea mayor en esta región que en cualquier otra de las parcelas.

¿Existe alguna correlación entre la distancia geográfica y la similaridad florística en el bosque altoandino? Si el proceso de sucesión es completamente direccional, y las características abióticas son similares en todas las parcelas, entonces la distancia entre estas no debería afectar de ninguna manera su composición florística.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

En la finca Sabaneta (municipio de Granada, vereda Sabaneta, departamento de Cundinamarca) tres localidades fueron escogidas (Tres Esquinas 04°31'960" N- 074°18'292" W; Antenas Telecom 04°31'325" N- 074°18'427" W y La Culebra 04°31'372" N- 074°18'437" W) con 2824, 3032 y 3027 m de altitud, respectivamente. Las tres localidades fueron escogidas aleatoriamente dentro de un radio de 3 Km (tabla 1). Este sitio de estudio es particularmente interesante para la investigación de los procesos de sucesión porque en su territorio se han llevado a cabo distintas actividades agrícolas, y también se han abandonado potreros en diferentes tiempos. En la parte superior de la montaña, donde está ubicada la finca, se encuentra un bosque de niebla donde ninguna actividad agrícola se ha realizado.

Tabla 1. Distancias geográficas entre parcelas (m). Tres Esquinas potrero (T.E.P.). Tres Esquinas bosque (T.E.B.), Antenas potrero (A.P.), Antenas Bosque (A.B.), La Culebra potrero (L.C.P.) y La Culebra bosque (L.C.B.).

	T.E.P.	T.E.B.	A.P.	A.B.	L.C.B.	L.C.P.
T.E.P.	0	100	2000	2100	1900	2000
T.E.B.		0	2100	2000	2000	1900
A.P.			0	100	150	250
A.B.				0	250	150
L.C.P.					0	100
L.C.B.						0

Para calcular la edad de las parcelas observamos cuatro fotografías aéreas del área (suministradas por el Instituto Geográfico Agustín Codazzi, IGAC). A lo largo de este periodo los sitios han estado en constante cambio. En 1943 todas las parcelas carecían de vegetación boscosa (aunque dado la calidad de la fotografía no es posible determinar el tipo particular de uso que se le daba al suelo en el momento). A partir de 1987, las parcelas de bosque (tanto Tres Esquinas como La Culebra y Antenas) tienen una cobertura arbórea importante, lo cual permitió asumir que la edad máxima de los bosques podría ser 69 años (asumiendo que desde 1943 estas parcelas fueron abandonadas, iniciándose así el proceso de sucesión). Aunque saber las edades exactas es imposible, dada la discontinuidad de las imágenes aéreas, sí es posible afirmar que la parcela de bosque de La Culebra es la más antigua, seguida por Antenas bosque, Tres Esquinas bosque, Antenas potrero y La Culebra potrero. Tres Esquinas potrero, en cambio, es notablemente más joven que las tres parcelas de bosque y también tiene una edad de abandono más reciente que las otras dos localidades de potrero (Antenas y La Culebra) y esto se refleja tanto en las fotografías como en su composición florística.

Análisis de diversidad y composición florística

Cada una de las localidades cumplía con el requisito de tener potreros abandonados adyacentes

a remanentes de bosque húmedo altoandino. En cada una de las tres localidades se montaron dos parcelas de 20 x 50 m unidas longitudinalmente. Estas parcelas contiguas fueron ubicadas de forma perpendicular al borde del bosque, de tal forma que una de las parcelas quedara del borde hacia el bosque y la otra del borde hacia el potrero. Para cada parcela se tomaron datos de altura con un clinómetro y circunferencia a la altura del pecho (CAP) con una cinta métrica. Dentro de las parcelas se registraron todos los individuos cuyo CAP fuera mayor a 8 cm. Cada parcela se dividió en subparcelas de forma transversal (de modo que quedaran 5 cuadrantes de 10x20 m) dentro de cada una de las subparcelas de 10x20 se montó un cuadrante de 5x5 m para evaluar la presencia de juveniles (entre 3 y 8 cm CAP), y también un cuadrante de 1x1 para ver cobertura de hierbas y plántulas. Este último muestreo se realizó poniendo una grilla de 1 m² sobre el sustrato y muestreando la vegetación debajo de cada una de las 100 intersecciones. Se identificaron *in situ* las plantas comprendidas en el área muestreada, y aquellas que no, fueron colectadas para posterior identificación taxonómica en el herbario de la Universidad de Los Andes.

La diversidad de cada parcela fue calculada en R por medio del paquete Vegan (Oksanen *et al.*, 2015), incluyendo el índice de Shannon-Wiener, al que se le aplicó la transformación e^H (Jost, 2006). Estos resultados de diversidad fueron sometidos a una prueba t-pareada (R Core Team, 2015) con el fin de determinar si existe o no una diferencia significativa en cuanto a la diversidad del bosque y el potrero.

Direccionalidad de la sucesión

Con el fin de analizar la composición florística (por grupos) se realizaron dos ordenaciones de escalamiento no-métrico multidimensional (NMDS) haciendo uso del paquete Vegan de R. Esta ordenación utiliza el método de Bray-Curtis para encontrar soluciones estables de ordenación dados

los datos con una organización inicial aleatoria en iteraciones distintas (Oksanen *et al.*, 2015). La primera ordenación se realizó utilizando los datos de todas las plantas de las parcelas muestreadas. Como la vegetación fue discriminada según su etapa ontogénica —adultos (.tr), juveniles (.sa) o plántulas (.sd)—, estas categorías fueron introducidas en la ordenación. La segunda ordenación tuvo en cuenta únicamente las plantas con tallos mayores a 8 cm de circunferencia a la altura del pecho —CAP—.

Perfiles de vegetación

Para el desarrollo de los perfiles del gradiente se siguieron las metodologías sugeridas por Hallé *et al.* (1978), además de aquellas establecidas por Oosterhoorn & Kappelle (2000) y por Matteucci & Colma (1982). Primero se analizaron los datos arrojados por las ordenaciones, escogiendo aquellas especies con mayor representación en cada una de las parcelas. Acto seguido, se hizo un dibujo esquemático de cada una de estas, respetando al máximo su arquitectura y morfología. Cada uno de los dibujos se escaneó y luego se procedió a ensamblar los perfiles usando Photoshop CS4® (2008).

La información del muestreo de vegetación para las parcelas de bosque fue resumida en tablas y discriminada en dos categorías: interior y borde. La primera categoría correspondiente a aquellas plántulas observadas en el cuadrante de 1x1 m más lejano del potrero y la segunda a las plántulas observadas en el cuadrante de 1x1 m más cercano al potrero. Para el análisis de los juveniles se usaron las mismas categorías, pero los datos analizados fueron los de las subparcelas 5x5m, en lugar de los de 1x1m. A continuación, se analizó cada uno de estos conjuntos utilizando pruebas t-pareadas y el paquete estadístico básico de R (Oksanen *et al.*, 2015), evaluando así si la densidad de plántulas encontradas en el borde del bosque era diferente a aquellas documentadas en el interior.

Distancias geográficas y florísticas

Se construyeron matrices de composición florística utilizando la información colectada en campo. Estas matrices no solo reflejan ausencia o presencia de especies, sino también abundancia. Dichas matrices fueron analizadas utilizando la función “vegdist” en el paquete Vegan de R (Oksanen *et al.*, 2015). Esta función compara los índices de disimilaridad de Bray-Curtis para dos comunidades diferentes, asumiendo como hipótesis nula que las dos comunidades comparadas tienen una composición florística idéntica. A cada pareja de comunidades le es asignado un valor “vegdist” entre 0 y 1. Estos valores representan la *distancia florística* entre parcelas, siendo 1 el valor asignado a dos comunidades idénticas y 0 aquel que se le daría a un par de comunidades que no tienen ninguna especie en común. Las distancias geográficas entre parcelas fueron determinadas utilizando fotografías aéreas de la zona, solicitadas al IGAC. A continuación, se procedió a comparar las dos matrices de datos para cada pareja de parcelas (distancia florística y distancia geográfica) con el fin de determinar si existe alguna relación entre estas. Para tal fin, se utilizó el test estadístico de Mantel para disimilaridad entre matrices. Este test encuentra el estadístico de correlación de mantel para dos matrices (valor entre 0 y 1) basándose en 999 permutaciones de las parejas de valores en las matrices.

