

Patrones de sucesión secundaria en un bosque seco tropical interandino de Colombia: implicaciones para la restauración ecológica

Secondary successional patterns in an inter-andean dry tropical forest of Colombia: implications for ecological restoration

ANDRÉS AVELLA-M.^{1*}, NATALY GARCÍA-G.², FRANCISCO FAJARDO-GUTIÉRREZ³, ANDRÉS GONZÁLEZ-MELO⁴

¹*Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Avenida Paseo Bolívar #16-20, Bogotá, D.C. eavella@humboldt.org.co*

²*Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales. Transv. 4 #42 00, Bogotá D.C. natalygarcia@javeriana.edu.co*

³*Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis, Subdirección Científica. Calle 63 #68 95, Bogotá D.C. ffajardo@jbb.gov.co*

⁴*Universidad del Rosario, Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas. Cra. 24 #63c 69, Bogotá D.C. germana.gonzalez@urosario.edu.co*

*Autor para correspondencia.

RESUMEN

El conocimiento de los patrones y trayectorias sucesionales en los bosques secos tropicales es un aspecto fundamental para orientar procesos de restauración en este importante y amenazado ecosistema. En 171 levantamientos en pastizales, arbustales y bosques de un mosaico seco tropical interandino del alto valle del Magdalena (Huila, Colombia) se identificaron y describieron los patrones de sucesión secundaria mediante análisis de conglomerados y escalamiento multidimensional no-métrico a partir de la similitud florística, y la evaluación de cambios florísticos y estructurales con la edad de abandono. Se definieron siete grupos florísticos los cuales revelan claras divisiones en los análisis multivariados. El número total de individuos, la riqueza y el área basal aumentaron con la edad de abandono. Se identificaron grupos florísticos exclusivos para cada categoría de edad de abandono, así como también grupos florísticos compartidos a lo largo de la sucesión. Se identificaron cuatro trayectorias sucesionales: dos en la zona con menor precipitación, las cuales van desde pastizales hasta arbustales y bosques con bajos valores de riqueza florística y baja complejidad estructural, y otras dos en sectores con mayor precipitación, que van desde pastizales limpios y arbolados hasta arbustales y bosques con mayor complejidad estructural y riqueza. Las trayectorias y grupos florísticos definidos pueden considerarse como base para el establecimiento de modelos flexibles de referencia para el diseño, monitoreo y evaluación de los procesos de restauración ecológica que se adelantan en la zona de estudio o en regiones con características ambientales y regímenes de disturbio similares.

Palabras clave. Ecología de la restauración, edad de abandono, trayectoria sucesional, vegetación del valle del Magdalena.

ABSTRACT

The study of successional patterns and the trajectories followed by these in dry tropical forests is a fundamental aspect for guiding restoration processes on this important and threatened ecosystem. In an inter-Andean dry tropical forest of the upper Magdalena valley (Huila, Colombia), secondary successional patterns were identified through cluster analysis and non-metric multidimensional scaling, for 171 plots of grasslands, shrubs, and forests grouped by age of abandonment. Seven floristic groups showing differences in structural and composition

Citación: Avella-M. A, García-G. N, Fajardo-Gutiérrez F, González-Melo A. 2019. Patrones de sucesión secundaria en un bosque seco tropical interandino de Colombia: implicaciones para la restauración ecológica. *Caldasia* 41(1):12-27. doi: 10.15446/caldasia.v41n1.65859.

Recibido: 18/jul/2017 **Aceptado:** 20/sep/2018

attributes, were clearly defined in the multivariate analysis. The total number of individuals, species richness and basal area increased with the age of abandonment. Exclusive floristic groups were identified for each age class as well as some floristic groups that are shared throughout the succession. Four successional trajectories are proposed: two in areas with lower rainfall ranging from grasslands to shrubland, and forest with low values of floristic richness and less structural complexity; the other two in sectors with higher precipitation, ranging from grasslands to shrubs and forests with greater structural complexity and richness. We discussed how the defined trajectories and floristic groups could be considered as a basis for the establishment of flexible reference models for the monitoring and assessment of ecological restoration processes in the study area.

Key words. Abandonment age, Magdalena valley vegetation, restoration ecology, succession trajectory.

INTRODUCCIÓN

Los bosques secos son uno de los ecosistemas más amenazados y con mayor prioridad de conservación en Colombia, para el cual se estima la existencia de aproximadamente el 8 % de la cobertura original y con una representación muy baja en el sistema nacional de áreas protegidas (Forero y Joppa 2010, Pizano *et al.* 2014). Ante este escenario de transformación, la restauración ecológica es una importante estrategia para la conservación de los bosques secos en Colombia (Vargas y Ramírez 2014). Para restaurar un ecosistema es fundamental conocer los patrones sucesionales de la vegetación (Walker *et al.* 2007), porque muchos de los aspectos teóricos abordados en la sucesión pueden tener importantes implicaciones prácticas en los proyectos de restauración (Howe y Martínez-Garza 2014). Por ejemplo, el estudio del régimen de disturbios, la estructura de la vegetación y el recambio de especies pueden ser de gran importancia en la definición de objetivos de restauración y en la selección de especies potenciales (Walker *et al.* 2007).

En los trópicos la sucesión ecológica de los bosques secos ha sido mucho menos estudiada que en los bosques húmedos (Lebrija-Trejos *et al.* 2010, Chazdon 2014). Sin embargo, en los últimos años el número de estudios sobre los patrones sucesionales en bosques secos ha aumentado significativamente (e.g. Quesada

et al. 2009, 2013, Lebrija-Trejos *et al.* 2010, Derroire *et al.* 2016). Estos estudios muestran que en general los bosques secos tienden a ser resilientes en cuanto a su estructura, es decir, los atributos estructurales de la vegetación tienden a alcanzar rápidamente valores similares a los de bosques maduros (Derroire *et al.* 2016) mientras que en la composición florística como resultado de los procesos de nicho determinísticos presentes en los estados intermedios y avanzados, se observó mayor variación florística en pastizales que en etapas sucesionales avanzadas (Quesada *et al.* 2013). En un meta-análisis de 44 estudios Becknell *et al.* (2012) encontraron que el área basal y la biomasa aérea tienden a aumentar con la edad de abandono y son semejantes a las de bosques maduros, en promedio, a partir de los 30 años de abandono. Así mismo, se ha reportado que la cobertura del dosel (Lebrija-Trejos *et al.* 2010) y la densidad de tallos (Kennard 2002) aumentan con la edad de abandono y se recuperan generalmente a partir de los 15 años de abandono.

Por otra parte, se ha sugerido que los bosques secos también son resilientes en cuanto a la recuperación de la riqueza de especies (Quesada *et al.* 2009, Lebrija-Trejos *et al.* 2010, Derroire *et al.* 2016). Derroire *et al.* (2016), analizaron 13 estudios sucesionales en bosques secos neotropicales y encontraron que el número de especies aumenta gradualmente a lo largo de los gradientes sucesionales y, para

el caso de las coberturas de mayor edad de abandono, puede ser similar a los valores reportados para bosques poco alterados. En contraste, estos mismos autores encontraron que, aunque la composición florística generalmente converge hacia la de bosques maduros, los valores de similitud entre las coberturas de mayor edad de abandono y los bosques maduros son bajos, lo cual sugiere que la composición florística puede no recuperarse del todo y que diferentes trayectorias sucesionales pueden ocurrir en fases avanzadas de la sucesión.

