

HETEROGENEIDAD ESTRUCTURAL Y LUMÍNICA DEL SOTOBOSQUE DE UNA SELVA NUBLADA ANDINA DE VENEZUELA

MIGUEL F. ACEVEDO, MICHELE ATAROFF,
SUSAN MONTELEONE y CARLOS A. ESTRADA

Las condiciones particulares de los ambientes de sotobosque son fundamentales para la ocurrencia de procesos de los que depende el futuro de todo el bosque, como por ejemplo la germinación de las plantas enraizadas en el suelo muchas de las cuales son árboles que pasarán a determinar la estructura de la selva varias décadas después. De las muchas variables que componen el ambiente de sotobosque algunas son más importantes para las actividades fisiológicas. En particular, las características lumínicas, constituyen un factor determinante de muchos procesos biológicos (Young, 1975; Huber, 1978; Smith, 1982; Foster y Janson, 1985; Lee, 1987; Forget, 1992a, b; Enderler, 1993; Hammond y Brown, 1995; Lee *et al.*, 1996; Loiselle *et al.*, 1996; Grant, 1997). La cantidad y calidad de la radiación solar recibida, así como su distribución y variación en el espacio y el tiempo son elementos importantes para la comprensión de muchos procesos dinámicos de la selva.

La luz incidente sobre el dosel de la selva nublada montana es afectada por las condiciones climáticas y topográficas, como la nubosidad y el sombreado ocasionado por las laderas a diferentes horas del día dependiendo de la ubicación de la selva bajo estudio (Huber, 1978). En el sotobosque, la luz se ve afectada por características del rodal, como la densidad de árboles (troncos) y su distribución de tamaños, pero también por características del dosel como la densidad del follaje y la proporción de aberturas y de hojas que reflejan luz hacia el sotobosque.

En trabajo anterior (Acevedo *et al.*, 2001) se analizó la relación entre algunas de estas características del dosel y el espectro de la luz recibida a 1m sobre el suelo de una selva nublada andina de Venezuela. Se determinó que en esta selva el sotobosque es generalmente muy sombreado, como resultado de un porcentaje bajo de área abierta del dosel. En particular se encontró que en este ambiente sombreado, el número y

distribución de tamaño de las aberturas del dosel incide en la distribución espectral de la luz.

En el presente trabajo se caracteriza el ambiente de sotobosque de esa selva, describiendo la estructura del rodal y del dosel, y la composición espectral de la luz. Las variables estructurales seleccionadas fueron: para el rodal, la densidad de árboles y el área basal de dos categorías diamétricas; para el dosel, el índice de área foliar, los porcentajes de área abierta y de área de hojas reflectoras hacia el sotobosque. Los espectros se examinaron en el intervalo de 400-800nm y para sintetizarlos se seleccionaron aspectos prominentes de dichos espectros en el verde y rojo lejano. Para complementar estos indicadores de calidad de luz, se incluyó una medida de la cantidad total de luz transmitida utilizando la integral del espectro en el intervalo visible de longitudes de onda.

La caracterización de todas estas variables se hizo en forma horizontal a 1m del suelo, en puntos dispues-

PALABRAS CLAVE / Densidad Arbórea / Dosel / Radiación Solar / Selva Nublada / Sotobosque /

Recibido: 21/03/2003. Modificado: 20/06/2003. Aceptado: 25/06/2003

Miguel F. Acevedo. Ingeniero Electrónico y M.Sc., Universidad de Texas, Austin, EEUU. M.Eng. y Ph.D. en Biofísica, Universidad de California, Berkeley, EEUU. Profesor, Departamento de Geografía e Instituto de Ciencias Aplicadas, University of North Texas (UNT), Denton, Texas, EEUU y Centro de Simulación y Modelos (CESIMO), Facultad de Ingeniería, Universidad de Los Andes (ULA), Venezuela. Dirección: Department of Geography and Institute of Applied Sciences, University of North Texas, Denton, Texas 76203, EE.UU. e-mail: acevedo@unt.edu.

Michele Ataroff. Bióloga, ULA. M.Sc. y Doctora en Ecología Tropical, ULA. Profesora, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE-ULA). Dirección: ICAE, Facultad de Ciencia, ULA. Mérida 5101, Venezuela. e-mail: ataroff@ula.ve

Susan Monteleone. Bióloga, Allegheny College, EEUU. M.Sc., SUNY, Fredonia, EEUU. Ph.D. en Biología, UNT. Profesora, Lindsey Wilson College, Kentucky, EEUU. Dirección: Biology Department, Lindsey Wilson College, Columbia, Kentucky 42728, EEUU. e-mail: monteleo@lindsey.edu

Carlos A. Estrada. Biólogo, ULA. M.Sc. y Doctor en Ecología Tropical, ULA. Profesor, ICAE-ULA. Dirección: ICAE, Facultad de Ciencia, ULA. Mérida 5101, Venezuela. e-mail: estrada@ula.ve

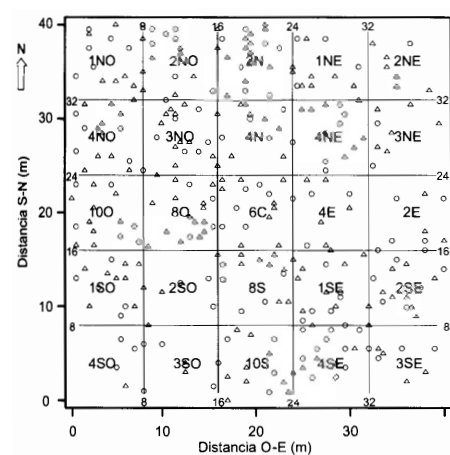


Figura 1. Diagrama de la parcela, mostrando la disposición de los puntos de muestreo y la distribución de los árboles en dos categorías de diámetro a la altura del pecho (DAP): $2.5\text{cm} < \text{DAP} \leq 10\text{cm}$ (Δ) y $\text{DAP} > 10\text{cm}$ (\circ). Los lados de los cuadrados miden 8m. El centro y código de cada cuadrado corresponde al punto donde se realizaron las medidas de espectro de luz, índice de área foliar y toma de las fotos hemisféricas.

tos en forma regular cada 8m sobre una cuadrícula de 40m de lado. Adicionalmente, las variables espectrales fueron examinadas verticalmente desde 1m sobre el suelo hasta 6,6m de altura, en cuatro puntos selectos de las cuadrículas. El arreglo espacial de las mediciones efectuadas en este trabajo permite estudiar si existen patrones espaciales en la distribución de árboles, así como en las características del rodal, del dosel, y del espectro. Adicionalmente, se estudiaron las relaciones entre las variables estructurales y las espectrales para identificar como las características del rodal y dosel se manifiestan en el campo lumínico.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en La Mucuy ($8^{\circ}38'N$, $70^{\circ}02'W$) a 2300m de altitud, en el Parque Nacional Sierra Nevada, estado Mérida, en Los Andes de Venezuela. La vegetación corresponde a una selva nublada montana alta, la cual se desarrolla en un ambiente muy húmedo y con alta nubosidad (Ataroff, 2003). Su estructura es muy compleja, mostrando un dosel abierto e irregular que alcanza 20-30m, el cual se superpone a árboles menores con alturas de 6 a 15m y a árboles pequeños y arbustos entre 1 y 6m, todos ellos soportando una alta y diversa biomasa de epífitas. Las especies de árboles más frecuentes incluyen *Clusia*

multiflora, *Guettarda steyermarkii*, *Laplacea fruticosa*, *Alchornea triplinervia*, *Oreopanax moritzii*, *Sapium stylare* y *Billia columbiana* (Lamprecht, 1954, Acevedo *et al.*, 2001). Entre las especies más comunes en el sotobosque se encuentran *Palicourea demissa*, *Psychotria aubletiana*, *Solanum meridense*, *Monochaetum meridense*, *Fuchsia venusta*, y *Chusquea fendleri*. Las epífitas más frecuentes son *Tillandsia tetrantha*, *T. biflora*, *Epidendrum dendrobii*, *Oncidium falcipetalum*, y *Peperomia microphylla* (Acevedo *et al.*, 2001).

Las temperaturas medias anuales varían poco, alrededor de $14^{\circ}C$. La precipitación anual es de 1700-3500mm, con un patrón tetraestacional con dos picos, uno en abril-mayo y otro en octubre-noviembre, ambos de 300-360mm mensuales. Los meses con menores precipitaciones son enero y febrero, con menos de 50mm mensuales, y junio y julio con 100-150mm mensuales. La humedad relativa en el sotobosque es muy alta, fluctuando entre 80 y 100%. La mayor parte del año, se forma una capa de nubes bajas y neblina durante la tarde hasta medianoche (Acevedo *et al.*, 2001, Ataroff, 2003).

