

Diversidad y estructura florística de la Sierra Nevada de Santa Marta en comparación con bosques altoandinos colombianos

Floristic diversity and structure of the Sierra Nevada de Santa Marta compared to Colombian high Andean forests

Manuel Bernal-Escobar¹, Camilo Palacios-Hurtado¹, Riley P. Fortier^{1, 2}, Alyssa T. Kullberg^{1, 3},
Lina Aragón¹, Juan Camilo Osorio-Ospina⁴, Yeison Herrera-Medina⁴, Saúl E. Hoyos-Gómez⁵,
y Kenneth J. Feeley^{1, 6}

1. Department of Biology, University of Miami, Coral Gables FL, USA.

2. Herbarium, Missouri Botanical Garden, Saint Louis, MO, USA.

3. Forest and Soil Ecology Research Unit, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Lausanne, Switzerland.

4. Jardín Botánico de Cartagena “Guillermo Piñeres”, Turbaco, Bolívar 131007, Colombia.

5. Herbario Universidad de Antioquia (HUA), Universidad de Antioquia, Medellín.

6. Fairchild Tropical Botanic Garden, Coral Gables, FL, USA.

manuel.bernal.escobar@gmail.com, acpalaci@unal.edu.co

Fecha de recepción: 25/03/2026

Fecha de aceptación: 14/05/2026

Resumen

Este estudio analiza la composición y estructura de un bosque montano ubicado en la Reserva ProAves El Dorado, Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM), comparándolo con 12 parcelas permanentes establecidas en otras regiones montañosas de Colombia. En la parcela de la SNSM, se censaron en una hectárea, 846 árboles (DAP ≥ 10 cm) distribuidos en 85 especies y 41 familias botánicas. Las especies *Pouteria espiniae*, *Chrysochlamys colombiana* y *Calatola costaricensis* presentaron los mayores valores de importancia ecológica. El bosque exhibe una estructura i.e. distribución de diámetros en forma de “J” invertida, típica de ecosistemas maduros y poco intervenidos, donde se registran muchos más árboles pequeños que árboles grandes. En la SNSM, sobresalen valores altos de área basal total de 55.9 m² y una biomasa aérea de 450.1 Mg ha⁻¹, la más alta entre las parcelas comparadas. Aunque la riqueza y diversidad florísticas son intermedias, la SNSM destaca por su elevada acumulación de biomasa y su composición diferenciada, asociada a condiciones microclimáticas particulares. Los análisis de similitud (índices de Jaccard y Bray-Curtis) revelaron tres grupos florísticos principales, donde la SNSM se agrupa con bosques de menor altitud, reflejando su singularidad biogeográfica. Estos resultados resaltan la relevancia de los bosques montanos de la SNSM como reservorios ante las presiones del cambio climático y la expansión agrícola.

Palabras clave: *Flora, Composición, Estructura, Diversidad, Bosques montanos colombianos.*

Abstract

This study analyzes the composition and structure of a montane forest located in the ProAves El Dorado Reserve in the Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM), comparing it with 12 permanent plots established in other montane regions of Colombia. In the one-hectare plot, 846 trees (DBH ≥ 10 cm) were recorded, belonging to 85 species and 41 botanical families. The species *Pouteria espiniae*, *Chrysochlamys colombiana*, and *Calatola costaricensis* presented the highest ecological importance values. The forest exhibits an inverted “J” structure, typical of mature, largely undisturbed ecosystems, with a total basal area of 55.9 m² and an aboveground biomass of 450.1 Mg ha⁻¹, the highest among the plots compared. Although floristic richness and diversity are intermediate, the SNSM stands out for its high carbon accumulation and distinctive species composition, associated with particular microclimatic conditions. Similarity analyses (Jaccard and Bray–Curtis indices) revealed three main floristic groups, with the SNSM clustering with lower-elevation forests, reflecting its biogeographic uniqueness. These results highlight the importance of the montane forests of the SNSM as reservoirs in the face of pressures from climate change and agricultural expansion.

Keywords: *Flora, Composition, Structure, Diversity, Andean mountain forests*

Introducción

Los bosques andinos son ecosistemas forestales de montaña que se extienden desde aproximadamente 1 000 m s.n.m. hasta el límite superior del bosque (en Colombia, generalmente ~3 200 m s.n.m. pero llegando hasta ~4 000 m s.n.m. en otros países). Estos bosques se caracterizan por presentar alta humedad, niebla frecuente y una estratificación diversa con árboles de porte medio a alto (20–35 m en su estrato superior), alto número de especies arbóreas y epífitas (aráceas, bromelias, orquídeas y helechos), árboles inclinados y con varios tallos, alta densidad de tallos y alta dinámica de claros ([Cuatrecasas, 1958](#); [Fahey et al., 2016](#)). Estos ecosistemas se destacan por su elevada diversidad biológica y alto grado de endemismo. También son relevantes por los servicios ecosistémicos que proporcionan, como la regulación del ciclo hidrológico, la conservación de la fertilidad del suelo, el almacenamiento de carbono ([Duque et al., 2021](#)), la prevención de la erosión, entre otros ([Cuatrecasas, 1934](#); [Brown y Kappelle, 2001](#); [Cuesta et al., 2009](#); [Quintero Vallejo et al., 2018](#)). Sin embargo, vastas áreas de los bosques andinos originales fueron taladas y muchos de los bosques relictuales se encuentran fragmentados debido a presiones humanas.

En términos generales, los bosques andinos tropicales se extienden por la cordillera de los Andes desde el sur en Argentina hasta Colombia y Venezuela en el norte, abarcando más de 1 500 000 km² ([Tejedor Garavito et al., 2012](#)). En Colombia, específicamente, los bosques andinos se encuentran desde el sur en el Departamento de Nariño, por las Cordilleras Oriental, Central, y Occidental, hasta la Serranía del Perijá, la Sierra Nevada de Santa Marta y la Serranía de Macuira. La vegetación que caracteriza estos bosques aparece generalmente por encima de 1 000–1 500 m s.n.m. en las grandes montañas del interior del país, pero puede aparecer a una altitud mucho menor en regiones costeras, por ejemplo, en la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM) y la Serranía de Macuira esta vegetación aparece desde los 800 m s.n.m. ([Bruijnzeel, 2002](#); [Armenteras et al., 2007](#); [Bruijnzeel et al., 2011](#)).

La clasificación y diferenciación de los bosques andinos son complejas debido a que se distribuyen a lo largo de diferentes temperaturas, altitudes y provincias de humedad. Las zonas de vida de [Holdridge \(1978\)](#) integran estos tres parámetros (temperatura, altitud y humedad) permitiéndonos distinguir categorías altitudinales, como bosques premontanos (~700–1 800 m s.n.m.), montano-bajos (~1 800–2 500 m s.n.m.) y montanos (~2 500–3 300 m s.n.m.) y categorías de humedad que van desde muy secos (~1 000 mm/año) hasta muy lluviosos (~10 000 mm/año). Bajo este sistema existen entonces más de 15 tipos de ecosistemas, que abarcan desde el bosque muy seco premontano (bms-PM) hasta el bosque pluvial montano (bp-M).

Estos 15 ecosistemas han sido catalogados como puntos calientes (o “hotspots”) de biodiversidad ([Myers et al., 2000](#)). Esto significa que poseen niveles excepcionales de endemismo, albergando más de 45 000 especies de plantas vasculares (20 000 endémicas) y 3 400 especies de vertebrados (1 500 endémicas), en apenas el 1 % de la masa continental de la Tierra, aunque se sabe que probablemente hay miles de especies más por describir ([Myers et al., 2000](#)). Así mismo, son muy importantes en la provisión de servicios ecosistémicos. Por ejemplo, 31 % de la población de Colombia se abastece agua proveniente de Parques Nacionales Naturales, muchos de ellos ubicados en bosques andinos ([Carriazo Osorio et al., 2003](#); [Armenteras et al., 2007](#); [Llambí et al., 2019](#)). La SNSM provee de agua a tres departamentos colombianos y al menos a cuatro grupos indígenas ([Duran-Izquierdo y Olivero-Verbel, 2021](#)).

No obstante, los bosques andinos se encuentran entre los ecosistemas más amenazados del mundo, con pérdidas significativas de cobertura forestal en Colombia, estimadas en > 929 000 ha entre 1985 y 2005 (>46 000 ha/año) ([Tejedor Garavito et al., 2012](#)), y tasas anuales de deforestación que varían entre 0.49 % y 0.9 % según el tipo de bosque y el periodo ([Armenteras y Rodríguez Eraso, 2007](#); [Etter et al., 2008](#); [Moncada Rasmussen, 2010](#); [Armenteras et al., 2011](#)). A las presiones antrópicas se suma la reducción de la nubosidad en los Bosques Nubosos Tropicales de Montaña, en un estudio realizado por [Guzmán et al., \(2024\)](#) se encontró una reducción de hasta el 70 % de los sitios evaluados, una cifra 253 % más severa que en tierras bajas, lo que refleja un cambio climático hacia condiciones más cálidas y secas con impactos potencialmente graves sobre especies y servicios ecosistémicos. Así mismo, el cambio climático impulsa desplazamientos altitudinales de muchas especies y también los límites de biomas de montaña, con ascensos proyectados en glaciares, páramos y bosques montanos siempreverdes, y descensos en algunos casos para biomas como el bosque montano tropical estacionalmente seco y la puna xérica ([Tovar et al., 2013](#)).

