

VARIACIÓN DE LA DIVERSIDAD FLORÍSTICA EN UN MOSAICO SUCESIONAL EN LA CORDILLERA CENTRAL ANDINA (ANTIOQUIA, COLOMBIA)

DIEGO GIRALDO-CAÑAS

Carrera 4 Nro. 14-81, Apartamento 3-305, Santafé de Bogotá D.C., Colombia. E-mail: giraldocanas@latinmail.com

ABSTRACT: Giraldo-Cañas, D. 2000. Variation of the plant diversity in a successional mosaic in the Andean Central Cordillera (Antioquia, Colombia). *Darwiniana* 38(1-2): 33-42.

Variation of the plant diversity of five remnants of secondary wet forest was studied at different successional stages in the Cordillera Central of the Colombian Andes, at 750-1100 m. Several transects were used (50 m x 2 m) for the analysis, and the total area analyzed was 2000 m². Only individuals with a dbh $\geq$ 2.54 cm were considered. Structural analysis revealed 837 individuals belonging to 145 species distributed among 60 families. The richest families were Leguminosae (14 species), Melastomataceae (12), Rubiaceae (10), and Arecaceae, Clusiaceae and Lauraceae (7 species each). Species-rich genera were *Miconia* (7 species) and *Inga* (6 species). About 74% of the species were represented by less than three individuals, showing a very homogenous distribution. Pielou's Evenness Index J' showed values close to 1. Simpson's Index D' revealed low dominance, contrary to what is expected for secondary forests. Floristic similarity was estimated based on Czekanowski's Index, which showed values lower than 16% between remnants. This demonstrates great variation in the floristic composition of the study area. Linear regression analysis showed no relationships between age of the remnants and diversity, species number, evenness, and dominance. This suggests that the most advanced successional stages are not necessarily more diverse than the younger ones. A balance of the number of species is reached early in the successional process in the area investigated. However, the remnants are in a taxonomically unstable condition, as was demonstrated by the strong variation in the floristic composition among remnants. This study demonstrates that there is a balance between local immigration and extinction.

Key words: Neotropical plant diversity, Succession, Forest fragments, Montane forests, Colombian Andes, Antioquia, Colombia.

RESUMEN: 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.

Se estudió la variación de la diversidad florística en cinco remanentes de diferentes estadios sucesionales en un bosque húmedo secundario de la cordillera Central de los Andes colombianos, localizado a una altura de 750-1100 m s.m. Se emplearon transectas de 50 m x 2 m, siendo el área total analizada de 2000 m². Sólo fueron considerados los individuos con un DAP $\geq$ 2,54 cm. Los análisis estructurales revelaron la existencia de 837 individuos pertenecientes a 145 especies, distribuidas en 60 familias. Las familias más diversas fueron Leguminosae (14 especies), Melastomataceae (12), Rubiaceae (10) y Arecaceae, Clusiaceae y Lauraceae con 7 especies cada una. Los géneros más ricos fueron *Miconia* (7 especies) e *Inga* (6 especies). Cerca del 74% de las especies estuvieron representadas por menos de tres individuos, mostrando una distribución muy homogénea. El índice de equidad de Pielou mostró valores cercanos a uno, mientras que el índice de Simpson reveló baja dominancia, contrario a lo que se espera para bosques secundarios. La similitud florística se estimó a partir del índice de Czekanowski, el cual arrojó valores inferiores al 16% entre remanentes. Esto demuestra la gran variación en la composición florística del área estudiada. Los análisis de regresión lineal mostraron que no había relación entre la edad de los remanentes y la diversidad, el número de especies, la equidad y la dominancia de las especies. Esto sugiere que los estadios sucesionales más avanzados no son necesariamente más diversos que los estadios más jóvenes. En el área de estudio, el equilibrio del número de especies es alcanzado tempranamente en el proceso sucesional. Sin embargo, los remanentes se encuentran en desequilibrio taxonómico, lo que fue demostrado con la fuerte variación en la composición florística entre remanentes. Este estudio demuestra que hay un equilibrio entre extinción e inmigración locales.

Palabras clave: Diversidad florística neotropical, Sucesión, Bosques fragmentados, Bosques montanos, Andes colombianos, Antioquia, Colombia.

INTRODUCCIÓN

El crecimiento de la población humana en los últimos años en la América tropical ha acelerado el proceso de deforestación al aumentar la demanda de productos forestales y de nuevas tierras para la agricultura y la ganadería. Estimaciones llevadas a cabo señalan que ya se han perdido 2/3 de las selvas tropicales del planeta (Wilson, 1988) y 90-95% de los bosques del norte de los Andes (Henderson et al., 1991). Cavelier & Etter (1995) proporcionaron las tasas anuales de deforestación para Colombia, las cuales se ubican entre 1,7 a 2,8%. Todo esto ha conducido a una notable disminución en el área cubierta por bosques. Por otra parte, la baja capacidad de recuperación de estas selvas bajo los patrones actuales de uso, ha llevado a que se las considere como un recurso natural no renovable.