Cuadrícula de muestreo

Se trazó una cuadrícula en una parcela de 40x40m (Figura 1) ubicada en la vertiente Noroeste (NO) de la Sierra Nevada, sobre una ladera con pendientes de 20-30°. La cruz central coincide con las transectas este-oeste (EO) y norte-sur (NS) discutidas en Acevedo *et al.* (2001). Para garantizar un ambiente de sotobosque, la cuadrícula fue trazada alejada de los claros grandes. El punto más cercano a un claro fue el 1E, ubicado a 10m del borde de un claro de aproximadamente 50m de diámetro. Los puntos de muestreo distaron 8m entre sí, para un total de 25 puntos.

Variables del rodal: mediciones y procesamiento

Para caracterizar el rodal en la parcela, el 20 octubre 1997 se contaron todos los árboles con diámetro a altura del pecho (DAP) superior a 2,5cm y se determinó su posición en la cuadrícula por medio de dos coordenadas (Figura 1). Para aquellos árboles con $\text{DAP} > 10\text{cm}$ se midió el DAP de cada árbol para calcular el área basal (AB), expresada en m^2/ha . Para el cálculo de AB en árboles con ramificación basal se midió cada tronco por separado. El número de árboles fue convertido a unidades de densidad ($\text{ind}\cdot\text{ha}^{-1}$) en ambas categorías diamétricas para ob-

tener la densidad de árboles con DAP entre 2,5 y 10cm (Dp) y la densidad de árboles con $\text{DAP} > 10\text{cm}$ (Da).

Variables del dosel: mediciones y procesamiento

En cada uno de los puntos de muestreo de la cuadrícula (Figura 1), a una altura de 1m, el 01 marzo 1997 se tomó una fotografía hemisférica (ángulo de 180°) mirando hacia el dosel con un lente "ojo de pescado" (Canon EF 15mm f/2.8) instalado en una cámara de 35mm (Canon EOS). Las fotos resultantes fueron de 36x24mm, diagonal de 43mm y área de 864mm^2 . Según el fabricante del lente, este rectángulo está inscrito en la foto hemisférica circular de 43mm de diámetro, con área de 1452mm^2 . Por lo tanto, la fracción del área cubierta por la imagen rectangular utilizada en este trabajo es de aproximadamente 60% de la foto hemisférica original (Acevedo *et al.*, 2001).

Cada foto hemisférica se digitalizó mediante un escaner (Nikon Coolscan) para obtener una imagen formato TIF con resolución de 1200 pixels por pulgada y de 8 bits; así cada pixel puede tener un valor digital de 0 a 255 (de negro a blanco, respectivamente). La Figura 2 ilustra las fotos tomadas en los cuatro puntos de la cuadrícula donde se efectuaron las mediciones verticales. Los histogramas de valor o intensidad de los pixels de cada imagen fueron analizados por medio de un programa de procesamiento gráfico (Adobe Photoshop), en conjunto con una revisión del valor de los pixels correspondientes a los diferentes elementos (aberturas, follaje y troncos) de la imagen. Como resultado, se seleccionaron dos intervalos de intensidad, uno de 90 a 230, correspondiente a tonos grises claros que representan las hojas reflectoras (hacia el sotobosque) y otro de 230 a 255, correspondiente a tonos blancos que representan las aberturas del dosel. El número de pixels en cada uno de estos intervalos se dividió entre el total de pixels en la imagen para obtener el porcentaje del área de la imagen ocupada por hojas reflectoras (AFR) y por aberturas del dosel (PAA). Este análisis se realizó con el total de la foto rectangular pero también se analizó por separado una porción central de la foto correspondiente al ángulo de visión de una fibra óptica con el extremo libre (sin corrector de coseno, 25°) para poder estudiar las relaciones con variables espectrales cuyos datos fueron tomados con una fibra óptica con esas características.

Las medidas del índice de área foliar (IAF) fueron realizadas en

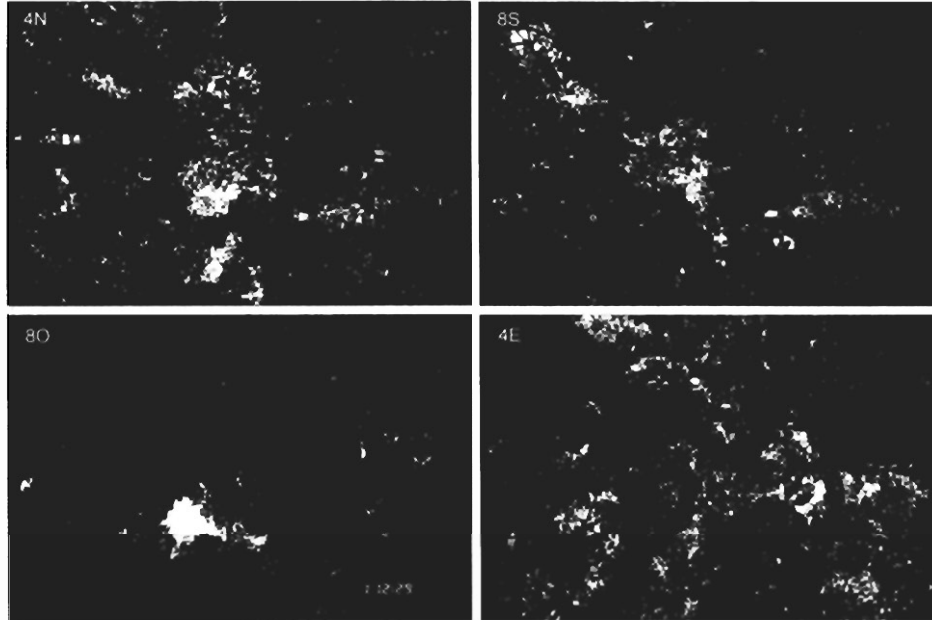


Figura 2. Ejemplos de distribución de aberturas en el dosel. Fotos hemisféricas mostrando características de los puntos 4N, 4E, 8S y 8O donde se tomaron los perfiles verticales.

cada uno de los puntos de muestreo de la cuadrícula, utilizando un Plant Canopy Analyzer LAI-2000 (LI-COR). En cada punto se midió una secuencia de tres repeticiones intercaladas entre dos medidas de referencia hechas en el claro grande cercano mencionado anteriormente, con una diferencia máxima de 5min entre el primero y el último dato. Por razones logísticas las medidas fueron tomadas en dos momentos diferentes, aproximadamente la mitad de los puntos fueron medidos el 20 octubre 1997 y el resto el 02 febrero 1998. En base a las medidas de cinco de los puntos, los que se repitieron en ambas fechas, se calculó una diferencia promedio del 16,9% entre los datos de ambas épocas y se corrigió en consecuencia los valores de octubre para ajustarlos a las medidas correspondientes a febrero, acorde con la fecha de las medidas de espectros lumínicos.

Medición de espectros y procesamiento

Las medidas de espectros de luz fueron hechas con un espectrómetro portátil de fibra óptica SD-1000 (Ocean Optics), que mide el espectro electromagnético entre el UV y el infrarrojo cercano, en un intervalo de 275 a 775nm, con intervalos de medida de 0,5nm y con una resolución (FWHM) de 10nm, cuando es utilizado con una fibra de 0,2mm de diámetro.

Los datos fueron tomados simultáneamente a través de dos canales con especificaciones semejantes, usando dos fibras ópticas del mismo diámetro

(0,2mm). Una de las fibras fue usada para coleccionar datos de referencia de luz incidente en el tope del dosel y para ello un extremo de la fibra fue instalado en el claro grande más cercano a la cuadrícula. El extremo de la fibra se fijó en el ápice de una vara a 4m del suelo, orientada de forma de tener un campo de visión de cielo no obstruido por la vegetación circundante. Esta fibra, de 50m de longitud, se mantuvo en el mismo punto del claro durante todas las mediciones. Sobre la misma vara y con la misma orientación, se fijó también un piranómetro LI-200SA (LI-COR).

La otra fibra, de 70m de largo, fue usada para coleccionar datos de luz en el sotobosque. Un extremo se fijó en el ápice de una vara de 1m que fue trasladada a todos los puntos de la cuadrícula, donde se midió apuntando verticalmente hacia el dosel el extremo de la fibra. Las mediciones tomadas el 26 febrero 1997 constituyen la caracterización horizontal. Adicionalmente, se fijó el extremo de esta fibra a una vara de 6,6m que fue elevada gradualmente en el sotobosque, para medir el espectro de cuatro perfiles verticales entre 180 y 660cm sobre el suelo, con 9 medidas en cada perfil distanciadas 60cm entre si. Estos perfiles fueron medidos en los puntos 4N, 8S, 4E y 8O (Figura 2) de la cuadrícula el 28 febrero 1997.