La comunicación con las personas que tienen conocimiento sobre el lugar fue importante para determinar los usos previos del suelo, tipo de explotación agroindustrial, intensidad de la explotación, tiempos de abandono de los potreros. Con esta información se establecieron los tiempos aproximados de colonización de cada una de las especies presentes en estos espacios de sucesión. Con el fin de confirmar la información recibida, se solicitaron imágenes aéreas de la zona al IGAC. Cuatro fotografías nos fueron entregadas, correspondientes a los años 1943, 1987, 2007 y 2009, lo cual representa un rango temporal de 69 años, dado que

el año en el que se realizó el presente estudio fue el 2012. A partir de estas dos fuentes se pudo reconstruir parcialmente la historia del área de estudio, permitiendo de esta manera hacer una aproximación a la edad de los bosques y de los potreros.

RESULTADOS

Análisis de diversidad y composición florística

La vegetación de los potreros mostró la tendencia a ser dominada por dos especies de pastos (*Penisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov. y *Lolium multiflorum* Lam). Esta dominancia por parte de dos especies no fue observada en las parcelas de bosque. Estas, por el contrario, contaban con un mayor número de especies de plantas. Estas observaciones se vieron reflejadas en los análisis estadísticos, donde se advirtió que las parcelas de bosque tienen una diversidad más alta que las parcelas de potrero (figura 1).

Las parcelas de potrero con valores de diversidad más altos son Antenas y La Culebra, hecho que concuerda con la edad calculada para estas parcelas por medio de las fotografías aéreas, confirmando que la edad de abandono sí influye directamente en la diversidad de las parcelas.

Direccionalidad de la sucesión

Al observar la ordenación no métrica multidimensional (NMDS) realizada para los árboles de todas las parcelas (figura 2a) es posible notar que las parcelas de bosque (AB, LCB, y TEB) se encuentran agrupadas hacia la esquina superior izquierda de la gráfica, mientras que las parcelas de potrero (AP, LCP, y TEP) se agrupan hacia la esquina inferior derecha de esta. En otras palabras, la vegetación entre parcelas del mismo tipo (bosque con bosque y potrero con potrero) tiene una afinidad mayor que con sus parcelas aledañas (por ejemplo, TEP y TEB). Es interesante observar que hay especies que están exclusivamente en las parcelas de bosque, como: *Myrsine coriacea* (Sw.) R.Br. ex Roem. &

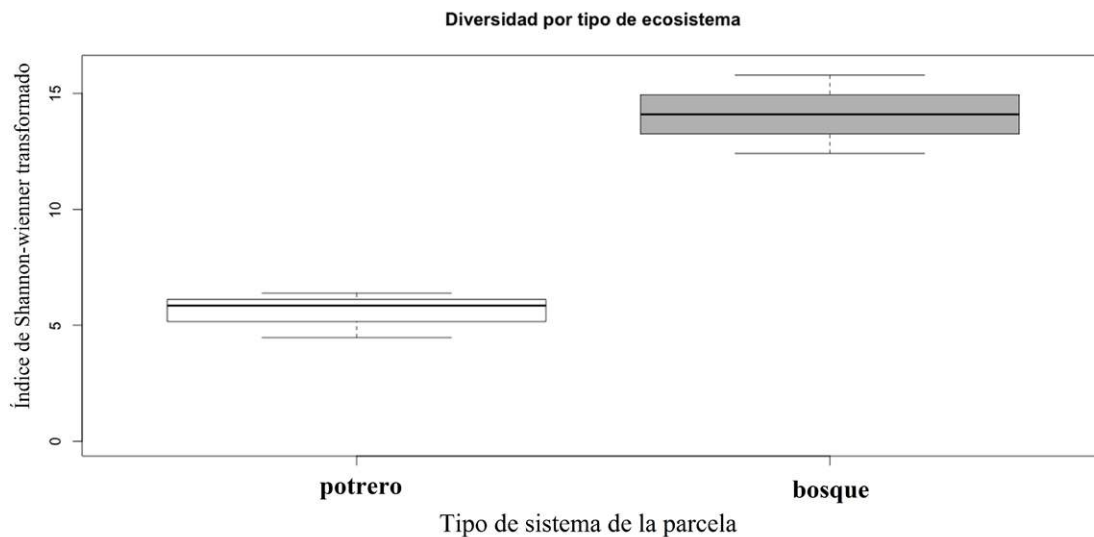


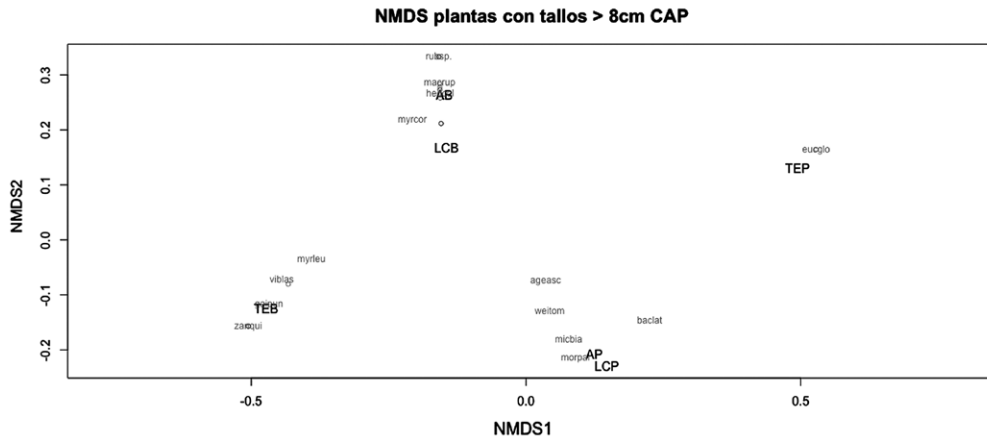
Figura 1. Comparación de la diversidad vegetal (Índice de Shannon) entre bosques secundarios y potreros en la finca “Sabaneta”, Cundinamarca (Colombia). La diferencia es significativa (bosque: $e^H=14.10$, $SD=1.68$; potrero: $e^H=5.57$, $SD=0.99$; $t(5)=4.9832$, $p=0.004$).

Schult. y *Clusia multiflora* Kunth (entre otras); algunas que son exclusivas de potrero, *Baccharis latifolia* (Ruiz & Pav.) Pers. y *Eucalyptus globulus* Labill.; y otras que se caracterizan por aparecer en ambos tipos de hábitat (llamadas acá especies de borde) tales como *Miconia biappendiculata* (Naudin)

L. Uribe, *Morella parvifolia* (Benth.) Parra-Os. y *Weinmannia tomentosa* L.f.

Otra NMDS se llevó a cabo utilizando las diferentes etapas ontológicas —árboles (.tr), juveniles (.sa), y plántulas (.sl)— de las plantas muestreadas (figura 2B). Es posible ver que se forman tres

2a)



2b)