En Colombia se han identificado dos grupos florísticos para los bosques secos, el perteneciente a la flora de Centro América y el norte de Suramérica, localizado en la región Caribe, y el grupo perteneciente al norte de los valles interandinos, conformados por los ríos Magdalena y Cauca ([Dryflor et al. 2016](#)). Sin embargo, estudios sobre la sucesión secundaria de los bosques secos se han adelantado principalmente en la región Caribe ([Ruiz et al. 2005](#), [Castellanos-Castro y Newton 2015](#)), pero se desconocen muchos aspectos de la sucesión de bosques interandinos ([Vargas y Ramírez 2014](#)), a pesar de sus marcadas diferencias climáticas y florísticas ([Dryflor et al. 2016](#), [González et al. 2018](#)).

Al carecer de publicaciones científicas relacionadas con patrones sucesionales, la generación de estrategias para la restauración de los bosques secos interandinos se limita considerablemente. Con el fin de contribuir al conocimiento de la sucesión de estos ecosistemas y de evidenciar su importancia para la restauración ecológica, en el presente estudio se identificaron y describieron los patrones de sucesión secundaria en un bosque seco interandino de Colombia. Específicamente se buscó responder las siguientes preguntas: 1) ¿Cuáles son los cambios en la estructura de la vegetación y en la composición florística

en un gradiente sucesional de bosque seco tropical interandino? y 2) ¿Cuáles son las implicaciones del estudio de los patrones de la sucesión en procesos de restauración ecológica de bosques secos interandinos?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en el área de compensación ecológica del proyecto Hidroeléctrico El Quimbo, entre los municipios de Gigante, Garzón y El Agrado, departamento del Huila; en el alto valle seco del río Magdalena ([Hernández-C et al. 1992](#), [Pizano et al. 2014](#)) (Fig. 1). La zona de estudio se clasifica como Bosque Seco Tropical ya que presenta una temperatura promedio anual de 24 °C y una precipitación promedio anual 1036 mm; el régimen de lluvias es bimodal, con temporadas secas en junio-agosto y diciembre-enero. Sin embargo, en el sector Norte, se presenta un ligero incremento en la precipitación debido a la cercanía de paisajes geomorfológicos de montaña estructural, mientras que en el sector Sur se presentan zonas con menor precipitación, en donde predominan colinas y glaciais que reciben una fuerte influencia de los vientos secos provenientes del sur (Pinzón ined.).

El área de estudio fue descrita por cronistas y expedicionarios con densas y extensas selvas y arbustales, gran diversidad de fauna y árboles de gran porte, condición que empezó a cambiar drásticamente por su facilidad para establecer sistemas ganaderos ([Montealegre 2005](#)). Desde 1661, la región se constituyó como uno de los principales proveedores nacionales de carne, lo cual generó la tumba y quema de los bosques para soportar la ganadería ([Clavijo-Ocampo 1996](#)). Para el siglo XVIII empezó la decadencia de la ganadería y se dieron

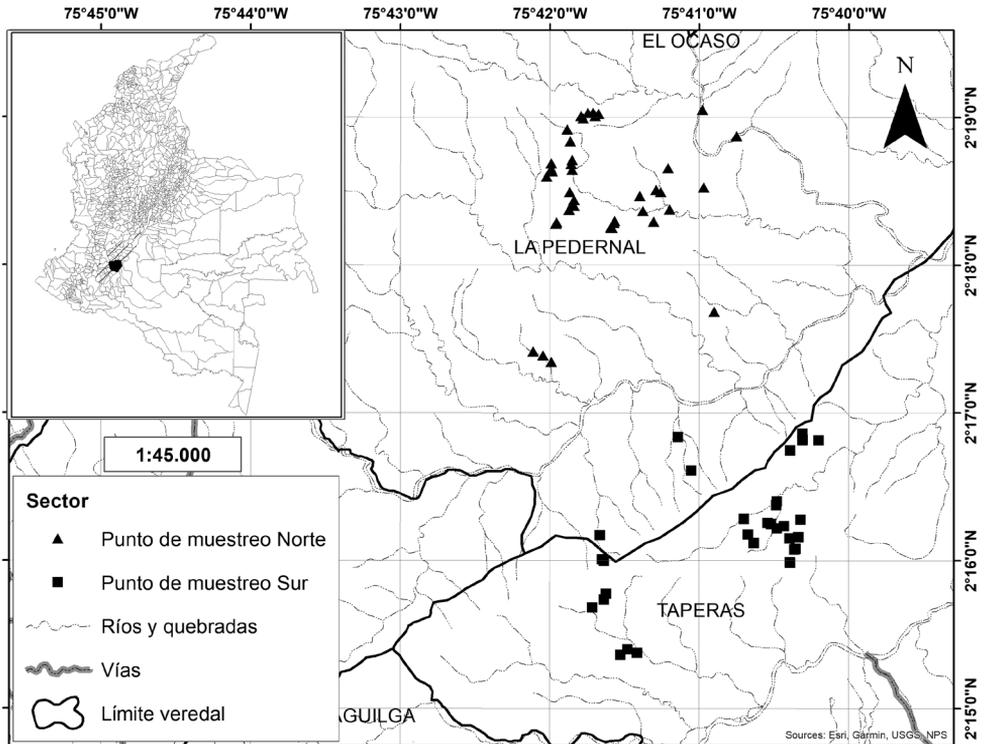


Figura 1. Área de estudio

los mayores ritmos de crecimiento de la agricultura donde cobró importancia la producción cacaotera y de caña de azúcar (Montealegre 2005). El auge del cultivo de arroz ocurrió en los años treinta del siglo XX, y entre 1930 y 1990 se convirtió en el producto con mayor dinámica comercial en la región (Ducuara 2011).

De acuerdo con los pobladores locales, en el sector norte de la zona de estudio, la mayoría de los potreros tienen más de 70 años, en donde se hacían dos limpiezas o corte de vegetación arbustiva al año con corte manual y en raras ocasiones se utilizaba fuego; sectores de bosques con grandes árboles fueron quemados para ampliar las áreas destinadas a la ganadería, y se mantuvieron algunos relictos para la provisión de recurso hídrico y madera. La zona sur hasta hace 30 años pasó de ser productora de arroz, maíz

y sorgo a sistemas de ganadería extensiva con las mismas prácticas de manejo del sector norte. Producto de esta actividad agropecuaria la zona es un mosaico de pastizales y arbustales, con relictos boscosos asociados a drenajes o a sitios de difícil accesibilidad.