Los otros extremos de ambas fibras se conectaron a obturadores ópticos que permitían bloquear la luz que llega al espectrómetro y así obtener medidas que se substraen de los datos para eliminar la corriente de ruido de los dis-

TABLA I
RADIACIÓN, NUBOSIDAD Y HORA DURANTE LAS MEDIDAS ESPECTRALES PARA CARACTERIZACIÓN HORIZONTAL EN CADA UNO DE LOS PUNTOS DE LA CUADRÍCULA*

Punto	1NO	2NO	2N	1NE	2NE
Q	870	240	225	398	264
N	50	100	100	60	25
H	12:15	13:20	13:19	11:39	11:24
Punto	4NO	3NO	4N	4NE	3NE
Q	261	925	235	901	140
N	95	50	100	50	10
H	13:07	12:25	13:15	11:53	11:12
Punto	100	8O	6C	4E	2E
Q	274	345	305	278	322
N	100	100	100	100	100
H	12:59	12:55	12:53	13:27	13:29
Punto	1SO	2SO	8S	1SE	2SE
Q	238	228	305	238	287
N	100	70	100	70	70
H	13:01	13:51	12:49	13:39	13:31
Punto	4SO	3SO	10S	4SE	3SE
Q	945	417	358	220	275
N	90	80	100	70	70
H	13:00	12:35	12:45	13:45	13:35

* Mediciones hechas el 26 de febrero. Q: radiación ($W \cdot m^{-2}$), N: nubosidad (%), H: hora. Los puntos resaltados son aquellos donde se midió el espectro en un perfil vertical.

positivos electrónicos del espectrómetro. Ambos obturadores se conectaron al espectrómetro usando fibras de 1m de largo y del mismo diámetro (0,2 mm), para tener una resolución espectral idéntica para los dos canales. Para excluir la vegetación circundante y maximizar la captura de luz proveniente del cielo visible desde el claro, a la fibra de referencia no se le colocaron dispositivos ópticos adicionales y, por lo tanto, su campo de visión fue de 25°, el nominal para esta fibra. El extremo de la fibra de muestreo del sotobosque también se conservó libre, y en consecuencia su campo de visión fue el mismo.

Las medidas espectrales para la caracterización horizontal fueron tomadas el 26 febrero 1997 bajo condiciones de radiación y nubosidad que se listan en la Tabla I. La nubosidad fue estimada según visión en el claro. Todas las medidas se realizaron en el entorno del mediodía solar, el cual ocurrió ese día alrededor de las 13:00, para que las medidas fuesen tomadas cuando el sol estuviese cerca del cenit (Evans, 1966; Russell *et al.*, 1989). En todos los puntos el sol estuvo tapado por nubes, excepto en el punto 4NE, pero no por las laderas de la montaña, excepto en 3NE.

Los archivos de datos generados por el espectrómetro fueron

procesados y convertidos en ASCII para análisis estadístico. Todas las señales o series espectrales, tanto de referencia como de sotobosque, fueron suavizadas por medio de un promedio móvil central de siete puntos. Se llamará "luz transmitida por el dosel" a aquella compuesta por: a) la que pasa por las aberturas; b) la reflejada hacia el sotobosque por las hojas, troncos y hojarasca; y c) la transmitida por el follaje (Acevedo *et al.*, 2001). El porcentaje de luz transmitida por el dosel en cada longitud de onda se obtuvo dividiendo el valor de la muestra tomada en el sotobosque entre la muestra de referencia tomada en el claro, fuera del dosel, en esa misma longitud de onda. Este cociente fue llamado "transmitancia del dosel" para diferenciarlo de la transmitancia del follaje que se refiere a la luz transmitida por las hojas. Se seleccionó los picos del espectro de la transmitancia del dosel en cada punto de muestreo para conformar variables espectrales que resuman las características prominentes de estos espectros.

Acevedo *et al.* (2001) mostraron que el pico en el verde (540nm; PV) y el pico en el rojo lejano (730nm; PR) son variables de la transmitancia que están correlacionadas con variables estructurales del dosel como el promedio de área abierta del dosel (PAA), el número de aberturas y el índice de apertura máxima. Se incluye además el cociente (PV/PR) entre ambos como un indicador de calidad de luz, es decir de la repartición espectral de la cantidad de luz total transmitida. A su vez, esta cantidad fue calculada como la integral (INT) de la transmitancia, es decir el área bajo la curva espectral. No se consideró en este estudio, el espectro de las mediciones horizontales de los puntos 1NE, 3NE, 4E y 2NO, debido a lecturas anómalas en alguno de los dos canales.

Análisis espacial y estadístico

Se condujo un análisis de agrupamiento espacial de los árboles en ambas categorías diamétricas por medio de prueba de χ^2 aplicada a la cuadrícula y mediante la distribución acumulada de la distancia al vecino más cercano (\hat{G}). Se comparó la métrica \hat{G} observada a partir de los datos con la distribución acumulada correspondiente a un patrón espacial uniforme o desagrupado que fue calculado como

$$\hat{G}(d) = 1 - \exp \left[\frac{-\pi n d}{40 \times 40} \right]$$

donde n : número de árboles en la categoría y d : distancia al vecino más cercano.

Cada grupo de variables (del rodal, del dosel y del espectro) fue analizado espacialmente en forma horizontal utilizando métodos similares. Primero se examinó, mediante correlograma, la covariación espacial entre los puntos de cuadrícula para detectar la posible existencia de patrones espaciales. Luego se visualizaron mapas de la distribución horizontal de cada variable obtenidos por interpolación usando el método de kriging ponderado con covarianza esférica. Para ello se usó un intervalo igual a la dimensión del cuadrado de la cuadrícula y se saturó con valor acorde con los correlogramas. Seguidamente, se estudiaron los histogramas y estadísticas descriptivas de cada variable.

Una vez estudiadas las variables de cada grupo, se exploraron las posibles relaciones entre grupos de variables (horizontalmente) comparando los mapas y usando análisis multivariante: componentes principales y correlación canónica. Los resultados de estos análisis fueron utilizados para explorar con más detalles las posibles relaciones entre variables individuales e inferir posibles relaciones entre las variables estructurales (del rodal y del dosel) y las del ambiente lumínico (espectrales).

Por último, se visualizaron los espectros en el gradiente vertical para detectar cambios en función de la altura y se compararon los extremos del gradiente. Las variables espectrales fueron analizadas en función de la altura para inferir posible estructuración del dosel en el sotobosque.

Resultados y Discusión

Condiciones climáticas y topográficas

La parcela está ubicada sobre una ladera orientada al NO y que permanece a la sombra de la montaña durante parte de la mañana. Este sombreado, debido a la orientación y posición topográfica de la parcela, se evitó con la selección de las horas para la medición (Tabla I), la cual también evitó el efecto del sol de la tarde en las mediciones. Solamente el punto 3NE, que corresponde a la primera medición del día a las 11:12, estuvo sombreado por la montaña, lo que se aprecia en un valor de radiación de $140 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ que, aun obtenido con baja nubosidad de 10%, es bastante inferior a los demás valores medidos en el claro (Tabla I) entre 220 y $945 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ con promedio de $390 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$.

La nubosidad en los días y horas en que se realizaron los registros de luz fue alta a pesar de la época en que se hicieron las medidas. Febrero es

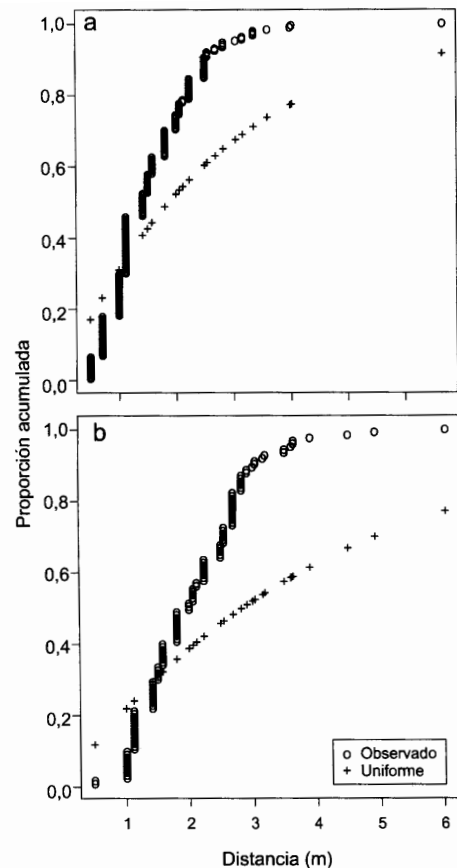


Figura 3. Análisis \hat{G} de la distancia al vecino más cercano para los árboles de dos categorías de diámetro. Además de las distancias obtenidas a partir de los datos reales de la parcela, se indican los resultados que se obtendrían a partir de datos teóricos suponiendo una distribución uniforme. a: árboles con $\text{DAP} \leq 10 \text{ cm}$, b: árboles con $\text{DAP} > 10 \text{ cm}$.

uno de los meses menos lluviosos del año en la selva nublada de La Mucuy, sin embargo se midió 377mm para 1997, cuando se realizaron las medidas para este trabajo (Estación Meteorológica del Campo Truchícola La Mucuy). A pesar de los altos valores de precipitación durante el mes de estudio, los días de las medidas fueron secos, con 0,0 y 7,4mm el 26 y el 28 de febrero respectivamente. Sin embargo, los resultados de la Tabla I muestran una importante nubosidad para el día 26, durante el cual no llovió. Exceptuando los valores de 10 y 25% obtenidos en las primeras medidas del día, a las 11:12 en 3NE y a las 11:25 en 2NE, la nubosidad promedio fue de 83%, con intervalo de 50-100% y moda de 100% (Tabla I). En todos los puntos excepto en 4NE el sol estuvo tapado por nubes.

