

UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

De plantación a bosque: reclutamiento de especies leñosas en un proyecto de restauración en los Andes

Marina Piquer Doblas

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Ciencias Forestales

Medellín, Colombia

2023

De plantación a bosque: reclutamiento de especies leñosas en un proyecto de restauración en los Andes

Marina Piquer Doblas

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magíster en Bosques y Conservación Ambiental

Director:

Ph.D Luis Fernando Osorio Vélez

Codirector:

Ph.D. Guillermo Antonio Correa Londoño

Línea de Investigación:

Restauración ecológica de bosques tropicales

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Ciencias Forestales

Medellín, Colombia

2023

A mis padres, que me enseñaron a amar la naturaleza, y supieron apoyarme cuando ese amor rebasó las fronteras de nuestro país.

Agradecimientos

Agradezco a la Secretaría de Medio Ambiente del Distrito Especial de Ciencia, Tecnología e Innovación de Medellín, y a todo el equipo de guardabosques del proyecto *Más Bosques para Medellín* por su apoyo y buena disposición durante la realización del trabajo de campo, y a mi asesor Luis Fernando Osorio Vélez y a la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín por la financiación del mismo. También expreso mi agradecimiento al Convenio entre el Instituto de Estudios Ambientales de Bogotá y el ZEF de la Universidad de Bonn por la financiación económica de mi tesis de maestría bajo el programa DSSP (Doctoral Studies Support Program).

Quiero agradecer a toda la planta docente del Departamento de Ciencias Forestales por el conocimiento que he adquirido como alumna de la Maestría en Bosques y Conservación Ambiental, sin el cual esta tesis no habría sido posible. Al equipo científico del Jardín Botánico de Medellín, en especial a los profesionales del herbario JAUM Norberto López Álvarez y Juan Pablo Tobón Agudelo por toda su ayuda en la identificación taxonómica de las especies. A Juan Pablo Santa Ceballos por la elaboración de los mapas que figuran en este estudio. A Alfredo Cock Espinosa y Juan Guillermo Vanegas Espinosa por su labor durante todo el trabajo de campo.

Por último, quiero agradecer a mi familia, a mis amigas y amigos, por todo su apoyo, su interés y compañía, que han enriquecido este proceso intelectual y me han permitido entretejerlo con la vida.

Resumen

De plantación a bosque: reclutamiento de especies leñosas en un proyecto de restauración en los Andes

La creciente deforestación de los bosques tropicales hace necesaria la implementación de acciones de restauración capaces de asistir en la recuperación de la biodiversidad y funcionamiento de estos ecosistemas. Esta investigación estudia el reclutamiento de especies leñosas en un proyecto de restauración de bosque altoandino con especies nativas en Medellín (Colombia), con el fin de identificar los factores ambientales que más influyen en la abundancia y diversidad del reclutamiento. Se muestrearon 22 parcelas de 200 m², en las que se midieron e identificaron todos los individuos mayores a 80 cm de altura. Los factores ambientales seleccionados fueron las características edáficas, la estructura de las plantaciones, pendiente, elevación, uso anterior del suelo y la cobertura boscosa a nivel de paisaje. Se construyó un modelo lineal generalizado para densidad del reclutamiento, y modelos lineales mixtos para la riqueza, diversidad y dominancia de especies reclutadas. Se evidenció que la diversidad del reclutamiento presenta las características típicas de una sucesión secundaria de un bosque andino. La densidad del reclutamiento se vio afectada por el uso anterior del suelo, la pendiente, la cobertura de dosel y la matriz boscosa en un radio de 1 km. La diversidad del reclutamiento, por su parte, se vio afectada por factores edáficos físicos (densidad aparente) y químicos (pH, aluminio y CIC), por la diversidad de los árboles plantados (riqueza y composición de especies) y su grado de desarrollo (cobertura de dosel y mortalidad). Mis hallazgos permiten concluir que el buen desarrollo de los árboles plantados incrementa la densidad y diversidad del reclutamiento, indicando una sinergia entre procesos de restauración activa y regeneración pasiva.

Palabras clave: regeneración natural, restauración activa, plantación mixta, especies nativas, Colombia.

Abstract

From plantation to forest: woody plant recruitment in a restoration project in the Andes

The growing deforestation of tropical forests requires the implementation of restoration actions capable of assisting the recovery the biodiversity and functioning of these ecosystems. This research about woody plant recruitment in an Andean forest restoration project using native species in Medellín (Colombia aims to identify the environmental factors that influence recruitment abundance and diversity. Data from all individuals taller than 80 cm was collected in 22 plots of 200 m². The environmental factors selected were edaphic variables, plantation structure, slope, elevation, prior land use and forest cover at landscape level. A generalized linear model was adjusted for recruitment density, and linear mixed models were built for recruited species richness, diversity and dominance. Results indicate that the diversity of woody plant recruitment in our study area is similar to a classical secondary succession in an Andean forest. Recruitment density is affected by prior land use, slope, canopy closure and forest cover in 1 km radius. Recruitment diversity is affected by physical (bulk density) and chemical (pH, aluminium, CEC) edaphic factors, planted tree diversity (species richness and composition), canopy closure and mortality rate of planted trees mortality. Our findings conclude that a good development of planted trees increases the density and diversity of recruitment, indicating a synergy between active restoration and passive regeneration processes.

Keywords: natural regeneration, active restoration, mixed plantation, native species, Colombia.

Contenido

	Pág.
De plantación a bosque: reclutamiento de especies leñosas en un proyecto de restauración en los Andes	I
Resumen	VIII
Lista de figuras	XIII
Lista de tablas	XIV
1. Introducción	15
2. Metodología	18
2.1 Área de estudio	18
2.2 Muestreo del reclutamiento	21
2.3 Variables respuesta	22
2.3.1 Abundancia de reclutas	22
2.3.2 Diversidad de reclutas	22
2.4 Variables explicativas	25
2.4.1 Variables edáficas	25
2.4.2 Estructura de la plantación	27
2.4.3 Métricas del paisaje	29
2.5 Análisis estadísticos	33
2.5.1 Composición de las especies plantadas	34
2.5.2 Construcción de modelos lineales	34
3. Resultados	36
3.1. Abundancia del reclutamiento	37
3.2. Diversidad del reclutamiento	38
3.3. Composición de las especies plantadas	42
3.4. Respuesta del reclutamiento a variables ambientales	43
3.4.1. Densidad de individuos reclutados	43
3.4.2. Riqueza de especies (D_0)	44
3.4.3. Diversidad de especies (D_1)	45
3.4.4. Dominancia de especies (D_2)	46
4. Discusión	48
4.1. Abundancia de individuos reclutados	48
4.2. Diversidad de especies reclutadas	50

5. Conclusiones y recomendaciones	53
5.1. Conclusiones.....	53
5.2. Recomendaciones.....	53
A. Anexo: listado de especies reclutadas	55
B. Anexo: estadística descriptiva de las variables respuesta y explicativas	59
C. Anexo: prueba de Kruskal-Wallis	61
D. Anexo: gráfica conjunta para los números de Hill (D_0, D_1, D_2).	61
E. Anexo: coeficientes de los modelos de regresión lineal (GLM y MLM)	62
6. Bibliografía.....	65

Lista de figuras

	Pág.
Figura 1. Mapa del municipio de Medellín donde se muestra la ubicación de las 22 parcelas del proyecto.....	19
Figura 2. Esquema del diseño de muestreo del reclutamiento de especies leñosas en las parcelas permanentes del proyecto Más Bosques para Medellín.....	22
Figura 3. Fotografía hemisférica del dosel de una de las parcelas muestreadas.	29
Figura 4. Mapa del municipio de Medellín y clasificación de coberturas realizada	30
Figura 5. Densidad de individuos reclutados por m ² por parcela y por uso anterior del suelo.....	38
Figura 6. Riqueza de especies (D_0) para cada una de las parcelas	41
Figura 7. Diversidad de especies (D_1) para cada una de las parcelas.....	41
Figura 8. Dominancia de especies (D_2) para cada una de las parcelas	42
Figura 9. Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) para la composición de las especies plantadas en el año 2019.....	43
Figura 10. Coeficientes de regresión estandarizados correspondientes a las variables explicativas del modelo lineal seleccionado para la densidad de individuos reclutados.	44
Figura 11. Coeficientes de regresión estandarizados correspondientes a las variables explicativas del modelo lineal seleccionado para la riqueza de especies reclutadas (D_0).....	45
Figura 12. Coeficientes de regresión estandarizados correspondientes a las variables explicativas del modelo lineal seleccionado para la diversidad de especies reclutadas (D_1).. ...	46
Figura 13. Coeficientes de regresión estandarizados correspondientes a las variables explicativas del modelo lineal seleccionado para la dominancia de especies reclutadas (D_2)..	47

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 1. Características básicas de las parcelas muestreadas para el estudio del reclutamiento de especies leñosas en los corregimientos del municipio de Medellín	19
Tabla 2. Características básicas de los números de Hill, que se utilizan como medida de la diversidad del reclutamiento de especies leñosas en el proyecto de restauración de las áreas rurales de Medellín.	23
Tabla 3. Metodologías utilizadas para el análisis de fertilidad total de las muestras de suelo de las parcelas seleccionadas para el estudio	25
Tabla 4. Variables edáficas medidas en el análisis de fertilidad total y densidad aparente del suelo de las parcelas seleccionadas para el estudio	26
Tabla 5. Métricas de clase y paisaje calculadas para las parcelas seleccionadas para el estudio	31
Tabla 6. Agrupaciones de parcelas para el cálculo de métricas del paisaje de las parcelas seleccionadas para el estudio	32
Tabla 7. Especies reclutadas más abundantes en las parcelas muestreadas para el estudio	38
Tabla 8. Resultados generales del muestreo de reclutamiento en las 22 parcelas seleccionadas del proyecto Más Bosques para Medellín	39

1. Introducción

La deforestación es una de las mayores amenazas antrópicas a los ecosistemas terrestres que existe en la actualidad. La pérdida de cobertura boscosa sigue aumentando todos los años, especialmente en los trópicos, donde se localiza más de la mitad de la tasa de deforestación global (Potapov et al., 2017; Song et al., 2018). La degradación creciente de los bosques tropicales conlleva una gran pérdida de biodiversidad y de servicios ecosistémicos esenciales para la vida humana (Alroy, 2017; Watson et al., 2018), y agrava las consecuencias del cambio climático a nivel global (Mitchard, 2018; Urban, 2015).

En el actual escenario, los esfuerzos de conservación de los bosques primarios no son suficientes para mitigar el impacto antrópico sobre los bosques tropicales. Por ello, los bosques secundarios se han convertido en ecosistemas clave para garantizar la pervivencia de los bosques, pues cumplen un papel fundamental como corredores de biodiversidad y proveedores de servicios ecosistémicos (Chazdon, 2014). Sin embargo, este tipo de coberturas habitualmente tarda décadas en recuperar los niveles de biodiversidad y complejidad ecosistémica propios de los bosques primarios (Watson et al., 2018) y, por tanto, el desarrollo de estrategias para acelerar la recuperación de estos bosques secundarios es clave para abordar la realidad socioambiental a la que nos enfrentamos en este siglo (Chazdon, 2014).

La restauración ecológica es una de las mejores alternativas para promover la recuperación de bosques secundarios. Debido a ello, muchos países tropicales están implementando proyectos de restauración forestal, utilizando metodologías variadas en función de los objetivos perseguidos. Sin embargo, el monitoreo a largo plazo es escaso, lo cual origina una falta de información sobre los factores que subyacen al éxito o fracaso de muchos proyectos de restauración (Holl, 2017; Murcia & Guariguata, 2014). En Colombia, por ejemplo, la gran mayoría de proyectos de restauración no incluye mediciones de cambios ecológicos a mediano y largo plazo (Murcia et al., 2016). Aumentar la calidad y longevidad de los monitoreos podría ayudar a comprender mejor la sucesión ecológica secundaria en bosques tropicales (Caughlin et al., 2019; Cross et al., 2019; Reid & Holl, 2013).

Colombia es uno de los países más biodiversos del trópico, en el que la deforestación y degradación de los bosques son problemáticas graves que amenazan los ecosistemas del país (Clerici et al., 2020). La región andina, la más poblada del país, inició el siglo XXI con el 69% de sus bosques deforestados (Etter et al., 2006). Sin embargo, también es la región del país en la que más proyectos de restauración se han implementado en los últimos años, especialmente en zonas por encima de los 2000 metros de altura, las cuales no poseen un interés agrícola

importante y son, además, territorios clave como zonas de recarga hídrica (Murcia & Guariguata, 2014).

En Medellín, la capital del departamento de Antioquia, se encuentra una de las iniciativas de restauración más extensas de la región andina del país: el proyecto *Más Bosques para Medellín*. Iniciado en 2009 con la intención de proteger la reserva hídrica del municipio de Medellín, el proyecto está situado en una de las regiones del país que más presión antrópica soporta. Medellín, con 2.5 millones de habitantes, es la segunda mayor ciudad de Colombia, por lo que este proyecto constituye una gran oportunidad para contribuir a nuestro conocimiento sobre restauración forestal en entornos altamente urbanizados, cuyo éxito podría mejorar la calidad de vida de millones de personas.

Más Bosques para Medellín es un proyecto de regeneración natural asistida mediante el establecimiento de plantaciones mixtas de 115 especies nativas en las zonas rurales (corregimientos) del municipio. En la actualidad, cuenta con 750 hectáreas restauradas, en las cuales se estableció una red de parcelas de monitoreo permanente para el seguimiento del crecimiento y supervivencia de los árboles plantados, que son censados cada dos años desde 2013. Contrastando estos datos con el análisis realizado por Murcia & Guariguata (2014), el sistema de monitoreo de este proyecto destaca por su longevidad y calidad en el contexto nacional colombiano.

Con el propósito de conocer mejor el proceso de sucesión ecológica secundaria que está teniendo lugar en el proyecto *Más Bosques para Medellín*, esta investigación estudia el reclutamiento de especies de plantas leñosas y su respuesta a diferentes factores ambientales. Se denomina reclutamiento al proceso espontáneo de germinación y establecimiento de individuos de especies de plantas durante el proceso de sucesión ecológica. Conocer mejor las características de este reclutamiento y los factores ambientales que lo influyen puede aportar conocimientos valiosos sobre los patrones y mecanismos que median el reclutamiento en bosques tropicales montañosos, los cuales forman parte de la dinámica sucesional de estos ecosistemas.

En este estudio se realiza una caracterización de la abundancia y diversidad del reclutamiento de especies leñosas en las parcelas más antiguas de la red de monitoreo del proyecto *Más Bosques para Medellín*. Se espera que estas características del reclutamiento difieran entre parcelas en respuesta a una serie de factores ambientales. Por tanto, el objetivo principal de esta investigación es la identificación de estos factores ambientales y la determinación de la magnitud de su efecto sobre la diversidad y la abundancia del reclutamiento de especies leñosas.

Las trayectorias sucesionales secundarias en bosques tropicales están influenciadas por una gran multitud de factores que interactúan entre sí, y cuya importancia varía en función de la escala geográfica o el grado de perturbación (Jakovac et al., 2021). Para este estudio hemos seleccionado, basándonos en una revisión de literatura, aquellos factores ambientales que consideramos más susceptibles de influenciar el reclutamiento de especies leñosas. Estos

factores han sido clasificados en tres grandes grupos: edáficos, métricas de paisaje y características de los árboles de la plantación (dasometría, mortalidad y diversidad). Adicionalmente, se incluyen el uso anterior del suelo, la pendiente y la altura.

La matriz del paisaje, en especial la cantidad de cobertura boscosa que contiene, ha demostrado ser efectiva para la predicción de trayectorias sucesionales en el trópico, ya que es una variable asociada con procesos esenciales como la dispersión de semillas desde fuentes conservadas a zonas en sucesión (Arroyo-Rodríguez et al., 2017, 2023; Jakovac et al., 2021). Sin embargo, una vez dispersadas, la supervivencia de las semillas es clave para el reclutamiento (Reid & Holl, 2013). Numerosos estudios indican que los factores edáficos influyen en el crecimiento y supervivencia de la vegetación durante la sucesión ecológica en bosques tropicales, además de ser una variable asociada con el uso anterior del suelo (Chazdon, 2014; Jakovac et al., 2021). Por último, el reclutamiento que puede verse afectado por mecanismos de competencia y/o facilitación con la vegetación existente en el área de su establecimiento, ya sean especies plantadas (Caughlin et al., 2019) o especies de plantas establecidas por regeneración pasiva (Catterall, 2016, 2020), por lo que en este estudio se recogen las variables de estructura las plantaciones mixtas (dasometría y demografía) medidas durante los monitoreos del proyecto *Más Bosques para Medellín*.

Este estudio trata de responder las siguientes preguntas: ¿Cuáles son las características de abundancia y diversidad del reclutamiento natural de especies botánicas en plantaciones forestales nativas en los bosques montanos del municipio de Medellín? ¿Qué factores ambientales (edáficos, métricas del paisaje, árboles plantados, uso anterior del suelo, pendiente y altura) se relacionan con estas características del reclutamiento, y cómo se relacionan?

Se espera que este estudio contribuya a ampliar la comprensión sobre la dinámica del reclutamiento en bosques andinos restaurados. El reclutamiento es un fenómeno clave del proceso de sucesión ecológica, por tanto, este estudio puede contribuir a paliar el vacío de conocimiento existente con respecto al monitoreo de los proyectos de restauración forestal en los Andes, el cual dificulta la comprensión del impacto que las prácticas de restauración, y en concreto la reforestación, tienen sobre las trayectorias sucesionales de los bosques tropicales de alta montaña. Comprender cómo las técnicas de restauración se articulan con los procesos ecológicos asociados a la sucesión ecológica permitirá evaluar mejor el potencial de estas técnicas para recuperar las funciones y estructura de los ecosistemas boscosos.

2. Metodología

La metodología para abordar la pregunta de investigación de esta tesis incluyó varios meses de trabajo de campo en 22 parcelas de monitoreo permanente de las plantaciones de *Más Bosques para Medellín*. En cada parcela se recolectó información sobre los individuos reclutados (dasometría, abundancia y diversidad), sobre la cobertura de dosel, y se tomaron muestras para análisis de suelo (fertilidad total y densidad aparente). La información sobre las características de cada parcela se extrajo de la base de datos que recopila la información de los monitoreos periódicos realizados en las plantaciones. A partir de esta base de datos se calcularon variables para los árboles plantados en cada parcela (área basal, tasa de mortalidad, diversidad y composición de especies), y se obtuvo información sobre el uso anterior del suelo, altura sobre el nivel del mar y pendiente.