Muestreo

La caracterización de la vegetación compuesta por pastizales, arbustales y bosques se realizó durante los meses de agosto a diciembre del 2014. En total se realizaron 109 levantamientos, 33 en pastizales con áreas de 4 m² cada uno y 76 en bosques y arbustales de 500 m² con censo de todos los individuos con DAP \geq 2,5 cm, establecidos bajo un muestreo estratificado al azar siguiendo como referencia los tipos de vegetación y los sectores norte y sur del

área de estudio. Se siguió la formulación de [Rangel-Ch y Lozano-C \(1986\)](#) para diferenciar estratos: (r): rasante (< 0,3 m); (h): herbáceo (0,3–1,49 m); (ar): arbustivo (1,5–4,9 m); (A): subarbóreo o de arbolitos (5–11,9 m); (Ai): arbóreo inferior (12–25 m) y (As): arbóreo superior (> 25 m). Se estimó la cobertura en metros cuadrados a partir de la proyección del área de la copa en el suelo y de la medida de los diámetros mayor y menor asumiendo una forma ovalada en las copas de los individuos y posteriormente se convirtió en porcentaje con respecto al área muestreada ([Rangel-Ch y Garzón 1994](#)). Para arbustales y bosques se calculó el área basal y se determinó el Índice de Predominio Fisionómico Simplificado -IPFS- ([Rangel-Ch y Garzón 1994](#)) de cada una de las especies, aunque se presenta únicamente el valor de la especie dominante. Los ejemplares botánicos fueron determinados en el Herbario Nacional Colombiano (COL) bajo las series Francisco Fajardo Gutiérrez (FFG), David Jiménez Escobar (NDJ) y Andrés Avella Muñoz (AAM).

Con el fin de identificar los principales grupos florísticos, los levantamientos de vegetación se clasificaron mediante un análisis de conglomerados (Clúster) con el método de promedio no ponderado de agrupamiento de pares (UPGMA) en el cual, la distancia entre dos grupos representa el promedio de las distancias entre todos los miembros de ambos. Como índice de similitud se utilizó el propuesto por [Horn \(1966\)](#), utilizando como valor de corte para los grupos de levantamientos una similitud mínima del 38 % entre los muestreos que hacen parte de cada grupo, con excepción de dos levantamientos atípicos (54 y 111) para los cuales el índice alcanzó un valor del 4 %. Este índice es usado para calcular la similitud entre sitios de muestreo a partir de las especies compartidas y la proporción de estas especies en términos de su abundancia. El análisis y la salida gráfica se realizaron

en el programa PAST versión 3.13 ([Hammer et al. 2001](#)). Para los grupos definidos en el dendrograma se realizó un análisis de especies indicadoras (ISA) ([Dufrene y Legendre 1997](#)) en el programa PC-ORD versión 4.4, con el fin de detectar las especies más abundantes y frecuentes dentro de cada unidad.

Se realizó un análisis de ordenación ecológica mediante el método no paramétrico de escalamiento no-métrico multidimensional (NMDS) utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis y aplicando la función metaMDS del paquete Vegan del programa R, versión 2.13.1 ([R Core Team c2011](#)) con el fin de validar y visualizar la cercanía entre los grupos definidos por el análisis de conglomerados. De acuerdo con [Robbins y Matthews \(2010\)](#) este método tiene la ventaja de utilizar la posición de la distancia en lugar de su valor absoluto, mejorando su capacidad para extraer información de relaciones no lineales. Luego de obtener los resultados del análisis NMDS, se realizaron las gráficas de los valores para los levantamientos en el espacio de ordenación, incluyendo la información resultante de los grupos florísticos y de esta manera identificar sus relaciones de similitud.

Con la ayuda de dos expertos locales que habían trabajado en el área de estudio durante más de 25 años se identificaron los principales eventos históricos que determinaron la configuración actual del paisaje y de los tipos de vegetación. Se realizaron ejercicios de cartografía social y varios recorridos de campo en los lugares de los levantamientos de vegetación para establecer la edad de abandono aproximada. Para los levantamientos en los arbustales y bosques, que corresponden a zonas abandonadas por ganadería y en donde se han iniciado procesos de sucesión, se establecieron tres categorías de edad de abandono; la primera categoría (I)

corresponde entre dos a cinco años, la segunda (II) entre 6 a 15 años y la tercera (III) mayores a 30 años. Para evaluar las diferencias entre las categorías de edad de abandono en cuanto al número de individuos adultos (DAP > 10 cm) y juveniles (DAP < 10 cm), el área basal y la riqueza de especies, se llevó a cabo un análisis no paramétrico de Kruskal Wallis en el programa SPSS versión 23 ([IBM Corp. Released 2015](#)). Finalmente, para conocer la variabilidad de la composición de especies con relación al aumento del tiempo de abandono, se determinó la presencia de los diferentes grupos florísticos en cada categoría de edad.

RESULTADOS

Clasificación y análisis de especies indicadoras

Se registraron 214 especies de 154 géneros y 59 familias. El análisis de conglomerados, con un coeficiente de correlación cofenética de 0,9 permitió diferenciar como patrón general un gran grupo heterogéneo de pastizales que, además de su fisonomía característica, no comparte ninguna especie con los demás levantamientos. Adicionalmente se definieron siete grupos de arbustales y bosques (Material suplementario – Anexo 1 y 2) con atributos estructurales y florísticos particulares (Tabla 1).

Ordenación

El NMDS fue generado con dos dimensiones ($R^2 = 0,97$ en una relación no lineal) bajo 500 iteraciones de los datos originales de abundancia en los levantamientos, obteniendo un estrés de 0,173, valor satisfactorio de acuerdo con lo recomendado por [McCune y Grace \(2002\)](#). Es claro el cambio sucesional entre el grupo Z correspondiente a vegetación abierta de pastos y herbáceas de los demás grupos que son característicos de vegetación boscosa y arbustiva (Fig. 2). Teniendo en cuenta las proximidades en el

espacio multivariado de los diferentes grupos florísticos, la mayor cercanía al grupo de pastizales y herbazales (Grupo Z) se presenta en los arbustales que se originaron por el abandono hace más de cinco años de potreros con árboles dispersos de *Guazuma ulmifolia* Lam. (Grupo G). Así mismo, el grupo G presenta relaciones cercanas con los grupos de arbustales del sector norte (grupo E) y sector Sur (grupos A y B).

Igualmente, las diferencias entre los bosques del sector norte (Grupo F) con los bosques del sector sur (Grupos C, D y A), sugieren la existencia de trayectorias sucesionales diferentes en estados avanzados de la sucesión (Fig. 2). También se diferencian los grupos de arbustales del sector norte de los del sector sur; cada grupo de arbustales se encuentra más cercano con los grupos de bosques de su misma localidad (sector) que inclusive con otros grupos con los que comparte una misma fisonomía (Tabla 1).

Edad de abandono

El número de individuos, la riqueza de especies y el área basal aumentaron significativamente a lo largo de la cronosecuencia ($P < 0,01$). No obstante, la presencia de grandes árboles en medio de potreros utilizados históricamente para dar sombra al ganado, ocasiona que el número de individuos adultos, área basal y la altura promedio del dosel sean mayores en la categoría I (2–5 años) comparados con la categoría II (6–15 años) (Tabla 2). En la categoría I (2–5 años) se encontraron tres grupos florísticos, dos que solo se presentan en esta edad de abandono (Grupos B y G) y un grupo florístico (F) que está representado por un levantamiento; sin embargo, este mismo grupo (F) también se encuentra presente en las otras dos categorías de la cronosecuencia (Fig. 3).