El estudio de la estructura y la composición forestal es clave para comprender la historia ecológica, las condiciones actuales y las posibles dinámicas futuras de estos ecosistemas. La estructura del bosque se refiere al arreglo y la distribución de las especies y sus tamaños, mientras que la composición indica qué especies están presentes y permite analizar su diversidad ([Hui et al., 2019](#)). Las parcelas permanentes de vegetación son un método acertado y versátil para determinar la estructura, composición y dinámica de los bosques, permitiendo el monitoreo de estos parámetros a lo largo del tiempo. Esto se debe a que para el establecimiento de una parcela se deben ubicar, rotular, medir e identificar taxonómicamente todos los individuos arbóreos dentro de ella. Las parcelas varían en forma (cuadradas,

rectangulares, o circulares), tamaño (desde 250 m² hasta >50 ha) y el porte de los individuos registrados dentro de ellas (desde plantas mayores a 1 cm altura o a 1 cm de diámetro a la altura del pecho [DAP]) (Gentry, 1982; Davies *et al.*, 2021; ForestPlots.net *et al.*, 2021). Sin embargo, existen metodologías utilizadas mundialmente (e.g., ForestGeo, ForestPlots y RAP [Rapid Assessment Plots]), que nos permiten realizar comparaciones locales y globales, así como evaluar los efectos antropogénicos sobre los ecosistemas (Gentry, 1982; Davies *et al.*, 2021; ForestPlots.net *et al.*, 2021).

La importancia de los bosques andinos como *hotspots* de biodiversidad y su capacidad de proveer servicios ecosistémicos a nivel global ha impulsado su estudio a través del establecimiento de parcelas permanentes (e.g., Fortier *et al.*, 2024) y análisis regionales para empezar a comprender su composición y estructura (Malizia *et al.*, 2020), endemismos (Fortier *et al.*, 2025), diversidad funcional (Martínez-Villa *et al.*, 2024), biomasa (Peña *et al.*, 2018), y respuesta al cambio climático (Duque *et al.*, 2015; Feeley *et al.*, 2020) para una mejor protección de los mismos.

Sin embargo, estos esfuerzos han sido solo el comienzo y aún persisten grandes vacíos de conocimiento. Específicamente, para la comunidad científica y académica, la estructura, composición y la dinámica de los bosques de la SNSM siguen siendo un misterio y más aún sus diferencias con respecto a otros bosques montanos del norte de los Andes colombianos. Este estudio busca contribuir al conocimiento que se tiene sobre los bosques andinos de la SNSM al (1) determinar la estructura y la composición florística de un bosque de la SNSM y (2) comparar estos atributos con los de otros bosques andinos en Colombia. Con el fin de lograr este objetivo, se recopiló información de 13 parcelas permanentes de una hectárea en elevaciones entre 1 200–2 900 m s.n.m. ubicadas en la SNSM y las Cordilleras Occidental y Central de Colombia.

Métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en la Reserva ProAves El Dorado, en la cara sur del Cerro Kennedy, en el lado noroeste de la SNSM (11° 6' 4.37" N, 74° 2' 22.20" O) (Figura 1 y Figura 2). La temperatura media anual es de ~17 °C y la precipitación media anual es de ~2 100 mm/año. Esta reserva se caracteriza por albergar fragmentos de bosques altoandinos donde confluyen especies típicas, como *Retrophyllum rospigliosii* (Pilg.) C.N.Page, *Chrysoclamys colombiana* (Cuatrec.) Cuatrec. y *Prestoea*

acuminata (Willd.) H.E.Moore. Para este estudio se estableció una parcela permanente de vegetación de 1 ha a 2 200 m s.n.m., en un relicto de bosque maduro y con poca intervención antrópica, cuyo tamaño alcanza un poco más de 250 ha. Esta parcela fue establecida por investigadores de University of Miami, el Jardín Botánico de Cartagena “Guillermo Piñeres” (JBGp) y en colaboración con ProAves (Figura 1 y Figura 2) (Contreras *et al.*, 2023; Fortier *et al.*, 2024).

En mayo de 2023, se etiquetaron, midieron, mapearon e identificaron todos los tallos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm siguiendo los protocolos estándar de ForestPlots y RAINFOR (Lopez-Gonzalez *et al.*, 2011; Fortier *et al.*, 2024). Todos los especímenes recolectados fueron identificados y almacenados en el herbario del JBGp y publicados en GBIF a través del Sistema de Información sobre Biodiversidad de Colombia - SiB Colombia (Contreras *et al.*, 2023). Para mejorar la identificación taxonómica, también fueron revisados especímenes digitales de herbario de los repositorios en línea del New York Botanical Garden (NY), Missouri Botanical Garden (MO), Field Museum Herbarium (F), Royal Botanic Gardens Kew (K) y el Herbario Forestal de la Universidad Distrital «Francisco José de Caldas» (UDBC). Todos los nombres de las especies se actualizaron según el catálogo de The World Flora Online (WFO) y la calificación de familias se realizó de acuerdo al sistema de clasificación filogenética de angiospermas APG IV (Chase *et al.*, 2016).

Para el análisis comparativo con otros bosques altoandinos de Colombia, se utilizó un conjunto de datos de otras 12 parcelas de 1 hectárea localizadas en bosques maduros (Tabla 1). Estas parcelas fueron establecidas con el mismo protocolo por investigadores y profesores de la Universidad Nacional de Colombia, Universidad de Antioquia, University of Miami y el Instituto Alexander von Humboldt.

Tabla 1. Nombre de las parcelas, altura sobre el nivel del mar, coordenadas y municipio donde están localizadas.

Parcela	Altura (m s.n.m.)	Latitud	Longitud	Municipio
CLAR	1 200	6.97	-74.94	Amalfi
ORQUI	1 513	6.57	-76.28	Frontino
ANRI	1 740	6.99	-75.14	Anorí
LaPlan13	1 850	1.23	-77.91	Ricaurte
ANG	2 027	6.15	-75.70	Angelópolis
VENTA	2 056	7.08	-75.48	Valdivia
SNSM	2 200	11.10	-74.03	Santa Marta
URRAO	2 500	6.33	-76.03	Urao
JARD	2 527	5.49	-75.90	Jardín
ZARZA	2 600	6.25	-76.21	Urao
CAI	2 646	6.38	-76.03	Caicedo
BEL	2 928	6.61	-75.65	Belmira

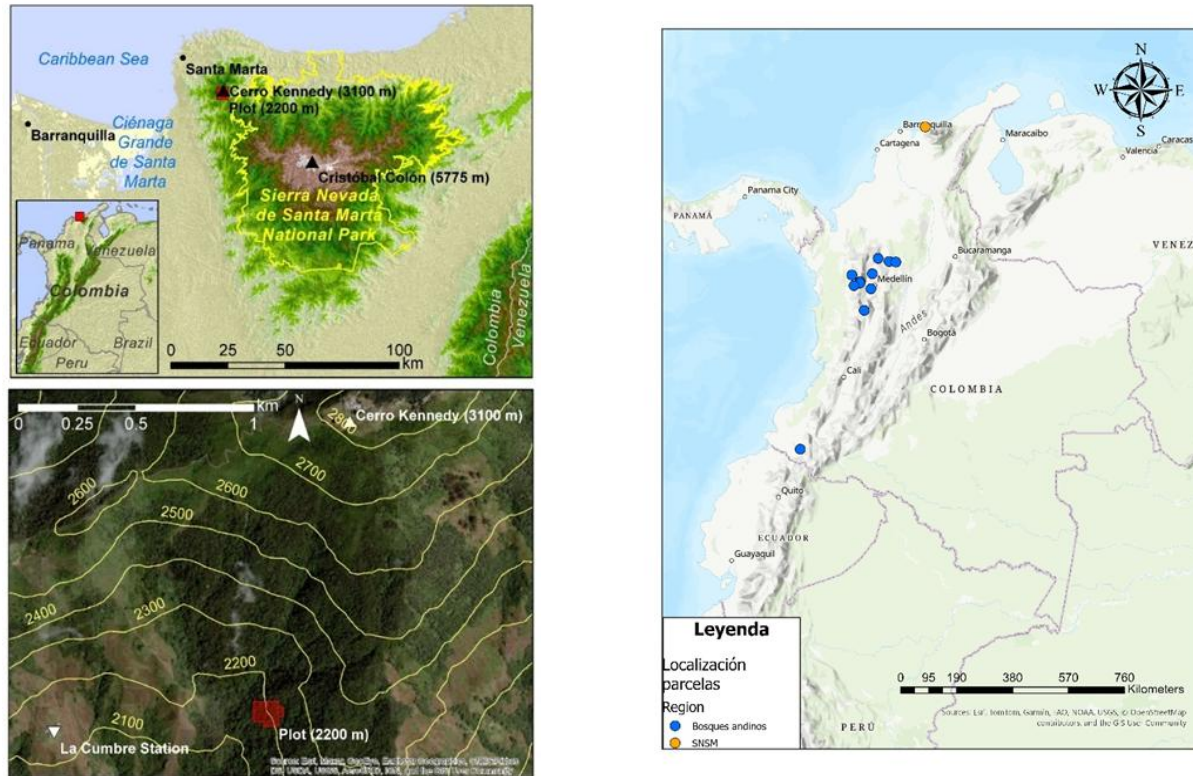


Figura 1. Izquierda: Mapa de la localización de la parcela establecida en la Reserva ProAves El Dorado (SNSM) (Fortier et al., 2024). Derecha: Ubicación de todas las parcelas permanentes empleadas en el presente estudio.



