
PATRONES ESPACIALES Y DINÁMICA DE UN BOSQUE SUBANDINO EN EL DEPARTAMENTO DEL META (COLOMBIA)

SPATIAL PATTERNS AND DYNAMICS OF A SUBANDEAN FOREST IN THE DEPARTMENT OF META (COLOMBIA)

Leidy Marcela Cepeda Buitrago.^a
leidycepeda@usantotomas.edu.co

Wilmer Pineda Rios.^b
wilmarpineda@usta.edu.co

Resumen

El monitoreo de los bosques a partir de parcelas permanentes permite comprender aspectos como: la dinámica, la composición, la estructura y la distribución de los individuos. Este estudio analiza los patrones de distribución espacial, la dinámica y los procesos espacio-temporales de una parcela permanente establecida en la Reserva Natural Las Palmeras, Cubarral (Meta, Colombia). A través del análisis de datos recolectados en siete años diferentes, se examinaron los individuos con un diámetro a la altura del pecho mayor o igual a 10 cm ($DAP \geq 10$ cm), incluyendo árboles, helechos arbóreos y palmas. Los resultados muestran un pico de mortalidad y reclutamiento para el año 2017, sin embargo, al complementar el análisis con las tasas de los demás años evaluados, sugieren que el bosque se acerca al equilibrio dinámico para el año 2023. Así mismo, la dinámica de los individuos muestra que la parcela se encuentra en un bosque maduro que presentó una perturbación. Aunque se identificó una distribución aleatoria para los datos anuales, el análisis espacio-temporal revela un patrón de agregación. Los hallazgos de este estudio aportan significativamente a la comprensión de la dinámica forestal en esta región y ofrecen información valiosa que puede respaldar estrategias futuras de manejo y conservación de la reserva.

—
Palabras clave: Procesos puntuales, patrones espaciales, procesos puntuales espacio-temporales, parcelas permanentes, mortalidad, reclutamiento.

1. Introducción

El monitoreo de los bosques, es fundamental para comprender y abordar los desafíos de la conservación y el manejo de los ecosistemas forestales, en un contexto global en constante cambio. El estudio de las parcelas permanentes en el sector forestal, constituye una herramienta esencial para analizar y comprender diversos aspectos de los ecosistemas boscosos. Estas parcelas, delimitadas en sitios de interés y sometidas a mediciones periódicas (Felfili et al., 2005), permiten la recopilación de datos que respaldan análisis estadísticos precisos y confiables, proporcionando información valiosa sobre la dinámica de los bosques y la gestión de los recursos forestales (Vallejo Joyas et al., 2005; Baker et al., 2021; Ceballos et al., 2022).

En el estudio de los bosques, la estadística juega un papel fundamental ofreciendo diversas herramientas para analizar y modelar aspectos importantes, como la distribución de las especies, el crecimiento de

^aEstudiante Maestría en Estadística Aplicada

^bDirector, Profesor Asociado, Facultad de Estadística Universidad Santo Tomás, Bogotá

individuos forestales y la dinámica del bosque. En este contexto, los patrones puntuales, se convierten en una técnica relevante para describir la distribución espacial de individuos (Giraldo Henao, 2002) y la interacción de atracción o repulsión entre los puntos (De La Cruz Rot, 2008). De esta manera, estos patrones permiten determinar si la disposición de individuos es aleatoria, agregada o uniforme, además de explorar las variables que influyen en estas configuraciones. Asimismo, los patrones puntuales espacio-temporales permiten involucrar la configuración espacial de los individuos con la dinámica del bosque a lo largo del tiempo.

El presente estudio se enfoca en el análisis de los patrones de distribución espacial, la dinámica del bosque y el proceso puntual espacio-temporal de una parcela permanente establecida en la Reserva Natural Las Palmeras, ubicada en el municipio de Cubarral, departamento del Meta, Colombia. Para llevar a cabo este análisis, se emplean patrones puntuales espaciales, tasas de mortalidad y reclutamiento, así como patrones espacio-temporales.

Con el fin de alcanzar estos objetivos, se lleva a cabo una investigación práctica que recopila información sobre los individuos con un diámetro a la altura del pecho mayor o igual a 10 cm ($DAP \geq 10$ cm), incluyendo sus coordenadas de ubicación, la identificación taxonómica, el hábito y la condición, durante los años 2009, 2010, 2014, 2017, 2018, 2019 y 2023. Este documento se estructura en una revisión de literatura, seguida de la metodología empleada, los resultados obtenidos y, finalmente, las conclusiones alcanzadas.

2. Marco teórico y revisión de literatura

El estudio de las parcelas permanentes en el sector forestal representa una herramienta valiosa para comprender y analizar diversos aspectos de los bosques. Las parcelas permanentes son áreas delimitadas en sitios de interés que pueden ser medidas periódicamente (Felfili et al., 2005), utilizadas principalmente para estudiar aspectos como: el funcionamiento, la composición, la riqueza florística, la estructura, el crecimiento, los patrones de distribución, la cuantificación de captura de carbono y el manejo del bosque (Vallejo Joyas et al., 2005). Adicionalmente, como lo menciona Baker et al. (2021), la información generada de las parcelas permanentes de bosques poco intervenidos tiene un gran potencial para informar la gestión forestal, contribuyendo así a la renovación de los planes nacionales de biodiversidad, las listas de especies amenazadas y los planes de gestión de áreas protegidas.

Así mismo, Ceballos et al. (2022) señalan que la integración de datos permite obtener una comprensión completa y precisa de la dinámica de los bosques a largo plazo, facilitando el análisis integrado de variables que influyen en el funcionamiento de los bosques, como las variables edáficas y climáticas. De esta manera, se puede obtener una visión más completa y precisa de cómo las diferentes variables afectan la estructura y la diversidad del bosque.

En cuanto a la forma y el tamaño de las parcelas permanentes, existen diferentes recomendaciones y ventajas. Las formas más comunes son rectangulares, cuadradas y circulares. Curtis (2005) recomienda las parcelas circulares para áreas pequeñas, ya que delimitar el perímetro puede resultar difícil en parcelas grandes, especialmente si hay una pendiente pronunciada. Por otro lado, autores como Camacho (2000) y Vallejo Joyas et al. (2005) resaltan las ventajas de las cuadradas y las rectangulares, en donde las primeras presentan menor perímetro respecto a las rectangulares, menores costos de instalación y menor error de muestreo, mientras que las rectangulares respecto a las cuadradas presentan facilidad de evaluar las variables caminando en línea recta sin tener mayor desplazamiento hacia los lados.

En relación al tamaño de las parcelas, éste varía de acuerdo con el objeto de estudio, Camacho (2000) recomienda el uso de parcelas de 1 hectárea, refiriendo que es un tamaño suficientemente grande que permite caracterizar la variabilidad de los diferentes parámetros. Para Colombia, Vallejo Joyas et al. (2005) reporta que el país cuenta con parcelas permanentes de diversos tamaños clasificándolas en pequeñas

(< 1 ha), medianas ($1 \text{ ha} \leq \text{área} < 10 \text{ ha}$) y grandes ($> 10 \text{ ha}$), en donde las medianas ocupan la mayor área muestreada.

Al analizar y modelar aspectos clave de los bosques, la estadística toma un papel preponderante, gracias a su aplicabilidad en diferentes campos científicos y la multiplicidad de herramientas que ofrece. Los patrones puntuales son una técnica utilizada para describir la distribución espacial de los individuos en los bosques y establecer relaciones con variables categóricas. Diggle (2013) define un proceso puntual espacial como un proceso estocástico que genera un conjunto contable de eventos x en el plano, entendiendo como eventos a las ubicaciones espaciales de un conjunto de puntos, siendo generalmente procesos estacionarios e isotrópicos, es decir que se mantienen homogéneos a la translación y la rotación.

Giraldo Henao (2002) determina que en general el propósito del análisis de patrones puntuales es determinar si la distribución de los individuos dentro de la región es aleatoria, agregada o uniforme. En el patrón aleatorio, los eventos se distribuyen de manera aleatoria en el plano, en donde la hipótesis de aleatoriedad espacial completa afirma que el número de eventos en la región sigue una distribución de Poisson (Diggle, 2013). Mientras que, en el patrón regular existe una distancia media entre los puntos que tiende a ser constante y en el patrón agregado existen aglomeraciones de puntos (Figura 1).

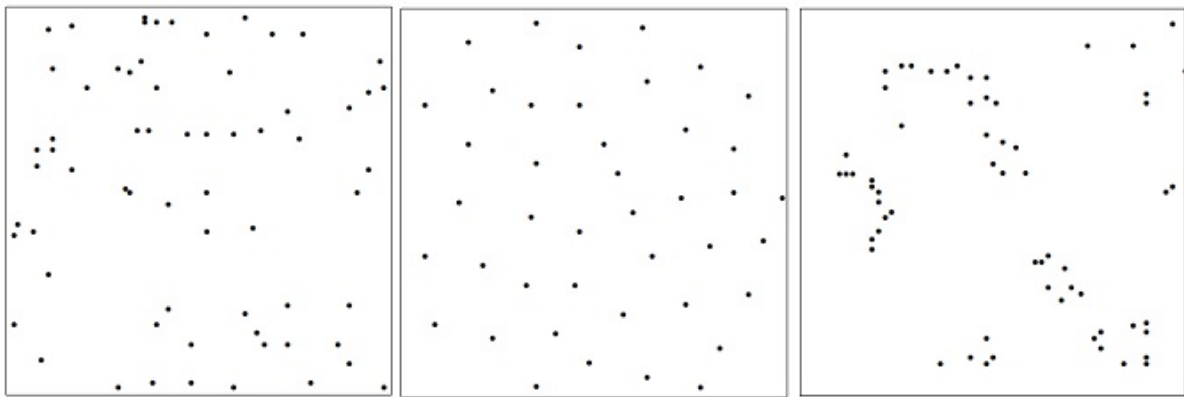


Figura 1: Patrones de distribución espacial. a). Aleatoria, b). Agregada c). Regular. Fuente: Diggle (2013)

En este sentido, se han desarrollado estudios referentes a los patrones de distribución espacial de especies arbóreas en diferentes tipos de bosques y localidades, como el desarrollado por Valencia et al. (2010), en donde llevaron a cabo un estudio en el departamento de Antioquia, examinando los patrones de distribución espacial de especies con más de veinte individuos en tres parcelas permanentes. El objetivo de este estudio fue determinar si existen similitudes en los patrones de distribución entre el dosel y el sotobosque, así como identificar posibles diferencias en el patrón de distribución a lo largo del gradiente altitudinal. Para lo cual, emplearon el índice estandarizado de Morisita y subparcelas de diferentes tamaños dentro de la parcela permanente, determinando que el patrón de distribución espacial que predominó fue el agregado, con mayor agregación para el incremento en altitud, tanto en las especies de dosel como en las de sotobosque.

Así mismo, en su estudio, Barreto-Silva et al. (2014) investigaron cómo la variación ambiental y la configuración espacial influyen en los patrones florísticos de las especies arbóreas en la Amazonia colombiana. Para ello, examinaron la distribución de especies en una parcela permanente de 10 hectáreas en el Parque Nacional Natural Amacayacu, utilizando tanto métodos de ordenación indirectos (análisis de correspondencia linealizado - DCA) como directos (análisis de correspondencia canónico - CCA). El análisis CCA permitió relacionar la distribución de las especies con factores medioambientales y espaciales, obteniendo que las diferencias florísticas se deben principalmente a procesos biológicos como la limitación en la dispersión. Además, los autores encontraron que la variación florística en los bosques de tierra firme de

la Amazonia está en gran medida determinada por procesos aleatorios.

Por su parte, Lima et al. (2011) examinaron la estructura, la diversidad y los patrones espaciales en una parcela permanente de suelos arenosos establecida en el Parque estatal Ilha do Cardoso en el sudeste de Brasil. Para estudiar los patrones espaciales, se focalizaron en las especies más abundantes, utilizando el índice de dispersión de Morisita, calculado a partir de subparcelas cuadradas de 20 metros, comparado posteriormente con un modelo nulo basado en la suposición de aleatoriedad espacial completa a partir de la distribución de Poisson, así mismo desarrollaron análisis de auto correlación espacial. Los resultados revelaron que las especies más abundantes presentaron un patrón de agregación a escalas mayores a 70 metros.

Sin embargo, De La Cruz Rot (2008) resalta que los patrones de puntos se caracterizan no solo por la descripción de la distribución de los eventos, sino también por las propiedades de primer y segundo orden, en donde las primeras refieren a la intensidad o densidad y las de segundo orden involucran la interacción de atracción o repulsión entre los puntos. Las propiedades de segundo orden, se han empleado en investigaciones para observar las interacciones en los individuos que tienen inferencia en la distribución espacial, para lo cual son empleados diversos métodos como la función K de Ripley, $L(r)$, la función de correlación de par $(g(r))$, entre otras.

La intensidad entendida como el número medio de sucesos por unidad de superficie, está dada por:

$$\lambda = \lim_{|dx| \rightarrow 0} \left\{ \frac{E[N(dx)]}{|dx|} \right\}$$

En donde dx es una región infinitesimal que contiene el punto x , $|dx|$ el área de la región y $N(dx)$ el número de eventos ocurridos en dx .

Respecto a las propiedades de segundo orden, la función K de Ripley está definida como:

$$K(r) = \frac{N(r)}{\lambda}$$

Con λ como la intensidad y $N(r)$ el número medio de puntos vecinos dentro de un círculo de radio r .

La intensidad calculada al ser comparada con la función $K(r)$ teórica, permite determinar el tipo de distribución, considerando que bajo el supuesto de aleatoriedad espacial completa el valor esperado de $k(r)$ es πr^2 ; de manera que si la hipótesis nula es rechazada y la desviación es positiva se indica un patrón agregado y si la desviación es negativa el patrón es uniforme (De La Cruz Rot, 2008). Así mismo, se considera que en los patrones regulares la probabilidad de encontrar un punto en inmediaciones de otro es menor que en el patrón aleatorio, que a su vez tiene una probabilidad menor que en el agregado.

Ante la función $K(r)$ surge la función $L(r)$ dada por:

$$L(r) = \sqrt{\frac{K(r)}{\pi}}$$

Otra función que permite caracterizar los patrones puntuales es la de correlación de par $(g(r))$, en donde:

$$g(r) = \frac{K'(r)}{2\pi r}$$

Siendo $K'(r)$ la derivada de $K(r)$ y r el radio del círculo.

La función $g(r)$ se basa en la cantidad de puntos presentes dentro del círculo de radio r , por lo que $g(r) = 1$ caracteriza a un patrón aleatorio, $g(r) > 1$ determina patrones agregado y $g(r) < 1$ un patrón regular.

Un caso de estudio de las propiedades de segundo orden, es la investigación realizada para dos parcelas de bosques mediterráneos mixtos de pino y roble en el sureste de España, desarrollada por Perea et al. (2021). Su objetivo fue analizar la estructura de los patrones espaciales, las interacciones espaciales intra e interespecíficas entre plántulas y adultos, los patrones de riqueza de especies a nivel de comunidad y la influencia de los mecanismos de dispersión de semillas, para lo que utilizaron modelos de procesos de puntos con complejidad anidada y modelos lineales generalizados, encontraron que la distribución de plántulas y adultos era similar, sugiriendo un legado espacial determinado por la dispersión de semillas. Además, destacaron que existía una fuerza de interacción positiva entre adultos, especialmente cuando ambas especies tenían frutos carnosos.

Así como la distribución de los individuos en el espacio, otro tema de gran interés en el sector forestal es la dinámica de los bosques, estudiada por diversos autores mediante el crecimiento, la mortalidad y el reclutamiento de los individuos. Las principales formulas implementadas son las presentadas por Quinto Mosquera et al. (2009):

- Tasa anual de mortalidad:

$$r_m = \left[1 - \left(\frac{N_s}{N_0} \right)^{\frac{1}{t}} \right] \times 100$$

r_m : Tasa anual de mortalidad expresada en porcentaje

t : Intervalo de tiempo en años, transcurrido entre los dos inventarios.

N_0 : Número de Individuos inicialmente inventariados

N_s : Número de individuos inicialmente inventariados sobrevivientes en un inventario posterior, después de un intervalo de tiempo t . Dado por: $N_s = N_0 - M_u$

M_u : Número de individuos muertos durante el intervalo de tiempo t .