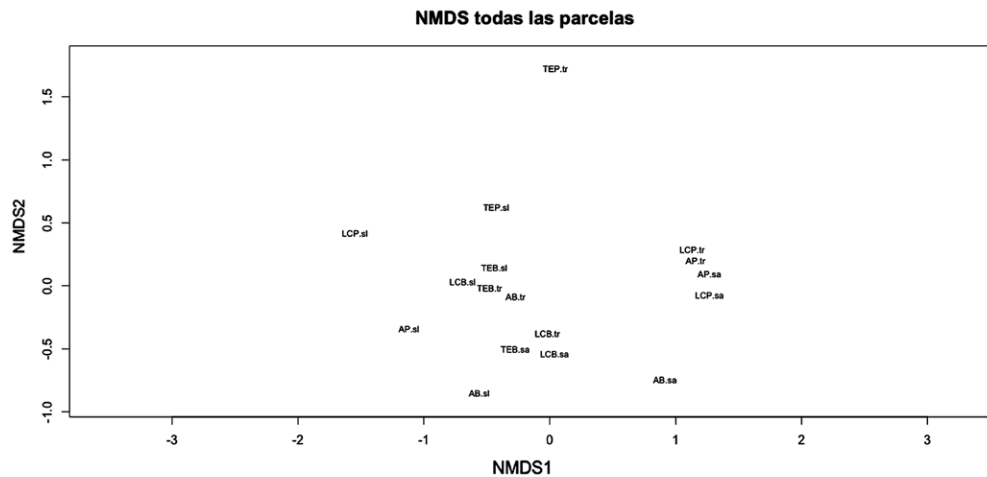


Figura 2. A) Ordenación no métrica multidimensional realizada con los datos de la vegetación de todas las parcelas de bosque secundario y potreros montadas en la finca Sabaneta, en Cundinamarca (Colombia). En la ordenación se puede observar una agrupación de las tres parcelas de bosque: Antenas Bosque (AB), La Culebra Bosque (LCB) y Tres Esquinas Bosque (TEB), hacia el lado izquierdo, y una agrupación de las parcelas de potrero hacia el lado derecho: Tres Esquinas Potrero (TEP), Antenas Potrero (AP) y La Culebra Potrero (LCP). Los nombres de las especies más significativas están abreviados usando las tres primeras letras del género seguidas por las tres primeras del epíteto así que “eucglo” correspondería a *E. globulus*. b) En esta NMDS, se discriminan tres unidades discretas de estructura de la vegetación: árboles (.tr), juveniles (.sa), y plántulas (.sl). Es posible observar cómo estas unidades superan en poder agrupador a la localidad de las parcelas: TEP, TEB, AP, AB, LCP y LCB.

grupos en la figura. El primero, hacia el lado inferior izquierdo, congrega a todas las parcelas en etapa de plántulas (.sl). El segundo grupo visible, hacia la esquina inferior derecha de la gráfica, concentra las parcelas en etapa de juveniles (.sa), y la última, también donde menos concentradas están las parcelas, agrupa a los árboles (.tr). Este análisis permite observar que las comunidades tienden a agruparse según su categoría ontológica y no por su ubicación geográfica.

Perfiles de vegetación

Para la altura promedio de las parcelas de bosque los resultados fueron muy homogéneos, oscilando

entre los 6.1 y los 7.3 m. La altura máxima también fue muy parecida para las tres localidades de bosque (15 m), excepto para la localidad de Antenas, cuyo valor máximo fue de 17 m (tabla 2). A diferencia de lo anterior, las parcelas de potrero tuvieron una oscilación muchísimo mayor en las alturas máximas (entre 6 y 15 m). Con el fin de visualizar las diferencias entre las tres parcelas, se dibujaron los perfiles de vegetación de cada una: Tres Esquinas (figura 3a), La Culebra (figura 3b) y Antenas (figura 3c). El área basal media de las parcelas de bosque tuvo mayores valores que aquellas de potrero, particularmente la de la localidad Antenas (tabla 2).

Tabla 2. Estructura de la vegetación y diversidad para las parcelas de bosque y de potrero de las tres localidades muestreadas. Tres Esquinas (T.E.), Antenas Telecom (A.T.) y La Culebra (L.C.)

Clase	Medida	Localidad							
		Bosque				Potrero			
		T.E.	A.T.	L.C.	Promedio	T.E.	A.T.	L.C.	Promedio
Altura del dosel (m)	Máxima	15	17	15	15.66	7.4	15	6	9.46
	Promedio	6.77	7.36	6.11	6.74	2.48	2.56	4.15	3.09
Área basal (cm ²)	Tallos > 8 cm CAP	1944	4035	4672	3550	160	5131	3598	2693
	Tallos > 8 cm CAP	626	293	973	630	50	69	44	54
	TOTAL	2570	4328	5645	4181	210	5200	3642	3017
Diversidad	Índice de Shannon-wiener (H')	2.15	2.64	2.75	2.64	1.49	1.76	1.85	1.70
	Número efectivo de especies	6.84	7.19	7.49	7.17	4.06	4.8	5.03	4.63

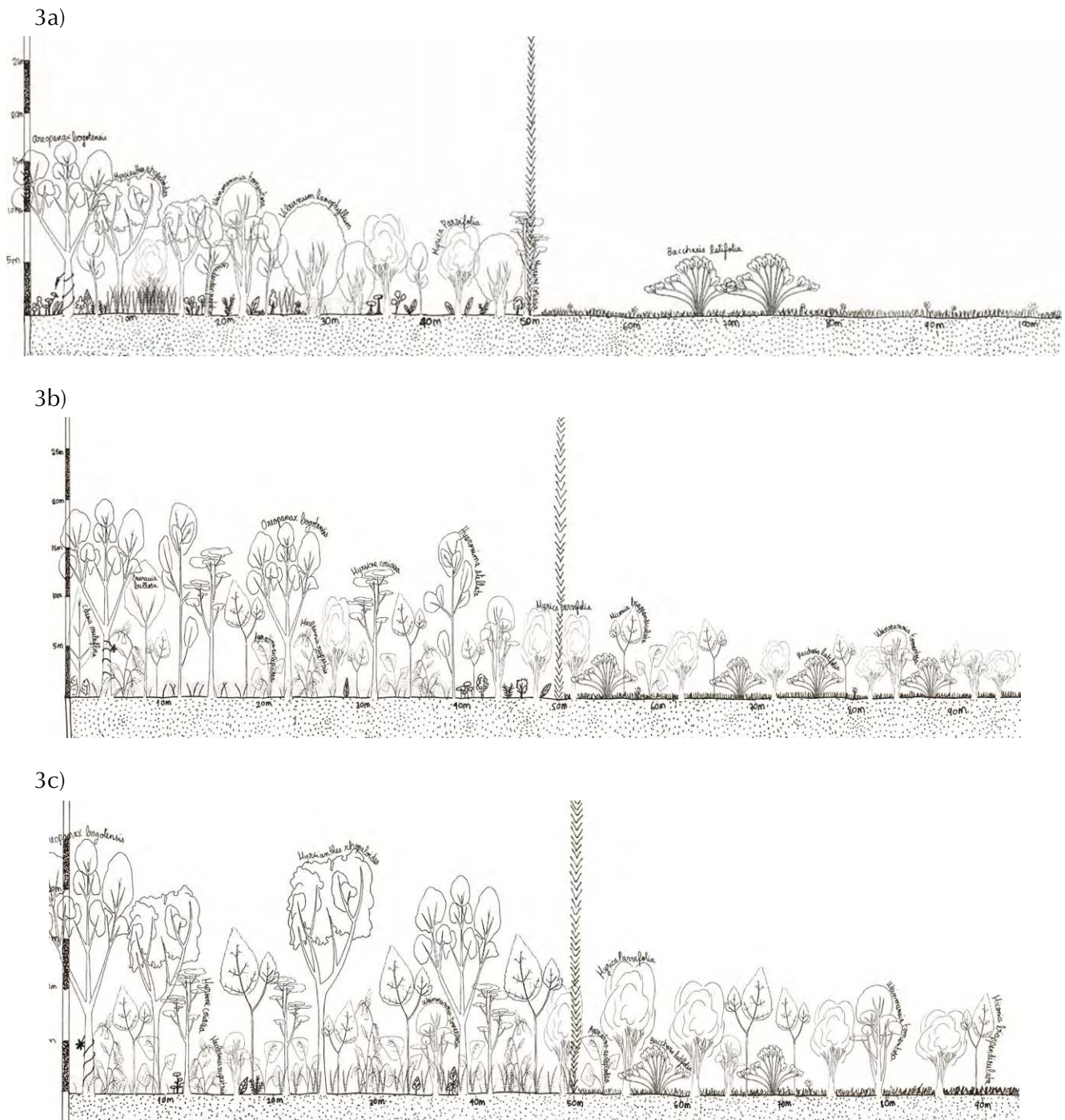


Figura 3. Perfil de vegetación de las parcelas de estudio. a) Tres Esquinas, b) La Culebra, c) Antenas. La barra vertical del extremo izquierdo señala la altura. La línea vertical en el medio señala el límite entre bosque (costado izquierdo de la línea divisoria) y potrero (costado derecho). Los nombres de las especies más representativas están escritos sobre las copas de estas.