Variables del rodal

La heterogeneidad estructural de la selva depende en buena

TABLA II

ESTRUCTURA DEL RODAL EN CADA CUADRADO DE LA CUADRÍCULA

Punto	1NO	2NO	2N	1NE	2NE
Dp	1563	1094	2031	1094	938
Da	1875	1250	1250	1094	156
AB	58	63	37	28	6
Punto	4NO	3NO	4N	4NE	3NE
Dp	1563	2031	1094	938	781
Da	938	938	781	938	469
AB	33	44	31	38	7
Punto	100	80	6C	4E	2E
Dp	1406	2188	1406	938	469
Da	938	625	1094	781	1250
AB	43	14	56	345	177
Punto	1SO	2SO	8S	1SE	2SE
Dp	1406	469	1406	1406	1250
Da	1250	469	781	1250	938
AB	28	15	40	60	27
Punto	4SO	3SO	10S	4SE	3SE
Dp	156	313	1563	625	625
Da	2031	625	625	1719	469
AB	115	27	48	56	130

Dp: densidad de árboles (ha⁻¹) para DAP ≤10cm, Da: densidad de árboles (ha⁻¹) para DAP >10cm, AB: área basal (m²·ha⁻¹) para DAP >10cm. Los puntos resaltados son aquellos donde se midió el espectro en un perfil vertical.

medida de la distribución espacial de los árboles y del tamaño de los mismos. La Figura 1 muestra la disposición de los árboles en la cuadrícula estudiada, la cual sugiere una distribución espacialmente agrupada de los individuos en ambas categorías diamétricas. Realizando una prueba de χ^2 para el número de árboles en los cuadrados de la cuadrícula, se obtuvo $p=1,1 \times 10^{-4}$ para los árboles con DAP >10cm, $p=5,1 \times 10^{-9}$ para los árboles con DAP entre 2,5 y 10cm, y $p=1,1 \times 10^{-4}$ para todos los árboles, lo cual demuestra agrupamiento espacial.

El análisis de la distribución acumulada de la distancia al vecino más cercano (\hat{G}) también mostró que los árboles tomados como un conjunto están agrupados, así como para las dos categorías de tamaño consideradas (DAP entre 2,5 y 10cm y DAP >10cm). En la Figura 3 se muestra, además de la métrica observada a partir de los datos, la curva correspondiente a una distribución acumulada con patrón espacial uniforme. Se puede observar que la distribución observada alcanza valores que exceden a la regular a partir de 1m para los árboles pequeños y de 2m para los árboles grandes. La distribución observada alcanza valores acumulados de 0,5 (la mitad del total) para 1,5-2,0m de distancia y cercanos a 1,0 (casi el total) para 4,0m de distancia. Esto evidencia patrones agrupados para ambas categorías de DAP.

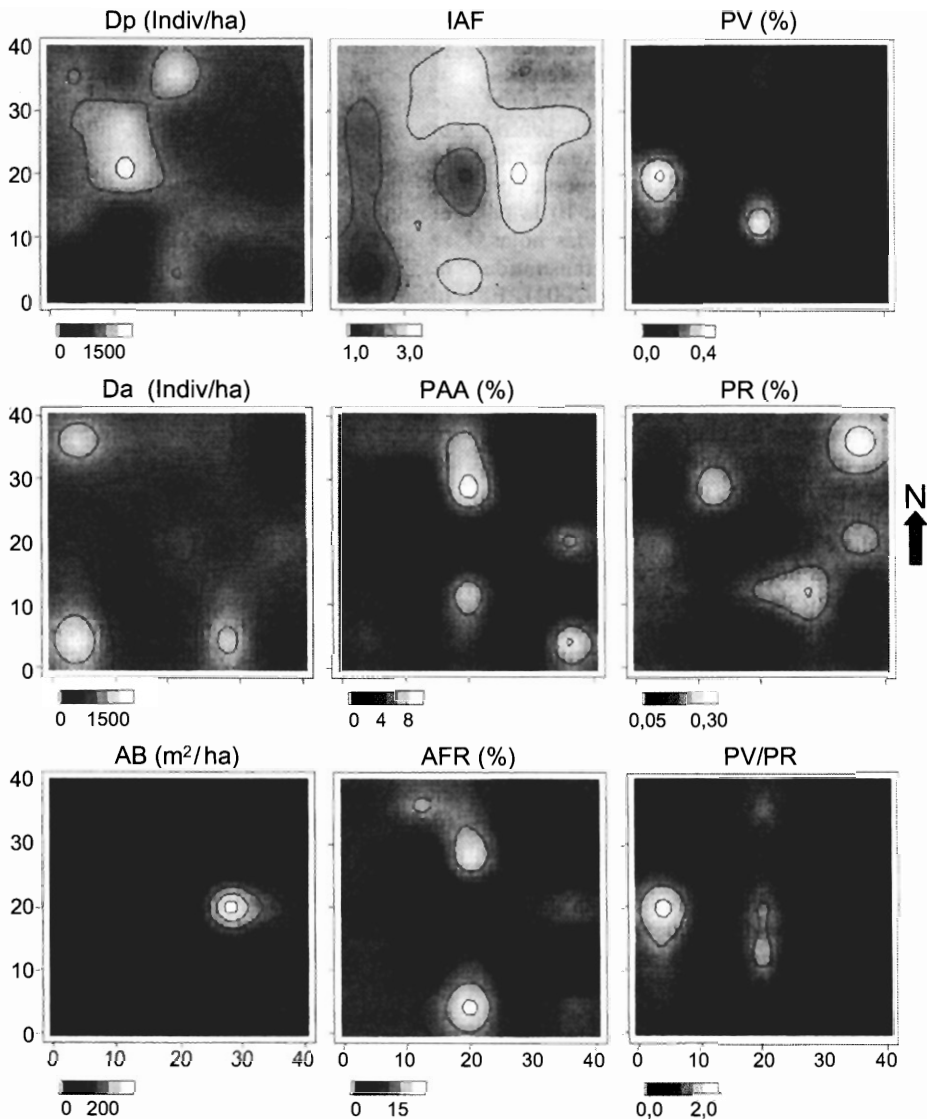


Figura 4. Variación espacial de las variables del rodal, del dosel y del espectro. La tonalidad de gris indica la magnitud de la variable, siendo el blanco el valor máximo.

Los resultados de densidad (Dp y Da) para ambas categorías de DAP y de área basal (AB) para la categoría de DAP >10cm, (Tabla II) muestran gran variación de la densidad y de AB entre puntos de la parcela. Esta variación no sigue patrones espaciales, ya que se obtuvieron valores bajos de covarianza a todas las distancias. Dp y Da varían espacialmente en forma diferente entre ellas, excepto para SO, donde las densidades muestran una relación inversa (Figura 4). Se obtuvo un intervalo similar de variación de la densidad de árboles de las dos categorías consideradas (Figura 5 y Tabla V). Aunque para cada punto las dos densidades presentan variación entre sí, en total ambas densidades son similares, indicando que la mediana es cercana al valor DAP=10cm. Ambas densidades presentan medias semejantes, en el orden de 1000 ind·ha⁻¹ (Tabla V) siendo la densidad

de árboles pequeños superior a la de los árboles con DAP >10cm. Las distribuciones de las densidades se muestran sesgadas en forma diferente (Figura 5).

El total de densidad de árboles con DAP >10cm obtenido aquí es mayor que lo observado en otras localidades de la selva nublada andina. Por ejemplo, es mayor que el promedio de 580 ind·ha⁻¹ para varias parcelas en la zona de La Mucuy comprendidas entre 2400 y 2700m de altitud, y mayor que el promedio de 742 ind·ha⁻¹ reportado en parcelas de La Carbonera entre 2310 y 2450m de altitud (Veillon, 1985).