2.1 Área de estudio

El presente estudio de reclutamiento de especies leñosas está ubicado en predios públicos de las cinco áreas rurales (corregimientos) de Medellín: Santa Elena, San Cristóbal, San Antonio de Prado, San Sebastián de Palmitas y Altavista, todas ellas pertenecientes al municipio de Medellín (6°15'00.0"N 75°34'05.0"W) y enmarcadas dentro del proyecto de restauración ecológica *Más Bosques para Medellín* (**Figura 1**). Los corregimientos poseen una temperatura promedio de 14.5°C y una precipitación anual promedio de 2200 mm, con un régimen bimodal que presenta un máximo de precipitación durante los meses de marzo-abril y septiembre-noviembre. Las plantaciones del proyecto están compuestas de 115 especies, de las cuales el 91% son nativas de Colombia (el 70% nativas de la región andina del país). Las especies fueron plantadas en el estadio juvenil siguiendo dos arreglos de plantación: el primero con una separación entre árboles de 2 metros, y el segundo con una separación de 2.4 metros. Desde 2010, se han establecido plantaciones en 550 hectáreas.

Las plantaciones del proyecto llevan siendo monitoreadas desde el año 2013 mediante un sistema de parcelas permanentes, que son remedidas cada dos años para registrar el crecimiento y la supervivencia de los árboles plantados. El proyecto cuenta con 78 parcelas de monitoreo permanente, de forma circular y con 15 m de radio (707 m²), de las cuales se seleccionaron 22, siendo priorizadas las parcelas ubicadas en las plantaciones más antiguas, establecidas entre 2010 y 2012, ya que desde entonces el proyecto ha seguido estableciendo plantaciones y parcelas, labor que continúa en la actualidad. Este criterio de selección buscaba aumentar las probabilidades de encontrar una mayor abundancia y diversidad de individuos reclutados debido al avance de la sucesión ecológica. Durante el muestreo del reclutamiento, realizado entre octubre de 2021 y marzo de 2022, las parcelas seleccionadas contaban con una media de 10 años de edad.

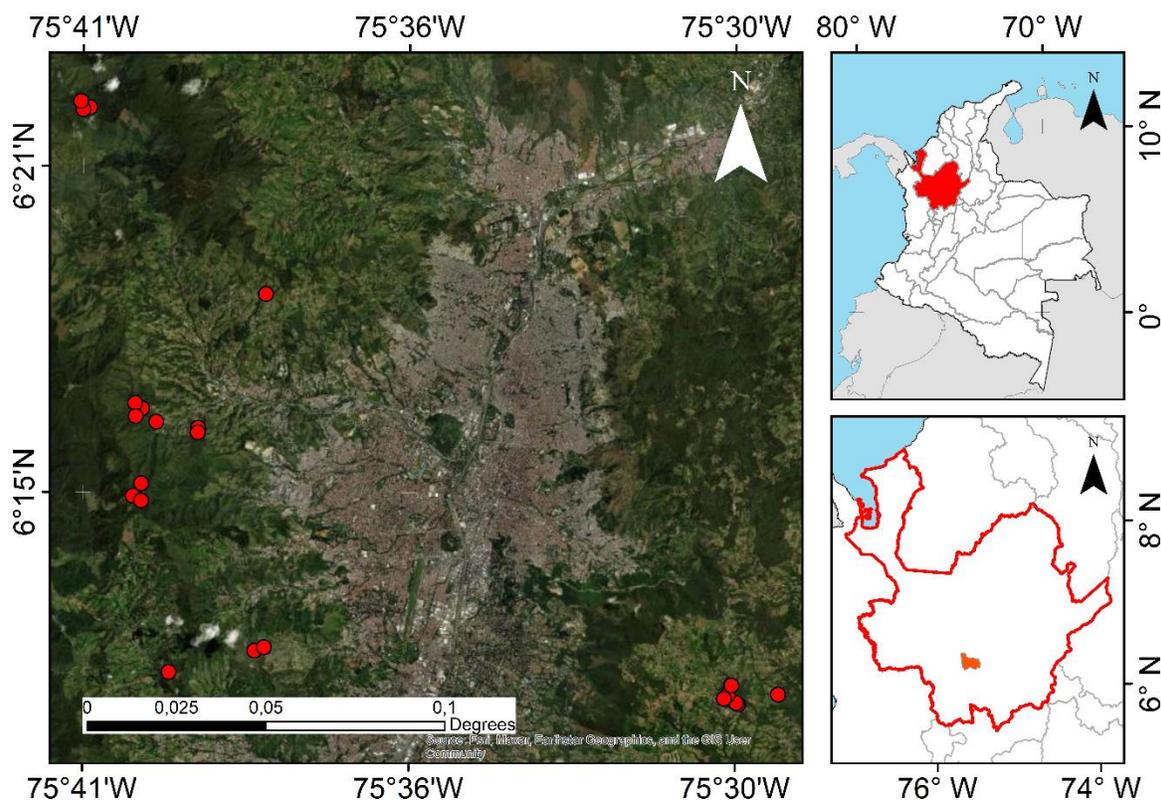


Figura 1. Ubicación de las 22 parcelas del proyecto Más Bosques para Medellín que fueron muestreadas durante este estudio (puntos rojos).

Las 22 parcelas se ubican en un rango altitudinal que va de 2010 a 2690 msnm, y sus usos anteriores del suelo fueron pastos para ganado y cultivos de pancoger (**Tabla 1**). Los suelos dominantes en el área de estudio son los Andisoles. Las parcelas seleccionadas se sitúan en las zonas de vida de Bosque Húmedo y Muy Húmedo Montano Bajo (Holdridge, 1967).

Tabla 1. Características básicas de las parcelas permanentes seleccionadas para el estudio del reclutamiento de especies leñosas en los corregimientos del municipio de Medellín. La altitud está expresada en metros sobre el nivel del mar. El uso anterior del suelo comprende tres categorías: pasto mejorado (presencia de la especie de pasto *Pennisetum clandestinum*), pasto nativo (especies de pasto nativas) y cultivos de pancoger. El año de establecimiento hace referencia al año en que fue establecida la plantación de cada parcela.

Parcela	Corregimiento	Predio	Altitud	Uso anterior del suelo	Año de establecimiento
---------	---------------	--------	---------	------------------------	------------------------

**De plantación a bosque: reclutamiento de especies leñosas en un
proyecto de restauración en los Andes**

PM01	Santa Elena	Los Caballos	2690	Pasto mejorado	2010
PM02	Santa Elena	Los Caballos	2658	Pasto mejorado	2010
PM03	Santa Elena	La Lechería	2622	Pasto mejorado	2010
PM04	Santa Elena	La Lechería	2640	Pasto mejorado	2010
PM05	Santa Elena	La Huerta	2590	Pasto nativo	2011
PM07	Santa Elena	Los Hincapié	2632	Cultivo	2011
PM08	San Antonio	El Astillero	2476	Pasto nativo	2010
PM09	San Antonio	El Astillero	2578	Pasto nativo	2010
PM10	San Antonio	El Astillero	2495	Pasto nativo	2010
PM12	San Antonio	La Serranía	2010	Pasto nativo	2012
PM14	Altavista	La Montaña	2133	Pasto mejorado	2012
PM16	Altavista	La Montaña	2058	Cultivo	2012
PM19	San Cristóbal	El Moral	2428	Pasto nativo	2010
PM20	San Cristóbal	El Moral	2463	Pasto nativo	2010
PM21	San Cristóbal	Los Eucaliptos	2197	Pasto nativo	2010
PM22	San Cristóbal	Los Eucaliptos	2248	Cultivo	2010
PM23	San Cristóbal	El Moral	2262	Pasto nativo	2010
PM24	San Cristóbal	La Juliana	2535	Pasto nativo	2012
PM25	San Sebastián de Palmitas	Lejanías	2455	Pasto nativo	2011
PM26	San Sebastián de Palmitas	Lejanías	2445	Pasto nativo	2011
PM27	San Sebastián de Palmitas	Lejanías	2320	Pasto nativo	2011
PM28	San Cristóbal	El Moral	2393	Pasto nativo	2010

2.2 Muestreo del reclutamiento

El muestreo del reclutamiento se realizó en un tercio de la superficie de cada parcela, siendo el área de muestreo un círculo de 8 m de radio (200 m²), tomando como punto de referencia el centro de la parcela (**Figura 2**). Se realizaron mediciones de todos los individuos de especies leñosas (árboles y arbustos) con una altura superior a 80 cm, sin establecer un límite superior de altura. El umbral de 80 cm de altura para la medición de los individuos reclutados fue escogido debido a que fue el mismo umbral que se tuvo en cuenta a la hora de establecer las plantaciones: no se plantaron individuos inferiores a 80 cm de altura. Los individuos reclutados se distinguieron fácilmente de los plantados, ya que todos los árboles pertenecientes a la plantación están identificados con una placa numerada. Las variables medidas para cada individuo fueron altura (cm) y diámetro a la altura del pecho (cm) para individuos superiores a 130 cm de altura (el diámetro de los individuos de menor altura no fue medido). También se procedió a la marcación de cada individuo reclutado, y se registró su posición dentro de la parcela.

La identificación taxonómica de los individuos reclutados se realizó en campo cuando fue posible. Se tomaron muestras de aquellos individuos que no pudieron identificarse en campo y se identificaron en el herbario del Jardín Botánico de Medellín (JAUM). La nomenclatura botánica se contrastó en el portal Plants of the World Online (<https://powo.science.kew.org/>), basado en la World Checklist of Vascular Plants, que utiliza el sistema de clasificación APG IV (Govaerts et al., 2021).

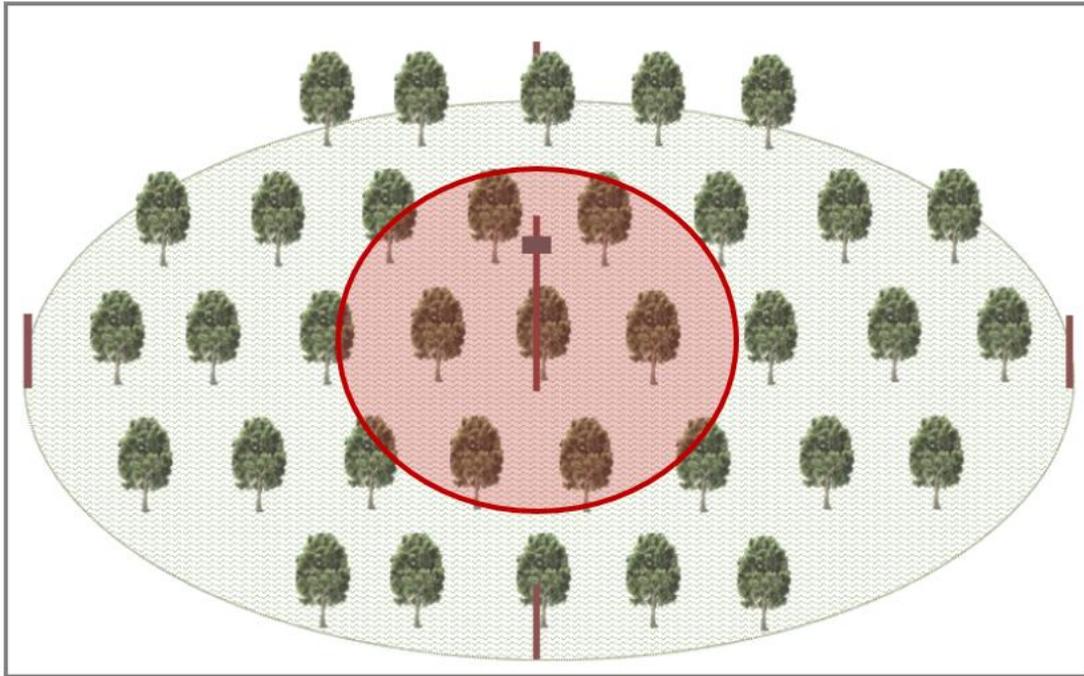


Figura 2. Esquema del diseño de muestreo del reclutamiento de especies leñosas en las parcelas permanentes del proyecto Más Bosques para Medellín. El círculo verde representa el tamaño total de la parcela permanente circular, de 15 m de radio (707 m^2). El poste central señala el centro de la parcela y los cuatro postes laterales señalan los puntos cardinales. En rojo, el área muestreada para el estudio de reclutamiento, de 8 m de radio (200 m^2), determinada tomando como punto de referencia el centro de la parcela.

2.3 Variables respuesta

2.3.1 Abundancia de reclutas

La abundancia se expresó como densidad de individuos reclutados por metro cuadrado, obtenida dividiendo el número de reclutas de cada parcela por la superficie muestreada (201 m^2). De ahora en adelante, en el documento se utilizará la densidad como medida de la abundancia de individuos reclutados.

2.3.2 Diversidad de reclutas

A partir del muestreo en campo y la labor de identificación taxonómica se determinó el número de especies y la abundancia de cada una de ellas por parcela. Para analizar la diversidad de reclutas se optó por utilizar los números de Hill o número efectivo de especies (Chao et al., 2014). El número efectivo de especies se define como el número de especies igualmente

abundantes que se requerirían para obtener el mismo valor de diversidad observada en una muestra. Los números de Hill presentan una ventaja fundamental sobre los índices de diversidad tradicionales (entropía de Shannon-Wiener, dominancia de Simpson), y es que cumplen con el principio matemático de replicación: si dos comunidades igualmente diversas que no comparten especies son agrupadas, la diversidad de la agrupación resultante será el doble de la diversidad de cada una de estas comunidades (Chao et al., 2014).

Los números de Hill pertenecen a una familia paramétrica de índices de diversidad que se diferencian entre sí en el parámetro q , que determina la sensibilidad a la abundancia relativa de las especies que componen una muestra. Los números de Hill más utilizados son los que se corresponden con los tres primeros niveles del parámetro q (0, 1 y 2), y fueron los utilizados en este estudio. Las propiedades de cada uno de ellos pueden consultarse en la **Tabla 2**. El cálculo de los números de Hill fue realizado con la función **iNEXT()** del paquete *iNEXT* disponible para el software R (Hsieh et al., 2016).

Tabla 2. Características básicas de los números de Hill, que se utilizan como medida de la diversidad del reclutamiento de especies leñosas en el proyecto de restauración de las áreas rurales de Medellín. Adaptado de Chao, Chiu, et al. (2014) y Chao, Gotelli, et al. (2014).

Valor del parámetro q	Número de Hill	Efecto sobre la abundancia	Significado	Equivalencia con índices de diversidad
0	D_0	No considera la abundancia de las especies	Equivalente al número de especies (S)	Número de especies (S)
1	D_1	Especies ponderadas con base en sus frecuencias	Número efectivo de especies	Exponencial de la entropía de Shannon (H): $H = - \sum p_i \cdot \log(p_i)$ $D_1 = e^H$
2	D_2	Las especies raras reciben una menor ponderación	Número efectivo de especies dominantes o muy abundantes	Inversa del índice de Gini-Simpson (D): $D = 1 - \sum p_i^2$

				$D_2 = \frac{1}{D}$
--	--	--	--	---------------------

A pesar de que en todas las parcelas se muestreó la misma área, las diferencias existentes en la abundancia de individuos reclutados entre parcelas fueron muy notorias (**Figura 5**). Debido a esto, se decidió estandarizar la abundancia de cada parcela en función de la cobertura de la muestra (*sample coverage*), definida como la proporción del número total de individuos de una comunidad que le corresponde a las especies representadas en la muestra (Chao & Jost, 2012). Realizar el cálculo de los números de Hill de todas las parcelas tomando como valor de cobertura de la muestra el de la parcela que presenta el valor más bajo de cobertura de la muestra (mínima cobertura de muestra) permite realizar comparaciones entre ellas sin necesidad de excluir las parcelas que poseen una baja abundancia de reclutas (y que representan aquellas áreas en las que la sucesión ecológica se encuentra menos avanzada). La función *iNEXT* calcula los números de Hill y la cobertura de la muestra para los datos observados, pero también permite calcular estos valores para tamaños muestrales superiores mediante extrapolación y para tamaños muestrales inferiores mediante rarefacción (Hsieh et al., 2016). Sin embargo, los autores no recomiendan extrapolar más allá del doble del tamaño muestral, pues a partir de ese umbral las estimaciones pierden fiabilidad (Chao & Jost, 2012).

La función **estimateD()** del paquete *iNEXT* permite calcular los números de Hill en función de la mínima cobertura de muestra presente entre las parcelas, lo cual resulta muy útil para evitar sesgos en los cálculos de diversidad derivados de las diferencias en la abundancia del reclutamiento observadas entre parcelas. Para reducir al máximo las diferencias de abundancia de individuos reclutados entre parcelas, se estableció un valor mínimo de cobertura de la muestra, que en este estudio fue el resultante de extrapolar todas las parcelas al doble de su tamaño muestral. Con la extrapolación, el mínimo valor observado de cobertura de la muestra se incrementó de 65.37% a 79.75%, y fue este último valor de cobertura de la muestra el que fue utilizado para el cálculo de los números de Hill. La diversidad y la dominancia de especies son dos medidas complementarias que se han decidido conservar en este estudio por el interés en entender los factores ambientales que pueden influenciar ambos fenómenos: el de una comunidad compuesta por especies igualmente abundantes (uniforme) y el de una comunidad compuesta por algunas especies notablemente más abundantes que el resto (dominancia) (Magurran, 2004).

2.4 Variables explicativas

2.4.1 Variables edáficas

Las variables edáficas se determinaron mediante un muestreo de suelos realizado en febrero de 2023. Se recogieron muestras para dos tipos de análisis: uno de fertilidad total y otro de densidad aparente. Las muestras se recogieron siguiendo las indicaciones del Laboratorio de Biogeoquímica de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín, en el que se realizaron los análisis (**Tabla 3**).

Para el análisis de fertilidad total se realizaron cinco calicatas de 25x25 cm y 20 cm de profundidad en cada parcela: una en el centro de la parcela y una en cada punto cardinal. Las cinco muestras fueron homogeneizadas en campo para obtener una muestra representativa de la variabilidad edáfica de cada parcela. En cada muestra se trató de eliminar la mayor cantidad posible de materia orgánica, como ramas, raíces o microfauna. En cada parcela se recogió aproximadamente 1 kg de muestra homogeneizada, que fue enviada al laboratorio en bolsas plásticas para el análisis de fertilidad total (**Tabla 4**).

Para el análisis de densidad aparente se recogió una muestra por parcela con ayuda de un cilindro metálico, que se introdujo en el suelo evitando compactar la muestra de suelo. Una vez el cilindro estaba totalmente introducido a ras de suelo, se extraía con cuidado y se depositaba el contenido del interior del cilindro en una bolsa plástica resellable para evitar su deshidratación. Estas muestras de densidad aparente se tomaron en la calicata realizada en el centro de cada parcela.

En el **Anexo B** puede consultarse la estadística descriptiva para los resultados del análisis de suelos.

Tabla 3. Metodologías utilizadas para el análisis de fertilidad total de las muestras de suelo de las parcelas permanentes seleccionadas para el estudio del reclutamiento de especies leñosas en las áreas rurales del municipio de Medellín.