- Coeficiente de mortalidad exponencial:

$$\lambda_m = \left[\frac{\ln(N_0/N_s)}{t} \right] \times 100$$

λ_m : Coeficiente de mortalidad exponencial

t : Intervalo de tiempo en años, transcurrido entre los dos inventarios.

N_0 : Número de Individuos inicialmente inventariados

N_s : Número de individuos inicialmente inventariados sobrevivientes en un inventario posterior, después de un intervalo de tiempo t . Dado por: $N_s = N_0 - M_u$

M_u : Número de individuos muertos durante el intervalo de tiempo t .

- Tasa anual de reclutamiento:

$$r_r = \left[\left(\frac{N_t}{N_0} \right)^{\frac{1}{t}} - 1 \right] \times 100$$

r_r : Tasa anual de reclutamiento expresada en porcentaje

t : Intervalo de tiempo en años, transcurrido entre los dos inventarios.

N_0 : Número de Individuos inicialmente inventariados

N_t : Número de Individuos inicialmente inventariados más los reclutados durante el periodo de tiempo t . Dado por: $N_t = N_0 + I$

I : Número de individuos reclutados durante el intervalo de tiempo t .

- Coeficiente de reclutamiento exponencial:

$$\lambda_r = \frac{\ln(N_t/N_0)}{t} \times 100$$

λ_r : Coeficiente de reclutamiento exponencial

t : Intervalo de tiempo en años, transcurrido entre los dos inventarios.

N_0 : Número de Individuos inicialmente inventariados

N_t : Número de Individuos inicialmente inventariados más los reclutados durante el periodo de tiempo t . Dado por: $N_t = N_0 + I$

I : Número de individuos reclutados durante el intervalo de tiempo t .

Torres et al. (2012) evaluaron la dinámica de un fragmento de bosque seco tropical en el Valle del Cauca, mediante el análisis de cambios en la estructura, la composición, la mortalidad y el reclutamiento en una parcela permanente de una hectárea. Para lo cual calcularon las tasas anuales de mortalidad y reclutamiento, observando que algunas especies heliófilas presentaron tasas de mortalidad más altas. Así mismo, compararon la dinámica en dos rangos diamétricos, encontrando que la tasa anual de mortalidad disminuyó y la tasa anual de reclutamiento aumentó en el rango diametral mayor ($DAP \geq 10$ cm).

Por su parte, Quinto Mosquera et al. (2009) calcularon las tasas de mortalidad y reclutamiento de especies con un $DAP \geq 10$ cm, en una parcela permanente de 25 hectáreas ubicada en un bosque pluvial tropical en Chocó, para los años 1998 y 2005, en donde calcularon los coeficientes de mortalidad y reclutamiento exponencial, observando similitudes en el número de individuos entre las mediciones, así como en otros parámetros evaluados, sugiriendo un posible equilibrio entre la mortalidad y el reclutamiento en el bosque, por lo que no pudieron rechazar la hipótesis de un equilibrio dinámico.

Stevenson et al. (2023) abordaron el estudio de un bosque inundable en la región del Magdalena Medio, a partir de cuatro parcelas de una hectárea en la Reserva de Aves El Paujil. Investigaron la acumulación de biomasa y la dinámica poblacional en este tipo de bosque, obteniendo resultados que mostraron un rápido crecimiento, con una dinámica poblacional favorable, altas tasas de reclutamiento y baja mortalidad de árboles.

Por último, es necesario resaltar la importancia de los procesos puntuales espacio-temporales, puesto que permiten involucrar tanto el estudio de la mortalidad y el reclutamiento de los árboles como su

distribución espacial, integrando los elementos espaciales y temporales. Es necesario concebir un proceso puntual espacio-temporal como una secuencia aleatoria de puntos ordenados, es decir que no se presentan puntos coincidentes en espacio y tiempo (Stoyan et al., 2017), con:

$$N = \{[x_1, t_1], [x_2, t_2], \dots\}$$

En donde x_n son las ubicaciones espaciales y t_n son los tiempos correspondientes.

Las funciones de intensidad y K de Ripley para patrones puntuales espacio-temporales, Diggle (2013) las define como:

$$\lambda(x, t) = \lim_{|dx|, |dt| \rightarrow 0} \frac{E[N(dx, dt)]}{|dx||dt|}$$

Siendo $\lambda(x, t)$ un valor constante λ , que representa el número promedio de eventos por unidad de área por unidad de tiempo. Sumado a $\lambda(x, t)$ se pueden definir intensidades espaciales ($\lambda_T(x)$) y temporales ($\lambda_A(t)$) marginales como:

$$\lambda_T(x) = \int_T \lambda(x, t) dt \quad \text{y} \quad \lambda_A(t) = \int_A \lambda(x, t) dx$$

La función K de Ripley está definida por:

$$K(u, v) = \frac{E[N_0(u, v)]}{\lambda}$$

Con $N_0(u, v)$ como el número de eventos adicionales dentro de una distancia u y un tiempo v de un evento arbitrario.

González et al. (2016) clasifican los patrones espacio-temporales en tres categorías: eventos generados en un instante de tiempo y espacio; observación de puntos con duración, y eventos con movimiento continuo. En el sector forestal, a partir de parcelas permanentes se estudian situaciones que involucran principalmente la segunda categoría, en donde el interés principalmente se centra en comprender los mecanismos detrás de la aparición de nuevos puntos y la eliminación de puntos existentes, considerando una región de estudio espacial no discreta W y un marco temporal de estudio T , en donde el punto i que aparece en un tiempo dado $v_i \in T$, obtiene una ubicación espacial $u_i \in W$ y permanece ahí durante un período de tiempo dado $l_i > 0$, después del cual se elimina de W . De manera que, el proceso generador de datos se puede expresar como $Z(t) \subseteq \{u_i\}_{i=1}^n \subseteq W, t \in T$.

3. Metodología

El presente estudio se llevó a cabo en la parcela permanente establecida dentro de la Reserva Natural Las Palmeras, ubicada en el municipio de Cubarral, departamento del Meta, Colombia (Figura 2). Esta reserva de 250 hectáreas se encuentra entre los 1.650 y 1.900 metros sobre el nivel del mar, con un rango de temperatura de 12 a 23 °C y una precipitación media anual de 3990 mm (García García, A. (Ed)., 2017).



Figura 2: Zona de estudio. Fuente: Elaboración propia

La metodología para el establecimiento de la parcela se realizó de acuerdo con el enfoque propuesto por Phillips et al. (2016). La parcela permanente tiene una extensión de 1 hectárea y presenta una forma cuadrada, demarcada con estacas de plástico en sus cuatro vértices. Con el propósito de facilitar la identificación y el registro de la ubicación de los individuos, la parcela se subdividió en subparcelas cuadradas de 10 metros de lado, identificadas con letras de la A hasta la J en dirección paralela a la pendiente, y con números del 1 al 10 en dirección perpendicular (Figura 3). Esta subdivisión permitió una mejor organización del muestreo y un registro más preciso de la ubicación de los individuos.

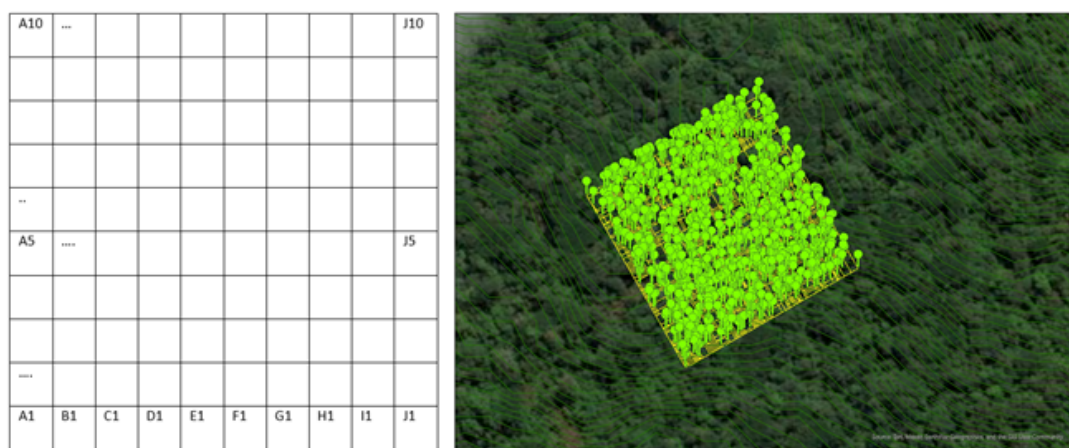


Figura 3: Esquema de la parcela. Fuente: Elaboración propia

El censo de la vegetación de la parcela se realizó en siete años, específicamente en 2009, 2010, 2014,

2017, 2018, 2019 y 2023. Se marcaron, codificaron, cartografiaron e identificaron todos los helechos arborescentes, palmas y árboles con un diámetro a la altura del pecho mayor o igual a 10 centímetros ($DAP \geq 10$ cm) (Figura 4). A partir del año 2010, se registraron los individuos sobrevivientes, se identificaron aquellos que estaban muertos o habían desaparecido y se incluyeron como nuevos reclutas a todos los individuos que alcanzaron un tamaño de $DAP \geq 10$ cm en mediciones posteriores. Los censos fueron realizados por el semillero de investigación Diversidad Forestal de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas, datos que son disponibles bajo solicitud al director del semillero.



Figura 4: a) Codificación, b) Demarcación, c) Medición, d) Colección de material vegetal, e) Secado, f) Identificación. Fuente: Elaboración propia

Las variables de estudio incluyeron:

- Coordenadas de ubicación de cada individuo.
- Hábito (helechos arborescentes, palmas o árboles).
- Familia botánica.
- Nombre científico de la especie, para lo cual se colectó material vegetal para su posterior identificación taxonómica en el Herbario Forestal Gilberto Emilio Mahecha Vega de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas.
- Condición (vivo o muerto).
- Fecha de medición.

Con el propósito de estudiar la dinámica de la parcela permanente y analizar la distribución espacial de sus individuos, así como de observar el comportamiento espacio-temporal de la vegetación en el área de estudio, el análisis se dividió en múltiples etapas. En un primer momento, se realizó un estudio de la composición de la parcela durante el primer año de censo, examinando la abundancia de especies y evaluando su evolución temporal a lo largo de los seis años de seguimiento.

Posteriormente, se exploró la dinámica del bosque mediante la estimación de tasas anuales de mortalidad y reclutamiento, siguiendo las ecuaciones propuestas por Quinto Mosquera et al. (2009). Seguidamente, se exploraron los patrones de distribución espacial de los individuos, tanto a nivel de parcela como según su hábito, empleando la función K de Ripley. Este enfoque permitió describir la relación entre la distribución de los individuos y determinar si el patrón presente era de carácter aleatorio, regular o agrupado. Finalmente, se llevó a cabo un análisis espacio-temporal, considerando el tiempo como una dimensión adicional, a través de la función K . Todos los análisis se llevaron a cabo utilizando el software libre R (R Core Team, versión 4.1.1) y se emplearon las librerías Spatstat, Stpp y Lgcp.

4. Resultados y discusión

En el año 2019, la parcela permanente albergó a una población de 516 individuos con un DAP superior a 10 cm. De estos individuos, 478 pertenecían al hábito arbóreo, 18 eran helechos arbóreos y 20 palmas. Los árboles se distribuyeron en 36 especies, comprendidas en 18 familias botánicas diferentes; entre las que se destacan Phyllanthaceae, Clusiaceae, Rubiaceae, Euphorbiaceae, Primulaceae y Myrtaceae. Los helechos arbóreos estuvieron representados exclusivamente por *Cyathea andina*, y las palmas se limitaron a la especie *Wettinia fascicularis*. En términos generales, la parcela presentó 38 especies pertenecientes a 20 familias botánicas diferentes.

En los años subsiguientes de medición, específicamente en 2010 y 2014, se observó una disminución en la cantidad de individuos, principalmente para el hábito arbóreo. Sin embargo, a partir del año 2017, se evidenció un aumento en la abundancia para los tres hábitos, como se muestra en la Figura 5.

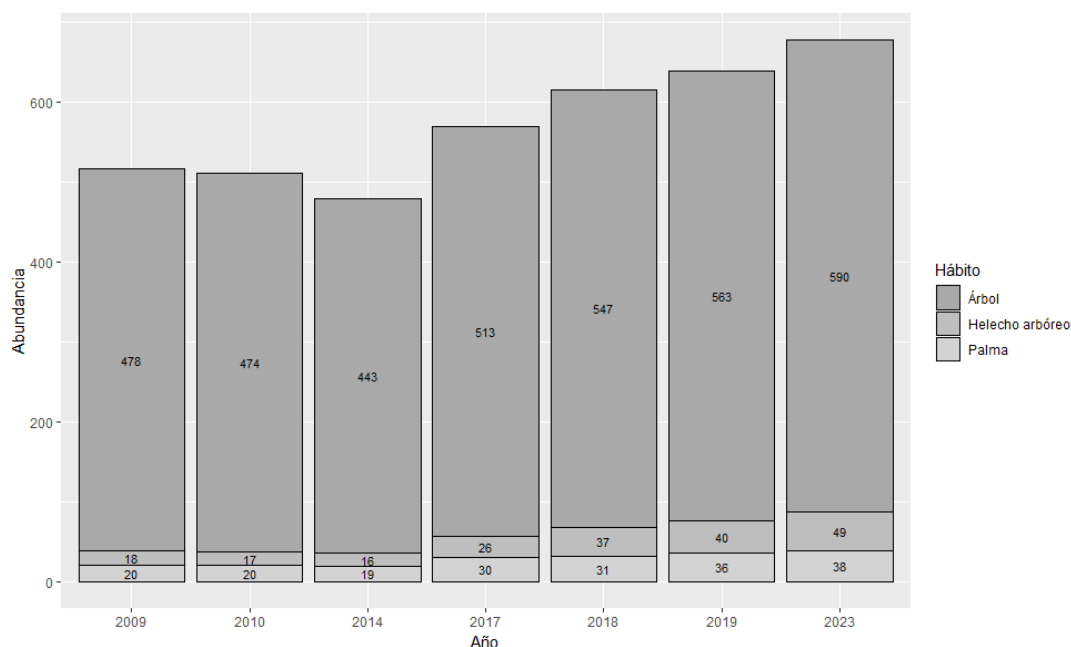


Figura 5: Abundancia de individuos por año. Fuente: Elaboración propia

En cuanto a las especies más abundantes, se destaca que a lo largo de los 7 años de medición, *Croizatia brevipetiolata* fue consistentemente la especie más prevalente. Es relevante señalar que las diez especies más abundantes se mantuvieron constantes durante los años estudiados, representando más del 70 % del total de individuos, con porcentajes de 71.32 %, 71.23 %, 71.76 %, 72.41 %, 71.71 %, 71.52 % y 70.01 %, respectivamente (Tabla 1).

Tabla 1: Abundancia de las especies más abundantes para los años de medición

Especies	2009	2010	2014	2017	2018	2019	2023
<i>Croizatia brevipetiolata</i>	119	119	110	107	111	111	113
<i>Geissanthus andinus</i>	41	41	37	33	35	36	35
<i>Chrysochlamys colombiana</i>	35	35	32	35	35	35	32
<i>Clusia cf. trochiformis</i>	31	30	28	21	21	23	24
<i>Alchornea glandulosa</i>	30	30	30	31	34	35	33
<i>Joosia umbellifera</i>	28	28	28	35	35	36	38
<i>Croton smithianus</i>	24	22	21	69	75	78	86
<i>Alibertia edulis</i>	22	22	22	25	27	27	26
<i>Wettinia fascicularis</i>	20	20	19	30	31	36	38
<i>Cyathea cf. andina</i>	18	17	16	26	37	40	49

Al evaluar la cantidad de individuos por año según su estado, incluyendo muertos, sobrevivientes y reclutas, para el año 2017 se observaron picos de mortalidad y reclutamiento (Figura 6), con 91 individuos muertos y 182 reclutas.

