

Consideraciones metodológicas sobre los estudios de comunidades forestales

Methodological considerations about studies of forest communities

JOSÉ RAFAEL LOZADA DÁVILA

Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales,
Grupo de Investigación Manejo Múltiple de Ecosistemas Forestales
(GIMEFOR), Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal, Mérida,
Venezuela, E-mail: jolozada@ula.ve

Recibido: 05-10-09 / Aceptado: 18-02-10

Resumen

En este trabajo se analizan diversos enfoques que han influenciado la definición de diferentes metodologías utilizadas en el estudio de las comunidades forestales. Se parte de una breve reseña de las Teorías Organísmica y del Continuo. Luego se analizan los fundamentos, ventajas y desventajas del método de Braun-Blanquet, el Índice de Valor de Importancia (IVI), el Índice de Valor de Importancia Ampliado (IVIA), la Clasificación Numérica (Análisis Cluster) y el Ordenamiento Numérico (Análisis Multivariante). Se concluye que ningún método aislado es suficiente para explicar a las comunidades boscosas y la mejor opción es integrar las heterogéneas perspectivas ecológicas, pues así se pueden lograr mejores interpretaciones de los complejos ecosistemas tropicales.

Palabras clave: ecología vegetal, métodos, clasificación de vegetación.

Abstract

In this work diverse focuses are analyzed that have influenced the definition of different methodologies used in the study of the forest communities. We start with a brief review of the Organismic and the Continuum Theories. Then are analyzed the foundations, advantages and disadvantages of the Braun-Blanquet method, the Importance Value Index (IVI), the Importance Value Index Expanded (IVIA), the Numeric Classification (Cluster Analysis) and the Numeric Classification (Multivariate Analysis). We conclude that no isolated method is enough to explain the forest communities and the best option is to integrate the heterogeneous ecological perspectives, because this way can lead to better interpretations of the complex tropical ecosystems.

Key words: forest ecology, methods, classification of vegetation.

1. Introducción

Existen dos enfoques que fundamentan el estudio de las comunidades vegetales:

- La *Teoría Organísmica* tiene su origen en el clásico trabajo de Clements (1916, citado por Terradas, 2001) sobre sucesión vegetal. De acuerdo a este postulado las comunidades serían como súper-organismos que nacen, crecen, se desarrollan, se reproducen, se mantienen y mueren. Siguiendo este concepto, la fitosociología hace una clasificación florística de las comunidades en diferentes categorías taxonómicas (Braun-Blanquet, 1979), de manera similar a como se hace con las especies. Posteriormente se desarrollaron métodos numéricos que evalúan las comunidades en función de sus atributos cuantitativos. Entre estos métodos se destacan los análisis de conglomerados y el Índice de Valor de Importancia (IVI) (Curtis y McIntosh, 1951).
- La *Teoría del Continuo* (McIntosh, 1967) se basa en la hipótesis individualista de Gleason (1926, citado por Kershaw, 1973). Con estos criterios, la comunidad vegetal no existe porque el ambiente es continuo y las especies se reparten de igual forma a lo largo de los gradientes ambientales, independientemente las unas de las otras. Las distribuciones de las especies son Gaussianas, se pueden solapar entre ellas en menor o mayor grado pero raramente coincidirán, contrariamente a lo que expresa la concepción organísmica. Por lo tanto, la diferenciación de comunidades es arbitraria y lo que se recomienda es *ordenar* los censos en función de ejes de variación.

Por otra parte, la diversidad de flora y ecosistemas en las zonas tropicales complica la situación. Además de existir especies desconocidas, se presentan infinidad de comunidades vegetales cuya variación obedece a una multiplicidad de factores, que es di-

fácil organizar en un sistema de ordenamiento o de clasificación.

De hecho, no existe un sistema de clasificación con una aceptación generalizada. Los intentos más exitosos se han basado en aspectos fisionómicos-estructurales, bio-climáticos y bio-geográficos que tienden a solventar necesidades cartográficas. Adicionalmente, las ciencias botánicas y ecológicas en los países tropicales están retrasadas con respecto a los países templados. Por lo tanto, en muchos casos ha ocurrido una exportación de métodos cuya aplicación en el trópico es ineficiente o inadecuada (Montoya y Matos, 1967).

2. Clasificación Fitosociológica de las Comunidades

La fitosociología es una ciencia ecológica que se ocupa de las comunidades vegetales y de sus relaciones con el medio. Basándose en inventarios de vegetación, a través de un método inductivo y estadístico, se crea un sistema taxonómico, jerárquico y de amplitud universal, donde la asociación es la unidad básica (Rivas-Martínez, 2004).

El método fitosociológico fue desarrollado, durante la tercera década del siglo XX, por Braun-Blanquet en la “*Station Internationale de Géobotanique Méditerranéene et Alpine*” (SIGMA). De allí se deriva el nombre de “escuela sigmatista”. Tiene su origen en la teoría organísmica de Clements (1916, citado por Terradas, 2001), según la cual la comunidad vegetal es un súper organismo, que incluso posee varias etapas de desarrollo, hasta alcanzar un equilibrio con el ambiente denominado “clímax”. En este concepto, las comunidades (al igual que las especies) pueden tener una descripción, nombre científico y clasificación en un sistema jerárquico (González-Albo, 1934; Rivas-Martínez, 1987).

La asociación es “... un tipo de comunidad vegetal que posee unas peculiares cualidades florísticas (especies propias o una combinación característica de plantas estadísticamente fieles utilizables como diferenciales), ecológicas, biogeográficas, dinámicas, catenales e históricas... y que a su vez posea una jurisdicción geográfica propia...” (Rivas-Martínez, 1987). Alcaraz (1987), indica que la asociación vegetal es una abstracción: al igual que los organismos (que constituyen especies), las comunidades vegetales (que constituyen asociaciones) no reúnen todas

“a priori” la totalidad de los caracteres del grupo a que pertenecen y presentan variaciones intra-individuales que hacen que ningún individuo se parezca exactamente a otro. “*En la nomenclatura fitosociológica, la asociación vegetal es designada por el nombre de una o dos especies elegidas entre las más representativas, ya sean dominantes o bien, características*”.