Análisis	Técnica analítica	Análisis	Técnica analítica
Textura	Bouyoucos. NTC 6299	Nitrógeno	Micro-Kjeldahl
Ca, Mg, K y Na	Extracción: acetato de amonio, 1N y neutro. Absorción Atómica. NTC 5349	Boro	Agua caliente/Azometina H. Espectrofotometría Uv-Vis NTC 5404
Cu, Fe, Mn y Zn	Extracción: Olsen Modificada/EDTA. Absorción Atómica. NTC 5526	Fósforo	Bray II /Ácido L- ascórbico. Espectrofotometría Uv-Vis. NTC 5350

Materia Orgánica	Walkley & Black/Volumetría. NTC 5403	pH	Suelo: agua: 1:2. Potenciometría. NTC 5264
Aluminio	KCl 1M/ Volumetría. NTC 5263	CIC	NTC 5268 Numeral 2.2

Tabla 4. Variables edáficas medidas en el análisis de fertilidad total y densidad aparente del suelo de las parcelas permanentes seleccionadas para el estudio del reclutamiento de especies leñosas en las áreas rurales del municipio de Medellín. Se enumeran las variables obtenidas y sus unidades de medida, así como el símbolo que se utiliza para nombrar cada una de ellas en las gráficas y análisis estadísticos de este documento.

Clasificación	Variable	Símbolo	Unidades
Indicadores químicos	pH	pH	-
	Materia orgánica	MO	%
	Fósforo	P	ppm
	Aluminio	Al	meq/100 g de suelo
	Calcio	Ca	meq/100 g de suelo
	Magnesio	Mg	meq/100 g de suelo
	Potasio	K	meq/100 g de suelo
	Sodio	Na	meq/100 g de suelo
	Capacidad de Intercambio Catiónico	CIC	meq/100 g de suelo
	Cobre	Cu	ppm
	Hierro	Fe	ppm
	Manganeso	Mn	ppm
	Zinc	Zn	ppm
Indicadores físicos	Arena	A	%
	Limo	L	%
	Arcilla	Ar	%
	Densidad aparente	Dens_ap	g/cm ³

2.4.2 Estructura de la plantación

Con el fin de caracterizar la estructura de las plantaciones de las parcelas en las que crecen los individuos reclutados, se utilizaron los datos de los tres últimos monitoreos realizados por la Universidad Nacional en el proyecto *Más Bosques para Medellín*, correspondientes a los años 2015, 2017 y 2019, en los cuales se tomaron variables de todos los árboles plantados de cada parcela de monitoreo, los cuales están identificados con una placa numerada. Se seleccionaron las siguientes variables:

- **Área basal:** se calculó el área basal total por parcela y por monitoreo sumando las áreas basales de todos los árboles plantados. En los análisis se decidió incluir el área basal por parcela en 2019, por ser el dato más cercano en el tiempo al muestreo del reclutamiento. La ecuación utilizada para el cálculo del área basal de los diferentes individuos fue la siguiente:

$$\text{Área basal} \left(\frac{m^2}{ha} \right) = \sum \frac{\pi}{4} \cdot DAP^2 \quad (1)$$

En la que *DAP* es diámetro a la altura del pecho.

- **Tasa de mortalidad:** se calculó la tasa de mortalidad de los árboles plantados, por parcela y monitoreo. En los análisis se decidió incluir la mortalidad promedio de los tres monitoreos, así como la tasa máxima de mortalidad, que tuvo lugar en 2017. La tasa de mortalidad fue calculada con la siguiente ecuación, siguiendo las recomendaciones del estudio realizado por Kohyama et al. (2018):

$$\text{Tasa de mortalidad} (m_a) = 1 - (N_{ST}/N_0)^{1/T} \quad (2)$$

En la que N_{ST} es el número de supervivientes del censo anterior, N_0 es el número de individuos al inicio del censo actual, y T el tiempo en años.

- **Diversidad alfa:** con el fin de unificar las medidas de diversidad utilizadas en este estudio, la diversidad alfa (riqueza de especies) de los árboles plantados se calculó mediante el primer número de Hill (D_0). Esta medida se calculó para cada parcela tomando como referencia la riqueza de especies de los árboles plantados correspondiente al monitoreo de 2019, por ser el más cercano en el tiempo al muestreo del reclutamiento.
- **Composición de especies plantadas:** se consideraron los dos primeros ejes de un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) realizado para la composición de especies plantadas en las parcelas en el año 2019, por ser el dato más cercano en el tiempo al muestreo del reclutamiento. Para más información sobre este análisis consultar la **sección 2.5.1**.

- **Uso anterior del suelo:** uso del suelo anterior al establecimiento de la plantación mixta (**Tabla 1**).
- **Altura:** elevación de cada parcela en msnm.
- **Pendiente:** porcentaje de inclinación de cada parcela (%).
- **Cobertura de dosel:** durante marzo de 2022 se estimó la cobertura del dosel de las parcelas mediante fotografía hemisférica con la cámara Nikon Coolpix 950 y una lente hemisférica Sigma de 8 mm adaptadas a un trípode (**Figura 3**). Se tomaron 4 fotografías por parcela, una por punto cardinal, a una distancia de 4 m con respecto al centro de la parcela, con el fin de obtener un valor medio de las diferentes variables descriptoras de las condiciones lumínicas de las parcelas. Las fotografías fueron analizadas con el software HemiView 2.1 (Rich et al., 1999). Durante las mediciones de la cobertura de dosel se excluyeron dos de las parcelas muestreadas: PM08, debido a que estaba invadida por helecho marranero (*Pteridium aquilinum*) y, por tanto, su dosel original fue completamente modificado para realizar el muestreo de reclutamiento, y PM14, debido a que todos los árboles plantados dentro del área de muestreo habían muerto, por lo que no existía dosel.

En el **Anexo B** puede consultarse la estadística descriptiva para las variables de la plantación.



Figura 3. Fotografía hemisférica del dosel de una de las parcelas muestreadas durante el estudio del reclutamiento de especies leñosas en los corregimientos del municipio de Medellín.

2.4.3 Métricas del paisaje

Para el análisis de métricas de paisaje se desarrolló una metodología basada en los resultados de Arroyo-Rodríguez et al. (2023), quienes demuestran que las escalas de matriz del paisaje que más se relacionan con las trayectorias sucesionales en bosques secundarios tropicales son la de 1 km de radio y la de 4 km de radio.

Las 22 parcelas estudiadas son cercanas entre sí y están situadas en la matriz arbórea de la plantación mixta del proyecto de restauración (**Figura 4**), por lo que se consideró que radios menores a 1 km no proporcionaban información relevante. Se realizó una clasificación de las coberturas del paisaje en un radio máximo de 4 km alrededor de cada parcela. El método de clasificación escogido fue el de clasificación visual por medio de ortofoto, debido a que el alto grado de nubosidad que presentaba la ubicación de ciertas parcelas no permitía el uso de imágenes satelitales. La ortofoto escogida fue la proporcionada por el mapa base de World Imagery de ESRI, con una resolución de 15 m, perteneciente al año 2021.

Como criterio de clasificación de coberturas se siguió la metodología CORINE Land Cover Adaptada para Colombia (IDEAM, 2010), utilizando las 3 categorías de primer nivel descritas en el documento: 1) Territorios artificializados; 2) Territorios agrícolas y 3) Bosques y áreas seminaturales. Estas tres categorías son equivalentes a las utilizadas por Arroyo-Rodríguez et

al. (2023). Siguiendo este mismo estudio, para la clasificación de áreas boscosas no se discriminó entre bosques primarios o secundarios, ya que su aspecto no es fácilmente distinguible a nivel de cobertura.

La clasificación visual de coberturas se realizó en el software ArcMap versión 10.8, utilizando una escala de 1:10 000 y una UMC (Unidad Mínima Cartografiada) de 50x50 m. Se calcularon los buffers de 4 km de radio y en ellos se llevó a cabo la clasificación (**Figura 4**). Posteriormente, de estos buffers de 4 km de radio se obtuvieron los buffers de 1, 2 y 3 km de radio. Las métricas de paisaje derivadas de estos radios fueron utilizadas en los análisis estadísticos para comprobar qué radio guardaba una mayor relación con la abundancia y diversidad del reclutamiento.

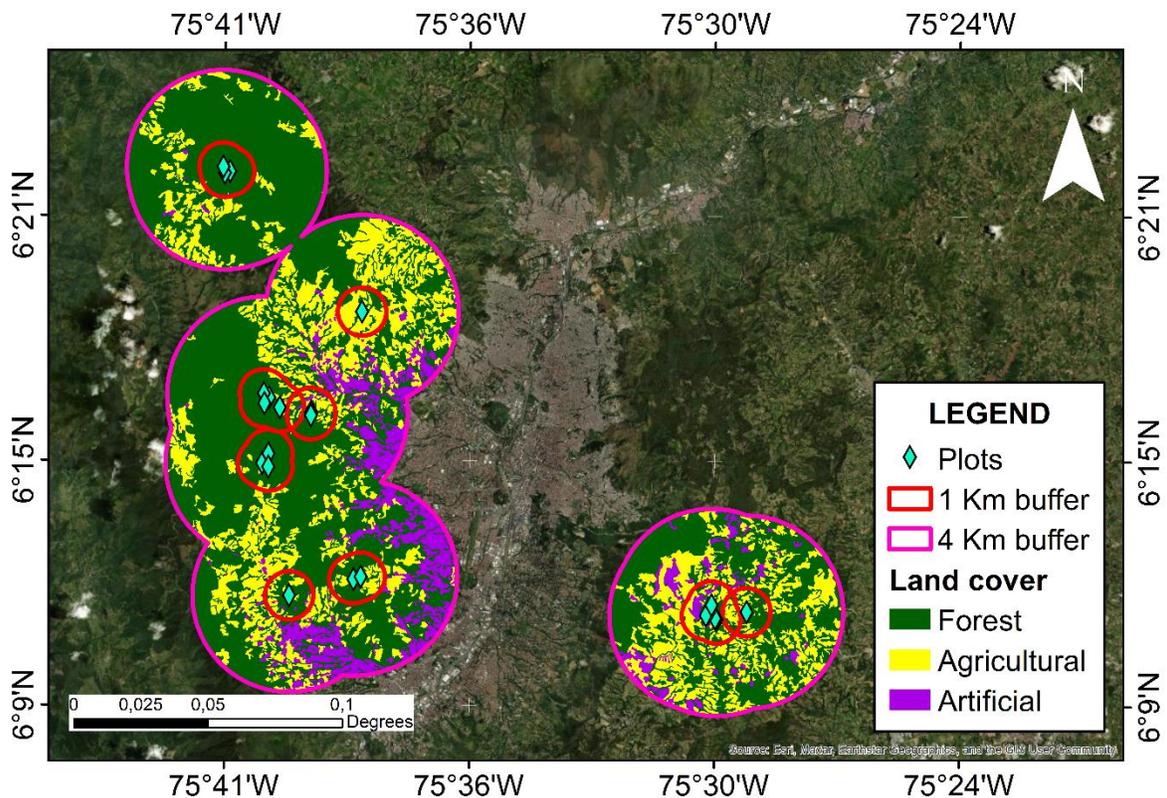


Figura 4. Ubicación de las 22 parcelas seleccionadas para el estudio de reclutamiento de especies leñosas (rombos azules) y la clasificación de coberturas realizada en buffers de 4 km y 1 km de radio alrededor de estas parcelas. Leyenda de coberturas: Morado: 1) Territorios artificializados; Amarillo: 2) Territorios agrícolas; y Verde: 3) Bosques y áreas seminaturales. La clasificación de coberturas se realizó con una ortofoto del año 2021.

El cálculo de las métricas del paisaje se llevó a cabo con la extensión V-LATE 2.0: Vector-based Landscape Analysis Tools (Tiede, 2012). En la **Tabla 5** se describen las diferentes métricas del paisaje calculadas para esta investigación. Las métricas del paisaje se calcularon a dos niveles:

1. A nivel de clase, en el que las métricas se desagregan para cada uno de los tres tipos de coberturas determinadas.
2. A nivel de paisaje, en el que los tres tipos de coberturas se analizan de forma conjunta.

Debido a la cercanía existente entre ciertas parcelas se decidió agrupar aquellas parcelas cercanas para el cálculo de las métricas del paisaje, con el fin de evitar repeticiones en los valores de las métricas causados por la cercanía geográfica y no por el azar. Las agrupaciones de parcelas establecidas pueden consultarse en la **Tabla 6**.

Tabla 5. Métricas de clase y paisaje calculadas con V-LATE. Cada una de estas métricas se calculó para un radio de 1, 2, 3 y 4 km alrededor de las 22 parcelas seleccionadas para el estudio de reclutamiento de especies leñosas en las áreas rurales de Medellín.

Tipo de métrica	Descripción	Nombre	Unidades
Clase	NP	Número de parches en cada clase	nº parches
	CA	Área de clase	m ²
	MPS	Tamaño promedio de parche	m ²
	Proporción	Proporción de cada clase de cobertura en el paisaje	%
	TE	Extensión total del borde de todos los parches de cada cobertura	m
	MPE	Borde promedio de los parches pertenecientes a cada cobertura	m

Paisaje	NP	Número total de parches del paisaje	nº parches
	Dominancia	Grado de dominancia entre las clases que componen el paisaje	
	ED	Densidad de borde	m/ha

Tras analizar el grado de correlación de las variables mediante una matriz de correlaciones, se decidió conservar NP y Dominancia para las métricas a nivel de paisaje. Para las métricas a nivel de clase se seleccionaron CA, MPS, Proporción y MPE, únicamente para la clase “Bosques y áreas seminaturales”.

Tabla 6. Agrupaciones de parcelas para el cálculo de métricas del paisaje para los buffers de 1, 2, 3 y 4 km alrededor de las 22 parcelas seleccionadas para el estudio de reclutamiento de especies leñosas en las áreas rurales de Medellín. Se registra también el nombre que se utiliza para cada agrupación en las gráficas y análisis estadísticos de este documento.

Buffer	Parcelas agrupadas	Nombre de la agrupación
1 y 2 km	PM01, PM02, PM03, PM04, PM05	StaE
	PM07	P7
	PM08, PM09, PM10	Astillero
	PM12	P12
	PM14, PM16	Altavista
	PM21, PM22	Eucaliptos
	PM19, PM20, PM23, PM28	Moral
	PM24	P24
	PM25, PM26, PM27	Palmitas
3 km	PM01, PM02, PM03, PM04, PM05, PM07	StaE

	PM08, PM09, PM10	Astillero
	PM12	P12
	PM14, PM16	Altavista
	PM19, PM20, PM21, PM22, PM23, PM28	Moral + Eucaliptos
	PM25, PM26, PM27	Palmitas
4 km	PM01, PM02, PM03, PM04, PM05, PM07	StaE
	PM12, PM14, PM16	Altacruz
	PM08, PM09, PM10, PM19, PM20, PM21, PM22, PM23, PM28	Moralast
	PM24	P24
	PM25, PM26, PM27	Palmitas

2.5 Análisis estadísticos

Los análisis estadísticos principales en este estudio son los modelos lineales mixtos, realizados con el fin de relacionar las características del reclutamiento con las variables explicativas: fertilidad y densidad aparente del suelo (**Tabla 4**), métricas del paisaje (**Tabla 5**); mortalidad, área basal, diversidad alfa y composición de especies de los árboles plantados; y cobertura de dosel, uso anterior del suelo, altura y pendiente de la parcela. Se ajustaron modelos lineales mixtos para los tres primeros números de Hill, como medidas de la diversidad del reclutamiento. Asimismo, se ajustó un modelo lineal generalizado y se realizó una prueba de Kruskal-Wallis para la abundancia del reclutamiento.

2.5.1 Composición de las especies plantadas

Las parcelas monitoreadas del proyecto *Más Bosques para Medellín* difieren tanto en su composición inicial de especies plantadas como en la mortalidad y desarrollo que los individuos de estas especies han tenido a lo largo del tiempo. Inspirándonos en la metodología de König et al. (2022), se realizó un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA), con el fin de incluir esta variabilidad en los modelos y estudiar su influencia sobre el reclutamiento de especies leñosas. Para tal efecto, se utilizó una matriz de distancia de Bray-Curtis con transformación logarítmica basada en la abundancia de las especies presentes en cada parcela durante el monitoreo de 2019. Los dos primeros ejes de este PCoA (**Figura 9**) fueron incluidos como variables explicativas en los modelos lineales (ver sección 2.5.2).

2.5.2 Construcción de modelos lineales

Inicialmente, y con el fin de evitar el problema de multicolinealidad de las variables edáficas, se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) con base en tales variables y se usaron las dos primeras componentes como potenciales predictores edáficos en los modelos de regresión. Sin embargo, esta estrategia no generó resultados satisfactorios, puesto que tales componentes eran sistemáticamente excluidos por el proceso de selección del modelo. Por ello, se realizaron análisis de correlación de Pearson con el fin de excluir aquellas variables edáficas muy correlacionadas entre sí. Se decidió excluir de los análisis el sodio (Na), el potasio (K), el calcio (Ca) y el magnesio (Mg) y se conservó la Capacidad de Intercambio Catiónico (CIC), que es una suma de las concentraciones de estos cationes. También se excluyeron de los análisis los porcentajes de limo y arcilla, y se conservaron la arena y la densidad aparente como variables físicas del suelo. Las variables edáficas que lo requirieron fueron transformadas mediante logaritmo (pH, P, Al, CIC, Mn y Zn) y arcoseno (arena) con el fin de mejorar su distribución.

Para las métricas del paisaje se escogió únicamente aquella que demostró mayor correlación con las variables respuesta (abundancia y diversidad), que fue la proporción de bosque en un radio de 1 km alrededor de cada parcela. Finalmente, para las variables de estructura de la plantación no se identificaron correlaciones elevadas, por lo que se decidió conservar todas ellas para la construcción de los modelos.

Con el fin de reducir el número de variables explicativas se realizó un proceso de preselección para cada uno de los cuatro modelos considerados, correspondientes a las variables respuesta de mayor interés: los tres números de Hill (diversidad) y la densidad.

En primer lugar, se construyó un modelo lineal con variables de la plantación, en el cual también se incluyó la métrica de paisaje seleccionada, que fue la proporción de bosque en un radio de 1 km (**Ecuación 3**), y un modelo lineal para las variables edáficas (**Ecuación 4**). Estos modelos fueron sometidos a una selección de variables en función del criterio de información de Akaike corregido para un tamaño muestral pequeño (AICc), y se escogieron los modelos con

menor AICc. Aquellos modelos con una diferencia de AICc (delta-AICc) menor a 4 eran considerados igual de robustos, y se escogía el más parsimonioso de ellos.