El promedio de plántulas (figura 4a) y de juveniles (figura 4b) encontradas en el borde del bosque

fue mayor que el de aquellas encontradas en el interior del bosque.

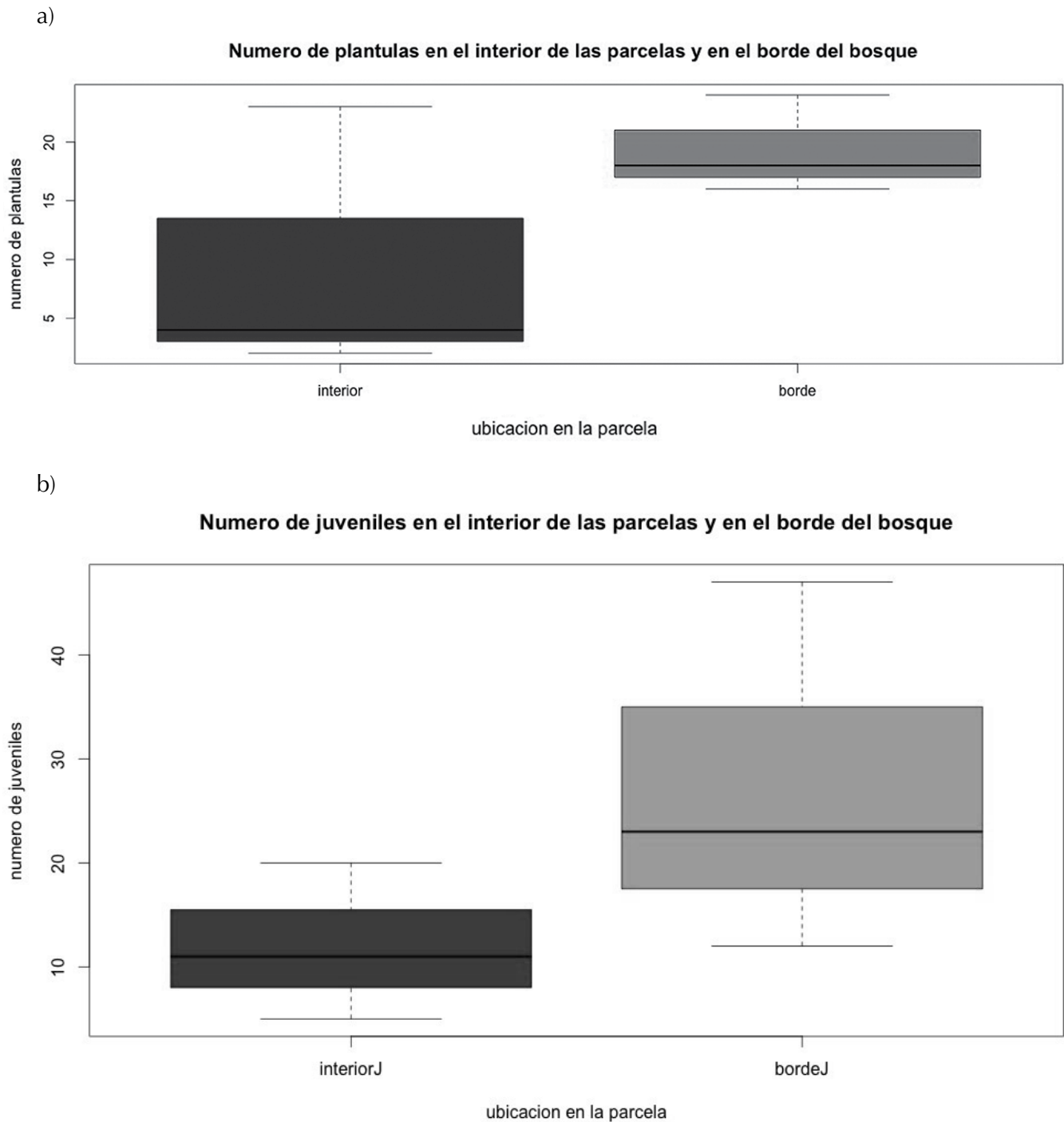


Figura 4. a) Comparación entre el número de plántulas observadas en los cuadrantes de 1 x 1 m en las parcelas de bosque. “Interior” representa los cuadrantes del bosque más lejano al borde, y “Borde” el cuadrante aledaño al límite del bosque con el potrero-borde. Prueba t-pareada: ($t(5)=-1.12$, $p=0.3799$). b) Comparación entre el número de juveniles observados en las subparcelas de 5m x 5m de bosque. “interior” representa las subparcelas de 5 x 5m del bosque más lejano al potrero, y “borde” el cuadrante aledaño al límite del bosque con el potrero. Prueba t-pareada ($t(5)=-1.20$, $p=0.3528$).

Distancias geográficas y florísticas

Para determinar si la distancia geográfica entre las parcelas estaba relacionada con la diferencia en composición florística de estas, se desarrolló un test de Mantel (figura 5). Este análisis mostró que a medida que la distancia entre parcelas se hace mayor, su similitud florística disminuye (r estadístico de Mantel: 0.77). Se puede observar que aquellas parcelas que están cerca tienen flora similar, mientras que las que están alejadas geográficamente tienen menos especies en común.

DISCUSIÓN

Análisis de diversidad y composición florística

La altura promedio, área basal y diversidad de las parcelas de bosque en las localidades de La Culebra y Antenas tiende a ser homogénea dado que los bosques tienen edades e historia de usos similares. Según los resultados del test de Mantel se logró determinar que la distancia geográfica puede ser un factor importante en el momento de determinar la composición florística.

Se encontraron algunas diferencias entre la composición florística de las parcelas de potrero y las de bosque. Tanto *P. clandestinum* como *L. multiflorum* han sido sugeridas como especies dominantes de los potreros, lo cual representa una barrera para la germinación de semillas de otras especies en estos hábitats (Facelli *et al.*, 1987; Salamanca & Camargo, 2000; Elgar *et al.* 2014). En general, muchas especies invasoras son fuertes limitantes tanto a la germinación como al establecimiento de plántulas nativas (Florentine & Westbrooke, 2004; Gunaratne *et al.*, 2014). *Chusquea scandens* Kunth, al ser una especie monocárpica y de floración masiva, juega un papel importante en la transición entre potrero y bosque, dominando durante el periodo previo a su florecimiento y luego de que este se lleva a cabo, dando paso a otras especies de plantas como *M. biappendiculata*, *M. parvifolia*, y *W. tomentosa* (Young, 1991).

Por el contrario, en los bosques existe una estratificación más clara de la vegetación, favorecida por la diferencia de alturas y tipos de copas de las plantas que componen el dosel. Esta heterogeneidad en el dosel permite a diferentes grupos funcionales de plantas colonizar nichos únicos dentro de ese ambiente. Esta variedad de recursos

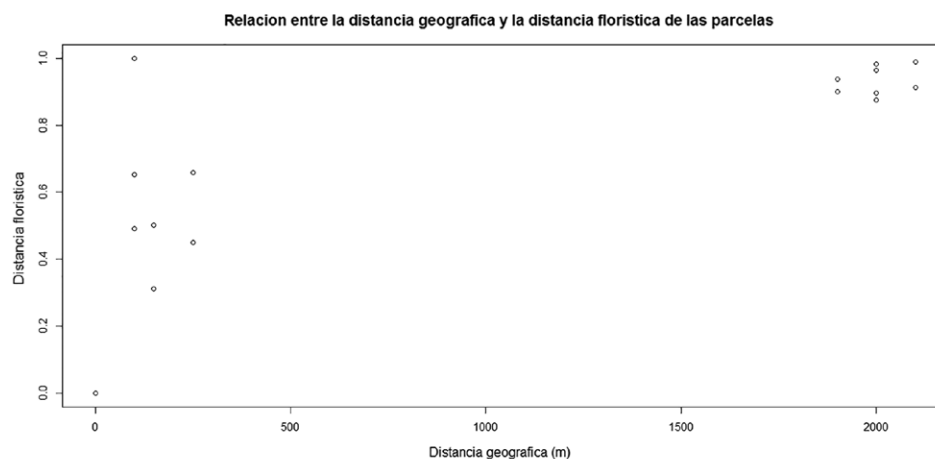


Figura 5. Test de Mantel calculando la correlación entre la distancia geográfica y la distancia florística de las parcelas evaluadas. Existe una relación estadísticamente significativa entre estas dos variables (r estadístico de Mantel= 0.77; significancia= 0.023).

disponibles (presumiblemente la luz solar sea el factor determinante) implica un aumento en la diversidad de plantas en las parcelas de bosque en comparación a las de potrero (Posada *et al.*, 2000; Shoo & Catterall, 2013). Estos resultados son acordes a la hipótesis planteada en la introducción: parcelas en diferentes momentos sucesionales presentan diferencias en su composición florística.