En el proceso de deforestación es común el reemplazo de la cobertura continua de los bosques por un mosaico de reductos (remanentes) en medio de una matriz de pastizales y/o tierras agrícolas, fenómeno conocido como fragmentación. La deforestación presenta entonces dos componentes: 1- la pérdida de hábitat, por lo cual se reduce el número y el tamaño de las poblaciones de diferentes especies, y 2- la insularización, que conduce a que las poblaciones, previamente continuas, se dividan en pequeñas subpoblaciones aisladas. Estos dos procesos aumentan la susceptibilidad a la extinción de algunas especies, principalmente la de aquellas que presentan bajas densidades poblacionales antes de la fragmentación (Saunders et al., 1991), y la de aquellas que requieren condiciones de hábitat muy específicas para su permanencia en el bosque. Esta disminución del área cubierta por bosques y la acelerada fragmentación, son más preocupantes debido a nuestro escaso conocimiento de los bosques neotropicales en general y de los bosques andinos en particular.

En la actualidad, desconocemos o hemos tenido pocos acercamientos sobre los patrones de variación de la diversidad a lo largo de la sucesión en los bosques montanos neotropicales. Aunque han sido descritos numerosos tipos de vegetación secundaria derivada del bosque húmedo tropical, és-

tos pocas veces han sido analizados en detalle y se han llevado a cabo muy pocas observaciones sistemáticas sobre las sucesiones de las cuales aquéllos constituyen estadios (véase Uhl et al., 1981). De la fragmentaria información existente se desprende que las sucesiones secundarias son complejas, a veces atípicas y, en todo caso, variables de un lugar a otro de acuerdo con diferencias del sustrato, de las etapas preliminares de la sucesión, del tipo y frecuencia de la perturbación, de la distancia de la fuente de semillas, entre otras (véanse Gómez-Pompa, 1971; Byer & Weaver, 1977; White, 1979; Uhl et al., 1981; Guevara et al., 1986; Barbour, 1987; Uhl, 1987; Saldarriaga et al., 1988; Burrows, 1990; Saunders et al., 1991; Hobbs & Huenneke, 1992; Dillon, 1993; Nelson et al., 1994; Cavelier & Etter, 1995; Collins et al., 1995; Giraldo-Cañas, 1995, 1999; Grau & Brown, 1995; Kessler, 1995; Kok et al., 1995; Stern, 1995; Young, 1995; Foster & Terborgh, 1998; Frangi & Lugo, 1998; Pascarella, 1998; Ramírez-Marcial et al., 1998).

Aide et al. (1996) anotaron que "si nosotros entiéramos los procesos de la sucesión secundaria en campos abandonados, estaríamos en la capacidad de acelerar la transición hacia el bosque. El establecimiento de bosques secundarios reduce la erosión del suelo, promueve la recuperación de las propiedades físicas y químicas del suelo, suministra hábitats para organismos que no pueden vivir en tierras cultivadas y constituye una oportunidad para la producción de madera o leña". Por otra parte, los bosques secundarios también intervienen en la protección de los ciclos hidrológicos y en la estabilización de los gases atmosféricos.

El objetivo de este trabajo es aportar información sobre los patrones de diversidad y su relación con la sucesión en bosques montanos neotropicales. Para ello se estudió la relación entre la edad de la sucesión y la diversidad, la riqueza, la distribución y la dominancia de las especies en un mosaico sucesional de la cordillera Central andina de Colombia. Así, se trabajó sobre la base de la hipótesis de que la diversidad aumenta con el curso de la sucesión (Margalef, 1986; Gentry, 1988).

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en cinco pequeños remanentes irregulares de bosque secundario en diferentes estadios sucesionales, de área aproximadamente igual, próximos entre sí y separados por potreros y cultivos. El área cubierta por los cinco remanentes es de 4 ha y su proximidad está entre los 300 m para los remanentes más cercanos y los 1500 m para el más alejado. La edad aproximada de los remanentes se indagó con los propietarios de la región (véase la Tabla 1). Los remanentes estudiados se originaron a partir de campos agrícolas abandonados. La zona de estudio está localizada en el cañón del río Santo Domingo, municipio de Cocorná, Antioquia, Colombia (6°02' N, 75°08' O), distante 88 km al oriente de la ciudad de Medellín. Esta se encuentra en la cordillera Central de los Andes, vertiente oriental, formando parte de la región suroriental del Magdalena Medio antioqueño. Los valores medios anuales de precipitación, temperatura y humedad relativa son 4912 mm, 21,5 °C y 82 %, respectivamente (Giraldo-Cañas, 1995). Estos valores corresponden a un bosque muy húmedo tropical en transición a bosque pluvial premontano tropical (bmh-T/bp-PM), según la clasificación de formaciones vegetales de Holdridge (Espinal, 1985). El área de estudio está caracterizada por fuertes pendientes y su elevación varía entre 750 y 1100 m s.m. Sus suelos son derivados de materiales intrusivos del volcanismo neoterciario (Angel, 1975), profundos, bien drenados, con texturas finas y moderadamente finas, fuertemente ácidos y de muy baja fertilidad (Espinal, 1985). La zona está sujeta a grandes presiones humanas debido al continuo proceso de colonización. Estas presiones se manifiestan de diversas formas, como la extracción de madera y leña, la caza, y la tala y quema para el establecimiento de cultivos permanentes de café, pastos y guayaba, y cultivos transitorios de yuca y caña de azúcar. La zona de estudio fue caracterizada estructural y florísticamente por Giraldo-Cañas (1995).