Una vez identificadas las variables edáficas y de la plantación más relacionadas con la variable respuesta, se construyó un modelo con todas ellas y sus interacciones de primer orden (**Ecuación 5**), y este modelo se volvió a someter a selección por AICc para obtener el modelo final, seleccionando aquel modelo con menor AICc. Durante el proceso de selección se comprobó que todas las variables seleccionadas tuvieran un factor de inflación de la varianza (VIF) menor a 10 (Zuur et al., 2009). La variable de uso anterior del suelo disparaba el VIF en todas las etapas de selección de los modelos, por lo que fue excluida de los modelos.

Ecuación 3. Modelo utilizado para la preselección de variables de la plantación:

$$y = \beta_0 + \beta_1 PCoA1 + \beta_2 PCoA2 + \beta_3 cob_dosel + \beta_4 AB + \beta_5 mort_prom + \beta_6 mort_17 \\ + \beta_7 D0_19 + \beta_8 Altura + \beta_9 Pendiente + \beta_{10} Uso_suelo + \beta_{11} bos_1km + \varepsilon$$

Donde PCoA1: coordenada principal 1, PCoA 2: coordenada principal 2, cob_dosel: cobertura del dosel, AB: área basal 2019, mort_prom: tasa de mortalidad promedio 2015-2019, mort_17: tasa máxima de mortalidad (2017), D0_19: riqueza de especies en 2019, Uso_suelo: uso anterior del suelo, bos_1km: proporción de bosque en un radio de 1 km.

Ecuación 4. Modelo utilizado para la preselección de variables edáficas:

$$y = \beta_0 + \beta_1 \log pH + \beta_2 MO + \beta_3 \log P + \beta_4 \log Al + \beta_5 \log CIC + \beta_6 \arcsen A + \beta_7 Dens_ap \\ + \beta_8 Fe + \beta_9 Cu + \beta_{10} \log Mn + \beta_{11} \log Zn + \varepsilon$$

Donde logpH: logaritmo del pH, MO: materia orgánica, logP: logaritmo del fósforo, logAl: logaritmo del aluminio, logCIC: logaritmo de la CIC, arcsenA: arcoseno del porcentaje de arena; Dens_ap: densidad aparente, Fe: hierro, Cu: cobre, logMn: logaritmo del manganeso, logZn: logaritmo del zinc.

Ecuación 5. Modelo utilizado para la selección final de variables:

$$y = \beta_0 + \beta(\text{efectos aditivos variables edáficas preseleccionadas}) \\ + \beta(\text{efectos aditivos variables de la plantación preseleccionadas}) \\ + \beta(\text{interacciones de primer orden}) + \varepsilon$$

Además de los efectos fijos, se decidió incluir un factor aleatorio para el control de la autocorrelación espacial, pues existe correlación espacial negativa para la riqueza (D_0) y diversidad de especies (D_1 y D_2) entre aquellas parcelas situadas a menos de 5 km. Por ello, se estableció como factor aleatorio el corregimiento, ya que esta delimitación territorial es equivalente al resultado de agrupar las parcelas en un radio de 5 km. El modelo final de efectos fijos y el modelo final mixto se compararon con AICc y se escogió el de menor valor. Finalmente, se evaluaron gráficamente los supuestos del modelo final para la normalidad, homogeneidad e independencia de los residuos del modelo, siguiendo las recomendaciones de Zuur et al. (2009).

Debido a que residuales de los modelos para los números de Hill no exhibieron desviaciones severas de la normalidad, se construyeron modelos lineales para la riqueza (D_0) y diversidad de especies (D_1 y D_2). Por otra parte, se construyó un modelo lineal generalizado con distribución de errores Poisson para la densidad de individuos. Puesto que se evidenció subdispersión (varianza < media), se utilizó un modelo quasi-GLM (quasi-Poisson) en el que la varianza es $\Phi \times \mu$, siendo μ la media y Φ el parámetro de dispersión. Debido a que los quasi-GLM no presentan AIC, la selección del modelo se realizó calculando la prueba F de Fisher para cada variable explicativa, retirando por turnos la menos significativa (mayor p-valor) hasta obtener un modelo reducido en el que todas las variables explicativas fueran significativas (p-valor < 0.05).

Todos los análisis estadísticos se realizaron en el software R (R Core Team, 2023). Para la construcción de los modelos lineales se utilizó la función `lm()` del paquete `stats` (R Core Team, 2023), para los modelos lineales mixtos, la función `lme()` del paquete `nlme` (Pinheiro et al., 2023), y para el modelo lineal generalizado y el quasi-GLM, la función `glm()` del paquete `stats`. El proceso de selección de variables explicativas para los modelos lineales se realizó con la función `stepAIC()` del paquete `MASS` (Venables & Ripley, 2002), y para el GLM y quasi-GLM con la función `drop1()` del paquete `stats`. El factor de inflación de la varianza se calculó con la función `vif()` del paquete `car` (Fox & Weisberg, 2019). El AICc se calculó con la función `AICc()` del paquete `qpcR` (Spiess, 2018). La prueba de autocorrelación espacial de las variables respuesta se realizó con la función `spline.correlog()` del paquete `ncf` (Bjornstad, 2022).

Una vez seleccionado el modelo final, todas las variables se estandarizaron con la función `scale()` del paquete `base` para poder comparar la magnitud de los coeficientes parciales de regresión (R Core Team, 2023). El porcentaje de variación explicada de los modelos mixtos se calculó con el R^2 propuesto por Nakagawa & Schielzeth (2013), disponible en la función `multilevel.r2()` del paquete `misty` (Yanagida, 2023). Para el quasi-GLM, el porcentaje de variación explicada se calculó con las desviaciones del modelo ajustado utilizando la siguiente fórmula:

[(desviación nula – desviación residual) / desviación residual *100], propuesta por Zuur et al. (2009).

3. Resultados

3.1. Abundancia del reclutamiento

Se registró un total de 1903 individuos reclutados en el muestreo de las 22 parcelas seleccionadas (**Tabla 8**). La densidad media de individuos reclutados fue de 0.40 individuos por metro cuadrado (80 individuos por parcela de 200 m²). La densidad de individuos reclutados presenta una gran variación a través de las parcelas muestreadas y de los usos anteriores del suelo (**Figura 5**). Se presentó una tendencia marginalmente significativa de una menor densidad de individuos reclutados en las parcelas en las que hubo presencia de pastos mejorados (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 5.60$, G.L. = 2, P = 0.06). Los detalles de esta prueba se pueden consultar en el **Anexo C**.

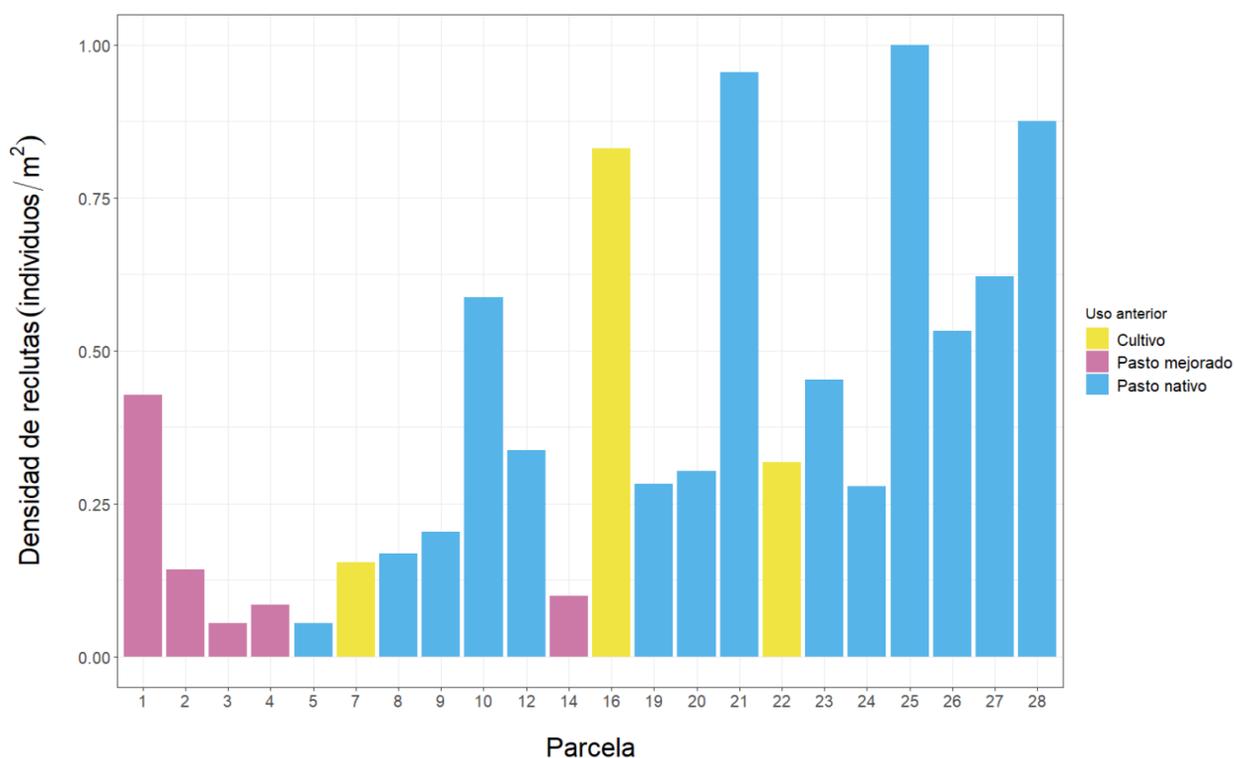


Figura 5. Densidad de individuos reclutados por m² en cada parcela y por uso anterior del suelo en las 22 parcelas permanentes seleccionadas para el estudio del reclutamiento de especies leñosas en los corregimientos del municipio de Medellín. Pasto mejorado (especie *Pennisetum clandestinum*).

3.2. Diversidad del reclutamiento

La identificación taxonómica se realizó en 21 de las 22 parcelas del estudio, ya que por eventualidades durante el trabajo de campo no pudieron realizarse nuevas visitas a la parcela 26. Por tanto, se identificaron 1728 individuos pertenecientes a las 21 parcelas en las que se muestreó la diversidad, se registró un total de 131 unidades taxonómicas operativas: a 99 especies y 32 morfoespecies. Estas especies y morfoespecies pertenecen a 56 géneros y 34 familias. En el **Anexo A** puede consultarse el listado de especies identificadas. Del total de 1728 individuos, un 85.47% fue identificado a nivel de especie, un 7.81% a nivel de género y un 0.64% a nivel de familia. Un 6.01% de los individuos reclutados no pudo ser identificado y fue clasificado en 32 morfoespecies diferentes.

De las 131 unidades taxonómicas operativas, solo 24 pertenecen a especies que estaban presentes en la plantación mixta, lo que significa que el 81.68% de la diversidad del reclutamiento no proviene de los árboles plantados. Con respecto a la abundancia el 67.77% de los individuos reclutados no pertenece a especies que hayan sido plantadas. En la **Tabla 7** se enumeran las especies más abundantes y el número total de individuos registrado para cada una de estas especies. En total, estas diez especies representan 1131 individuos (65.45%) del total de individuos reclutados. Los géneros más abundantes fueron *Miconia*, *Palicourea*, *Myrsine* y *Verbesina*, mientras que las familias más abundantes fueron Melastomataceae, Asteraceae, Rubiaceae y Primulaceae.

Tabla 7. Especies más abundantes en las parcelas muestreadas para el estudio de reclutamiento en las 21 parcelas permanentes en las que se realizó el estudio de diversidad del reclutamiento de especies leñosas en los corregimientos del municipio de Medellín. El asterisco indica aquellas especies que también forman parte de las especies plantadas durante las actividades de regeneración natural asistida del proyecto Más Bosques para Medellín. Se incluye también el porcentaje de parcelas en las que se encuentra cada especie y el modo de dispersión de sus frutos.

Especie	Número de individuos	Parcelas en las que se encuentra	Modo de dispersión
<i>Miconia theaezans</i>	305	71.43%	Endozoocoria (Borges & Melo, 2012)
<i>Myrsine coriacea</i>*	186	80.95%	Endozoocoria (Begnini & Castellani, 2013)
<i>Verbesina helianthoides</i>	121	57.14%	Anemocoria (aquenio)

<i>Palicourea acetosoides</i>	109	4.76%	Endozoocoria (Begnini & Castellani, 2013)
<i>Montanoa quadrangularis</i>*	92	38.10%	Anemocoria/Hidrocoria (Pérez-Rojo, 2006)
<i>Croton magdalenensis</i>*	85	57.14%	Endozoocoria (Mopán-Chilito et al., 2022)
<i>Fraxinus uhdei</i>	70	4.76%	Anemocoria (sámara)
<i>Palicourea thyrsoiflora</i>	65	14.28%	Endozoocoria (Begnini & Castellani, 2013)
<i>Viburnum undulatum</i>	49	42.86%	Endozoocoria (Sinnott-Armstrong et al., 2020)
<i>Weinmannia pubescens</i>*	49	23.80%	Anemocoria (Buitrón-Jurado & Ramírez, 2014)

El nivel de cobertura de la muestra para el conjunto de las 22 parcelas muestreadas fue de 79.75% (**Tabla 8**). Esto significa que el 79.75% de los individuos de la comunidad de reclutas pertenecería a las 131 unidades taxonómicas operativas que fueron halladas durante el muestreo, mientras que un 20.25% de los individuos de la comunidad de reclutas formaría parte del “déficit de cobertura”, es decir, pertenecería a especies no registradas durante el muestreo (Chao & Jost, 2012).

Tabla 8. Resultados del muestreo de reclutamiento en las 22 parcelas seleccionadas del proyecto Más Bosques para Medellín. Se incluye también el valor de cobertura de la muestra para cada parcela, así como el valor máximo de cobertura de la muestra, obtenido al extrapolar el tamaño muestral de cada parcela al doble de su valor observado.

Parcela	Individuos reclutados	Número de especies	Cobertura de la muestra	Máxima cobertura de la muestra
PM01	86	7	95.39%	97.64%
PM02	101	19	92.12%	95.23%
PM03	11	6	65.37%	79.75%
PM04	17	7	77.18%	86.47%
PM05	11	5	65.91%	83.23%
PM07	31	9	87.31%	92.39%
PM08	34	9	79.59%	84.77%
PM09	41	8	95.35%	99.37%
PM10	118	27	83.94%	88.31%
PM12	68	11	94.20%	97.88%

PM14	20	4	90.95%	98.77%
PM16	167	25	93.42%	94.51%
PM19	57	9	94.86%	98.65%
PM20	61	16	82.02%	85.05%
PM21	192	21	95.86%	98.81%
PM22	64	11	95.36%	97.63%
PM23	91	15	94.55%	97.56%
PM24	56	13	83.99%	87.22%
PM25	101	19	99.02%	99.95%
PM26	175	-	-	-
PM27	125	15	96.84%	99.29%
PM28	176	23	93.76%	95.67%

La riqueza de especies no difirió entre parcelas (intervalos de confianza superpuestos, a excepción de las parcelas 1 y 14; **Figura 6**). La diversidad de especies expresada en número efectivo de especies (D_1) es de una magnitud menor que la riqueza de especies (**Figura 7**). De nuevo, la diversidad de especies no difirió entre parcelas (intervalos de confianza superpuestos, tanto entre parcelas como entre y dentro de cada categoría de uso anterior del suelo; **Figura 7**). Tal y como se observaba para la riqueza, las parcelas 1 y 14 parecen ser las de menor diversidad.

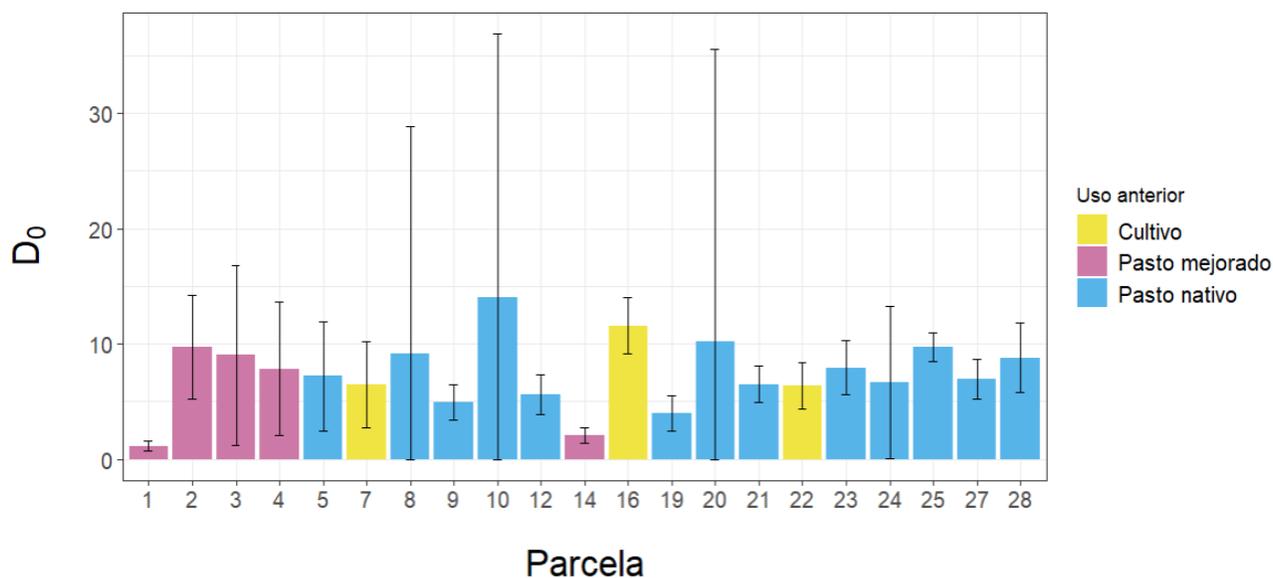


Figura 6. Riqueza de especies (D_0) para cada una de las 21 parcelas muestreadas e intervalos de confianza del 95%. Los valores han sido estandarizados mediante el valor de cobertura de la muestra (Sample Coverage (SC) = 79.75%). Pasto mejorado (especie *Pennisetum clandestinum*).