Es muy extensa la literatura relacionada con la fitosociología. El texto más importante es el de Braun-Blanquet (1979). En resumen, se podría decir que el método se fundamenta en inventarios florísticos donde cada especie es acompañada de un valor de abundancia-dominancia, según se indica a continuación (Rivas-Martínez, 1987):

- r: Individuos raros o aislados
- +: Individuos poco abundantes, de débil cobertura
- 1: Individuos bastante abundantes, pero con débil cobertura
- 2: Individuos muy abundantes que cubren por lo menos 1/20 de la superficie
- 3: Individuos de número variable, pero que cubren de ¼ a ½ de la superficie
- 4: Individuos de número variable, pero que cubren de ½ a ¾ de la superficie
- 5: Individuos de número variable, pero que cubren más de ¾ de la superficie

Posteriormente se hace una tabla sintética donde se reúne la información de varios inventarios y, para cada especie, se establece la “clase de presencia” (Rivas-Martínez, 1987):

- Clase r: < 6%
- Clase +: 7-10%
- Clase I: 11-20%
- Clase II: 21-40%
- Clase III: 41-60%
- Clase IV: 61-80%
- Clase V: > 81%

Luego se hace una interpretación sobre la “fidelidad” de la especie (González-Albo, 1934; Rivas-Martínez, 2004):

- *Especies características*: especies ligadas a una agrupación vegetal determinada casi de manera completa.

- *Especies compañeras o acompañantes*: especies que crecen más o menos abundantemente en varias asociaciones vegetales. Normalmente son especies de amplia distribución o amplio margen ecológico que obedecen a alteraciones antropozoógenas. Si su frecuencia es muy baja (menos de 10 a 15% de los inventarios) se consideran accidentales y suelen reflejarse fuera de la tabla. Un alto número de compañeras y accidentales denotan comunidades poco definidas, inventarios mal planteados, heterogéneos o comunidades muy alteradas.
- *Especies accidentales*: especies extrañas o que aparecen accidentalmente en una asociación o agrupación determinada.
- *Especies diferenciales*: sin ser características, están más o menos acantonadas en una, dos o más asociaciones o sub-asociaciones afines, sirviendo para caracterizar las unidades socio-lógicas inferiores.

La principal ventaja de este método es que incluye todas las formas de vida y, si en una comunidad vegetal se destacan realmente 1 o 2 especies características, entonces parece muy adecuado denominar a esa comunidad usando el nombre de dichas especies. El método es muy exigente al conocimiento de la flora y se ha aplicado con bastante éxito en ecosistemas de zonas templadas, donde la curva especies-área determina unidades muestrales pequeñas, lo cual facilita las estimaciones antes mencionadas. Además, ha permitido una acertada interpretación ecológica de estos territorios y la cartografía correspondiente.

La desventaja del método fitosociológico es la subjetividad (Colinvaux, 1973; Mateucci y Colma, 1982; Terradas, 2001). La medida de abundancia es apreciativa (poco, bastante o muy abundante, número variable) y se basa en la experiencia del evaluador. En el trópico esto aún es más complicado ya que, por la alta diversidad, la curva especies-área establece unidades muestrales grandes (cerca de 1 ha) donde es muy difícil hacer levantamientos apreciativos. Inclusive, la estimación de la cobertura se dificulta con algunas formas de vida (por ejemplo: lianas) por la intensa mezcla de los follajes y la altura del dosel (a menudo por encima de 25 m).

Adicionalmente, en los ecosistemas tropicales es frecuente que las comunidades estén dominadas por más de dos especies vegetales, haya un alto nú-

mero de compañeras y accidentales, exista una alta heterogeneidad y no necesariamente sean comunidades alteradas. Estas son condiciones normales en el trópico y no pueden ser calificadas como “comunidades poco definidas o inventarios mal planteados”.

3. El Índice de Valor de Importancia (IVI)

Fue creado por Curtis y McIntosh (1951), bajo la premisa de que “*la variación en la composición florística es una de las características más importantes que deben ser determinadas en el estudio de una vegetación*”.

El Índice de Valor de Importancia (IVI) es un indicador de la importancia fitosociológica de una especie, dentro de una comunidad. Se calcula mediante la siguiente ecuación (Ecuación 1):

$$IVI = A\% + \text{Dom}\% + \text{Frec}\% \quad (\text{Ec.1})$$

Donde:

A% = abundancia relativa

Dom% = dominancia relativa

Frec% = frecuencia relativa

El IVI es uno de los índices más utilizados en el análisis de ecosistemas forestales tropicales (Lamprecht, 1990; Plonczak, 1993; Kammesheidt, 1994; Dezzio *et al.*, 2000). Puede ser aplicado para clasificar u ordenar comunidades vegetales (Fariñas, 1996), pero no es frecuente su empleo con estos fines.

Su principal ventaja es que es cuantitativo y preciso; no se presta a interpretaciones subjetivas. Además, suministra una gran cantidad de información en un tiempo relativamente corto. Soporta análisis estadísticos y es exigente en el conocimiento de la flora. El método no sólo proporciona un índice de importancia de cada especie, también aporta elementos cuantitativos fundamentales en el análisis ecológico, como la densidad y la biomasa (por especie y por parcela). Este último, es un carácter básico para interpretar la productividad de un sitio, lo cual depende en gran medida del bioclima y de los recursos edáficos.

En el IVI, la dominancia se evalúa por la cobertura o el área basal. La cobertura presenta los graves problemas de “apreciación”, discutidos an-

teriormente. Por ello, se acostumbra utilizar el área basal o superficie que ocupa un tallo que posee un diámetro o circunferencia determinado. Este parámetro tiene una relación directa con la cobertura o la biomasa.

Las tablas de IVI de varias parcelas se pueden comparar y hacer interpretaciones ecológicas en función de las especies que han resultado más importantes. Frecuentemente, se consiguen ciertas coincidencias en parcelas que pertenecen al mismo tipo de vegetación. Si se analiza un gradiente, también se pueden identificar especies que caracterizan a cada comunidad particular (Guevara, 2001).

La desventaja de este procedimiento es que requiere de individuos que, a la altura de pecho, presenten un diámetro apreciable. Por lo tanto, se desechan formas de vida que no poseen un tallo definido.

