

Detección y análisis de claros en bosque altoandino usando vehículos aéreos no tripulados en Concepción, Santander

Gisele Natalia Torres Sanguino, Laura Ximena Baez Tarazona

Trabajo de Grado para Optar al Título de Ingeniero Forestal

Director

Sandra Milena Díaz López

MSc. Manejo, Uso y Conservación del Bosque

Universidad Industrial de Santander

Instituto de Proyección Regional de Educación a Distancia IPRED

Programa Ingeniería Forestal

Bucaramanga, Santander

2026

Dedicatoria

Primeramente, agradezco a Dios por darme la salud, la fortaleza y la sabiduría necesarias para alcanzar esta meta. A mis padres, María Isabel Sanguino Hernández y Pedro Jesús Torres, por su amor, apoyo incondicional y por estar a mi lado, especialmente en los momentos en que más lo necesitaba, brindándome ánimo, confianza y enseñanzas fundamentales a lo largo de este proceso. A mis hermanos, por su respaldo, comprensión y apoyo constante.

A mi pareja, por su motivación constante, sus palabras de aliento, su comprensión y por creer en mí en cada etapa de este camino.

Finalmente, me agradezco a mí misma por nunca rendirme a pesar de cada obstáculo, por la constancia, el esfuerzo y por convertirme en mi mayor motivación para alcanzar este logro. Agradezco también a mi compañera Laura Ximena Báez Tarazona por su apoyo, colaboración y por formar parte de este proceso académico, contribuyendo a la culminación de este trabajo.

Gisele Natalia Torres Sanguino

A mi madre, Tana Judith, por ser el pilar más importante de mi vida, por sus consejos y valores, y por demostrarme, con su ejemplo, de lo que soy capaz. A mi padre, Luis Ernesto, por su apoyo incondicional y sus palabras de motivación, y a mi hermano, Diego Ferney, quien con su alegría se encarga día a día de sacarme una sonrisa. A ellos, porque se han convertido en mi mayor motivación para seguir adelante, y porque todo lo que soy se lo debo a su amor y sacrificio.

A mi compañera Gisele Natalia por su esfuerzo, y compromiso, que hicieron posible la culminación de este proceso académico. A mis amigos, compañeros y a todas las personas que hicieron parte de mi crecimiento personal y profesional, el cual ha sido de gran valor para mi vida.

Laura Ximena Baez Tarazona

Agradecimientos

Primeramente, agradecemos a Dios por darnos la vida y permitirnos culminar este proceso académico, por darnos fortaleza necesaria para no rendirnos y guiarnos en este camino de crecimiento personal y profesional.

A nuestros padres y hermanos, por acompañarnos día a día, brindándonos su apoyo incondicional, su amor y sus palabras de aliento, los cuales fueron fundamentales para mantenernos firmes y no desfallecer en este proceso.

A la Universidad Industrial de Santander, sede Málaga, por contribuir de manera significativa en nuestra formación académica, brindándonos los conocimientos y herramientas necesarias para crecer como profesional y persona. A nuestra directora, Sandra Milena Díaz López, por su orientación y acompañamiento a lo largo del desarrollo del proyecto, así como al profesor Diego Suescún por su apoyo en la identificación de las muestras botánicas. Extendemos también nuestro agradecimiento a los demás profesores que hicieron parte de este proceso formativo, quienes con sus conocimientos contribuyeron que fueron fundamentales para la realización de este trabajo.

De manera especial, agradecemos a don Fabio Otero y su familia, por acogernos con tanta calidez en su hogar y permitirnos realizar este estudio en sus predios. Su amabilidad y sencillez hicieron que este proceso se desarrollara en un ambiente de confianza y cercanía, haciéndonos sentir como en casa.

Tabla de Contenido

	Pág.
Introducción	11
1. Objetivos	14
1.1 Objetivo general	14
2. Marco teórico	15
2.1 Bosque altoandino	15
2.2 Dinámica de claros	16
2.3 Teledecepción	17
2.4 Vehículos aéreos no tripulados (VANTS)	18
2.5 Regeneración natural del bosque	18
2.6 Fotografías hemisféricas	19
2.7 Apertura del dosel	19
2.8 Índice de área foliar (LAI)	20
2.9 Transmisión de luz	20
3. Metodología	20
3.1 Área de estudio	20
3.2 Adquisición de imágenes	22
3.3 Comparación de imágenes	23
3.4 Diseño experimental y establecimiento de parcelas	23
3.5 Identificación taxonómica de los individuos	25
3.6 Luz solar en los claros del bosque	25
3.7 Modelos estadísticos	26

4. Resultados	28
4.1 Cambios temporales y espaciales en los claros	28
4.1.1 Delimitación espacial de los claros	28
4.1.2 Características de claros muestreados	31
4.1.3 Clasificación por cambios de tamaño del área	31
4.2 Relación entre características de claros y regeneración natural	33
4.2.1 Parámetros estructurales	33
4.2.2 Abundancia de regeneración según tamaño y dinámica de claros	36
4.2.3 Densidad de regeneración en claros forestales	36
4.2.4 Riqueza de especies en función de atributos de claros	37
4.2.5 Abundancia vs diferencia de área	38
4.2.6 Variables de luz	39
4.2.7 Efecto de apertura del dosel y hora sobre abundancia por parcela	40
4.2.8 Influencia del LAI y hora unificada en abundancia	41
4.2.9 Relación entre transmisión de radiación y abundancia	42
4.2.10 Relación entre la abundancia de regeneración natural y variables de luz	42
5. Discusión	44
6. Conclusiones	49
7. Recomendaciones	50
Referencias Bibliográficas	52
Apéndices	61

Lista de Tablas

	Pág.
Tabla 1 <i>Categorías de regeneración natural utilizadas para el trabajo de investigación.</i>	24
Tabla 2 <i>Fórmulas para el cálculo de los parámetros estructurales de la vegetación aplicados.</i>	25
Tabla 3 <i>Variables respuesta y tipo de análisis</i>	26
Tabla 4 <i>Parámetros estructurales de la regeneración natural de los claros estudiados</i>	34

Lista de Figuras

	Pág.
Figura 1 <i>Mapa área de estudio</i>	22
Figura 2 <i>Mapa de delimitación de los claros del año 2023</i>	29
Figura 3 <i>Mapa de delimitación de los claros del año 2024</i>	30
Figura 4 <i>Claros en expansión y en contracción</i>	33
Figura 5 <i>Riqueza de especies por tamaño del claro</i>	38
Figura 6 <i>Abundancia en función de la diferencia de áreas</i>	39
Figura 7 <i>Correlación Spearman de las variables de luz</i>	40
Figura 8 <i>Relación entre la abundancia y variables de luz</i>	43

Lista de Apéndices

	pág.
Apéndice A <i>Toma de datos en campo</i>	61
Apéndice B <i>Recolección de muestras botánicas para su respectiva identificación y secado</i>	62
Apéndice C <i>Fotografías hemisféricas</i>	63
Apéndice D <i>Procesamiento de imágenes en el software Gap Light Analyzer</i>	65
Apéndice E <i>Scrip de R studio del modelo de abundancia de regeneración</i>	66
Apéndice F <i>Scrip de R studio del modelo de densidad de regeneración</i>	66
Apéndice G <i>Scrip de R studio del modelo de riqueza de especies</i>	67
Apéndice H <i>Scrip de R studio del modelo abundancia vs diferencia de área</i>	67
Apéndice I <i>Scrip de R studio del modelo % Apertura del dosel</i>	68
Apéndice J <i>Scrip de R studio del modelo de LAI</i>	68
Apéndice K <i>Scrip de R studio del modelo de transmisión de radiación</i>	69
Apéndice L <i>Datos categóricos y espaciales de las parcelas y los claros muestreados</i>	69
Apéndice M <i>Clasificación de los claros según cambio de área entre años 2023 y 2024</i>	71

Resumen

Título: Detección y análisis de claros en bosque altoandino usando vehículos aéreos no tripulados en Concepción, Santander*

Autor: Gisele Natalia Torres Sanguino, Laura Ximena Baez Tarazona**

Palabras Clave: análisis multitemporal, fotogrametría aérea, fotografías hemisféricas, regeneración natural, variables de luminosidad.

Descripción: Los bosques altoandinos son ecosistemas de alta biodiversidad y gran fragilidad frente a perturbaciones naturales y antrópicas, por lo que el análisis de los claros constituye un indicador clave para comprender su estructura, funcionamiento y capacidad de recuperación. Para ello, se emplearon vehículos aéreos no tripulados (VANTS) equipados con cámaras RGB, a partir de imágenes aéreas capturadas en 2023 y 2024. Las imágenes fueron procesadas y analizadas en el software ArcGIS, permitiendo la delimitación manual y la comparación multitemporal de los claros del dosel. Se identificaron 274 claros en 2023 y 302 en 2024. Con base en el cambio de área entre ambos periodos, los claros se clasificaron en expansión, contracción y nuevos, evidenciándose una dinámica heterogénea del dosel, con una ligera predominancia de claros en expansión sobre aquellos en contracción. Los claros del año 2024 fueron clasificados en pequeños, medianos y grandes mediante percentiles de área, y a partir de esta categorización se establecieron 65 parcelas de muestreo para evaluar la regeneración natural. En cada parcela se registraron plántulas y brinzales, calculándose parámetros estructurales como abundancia, densidad, frecuencia e índice de valor de importancia. Se contabilizaron 624 individuos de regeneración, predominando la categoría brinzal, la cual presentó los mayores valores de densidad y frecuencia. La disponibilidad de luz en los claros se estimó mediante fotografías hemisféricas con el software Gap Light Analyzer, calculando variables como apertura del dosel, índice de área foliar y transmisión de radiación solar en diferentes horas del día. La relación entre el tamaño y la dinámica de los claros, la regeneración natural y las variables de luz se analizó mediante modelos lineales generalizados mixtos. Los resultados no evidenciaron efectos estadísticamente significativos del tamaño o la dinámica del claro sobre la abundancia, densidad y riqueza, aunque se identificó una alta variabilidad espacial, sugiriendo la influencia de factores locales en los procesos de regeneración.

* Trabajo de grado

** Instituto de Proyección Regional y Educación a Distancia IPRED. Programa de Ingeniería Forestal. Director: Sandra Milena Díaz López MSc. Manejo, Uso y Conservación del Bosque

Abstract

Title: Detection and analysis of gaps in high Andean forests using unmanned aerial vehicles in Concepción, Santander*

Author(s): Gisele Natalia Torres Sanguino, Laura Ximena Baez Tarazona**

Key Words: aerial photogrammetry, hemispheric photographs, light variables, natural regeneration, multitemporal analysis

Description: High Andean forests are ecosystems of high biodiversity and great fragility in the face of natural and anthropogenic disturbances. Therefore, the analysis of canopy gaps is a key indicator for understanding their structure, function, and recovery capacity. For this purpose, unmanned aerial vehicles (UAVs) equipped with RGB cameras were used, capturing aerial images in 2023 and 2024. The images were processed and analyzed using ArcGIS software, allowing for manual delineation and multi-temporal comparison of canopy gaps. A total of 274 gaps were identified in 2023 and 302 in 2024. Based on the change in area between the two periods, the gaps were classified as expanding, contracting, and new, revealing a heterogeneous canopy dynamic, with a slight predominance of expanding gaps over contracting ones. The gaps from 2024 were classified as small, medium, and large using area percentiles, and based on this categorization, 65 sampling plots were established to assess natural regeneration. Seedlings and saplings were recorded in each plot, and structural parameters such as abundance, density, frequency, and importance value index were calculated. A total of 624 regenerating individuals were counted, with saplings predominating and exhibiting the highest density and frequency values. Light availability in the gaps was estimated using hemispherical photographs with Gap Light Analyzer software, calculating variables such as canopy opening, leaf area index, and solar radiation transmission at different times of day. The relationship between gap size and dynamics, natural regeneration, and light variables was analyzed using generalized linear mixed models. The results did not show statistically significant effects of gap size or dynamics on abundance, density and richness, although high spatial variability was identified, suggesting the influence of local factors on regeneration processes.

* Degree Work

**Institute for Regional Outreach and Distance Education (IPRED). Forestry Engineering Program. Director: Sandra Milena Díaz López, MSc. Forest Management, Use, and Conservation.

Introducción

Los bosques altoandinos son ecosistemas que albergan alta biodiversidad en Colombia, son el hábitat de muchas especies y cumplen numerosas funciones como la regulación hídrica y la captura de carbono (Abud & Torres, 2016). Estos ecosistemas tienen un rango de altitud que va desde los 2400 hasta 3400 m s. n. m. (Cortés et al., 2020). En el contexto regional, estimaciones recientes sobre la cobertura de bosques andinos y montanos en los Andes tropicales indican que Colombia concentra aproximadamente 120.572 km² de bosques andinos, mientras que Perú alberga cerca de 139.739 km², Bolivia 84.992 km² y Ecuador 57.451 km², lo que evidencia que Colombia y Perú concentran las mayores extensiones absolutas de este tipo de bosque en la región andina (Christmann et al., 2023). A pesar de la alta importancia de los bosques andinos, las actividades humanas están deteriorando tanto su estructura como su función (Abud & Torres, 2016).

En Colombia, el bosque altoandino ha sido uno de los ecosistemas más afectados por procesos de colonización y presenta tasas significativas de deforestación (Velasco-Linares & Vargas, 2008). Desde el año 1800, se ha documentado una transformación superior al 93% en el bosque altoandino colombiano (Rangel, 2000), atribuida principalmente al consumo de leña, la alta densidad poblacional y la presión sobre la tierra derivada de actividades agrícolas, ganaderas e industriales, como la tala de madera y las quemadas para preparar el terreno para cultivos (Alvear et al., 2010). Estas prácticas han reducido la cobertura vegetal, alterando la estructura y la complejidad del ecosistema, así como las funciones que cumple (Rangel, 2000). Por estas razones, los bosques altoandinos son considerados uno de los ecosistemas más vulnerables (Velasco-Linares & Vargas, 2008).

Dentro de este contexto, la formación de los claros en el dosel forestal es el indicador clave de la intervención humana y procesos naturales, como la caída de árboles (Rincón & Mosquera, 2013). Un claro se define como un espacio en el suelo forestal que está expuesto directamente a la luz, consecuencia de la apertura del dosel por la caída de uno o varios árboles (Gutiérrez & Díaz-Hormazábal, 2019). Estos claros modifican las condiciones microambientales del sotobosque, influyendo en factores como la radiación solar, la disponibilidad hídrica y los nutrientes del suelo, y juegan un papel fundamental en la estructura y dinámica de las comunidades ecológicas (Burton et al., 2021). Sus características espaciales, tales como tamaño, forma, distribución y orientación geográfica, determinan la magnitud de estas modificaciones (Chen et al., 2023).

La identificación precisa y efectiva de los claros del dosel es fundamental para comprender la regeneración de especies y la dinámica de las comunidades en los bosques altoandinos (Gutiérrez & Díaz-Hormazábal, 2019). En este sentido, los vehículos aéreos no tripulados (VANTS), equipados con cámaras RGB, se presentan como alternativa económica para la detección de claros. Sin embargo, los métodos basados en información espectral, textural y estructural derivada de imágenes RGB han mostrado limitaciones en bosques con alta diversidad y terrenos complejos debido a la variabilidad espectral y el sombreado (Chen et al., 2023).

Este proyecto de investigación tiene como objetivo analizar los cambios que ocurren en los claros del bosque altoandino durante un intervalo anual y evaluar la pertinencia de integrar tecnologías como los VANTS para mejorar su monitoreo y estudio. La escasez de trabajos previos en esta área ha limitado la comprensión de la dinámica temporal de los claros y la implementación efectiva de tecnologías avanzadas. Al enfocar el estudio en la Reserva Natural La Llanada, la cual alberga bosques altoandinos dominados por *Quercus humboldtii* Bonpl., se espera generar información fundamental sobre la variación espacial y temporal de los claros, así como valorar la

utilidad de imágenes obtenidas con un año de diferencia. Esta aproximación innovadora contribuirá a profundizar el conocimiento sobre la regeneración y gestión del bosque altoandino, facilitando una toma de decisiones adaptada a las necesidades de la región.

1. Objetivos

1.1 Objetivo general

Identificar la presencia de claros y sus cambios en el bosque altoandino mediante el uso de vehículos aéreos no tripulados.

1.2 Objetivos específicos

Evaluar los cambios temporales en los claros del bosque altoandino a través del análisis comparativo de imágenes capturadas en dos periodos de tiempo.

Determinar la relación entre los claros y las características de regeneración natural que estos presentan.

Observar las horas de luz solar en los claros del bosque y su influencia en la regeneración natural.

2. Marco teórico

2.1 Bosque altoandino

La región andina de Colombia ha contribuido significativamente al crecimiento económico y la riqueza cultural del país, lo que ha generado un aumento significativo en la población, sin embargo, ha sido acompañado de una falta evidente de planificación y la degradación de sus ecosistemas naturales (Franco et al., 2023). Según el Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales IDEAM menciona que los Andes de Colombia se encuentran entre los más diversos del mundo, con una amplia gama de ecosistemas, integrado por bosques alto andinos con un amplio rango de elevación; que se encuentran entre los 3000 y 3500 m s. n. m. (IDEAM & MinAmbiente, 2002). Estos bosques incluyen bosques de robledal, bosques altoandinos y matorrales altoandinos (Cortés et al., 2020).

Los bosques altoandinos son ecosistemas montañosos que protegen una amplia biodiversidad en Colombia, albergando a muchas especies y cumpliendo funciones importantes (León et al., 2014). Aunque se desarrollan en terrenos empinados, la presencia de una cobertura vegetal continua y un mantillo bien formado protege el suelo, amortiguando el impacto de la lluvia, reduciendo la escorrentía superficial y limitando la pérdida de nutrientes, lo que disminuye su vulnerabilidad a la erosión (Suescún et al., 2016). Además, su rápida disminución se debe al crecimiento de la población, la deforestación, la degradación del suelo y la conversión de tierras para la ganadería, la minería y otros usos, así como al cambio climático (Cortés et al., 2020).

Los robledales constituyen una de las formaciones más representativas del bosque altoandino en Colombia y está compuesto por la especie *Quercus humboldtii* Bonpl; esta especie suele determinar la estructura y la composición de estos ecosistemas (Avella & Rangel, 2016). Estos bosques tienen un dosel relativamente cerrado y una estructura compleja, lo que afecta la

disponibilidad de luz y la regeneración natural (Avella & Rangel, 2016). Sin embargo, la tala, el desarrollo agropecuario y la fragmentación del paisaje han causado una transformación dramática de los robledales, disminuyendo su tamaño y modificando sus procesos ecológicos naturales (Cortés et al., 2020).