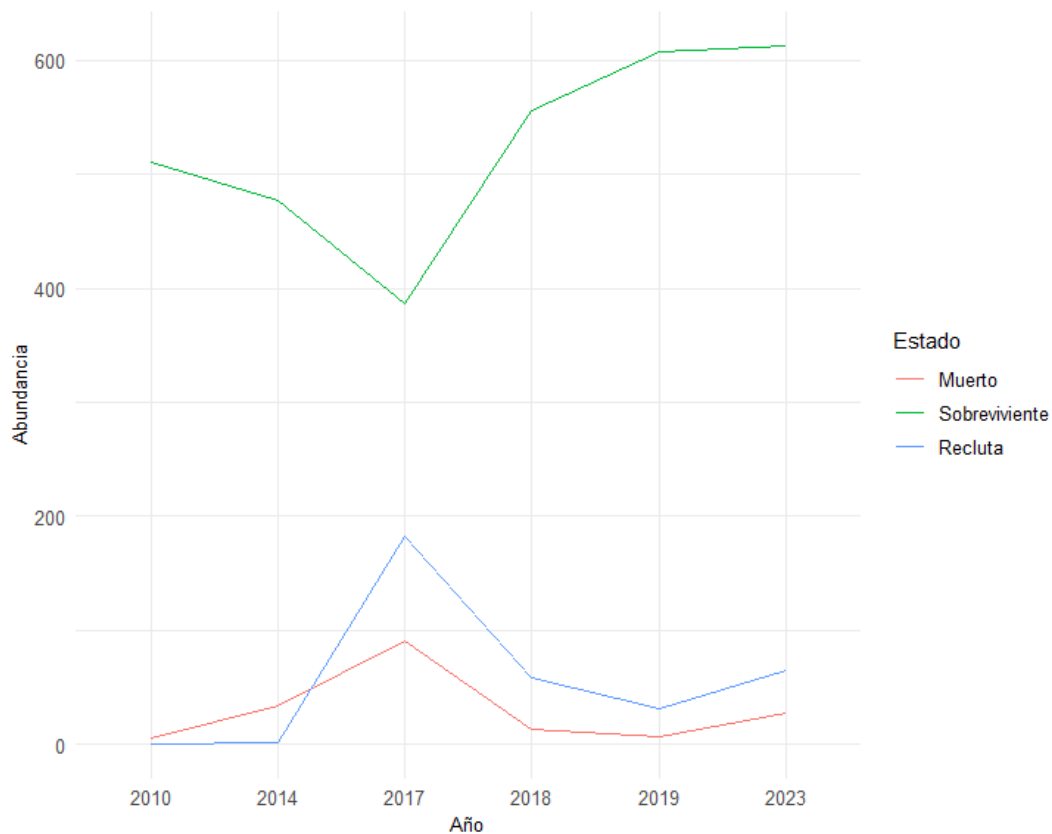


Figura 6: Abundancia de individuos por estado. Fuente: Elaboración propia

Con el propósito de determinar si existen diferencias significativas en la cantidad de individuos en los distintos estados (Muerto, Sobreviviente y Recluta), especialmente en relación con el año 2017 en comparación con los demás años, se llevó a cabo la prueba exacta de Fisher. La Tabla 2 presenta los valores de p y los intervalos de confianza resultantes de la prueba, indicando evidencia significativa para rechazar la hipótesis nula de que las proporciones entre los estados de los árboles son iguales entre los años 2017 y 2010, 2017 y 2014, y 2017 y 2018.

Tabla 2: Prueba de Fisher

Años de comparación	P valor	Intervalo de confianza
2010 – 2017	0.00458	0.000 – 0.56102
2014 – 2017	5.362e-14	0.00036 – 0.09152
2017 – 2018	0.01373	1.15335 – 4.74057
2017 – 2019	0.09197	0.90876 – 6.17745
2017 – 2023	0.521	0.7018775 – 2.1007755

La notable cantidad de reclutas en 2017 señala la capacidad de recuperación rápida del bosque, evidenciando su habilidad para mantener la estabilidad ecológica del ecosistema a pesar de la elevada mortalidad. De acuerdo a los formatos de campo, la mortalidad obedece a disturbios naturales, entre los que se encuentran individuos muertos en pie, muerte por caída de árboles sobre otros individuos, entre otros eventos. Estos resultados se coinciden con las observaciones de Rubio-Camacho et al. (2017), quienes resaltaron que los ecosistemas forestales son dinámicos y que las perturbaciones son parte de sus procesos naturales.

En relación a los reclutas, se observa que predominan las especies heliófitas, las cuales requieren de la luz directa para crecer, por lo que la muerte de individuos genera condiciones óptimas para su desarrollo, siendo estas especies elementos clave en el proceso de regeneración natural, especialmente cuando la intensidad de la mortalidad es alta. Entre estas especies se encuentran *Croton smithianus*, *Croizatia brevipetiolata*, *Cyathea andina* y *Joosia umbellifera*, que constituyeron el 54.4 % del total de la regeneración. Es importante destacar que estas especies figuran entre las 10 más abundantes y, en particular, en el año 2017, *Croton smithianus* experimentó un notable ascenso, alcanzando la segunda posición en términos de abundancia.

En cuanto a las especies que presentaron mortalidad en el año 2017, se identificaron 24 especies diferentes, siendo *Croizatia brevipetiolata*, *Clusia trochiformis* y *Geissanthus andinus* las más predominantes, contribuyendo en conjunto al 50 % de la mortalidad registrada en la parcela. Al evaluar las tasas de mortalidad y reclutamiento, se observa que tan solo para los dos primeros años de remediación (2010 y 2014) la tasa de mortalidad superó a la de reclutamiento, mientras que a partir del año 2017 se invirtió esta tendencia, como se muestra en la Tabla 3.

Tabla 3: Tasas de Mortalidad y Reclutamiento por año

Año	2010	2014	2017	2018	2019	2023
Tasa de Mortalidad (%)	0.969	1.707	6.797	2.285	1.138	1.074
Coefficiente de Mortalidad	0.974	1.721	7.040	2.311	1.145	1.079
Tasa de Reclutamiento (%)	0	0.049	11.354	10.369	5.041	2.451
Coefficiente de reclutamiento	0	0.049	10.754	9.866	4.918	2.422

Es notable que para el año 2017, tanto la tasa de mortalidad (6.797 %) como el coeficiente de mortalidad (7.040) son notoriamente elevados, lo que sugiere un año crítico, con una pérdida considerable de árboles y un aumento significativo en la tasa de mortalidad en comparación con el año anterior (2014). De manera simultánea, los datos de reclutamiento también son altos, señalando que un importante número

de individuos alcanzaron un DAP de 10 cm, incorporándose a la contabilidad de la parcela. Esto evidencia un año caracterizando por la renovación de individuos en la parcela respecto al año anterior (2014).

Cabe destacar que, para el año 2017 las tasas de mortalidad y reclutamiento fueron superiores a lo esperado para los bosques tropicales, en donde se espera que las tasas varíen sin superar el 5 % (Torres et al., 2012). Siguiendo la clasificación presentada por Lugo and Scatena (1996), en los años 2017 y 2018 se presentó una mortalidad de carácter catastrófico, con una tasa que superó el umbral del 5 % anual, mientras que para los otros años al ser inferior a dicho porcentaje, se registró una mortalidad de trasfondo. Así mismo, para los años 2018 y 2019, las tasas de reclutamiento fueron mayores a lo esperado y el coeficiente de reclutamiento (9.866) indica un continuo crecimiento y renovación de árboles.

Los resultados del año 2017 reflejan una perturbación natural en el bosque, que al observar junto con las tasas para los años 2018, 2019 y 2023, coinciden con lo observado por Montero-Flores et al. (2020), quienes identificaron que la mortalidad disminuye con el tiempo después de una intervención, mientras que la tasa de reclutamiento presenta un comportamiento opuesto al aumentar con el tiempo, esperando un punto de equilibrio dinámico entre los 6 y 8 años posteriores a la intervención, en el cual las tasas de mortalidad y reclutamiento tiendan a converger. Este patrón se empieza a manifestar para el año 2023, con una diferencia de tan solo 1.37 % entre la tasa de mortalidad y reclutamiento. Por lo cual, resulta fundamental continuar con el censo de la parcela para una evaluación continua de la dinámica de mortalidad y reclutamiento, con el fin de evaluar el equilibrio dinámico.

Al analizar el comportamiento espacial de la parcela a lo largo de los siete años censados, se identificó un patrón de distribución aleatorio. Este mismo patrón se observó al evaluar la disposición de los individuos según su hábito. La Figura 7 muestra la distribución espacial de los individuos durante los años en los que se llevó a cabo el censo, utilizando marcas para representar los hábitos: árboles (A), helechos arbóreos (H) y palmas (P).

Según la revisión realizada por Ledo et al. (2012), acerca de los índices de distribución espacial usados en inventarios forestales, cuando se conocen todas las posiciones de los árboles es recomendado emplear técnicas basadas en el momento de segundo orden, como la función K de Ripley. Esta función evalúa el número medio de árboles alrededor de cada uno en función de la distancia. Por lo tanto, la evaluación de los patrones de distribución espacial de la parcela se llevó a cabo mediante esta función. Además, se verificó la hipótesis de aleatoriedad espacial mediante 99 simulaciones de Monte Carlo, siguiendo las recomendaciones de Rozas and Camarero (2005).

De esta manera, los resultados indican que, en todos los años estudiados, la parcela mostró una distribución aleatoria de individuos, incluso al considerar sus hábitos. Esto se evidenció al constatar que la función observada se mantuvo dentro de los intervalos de confianza de la hipótesis nula a lo largo de la distancia r (ver Figura 8). De acuerdo con las investigaciones de Vásquez-Rivas et al. (2022) la aleatoriedad en la distribución espacial es una característica común en ecosistemas intervenidos y bosques maduros. Esto sugiere que, el bosque de la Reserva Natural Las Palmeras puede ser considerado como un bosque maduro que presenta una perturbación.

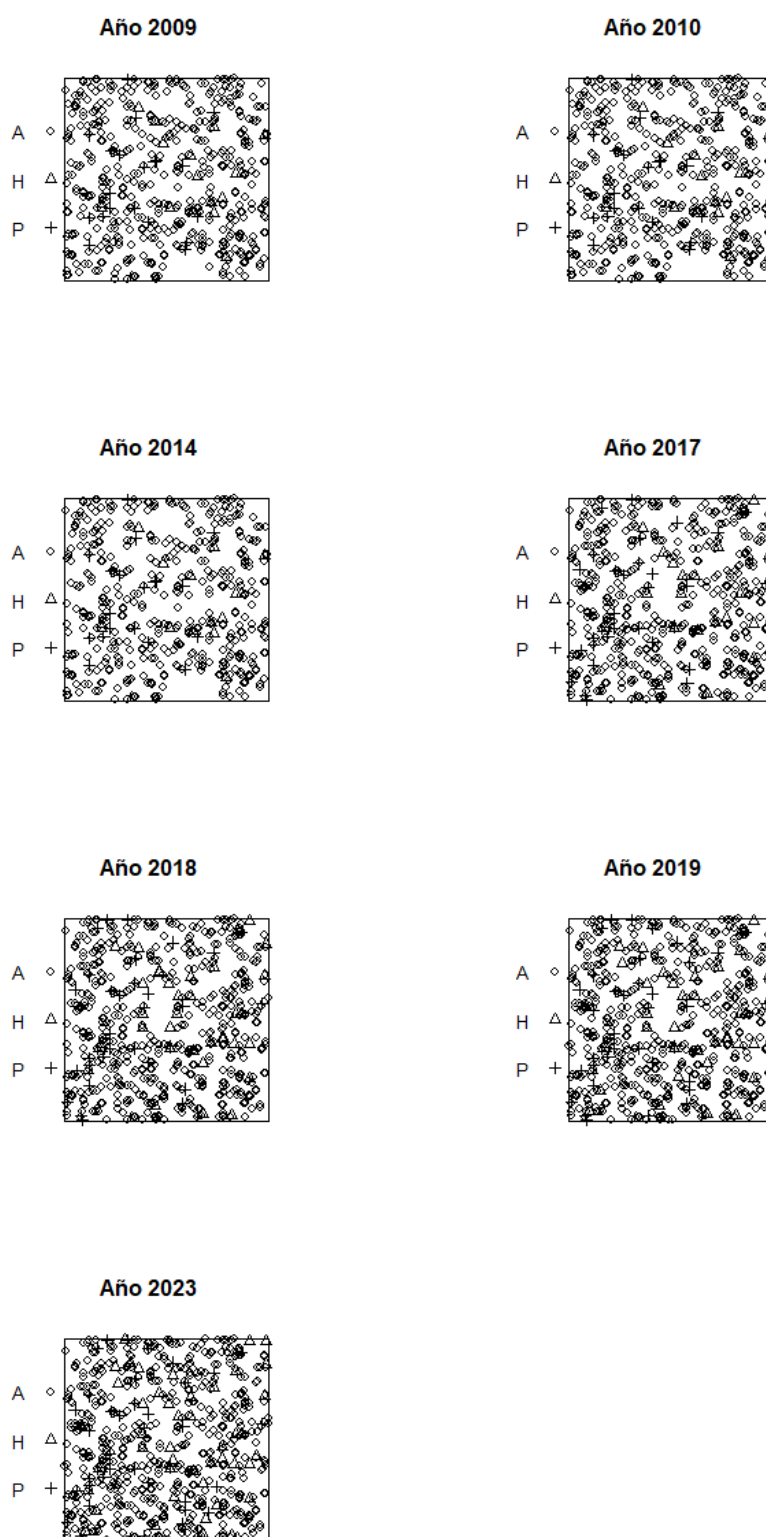


Figura 7: Distribuciones espaciales de los individuos de la parcela por año. Fuente: Elaboración propia

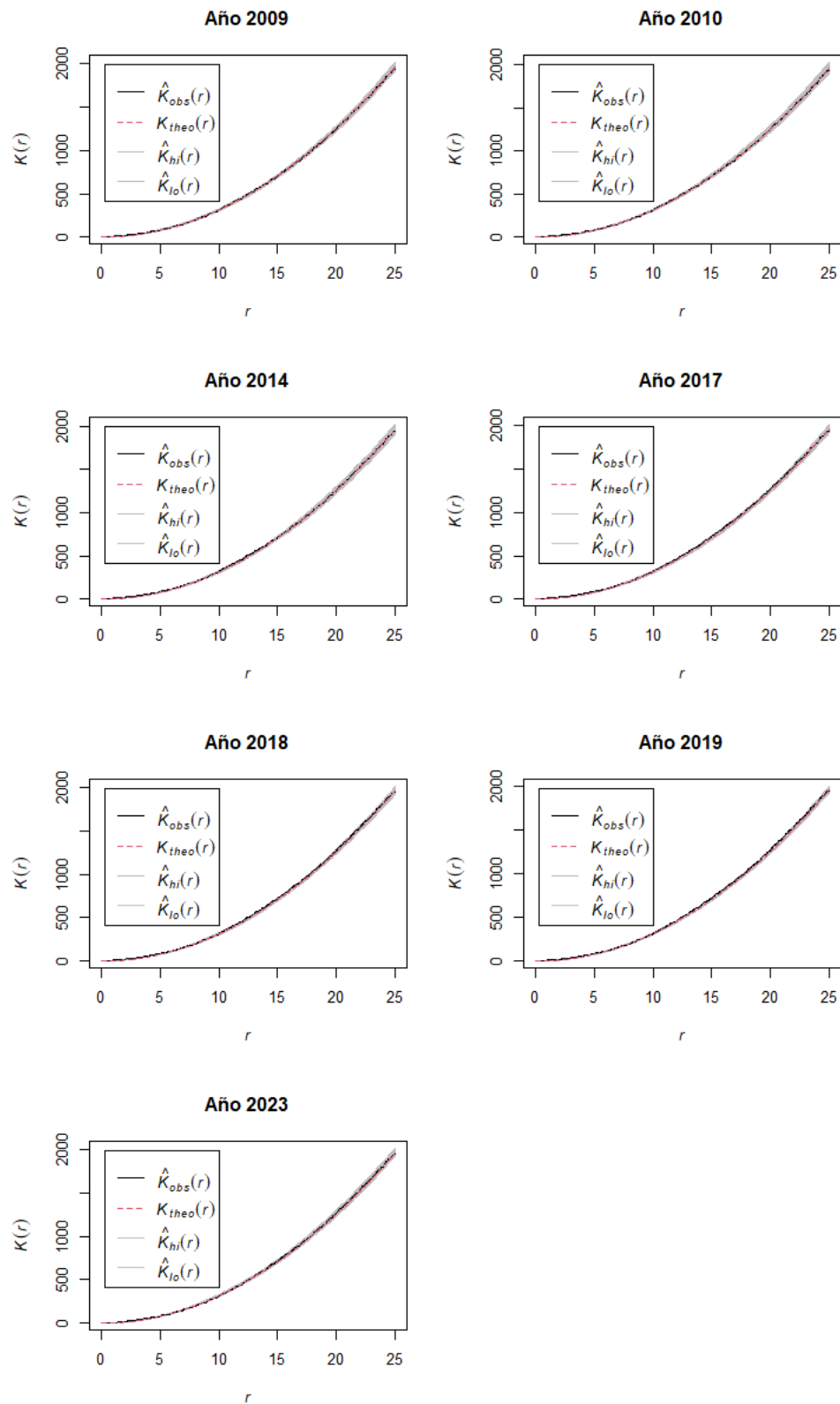


Figura 8: Funcion K de Ripley para los años censados. Fuente: Elaboración propia

Estos resultados concuerdan con las afirmaciones de Curtis and McIntosh (1950), quienes sostienen que la distribución espacial de los individuos tiende a volverse aleatoria a medida que el bosque alcanza la madurez, aunque destacan que esta tendencia se manifiesta siempre y cuando se consideren todas las especies en conjunto. En este contexto, resulta intrigante explorar la distribución espacial de las diez especies más abundantes presentadas en la Tabla 1. Para ello, se generaron gráficos de las distribuciones espaciales para los diferentes años de medición y se evaluó la función K de Ripley. Los resultados indican que nueve especies presentan una distribución aleatoria en todos los años, mientras que únicamente la especie *Croton smithianus* presenta agregación. En el Anexo A, se presenta la distribución espacial y la grafica de la función K para las 9 especies que presentaron distribución aleatoria.