Figura 2. Izquierda: Vista exterior del dosel del bosque donde se estableció la parcela en la Reserva ProAves El Dorado (SNSM). Derecha: Vista interior del sotobosque de la parcela establecida en la Reserva ProAves El Dorado (SNSM).

Análisis de datos

Diversidad y composición

Definimos la riqueza de especies (SR) como el total de especies de árboles por parcela, y para la diversidad utilizamos los índices de diversidad alfa de Fisher (α) y el exponencial de Shannon ($\exp[H']$) ([Rosenzweig, 1995](#)). El primero, porque proporciona una forma sólida de cuantificar la riqueza de especies al tiempo que tiene en cuenta la abundancia de especies, y es relativamente insensible al tamaño de la muestra ([Rosenzweig, 1995](#)), que se expresa como α en la siguiente fórmula:

$$S = \alpha \ln \left(1 + \frac{N}{\alpha} \right)$$

Donde:

S: número de especies.

N: número total de individuos.

α : índice de diversidad alfa de Fisher.

El segundo ($\exp[H']$), porque proporciona una medida eficaz de la riqueza y uniformidad de las especies ([Keylock, 2005](#)): En esta fórmula, e corresponde a la base del logaritmo natural, y su exponenciación permite transformar el índice de Shannon en unidades directamente interpretables como diversidad efectiva.

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i$$

Donde:

H' : índice de Shannon-Weaver.

s: número total de especies.

p_i : proporción de individuos de la especie i en relación con el número total de individuos de la muestra.

Para determinar el rol de las especies en la composición florística local de la SNSM, se calculó el índice de valor de importancia parcial (IVI par) el cual define cuáles de las especies presentes contribuyen en mayor proporción a la abundancia y estructura del ecosistema ([Cottam & Curtis, 1956](#)). Para evaluar la variación local en la riqueza de especies entre parcelas, utilizamos curvas de acumulación de especies-individuos mediante rarefacción ([Rosenzweig, 1995](#); [Condit et al., 1996](#)). Finalmente, para explorar las diferencias en la composición florística entre las parcelas, realizamos un análisis de conglomerados basado en las disimilitudes de Jaccard y Bray-Curtis para visualizar mejor las agrupaciones composicionales de todas las parcelas ([Magurran, 2004](#)). Para la estimación de

todos los índices estimados, se utilizó el paquete “vegan” ([Oksanen et al., 2010](#)) en el programa R v.6.3 ([R Core Team, 2025](#)).

Estructura y biomasa

Calculamos la densidad de tallos para cada parcela como el número de tallos por hectárea y el área basal total por parcela como la suma del área basal de todos los individuos dentro de cada parcela (AB). Para determinar la estructura horizontal de la vegetación de la parcela El Dorado, se establecieron clases diamétricas a partir de 10 cm de DAP y se dividieron cada 10 cm, posteriormente, se contaron los individuos para cada categoría. Para determinar la estructura horizontal, se establecieron 4 estratos de altura y se contaron los individuos en cada uno de ellos: Sotobosque (0–10 m), Sub-dosel (10–20 m), Dosel (20–30 m) y Árboles emergentes (mayores a 30 m). Para estimar la biomasa aérea (AGB) usamos los diámetros y las alturas de los árboles medidos, y las densidades de madera de cada especie de acuerdo con [Zanne et al. \(2009\)](#). Cuando no se disponía de la densidad de la madera a nivel de especie, se utilizó en su lugar la densidad media de la madera a nivel de género o familia. Para estimar la AGB de cada árbol utilizamos el modelo alométrico del paquete R BIOMASS. Usamos las alturas reportadas para cada parcela y para cada árbol en las parcelas SNSM, CLAR, URRAO y ZARZA. El modelo y los parámetros utilizados fueron los siguientes: $\text{computeAGB}(D, WD, H)$ ([Chave et al., 2014](#); [Réjou-Méchain et al., 2016](#)). Donde D corresponde al DAP en cm, WD al valor de la densidad de la madera y H a la altura estimada en campo. Para las otras parcelas utilizamos los valores de biomasa estimados por [Peña et al. \(2018\)](#) para dichas parcelas.

Resultados

En la parcela permanente de 1 ha localizada en la reserva ProAves El Dorado, en la SNSM, se registraron 924 tallos que representan 846 árboles individuales, distribuidos en 85 especies y 41 familias taxonómicas. Donde cuatro especies (*Pouteria espiniae* (Standl.) Baehni, *Calatola costaricensis* Standl., *Chrysochlamys colombiana* y *Tacarcuna gentryi* Huft) representan casi la mitad de los tallos (Figura 3A), y cuatro familias (Sapotaceae, Clusiaceae, Icacinaceae y Euphorbiaceae) representan el 32 % de todos los individuos (Figura 3B). Las especies con el mayor índice de importancia parcial (IVI), corresponden a *Pouteria espiniae*, *Chrysochlamys colombiana* y *Calatola costaricensis* con valores de 32.4, 21.9 y 20.5, respectivamente (Figura 3C).

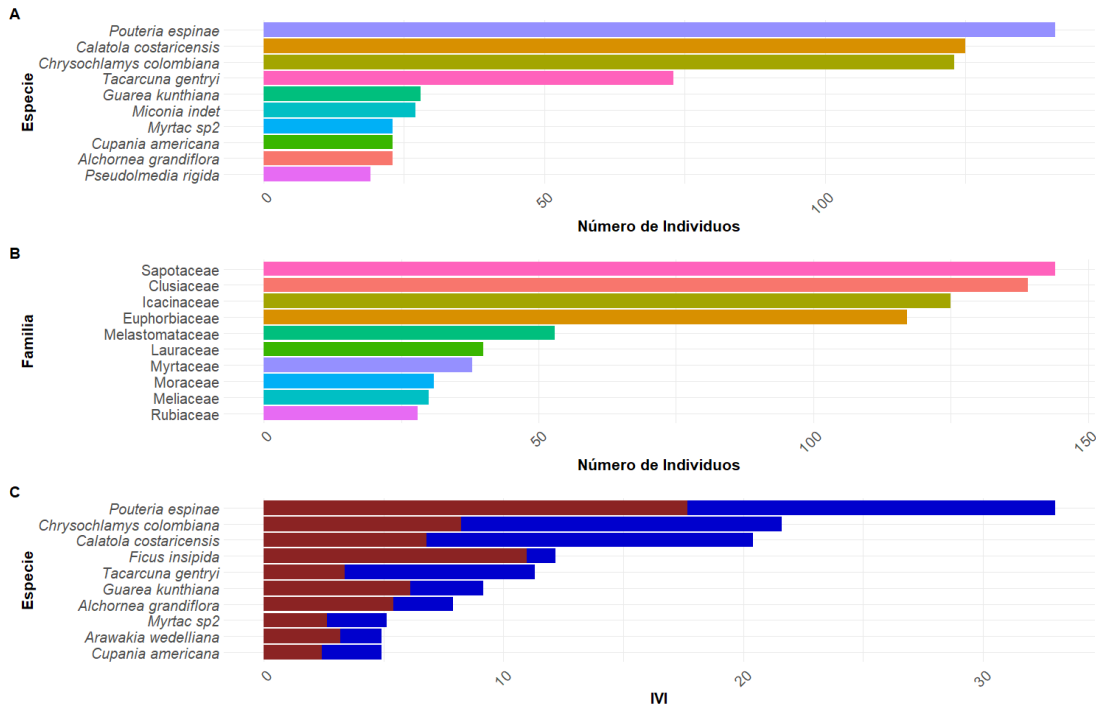


Figura 1. A. Especies arbóreas con el mayor número de individuos en la Reserva ProAves El Dorado, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia (Adaptado de (Fortier et al., 2024)). **B.** Familias taxonómicas con el mayor número de individuos (Adaptado de (Fortier et al., 2024)). **C.** 10 especies que registraron los mayores valores del IVI parcial; Vinotinto = dominancia relativa, Azul = abundancia relativa en la Reserva ProAves El Dorado, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia.

En cuanto a la estructura horizontal del bosque, se observó que el diámetro de los árboles oscila entre 10 y 123.5 cm, con un diámetro medio de 23.3 cm, la clase diamétrica con mayor frecuencia son los que muestran valores más pequeños (10–20 cm). En general, el bosque presenta una estructura en “J” invertida característica de ecosistemas disetáneos y bien conservados (Figura 4A). El área basal total de toda la parcela es de 55.9 m². Las cuatro especies con mayor área basal son *Pouteria espiniae* (18 % del área basal total), *Ficus insipida* Willd. (Moraceae, 11 %),

Chrysochlamys colombiana (8 %) y *Calatola costaricensis* (7 %). Mientras que la estructura horizontal mostró que la mayoría de los individuos registraron alturas entre 10–20 m de altura (Subdosel), y la estructura vertical resalta un número considerable de individuos (27) en la clase de altura emergente (> 30 m) (Figura 4B); las especies que registraron los individuos con mayor altura fueron: *F. insipida* (Moraceae), *Vochysia gigantea* Stafleu. (Vochyseaceae) y *Guarea kunthiana* A. Juss. (Meliaceae).