2.2 Dinámica de claros

El ciclo del crecimiento forestal termina con la caída de los árboles, que producen claros en el dosel del bosque (Muscolo et al., 2014). Los claros forestales, que se forman por perturbaciones de pequeña escala que a menudo ocurren en las comunidades forestales, son la forma de perturbación más predominante en muchos tipos de bosques en todo el mundo y juegan un papel importante en la regeneración forestal, la conservación de la diversidad vegetal, el ciclo de nutrientes y la sucesión forestal (Tian et al., 2024).

Estos se pueden desarrollar de varias maneras, por perturbaciones naturales (como vientos o rayos), mortalidad de árboles de fondo causada por factores ambientales específicos (como el estrés relacionado con el agua o la fertilidad del suelo) o fuentes antropogénicas (como la tala, los incendios y los efectos de borde) (Dalagnol et al., 2021). Los claros brindan un ambiente con diferentes niveles de recursos que el dosel circundante, con mayores niveles de luz que brindan sitios de colonización para especies intolerantes a la sombra (Schnitzer & Carson, 2001). La regeneración de especies pioneras y primarias producen manchas en este bosque que difieren notablemente en la dinámica de la población arbórea, la composición de especies y la tasa de crecimiento (Winstanley et al., 2024).

Los claros por la caída de árboles en los bosques altoandinos ofrecen oportunidades distintas para el reclutamiento de especies arbóreas (González et al., 2015). Debido a la liberación de la regeneración avanzada de los árboles tolerantes a la sombra y la proliferación vigorosa, las

especies tienen oportunidades limitadas de reclutarse incluso en grandes claros del dosel (Chao et al., 2022). La formación de claros de dosel ha sido ampliamente reconocida como un proceso importante en varios ecosistemas forestales; sin embargo, en comparación con los bosques tropicales y los bosques templados del hemisferio norte, todavía hay una notable cantidad de estudios realizados para los bosques templados del hemisferio sur (González et al., 2015).

2.3 Teledetección

La expresión inglesa Remote Sensing, traducida al español como “teledetección”, comenzó a usarse a principios de la década de 1960 para referirse a cualquier método de observación remota de la superficie terrestre (Lozano, 2021). La definición se amplió posteriormente por la Organización de las Naciones Unidas a “(...) la detección de la superficie terrestre desde el espacio mediante el uso de las propiedades de las ondas electromagnéticas emitidas, reflejadas o difractadas por los objetos detectados, para el propósito de mejorar el manejo de los recursos naturales, el uso del terreno y la protección del ambiente” (Castillo, 2014).

Por otro lado, nuevas aplicaciones se han desarrollado e implementado continuamente desde finales de los 90s; como resultado, los sensores remotos se han convertido en una herramienta vital en una variedad de áreas de la ciencia, el gobierno, las empresas y la industria privada (Zeferino et al., 2020). Además, el desarrollo y la adopción generalizada de sistemas de geovisualización fáciles de usar, como Google Maps y Google Earth, junto con otros servicios de imágenes web, es otro factor que contribuye a la creciente aceptación de la detección remota entre los usuarios finales (Lozano, 2021). A partir de la firma espectral de cada objeto en la imagen, la clasificación óptica de imágenes convierte los datos espectrales en información temática; sin embargo, las características intrínsecas de los objetivos y las características de las imágenes utilizadas tienen un impacto en la separabilidad espectral (Zeferino et al., 2020).

2.4 Vehículos aéreos no tripulados (VANTS)

Los vehículos aéreos no tripulados (VANTS) o drones son avances tecnológicos utilizados en la investigación y el desarrollo científico para crear fotografías de alta resolución y modelos digitales de las características del terreno (Veneros et al., 2020). Los VANTS ofrecen imágenes de alta resolución en tiempo real a muy bajo costo y permiten el acceso a áreas geográficas complicadas a baja altura (Ojeda-Bustamante et al., 2017).

Los drones brindan la posibilidad de realizar una medición precisa y no invasiva de las diversas características de los árboles en el campo forestal (Hernández et al., 2023). Por ejemplo, Torresan et al. (2017) señalan que algunas de estas aplicaciones incluyen estimar información dasométrica o clasificar especies de árboles. Por otro lado, se puede utilizar para la investigación de patrones espaciales y claros en el dosel (Liu et al., 2020). Los VANTS suelen tener sistemas de geolocalización por satélite como el Sistema de Posicionamiento Global (GPS), que permite conocer su posición y monitorear su estabilidad; los sensores utilizados en los VANTS son cruciales para la captura de imágenes de alta resolución (Veneros et al., 2020).

2.5 Regeneración natural del bosque

La regeneración natural del bosque es un proceso ecológico constante que facilita la autorrecuperación de los ecosistemas forestales a través del crecimiento y la formación de vegetación con semillas, brotes o raíces remanentes; para restaurar la biodiversidad, la estructura y la funcionalidad del ecosistema, es esencial (Aguirre Mendoza et al., 2024). Según Delgado & Ferro (2024), este proceso es afectado por elementos de origen natural o humano, así como por factores climáticos y del suelo. Prácticas como la regeneración natural asistida han probado ser eficaces para restaurar bosques secundarios y deteriorados, lo que contribuye a preservar las especies madre y aumentar la fertilidad del suelo (FMNR Hub, 2024). La regeneración natural

desempeña un papel fundamental en el cumplimiento de los objetivos de restauración ecológica y conservación a nivel global, generando impactos positivos en los servicios ecosistémicos y en el bienestar humano (Williams et al., 2024).

2.6 Fotografías hemisféricas

Las fotografías del dosel y la cortina de vegetación visible con lentes ojo de pez que apunten hacia el cielo se llama fotografía hemisférica o fotografía de dosel; esta metodología facilita la estimación de parámetros en los ecosistemas forestales, como son el índice de área foliar, la apertura del dosel y la transmisión de radiación solar (Rich, 1990). Se ha acogido la metodología de forma extensa debido a su eficacia y a la abundancia de información que proporciona, con adecuaciones recientes fundamentadas en la digitalización y automatización del estudio de imágenes (Mauro-Díaz et al., 2014). Según Hederová et al. (2023), la fotografía hemisférica es un instrumento útil para hacer seguimiento de la estructura del dosel y cómo se relaciona con los procesos de regeneración natural en los bosques.

2.7 Apertura del dosel

La apertura del dosel (canopy openness) es un elemento estructural esencial que muestra la fracción del cielo que se puede ver desde el suelo bajo el bosque, lo cual define cuánta luz ingresa al estrato inferior (Rich, 1990). Para comprender procesos fotosintéticos, microclimas locales y el éxito de la regeneración natural, esta variable es fundamental (Díaz, 2023). La apertura del dosel se mide a través de fotografías hemisféricas, que posibilitan la cuantificación de los claros del dosel y su distribución angular (Mauro-Díaz et al., 2014). La interpretación ecológica y la precisión de esta variable han mejorado recientemente gracias a los métodos digitales de procesamiento de imágenes (Díaz, 2023).

2.8 Índice de área foliar (LAI)

El Índice de Área Foliar (IAF), es un parámetro estructural conocido como Leaf Area Index “LAI” (por sus siglas en inglés) y se define como la relación entre el área total de hojas y la superficie del suelo que cubren. Este índice es utilizado para describir el estado y el funcionamiento del dosel vegetal. El IAF posee una relación directa con la interceptación de radiación solar, la fotosíntesis, la transpiración y el balance hídrico y es utilizado comúnmente para evaluar la productividad y estructura de ecosistemas forestales (Valverde & Arias, 2020). El IAF puede estimarse de manera directa, que emplean la medición física del área del foliar, o de manera indirecta, que utilizan sensores ópticos y modelos matemáticos a partir de la transmisión o reflectancia de la luz en el dosel (dos Santos et al., 2022).

2.9 Transmisión de luz

La transmisión de luz es el proceso por el cual la radiación solar atraviesa el dosel forestal y llega al sotobosque. Esta transmisión depende de factores estructurales del bosque, como la densidad foliar, la apertura del dosel y la composición de especies (Williams et al., 2025). La cantidad y calidad de luz que llega al estrato inferior influye en la fotosíntesis, la regeneración de plantas jóvenes y la dinámica general del ecosistema (Jin et al., 2024). Por ello, entender cómo se transmite la luz en un bosque permite evaluar la disponibilidad de recursos lumínicos, la heterogeneidad ambiental y la sostenibilidad de la regeneración natural.

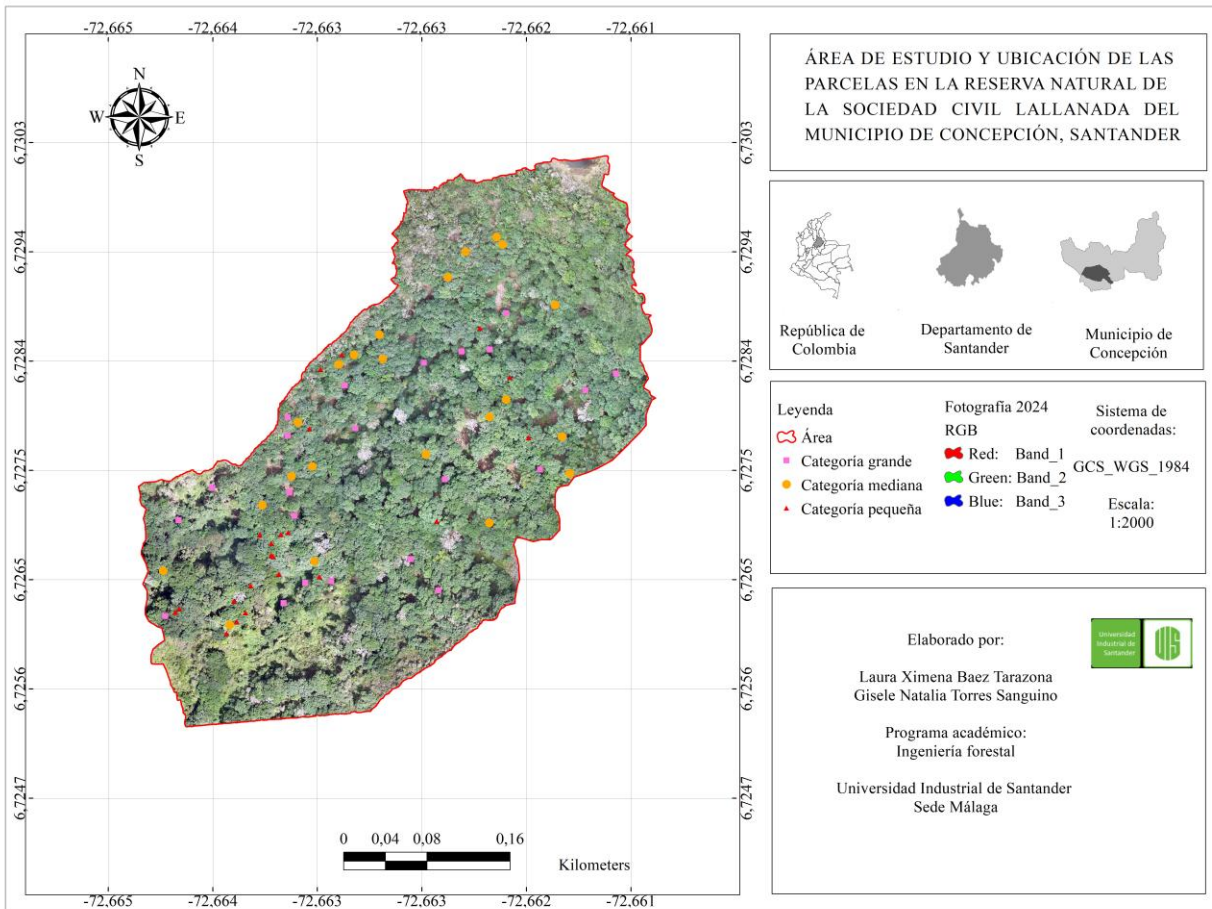
3. Metodología

3.1 Área de estudio

La Reserva de la Sociedad Civil La Llanada se sitúa en el páramo Almorzadero y fue designada por el registro único nacional de áreas protegidas (RUNAP) en 2015 mediante la Resolución 209. El área de estudio del presente proyecto comprende 15,56 ha dentro de esta

reserva, situada en la vereda Junín, a 7 km de la cabecera municipal de Concepción, Santander (Resolución 209, 2015). El terreno de esta reserva es montañoso con inclinaciones superiores a 40 grados, y el suelo es humífero, lo que le permite almacenar una gran cantidad de agua. Esto se debe a que las bajas temperaturas y la alta humedad relativa hacen que la materia orgánica se descomponga más lentamente.

Según Caldas y Lang, su clima se clasifica como muy frío húmedo y muy frío semihúmedo, con una temperatura promedio anual de 18 °C y una precipitación anual de aproximadamente 1000 a 1500 mm. Se encuentra en las coordenadas geográficas de 6°43'40,89" Norte y 72°39'37,14" Este. La reserva se extiende por 281,27 ha y tiene un gradiente altitudinal de 2300 a 3260 m s. n. m. Se encuentra en una zona en transición entre tres tipos de ecosistemas: bosque andino, bosque altoandino y subpáramo (Resolución 209, 2015).

Figura 1*Mapa área de estudio*

3.2 Adquisición de imágenes

Para el desarrollo del estudio se emplearon dos imágenes aéreas correspondientes a diferentes periodos de tiempo. La primera fue obtenida el 23 de septiembre de 2023 mediante un VANT MAVIC PRO DJI, con resolución espacial de 3,4 cm/píxel, ejecutando el vuelo a una altura de 100 m.

La segunda imagen se capturó el 8 de noviembre de 2024, a una altura de vuelo de 120 m, utilizando un VANT comercial tipo cuadricóptero MAVIC 3 PRO DJI, el cual presentó una autonomía de 40 minutos y una cámara RGB integrada de 20 megapíxeles. La resolución espacial

es de aproximadamente 4,6 cm/píxel. La planificación y el procesamiento de las misiones de vuelo se llevaron a cabo mediante el software fotogramétrico Agisoft Metashape, siguiendo la metodología propuesta por (Donadio et al., 2021).

3.3 Comparación de imágenes

Luego del procesamiento de los datos, se analizaron las imágenes de ambos periodos de tiempo para establecer si los claros habían crecido o disminuido y si su cierre había sido total o parcial. Se llevó a cabo este análisis de manera manual en el programa ArcGIS utilizando la herramienta de creación de polígonos para definir los claros en ambas imágenes correspondientes a distintos años. Para simplificar la comparación e identificación directa de cada claro a lo largo de los dos períodos, se mantuvo la misma numeración y orden. Asimismo, este procedimiento permitió que se identificaran la aparición de claros nuevos y aquellos que tienen pérdida de área.

3.4 Diseño experimental y establecimiento de parcelas

Se implementó un muestreo aleatorio en parcelas cuadradas de 4 m² (2 m x 2 m), siguiendo la metodología de Chauchard et al. (2002). Se establecieron 65 parcelas distribuidas en el área de estudio, correspondientes a una intensidad de muestreo aproximada del 21,5% de los claros identificados en el área de estudio. La selección de las unidades de muestreo se realizó de manera aleatoria mediante la generación de puntos en ArcGIS, los cuales representaron el centro de cada parcela, con el fin de asegurar una adecuada cobertura espacial y una representación de la diversidad ecológica del área (ArcGIS Pro, 2024).

La delimitación de cada unidad se realizó en función del área de los claros, los cuales fueron clasificados en categorías de grande, mediano y pequeño únicamente con base en los claros del año 2024. Las categorías se establecieron a partir de rangos determinados mediante percentiles.

Para establecer categorías equilibradas de claro pequeño, mediano y grande, se optó por utilizar percentiles como medida estadística de posición. Para representar de manera apropiada la variabilidad observada y dividir los datos en rangos casi iguales, el área de cada claro fue organizada y dividida en tres grupos con base en los percentiles 33,3% y 66,6%.

Se definieron los siguientes rangos basados en los valores de área (m²):

- Pequeño: áreas hasta 11,04 m² (percentil 33,3)
- Mediano: entre 11,04 m² y 36,61 m² (entre percentiles 33,3 y 66,6)
- Grande: áreas mayores a 36,61 m² (percentil 66,6 en adelante)

Este método posibilitó una clasificación objetiva y equilibrada de los claros, lo que hizo más fácil el análisis posterior con conjuntos representativos y comparativos.

Con el fin de evaluar la regeneración natural, se definieron unidades de muestreo de diferentes tamaños dependiendo de su categoría, tal como se indica en la Tabla 1. Los individuos de cada especie se agruparon en categorías de regeneración, basándose en la clasificación presentada por (Mendoza & Cabrera Guerrero, 2021).

Tabla 1

Categorías de regeneración natural utilizadas para el trabajo de investigación.

Categorías de regeneración	Descripción de la categoría	Tamaño de la unidad
Plántulas	1 a 30 cm de altura	2 m x 2 m
Brinzal	0,30 a < 1,5 m de altura	2 m x 2 m

Nota: Adaptado de Mendoza & Cabrera Guerrero (2021).

Se calcularon los parámetros estructurales, como la densidad, la frecuencia, la densidad relativa y el índice de valor de importancia (IVI), para cada tipo de regeneración natural utilizando las fórmulas que se presentan en la Tabla 2 y siguiendo las sugerencias de Mendoza & Cabrera Guerrero (2021).

Tabla 2

Fórmulas para el cálculo de los parámetros estructurales de la vegetación aplicados.

Parámetro	Fórmula
Densidad (Ind/m ²)	$D = \frac{\text{Número de individuos por categoría}}{\text{Total área muestreada}}$
Densidad relativa (%)	$DR = \frac{\text{Número de individuos de la especie por categoría}}{\text{Número total de individuos de todas las categorías}} \times 100$
Frecuencia relativa (%)	$FR = \frac{\text{Número de parcelas en las que se inventariaron las categorías}}{\text{Sumatoria de frecuencia de todas las categorías}} \times 100$
Índice de valor de importancia simplificado (%)	$FR = \frac{DR + FR}{2}$

Nota: Adaptado de Mendoza & Cabrera Guerrero (2021).

3.5 Identificación taxonómica de los individuos

Durante el trabajo de campo se identificaron individuos en estado de madurez que presentaron flores y frutos, mostrando similitud con los individuos en regeneración. En estos casos, además de la colección de material botánico, se consignaron en campo características morfológicas de importancia taxonómica, tales como la forma y disposición de las hojas, la presencia de estípulas y propiedades organolépticas, información que complementó y facilitó la identificación de las especies registradas. Las muestras botánicas recolectadas se preservaron mediante alcoholización, y la identificación taxonómica se llevó a cabo con el apoyo del Herbario Virtual de la UNAL (herbario Col), la publicación Nombres comunes de las plantas de Colombia de la Universidad Nacional de Colombia, y con la asesoría de un botánico experto.