La Figura 9 presenta la distribución espacial de *Croton smithianus*, en donde se puede apreciar una posible aglomeración de los individuos.

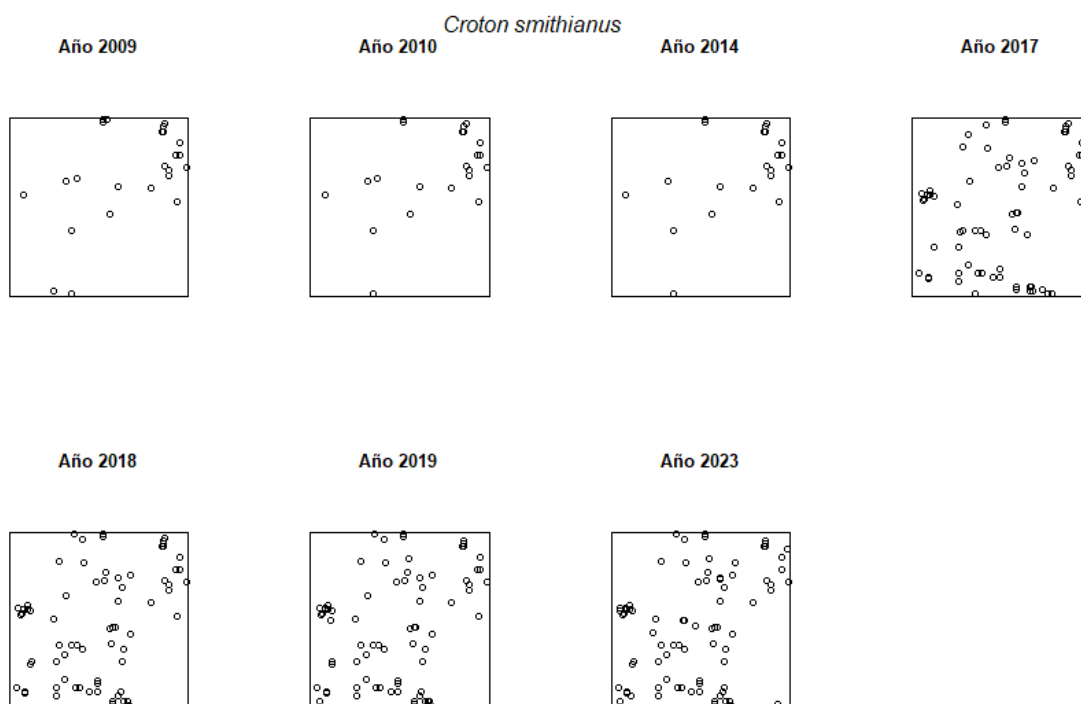


Figura 9: Distribución espacial de los individuos de la especie *Croton smithianus*. Fuente: Elaboración propia

Para evaluar esa posible aglomeración se evaluó la función K , presentando los intervalos de confianza de la hipótesis nula. Se constató que, efectivamente para los años 2009, 2010 y 2014 se presenta un marcado agrupamiento de los individuos. Sin embargo, para los años 2017, 2018, 2019 y 2023 esta distribución se mantiene hasta aproximadamente los 15 metros de longitud de r , a partir de donde la condición cambia a aleatoria (Figura 10). Esta distribución espacial puede ser resultado de que esta especie es una especie pionera que crece en áreas abiertas y rastrojos (Toro Murillo, 2010) por lo cual la mortalidad de individuos ha generado condiciones propicias, y de acuerdo con lo que dice Veblen et al. (1980), las especies que aprovechan los claros producidos en el dosel para establecerse muestran una relativa agrupación de los individuos más jóvenes.

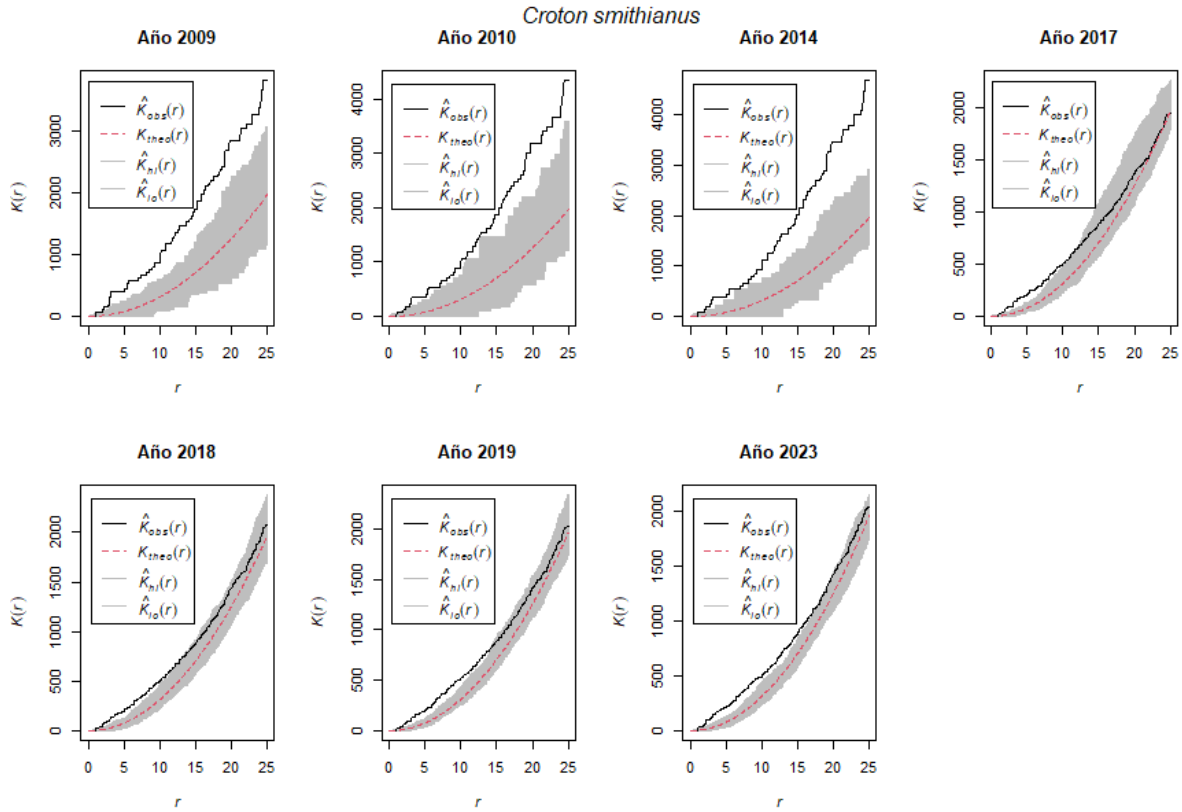


Figura 10: Distribución espacial de los individuos de la especie *Croton smithianus*. Fuente: Elaboración propia

Continuando con el análisis a nivel de parcela, a pesar de la aleatoriedad anual, al generar gráficos de densidad para los diferentes años se observa que una parte de la parcela ha experimentado una disminución en la densidad de individuos a lo largo del tiempo, lo que podría indicar la formación de claros naturales en el dosel, que podrían estar aumentando a través del tiempo, como se observa en la Figura 11.

Para llevar a cabo este análisis, se examinó la distribución de los individuos muertos y reclutados en cada año, como se ilustra en la Figura 12. Se aplicó la función K de Ripley para evaluar estas distribuciones, y los resultados revelaron que en los años 2010, 2014, 2018, 2019 y 2023 tanto la mortalidad como el reclutamiento de individuos también exhibieron un patrón aleatorio.

Sin embargo, en el año 2017, se observó un comportamiento distinto. En este año, la mortalidad mostró una leve tendencia hacia el agrupamiento en radios comprendidos entre 6 y 10 metros, así como en distancias mayores a 20 metros, como se aprecia en la Figura 13.

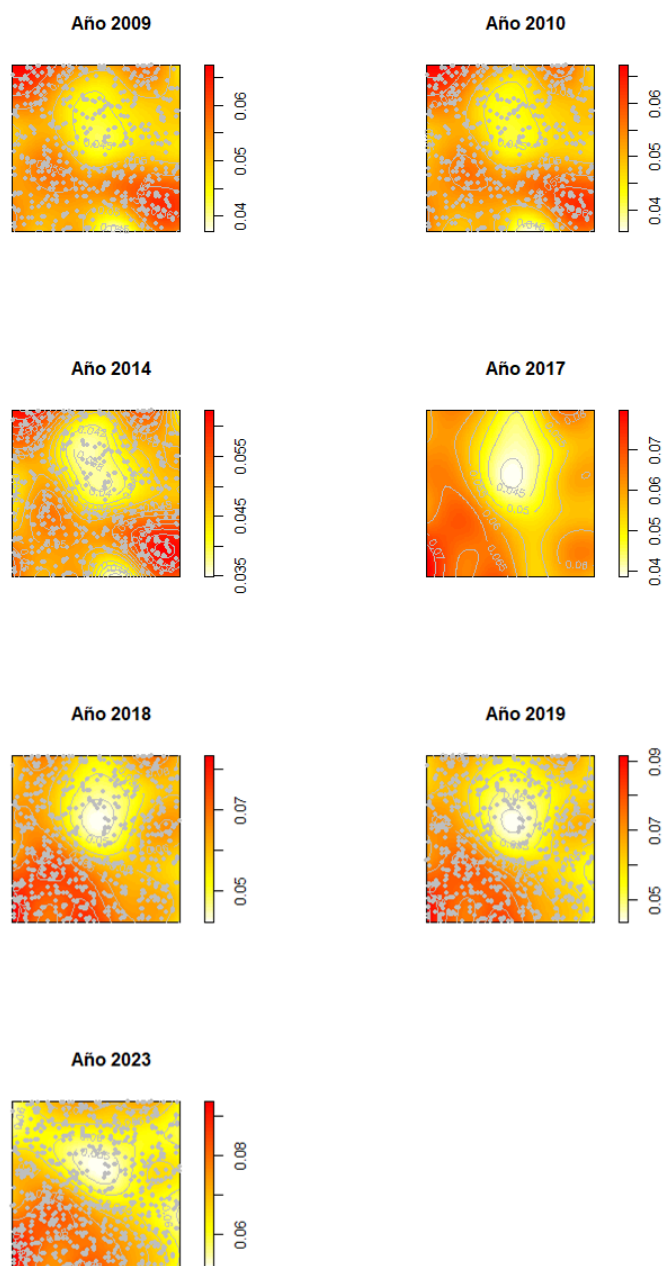


Figura 11: Densidad de la parcela para los años censados. Fuente: Elaboración propia

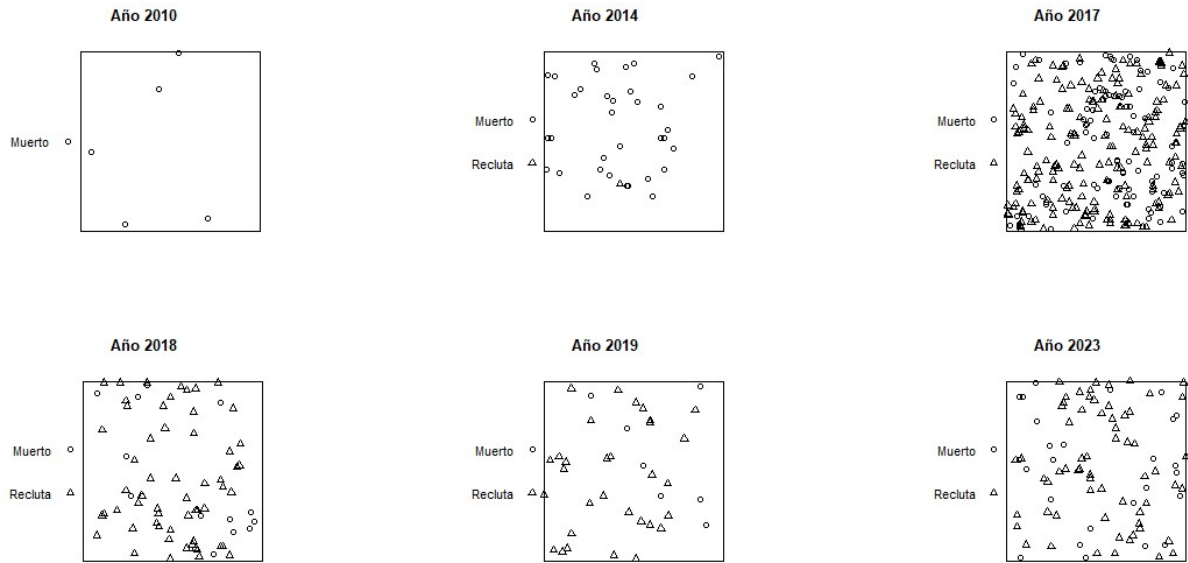


Figura 12: Distribuciones espaciales de los individuos muertos y reclutados en la parcela por año. Fuente: Elaboración propia

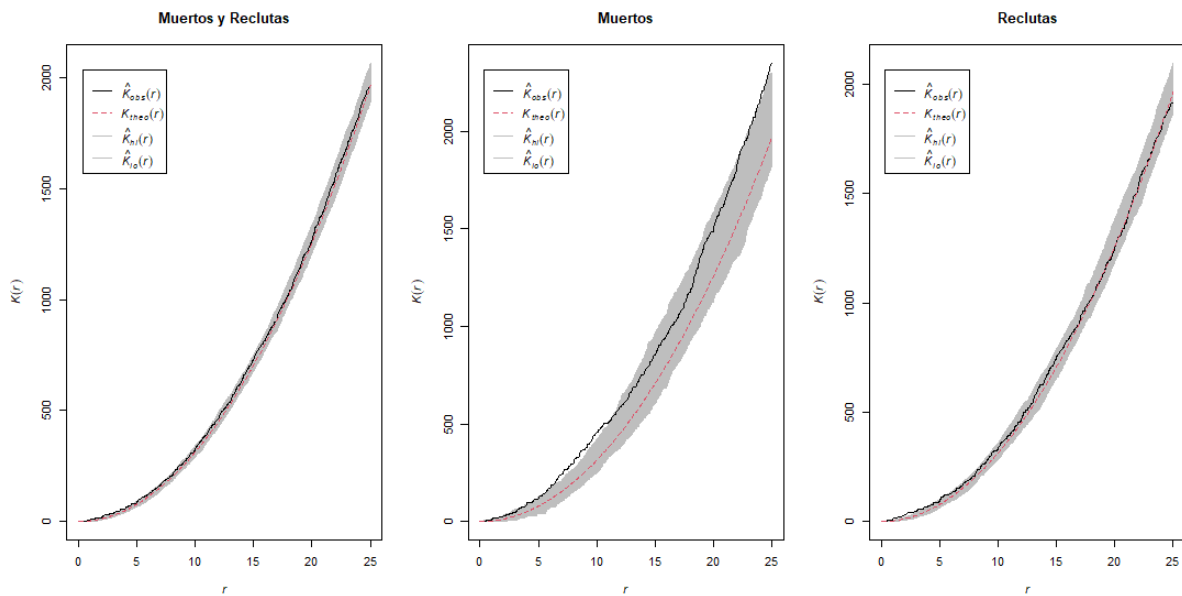


Figura 13: Funcion K de Ripley para el año 2017. Fuente: Elaboración propia

Dada la aparente afectación espacial en el tiempo, se realizó un análisis espacio-temporal, en la Figura 14 se puede observar la distribución de los individuos en el tiempo y en el espacio.