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo

Para estimar la diversidad florística se empleó el método de muestreo aleatorio (Matteucci & Colma, 1982). Según Gysel & Lyon (1987), la distribución al azar de las unidades muestrales es necesaria para obtener una estimación no sesgada de la varianza

de una población. Las unidades muestrales aleatorias corresponden a transectas de 50 m x 2 m. En total se estudiaron 20 transectas, considerando cuatro transectas por cada remanente. La elección de la forma rectangular se debe a las ventajas que ofrece esta forma, como son una menor varianza de la población sujeta a estudio (Gysel & Lyon, 1987) y una disminución de la influencia de los patrones de agregación que puedan presentar algunas especies vegetales (Giraldo-Cañas, 1999). En el muestreo se incluyeron todos los individuos leñosos y no leñosos con un DAP $\geq 2,54$ cm (DAP: diámetro a la altura del pecho). Las transectas se dispusieron en sentido perpendicular a la pendiente del terreno. Los datos considerados para plantas cespitosas (gramíneas, zingiberales y algunas palmas) representan el número de individuos genéticamente distintos en la población y no el número de tallos. Esta es una distinción importante dada la profusa ramificación basal de estas especies en la zona de estudio (Giraldo-Cañas, 1995). Los ejemplares botánicos se hallan depositados en el Herbario de la Universidad de Antioquia (HUA), bajo la serie de colección del autor, con duplicados en los siguientes herbarios: Nacional Colombiano (COL), Jardín Botánico de Medellín (JAUM), Jardín Botánico de Missouri (MO), Jardín Botánico de Nueva York (NY) y Universidad de Aarhus (AAU). Los herbarios están abreviados de acuerdo con Holmgren et al. (1990).

Tratamiento estadístico

Para cada transecta y remanente se realizaron los siguientes cálculos y análisis:

1. Índice de diversidad de Shannon-Wiener H' : se empleó esta función para estimar la diversidad florística, dado que la estimación es independiente del tamaño de la muestra (Poole, 1974; Hair, 1987; Collins, 1990) porque estima la diversidad sobre la base de una muestra tomada al azar y que presumiblemente contiene todas las especies de la comunidad (Poole, 1974; Hair, 1987; Magurran, 1989). Aunque la elección de la base del logaritmo es arbitraria (Poole, 1974; Alberico, 1982; Hair, 1987), se usó la base 2 para permitir comparaciones con otros estudios de este tipo.

2. Índice de equidad de Pielou J' : éste es el índice de equidad adecuado para usarse con la medida de diversidad de Shannon-Wiener (Hair, 1987). Además, este estimador es independiente del número de especies (Ares, 1971).

3. Índice de diversidad de Simpson D' : considerado como índice de dominancia, ya que éste es sensible a la abundancia de las especies más frecuentes de la comunidad (Poole, 1974; Hair, 1987; Magurran, 1989). Este índice es aplicable tanto a biotas pequeñas como grandes, caracterizándose en estas últimas por ser un estimador sin sesgo (Ramírez, 1988).

4. Riqueza numérica de especies S : definida como el número de especies hallado por unidad de área.

5. Análisis de regresión lineal simple: ya que el índice de diversidad de Shannon-Wiener es un índice de heterogeneidad afectado tanto por la riqueza de especies como por la equidad (Ares, 1971; Poole, 1974; Ballesteros, 1986; Hair, 1987; Ramírez, 1988), se determinó la relación de causalidad y asociación entre éstos mediante el análisis de regresión lineal simple. También se realizaron análisis de regresión lineal simple para verificar si había relación entre la edad sucesional y la diversidad H' , la equidad J' , la dominancia D' , la riqueza de especies S y el número de individuos.

6. Índice cuantitativo de similitud de Czekanowski ($PS_{1,2}$): se determinó la afinidad florística entre remanentes boscosos por medio del índice de Czekanowski (Matteucci & Colma, 1982; Pielou, 1984; Ballesteros, 1986). Este índice es recomendado por Ballesteros (1986) para estudios estructurales de las comunidades bióticas.

7. Análisis de agrupamiento: sobre la base de los porcentajes de similitud estimados, se construyó el dendrograma de similitud florística a partir de la técnica de ligamiento promedio no ponderado UPGMA (Crisci & López Armengol, 1983), con el fin de mostrar gráficamente la conformación de grupos de afinidad florística entre los diferentes remanentes estudiados.

8. Coeficiente de variación CV : se calculó este coeficiente para cada uno de los índices ecológicos estimados (Tabla 1) en cada transecta, empleando la ecuación de Daniel (1990).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Diversidad florística de la zona estudiada

El número de individuos hallados fue 837 (con $DAP \geq 2,54$ cm), representantes de 145 especies distribuidas en 116 géneros y 60 familias. Las especies muestreadas en las transectas constituyen el 78% de las especies leñosas y de hábito arbores-

Tabla 1. Datos generales por remanente para el bosque del cañón del río Santo Domingo, cordillera Central de los Andes (departamento de Antioquia, Colombia), estimados sobre la base de una muestra de 2000 m² y considerando un $DAP \geq 2,54$ cm como límite de muestreo de los individuos. Edades aproximadas de los remanentes: R1: 10 años; R2: 12-15 años; R3: 20-25 años; R4: 30 años y R5 : 40 años. CV = coeficiente de variación para cada índice a través de las transectas.

	R1	R2	R3	R4	R5	CV (%)
Diversidad H'	3,59	3,60	3,78	3,73	3,69	7,62
Equidad J'	0,87	0,89	0,90	0,91	0,90	3,99
Dominancia D'	0,04	0,04	0,03	0,03	0,04	34,73
Nro. especies S	56	52	66	61	60	20,92
Nro. individuos	145	162	178	174	178	18,83

cente del cañón del río Santo Domingo (datos inéditos). Las familias que presentaron el mayor número de especies fueron Leguminosae (14 especies), Melastomataceae (12), Rubiaceae (10), Clusiaceae (7), Lauraceae (7), Arecaceae (7), Euphorbiaceae y Moraceae (6 especies cada una), y Tiliaceae (5 especies). Los géneros más diversos fueron *Miconia* e *Inga* con 7 y 6 especies, respectivamente (véase el apéndice 1).