3.6 Luz solar en los claros del bosque

Se utilizó el análisis de imágenes hemisféricas para estimar la radiación solar directa, difusa y total transmitida. Este análisis permitió calcular el porcentaje de radiación solar que llegó al sotobosque en comparación con el porcentaje que alcanzó la copa de los árboles (Aravena, 2018).

Para la captura de las imágenes se empleó un celular adaptado con un lente ojo de pez de 180° y un trípode, lo que garantizó estabilidad y uniformidad en el registro (Muñoz, 2013).

Las fotografías se tomaron en diferentes horas del día (8:00 a. m., 9:00 a. m., 12:00 m., 1:00 p. m. y entre las 4:00 y 5:00 p. m.), obteniéndose tres imágenes por cada una de las 65 parcelas evaluadas, con un total de 195 registros fotográficos. Posteriormente, las imágenes fueron procesadas en software especializado, como Gap Light Analyzer mediante los cuales se calcularon parámetros como el Índice de Apertura del Dosel y la cantidad de luz que llegó al sotobosque.

3.7 Modelos estadísticos

Para el segundo objetivo, se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) por la estructura jerárquica de los datos, que contienen parcelas anidadas dentro de claros. La riqueza y la abundancia fueron modeladas como variables de conteo, empleando distribuciones binomiales negativas o Poisson dependiendo de si había sobredispersión presente. La densidad se examinó utilizando modelos Gamma con enlace logarítmico. Para regular la pseudorreplicación espacial, se incorporó el identificador del claro como un efecto aleatorio.

La Tabla 3 resume las recomendaciones de modelos según el tipo de variable respuesta. Estos modelos posibilitan analizar el impacto que tienen las características de los claros en la regeneración, tomando en cuenta la variabilidad entre ellos.

Tabla 3

Variables respuesta y tipo de análisis

Variable	Tipo	Modelo recomendado
Abundancia absoluta	Conteo	GLMM binomial negativa
Densidad	Continua positiva	LMM o GLMM Gamma
Riqueza	Conteo discreto	GLMM Poisson / NB

Se ajustaron los siguientes GLMM:

- **Abundancia de regeneración:** $Abundancia \sim Categoría + Categoría_tamano + (1 | N_claro)$
- **Densidad de regeneración:** $Densidad \sim Categoría_tamano + Categoría + (1 | N_claro)$, considerando parcelas de tamaño constante (4 m²) para comparabilidad.
- **Riqueza de especies:** $Riqueza \sim Categoría_tamano + Categoría + (1 | N_claro)$
- **Abundancia vs diferencia de área:** $Abundancia \sim Diferencia_areas + (1 | N_claro)$

Para el tercer objetivo, se evaluó la abundancia absoluta por parcela en relación con variables ambientales y hora, se emplearon GLMM con interacción temporal:

- **% Apertura del dosel:** $Abund_abs_parc \sim Apertura_sc * Hora_unificada + Area_sc + (1 | N_claro)$
- **LAI (Índice de Área Foliar):** $Abund_abs_parc \sim Prom_LAI * Hora_unificada + Area_claro + (1 | N_claro)$
- **Transmisión de radiación:** $Abund_abs_parc \sim \%_Trans_Tot * Hora_unificada + Area_claro + (1 | N_claro)$

Se escalaron predictores continuos para mejorar convergencia y se verificó la significancia de interacciones.

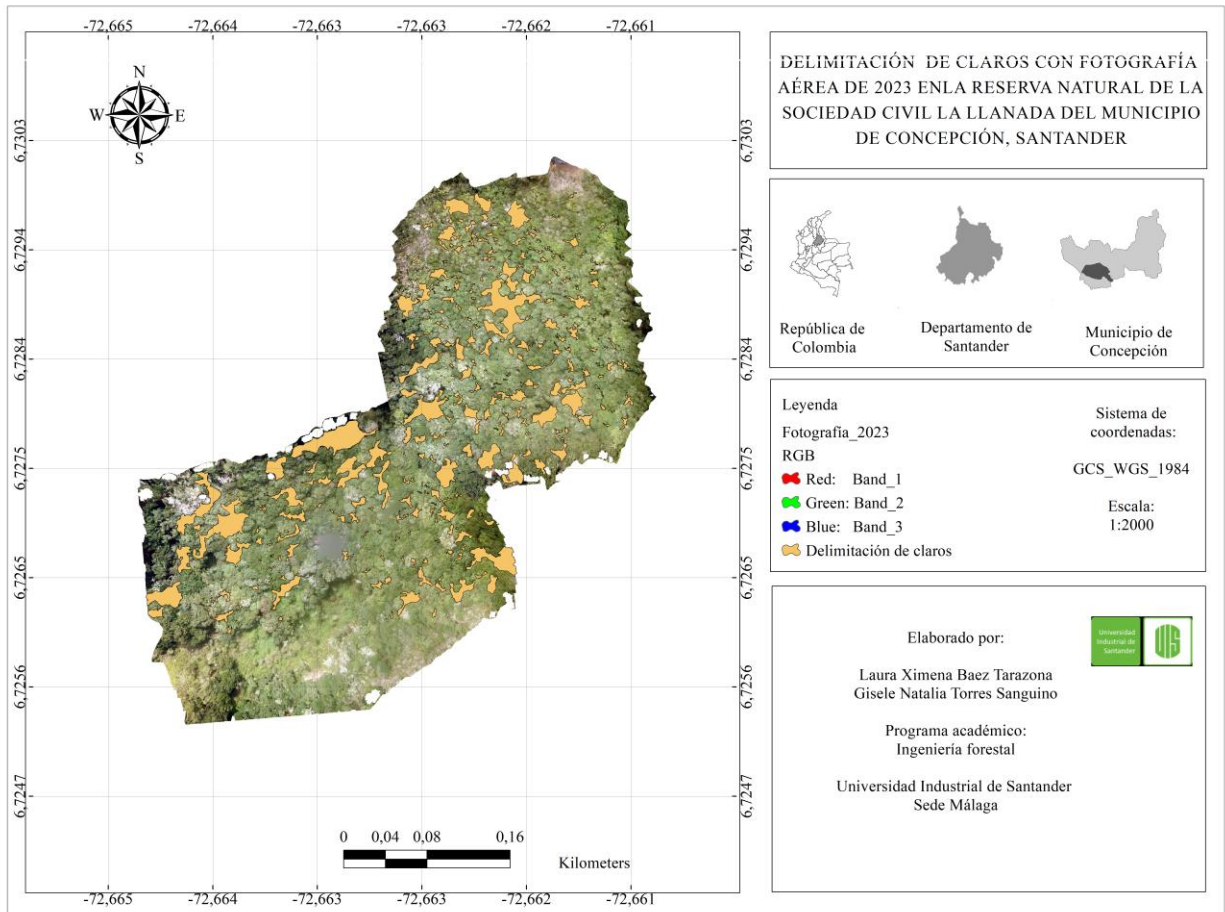
El análisis de los modelos se realizó mediante el programa estadístico R y su interfaz R-Studio, utilizando las bases de datos generadas a partir de las mediciones de campo.

4. Resultados

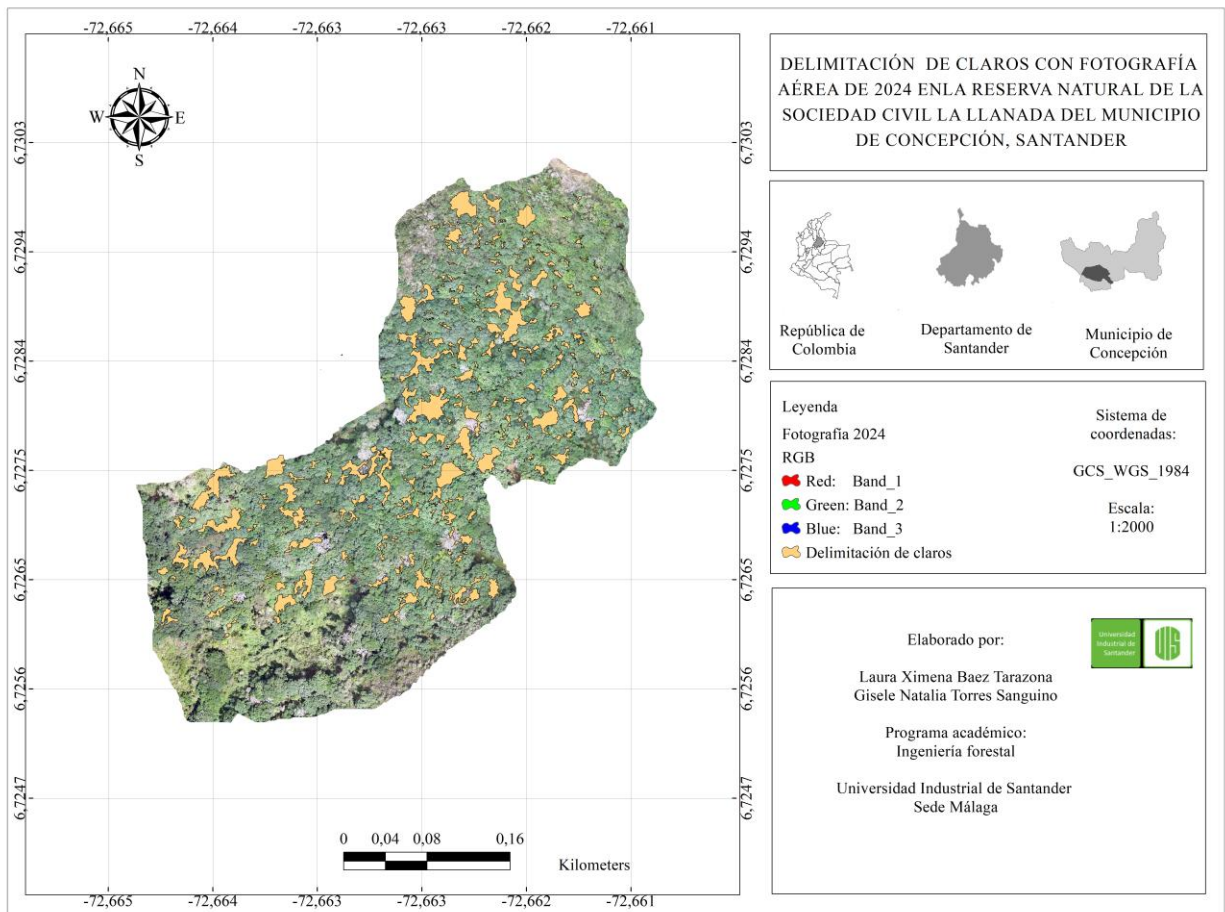
4.1 Cambios temporales y espaciales en los claros

4.1.1 Delimitación espacial de los claros

La delimitación de los 274 claros de la Reserva Natural de la Sociedad Civil La Llanada en el año 2023, se obtuvo mediante el análisis de la fotografía aérea correspondiente a ese período, como se ilustra en la Figura 2. Los claros, que se encuentran en el sector noroccidente y occidental del área estudiada y que están representados en amarillo, muestran una distribución notable, con una densidad y extensión que posibilitan la comparación directa de las transformaciones entre 2023 y 2024.

Figura 2*Mapa de delimitación de los claros del año 2023*

Los polígonos amarillos que aparecen en la Figura 3 indican los 302 claros que se han descubierto a través de la observación visual y del análisis espacial, utilizando para ello las fotografías aéreas de 2024 tomadas en la Reserva Natural de la Sociedad Civil La Llanada. Estos se reparten sobre todo en el área norte y central de la reserva, con alteraciones en su tamaño y forma que evidencian procesos naturales de dinámica forestal, así como posibles alteraciones históricas. La escala y la simbolización empleadas hacen posible una observación minuciosa de la estructura espacial de los claros, lo que proporciona elementos esenciales para el análisis comparativo multitemporal y para organizar tareas de restauración ecológica.

Figura 3*Mapa de delimitación de los claros del año 2024*

El contraste entre los mapas de delimitación de claros de 2023 y 2024 muestra variaciones notables en la estructura espacial de las zonas abiertas. Se aprecian cambios en la distribución y la extensión de los claros al examinar ambos períodos, lo que indica una actividad dinámica del bosque afectada por factores naturales. La delimitación más reciente revela polígonos más numerosos y, en ciertas situaciones, de una morfología más compleja. Estos patrones evidencian que en el área de estudio se encuentran claros con diversos grados de apertura del dosel, configuraciones espaciales cambiantes y condiciones heterogéneas de regeneración.

4.1.2 *Características de claros muestreados*

El Apéndice L presenta la altitud, localización y categorización según el tamaño de los 65 claros que se muestrearon en el área objeto de estudio. Los claros fueron clasificados en pequeños, medianos y grandes utilizando rangos de área determinados por percentiles, lo que posibilitó una distribución equilibrada entre las categorías. Los claros se reparten a lo largo de un gradiente de altitud que va aproximadamente desde 2609 hasta 2745 m s. n. m., y tienen una disposición espacial constante en la zona estudiada, lo cual asegura que el muestreo sea representativo y hace más sencillos los análisis comparativos que se realizan después.

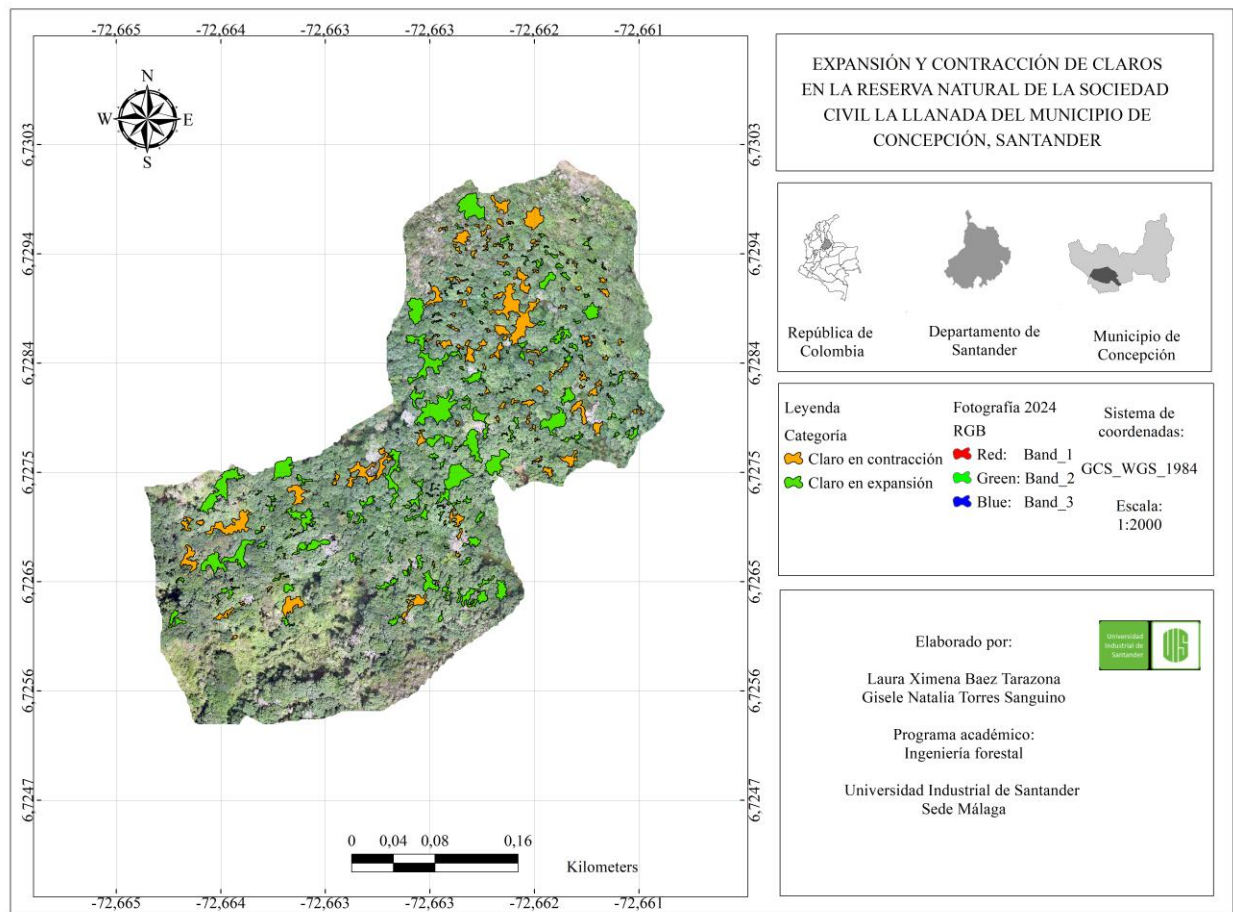
4.1.3 *Clasificación por cambios de tamaño del área*

El Apéndice L muestra la comparación de las áreas de los claros en los dos años evaluados, lo que permite reconocer cómo se comporta cada apertura en el dosel del bosque en términos espaciales. De los claros que se examinaron, 133 se categorizan como “claros en contracción”, lo cual muestra una tendencia relevante hacia el cierre del dosel y la recuperación de la cobertura arbórea en una franja considerable del área; no obstante, 140 claros están en “expansión”, señalando que los procesos de perturbación que mantienen la cobertura abierta ocurren con un poco más de frecuencia que los de cierre. Asimismo, se documentan 18 “nuevos claros”, que demuestran aperturas recientes en el bosque, y uno “estable” (claro 233), cuyo tamaño es de 1,77 m² sin presentar cambios entre los dos años.

Estas categorías posibilitan un análisis completo de la dinámica temporal de los claros, distinguiendo zonas en las que prevalece el cierre del dosel de las que tienen una apertura constante o creciente; lo que permite la identificación de patrones contrastantes en el comportamiento temporal y espacial de las zonas abiertas del bosque.

La Figura 4 representa la expansión y contracción de claros, a partir del análisis de la imagen aérea correspondiente al año 2024. Sobre la fotografía RGB se identifican y delimitan los claros presentes en la cobertura vegetal, los cuales fueron clasificados según su dinámica espacial.