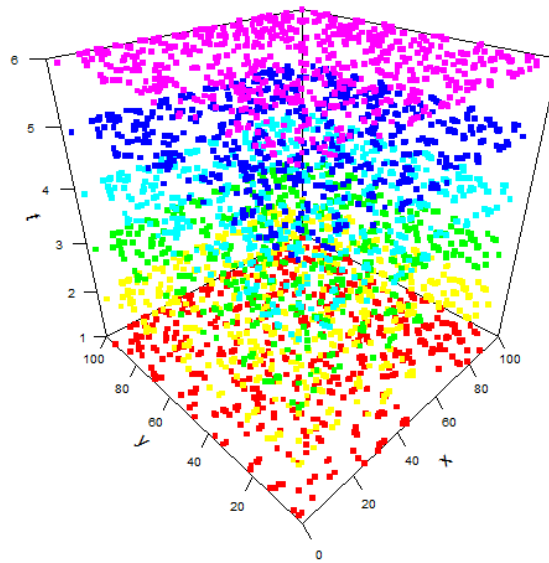


Figura 14: Ubicación espacio-temporal de los individuos. Fuente: Elaboración propia

El gráfico de contornos de la función K espacio-temporal no homogénea (Figura 15), sugiere una marcada dependencia espacio-temporal. Se revela la existencia de un patrón agregado con variaciones en la intensidad de esta dependencia tanto en el tiempo como en el espacio. Se pueden identificar momentos específicos en donde la dependencia espacio-temporal se manifiesta de manera más pronunciada, generando concentraciones más significativas de eventos. Este fenómeno podría atribuirse al proceso de reclutamiento y mortalidad.

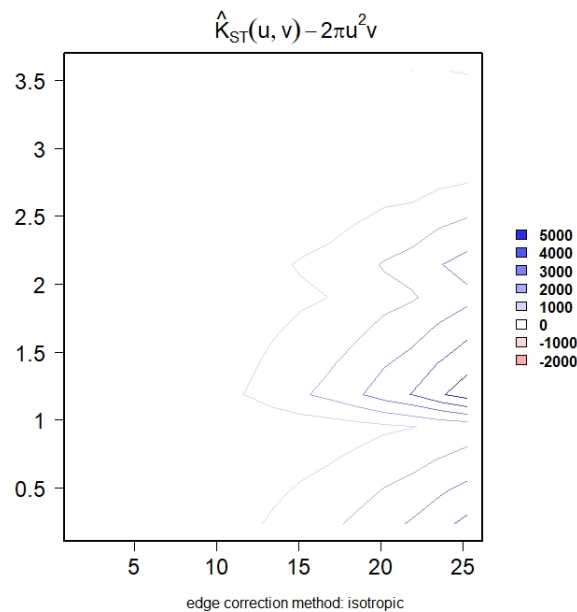


Figura 15: Función K no homogénea espacio-temporal. Fuente: Elaboración propia

Así mismo, dicha relación espacio-temporal de los individuos se puede observar en la Figura 16.

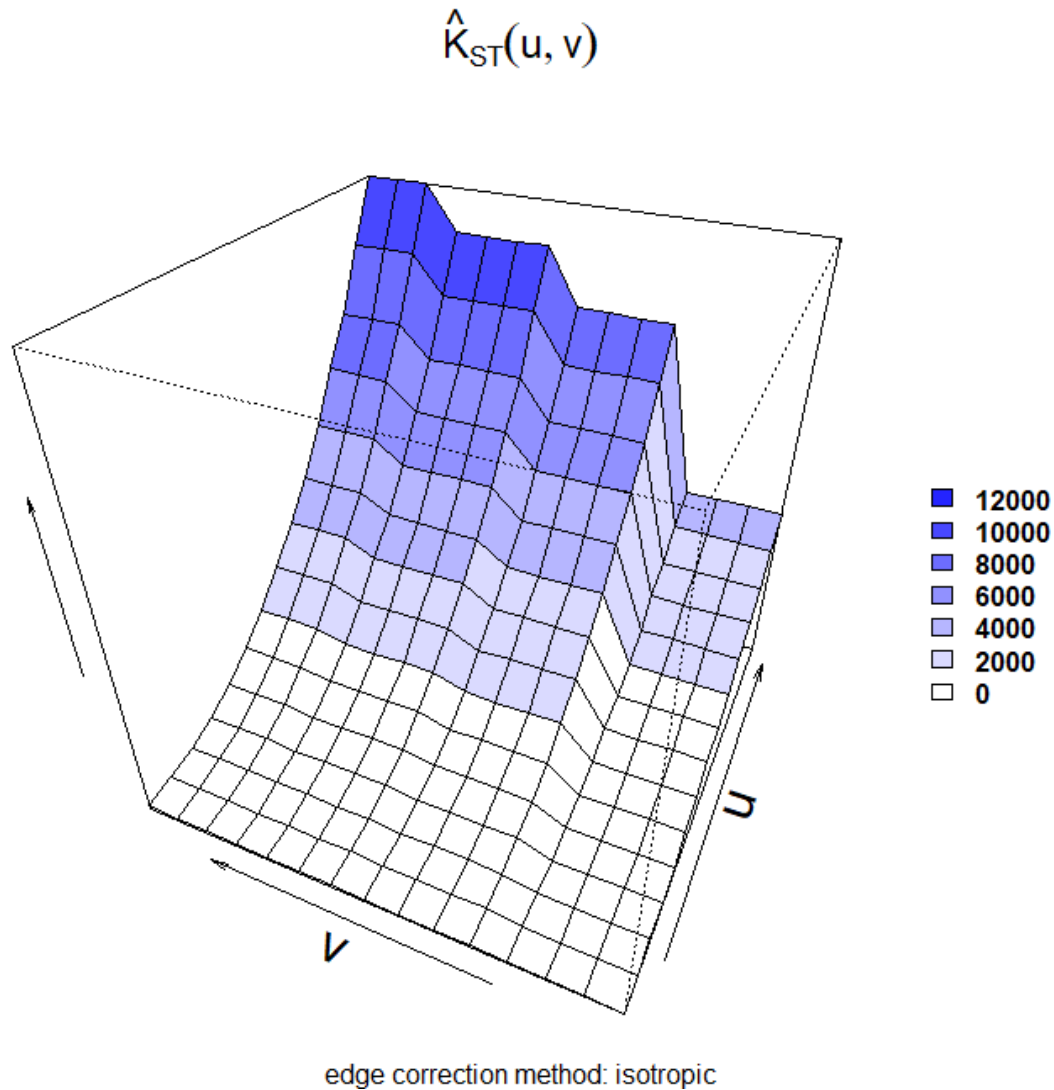


Figura 16: Función K no homogénea espacio-temporal. Fuente: Elaboración propia

En el mismo contexto, se analizó la distribución espacio-temporal de individuos por especie para las 10 más abundantes, evidenciando un patrón agregado en todas ellas. Las gráficas espacio-temporales específicas para estas especies se presentan en el Anexo B.

Con el propósito de profundizar en el análisis de la relación espacio-temporal, abarcando la inclusión de los árboles reclutas y el registro de la cantidad de individuos fallecidos, así como la exploración de sus interacciones a lo largo del tiempo, se propuso la creación de un modelo basado en un proceso de Cox. No obstante, durante la tentativa de realizar predicciones, surgieron obstáculos que parecen vincularse con la naturaleza no equitemporal de los censos utilizados como base de datos. Es crucial recordar que las mediciones en la parcela se llevaron a cabo en los años 2009, 2010, 2014, 2017, 2018, 2019 y 2023. El anexo C proporciona una breve definición del modelo y presenta las observaciones obtenidas.

De igual manera, la escasa cantidad de años censados presentó desafíos significativos en la aplicación de la interpolación temporal. Esta dificultad se ve agravada por la ausencia de una secuencia clara y uniforme en los años de muestreo, lo que implica que la interpolación no solo debe llenar lagunas temporales, sino también estimar varios años intermedios sin una estructura temporal evidente. Este

escenario, por su propia naturaleza, podría introducir incertidumbres significativas en las predicciones resultantes. Ante esta circunstancia, se sugiere enfáticamente continuar con las mediciones en la parcela en futuros periodos de tiempo. Esta estrategia busca ampliar la serie temporal de datos, lo cual no solo contribuiría a superar las limitaciones actuales, sino que también abriría la puerta a la exploración de diversos modelos de predicción.

5. Conclusiones

La dinámica observada en la parcela permanente de la Reserva Natural Las Palmeras destaca la capacidad de este ecosistema para recuperarse. A pesar de la alta tasa de mortalidad registrada para el año 2017, que pueden calificarse como catastrófica, este mismo año y el 2018 se distinguen por una tasa de reclutamiento que supera las expectativas típicas en los bosques tropicales. Este fenómeno subraya la resiliencia del bosque, con especies heliófitas desempeñando un papel central en su proceso de regeneración. Además, la disminución en la diferencia entre las tasas de mortalidad y reclutamiento para el año 2023 sugiere que el bosque podría estar acercándose a un punto de equilibrio dinámico, por lo que es esencial mantener el monitoreo continuo de la parcela a lo largo del tiempo.

El análisis de la distribución espacial de los individuos revela un patrón de distribución aleatorio en todos los años estudiados. Esta característica, combinada con la dinámica observada, sugiere que el bosque de la Reserva es maduro y ha experimentado perturbaciones naturales previas. Sin embargo, el estudio espacio-temporal revela un comportamiento intrigante, sugiriendo que la densidad de los individuos presenta una dependencia temporal, que podría estar relacionada con los procesos de reclutamiento y mortalidad. Estos resultados destacan la importancia de considerar tanto la distribución espacial como la evolución temporal en futuras investigaciones sobre la dinámica del bosque subandino.

Por último, es necesario recalcar la necesidad de continuar con el monitoreo de la parcela, que permita corroborar los resultados obtenidos para proporcionar una visión completa de la evolución del bosque a largo plazo, así como consolidar una serie temporal más robusta que permita estudiar modelos espacio-temporales. La inclusión de variables adicionales, como el diámetro a la altura del pecho *DAP*, la altura de los individuos, la presencia de brinzales y las variables climáticas, en futuras investigaciones enriquecerá la comprensión de los procesos que impulsan esta dinámica forestal. Estos esfuerzos brindan información valiosa para la gestión y conservación de la Reserva Natural Las Palmeras.

Referencias

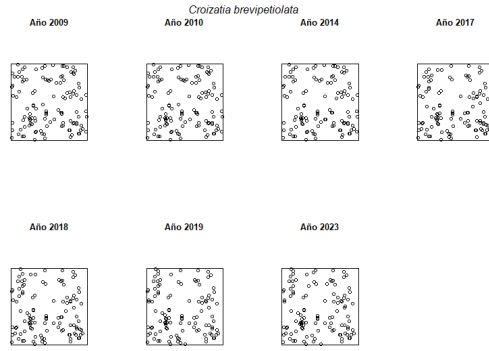
- Arias, J. C., Duque, A., and Cárdenas, D. (2009). Crecimiento diamétrico de un bosque del nor occidente amazónico. *Revista Colombia Amazónica*, 2:57.
- Baker, T. R., Vicuña Miñano, E., Banda-R, K., del Castillo Torres, D., Farfan-Rios, W., Lawson, I. T., Loja Alemán, E., Pallqui Camacho, N., Silman, M. R., Roucoux, K. H., et al. (2021). From plots to policy: How to ensure long-term forest plot data supports environmental management in intact tropical forest landscapes. *Plants, People, Planet*, 3(3):229–237.
- Barreto-Silva, J. S., Cárdenas López, D., and Duque Montoya, Á. J. (2014). Patrones de distribución de especies arbóreas de dosel y sotobosque a escala local en bosques de tierra firme, amazonia colombiana. *Revista de biología tropical*, 62(1):18–28.
- Camacho, M. (2000). Parcelas permanentes de muestreo en bosque natural tropical; guía para el establecimiento y medición. *Serie Técnica. Manual Técnico (CATIE)*. no. 42.
- Ceballos, S. J., Blundo, C., Malizia, A., Osinaga Acosta, O., Carilla, J., Hector Ricardo, G., Campanello, P. I., Cuchietti, A., Gasparri, N. I., Gatti, G., et al. (2022). Red argentina de parcelas permanentes de

- bosques nativos para promover colaboraciones científicas en estudios de largo plazo. Technical report, Asociación Argentina de Ecología.
- Curtis, J. T. and McIntosh, R. P. (1950). The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology*, 31(3):434–455.
- Curtis, R. O. (2005). Permanent-plot procedures for silvicultural and yield research.
- De La Cruz Rot, M. (2008). *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones*, chapter Métodos para analizar datos puntuales. Dykinson.
- Diggle, P. J. (2013). *Statistical analysis of spatial and spatio-temporal point patterns*. CRC press.
- Dixon, P. M. (2002). Ripley's k function. *Encyclopedia of Environmetrics*, 3:1796–1803.
- Felfili, J. M., Carvalho, F. A., and Haidar, R. F. (2005). *Manual para o monitoramento de parcelas permanentes nos biomas Cerrado e Pantanal*. Universidade de Brasília, Departamento de engenharia florestal Brasília.
- Garcia Garcia, A., editor (2017). *Artropodos del Piedemonte llanero: Cubarral - Meta*. CORMACARENA, Bogotá D.C., Colombia.
- Giraldo Henao, R. (2002). Introducción a la geoestadística. teoría y aplicación bogotá, facultad de ciencias, departamento de estadística, universidad nacional de colombia.
- González, J. A., Rodríguez-Cortés, F. J., Cronie, O., and Mateu, J. (2016). Spatio-temporal point process statistics: a review. *Spatial Statistics*, 18:505–544.
- Iturre, M., Araujo, P., Rueda, M., Rueda, C., and Pece, M. (2020). Reclutamiento y mortalidad de las principales especies arbóreas del chaco semiárido, argentina. *Quebracho (Santiago del Estero)*, 28(2):134–144.
- Ledo, A., Condés, S., and Montes, F. (2012). Revisión de índices de distribución espacial usados en inventarios forestales y su aplicación en bosques tropicales. *Revista Peruana de Biología*, 19(1):113–124.
- Lima, R. A. F. d., Oliveira, A. A. d., Martini, A. M. Z., Sampaio, D., Souza, V. C., and Rodrigues, R. R. (2011). Structure, diversity, and spatial patterns in a permanent plot of a high restinga forest in southeastern brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 25:633–645.
- Louman, B., Quirós, D., and M, N. (2001). *Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central*, volume 46. CATIE.
- Lugo, A. E. and Scatena, F. N. (1996). Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet, and rain forests. *Biotropica*, pages 585–599.
- Montero-Flores, W., Hernández-Ruz, E. J., Alves-Santos, G. G., Souza-Miranda, I. d., and Sánchez-Toruño, H. (2020). Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque con manejo de impacto reducido en la región oriental de la amazonia brasileña. *Revista mexicana de biodiversidad*, 91.
- Perea, A. J., Wiegand, T., Garrido, J. L., Rey, P. J., and Alcántara, J. M. (2021). Legacy effects of seed dispersal mechanisms shape the spatial interaction network of plant species in mediterranean forests. *Journal of Ecology*, 109(10):3670–3684.
- Phillips, O., Baker, T., Feldpausch, T., and Brien, R. (2016). Rainfor manual de campo para el establecimiento y la remediación de parcelas. *Recuperado de https://forestplots.net/upload/es/recursos/RAINFOR_field_manual_ES.pdf*.