Los hábitos de crecimiento están representados por 5 especies de hierbas arborescentes (*Trichipteris* sp., *Anthurium* sp., *Costus villosissimus* Jacq., *Heliconia longa* Abalo & Morales y *Guadua* sp.), 7 especies de palmeras, 9 de lianas (*Mikania banisteriae* DC., *Mikania* sp., *Arrabidaea florida* DC., *Rourea* sp., *Doliocarpus* sp., *Bauhinia guianensis* Aubl., *Stigmaphyllon columbicum* Nied., *Abuta racemosa* Triana & Planch. y *Anomospermum* sp.) y 124 especies de árboles y arbustos (Apéndice 1). La mayoría (90%) de los individuos muestreados presentaron un $DAP < 20$ cm, y los árboles emergentes no sobrepasaron los 35 m de altura.

Los porcentajes de abundancia relativa de las especies mostraron valores inferiores al 14% en los cinco remanentes y cerca del 74% de las especies estuvieron representadas por menos de 3 individuos, lo que se traduce en una distribución muy homogénea (índice de equidad de Pielou cercano a uno) y una baja dominancia (índice de Simpson cercano a cero) (Tabla 1). Los índices considerados no exhiben valores muy diferentes entre los rema-

nentes, presentando coeficientes de variación bajos (Tabla 1). Se encontró que el índice de diversidad H' está relacionado linealmente con la riqueza numérica de especies ($r^2 = 0,8450$, $p = 0,00000$, $n = 20$), aceptándose la ecuación de regresión $H' = 1,87295 + S (0,0423619)$. Por su parte, el índice de equidad de Pielou J' no influye apreciablemente sobre el índice de diversidad H' ($r^2 = 0,3085$, $p = 0,01101$, $n = 20$). Estas relaciones de dependencia no son sorprendidas puesto que el estimador de riqueza numérica de especies S presentó una mayor variación a través de las transectas (coeficiente de variación $CV = 20,92\%$), mientras que el índice de equidad J' mostró poca variación ($CV = 3,99\%$) (Tabla 1).

Relación de la edad de los remanentes con los índices ecológicos

Los análisis de regresión lineal simple muestran que no hay relación de la edad de los remanentes con la diversidad ($r^2 = 0,2643$, $p = 0,02041$), con la riqueza numérica de especies ($r^2 = 0,2717$, $p = 0,01843$), con la equidad ($r^2 = 0,08590$, $p = 0,20980$), con la dominancia ($r^2 = 0,1840$, $p = 0,05911$) y con el número de individuos ($r^2 = 0,1132$, $p = 0,14690$). Esto sugiere que estadios sucesionales más avanzados no son necesariamente más diversos que los estadios más jóvenes o medianamente avanzados y, además, que a lo largo de la sucesión hay un alto grado de uniformidad en la distribución de los individuos por cada especie. Así, el análisis realizado en este trabajo no se ajusta al postulado de Margalef (1986) y Gentry (1988) de que la diversidad aumenta con el curso de la sucesión.

Otros investigadores ya habían detallado situaciones similares en otras regiones tropicales. Por ejemplo, Saldarriaga et al. (1988) y Toro & Saldarriaga (1990) encontraron en mosaicos sucesionales de la Amazonia colombiana y venezolana, que los valores de los índices de diversidad (entre ellos el de Shannon-Wiener) tienden a incrementarse hasta los nueve años de edad de la sucesión, momento en el cual se estabilizan y que el número de especies no muestra una tendencia definida de incremento con la edad sucesional. Alvira et al. (1997) encontraron en un gradiente sucesional en el piedemonte llanero de la cordillera Oriental colombiana, que la tendencia general en el aumento de la diversidad con la edad de la sucesión no es respaldada totalmente.

Afinidad florística entre los remanentes

La afinidad florística entre los remanentes (Fig. 1) arrojó valores de similitud menores al 16%. Esto refleja la considerable variación en la composición florística de los remanentes estudiados, producto de sus diferentes edades. Sin embargo, en esta figura podemos apreciar la conformación de dos grupos de similitud. Los remanentes 1 y 2 presentan un 16% de similitud, la cual está dada principalmente por la representatividad de las especies *Anthurium* sp. (Araceae), *Urera caracasana* (Jacq.) Gaudich. ex Griseb. (Urticaceae), *Bactris gasipaes* H. B. K., *Euterpe kalbreyeri* Burret (Arecaceae) y *Hedyosmum racemosum* (Ruiz & Pav.) G. Don (Chloranthaceae) en ambos remanentes. A su vez, el remanente 3 se une a los dos anteriores con una similitud del 8,5%, producto de la presencia común de las especies *Lacistema aggregatum* (Berg) Rusby (Lacistemataceae), *Trichipteris* sp. (Cyatheaceae) y *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae). En este remanente (R3) se encontró una pequeña población de 20 individuos de un árbol emergente de la familia Tiliaceae (*Vasivaea* sp.), el cual puede corresponder a una especie aún no descrita. El segundo grupo está constituido por los remanentes más maduros, los cuales presentan un 15% de similitud florística, dada principalmente por la representatividad de las especies *Virola sebifera* Aubl. (Myristicaceae), *Wettinia* sp. (Arecaceae) y *Gustavia speciosa* (Kunth) A. DC. (Lecythidaceae). El helecho arborescente *Trichipteris* sp. es la única especie común a los cinco remanentes estudiados.