En la categoría II los florísticos A, E y F se comparten con la categoría III. En la

Tabla 1. Características físicas, florísticas y estructurales de los grupos definidos (Material suplementario – Anexo 2). Bq = Bosques, Ar = Arbustales, P = pendiente. N = Norte, S = Sur. No. Lev = Número de levantamientos por grupo florístico. AB/Ha: Área basal por hectárea. Ind/Ha: Número de individuos por hectárea.

GRUPO	A	B	C	D	E	F	G	Z
No. Lev.	17	3	7	4	8	24	13	33
Fisionomía	Bq (41 %) Ar (59 %)	Ar (100 %)	Bq (100 %)	Bq (100 %)	Ar (88 %) Bq (12 %)	Bq (88 %) Ar (12 %)	Ar (100 %)	Pastizales (100 %)
Localidad – Zona	S (100 %)	S (100 %)	S (100 %)	S (100 %)	N (88 %) S (12 %)	N (96 %) S (4 %)	N (92 %) S (8 %)	N (40 %) S (60 %)
Fisiografía y pendiente	Escarpes y montaña P > 40 %	Colinas P < 40 %	Escarpes y montañas P > 40 %	Glacis P < 40 %	Montaña y escarpes P > 40 %	Terrazas y montañas P: 0 – 40 %	Terrazas P < 40 %	Colinas, terrazas, montañas y escarpes P: 0 – 40 %
Especie dominante (IPF %)	<i>Croton glabellus</i> (17 %)	<i>Eugenia florida</i> (18 %)	<i>Pseudobombax septenatum</i> (17 %)	<i>Eugenia egensis</i> (25 %)	<i>Calliandra tolimensis</i> (13 %)	<i>Trichilia hirta</i> (26 %)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (45 %)	<i>Rhynchospora nervosa</i> (9 %)
Especies indicadoras	<i>Eugenia catharinensis</i> , <i>Myrsine guianensis</i>	<i>E. florida</i> , <i>Z. rigidum</i>	<i>Trophis racemosa</i> , <i>Croton hondensis</i>	<i>Machaonia acuminata</i> , <i>E. egensis</i>	<i>C. tolimensis</i> , <i>Petrea rugosa</i>	<i>T. hirta</i> , <i>Triplaris cumingiana</i>	<i>G. ulmifolia</i> , <i>Senna spectabilis</i>	<i>Croton leptostachyus</i> , <i>R. nervosa</i>
Riqueza	44	25	52	26	55	67	35	97
AB/Ha	7,9	2,9	13,0	15,6	10,3	26,6	13,1	--
Ind/Ha	981	833	1249	1495	1694	1528	440	--
No. estratos	4	2	3	4	3	3	3	--
Cob % arbóreo	12 (2-50)	--	9 (4-20)	58 (15-100)	9 (5-40)	35 (7-100)	5 (1-15)	--
Cob % arbolitos y arbustivo	45 (10-67)	37 (31-42)	61 (36-100)	96 (75-100)	62 (20 - 100)	66 (40-100)	42 (13-70)	--

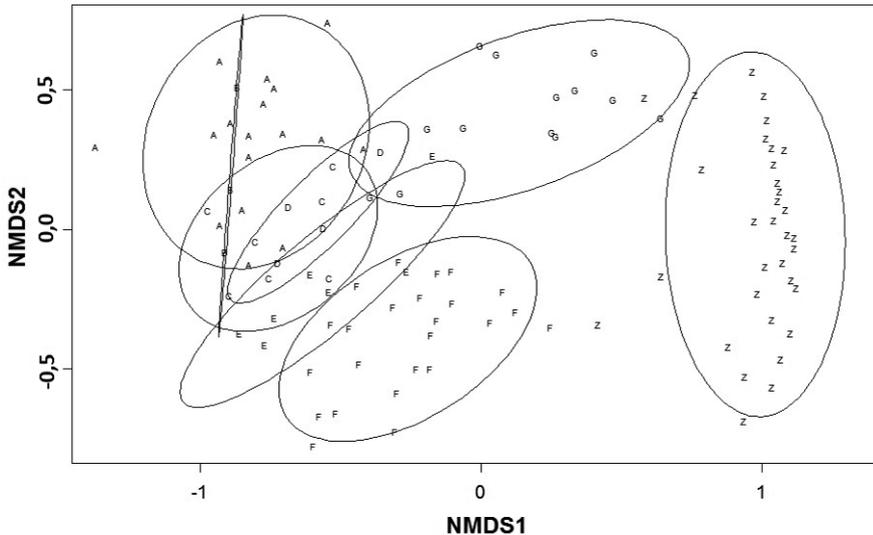


Figura 2. Análisis de escalamiento no-métrico multidimensional (NMDS) de los levantamientos de vegetación. Las letras en los polígonos que los enmarcan obedecen a los grupos florísticos definidos previamente con el análisis de conglomerados, a partir del índice de similitud de Bray-Curtis.

categoría III se encontró el mayor número de grupos florísticos de la cronosecuencia, cinco, de los cuales C y D son exclusivos de esta edad de abandono siendo posibles indicadores de sucesiones intermedias, los grupos florísticos A, F y E están presentes en alguna de las otras dos categorías de abandono (Fig. 3).

DISCUSIÓN

Fases sucesionales en el Bosque Seco Tropical

En este estudio tanto la riqueza como el área basal aumentaron con la edad de abandono de las coberturas, lo cual concuerda con diferentes estudios sucesionales en bs-T (Kennard 2002, Ruiz *et al.* 2005, Powers *et al.* 2009, Lebrija-Trejos *et al.* 2010). Así mismo, se encontró que el número total de individuos aumentó con la edad de abandono. Esto coincide parcialmente con otros estudios de bs-T en los que se reportó que la densidad de individuos aumentó

durante fases iniciales (entre 0 y 15 años) de la sucesión (Kennard 2002, Ruiz *et al.* 2005). Sin embargo, en la presente investigación la densidad de individuos aumentó también hacia fases intermedias (> 30 años), mientras que otros estudios han reportado que después de las fases iniciales la densidad se mantiene relativamente constante (Kennard 2002, Lebrija-Trejos *et al.* 2010, Almazán-Núñez *et al.* 2012). La densidad de individuos durante la sucesión depende de diferentes factores como la demografía de las especies, la competencia, los mecanismos denso-dependientes (Chazdon *et al.* 2007), el microclima y condiciones edáficas como la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Powers *et al.* 2009, Almazán-Núñez *et al.* 2012). Una explicación al patrón de densidad encontrado en este estudio es que las tasas de mortalidad fueron más bajas en relación al reclutamiento tanto en fases iniciales como intermedias (Van Breugel *et al.* 2007), aunque esto también puede verse influenciado por la presencia de árboles remanentes en las áreas que antes se

Tabla 2. Características estructurales y florísticas en levantamientos de 0,05 ha en los diferentes rangos de edad de abandono.