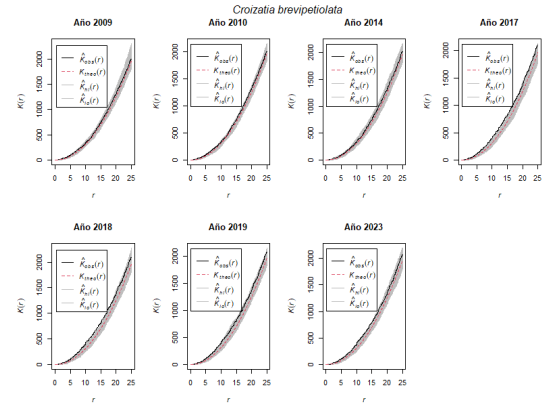
- Quinto Mosquera, H., Rengifo Ibargüen, R., and Ramos Palacios, Y. A. (2009). Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque pluvial tropical de chocó (colombia). *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 62(1):4855–4868.
- Rozas, V. and Camarero, J. (2005). Técnicas de análisis espacial de patrones de puntos aplicadas en ecología forestal. *Investigación agraria: Sistemas y recursos forestales*, 14(1):79–97.
- Rubio-Camacho, E. A., González-Tagle, M. A., Himmelsbach, W., Ávila-Flores, D. Y., Alanís-Rodríguez, E., and Jiménez-Pérez, J. (2017). Patrones de distribución espacial del arbolado en un bosque mixto de pino-encino del noreste de México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 88(1):113–121.
- Stevenson, P. R., Cárdenas, S., Restrepo, I. C., and Aldana, A. M. (2023). Acumulación de biomasa y dinámica poblacional de un bosque inundable en el magdalena medio (colombia). *Actualidades Biológicas*, 45(119):1–12.
- Stoyan, D., Rodríguez-Cortés, F. J., Mateu, J., and Gille, W. (2017). Mark variograms for spatio-temporal point processes. *Spatial statistics*, 20:125–147.
- Taylor, B. M., Davies, T. M., Rowlingson, B. S., and Diggle, P. J. (2013). lgcp: an r package for inference with spatial and spatio-temporal log-gaussian cox processes. *Journal of Statistical Software*, 52:1–40.
- Toro Murillo, J. L. (2010). Árboles de las montañas de antioquia. *Medellín, Colombia: Corporación Autónoma Regional del Centro de Antioquia, CORANTIOQUIA*.
- Torres, A. M., Adarve, J. B., Cárdenas, M., Vargas, J. A., Londoño, V., Rivera, K., Home, J., Duque, O. L., and González, Á. M. (2012). Dinámica sucesional de un fragmento de bosque seco tropical del valle del cauca, colombia. *Biota Colombiana*, 13(2).
- Valencia, R. A. M., Vásquez, C. Y. E., and Montoya, Á. J. D. (2010). Patrones de distribución espacial de especies arbóreas en bosques de alta montaña del departamento de antioquia, colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía-Medellín*, 63(2):5629–5638.
- Vallejo Joyas, M. I., Londoño Vega, A. C., López Camacho, R., Galeano, G., Álvarez Dávila, E., and Devia Álvarez, W. (2005). Establecimiento de parcelas permanentes en bosques de colombia volumen i.
- Vásquez-Rivas, D. d. V., Andrades-Grassi, J. E., Gámez, L. E., and Rodríguez, G. G. (2022). Exploración y comparación de la distribución espacial de los bosques periurbanos en mérida, venezuela. *Colombia forestal*, 25(1):36–50.
- Veblen, T., Schlegel, F., and R., B. E. (1980). Structure and dynamics of old-growth nothofagus forests in the valdivian andes, chile. *The Journal of Ecology*, pages 1–31.

A. Anexo A

Figuras de distribución espacial y la función K para las 9 especies que presentaron distribución aleatoria.

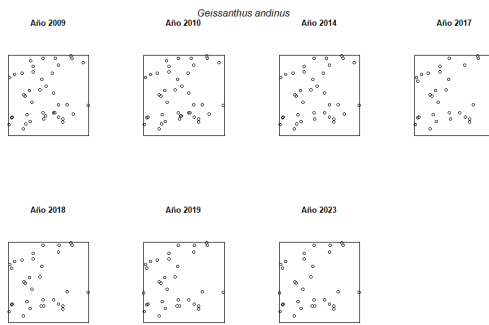


(a) Distribución espacial de los individuos de la especie *Croizatia brevipetiolata*

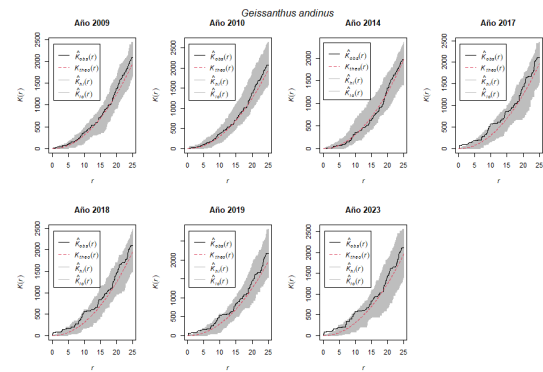


(b) Función K de Ripley para la especie *Croizatia brevipetiolata*

Figura 17: Especie *Croizatia brevipetiolata*. Fuente: Elaboración propia

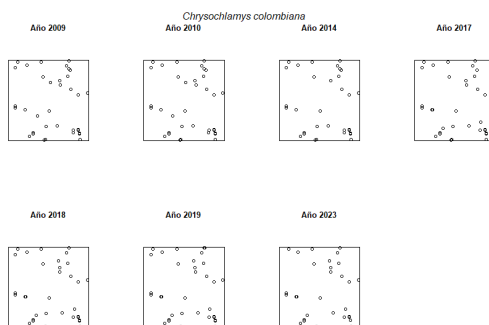


(a) Distribución espacial de los individuos de la especie *Geissanthus andinus*

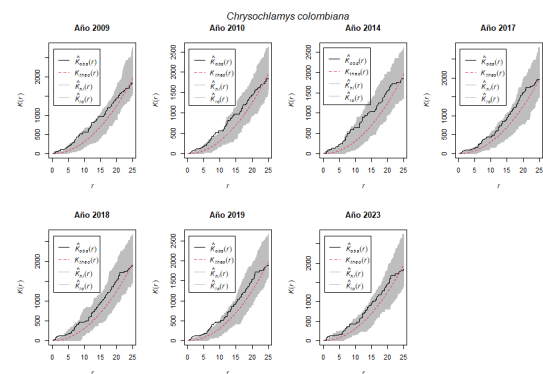


(b) Función K de Ripley para la especie *Geissanthus andinus*

Figura 18: Especie *Geissanthus andinus*. Fuente: Elaboración propia

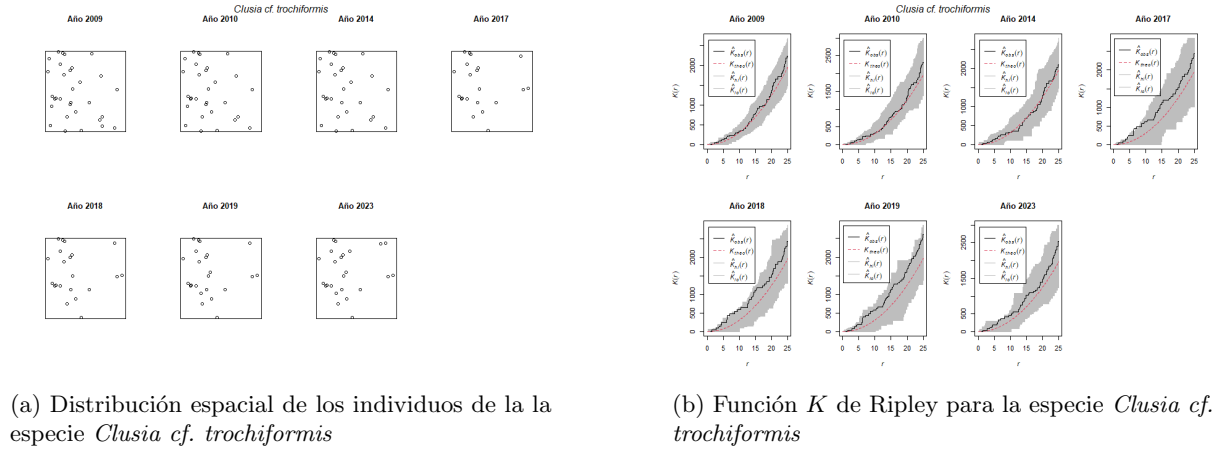
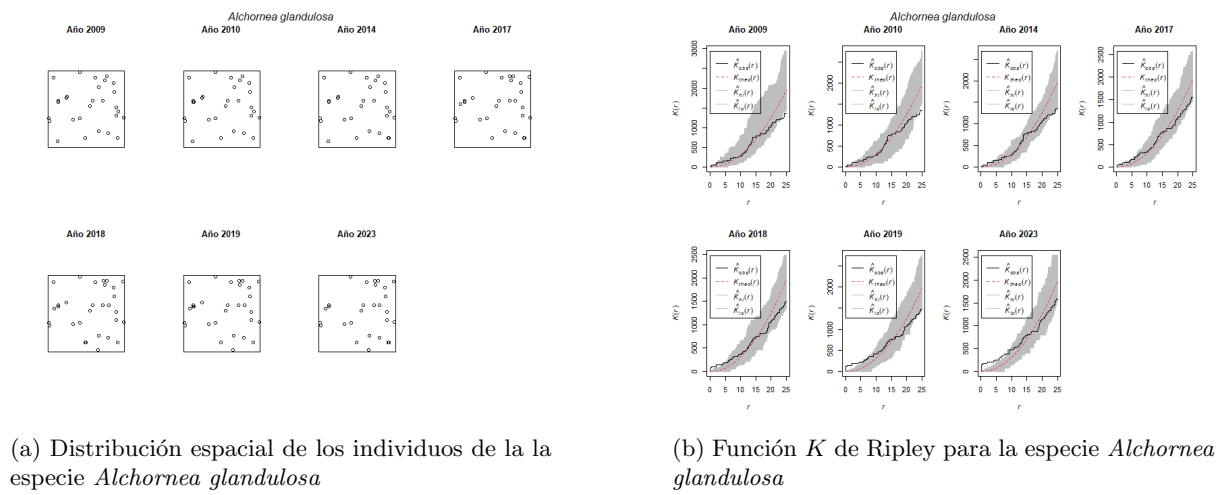
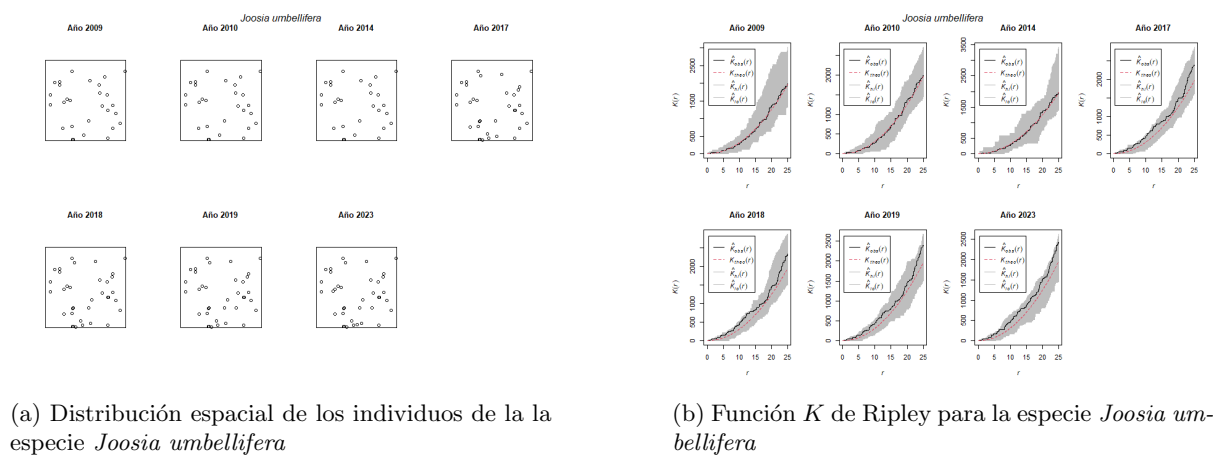


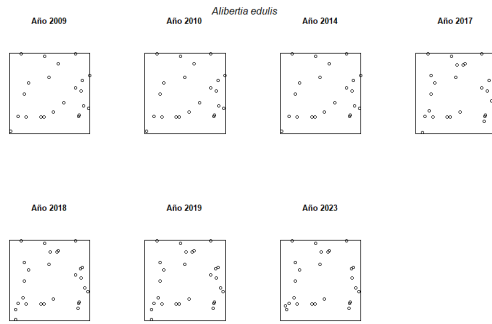
(a) Distribución espacial de los individuos de la especie *Chrysochlamys colombiana*



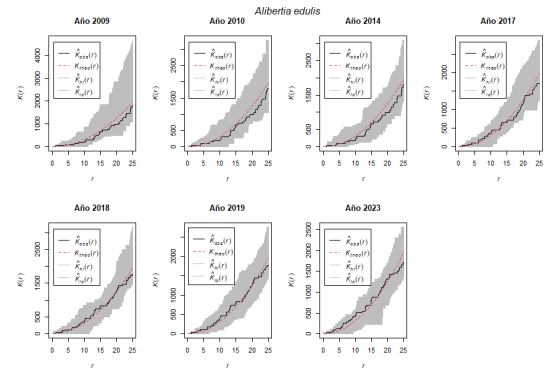
(b) Función K de Ripley para la especie *Chrysochlamys colombiana*

Figura 19: Especie *Chrysochlamys colombiana*. Fuente: Elaboración propia

Figura 20: Especie *Clusia cf. trochiformis*. Fuente: Elaboración propiaFigura 21: Especie *Alchornea glandulosa*. Fuente: Elaboración propiaFigura 22: Especie *Joosia umbellifera*. Fuente: Elaboración propia

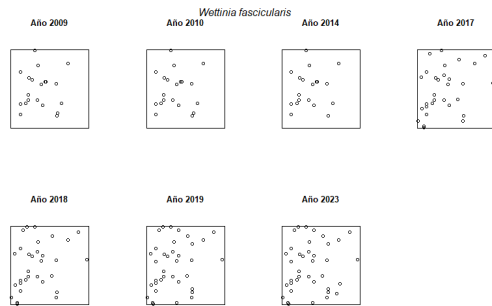


(a) Distribución espacial de los individuos de la especie *Alibertia edulis*

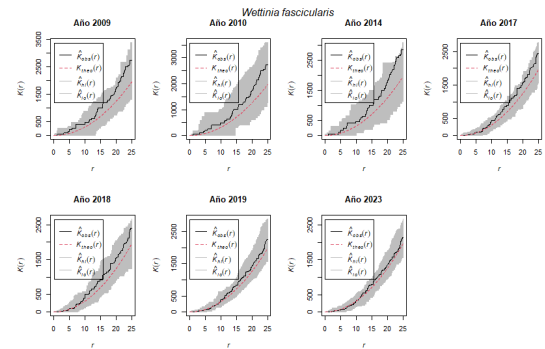


(b) Función K de Ripley para la especie *Alibertia edulis*

Figura 23: Especie *Alibertia edulis*. Fuente: Elaboración propia



(a) Distribución espacial de los individuos de la especie *Wettinia fascicularis*

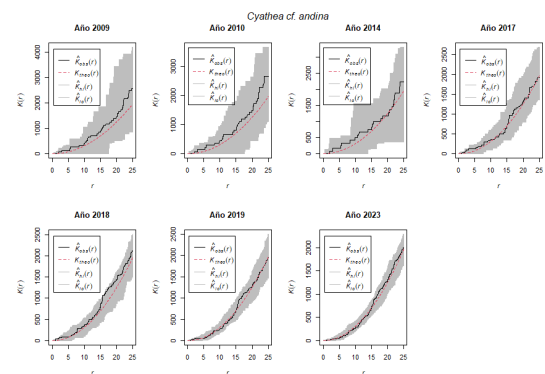


(b) Función K de Ripley para la especie *Wettinia fascicularis*

Figura 24: Especie *Wettinia fascicularis*. Fuente: Elaboración propia



(a) Distribución espacial de los individuos de la especie *Cyathea cf. andina*



(b) Función K de Ripley para la especie *Cyathea cf. andina*

Figura 25: Especie *Cyathea cf. andina*. Fuente: Elaboración propia

B. Anexo B

Figuras espacio-temporales para las diez especies más abundantes.