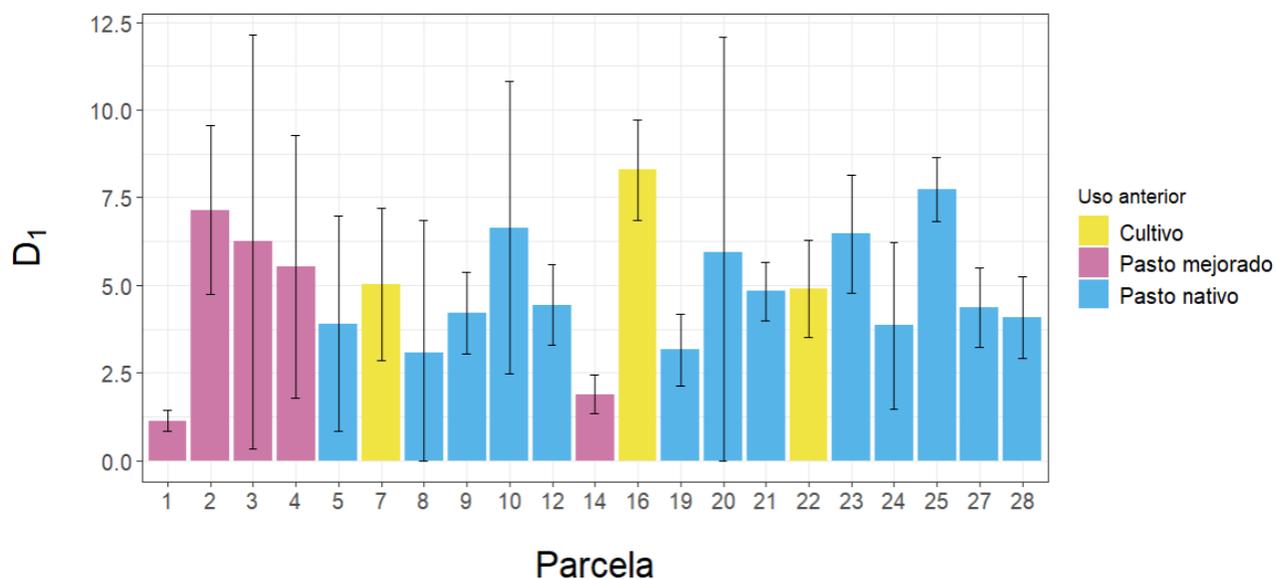


Figura 7. Diversidad de especies (D_1) para cada una de las 21 parcelas muestreadas e intervalos de confianza del 95%. Los valores han sido estandarizados mediante el valor de cobertura de la muestra (Sample Coverage (SC) = 79.75%). Pasto mejorado (especie *Pennisetum clandestinum*).

La dominancia de especies expresada en número efectivo de especies (D_2) es de una magnitud algo menor que la diversidad de especies (**Figura 8**). En este caso tampoco se aprecian diferencias entre parcelas (intervalos de confianza superpuestos; **Figura 8**). La gráfica para la comparación simultánea de los tres números de Hill puede consultarse en el **Anexo D**.

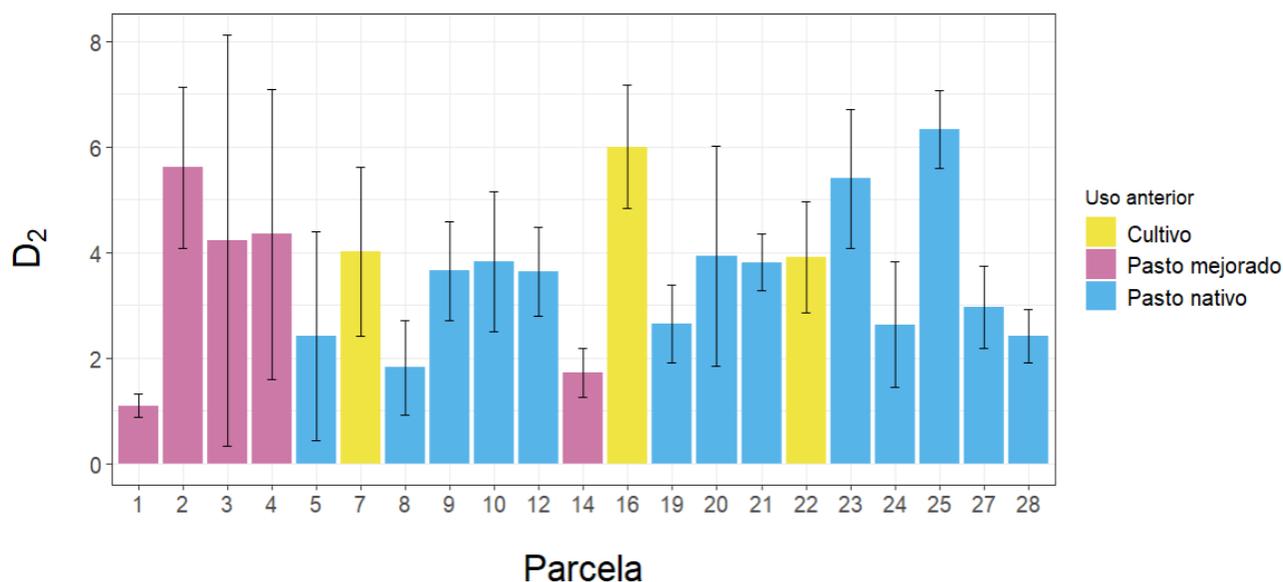


Figura 8. Dominancia de especies (D_2) para cada una de las 21 parcelas muestreadas e intervalos de confianza del 95%. Los valores han sido estandarizados mediante el valor de cobertura de la muestra (Sample Coverage (SC) = 79.75%). Pasto mejorado (especie *Pennisetum clandestinum*).

3.3. Composición de las especies plantadas

Los dos primeros ejes del PCoA para la composición de las 97 especies plantadas durante el monitoreo de 2019 explicaron el 37.55% de la variación observada (20.35% explicada por el primer eje). En la **Figura 9** podemos observar estos dos primeros ejes. El primer eje del PCoA parece estar caracterizado por la abundancia de ciertas especies, como *Citharexylum subflavescens* (quimulá), *Chamaesenna colombiana* (sinónimo de *Senna pistaciifolia* var. *pistaciifolia*, alcaparro) y *Alnus acuminata* (aliso), que son más abundantes en las parcelas a la

izquierda del eje (valores negativos). El segundo eje del PCoA está dominado por *Montanoa quadrangularis* (arboloco), *Retrophyllum rospigliosii* (pino colombiano), *Psidium sp.* (guayabos) y *Quercus humboldtii* (roble) en la mitad superior del eje (valores positivos), mientras que la mitad inferior del eje (valores negativos) se caracteriza por la abundancia de *Croton magdalenensis* (drago).

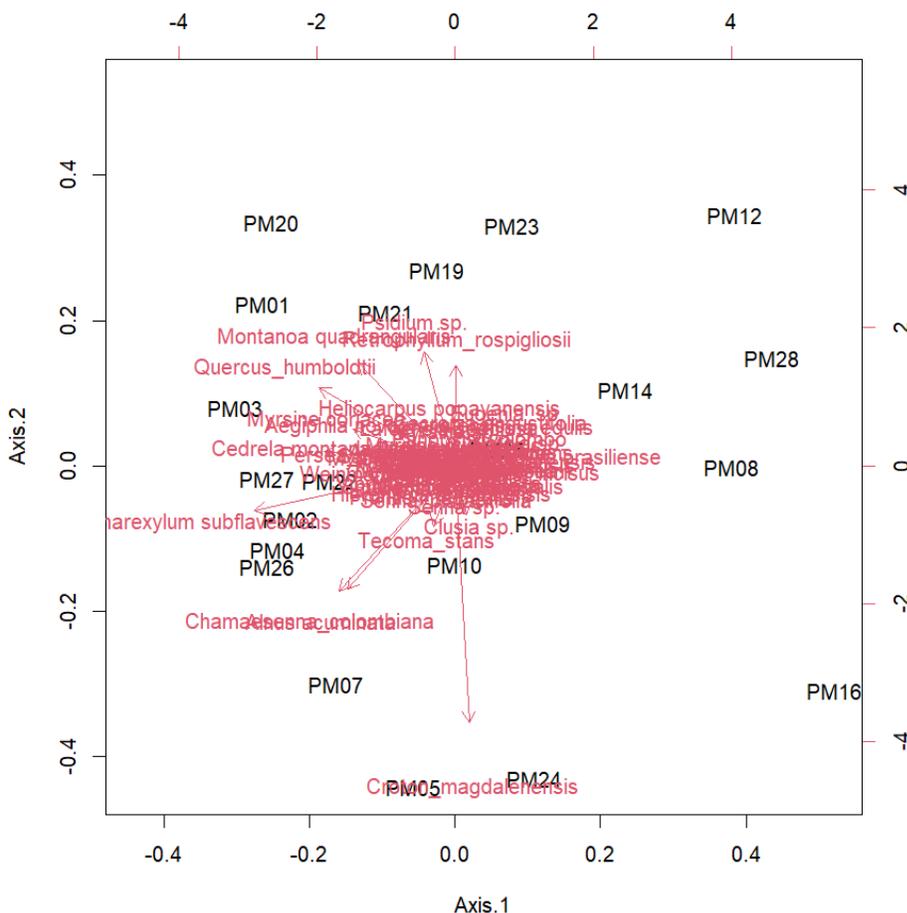


Figura 9. Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) para la composición de las especies plantadas en el año 2019 en las 22 parcelas muestreadas para el estudio de reclutamiento de especies leñosas en las áreas rurales de Medellín. En el gráfico se muestran los 2 primeros ejes, explican el 20.35% de la variación (Axis 1) y el 17.20% de la variación (Axis 2).

3.4. Respuesta del reclutamiento a variables ambientales

3.4.1. Densidad de individuos reclutados

La densidad de individuos reclutados se relaciona con la cobertura de dosel, la pendiente, la proporción de bosque en un radio de 1 km y la proporción de arena en el suelo. Estos factores explican el 65% de la variación observada en los datos. Observando los valores de los

coeficientes de regresión estandarizados (**Figura 10**), podemos observar que la pendiente, la cobertura de dosel y la proporción de bosque tienen efectos positivos y estadísticamente significativos sobre la densidad de individuos reclutados. El porcentaje de arena tiene un efecto negativo sobre la densidad de individuos reclutados, sin embargo, no es un efecto estadísticamente significativo (valor $p = 0.11$). Por tanto, el modelo ajustado indica que aquellas parcelas con mayor pendiente, mayor cobertura de dosel y mayor proporción de bosque aledaño en un radio de 1 km albergan una mayor densidad de individuos reclutados.

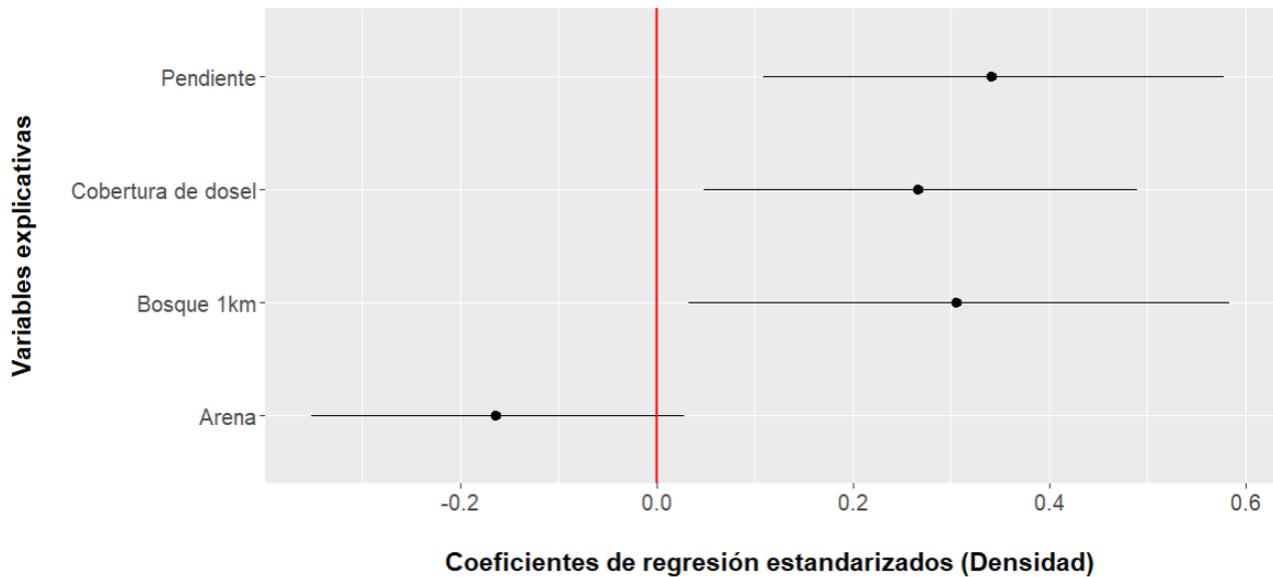


Figura 10. Coeficientes de regresión estandarizados correspondientes a las variables explicativas del modelo lineal seleccionado para la densidad de individuos reclutados. Se presenta el estimador puntual del coeficiente (punto negro) y sus intervalos de confianza al 95% (líneas negras horizontales). La línea roja vertical indica el valor cero.

3.4.2. Riqueza de especies (D_0)

La riqueza de especies (D_0) hallada entre los individuos reclutados se relaciona con la cobertura de dosel, la riqueza de especies de los árboles de la plantación en el año 2019, la capacidad de intercambio catiónico y la densidad aparente. La interacción entre densidad aparente y riqueza de especies de árboles plantados, así como la interacción entre CIC y densidad aparente también afectan el reclutamiento de especies leñosas.

Observando los coeficientes de regresión estandarizados, se encuentran factores con efectos positivos y negativos sobre la riqueza de especies reclutadas, todos ellos

estadísticamente significativos (**Figura 11**). Los factores ambientales con un efecto positivo sobre la riqueza de especies son, de mayor a menor efecto, la interacción entre CIC y densidad aparente, la densidad aparente, la diversidad de árboles plantados en 2019 y, por último, la cobertura de dosel. Los factores que tienen un efecto negativo sobre la riqueza de especies son la CIC y, en menor medida, la interacción entre la riqueza de árboles plantados en 2019 y la densidad aparente. El efecto aleatorio (corregimiento) posee una varianza (σ_a^2) de 0.69².

El porcentaje de variación explicada por los efectos fijos de este modelo es de 75.60%, mientras que la explicada por la combinación de los efectos fijos y el efecto aleatorio es del 80.40%. El AICc de este modelo es de 75.60, mientras que el del modelo nulo (solo contiene el intercepto) es de 97.

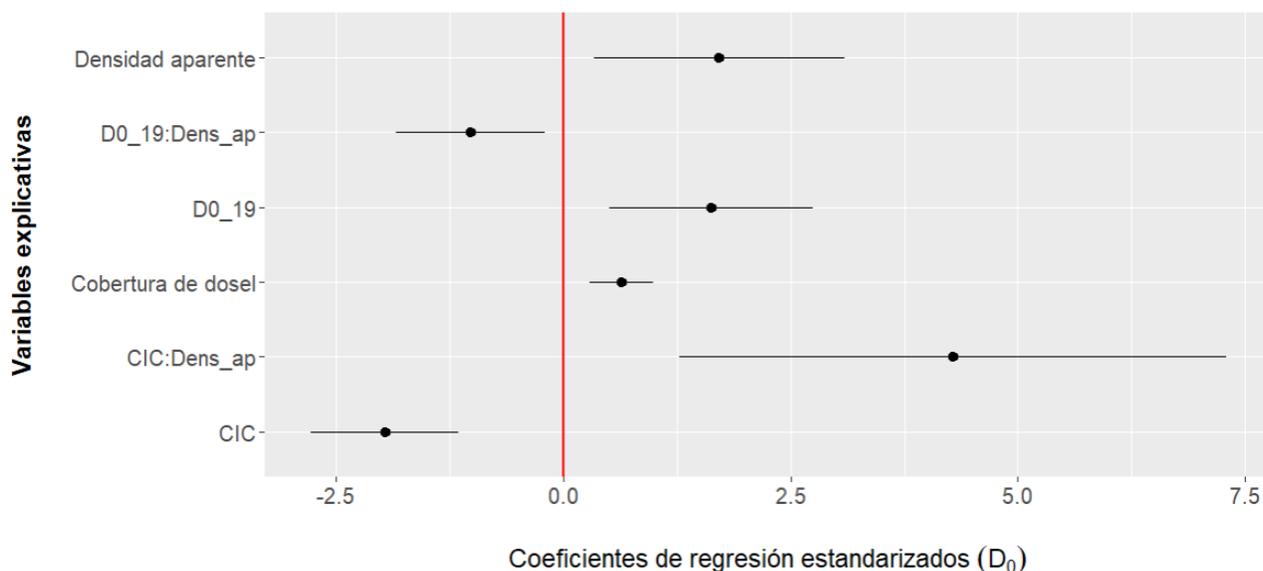


Figura 11. Coeficientes de regresión estandarizados correspondientes a las variables explicativas del modelo lineal seleccionado para la riqueza de especies reclutadas (D_0). Se presenta el estimador puntual del coeficiente (punto negro) y sus intervalos de confianza al 95% (líneas negras horizontales). La línea roja vertical indica el valor cero.

3.4.3. Diversidad de especies (D_1)

La diversidad de especies hallada entre los individuos reclutados se relaciona con la cobertura de dosel, el segundo eje del PCoA de las especies plantadas, la tasa máxima de mortalidad de los árboles plantados (año 2017), el pH y la concentración de aluminio.

Observando los coeficientes de regresión estandarizados, se encuentran factores con efectos positivos y negativos sobre la diversidad de especies reclutadas, todos ellos estadísticamente significativos (**Figura 12**). Los factores ambientales con un efecto positivo sobre la diversidad de especies son el segundo eje del PCoA y, en menor medida, la cobertura de

dosel. El efecto positivo del segundo eje del PCoA indica que aquellas parcelas con mayor abundancia de la especie *Montanoa quadrangularis* (arboloco), *Retrophyllum rospigliosii* (pino colombiano), *Psidium sp.* (guayabos) y *Quercus humboldtii* (roble) albergan mayor diversidad de especies reclutadas (**Figura 9**). Los factores ambientales que tienen un efecto negativo sobre la diversidad de especies son, de mayor a menor efecto, el aluminio, el pH y, por último, la tasa máxima de mortalidad de árboles plantados. El efecto aleatorio (corregimiento) posee una varianza (σ_a^2) de 0.66².

El porcentaje de variación explicada por los efectos fijos de este modelo es de 56%, mientras que la explicada por la combinación de los efectos fijos y el efecto aleatorio es del 67.70%. El AICc de este modelo es de 55.70, mientras que el del modelo nulo es de 77.80.