Variables estructurales	Categoría de edad (años de abandono)		
	I (2 - 5)	II (6 - 15)	III (> 30)
Número de levantamientos	17	19	41
Número de individuos promedio y desviación estándar en paréntesis. $KW x^2= 28,04$; $P= 0,0001$	28 (15)	56 (29)	72 (32)
Número de individuos adultos (DAP \geq 10 cm)	8 (6)	7 (8)	26 (15)
Número de individuos juveniles (DAP < 10 cm)	20 (14)	49 (26)	46 (25)
Área basal (m ²) promedio y desviación estándar en paréntesis. $KW x^2= 29,67$; $P= 0,0001$	0,57 (0,52)	0,29 (0,23)	1,12 (0,71)
Número de especies promedio y desviación estándar en paréntesis. $KW x^2= 8,82$; $P= 0,012$	10 (5)	13 (4)	15 (5)
Altura promedio del dosel	6	5	8
Cobertura relativa %, promedio de los estratos arbóreos (> 12 m)	8	17	46
Cobertura relativa %, promedio de los estratos arbustivos y subarbóreo (< 12 m)	46	49	99

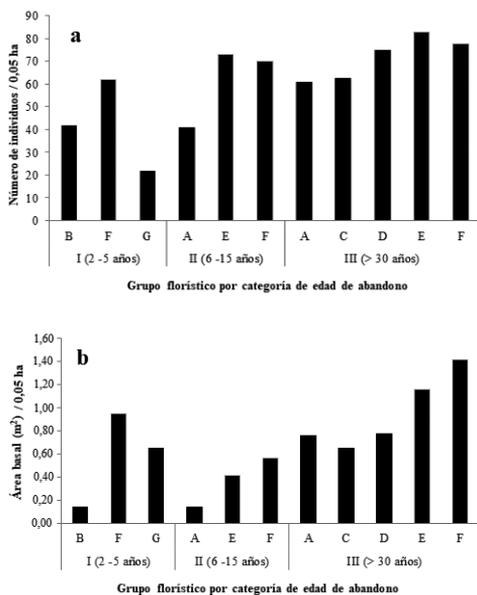


Figura 3. Características de la vegetación en parcelas de 0,05 ha en cada edad de abandono, de acuerdo con los grupos florísticos definidos. **a.** Promedio de individuos. **b.** Área basal promedio (m²).

dedicaron a la ganadería tradicional en donde se dejaban en los potreros algunos árboles aislados o remanentes de vegetación natural con el fin de que el ganado tuviera sombra durante el día. Si bien, en este estudio no se tomaron datos demográficos de las especies, se considera importante que futuros estudios tengan en cuenta este tipo de mediciones para tener una idea más clara acerca los mecanismos ecológicos que determinan los patrones sucesiones en bs-T.

El recambio de especies en las diferentes fases sucesionales ha sido uno de los aspectos más estudiados de la sucesión y se han propuesto diferentes modelos para describir este recambio florístico (Finegan 1996, Quesada *et al.* 2013, Chazdon 2014, Meiners *et al.* 2015). Sin embargo, algunos autores mencionan que el estudio de la composición florística en cada fase sucesional y el cambio a lo largo de la sucesión, requieren aún más

trabajos de investigación ([Finegan 1996](#), [Chazdon 2014](#)).

Los resultados de este estudio respecto a la composición florística en las diferentes edades de abandono presentan dos patrones. Por un lado el modelo en el cual las especies pioneras colonizan y dominan las primeras fases sucesionales y luego son reemplazadas por especies de fases sucesionales avanzadas, y por otro, grupos de especies con diferentes atributos de historia de vida, colonizan y dominan diferentes etapas sucesionales de acuerdo con efectos sitio-específicos que terminan definiendo trayectorias sucesionales particulares en sitios distintos dentro de una misma región ([Finegan 1996](#), [Almazán-Núñez *et al.* 2012](#), [Quesada *et al.* 2013](#), [Chazdon 2014](#)), llegando a determinar atributos como la riqueza y diversidad de especies ([Powers *et al.* 2009](#)). Los grupos florísticos B y G se encontraron exclusivamente en las coberturas entre seis y diez años de abandono, e incluyen especies colonizadoras de temperamento heliófito o con características funcionales que les permiten resistir los fuertes filtros ambientales de sequía que caracterizan las primeras fases de sucesión en los bosques secos como *Eugenia florida* DC, *Eugenia egensis* CD, *Guazuma ulmifolia* Lam, *Casearia corymbosa* Kunth, *Casearia praecox* Griseb., *Croton hibiscifolius* Spreng. y *Chloroleucon mangense* (Jacq.) Britton & Rose. Así mismo, los grupos florísticos C y D se encontraron únicamente en las coberturas con más de 30 años de abandono y contienen especies arbóreas típicas de estados avanzados de la sucesión como *Pseudobombax septenatum* (Jacq.) Dugand, *Machaerium capote* Triana ex Dugand, *Astronium graveolens* Jacq. y *Maclura tinctoria* (L.) D. Don ex Steud. Por otro lado, el grupo florístico F fue característico y dominante en coberturas con mayor edad de abandono, pero también se encontró en una menor proporción

en coberturas arbustivas y de bosques secundarios con edad de abandono entre cinco y 15 años. Esta situación se puede presentar cuando las especies que dominan las primeras etapas condicionan las trayectorias sucesionales posteriores ([Van Breugel *et al.* 2007](#)) o cuando en las áreas afectadas por disturbios los suelos no están degradados y las fuentes de propágulos están relativamente cerca ([Finegan 1996](#)), siendo en estos casos, relevante el efecto de la matriz existente en la recolonización de los sitios ([Quesada *et al.* 2013](#)).

En un intento por esbozar cómo puede ser la dinámica sucesional a partir de los resultados, se presenta a continuación una descripción de cuatro trayectorias sucesionales en el área de estudio (Fig. 4), las cuales inician con los pastizales dominados por *Rhynchospora nervosa* (Vahl) Boeckeler y *Croton leptostachyus* Kunth caracterizados en el grupo Z. La primera trayectoria incluye las comunidades vegetales de los grupos Z y E; específicamente relaciona los pastizales de la zona norte ubicados sobre montañas y escarpes que se desarrollan hasta alcanzar una fisonomía arbustiva, en el 88 % de los levantamientos, o de bosque bajo, en 12 % de los levantamientos, dominados por *Calliandra tolimensis* Taub. y *Petrea rugosa* Kunth (Grupo E). Un determinante ecológico importante en esta trayectoria podría ser la fuerte pendiente del terreno y la escasa profundidad efectiva del suelo, lo que favorece la erosión y no permite el establecimiento de individuos adultos de especies arbóreas de gran porte.