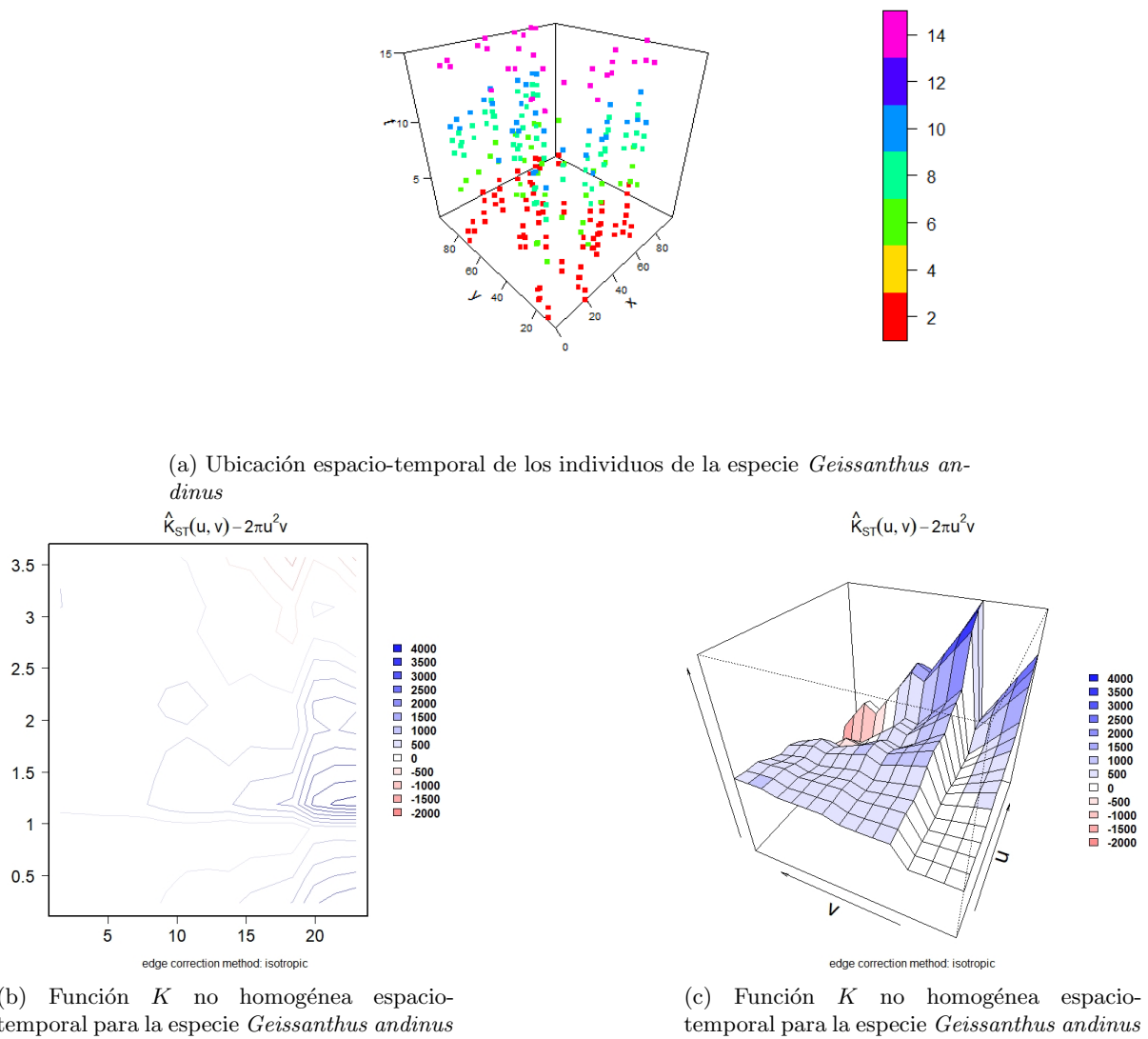
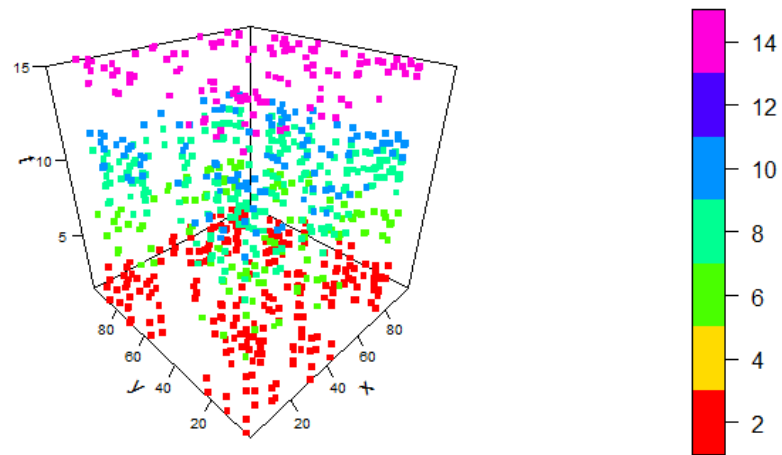
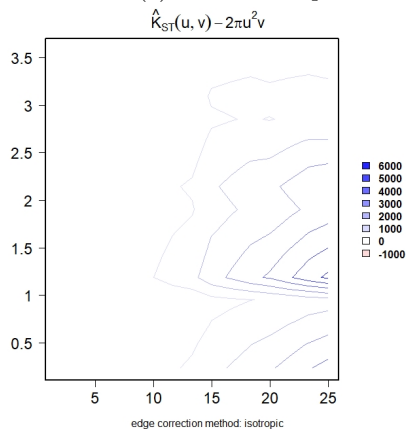


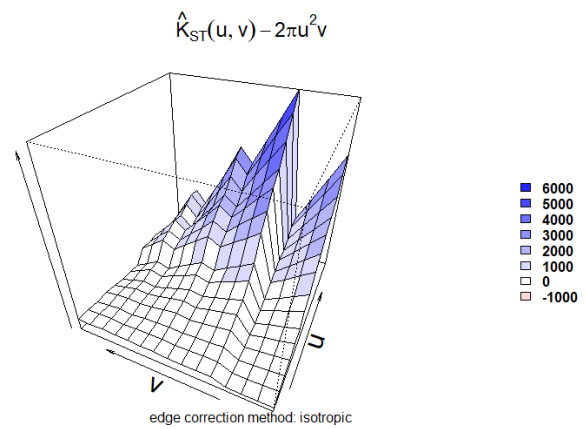
Figura 27: Especie *Geissanthus andinus*. Fuente: Elaboración propia



(a) Ubicación espacio-temporal de los individuos de la especie *Croizatia brevipetiolata*

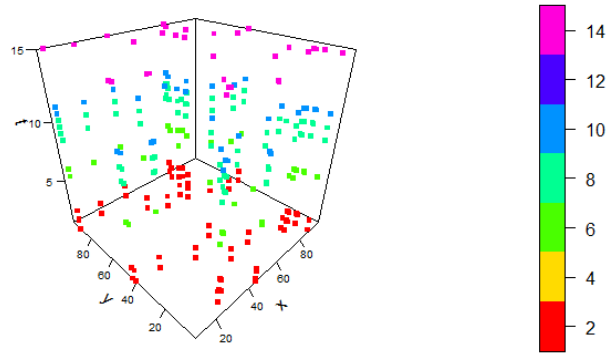


(b) Función K no homogénea espacio-temporal para la especie *Croizatia brevipetiolata*

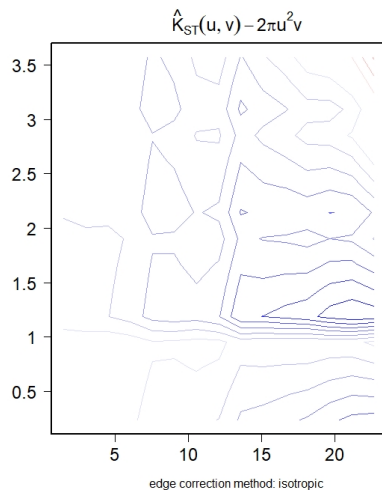


(c) Función K no homogénea espacio-temporal para la especie *Croizatia brevipetiolata*

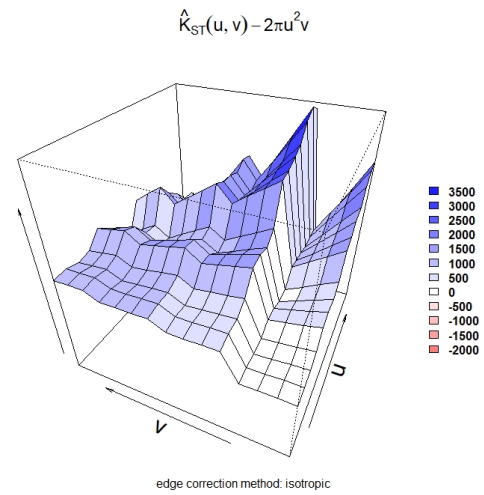
Figura 26: Especie *Croizatia brevipetiolata*. Fuente: Elaboración propia



(a) Ubicación espacio-temporal de los individuos de la especie *Chrysochlamys colombiana*

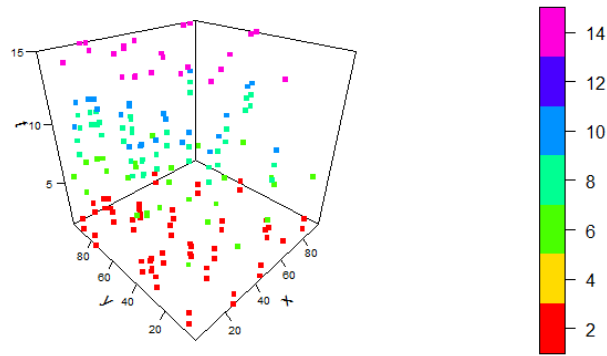


(b) Función K no homogénea espacio-temporal para la especie *Chrysochlamys colombiana*

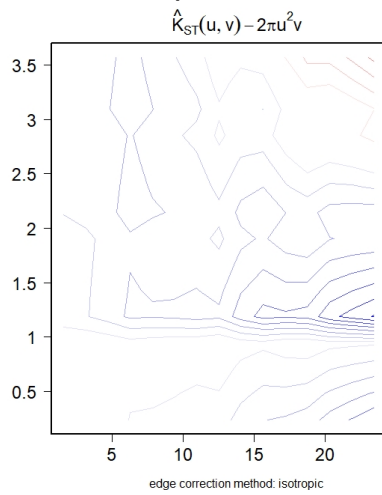


(c) Función K no homogénea espacio-temporal para la especie *Chrysochlamys colombiana*

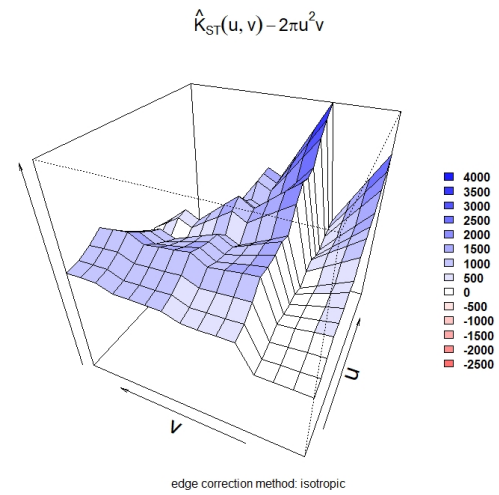
Figura 28: Especie *Chrysochlamys colombiana*. Fuente: Elaboración propia



(a) Ubicación espacio-temporal de los individuos de la especie *Clusia cf. trochiformis*

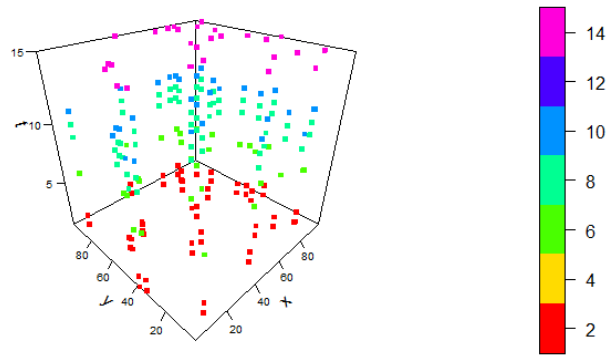


(b) Función K no homogénea espacio-temporal para la especie *Clusia cf. trochiformis*

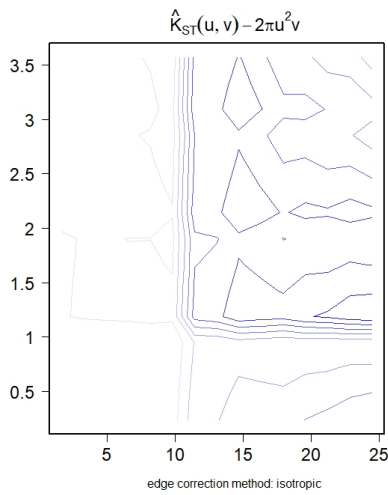


(c) Función K no homogénea espacio-temporal para la especie *Clusia cf. trochiformis*

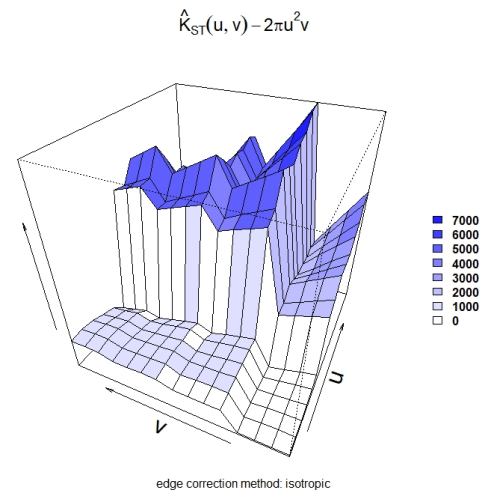
Figura 29: Especie *Clusia cf. trochiformis*. Fuente: Elaboración propia



(a) Ubicación espacio-temporal de los individuos de la especie *Alchornea glandulosa*

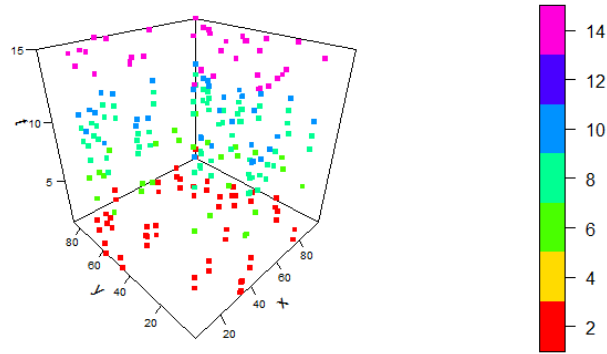
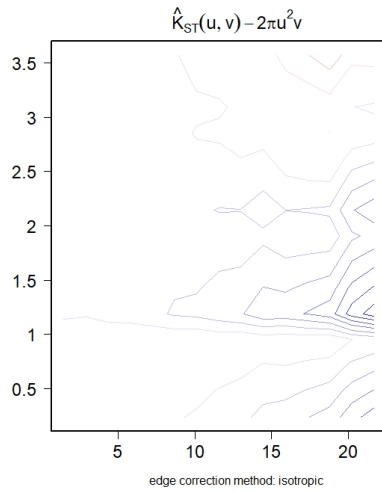
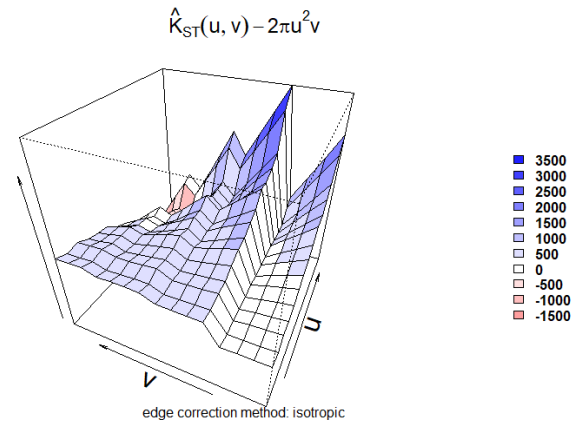


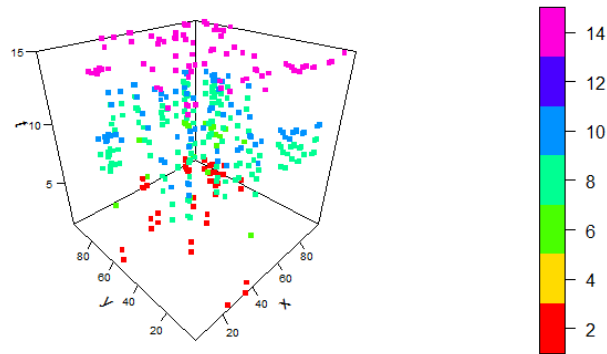
(b) Función K no homogénea espacio-temporal para la especie *Alchornea glandulosa*