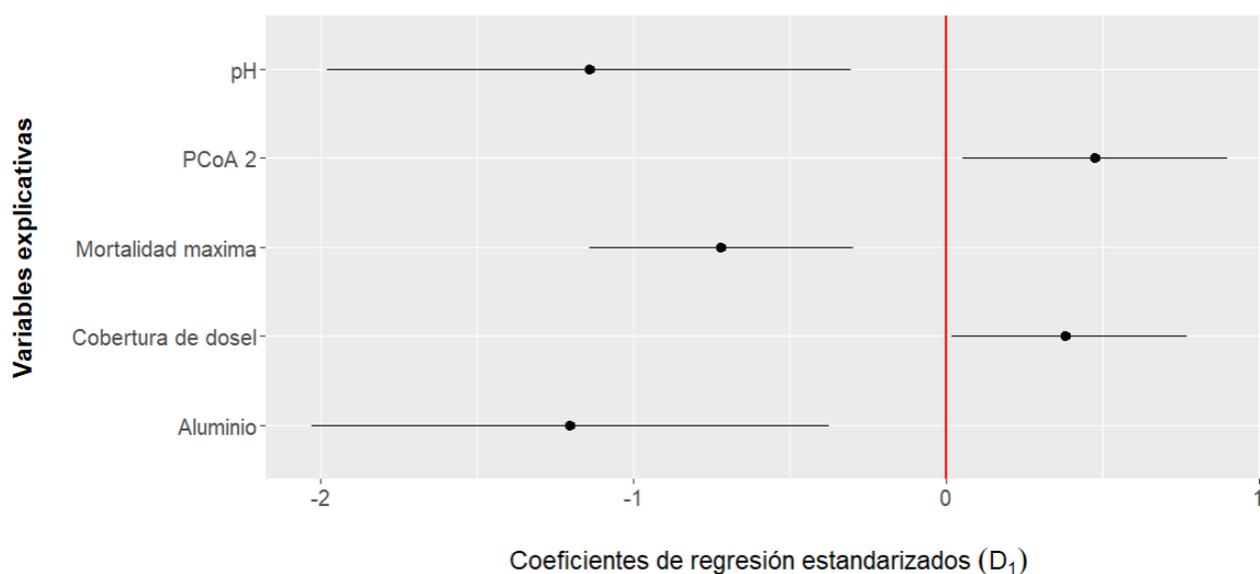


Figura 12. Coeficientes de regresión estandarizados correspondientes a las variables explicativas del modelo lineal seleccionado para la diversidad de especies reclutadas (D_1). Se presenta el estimador puntual del coeficiente (punto negro) y sus intervalos de confianza al 95% (líneas negras horizontales). La línea roja vertical indica el valor cero.

3.4.4. Dominancia de especies (D_2)

La dominancia de especies hallada entre los individuos reclutados se relaciona con la riqueza de especies de los árboles plantados en 2019, la tasa máxima de mortalidad de los árboles plantados (año 2017), el pH y la concentración de aluminio.

Observando los coeficientes de regresión estandarizados, se encuentran factores con efectos positivos y negativos sobre la dominancia de las especies reclutadas (**Figura 13**). El único factor con un efecto positivo sobre la dominancia de las especies es la diversidad de

árboles plantados en 2019, sin embargo, no es estadísticamente significativo (valor $p = 0.07$). Los factores ambientales que tienen un efecto negativo sobre la dominancia de las especies son, de mayor a menor efecto, el aluminio, el pH y, por último, la tasa máxima de mortalidad de árboles plantados, todos ellos estadísticamente significativos. Por tanto, los factores que afectan negativamente son idénticos para la dominancia y diversidad de especies reclutadas (**Figuras 12 y 13**). El efecto aleatorio (corregimiento) posee una varianza (σ_a^2) de 0.61^2 .

El porcentaje de variación explicada por los efectos fijos de este modelo es de 45.80%, mientras que la explicada por la combinación de los efectos fijos y el efecto aleatorio es de 61.50%. El AICc de este modelo es de 59.20, mientras que el del modelo nulo es de 68.20.

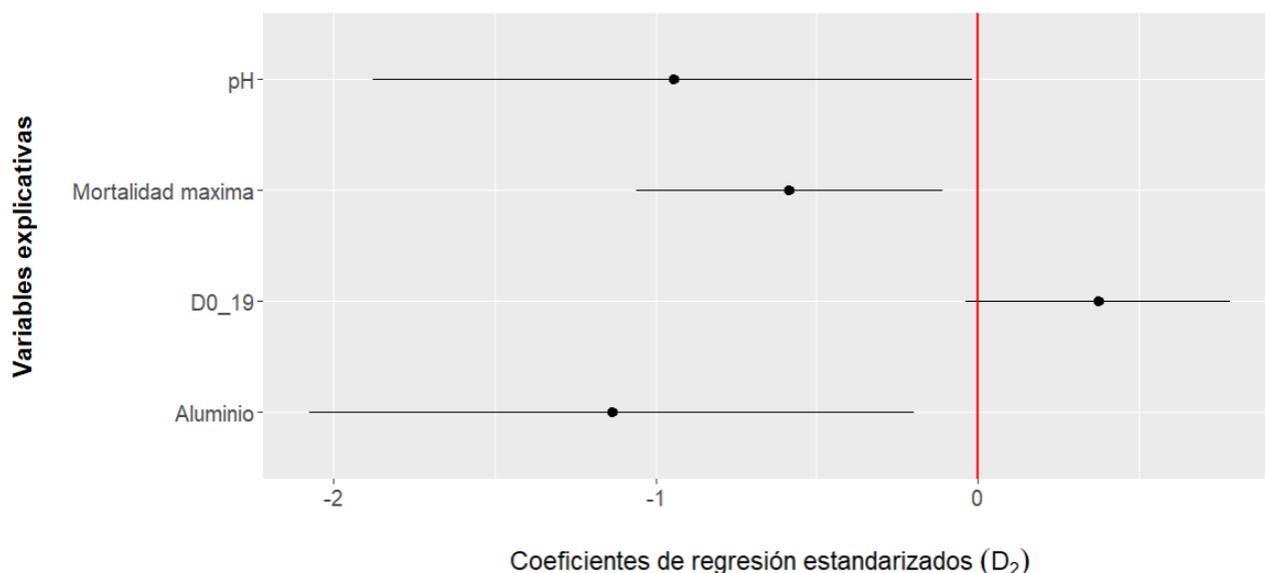


Figura 13. Coeficientes de regresión estandarizados correspondientes a las variables explicativas del modelo lineal seleccionado para la dominancia de especies reclutadas (D_2). Se presenta el estimador puntual del coeficiente (punto negro) y sus intervalos de confianza al 95% (líneas negras horizontales). La línea roja vertical indica el valor cero.

4. Discusión

4.1. Abundancia de individuos reclutados

La abundancia fue evaluada mediante la variable de densidad de individuos reclutados. Este estudio ha encontrado que la densidad está positivamente relacionada con la pendiente, la cobertura de dosel y la cobertura boscosa en un radio de 1 km.

La densidad media de individuos reclutados de este estudio (0.40 individuos/m²) es superior a la obtenida en estudios previos realizados en bosques secundarios del corregimiento de Santa Elena: para un DAP mayor a 10 cm, Castaño & Arias (1999) reportan una densidad de 0.1 individuos/m², mientras que para esa clase diamétrica esta investigación ha encontrado una densidad de 0.2 individuos/m². Nuestro estudio también presenta una mayor densidad del reclutamiento que las zonas bajas en regeneración pasiva de Costa Rica estudiadas por Chazdon et al. (2023): para individuos con un DAP mayor a 5 cm, su estudio encuentra una densidad de 0.1 individuos/m², mientras que el nuestro posee una densidad de 0.27 individuos/m². La mayor densidad del reclutamiento de este estudio podría indicar que la comunidad de reclutas de las plantaciones más antiguas del proyecto *Más Bosques para Medellín* se encuentra en la fase de iniciación, en la cual los procesos de germinación, establecimiento y crecimiento ocurren a gran velocidad debido a la mayor abundancia de recursos como la luz o los nutrientes del suelo, lo cual resulta en una gran densidad de reclutas que irá disminuyendo conforme dichos recursos comiencen a ser limitantes (Poorter et al., 2023). Sin embargo, la densidad de reclutas nuestra investigación es mucho menor que la encontrada en bosques primarios altoandinos por Ledo et al. (2015), que reportan 4 individuos/m² con una altura menor a 130 cm, siendo en nuestro caso la densidad de individuos entre 80 y 130 cm de altura de 0.1 individuos/m². Por tanto, es posible que el sotobosque de los bosques primarios altoandinos albergue una densidad del reclutamiento mucho mayor que los bosques secundarios de la región.

Este estudio ofrece una prueba de que la matriz del paisaje, en este caso la cobertura boscosa en un radio de 1 km, puede influenciar la densidad del reclutamiento. Arroyo-Rodríguez et al. (2023) encontraron evidencias de la influencia de la matriz del paisaje sobre la tasa de recuperación de la riqueza de especies, pero no sobre la densidad. En este estudio, el aumento de la densidad de individuos conforme aumenta la cobertura boscosa puede deberse a que una matriz con mayor cantidad de bosque mejora la movilidad de la fauna y su capacidad de dispersión de semillas (Freeman et al., 2021; Jakovac et al., 2021; Kelm et al., 2008). De los individuos reclutados, el 32.23% pertenecen a especies presentes en la plantación, y podrían ser descendientes de los individuos plantados que han alcanzado la madurez reproductiva, mientras que el 67.77% de los individuos reclutados no pertenece a especies que hayan sido plantadas, lo cual implica que son producto de la dispersión o del banco de semillas del suelo. De las 10 especies más abundantes en las plantaciones, 6 presentan dispersión mediante frugivoría (endozoocoria), y 4 dispersión por viento (anemocoria). La anemocoria es un tipo de dispersión

muy común entre especies pioneras, expertas en colonizar áreas en estadios de sucesión poco avanzados. El tipo de frutos que producen las especies dispersadas por frugivoría son bayas (*Miconia*), drupas (*Myrsine*, *Palicourea*, *Viburnum*) y cápsulas (*Croton*) de pequeño tamaño, lo cual también es propio de especies pioneras. Estas características de las especies más abundantes hacen probable que la dispersión esté jugando un papel de mayor importancia que el banco de semillas del suelo.

En un futuro, la madurez reproductiva de las especies plantadas irá en aumento, por lo que es posible que estas especies vayan ganando un mayor protagonismo en la abundancia del reclutamiento. Asimismo, el radio de cobertura boscosa relacionado con la densidad de reclutas podría fluctuar conforme la sucesión ecológica avance en las plantaciones de *Más Bosques para Medellín*: un cierre total del dosel podría favorecer un sotobosque conformado por especies tolerantes a la sombra, cuyos dispersores necesitan, normalmente, de un mayor radio de cobertura boscosa para moverse por la matriz del paisaje, lo cual podría resultar en una mayor densidad de reclutas en parcelas rodeadas mayoritariamente por bosques en un radio de varios kilómetros.

La cobertura de dosel, que presentó unos valores medios del 83%, también ejerce una influencia positiva en la densidad de individuos reclutados. La cobertura de dosel es un indicador del estado de desarrollo de la plantación y una variable asociada a factores como el microclima o la cantidad de radiación solar que llega al sotobosque. Algunos estudios han demostrado el efecto positivo del dosel sobre la densidad del reclutamiento en etapas tempranas de la sucesión ecológica, probablemente por la mejora del microclima y la reducción de la competencia de las plántulas con especies herbáceas que pueden influenciar la densidad del reclutamiento (Caughlin et al., 2019; Jakovac et al., 2021). Otro estudio realizado en *Más Bosques para Medellín* encontró una relación positiva entre la presencia de regeneración natural y la supervivencia de los árboles plantados (Becerra-Merchan, 2019), por lo que parece existir una relación positiva (facilitación) entre el desarrollo de las plantaciones y el reclutamiento, lo cual fue corroborado durante el muestreo: las dos parcelas a las que no se les pudo medir cobertura de dosel en este estudio (por no tener dosel arbóreo) pertenecen a zonas en las que la regeneración natural también presentó densidades muy bajas. Estas parcelas que presentan una sucesión arrestada se encuentran muy cercanas (300 m) a otras parcelas en las que la sucesión sí progresa hacia un bosque secundario, lo que parece indicar que aquellos factores que impiden el progreso de la sucesión podrían ser característicos de cada parcela. Becerra-Merchan (2019) encontró que los árboles plantados presentan una mayor tasa de supervivencia en las zonas con mayor altura y precipitación, así como algunos nutrientes del suelo (Al, K, Fe, Mn y Zn). En este estudio se han evaluado la altura y las características edáficas, pero ninguna de ellas presenta influencia sobre la densidad del reclutamiento.

Los resultados indican que las parcelas con mayor pendiente tienden a albergar mayores densidades de individuos reclutados. Esto podría deberse, por un lado, a la relación de la pendiente con las características físicas del suelo: en las parcelas muestreadas, los suelos de mayor pendiente poseían mayor porcentaje de arcilla y menor porcentaje de arena. Los suelos arcillosos son más fértiles al facilitar la retención de nutrientes y prevenir su lixiviado (Alvarado &

Raigosa, 2012). La arena también fue seleccionada en el modelo, indicando un efecto negativo marginal sobre la densidad de reclutas, lo cual podría indicar un efecto del gradiente de textura del suelo (de más arcilloso a más arenoso) en la densidad del reclutamiento. Sin embargo, algunos autores han demostrado también que en Colombia las zonas con mayor pendiente tienden a ser deforestadas más tarde, por lo que tienden a sufrir una menor duración e intensidad de uso del suelo, lo cual podría ayudarlas a conservar una mayor capacidad de regeneración tras la perturbación (Armenteras et al., 2011, 2013). En este estudio, el uso anterior del suelo no tiene un efecto significativo sobre la densidad del reclutamiento, y tampoco se ha hallado una relación entre pendiente y uso del suelo, pero, como en la mayoría de estudios, tan solo se tienen datos del tipo de uso, pero no sobre su duración o intensidad (Jakovac et al., 2021). Tratar de ampliar la información sobre el tipo, duración e intensidad del uso del suelo de los predios de *Más Bosques para Medellín* podría ayudar a estudiar con mayor profundidad la relación entre la perturbación antrópica y las variables (tanto respuesta como explicativas) de este estudio.

4.2. Diversidad de especies reclutadas

Durante el muestreo, se encontraron un total de 131 especies y morfoespecies leñosas diferentes. Las plantaciones de las parcelas muestreadas están compuestas por un total de 97 especies de árboles, por tanto, el reclutamiento posee una mayor riqueza de especies leñosas que las plantaciones. Además, los individuos reclutados y los plantados solo comparten 24 especies, por lo que un 81.68% de las especies reclutadas no están presentes entre los árboles plantados y, por tanto, representan una riqueza de especies añadida a la sucesión que está teniendo lugar en las plantaciones del proyecto *Más Bosques para Medellín*. De nuevo, tal y como sucede con la densidad, la proporción de especies plantadas que formen parte del reclutamiento puede aumentar conforme los individuos plantados alcancen su madurez reproductiva.

Estos valores de riqueza de especies reclutadas son similares a los hallados por otras investigaciones en bosques secundarios del corregimiento de Santa Elena, y superiores a los de plantaciones de coníferas exóticas de Santa Elena: el estudio de Hoyos-Estrada (2003) reporta 109 especies bajo robledales de *Quercus humboldtii* y 71 morfoespecies en plantaciones de coníferas. Valores similares pueden encontrarse también en bosques secundarios de municipios cercanos: Vallejo-Mayo & Rivera-Díaz (2022) reportan 190 especies de árboles y arbustos en El Peñol. La identidad de las especies, géneros y familias más abundantes del reclutamiento presenta una similitud importante con los resultados de otros muestreos en zonas cercanas (Hoyos-Estrada, 2003) e incluso con los árboles pioneros que se han reportado como comunes para el neotrópico (Chazdon, 2014). La comparación con estos estudios muestra que la diversidad del reclutamiento del proyecto *Más Bosques para Medellín* presenta características típicas de la sucesión ecológica de los Andes, en la que suelen predominar géneros como

Miconia, *Palicourea*, *Weinmannia* o *Croton* (Chazdon, 2014; López-González & Duque-Montoya, 2010).

Las tres medidas de diversidad contempladas en este estudio (riqueza, diversidad y dominancia de especies) no presentaron diferencias significativas entre sí, por lo que las diferentes trayectorias sucesionales observadas son equivalentes en cuanto a la magnitud de su diversidad. A pesar de que en las parcelas estudiadas la dominancia de las especies varía mucho a lo largo de las parcelas, algunas de las especies más abundantes se corresponden con especies identificadas como dominantes en bosques secundarios andinos de Colombia, como *Miconia theaezans* o *Clethra fagifolia* (Restrepo-Correa, 2021). Por lo tanto, la dominancia también guarda relación con las características de la sucesión típica de un bosque andino.

Con respecto al efecto de los factores ambientales sobre la riqueza, diversidad y dominancia de especies reclutadas, se encontró una clara influencia de las variables edáficas. La riqueza de especies (D_0) está influida por la interacción positiva entre densidad aparente y CIC, así como por una interacción negativa entre la densidad aparente y la diversidad de árboles plantados. Para la diversidad (D_1) y la dominancia (D_2) de especies, se encontró que tanto el pH como el aluminio influyen negativamente en estas medidas de diversidad.

El aluminio, la CIC y el pH han sido identificadas como variables determinantes para el reclutamiento en Santa Elena, ejerciendo un efecto negativo sobre la abundancia de individuos de diversas clases diamétricas (Hoyos-Estrada, 2003). Estas mismas variables reducen la probabilidad de supervivencia de los árboles plantados en las plantaciones de *Más Bosques para Medellín* (Becerra-Merchan, 2019). Sin embargo, el pH ácido parece favorecer la diversidad y dominancia de los individuos reclutados, lo cual podría indicar una mayor tolerancia de las especies reclutadas al pH ácido característico de muchos suelos andinos, dado que la gran mayoría de las especies reclutadas (81.68%) no están presentes entre los árboles plantados. Por otro lado, la CIC tiene un efecto negativo en la riqueza de especies, mientras que la densidad aparente tiene un efecto positivo. No obstante, la interacción positiva entre CIC y densidad aparente parece indicar que valores altos de densidad aparente (asociados a suelos más arcillosos) combinados con valores altos de la CIC, así como valores bajos de densidad aparente (suelos más arenosos) en combinación con valores bajos de CIC, poseen un efecto positivo sobre la riqueza de especies reclutadas, lo cual indica una interacción entre los factores físicos y químicos del suelo que influencia la riqueza de especies. Del mismo modo, para la riqueza de especies también se encontró una interacción negativa entre la densidad aparente y la riqueza de especies de árboles plantados (D_{0_19}), que indica que bajas densidades aparentes del suelo combinadas con altos valores de D_{0_19} ; o altas densidades aparentes combinadas con bajos valores de D_{0_19} , predicen altos valores de riqueza de especies reclutadas.