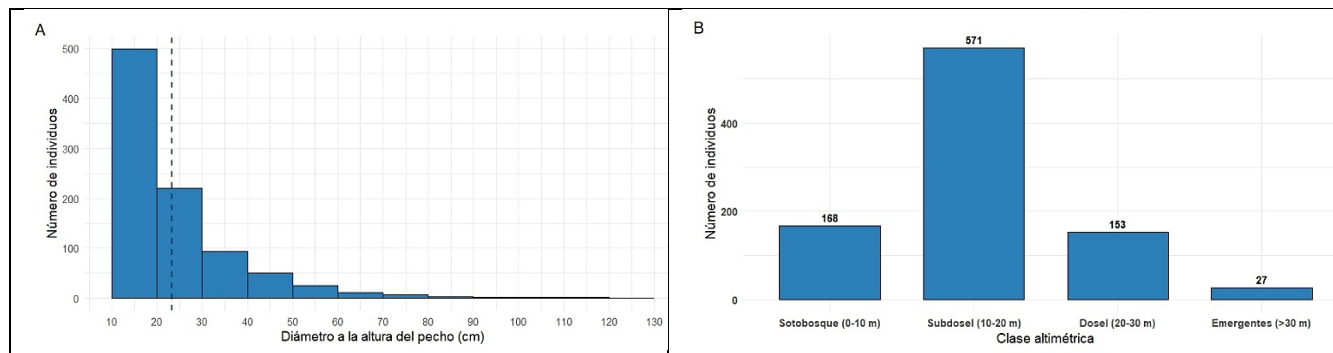


Figura 4. A. Distribución diamétrica del total de individuos de un fragmento de bosque montano en la Reserva ProAves El Dorado, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. La línea azul indica el diámetro medio (23.3 cm) a la altura del pecho (adaptado de Fortier et al. [2024]). **B.** Distribución de alturas del total de individuos con > 10 cm de DAP, en un fragmento de bosque montano en la Reserva ProAves El Dorado, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia.

Al comparar el bosque de la SNSM con otras parcelas de bosques altoandinos en Colombia, podemos evidenciar que presenta valores medios de riqueza, diversidad y acumulación de especies (Tabla 2, Figura 6). Sin embargo, registra los mayores valores de área basal y biomasa de este estudio (Figura 5).

Las afinidades taxonómicas que reflejan los dendrogramas usando las distancias de Jaccard y Bray-Curtis (Figura 7) revelan patrones que resultan interesantes: Primero, se formaron tres grandes grupos, el primero, donde se ubican las parcelas establecidas por encima de 2 000 m s.n.m.; el segundo, un grupo más pequeño que agrupa las parcelas del municipio de Urrao (Urrao y Zarza); y el tercero, el grupo de parcelas localizadas por debajo de los 2 000 m s.n.m. Segundo, en el tercer grupo de parcelas establecidas por debajo de los 2 000 m s.n.m. se encontró la parcela de la SNSM.

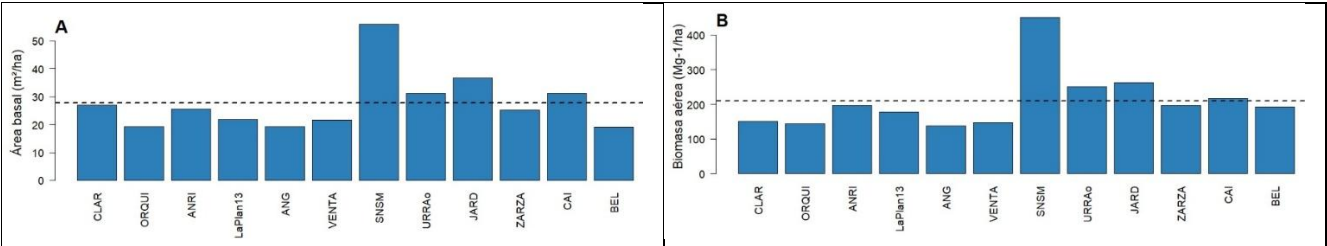


Figura 5. A. Área basal (m²/ha) en parcelas localizadas en bosques altoandinos de Colombia. **B.** Biomasa área (Mg/ha) en parcelas localizadas en bosques altoandinos de Colombia. La línea horizontal punteada representa el promedio de las parcelas evaluadas.

La Figura 8A muestra una marcada variación en la composición florística entre las diferentes parcelas, evidenciando un patrón de alta heterogeneidad en la dominancia de especies. Algunas parcelas presentan una fuerte dominancia monoespecífica, como en BEL, donde *Quercus humboldtii* Bonpl. constituye la mayoría de los individuos, o JARD y URRAO, donde *Wettinia kalbreyeri* (Burret) R. Bernal y *Weinmannia elliptica* Kunth son dominantes, respectivamente. En contraste, otras parcelas, como SNSM o VENTA, presentan una mayor diversidad relativa, con una distribución más equitativa entre varias especies.

La Figura 8B evidencia una alta variabilidad en la composición de familias botánicas entre parcelas, lo que sugiere diferencias en las condiciones ecológicas y en la historia evolutiva de cada sitio. Aunque la categoría “Otras” representa una proporción considerable en la

Tabla 2. Resultados de la riqueza y diversidad florística en parcelas de 1 ha localizadas en bosques altoandinos de Colombia. Donde α equivale al alfa de Fisher y e^H al índice exponencial de Shannon.

Parcela	Individuos	Familias	Especies	α	e^H
CLAR	759	52	170	68.1	98.1
ORQUI	369	34	78	30.2	36.5
ANRI	915	49	121	37.3	58.6
LaPlan13	592	40	88	28.6	46.9
ANG	764	51	123	41.4	48.9
VENTA	826	46	103	31.1	53.8
SNSM	846	41	85	19.6	25.9
URRAO	969	31	72	17.9	27.9
JARD	887	37	74	19.2	21.3
ZARZA	820	24	55	13.3	28.2
CAI	1099	41	102	27.4	39.4
BEL	463	19	37	9.4	6.9

mayoría de las parcelas, indicando una diversidad taxonómica amplia y ausencia de familias claramente dominantes, se observan tendencias marcadas en ciertos casos. Donde las familias Lauraceae, Melastomataceae y Euphorbiaceae aparecen de manera recurrente y con alta representatividad en varios sitios, reflejando su papel dominante en los bosques andinos. En parcelas específicas se destacan dominancias particulares, como palmas (Arecaceae) en CLAR y JARD, Robles (Fagaceae) en BEL, y Encenillos (Cunoniaceae) en CAI y URRAO, lo que sugiere gradientes ambientales o diferencias altitudinales que favorecen determinados grupos taxonómicos. En conjunto, el patrón observado indica que, aunque la composición de familias botánicas varía espacialmente, las familias típicas de bosques montanos húmedos mantienen una presencia consistente, reflejando la identidad florística característica de los Andes colombianos.

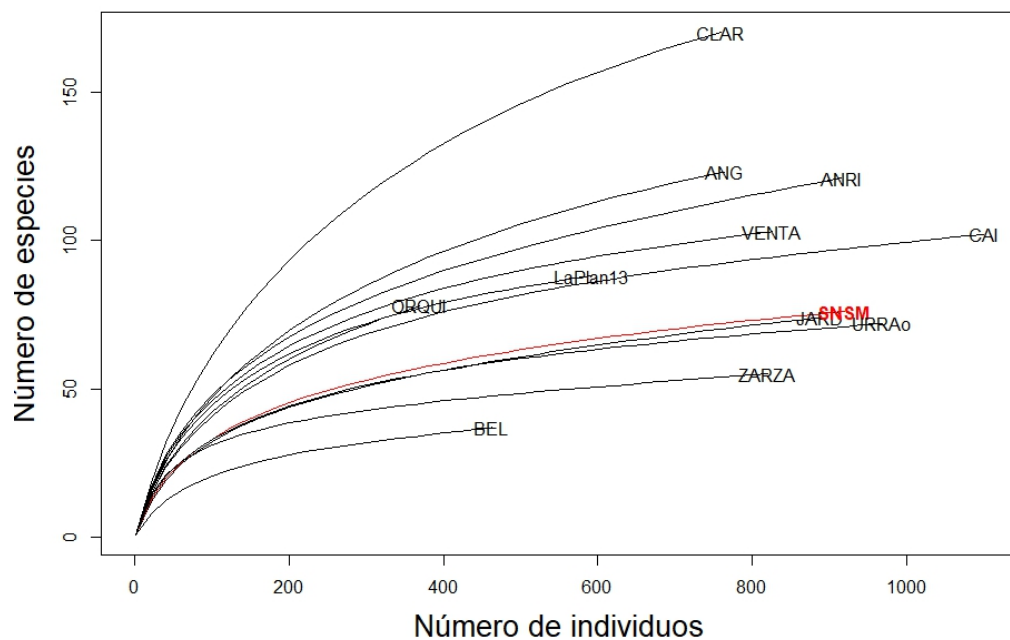


Figura 2. Curvas de rarefacción de especies-individuos en 12 parcelas permanentes de 1 ha en bosques altoandinos de Colombia.