Adicionalmente, en Venezuela el uso del IVI ha estado muy vinculado a ecosistemas bajo producción, donde se espera un desarrollo forestal sustentable, demostrable mediante índices cuantitativos. Usualmente se han levantado palmas y árboles y se ha prescindido de otras formas de vida que pudieran superar los 10 cm de diámetro (ejemplo: lianas y helechos arborescentes).

Las formas de vida despreciadas pueden, en conjunto, representar una fracción pequeña de la biomasa de la comunidad. Pero resulta obvio que su función ecológica NO es despreciable. Con estos procedimientos hay una visión restringida de la diversidad del ecosistema y de las relaciones bióticas entre sus componentes.

4. El Índice de Importancia (Ii)

Es una simplificación del IVI de Curtis y McIntosh (1951) donde se obvia la Frecuencia. El cálculo de este último parámetro ha presentado algunas objeciones (Fariñas, 1996) y además, es muy susceptible al tamaño de las sub-parcelas.

Por consiguiente, el Índice de Importancia (Ii) se calcula con la ecuación 2:

$$Ii = A\% + Dom\% \quad (Ec.2)$$

Donde:

A% = abundancia relativa

Dom% = dominancia relativa

Diversos trabajos han utilizado este indicador, entre ellos conviene mencionar a Ramírez (1995), en los Llanos Occidentales de Venezuela; Ramírez-García *et al.* (1998), en manglares de México y DeWalt *et al.* (2003), en Panamá. Tiene las mismas ventajas del IVI. Pero, el Ii parece ser más adecuado en parcelas pequeñas, donde el tamaño de las sub-parcelas hace inconveniente el cálculo de la frecuencia.

5. El Índice de Valor de Importancia Ampliado (IVIA)

Finol (1971), consideró importante incorporar datos de regeneración y posición sociológica (estratos) al IVI tradicional. Creó el Índice de Valor de Importancia Ampliado (IVIA), que es un parámetro más robusto y completo. Aunque también ha sufrido modificaciones, en Brasil se ha utilizado el IVIA con éxito para hacer interpretaciones fitosociológicas de ecosistemas forestales (da Silva *et al.*, 1997; Barreira *et al.*, 2002; Bentes-Gama *et al.*, 2002; Pereira-Silva *et al.*, 2004).

Por ser más detallado, el IVIA es mucho más complicado y lento en su ejecución de campo. Pero, la forma de considerar la regeneración (por categorías de tamaño) y la posición fitosociológica (dominante, codominante y dominado) está fuertemente orientada a especies arbóreas.

6. El Índice de Importancia Ampliado (IIA)

Dado que el IVIA fue desarrollado para evaluar especies arbóreas, por ello Lozada (2008), consideró necesario simplificar el método para adecuarlo a formas de vida herbácea y trepadora. Además, cambió el nombre para diferenciarlo claramente del índice original propuesto por Finol. Por lo tanto propuso un Índice de Importancia Ampliado (IIA), que se calcula por la siguiente ecuación (Ecuación 3):

$$IIA = Ae\% + Fe\% + De\% + As\% + Fs\% \quad (Ec. 3)$$

Donde: Ae%, Fe% y De% corresponden a la abundancia, frecuencia y dominancia estructurales (individuos mayores a 10 cm de dap) incluidos en el IVI.

El cálculo de los demás elementos se muestra a continuación:

As%: abundancia de sotobosque relativa

$As\% = (\text{abundancia absoluta en sotobosque} / \text{N}^\circ \text{ total de individuos}) \times 100$

Abundancia absoluta en sotobosque = N° de individuos de una misma especie dentro de la parcela en estudio.

Fs%: frecuencia de sotobosque relativa

$Fs\% = (\text{frecuencia absoluta en sotobosque} / \text{total de frecuencia absoluta}) \times 100$

Frecuencia absoluta en sotobosque = N° de subparcelas donde aparece la especie / total de subparcelas.

Este procedimiento ha intentado subsanar algunas desventajas que presenta la forma tradicional de evaluación mediante el IVI.

El IIA presenta grandes ventajas: incluye todas las formas de vida, es objetivo, cuantitativo y muy preciso. Las especies que no forman un tallo o el mismo no llega a 10 cm de diámetro a la altura de pecho (dap), pueden ser muy importantes cuando son muy abundantes y frecuentes. Esta situación es claramente reflejada por el IIA ya que en estos casos las especies arbóreas (generalmente) ven obstaculizada su regeneración debido a la competencia.

7. Clasificación numérica de las comunidades

Las comunidades vegetales pueden ser clasificadas, de acuerdo a sus similitudes y diferencias, tomando como base la presencia/ausencia de las especies o las cantidades en que ellas se encuentren (abundancia, biomasa). De esta manera se ha desarrollado toda una escuela, conocida como sintaxonomía numérica, que se deriva de la orientación fitosociológica clásica, donde las comunidades son entidades discretas (Mucina y Van der Maarel, 1989). Estos procedimientos dan como resultado agrupaciones o conglomerados "cluster" de comunidades, que tienen ciertas relaciones entre sí.

Los tipos de clasificación numérica más extendidos son los siguientes (Pielou, 1977; De Cáceres, 2005):

A. *Jerárquicos*. Las clases de un nivel son clases o sub-clases de un nivel superior, de manera similar a como en la taxonomía existen los órdenes, familias, géneros y especies. Este tipo se subdivide en:

A.1. *Aglomerativos*. La clasificación se inicia por las parcelas, combinándolas entre sí hasta formar cluster de distintos niveles. Se pueden diferenciar varios métodos (Figura 1):

A.1.1. *Enlace Sencillo*: los conglomerados se forman de acuerdo a la distancia más corta entre los objetos. Se le conoce como "Single Linkage".

A.1.2. *Enlace Completo*: los conglomerados se forman de acuerdo a la distancia más lejana entre los objetos. Se le conoce como "Complete Linkage".

A.1.3. *Enlace Promedio*: la distancia entre dos conglomerados es el promedio de las distancias entre todos los pares de objetos. Se puede hacer balanceado cuando un cluster tiene una cantidad menor de puntos; dichos puntos son sobre-valorados en los cálculos para hacer equivalentes los grupos comparados ("weighted pair group method average", *Wpgma*). El balance se puede obviar, dando igual valoración a cada punto en cada cluster ("unweighted pair group method average", *Upgma*).