Direccionalidad de la sucesión

Según la ordenación NMDS de todas las parcelas (figura 2a) se puede notar que las parcelas de bosque (AB, LCB, y TEB) están agrupadas hacia la esquina superior izquierda de la gráfica, y las de potrero (AP, LCP, y TEP) hacia la esquina inferior. Esta observación permite deducir que el tipo de ecosistema (bosque o potrero) tiene mayor poder agrupador que la ubicación de las parcelas.

En general, se pudo observar que ninguno de los bosques es primario. Todos ellos, según la vegetación estudiada, están en la actualidad en un proceso intermedio-avanzado de sucesión. Se deduce, a partir del área basal (tabla 2) y de la composición florística de nuestro estudio (anexo 1), que este proceso está más avanzado en los bosques de La Culebra y de Antenas que en el de Tres Esquinas. Esto concuerda con observaciones hechas en el pasado, donde la composición florística, similar en ambos estudios a la encontrada en las parcelas de bosque analizadas en este estudio, es tratada como precursora de bosques maduros. Por ejemplo, *M. parvifolia* y *W. tomentosa* (Salamanca & Camargo, 2000). Esta observación también es congruente con los resultados obtenidos del estudio de las fotografías aéreas, donde se calculó que la edad máxima de los bosques no podía ser mayor a los 69 años. Esto es importante porque apunta a que los procesos de sucesión obedecen a cierta direccionalidad, determinada principalmente por las características intrínsecas de un área, dejando la variabilidad geográfica como un factor secundario.

La relevancia de estas dos especies, y adicionalmente *M. biappendiculata*, es alta para fines de

restauración ecológica. El hecho de aparecer tanto en potreros como en los bosques permite deducir que las semillas de estas plantas tienen la capacidad de germinar en potreros, crecer bajo condiciones características de plantas pioneras y, además, permanecer allí a medida que el proceso de sucesión continúa con otras plantas. Esta última especie tiene una propiedad adicional que la hace sumamente atractiva para los procesos de restauración asistida: sus frutos carnosos atraen aves, acelerando de esta manera el proceso de colonización, por medio de la dispersión de semillas (Forest Restoration Research Unit, 2008).

Según esto, se puede inferir que la ubicación geográfica no es un factor determinante de la composición florística de las parcelas. Por el contrario, sugiere que existe direccionalidad en el proceso de sucesión del bosque. Esto se puede argumentar al observar que la categoría bajo la cual es agrupada la vegetación —árboles (.tr), juveniles (.sa) o plántulas (.sd)— sumado a la composición florística de cada una de las parcelas, se asemejan entre sí mucho más que por la ubicación geográfica de las parcelas.

Perfiles de vegetación

En cuanto a la altura máxima de los árboles en las parcelas de potrero de las tres localidades, se observa que difiere mucho de la altura promedio. Esto sucede porque en el pasado, al talar el bosque para hacer potreros, algunos árboles se dejaron en pie, bien sea por razones prácticas (sombra para el ganado) o simplemente por cuestiones ornamentales del paisaje. El paso del tiempo hace que estos individuos sobrepasen el promedio de altura (dada la diferencia de edad de estos con los individuos que comenzaron a crecer una vez abandonados los potreros).

En Tres Esquinas y Antenas el número de plántulas encontradas en el borde (24 y 18) fue mayor al de plántulas encontradas en el interior (2 y 4). Esto concuerda con lo esperado, ya que el borde presenta tanto un gran número de semillas en el

suelo, como una mayor disponibilidad de luz solar que el interior del bosque. En la parcela de La Culebra se observó el fenómeno opuesto, registrándose 16 plántulas en el borde y 23 en el interior. Es probable que este fenómeno aislado sea la respuesta a un disturbio en el interior del borde, o a un evento no registrado en este estudio.

Distancias geográficas y florísticas

Una observación correspondiente a la relación inversa entre distancia geográfica y similitud florística es que, para este sistema ecológico, la dispersión de semillas parece tener alguna limitación a grandes distancias. Probablemente la heterogeneidad de la matriz disuade a los dispersores bióticos (animales) al representar un riesgo (Longland & Price, 1991). Como consecuencia de lo anterior, es factible que el mayor dispersor activo en este sistema sea el viento.

La correlación entre las dos matrices (distancia geográfica y distancia florística entre parcelas) confirma que la distancia juega un papel importante en la composición florística de estos bosques, apuntando hacia un fenómeno relacionado con la dispersión de semillas.

Es posible observar que la sucesión del bosque altoandino obedece un patrón de direccionalidad. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que hay otros factores que pueden alterar estos patrones, como la dispersión de semillas (por tanto, la distancia geográfica) o las barreras a la germinación y la competencia impuestas por especies invasoras (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2015).

CONCLUSIONES

Se encontró una diferencia significativa entre la diversidad de parcelas de potrero con respecto a las de bosque. Sugerimos que *P. clandestinum* y *L. multiflorum* generan barreras efectivas a la colonización y establecimiento de potenciales colonizadores nativos, debido a su alta capacidad

competitiva. El estudio de estrategias para superar esta barrera a la sucesión debe ser una prioridad en la lista de trabajos futuros en biología de la conservación del bosque altoandino.

Este estudio encontró evidencia para afirmar que la sucesión no es un proceso aleatorio, ya que obedece a cierto tipo de direccionalidad, favorecida, principal pero no exclusivamente, por características intrínsecas a los ecosistemas.

No es posible determinar si el borde del bosque tiene una mayor tasa de reclutamiento que el interior. Sin embargo, dos de las parcelas mostraron este patrón, mientras en la tercera se observó un mayor reclutamiento al interior que en el borde. Es posible que esta tercera parcela hubiera sufrido un disturbio en el interior, y que el mayor reclutamiento fuera una consecuencia de esto, pero le presente estudio carece de evidencia para afirmarlo.

M. biappendiculata, *M. parvifolia*, y *W. tomentosa* son las tres especies de plantas que, según este estudio, son llamativas en términos de restauración asistida del bosque altoandino en potreros abandonados, especialmente en aquellos sin fuentes de semillas cercanas (remanentes de bosque). Estas tres especies de plantas al estar juntas contribuyen a la restauración del bosque, cada una de manera singular. *W. tomentosa* es una especie con alta durabilidad en el bosque y de fácil propagación. *M. parvifolia* es una fijadora de nitrógeno, resistente a los suelos erosionados y precursora de otras especies como *W. tomentosa* y *Oreopanax floribundum*. Por último, *M. biappendiculata* es una planta atractiva para aves por sus frutos, lo cual favorece a la dispersión de sus semillas alrededor de los árboles maduros.

La distancia geográfica está inversamente relacionada con la afinidad florística en ecosistemas de bosque altoandino, sugiriendo que la dispersión juega un papel importante y evidenciando que la discontinuidad de la matriz estudiada genera una importante limitación a la dispersión de semillas. El rol de dispersores bióticos y abióticos en el bosque altoandino y los efectos de la discontinuidad

de la matriz de bosque deben ser estudiados con mayor atención. Únicamente si las dinámicas de dispersión son comprendidas a profundidad, se podrán llevar a cabo planes de restauración ecológica holísticos, donde tanto la flora y la fauna como los factores abióticos sean tratados con sus respectivas importancias en este proceso.