El valor de AB para los árboles con DAP >10cm presenta un promedio cercano a 60m²·ha⁻¹ (Tabla V) con un máximo de 345m²·ha⁻¹, muy superior a los demás valores en la parcela (Tabla II y Figura 4) debido a la presencia de un árbol muy grande (DAP=141cm) en el

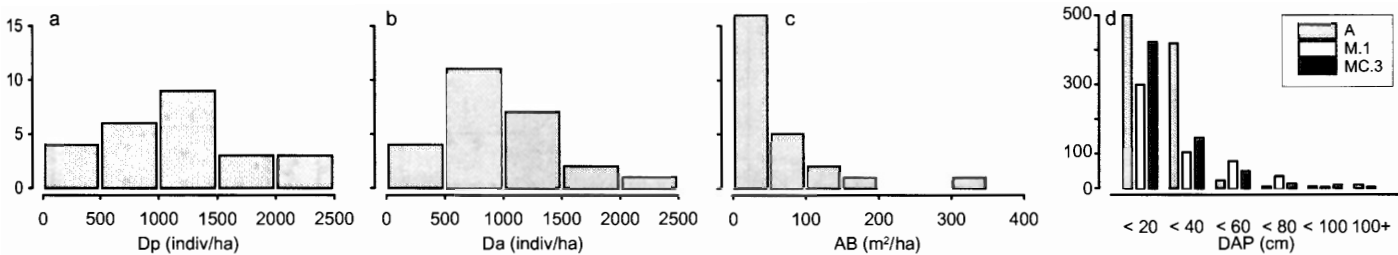


Figura 5. Histogramas de las variables Dp (a), Da (b) y AB (c) del rodal. d: distribución de árboles por categoría de diámetro (DAP) para árboles con DAP > 10cm, comparando la obtenida aquí (A) con valores de las parcelas M1 de la Mucuy y MC3 de La Carbonera (Veillon, 1985).

punto 4E. El valor mayor de AB que le sigue al máximo de 345 es $177\text{m}^2\cdot\text{ha}^{-1}$ y la distribución está concentrada en valores bajos; casi el 60% de los cuadrados tienen área basal inferior a la media (Figura 5). Sin contar el valor extremo de $345\text{m}^2\cdot\text{ha}^{-1}$, el promedio es de $49\text{m}^2\cdot\text{ha}^{-1}$. Estos resultados están en la parte superior del intervalo $23\text{-}58\text{m}^2\cdot\text{ha}^{-1}$ observado en parcelas en la zona de La Mucuy y por encima de los valores $32\text{-}44\text{m}^2\cdot\text{ha}^{-1}$ reportados en parcelas de La Carbonera (Veillon, 1985).

TABLA III
VARIABLES ESTRUCTURALES DEL DOSEL EN LOS CUADRADOS DE LA CUADRÍCULA

Punto	1NO	2NO	2N	1NE	2NE
IAF	2,12	2,56	2,94	1,99	2,01
PAA	5,35	5,32	7,04	0,62	2,55
AFR	8,01	16,52	13,17	3,23	7,21
Punto	4NO	3NO	4N	4NE	3NE
IAF	1,78	2,64	2,53	2,78	2,78
PAA	2	0,66	9,46	1,68	1,34
AFR	10,11	1,44	21,19	3,92	3,52
Punto	100	80	6C	4E	2E
IAF	1,85	2,22	1,35	3,21	2,07
PAA	1,98	0,53	0,09	2,52	6,59
AFR	6,9	4,18	0,39	9,17	13,82
Punto	1SO	2SO	8S	1SE	2SE
IAF	1,84	2,53	2,09	2,62	2,43
PAA	3,78	1,34	7,68	0,74	1,32
AFR	10,39	3,56	10,12	3,15	2,05
Punto	4SO	3SO	10S	4SE	3SE
IAF	0,98	2,38	2,69	2,15	2,28
PAA	4,57	2,8	4,87	0,43	8,51
AFR	10,25	10,12	22,7	4,38	12,7

IAF: índice de área foliar, PAA: porcentaje de área abierta del dosel, AFR: porcentaje del área de hojas reflectoras. El IAF fue medido sobre el punto a 1m sobre el suelo. Los puntos resaltados son aquellos donde se midió el espectro en un perfil vertical.

La distribución en categorías de DAP > 10cm (Figura 5) muestra una concentración en valores bajos, especialmente por debajo de 40cm, con un patrón decreciente hasta alcanzar pocos individuos en las categorías superiores,

los cuales son de gran tamaño. Las densidades en la categoría de DAP entre 20 y 40cm son 3-4 veces mayores que en los datos reportados por Veillon (1985) para La Mucuy y La Carbonera (Figura 5d). Esto indica que el rodal estudiado tiene una abundancia de árboles medianos mayor que la observada en otras localidades de la selva nublada andina.

Variables del dosel

Valores bajos de índice de área foliar (IAF), de porcentajes de área abierta del dosel (PAA) y de hojas reflectoras (AFR) caracterizan la cobertura del dosel en cada cuadrado de 8×8 m (Tabla III). Estos valores son muy variables de punto a punto, y ninguna de estas tres variables muestra patrones espaciales ya que la covarianza resultó baja a todas las distancias. Una visión típica de la cobertura del dosel que genera estos valores de IAF, PAA y AFR puede apreciarse en los cuatro ejemplos de la Figura 2.

Como se aprecia en la Tabla III, Figura 4 y Tabla V, el IAF resultó poco variable y reveló ser menos alto que lo esperado en una selva con varios niveles de árboles. El promedio de IAF es 2,27 (Tabla V) y la distribución se muestra ligeramente sesgada a la derecha (Figura 6). Los resultados muestran valor promedio bajo de PAA (3,35%) lo cual está en el intervalo de 0 a 5% propuesto por Endler (1993) como condiciones en las cuales la vegetación tiene un efecto importante en la composición del espectro lumínico del sotobosque. Cerca de la mitad de los cuadrados tienen un valor inferior o igual a 2% (Figura 6). El AFR (promedio de 8,49, Tabla V) resultó mayor que el PAA. La desviación estándar mostrada por los valores tanto de PAA como de AFR (Tabla V) indica más alta variación espacial para esas variables. El mapa de PAA se corresponde al de AFR, como se aprecia en la Figura 4, indicando que estas variables están relacionadas tal como se corrobora en el gráfico de AFR versus PAA de la Figura 6. En este gráfico se puede ver que el AFR se incrementa

proporcionalmente con el PAA hasta que PAA tiene un valor de aproximadamente 3%. Esto ocurre con pendiente de 3,02 ($r^2=0,70$, $p=0,89 \times 10^{-5}$). De allí en adelante para valores superiores de PAA el AFR no se incrementa proporcionalmente (pendiente muy baja de 0,66), aumenta su variabilidad y además se descorrelaciona del PAA ($r^2=0,06$, $p=0,49$).

Los valores de PAA se mantienen en un porcentaje muy bajo en relación con el dosel como conjunto y por lo mismo es de esperarse que el

TABLA IV
VALORES DE LAS VARIABLES ESPECTRALES SELECCIONADAS

Punto	1NO	2NO	2N	1NE	2NE
PV	0,02	-	0,24	-	0,05
PR	0,13	-	0,16	-	0,3
PV/PR	0,12	-	1,48	-	0,18
INT	0,18	-	1,3	-	0,39
Punto	4NO	3NO	4N	4NE	3NE
PV	0,06	0,08	0,16	0,05	-
PR	0,07	0,25	0,14	0,19	-
PV/PR	0,75	0,32	1,15	0,24	-
INT	0,35	0,51	0,84	0,33	-
Punto	100	80	6C	4E	2E
PV	0,44	0,06	0,18	-	0,2
PR	0,19	0,07	0,11	-	0,23
PV/PR	2,3	0,76	1,61	-	0,9
INT	1,82	0,27	0,72	-	1,02
Punto	1SO	2SO	8S	1SE	2SE
PV	0,25	0,04	0,39	0,02	0,02
PR	0,17	0,14	0,22	0,26	0,11
PV/PR	1,48	0,31	1,77	0,1	0,21
INT	1,08	0,3	1,63	0,59	0,31
Punto	4SO	3SO	10S	4SE	3SE
PV	0,13	0,04	0,06	0,11	0,02
PR	0,13	0,08	0,06	0,17	0,11
PV/PR	1,05	0,46	0,9	0,61	0,18
INT	0,55	0,2	0,27	0,51	0,3

PV: pico en el verde (%), PR: pico en el rojo lejano (%), INT: integral. En algunos puntos (2NO, 1NE, 3NE, 4E) las mediciones resultaron anómalas. Los puntos resaltados son aquellos donde se midió el espectro en un perfil vertical.

componente de la luz en el sotobosque que es dependiente de la transmisión y reflexión del follaje sea alto (Endler