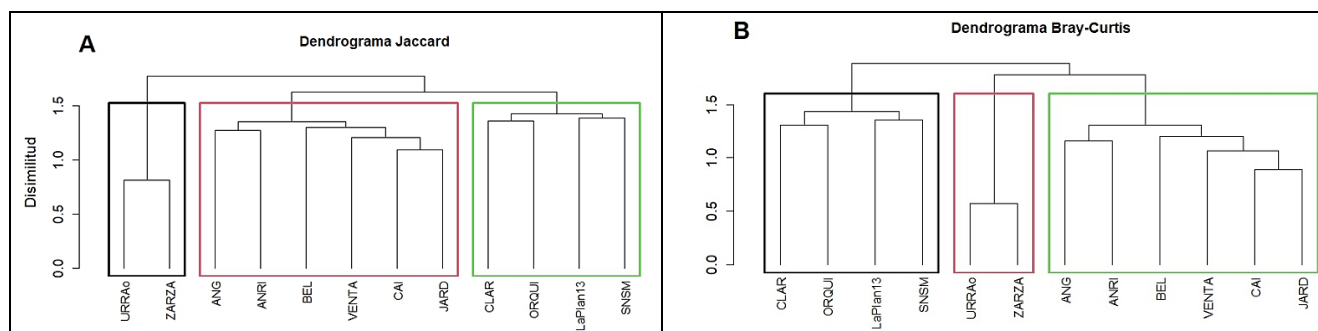


Figura 7. Dendrogramas construidos a partir de los índices de similitud de **A.** Jaccard y **B.** Bray-Curtis en bosques altoandinos de Colombia.

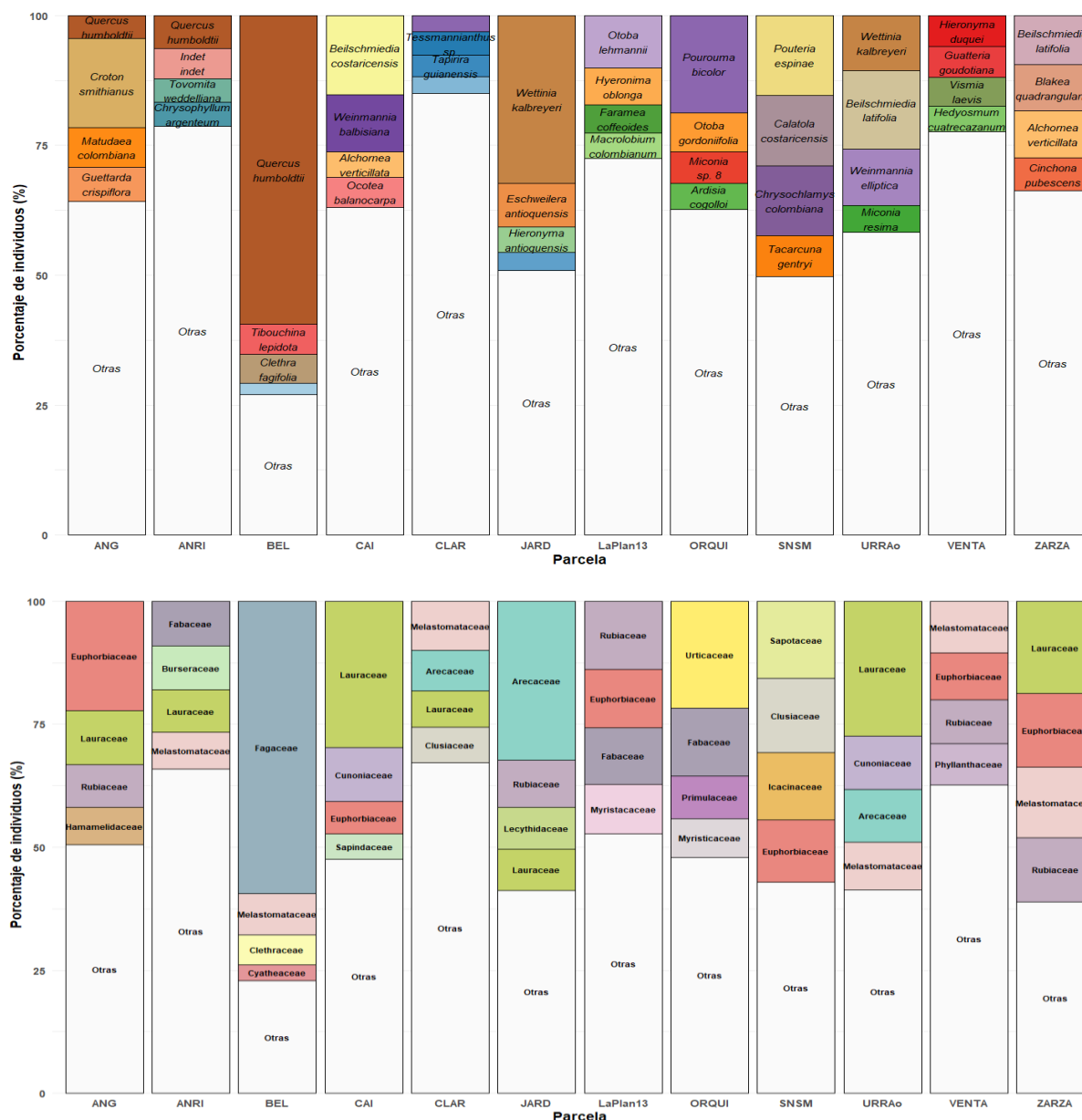


Figura 8. Arriba: Distribución de la proporción de individuos de las 4 especies más dominantes en cada una de las parcelas comparadas en este estudio. Abajo: Distribución de la proporción de individuos de las 4 familias más dominantes en cada una de las parcelas de este estudio.

Discusión

El establecimiento de la primera parcela permanente en la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM) por encima de los 2000 m s.n.m. permitió, comparar la composición florística y la estructura arbórea de estos bosques con otros bosques altoandinos de Colombia. Encontramos que la SNSM presenta una diversidad florística moderada combinada con una estructura excepcionalmente robusta y altos niveles de biomasa aérea. Este contraste diferencia a los bosques de la SNSM de otros bosques altoandinos del país y ofrece una oportunidad única para comprender

cómo la historia biogeográfica y los procesos ecológicos locales moldean la estructura forestal en sistemas montañosos aislados.

En otras palabras, los bosques de la SNSM no se ubican entre los bosques montanos más diversos del país; por el contrario, presenta valores similares a los registrados en bosques de Jardín y Urrao, donde se reportan aproximadamente 900 individuos y cerca de 60 especies por hectárea. Sin embargo, resulta llamativo que el bosque de la SNSM esté dominado por especies endémicas y raras como *P. espiniae* y *T. gentryi*. Adicionalmente,

observamos que el área basal y la biomasa aérea de los bosques de la SNSM casi duplican los valores registrados en otros bosques altoandinos incluidos en nuestra comparación. Por ejemplo, mientras que en Jardín se reportan valores promedio de $36.6 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ y 263.1 Mg ha^{-1} , en la SNSM estos alcanzan $55.9 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ y aproximadamente 450 Mg ha^{-1} , respectivamente. Estos resultados sugieren que, aunque la riqueza de especies es relativamente baja, los bosques de la SNSM presentan una estructura más robusta y una mayor acumulación de biomasa.

Diversidad y composición florística de la Reserva ProAves El Dorado

Los bosques montanos de la Reserva ProAves El Dorado siguen un patrón general observado en otros bosques montanos de Colombia, caracterizado por una alta densidad de individuos y una riqueza de especies relativamente baja en comparación con los bosques tropicales de tierras bajas (Gentry, 1988, 1995; Palacios-Hurtado et al., 2025). En nuestro caso particular, registramos 85 especies distribuidas en un total de 846 individuos. Este patrón ha sido documentado no solo en Colombia, sino también en otros bosques montanos del Neotrópico (Kappelle & Brown, 2001; Llerena-Bermúdez et al., 2025). De hecho, Gentry (1995) planteaba que los bosques de la SNSM podrían presentar una menor riqueza florística que otros bosques andinos, como resultado de factores tales como su aislamiento geográfico, la historia de disturbio humano y los efectos de los ciclos glaciales e interglaciares durante el Plioceno–Pleistoceno (Kappelle & Brown, 2001; Xu et al., 2025).

La composición florística de la Reserva ProAves El Dorado sugiere que la elevación, por sí sola, no es el principal determinante de la afinidad florística en la SNSM (Fortier et al., 2025). La dominancia de familias y géneros típicamente asociados a bosques de tierras bajas, como Sapotaceae, Icacinaceae y *Pouteria*, indica una historia biogeográfica particular, probablemente influenciada por el aislamiento del macizo y por conexiones florísticas pasadas con regiones de menor altitud. Este patrón refuerza la idea de que la SNSM funciona como un sistema montañoso ecológicamente singular, donde procesos históricos y regionales han tenido un peso comparable o incluso mayor que los gradientes altitudinales contemporáneos.