AGRADECIMIENTOS

Los autores del artículo agradecen a Alfredo Navas, quien facilitó el acceso del equipo investigador al área de estudio y nos suministró ayudas logísticas a lo largo de la temporada de trabajo de campo. A los asistentes de campo Carlos Fajardo, Sebastián Ramírez, Juan Pablo Bueno, Juan Diego Martínez, Inés Támara y, especialmente, a Mariana Fajardo.

A los laboratorios de Botánica sistemática y de Ecología de bosques tropicales y primatología de la Universidad de Los Andes.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arroyo-Rodriguez, V., Melo, F. P. L., Martinez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J.A., Norden, N., Santos, B.A., Leal, I. R., & Tabarelli, M.** (2015). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*. doi:10.1111/brv.12231.
- Cairns, J., & Wilson, E. O.** (1988). Increasing diversity by restoring damaged ecosystems. Washington, D.C., National Academy Press, pp. 333-343.
- Cavelier, J., Lizcano, D., & Pulido, M. T.** (2001). Colombia. Bosques nublados del neotrópico. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad (IN Bio), pp. 443-496.
- Condit, R., Hubbell, S. P., & Foster, R. B.** (1996). Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science*, 7(3), 405-416.
- Dalling, J. W., Swaine, M. D., & Garwood, N. C.** (1998). Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology*, 79(2), 564-578.
- Elgar, A.T., Freebody, K., Pohlman, C.L., Shoo, L.P., & Catterall, C.P.** (2014). Overcoming barriers to seedling regeneration during forest restoration on tropical pasture land and the potential value of woody weeds. *Frontiers in Plant Science*, 200(5).
- Facelli, J. M., D'Angela, E., & Leon, R. J.** (1987). Diversity changes during pioneer stages in a subhumid pampean grassland succession. *American Midland Naturalist*, 17-25.
- Florentine, S. K. & Westbrooke, M. E.** (2004). Restoration on abandoned tropical pasturelands—do we know enough? *Journal for Nature Conservation*, 12(2), 85-94.
- Forest Restoration Research Unit.** (2008). Research for Restoring Tropical Forest Ecosystems: A Practical Guide. Thailand: Biology Department, Science Faculty-Chiang Mai University, pp. 39-40
- Gentry, A. H.** (2001). Patrones de diversidad y composición florística en los bosques de las montañas neotropicales. En M. Kapelle & A. Brown (eds.), *Bosques nublados del Neotropico*. Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), pp. 84-123.
- Guariguata, M. R., & Ostertag, R.** (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest ecology and management*, 148(1), 185-206.
- Gunaratne, A.M.T.A, Gunatilleke, G.V.S., Gunatilleke, I.A.U.N., Madawala, H.M.S.P., & Burslem, D.G.R.P.** (2014) Overcoming ecological barriers to tropical lower montane forest succession on anthropogenic grasslands: Synthesis and future prospects. *Forest Ecology and Management*, 329, 340-350.
- Hallé, F., Oldeman, R. A., & Tomlinson, P. B.** (1978). *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Berlin: Springer-Verlag.
- Hamilton, L.** (1995). Una campaña por los bosques nublados, ecosistemas únicos y valiosos en peligro. Serie Focus de la UICN, 22p.

- Hilera-Lanzos, R., & J. M. Díez-Hernández.** (2006). Directrices de restauración ecológica en cuencas hidrográficas andinas. Plan de manejo ambiental de la cuenca hidrográfica La Floresta-La Novita. Bogotá. Colombia. Valladolid: Universidad de Valladolid
- Hubbell, S. P.** (1979). Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 203(4387), 1299-1309.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., R. B. O'Hara, R. B., G. L. Simpson, G. L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., & Wagner, H.** (2015). Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-0. Recuperado de <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Jost, L.** (2006) Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363-375.
- Kok, K., Verweij, P. A., & Beukema, H.** (1995). Effects of cutting and grazing on Andean treeline vegetation. Biodiversity and conservation of neotropical Montane forests (pp. 527-539). New York: New York Botanical Garden.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Hartshorn, G., & Peralta, R.** (1985). Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 1(02), 97-109.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Martínez-Ramos, M., Rodríguez-Velázquez, J., van Breugel, M., & Bongers, F.** (2014). Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. *Functional Ecology*, 28(4), 1052-1058.
- Longland, W. S., & Price, M.V.** (1991) Direct Observations of Owls and Heteromyid Rodents: Can Predation Risk Explain Microhabitat Use? *Ecology*, 72(6), 2261-2273.
- Matteucci, S.D., & Colma, A.** (1982). Metodología para el estudio de la vegetación (pp. 56-62). Washington D.C.: Secretaría general de la Organización de los Estados Americanos; Programa regional de desarrollo científico y Tecnológico.
- Murcia, C.** (1997). Evaluation of Andean alder as a catalyst for the recovery of tropical cloud forests in Colombia. *Forestry Ecology and Management*, 99(1-2), 163-170.
- Norden, N., R. L. Chazdon, et al.** (2009). Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters*, 12(5), 385-394.
- Norden, N., Angarita, H. A., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Granzow-de la Cerda, I., van Breugel, M., & Chazdon, R. L.** (2015). Successional dynamics in neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(26), 8013-8018.
- Oosterhoorn, M., & Kappelle, M.** (2000). Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. *Forest Ecology and Management*, 126, 291-307.
- Ortega-Pieck, A., López-Barrera, F., Ramírez-Marcial, N., & García-Franco, J. G.** (2011). Early seedling establishment of two tropical montane cloud forest tree species: The role of native and exotic grasses. *Forest Ecology and Management*, 261(7), 1336-1343.
- Paine, C. T., & Harms, K. E.** (2009). Quantifying the effects of seed arrival and environmental conditions on tropical seedling community structure. *Oecologia*, 160(1), 139-150.
- Pedraza, R. A., & Williams-Linera, G.** (2003). Evaluation of native tree species for the rehabilitation of deforested areas in a Mexican cloud forest. *New forests*, 26(1), 83-99.
- Adobe Systems.** (2008). Photoshop CS4 extended versión 11.0.2. Michigan.
- Posada, J. M., Aide, T. M., & Cavelier, J.** (2000). Cattle and weedy shrubs as restoration tools of tropical montane rainforest. *Restoration ecology*, 8(4), 370-379.
- R Core Team.** (2015). R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0, Recuperado de <http://www.R-project.org>.
- Salamanca, B., & Camargo, G.** (2000). Protocolo distrital de restauración ecológica. Bogotá D.C.: Alcaldía Mayor, Departamento Técnico Administrativo del Medio Ambiente (DAMA).
- Shoo, L.P., & Catterall, C.P.** (2013). Stimulating Natural Regeneration of Tropical Forest on Degraded Land:

Approaches, Outcomes, and Information Gaps. *Restoration Ecology*, 21(6), 670-677

Strayer, D. L., Power, M. E., Fagan, W. F., Pickett, S. T., & Belnap, J. (2003). A classification of ecological boundaries. *BioScience*, 53(8), 723-729.

Swaine, M. D., & Whitmore, T. C. (1988). On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75(1-2), 81-86.

Terborgh, J., & Foster, R. B. (1996). Tropical tree communities: a test of the nonequilibrium hypothesis. *Ecology*, 77(2), 561-567.

Turner, I. M. (2001). *The ecology of trees in the tropical rainforest*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 290p.

Wright, S. J., & Muller-Landau, H. C. (2006). The Future of Tropical Forest Species. *Biotropica*, 38(3), 287-301.

Young, K. R. (1991). Natural History of an Understory Bamboo (*Chusquea sp.*) in a Tropical Timberline Forest. *Biotropica*, 23(4 parte B), 542-554.

Zanne, A. E. & Chapman, C. A. (2001). Expediting reforestation in tropical grasslands: distance and isolation from seed sources in plantations. *Ecological Applications*, 11(6), 1610-1621.