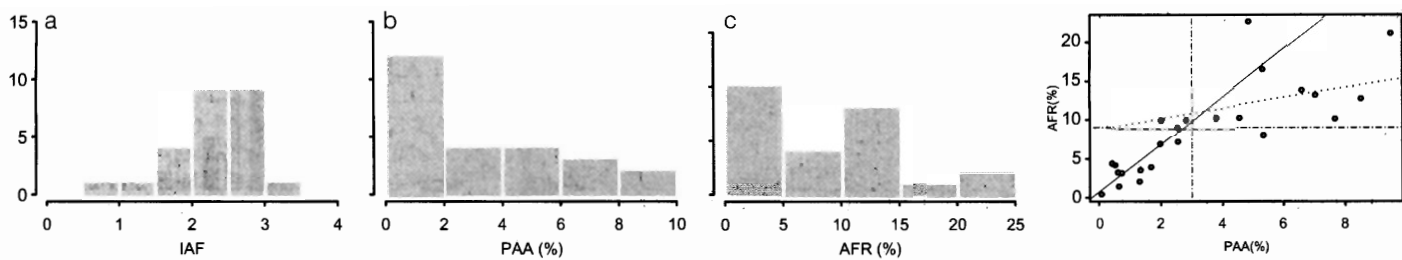


Figura 6. Histogramas de las variables IAF (a), PAA (b) y AFR (c) del dosel. d: relación entre PAA y AFR. Las líneas de trazos delimitan el cuadrante con $PAA \leq 3$ y $AFR \leq 9$; la línea sólida (pendiente ~ 3) corresponde a la regresión con valores de $PAA \leq 3$; la línea punteada (pendiente $\sim 0,6$) corresponde a la regresión con valores de $PAA > 3$.

1993). Para los puntos con PAA bajo, las variables IAF, PAA y AFR mostraron valores consistentes con un estudio anterior para datos referidos a los dos ejes centrales de la cuadrícula de estudio (Acevedo *et al.* 2001).

Variables espectrales: variación horizontal

El análisis de los espectros de la transmitancia en un plano hori-

TABLA V
RESUMEN DE
LAS VARIABLES ESTRUCTURALES
DEL RODAL Y DEL DOSEL Y
DE LAS VARIABLES ESPECTRALES
EN LA CUADRÍCULA*

Variable	Mínimo	Máximo	Promedio	Desviación estándar
Dp (ind·ha ⁻¹)	156,25	2187,50	1150,00	537,27
Da (ind·ha ⁻¹)	156,25	2031,25	981,25	447,70
AB (m ² ·ha ⁻¹)	6,09	345,23	61,01	70,93
IAF	0,98	3,21	2,27	0,50
PAA (%)	0,09	9,46	3,35	2,80
AFR (%)	0,39	22,70	8,49	5,89
PV (%)	0,02	0,44	0,12	0,12
PR (%)	0,06	0,30	0,16	0,07
PV/PR	0,10	2,30	0,80	0,63
INT	0,18	1,82	0,64	0,47

* Valores de 25 cuadros de 8x8m.

zontal a 1 m del suelo permite visualizar la heterogeneidad espacial de la calidad de luz en los niveles bajos del sotobosque. La Figura 7 es un resumen donde se muestra una importante variabilidad espectral con espectros típicos de zonas sombreadas, como el del punto 3SE, y algunos de zonas con menos sombra, como el del punto 100. En general los espectros de sombra muestran altos valores en el rojo lejano y atenuación en el resto del intervalo de luz visible (Endler, 1993).

Los resultados de picos en el verde y rojo lejano (PV y PR), su cociente (PV/PR) y la integral (INT) para

los puntos analizados aquí se listan en la Tabla IV. Se observa que la mayoría de los puntos tienen el pico en el verde (PV) atenuado con respecto al pico en el rojo lejano (PR) lo que indica condiciones de sombra. Se nota aquí, y en la Figura 4, que en los puntos muy sombreados como el 3SE el cociente entre picos (PV/PR) es muy bajo (0,18) mientras que para los puntos menos sombreados como el 100 este cociente es relativamente alto (2,30). Espacialmente, no se detectan patrones de correlación entre los puntos de la cuadrícula ya que los valores de covarianza son bajos para todas las distancias.

Aunque los intervalos y promedios (0,12 y 0,16) de PV y PR son parecidos, la variabilidad del PR es casi el doble (Tabla V). La distribución de PV indica muchos puntos con valor bajo, mientras que la del PR muestra una distribución más simétrica alrededor de la media. Las distribuciones del cociente y la integral siguen el mismo patrón del PV, indicando que PV controla la variabilidad en calidad y cantidad. Este patrón indica que muchos puntos están en sombra. Dos tercios de los puntos tienen un valor del cociente inferior a 1,0 y todos ellos tienen un correspondiente valor de INT inferior a 1,0.

En la Tabla IV se aprecia que los puntos con valores altos de la integral se corresponden con altos valores del PV y de los cocientes PV/PR. Así mismo, el mapa del PV/PR parece relacionarse al del PV (Figura 4). Se obtuvo que el pico PV y la integral están fuertemente correlacionados, con $r^2=0,94$ y $p=2,8 \cdot 10^{-13}$. A su vez, la regresión entre la integral y el cociente es relativamente alta, con $r^2=0,72$ y $p=10^{-6}$, así como entre PV y el cociente con $r^2=0,85$ y $p=2,9 \cdot 10^{-9}$. Por el contrario, el pico en el rojo lejano PR no muestra relación directa con la integral ni el cociente, con $r^2=0,14$ y $p=0,08$ y $r^2=0,002$ y $p=0,85$ respectivamente. Esto significa que ambos indicadores tanto de calidad (el cociente PV/PR) como de cantidad (la integral INT) dependen en buena medida del pico en el verde (PV).

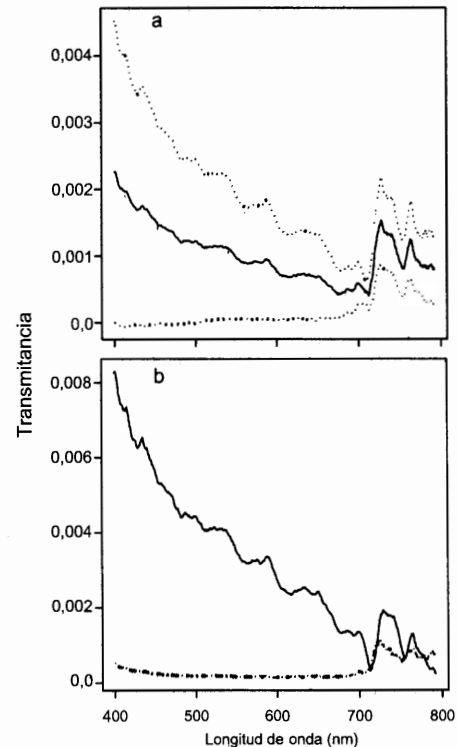


Figura 7. Transmitancia del dosel en la banda de 400 a 800nm, a 1m del suelo. a: espectro promedio e intervalo de variación ($n=21$); media (línea continua) \pm desviación estándar (líneas punteadas). b: ejemplos de espectros en el punto 3SE (línea punteada) correspondiente a ambiente muy sombreado o bajo PV/PR, y en el punto 100 (línea continua) correspondiente a ambiente de menos sombra o alto PV/PR.

Relaciones entre variables del rodal, del dosel y del espectro

Se analizó el conjunto combinado de datos de diez variables: las tres variables del rodal (Dp, Da, AB), las tres de dosel (IAF, PAA, AFR) y las cuatro espectrales (PV, PR, PV/PR, INT). Por medio de componentes principales se encontró que se requieren cinco componentes para explicar 90% de la varianza entre las diez variables. El primer componente principal está cargado más fuerte-

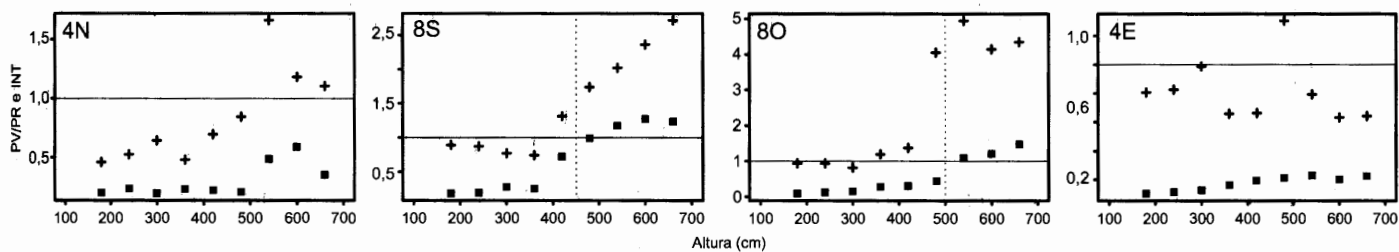


Figura 8. Variación vertical del cociente PV/PR (■) y de la integral (+) de los espectros de la transmitancia del dosel en la banda de 400 a 800nm, en los puntos 4N, 8S, 8O y 4E. La línea continua indica un cociente =1; la línea vertical punteada en 8S y 8O ilustra la altura aproximada a partir de la cual el cociente excede 1,0 indicando un cambio de capa de dosel.

mente por las variables espectrales y del dosel; el segundo componente por las variables del rodal y del dosel; el tercero por las variables de dosel. Esto sugiere que combinaciones lineales por grupos de variables pueden explicar la variabilidad del conjunto.