A.1.4. *Centroide*: la distancia entre dos cluster es equivalente a la distancia entre sus centroides (posición media para todos los puntos dentro del cluster). También se puede hacer balanceado ("weighted pair group method using centroids", *Wpgmc*) o no balanceado ("unweighted pair group method using centroids", *Upgmc*).

A.1.5. *Mínima Suma de Cuadrados o Método de Ward*: en cada etapa se combinan los dos conglomerados con el menor incremento en la suma total de los cuadrados de las distancias, dentro del conglomerado resultante. En otras palabras, se trata de reducir la variación intragrupal de la estructura formada.

A.2. *Divisivos*. Estos métodos parten del conjunto entero de los objetos y los dividen en 2 o más sub-grupos. Posteriormente, considera cada uno de los sub-grupos y los dividen otra

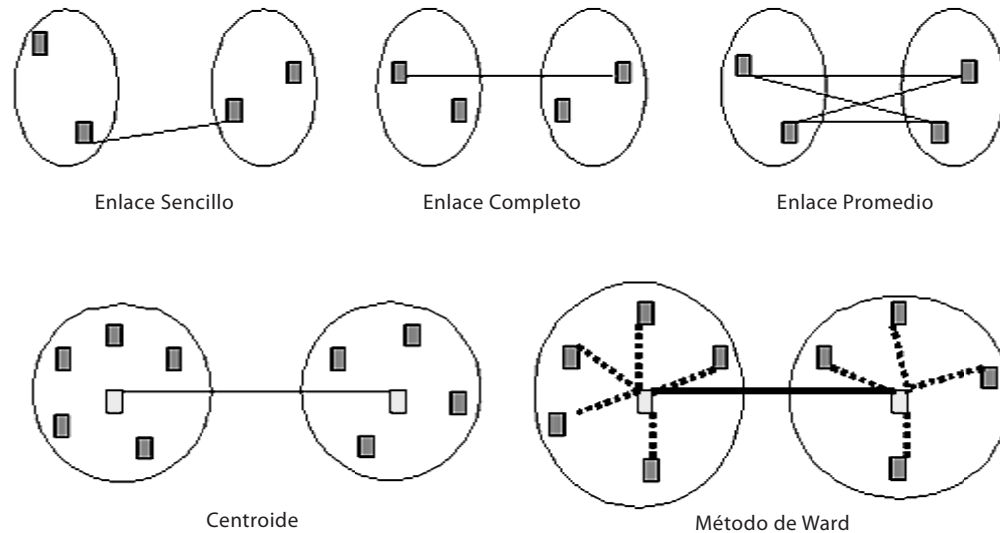


Figura 1. Métodos de clasificación jerárquicos-aglomerativos.

vez. El proceso continúa hasta cumplir un criterio de parada pre-establecido (tamaño mínimo de los grupos y/o máximo nivel de divisiones). El método más extendido es el *Twinspan* (“*two-way indicator species analysis*”), el cual se basa en el análisis de correspondencias, donde se considera que las especies tienen una distribución Gaussiana. Tuvo un gran éxito en las décadas 1970 y 1980, debido a que estaba disponible en programas de computadora, pero actualmente su uso es más restringido debido a que no toma en cuenta toda la variabilidad que explica la distribución de las parcelas.

B. Particiones. En estos procedimientos se divide un conjunto de objetos en un número predefinido de sub-conjuntos (grupos o clusters), sin relaciones jerárquicas entre ellos. El método más usado se denomina “*k-means*” y es un algoritmo iterativo que minimiza en cada iteración la dispersión interna de los clusters; es decir, trata de hacer mínima la suma total de los cuadrados de los errores. El algoritmo inicia dividiendo los puntos en “*k*” conjuntos. Luego calcula el punto medio o centroide de cada conjunto. Con ello se construye una nueva partición asociando cada punto al centroide más cercano. Luego los centroides son recalculados en los nuevos clusters. El algoritmo se repite hasta que no hay más cambios en los clusters ni en los centroides.

Además, del tipo de clasificación debe tomarse en cuenta la medida de distancia entre los objetos a clasificar. Se denomina medida de proximidad (o de asociación) aquella medida escalar que representa el grado de semejanza (similaridad) o diferencia (disimilaridad) entre dos objetos. Algunas de las medidas de similaridad más utilizadas son la Distancia Euclidiana, la Distancia Euclidiana Cuadrada, el Índice de Jaccard y el Índice de Sorensen. Algunos de ellos se consideran cuantitativos cuando se toma en cuenta la abundancia o biomasa de las especies, y otros son binarios cuando sólo valoran su presencia/ausencia.

La combinación del tipo de clasificación y la medida de distancia, genera una gran variedad de posibilidades para establecer relaciones numéricas entre parcelas de vegetación y hacer los agrupamientos respectivos. Obviamente, no hay consenso sobre el método más adecuado. De Cáceres (2005), señala que los métodos menos utilizados son el enlace sencillo, el enlace completo y el centroide ya que simplifican mucho la información al tomar sólo la distancia mínima, la más lejana o el punto medio (respectivamente).

El método *Twinspan* ha sido muy poco utilizado en los últimos años. Al parecer tiene una alta dependencia a las divisiones iniciales del análisis de correspondencia (Legendre y Legendre, 1998).

El procedimiento “*k-means*” fue muy popular, pero presenta como desventaja que el número de grupos debe especificarse previamente y la selección de los centros de grupo es arbitraria (Legen-

dre y Legendre, 1998). Además, al no ser un método jerárquico genera clasificaciones donde los grupos aparentemente no tienen ninguna relación entre sí, lo cual es inadecuado en algunos análisis de gradiente.

A manera de ejemplo, la figura 2 presenta la clasificación de un conjunto de parcelas con los métodos Upgma y Ward. Uno de los programas más utilizados, MVSP Versión 3.131 © (Kovach Computer Services, 2004) genera el diagrama de enlaces, la posición de las parcelas y la escala de la distancia seleccionada. La interpretación del investigador produce los grupos indicados por los recuadros de la derecha. Puede observarse una adecuada relación entre las parcelas de valle1 (bv1), las de valle2 (bv2) y todas las de ladera (bml, bbl) y cima (bmc). En este último grupo (ladera y cima), hay pequeñas diferencias reflejadas en la organización que producen los métodos utilizados.