En un estudio anterior (Giraldo-Cañas, 1995) se encontró que ni la composición florística del área ni la distribución de las especies que la componen se encuentran en equilibrio. Sin embargo, los datos presentados aquí sugieren que existe un equilibrio en cuanto al número de especies por estadio sucesional. Así, en la zona de estudio el equilibrio numérico se alcanza muy temprano en el proceso sucesional, pues los remanentes muy jóvenes presentan una riqueza específica muy similar a la de las áreas más maduras. Al respecto, Aweto (1981) y Toro & Saldarriaga (1990) encontraron que los mayores cambios estructurales ocurren en los primeros años de la sucesión. Sin embargo, los remanentes se encuentran en desequilibrio taxonómico, lo que se evidencia en el presente trabajo con la gran variación en la composición florística y los bajos valores de similitud entre remanentes. Esto podría

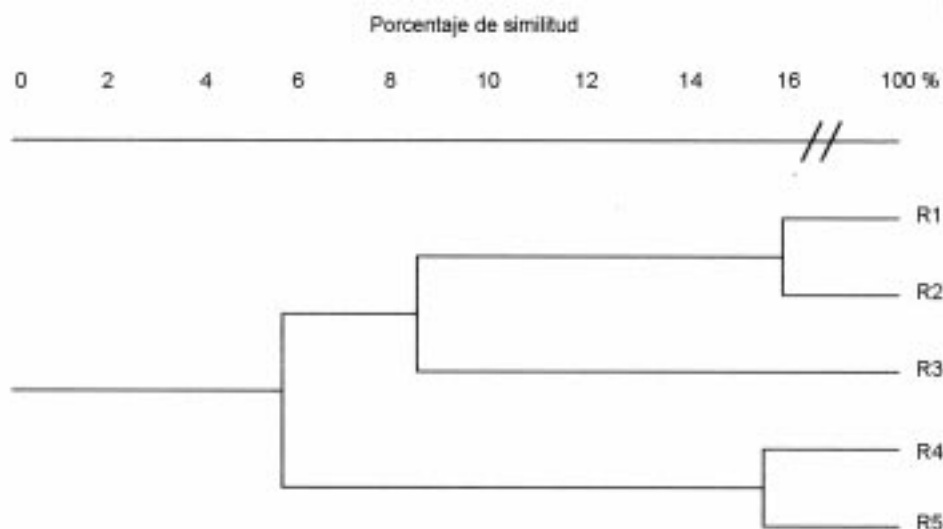


Fig. 1.- Similitud florística entre los cinco remanentes boscosos del cañón del río Santo Domingo, cordillera Central de los Andes (departamento de Antioquia, Colombia), estimada sobre la base del índice cuantitativo de similitud de Czekanowski. Fenograma construido sobre la base de la técnica de agrupamiento UPGMA.

interpretarse como un balance entre inmigración y extinción local en el área de estudio, producto del fuerte dinamismo en el reemplazo de las poblaciones de estadios más tempranos (*Cecropia tessmannii* Cuatrec., *Cupania latifolia* H. B. K., *Inga umbellifera* (Vahl) Steud., *Jacaranda copaia* (Aubl.) G. Don, varias especies de *Miconia*, *Pollalesta discolor* (H. B. K.) Aristeg., *Pourouma bicolor* Mart., *Urera caracasana*, varias especies de *Vismia*, principalmente) por aquellas de estadios más maduros (*Aiouea* sp., *Caryocar glabrum* (Aubl.) Pers., *Compsonura mutisii* A. C. Smith, *Guatteria cargadero* Triana & Planch., *Gustavia speciosa*, *Hyeronima* sp., *Naucleopsis* sp., *Nectandra* sp., *Pseudolmedia laevigata* Tréc, *Virola sebifera*, *Wettinia* sp., entre otras).

CONCLUSIONES

En el bosque estudiado los estadios sucesionales más avanzados (40 años) no son necesariamente más diversos que los estadios jóvenes (10 años). El equilibrio, en cuanto al número de especies, se alcanza muy temprano en el proceso sucesional en el área de estudio. Sin embargo, los remanentes se encuentran en desequilibrio taxonómico, lo que se evidenció con la gran variación en la composición florística, la cual arrojó bajos valores de similitud. Esto sugiere un balance entre inmigración y extinción local. En la zona de estudio existe un alto grado de uniformidad en la distribución de los individuos

por cada especie, contrario a lo que se espera para los bosques secundarios. La información obtenida no se ajusta al postulado de que la diversidad aumenta con el curso de la sucesión. Por último, la flora de esta zona es particularmente vulnerable a las drásticas influencias humanas, las cuales reducen la conectividad del hábitat, transformando sustancialmente el paisaje. Toda esta información es básica para iniciar los estudios de dinámica de la vegetación y manejo de la misma. Además, constituye una valiosa herramienta para los esfuerzos conservacionistas en los Andes colombianos. Por todo esto, la protección y utilización sustentable de esta área merece prioridad entre los programas gubernamentales para la conservación de ecosistemas andinos de Colombia.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue presentado en el *XVI International Botanical Congress* (St. Louis, EE. UU., agosto de 1999) gracias a los auspicios económicos de la Fundación para la promoción de la Investigación y la Tecnología (Santafé de Bogotá, Colombia) y del Fellowship Committee de dicho congreso.