Por correlación canónica se analizaron todas las posibles relaciones entre combinaciones lineales de los tres

Los coeficientes de las primeras variables canónicas del rodal y del espectro indican que al menos dos variables de cada conjunto (Da, AB y PV, PV/PR) son importantes para establecer esta relación. Sin embargo, para las primeras variables canónicas del dosel y del espectro, los coeficientes de la combinación lineal de las variables del dosel muestran que el correspondiente a

tro puntos tienen densidad similar de árboles con DAP >10cm, sin embargo las variaciones en la densidad de individuos pequeños y en el área basal son importantes. IAF es poco variable pero PAA y AFR son bastante variables en estos cuatro puntos.

Las medidas espectrales en un gradiente vertical de nueve puntos desde 1,80 a 6,60m del suelo dentro del

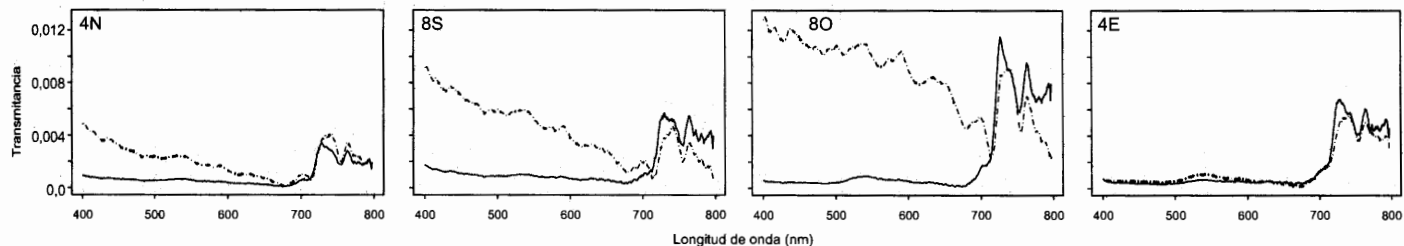


Figura 9. Ejemplos de los espectros a dos alturas (— 180cm; ···· 600cm) dentro del sotobosque, en los cuatro puntos indicados.

conjuntos de variables del rodal, del dosel y del espectro pero no se encontraron relaciones significativas entre dichos conjuntos. Sin embargo, tal como hemos indicado en un trabajo anterior (Acevedo *et al.*, 2001) las características espectrales deben mostrar la influencia de las características del dosel para ambientes muy sombreados (PAA bajo).

Por ello se decidió tomar un subconjunto de puntos de la cuadrícula muy sombreados, seleccionando aquellos con $PAA \leq 2\%$. Se escogió este valor ya que por debajo del mismo, el PAA mostró diferencias en su comportamiento con respecto a AFR (Figura 6) y con respecto a PV/PR. En particular, casi todos los puntos con $PAA \leq 2\%$ tienen un cociente $PV/PR \leq 1$. Se repitió el análisis de correlación canónica con este subconjunto de puntos y se encontró que existe relación entre una combinación lineal de las variables espectrales y una combinación lineal de las del rodal (máximo $r^2=0,92$) así como entre una combinación lineal de las variables espectrales y una combinación lineal de las de dosel (máximo $r^2=0,88$).

IAF (-2,11) es muy superior en magnitud al de las otras dos variables (-0,15; 0,13). Los coeficientes de la combinación lineal de las variables del espectro muestran que los correspondientes a PV y PV/PR (-1,98; 2,41) son mayores en magnitud que los de las otras dos variables (-0,04; 0,32). Al indagar con más detalle en una posible relación entre PV/PR y IAF empleando regresión se encontró que están inversamente relacionadas, es decir PV/PR disminuye significativamente con el incremento de IAF ($r^2=0,61$, $p=0,007$).

Variables espectrales: gradiente vertical

Lo discutido con respecto a las variables del rodal y del dosel corresponde a las condiciones generales de la parcela; sin embargo, es importante destacar las condiciones específicas del rodal y del dosel en los cuatro puntos donde se realizaron las mediciones de los perfiles verticales de transmitancia (celdas resaltadas en las Tablas II, III y IV, correspondientes a los cuatro puntos de la Figura 2), ya que ayudarán a interpretar los resultados. Se nota que todos los cua-

sotobosque nos permite analizar una tercera dimensión con relación al análisis del plano horizontal tratado en las secciones anteriores. Al igual que en el análisis horizontal, combinando los espectros para todos los puntos de medición ($9 \times 4 = 36$), PV resultó fuertemente relacionado ($r^2=0,98$; $p \sim 0$) con INT, y en menor grado ($r^2=0,70$; $p=1,65 \cdot 10^{-10}$) con PV/PR. La regresión entre PV/PR e INT resultó en $r^2=0,63$; $p=8,3 \cdot 10^{-9}$. Así, el indicador de cantidad de luz depende de PV pero el de calidad de luz requiere de la información contenida en PR. La Figura 8 muestra las variaciones de los indicadores de calidad y cantidad a medida que varía la altura.

El comportamiento de estas variables, el cociente PV/PR y la integral INT, indica que la estructura vertical es heterogénea (Figura 8). Se detecta un techo entre 4 y 5m de altura en los puntos 4N, 8S y 8O, aunque no igualmente pronunciado en todos los casos. Las características espectrales de la luz por debajo y por encima de ese techo pueden observarse en los ejemplos de la Figura 9, donde se aprecia un aumento para todo el inter-

valo de luz visible en el entorno de 700nm de los espectros a 6m de altura con respecto a los medidos a 1,8m.

Los resultados en los puntos 8S y 8O indican dos condiciones lumínicas muy diferentes por debajo y por encima del mencionado techo (Figuras 8 y 9). Por debajo del techo los valores del cociente fluctúan alrededor de 0,2 y 0,3 y los de la integral son menores que 1,0, pero al sobrepasar el techo se entra en una zona en la cual tanto la calidad como la cantidad de luz es diferente, mostrando valores de aproximadamente el doble y el triple tanto del cociente como de la integral. En el punto 4N se nota un efecto similar pero de menor intensidad, ya que el cociente se mantiene por debajo de 1,0 (Figuras 8 y 9).

En los puntos 8S y 8O ese techo es una discontinuidad en la estructura vertical del sotobosque tal que la calidad y cantidad de luz cambian su comportamiento. Ese cambio no siempre es brusco, como se evidencia en el punto 8S donde el paso de una condición lumínica a otra es gradual.

El aumento en la integral a medida que se sube en altura es debido a un aumento en la curva del espectro para todas las longitudes de onda menores de un valor en el entorno de 700nm. Ese aumento no es proporcional a todas las longitudes de onda sino que incrementa en pendiente desde cerca de los 700nm hasta menos de 400nm (Figura 9). Así, al subir verticalmente en el sotobosque ocurren cambios importantes en la calidad de luz que se reflejan claramente en la relación PV/PR ya que PR sufre pocos cambios mientras PV incrementa.

Los resultados en el punto 4E, sin cambios notables dentro del intervalo vertical medido, sugieren una situación de gran sombreado que permanece hasta por lo menos 6,6m. Como se aprecia en las Tablas II y III, y en la Figura 4, en este punto AB e IAF son muy altos (345 y 3,21 respectivamente) debido a la presencia de un árbol de gran diámetro (141cm). Aunque la altura de los árboles no fue medida para este trabajo, es de suponer que a este mayor diámetro se corresponda una altura mayor, lo cual explicaría las condiciones de sombra a alturas mayores para este punto de la cuadrícula.

Conclusiones

Comprender las condiciones del sotobosque de la selva es importante porque allí ocurren la germinación y desarrollo de las primeras etapas de la vida de las especies que conforman

el dosel, así como de todas las especies enraizadas en el suelo de la selva. El sotobosque de la selva tiene un microclima y suelo altamente modificados por el conjunto de la vegetación. Además de las condiciones alteradas de temperatura y humedad del suelo, se modifican las características de radiación solar tanto en cantidad como en calidad.

El estudio se condujo en condiciones de alta nubosidad representativas de la selva nublada. En casi todos los puntos el sol estuvo tapado por nubes durante la medición de espectro de radiación. El rodal estudiado está compuesto por árboles en densidades espacialmente heterogéneas, mostrando agrupamiento de los individuos. Esta distribución agrupada genera variaciones en la estructura vertical y horizontal del dosel, y en consecuencia tiene repercusiones en la variabilidad lumínica del sotobosque. Esta alta heterogeneidad de dosel y condiciones lumínicas ha sido documentada en selvas nubladas de la Cordillera de la Costa en Venezuela (Huber, 1978).