Los claros en expansión, representados en color verde, corresponden a aquellas áreas donde se evidenció un aumento en la superficie del claro, lo que indica una ampliación de las zonas abiertas, posiblemente asociada a procesos de perturbación natural o antrópica. Por su parte, los claros en contracción, representados en color amarillo, indican una reducción del área del claro, lo que sugiere procesos de regeneración de la cobertura vegetal y cierre progresivo del dosel. La distribución espacial de ambos tipos de claros muestra que estos se presentan de manera dispersa en toda el área de estudio, con sectores donde predominan los procesos de expansión y otros donde se evidencia una mayor contracción, reflejando una dinámica heterogénea del paisaje.

Figura 4*Claros en expansión y en contracción*

4.2 Relación entre características de claros y regeneración natural

4.2.1 Parámetros estructurales

Se identificaron 624 individuos de regeneración natural en 65 parcelas (en el área total de 15,6 ha) de muestreo, de los cuales la categoría brinzal registra 445 individuos, seguida de las plántulas con 179 individuos, evidenciando que la regeneración se concentra principalmente en los primeros estadios de desarrollo. En términos de densidad relativa, brinzal representa el 71,31% y plántulas el 28,69%, por lo que la categoría brinzal sobresale ecológicamente tanto en densidad, frecuencia como en el Índice de Valor de Importancia simplificado (IVI), destacándose especies

como *Elaphoglossum minutum*, *Palicourea sp.*, *Miconia theizans* y *Gaultheria sp.* que presentan altos valores de abundancia y frecuencia, y por tanto, juegan un papel clave en el mantenimiento de la estructura futura del bosque. A nivel de plántulas, resalta la presencia de *Baccharis brachylaenoides*, *Myrsine coriacea*, *Pteridium arachnoideum* y *Peperomia sp.*, especies que, a pesar de tener densidades más bajas que en brinzales, presentan frecuencias significativas que señalan una regeneración activa y un posible reclutamiento hacia clases sucesionales posteriores. La categoría brinzal constituye la fracción más importante de la regeneración natural en cuanto a densidad, densidad relativa, frecuencia relativa e IVI, observe la Tabla 4.

En cuanto a la especie *Q. humboldtii*, se registró su presencia en ambas categorías. En plántulas se contabilizaron dos individuos con una frecuencia relativa de 0,88 %, una densidad relativa de 0,32 % y un índice de valor importancia (IVI) simplificado de 0,60. En la categoría de brinzales se registraron diez individuos, con una frecuencia relativa del 3,54 %, una densidad relativa de 1,60 % y un IVI simplificado de 2,57. Estos resultados demuestran que la especie está más representada en la categoría brinzal que en la categoría plántulas del área estudiada.

Tabla 4

Parámetros estructurales de la regeneración natural de los claros estudiados

Plántulas						
Nombre científico	Número de individuos	Densidad	Densidad relativa (%)	Frecuencia absoluta	Frecuencia relativa (%)	IVI simplificado
<i>Baccharis brachylaenoides</i>	40		6,41	13,00	5,75	6,08
<i>Bejaria aestuans</i>	3		0,48	1,00	0,44	0,46
<i>Bejaria resinosa</i>	4		0,64	1,00	0,44	0,54
<i>Elaphoglossum minutum</i>	23	11,50	3,69	12,00	5,31	4,50
<i>Gaultheria erecta</i>	7		1,12	2,00	0,88	1,00
<i>Gaultheria sp.</i>	6		0,96	2,00	0,88	0,92
<i>Gesneriaceae sp.</i>	1		0,16	1,00	0,44	0,30
<i>Macleania rupestris</i>	2		0,32	2,00	0,88	0,60

<i>Miconia theizans</i>	18	2,88	12,00	5,31	4,10
<i>Myrsine coriacea</i>	3	0,48	2,00	0,88	0,68
<i>Ocotea sp.</i>	3	0,48	1,00	0,44	0,46
<i>Palicourea sp.</i>	38	6,09	11,00	4,87	5,48
<i>Peperomia sp.</i>	14	2,24	2,00	0,88	1,56
<i>Phytolacca sp.</i>	2	0,32	2,00	0,88	0,60
<i>Piper sp.</i>	2	0,32	1,00	0,44	0,38
<i>Pteridium arachnoideum</i>	6	0,96	3,00	1,33	1,14
<i>Quercus humboldtii</i>	2	0,32	2,00	0,88	0,60
<i>Saurauia sp.</i>	1	0,16	1,00	0,44	0,30
<i>Weinmannia tomentosa</i>	4	0,64	4,00	1,77	1,21
Subtotal	179	28,69	75,00	33,19	30,94

Brinzales

<i>Acanthaceae sp.</i>	7	1,12	1,00	0,44	0,78
<i>Asteraceae sp.</i>	2	0,32	1,00	0,44	0,38
<i>Baccharis brachylaenoides</i>	36	5,77	14,00	6,19	5,98
<i>Baccharis latifolia</i>	5	0,80	3,00	1,33	1,06
<i>Bejaria aestuans</i>	3	0,48	2,00	0,88	0,68
<i>Cavendishia pubescens</i>	1	0,16	1,00	0,44	0,30
<i>Cestrum sp.</i>	1	0,16	1,00	0,44	0,30
<i>Clusia multiflora</i>	1	0,16	1,00	0,44	0,30
<i>Elaphoglossum minutum</i>	180	28,85	41,00	18,14	23,49
<i>Gaultheria erecta</i>	9	1,44	2,00	0,88	1,16
<i>Gaultheria rigida</i>	2	0,32	1,00	0,44	0,38
<i>Gaultheria sp.</i>	17	2,72	3,00	1,33	2,03
<i>Gesneriaceae sp.</i>	2	0,32	2,00	0,88	0,60
<i>Macleania rupestris</i>	3	0,48	1,00	0,44	0,46
<i>Miconia theizans</i>	53	8,49	20,00	8,85	8,67
<i>Mikania lehmannii</i>	2	0,32	2,00	0,88	0,60
<i>Myrsine coriacea</i>	5	0,80	4,00	1,77	1,29
<i>Ocotea sp.</i>	1	0,16	1,00	0,44	0,30
<i>Palicourea sp.</i>	87	13,94	27,00	11,95	12,94
<i>Peperomia sp.</i>	1	0,16	1,00	0,44	0,30
<i>Piper sp.</i>	5	0,80	4,00	1,77	1,29
<i>Pteridium arachnoideum</i>	9	1,44	8,00	3,54	2,49
<i>Quercus humboldtii</i>	10	1,60	8,00	3,54	2,57
<i>Saurauia sp.</i>	1	0,16	1,00	0,44	0,30
<i>Styrax sp.</i>	2	0,32	1,00	0,44	0,38
Subtotal	445	71,31	151,00	66,81	69,06
Total	624	40	100	226	100

4.2.2 Abundancia de regeneración según tamaño y dinámica de claros

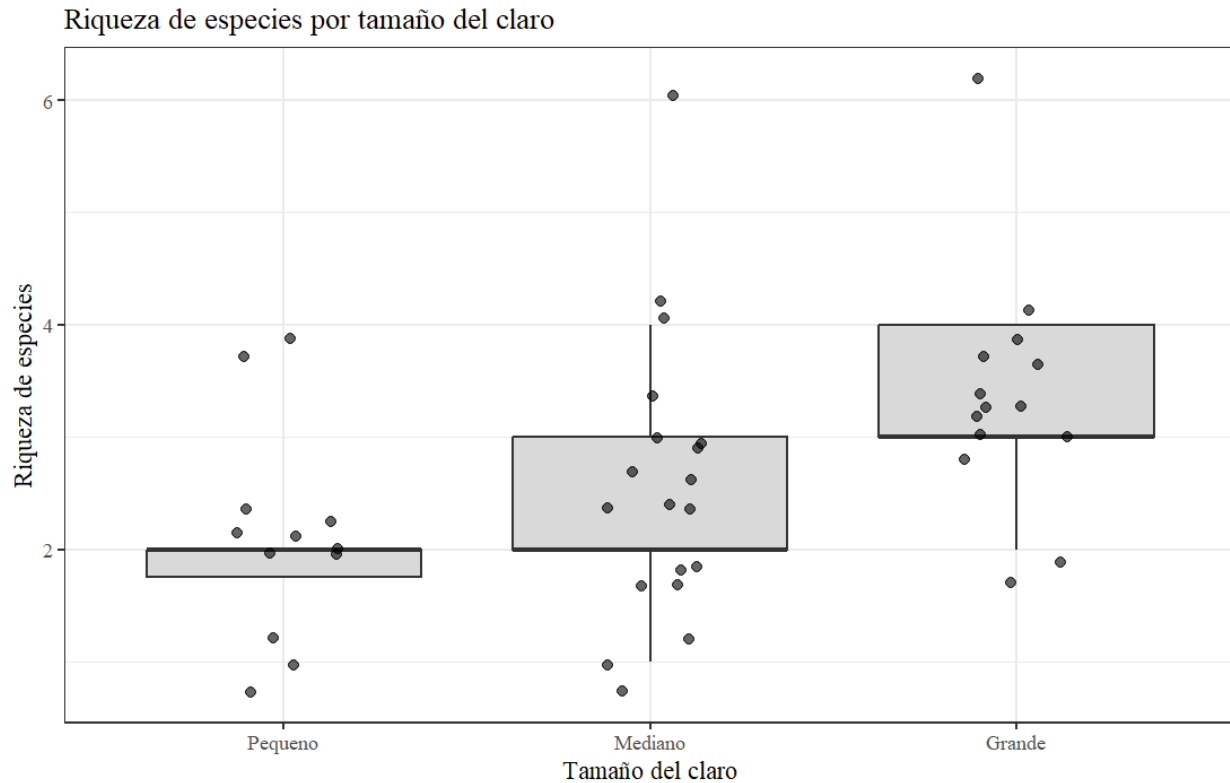
El modelo se construyó a partir de 45 observaciones correspondientes a parcelas ubicadas en diferentes claros, este no mostró diferencias significativas entre claros en contracción y expansión ($p = 0,906$) o entre las categorías de tamaño del claro. Sin embargo, los coeficientes estimados indican una tendencia hacia una menor abundancia en claros más grandes, la cual es más evidente en los claros de mayor tamaño ($\beta = -0,21$), en comparación con la categoría de referencia. El intercepto del modelo mostró que la media esperada era de alrededor de 10 individuos por parcela. La variación entre claros fue moderada ($DE = 0,27$), lo que indica la presencia de heterogeneidad entre las unidades de muestreo; para mayor visualización de los resultados del script del análisis de R se evidencia en el Apéndice E

4.2.3 Densidad de regeneración en claros forestales

El modelo lineal generalizado mixto que se ajustó a la densidad de regeneración natural, mediante una distribución Gamma con enlace log y con 45 observaciones ($n = 45$), no mostró efectos significativos desde el punto de vista estadístico en cuanto a la densidad, ni del tamaño del claro ni de su dinámica (si se expandía o contraía). Sin embargo, los coeficientes estimados indican una ligera tendencia hacia valores de densidad más bajos en claros grandes ($\beta = -0,21$), aunque no está respaldada por la estadística. Para la categoría de referencia, el intercepto del modelo mostró una densidad media esperada próxima a 0,66 individuos por unidad de área. La variabilidad asociada al efecto aleatorio del claro fue moderada ($DE = 0,30$), lo cual señala que existe una heterogeneidad espacial en la densidad de la regeneración, demostrando diferencias espaciales en la densidad de regeneración entre las unidades de muestreo. Para una mejor visualización de los resultados obtenidos, el script del análisis en R se presenta en el Apéndice F

4.2.4 Riqueza de especies en función de atributos de claros

La Figura 5 muestra la distribución de la riqueza únicamente según las categorías de tamaño evaluadas (claros medianos y grandes), representadas mediante medianas y rangos intercuartílicos, sin distinguir la dinámica del claro. El modelo indicó que la variación de la riqueza entre claros fue prácticamente nula, como lo evidencia el efecto aleatorio asociado al claro (varianza = 2,7; DE = 1,6), lo que sugiere una alta homogeneidad de la riqueza entre las unidades de muestreo. En cuanto a los efectos fijos, no se detectaron diferencias estadísticamente significativas en la riqueza entre las categorías de tamaño evaluadas ($p > 0,05$). No obstante, los claros grandes mostraron una tendencia a presentar valores más altos de riqueza en comparación con los claros medianos; sin embargo, esta diferencia no fue estadísticamente significativa ($p = 0,051$). De manera complementaria, el modelo evaluó la dinámica del claro (expansión vs. contracción), la cual no mostró un efecto significativo sobre la riqueza de especies ($p = 0,64$). Este resultado, aunque no se representa gráficamente, sin demostrar diferencias que sean significativas en términos estadísticos en la riqueza vinculada a la dinámica del claro. Los datos mencionados, se pueden observar en el script del análisis en R en el Apéndice G.

Figura 5*Riqueza de especies por tamaño del claro*

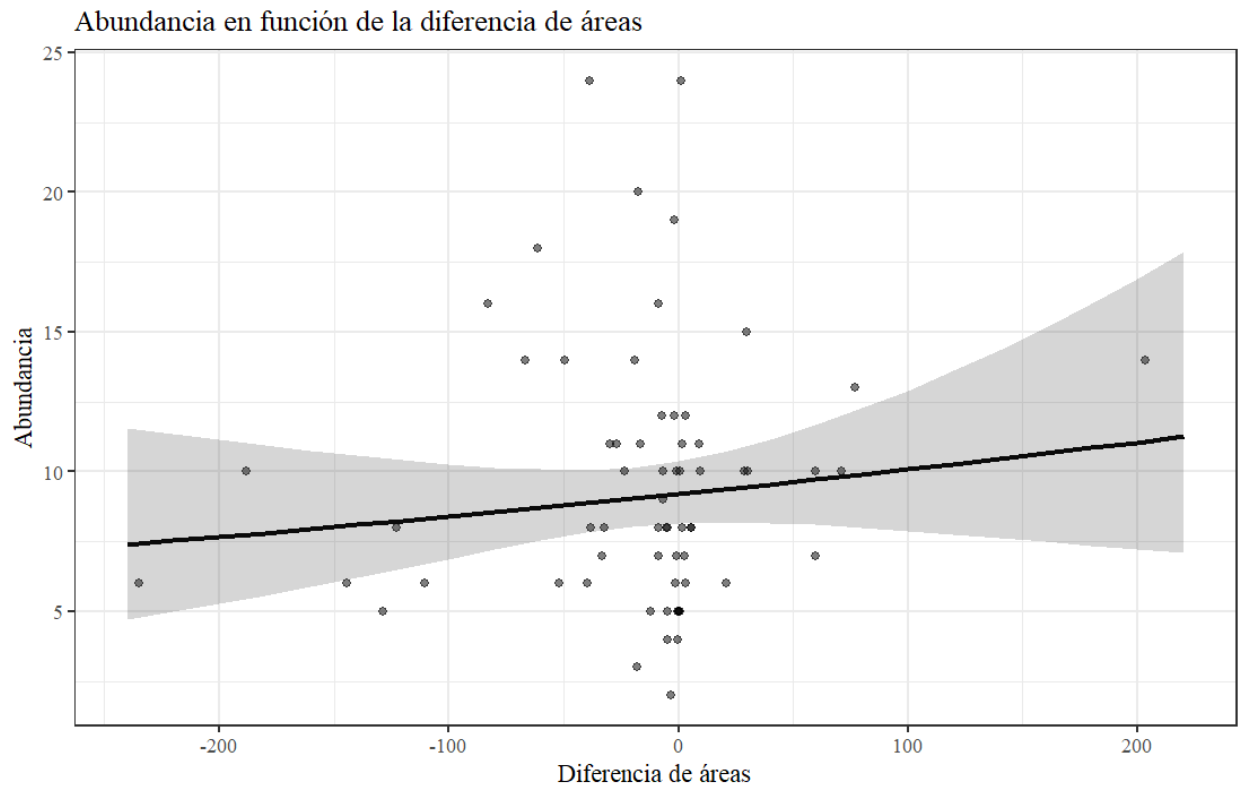
4.2.5 Abundancia vs diferencia de área

El modelo que se utilizó para analizar la relación entre la diferencia de áreas de los claros y la abundancia de regeneración natural, no demostró un impacto significativo desde el punto de vista estadístico ($p = 0,348$). Este modelo empleó una distribución binomial negativa con enlace logarítmico y estuvo fundamentado en 65 observaciones ($n = 65$). A pesar de que el coeficiente estimado fue positivo ($\beta = 0,0009$), su tamaño fue mínimo, lo que señala que las modificaciones en el área del claro no producen alteraciones significativas en la cantidad de individuos anotados por parcela. El intercepto del modelo indica que, cuando la diferencia entre áreas es cercana a cero, se anticipa una abundancia media de aproximadamente 9 individuos. La variabilidad vinculada al efecto aleatorio del claro fue moderada ($DE = 0,33$), lo que indica que hay heterogeneidad espacial

entre las unidades de muestreo. La tendencia positiva entre la diferencia de áreas y la abundancia, aunque leve, se puede observar en la Figura 6 del modelo; no obstante, el hecho de que los intervalos de confianza se superpongan y que los datos estén ampliamente dispersos refuerza que no existe una relación consistente entre estas variables Apéndice H.

Figura 6

Abundancia en función de la diferencia de áreas



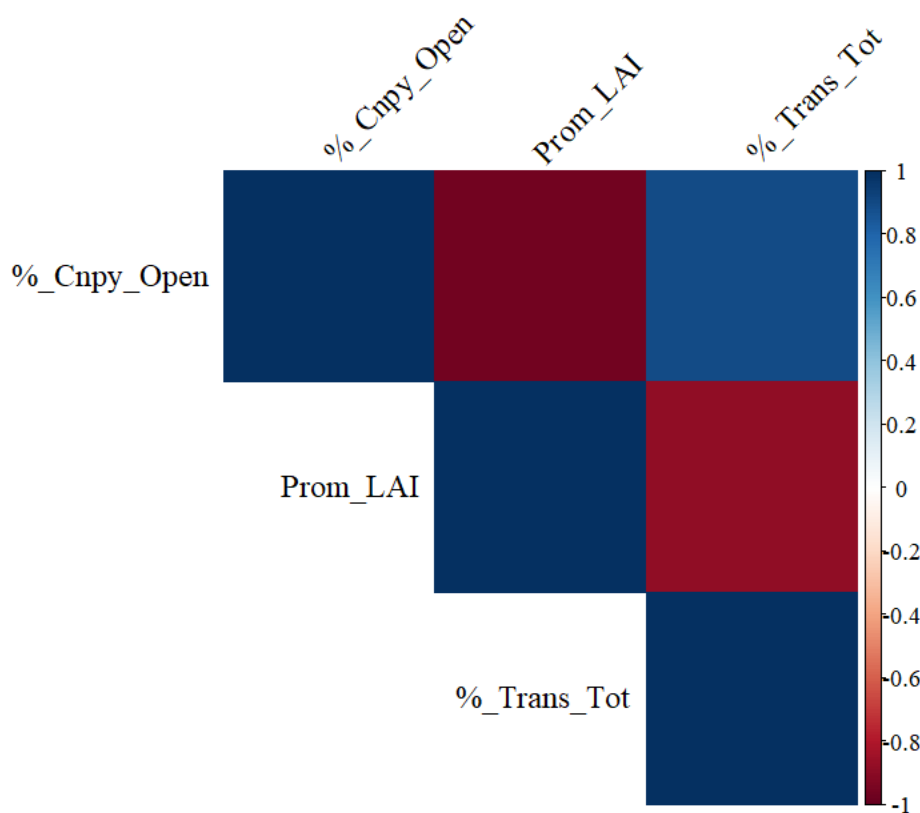
4.2.6 Variables de luz

Las variables analizadas mostraron asociaciones marcadas donde el porcentaje de apertura del dosel (%_Cnpy_Open) presentó una relación positiva alta con el porcentaje de transmisión total de luz (%_Trans_Tot), con un valor de 0,89, lo que indica que ambas variables aumentan de manera conjunta. En contraste, el Prom_LAI evidenció una correlación inversa fuerte con %_Cnpy_Open (-0,97) y con %_Trans_Tot (-0.89), representadas por tonalidades rojas intensas

en la gráfica. Una relación inversa implica que el aumento de una variable se asocia con la disminución de la otra; en este caso, a mayores valores de índice de área foliar se registran menores valores de apertura del dosel y de transmisión total de luz. En general, los valores obtenidos se alejaron del cero, indicando asociaciones fuertes, tanto directas como inversas, entre las variables evaluadas.