Quiero expresar mis agradecimientos a todo el personal científico y administrativo de los herbarios de la Universidad de Antioquia (HUA), Jardín Botánico de Medellín (JAUM), Nacional Colombiano (COL), Jardín Botánico de Nueva York (NY), Jardín Botánico de Missouri (MO), Instituto de Botánica Darwinion (SI) e Instituto de Ciencias Biológicas de la Universidad de

Aarhus (AAU). Agradezco muy especialmente a mi familia por su apoyo y estímulo constantes y por financiar los estudios florísticos del cañón del río Santo Domingo. A los campesinos de la región de estudio por toda la colaboración brindada. A los doctores A. Uribe Toro, R. Callejas, R. Guaglianone, A. Ribichich, L. Giussani, G. Prance y al Lic. F. Biganzoli por su cálida y permanente colaboración y por sus valiosos comentarios al manuscrito inicial.

BIBLIOGRAFÍA

- Aide, M., Zimmerman, J., Rosario, M. & Marcano, H. 1996. Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in northeastern Puerto Rico. *Biotropica* 28: 537-548.
- Alberico, M. 1982. La medición de diversidad biológica. *Cespadesia* 3: 21-30.
- Alvira, D., Cavelier, J. & Saldarriaga, J. 1997. Estructura y composición florística de cuatro estadios sucesionales de bosque húmedo tropical en el piedemonte llanero, pp. 34, en G. Kattan (ed.), *Resúmenes del Primer Congreso de Biología de la Conservación y Tercer Simposio sobre Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas de Montaña*. Cali, 9 al 12 de julio de 1997. Editorial Feriva S. A.
- Angel, R. 1975. Notas sobre algunos aspectos físicos de Antioquia. *Planeación Regional* 4: 7-27.
- Ares, J. 1971. Algunos criterios para el análisis de la comunidad vegetal. *Ci. & Invest.* 4: 126-132.
- Aweto, A. 1981. Secondary succession and soil fertility restoration in South-Western Nigeria. I. Succession. *J. Ecol.* 69: 601-607.
- Ballesteros, E. 1986. Métodos de análisis estructural en comunidades naturales, en particular del fitobentos. *Oecol. Aquatica* 8: 117-131.
- Barbour, M. 1987. *Terrestrial plant ecology*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., Menlo Park, California.
- Burrows, C. 1990. *Processes of vegetation change*. Unwin Hyman Ltd., Londres.
- Byer, M. & Weaver, P. 1977. Early secondary succession in an elfin woodland in the Luquillo mountains of Puerto Rico. *Biotropica* 9: 35-47.
- Cavelier, J. & Etter, A. 1995. Deforestation of montane forests in Colombia as a result of illegal plantations of opium (*Papaver somniferum*), pp. 541-550, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, New York.
- Collins, S. 1990. Patterns of community structure during succession in tallgrass prairie. *Bull. Torrey Bot. Club* 117: 397-408.
- , Glenn, S. & Gibson, D. 1995. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology* 76: 486-492.
- Crisci, J. & López Armengol, M. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Organización de Estados Americanos OEA, Washington, D. C.
- Daniel, W. 1990. *Bioestadística*. 3ra. edición. Ed. Limusa, México, D. F.
- Dillon, M. 1993. Análisis florístico del bosque Monteseño (Cajamarca, Perú) e implicancias para su conservación. *Arnaldoa* 1: 45-63.
- Espinal, L. 1985. Geografía ecológica del departamento de Antioquia. *Revista Fac. Nac. Agron.* 38: 5-106.
- Foster, M. & Terborgh, J. 1998. Impact of a rare storm event on an Amazonian forest. *Biotropica* 30: 470-474.
- Frangi, J. & Lugo, A. 1998. A flood plain palm forest in the Luquillo Mountains of Puerto Rico five years after Hurricane Hugo. *Biotropica* 30: 339-348.
- Gentry, A. 1988. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 85: 156-159.
- Giraldo-Cañas, D. 1995. Estructura y composición de un bosque secundario fragmentado en la cordillera Central, Colombia, pp. 159-167, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, New York.
- . 1999. Riqueza, composición y distribución florísticas de los paisajes fisiográficos del eje de los ríos Apaporis y Amazonas, Amazonia colombiana. *Darwiniana* 37: 25-35.
- Gómez-Pompa, A. 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotropica* 3: 125-135.
- Grau, H. & Brown, A. 1995. Patterns of tree species diversity along latitudinal and altitudinal gradients in the Argentinean subtropical montane forests, pp. 295-300, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, New York.
- Guevara, S., Purata, S. & Van Der Maarel, E. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66: 77-84.
- Gysel, L. & Lyon, J. 1987. Análisis y evaluación del hábitat, pp. 321-344, en R. Rodríguez Tarrés (ed.), *Manual de Técnicas de Gestión de la Vida Silvestre*. The Wildlife Society, Bethesda.
- Hair, J. 1987. Medida de la diversidad ecológica, pp. 283-289, en R. Rodríguez Tarrés (ed.), *Manual de Técnicas de Gestión de la Vida Silvestre*. The Wildlife Society, Bethesda.