La densidad de árboles muestra un patrón decreciente con diámetro hasta alcanzar muy pocos individuos en las categorías superiores. La densidad de árboles mayores de 10cm (especialmente en las categorías medianas entre 30 y 40cm) resultó superior a las reportadas en otras localidades de la selva nublada andina, incluyendo la zona de la Mucuy. Sin embargo el área basal total resultó similar a la medida en estos otros sitios de la selva nublada andina. La distribución horizontal de cada una de las variables de rodal, dosel y espectro muestra una correlación espacial baja, indicando la ausencia de patrones espaciales en forma horizontal para la resolución estudiada aquí (8x8m). Así pues, todas estas variables muestran distribución horizontal aleatoria.

El índice de área foliar (IAF) resultó poco variable y reveló ser menos alto que lo esperado en una selva con varios niveles de árboles, probablemente debido a la metodología utilizada. Espacialmente, IAF muestra máximos donde el área basal es alta. En general el porcentaje de área abierta (PAA) es bajo y en el intervalo de 0 a 5% propuesto por Endler (1993) como condiciones en las cuales la vegetación tiene un efecto importante en la composición del espectro lumínico del sotobosque. Horizontalmente el porcentaje de área de hojas reflectoras se relaciona con el PAA, especialmente para los cuadrados con valores PAA inferiores al 3%.

La heterogeneidad del sotobosque de la selva nublada andina estudiada se manifiesta también en las formas de los espectros de la transmitancia.

En muchos puntos del plano horizontal se observan espectros típicos de zonas sombreadas, con valores altos en el rojo lejano y atenuación en el resto del intervalo de luz visible (Acevedo *et al.*, 2001; Endler, 1993). En los puntos muy sombreados el cociente entre picos en el verde y rojo lejano (PV/PR) es muy bajo, mientras que para los puntos menos sombreados este cociente es relativamente alto. Dos tercios de los puntos tienen un valor de PV/PR inferior a 1,0. Ambos indicadores, tanto de calidad (PV/PR) como de cantidad (INT), dependen en buena medida de PV.

La relación entre las variables estructurales del dosel y el espectro de la luz del sotobosque de esta selva nublada fue estudiada en un trabajo anterior (Acevedo *et al.*, 2001) a lo largo de los dos ejes centrales de la cuadrícula de estudio. En ese trabajo se incluyó un análisis de fragmentación de las aberturas del dosel, encontrándose que la distribución de tamaño de aberturas se relaciona con el espectro de la luz en el sotobosque.

En el presente estudio, casi la mitad de los puntos de la cuadrícula, tuvieron valores bajos ($\leq 2\%$) de PAA y para ellos se espera que el componente de la luz dependiente de la transmisión y reflexión del follaje sea alto (Endler, 1993). En efecto, para los puntos de PAA bajo existe una relación entre una combinación lineal de las variables espectrales y una de las del rodal, así como entre una combinación lineal de las variables espectrales y una de las de dosel. En particular, se encontró que el indicador de calidad de luz (PV/PR) se puede explicar mediante el índice de área foliar. De acuerdo con Acevedo *et al.* (2001) es de esperarse que, para los cuadrados con valores bajos de PAA, exista también una relación entre las variables espectrales y la distribución de tamaño de las aberturas del dosel. Este aspecto no fue un objetivo del presente estudio y por lo tanto no se incluyó el análisis de fragmentación de aberturas.

El análisis del gradiente vertical del espectro en los primeros 6,6m reveló que la estructura vertical del sotobosque es heterogénea. Se evidencia un cambio importante entre 4 y 5m que indica la ocurrencia de un estrato de dosel más denso hasta esa altura, probablemente generado por árboles pequeños. El alto número de árboles pequeños en la parcela sugeriría que la ocurrencia de un techo separando dos ambientes lumínicos es lo más común en esa selva. En efecto, las características lumínicas por encima y por debajo de ese dosel de sotobosque son muy diferentes, indicando que el mismo ocasiona un fuerte impacto sobre la

luz, la cual ya había sido modificada por la vegetación que está por encima.

Los resultados de este trabajo pueden ayudar a conocer cómo la variación de la estructura del dosel incide sobre la calidad o características espectrales de la luz recibida en el sotobosque, con posibles implicaciones para la regeneración y crecimiento de árboles en el sotobosque. Este conocimiento ayuda a orientar los métodos de intervención silvicultural de los bosques con propósitos de manejo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a INPARQUES por el acceso y apoyo en el establecimiento de parcelas de medición en el Parque Nacional Sierra Nevada; a Johnny Márquez, Eulogio Chacón y Carlos García, ICAE, Universidad de Los Andes (ULA), por su ayuda en el trabajo de campo; al LIC-ULA por apoyo con el instrumental de campo; a Pascual Soriano, ULA, por comentarios y ayuda en el desarrollo del artículo; a Bruce Hunter, IAS, University of North Texas (UNT), por su asistencia en el desarrollo de métodos de análisis de las fotografías hemisféricas. Agradecen al Campo Truchícola La Mucuy del FONAIAP-Mérida, en particular a Sara Sofía e Hilda Bastardo, por los datos de precipitación. Este trabajo recibió financiamiento parcial de NSF-DBI-9615936 con suplemento de Programas Internacionales de NSF, de Charn

Uswachoke International Development Fund-UNT, de Office of The Vice-Provost for Research-UNT, y del Programa de Intercambio Científico CDCHT-ULA.

REFERENCIAS

- Acevedo MF, Monteleone S, Ataroff M, Estrada C (2001) Aberturas del dosel y espectro de la luz en el sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela. *Ciencia* 9: 165-183.
- Ataroff M (2003) Selvas y bosques de montaña. En Aguilera M, Azócar A, González-Jiménez E (Eds.) *Biodiversidad en Venezuela*. Vol. II. Fundación Polar-FONACIT. Caracas, Venezuela. pp. 762-811.
- Endler JA (1993) The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs* 63: 1-27.
- Evans GC (1966) Study of woodland light climates. En Bainbridge R, Evans GC, Rackham O (Eds.) *Light as an Ecological Factor*. John Wiley and Sons. New York, EEUU. pp. 53-76.
- Forget PM (1992a) Regeneration ecology of *Eperua grandiflora* (Caesalpinaceae), a large-seeded tree in French Guiana. *Biotropica* 24: 146-156.
- Forget PM (1992b) Seed removal and seed fate in *Gustavia superba* (Lecythydaceae). *Biotropica* 24: 408-414.
- Foster SA, Janson CH (1985) The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66: 773-780.
- Grant RH (1997) Partitioning of biologically active radiation in plant canopies. *Int. J. Biometeorol.* 40: 26-40.
- Hammond DS, Brown VK (1995) Seed size of woody plants in relation to disturbance, dis-

persal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology* 76: 2544-2561.

- Huber O (1978) Light Compensation Point of Vascular Plants of a Tropical Cloud Forest and an Ecological Interpretation. *Photosynthetica* 12: 382-390.
- Lamprecht H (1954) *Estudios silviculturales en los bosques del valle de La Mucuy, cerca de Mérida*. Facultad de Ingeniería Forestal. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 130 pp.
- Lee DW (1987) The spectral distribution of radiation in two neotropical rainforests. *Biotropica* 19: 161-166.
- Lee DW, Baskaran K, Mansor M, Mohamad H, Yap SK (1996) Irradiance and spectral quality affect Asian tropical rain forest tree seedling development. *Ecology* 77: 568-580.
- Loiselle BA, Ribbens E, Vargas O (1996) Spatial and temporal variation of seed rain in a tropical lowland wet forest. *Biotropica* 28: 82-95.
- Russell G, Marshall B, Jarvis PG (1989) *Plant canopies: Their growth, form and function*. Cambridge University Press. New York, EEUU. 192 pp.
- Smith H (1982) Light quality, photoperception, and plant strategy. En Briggs WR, Green PB, Jones RL (Eds.) *Annual review of plant physiology*. Vol. 33. Annual Reviews. Palo Alto, California, EEUU. pp. 481-518.
- Veillon JP (1985) El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. *Revista Forestal Venezolana* 29: 1-122.
- Young JE (1975) Effects of the spectral composition of light sources on the growth of a higher plant. En Evans GC, Bainbridge R, Rackham O (Eds.) *Light as an Ecological Factor: II*. Blackwell. Londres, Inglaterra. pp 135-160.

SUBSCRIPTION RATES FOR 2003

Individual	US\$	75.00
Institutional		
Latin America & Caribe	US\$	100.00
USA & Canada	US\$	120.00
Europe	US\$	130.00
Africa & Asia	US\$	150.00

www.interciencia.org