Sin embargo, la riqueza de especies registrada en la Reserva ProAves El Dorado no fue necesariamente la más baja en comparación con otros bosques montanos analizados. Más aún, la marcada dominancia de ciertas familias taxonómicas como Sapotaceae, Euphorbiaceae e Icacinaceae contrasta fuertemente con el patrón

comúnmente reportado para bosques montanos tropicales, donde suelen dominar familias como Lauraceae, Fagaceae, Rubiaceae y Melastomataceae (Gentry, 1995). Este patrón diferencial con respecto a los bosques andinos se repite también a nivel de género: mientras que en muchos bosques montanos son frecuentes géneros altamente dominantes como *Miconia*, *Quercus*, *Croton* o *Weinmannia* (Gentry, 1995; Ramírez et al., 2019), en la SNSM encontramos géneros como *Pouteria* y *Calatola* entre los más abundantes. Estos géneros son típicamente más representativos de bosques tropicales de tierras bajas que de bosques altoandinos, lo que refuerza la singularidad florística de la SNSM.

Además, este resultado es congruente con los análisis de afinidad florística, cuyos dendrogramas evidencian que los bosques de la Reserva ProAves El Dorado presentan una mayor similitud florística con bosques localizados por debajo de los 2 000 m s.n.m. Resulta particularmente llamativo que estos bosques muestren una mayor afinidad florística con La Planada, en Nariño, que con bosques de Antioquia ubicados a elevaciones similares y menor distancia. Este patrón sugiere que la composición florística de la SNSM está más influenciada por su historia biogeográfica, sus conexiones florísticas pasadas y el aislamiento regional que por la elevación *per se*, lo que cuestiona los enfoques que interpretan los gradientes montanos exclusivamente desde una perspectiva altitudinal y resalta la necesidad de incorporar estos procesos históricos en los análisis comparativos de bosques andinos (Pérez-Escobar et al., 2022; Fortier et al., 2025).

Área basal y biomasa

En cuanto a los atributos estructurales, el bosque de la Reserva ProAves El Dorado presenta valores excepcionalmente altos de área basal y biomasa aérea ($55.9 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ y 450.1 Mg ha^{-1} , respectivamente), significativamente superiores a los registrados en los demás bosques montanos incluidos en este estudio. A escala nacional, se han reportado valores promedio de $26.9 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ de área basal y 211 Mg ha^{-1} de biomasa para bosques montanos de Colombia (Álvarez-Dávila et al., 2017), lo que resalta aún más el carácter extraordinario de los valores observados en la Reserva ProAves El Dorado.

En Colombia, valores de biomasa superiores a los registrados en este estudio solo han sido documentados en el Parque Nacional Natural Cueva de los Guácharos, en bosques dominados por roble negro (*Trigonobalanus excelsa*), donde se han estimado hasta $1133.6 \text{ Mg ha}^{-1}$ de biomasa aérea (Ramos et al., 2025). Estos valores extremos se explican principalmente por la elevada densidad de la madera de esta especie y por la presencia de individuos de gran tamaño. De hecho, dichos bosques

presentan, en promedio, una densidad relativamente baja 281.7 árboles ha⁻¹, un área basal de 52.33 m² ha⁻¹ y un volumen de 761.65 m³ ha⁻¹ (Dávila *et al.*, 2012). Esto sugiere que, en el caso del roble negro, la alta biomasa está fuertemente influenciada por la densidad de la madera más que por valores excepcionalmente altos de área basal. De igual manera, se ha encontrado que la densidad de la madera está relacionada con la biomasa aérea y la productividad a lo largo de un gradiente sucesional en los bosques andinos montanos (Castillo-Figueroa *et al.*, 2023).

A diferencia de otros bosques con alta biomasa dominados por especies de madera extremadamente densa, los bosques montanos de la Sierra Nevada de Santa Marta combinan valores excepcionalmente elevados de área basal con una alta abundancia de individuos de gran tamaño, lo que se traduce en algunos de los mayores valores de área basal reportados hasta la fecha para bosques colombianos (Fortier *et al.*, 2024). Esta configuración estructural sugiere un ecosistema forestal maduro, con baja perturbación reciente, alta longevidad de los árboles y una dinámica dominada por procesos de acumulación lenta de biomasa, resaltando la singularidad de estos bosques y el papel de procesos históricos, ambientales y composicionales en la acumulación de grandes cantidades de biomasa y carbono en estas elevaciones. Lo cual se traduce en una medida de conservación implementada por ProAves muy exitosa y significativa en esta reserva, no sólo para conservar las especies, sino también para preservar los reservorios de carbono que estos bosques han logrado acumular a lo largo de los años.

La elevada biomasa aérea registrada en la Sierra Nevada de Santa Marta convierte estos bosques en reservorios estratégicos de carbono a escala nacional y subraya la urgencia de conservar los bosques montanos a lo largo de toda la extensión de este sistema montañoso aislado. No obstante, esta misma condición los hace particularmente vulnerables a los cambios en el uso del suelo y a las perturbaciones antrópicas, especialmente en un contexto de rápida conversión de bosques hacia pastizales y otros usos agrícolas documentada en la región (Duran-Izquierdo & Olivero-Verbel, 2021), ya que la pérdida de bosques estructuralmente maduros implica emisiones de carbono desproporcionadamente altas, una recuperación extremadamente lenta y la alteración de uno de los sistemas forestales más robustos del país.

Aunque este estudio no evalúa directamente los cambios temporales asociados al calentamiento global, la estructura y composición observadas en la SNSM sugieren que estos bosques podrían responder de manera distinta a los cambios climáticos en comparación con otros bosques andinos. Su alta biomasa, la dominancia de

especies de gran porte y sus afinidades florísticas particulares podrían influir tanto en su resiliencia como en su vulnerabilidad frente al aumento de la temperatura y a cambios en la dinámica de mortalidad y reclutamiento, en un contexto en el que el cambio climático amenaza de forma generalizada a los ecosistemas de montaña, forzando a muchas especies a desplazarse hacia elevaciones más altas y frías, como se ha documentado en otras regiones de los Andes (Duque *et al.*, 2015; Fadrique *et al.*, 2018; Feeley *et al.*, 2011). Por estas y otras razones, consideramos importante garantizar el mantenimiento y monitoreo de la parcela a lo largo del tiempo, con el fin de empezar a estudiar la dinámica de este bosque.

Conclusiones

En conjunto, nuestros resultados muestran que los bosques montanos de la Sierra Nevada de Santa Marta combinan una diversidad florística moderada con una estructura excepcionalmente robusta, una composición taxonómica singular y altos niveles de biomasa aérea. Estas características reflejan la interacción entre historia biogeográfica, aislamiento regional y procesos ecológicos locales, y posicionan a la SNSM como un sistema clave para comprender la variabilidad estructural y funcional de los bosques andinos de Colombia. La conservación de estos bosques no solo es prioritaria por su biodiversidad y endemismo, sino también por su papel en el almacenamiento de carbono y la estabilidad ecosistémica en un contexto de cambio global.

Reconocimientos y agradecimientos

Reconocemos al Jardín Botánico de Cartagena “Guillermo Piñeres” y la financiación adicional de la Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología, Banco de la República, Colombia, Proyecto No. 5.115. También agradecemos el financiamiento de Phipps Conservatory and Botanical Gardens, Manuel Bernal-Escobar fue becario del programa Botany in Action, al Tinker Field Research Grant de la Universidad de Miami del Instituto para estudios avanzados de las Américas (U-MIA), y a los fondos Evoy, Kushlan y Savage del Departamento de Biología de la Universidad de Miami. Agradecemos al Dr. Álvaro Duque y al Dr. Miguel Peña por autorizarnos a usar los datos de las parcelas de monitoreo de vegetación que han establecido.