- Henderson, A., Churchill, S. & Luteyn, J. 1991. Neotropical plant diversity. *Nature* 351: 21-22.
- Hobbs, R. & Huenneke, L. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conserv. Biol.* 6: 324-337.
- Holmgren, P., Holmgren, N & Barnett, L. 1990. *Index Herbariorum*. Part I: The Herbaria of the World. New York: New York Botanical Garden.
- Kessler, M. 1995. Present and potential distribution of *Polylepis* (Rosaceae) forests in Bolivia, pp. 281-294, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, New York.
- Kok, K., Verweij, P. & Beukema, H. 1995. Effects of cutting and grazing on Andean treeline vegetation, pp. 527-539, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, New York.
- Magurran, A. 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Ediciones Vedral, Barcelona.
- Margalef, R. 1986. *Ecología*. 5a. ed. Ed. Omega S. A. Barcelona.
- Matteucci, S. & Colma, A. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Organización de Estados Americanos OEA, Washington, D. C.
- Nelson, B., Kapos, V., Adams, J., Oliveira, W., Braun, O. & do Amaral, I. 1994. Forest disturbance by large blowdowns in the Brazilian Amazon. *Ecology* 75: 853-858.
- Pascarella, J. 1998. Hurricane disturbance, plant-animal interaction, and the reproductive success of a tropical shrub. *Biotropica* 30: 416-424.
- Pielou, E. 1984. *The interpretation of ecological data*. John Wiley & Sons, New York.
- Poole, R. 1974. *An introduction to quantitative ecology*. McGraw-Hill, Tokio.
- Ramírez, A. 1988. *Lineamientos y estadísticas para estudios biológicos de impacto ambiental*. Editorial Empresa Colombiana de Petróleos ECOPETROL, Bogotá, D. F.
- Ramírez-Marcial, N., Ochoa-Gaona, S., González-Espinosa, M. & Quintana-Ascencio, P. 1998. Análisis florístico y sucesional en la estación biológica Cerro Huítepec, Chiapas, México. *Acta Bot. Mex.* 44: 59-85.
- Saldarriaga, J., West, D., Tharp, M. & Uhl, C. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Río Negro of Colombia and Venezuela. *J. Ecol.* 76: 938-958.
- Saunders, D., Hobbs, R. & Margules, C. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv. Biol.* 5: 18-32.
- Stern, M. 1995. Vegetation recovery on earthquake-triggered landslide sites in the Ecuadorian Andes, pp. 207-220, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, New York.
- Toro, A. & Saldarriaga, J. 1990. Algunas características de la sucesión secundaria en campos de cultivo abandonados en Araracuara, Amazonas, Colombia. *Colombia Amazonía*. 4: 31-57.
- Uhl, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *J. Ecol.* 75: 377-407.
- , Clark, C., Clark, H. & Murphy, P. 1981. Early plan succession after cutting and burning in the upper Río Negro Region of the Amazon basin. *J. Ecol.* 69: 631-649.
- White, P. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45: 229-299.
- Wilson, E. 1988. The current state of biological diversity, pp. 3-18, en E. Wilson (ed.), *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D.C.
- Young, K. 1995. Biogeographical paradigms useful for the study of tropical montane forests and their biota, pp. 79-87, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, New York.

Original recibido el 10 de mayo de 1999; aceptado el 1 de febrero de 2000.

Apéndice 1.- Especies con DAP $\geq 2,54$ cm inventariadas en una muestra de 2000 m² en un bosque secundario fragmentado (cañón del río Santo Domingo, cordillera Central de los Andes, departamento de Antioquia, Colombia).

PTERIDOPHYTA

Cyatheaceae: *Trichipteris* sp.

MAGNOLIOPHYTA: MAGNOLIOPSIDA

Actinidiaceae: *Saurauia brachybotrys* Turcz.

Anacardiaceae: *Spondias radlkoferi* Donn. Sm., *Tapirira guianensis* Aubl.

Annonaceae: *Guatteria cargadero* Triana & Planch., *Rollinia membranacea* Triana & Planch.

Apocynaceae: *Lacmellea* sp.

Araliaceae: *Dendropanax arboreus* (L.) Decne. & Planch.

Asteraceae: *Austroeupatorium inulaefolium* King & H. Rob., *Mikania banisteriae* DC., *Mikania* sp., *Pollalesta discolor* (H. B. K.) Aristeg.

Bignoniaceae: *Arrabidaea florida* DC., *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don

Bombacaceae: *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Pers.

Boraginaceae: *Cordia bicolor* A. DC.

Burseraceae: *Protium aracouchini* (Aubl.) March., *Protium* sp. 1.

Caryocaraceae: *Caryocar glabrum* (Aubl.) Pers.

Cecropiaceae: *Cecropia tessmannii* Cuatrec., *Pourouma bicolor* Mart., *Pourouma* sp.

Chloranthaceae: *Hedyosmum racemosum* (Ruiz & Pav.) G. Don

Chrysobalanaceae: *Licania caudata* Prance

Clethraceae: *Clethra fagifolia* H. B. K.

Clusiaceae: *Calophyllum brasiliensis* L., *Clusiella* sp., *Marila dolychandra* Cuatrec., *Tovomita weddelliana* Triana & Planch., *Tovomitopsis* sp., *Vismia angusta* Miq., *Vismia cayennensis* (Jacq.) Pers.

Connaraceae: *Rourea* sp.

Dilleniaceae: *Doliocarpus* sp.

Elaeocarpaceae: *Sloanea twerckhernii* Donn. Sm.

Erythroxylaceae: *Erythroxylum citrifolium* A. St. Hil.