8. Ordenamiento Numérico de las Comunidades

El ordenamiento se basa en la existencia de gradientes ambientales. Estos son tan complejos que se consideran dimensiones abstractas de un hiperespacio ecológico. La composición florística es un reflejo de estos gradientes y, cuando se hace un ordenamiento, determina la posición relativa de un sitio (Austin, 1985). Esto tiene la ventaja de obviar pautas arbitrarias para definir clases y no hay necesidad de asumir que existen relaciones jerárquicas entre grupos de comunidades (Pielou, 1977).

El análisis multivariante es el nombre genérico que se da a un conjunto de técnicas que permiten

estudiar simultáneamente muchas variables en un gran número de individuos. Se emplea para reducir a dimensiones tangibles un cúmulo de información, que de otra manera llevaría meses para comprender, y detectar las variables que estarían condicionando la estructura de los datos. En realidad lo que se hace es “aplastar” una nube multidimensional de puntos para llevarla a dos dimensiones. Estos métodos deben permitir reducir al máximo el número de dimensiones del hiper-volumen, conservando la mayor variación posible y produciendo la menor distorsión posible (Fariñas, 1996).

En muchas ocasiones, los ordenamientos presentan una forma de *herradura* (efecto *Gutmann*). Como los dos componentes principales deben ser ortogonales, puede haber una relación cuadrática entre ellos y se acortan las distancias entre los puntos extremos. Esto ocurre por la incoherencia entre el modelo teórico y el de la vegetación y su aparición debe conducir a la selección de otro método multivariante (Digby y Kempton, 1987).

Dado que los nombres de las especies pueden ser muy extensos, es frecuente que los programas informáticos utilizados para estos cálculos obliguen a utilizar abreviaturas de 6-8 dígitos.

De acuerdo a Fariñas (1996), los principales tipos de métodos multivariantes son los siguientes:

- El Análisis de Componentes Principales (ACP), es un modelo lineal multivariante. Considera que las relaciones entre las variables y entre éstas y los individuos son de tipo lineal. El ACP es exitoso cuando el gradiente estudiado es corto, ya que en este caso las relaciones entre las especies y entre éstas y el medio ambiente pueden expresarse de manera lineal. Cuando

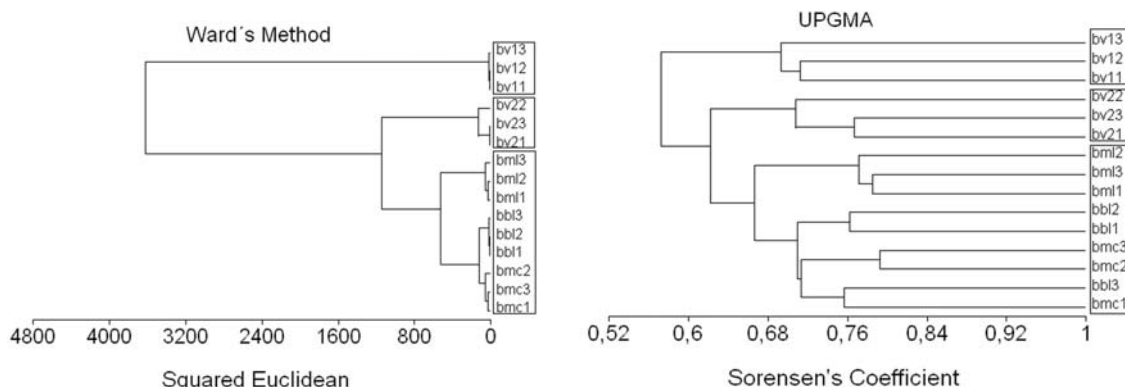


Figura 2. Análisis de conglomerados para un conjunto de parcelas de la Reserva Forestal Imataca (Lozada, 2008).

el segmento es largo, la linealidad desaparece y aparece el efecto herradura.

- El Análisis de Correspondencia (AC), es un modelo unimodal y es el que más coincide con el modelo de la vegetación. Permite extraer los ejes de mayor variación de una matriz, pero la dispersión de las variables a lo largo de esos ejes debe ser máxima, lo que equivale a hacer máxima la Correlación Canónica entre ambos grupos de variables. Las coordenadas que se obtienen pueden considerarse como una estimación del óptimo de la distribución (Gaussiana) de las especies a lo largo de los ejes de variación, es decir la cima de una campana. El AC es muy sensible a la presencia de bloques homogéneos, es decir, a subconjuntos de censos con un grupo de especies muy abundantes o casi exclusivas. Unos pocos censos (incluso uno solo) con una o muy pocas especies muy abundantes o exclusivas (incluso una especie rara), se comportan como un bloque homogéneo y pueden alejarse del centro de gravedad del ordenamiento, generando una distorsión que se refleja en el efecto “de arco” (de herradura o Gutmann). Esto puede contrarrestarse eliminando las especies raras; simple cuando es una sola, pero subjetivo cuando son varias.

También puede disminuirse convirtiendo los datos cuantitativos en binarios.