Referencias

- Álvarez-Dávila, E., Cayuela, L., González-Caro, S., Aldana, A. M., Stevenson, P. R., Phillips, O., Cogollo, Á., Peñuela, M. C., Hildebrand, P. von, Jiménez, E., Melo, O., Londoño-Vega, A. C., Mendoza, I., Velásquez, O., Fernández, F., Serna, M., Velásquez-Rúa, C., Benítez, D., & Rey-Benayas, J. M. (2017). Forest biomass density across large climate gradients in northern South America is related to water availability but not with temperature. *PLOS ONE*, 12(3), e0171072. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171072>

- Armenteras, D., Cadena Vargas, C. E., & Moreno Sánchez, R. del P. (with Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt). (2007). Evaluación del estado de los bosques de niebla y de la meta 2010 en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Armenteras, D., & Rodríguez Eraso, N. (Eds.). (2007). Monitoreo de los ecosistemas andinos 1985-2005: Síntesis y perspectivas. Instituto de Investigación Alexander von Humboldt.
- Armenteras, D., Rodríguez, N., Retana, J., & Morales, M. (2011). Understanding deforestation in montane and lowland forests of the Colombian Andes. *Regional Environmental Change*, 11(3), 693–705. <https://doi.org/10.1007/s10113-010-0200-y>
- Brown, A. D., & Kappelle, M. (2001). INTRODUCCIÓN A LOS BOSQUES NUBLADOS DEL NEOTRÓPICO: UNA SÍNTESIS REGIONAL. In BOSQUES NUBLADOS DEL NEOTRÓPICO. INBio.
- Bruijnzeel, L. A. (2002). Hydrology of Tropical montane cloud forests: A reassessment. *International Hydrological Programme, IHP-V, Technical Documents in Hydrology* 52. Second international colloquium on hydrology and water management in the humid tropics 22-26 March 1999. Panama, Republic of Panama.
- Bruijnzeel, L. A., Scatena, F. N., & Hamilton, L. S. (2011). Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management.
- Carriazo Osorio, F., Ibáñez Londoño, A. M., & García López, M. (2003). Valoración de los beneficios económicos provistos por el sistema de parques nacionales naturales: Una aplicación del análisis de transferencia de beneficios. <https://doi.org/10.57784/1992/8524>
- Castillo-Figueroa, D., González-Melo, A., & Posada, J. M. (2023). Wood density is related to aboveground biomass and productivity along a successional gradient in upper Andean tropical forests. *Frontiers in Plant Science*, 14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1276424>.
- Chase, M. W., Christenhusz, M. J. M., Fay, M. F., Byng, J. W., Judd, W. S., Soltis, D. E., Mabberley, D. J., Sennikov, A. N., Soltis, P. S., Stevens, P. F., Briggs, B., Brockington, S., Chautems, A., Clark, J. C., Conran, J., Haston, E., Möller, M., Moore, M., Olmstead, R., ... Weber, A. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B. C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P. M., Goodman, R. C., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W. A., Muller-Landau, H. C., Mencuccini, M., Nelson, B. W., Ngomanda, A., Nogueira, E. M., Ortiz-Malavassi, E., ... Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20(10), 3177–3190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>
- Condit, R., Hubbell, S. P., Lafrankie, J. V., Sukumar, R., Manokaran, N., Foster, R. B., & Ashton, P. S. (1996). Species-Area and Species-Individual Relationships for Tropical Trees: A Comparison of Three 50-ha Plots. *Journal of Ecology*, 84(4), 549–562. <https://doi.org/10.2307/2261477>
- Contreras, M. P., Bernal-Escobar, M., Kullberg, A., Osorio-Ospina, J. C., Herrera, Y., Aragón, L., Palacios, C., & Fortier, R. P. (2023). Composición y estructura de una parcela permanente en la Sierra Nevada de Santa Marta. (Version Version 1.2. Jardín Botánico de Cartagena “Guillermo Piñeres”. GBIF Occurrence dataset) [Dataset]. <https://www.gbif.org/dataset/ca76652-9bb6-4d47-8a67-4c473cf56130#description>
- Cottam, G., & Curtis, J. T. (1956). The Use of Distance Measures in Phytosociological Sampling. *Ecology*, 37(3), 451–460. <https://doi.org/10.2307/1930167>
- Cuatrecasas, J. (1934). Observaciones geobotánicas en Colombia. Real Jardín Botánico. <https://bibdigital.rjb.csic.es/identificador/1/9985>
- Cuatrecasas, J. (1958). Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 10(40), 221–268.
- Cuesta, F., Peralvo, M., & Valarezo, N. (2009). Los bosques montanos de los Andes tropicales. Programa Regional ECOBONA - Intercooperation.
- Davies, S. J., Abiem, I., Abu Salim, K., Aguilar, S., Allen, D., Alonso, A., Anderson-Teixeira, K., Andrade, A., Arellano, G., Ashton, P. S., Baker, P. J., Baker, M. E., Baltzer, J. L., Basset, Y., Bissengou, P., Bohlman, S., Bourg, N. A., Brockelman, W. Y., Bunyavechewin, S., ... Zuleta, D. (2021). ForestGEO: Understanding forest diversity and dynamics through a global observatory network. *Biological Conservation*, 253, 108907. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108907>
- Dávila, D. E., Alvis, J. F., & Ospina, R. (2012). Distribución espacial, estructura y volumen de los bosques de roble negro (*Colombobalanus excelsa* (Lozano, Hern. Cam. & Henao, J.E.) Nixon & Crepet) en el Parque Nacional Natural Cueva de los Guácharos. *Colombia forestal*, 15(2), 207–214. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2012.2.a05>
- Duque, A., Peña, M. A., Cuesta, F., González-Caro, S., Kennedy, P., Phillips, O. L., Calderón-Loor, M., Blundo, C., Carilla, J., Cayola, L., Farfán-Ríos, W., Fuentes, A., Grau, R., Homeier, J., Loza-Rivera, M. I., Malhi, Y., Malizia, A., Malizia, L., Martínez-Villa, J. A., ... Feeley, K. (2021). Mature Andean forests as globally important carbon sinks and future carbon refuges. *Nature Communications*, 12(1), 2138. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22459-8>
- Duque, A., Stevenson, P. R., & Feeley, K. J. (2015). Thermophilization of adult and juvenile tree communities in

- the northern tropical Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(34), 10744–10749. <https://doi.org/10.1073/pnas.1506570112>
- Duran-Izquierdo, M., & Olivero-Verbel, J. (2021). Vulnerability assessment of Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia: World's most irreplaceable nature reserve. *Global Ecology and Conservation*, 28, e01592. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01592>
- Etter, A., McAlpine, C., & Possingham, H. (2008). Historical Patterns and Drivers of Landscape Change in Colombia Since 1500: A Regionalized Spatial Approach. *Annals of the Association of American Geographers*, 98(1), 2–23. <https://doi.org/10.1080/00045600701733911>
- Fadrique, B., Báez, S., Duque, Á., Malizia, A., Blundo, C., Carilla, J., Osinaga-Acosta, O., Malizia, L., Silman, M., Farfán-Ríos, W., Malhi, Y., Young, K. R., Cuesta C., F., Homeier, J., Peralvo, M., Pinto, E., Jadan, O., Aguirre, N., Aguirre, Z., & Feeley, K. J. (2018). Widespread but heterogeneous responses of Andean forests to climate change. *Nature*, 564(7735), 207–212. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0715-9>
- Fahey, T. J., Sherman, R. E., & Tanner, E. V. J. (2016). Tropical montane cloud forest: Environmental drivers of vegetation structure and ecosystem function. *Journal of Tropical Ecology*, 32(5), 355–367. <https://doi.org/10.1017/S0266467415000176>
- Feeley, K. J., Silman, M. R., Bush, M. B., Farfan, W., Cabrera, K. G., Malhi, Y., Meir, P., Revilla, N. S., Quisipyanqui, M. N. R., & Saatchi, S. (2011). Upslope migration of Andean trees: Andean trees migrate upslope. *Journal of Biogeography*, 38(4), 783–791. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02444.x>
- Feeley, K., Martinez-Villa, J., Perez, T., Silva Duque, A., Triviño Gonzalez, D., & Duque, A. (2020). The Thermal Tolerances, Distributions, and Performances of Tropical Montane Tree Species. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3, 25. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00025>
- ForestPlots.net, Blundo, C., Carilla, J., Grau, R., Malizia, A., Malizia, L., Osinaga-Acosta, O., Bird, M., Bradford, M., Catchpole, D., Ford, A., Graham, A., Hilbert, D., Kemp, J., Laurance, S., Laurance, W., Ishida, F. Y., Marshall, A., Waite, C., ... Tran, H. D. (2021). Taking the pulse of Earth's tropical forests using networks of highly distributed plots. *Biological Conservation*, 260, 108849. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108849>
- Fortier, R. P., Bernal-Escobar, M., Kullberg, A. T., Osorio Ospina, J. C., Herrera Medina, Y., Aragón, L., Palacios Hurtado, C., & Contreras, M. P. (2024). Diversity, composition, and structure of a 1-hectare tree plot in the cloud forest of the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Annals of Forest Science*, 81(1), 24. <https://doi.org/10.1186/s13595-024-01239-6>
- Fortier, R. P., Kullberg, A. T., Aragón, L., Bernal-Escobar, M., Contreras, M. P., Palacios Hurtado, C., Lautenschlager, L., & Feeley, K. J. (2025). Plant Diversity and Endemism of the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia, with Floristic Comparisons to Surrounding Mountains. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 110, 71–87. <https://doi.org/10.3417/2025921>
- Gentry, A. H. (1982). Patterns of Neotropical Plant Species Diversity. In M. K. Hecht, B. Wallace, & G. T. Prance (Eds.), *Evolutionary Biology: Volume 15* (pp. 1–84). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6968-8_1
- Gentry, A. H. (1988). Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. <https://doi.org/10.2307/2399464>
- Gentry, A. H. (1995). Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. *Patterns of Diversity and Floristic Composition in Neotropical Montane Forests*, 103–126.
- Guzmán Q., J. A., Hamann, H. F., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2024). Multi-decadal trends of low-clouds at the Tropical Montane Cloud Forests. *Ecological Indicators*, 158, 111599. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2024.111599>
- Holdridge, L. R. (1978). *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA). <https://hdl.handle.net/11324/20468>
- Hui, G., Zhang, G., Zhao, Z., & Yang, A. (2019). Methods of Forest Structure Research: A Review. *Current Forestry Reports*, 5(3), 142–154. <https://doi.org/10.1007/s40725-019-00090-7>
- Kappelle, M., & Brown, A. (2001). *Bosques Nublados del Neotropico*.
- Keylock, C. J. (2005). Simpson diversity and the Shannon–Wiener index as special cases of a generalized entropy. *Oikos*, 109(1), 203–207. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13735.x>
- Llambí, L. D., Becerra, M. T., Peralvo, M., Avella, A., Baruffol, M., & Díaz, L. J. (2019). Monitoring Biodiversity and Ecosystem Services in Colombia's High Andean Ecosystems: Toward an Integrated Strategy. *Mountain Research and Development*, 39(3), A8. <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-19-00020.1>
- Llerena-Bermúdez, C., Giacomotti, J., Reynel, C., & Guillén, R. (2025). Composición florística, diversidad y estructura arbórea en un bosque montano localizado en Oxapampa (Pasco, Perú). *Revista Forestal del Perú*, 40(1), 140–160. <https://doi.org/10.21704/rfp.v40i1.1631>
- Lopez-Gonzalez, G., Lewis, S. L., Burkitt, M., & Phillips, O. L. (2011). ForestPlots.net: A web application and research tool to manage and analyse tropical forest plot data. *Journal of Vegetation Science*, 22(4), 610–613. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01312.x>
- Magurran, A. E. (2004). Introduction: Measurement of (biological) diversity. *Measuring Biological Diversity*. <https://doi.org/10.2989/16085910409503825>