Euphorbiaceae: *Acalypha diversifolia* Jacq., *Acalypha macrostachya* Jacq., *Alchorneopsis floribunda* Müll. Arg., *Hyeronima* sp., *Pera colombiana* Cardiel, *Tetrorchidium gorgonae* Croizat

Flacourtiaceae: *Casearia arborea* (Rich.) Urban, *Casearia mariquitensis* H. B. K., *Casearia sylvestris* Sw., *Tetrathylacium macrophyllum* Poepp. & Endl.

Lacistemataceae: *Lacistema aggregatum* (Berg) Rusby

Lamiaceae: *Hyptidendron arboreum* (Benth.) Harley

Lauraceae: *Aiouea* sp., *Aniba puchuri-minor* (Mart.) Mez, *Beilschmiedia* sp., *Nectandra macrophylla* (H. B. K.) Nees, *Nectandra* sp., *Ocotea* sp., *Rhodostemonodaphne kunthiana* (Nees) Rohw.

Lecythidaceae: *Gustavia speciosa* (Kunth) A. DC.

Leguminosae

Caesalpinoideae: *Bauhinia guianensis* Aubl., *Dialium guianensis* (Aubl.) Sandwith., *Hymenaea courbaril* L., *Peltogyne* sp., *Senna bacillaris* (L. f.) Irwin & Barneby

Faboideae: *Erythrina costaricensis* M. Mich.

Mimosoideae: *Abarema jupunba* (Willd.) Pittier, *Calliandra pittieri* Standl., *Inga acrocephala* Steud., *Inga coruscans* (Humb. & Bonpl.) Willd., *Inga goldmanii* Pittier, *Inga stenophylla* Standl., *Inga thibaudiana* DC., *Inga umbellifera* (Vahl) Steud.

Malpighiaceae: *Bunchosia armeniaca* (Cav.) DC., *Stigmaphyllon columbicum* Nied.

Melastomataceae: *Bellucia grossularioides* (L.) Triana, *Clidemia* sp., *Graffenrieda galeotii* (Naudin) L. O. Williams, *Graffenrieda* sp., *Henriettella* sp., *Miconia minutiflora* (Bonpl.) DC., *Miconia tomentosa* D. Don, *Miconia* sp. 1, *Miconia* sp. 2, *Miconia* sp. 3, *Miconia* sp. 4, *Miconia* sp. 5

Meliaceae: *Guarea grandifolia* C. DC.

Menispermaceae: *Abuta racemosa* Triana & Planch., *Anomospermum* sp.

Moraceae: *Ficus glabrata* H. B. K., *Ficus schippii* Standl., *Ficus tonduzii* Standl., *Naucleopsis* sp., *Pseudolmedia laevigata* Tréc., *Sorocea pubivena* Hemsl.

Myristicaceae: *Compsonura mutisii* A. C. Smith, *Virola peruviana* (A. DC.) Warb., *Virola sebifera* Aubl.

Myrsinaceae: *Ardisia standleyana* P. H. Allen

Myrtaceae: *Calyptanthus* sp., *Myrcia fallax* (Rich.) DC., *Psidium guajava* L.

Nyctaginaceae: *Guapira olfersiana* (Link) Lundell

Ochnaceae: *Cespedesia macrophylla* Seem.

Olacaceae: *Heisteria acuminata* (Humb. & Bonpl.) Engler

Piperaceae: *Piper aduncum* L., *Piper eriopodum* C. DC., *Piper haughtii* Yuncker

Rubiaceae: *Coffea arabica* L., *Faramia multiflora* Rich., *Genipa americana* L., *Guettarda crispiflora* Vahl, *Hippotis brevipes* Spruce ex K. Schum., *Palicourea guianensis* Aubl., *Psychotria* sp. 1, *Psychotria* sp. 2, *Psychotria* sp. 3, *Warszewiczia coccinea* (Vahl) Klotzsch.

Rutaceae: *Zanthoxylum* sp.

Sabiaceae: *Meliosma occidentalis* Cuatrec.

Sapindaceae: *Cupania latifolia* H. B. K.

Sapotaceae: *Pouteria caimito* (Ruiz & Pav.) Radlk., *Pouteria torta* (Mart.) Radlk.

Simaroubaceae: *Simarouba amara* Aubl.

Solanaceae: *Cestrum megalophyllum* Dunal

Sterculiaceae: *Sterculia* sp.

Tiliaceae: *Apeiba membranacea* Spruce ex Benth.,
Heliocarpus americanus L., *Luehea seemannii*
Planch. & Triana, *Trichospermum galeottii* (Turcz.)
Kostermans, *Vasivaea* sp.

Ulmaceae: *Ampelocera* sp., *Trema micrantha* (L.) Blume

Urticaceae: *Urera caracasana* (Jacq.) Gaudich. ex
Griseb.

Violaceae: *Gloeospermum sphaerocarpum* Triana &
Planch., *Leonia triandra* Cuatrec.

MAGNOLIOPHYTA: LILIOPSIDA

Araceae: *Anthurium* sp.

Areaceae: *Aiphanes simplex* Burret, *Bactris gasipaes* H.
B. K., *Bactris sigmoidea* Burret, *Euterpe kalbreyeri*
Burret, *Geonoma oxycarpa* Mart., *Oenocarpus*
bataua Mart., *Wettinia* sp.

Costaceae: *Costus villosissimus* Jacq.

Heliconiaceae: *Heliconia longa* Abalo & Morales

Poaceae: *Guadua* sp.