Figura 7

Correlación Spearman de las variables de luz.



4.2.7 Efecto de apertura del dosel y hora sobre abundancia por parcela

El modelo lineal generalizado mixto ajustado para la abundancia absoluta por parcela, utilizando una distribución binomial negativa con enlace log, se construyó a partir de 195 observaciones correspondientes a 65 claros, incorporando el claro como efecto aleatorio. Los

resultados no evidenciaron efectos estadísticamente significativos de la apertura del dosel, la hora de medición ni de su interacción sobre la abundancia registrada. De igual forma, el área del claro mostró una tendencia positiva, aunque no significativa ($p = 0,123$). El intercepto del modelo indicó una abundancia media esperada cercana a 9 individuos por parcela bajo las condiciones de referencia. De igual manera, la interacción entre el momento de medición y la apertura del dosel no mostró un efecto estadísticamente relevante en el modelo. La variabilidad asociada al efecto aleatorio del claro fue moderada ($DE = 0,41$), lo que refleja heterogeneidad espacial entre claros y sugiere que factores locales no considerados explícitamente en el modelo podrían desempeñar un papel más relevante en la explicación de la abundancia que las variables estructurales y temporales evaluadas. La variabilidad asociada al efecto aleatorio del claro fue moderada ($DE = 0,41$), lo que refleja heterogeneidad espacial entre claros y sugiere que factores locales no considerados explícitamente en el modelo podrían desempeñar un papel más relevante en la explicación de la abundancia que las variables estructurales y temporales evaluadas. Para una mejor visualización de los resultados obtenidos, el script del análisis en R se presenta en el Apéndice I

4.2.8 Influencia del LAI y hora unificada en abundancia

El modelo fue ajustado utilizando 195 observaciones de 65 claros, integrando el claro como un efecto aleatorio. Los hallazgos indicaron que el LAI medio no impactó de manera significativa en la abundancia ($\beta = -0,034$; $p = 0,781$), y no se observaron diferencias relacionadas con la hora del día (8 h: $\beta = 0,015$, $p = 0,946$; 16 h: $\beta = -0,002$, $p = 0,993$), ni en la interacción entre el LAI y el momento de evaluación ($p > 0,94$). El área del claro mostró una correlación positiva de baja intensidad ($\beta = 0,0006$), pero sin significancia estadística ($p = 0,120$). El intercepto del modelo ($\beta = 2,19$; $p < 0,001$) sugiere una abundancia media esperada de alrededor de nueve individuos por parcela en las condiciones de referencia. La variabilidad ligada al efecto aleatorio del claro fue

moderada ($DE = 0,41$), lo que indica una notable heterogeneidad espacial y refuerza la noción de que la abundancia de la regeneración está más determinada por circunstancias locales del micrositio que por la estructura del dosel o el momento de muestreo. Los datos mencionados anteriormente, se pueden observar en el script del análisis en R en el Apéndice J

4.2.9 Relación entre transmisión de radiación y abundancia

Los resultados mostraron que el porcentaje total de transmisión no tuvo una relación significativa con la abundancia de regeneración ($\beta = 0,0034$; $p = 0,527$). De forma similar, el momento de la medición no reveló efectos significativos sobre la variable respuesta (8 h: $\beta = 0,0026$, $p = 0,983$; 16 h: $\beta = 0,0075$, $p = 0,952$), ni se observó una interacción notable entre la transmisión total y la hora del día ($p > 0,94$). El área del claro presentó una correlación positiva de pequeña magnitud ($\beta = 0,0005$), aunque sin relevancia estadística ($p = 0,227$). El intercepto del modelo ($\beta = 2,04$; $p < 0,001$) indica una abundancia promedio de cercana a ocho individuos por parcela en las condiciones de referencia. La varianza relacionada con el efecto aleatorio del claro fue moderada ($DE = 0,41$), indicando una heterogeneidad espacial entre claros y sugiriendo que la cantidad de regeneración natural se determina fundamentalmente por factores locales no considerados en el modelo, más que por la variación en la luz disponible o el tiempo de muestreo. Para mejor visualización de los resultados del script del análisis de R se evidencia en el Apéndice K.

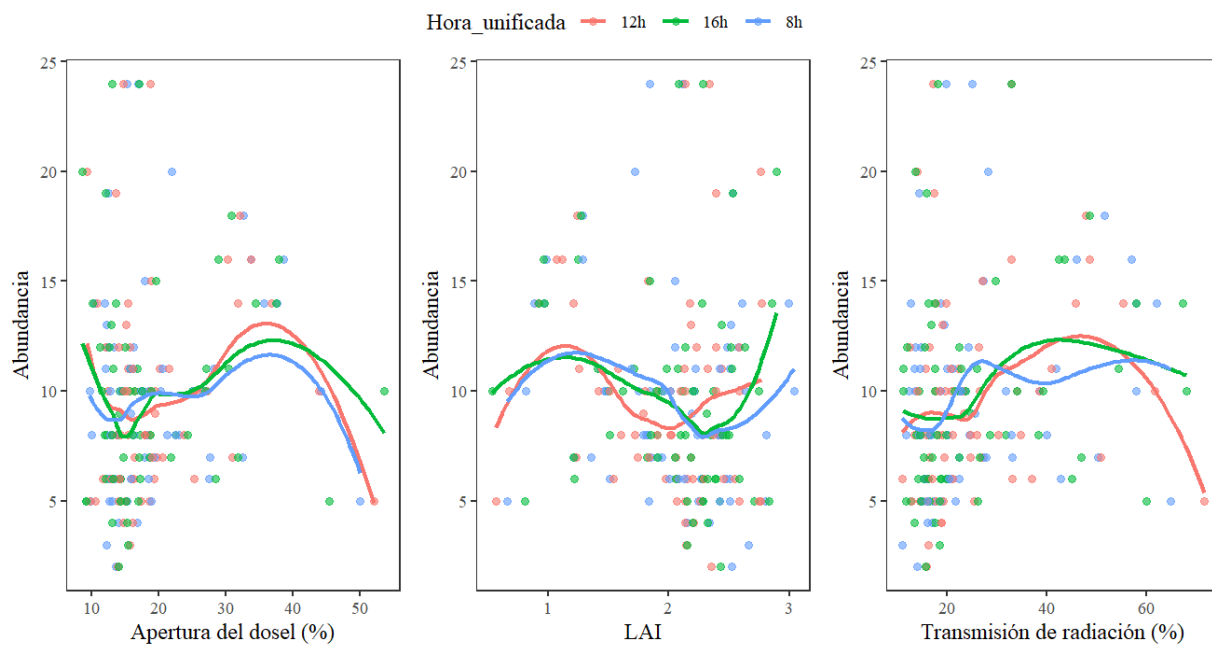
4.2.10 Relación entre la abundancia de regeneración natural y variables de luz

La abundancia en la Figura 8 no mostró una relación estadísticamente significativa con ninguna de las variables lumínicas evaluadas. En el modelo basado en el índice de área foliar (LAI), el efecto principal del LAI fue débil y no significativo ($\beta = -0,034$; $p = 0,781$), al igual que la interacción entre LAI y la hora del día (12:00: $p = 0,946$; 16:00: $p = 0,987$), lo que indica que la

respuesta de la abundancia no varía a lo largo del gradiente de densidad foliar ni entre horarios. De manera consistente, en el modelo de transmisión de radiación, la transmisión total tampoco explicó diferencias en la abundancia ($\beta = 0,0034$; $p = 0,527$), ni presentó interacciones significativas con la hora del día (12:00: $p = 0,970$; 16:00: $p = 0,944$). En ambos modelos, la hora de muestreo no mostró efectos significativos por sí sola ($p > 0,94$), y el área del claro presentó únicamente una tendencia positiva no significativa (LAI: $p = 0,120$; transmisión: $p = 0,227$). En contraste, el efecto aleatorio asociado a la identidad del claro mostró una varianza considerable, lo que evidencia una marcada heterogeneidad entre claros y sugiere que la abundancia está más condicionada por características propias de cada claro.

Figura 8

Relación entre la abundancia y variables de luz



5. Discusión

Los resultados muestran que el bosque altoandino de la Reserva Natural de la Sociedad Civil La Llanada presenta una dinámica activa de formación y cierre de claros entre 2023 y 2024, lo cual es coherente con los procesos naturales de perturbación y regeneración propios de este tipo de ecosistemas. El incremento en la cantidad total de claros y las diferencias en su tamaño y forma sugieren que el dosel forestal no es una entidad fija, sino que reacciona de forma constante a elementos como la caída de árboles, la mortalidad natural y la regeneración variable de la vegetación (Brokaw, 1985).

La presencia de claros en expansión y en contracción indica que los procesos de disturbio y regeneración suceden de manera simultánea y variable en el paisaje. La alta proporción de claros en contracción indica una inclinación hacia el cierre del dosel, lo que muestra una significativa capacidad de regeneración natural del bosque, propia de sistemas con bajo grado de intervención reciente (Chazdon, 2014). Los claros en expansión y los nuevos claros encontrados son zonas donde las perturbaciones recientes favorecen condiciones más abiertas, lo que ayuda a la diversidad estructural y funcional del bosque (Chazdon, 2008).

En este contexto, el enfoque multitemporal empleado en el presente estudio constituye una herramienta esencial para entender los procesos de apertura y cierre del dosel, además de guiar las resoluciones de restauración y manejo en la Reserva Natural de la Sociedad Civil La Llanada, al permitir la identificación de claros con dinámicas contrastantes y zonas en proceso de cierre natural frente a áreas apertura persistente o en expansión constante, así como priorizar las secciones donde la regeneración natural podría ser insuficiente. Asimismo, los cambios detectados subrayan la relevancia de seguir con el monitoreo anual utilizando herramientas geoespaciales para poder analizar tendencias, dar prioridad a áreas críticas y robustecer las estrategias de conservación.

La especie *Q. humboldtii* es una de las más importantes de los bosques altoandinos por su papel estructural y funcional dentro del ecosistema, siendo la única *Quercus* nativa de Sudamérica y una especie dominante en amplios gradientes de altitud en los Andes colombianos (Aguilar-Garavito et al., 2024). Su dominancia en el dosel regula el microclima y la disponibilidad de luz en el sotobosque, afectando la composición y dinámica general de la comunidad arbórea (Aguilar-Garavito et al., 2024).

Desde una perspectiva ecológica, la regeneración del género *Quercus* responde a una estrategia de crecimiento lento y establecimiento gradual, reflejada en bajas densidades de plántulas juveniles y largos periodos hasta que los individuos alcanzan el dosel y cumplen su rol estructural (Aguilar-Garavito et al., 2023). Estudios recientes muestran que, aunque la densidad de bellotas puede ser alta en áreas afectadas por incendios, la proporción de bellotas viables y plántulas saludables es baja, indicando que los disturbios limitan el reclutamiento sexual de nuevas cohortes (Aguilar-Garavito et al., 2024).

Además, la regeneración de *Q. humboldtii* se ve modulada por factores indirectos, como la composición de hongos ectomicorrízicos asociados a sus raíces, lo que puede influir en la nutrición y establecimiento de plántulas en distintos contextos ambientales (Sanchez-Tello & Corrales, 2024). Pese a estas limitaciones, la especie mantiene una elevada capacidad de rebrote vegetativo tras el fuego, con tasas de rebrote altas en árboles adultos, lo que sugiere que la supervivencia post-disturbio depende más del rebrote que del reclutamiento sexual en áreas perturbadas (Aguilar-Garavito et al., 2023).

La regeneración limitada y la exposición a disturbios persistentes pueden generar cambios graduales en la composición del bosque, reduciendo la dominancia relativa de *Q. humboldtii* frente a especies con estrategias de crecimiento más rápido. En los sitios evaluados, esta situación se

refleja en la mayor representación de especies arbustivas y de sotobosque como *Baccharis brachylaenoides* y *Miconia theizans*, las cuales presentan mayores valores de abundancia y frecuencia en comparación con *Q. humboldtii*. Este patrón sugiere que, bajo escenarios de apertura del dosel y mayor incidencia de luz, estas especies podrían establecerse y desarrollarse con mayor éxito durante las fases tempranas de regeneración. En este sentido, la regeneración de *Q. humboldtii* constituye un indicador clave del futuro del bosque andino, ya que permite evaluar su capacidad de mantener funciones estructurales y ecológicas a largo plazo.

Los resultados derivados de los modelos lineales generalizados mixtos facilitaron la evaluación de la conexión entre los claros y las propiedades de la regeneración natural. En resumen, los análisis mostraron que ni la densidad y abundancia de la regeneración natural presentaron una asociación significativa con el tamaño del claro, su dinámica (contracción o expansión) ni con la variación de áreas entre mediciones. Este patrón indica que, en el bosque alto andino analizado, las cualidades estructurales y dinámicas de los claros no son el factor clave en la regeneración natural.

En el modelo de abundancia, aunque no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las categorías de tamaño y dinámica del claro, se notaron tendencias hacia una menor abundancia en claros más grandes. Este hallazgo se aparta parcialmente de la hipótesis general que sostiene que los amplios claros favorecen la regeneración por un mayor ingreso de luz (Brokaw & Busing, 2000; Chazdon, 2008). No obstante, en ecosistemas altoandinos, la apertura excesiva del dosel puede ocasionar microclimas más severos, como mayores oscilaciones de temperatura, incremento de la radiación solar directa y disminución de la humedad en el suelo, lo que podría restringir el establecimiento y la supervivencia de plántulas (Homeir et al., 2010).

El modelo de densidad, de manera coherente, evidenció que esta variable permaneció relativamente estable entre las distintas categorías de claros, lo que sugiere que la regeneración no responde directamente a amplios gradientes de apertura del dosel en este tipo de bosque. La variabilidad observada se atribuyó en gran parte al efecto aleatorio del claro, lo que indica una notable heterogeneidad espacial vinculada a las condiciones locales del micrositio. En bosques altoandinos, aspectos como la cobertura del sotobosque, la existencia de musgos y helechos, la profundidad del mantillo, la disponibilidad de nutrientes y la presión por herbivoría pueden tener un impacto más fuerte sobre la regeneración que el tamaño del claro (Homeir et al., 2010).

En bosques andinos y subandinos, la complejidad del reclutamiento y la abundancia de especies no solo se relacionan con los tamaños del claro. La disponibilidad de luz, el gradiente altitudinal, la condición del suelo, la historia de alteraciones y las características funcionales de las especies son algunos de los factores que interactúan en estos ecosistemas. Esta interacción produce respuestas diversas en la regeneración, lo que justifica por qué una única variable estructural no determina la riqueza local (Velásquez et al., 2012).

El análisis de la abundancia respecto a la variación de áreas entre claros mostró una relación positiva débil y sin significancia, sugiriendo que las modificaciones en el tamaño del claro a lo largo del tiempo no implican de manera consistente variaciones en la regeneración natural. Este hallazgo coincide con investigaciones en bosques montañosos que indican que la regeneración reacciona de manera lenta y altamente estocástica a las perturbaciones, debido a las bajas tasas de crecimiento, la escasa dispersión de semillas y la marcada dependencia de condiciones microambientales estables (Brokaw & Busing, 2000; Chazdon, 2008).

Los resultados de los modelos ajustados mostraron que la apertura del dosel y la transmisión total de luz no tuvieron un efecto estadísticamente significativo sobre la abundancia

de regeneración, aunque se observó una tendencia positiva con el tamaño del claro. Este patrón sugiere que, en los bosques altoandinos, la disponibilidad lumínica en sí misma no es el principal factor limitante de la abundancia de plántulas, lo cual coincide con estudios que reportan que la estructura compleja del dosel y las condiciones microambientales de montaña modulan fuertemente la irradiancia en el sotobosque y las respuestas de la regeneración (Quevedo Rojas et al., 2016).

Aunque la apertura del dosel suele aumentar la disponibilidad de radiación bajo el dosel, su efecto sobre la regeneración no es universal, y depende de la interacción con microfactores locales y respuestas fisiológicas de las especies (Moretti et al., 2024). En un experimento reciente, se encontró que aperturas abruptas del dosel incrementan la luz disponible, lo que inicialmente estimula respuestas fisiológicas como la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas tolerantes a sombra; sin embargo, a medida que el dosel se cierra gradualmente, la disponibilidad lumínica disminuye y la respuesta de las plántulas se ajusta de manera compleja según la historia de luz y estrés (Moretti et al., 2024).

Además, análisis globales recientes han demostrado que la presencia de claros en el dosel afecta no solo la luz sino también las condiciones del suelo, como la disponibilidad de nutrientes y la heterogeneidad espacial, que son factores clave para la regeneración y sucesión forestal (Tong et al., 2024).

La abundancia de especies no depende únicamente de la apertura del dosel porque factores locales como la dispersión de semillas, la calidad del suelo y los microhábitats dominan el reclutamiento, limitando el efecto de la luz extra. Esto ha sido documentado en bosques altoandinos restaurados, donde variables edáficas y de paisaje explican mejor el reclutamiento que

la apertura del dosel sola, y en bosques andinos donde las microcondiciones de sitio modelan la distribución de plántulas (Piquer-Doblas et al., 2024).