- El efecto de arco puede esconder de tal manera los resultados que se le buscó una solución, un poco forzada. En el Decorana (DCA; Detrended Correspondence Analysis) o Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) la nube de puntos arqueada se corta en segmentos y después de estandarizar cada segmento a media cero y varianza uno, se linealiza y se alinea con los otros segmentos, lo que produce un estiramiento de la nube de puntos siguiendo la dirección del gradiente (teóricamente) más importante. Este resultado está más de acuerdo con lo que se espera obtener según el modelo del continuo. Este modelo hace un “embalamiento” de especies que las coloca en la posición de mínima interferencia (un solapamiento mínimo de sus curvas de distribución). La realidad no es así y, de acuerdo con la hipótesis individualista, cada especie tiene su propia distribución. Los resultados del ACP, AC y ACL tienen una representación similar. Como un ejemplo, la figura 3 muestra un ordenamiento donde las parcelas del valle2 (bv2) se agrupan en la parte superior izquierda, las del valle1 (bv1) en la parte superior derecha y las de ladera (bmc, bml y bbl) en

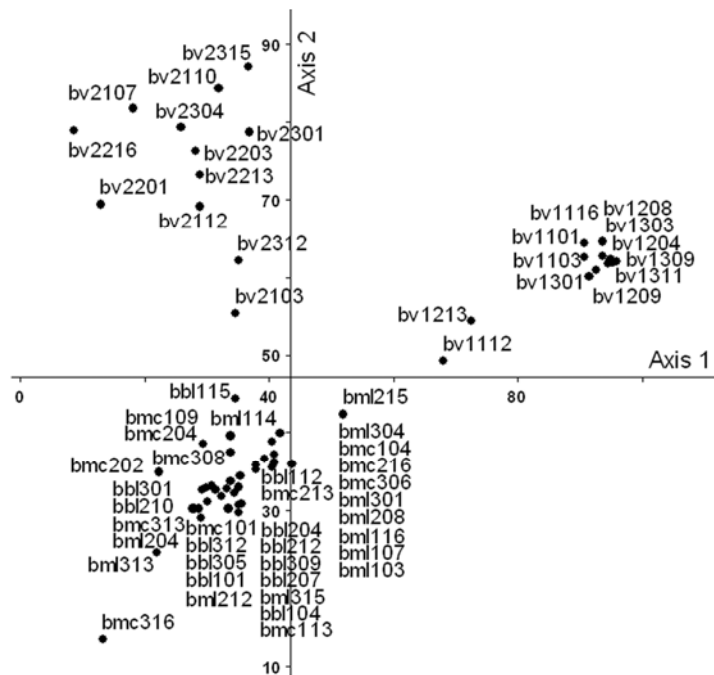


Figura 3. Ejemplo de un Análisis de Correspondencia Linealizado en la Reserva Forestal Imataca (Lozada, 2008).

la parte inferior izquierda. Este procedimiento utilizó 196 especies y logró 75% en la varianza acumulada explicada por los ejes 1 y 2.

- El Análisis Canónico de Correspondencia (Canoco o ACC) es una técnica desarrollada para relacionar directamente la composición de las comunidades con variaciones ambientales. Detecta patrones de variación en la composición de las comunidades que son explicados por variables ambientales. Los ejes de ordenamiento son simultáneamente ejes de variación florística y ambiental. Recibe el nombre de Canónico porque incluye dos tipos de variables, las florísticas y las ambientales. En los resultados, las especies y los censos (unidades de muestreo) se representan por puntos y las variables ambientales por “vectores” que apuntan en el sentido de su variación. Es un método de análisis directo de gradiente.
- El Análisis Canónico de Correspondencias Linealizado (ACCL), es un ACC que se ha linealizado eliminando el efecto cuadrático del primer eje sobre el segundo. Esto se puede hacer por segmentos o con funciones polinomiales; algunos consideran que es un procedimiento arbitrario y no lo aplican.

Las figuras 4 y 5 presentan modelos de resultados obtenidos de un Análisis Canónico de Correspondencia. Se ratifica el ordenamiento de las parcelas señalado en la figura 3, ahora explicado mediante variables edáficas y se muestra la relación entre estas variables y las especies (señaladas con abreviaturas de 6 letras).

Se observa que las áreas con mayor cantidad de arcilla (A) se encuentran especies como *Mabea piriri* y *Alexa imperatricis*; la mayor cantidad de arena (a) favorece a *Catostemma commune* y *Pterocarpus officinale*; las parcelas con altos valores de limo (L) están dominadas por *Mora excelsa*, *Adiantum petiolatum* y *Petrea aspera*. En este análisis se utilizaron las 30 especies y las 3 variables edáficas con mayor peso en la construcción de los ejes; se obtuvo un ACC con un 79% de varianza acumulada explicada por los ejes 1 y 2.

Conviene destacar que las figuras 3, 4 y 5 fueron obtenidas con el programa PC-ORD (McCune y Mefford, 1999), el cual se considera bastante apropiado por su versatilidad y eficiencia.

Finalmente, se debe resaltar que los análisis multivariantes han sido utilizados con éxito en Venezuela para ordenar comunidades

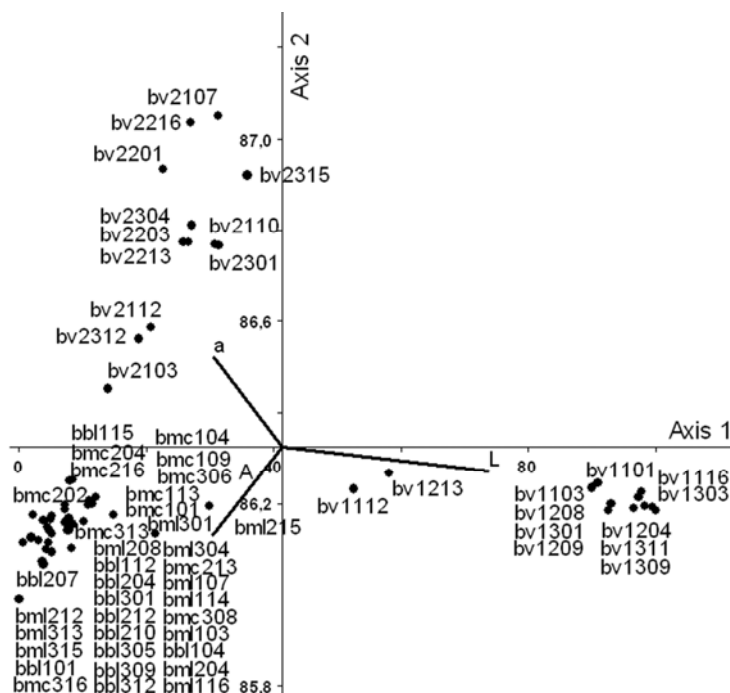


Figura 4. Ordenamiento de parcelas en la Reserva Forestal Imataca, mediante un Análisis Canónico de Correspondencia (Lozada, 2008).