La segunda trayectoria incluye las comunidades vegetales de los grupos Z, G y F; relaciona principalmente los pastizales de la zona norte (94 %) ubicados en terrenos planos de terrazas aluviales los cuales dependiendo de la historia de uso y manejo de la ganadería y de su edad de abandono, alcanzan una fisonomía arbustiva

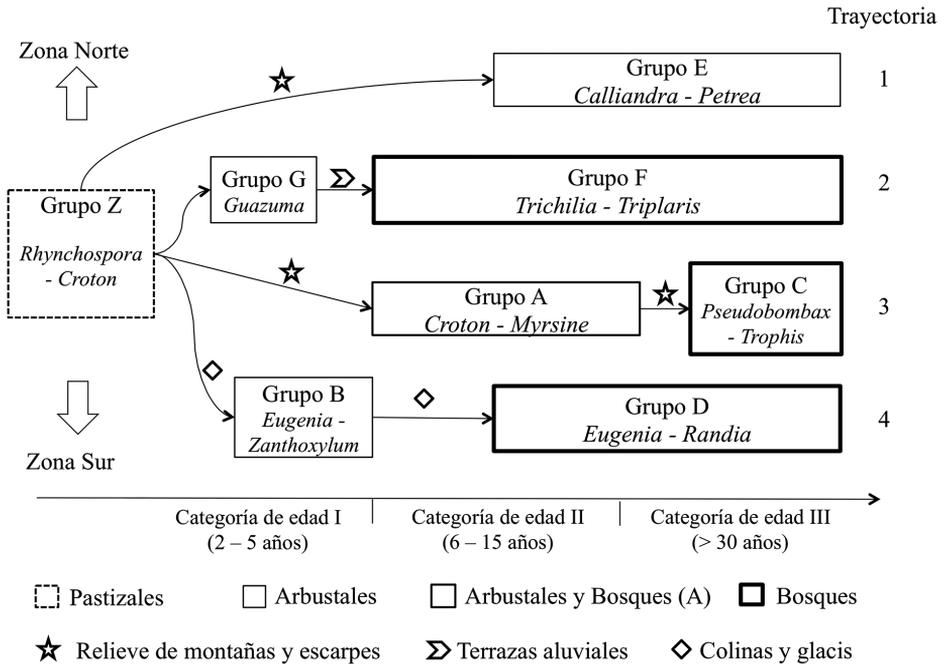


Figura 4. Modelo de las trayectorias sucesionales presentes en el área de estudio a partir de la edad de abandono y los grupos florísticos definidos.

con predominio de *G. ulmifolia* (Grupo G). En áreas que se han dejado recuperar y se han conservado algunos remanentes de la vegetación original se desarrollan bosques dominados por *T. hirta* y *T. cumingiana* (Grupo F). Es posible que la historia de uso del suelo, específicamente el efecto de la ganadería en el caso de los grupos Z y G haya seleccionado pocas especies arbustivas y arbóreas que pueden crecer sobre los pastizales.

La tercera trayectoria incluye las comunidades vegetales asociadas a los grupos Z, A y C; los pastizales de la zona sur ubicados sobre montañas y escarpes (Grupo Z) que pueden desarrollarse hasta alcanzar una fisonomía arbustiva (59 %) o de bosque (41 %) dominados por *C. glabellus* y *Myrsine guianensis* (Aubl.) Kuntze (Grupo A). En áreas protegidas naturalmente del uso agropecuario por su relieve escarpado y

dificultad de acceso, se llegan a desarrollar bosques secos de *P. septenatum* y *Trophis racemosa* (L.) Urb. (Grupo C) que son utilizados de forma muy esporádica como fuente de madera y leña; la ganadería, la fisiografía del terreno y la exposición directa a los vientos del sur pueden ser algunos de los principales determinantes ecológicos en los estados sucesionales inicial e intermedio (Grupos Z y A).

La última trayectoria propuesta incluye las comunidades vegetales de los grupos Z, B y D, desde los pastizales de la zona sur ubicados sobre colinas (Grupo Z) con un posible desarrollo de arbustales dominados por *E. florida* y *Z. rigidum* (Grupo B), donde eventualmente pueden llegar a conformarse bosques densos bajos, con cuatro estratos, dominados por *E. egensis* y *Randia armata* (Sw.) DC. (Grupo D). Los principales determinantes ecológicos en esta trayectoria

son probablemente la fuerte influencia de los vientos secos provenientes del sur del valle del Magdalena que generan un efecto de sotavento en las laderas surorientales, la escasa profundidad efectiva del suelo y su baja capacidad de retención de agua. Todos estos factores favorecen el crecimiento de especies arbustivas y arbóreas propias de ambientes subxerofíticos.

Implicaciones del estudio de la sucesión en los proyectos de restauración ecológica

De acuerdo con [McDonald *et al.* \(2016\)](#), uno de los aspectos fundamentales en un proyecto de restauración ecológica es la definición del ecosistema de referencia. Este sirve como un modelo para la planeación de las intervenciones y para su posterior monitoreo y evaluación. La dinámica de los ecosistemas implica la existencia de un rango de estados o posibles resultados en el corto y el largo plazo dentro de un proyecto de restauración ([Van Diggelen *et al.* 2001](#)), siendo necesario incluir dentro del ecosistema de referencia las diferentes trayectorias actuales del ecosistema teniendo en cuenta su historia de uso ([Aronson y Vallejo 2006](#), [Harris y Van Diggelen 2006](#), [Balaguer *et al.* 2014](#)).

Las trayectorias sucesionales descritas en esta investigación pueden servir como referencias para proyectos de restauración en zonas de bs-T del valle interandino del Magdalena sometidos a ganadería y quemas; estos diferentes tipos de bosques y arbustales podrían ayudar a configurar un sistema de metas volantes o parciales, para comparar el avance del proceso de restauración con respecto al proceso de sucesión y dinámica natural del ecosistema. Sin embargo, los valores encontrados de los atributos no pueden constituirse en metas fijas a manera de una aproximación reduccionista, sino que podrían ser útiles en el establecimiento de

umbrales de decisión para la evaluación del proceso de restauración.

Además de la potencial utilidad de las trayectorias descritas, los ensambles florísticos, incluyendo sus especies dominantes y características, y el valor de sus atributos estructurales pueden considerarse como base para la fase de diseños florísticos en la restauración ecológica. De esta manera, en áreas de pastizales sería recomendable utilizar especies pioneras dominantes y características de los grupos florísticos A, B, y G que caracterizan sucesiones entre 2 a 5 años de edad como: *C. leptostachyus*, *C. glabellus*, *C. hibiscifolius*, *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart, *E. florida*, *Eugenia catharinensis* D. Legrand, *Z. rigidum*, *E. egeensis*, *G. ulmifolia*, *C. corymbosa*, *C. praecox*, *Senna spectabilis* (DC.) H.S. Irwin & Barneby, *Acacia farnesiana* Wall., *C. mangense*, *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Cham., *Rondeletia pubecens* Kunth. y *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth. En los arbustales de sucesión intermedia y en los bosques secundarios que caracterizan sucesiones entre 6 a 15 años sería importante considerar a *A. graveolens*, *P. septenatum*, *M. tinctoria*, *C. tolimensis*, *M. capote*, *T. hirta*, *Guettarda malacophylla* Standl., *Aspidosperma cuspa* (Kunth) Pittier, *Guapira pubecens* (Kunth) Lundell, *Hirtella americana* L., *T. cumingiana* y *Simira cordifolia* (Hook. f.) Steyerem. Esto sin desconocer que en sitios con una larga historia de transformación algunos patrones sucesionales emergentes, derivados de la historia de uso, así como la inclusión de especies amenazadas regionalmente por sobreexplotación, puedan considerarse en sistemas análogos o en nuevas metas de restauración ([Walker *et al.* 2007](#)).