Por otra parte, estudios en bosques templados y montanos han mostrado que la distribución de luz dentro de diferentes tipos de claros depende de la posición y tamaño del claro, lo que influye en cómo las plántulas y ejemplares jóvenes de distintas especies responden a la luz directa o difusa (He et al., 2023). Estas respuestas específicas por especie podrían explicar la variabilidad observada en nuestros datos, donde no se detectaron efectos significativos de las variables lumínicas sobre la abundancia de regeneración.

En el contexto de los bosques nublados altoandinos, la literatura indica que la radiación que llega al sotobosque es generalmente baja incluso en claros, debido a la alta densidad del dosel y la nubosidad persistente, lo que limita el impacto de la apertura del dosel sobre la luz disponible (Quevedo Rojas et al., 2016). Esta baja disponibilidad lumínica, sumada a la compleja interacción de factores como la topografía y el microclima de montaña, podría contribuir a que la variación en luz no sea un predictor fuerte de la abundancia de regeneración en estos sistemas.

En conjunto, estos estudios recientes respaldan la idea de que la relación entre apertura del dosel, transmisión de luz y regeneración es compleja y no lineal, especialmente en ecosistemas con irradiancia basal baja como los bosques altoandinos. Así, los factores microambientales locales, la heterogeneidad espacial y las características fisiológicas de las especies juegan un papel fundamental en determinar la abundancia de regeneración, más allá de la simple disponibilidad de luz.

6. Conclusiones

Se identificaron cambios temporales en el tamaño y la dinámica de los claros, estos no se reflejaron en diferencias significativas en la abundancia ni en la composición de la regeneración

natural. Esto sugiere que, en el bosque altoandino estudiado, la regeneración no está determinada directamente por la dinámica de los claros, sino que depende principalmente de factores locales del micrositio, lo cual condiciona la abundancia futura de las especies, particularmente de aquellas de dosel como el roble.

Los hallazgos provenientes de los tres modelos indican que, en el bosque altoandino analizado, la regeneración natural muestra una considerable heterogeneidad espacial y una conexión débil con las características estructurales y dinámicas de los claros. Esto lleva a concluir que el tamaño del claro, su dinámica y las variaciones en el área no son factores decisivos para la abundancia ni para la densidad de la regeneración natural. En oposición, los patrones detectados indican que la regeneración está determinada principalmente por factores biológicos y locales a nivel de micrositio. Estos resultados destacan la relevancia de realizar análisis en escalas reducidas y de incluir diversas variables ambientales al estudiar los procesos de regeneración natural en bosques altoandinos, donde las condiciones climáticas y del suelo establecen limitaciones ecológicas importantes para el establecimiento de nuevos individuos.

La apertura del dosel, la transmisión total de luz y el índice de área foliar, así como la hora del día en que se realizaron las mediciones, no mostraron una influencia significativa sobre la regeneración natural. En consecuencia, se concluye que, bajo las variables analizadas no constituyen un factor determinante para la abundancia de la regeneración, y que el futuro del bosque estará más condicionado por procesos ecológicos locales que por cambios en la apertura del dosel.

7. Recomendaciones

Para investigaciones futuras, es importante considerar variables como las propiedades físicas y químicas del suelo, factores a escala de micrositio, así como la cobertura del sotobosque,

la profundidad del mantillo, la humedad del suelo y la disponibilidad de nutrientes. Estas variables podrían explicar con mayor precisión la alta heterogeneidad espacial que se ha observado en la regeneración.

Realizar la toma de fotografías hemisféricas, para evaluar la luminosidad en diferentes meses del año y revisar si hay cambios en relación a las variables estudiadas; así mismo establecer parcelas permanentes para monitorear a largo plazo de manera que permita detectar respuestas de la regeneración frente a cambios en la estructura del dosel.

Asimismo, se sugiere incrementar la intensidad del muestreo, tanto en el número de parcelas como en su distribución espacial, con el fin de captar de manera más representativa la variabilidad estructural del bosque y fortalecer los análisis estadísticos.

Para mejorar la caracterización espacial de los claros del dosel, se recomienda incorporar metodologías de clasificación automática o semiautomática basadas en imágenes de alta resolución, similares a las empleadas en este estudio, asegurando que, en caso de utilizar múltiples imágenes, estas sean capturadas a una misma altura de vuelo, con el fin de mantener una resolución espacial homogénea. Este enfoque contribuiría a reducir la subjetividad en la delimitación de las aperturas, a aumentar la precisión y reproducibilidad de los resultados, y podría extenderse a otros tipos de estudios, como la medición del área y la estructura de la copa de los árboles.

Se recomienda que en este tipo de bosque se realice un estudio acerca de bancos de semilla para la especie *Quercus humboldtii* para evaluar las condiciones de viabilidad para garantizar la conservación a largo plazo de este bosque.

Referencias Bibliográficas

- Abud, M., & Torres, A. (2016). Caracterización florística de un bosque alto andino en el parque nacional natural Puracé, Cauca, Colombia. *Boletín Científico Del Centro de Museos*, 20(1), 27–39. <https://doi.org/10.17151/bccm.2016.20.1.3>
- Aguilar-Garavito, M., Cortina-Segarra, J., Matoma, M., & Ignacio Barrera-Cataño, J. (2023). Postfire resprouting and recruitment of *Quercus humboldtii* in the Iguaque Mountains (Colombia). *Forest Ecology and Management*, 537, 120937. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2023.120937>
- Aguilar-Garavito, M., Sesquilé, E., Cortina-Segarra, J., Leguizamo, Á., & Ruiz-Santacruz, J. S. (2024). Production and germination of acorns from the Andean oak *Quercus humboldtii* (Fagaceae) affected by recurrent fires. *Revista de Biología Tropical*, 72(1). <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v72i1.53407>
- Aguirre Mendoza, Z., Quirola Kirby, G., Armando Jaramillo Herbario, N., Espinosa, R., & Ventimilla Ramos, D. (2024). Natural regeneration of forest species in an Andean forest in the south of Ecuador. *Arnaldoa*, 31(1), 105–119. <https://doi.org/10.22497/arnaldoa.311.31105>
- Alvear, M., Betancur, J., & Franco-Rosselli, P. (2010). Diversidad florística y estructura de remanentes de bosque Andino en la zona de amortiguación del Parque Nacional Natural Los Nevados, Cordillera Central Colombiana. *Caldasia*, 32(1), 39–63. www.unal.edu.co/icn/publicaciones/caldasia.htm
- Aravena, C. (2018). Efecto del tamaño de los claros de dosel sobre variables microclimáticas en un bosque de *Nothofagus Antarctica* (G. Forst.) Oerst. En la región de Aysén.

- ArcGIS Pro. (2024). *Create Spatial Sampling Locations (Data Management)—ArcGIS Pro / Documentation*. https://pro.arcgis.com/en/pro-app/3.3/tool-reference/data-management/create-spatial-sampling-locations.htm?utm_source=chatgpt.com
- Avella, A., & Rangel, O. (2016). *Los robledales / Biodiversidad 2016*. <https://reporte.humboldt.org.co/biodiversidad/2016/cap1/105/#seccion4>
- Brokaw, N. (1985). Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, 66(3), 682–687. <https://doi.org/10.2307/1940529>
- Brokaw, N., & Busing, R. T. (2000). Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *TREE*, 15, 183–188.
- Burton, J. I., Mladenoff, D. J., Forrester, J. A., & Clayton, M. K. (2021). Effects of forest canopy gaps on the ground-layer plant community depend on deer: Evidence from a controlled experiment. *Journal of Vegetation Science*, 32(1). <https://doi.org/10.1111/jvs.12969>
- Castillo, A. , L. (2014). *La teledetección directa por satélites y la solución de controversias The Direct Satellite Remote Sensing and the Settlement of Disputes*.
- Chao, K.-J., Lin, Y.-C., Song, G.-Z., Liao, C.-H., Kuo, Y.-L., Hsieh, C.-F., & Schupp, E. (2022). Understorey light environment impacts on seedling establishment and growth in a typhoon-disturbed tropical forest. *Plant Ecology*, 223, 1–15. <https://doi.org/10.1007/s11258-022-01255-4>
- Chauchard, L. M., Maresca, ; L, & González Peñalba, ; M. (2002). Método para evaluar el estado regenerativo de un rodal y su aplicación al manejo del bosque mixto de Nothofagus. *Revista de Ciencias Forestales*, 9, 29–42.

- Chazdon, R. L. (2008). Chance and determinism in tropical forest succession. In W. P. Carson & S. A. Schinitzer (Eds.), *Tropical forest community ecology* (Vol. 23, pp. 384–408). Wiley-Blackwell Pub.
- Chazdon, R. L. (2014). *Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation*. University of Chicago Press.
<https://doi.org/10.7208/chicago/9780226118109.001.0001>
- Chen, J., Wang, L., Jucker, T., Da, H., Zhang, Z., Hu, J., Yang, Q., Wang, X., Qin, Y., Shen, G., Shu, L., & Zhang, J. (2023). Detecting forest canopy gaps using unoccupied aerial vehicle RGB imagery in a species-rich subtropical forest. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 9(5), 671–686. <https://doi.org/10.1002/rse2.336>
- Christmann, T., Palomeque, X., Armenteras, D., Wilson, S. J., Malhi, Y., & Oliveras Menor, I. (2023). Disrupted montane forest recovery hinders biodiversity conservation in the tropical Andes. *Global Ecology and Biogeography*, 32(5), 793–808.
<https://doi.org/10.1111/geb.13666>
- Cortés, L., Camacho, S., & Matoma, M. (2020). Estudio de la composición y estructura del bosque andino localizado en Potrero Grande, Chipaque (Colombia). *Actualidad & Divulgación Científica*, 23 No. 1:e1483. <https://doi.org/10.31910/rudca>
- Dalagnol, R., Wagner, F. H., Galvão, L. S., Streher, A. S., Phillips, O. L., Gloor, E., Pugh, T. A. M., Ometto, J. P. H. B., & Aragão, L. E. O. C. (2021). Large-scale variations in the dynamics of Amazon forest canopy gaps from airborne lidar data and opportunities for tree mortality estimates. *Scientific Reports*, 11(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-80809-w>
- Delgado, F., & Ferro, J. (2024). Caracterización de la regeneración natural del bosque seco tropical pos perturbaciones antrópicas en la Península de Guanahacabibes, Cuba. *ECOVIDA*, 14.

- Díaz, G. M. (2023). Optimizing forest canopy structure retrieval from smartphone-based hemispherical photography. *Methods in Ecology and Evolution*, 14(3), 875–884. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14059>
- Donadio, R., Arriola, S., Soto, J., López, A., Sepúlveda, N., Villalobos, L., Monge, J., & Somarriba, E. (2021). *Fotogrametría digital con sistemas aéreos no tripulados*.
- dos Santos, C. V. B., Beserra de Moura, M. S., Carvalho, H. F. de S., Galvêncio, J. D., Miranda, R. de Q., Nishiwaki, A. A. M., & Montenegro, S. M. G. L. (2022). Avaliação do índice de área foliar e índice de área da planta em floresta seca utilizando modelos simplificados em imagens de alta resolução com o uso de VANT. *Journal of Hyperspectral Remote Sensing*, 12, 109–123. www.periodicos.ufpe.br/revistas/jhrswww.ufpe.br/jhrs
- FMNR Hub. (2024). *Farmer Managed Natural Regeneration*. <https://fmnrhub.com.au/manuals-brochures/>
- Franco, M., Betancur, J., & Franco, P. (2023). Diversidad florística y estructura de remanentes de bosque andino en la zona de amortiguación del parque nacional natural los nevados, cordillera central colombiana. *Caldasia*, 32. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/71301>
- González, M. E., Donoso, P. J., & Szejner, P. (2015). Tree-fall gaps and patterns of tree recruitment and growth in Andean old-growth forests in south-central Chile. *Bosque*, 36(3), 383–394. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002015000300006>
- Gutiérrez, A., & Díaz-Hormazábal, I. (2019). Monitoreo de la alteración del dosel en bosques nativos. Guía metodológica. In *Guía metodológica. Universidad de Chile. Santiago, Chile*. 42 pp.
- He, D., Peng, D., Yang, H., & Zhang, X. (2023). The response of seedlings and saplings to canopy structure and light in different gaps in a spruce-fir mixed stand in Changbai Mountains, China.

Forest Ecology and Management, 546, 121365.
<https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2023.121365>

Hederová, L., Macek, M., Wild, J., Brůna, J., Kašpar, V., Klinerová, T., & Kopecský, M. (2023). Ecologically relevant canopy openness from hemispherical photographs. *Agricultural and Forest Meteorology*, 330. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2023.109308>

Hernández, J., Villalobos, V., Guevara, M., & Ortiz, E. (2023). Planificación de vuelos y procesamiento de datos de vehículos aéreos no tripulados (VANTS) en el monitoreo de plantaciones forestales. *Revista Forestal Mesoamericana KURÚ*, 21, 48. <https://doi.org/10.18845/rfmk.v21i48.7041>

Homeir, J., Breckle, S., Günter, S., Rollenbeck, R., & Leuschener, C. (2010). Tree Diversity, Forest Structure and Productivity along Altitudinal and Topographical Gradients in a Species-Rich Ecuadorian Montane Rain Forest on JSTOR. *Biotropica*, 42(2), 140–148. <https://www.jstor.org/stable/40645578>

IDEAM, & MinAmbiente. (2002). *Páramos y ecosistemas alto andinos de Colombia en condición Hotspot y Global Climatic Tensor. Introducción*. <http://hdl.handle.net/20.500.12324/18927>

Jin, P., Xu, M., Yang, Q., & Zhang, J. (2024). The influence of stand composition and season on canopy structure and understory light environment in different subtropical montane *Pinus massoniana* forests. *PeerJ*, 12. <https://doi.org/10.7717/PEERJ.17067>

León, P. , J., Gonzáles, H. M., & Gallardo, L. , J. (2014). Distribución del Agua Lluvia en Tres Bosques Altoandinos de la Cordillera Central de Antioquia, Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 10.

- Liu, F., Yang, Z., & Zhang, G. (2020). Canopy gap characteristics and spatial patterns in a subtropical forest of South China after ice storm damage. *Journal of Mountain Science*, 17(8), 1942–1958.
- Lozano, J. (2021). *Análisis de distintos tipos de coberturas mediante el uso de cámara multispectral tomadas desde dron en el Valle de Aburrá*. Universidad de Antioquia.
- Mauro-Díaz, G., Lencinas, J., & Del Valle, H. (2014). Introducción a la fotografía hemisférica en ciencias forestales. *Madera y Bosques*, 20, 109–117.
- Mendoza, Z. A., & Cabrera Guerrero, O. (2021). Population parameters and natural regeneration of *Bursera graveolens*. *Ecuador Arnaldoa*, 28(2), 305–318. <https://doi.org/10.22497/arnaldoa.282.28203>
- Moretti, A. P., Olguin, F. Y., Gauna, J. M., & Graciano, C. (2024). Sudden openings and gradual closures in canopy cover modulate acclimation, survival, and growth of a shade-tolerant rainforest tree species. *Journal of Forestry Research* 2024 35:1, 35(1), 91-. <https://doi.org/10.1007/S11676-024-01736-4>
- Muñoz, L. (2013, April 8). *Fotografías hemisféricas | El blog Forestal*. El blog Forestal. <https://mluisforestal.wordpress.com/2013/04/08/fotografias-hemisfericas/>
- Muscolo, A., Bagnato, S., Sidari, M., & Mercurio, R. (2014). A review of the roles of forest canopy gaps. *Journal of Forestry Research*, 25(4), 725–736. <https://doi.org/10.1007/S11676-014-0521-7/METRICS>
- Ojeda-Bustamante, W., González-Sánchez, A., Mauricio-Pérez, A., & Flores-Velázquez, J. (2017). Aplicaciones de los vehículos aéreos no tripulados en la ingeniería hidroagrícola. *Tecnología y Ciencias Del Agua*, 8(4), 157–166. <https://doi.org/10.24850/j-tyca-2017-04-10>

- Piquer-Doblas, M., Correa-Londoño, G. A., & Osorio-Vélez, L. F. (2024). From Stand to Forest: Woody Plant Recruitment in an Andean Restoration Project. *Plants 2024, Vol. 13, Page 2474, 13(17), 2474*. <https://doi.org/10.3390/plants13172474>
- Quevedo Rojas, A. M., Schwarzkopf, T., García, C., & Jerez Rico, M. (2016). Light environment in the understory of an Andean cloud forest: canopy structure and climatic seasonality. *Revista de Biología Tropical, 64(4), 1699–1707*. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i4.21861>
- Rangel, J. O. (2000). *La región paramuna y franja aledaña en Colombia*. <https://www.researchgate.net/publication/339458087>
- Resolución 209, Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. Parques Nacionales Naturales de Colombia por medio de la cual se registra La Reserva Natural De La Sociedad Civil “La Llanada” RNSC 021-14, 2015 (2015).
- Rich, P. M. (1990). *Characterizing Plant Canopies with Hemispherical Photographs*.
- Rincón, G. , J., & Mosquera, P. , J. (2013). Determinación de la dinámica forestal de la matriz de bosques sobre claros vegetales en la Estación Ambiental de Tutunendo, Quibdó, Chocó, Colombia. *Bioetnia, 10*.
- Sanchez-Tello, J. D., & Corrales, A. (2024). Ectomycorrhizal fungal communities in natural and urban ecosystems: *Quercus humboldtii* as a study case in the tropical Andes. *Mycorrhiza 2024 34:1, 34(1), 45–55*. <https://doi.org/10.1007/S00572-024-01140-0>
- Schnitzer, S. A., & Carson, W. P. (2001). Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. In *Ecology* (Vol. 82, Number 4).
- Suescún, D., Villegas, J. C., León, J. D., Flórez, C. P., García-Leoz, V., & Correa-Londoño, G. A. (2016). Vegetation cover and rainfall seasonality impact nutrient loss via runoff and erosion