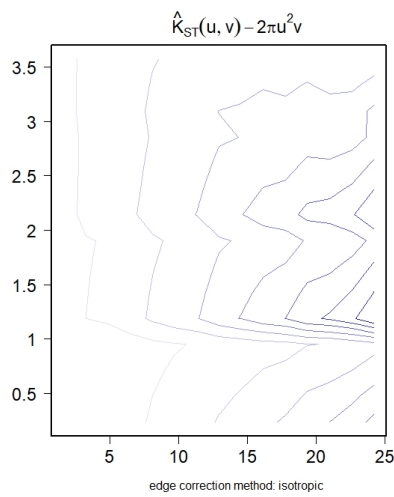
(c) Función K no homogénea espacio-temporal para la especie *Alchornea glandulosa*

Figura 30: Especie *Alchornea glandulosa*. Fuente: Elaboración propia

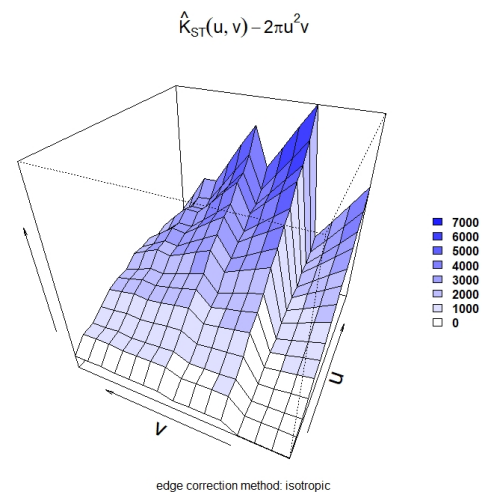
(a) Ubicación espacio-temporal de los individuos de la especie *Joosia umbellifera*(b) Función K no homogénea espacio-temporal para la especie *Joosia umbellifera*(c) Función K no homogénea espacio-temporal para la especie *Joosia umbellifera*Figura 31: Especie *Joosia umbellifera*. Fuente: Elaboración propia



(a) Ubicación espacio-temporal de los individuos de la especie *Croton smithianus*

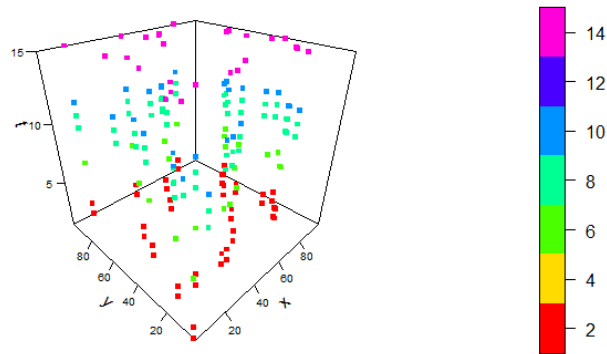
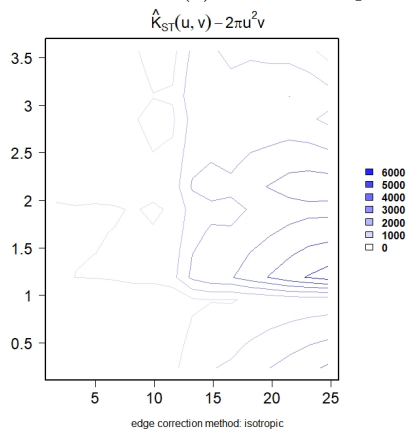
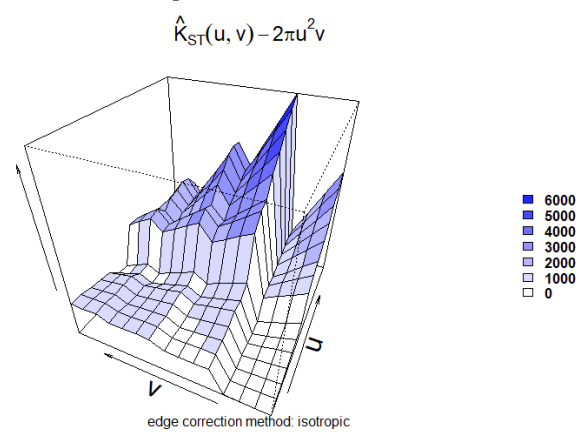


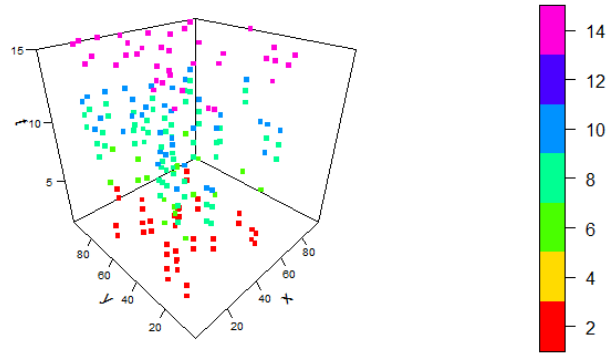
(b) Función K no homogénea espacio-temporal para la especie *Croton smithianus*



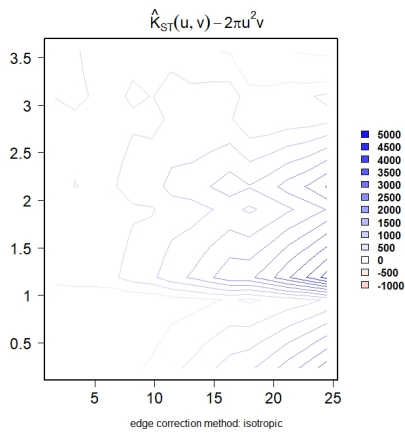
(c) Función K no homogénea espacio-temporal para la especie *Croton smithianus*

Figura 32: Especie *Croton smithianus*. Fuente: Elaboración propia

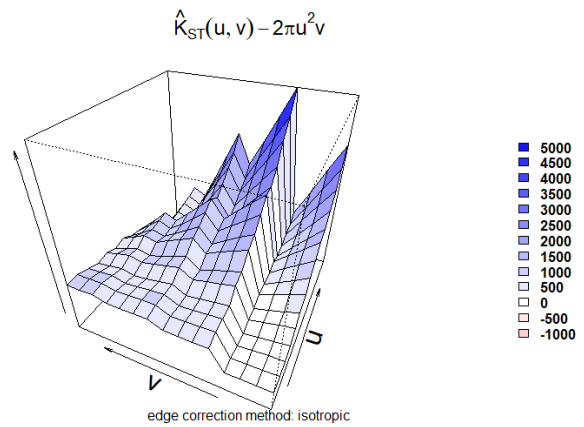
(a) Ubicación espacio-temporal de los individuos de la especie *Alibertia edulis*(b) Función K no homogénea espacio-temporal para la especie *Alibertia edulis*(c) Función K no homogénea espacio-temporal para la especie *Alibertia edulis*Figura 33: Especie *Alibertia edulis*. Fuente: Elaboración propia



(a) Ubicación espacio-temporal de los individuos de la especie *Wettinia fascicularis*

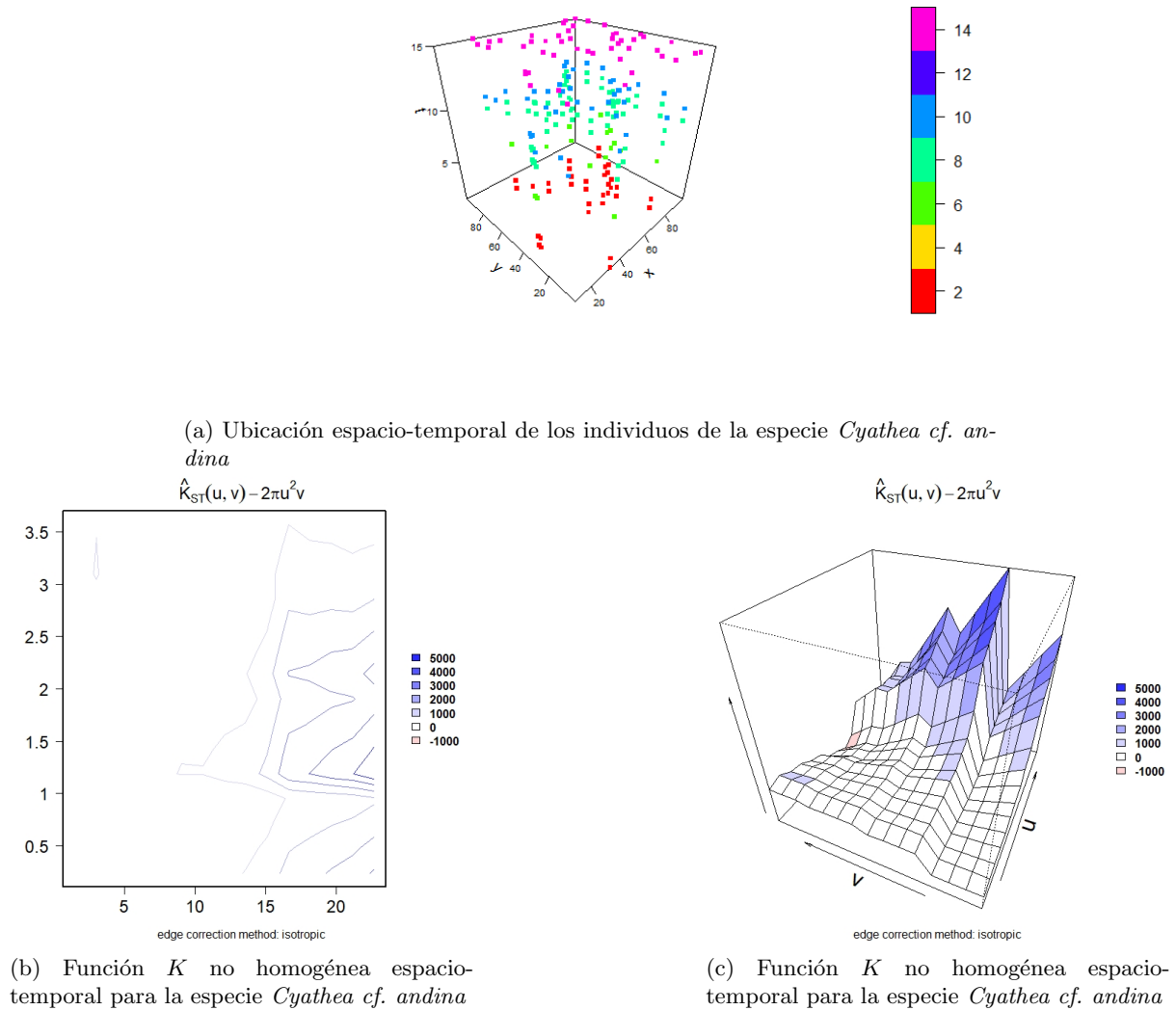


(b) Función K no homogénea espacio-temporal para la especie *Wettinia fascicularis*



(c) Función K no homogénea espacio-temporal para la especie *Wettinia fascicularis*

Figura 34: Especie *Wettinia fascicularis*. Fuente: Elaboración propia

Figura 35: Especie *Cyathea cf. andina*. Fuente: Elaboración propia

C. Anexo C

En el ámbito de los procesos espacio – temporales, existen diversos modelos que permiten describir o predecir su comportamiento. Uno de los más destacados es el proceso de Cox Log- Gaussiano, el cual posibilita la incorporación de efectos fijos y aleatorios para capturar el comportamiento espacio-temporal, en los que la intensidad se descompone multiplicativamente como (Taylor et al., 2013):

$$R(s, t) = \lambda(s)\mu(t) \exp \{ \Upsilon(s, t) \}$$

En donde las componentes fijas espacial y temporal, son definidas por el usuario. La primera es $\lambda : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}_{\geq 0}$, proporcional a la población en riesgo en cada punto en el espacio y escalada, por lo que:

$$\int_x \lambda(s) ds = 1$$

Y la componente temporal fija, $\mu : \mathbb{R}_{\geq 0} \rightarrow \mathbb{R}_{\geq 0}$, está dada por:

$$\mu(t) = \lim_{|\delta t| \rightarrow 0} \frac{E[X_{(W, \delta t)}]}{|\delta t|}$$

De manera que Υ es un proceso Gaussiano continuo en el tiempo y en el espacio.

Con el objetivo de profundizar en el análisis de la relación espacio-temporal, incluyendo los árboles reclutas y el registro de los individuos fallecidos, así como explorar sus interacciones a lo largo del tiempo, se propuso la creación de un modelo basado en un proceso de Cox. Utilizando el paquete Lgcp, se realizaron estimaciones de las componentes fijas espaciales $\lambda(s)$ y temporales $\mu(t)$ (Figura 36).

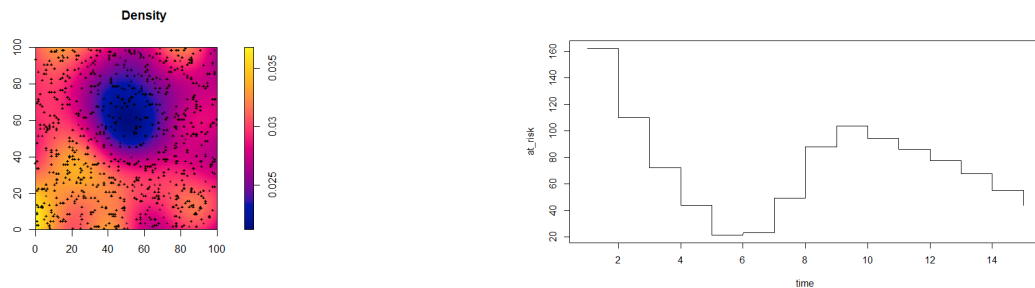
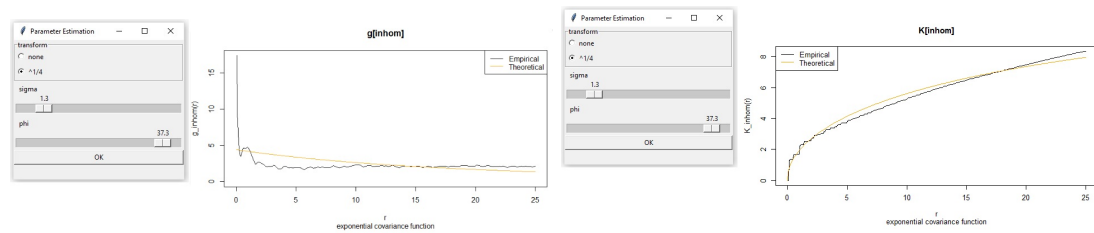


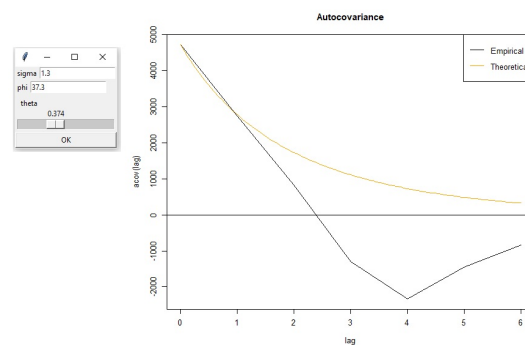
Figura 36: Estimación de las componente $\lambda(s)$ y $\mu(t)$. Fuente: Elaboración propia

Posteriormente, se procedió a estimar los parámetros de covarianza del proceso mediante el método de mínimo contraste, obteniendo valores de $\sigma = 1.3$, $\phi = 37.3$ y $\theta = 0.397$ (Figura 37).

A pesar de lograr estas estimaciones, al intentar realizar predicciones se encontraron obstáculos vinculados con la naturaleza no equitemporal de los censos utilizados como base de datos. Esta dificultad se acentúa por la falta de una secuencia clara y uniforme en los años de muestreo. Ante esta circunstancia, se sugiere enfáticamente continuar con las mediciones en la parcela en futuros periodos de tiempo. Este enfoque no solo permitiría superar las limitaciones actuales, sino que también contribuiría a generar una serie temporal más robusta, con periodos de tiempo constantes, mejorando así la calidad de las predicciones y facilitando la exploración detallada de los modelos de predicción.



(a) Estimación de σ mediante la función de corre- (b) Estimación $\phi = 37.3$ mediante la función K no
lación de pares. Fuente: Elaboración propia homogenea. Fuente: Elaboración propia



(c) Estimación de θ

Figura 37: Estimación de los parámetros de covarianza