CONCLUSIONES

Tanto la riqueza como los atributos estructurales de la vegetación aumentaron

a lo largo del gradiente sucesional, lo cual coincide en términos generales con lo reportado por otros estudios de bs-T (Becknell *et al.* 2012, Derroire *et al.* 2016). En contraste, la composición florística fue muy variable. Mientras algunos grupos florísticos fueron comunes a lo largo de todo el gradiente sucesional, otros son exclusivos de coberturas con determinada edad de abandono. Los resultados de este estudio pueden ser útiles en futuros proyectos de restauración que se desarrollen en los bosques secos interandinos.

Esta investigación es el primer estudio descriptivo publicado sobre los cambios en la estructura y la composición florística en un gradiente sucesional de bosque seco interandino en Colombia. Futuros estudios que busquen explicar los patrones sucesionales en estos bosques secos podrían enfocarse en tres aspectos clave. En primer lugar, el estudio de los rasgos funcionales de la vegetación que pueden ser importantes para entender la distribución y abundancia de las especies en diferentes fases sucesionales (Lohbeck *et al.* 2014). Segundo, la relación entre diferentes variables ambientales como el relieve, suelos o régimen de disturbios, y los patrones sucesionales (Lebrija-Trejos *et al.* 2010). Finalmente, es importante hacer una estimación más precisa de las edades de abandono de las coberturas, por ejemplo, mediante el uso de fotografías aéreas (Ruiz *et al.* 2005) lo cual permitiría tener un modelo más preciso de las cronosecuencias de la sucesión y orientaría de una manera más detallada los procesos de restauración ecológica.

PARTICIPACIÓN DE AUTORES

AAM concepción y diseño del manuscrito, toma de datos, colección y determinación botánica, análisis de datos, escritura de resultados y discusión, correcciones de revisores; NGG toma de datos, análisis de datos, construcción cartografía en campo

y para el artículo, discusión de resultados, revisión final y corrección de revisores; FFG toma de datos, colección y determinación botánica, análisis de datos, escritura de resultados y discusión, revisión final; AGM concepción del proyecto, toma de datos, análisis de datos, escritura de resultados y discusión, revisión de literatura y correcciones de revisores.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores recibieron apoyo financiero de la Fundación Natura para el desarrollo de la investigación.

AGRADECIMIENTOS

A la Fundación Natura y a Emgesa S.A. por apoyar la fase de campo a través del Plan Piloto de restauración ecológica del proyecto El Quimbo. A F. Torres y B. Miranda por el apoyo para la elaboración del manuscrito. A los señores Libardo Tovar, Rómulo Castro por su ayuda para conocer el proceso de transformación de la zona de estudio. A los colegas D. Jiménez, K. Benavides, S. Torres, A. Villota, A. Triana y W. Gómez, quienes participaron durante la fase de campo.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Los anexos 1 y 2 se presentan como material suplementario bajo el doi: [https:// dx.doi.org/ 10.15446/caldasia.v41n1.77929](https://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v41n1.77929).

LITERATURA CITADA

- Almazán-Núñez C, Arizmendi M, Eguiarte L, Corcuera P. 2012. Changes in composition, diversity and structure of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Rev. Mex. Biodiv.* 83:1096–1109. doi: 10.7550/rmb.30403.
- Aronson J, Vallejo R. 2006. Challenges for the practice of ecological restoration. En: van Andel J, Aronson J, editores. *Restoration Ecology: The New Frontier*. United Kingdom: Blackwell Publishing. p. 234–247.

- Balaguer L, Escudero A, Martín-D J, Mola I, Aronson J. 2014. The historical reference in restoration ecology: Re-defining a cornerstone concept. *Biol. Conserv.* 176:12–20. doi: 10.1016/j.biocon.2014.05.007.
- Becknell J, Kissing L, Powers J. 2012. Aboveground biomass in mature and seasonally tropical dry forests. A literature review and global synthesis. *Forest. Ecol. Manag.* 276:88–95. doi: 10.1016/j.foreco.2012.03.033.
- Castellanos-Castro C, Newton A. 2015. Environmental heterogeneity influences successional trajectories in Colombian seasonally dry tropical forest. *Biotropica* 47(6):660–671. doi: 10.1111/btp.12245.
- Chazdon R. 2014. *Second growth: the promise of tropical forest regenerations in an age of deforestation.* London: The University Chicago Press.
- Chazdon R, Letcher S, van Breugel M, Martinez-Ramos M, Bongers F, Finegan B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary neotropical forests following major disturbances. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 362:273–289. doi: 10.1098/rstb.2006.1990.
- Clavijo-Ocampo H. 1996. *Economía y Conflicto, 1690-1808.* En: Tovar B, editor. 1996. *Historia General del Huila.* Bogotá: Academia Huilense de Historia, Fondo de Autores Huilenses. P. 442–444.
- Derroire G, Balvanera P, Castellanos-Castro C, Decocq G, Kennard D, Lebrija-Trejos E, Leiva J, Oden P, Powers J, Rico-Gray V, Tigabu M, Healy J. 2016. Resilience of tropical dry forests—a meta-analysis of changes in species diversity and composition during secondary succession. *Oikos.* 125 (10):1386–1397. doi: 10.1111/oik.03229.
- Dryflor, Banda-R K, Delgado-Salinas A, Dexter KG, Linares-Palomino R, Oliveira-Filho A, Prado D, Pullan M, Quintan C, Riina R, Rodríguez GM, Weintritt J, Acevedo-Rodríguez P, Adarve J, Álvarez E, Aranguren B. A, Arteaga JC, Aymard G, Castaño A, Ceballos-Mago N, Cogollo A, Cuadros H, Delgado F, Devia W, Dueñas H, Fajardo L, Fernández A, Fernández MA, Franklin J, Freid E, Galetti LA, Gonto R, González-M R, Graveson R, Helmer EH, Idárraga Á, López R, Marcano-Vega H, Martínez OG, Maturo HM, McDonald M, McLaren K, Melo O, Mijares F, Mogni V, Molina D, Moreno NP, Nassar JM, Neves DM, Oakley LJ, Oatham M, Olvera-
- Luna AR, Pezzini FF, Reyes Dominguez OJ, Ríos ME, Rivera O, Rodríguez N, Rojas A, Särkinen T, Sánchez R, Smith M, Vargas C, Villanueva B, Pennington RT. 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353(6306): 1383–1387. doi: 10.1126/science.aaf5080.
- Ducua M. 2011. Raíces de la agroindustria en el Huila el arroz, pionero de un incipiente desarrollo industrial (1930 – 1990). *Revista Historia Caribe* 6(18):165–185.
- Dufrêne M, Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67:345–366. doi: 10.1890/0012-9615(1997)067[0345: SAAIST]2.0.CO;2.
- Finegan B. 1996. Pattern and process in Neotropical secondary forests: the first 100 years of succession. *Trends Ecol. Evol.* 11(3):119–124. doi: 10.1016/0169-5347(96)81090-1.
- Forero-Medina F, Joppa L. 2010. Representation of Global and National Conservation Priorities by Colombia's Protected Area Network. *Plos One* 5(10):e13210. doi:10.1371/journal.pone.0013210.
- González-M R, García H, Isaacs P, Cuadros H, López-Camacho R, Rodríguez N, Pérez N, Mijares F, Castaño-Naranjo A, Jurado R, Idárraga-Piedrahíta A, Rojas A, Vergara H, Pizano C. 2018. Disentangling the environmental heterogeneity, floristic distinctiveness and current threats of tropical dry forests in Colombia. *Environ. Res. Lett.* 13:045007. doi: 10.1088/1748-9326/aaad74.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 4(1):1–9.
- Harris J, van Diggelen R. 2006. Ecological restoration as a project for global society. En: van Andel J, Aronson J, editores. *Restoration Ecology: The New Frontier:* 3–15. United Kingdom: Blackwell Publishing.
- Hernández-C J, Hurtado A, Ortiz R, Walschburger T. 1992. Unidades biogeográficas de Colombia. En: Halffter G, editor. *La diversidad biológica de Iberoamérica I.* Xalapa, México: CYTED-D, Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo e Instituto de Ecología, A.C., Secretaría de Desarrollo Social. p. 105–151.