- in the Colombian Andes. *Regional Environmental Change* 2016 17:3, 17(3), 827–839.
<https://doi.org/10.1007/S10113-016-1071-7>
- Tian, A., Halik, Ü., Fu, W., Sawirdin, S., Cheng, S., & Lei, J. (2024). Research History of Forest Gap as Small-Scale Disturbances in Forest Ecosystems. In *Forests* (Vol. 15, Number 1). Multidisciplinary Digital Publishing Institute (MDPI). <https://doi.org/10.3390/f15010021>
- Tong, R., Ji, B., Wang, G. G., Lou, C., Ma, C., Zhu, N., Yuan, W., & Wu, T. (2024). Canopy gap impacts on soil organic carbon and nutrient dynamic: a meta-analysis. *Annals of Forest Science* 2024 81:1, 81(1), 12-. <https://doi.org/10.1186/S13595-024-01224-Z>
- Torresan, C., Berton, A., Carotenuto, F., Di Gennaro, S. F., Gioli, B., Matese, A., Miglietta, F., Vagnoli, C., Zaldei, A., & Wallace, L. (2017). Forestry applications of UAVs in Europe: a review. *International Journal of Remote Sensing*, 38(8–10), 2427–2447.
<https://doi.org/10.1080/01431161.2016.1252477>
- Valverde, J. C., & Arias, D. (2020). Evaluación del índice de área foliar con método indirecto y directo en distintas condiciones ambientales en plantaciones dendroenergéticas de *Eucalyptus tereticornis* Sm. *Madera y Bosques*, 26(2). <https://doi.org/10.21829/myb.2020.2621953>
- Velasco-Linares, P., & Vargas, O. (2008). Problemática de los bosques altoandinos. In O. Vargas (Ed.), *Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino. El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cagua, Cundinamarca* (2). Grupo de Restauración Ecológica. Universidad Nacional de Colombia.
- Velásquez Restrepo, J. O., Maniguaje, N. L., & Duque, Á. J. (2012). Diversidad y dinámica de un bosque subandino de altitud en la región norte de los Andes colombianos. *Revista de Biología Tropical*, 60(2), 943–952. http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442012000200034&lng=en&nrm=iso&tlng=es

- Veneros, J., García, L., Morales, E., Gómez, V., Torres, M., & López-Morales, F. (2020, December). Aplicación de sensores remotos para el análisis de cobertura vegetal y cuerpos de agua Application of remote sensors for the analysis of vegetation cover and water bodies. *IDESIA*, *38*, 99–107.
- Williams, B. A., Beyer, H. L., Fagan, M. E., Chazdon, R. L., Schmoeller, M., Sprenkle-Hyppolite, S., Griscom, B. W., Watson, J. E. M., Tedesco, A. M., Gonzalez-Roglich, M., Daldegan, G. A., Bodin, B., Celentano, D., Wilson, S. J., Rhodes, J. R., Alexandre, N. S., Kim, D. H., Bastos, D., & Crouzeilles, R. (2024). Global potential for natural regeneration in deforested tropical regions. *Nature*, *636*(8041), 131–137. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-08106-4>
- Williams, L. J., Kovach, K. R., Guzmán Q., J. A., Stefanski, A., Bermudez, R., Butler, E. E., Coq-
-Etchegaray, D., Glenn-Stone, C., Hajek, P., Klama, J., Medlyn, B. E., Messier, C., Moradi, A., Paquette, A., Park, M. H., Scherer-Lorenzen, M., Townsend, P. A., Reich, P. B., Cavender-Bares, J., & Schuman, M. C. (2025). Tree diversity shapes the spectral signature of light transmittance in developing forests. *Ecology*, *106*(3). <https://doi.org/10.1002/ECY.70032>
- Winstanley, P., Dalagnol, R., Mendiratta, S., Braga, D., Galvão, L. S., & Bispo, P. da C. (2024). Post-Logging Canopy Gap Dynamics and Forest Regeneration Assessed Using Airborne LiDAR Time Series in the Brazilian Amazon with Attribution to Gap Types and Origins. *Remote Sensing*, *16*(13). <https://doi.org/10.3390/rs16132319>
- Zeferino, L. B., Souza, L. F. T. de, Amaral, C. H. do, Fernandes Filho, E. I., & Oliveira, T. S. de. (2020). Does environmental data increase the accuracy of land use and land cover classification? *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, *91*. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2020.102128>

Apéndices

Apéndice A

Toma de datos en campo



Apéndice B

Recolección de muestras botánicas para su respectiva identificación y secado



Apéndice C

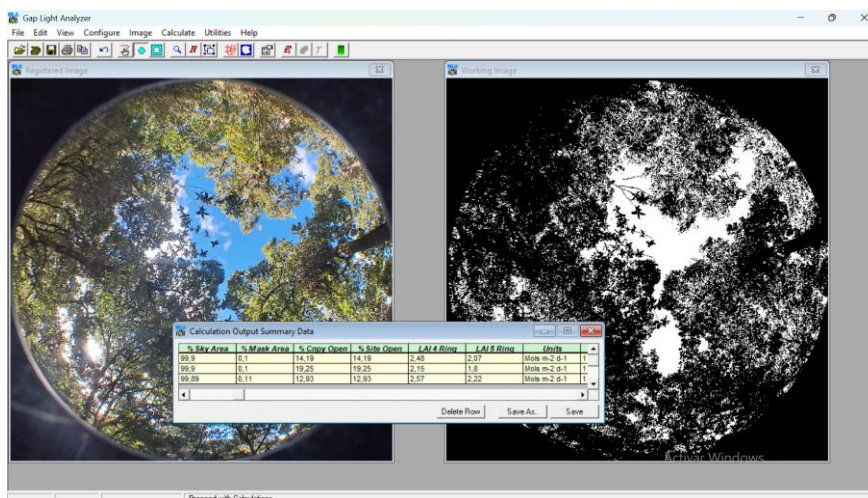
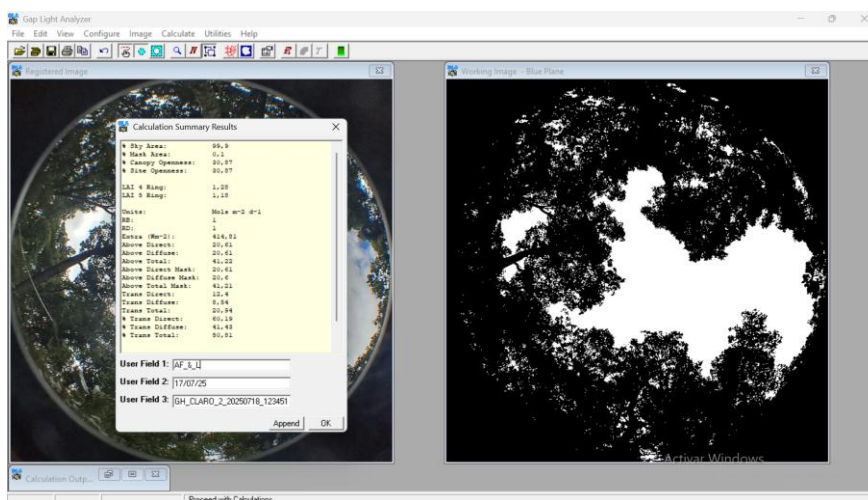
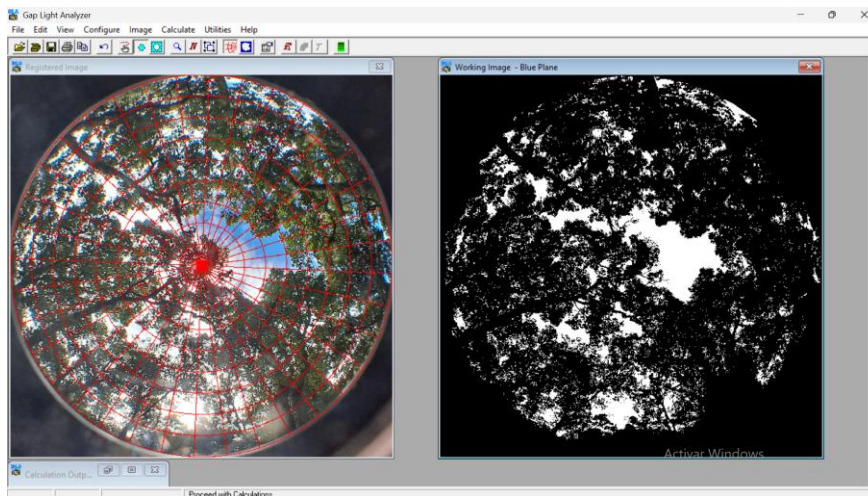
Fotografías hemisféricas





Apéndice D

Procesamiento de imágenes en el software Gap Light Analyzer



Apéndice E

Scrip de R studio del modelo de abundancia de regeneración

```
> mod_abund_final2 <- glmmTMB(
+   Abundancia ~ Categoria + Categoria_tamano +
+   (1 | N_claro),
+   family = nbinom2,
+   data = Datos_obj2
+ )
> summary(mod_abund_final2)
Family: nbinom2 ( log )
Formula:      Abundancia ~ Categoria + Categoria_tamano + (1 | N_claro)
Data: Datos_obj2

      AIC      BIC    logLik -2*log(L)  df.resid
  260.9   271.7   -124.4   248.9      39

Random effects:
Conditional model:
  Groups Name      Variance Std.Dev.
N_claro (Intercept) 0.0738   0.2717
Number of obs: 45, groups: N_claro, 45

Dispersion parameter for nbinom2 family (): 1.2e+07

Conditional model:
      Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)    2.33424    0.13381  17.445 <2e-16 ***
CategoriaExpansion -0.01488    0.12670  -0.117  0.906
Categoria_tamanoMediano -0.05043    0.15321  -0.329  0.742
Categoria_tamanoGrande -0.21460    0.16721  -1.283  0.199
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
> |
```

Apéndice F

Scrip de R studio del modelo de densidad de regeneración

```
> summary(m_den_gamma)
Family: Gamma ( log )
Formula:      Densidad ~ Categoria_tamano + Categoria + (1 | N_claro)
Data: Datos_den

      AIC      BIC    logLik -2*log(L)  df.resid
  11.5   22.3     0.2    -0.5      39

Random effects:
Conditional model:
  Groups Name      Variance Std.Dev.
N_claro (Intercept) 0.09259  0.3043
Number of obs: 45, groups: N_claro, 45

Dispersion estimate for Gamma family (sigma^2): 0.0808

Conditional model:
      Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)   -0.41245    0.14279  -2.889  0.00387 **
Categoria_tamanoMediano -0.04262    0.15517  -0.275  0.78356
Categoria_tamanoGrande -0.21496    0.16518  -1.301  0.19313
CategoriaExpansion    -0.03709    0.12930  -0.287  0.77422
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
> |
```

Apéndice G

Scrip de R studio del modelo de riqueza de especies

```
> summary(m_riqueza_pois2)
Family: poisson ( log )
Formula: Riqueza ~ Categoria_tamano + Categoria + (1 | N_claro)
Data: Datos_obj2

      AIC      BIC    logLik -2*log(L)  df.resid
 154.3    163.4    -72.2    144.3      40

Random effects:
Conditional model:
  Groups Name      Variance Std.Dev.
N_claro (Intercept) 2.719e-10 1.649e-05
Number of obs: 45, groups: N_claro, 45

Conditional model:
              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)      0.69026   0.22149   3.116  0.00183 **
Categoria_tamanoMediano 0.21116   0.24583   0.859  0.39034
Categoria_tamanoGrande  0.48325   0.24789   1.950  0.05124 .
CategoriaExpansion     0.08559   0.18255   0.469  0.63919
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
> |
```

Apéndice H

Scrip de R studio del modelo abundancia vs diferencia de área

```
> summary(m_abund_dif)
Family: nbinom2 ( log )
Formula: Abundancia ~ Diferencia_areas + (1 | N_claro)
Data: Datos_compilados

      AIC      BIC    logLik -2*log(L)  df.resid
 376.6    385.3    -184.3    368.6      61

Random effects:
Conditional model:
  Groups Name      Variance Std.Dev.
N_claro (Intercept) 0.1086   0.3296
Number of obs: 65, groups: N_claro, 65

Dispersion parameter for nbinom2 family (): 4.59e+07

Conditional model:
              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)      2.2196441  0.0609342  36.43  <2e-16 ***
Diferencia_areas 0.0009133  0.0009737   0.94   0.348
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
> |
```

Apéndice I

Scrip de R studio del modelo % Apertura del dosel

```
> summary(mod_apertura)
Family: nbinom2 ( log )
Formula:      Abund_abs_parc ~ Apertura_sc * Hora_unificada + Area_sc + (1 |      N_claro)
Data: datos

      AIC      BIC    logLik -2*log(L)  df.resid
      975.7    1005.2    -478.9    957.7     186

Random effects:

Conditional model:
Groups Name      Variance Std.Dev.
N_claro (Intercept) 0.1666  0.4082
Number of obs: 195, groups:  N_claro, 65

Dispersion parameter for nbinom2 family (): 1.82e+08

Conditional model:
              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)      2.172038  0.065452  33.19 <2e-16 ***
Apertura_sc       0.017872  0.070459   0.25  0.800
Hora_unificada16h 0.000882  0.056757   0.02  0.988
Hora_unificada8h -0.000737  0.056843  -0.01  0.990
Area_sc           0.096059  0.062228   1.54  0.123
Apertura_sc:Hora_unificada16h -0.002195  0.056781  -0.04  0.969
Apertura_sc:Hora_unificada8h  0.001315  0.057986   0.02  0.982
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
> |
```

Apéndice J

Scrip de R studio del modelo de LAI

```
> summary(mod_LAI)
Family: nbinom2 ( log )
Formula:      Abund_abs_parc ~ Prom_LAI * Hora_unificada + Area_claro + (1 |      N_claro)
Data: datos

      AIC      BIC    logLik -2*log(L)  df.resid
      975.7    1005.2    -478.9    957.7     186

Random effects:

Conditional model:
Groups Name      Variance Std.Dev.
N_claro (Intercept) 0.1664  0.4079
Number of obs: 195, groups:  N_claro, 65

Dispersion parameter for nbinom2 family (): 1.68e+08

Conditional model:
              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)      2.1893236  0.2680223   8.168 3.12e-16 ***
Prom_LAI          -0.0341613  0.1226783  -0.278  0.781
Hora_unificada16h -0.0019018  0.2192445  -0.009  0.993
Hora_unificada8h  0.0148294  0.2208241   0.067  0.946
Area_claro        0.0005973  0.0003838   1.556  0.120
Prom_LAI:Hora_unificada16h 0.0017071  0.1059850   0.016  0.987
Prom_LAI:Hora_unificada8h -0.0072501  0.1076560  -0.067  0.946
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
> |
```

Apéndice K

Scrip de R studio del modelo de transmisión de radiación

```
> summary(mod_trans)
Family: nbinom2 ( log )
Formula:      Abund_abs_parc ~ `_%_Trans_Tot` * Hora_unificada + Area_claro + (1 | N_claro)
Data: datos

            AIC          BIC      logLik -2*log(L)  df.resid
            NA           NA           NA      NA      186

Random effects:
Conditional model:
Groups Name      Variance Std.Dev.
N_claro (Intercept) 0.1646  0.4057
Number of obs: 195, groups: N_claro, 65

Dispersion parameter for nbinom2 family (): 1.51e+08

Conditional model:
              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)    2.0439616  0.1413845  14.457 <2e-16 ***
`_%_Trans_Tot`  0.0034285  0.0054241   0.632  0.527
Hora_unificada16h 0.0074902  0.1246500   0.060  0.952
Hora_unificada8h  0.0026342  0.1263691   0.021  0.983
Area_claro      0.0004929  0.0004076   1.209  0.227
`_%_Trans_Tot`:Hora_unificada16h -0.0002953  0.0042351  -0.070  0.944
`_%_Trans_Tot`:Hora_unificada8h -0.0001595  0.0042858  -0.037  0.970
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
>
```

Apéndice L

Datos categóricos y espaciales de las parcelas y los claros muestreados

N° de claro	N° de parcela	Categoría	Altitud	Latitud	Longitud
284	1	Pequeño	2709	06°43'42,1"	072°39'48,4"
272	2	Pequeño	2707	06°43'42,3"	072°39'47,9"
301	3	Grande	2700	06°43'42,6"	072°39'47,7"
271	4	Mediano	2694	06°43'42,6"	072°39'47,3"
265	5	Grande	2705	06°43'41,6"	072°39'47,7"
198	6	Grande	2617	06°43'35,6"	072°39'48,4"
300	7	Grande	2648	06°43'34,9"	072°39'48,4"
292	8	Mediano	2630	06°43'35,7"	072°39'49,7"
291	9	Pequeño	2635	06°43'36,2"	072°39'49,9"
290	10	Pequeño	2635	06°43'36,3"	072°39'49,9"
289	11	Mediano	2633	06°43'36,7"	072°39'49,9"
286	12	Pequeño	2635	06°43'36,9"	072°39'50,2"
33	13	Grande	2696	06°43'43,8"	072°39'42,6"
240	14	Mediano	2627	06°43'35,1"	072°39'50,5"
294	15	Mediano	2619	06°43'34,5"	072°39'50,7"
58	16	Mediano	2619	06°43'34,1"	072°39'51,0"
254	17	Mediano	2626	06°43'33,5"	072°39'51,4"

299	18	Grande	2620	06°43'34,2"	072°39'51,0"
297	19	Mediano	2615	06°43'34,5"	072°39'52,8"
296	20	Grande	2624	06°43'34,7"	072°39'52,8"
187	21	Mediano	2646	06°43'37,3"	072°39'49,2"
186	22	Grande	2659	06°43'38,2"	072°39'49,3"
295	23	Grande	2637	06°43'37,1"	072°39'49,3"
288	24	Grande	2637	06°43'37,0"	072°39'49,4"
287	25	Pequeño	2626	06°43'36,9"	072°39'49,7"
11	26	Pequeño	2731	06°43'46,2"	072°39'42,9"
12	27	Grande	2719	06°43'46,0"	072°39'42,7"
25	28	Grande	2732	06°43'45,8"	072°39'43,9"
31	29	Pequeño	2729	06°43'45,0"	072°39'44,4"
270	30	Mediano	2709	06°43'42,1"	072°39'48,4"
273	31	Grande	2670	06°43'42,2"	072°39'46,43"
88	32	Grande	2690	06°43'42,3"	072°39'45,2"
70	33	Grande	2683	06°43'42,6"	072°39'43,9"
72	34	Pequeño	2682	06°43'42,2"	072°39'43,2"
53	35	Pequeño	2690	06°43'43,4"	072°39'43,5"
95	36	Pequeño	2690	06°43'41,8"	072°39'42,4"
109	37	Grande	2690	06°43'40,8"	072°39'42,7"
107	38	Mediano	2693	06°43'40,3"	072°39'49,39"
138	39	Mediano	2664	06°43'38,8"	072°39'44,6"
208	40	Mediano	2630	06°43'37,9"	072°39'50,2"
275	41	Mediano	2667	06°43'38,8"	072°39'49,3"
274	42	Mediano	2664	06°43'39,1"	072°39'48,6"
266	43	Mediano	2690	06°43'40,6"	072°39'49,4"
267	44	Mediano	2667	06°43'40,0"	072°39'49,4"
278	45	Grande	2711	06°43'40,5"	072°39'49,1"
285	46	Mediano	2687	06°43'40,3"	072°39'48,7"
264	47	Mediano	2663	06°43'38,0"	072°39'45,1"
136	48	Grande	2661	06°43'39,5"	072°39'45,1"
269	49	Pequeño	2688	06°43'37,2"	072°39'42,8"
152	50	Mediano	2670	06°43'37,4"	072°39'44,7"
154	51	Mediano	2640	06°43'36,2"	072°39'45,6"
157	52	Mediano	2637	06°43'37,1"	072°39'49,3"
212	53	Mediano	2694	06°43'40,3"	072°39'47,3"
258	54	Mediano	2639	06°43'37,4"	072°39'52,8"
279	55	Pequeño	2637	06°43'35,8"	072°39'53,3"
268	56	Mediano	2609	06°43'34,4"	072°39'53,2"
276	57	Pequeño	2729	06°43'45,0"	072°39'44,4"
127	58	Mediano	2719	06°43'46,0"	072°39'42,7"
124	59	Pequeño	2689	06°43'40,4"	072°39'41,9"
121	60	Grande	2723	06°43'40,0"	072°39'40,8"
100	61	Pequeño	2699	06°43'41,4"	072°39'40,1"
81	62	Pequeño	2745	06°43'42,0"	072°39'39,2"
302	63	Grande	2625	06°43'35,5"	072°39'48,0"