Anexos

Anexo 1. Composición florística de las parcelas en orden descendiente de número de observaciones por parcela.

Localidad	Tipo de parcela	Categoría	Número de observaciones	Familia	Especie	Autor
			33	Loranthaceae	<i>Gaiadendron punctatum</i>	(Ruiz & Pav.) G. Don
			11	Adoxaceae	<i>Viburnum lasiophyllum</i>	Benth.
			9	Myricaceae	<i>Morella parvifolia</i>	(Benth.) Parra-O.
			7	Araliaceae	<i>Oreopanax incisus</i>	(Willd. ex Schult.) Decne. & Planch.
			7	Rhamnaceae	<i>Frangula sphaerosperma</i>	(Sw.) Kartesz & Gandhi
			6	Piperaceae	<i>Piper bogotense</i>	C.DC.
			5	Asteraceae	<i>Barnadesia spinosa</i>	L.f.
			2	Myrtaceae	<i>Myrcianthes leucoxyla</i>	(Ortega) McVaugh
		(.tr) Árboles	1	Cunoniaceae	<i>Weinmania tomentosa</i>	L. f.
			1	Ericaceae	<i>Oreanthes buxifolius</i>	Benth.
			1	Melastomataceae	<i>Miconia biappendiculata</i>	(Naudin) L. Uribe
			1	Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i>	(Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.
			1	Rubiaceae	<i>Palicourea angustifolia</i>	Kunth
			1	Rutaceae	<i>Zanthoxylum quindiuense</i>	Tul.
			1	Solanaceae	<i>Solanum humboldtianum</i>	Dunal
			108	Poaceae	<i>Chusquea fendleri</i>	Munro
			58	Dicksoniaceae	<i>Culcita conifolia</i>	(Hook.) Maxon
			6	Rubiaceae	<i>Palicourea angustifolia</i>	Kunth
Tres Esquinas	Bosque		4	Loranthaceae	<i>Gaiadendron punctatum</i>	(Ruiz & Pav.) G. Don
		(.sa) Juveniles	4	Solanaceae	<i>Solanum humboldtianum</i>	Dunal
			4	Adoxaceae	<i>Viburnum lasiophyllum</i>	Benth.
			3	Asteraceae	<i>Indet.</i>	
			2	Melastomataceae	<i>Miconia biappendiculata</i>	(Naudin) L. Uribe
			1	Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i>	(Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.
			92	Poaceae	<i>Pennisetum clandestinum</i>	Hochst. Ex Chiov.
			24	Aspleniaceae	<i>Asplenium aureum</i>	Cav.
			20	Rubiaceae	<i>Richardia scabra</i>	L.
			18	Rubiaceae	<i>Nertera granadensis</i>	(Mutis ex L.f.) Druce
			11	Polypodiaceae	<i>Polypodium remotum</i>	Desv.
			8	Cucurbitaceae	<i>Calycophyllum weberbaueri</i>	Harms H.A.T.
		(.sl) Plántulas	7	Solanaceae	<i>Solanum humboldtianum</i>	Dunal
			6	Passifloraceae	<i>Passiflora exoperculata</i>	Mast
			6	Piperaceae	<i>Piper bogotense</i>	C.DC.
			6	Pennstaedtidaceae	<i>Pteridium aquilinum</i>	(L.) Kuhn.
			4	Dicksoniaceae	<i>Culcita conifolia</i>	(Hook.) Maxon
			4	Loranthaceae	<i>Gaiadendron punctatum</i>	(Ruiz & Pav.) G. Don
			2	Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i>	(Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.

Localidad	Tipo de parcela	Categoría	Número de observaciones	Familia	Especie	Autor		
Tres Esquinas (continuación)	Potrero	(.tr) Árboles	3	Asteraceae	<i>Baccharis latifolia</i>	(Ruiz & Pav.) Pers		
			2	Boraginaceae	<i>Cordia cylindrostachia</i>	(Ruiz & Pav.) Roem. & Schult.		
			1	Myrtaceae	<i>Eucalyptus globulus</i>	Labill.		
		(.sa) Juveniles	2	Rosaceae	<i>Rubus floribundus</i>	Weihe		
			262	Poaceae	<i>Lolium multiflorum</i>	Lam.		
		Antenas Telecom	Bosque	(.sl) Plántulas	87	Poaceae	<i>Pennisetum clandestinum</i>	Hochst. Ex Chiov.
					61	Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i>	L.
					27	Polygonaceae	<i>Polygonum punctatum</i>	Elliott.
					24	Caryophyllaceae	<i>Spergula arvensis</i>	L.
					18	Leguminosae	<i>Trifolium repens</i>	L.
					6	Polygonaceae	<i>Rumex acetosella</i>	L.
					6	Caryophyllaceae	<i>Silene gallica</i>	L.
					38	Myricaceae	<i>Morella parvifolia</i>	(Benth.) Parra-O.
					22	Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i>	(Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.
					22	Cunoniaceae	<i>Weinmania tomentosa</i>	L. f.
					21	Ericaceae	<i>Macleania rupestris</i>	(Kunth.) A.C. Sm
					17	Melastomataceae	<i>Miconia biappendiculata</i>	(Naudin) L. Uribe
					15	Asteraceae	<i>Ageratina asclepiadea</i>	L.f.
					6	Euphorbiaceae	<i>Hyeronima macrocarpa</i>	Müll. Arg.
					4	Myrtaceae	<i>Myrcianthes rhopaloides</i>	(Kunth) McVaugh
		4	Araliaceae	<i>Oreopanax bogoensis</i>	Cuatrec.			
		3	Aquifoliaceae	<i>Ilex scandens</i>	Cuatrec			
2	Clethraceae	<i>Clethra fimbriata</i>	Kunth.					
2	Wintheraceae	<i>Drimys granadensis</i> var. <i>grandiflora</i>	Heron					
2	Chlorantaceae	<i>Hedyosmum colombianum</i>	Cuatrec.					
1	Asteraceae	<i>Baccharis latifolia</i>	(Ruiz & Pav.) Pers					
1	Asteraceae	<i>Diplostephium rosmarinifolium</i>	(Benth.) Wedd.					
1	Ericaceae	<i>Gaultheria</i> sp.	L.					
1	Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp.	L.					
1	Lauraceae	<i>Ocotea calophylla</i>	Mez.					
1	Rosaceae	<i>Rubus</i> sp.	L.					
1	Adoxaceae	<i>Viburnum lasiophyllum</i>	Benth.					