- Malizia, A., Blundo, C., Carilla, J., Osinaga Acosta, O., Cuesta, F., Duque, A., Aguirre, N., Aguirre, Z., Ataroff, M., Baez, S., Calderón-Loor, M., Cayola, L., Cayuela, L., Ceballos, S., Cedillo, H., Farfán Ríos, W., Feeley, K., Fuentes, A. F., Gámez Álvarez, L. E., ... Young, K. R. (2020). Elevation and latitude drives structure and tree species composition in Andean forests: Results from a large-scale plot network. *PLOS ONE*, 15(4), e0231553. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231553>
- Martínez-Villa, J. A., Durán, S. M., Enquist, B. J., Duque, A., Messier, C., & Paquette, A. (2024). Temporal shifts in the functional composition of Andean forests at different elevations are driven by climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 33(1), 85–99. <https://doi.org/10.1111/geb.13774>
- Moncada Rasmussen, D. M. M. (2010). Análisis espacio-temporal del cambio en los bosques de roble (*Quercus humboldtii* bonpl.) Y su relación con la alfarería en aguabuena, (Ráquirá–Boyacá). *Colombia forestal*, 13(2), 275–298. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2010.2.a.07>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Oksanen, J., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. M., & Wagner, H. (2010). Community ecology package: Vegan. In *R: A Language and Environment for Statistical Computing* (p. <http://vegan.r-forge.r-project.org/>). https://www.researchgate.net/publication/313502495_Vegan_Community_Ecology_Package
- Palacios-Hurtado, C., González-Caro, S., Peña, M. A., Castaño, N., Barona-Colmenares, A., Cardona, F., David, H., Hoyos-Gómez, S. E., Idárraga-Piedrahita, Á., Llano-Almario, M., Martínez-Villa, J. A., Quinto Mosquera, H., Sánchez, M., & Duque, Á. (2025). Patterns and Drivers of Tree Species Accumulation in Three Biodiversity Hotspots of Northwestern South America. *Journal of Biogeography*, 52(12), e70069. <https://doi.org/10.1111/jbi.70069>
- Peña, M. A., Feeley, K., & Duque, A. (2018). Effects of endogenous and exogenous processes on aboveground biomass stocks and dynamics in Andean forests. *Plant Ecology*, 219(12), 1481–1492. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0895-2>
- Pérez-Escobar, O. A., Zizka, A., Bermúdez, M. A., Meseguer, A. S., Condamine, F. L., Hoorn, C., Hooghiemstra, H., Pu, Y., Bogarin, D., Boschman, L. M., Pennington, R. T., Antonelli, A., & Chomicki, G. (2022). The Andes through time: Evolution and distribution of Andean floras. *Trends in Plant Science*, 27(4), 364–378. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.09.010>
- Quintero Vallejo, E., Benavides, A. M., Moreno, N., & Gonzalez Caro, S. (2018). Bosques Andinos, estado actual y retos para su conservación en Antioquia (1st ed.). Fundación Jardín
- Diversidad y estructura florística de la Sierra Nevada**
<https://doi.org/10.54588/cc.2026v31n1a2>
Bernal-Escobar et al.
Botánico de Medellín Joaquín Antonio Uribe - Programa Bosques Andinos (COSUDE).
- R Core Team. (2025). R: A language and environment for statistical computing [Computer software]. R Foundation for Statistical Computing. URL <https://www.R-project.org/>
- Ramírez, S., González-Caro, S., Phillips, J., Cabrera, E., Feeley, K. J., & Duque, Á. (2019). The influence of historical dispersal on the phylogenetic structure of tree communities in the tropical Andes. *Biotropica*, 51(4), 500–508. <https://doi.org/10.1111/btp.12661>
- Ramos, L. I., Prada, C. M., & Stevenson, P. R. (2025). Demography and Biomass Productivity in Colombian Sub-Andean Forests in Cueva de los Guácharos National Park (Huila): A Comparison Between Primary and Secondary Forests. *Forests*, 16(8), Article 8. <https://doi.org/10.3390/fl6081256>
- Réjou-Méchain, M., Tanguy, A., Piponiot, C., Chave, J., & Hérault, B. (2016). Package “BIOMASS” Estimating Above-Ground Biomass and Its Uncertainty in Tropical Forests. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.34849.61281>
- Rosenzweig, M. L. (1995). *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511623387>
- Tejedor Garavito, N., Álvarez, E., Arango Caro, S., Araujo Murakami, A., Blundo, C., Boza Espinoza, T. E., La Torre, M. A., Gaviria, J., Gutiérrez, N., Jørgensen, P. M., León, B., López Camacho, R., Malizia, L., Millán, B., Moraes, M., Pacheco, S., Rey Benayas, J. M., & Reynel, C. (2012). Evaluación del estado de conservación de los bosques montanos en los Andes tropicales. *Ecosistemas*, 21(1–2), 148–166.
- Tovar, C., Arnillas, C. A., Cuesta, F., & Buytaert, W. (2013). Diverging Responses of Tropical Andean Biomes under Future Climate Conditions. *PLoS ONE*, 8(5), e63634. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063634>
- Xu, W.-B., Guo, W.-Y., Serra-Diaz, J., Svenning, J.-C., & Ordoñez, A. (2025). Global beta-diversity of angiosperm trees is shaped by Quaternary climate change | *Science Advances*. 9(14). <https://www.science.org/doi/full/10.1126/sciadv.add8553>
- Zanne, A. E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D. A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S. L., Miller, R. B., Swenson, N. G., Wiemann, M. C., & Chave, J. (2009). Global wood density database [Dataset]. <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>.

Manuel Bernal Escobar

Department of Biology, University of Miami, Coral Gables FL, USA.

ORCID: 0000-0003-2888-1068

Camilo Palacios Hurtado

Department of Biology, University of Miami, Coral Gables FL, USA.

ORCID: 0009-0001-9726-7945

Riley P. Fortier

Department of Biology, University of Miami, Coral Gables FL, USA.

Herbarium, Missouri Botanical Garden, Saint Louis, MO, USA.

ORCID: 0000-0003-4032-7676

Alyssa T. Kullberg

Department of Biology, University of Miami, Coral Gables FL, USA.

Forest and Soil Ecology Research Unit, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Lausanne, Switzerland.

ORCID: 0000-0002-1521-439X

Lina Aragón

Department of Biology, University of Miami, Coral Gables FL, USA.

ORCID: 0000-0001-5389-2733

Juan Camilo Osorio Ospina

Jardín Botánico de Cartagena “Guillermo Piñeres”, Turbaco, Bolívar 131007, Colombia.

ORCID: 0009-0002-8690-8601

Yeison Herrera Medina

Jardín Botánico de Cartagena “Guillermo Piñeres”, Turbaco, Bolívar 131007, Colombia.

ORCID: 0000-0002-6059-0757

Saúl E. Hoyos Gómez

Herbario Universidad de Antioquia (HUA), Universidad de Antioquia, Medellín.

ORCID: 0000-0001-7068-6667

Kenneth J. Feeley

Department of Biology, University of Miami, Coral Gables FL, USA.

Fairchild Tropical Botanic Garden, Coral Gables, FL, USA.

ORCID: 0000-0002-3618-1144

Diversidad y estructura florística de la Sierra Nevada de Santa Marta en comparación con bosques altoandinos colombianos.

Citación del artículo: Bernal-Escobar, M., Palacios-Hurtado, C., Fortier, R. P., Kullberg, A. T., Aragón, L., Osorio-Ospina, J. C., Herrera-Medina, Y., Hoyos-Gómez, S. E., & Feeley, K. J. 2026. Diversidad y estructura florística de la Sierra Nevada de Santa Marta en comparación con bosques altoandinos colombianos. *Conservación Colombiana*, 31(1), 41-55 pp.

<https://doi.org/10.54588/cc.2026v31n1a2>