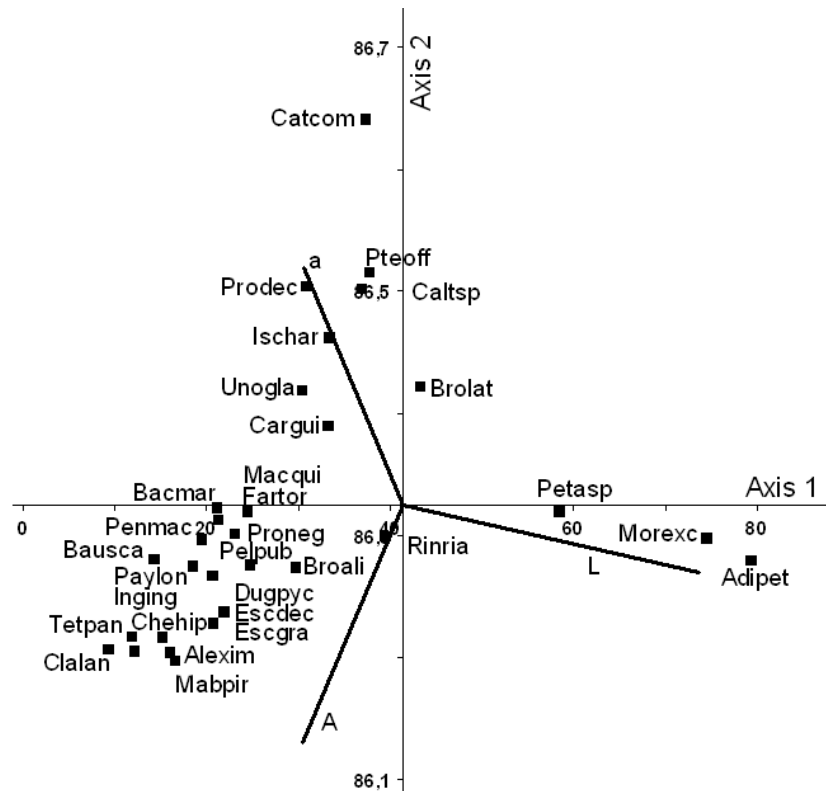


Figura 5. Ordenamiento de especies en la Reserva Forestal Imataca, mediante un Análisis Canónico de Correspondencia (Lozada, 2008).

de sabana (Silva y Sarmiento, 1976), páramo (Fariñas y Monasterio, 1980), bosques de los Llanos Occidentales (Suárez, 1991) y del Estado Amazonas (Lugo, 2006).

9. Conclusiones

Es muy extensa la discusión sobre la validez de los diversos enfoques y métodos de estudio utilizados en la ecología vegetal. Su tratamiento detallado ocuparía varias enciclopedias. Sin embargo, puede considerarse que las Teorías Organísmica y del Continuum (Continuo), son el punto de partida de los métodos más utilizados para evaluar la vegetación. Austin y Smith (1989), indican que las dos ideas están basadas en marcos de referencia diferentes e incompatibles, ya que los cambios abruptos o las transiciones graduales pueden ocurrir dependiendo del patrón del paisaje. Matteucci y Colma (1982) y Fariñas (1996), han señalado que el aparente antagonismo de estos puntos de vista

puede ser obviado; ambos pueden ser parcialmente válidos dependiendo de las características particulares del sitio de trabajo, de la escala de observación y de los objetivos del estudio.

De todas las perspectivas analizadas, se puede concluir que el bosque tropical, alto, de tierras bajas, es muy complejo y difícilmente algún procedimiento aislado será eficiente para explicar su variabilidad. Se aprecia que el bosque tropical requiere métodos de levantamiento y análisis muy precisos, lo más lejos posible de la subjetividad del observador. Se acepta que existen los ecótonos, pero la mayoría de las comunidades vegetales poseen una composición florística particular, en muchos casos dominada por unas pocas especies (Schulz, 1960, citado por Boom, 1986; Knab-Vispo *et al.*, 1999), hasta el punto de que se han llamado “bosques oligárquicos” (Peters *et al.*, 1989; Campbell, 1994). En consecuencia, deberían utilizarse los dos enfoques anteriores, ya que pueden ser complementarios para una mejor comprensión de cualquier ecosistema analizado.