Localidad	Tipo de parcela	Categoría	Número de observaciones	Familia	Especie	Autor
			19	Poaceae	<i>Chusquea fendleri</i>	Munro
			16	Melastomataceae	<i>Miconia biappendiculata</i>	(Naudin) L. Uribe
			15	Asteraceae	<i>Ageratina asclepiadea</i>	(L.F.)
		(.sa) Juveniles	7	Dicksoniaceae	<i>Culcita conifolia</i>	(Hook.) Maxon
			5	Ericaceae	<i>Macleania rupestris</i>	(Kunth.) A.C. Sm
			3	Actinidaceae	<i>Saurauia bullosa</i>	Warwa.
			2	Cunoniaceae	<i>Weinmania tomentosa</i>	L. f.
			1	Clusiaceae	<i>Clusia multiflora</i>	Kunth.
			90	Rubiaceae	<i>Richardia scabra</i>	L.
			35	Rubiaceae	<i>Nertera granadensis</i>	(Mutis ex L.f.) Druce
			24	Sellaginellaceae	<i>Selaginella</i> sp.	
			11	Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i>	(Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.
			10	Melastomataceae	<i>Monochaetum coronatum</i>	Gleason
		(.sl) Plántulas	3	Myrtaceae	<i>Myrcianthes leucoxylla</i>	(Ortega) McVaugh
			2	Poaceae	<i>Chusquea fendleri</i>	Munro
			2	Araliaceae	<i>Oreopanax bogotensis</i>	Cuatrec.
			2	Smilacaceae	<i>Smilax</i> sp.	
			2	Cunoniaceae	<i>Weinmania tomentosa</i>	L. f.
			1	Asteraceae	<i>Taraxacum campyloides</i>	G.E. Haglund
			141	Myricaceae	<i>Morella parvifolia</i>	(Benth.) Parra-O.
		(.tr) Árboles	16	Melastomataceae	<i>Miconia biappendiculata</i>	(Naudin) L. Uribe
			5	Asteraceae	<i>Ageratina asclepiadea</i>	(L.f.) R.M.King & H.Rob.
			1	Cunoniaceae	<i>Weinmania tomentosa</i>	L. f.
			6	Myricaceae	<i>Morella parvifolia</i>	(Benth.) Parra-O.
			1	Melastomataceae	<i>Monochaetum crinatum</i>	Gleason
		(.sa) Juveniles	1	Melastomataceae	<i>Miconia biappendiculata</i>	(Naudin) L. Uribe
			1	Cunoniaceae	<i>Weinmania tomentosa</i>	L. f.
			261	Poaceae	<i>Pennisetum clandestinum</i>	Hochst. ex Chiov.
			47	Rosaceae	<i>Lachemilla pectinata</i>	(Kunth) Rothm.
			41	Asteraceae	<i>Taraxacum campyloides</i>	G.E. Haglund
			38	Rubiaceae	<i>Nertera granadensis</i>	(Mutis ex L.f.) Druce
			17	Caryophyllaceae	<i>Stellaria media</i>	(L.) Vill
		(.sl) Plántulas	12	Leguminosae	<i>Trifolium repens</i>	L.
			11	Sellaginellaceae	<i>Selaginella</i> sp.	
			3	Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i>	(Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.
			2	Polygonaceae	<i>Polygonum punctatum</i>	Elliott.
			2	Polygonaceae	<i>Rumex acetosella</i>	L.
			1	Plantaginaceae	<i>Digitalis purpurea</i>	L.

Localidad	Tipo de parcela	Categoría	Número de observaciones	Familia	Especie	Autor
			52	Melastomataceae	<i>Miconia biappendiculata</i>	(Naudin) L. Uribe
			44	Myricaceae	<i>Morella parvifolia</i>	(Benth.) Parra-O.
			34	Cunoniaceae	<i>Weinmania tomentosa</i>	L. f.
			15	Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i>	(Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.
			11	Araliaceae	<i>Oreopanax bogoensis</i>	Cuatrec.
			10	Euphorbiaceae	<i>Hyeronima macrocarpa</i>	Müll. Arg.
			10	Ericaceae	<i>Macleania rupestris</i>	(Kunth.) A.C. Sm
			9	Asteraceae	<i>Ageratina asclepiadea</i>	L.f.
			5	Clusiaceae	<i>Ageratina asclepiadea</i>	Kunth.
			4	Myrtaceae	<i>Myrcianthes leucoxylla</i>	(Ortega) McVaugh
			3	Ericaceae	<i>Cavendishia</i> sp.	Cuatrec.
		(.tr) Árboles	3	Chlorantaceae	<i>Hedyosmum colombianum</i>	
			3	Melastomataceae	<i>indet.</i>	
			2	Asteraceae	<i>Baccharis latifolia</i>	(Ruiz & Pav.) Pers
			2	Actinidaceae	<i>Saurauia bullosa</i>	Warwa.
			1	Brunelliaceae	<i>Brunellia propinqua</i>	Kunth.
			1	Wintheraceae	<i>Drimys granadensis</i> var. <i>grandifolia</i>	Heron
			1	Loranthaceae	<i>Gatadendron punctatum</i>	(Ruiz & Pav.) G. Don
			1	Ericaceae	<i>Gaultheria</i> sp.	
			1	Lauraceae	<i>Ocotea calophylla</i>	Mez.
			1	Araliaceae	<i>Oreopanax incisus</i>	(Willd. ex Schult.) Decne. & Planch.
			37	Ericaceae	<i>Macleania rupestris</i>	(Kunth.) A.C. Sm
			32	Myricaceae	<i>Morella parvifolia</i>	(Benth.) Parra-O.
			27	Melastomataceae	<i>Miconia biappendiculata</i>	(Naudin) L. Uribe
			11	Wintheraceae	<i>Drimys granadensis</i> var. <i>grandiflora</i>	Heron
			9	Dicksoniaceae	<i>Culcita conifolia</i>	(Hook.) Maxon
			5	Clusiaceae	<i>Clusia multiflora</i>	Kunth.
			5	Myrtaceae	<i>Myrcianthes leucoxylla</i>	(Ortega) McVaugh
			5	Araliaceae	<i>Oreopanax bogoensis</i>	Cuatrec.
		(.sa) Juveniles	4	Poaceae	<i>Chusquea fendleri</i>	Munro
			4	Melastomataceae	<i>indet.</i>	
			4	Cunoniaceae	<i>Weinmania tomentosa</i>	L. f.
			3	Asteraceae	<i>Ageratina asclepiadea</i>	(L.F.)
			3	Ericaceae	<i>Gaultheria</i> sp.	
			3	Lauraceae	<i>Ocotea calophylla</i>	Mez.
			2	Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i>	(Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.
			2	Piperaceae	<i>Piper bogotense</i>	C.DC.
			1	Chlorantaceae	<i>Hedyosmum colombianum</i>	Cuatrec.

Localidad	Tipo de parcela	Categoría	Número de observaciones	Familia	Especie	Autor
			79	Rubiaceae	<i>Nertera granadensis</i>	(Mutis ex L.f.) Druce
			61	Sellaginellaceae	<i>Selaginella</i> sp.	
			50	Poaceae	<i>Pennisetum clandestinum</i>	Hochst. Ex Chiov. (Kunth) Rothm.
			8	Rosaceae	<i>Lachemilla pectinata</i>	(Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.
			7	Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i>	Cuatrec.
			5	Araliaceae	<i>Oreopanax bogotensis</i>	(Kunth.) A.C. Sm
		(.s) Plántulas	3	Ericaceae	<i>Macleania rupestris</i>	Kunth.
			2	Clusiaceae	<i>Clusia multiflora</i>	Gleason
			2	Melastomataceae	<i>Monochaetum crinatum</i>	(Ortega) McVaugh
			2	Myrtaceae	<i>Myrcianthes leucoxylla</i>	Mez.
			2	Lauraceae	<i>Ocotea calophylla</i>	Benth.
			2	Adoxaceae	<i>Viburnum lasiophyllum</i>	L. f.
			2	Cunoniaceae	<i>Weinmania tomentosa</i>	(Benth.) Parra-O.
			41	Myricaceae	<i>Morella parvifolia</i>	(Naudin) L. Uribe
			20	Melastomataceae	<i>Miconia biappendiculata</i>	(Ruiz & Pav.) Pers
La Culebra (continuación)		(.tr) Árboles	15	Asteraceae	<i>Baccharis latifolia</i>	L. f.
			13	Cunoniaceae	<i>Weinmania tomentosa</i>	(L.F.)
			1	Asteraceae	<i>Ageratina asclepiadea</i>	Gleason
			5	Melastomataceae	<i>Monochaetum crnatum</i>	(Naudin) L. Uribe
			4	Melastomataceae	<i>Miconia biappendiculata</i>	(Hook.) Maxon
		(.sa) Juveniles	1	Dicksoniaceae	<i>Culcita conifolia</i>	(Benth.) Parra-O.
			1	Myricaceae	<i>Morella parvifolia</i>	L. f.
			1	Cunoniaceae	<i>Weinmania tomentosa</i>	Hochst. Ex Chiov.
			198	Poaceae	<i>Pennisetum clandestinum</i>	L.
			66	Polygonaceae	<i>Rumex acetosella</i>	(Kunth) Rothm.
			64	Rosaceae	<i>Lachemilla pectinata</i>	Dunal
		(.s) Plántulas	4	Solanaceae	<i>Solanum humboldtianum</i>	Gleason
			2	Melastomataceae	<i>Monochaetum crnatum</i>	(Benth.) Parra-O.
			2	Myricaceae	<i>Morella parvifolia</i>	(L.) Kuhn.
			2	Pennstaedtiaceae	<i>Pteridium aquilinum</i>	