248	64	Grande	2624	06°43'35,5"	072°39'48,0"
192	65	Mediano	2642	06°43'34,8"	072°39'49,5"

Apéndice M

Clasificación de los claros según cambio de área entre años 2023 y 2024

N° Claro	Area(m ²)		Diferencia de áreas	Categoría
	2023	2024		
1	152,28	129,42	22,86	Claro en contracción
2	323,69	248,50	75,19	Claro en contracción
3	258,00	411,97	-153,97	Claro en expansión
4	29,03	25,58	3,44	Claro en contracción
5	22,77	18,16	4,61	Claro en contracción
6	0,00	2,24	-2,24	Claro nuevo
7	2,62	14,17	-11,54	Claro en expansión
8	11,41	2,86	8,55	Claro en contracción
9	10,85	9,16	1,70	Claro en contracción
10	35,28	24,73	10,55	Claro en contracción
11	16,13	32,82	-16,69	Claro en expansión
12	8,74	26,74	-18,00	Claro en expansión
13	28,12	13,23	14,89	Claro en contracción
14	21,55	31,44	-9,89	Claro en expansión
15	11,02	20,71	-9,69	Claro en expansión
16	7,87	6,77	1,10	Claro en contracción
17	53,69	10,60	43,08	Claro en contracción
18	7,06	19,29	-12,24	Claro en expansión
19	9,43	5,86	3,57	Claro en contracción
20	146,04	133,01	13,03	Claro en contracción
21	32,49	24,73	7,76	Claro en contracción
22	24,11	18,30	5,82	Claro en contracción
23	24,96	24,22	0,74	Claro en contracción
24	7,99	3,59	4,40	Claro en contracción
25	25,96	23,42	2,54	Claro en contracción
26	77,51	63,07	14,45	Claro en contracción
27	20,74	11,61	9,13	Claro en contracción
28	29,96	26,00	3,96	Claro en contracción
29	218,35	145,88	72,47	Claro en contracción
30	13,68	10,52	3,16	Claro en contracción
31	116,90	40,12	76,78	Claro en contracción
32	30,59	28,71	1,88	Claro en contracción
33	1111,29	907,96	203,34	Claro en contracción
34	13,15	27,19	-14,05	Claro en expansión
35	11,42	8,24	3,18	Claro en contracción
36	15,62	13,98	1,63	Claro en contracción

37	23,21	20,50	2,70	Claro en contracción
38	3,22	5,17	-1,95	Claro en expansión
39	31,81	15,00	16,81	Claro en contracción
40	155,88	128,12	27,77	Claro en contracción
41	1,57	1,94	-0,37	Claro en expansión
42	2,91	2,97	-0,06	Claro en expansión
43	12,73	14,24	-1,52	Claro en expansión
44	8,86	11,06	-2,20	Claro en expansión
45	6,79	5,82	0,97	Claro en contracción
46	22,31	42,64	-20,33	Claro en expansión
47	37,64	32,59	5,05	Claro en contracción
48	219,90	277,83	-57,93	Claro en expansión
49	11,93	9,85	2,08	Claro en contracción
50	17,31	9,93	7,38	Claro en contracción
51	27,46	23,66	3,80	Claro en contracción
52	7,77	6,04	1,72	Claro en contracción
53	10,04	8,30	1,74	Claro en contracción
54	25,48	29,55	-4,07	Claro en expansión
55	57,58	30,99	26,59	Claro en contracción
56	17,99	21,70	-3,72	Claro en expansión
57	80,92	117,86	-36,95	Claro en expansión
58	21,32	15,66	5,66	Claro en contracción
59	127,59	151,19	-23,60	Claro en expansión
60	40,56	37,67	2,90	Claro en contracción
61	12,15	27,05	-14,90	Claro en expansión
62	4,04	2,18	1,86	Claro en contracción
63	70,27	50,97	19,30	Claro en contracción
64	18,94	16,06	2,88	Claro en contracción
65	5,55	10,18	-4,63	Claro en expansión
66	6,93	2,50	4,43	Claro en contracción
67	4,19	2,98	1,21	Claro en contracción
68	45,75	47,78	-2,03	Claro en expansión
69	12,80	24,99	-12,19	Claro en expansión
70	113,69	108,23	5,45	Claro en contracción
71	49,91	43,36	6,55	Claro en contracción
72	73,69	70,66	3,04	Claro en contracción
73	25,20	26,75	-1,56	Claro en expansión
74	19,72	14,25	5,48	Claro en contracción
75	10,57	20,72	-10,15	Claro en expansión
76	32,83	37,09	-4,27	Claro en expansión
77	12,54	12,74	-0,21	Claro en expansión
78	65,10	55,42	9,68	Claro en contracción
79	40,38	36,41	3,98	Claro en contracción
80	7,74	10,68	-2,94	Claro en expansión
81	28,80	33,86	-5,07	Claro en expansión
82	40,07	23,77	16,30	Claro en contracción

83	9,78	11,54	-1,76	Claro en expansión
84	25,36	28,41	-3,05	Claro en expansión
85	12,23	3,84	8,40	Claro en contracción
86	5,54	6,54	-1,00	Claro en expansión
87	58,74	135,25	-76,51	Claro en expansión
88	251,69	374,22	-122,52	Claro en expansión
89	12,30	13,48	-1,18	Claro en expansión
90	82,49	107,15	-24,66	Claro en expansión
91	25,00	15,90	9,11	Claro en contracción
92	1,95	2,81	-0,87	Claro en expansión
93	6,34	7,34	-1,00	Claro en expansión
94	2,84	2,74	0,10	Claro en contracción
95	6,00	7,79	-1,79	Claro en expansión
96	11,05	9,51	1,54	Claro en contracción
97	12,17	10,74	1,43	Claro en contracción
98	84,24	122,17	-37,94	Claro en expansión
99	11,00	8,95	2,06	Claro en contracción
100	103,74	43,98	59,76	Claro en contracción
101	7,00	6,30	0,70	Claro en contracción
102	4,57	15,01	-10,44	Claro en expansión
103	40,39	29,73	10,66	Claro en contracción
104	73,48	111,05	-37,57	Claro en expansión
105	509,57	594,81	-85,25	Claro en expansión
106	146,97	157,67	-10,70	Claro en expansión
107	41,50	12,70	28,80	Claro en contracción
108	39,55	22,61	16,94	Claro en contracción
109	41,29	20,49	20,80	Claro en contracción
110	107,65	47,61	60,04	Claro en contracción
111	254,22	307,99	-53,77	Claro en expansión
112	253,47	128,99	124,48	Claro en contracción
113	17,41	17,31	0,10	Claro en contracción
114	83,13	69,40	13,72	Claro en contracción
115	13,68	20,74	-7,06	Claro en expansión
116	6,82	12,17	-5,34	Claro en expansión
117	6,72	13,09	-6,37	Claro en expansión
118	32,18	64,05	-31,87	Claro en expansión
119	32,83	23,36	9,47	Claro en contracción
120	21,93	29,01	-7,09	Claro en expansión
121	14,57	21,70	-7,13	Claro en expansión
122	114,94	110,38	4,56	Claro en contracción
123	13,80	33,23	-19,43	Claro en expansión
124	9,55	8,18	1,38	Claro en contracción
125	31,27	21,94	9,34	Claro en contracción
126	3,39	4,33	-0,93	Claro en expansión
127	84,71	54,93	29,78	Claro en contracción
128	250,04	209,58	40,46	Claro en contracción

129	32,25	26,20	6,05	Claro en contracción
130	26,60	29,21	-2,61	Claro en expansión
131	273,56	276,13	-2,57	Claro en expansión
132	69,29	279,86	-210,57	Claro en expansión
133	4,17	4,12	0,05	Claro en contracción
134	33,62	67,66	-34,04	Claro en expansión
135	56,48	83,35	-26,87	Claro en expansión
136	22,07	30,58	-8,51	Claro en expansión
137	17,20	17,93	-0,73	Claro en expansión
138	328,69	360,73	-32,05	Claro en expansión
139	117,77	101,69	16,08	Claro en contracción
140	37,45	37,94	-0,49	Claro en expansión
141	12,61	17,46	-4,84	Claro en expansión
142	28,21	23,11	5,10	Claro en contracción
143	3,33	1,26	2,07	Claro en contracción
144	78,99	82,74	-3,75	Claro en expansión
145	597,19	589,94	7,25	Claro en contracción
146	113,21	136,70	-23,49	Claro en expansión
147	9,91	6,90	3,02	Claro en contracción
148	78,31	113,96	-35,65	Claro en expansión
149	3,22	7,49	-4,27	Claro en expansión
150	75,28	87,99	-12,72	Claro en expansión
151	13,41	13,94	-0,53	Claro en expansión
152	6,88	6,68	0,20	Claro en contracción
153	4,52	16,61	-12,09	Claro en expansión
154	18,02	47,95	-29,93	Claro en expansión
155	13,40	9,69	3,71	Claro en contracción
156	94,60	154,07	-59,46	Claro en expansión
157	37,65	46,14	-8,49	Claro en expansión
158	220,10	234,66	-14,55	Claro en expansión
159	19,06	22,05	-2,99	Claro en expansión
160	7,77	6,92	0,84	Claro en contracción
161	5,57	3,47	2,10	Claro en contracción
162	14,94	12,48	2,46	Claro en contracción
163	5,19	4,71	0,49	Claro en contracción
164	182,46	170,88	11,59	Claro en contracción
165	69,36	76,63	-7,27	Claro en expansión
166	8,02	18,86	-10,84	Claro en expansión
167	50,50	76,12	-25,63	Claro en expansión
168	8,62	12,38	-3,76	Claro en expansión
169	4,94	5,96	-1,03	Claro en expansión
170	9,21	48,94	-39,73	Claro en expansión
171	6,89	8,65	-1,76	Claro en expansión
172	224,41	272,95	-48,55	Claro en expansión
173	363,00	246,30	116,70	Claro en contracción
174	5,16	5,14	0,02	Claro en contracción

175	9,05	44,94	-35,89	Claro en expansión
176	8,55	4,71	3,84	Claro en contracción
177	86,01	107,26	-21,25	Claro en expansión
178	28,47	38,36	-9,89	Claro en expansión
179	64,17	66,11	-1,93	Claro en expansión
180	11,99	19,11	-7,12	Claro en expansión
181	5,80	2,89	2,92	Claro en contracción
182	6,82	5,26	1,55	Claro en contracción
183	61,79	38,36	23,43	Claro en contracción
184	9,60	10,95	-1,35	Claro en expansión
185	13,22	12,48	0,73	Claro en contracción
186	230,41	170,88	59,52	Claro en contracción
187	118,12	228,59	-110,47	Claro en expansión
188	17,97	11,03	6,94	Claro en contracción
189	37,64	41,54	-3,90	Claro en expansión
190	1,56	4,05	-2,48	Claro en expansión
191	19,27	25,78	-6,52	Claro en expansión
192	235,95	205,83	30,12	Claro en contracción
193	0,85	3,68	-2,83	Claro en expansión
194	4,17	3,64	0,53	Claro en contracción
195	9,06	26,57	-17,52	Claro en expansión
196	4,62	7,07	-2,45	Claro en expansión
197	2,78	2,93	-0,15	Claro en expansión
198	15,58	53,87	-38,29	Claro en expansión
199	12,18	13,23	-1,05	Claro en expansión
200	10,72	12,15	-1,43	Claro en expansión
201	43,10	36,84	6,26	Claro en contracción
202	1,81	1,19	0,62	Claro en contracción
203	8,96	8,00	0,95	Claro en contracción
204	7,79	7,80	-0,01	Claro en expansión
205	4,35	4,05	0,31	Claro en contracción
206	8,64	6,68	1,96	Claro en contracción
207	4,51	4,47	0,04	Claro en contracción
208	25,35	26,92	-1,57	Claro en expansión
209	5,71	8,32	-2,61	Claro en expansión
210	7,77	19,85	-12,08	Claro en expansión
211	15,91	22,53	-6,62	Claro en expansión
212	416,36	499,11	-82,76	Claro en expansión
213	30,56	31,97	-1,41	Claro en expansión
214	855,90	378,94	476,96	Claro en contracción
215	251,64	492,87	-241,22	Claro en expansión
216	28,48	25,02	3,46	Claro en contracción
217	9,96	9,67	0,29	Claro en contracción
218	4,73	14,93	-10,20	Claro en expansión
219	5,81	7,82	-2,01	Claro en expansión
220	3,64	7,30	-3,66	Claro en expansión

221	2,51	4,05	-1,54	Claro en expansión
222	1,88	2,54	-0,66	Claro en expansión
223	2,25	2,47	-0,22	Claro en expansión
224	1,59	1,42	0,17	Claro en contracción
225	2,77	6,56	-3,79	Claro en expansión
226	223,33	171,41	51,92	Claro en contracción
227	12,09	16,60	-4,51	Claro en expansión
228	10,65	14,17	-3,52	Claro en expansión
229	474,93	365,86	109,07	Claro en contracción
230	10,51	15,65	-5,14	Claro en expansión
231	9,43	11,68	-2,25	Claro en expansión
232	73,15	185,17	-112,02	Claro en expansión
233	1,77	1,77	0,00	Claro estable
234	2,80	4,31	-1,51	Claro en expansión
235	56,48	77,95	-21,47	Claro en expansión
236	5,89	2,90	2,99	Claro en contracción
237	6,57	6,68	-0,11	Claro en expansión
238	10,17	9,97	0,20	Claro en contracción
239	11,40	12,45	-1,05	Claro en expansión
240	11,58	10,71	0,87	Claro en contracción
241	15,85	13,33	2,52	Claro en contracción
242	229,74	143,08	86,66	Claro en contracción
243	7,89	7,11	0,78	Claro en contracción
244	261,40	266,38	-4,99	Claro en expansión
245	11,58	12,19	-0,61	Claro en expansión
246	4,53	6,09	-1,56	Claro en expansión
247	3,19	8,39	-5,21	Claro en expansión
248	79,91	70,33	9,57	Claro en contracción
249	67,13	65,15	1,98	Claro en contracción
250	1,59	1,81	-0,22	Claro en expansión
251	1,90	1,73	0,17	Claro en contracción
252	26,06	18,44	7,61	Claro en contracción
253	26,81	17,49	9,31	Claro en contracción
254	16,91	13,96	2,95	Claro en contracción
255	22,26	20,74	1,52	Claro en contracción
256	1,60	1,62	-0,02	Claro en expansión
257	198,86	71,17	127,69	Claro en contracción
258	0,00	38,79	-38,79	Claro nuevo
259	0,00	174,62	-174,62	Claro nuevo
260	40,10	44,80	-4,70	Claro en expansión
261	5,92	7,45	-1,53	Claro en expansión
262	0,00	141,74	-141,74	Claro nuevo
263	1077,77	677,78	399,99	Claro en contracción
264	0,00	66,89	-66,89	Claros fuera de la imagen 2023
265	0,00	144,49	-144,49	Claros fuera de la imagen 2023
266	0,00	61,38	-61,38	Claros fuera de la imagen 2023

267	101,76	102,29	-0,53	Claro en expansión
268	31,04	37,86	-6,83	Claro en expansión
269	0,00	33,06	-33,06	Claro nuevo
270	0,00	19,07	-19,07	Claros fuera de la imagen 2023
271	0,00	128,53	-128,53	Claros fuera de la imagen 2023
272	0,00	39,60	-39,60	Claro nuevo
273	42,08	33,22	8,86	Claro en contracción
274	30,94	48,26	-17,32	Claro en expansión
275	0,00	23,61	-23,61	Claros fuera de la imagen 2023
276	0,00	26,86	-26,86	Claro nuevo
277	0,00	38,75	-38,75	Claros fuera de la imagen 2023
278	0,00	51,96	-51,96	Claro nuevo
279	0,00	49,58	-49,58	Claro nuevo
280	0,00	46,82	-46,82	Claro nuevo
281	0,00	9,99	-9,99	Claro nuevo
282	0,00	14,66	-14,66	Claro nuevo
283	0,00	0,02	-0,02	Claros fuera de la imagen 2023
284	0,00	6,59	-6,59	Claros fuera de la imagen 2023
285	0,00	3,03	-3,03	Claro nuevo
286	1,76	10,38	-8,62	Claro en expansión
287	77,32	6,26	71,05	Claro en contracción
288	0,65	0,07	0,58	Claro en contracción
289	2,99	1,12	1,87	Claro en contracción
290	0,11	0,36	-0,25	Claro en expansión
291	0,28	5,01	-4,73	Claro en expansión
292	13,45	18,22	-4,76	Claro en expansión
293	0,28	0,08	0,20	Claro en contracción
294	0,00	0,22	-0,22	Claro nuevo
295	0,00	1,19	-1,19	Claro nuevo
296	0,00	4,48	-4,48	Claro nuevo
297	2,43	2,32	0,10	Claro en contracción
298	0,76	0,51	0,25	Claro en contracción
299	0,00	235,06	-235,06	Claro nuevo
300	0,00	0,73	-0,73	Claros fuera de la imagen 2023
301	3,75	15,77	-12,02	Claro en expansión
302	0,00	188,22	-188,22	Claro nuevo