Con respecto a las variables de la plantación, encontramos que la cobertura de dosel ejerce un efecto positivo sobre la riqueza (D_0) y la diversidad de especies (D_1). Como en el caso de la densidad, esta medida indica un grado de desarrollo de los árboles plantados que puede crear unas condiciones favorables para el desarrollo de diferentes especies (facilitación), así como constituir un lugar atractivo para la fauna, que juega un papel fundamental en la dispersión de semillas. Otra variable que habla de la importancia del buen desarrollo de la plantación para

la diversidad del reclutamiento es la tasa máxima de mortalidad de los árboles plantados, que tiene un efecto negativo significativo para la diversidad (D_1) y la dominancia (D_2) de especies. La influencia negativa del aumento de la mortalidad de los árboles plantados sobre la diversidad del reclutamiento puede indicar, de nuevo, condiciones ambientales adversas para el desarrollo de la vegetación, que para los árboles plantados están relacionadas con la altitud, la precipitación y algunos nutrientes del suelo (Becerra-Merchán, 2019). A pesar de que la altitud y los nutrientes del suelo fueron evaluados para el reclutamiento, tan solo el pH presenta una influencia sobre su diversidad y, además, esta es opuesta a la que ejerce sobre los árboles plantados. Por lo tanto, es posible que el papel que los árboles plantados juegan con respecto a la diversidad de los reclutas sea de facilitación por la mejora de las condiciones microclimáticas.

Por último, a pesar de que tan solo un tercio de los individuos reclutados pertenece a especies también presentes en la plantación, la diversidad de los árboles plantados influye positivamente en la diversidad del reclutamiento, efecto que se observó también sobre la dominancia (D_2), pero sin ser estadísticamente significativo. Aquellas parcelas con mayor riqueza de especies plantadas presentaron una mayor riqueza de especies reclutadas (D_0) en suelos con baja densidad aparente. Una mayor diversidad de especies plantadas puede favorecer la heterogeneidad de condiciones ambientales, ofreciendo una mayor variedad de nichos ecológicos para las especies reclutadas. Las tasas de herbivoría también se reducen con el avance de la sucesión ecológica, por lo que los individuos plantados podrían estar protegiendo a los individuos reclutados del daño de herbívoros generalistas, típicos de etapas más tempranas de la sucesión, en la que solo unas pocas especies pueden sobrevivir y prosperar (Chazdon, 2014). Sin embargo, la interacción entre la diversidad de árboles plantados y la densidad aparente indica que la textura del suelo condiciona el efecto que estos mecanismos de facilitación proporcionados por la diversidad de especies plantadas tienen para las especies reclutadas.

Por último, la influencia positiva del segundo eje del PCoA sobre la diversidad del reclutamiento (D_1) indica que no solo la riqueza, sino también la composición de las especies plantadas, puede influenciar la diversidad presente en el proceso de sucesión, como ya se ha demostrado en otros estudios (König et al., 2022). En este caso, los valores positivos del segundo eje del PCoA, asociados a una mayor presencia de las especies *Montanoa quadrangularis* (arboloco), *Retrophyllum rospigliosii*, *Psidium sp.* o *Quercus humboldtii*, tienen un efecto positivo sobre la diversidad de reclutas. Los valores negativos de este eje están asociados a una mayor presencia de *Croton magdalensis* (drago). Estudiar los rasgos funcionales de estas especies puede ayudar a entender su papel en la diversidad de la comunidad de reclutas. Por ejemplo, otros estudios han demostrado el potencial de *Montanoa quadrangularis* para la restauración en Colombia, por su capacidad de suprimir el desarrollo del pasto mediante el sombreado, lo que permite el reclutamiento de otras especies, lo cual, unido a su alta tasa reproductiva, promueven el progreso de la sucesión ecológica en áreas de pastizal (Álvarez, 2003). Además, esta especie presenta uno de los mayores incrementos en área basal de las plantaciones de *Más Bosques para Medellín* (Gómez, 2017). Por otro lado, un estudio de rasgos funcionales realizado en 4 especies nativas y dominantes del norte de los Andes ha demostrado que los rasgos funcionales foliares y estructurales de *Croton magdalenensis* le permiten una mayor captación del fosfato

procedente del agua de lluvia, lo cual representa una ventaja competitiva de esta especie sobre este nutriente limitante frente a especies como *Quercus humboldtii*, *Andesanthus lepidotus* (sietecuecos) o *Vismia baccifera* (Vásquez-Sogamoso et al., 2023). Otro estudio sobre rasgos funcionales en el proyecto *Más Bosques para Medellín* ha demostrado que *Q. humboldtii* y *R. rospigliosii* poseen copas más densas y una mayor variabilidad en la captación del agua de lluvia a través de sus hojas (*throughfall*) frente a *C. magdalenensis*, lo cual indica que estos rasgos funcionales podrían estar influenciando la diversidad del reclutamiento (Cano-Arboleda et al., 2022).

Estos resultados sugieren que las especies seleccionadas para un proyecto de restauración activa pueden influenciar en gran medida el reclutamiento, que es uno de los procesos clave de la sucesión ecológica en ecosistemas boscosos.

5. Conclusiones y recomendaciones

5.1. Conclusiones

El presente estudio de reclutamiento de especies leñosas en el proyecto *Más Bosques para Medellín* demuestra que tanto la abundancia (densidad) como la diversidad (riqueza, diversidad y dominancia) del reclutamiento presentan las características típicas de una sucesión secundaria de un bosque andino, lo cual indica que las actividades de restauración ecológica (plantación mixta de especies nativas) son eficaces para la recuperación de algunos atributos propios de este ecosistema. La abundancia de individuos reclutados se ve afectada principalmente por la pendiente, la cobertura de dosel y la matriz del paisaje circundante. La diversidad del reclutamiento se ve afectada por factores edáficos físicos y químicos y por la diversidad de los árboles plantados y su grado de desarrollo (cobertura de dosel, mortalidad). Los factores edáficos que afectan la diversidad del reclutamiento afectan simultáneamente al desarrollo de los árboles plantados, y el buen desarrollo de las plantaciones favorece la densidad y diversidad del reclutamiento, lo cual indica una sinergia entre los procesos de restauración activa (plantación mixta) y regeneración pasiva (reclutamiento).

5.2. Recomendaciones

Dado que tanto la abundancia como la diversidad del reclutamiento se ven afectados por la cobertura de dosel, la plantación de especies pioneras, como *Montanoa quadrangularis*, que logren un rápido cierre del dosel puede ser una medida efectiva para promover el proceso de

sucesión secundaria, por lo que aumentar su densidad de siembra en futuras plantaciones podría ayudar al progreso de la sucesión secundaria en las zonas restauradas, al menos en lo referente al proceso de reclutamiento. También puede aumentarse la densidad de siembra de especies típicas de la sucesión tardía, como *Quercus humboldtii* y *Retrophyllum rospigliosii*, que poseen rasgos funcionales favorables para la diversidad del reclutamiento, lo cual aceleraría el progreso de la plantación hacia un bosque secundario andino. Aquellos factores ambientales que afectan la respuesta del reclutamiento afectan también el desarrollo de los árboles plantados, lo cual podría indicar que los tratamientos de restauración podrían ajustarse en función de las características edáficas, la pendiente y la matriz de cobertura boscosa del paisaje, realizando un mayor énfasis en los métodos de restauración activa en aquellas zonas en las que se prevean dificultades para el desarrollo tanto de árboles plantados como de individuos reclutados. Aquellas zonas que son propicias para el desarrollo de las plantaciones parecen serlo también para el reclutamiento, por lo que en estas zonas podrían adaptarse las actividades de restauración para reducir costos económicos y humanos gracias a la combinación de restauración activa y regeneración pasiva (reclutamiento).

Para futuras investigaciones sobre el reclutamiento en proyectos de restauración activa, se recomienda aumentar el número de parcelas muestreadas para lograr un mayor tamaño muestral que consolide los resultados obtenidos en este estudio. Dado que el porcentaje de cobertura de la muestra alcanzado para la diversidad fue notablemente alto, puede considerarse reducir el esfuerzo de muestreo en cada parcela. Los individuos reclutados fueron marcados para futuras remediciones, lo cual permitiría obtener tasas demográficas de crecimiento, mortalidad y reproducción del reclutamiento que permitirían conocer e interpretar mucho mejor el proceso de reclutamiento. Para estudiar el efecto de la edad de las plantaciones sobre el reclutamiento, se recomienda incluir parcelas de diferentes edades, lo cual es posible ya que las actividades de restauración activa del proyecto *Más Bosques para Medellín* continúan hasta el año 2030. Por último, se recomienda realizar una recopilación más detallada del uso anterior del suelo de los predios que serán restaurados, para complementar e investigar el efecto del uso de la tierra en la sucesión ecológica de bosques andinos, especialmente afectados por la actividad antrópica.

A. Anexo: listado de especies reclutadas

A continuación, se presenta el listado de especies identificadas entre los 1728 individuos reclutados durante el muestreo de las 21 parcelas en las que se identificaron los individuos reclutados. En este listado se omiten las 32 morfoespecies indeterminadas, que representan un total de 104 individuos (6% de los individuos).

Tabla A1. Listado de especies identificadas entre los individuos reclutados en el proyecto Más Bosques para Medellín. Se incluye también el número de individuos para cada especie (abundancia).

Especie	Familia	Abundancia
<i>Aegiphila sp.</i>	Lamiaceae	2
<i>Ageratina popayanensis</i>	Asteraceae	1
<i>Alchornea grandiflora</i>	Euphorbiaceae	6
<i>Alchornea sp.</i>	Euphorbiaceae	1
<i>Alchornea triplinervia</i>	Euphorbiaceae	3
<i>Andesanthus lepidotus</i>	Melastomataceae	14
<i>Araliaceae</i>	Araliaceae	1
<i>Arecaceae sp.1</i>	Arecaceae	2
<i>Asteraceae indet.</i>	Asteraceae	2
<i>Asteraceae indet. 2</i>	Asteraceae	3
<i>Asteraceae indet. 3</i>	Asteraceae	3
<i>Austroeupatorium inulifolium</i>	Asteraceae	4
<i>Baccharis brachylaenoides</i>	Asteraceae	1
<i>Baccharis latifolia</i>	Asteraceae	4
<i>Baccharis nitida</i>	Asteraceae	17
<i>Baccharis sp.</i>	Asteraceae	2
<i>Bocconia frutescens</i>	Papaveraceae	1
<i>Cavendishia pubescens</i>	Ericaceae	1
<i>Cecropia sp.</i>	Urticaceae	1

<i>Cestrum nocturnum</i>	Solanaceae	1
<i>Cestrum ochraceum</i>	Solanaceae	3
<i>Cestrum sp.</i>	Solanaceae	7
<i>Cestrum tomentosum</i>	Solanaceae	21
<i>Chamaedorea sp.</i>	Arecaceae	2
<i>Citharexylum subflavescens</i>	Verbenaceae	3
<i>Clethra fagifolia</i>	Clethraceae	5
<i>Clethra revoluta</i>	Clethraceae	2
<i>Clethra sp.</i>	Clethraceae	47
<i>Clidemia ciliata</i>	Melastomataceae	7
<i>Clusia sp.1</i>	Clusiaceae	1
<i>Clusia sp.2</i>	Clusiaceae	1
<i>Clusia sp.3</i>	Clusiaceae	8
<i>Croton magdalenensis</i>	Euphorbiaceae	85
<i>Duranta erecta</i>	Verbenaceae	1
<i>Erythrina edulis</i>	Fabaceae	1
<i>Eucalyptus sp.</i>	Myrtaceae	3
<i>Eupatorium sp.</i>	Myrtaceae	1
<i>Fraxinus uhdei</i>	Oleaceae	70
<i>Fuchsia sp.</i>	Onagraceae	3
<i>Geissanthus sp.</i>	Primulaceae	1
<i>Hedyosmum translucidum</i>	Chloranthaceae	31
<i>Heliocarpus sp.</i>	Malvaceae	1
<i>Hyeronima antioquiensis</i>	Phyllanthaceae	1
<i>Ladenbergia macrocarpa</i>	Rubiaceae	7
<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	1
<i>Lepechinia bullata</i>	Lamiaceae	10
<i>Lycianthes radiata</i>	Solanaceae	1
<i>Melastomataceae indet. 1</i>	Melastomataceae	1
<i>Meriania nobilis</i>	Melastomataceae	16

<i>Miconia caudata</i>	Melastomataceae	28
<i>Miconia domociliata</i>	Melastomataceae	1
<i>Miconia jahnii</i>	Melastomataceae	1
<i>Miconia lehmannii</i>	Melastomataceae	6
<i>Miconia sp.</i>	Melastomataceae	1
<i>Miconia stenostachya</i>	Melastomataceae	5
<i>Miconia theaezans</i>	Melastomataceae	305
<i>Monochaetum multiflorum</i>	Melastomataceae	1
<i>Montanoa quadrangularis</i>	Asteraceae	92
<i>Morella pubescens</i>	Myricaceae	13
<i>Myrsine coriacea</i>	Primulaceae	186
<i>Myrsine latifolia</i>	Primulaceae	2
<i>Nectandra acutifolia</i>	Lauraceae	2
<i>Ocotea leucoxylon</i>	Lauraceae	8
<i>Oreopanax sp.</i>	Araliaceae	10
<i>Palicourea acetosoides</i>	Rubiaceae	109
<i>Palicourea angustifolia</i>	Rubiaceae	31
<i>Palicourea apicata</i>	Rubiaceae	2
<i>Palicourea garciae</i>	Rubiaceae	2
<i>Palicourea sp.</i>	Rubiaceae	5
<i>Palicourea sp.2</i>	Rubiaceae	2
<i>Palicourea thyrsoiflora</i>	Rubiaceae	65
<i>Paratrophis insignis</i>	Moraceae	1
<i>Persea caerulea</i>	Lauraceae	8
<i>Piper sp.1</i>	Piperaceae	2
<i>Piper sp.2</i>	Piperaceae	1
<i>Prunus integrifolia</i>	Rosaceae	1
<i>Psidium guajava</i>	Myrtaceae	18
<i>Rhamnus sphaerosperma</i>	Rhamnaceae	1
<i>Rubiaceae</i>	Rubiaceae	1

<i>Saurauia sp.</i>	Actinidiaceae	8
<i>Senna pistaciifolia</i>	Fabaceae	1
<i>Senna sp.</i>	Fabaceae	1
<i>Siparuna grandiflora</i>	Siparunaceae	1
<i>Solanaceae indet. 1</i>	Solanaceae	1
<i>Solanaceae indet. 2</i>	Solanaceae	1
<i>Solanum dolosum</i>	Solanaceae	11
<i>Solanum nutans</i>	Solanaceae	3
<i>Solanum sp.</i>	Solanaceae	1
<i>Solanum stellatiglandulosum</i>	Solanaceae	1
<i>Solanum sycophanta</i>	Solanaceae	2
<i>Toxicodendron striatum</i>	Anacardiaceae	9
<i>Urera sp.</i>	Urticaceae	15
<i>Verbesina helianthoides</i>	Asteraceae	121
<i>Verbesina nudipes</i>	Asteraceae	4
<i>Verbesina sp.</i>	Asteraceae	5
<i>Viburnum undulatum</i>	Viburnaceae	49
<i>Vismia baccifera</i>	Hypericaceae	18
<i>Weinmannia balbisiana</i>	Cunoniaceae	2
<i>Weinmannia pubescens</i>	Cunoniaceae	49

B. Anexo: estadística descriptiva de las variables respuesta y explicativas

En este anexo se presenta la estadística descriptiva para las variables respuesta y las variables explicativas utilizadas para la construcción de los modelos. En la sección de las variables respuesta se incluyen también el número de individuos y el número de especies, a partir de los cuales se calcularon la densidad y los números de Hill (D_0 , D_1 , D_2).

Tabla B1. Estadística descriptiva para las variables respuesta y las variables explicativas utilizadas en este estudio. Se resaltan en negrita y asterisco aquellas variables explicativas seleccionadas en los modelos finales.

		Media	Desviación estándar	Valor mínimo	Valor máximo
Variables respuesta	Densidad	0.40	0.30	0.05	1.00
	Riqueza (D_0)	7.43	2.99	1.16	13.98
	Diversidad (D_1)	4.90	1.83	1.12	8.29
	Dominancia (D_2)	3.64	1.42	1.09	6.34
	nº individuos/parcela	83.40	59.16	11.00	201.00
	nº especies/parcela	13.28	6.85	4.00	27.00
Variables de la plantación	Altura	2424.00	200.00	2010.00	2690.00
	Área basal 2019	3.90	4.39	0.06	15.53
	Bosque 1 km	72.04	21.07	32.57	98.60
	Cobertura de dosel	0.83	0.04	0.73	0.91
	D_0 2019	8.81	2.46	5.33	15.02
	Mortalidad promedio	2.84%	2.14%	0.32%	8.38%
	Mortalidad máxima	4.11%	3.19%	0.00%	11.43%
	PCoA 1	0.00	0.26	-0.30	0.52
	PCoA 2	0.00	0.24	-0.34	0.44
	Pendiente	26.35	18.58	2.00	64.80
Uso anterior del suelo	Factor con tres niveles: pasto mejorado (5 parcelas), pasto nativo (14 parcelas) y cultivos (3 parcelas).				

Variables edáficas químicas	pH	5.10	0.27	4.70	5.90
	Materia orgánica	14.16	6.33	4.7	27.1
	Fósforo	7.38	14.54	0.5	58.2
	Aluminio	0.89	0.58	0.00	2.00
	Calcio	1.03	0.89	0.03	2.74
	Magnesio	0.73	0.79	0.23	3.89
	Potasio	0.14	0.06	0.09	0.29
	Sodio	0.08	0.02	0.05	0.12
	CIC	2.87	1.42	0.97	7.14
	Cobre	2.66	1.77	0.2	5.5
	Hierro	288.23	137.41	93	607
	Manganeso	19.65	33.29	2.12	152
	Zinc	12.90	24.48	2.44	119
Variables edáficas físicas	Arena	75%	10%	48%	84%
	Limo	19%	6%	12%	36%
	Arcilla	6%	5%	2%	18%
	Densidad aparente	0.63	0.24	0.28	1.09

C. Anexo: prueba de Kruskal-Wallis

Este anexo contiene las pruebas estadísticas realizadas para comprobar las diferencias entre la densidad de individuos reclutados por uso anterior del suelo, realizadas en el software R. La prueba de Kruskal-Wallis se realizó con la función `kruskal.test()` del paquete `stats`.

Tabla C1. Prueba de Kruskal-Wallis para la densidad de individuos reclutados en función del uso anterior del suelo. Se detalla el tamaño muestral (N), el estadístico chi-cuadrado (χ^2), los grados de libertad y el valor p asociado al estadístico.

Prueba	N	χ^2	G.L.	valor p
Con PM01	22	5.6024	2	0.0607

D. Anexo: gráfica conjunta para los números de Hill (D_0 , D_1 , D_2).

Para una mejor visualización de los resultados, los números de Hill se han presentado en gráficas separadas. En este anexo se presenta una gráfica con los tres para una mejor comparación entre ellos.