- Horn H. 1966. Measurement of overlap in comparative ecological studies. *Am. Nat.* 100:419–424. doi: 10.1086/282436.
- Howe H, Martínez-Garza C. 2014. Restoration as experiment. *Bot. Sci.* 92(4):459–468. doi: 10.17129/botsci.146.
- [IBM Corp.] International Business Machines Corporation. Released 2015. IBM SPSS Statistics for Windows. Version 23.0. Armonk, New York: International Business Machines Corporation.
- Kennard D. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest. Patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *J. Trop. Ecol.* 18:53–66. doi: 10.1017/S0266467402002031.
- Lebrija-Trejos E, Meave J, Poorter L, Perez-García E, Bongers F. 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspect. Plant Ecol.* 12:267–275. doi: 10.1016/j.ppees.2010.09.002.
- Lohbeck M, Poorter L, Martínez-Ramos M, Rodríguez-Velázquez J, van Breugel M, Bongers F. 2014. Changing drivers of species dominance during tropical forests succession. *Funct. Ecol.* 28(4):1052–1058. doi: 10.1111/1365-2435.12240.
- McCune B, Grace J. 2002. Analysis of Ecological Communities. Gleneden Beach, Oregon: MjM Software Design.
- McDonald T, Gann GD, Jonson J, Dixon KW. 2016. International standards for the practice of ecological restoration – including principles and key concepts. Washington, D.C.: Society for Ecological Restoration.
- Meiners S, Pickett S, Cadenasso M. 2015. An integrative approach to successional dynamics: tempo and mode of vegetation change. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.
- Montealegre SH. 2005. Historia Económica y Social de El Gigante Colonial 1680-1800. Neiva, Colombia: Editorial Litocentral.
- Pizano C, Cabrera M, García H. 2014. El bosque seco tropical en Colombia: Generalidades y contexto. En: Pizano C, García H, editores. El bosque seco tropical en Colombia. Bogotá, Colombia: Instituto de Investigaciones Biológicas Alexander von Humboldt (IAvH). p. 36–48.
- Powers J, Becknell J, Irving J, Pérez-Aviles D. 2009. Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest. Ecol. Manag.* 258:959–970. doi: 10.1016/j.foreco.2008.10.036.
- Quesada M, Sánchez-Azofeifa A, Álvarez M, Stoner K, Avila-Cabadilla L, Calvo-Alvarado J, Castillo A, Espirito-Santo M, Fagundes M, Fernandes G, Gamon J, Lopez M, Lawrence D, Cerdeira L, Powers J, Neves F, Rosas-Guerrero V, Sayago R, Sánchez-Montoya G. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas. Review and the perspectives. *Forest. Ecol. Manag.* 258:1014–1024. doi: 10.1016/j.foreco.2009.06.023.
- Quesada M, Álvarez-Añorve M, Avila-Cabadilla L, Castillo A, Lopezariza-Mikel M, Martén-Rodríguez S, Rosas-Guerrero V, Sáyo R, Sánchez-Montoya G, Contreras-Sánchez J, Balvino-Olvera F, Olvera-García S, Lopez-Valencia S, Valdespino-Vázquez N. 2013. Tropical dry forest ecological succession in Mexico: Synthesis of a long-term study. En: Sánchez-Azofeifa A, Powers JS, Fernandez GW, Quesada M, editores. Tropical dry forests in the Americas: ecology, conservation, and management. Boca Raton, USA: CRC Press. p. 17–30.
- Rangel-Ch J, Lozano-C G. 1986. Un perfil de vegetación entre La Plata (Huila) y el Volcán del Puracé. *Caldasia* 14(68–70):503–547.
- Rangel-Ch J, Garzón C. 1994. Aspectos de la estructura, de la diversidad y de la dinámica de la vegetación del Parque Regional Natural Ucumari. En: Rangel-Ch JO, editor. Ucumari: Un caso típico de la diversidad biótica andina. Pereira, Colombia: Publicaciones de la CARDER. p. 85–108.
- Robbins J, Matthews J. 2010. Regional Variation in Successional Trajectories and Rates of Vegetation Change on Glacier Forelands in South-Central Norway. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 42(3):351–361. doi: 10.1657/1938-4246-42.3.351.
- Ruiz J, Fandiño M, Chazdon R. 2005. Vegetation structure, composition and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providence Island, Colombia. *Biotropica* 37(4):520-530. doi: 10.1111/j.1744-7429.2005.00070.x.
- R Core Team. c2011. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. [Revisada en: 17 May 2018]. <http://www.R-project.org/>

- Van Breugel M, Bongers F, Martinez-Ramos M. 2007. Species Dynamics During Early Secondary Forest Succession: Recruitment, Mortality and Species Turnover. *Biotropica* 39(5):610–619. doi: 10.1111/j.1744-7429.2007.00316.x.
- Van Diggelen R, Grootjans A, Harris J. 2001. Ecological restoration: state of the art or state of the science? *Restor. Ecol.* 9(2):115–118. doi: 10.1046/j.1526-100x.2001.009002115.x.
- Vargas W, Ramírez W. 2014. Lineamientos generales para la restauración ecológica del bosque seco tropical en Colombia. En: Pizano C, García H, editores. *El bosque seco tropical en Colombia*. Bogotá, Colombia: Instituto de Investigación en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. p. 253–291.
- Walker L, Walker J, Del Moral R. 2007. Forging a new alliance between succession and restoration. En: Walker L, Walker J, Hobbs R, editores. *Linking restoration and ecological succession*. New York, USA: Springer. p. 1–18.