10. Referencias bibliográficas

- ALCARAZ, F. 1987. *La vegetación de España*. Universidad de Alcalá de Henares. Colección Aula Abierta. Alcalá de Henares, España. 544 p.
- AUSTIN, M. 1985. Continuum concept, ordination methods and niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 39-61.
- AUSTIN, M y T. SMITH. 1989. A new model for the continuum concept. *Vegetatio* 83: 35-47.
- BARREIRA, S., J. SOARES, S. ALVARENGA y J. MÁRCIO. 2002. Estudo da estrutura da regeneração natural e da vegetação adulta de um cerrado sensu stricto para fins de manejo florestal. *Scientia Forestalis* 61: 64-78.
- BENTES-GAMA, M; J. SOARES; J. VASCONCELLOS y A. DONIZETTE. 2002. Estrutura e valoração de uma floresta de várzea alta na Amazônia. *Cerne* 8(1): 88-102.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1979. *Fitosociología*. H. Blume. Madrid. España. 820 p.
- BOOM, B. 1986. A forest inventory in Amazonian Bolivia. *Biotropica* 18(4): 287-294.
- CAMPBELL, D. 1994. Scale and patterns of community structure in Amazonian Forests. In: *Large-Scale Ecology and Conservation Biology*. P. Edwards, R. May y N. Webb (eds). Blackwell Scientific Publications. London. England. 179-197 pp.
- COLINVAUX, P. 1973. *Introduction to Ecology*. John Wiley & Sons, INC. New York, USA. 621 p.
- CURTIS, J. y R. MCINTOSH. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32: 476-496.
- DA SILVA, J., A. SALOMÃO, A. GRIPP y E. LEITE. 1997. Phytosociological survey in Brazilian forest genetic reserve of Caçador. *Plant Ecology* 133: 1-11.
- DE CÁCERES, M. 2005. La clasificación numérica de la vegetación basada en la composición florística. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona, España. 367 p.
- DEZZEO, N., P. MAQUIRINO, P. BERRY y G. AYMARD. 2000. Principales tipos de bosque en el área de San Carlos de Río Negro, Venezuela. *Scientia Guianae* 11: 15-36.
- DEWALT, S., S. MALIAKAL y J. DENSLOW. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management* 182(1-3): 139-151.
- DIGBY, P. y R. KEMPTON. 1987. *Multivariate analysis of ecological communities*. Chapman y Hall. London. England. 206 p.
- FARIÑAS, M. 1996. Análisis de la vegetación y de sus relaciones con el ambiente mediante métodos de ordenamiento. Trabajo de ascenso para la categoría de Profesor Titular. Mimeografiado. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 120 p.
- FARIÑAS, M. y M. MONASTERIO. 1980. La vegetación del páramo de Mucubají. Análisis de ordenamiento y su interpretación ecológica. In: *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. M. Monasterio (ed.). Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 264-307 pp.
- FINOL, H. 1971. Nuevos parámetros a considerarse en el análisis estructural de las selvas vírgenes tropicales. *Revista Forestal Venezolana* 21: 29-42.
- GUEVARA, J. 2001. Recursos fitogenéticos y relaciones florísticas de la flórmula arbórea de las comunidades forestales en la Estación Experimental Caparo, Estado Barinas. Trabajo de grado. Maestría en Botánica Agrícola. Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela. 201 p.
- GONZÁLEZ-ALBO, J. 1934. Introducción al estudio de la sociología vegetal según el método de Braun-Blanquet. Sociedad Española de Historia Natural. *Reseñas Científicas* 9: 81-100.
- KAMMESCHIEDT, L. 1994. Estructura y diversidad en bosques explotados de los llanos venezolanos occidentales considerando algunas características autoecológicas de las especies más importantes. Tesis Doctoral. Georg-August-Universität Göttingen. Alemania. 230 p.
- KERSHAW, K. 1973. *Quantitative and Dynamic Plant Ecology*. Ed. Edward Arnold. London. 308 p.
- KNAB-VISPO, C., P. BERRY y G. RODRÍGUEZ. 1999. Floristic and structural characterization of a lowland rain forest in the lower Caura watershed, Venezuelan Guayana. *Acta Bot. Venez.* 22(2): 325-359.
- KOVACH COMPUTER SERVICES. 2004. Multi Variate Statistical Package (MVSP Version 3.131). En línea: <http://www.kovcomp.co.uk/mvsp/> [Consultado: 23/03/2006].
- LAMPRECHT, H. 1990. *Silvicultura en los trópicos*. Agencia de Cooperación Técnica Alemana (GTZ). Eschborn, Alemania. 335 p.
- LEGENDRE, P., y L. LEGENDRE. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier. Amsterdam, Netherlands. 853 p.
- LOZADA, J. 2008. Sucesión vegetal en bosques aprovechados de la Reserva Forestal Caparo y Reserva Forestal Imataca, Venezuela. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia, España. 418 p.

- LUGO, L. 2006. La fisiografía, los suelos, la vegetación y su relación con el sistema de agricultura migratoria, en el Sector Norte de la Reserva Forestal Sipapo, Estado Amazonas, Venezuela. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia. Valencia, España. 422 p.
- MCCUNE, B. y M. MEFFORD. 1999. *Multivariate Analysis of Ecological Data*. CD Version 4.01. MjM Software. Oregon, USA.
- MATTEUCCI, S y A. COLMA. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, USA. 168 p.
- MCINTOSH, R. 1967. The continuum concept of vegetation. *Bot. Rev.* 33: 130-187.
- MONTOYA, J. y F. MATOS, F. 1967. El sistema de Küchler. Un enfoque fisionómico-estructural para la descripción de la vegetación. *Turrialba* 17(2): 169-180.
- MUCINA, L y E. VAN DER MAAREL. 1989. Twenty years of numerical syntaxonomy. *Vegetatio* 81: 1-15.
- PEREIRA-SILVA, E., J. DOS SANTOS, P. KAGEYAMA y E. HARDT. 2004. Florística e fitossociologia dos estratos arbustivo e arbóreo de um remanescente de cerrado em uma Unidade de Conservação do Estado de São Paulo. *Revista Brasil. Bot.* 27(3): 533-544.
- PETERS, C., M. BALICK, F. KAHN y A. ANDERSON. 1989. Oligarchic forests of economic plants in Amazonia: utilization and conservation of an important tropical resource. *Conservation Biology* 3(4): 341-349.
- PIELOU, E. 1977. *Mathematical Ecology*. John Wiley & Sons. New York, USA. 385 p.
- PLONCZAK, M. 1993. *Estructura y dinámica de desarrollo de bosques naturales manejados bajo la modalidad de concesiones en los Llanos Occidentales de Venezuela*. Instituto Forestal Latinoamericano. Mérida, Venezuela. 139 p.
- RAMÍREZ-GARCÍA, P., J. LÓPEZ-BLANCO y D. OCAÑA. 1998. Mangrove vegetation assessment in the Santiago River Mouth, Mexico, by means of supervised classification using LandsatTM imagery. *Forest Ecology and Management* 105 (1-3): 217-229.
- RAMÍREZ, H. 1995. Aplicación de un modelo de simulación de base individual a la dinámica del bosque tropical: un caso de los llanos venezolanos. Trabajo de grado. Maestría de Manejo de Bosques. Cefap, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 65 p.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. 1987. Introducción. Nociones sobre fitosociología, biogeografía y bioclimatología. In: *La vegetación de España*. M. Peinado y S. Rivas-Martínez (eds.). Universidad de Alcalá de Henares. España. 17-46 pp.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. 2004. Clasificación Bioclimática de la Tierra. En línea: http://www.ucm.es/info/cif/book/global_bioclimatics_7.htm [Consultado: 12/04/2006].
- SILVA, J. y SARMIENTO, G. 1976. La composición de las sabanas de Barinas en relación con las unidades edáficas. *Acta Científica Venezolana* 27: 68-78.
- SUÁREZ, A. 1991. Análisis de la vegetación a través de métodos multivariantes en la Reserva Forestal de Caparo. Trabajo de grado. Maestría en Manejo de Bosques. Cefap, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 99 p.
- TERRADAS, J. 2001. *Ecología de la Vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Omega. Barcelona, España. 703 p.