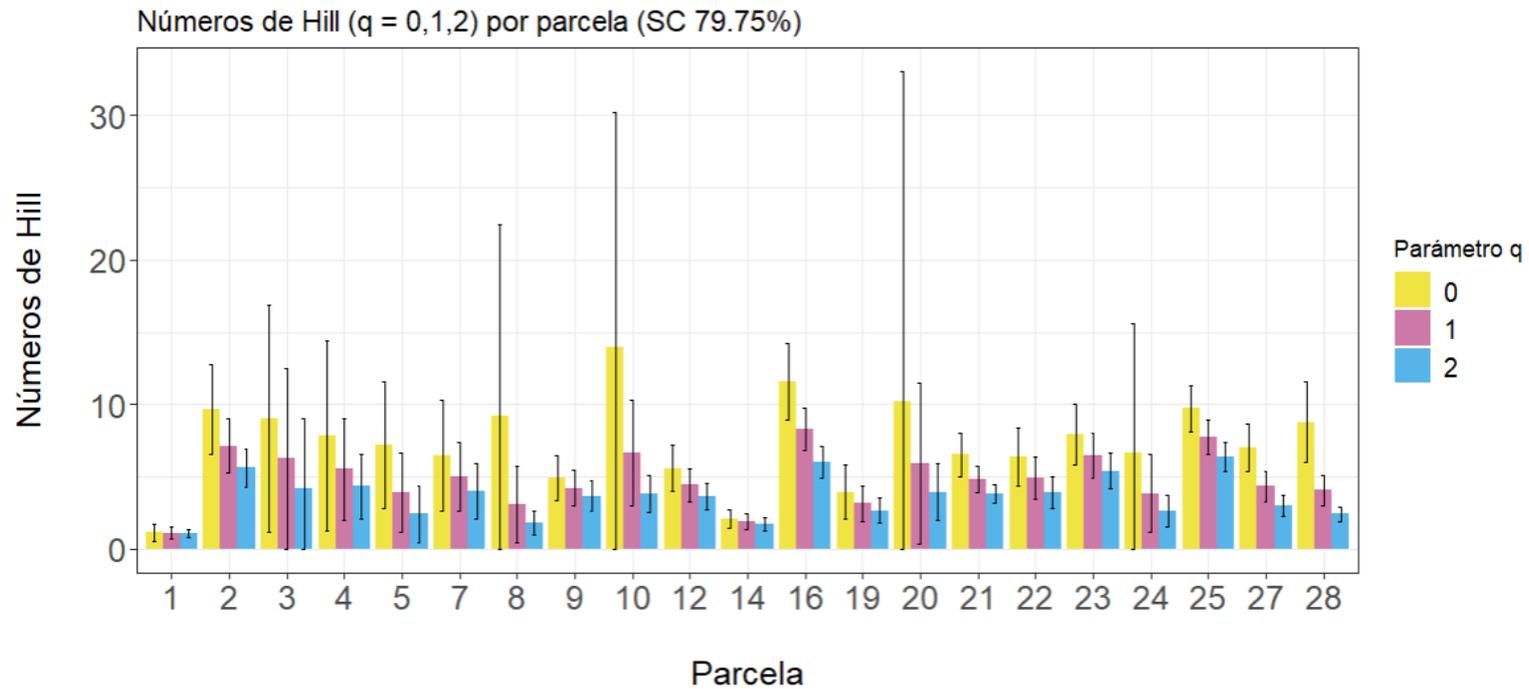


Figura D1. Números de Hill para cada una de las parcelas muestreadas, así como los intervalos de confianza al 95% para cada uno de los valores. El número efectivo de especies va decreciendo conforme aumenta el valor del parámetro q , el cual va penalizando las abundancias de las especies menos abundantes para cada una de las parcelas muestreadas. Los valores han sido estandarizados mediante el valor de cobertura de la muestra (Sample Coverage (SC) = 79.75%). La leyenda hace referencia al valor del parámetro q : Amarillo: riqueza de especies (D_0 , $q=0$); Rosa: Amarillo: diversidad de especies (D_1 , $q=1$); Azul: dominancia de especies (D_2 , $q=2$).

E. Anexo: coeficientes de los modelos de regresión lineal (GLM y MLM)

En este anexo se presentan los coeficientes de regresión estandarizados para cada una de las variables respuesta. Se realizó un modelo lineal generalizado (GLM) para la densidad y modelos lineales mixtos para los tres números de Hill (MLM).

Tabla E1. Coeficientes estandarizados de los modelos de regresión lineal con sus intervalos de confianza inferior (ICI) y superior (ICS) al 95%. El asterisco señala los valores estadísticamente significativos (valor $p < 0.05$).

Variable	Densidad			Riqueza (D_0)			Diversidad (D_1)			Dominancia (D_2)		
	ICI	Coef. est.	ICS	ICI	Coef. est.	ICS	ICI	Coef. est.	ICS	ICI	Coef. est.	ICS
Aluminio	-	-	-	-	-	-	-2.03	-1.20	-0.38	-2.08	-1.14	-0.20
Arena	-0.35	-0.16	0.03	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bosque 1 km	0.03	0.31	0.58	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CIC	-	-	-	-2.78	-1.97	-1.15	-	-	-	-	-	-
Cobertura de dosel	0.05	0.27	0.49	0.28	0.63	0.98	0.02	0.38	0.77	-	-	-
D_0 2019	-	-	-	0.51	1.63	2.75	-	-	-	-0.04	0.37	0.79
Densidad aparente	-	-	-	0.34	1.71	3.09	-	-	-	-	-	-
Mortalidad máxima	-	-	-	-	-	-	-1.14	-0.72	-0.30	-1.06	-0.58	-0.11
PCoA 2	-	-	-	-	-	-	0.05	0.48	0.90	-	-	-
Pendiente	0.11	0.34	0.58	-	-	-	-	-	-	-	-	-
pH	-	-	-	-	-	-	-1.98	-1.14	-0.30	-1.88	-0.94	-0.02
CIC:Dens_ap	-	-	-	1.28	4.28	7.29	-	-	-	-	-	-
D0_19:Dens_ap	-	-	-	-1.85	-1.03	-0.21	-	-	-	-	-	-

6. Bibliografía

- Alroy, J. (2017). Effects of habitat disturbance on tropical forest biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(23), 6056–6061. <https://doi.org/10.1073/pnas.1611855114>
- Alvarado, A., & Raigosa, J. (2012). Nutrición y fertilización forestal en regiones tropicales. In *Agronomía Costarricense* (Issue April 2012). [https://doi.org/S0016-5085\(09\)01757-0](https://doi.org/S0016-5085(09)01757-0) [pii]r10.1053/j.gastro.2009.07.078
- Álvarez, L. (2003). *Biología, uso y manejo del arboloco (Montanoa quadrangularis)*. Universidad de Caldas.
- Armenteras, D., Cabrera, E., Rodríguez, N., & Retana, J. (2013). National and regional determinants of tropical deforestation in Colombia. *Regional Environmental Change*, 13(6), 1181–1193. <https://doi.org/10.1007/s10113-013-0433-7>
- Armenteras, D., Rodríguez, N., Retana, J., & Morales, M. (2011). Understanding deforestation in montane and lowland forests of the Colombian Andes. *Regional Environmental Change*, 11, 693–705.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P. L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., Norden, N., Santos, B. A., Leal, I. R., & Tabarelli, M. (2017). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, 92(1), 326–340. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>
- Arroyo-Rodríguez, V., Rito, K. F., Farfán, M., Navía, I. C., Mora, F., Arreola-Villa, F., Balvanera, P., Bongers, F., Castellanos-Castro, C., Catharino, E. L. M., Chazdon, R. L., Dupuy-Rada, J. M., Ferguson, B. G., Foster, P. F., González-Valdivia, N., Griffith, D. M., Hernández-Stefanoni, J. L., Jakovac, C. C., Junqueira, A. B., ... Martínez-Ramos, M. (2023). Landscape-scale forest cover drives the predictability of forest regeneration across the Neotropics.

Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 290(1990).
<https://doi.org/10.1098/rspb.2022.2203>

Becerra-Merchan, D. (2019). *Restauración ecológica: Evaluación de modelos y factores de sitio en zonas degradadas por uso agropecuario en Medellín – Antioquia*. Universidad Nacional de Colombia.

Begnini, R. M., & Castellani, T. T. (2013). Seed rain under the canopies of female and male *Myrsine coriacea*, a pioneer tree from the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology*, 29(5), 391–399. <https://doi.org/10.1017/S0266467413000400>

Bjornstad, O. (2022). *ncf: Spatial Covariance Functions*. <https://cran.r-project.org/package=ncf>

Borges, M., & Melo, C. (2012). Frugivory and seed dispersal of *Miconia theaezans* (Bonpl.) Cogniaux (Melastomataceae) by birds in a transition palm swamp: gallery forest in Central Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 72(1), 25–31. 10.1590/s1519-69842012000100003%0AFree article

Buitrón-Jurado, G., & Ramírez, N. (2014). Dispersal spectra, diaspore size and the importance of endozoochory in the equatorial Andean montane forests. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(7), 299–311. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.03.009>

Cano-Arboleda, L. V., Villegas, J. C., Restrepo, A. C., & Quintero-Vallejo, E. (2022). Complementary effects of tree species on canopy rainfall partitioning: New insights for ecological restoration in Andean ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 507(September 2021), 119969. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119969>

Castaño, G. J., & Arias, A. (1999). *Evaluación de la avifauna de la microcuenca de la quebrada Santa Helena, zona centro oriental de Medellín*.

Catterall, C. P. (2016). Roles of non-native species in large-scale regeneration of moist tropical forests on anthropogenic grassland. *Biotropica*, 48(6), 809–824. <https://doi.org/10.1111/btp.12384>

Catterall, C. P. (2020). Values of weedy regrowth for rainforest restoration. *Ecological Management and Restoration*, 21(1), 9–13. <https://doi.org/10.1111/emr.12397>

- Caughlin, T., de la Peña-Domene, M., & Martínez-Garza, C. (2019). Demographic costs and benefits of natural regeneration during tropical forest restoration. *Ecology Letters*, *22*(1), 34–44. <https://doi.org/10.1111/ele.13165>
- Chao, A., Chiu, C. H., & Jost, L. (2014). Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through hill numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *45*, 297–324. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540>
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, *93*(12), 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chazdon, R. L. (2014). Second Growth: The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation. In T. U. of C. Press (Ed.), *The University of Chicago Press*. The University of Chicago Press.
- Chazdon, R. L., Norden, N., Colwell, R. K., & Chao, A. (2023). Monitoring recovery of tree diversity during tropical forest restoration: Lessons from long-term trajectories of natural regeneration. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *378*(1867). <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0069>
- Clerici, N., Armenteras, D., Kareiva, P., Botero, R., Ramírez-Delgado, J. P., Forero-Medina, G., Ochoa, J., Pedraza, C., Schneider, L., Lora, C., Gómez, C., Linares, M., Hirashiki, C., & Biggs, D. (2020). Deforestation in Colombian protected areas increased during post-conflict periods. *Scientific Reports*, *10*(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61861-y>
- Cross, S. L., Bateman, P. W., & Cross, A. T. (2019). Restoration goals : Why are fauna still overlooked in the process of recovering functioning ecosystems and what can be done about it ? *Ecological Management & Restoration*, *21*(1), 1–5. <https://doi.org/10.1111/emr.12393>
- Etter, A., McAlpine, C., Wilson, K., Phinn, S., & Possingham, H. (2006). Regional patterns of agricultural land use and deforestation in Colombia. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, *114*(2–4), 369–386. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.11.013>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression*. Sage, Thousand Oaks

CA. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>

- Freeman, A. N. D., Freebody, K., Montenero, M., Moran, C., Shoo, L. P., & Catterall, C. P. (2021). Enhancing bird-mediated seed dispersal to increase rainforest regeneration in disused pasture – A restoration experiment. *Forest Ecology and Management*, 479, 118536. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118536>
- Gómez, G. (2017). *Factores asociados al incremento en volumen de especies nativas en un proceso de restauración ecológica*. Universidad Nacional de Colombia.
- Govaerts, R., Nic Lughadha, E., Black, N., Turner, R., & Paton, A. (2021). The World Checklist of Vascular Plants, a continuously updated resource for exploring global plant diversity. *Scientific Data*, 8(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41597-021-00997-6>
- Holdridge, L. (1967). *Life zone ecology*. Tropical Science Center.
- Holl, K. D. (2017). Research directions in tropical forest restoration. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 102(2), 237–250. <https://doi.org/10.3417/2016036>
- Hoyos-Estrada, C. (2003). *Evaluación de la regeneración de especies del bosque natural bajo dosel de coníferas y en bosque secundario en la cuenca de la quebrada Piedras Blancas*. Universidad Nacional de Colombia.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- IDEAM. (2010). Leyenda nacional de coberturas de la tierra. Metodología CORINE Land Cover adaptada para Colombia, escala 1:100.000. In *Area: Vol. TH-62-04-1* (Issue 257).
- Jakovac, C. C., Junqueira, A. B., Crouzeilles, R., Peña-Claros, M., Mesquita, R. C. G., & Bongers, F. (2021). The role of land-use history in driving successional pathways and its implications for the restoration of tropical forests. *Biological Reviews*, 96(4), 1114–1134. <https://doi.org/10.1111/brv.12694>
- Kelm, D. H., Wiesner, K. R., & Helversen, O. Von. (2008). Effects of artificial roosts for frugivorous bats on seed dispersal in a neotropical forest pasture mosaic. *Conservation Biology*, 22(3),

733–741. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00925.x>

Kohyama, T. S., Kohyama, T. I., & Sheil, D. (2018). Definition and estimation of vital rates from repeated censuses: Choices, comparisons and bias corrections focusing on trees. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(4), 809–821. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12929>

Ledo, A., Cayuela, L., Manso, R., & Condés, S. (2015). Recruitment patterns and potential mechanisms of community assembly in an Andean cloud forest. *Journal of Vegetation Science*, 26(5), 876–888. <https://doi.org/10.1111/jvs.12287>

López González, W., & Montoya, Á. D. (2010). BOSQUES MONTANOS DEL NEOTRÓPICO Beta Diversity in Neotropical Mountain Forests. *Caldasia*, 32(1), 175–189.

Magurran, A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science.

Mitchard, E. T. A. (2018). The tropical forest carbon cycle and climate change. *Nature*, 559(7715), 527–534. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0300-2>

Mopán-Chilito, A. M., Montilla, S. O., Buitrago-Torres, D. L., Saldaña-Vidal, A. L., & Aristizabal, J. F. (2022). Using a Phylogenetic Framework to Assess the Role of Fruit Size in Food Selection by the Andean Night Monkey (*Aotus lemurinus*). *International Journal of Primatology*, 43, 273–290.

Murcia, C., & Guariguata, M. (2014). La Restauración Ecológica en Colombia: Estado actual, tendencias, necesidades y oportunidades. In *Center for International Forestry Research CIFOR*.

Murcia, Carolina, Guariguata, M. R., Andrade, Á., Andrade, G. I., Aronson, J., Escobar, E. M., Etter, A., Moreno, F. H., Ramírez, W., & Montes, E. (2016). Challenges and Prospects for Scaling-up Ecological Restoration to Meet International Commitments: Colombia as a Case Study. *Conservation Letters*, 9(3), 213–220. <https://doi.org/10.1111/conl.12199>

Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 133–142. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x>

-
- Pérez-Rojo, A. F. (2006). *Fisiología de la semilla y germinación de Montanoa quadrangularis*. Pontificia Universidad Javeriana.
- Pinheiro, J., Bates, D., & R Core Team. (2023). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-162. <https://cran.r-project.org/package=nlme>
- Poorter, L., Amissah, L., Bongers, F., Hordijk, I., Kok, J., Laurance, S. G. W., Lohbeck, M., Martínez-Ramos, M., Matsuo, T., Meave, J. A., Muñoz, R., Peña-Claros, M., & van der Sande, M. T. (2023). Successional theories. *Biological Reviews*, 98(6), 2049–2077. <https://doi.org/10.1111/brv.12995>
- Potapov, P., Hansen, M. C., Laestadius, L., Turubanova, S., Yaroshenko, A., Thies, C., Smith, W., Zhuravleva, I., Komarova, A., Minnemeyer, S., & Esipova, E. (2017). The last frontiers of wilderness: Tracking loss of intact forest landscapes from 2000 to 2013. *Science Advances*, 3(1), 1–14. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600821>
- R Core Team. (2023). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>
- Reid, J. L., & Holl, K. D. (2013). Arrival = Survival. *Restoration Ecology*, 21(2), 153–155. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2012.00922.x>
- Restrepo Correa, Z. (2021). Dominancia de árboles andinos en Colombia: una relación de pocas especies. In J. Calderón-caro, A. M. Benavides, & D. Cepeda (Eds.), *Descubrimientos recientes contados por investigadores locales* (p. 5).
- Rich, P. M., Wood, J., Vieglais, D. A., Burek, K., & Webb, N. (1999). Hemiview User Manual. *System*, 85.
- Sinnott-Armstrong, M. A., Lee, C., Clement, W. L., & Donoghue, M. J. (2020). Fruit syndromes in *Viburnum*: Correlated evolution of color, nutritional content, and morphology in bird-dispersed fleshy fruits. *BMC Evolutionary Biology*, 20(1), 1–19. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1546-5>
- Song, X. P., Hansen, M. C., Stehman, S. V., Potapov, P. V., Tyukavina, A., Vermote, E. F., & Townshend, J. R. (2018). Global land change from 1982 to 2016. *Nature*, 560(7720), 639–643. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0411-9>

- Spiess, A. (2018). *qpcR: Modelling and Analysis of Real-Time PCR Data*. <https://cran.r-project.org/package=qpcR>
- Tiede, D. (2012). *Vector-based Landscape Analysis Tools Extension*. Z_GIS from University of Salzburg, Salzburg.
- Urban, M. C. (2015). Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, *348*(6234), 571–573.
- Vallejo-Mayo, L. Y., & Rivera-Díaz, O. (2022). Floristic inventory in andean forest areas of the Central Cordillera of Colombia (El Peñol, Antioquia). *Caldasia*, *44*(1), 8–18. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v44n1.84019>
- Vásquez-Sogamoso, S., Villegas, J. C., & Suescún, D. (2023). Orthophosphate fluxes in scattered trees from fragmented Andean landscapes highlight a biogeochemical role of foliar traits in pioneer species. *Ecohydrology*, *16*(5). <https://doi.org/10.1002/eco.2539>
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S* (Fourth). Springer.
- Watson, J. E. M., Evans, T., Venter, O., Williams, B., Tulloch, A., Stewart, C., Thompson, I., Ray, J. C., Murray, K., Salazar, A., Mcalpine, C., Potapov, P., Walston, J., Robinson, J. G., Painter, M., Wilkie, D., Filardi, C., Laurance, W. F., Houghton, R. A., ... Lindenmayer, D. (2018). The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, *2*(4), 599–610. <https://doi.org/https://doi.org/10.1038/s41559-018-0490-x>
- Yanagida, T. (2023). *misty: Miscellaneous Functions*. <https://cran.r-project.org/package=misty>
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer.