



UNIVERSIDAD DE LOS ANDES

FACULTAD DE CIENCIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

GRUPO ECOLOGIA VEGETAL

EDIFICIO A-NUCLEO LA HECHICERA

TELÉFONOS 526244-527244 - EXT. 354-514-EXT. 95

5101 MERIDA - VENEZUELA

INFORME DEL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES, PARA CONSIDERAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO DE LA BACHILLER:

TERESA SCHWARZKOPF K.

EN MERIDA LOS NUEVE DIAS DEL MES DE JULIO DE MIL NOVECIENTOS OCHENTA Y CINCO. SE REUNIERON LOS PROFESORES: JUAN SILVA, MICHELE ATAROFF Y MARIO FARIÑAS, DEL DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ASIGNADOS AL GRUPO DE ECOLOGIA VEGETAL. QUIENES FORMAN EL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE LA FACULTAD PARA REVISAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO QUE SOBRE EL TEMA:

"PATRONES DE DISTRIBUCION EN PLANTAS DEL SOTOBOSQUE DE UNA SELVA NUBLADA".

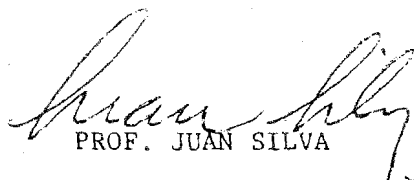
PRESENTO LA Br. TERESA SCHWARZKOPF K, PARA OPTAR AL TITULO DE

LICENCIADA EN BIOLOGIA

EN LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES, ACTA SEGUIDA SE PROCEDIO A OIR LA EXPOSICION QUE SOBRE EL TEMA ARRIBA MENCIONADO HIZO LA Br. TERESA SCHWARZKOPF K, DESPUES DEL CORRESPONDIENTE INTERROGATORIO, EL JURADO PROCEDIO A DELIBERAR SOBRE LA CALIFICACION DEL TRABAJO SOMETIDO A SU CONSIDERACION.

FINALMENTE EL JURADO LO DECLARO APROBADO Y RECOMENDADO PARA SU PUBLICACION CON UNA CALIFICACION DE 19 PUNTOS (DIECINUEVE PUNTOS).-

EN FE DE LO CUAL FIRMAN:


PROF. JUAN SILVA


PROF. MICHELE ATAROFF


PROF. MARIO FARIÑAS

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
Facultad de Ciencias
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PATRONES DE DISTRIBUCION EN PLANTAS
DEL SOTOBOSQUE DE UNA SELVA NUBLADA

Trabajo Especial de Grado presentado por:

Teresa Schwarzkopf K.

para optar al Título de Licenciada en Biología.

Mérida, Julio 1985.

INDICE

	pág.
Agradecimiento.	5
RESUMEN.	7
INTRODUCCION.	9
METODOLOGIA:	15
1. Toma de Datos.	15
2. Métodos de análisis.	21
2.1. Matrices de presencia-ausencia.	21
2.2. El método de la cascada de información.	22
2.3. Gráficos de densidades absolutas.	28
2.4. El método de las sumas acumuladas.	29
2.5. Pruebas de asociación.	30
RESULTADOS:	32
1. Análisis Florístico.	32
2. Análisis de distribución de las especies.	38
2.1. A nivel de la comunidad.	38

	pág.
2.2. A nivel específico.	58
2.2.1. En relación a las matrices de presencia.	58
2.2.2. En relación al método de la cascada de información.	60
2.2.3. En relación a los gráficos de densidades absolutas.	74
2.2.4. En relación al método de las sumas acumuladas.	87
2.2.5. En relación a la asociación de las especies con los factores físicos.	91
2.2.6. En relación a las pruebas de asociación entre especies.	97
2.2.7. Resumen de la información obtenida por especie.	103
DISCUSION	107
REFERENCIAS	115

AGRADECIMIENTO

Quiero manifestar mi más sincero agradecimiento:

A mi madre, quien nunca me negó su apoyo cuando lo necesité.

A mi esposo, Pedro Jiménez, por el constante apoyo y efectiva colaboración que me brindó desde el inicio hasta la culminación de este trabajo.

A mi tutora, Prof. Michele Ataroff, por sus valiosas orientaciones y sugerencias que me facilitaron la maduración de muchas ideas expuestas en este trabajo y por su objetividad y eficiencia en la corrección del manuscrito.

Al Dr. David Díaz M., por su inestimable colaboración al dedicar parte de su tiempo libre a la determinación de la mayoría de las especies y familias, por ayudarme en la separación y agrupación de las muestras de campo en especies y por realizar una salida de reconocimiento al campo, lo que le permitió discernir las plántulas de árboles del dosel y las especies del sotobosque.

Al Sr. David Dugarte, por su desinteresada e invaluable colaboración prestada con su compañía y participación en las salidas al campo, a pesar de su oposición a colaborar con sus aportes sanguíneos al mantenimiento de los hematófagos y de la insistencia de estos últimos.

A los Miembros del Grupo de Ecología Vegetal, por cederme numerosas horas de trabajo del Sr. David Dugarte, técnico de este Laboratorio, y por prestarme todo el instrumental necesario para realizar este trabajo.

Al Prof. Mario Fariñas, por el interés mostrado en este trabajo, el cual manifestó a través de valiosas proposiciones, sugerencias y planteamientos de soluciones a problemas que se presentaron.

Al Prof. Pascual Soriano, por su orientación en la selección del tema de este trabajo, así como por sus aportes a través de proposiciones y discusiones y, por facilitar las películas fotográficas requeridas para la determinación de la cobertura del dosel.

Al Dr. Marcano Berti y demás miembros del Herbario de la Facultad de Ciencias Forestales por su colaboración en la determinación del material vegetal.

A las Botánicas Carmen E. Benitez de Rojas y Sandra Knapp, por la identificación del material correspondiente a la familia Solanaceae.

Al Prof. Francisco Ortega, por la determinación de las pteridofitas arbóreas y parte de las piperáceas.

A Jesús Molinari, quien con sus ideas y conocimientos me estimuló en el estudio de la Ecología, en particular, de la Ecología de las Selvas Nubladas.

A mis amigos, quienes con sus gestos sinceros, me dieron ánimos para continuar.

A Judith de Dugarte, por su esmero y colaboración en la elaboración de los dibujos.

A Xochilt Maninat L., por poner su cariño y capacidad profesional en el mecanografiado de este trabajo.

RESUMEN

El objetivo de este trabajo es determinar los patrones de distribución de las angiospermas y pteridofitas arbóreas del sotobosque de una selva nublada cercana a la ciudad de Mérida. Adicionalmente, se trató de determinar algunos posibles factores causales de la distribución.

El muestreo se realizó mediante el trazado de seis transectas paralelas de 210 m de longitud. Cada transecta fue dividida en 70 segmentos de 3 m cada uno. Para cada segmento se tomó nota del número de individuos presentes por especie, y por cada par de segmentos se tomó una muestra de suelo y una fotografía del dosel, la primera con el objeto de determinar la humedad del suelo y la segunda para determinar la cobertura del dosel.

Los datos fueron analizados a través de diversos métodos, principalmente, el método de la cascada de información, el método de las sumas acumuladas y pruebas de asociación por pares de especies y con las diferentes categorías de humedad del suelo y cobertura del dosel.

Los resultados arrojan una lista de 32 especies en el sotobosque, lo cual es relativamente bajo si lo comparamos con inventarios de especies de otras selvas nubladas y de selvas húmedas tropicales de baja altitud.

El sotobosque de la selva estudiada se caracteriza, además, por presentar un pequeño grupo de especies muy abundantes, de las cuales una (Chamaedorea sp.) es la más dominante. Más de la mitad de las especies se presentan en densidades muy bajas.

Los patrones de distribución de las especies del sotobosque, en su mayoría, son al azar, especialmente los de aquellas especies que presentaron las mayores frecuencias. Otro grupo importante de las especies, de frecuencias más bajas, se encuentran significativamente asociadas a sectores con altas humedades en el suelo. Sólo una especie presentó un patrón agregado en su distribución, lo cual contrasta con lo encontrado en estudios de distribución de árboles de otras selvas tropicales.

INTRODUCCION

El creciente uso por parte del hombre de territorios ocupados por ecosistemas naturales y el consecuente desplazamiento y modificación de los mismos, es un tema que preocupa a personas de numerosas nacionalidades y disciplinas. De particular interés, en la actualidad, son los ecosistemas tropicales, debido al amplio territorio que ocupan, al acelerado e indiscriminado avance de su destrucción y a la importancia de éstos en relación al mantenimiento del equilibrio de las condiciones en nuestro planeta.

A pesar del creciente interés que han mostrado los científicos del mundo entero en los ecosistemas tropicales durante los últimos 25 años y de la gran productividad científica de éstos en dicho período, la meta de conocer estos ecosistemas a fondo, en la mayoría de los casos, aún no se vislumbra. Uno de estos casos lo constituyen los ecosistemas selváticos de montaña.

En Venezuela, encontramos selvas nubladas, las cuales son un tipo de selvas de montaña, tanto en el sector central de la Cordillera de la Costa, en el Ramal Oriental de la misma cordillera, como en la Cordillera de los Andes (Steyermark y Huber, 1978). Dentro de esta gran categoría, encontramos diferencias que se deben, fundamentalmente a variaciones en la composición florística causadas por distintas altitudes, situaciones topográficas, climáticas y fitogeográficas (Steyermark y Huber, 1978).

Algunas de las selvas nubladas de nuestro país han sido objeto de mayor número de estudios que otras, tal es el caso de aquellas que ocupan el área central de la Cordillera de la Costa (Rancho Grande, Avila, etc.). Las selvas nubladas de la Cordillera de los Andes, a pesar de tener la mayor extensión, han sido menos estudiadas.

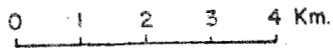
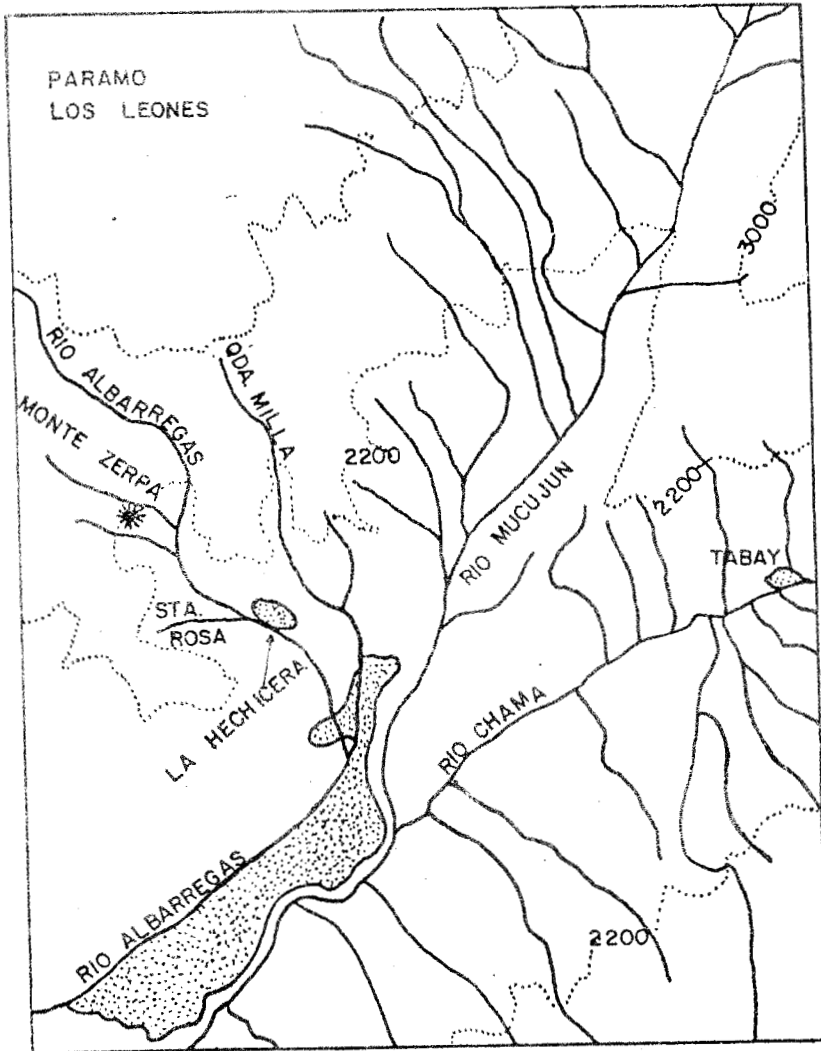
Es necesario destacar la importancia del estudio de estos ecosistemas en el menor plazo posible, dado que son reemplazados por potreros para ganadería lechera intensiva. El uso y manejo de las selvas nubladas debe ser controlado y orientado. Sin embargo, no se pueden establecer políticas coherentes de manejo de estos ecosistemas, hasta tanto no se conozca, no solo su composición, sino su compleja dinámica.

Sarmiento et al. (1971) han definido las selvas nubladas de los Andes Venezolanos como selvas siempre verdes montanas que constituyen el piso más alto de bosques continuos, caracterizadas, además, por su régimen mesotérmico y marcadamente higrófilo. Sus límites altitudinales superiores e inferiores son variables, alcanzando su máximo en 3.300 m y su mínimo en 1.000 m. Se ubican entre las isotermas de 18°C y 10°C con un ritmo anual marcadamente isotérmico y, entre las isoyetas anuales de 1.000 y 2.300 mm. A esto se agregan las neblinas diarias que contribuyen a elevar la humedad relativa, permitiendo el desarrollo de una gran diversidad de formas de vida.

Este trabajo fue realizado en una selva nubalda de los Andes Venezolanos, ubicada al Norte de la ciudad de Mérida, en la localidad denominada Monte Zerpa, a una altura aproximada de 2.150 m (Figura 1).

FIGURA 1.

MAPA DE UBICACION DE LA LOCALIDAD DE ESTUDIO



*-SITIO DE MUESTREO

La estructura vertical de las selvas nubladas es bastante compleja, pero se pueden distinguir varios estratos cuya diferenciación no es neta ya que los límites son difusos y, por ende, difíciles de establecer. Sin embargo, encontramos un estrato arbóreo superior o dosel, un sotobosque y uno o dos estratos intermedios entre ambos.

El sotobosque está formado por estratos arbustivos y herbáceos, los cuales están compuestos, básicamente, por hierbas y arbustos maduros, por plántulas e individuos juveniles de especies que alcanzan estratos superiores y por individuos juveniles de especies del sotobosque.

El sotobosque de selvas tropicales presenta una serie de condiciones ambientales que lo caracterizan, tales como: la baja luminosidad, producto de la intercepción de la luz por parte de las plantas del dosel (Richards, 1979); la baja incidencia del viento (Richards, 1979; Janzen, 1975) y una alta humedad relativa (Richards, 1979). Las selvas nubladas, en particular presentan una característica adicional y es, las pocas horas de insolación debido a la nubosidad que en general, dura toda la tarde (Sarmiento, et.al., 1971). Como consecuencia de estas condiciones, es de esperar que las especies del sotobosque presenten una serie de adaptaciones, de tipo ecológico y fisiológico, muy particulares. Por esta razón, se ha aislado para su estudio, el sotobosque como un subsistema del ecosistema de selva nublada.

La meta que persigue este estudio es determinar los patrones de distribución de las especies que han adaptado todo su ciclo de vida a las condiciones imperantes en el sotobosque. Estos patrones de distribución deben estar determinados por una serie de factores que agruparemos en tres categorías:

a. Modos de dispersión de los propágulos.

En este sentido se puede pensar que los patrones de movimiento y, en general, de comportamiento de los diversos agentes de dispersión, producen sombras de semillas diferentes y que éstas definen un patrón básico, sobre el cual ocurrirán modificaciones ocasionadas por la mortalidad diferencial debida a otros factores que se discuten en los apartados siguientes.

b. Factores abióticos.

Los factores abióticos que pueden afectar la distribución de las especies, pueden ser muy diversos, sin embargo, generalmente, pocos de ellos ejercen los efectos más determinantes. Producto de la observación en el campo, hemos escogido dos factores, los cuales creemos son los más importantes en la determinación de la distribución de las especies. Estos factores, son los siguientes: La disponibilidad de luz en el sotobosque, la cual depende de la cobertura del dosel y los demás estratos intermedios y el contenido relativo de humedad en el suelo. El primero se consideró debido a que como es conocido, el recurso luz es un factor limitante dentro del bosque y, además, en el campo se observan cambios en la composición florística asociados a disminuciones importantes en la cobertura del dosel. Las variaciones en la humedad del suelo también parecen determinar cambios en la composición específica.

c. Factores bióticos.

Las relaciones bióticas de la comunidad en estudio, probablemente son muy diversas y complejas. Ya hemos considerado los agentes de dispersión, sin embargo, en este estudio analizamos otro aspecto de estas relaciones. Se trata de las relaciones interespecíficas de asociación, positiva o negativa, que se pueden detectar entre las especies de plantas del sotobosque.

En este trabajo hemos estudiado dos tipos de relaciones que pueden ser causales de la distribución de las especies del sotobosque:

1. Los factores abióticos más resaltantes, y
2. Las relaciones de asociación interespecífica, como parámetro para detectar posibles relaciones de competencia o mutualismo entre las especies del sotobosque.

Queda abierto para su estudio, los restantes elementos causales que permitan complementar y ampliar las explicaciones, así como responder interrogantes y plantear nuevas hipótesis.

METODOLOGIA

Esta sección se desarrollará en dos partes:

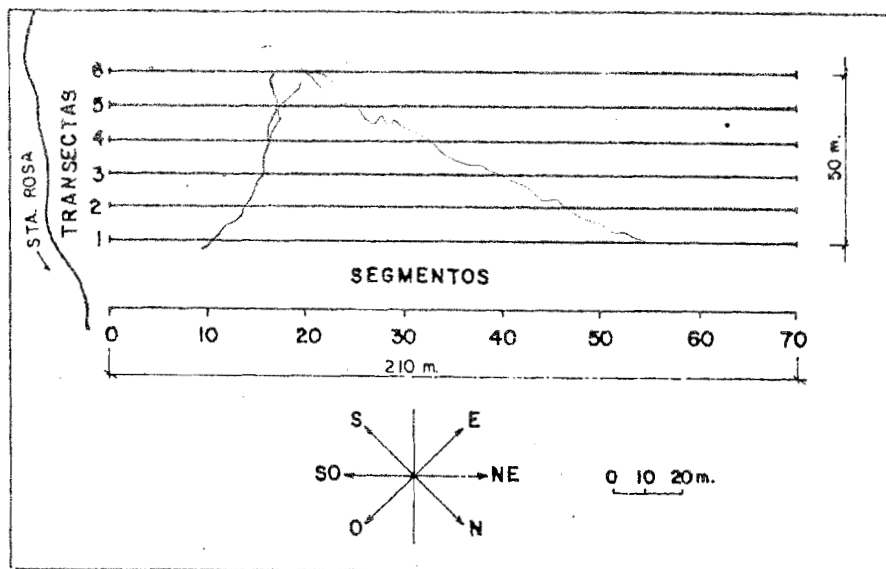
1. Toma de datos, y
2. Métodos de análisis.

1. TOMA DE DATOS.

En un área relativamente poco intervenida por el hombre, fueron trazadas seis líneas paralelas de 210 m. de longitud, separadas entre sí por 10 m. (Figura 2). Cada línea fue dividida en 70 segmentos de 3 m cada uno. A medida que se fueron trazando las líneas, se fue tomando nota, en una planilla (Figura 3), de las especies, así como el número de individuos por especie y por segmento que tocaban el plano vertical definido por la línea trazada. A cada especie se le asignó un número (número de campo). Entre las angiospermas presentes en las transectas, no se consideraron las plántulas de especies del dosel, las enredaderas, ni las plantas de altura superior a los 3 m. A estas angiospermas se agregaron las especies de pteridofitas arbóreas debido a que éstas son componentes importantes del sotobosque por su alta cobertura y densidad. Durante el muestreo y después de éste, se tomaron muestras botánicas de referencia y muestras botánicas pa-

FIGURA 2.

DISTRIBUCION ESPACIAL DE LAS TRANSECTAS



ra ser identificadas, las cuales fueron todas rotuladas, prensadas y secadas en estufa. Además, se tomó nota de la ubicación sobre las transectas, de los cuerpos de agua y de las discontinuidades del dosel.

El material vegetal destinado a su identificación fue enviado a diferentes herbarios y especialistas:

- a. Profesora Carmen E. Benitez de R., (MY), de la Universidad Central de Venezuela, Maracay, quien identificó parte de las especies pertenecientes a la familia Solanaceae.
- b. Profesor David Díaz M., (MERF), de la Universidad de los Andes, Mérida, quien determinó la mayoría de las especies, correspondientes a diversas familias.
- c. Profesora Sandra Knapp, (MY), de la Universidad Central de Venezuela, Maracay, quien determinó parte del material perteneciente a la familia Solanaceae.
- d. Profesor Francisco Ortega, (PORT), de la Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales Ezequiel Zamora, Guanare, quien determinó las pteridofitas arbóreas y parte de las piperáceas.
- e. Profesor Marcano Berti, (MER), de la Universidad de Los Andes, Mérida, quien contribuyó con la identificación de algunos géneros.

Una vez trazadas las seis transectas, se analizó la información recabada y se encontró que la forma de distribución de las especies parecía estar relacionada con la cobertura del dosel y con los cuerpos de agua.

En vista de esta sospecha, se procedió a tomar muestras de suelo cada 6 m a lo largo de las seis transectas, con el objeto de determinar sus variaciones en el contenido relativo de humedad. Las muestras de suelo fueron trasladadas al laboratorio, donde fueron secadas y pesadas, determinándose para cada una su porcentaje de agua en relación a la cantidad de suelo seco. Los valores obtenidos fueron agrupados en categorías, como se puede observar en los resultados.

Como es sabido, la capacidad de retención de agua de los suelos depende de su textura y del porcentaje de materia orgánica contenida en él. Los suelos en el área de trabajo muestran variaciones importantes en cuanto a su textura y contenido de materia orgánica, lo cual provocó que las muestras de suelo arenoso totalmente saturado (extraídas de pequeñas quebradas) tuviese valores más bajos en el contenido relativo de humedad que muestras con alto porcentaje de materia orgánica extraídas de áreas más secas. En consecuencia, se trató de determinar la capacidad de campo de las muestras en función del porcentaje estimado de materia orgánica. Este intento tuvo dos inconvenientes:

- a. La capacidad de retención de agua de suelos que contienen materia orgánica se altera cuando dichos suelos se colocan en la estufa para secarlos y,
- b. La dificultad de estimar la proporción de materia orgánica contenida en cada muestra. Finalmente y considerando que no se requería demasiada exactitud en la determinación de la humedad del suelo, ya que se hacían agrupaciones en grandes categorías, las muestras extraídas de cuerpos de agua, se colocaron en la categoría de mayor humedad.

Con el fin de determinar las variaciones en la cobertura del dosel, se tomaron fotografías en blanco y negro a lo largo de las seis líneas, a intervalos de 6 m desde una altura de 1.5 m del suelo y dirigidas hacia arriba. Una vez revelados los rollos fotográficos, se determinó el porcentaje de cobertura en cada exposición. Este porcentaje se determinó, colocando los negativos sobre papel blanco y dividiendo cada exposición en cuatro cuadrantes. Para cada uno de ellos se determinó visualmente el porcentaje de área ocupada por la vegetación. Estos cuatro valores se promediaron y según su resultado, la muestra se ubicó en una de las cuatro siguientes categorías:

- a. 0 - 25%
- b. 25 - 50%
- c. 50 - 75%
- d. 75 - 100%

Posteriormente, y en vista de los resultados estas categorías se redujeron a dos:

- a. 75 a 100% y
- b. 25 a 75%

2. METODOS DE ANALISIS:

No existe ningún método de análisis capaz de suministrar, por si solo, toda la información que se desea en un estudio de patrones de distribución espacial de métodos que son complementarios y/o confirmadores de los resultados obtenidos.

Los métodos de análisis y procesamiento de la información, llevados a cabo hasta el momento, son los siguientes: matrices de presencia-ausencia, método de la cascada de información, gráficos de densidades absolutas, método de las sumas acumuladas y pruebas de asociación.

2.1. MATRICES DE PRESENCIA-AUSENCIA:

Estas matrices se construyen con el objeto de representar, a lo largo del eje transecta, la ubicación y frecuencia de las presencias para cada especie. Estas matrices suministran un panorama visual de la distribución de cada especie. Además, dichas matrices constituyen la base de

datos para los cálculos y análisis del método de la cascada de información.

Las matrices de presencia-ausencia se construyeron representando en el eje horizontal, los segmentos de una transecta y en el eje vertical las especies presentes en la misma. Las especies fueron colocadas en orden de aparición en la transecta y para cada segmento se colocó un punto (.) para representar la ausencia de la especie y una "p" para representar su presencia.

2.2. EL METODO DE LA CASCADA DE INFORMACION.

Este método fue propuesto por Godron (1971) y mejorado por Fariñas (1984). A través de éste método se analiza la repartición de presencias de una especie utilizando algunos elementos de la teoría de la información, mediante una serie de parámetros estructurales.

El método de la cascada de información permite extraer la siguiente información:

- a. Distingue entre macroheterogeneidad, azar y microheterogeneidad en la distribución de las especies de una transecta.
- b. Si la distribución es macroheterogénea, permite la ubicación de límites de distribución en la transecta.

- c. Si la distribución es microheterogénea, se pueden distinguir distribuciones agregadas o regulares.

La mecánica de este método se basa en la relación que existe entre la heterogeneidad y la información. Cuando no se sabe nada de la distribución de una especie, se dice que la heterogeneidad es máxima y la información es cero. De la misma forma, cuando la información es máxima, la heterogeneidad es mínima. En la medida en que la repartición de una especie sea más uniforme, es decir, más predecible, mayor será la información que se puede extraer de ella. Por tal motivo, una distribución al azar (poco predecible), -aporta muy poca información y una elevada heterogeneidad.

Godron (1971), propuso cuatro parámetros que permiten extraer información en relación a la distribución de las especies a lo largo de un eje. Estos parámetros son los siguientes:

- a. Frecuencia, que se refiere al número de segmentos en los cuales la especie está presente, a lo largo de una transecta.
- b. Comienzo o segmento donde aparece por primera vez la especie.

- c. Fin o último segmento de la transecta donde está presente la especie.
- d. Número de grupos, el cual se refiere al número de grupos contínuos de presencia, es decir, no interrumpidos por ausencias.

Fariñas (1984) agregó dos parámetros a los cuatro anteriores:

- e. Tipos de grupos, es decir, el número de grupos de igual longitud, presentes en la línea.
- f. Tipos de cesuras o interrupciones, lo cual se refiere al número de veces que aparecen grupos de ausencias sucesivas de igual longitud.

En la cascada de información se calcula la información que aporta cada parámetro y cada una de ellas se resta de la heterogeneidad máxima que puede aportar una línea. Esta heterogeneidad se denomina heterogeneidad total (HTOT), su valor es igual al número de segmentos de la línea y es la heterogeneidad que corresponde a no conocer nada de la distribución de la especie en la transecta. A continuación se presenta la secuencia de los cálculos de este método:

La heterogeneidad total es:

$$HTOT = \log_2 2^S = S; \quad S = N^\circ \text{ de segmentos.}$$

La heterogeneidad correspondiente a la frecuencia:

$$HFREC = \log_2 C_F^S; \quad F = \text{Frecuencia, donde}$$

$$C_F^S = \frac{S!}{F! (S-F)!}$$

y la información correspondiente es:

$$IFREC = HTOT - HFREC$$

La heterogeneidad aportada por el comienzo es:

$$HCOM = \log_2 C_{F-1}^{S-COM}; \quad COM = \text{comienzo.}$$

y su correspondiente información:

$$ICOM = HCOM - HFREC$$

La heterogeneidad del fin es:

$$HFIN = \log_2 C_{F-2}^{FIN-COM-1}; \quad FIN = \text{Fin.}$$

luego, la información aportada por el fin:

$$IFIN = HCOM - HFIN.$$

La heterogeneidad suministrada por el número de grupos es:

$$HNG = \log_2 C_{G-1}^{F-1} + \log_2 C_{G-2}^{E-F-1} ;$$

E = intervalo cerrado entre COM y FIN.

G = número de grupos.

y su correspondiente información es:

$$ING = HFIN - HNG$$

La heterogeneidad dada por el tipo de grupos observados es:

$$HTGOB = \log_2 \frac{G!}{t_1! t_2! t_3! \dots t_n!} ;$$

n = número de tipos de grupos.

t_n = número de grupos de tipo n.

La heterogeneidad aportada por el tipo de grupos es:

$$HTGR = \log_2 C_{G-1}^{F-1}$$

La información correspondiente al tipo de grupos es:

$$ITGR = HTGR - HTGOB$$

La heterogeneidad dada por el tipo de interrupciones o cesuras es:

$$HTCE = \log_2 \frac{C^{E-F-1}}{G-2}$$

y la heterogeneidad ligada al tipo de interrupción observada es:

$$HTCEOB = \log_2 \frac{(G-1)!}{C_1! C_2! C_3! \dots C_n!};$$

n = número de tipos diferentes de interrupciones.

C_n = número de cesuras del tipo n.

La información que se obtiene de las interrupciones es la siguiente:

$$ITCE = HTCE - HTCEOB$$

La heterogeneidad residual, es decir, la que no está asociada a ninguno de los parámetros ex puestos, se dice que es la heterogeneidad no ex

plicada. Las informaciones particulares y medias de una línea tienen significados diferentes, según sus valores, como se explica posteriormente. Este cálculo se puede complementar con otros medios ilustrativos para facilitar y confirmar su interpretación.

2.3. GRAFICOS DE DENSIDADES ABSOLUTAS.

Estos gráficos se hicieron con el objeto de ilustrar el reparto del número de individuos de las especies en cada transecta. Esto permite encontrar visualmente las zonas donde la especie está presente o no y los sectores en los cuales las densidades son mayores o menores.

Además se agregó a estos gráficos la información referente a los factores físicos medidos, con el objeto de detectar posibles relaciones entre la distribución y estos factores.

Los gráficos de densidades absolutas se hicieron representando una especie por gráfico, colocando el número de individuos por segmentos a lo largo de las seis transectas. Algunas especies ofrecen dificultades para la determinación del número de individuos, ya que presentan tallos volubles y complejamente ramificados, en cuyos casos sólo se tomó en cuenta su presencia o ausencia por segmento. Es obvio, entonces,

que estas especies no fueron sometidas a este tipo de procesamiento.

2.4. EL METODO DE LAS SUMAS ACUMULADAS.

Este método fue propuesto por Woodward y Goldsmith (1970). Con él expresamos gráficamente las densidades relativas de una especie a lo largo de un eje, que en nuestro caso es una transecta. Este tipo de representación permite detectar incrementos importantes en la densidad de una especie, la ubicación y extensión de los mismos.

El método en cuestión consiste en calcular la suma algebraica acumulada de las diferencias entre cada elemento de una serie original y un valor de referencia K , que se elige según los objetivos de cada caso. Así se obtiene una nueva serie de valores en donde cada elemento es la suma de los que lo preceden. Este método esencialmente gráfico, permite representar las variaciones del parámetro estudiado en torno al valor de referencia. En nuestro caso K es el valor medio de densidad, por lo tanto, los valores que obtendremos serán las oscilaciones en torno a este valor. Estos valores, llamados sumas (S), se obtienen de la siguiente manera:

$$S_1 = X_1 - K, \text{ donde } X_1 \text{ es el primer valor de densidad.}$$

$$S_2 = X_2 - K + S_1, \text{ donde } X_2 \text{ es el valor de densidad contiguo a } X_1$$

$$S_n = X_n - K + S_{n-1}$$

Esta serie de sumas parciales se grafican en función de la variable independiente sobre la cual fueron obtenidos los valores de X. En nuestro caso particular, graficamos las sumas parciales en función de los segmentos de las transectas. El método recomienda una relación de escala entre el eje de las abcisas y el eje de las ordenadas, en función de la desviación típica. Si la gráfica resultante muestra ciertas tendencias, se pueden trazar rectas que unen series de puntos que se aproximan a ellas. Las pendientes de estas rectas se grafican en función de la misma variable independiente, representada en el primer gráfico. Los gráficos que representan las pendientes en el eje de las ordenadas, se denominan diagramas de Manhattan, y éstos son los que se presentan en este trabajo. Las especies cuyo número de individuos no es posible cuantificar, por las razones expuestas en el apartado anterior, tampoco pueden ser procesadas mediante este método, por razones obvias.

2.5. PRUEBAS DE ASOCIACION.

Estas pruebas se hicieron con el objeto de analizar las relaciones entre la distribución de

las especies y las categorías de factores físicos medidos, así como también las relaciones de distribución entre las especies mismas, es decir, detectar las tendencias de las especies a aparecer juntas y/o asociadas con determinadas condiciones físicas. Los resultados de estas pruebas permitirían, en una primera aproximación, determinar algunos elementos causales de los modos de distribución de las especies.

Las pruebas de asociación se hicieron, construyendo para cada relación una tabla de contingencia de 2x2 y mediante un contraste de independencia estadística entre dos variables (Kershaw, 1973). Para conocer la significación de cada relación, se hicieron pruebas de X^2 ; a través de la siguiente fórmula:

$$X^2 = \frac{n(ad-bc)^2}{(a+b)(c+d)(b+d)(a+c)}$$

El valor resultante de X^2 se buscó en la tabla estadística correspondiente, con un grado de libertad.

Se consideraron como estadísticamente significativas todas las relaciones con un nivel de significación inferior o igual al 5%.

RESULTADOS

1. ANALISIS FLORISTICO.

En el muestreo realizado, se han encontrado 32 especies; veintinueve (29) de ellas han sido identificadas por lo menos a nivel de familia (Tabla I).

El 44.8% de las especies pertenecen a solo tres (3) familias de las 16 encontradas: Solanaceae, Rubiaceae y Piperaceae. La Tabla II muestra la representación, en porcentajes del total de las especies, de cada familia.

A la lista de la Tabla I puede agregarse un grupo de tres especies, las cuales no se han podido determinar debido a que el material botánico disponible es insuficiente (Especies 9, 22 y 55).

Las especies restantes, no se han incluido en el análisis debido a que no se ha podido conocer, con el material disponible, si se trata de plantas de sotobosque, plántulas del dosel o debido a que presentan confusión con otras especies. Sin embargo creemos que este hecho no afecta nuestro análisis, debido a que en su mayoría, son especies con una frecuencia por transecta inferior a 1.

TABLA I.

LISTA DE ESPECIES Y GENEROS POR FAMILIAS QUE HAN SIDO DETERMINADAS

FAMILIA	E S P E C I E	Nº de Campo
Araceae		35X
Aspleniaceae	<u>Diplazium hians</u> Kuntze ex Klotzsch	8
Begoniaceae	<u>Begonia</u> sp.	13
Begoniaceae	<u>Begonia</u> sp.	46X
Bromeliaceae		79X
Cannaceae	<u>Canna</u> sp.	29X
Compositae	<u>Adenostemma lavenia</u> (L.) O. Kuntze	24X
Cyatheaceae	<u>Trichipteris</u> sp.	45
Cyclanthaceae		39
Gesneriaceae		4X
Gramineae		1
Gramineae		85X
Melastomataceae	<u>Miconia meridensis</u> Triana	7
Palmae	<u>Chamaedorea</u> sp. <i>hartwegiana</i>	2
Papaveraceae	<u>Bocconia frutescens</u> L.	94X
Piperaceae	<u>Peperomia peltoidea</u> H.B.K.	73X
Piperaceae	<u>Piper</u> sp.	25
Piperaceae	<u>Piper</u> sp.	33X
Rubiaceae	<u>Psychotria aubletiana</u> Steyerm	30
Rubiaceae		14
Rubiaceae		40X
Rubiaceae		44
Solanaceae	<i>cuabrosia</i> <u>Dunalia riparia</u> (HBK) Hunz.	11
Solanaceae	<u>Solanum dissimile</u> C.V. Morton	17
Solanaceae	<u>Solanum laevigatum</u> H.B.K. ex. Dunal	23X
Solanaceae	Solanum <i>Lycianthes</i> <u>xylopiifolium</u> (Dun.) Bitter	48
Solanaceae	Solanum sp. <i>Lycianthes</i> <u>holocalyx</u> Bitter	12
Solanaceae		66
Zyngiberaceae	<u>Renealmia tyrsoidea</u> (R.y.P.) Poepp y Endl	28

TABLA II.

REPRESENTACION DE LAS FAMILIAS EN RELACION AL TOTAL DE ESPECIES DETERMINADAS (Tabla I).

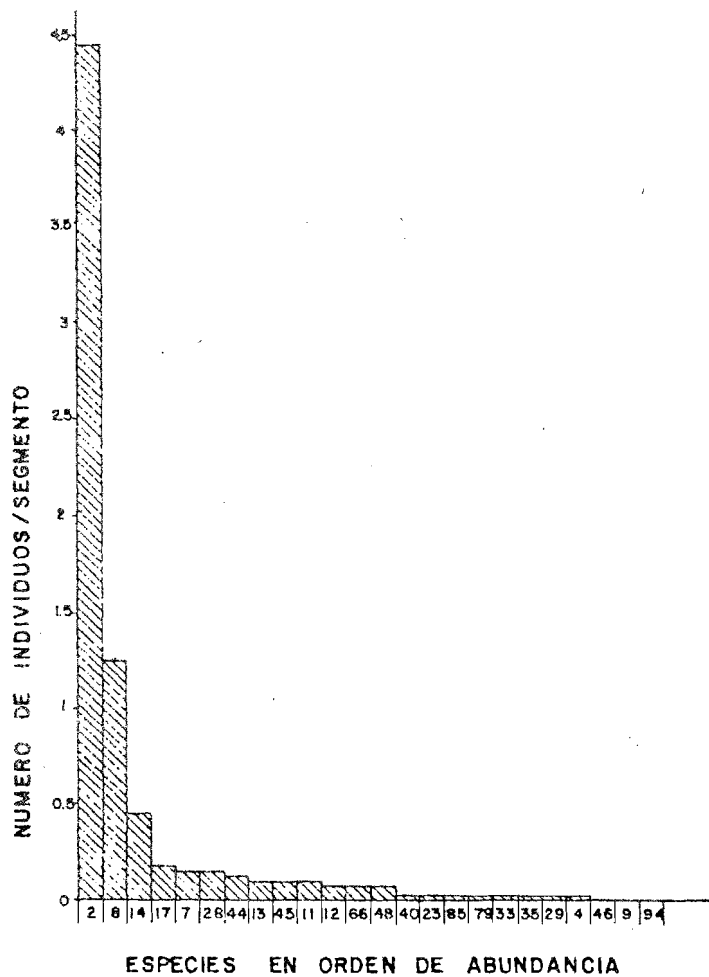
FAMILIAS	PORCENTAJES
Solanaceae	20.7%
Rubiaceae	13.8%
Piperaceae	10.3%
Begoniaceae	6.9%
Gramineae	6.9%
Araceae	3.5%
Aspleniaceae	3.5%
Bromeliaceae	3.5%
Cannaceae	3.5%
Compositae	3.5%
Cyatheaceae	3.5%
Cyclanthaceae	3.5%
Gesneriaceae	3.5%
Melastomataceae	3.5%
Palmae	3.5%
Papaveraceae	3.5%
Zyngiberaceae	3.5%

En la Figura 4 se muestra cómo se ordenan las especies de acuerdo a su abundancia promedio, lo cual es una medida de la densidad. En dicho gráfico se observa un grupo formado por tres especies que presentan la mayor densidad (Chamaedorea sp.(2), Diplazium hians (8), y una Rubiaceae (14)). Sin embargo, dentro de este pequeño grupo, los valores descienden drásticamente, siendo la especie Chamaedorea sp. la que presenta la mayor densidad, con un valor casi tres veces mayor que el de la especie que le sigue, D. hians. Esto sugiere que el sotobosque está compuesto de un número grande de especies que tienen bajas densidades y que están dominadas por Chamaedorea sp., quien presenta densidades cercanas a dos individuos por metro lineal.

La frecuencia puede usarse como una medida de la amplitud de la distribución. En la figura 5 se compara la frecuencia de las 32 especies, mostrando un comportamiento parecido al del gráfico anterior, pero el descenso del número relativo de presencias es menos brusco. Resalta la elevada frecuencia de las especies Chamaedorea sp.(2), Diplazium hians (8), Psychotria aubletiana(30), una gramínea (1) y una Rubiaceae (14)). La forma más atenuada de este gráfico se debe a que considera especies que no se representaron en el gráfico anterior y al efecto de aumento relativo que se produce con las especies que, cuando están presentes en un segmento, el número de individuos por segmento es cercano a 1.

FIGURA 4.

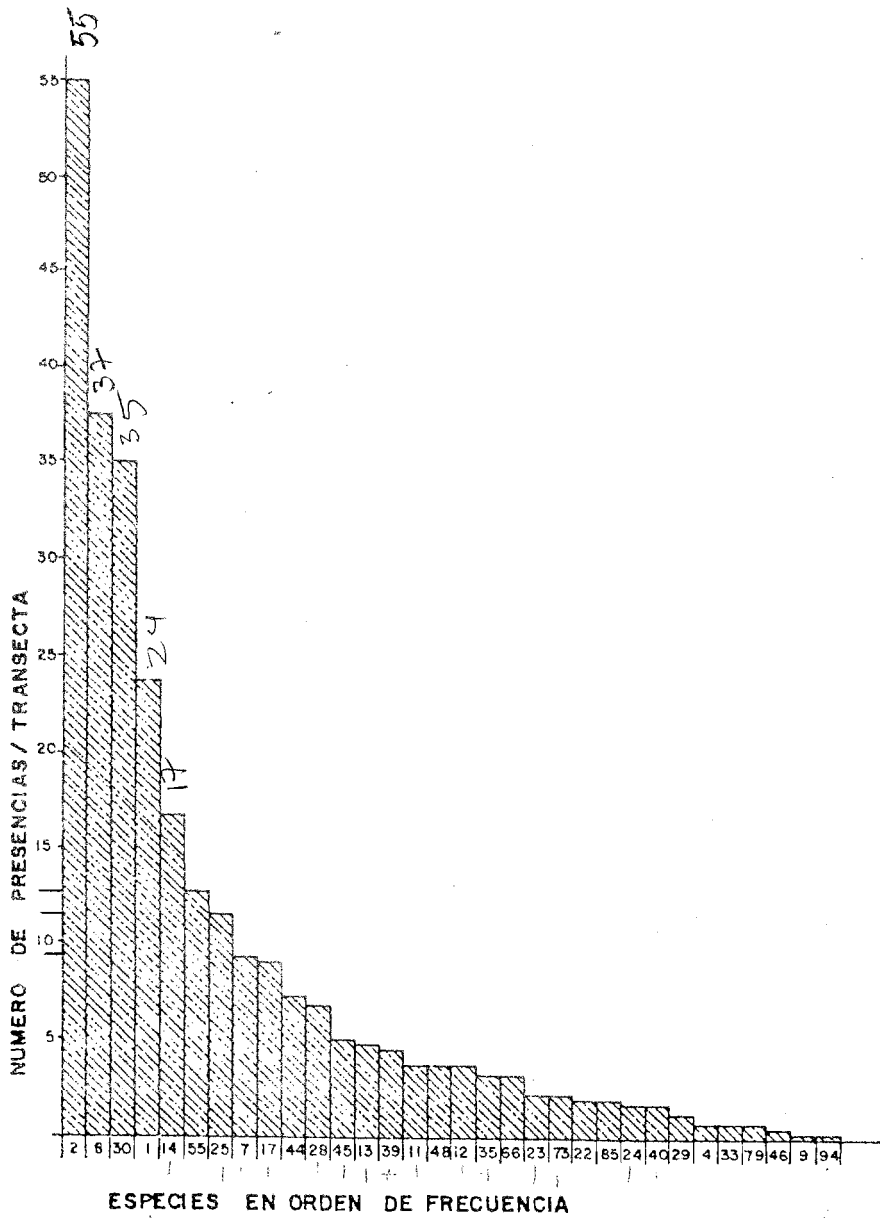
ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES DEL SOTOBOSQUE DE SELVA
NUBLADA.



Los números en el eje de las abscisas indican el número de campo de las especies.

FIGURA 5.

FRECUENCIA DE LAS ESPECIES DEL SOTOBOSQUE DE SELVA
NUBLADA.



Los números en el eje de las abscisas indican el número de campo de las especies.

ANALISIS DE DISTRIBUCION DE LAS ESPECIES.

2.1. A NIVEL DE LA COMUNIDAD.

Las especies con alta densidad y frecuencia muestran todas una distribución amplia. En cambio, las especies de menor importancia relativa, se pueden dividir en dos grupos: un grupo cuyas especies presentan una distribución amplia y otro grupo cuyas especies muestran una distribución restringida a ciertas zonas. Esto se puede observar en las matrices de presencia, las cuales están representadas en las Figuras 6-11. En estas matrices se representa, además, la distribución de las categorías de los factores físicos medidos.

Estas matrices fueron utilizadas para el análisis de los datos con el método de la cascada de información, cuyos resultados se presentan en las Tablas III-VIII. En estas tablas se expresan las cantidades de información aportadas por cada parámetro estructural, así como las heterogeneidades residuales correspondientes a cada especie por transecta.

Antes de continuar es necesario aclarar los significados de macroheterogeneidad, microheterogeneidad y distribución al azar.

INFORMACIONES Y HETEROGENEIDADES RESIDUALES APORTADAS POR EL ME
 TODO DE LA CASCADE DE INFORMACION, PARA LAS ESPECIES ESTUDIADAS
 Y PRESENTES EN LA TRANSECTA N° 1.

SP	FREC	IFRE	ICOM	IFIN	INGR	ITGR	ITCE	HET1	HET2
1	24	8.39	1.54	1.58	4.84	2.91	12.58	53.61	38.12
2	42	5.40	0.74	0.75	0.55	11.31	11.06	54.57	32.20
*4	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
7	9	34.08	2.96	9.09	3.13	0.90	8.03	20.75	11.81
*8	25	4.77	0.68	4.91	1.95	4.70	1.20	27.68	21.79
*9	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
*11	4	50.19	4.26	6.69	0.30	0.00	5.98	8.56	2.58
12	9	34.08	3.32	4.01	12.34	2.22	7.79	16.18	6.17
13	7	39.84	3.72	7.70	2.69	0.58	7.55	16.04	7.91
14	12	26.73	3.05	4.09	4.03	0.97	14.02	32.10	17.11
17	8	36.86	6.35	3.83	1.21	0.00	10.45	21.74	11.30
*22	3	54.26	4.90	6.03	3.81	0.00	0.00	1.00	1.00
*23	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
24	5	46.47	4.63	18.90	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
25	20	12.83	6.31	14.14	24.91	5.83	3.39	11.81	2.58
28	12	26.73	5.25	3.26	1.59	0.29	12.52	33.18	20.39
*29	4	50.19	4.89	5.61	2.67	0.00	4.04	6.63	2.58
30	11	29.02	5.93	11.28	13.06	2.91	3.32	9.81	3.58
*33	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
*35	3	54.26	5.37	7.05	0.32	0.00	3.00	3.00	0.00
39	7	39.84	6.24	23.92	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
40	5	46.47	5.72	8.68	1.08	0.00	3.46	8.04	4.58
44	9	34.08	9.41	2.36	1.36	0.00	10.49	22.79	12.30
*45	4	50.19	6.65	8.77	2.81	0.58	0.00	1.58	1.00
*46	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
*48	3	54.26	6.61	6.55	1.58	0.00	0.00	1.00	1.00
55	6	43.03	4.46	4.34	0.59	0.00	11.66	17.57	5.91
*66	4	50.19	8.13	3.45	0.38	0.00	6.27	7.85	1.58
*73	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Infor.media (\bar{x})			4.39	7.68	4.64			21.62	
Desviación (s)			2.33	6.53	6.79			15.97	
Proporción			0.11	0.20	0.12			0.56	

Ver leyenda en página siguiente.

Leyenda: Sp. Número de campo de la especie.

FREC. Frecuencia.

IFRE: Información de frecuencia.

ICOM: Información de comienzo.

IFIN: Información de fin.

INGR: Información de número de grupos.

ITGR: Información de tipo de grupos.

ITCE: Información de cesuras e interrupciones.

HET1: Heterogeneidad residual de los cuatro primeros parámetros estructurales.

HET2: Heterogeneidad residual de los seis parámetros estructurales.

* Especies que por su baja frecuencia (inferior a 5) no fueron consideradas en el cálculo de las informaciones medias.

** Especie cuyos cálculos se hicieron en base a 40 segmentos (HTOT = 40) debido a un error de muestreo.

INFORMACIONES Y HETEROGENEIDADES RESIDUALES APORTADAS POR EL METODO DE LA CASCADE DE INFORMACION, PARA LAS ESPECIES ESTUDIADAS Y PRESENTES EN LA TRANSECTA N° 2.

SP	FREC	IFREC	ICOM	IFIN	INGR	ITGR	ITCE	HET1	HET2
1	15	20.64	2.22	2.30	5.88	5.16	15.69	38.95	18.11
2	55	20.64	0.35	0.35	4.80	17.10	2.57	43.86	21.18
*4	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
7	8	36.86	5.35	5.04	2.35	0.49	9.10	20.40	10.81
8	33	3.56	1.08	4.72	3.44	7.45	7.11	57.18	42.63
*9	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
*11	4	50.19	4.13	12.36	1.74	1.58	0.00	1.58	0.00
12	5	46.47	4.07	6.08	5.59	1.00	4.21	7.79	2.58
13	5	46.47	4.34	10.68	1.02	0.00	7.91	7.49	4.58
14	21	11.58	1.74	3.73	4.39	2.82	10.96	48.57	34.79
17	8	36.86	3.76	6.02	2.48	0.49	10.57	20.87	9.81
22	6	43.03	3.65	6.00	8.64	0.74	4.36	8.68	3.58
*24	3	54.26	4.95	9.20	0.58	0.00	0.00	1.00	1.00
25	12	26.73	8.51	24.79	1.02	3.78	0.00	8.95	5.17
28	12	26.73	3.05	4.90	6.09	3.46	11.89	29.24	13.88
*29	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
30	30	4.41	1.22	4.41	9.63	9.18	10.88	50.33	30.29
39	5	46.47	5.48	14.72	0.74	1.00	0.00	2.58	1.58
*40	2	58.76	6.11	5.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
*44	3	54.26	5.42	4.67	0.06	0.00	4.58	5.58	1.00
*45	3	54.26	5.54	7.03	0.36	0.00	1.81	2.81	1.00
*48	2	58.76	5.15	6.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
55	15	20.64	2.55	3.89	7.62	2.03	13.83	35.29	19.43
66	5	46.47	4.83	5.89	0.53	0.00	8.69	12.28	3.58
*79	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
*85	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
*94	2	58.76	6.65	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Información media (\bar{x})	3.48	6.90	4.28				26.21		
Desviación (S)	2.11	5.98	2.95				18.36		
Proporción	0.09	0.17	0.10				0.64		

Leyenda: ver tabla III.

TABLA V.

INFORMACIONES Y HETEROGENEIDADES RESIDUALES APORTADAS POR EL METODO DE LA CASCADA DE INFORMACION, PARA LAS ESPECIES ESTUDIADAS Y PRESENTES EN LA TRANSECTA N° 3.

SP	FREC	IFRE	ICOM	IFIN	INGR	ITGR	ITCE	HET	HET2
1	15	20.64	2.22	2.30	5.88	1.99	14.10	38.95	22.86
2	55	20.64	0.35	0.35	9.70	13.10	3.84	38.95	22.01
*4	2	58.76	5.54	5.70	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
*7	3	54.26	5.72	5.85	3.17	0.00	0.00	1.00	1.00
8	46	8.39	0.61	2.12	10.87	12.52	6.72	48.00	28.77
11	7	39.84	3.86	7.16	1.23	0.00	8.41	17.91	9.49
*12	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
13	6	43.03	3.99	16.00	1.07	1.32	1.00	5.91	3.58
14	23	9.36	1.61	5.00	4.94	3.67	11.00	49.09	34.42
17	10	31.47	4.75	9.29	2.09	3.58	7.51	22.40	11.30
23	6	43.03	4.46	17.37	0.81	0.74	0.00	4.32	3.58
*24	2	58.76	5.26	5.98	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
25	19	14.18	10.54	28.66	7.04	4.67	1.32	9.58	3.58
28	5	46.47	4.07	8.48	4.08	1.00	3.32	6.91	2.58
30	39	4.05	3.18	0.82	6.27	8.71	10.82	55.69	36.17
*35	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
39	6	43.03	5.95	21.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
*40	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
44	10	31.47	2.01	4.89	1.31	0.00	12.06	29.53	17.47
45	6	43.03	4.97	12.52	1.35	0.74	2.22	8.13	5.17
*46	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
48	5	46.47	3.98	4.07	2.60	0.00	8.30	12.88	4.58
55	8	36.86	12.18	2.78	1.54	0.49	6.34	16.63	9.81
*66	2	58.76	8.24	3.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
*85	2	58.76	6.78	4.76	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Inform.media (\bar{x})			4.29	8.93	3.80			22.81	
Desviación (s)			3.18	8.15	3.33			18.12	
Proporción			0.11	0.22	0.10			0.57	

Leyenda: Ver Tabla III.

INFORMACIONES Y HETEROGENEIDADES RESIDUALES APORTADAS POR EL METODO DE LA CASCADA DE INFORMACION, PARA LAS ESPECIES ESTUDIADAS Y PRESENTES EN LA TRANSECTA N° 4.

SP	FREC	IFRE	ICOM	IFIN	INGR	ITGR	ITCE	HET1	HET2
1	25	7.51	1.49	1.52	9.17	4.56	12.19	50.30	33.55
2	56	22.54	0.32	0.33	2.56	21.82	0.99	44.25	21.44
7	11	29.02	3.84	15:57	1.70	1.10	4.25	19.87	14.52
8	36	3.44	3.02	5.26	6.63	8.97	7.93	51.64	34.75
11	5	46.47	6.08	10.08	1.97	1.00	1.81	5.39	2.58
*12	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
*13	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
14	19	14.18	5.60	2.24	8.14	4.12	12.71	39.84	23.01
17	7	39.84	4.89	9.90	1.21	0.00	5.67	14.16	8.49
25	6	43.03	6.92	10.08	3.48	0.74	3.17	6.49	2.58
*28	3	54.26	4.72	7.56	0.29	0.00	2.17	3.17	1.00
*29	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
30	39	4.05	0.84	0.86	17.75	11.66	10.83	46.50	24.01
35	6	43.03	5.37	10.46	1.14	0.00	3.78	9.69	5.91
39	6	43.03	6.10	20.86	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
*40	2	58.76	5.57	5.67	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
44	6	43.03	4.97	3.84	0.59	0.00	11.66	17.57	5.91
45	7	39.84	4.43	19.92	0.90	1.32	0.00	4.91	3.58
*46	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
*48	3	54.26	13.16	2.58	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
55	10	31.47	4.29	2.78	3.57	3.58	13.82	27.70	10.30
*66	2	58.76	5.13	6.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
*79	2	58.76	5.17	6.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
85	5	46.47	6.76	3.85	1.88	0.00	6.46	11.04	4.58
Inform. media (\bar{x})			4.99	7.86	4.06			23.29	
Desviación (s)			3.58	6.75	4.70			18.42	
Proporción			0.12	0.20	0.10			0.58	

Leyenda: Ver tabla III.

TABLA VII.

INFORMACIONES Y HETEROGENEIDADES RESIDUALES APORTADAS POR EL METODO DE LA CASCADA DE INFORMACION, PARA LAS ESPECIES ESTUDIADAS Y PRESENTES EN LA TRANSECTA N° 5.

P	FREC	IFRE	ICOM	INFIN	INGR	ITGR	ITCE	HET1	HET2
1	25	7.51	1.46	2.12	38.08	7.40	7.23	20,80	6.17
2	65	46.47	0.11	0.11	10.34	8.39	1.00	12.08	3.58
4	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
7	12	26.73	4.39	12.42	1.91	2.56	10.79	24.55	11.20
8	38	3.76	0.88	11.68	8.50	9.10	6.99	45.18	29.09
1	2	58.76	5.15	5.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
2	2	57.76	5.31	5.93	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
3	6	43.03	4.71	16.13	1.22	0.74	0.00	4.91	4.17
4	5	46.47	4.16	4.61	0.33	0.00	9.85	14.43	4.58
7	8	36.86	4.26	11.84	1.43	0.49	5.31	15.61	9.81
2	3	54.26	6.98	4.68	3.09	0.00	0.00	1.00	1.00
3	3	54.26	4.95	6.40	3.39	0.00	0.00	1.00	1.00
5	4	50.19	4.89	11.59	1.74	1.58	0.00	1.58	0.00
8	8	36.86	4.97	12.44	4.09	2.54	4.92	11.64	4.17
9	2	58.76	5.65	5.58	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
0	43	6.02	2.06	0.70	9.81	13.11	8.08	51.42	30.33
3	2	58.76	5.23	6.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
5	2	58.76	5.23	6.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
9	3	54.26	5.54	6.50	2.70	0.00	0.00	1.00	1.00
4	5	46.47	5.84	5.86	4.61	1.00	3.64	7.23	2.58
5	3	54.26	5.05	8.37	0.74	0.00	0.58	1.58	1.00
8	3	54.26	4.72	6.50	0.13	0.00	3.39	4.39	1.00
5	16	18.86	6.38	2.77	3.50	1.99	12.31	38.49	24.18
6	5	46.47	10.98	5.18	1.97	1.00	1.81	5.29	2.58
3	8	36.86	5.94	27.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
9	2	58.76	5.46	5.78	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
5	4	50.19	4.89	5.03	0.21	0.00	7.09	9.68	2.58
Información media									
(\bar{x})			4.32	8.70	6.60			19.43	
Desviación (s)			2.84	7.62	10.09			16.22	
Proporción			0.11	0.22	0.17			0.50	

Leyenda: Ver Tabla III.

TABLA VIII.

INFORMACIONES Y HETEROGENEIDADES RESIDUALES APORTADAS POR EL METODO DE LA CASCADA DE INFORMACION, PARA LAS ESPECIES ESTUDIADAS Y PRESENTES EN LA TRANSECTA N° 6.

SP	FREC	IFRE	ICOM	IFIN	INGR	ITGR	ITCE	HET1	HET2
1	38	3.76	0.88	1.99	6.88	10.74	9.36	56.49	36.39
2	57	24.57	0.30	0.30	7.19	15.49	3.14	37.64	19.01
7	13	24.57	2.43	11.45	3.07	1.50	9.14	28.49	17.84
8	47	9.36	2.16	5.52	10.04	12.07	5.83	42.92	25.01
*11	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
*12	4	50.19	5.46	8.56	4.20	0.58	0.00	1.58	1.00
*13	3	54.26	4.10	8.64	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00
14	21	11.58	1.74	4.76	7.75	3.74	11.93	44.17	28.51
17	13	24.57	3.27	13.53	3.75	3.14	8.55	24.89	13.20
*23	4	50.19	4.97	10.93	2.32	0.58	0.00	0.58	1.00
*24	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
25	7	39.84	5.54	5.11	5.98	0.74	6.63	13.54	6.17
30	49	11.58	2.23	0.50	14.82	17.74	8.01	40.86	15.11
*33	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
*35	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
*40	1	63.87	6.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
44	10	31.47	6.75	3.29	1.68	0.36	9.34	26.81	17.11
45	7	39.84	3.86	15.97	1.62	2.32	2.81	8.71	3.58
48	7	39.84	4.00	8.30	5.08	0.74	5.87	12.78	6.17
55	22	10.43	1.67	1.72	9.80	4.54	14.34	46.39	27.51
66	5	46.47	5.26	5.99	1.71	0.00	5.98	10.56	4.58
73	5	46.47	5.72	13.49	2.32	1.00	0.00	2.00	1.00
Información media									
(x̄)			3.27	6.57	5.84			28.30	
Desviación (s)			1.97	5.19	3.90			16.86	
Proporción			0.07	0.15	0.13			0.64	

Legenda: Ver Tabla III.

Los términos macroheterogeneidad y microheterogeneidad son relativos, dependen de la escala en la cual se está trabajando. Para una determinada escala, la distribución de las especies puede mostrar macroheterogeneidad o aleatoriedad, pero si hacemos la escala más pequeña, es probable que encontremos macroheterogeneidad y esto depende del tamaño de los agregados o áreas donde la especie está presente.

Si para una determinada transecta encontramos que la distribución de una especie presenta macroheterogeneidad, esto significa que la transecta ha tocado al menos una vez el borde de un "parche" donde la especie está presente. Si aumentáramos la escala, haciendo la transecta más corta, es muy probable que no podamos detectar ningún borde y estaríamos enfrentándonos al análisis de la distribución dentro del "parche". Si este es el caso, existen dos alternativas en el modo de distribución de la especie, microheterogeneidad o azar. La microheterogeneidad comprende distribuciones regulares o agregadas, las cuales tendrán un patrón determinado, serán por lo tanto probabilísticamente predecibles, pudiéndose extraer información a través de los parámetros del método de la cascada de información.

Por el contrario, la distribución al azar no muestra ningún patrón, es menos predecible probabilísticamente, mostrando una gran heterogeneidad.

Es importante dejar claro que la heterogeneidad referida a los parámetros del método de la cascada de información tiene un significado inverso a la heterogeneidad (bien sea macroheterogeneidad o microheterogeneidad) relativa a la distribución de las especies. La primera se refiere a información no explicada por sus parámetros, mientras la segunda se refiere a la información extraída a través de los parámetros, es decir, información que si ha sido explicada.

Como consecuencia de esto, para una transecta de longitud determinada, podemos encontrar especies que presentan macroheterogeneidad y especies que presentan microheterogeneidad o azar, y esto se debe a que cada especie está presente en el área en forma de "parches", pero de distintos tamaños.

Cuando estamos en presencia de una distribución macroheterogénea, podemos determinar al menos un punto en el borde del parche, el cual, al unirse a través de una recta con otro punto de borde o con un extremo de la transecta, forma un segmento. A estos segmentos que marcan la extensión de la distribución de las especies que muestran macroheterogeneidad, los denominaremos "escamas".

Uno de los aspectos que este método recomienda para el análisis de los resultados, es calcular la media de la información por parámetro de todas las especies presentes para cada transecta. En nuestro caso, la información media suministrada en las seis transectas por el "comienzo" es cercana a la aportada por el "fin", y ambas tienen valores bajos, lo cual sugiere que la microheterogeneidad es más importante que la macroheterogeneidad. Los valores de ICOM e IFIN son bajos debido a que no se presentan, frecuentemente, especies con un "comienzo" retardado o un "fin" anticipado, lo cual significa que la presencia de las especies en forma de "escamas" a lo largo de las transectas, no es importante. Sin embargo, la desviación relativamente alta de estas medias introduce ciertas dudas. Si buscamos los valores particulares de ICOM e IFIN, encontramos que para algunas especies estos parámetros, en la mayoría de las transectas, presentan valores superiores a 10. Estas especies serán analizadas posteriormente.

Por otra parte, la información media que suministra el número de grupos en las seis transectas, es proporcionalmente bastante baja, indicando este hecho que la microheterogeneidad tampoco es importante y que una proporción grande de las especies se distribuye al azar. Esto es cierto porque cuando las especies se distribu -

yen de manera regular o agrupada, su reparto a lo largo de una línea es más predecible que en una especie distribuída al azar. En consecuencia, se puede extraer mayor información de una especie distribuída regularmente o en forma agrupada que de aquella que se distribuye al azar. Sin embargo, nos enfrentamos al mismo problema anterior: la desviación es muy alta, la cual no favorece la interpretación hecha. Extrayendo los valores más altos de ING, nos damos cuenta que éstos coinciden con un pequeño grupo de especies, que serán objeto de discusión en el siguiente apartado.

Si seleccionamos para cada transecta los valores de ICOM e IFIN superiores a 10 y los ubicamos en las respectivas matrices de presencia, nos damos cuenta que un grupo de siete especies (7, 13, 23, 25, 39, 45 y 73) presentan el "fin" como accidente más importante, al menos en la mitad de las transectas en que aparece la especie. Esto nos permite afirmar que estas siete especies se presentan en forma de "escamas" en la mitad izquierda de las transectas, como se puede constatar en las matrices (Figuras 6-11). Es importante resaltar que ninguna especie presenta valores de ING consistentemente elevados y más aún, en las 6 transectas sólo aparecen 4 valores superiores a 10 y éstos corresponden a cuatro especies diferentes. Podemos concluir, entonces, que

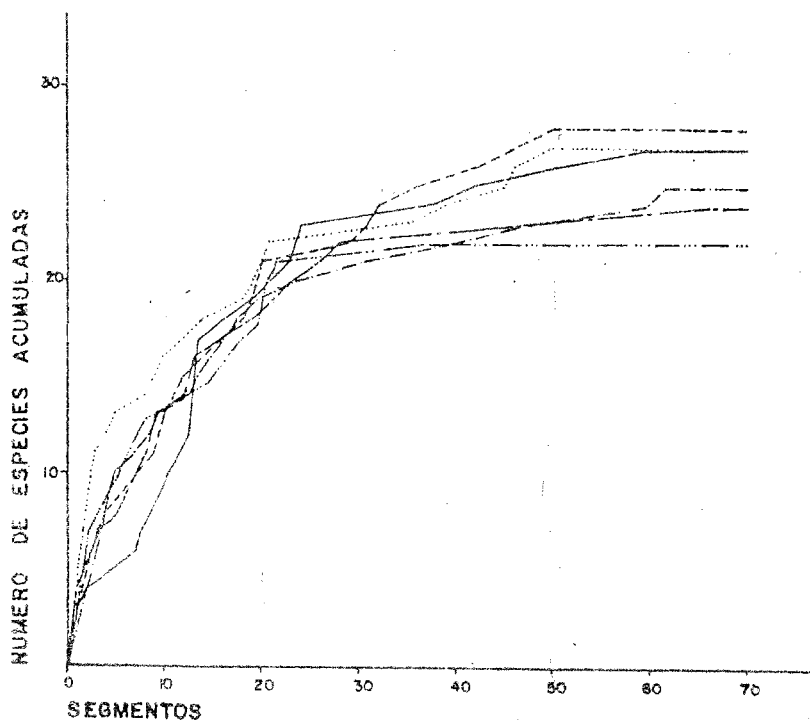
las especies diferentes al grupo formado por: 7, 13, 23, 25, 39, 45 y 73, no se presentan en forma de "escamas", lo cual apoya la conclusión de que la distribución al azar, es más importante que la macroheterogeneidad.

En vista de eso, podría pensarse que no se encuentra macroheterogeneidad en la distribución de la mayoría de las especies a causa de que la longitud de las transectas fuera insuficiente. Sin embargo, esto no es cierto, cuando graficamos el número de especies en función de la longitud de las transectas (Figura 12), observamos que las curvas alcanzan la saturación mucho antes de los 210 m en las seis transectas, lo cual significa que, con cierta aproximación, se están considerando todas las especies y si aumentáramos la longitud de las transectas, no se observarían cambios importantes en la composición ni en la distribución de las mismas. En consecuencia, podemos concluir que en general, las especies se encuentran distribuidas de manera poco predecible y que sólo un pequeño grupo presenta una distribución agrupada en una zona del área estudiada.

Las heterogeneidades residuales medias de los cuatro primeros parámetros muestran valores notablemente más altos que los de ICOM, IFIN e ING, también sugieren que una gran parte de las espe

FIGURA 12.

CURVAS DE SATURACION DE ESPECIES PARA LAS
SEIS TRANSECTAS.



- TRANSECTA Nº 1
- TRANSECTA Nº 2
- TRANSECTA Nº 3
- TRANSECTA Nº 4
- TRANSECTA Nº 5
- TRANSECTA Nº 6

cies está distribuída al azar, pero nos encontramos, nuevamente, con desviaciones altas con respecto a la media. Si observamos las heterogeneidades residuales para cada especie, notamos que los valores más elevados coinciden con un pequeño grupo de especies (una gramínea (1), - Chamaedorea sp. (2), Diplazium hians (8), una Rubia - ceae (14), Psychotria aubletians (30) y la especie n° 55), siendo éstas las que presentan las frecuencias más altas. Los valores altos de HT1 medias están determinados por este grupo de especies y para las restantes es difícil determinar como se distribuyen, debido a que sus valores bajos pueden ser causados por microheterogeneidad en la distribución, o por baja frecuencia de aparición en las transectas. Estas serán analizadas con más detalle en el siguiente apartado.

2.2. A NIVEL ESPECIFICO.

2.2.1. En relación a las matrices de presencia.

Observando las matrices de presencia (Figura 6-11), se encuentra, como se dijo en el apartado anterior, que un grupo de especies presenta una distribución amplia y una frecuencia alta. Este grupo está formado principalmente, por cinco especies (una gramínea (1), Chamaedorea sp(2) Diplazium hians (8), una Rubiaceae (14) y Psy-

chotria aubletiana (30)). De este grupo, la especie 2 presenta estas características de modo más marcado. Las especies restantes son un grupo mayoritario con densidades bajas y diversos modos de distribución.

Las especies Piper sp (25), una Cyclantha - ceae (39) y Peperomia peltroidea (73) se presentan de manera más o menos continua, pero en sectores relativamente pequeños de las transectas, y con frecuencias intermedias. Otras especies como Miconia meridensis (7), Begonia sp (13), Solanum laevigatum (23) y Trichipteris sp (45)), también presentan frecuencias intermedias pero se distribuyen en zonas del sector izquierdo de las transectas, y en forma más interrumpida. Se distingue otro grupo de especies cuya distribución no está restringida a ciertas zonas de las transectas, aunque también poseen frecuencias intermedias y estas especies son: Solanum dissimile (17), Renealmia thyrsoidea (28), una Rubiaceae (44) y la especie n° 55. Por último, se encuentra un grupo de especies cuyo modo de distribución es muy difícil de detectar ya que no muestra tendencias en las seis transectas o su frecuencia de aparición es muy baja como por ejemplo, las especies 40, 79, 85, 94, 29 y 46.

Observando las matrices, no se encuentran a simple vista, relaciones entre la distribución de las especies y los factores físicos considerados.

2.2.2. En relación al método de la cascada de información.

La mayoría de los métodos que tratan de detectar patrones de distribución, lo hacen, generalmente, atacando el problema desde un solo ángulo, por el contrario, el método de la cascada de información estudia los patrones de distribución utilizando diversos modos de análisis complementarios. Sin embargo, la interpretación de los resultados sugerida por los autores, Godron (1971) y Fariñas (1984) está cargada de subjetividad y carece de proposiciones concretas para relacionar los valores de los parámetros con niveles de significancia estadística. Cuando se trata de líneas que presentan una macroheterogeneidad importante, el método resulta bastante confiable ya que propone una serie de mecanismos que permiten complementar y reafirmar la interpretación hecha a partir de los valores de los parámetros. En nuestro caso particular, la macroheteroge-

neidad parece no ser importante, al me-
nos para la mayoría de las especies, con
lo cual nos estamos enfrentando a una co-
munidad cuyas especies se distribuyen -
al azar y/o presentan una microheteroge-
neidad importante. El método de la cas-
cada de información no ha sido aún ex-
plotado lo suficiente como para poder -
resolver este problema, sin embargo, -
creemos que tanto los parámetros propues-
tos por Godron (1971), como los propues-
tos por Fariñas (1984), pueden aportar
información muy valiosa en relación a la
microheterogeneidad. A tal fin hemos -
realizado una serie de simulaciones de
diferentes tipos de distribución y he-
mos calculado los valores correspondien-
tes a la información de los diferentes
parámetros y a las heterogeneidades, va-
riando la frecuencia. Las simulaciones
se hicieron para líneas de 70 segmentos,
con varias frecuencias de presencia y pa-
ra tres modos de distribución: al azar,
regular y agregada. En la simulación -
de la distribución al azar, para cada -
frecuencia de presencias se hicieron 10
réplicas y la posición de las presencias
en la línea se determinó según una ta-
bla de números aleatorios. En la simula-
ción de la distribución regular, depen-

diendo de la frecuencia de presencias, éstas se colocaron de tal manera que la separación entre ellas fuese máxima. La distribución agregada se hizo con el mismo procedimiento de la distribución al azar, sólo que en lugar de repartir aleatoriamente presencias aisladas, se repartieron grupos de presencias consecutivos, es decir, agregados de presencias. Estos agregados aumentaban de tamaño a medida que la frecuencia era mayor. Tanto para la distribución al azar como para la agregada, se promediaron las informaciones de los parámetros resultantes de cada simulación, así como las heterogeneidades residuales. La desviación de las medias de estos valores fue baja, por lo que consideramos que no era necesario hacer mayor número de réplicas. Los resultados de dichas pruebas se muestran en las Figuras 13, 14, 15 y 16.

De estas figuras podemos deducir que la información dada por el parámetro frecuencia (IFREC) es independiente del modo de distribución y que la magnitud de la información disminuye a medida que la frecuencia se acerca a la mitad del número total de segmentos, tal como lo

FIGURA 13.

INFORMACIONES DE FRECUENCIA Y COMIENZO EN FUNCION DE DE LA FRECUENCIA APORTADAS POR EL METODO DE LA CASCA DA DE INFORMACION. RESULTADOS DE LA SIMULACION DE - TRES MODOS DE DISTRIBUCION.

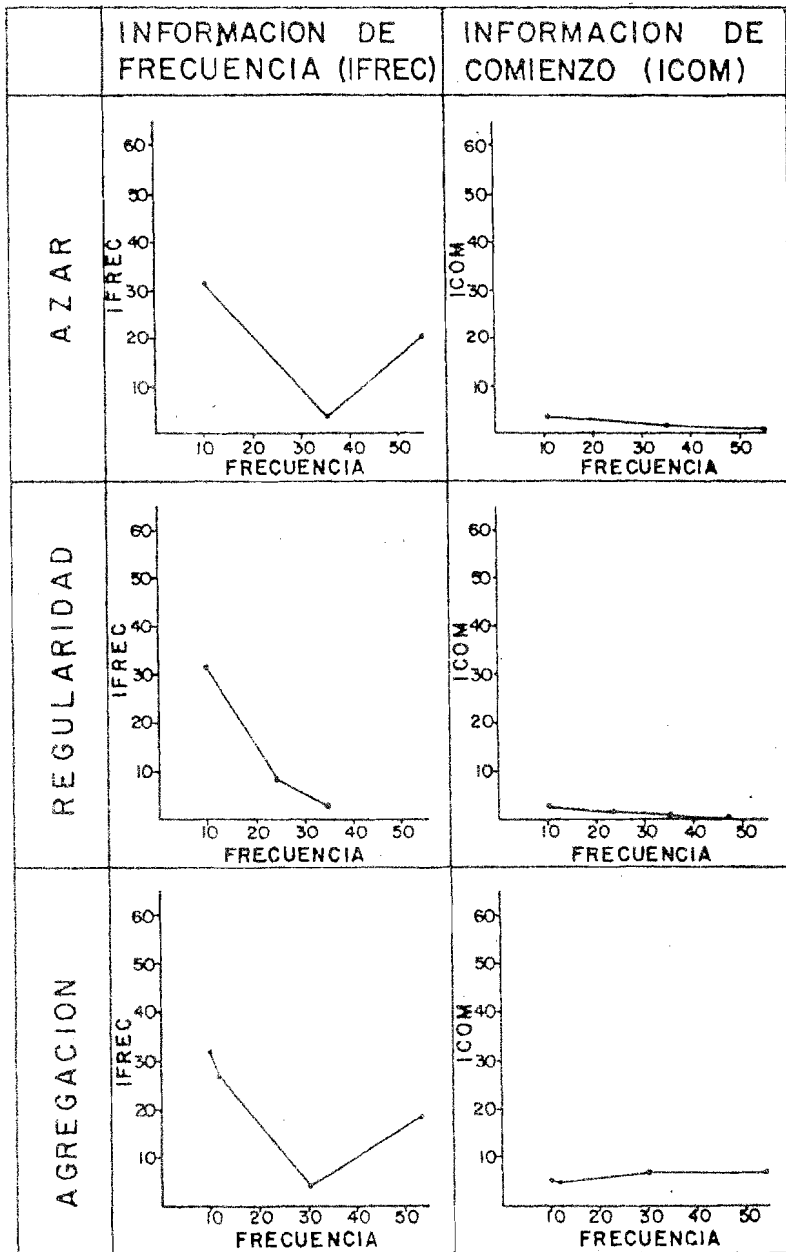


FIGURA 14.

INFORMACIONES DE FIN Y NUMERO DE GRUPOS EN FUNCION DE LA FRECUENCIA, APORTADAS POR EL METODO DE LA CASCADA DE INFORMACION, SIMULANDO TRES MODOS DE DISTRIBUCION.

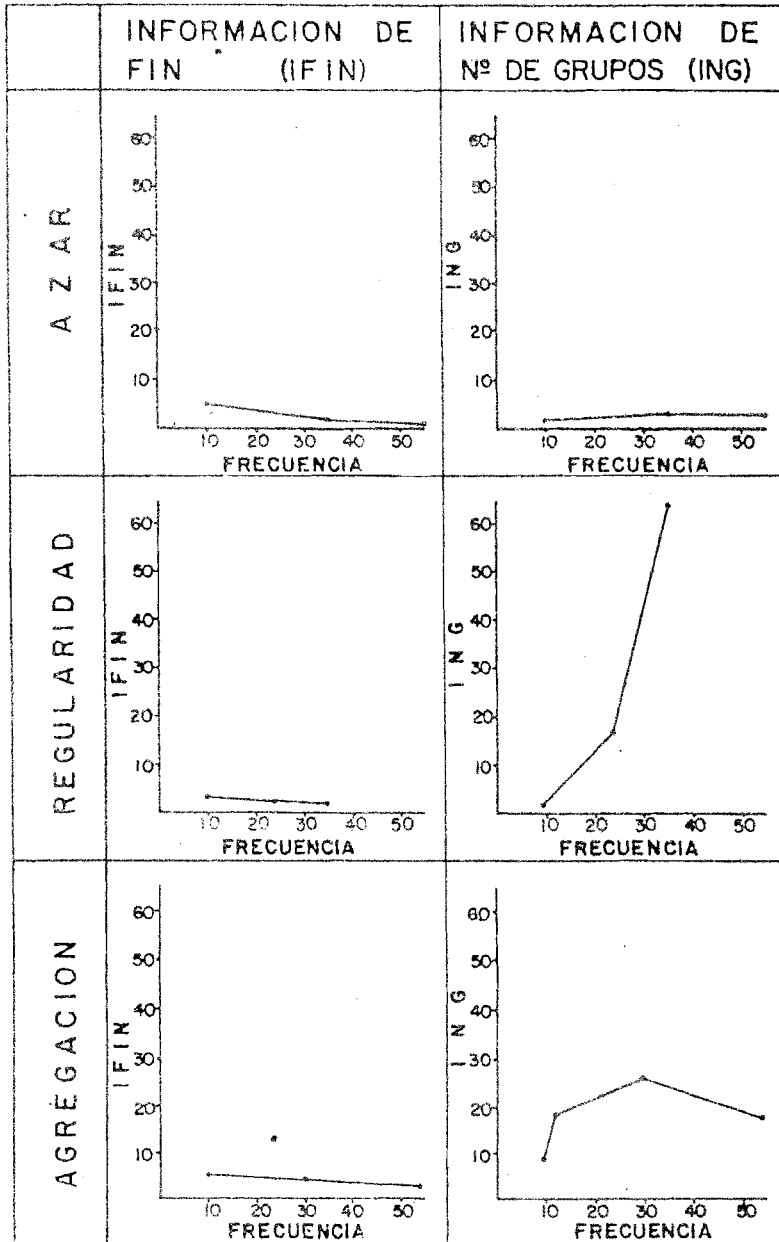


FIGURA 15.

INFORMACIONES DE TIPO DE GRUPOS Y TIPO DE CESURAS O INTERRUPTIONES, EN FUNCION DE LA FRECUENCIA, APORTADAS POR EL METODO DE LA CASCADE DE INFORMACION SIMULANDO TRES MODOS DE DISTRIBUCION.

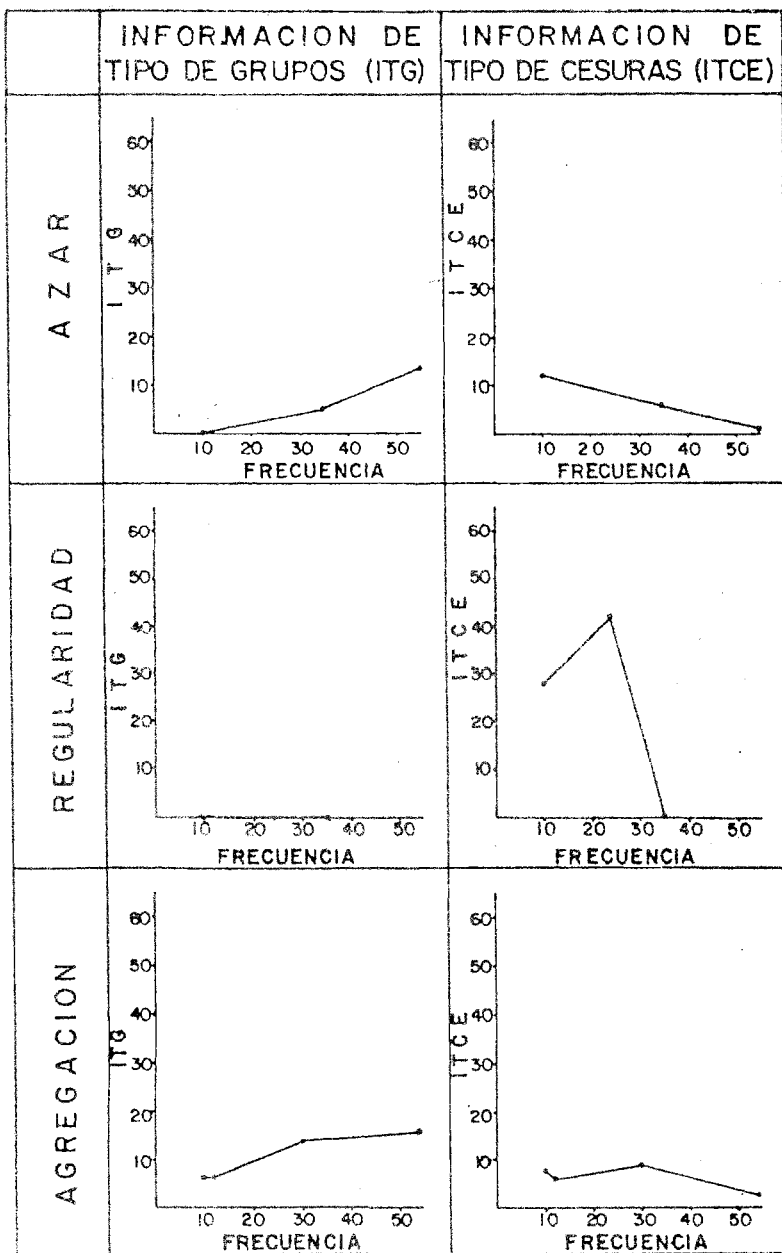
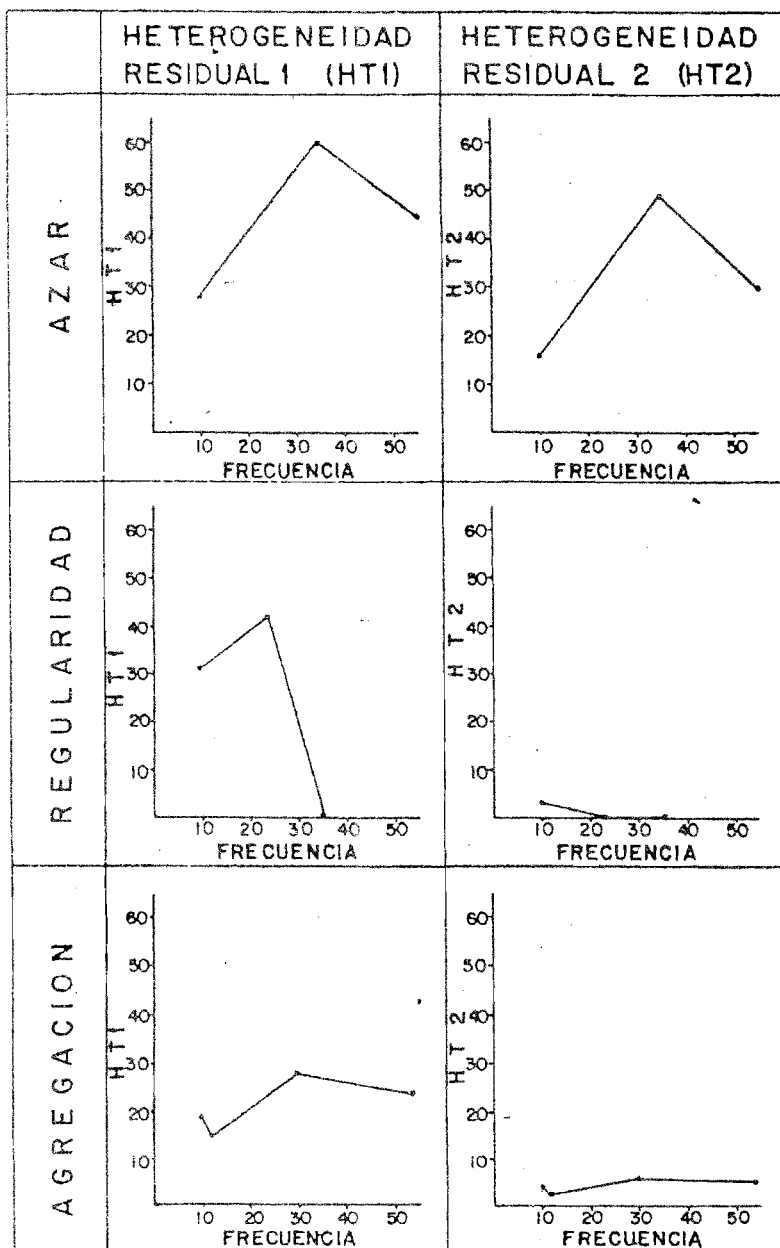


FIGURA 16.

HETEROGENEIDADES RESIDUALES DE LOS PRIMEROS CUATRO (HT1) Y DE LOS SEIS (HT2) PARAMETROS ESTRUCTURALES DEL METODO DE LA CASCADA DE INFORMACION, SIMULANDO TRES MODOS DE DISTRIBUCION.



describe Fariñas (1984). En nuestro caso, este valor medio de frecuencia es 35.

La información que aportan el "comienzo" y el "fin", en ninguna de las tres situaciones simuladas, supera el valor de 5, lo cual nos asegura que ninguna de nuestras simulaciones presenta componentes de macroheterogeneidad en su distribución, ya que el rango de 0-5 es muy bajo en relación a las magnitudes que podemos encontrar para las heterogeneidades residuales o la información aportada por otros parámetros.

En relación a los parámetros restantes, hemos elaborado la Tabla IX, donde se resaltan las diferencias importantes en los valores de información de los parámetros que nos permiten discernir entre los diferentes patrones de distribución. Así, por ejemplo, si tenemos que una especie X tiene 20 presencias en una línea de 70 segmentos, cuyo INGR es 2 y su HET2 tiene un valor de 35, podemos suponer que tiene una distribución al azar. Sin embargo, es necesario comparar las magnitudes de información de los restantes parámetros para poder determi

TABLA IX.

RESUMEN DE LOS ASPECTOS MAS RESALTANTES QUE NOS PERMITEN DIFERENCIAR ENTRE SI, LOS MODOS DE DISTRIBUCION DIFERENTES A LA MACROHETERogeneIDAD, MEDIANTE LOS PARAMETROS DE LA CASCA DA DE INFORMACION.

	Información de número de grupos	Información de Tipo de Grupos	Información de tipo de cesuras o interrupciones	Heterogeneidad residual de los cuatro primeros parámetros	Heterogeneidad residual de los seis parámetros
Distribución al azar	< 3 ***	2-13 para frecuencias de 20-55	< 12	> 30 para frecuencias de 15-55	> 15 para frecuencias de 10-55 ***
Distribución regular	> 3 para frecuencias de 15-35	0 para frecuencias de 0-35 ***	> 15 para frecuencias de 10-30 ***	> 30 para frecuencias de 10-25	< 8 para frecuencias de 10-35
Distribución agregada	> 3 para frecuencias \geq 10	6-16 para frecuencias de 10-55	< 10	< 30 ***	< 8 para frecuencias de 10-35

*** Modo de distribución que se diferencia claramente de los restantes, en relación a la información del parámetro correspondiente.

nar con mayor grado de certeza el o los patrones de distribución de la especie. Para el caso particular de nuestro estudio, tenemos 6 réplicas de cada serie de valores, los cuales corresponden a diferentes valores de frecuencia. Esto nos permite construir los gráficos de variación de cada parámetro en función de la frecuencia. La comparación de estos gráficos con los de las Figuras 13, 14, 15 y 16, le dan mayor valor a la determinación del modo de distribución de la especie, debido a que no se compara sólo un punto sino una serie de puntos que muestran una tendencia.

Comenzaremos el análisis de la distribución por especie, considerando aquellas que presentan valores de ICOM e IFIN superiores a 10 al menos en el 50% de las transectas en las cuales están presentes, es decir, las especies que presentan macroheterogeneidad en su modo de distribución. Como habíamos mencionado anteriormente, este es un grupo de siete especies: 7, 13, 23, 25, 39, 45 y 73. Nótese que son las mismas especies que se distribuyen en ciertos sectores de las transectas, de manera poco o muy continua. Se tomaron los valores de

ICOM e IFIN superiores a 10 ya que por encima de este valor podemos tener la certeza de que no se trata de microheterogeneidad ni distribución al azar, como se puede constatar en las figuras 13, 14, 15 y 16.

La información aportada por el número de grupos permite discernir entre microheterogeneidad y distribución al azar, para valores de frecuencia superiores a 10. Podemos decir entonces, que valores de ING inferiores a 8 corresponden a una distribución al azar y por encima de ese valor, a microheterogeneidad. Si analizamos la información de este parámetro a nivel específico, encontramos que a pesar de que las medias por transecta son muy bajas, existe un par de especies (30 y 8) que presentan valores de INGR superiores a 8 al menos en la mitad de las transectas en que están presentes. Este resultado sugiere una posible microheterogeneidad en la distribución de estas dos especies. Fariñas (1984) afirma que valores altos en INGR implican un elevado componente de microheterogeneidad en la distribución.

A continuación analizaremos en forma se parada cada especie del grupo que no - presentó macroheterogeneidad. El grupo de especies que presentó macroheterogeneidad en su distribución no será sometido a este análisis debido a que las simulaciones fueron hechas para microhe terogeneidad y azar y no contemplan el efecto de valores elevados de ICOM e IFIN sobre la información de los parámetros que se calcula posteriormente.

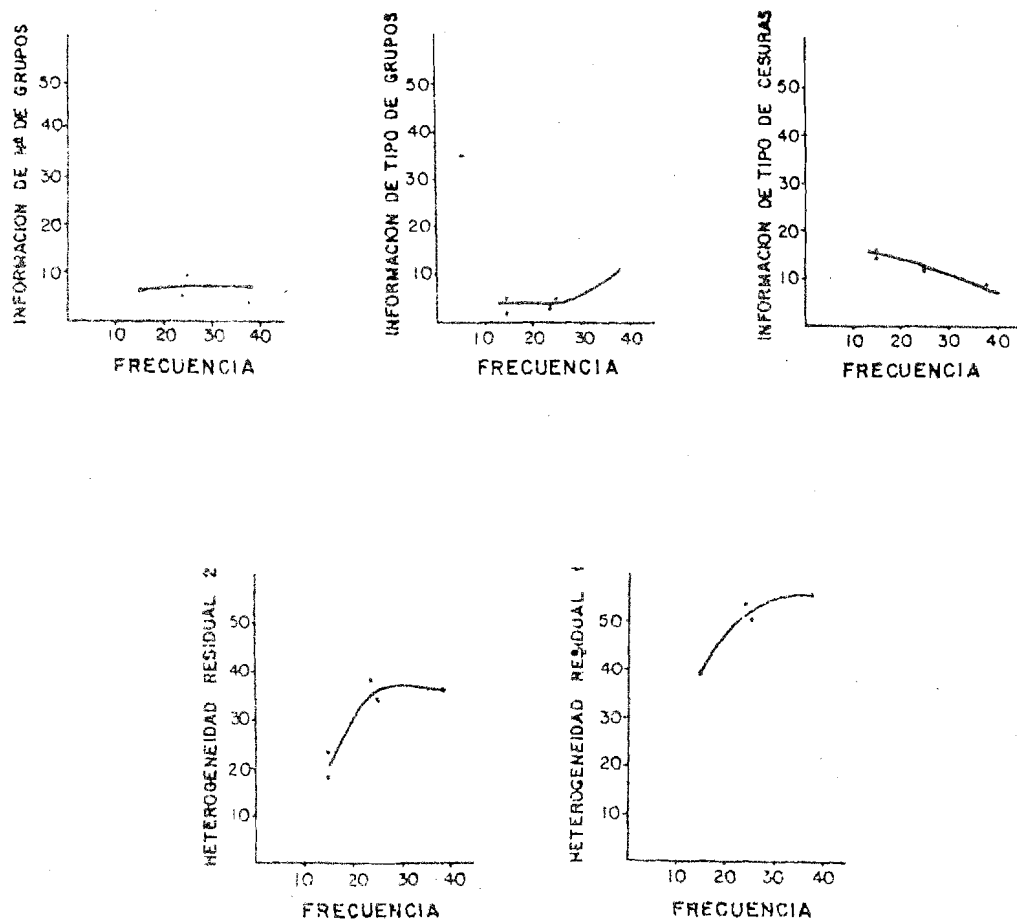
La especie 1 (Gramineae) muestra (Figura - 17) que tanto la información de los parámetros estructurales como las heterogeneidades residuales coinciden con el mo delo de simulación de distribución al - azar.

La figura 17 no incluye los datos de la transecta 5 ya que estos se alejan considerablemente del resto, apuntando a una distribución agregada.

La especie 2 (Chamaedorea sp.) al igual que la anterior, presenta magnitudes de información y heterogeneidad que nos permiten afirmar que su distribución es al azar. Lo mismo sucede para las especies 14 (Rubiaceae) y 55.

FIGURA 17.

REPRESENTACION DE LAS INFORMACIONES Y HETEROGENEIDADES DE LA ESPECIE 1 (GRAMINEAE) EN FUNCION DE LA FRECUENCIA EN QUE DICHA ESPECIE APARECE EN 5 TRANSECTAS*



* Los valores de la transecta 5 fueron eliminados, ya que se alejan demasiado del resto de los puntos.

Las especies 8 (Diplazium hians) y 30 (Psychotria aubletiana), de las cuales el análisis basado en los valores de INGR - sugirieron una microheterogeneidad, no muestran un patrón nítido. En ambos casos los valores de ING e ITG sugieren, aunque de manera no muy clara, un componente de agregación en su distribución. Sin embargo, las magnitudes de las heterogeneidades residuales no dan cabida a esta forma de distribución, sino a una distribución al azar.

Para el resto de las especies no fue posible construir gráficos como los de la figura 17, debido a que su frecuencia es muy baja (alrededor de 10 o por debajo de este valor). Solo las especies 12, 17, 28 y 44 presentaron frecuencias cercanas a 10 al menos en una transecta, determinando su modo de distribución con un solo valor de frecuencia.

Los resultados sugieren que la especie 12 (Solanum sp.) presenta un patrón de distribución agregado (al menos en la única transecta con frecuencia suficiente para hacer el análisis).

La especie 17 (Solanum dissimile) presenta valores que se ajustan a una distribución

al azar y otros que se ajustan a una distribución agregada. Es posible que estemos en presencia de un patrón combinado.

Las especies 28 (Renealmia thyrsoides) y 44 (Rubiaceae) muestran valores que apuntan a una distribución al azar.

Las especies que no han sido mencionadas en este análisis de la micro y macroheterogeneidad, presentan valores de frecuencia por transecta tan bajos que no pueden ser comparados con los gráficos producto de las simulaciones.

2.2.3. En relación a los gráficos de densidades absolutas.

Estos gráficos se hicieron para un total de 11 especies, las cuales presentaron densidades superiores o iguales a 0.075 individuo/segmento e inferiores a un individuo/segmento. La cota superior se estableció debido a que cuando las densidades son más altas los gráficos se hacen menos claros y precisos. Las dos especies que presentan esas altas densidades (Chamaedorea sp (2) y Diplazium hians (8)), fueron so

metidas a otro tipo de análisis que presentaremos posteriormente. La cota inferior se estableció debido a que, cuando las densidades son menores, es difícil y arriesgado extraer alguna conclusión.

En una primera aproximación, podemos separar estas 11 especies en dos grupos. El primero, formado por las especies - 7, 11, 12, 13, 17, 28 y 45, cuyas densidades absolutas se representan en las figuras 18, 19, 20, 21, 22, 23 y 24, respectivamente. La distribución de estas especies en nuestra área de muestreo - presenta la característica común de no ocupar el cuadrante superior derecho. El segundo grupo, formado por cuatro especies, a saber: 14, 44, 48 y 66, representado en las figuras 25, 26, 27 y 28, respectivamente, se caracteriza por estar repartidas en cualquier zona del - área de muestreo.

Es importante resaltar que el cuadrante superior derecho del área donde se ubicaron las transectas presenta en promedio los suelos menos húmedos. Esto nos hace pensar que las especies del primer grupo no toleran tales rangos de hume -

FIGURA 18.

GRAFICOS DE DENSIDADES ABSOLUTAS DE LA ESPECIE
Miconia meridensis (7).

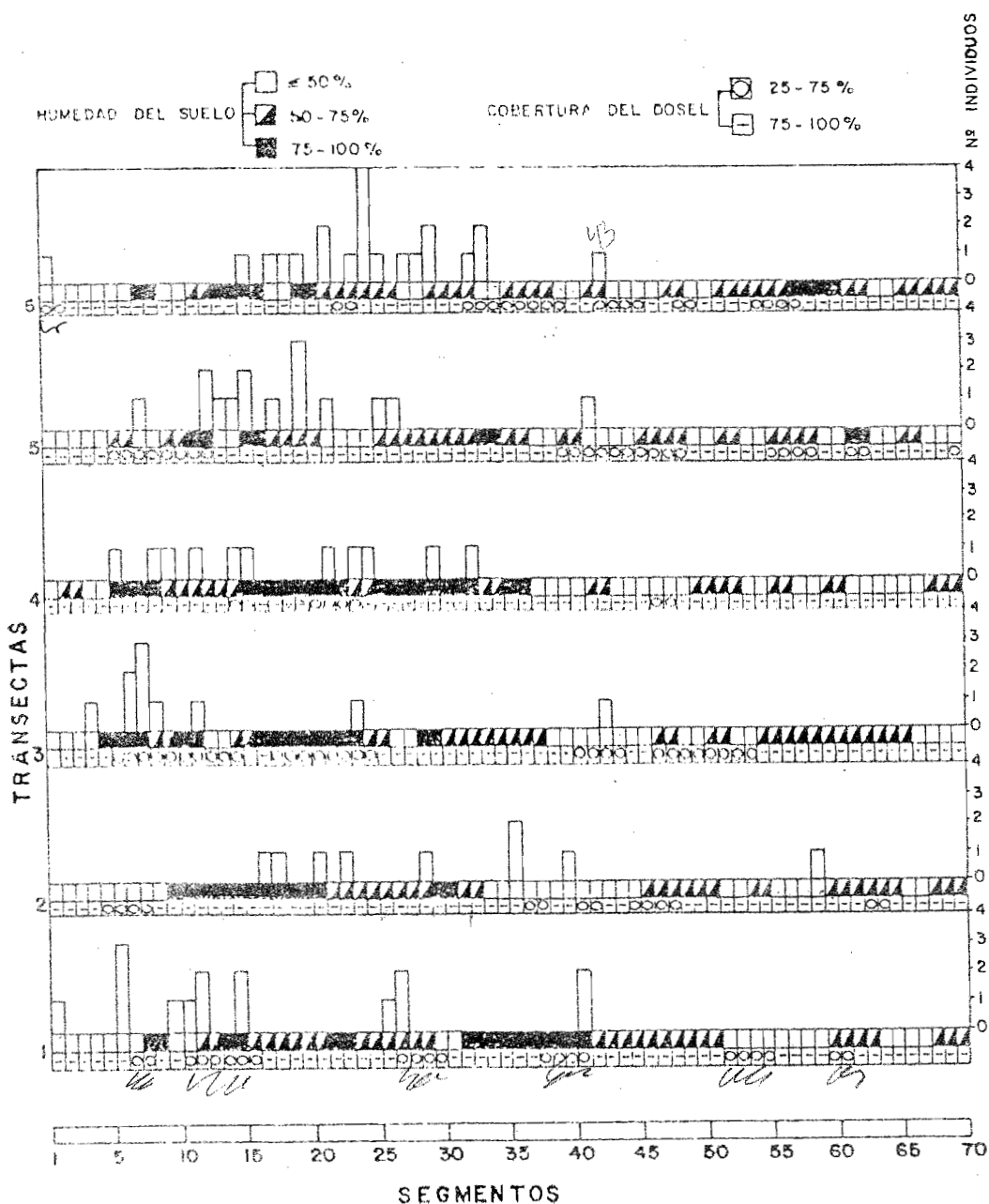


FIGURA 19.

GRAFICOS DE DENSIDADES ABSOLUTAS DE LA ESPECIE
Dunalia riparia (11)

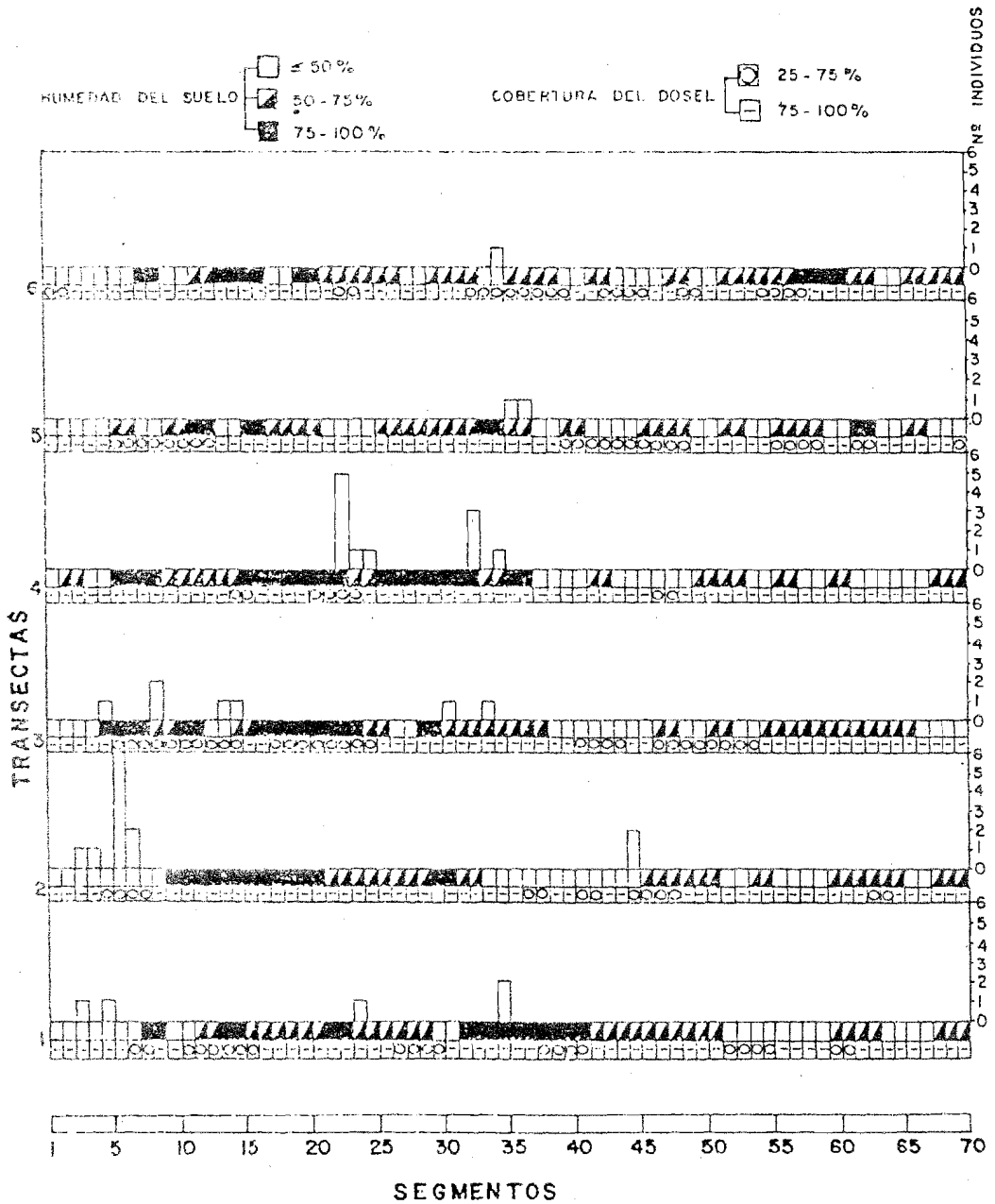


FIGURA 20.

GRAFICOS DE DENSIDADES ABSOLUTAS DE LA ESPECIE
Solanum sp (12).

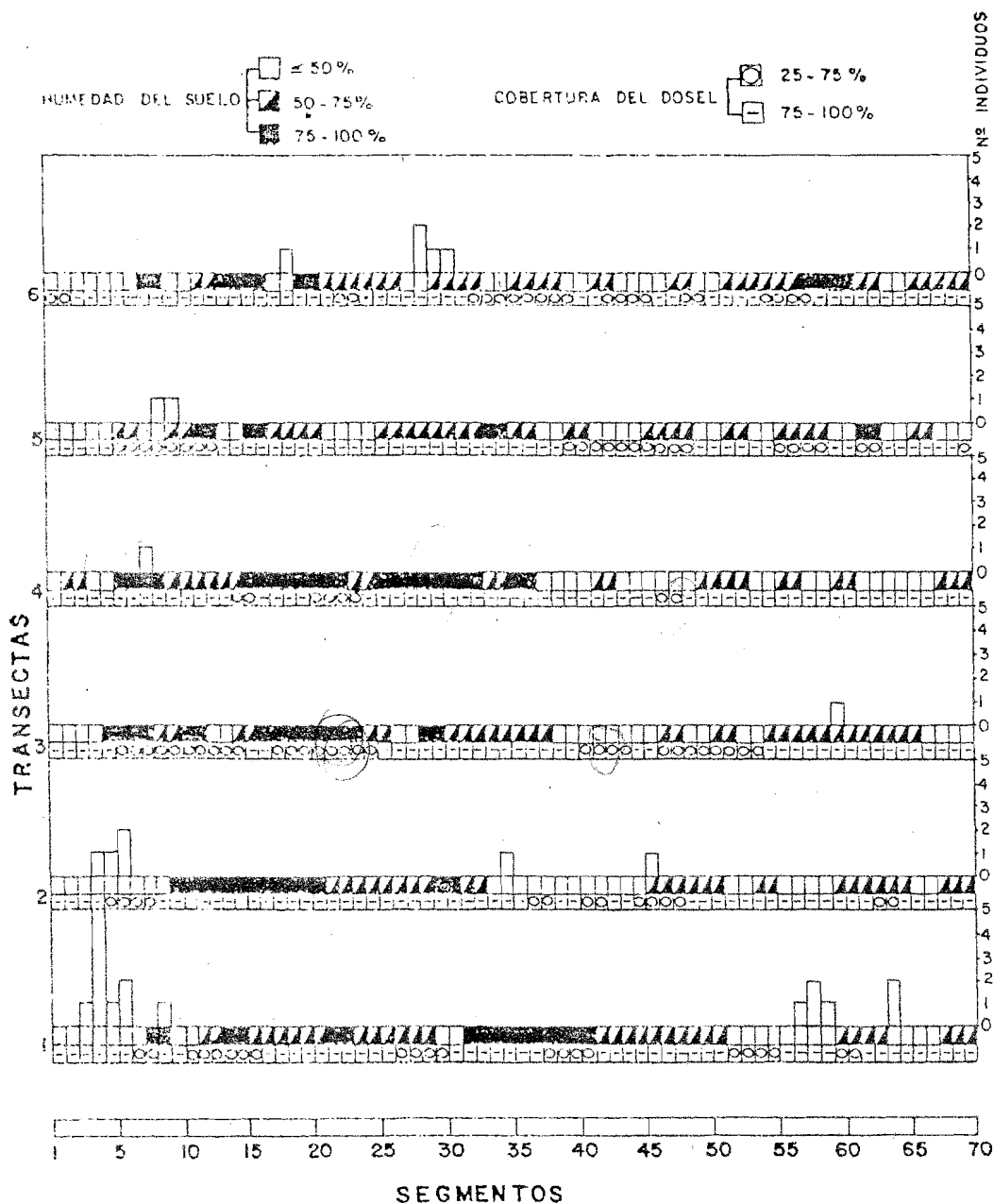


FIGURA 21.

GRAFICOS DE DENSIDADES ABSOLUTAS DE LA ESPECIE
Begonia sp (13).

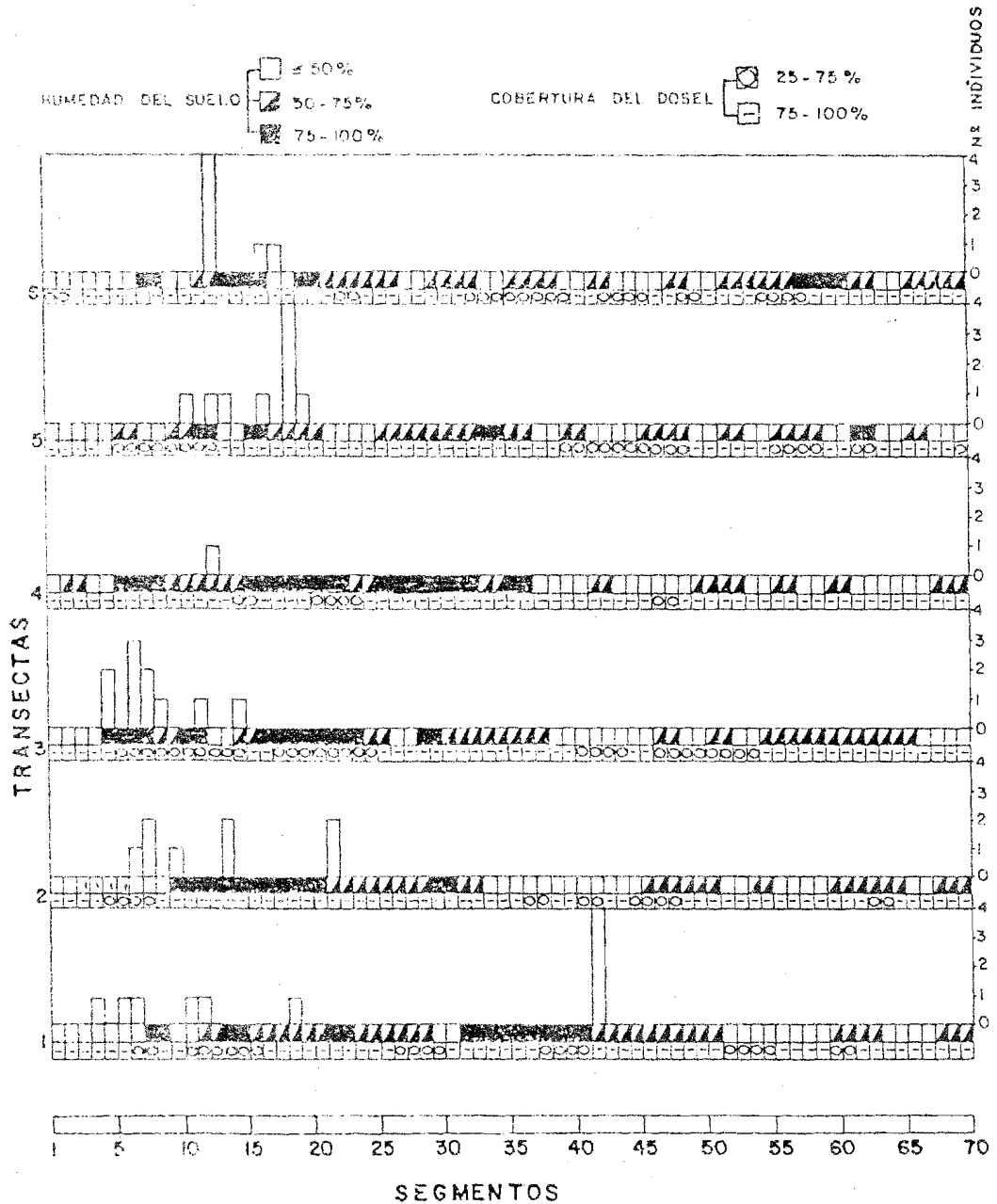


FIGURA 22.

GRAFICOS DE DENSIDADES ABSOLUTAS DE LA ESPECIE
Solanum dissimile (17)

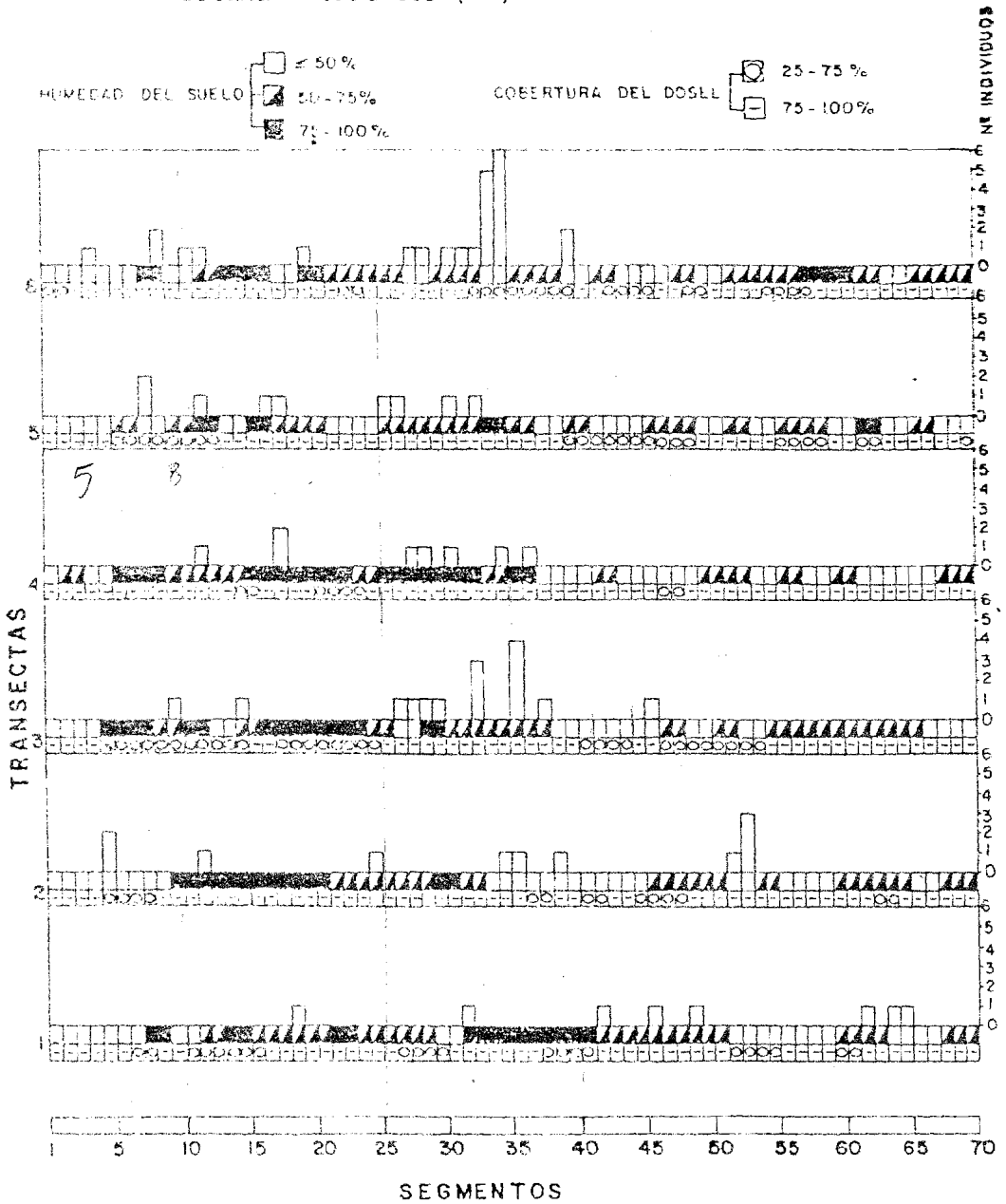


FIGURA 23.

GRAFICOS DE DENSIDADES ABSOLUTAS DE LA ESPECIE
Renealmia tyrsoides (28).

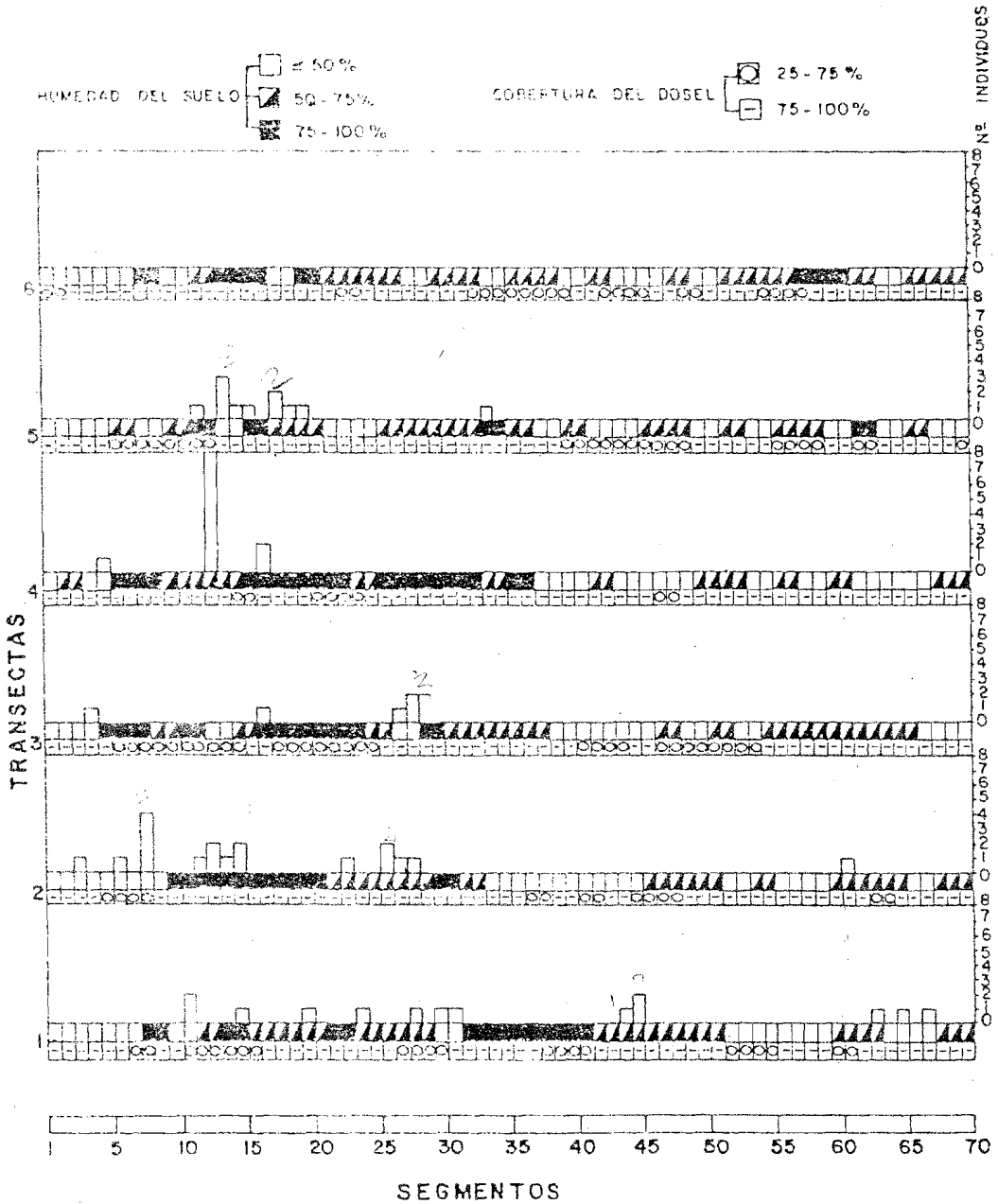


FIGURA 24.

GRAFICO DE DENSIDADES ABSOLUTAS DE LA ESPECIE *Trichiptens* sp (45).

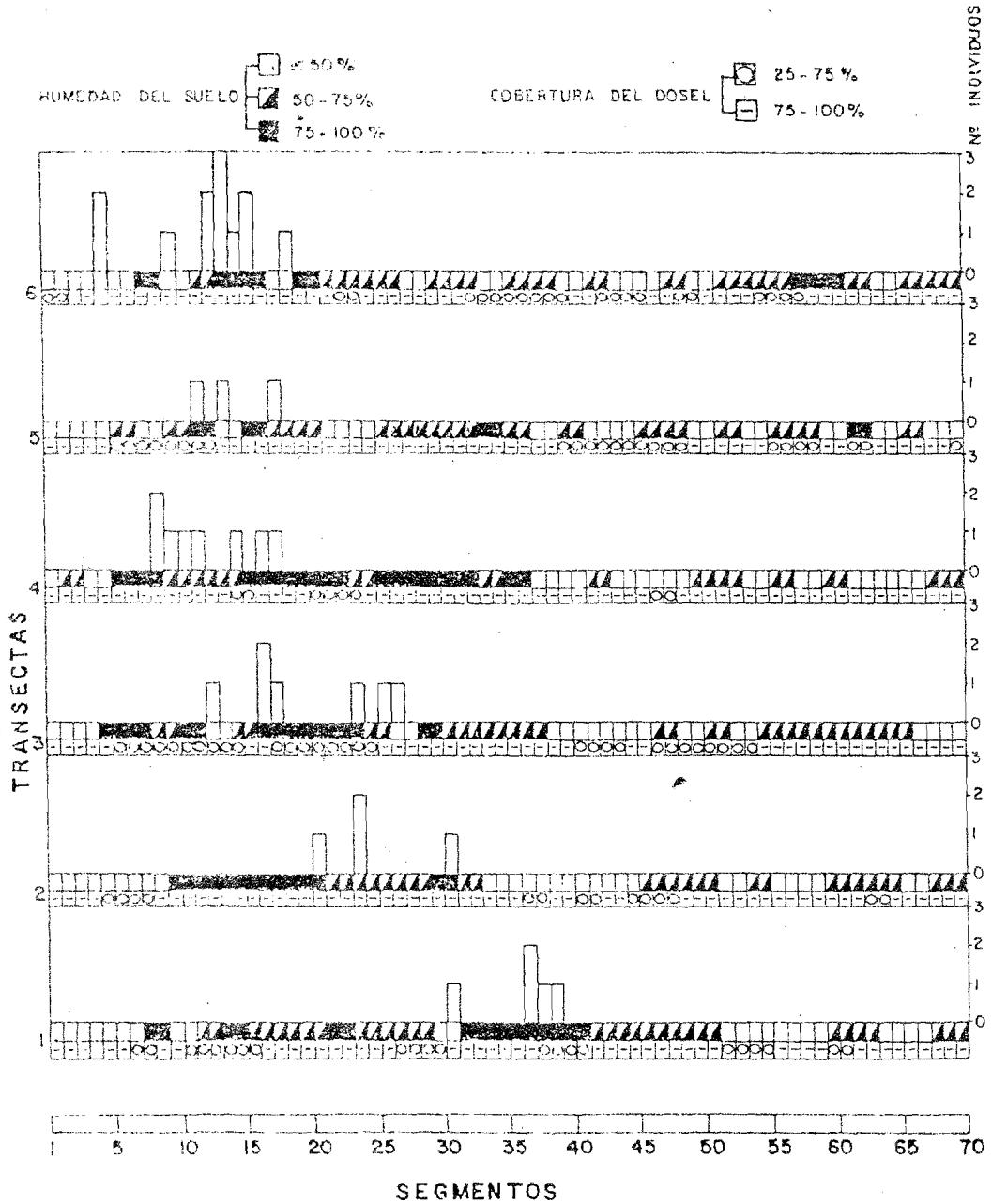


FIGURA 25.

GRAFICOS DE DENSIDADES ABSOLUTAS DE LA ESPECIE 14 (Rubiaceae)

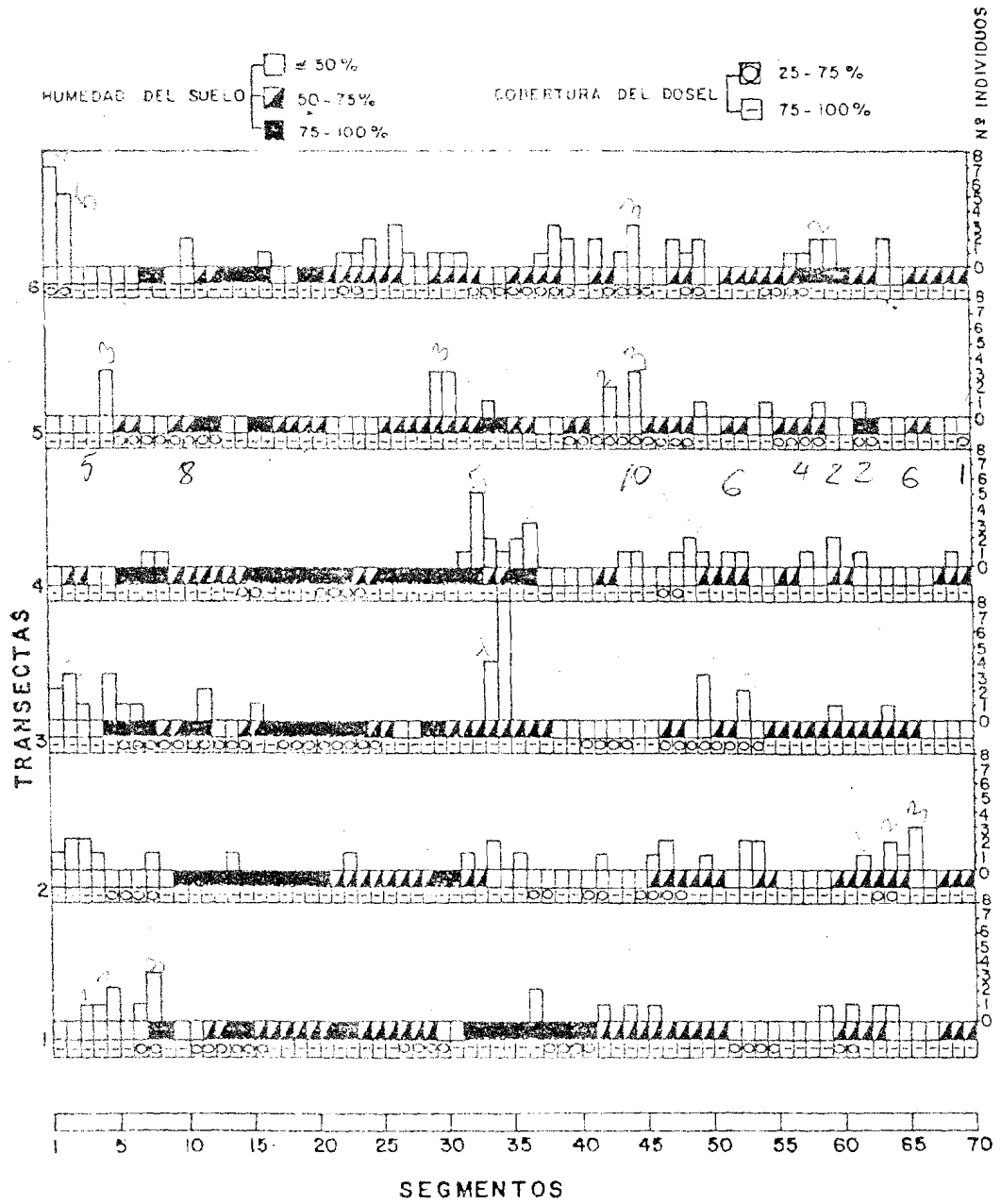


FIGURA 26.

GRAFICOS DE DENSIDADES ABSOLUTAS DE LA ESPECIE
44 (Rubiaceae)

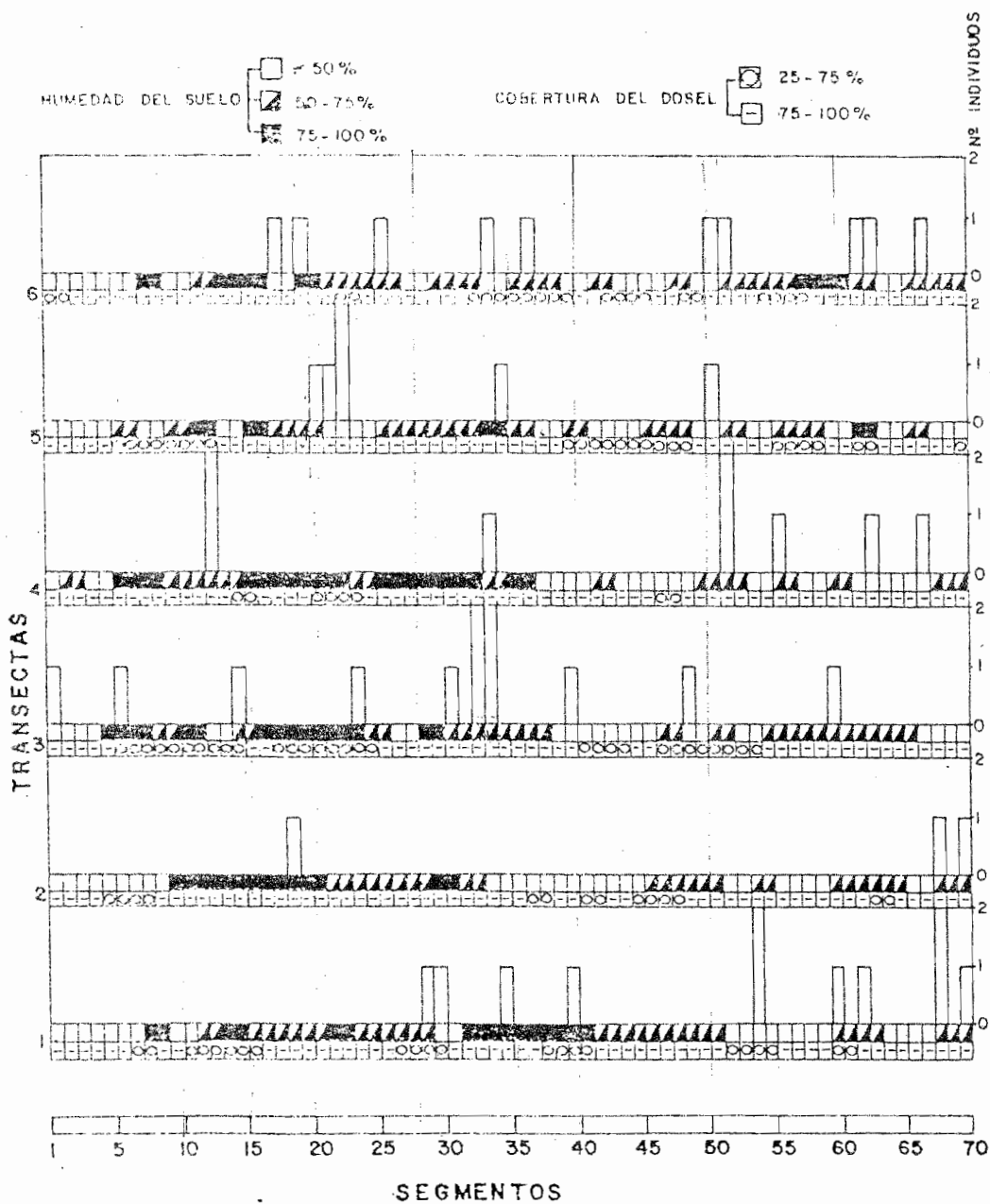
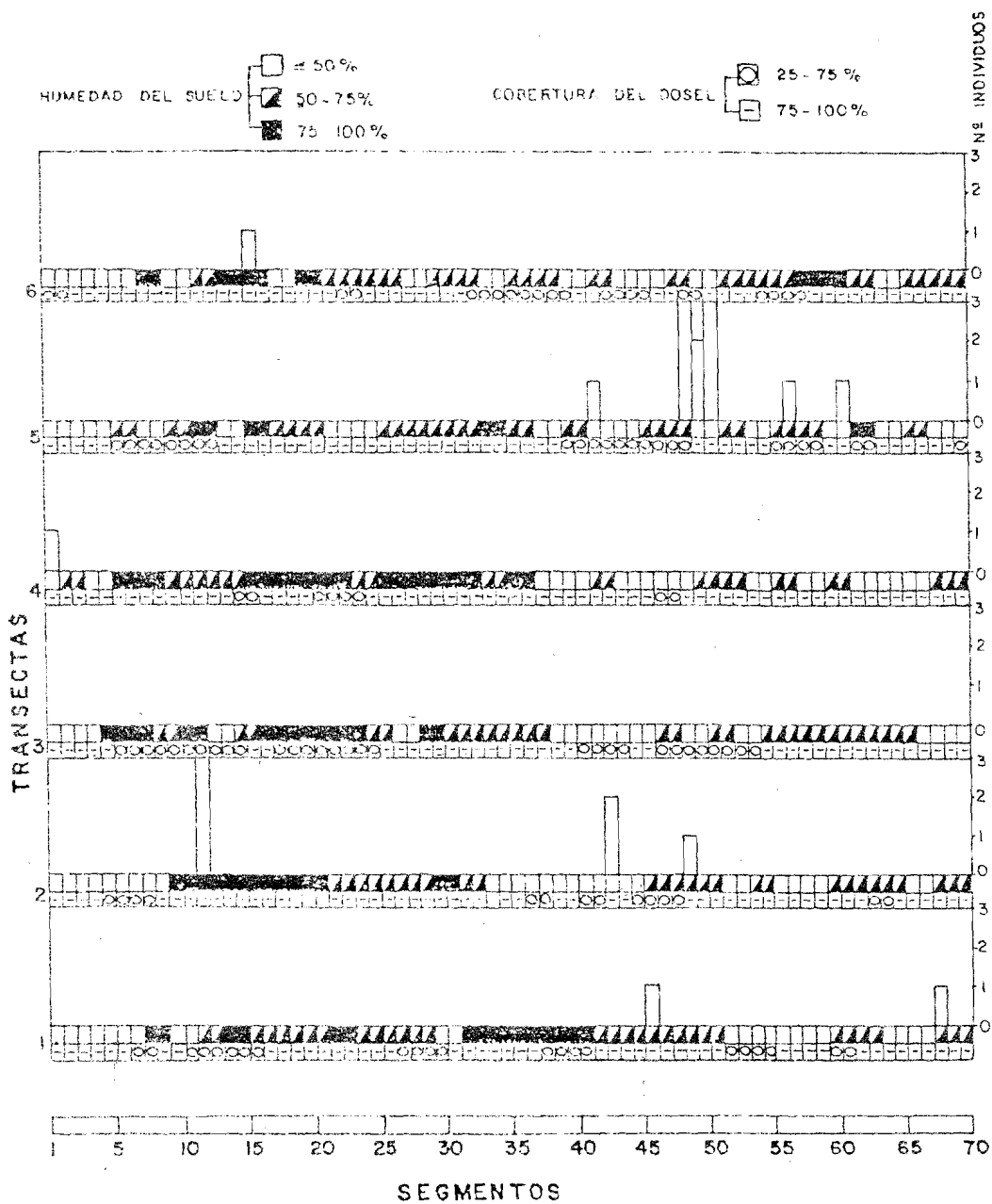


FIGURA 28.

GRAFICOS DE DENSIDADES ABSOLUTAS DE LA ESPECIE 66 (Solanaceae).



dad del suelo o su capacidad competitiva es menor frente a otras especies mejor adaptadas a los bajos rangos de humedad. Las especies del segundo grupo parecen estar adaptadas a condiciones de humedad y luz más diversas que las del primer grupo.

La relación entre las densidades de cada especie con los rangos de los factores físicos medidos, no muestra tendencias nítidas, sólomente las especie Begonia sp (13) y Trichipteris sp. muestran asociación a altos rangos de humedad del suelo. Estas relaciones serán analizadas con mayor exactitud más adelante.

En lo que respecta a las densidades máximas por segmento, estas se encuentran en cuatro especies: 14 y 28, con una densidad máxima de 8 individuos por segmento y las especies 11 y 17, con una densidad máxima de 6 individuos por segmento.

2.2.4. En relación al método de las sumas acumuladas.

El método de las sumas acumuladas se aplicó a las especies Chamaedorea sp (2) y Diplazium hians (8) ya que este método so

lo aporta información cuando las densidades son altas. Aquellas especies abundantes, pero que por su arquitectura, no permiten distinguir un individuo de otro, no fueron incluidas en este análisis.

En los diagramas de Manhattan correspondientes a la especie 2, Chamaedorea sp (Figura 29) notamos una clara tendencia a ser más abundante en el cuadrante superior derecho. Recordemos que precisamente este sector es aquel con suelos menos húmedos. En general, se observan bosques con densidades relativas altas y bajas, así como de extensión variable. Estos resultados apoyan los obtenidos con el método de la cascada de información para esta especie, dichos resultados apuntan a una distribución al azar, y, los diagramas de Manhattan no permiten extraer una información distinta, ya que los bloques no presentan tamaños, extensiones, ni separaciones uniformes.

La especie 8, Diplazium hians (Figura 30), presenta bloques de densidades importantes a lo largo de casi toda la extensión de las seis transectas. Las densi-

FIGURA 29.

DIAGRAMAS DE MANHATTAN PARA LA ESPECIE *Chamaedorea* sp.
(2).

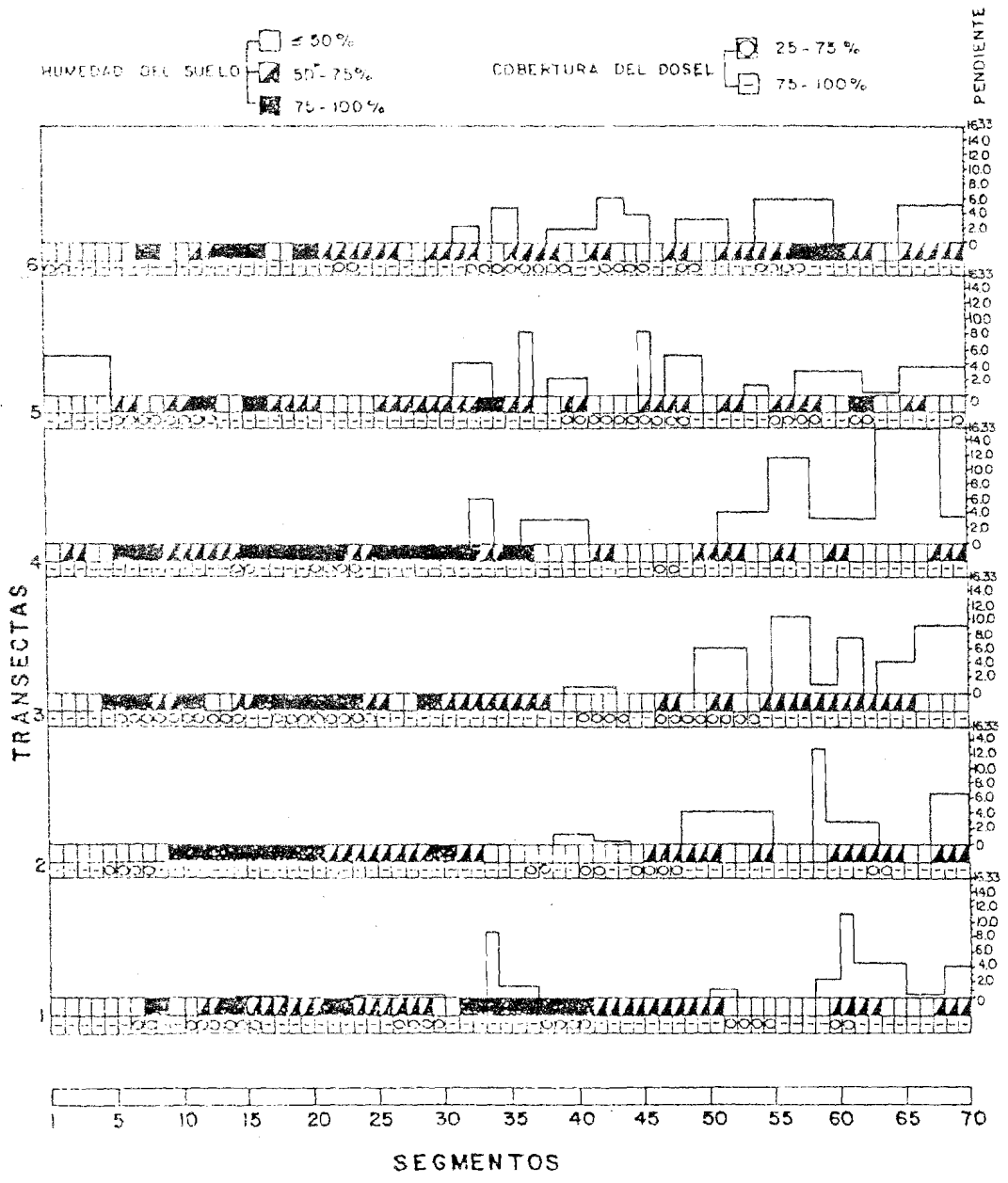
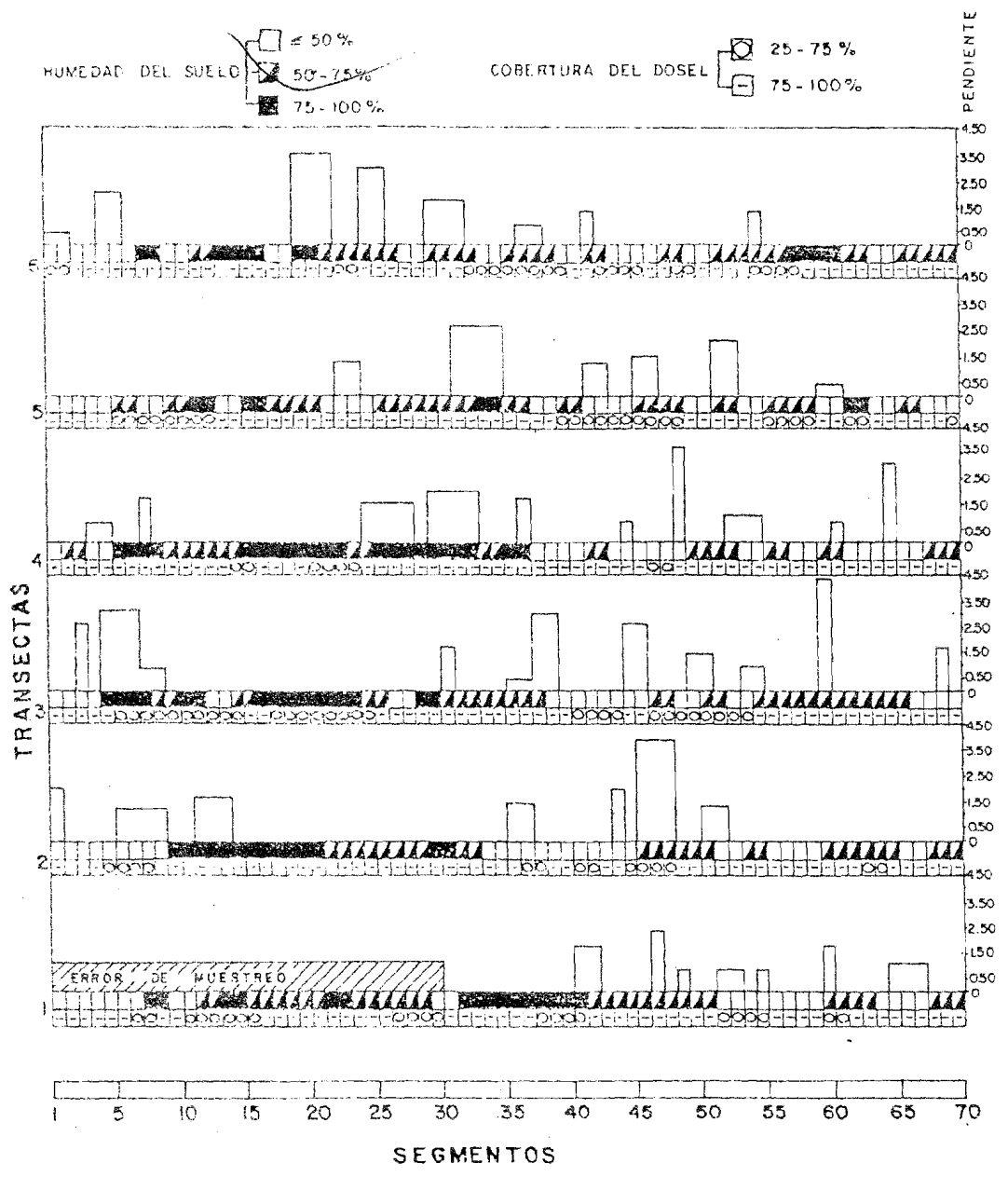


FIGURA 30.

DIAGRAMAS DE MANHATTAN PARA LA ESPECIE

Diplazium hians (8).



dades relativas de los bloques son variables y no se observa predominio de ninguna. En cuanto a la extensión de las agrupaciones, éstas no exceden los 12 m (4 segmentos), pero los bloques con extensiones de 1 y 2 segmentos, son los más numerosos. Esto también está de acuerdo con lo encontrado con el método de la cascada de información, según el cual esta especie se distribuye al azar. A diferencia de la especie 2, la especie 8 no muestra grandes sectores con altas densidades relativas.

2.2.5. En relación a la asociación de las especies con los factores físicos.

Los resultados de las pruebas de asociación de las especies con las distintas categorías de cobertura del dosel y humedad del suelo, se muestran en Tabla X. Estos análisis fueron hechos para las especies presentes en más de 10 segmentos de las seis transectas. Es obvio que para frecuencias más bajas no tiene sentido aplicar este tipo de análisis.

Los resultados presentan un grupo de tres especies que muestran asociación significativa con rangos elevados de co

TABLA X

Resultados de las Pruebas de Asociación de las Especies con las diferentes categorías de factores físicos.

E S P E C I E		COBERTURA DEL DOSEL		HUMEDAD DEL SUELO		
n° Cpo.	DETERMINACION	100-75%	75-25%	100-75%	75-50%	50%
2	<u>Chamaedorea</u> sp. ✓	2.5	-	-	-	-
17	<u>Solanum dissimile</u> ✓	5	-	-	-	-
28	<u>Renealmia tyrsoides</u> ✓	5	-	5	-	-
55	Especie 55	-	5	-	-	-
13	<u>Begonia</u> sp.	-	-	5	-	-
23	<u>Solanum laevigatum</u>	-	-	5	-	-
24	<u>Adenostemma lavenia</u>	-	-	5	-	-
25	<u>Piper</u> sp.	-	-	0.1	-	-
35	Araceae 35	-	-	2.5	-	-
39	Cyclanthaceae 39	-	-	0.1	-	-
45	<u>Trichipteris</u> sp.	-	-	0.1	-	-
30	<u>Psychotria aubletiana</u>	-	-	-	5	-
66	Solanaceae 66	-	-	-	2.5	-
12	<u>Solanum</u> sp.	-	-	-	-	-
1	Gramineae 1	-	-	-	-	-
7	<u>Miconia meridensis</u>	-	-	-	-	-
8	<u>Diplazium hians</u>	-	-	-	-	-
11	<u>Dunalia riparia</u>	-	-	-	-	-
14	Rubiaceae 14	-	-	-	-	-
40	Rubiaceae 40	-	-	-	-	-
44	Rubiaceae 44	-	-	-	-	-
48	<u>Solanum xylopiifolium</u>	-	-	-	-	-
73	<u>Peperomia peltoidea</u>	-	-	-	-	-
85	Gramineae 85	-	-	-	-	-

— Relación no significativa

Los valores indican el nivel de significación en %.

1 = 0.01
5 = 0.05

bertura del dosel. Estas especies son: Chamaedorea sp (2), Solanum dissimile (17) y Renealmia tyrsoidea (28). Este hecho probablemente no afecte demasiado el modo de distribución de estas especies, debido a que hay alta cobertura del dosel en la mayoría de los segmentos.

Sólo la especie 55 mostró asociación significativa con bajas coberturas del dosel. A ella se pueden agregar otras cuyas densidades son muy bajas, pero que en nuestro estudio aparecieron casi exclusivamente en los claros del bosque o en los bordes de los mismos. Estas especies son Canna sp (29) y Bocconia frutescens (94).

Las especies asociadas a las dos categorías inferiores de humedad del suelo, no se pueden interpretar como asociación a humedades bajas del suelo, sino más bien, no asociadas a humedades muy altas debido a que las dos categorías más bajas de humedad del suelo, son todavía altas. Las especies asociadas de manera significativa a rangos de contenido relativo de humedad del suelo, inferiores a los rangos de saturación, son las especies Solanum sp (12), Psychotria aubletiana (3) y una Solanaceae (66).

Otra especies muestran asociación significativa con la categoría de mayor humedad del suelo y son las siguientes: 13 (Begonia sp.), 23 (Solanum laevigatum), 24 (Adenostemma lavenia), 25 (Piper sp.), 28 (Renealmia tyrsoides), 35 (Araceae), 39 (Cydanthaceae) y 45 (Trichipteris sp.). Nótese que cinco (13, 23, 25, 39 y 45) de estas ocho especies presentan componentes importantes de macroheterogeneidad en su distribución, como lo muestran los resultados de la cascada de información. Este hecho nos hace pensar que quizás los suelos más húmedos también presentan una distribución macroheterogénea. Para comprobar esto, hemos aplicado el método de la cascada de información a las matrices de presencia de las diferentes categorías de factores físicos medidos. Los resultados de este análisis se presentan en la Tabla XI, y en ellos se observa que para la categoría de 100-75 % de humedad del suelo, las cuatro primeras transectas tienen valores de IFIN superiores a 15. Esto significa que para esas cuatro transectas hay un "efecto" anticipado de los rangos de alta humedad del suelo, lo cual significa que, al menos para estas cinco especies la macroheterogeneidad queda parcialmente ex

plicada por la distribución de la categoría de alta humedad del suelo.

En la Tabla XI observamos, además, que la categoría intermedia de humedad del suelo presenta, para tres transectas, - "comienzos" retardados, lo cual podemos interpretar como el complemento de lo descrito en el párrafo anterior.

Para los rangos de cobertura del dosel, no se observa macroheterogeneidad, y su patrón de distribución, para ambas categorías, muestra una tendencia a la agregación. Las especies asociadas a cualquiera de las dos categorías (2, 17, 28 y 55) no muestran un patrón agregado en su distribución, sino al azar. Una posible excepción lo constituye la especie 17 (Solanum dissimile), la cual no mostró un patrón único, sino tendencias a distribuirse al azar y agregadamente. En consecuencia, no podemos afirmar que el patrón de reparto de las diferentes coberturas del dosel afecta, el patrón de distribución de las especies asociadas a dicha cobertura.

TABLA XI.

INFORMACIONES Y HETEROGENEIDADES RESIDUALES APORTADAS POR EL METODO DE LA CASCADA DE INFORMACION, PARA LAS DIFERENTES CATEGORIAS DE CONDICIONES FISICAS MEDIDAS.

Cond. Físicas		Tr.	FREC	IFRE	ICOM	IFIN	INGR	ITGR	ITCE	HET1	HET2
COBERTURA DEL DOSEL	100-75%	1	48	10.43	0.54	0.55	20.55	20.81	12.06	37.67	17.21
		2	56	22.54	0.32	0.32	15.60	13.24	6.16	31.21	11.81
		3	40	4.41	0.81	0.82	35.79	10.42	8.25	28.16	9.49
		4	62	36.86	0.18	0.18	13.26	11.55	2.81	19.53	5.17
		5	45	7.51	0.64	2.09	31.91	11.14	6.21	27.84	10.49
		6	48	10.43	3.89	0.51	22.71	12.06	7.01	32.47	13.40
		\bar{x}	49.83		1.06	0.75	23.30	13.20	7.08	29.48	11.26
	s	7.91		1.40	0.69	8.92	3.84	3.03	6.04	4.03	
	75-25%	1	22	10.43	0.54	0.55	20.81	12.06	8.41	37.67	17.21
		2	14	22.54	3.56	4.20	16.42	6.16	10.21	23.27	6.91
		3	30	4.41	5.32	17.60	23.57	8.25	5.67	19.09	5.17
		4	8	36.86	5.54	7.81	10.75	3.81	3.64	9.04	1.58
		5	25	7.51	4.69	1.42	29.85	6.47	9.57	26.53	10.49
		6	22	10.43	1.67	8.42	9.49	8.41	9.77	29.99	11.81
\bar{x}		20.17		3.55	6.67	20.15	7.53	7.88	24.27	8.86	
s	7.91		2.05	6.24	6.46	2.78	2.65	9.77	5.50		
SUELO DEL	50%	1	23	9.36	1.61	3.28	29.33	6.93	9.01	26.43	10.49
		2	29	4.87	1.27	3.53	33.08	8.41	9.34	27.25	9.49
		3	24	8.39	1.54	1.8	21.63	9.91	12.73	36.84	14.21
		4	23	9.36	1.61	3.28	19.69	7.47	14.97	36.06	13.62
		5	30	4.41	1.22	1.25	11.20	12.30	15.36	51.91	24.25
		6	25	7.51	1.49	4.62	13.02	13.32	12.16	43.36	17.88
		\bar{x}	25.67		1.46	2.92	21.33	9.72	12.26	36.98	14.99
	s	3.08		0.17	1.27	8.68	2.62	2.69	9.70	5.42	
	50-75%	1	31	4.07	11.26	0.95	22.52	8.63	8.19	31.22	14.40
		2	27	6.02	19.34	0.88	15.20	8.51	8.22	28.55	11.81
		3	30	4.41	7.99	4.83	17.61	13.47	9.81	35.16	11.88
		4	25	7.51	2.10	1.50	14.45	10.51	16.23	44.43	17.69
		5	32	3.76	5.61	3.91	10.42	14.55	12.47	46.30	19.28
		6	33	3.56	12.14	0.86	11.24	11.44	11.48	42.20	19.28
\bar{x}		29.67		9.74	2.16	15.24	11.19	11.07	37.98	15.72	
s	3.08		5.98	1.76	4.44	2.48	3.06	7.36	3.49		
HUMEDAD	75-100%	1	16	18.86	4.74	17.59	12.90	6.83	4.50	15.92	4.58
		2	14	22.54	5.23	25.29	13.24	2.70	0.00	3.70	1.00
		3	16	18.86	3.58	26.66	6.90	5.24	3.58	14.00	5.17
		4	22	10.43	4.38	30.35	9.29	6.79	3.58	15.55	5.17
		5	8	36.86	4.97	4.24	8.97	5.13	7.23	14.95	2.58
		6	12	26.73	4.39	5.01	16.84	4.78	7.09	17.05	5.17
		\bar{x}	14.67		4.55	18.19	11.36	5.25	4.33	13.53	3.95
s	4.68		0.58	11.30	3.63	1.52	4.33	4.92	1.76		

Leyenda: Tr. Transecta.

Ver las restantes abreviaturas en la Tabla III.

2.2.6. En relación a las pruebas de asociación entre especies.

Los resultados de este análisis se muestran en la Tabla XII. Para la selección de las especies se utilizó el mismo criterio utilizado para las pruebas de asociación de las especies con los factores físicos: un mínimo de 10 presencias, en las seis transectas.

Podemos notar que existe una proporción mucho menor de relaciones significativas que de relaciones no significativas. Sin embargo, es difícil extraer más información con la simple observación de la tabla. En vista de esto, hemos elaborado la Figura 31, la cual ilustra estas relaciones y sus magnitudes.

Podemos dividir la Figura 31 en varios sectores, según el número y grado de significación de las relaciones:

Sector A: Caracterizado por un eje de relaciones muy significativas entre las especies: 73, 7, 13, 24, 23, 45 y 25. A este grupo se agregan las especies: 28 y 17 de las cuales la sp 28 presenta nexos significativos con 5 de las especies -

Número de Campo de las Especies

	2	7	8	11	12	13	14	17	23	24	25	28	30	35	39	40	44	45	48	55	66	73	85	
1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
39	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
44	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
45	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
48	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
55	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
66	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
73	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

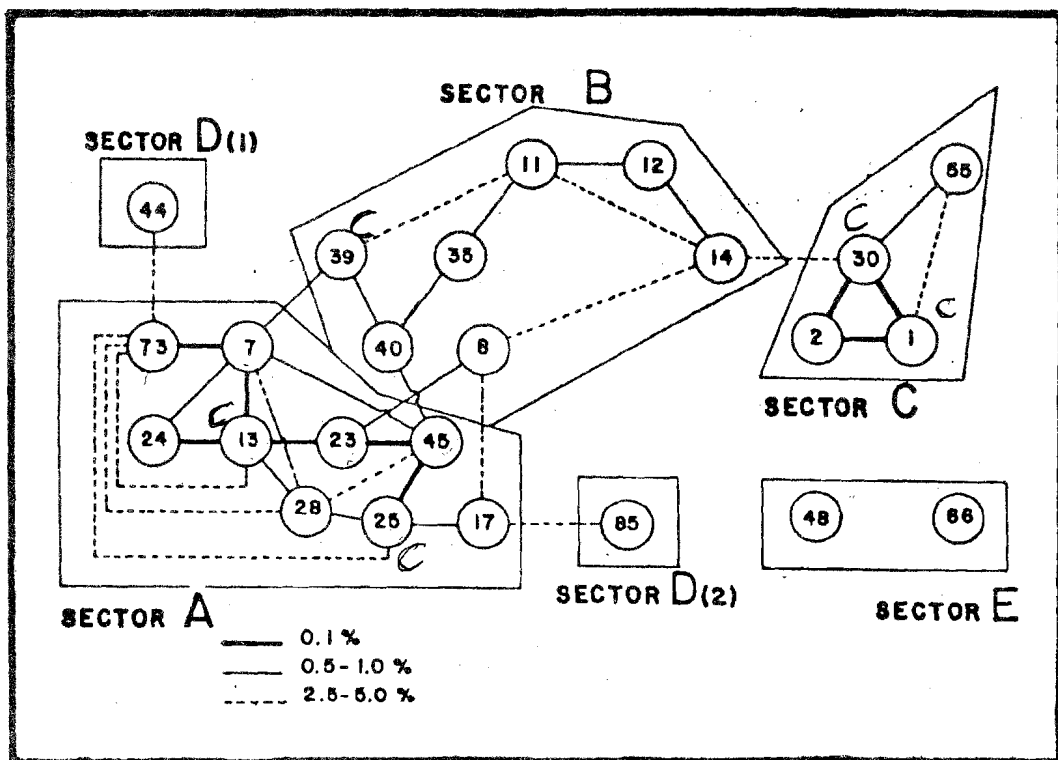
Número de Campo de las Especies

- Relación no significativa.

Los porcentajes indican el grado de significación de la relación

FIGURA 31.

REPRESENTACION DE LAS ASOCIACIONES ENTRE LAS ESPECIES
Y SU NIVEL DE SIGNIFICACION.



Los números corresponden a los números de campo de las especies.

Una vez trazadas las seis transectas, se analizó la información recabada y se encontró que la forma de distribución de las especies parecía estar relacionada con la cobertura del dosel y con los cuerpos de agua.

En vista de esta sospecha, se procedió a tomar muestras de suelo cada 6 m a lo largo de las seis transectas, con el objeto de determinar sus variaciones en el contenido relativo de humedad. Las muestras de suelo fueron trasladadas al laboratorio, donde fueron secadas y pesadas, determinándose para cada una su porcentaje de agua en relación a la cantidad de suelo seco. Los valores obtenidos fueron agrupados en categorías, como se puede observar en los resultados.

Como es sabido, la capacidad de retención de agua de los suelos depende de su textura, en consecuencia, se determinó la capacidad de campo de los diferentes tipos de suelo encontrados y, con estos valores se estandarizaron los datos.

Con el fin de determinar las variaciones en cobertura del dosel, se tomaron fotografías en blanco y negro a lo largo de las seis líneas, a intervalos de 6 m, desde una altura de 1.5 m del suelo y dirigidas hacia arriba. Una vez revelados los rollos fotográficos, se determinó el porcentaje de cobertura en cada exposición. Los resultados se ajustaron a dos categorías -

nombradas anteriormente. Estas y las restantes relaciones de menor grado de significación, hacen que las relaciones de distribución de estas especies sean muy estrechas. Este grupo de especies muestran frecuencias intermedias y bajas.

Podemos decir, además, que de este conjunto de nueve especies, seis presentan macroheterogeneidad y seis mostraron asociación con elevada humedad del suelo. Cuatro de estas especies presentaron ambas características, ellas son: 13, 23, 25 y 45. Una sola especie de este sector no presentó ninguna de las dos características, se trata de la especie 17, presenta un solo nexo con una de las especies de este sector. Sin embargo, también existen, una especie que presentó macroheterogeneidad y asociación a altos rangos de humedad (39) y otra especie asociada a altos rangos de humedad (35), las cuales no están incluidas en este sector.

Sector B: Este sector se compone de un grupo de siete especies, relacionadas de manera no muy estrecha y que actúa como puente entre los sectores A y C. El sector B está constituido por especies con características diversas en su dis-

tribución. Así, por ejemplo, la especie 39 presenta macroheterogeneidad y asociación significativa con altas humedades del suelo, la especie 40, una Rubiaceae, no muestra asociación con ninguno de los factores físicos medidos, lo mismo ocurre con las especies Diplazium hians (8) y 14 otra Rubiaceae, las cuales presentan además un fuerte componente de azar en su distribución. Del mismo modo, las especies de este grupo presentan frecuencias altas, otras, intermedias o bajas.

Sector C: Este sector se caracteriza por reunir de manera bastante estrecha, a tres de las especies más frecuentes (1, 2 y 30) en el sitio de muestreo. A este triángulo se agrega la especie 55, la cual comparte con las tres primeras la característica de distribuirse al azar.

Sector D1 y D2: Unimos dos especies (44 y 85) en este sector, formado por dos bloques los cuales, a pesar de sus características comunes, se encuentran distantes en la figura. Las dos especies comparten las siguientes características: densidades relativas bastante

bajas y una relación, aunque no muy estrecha, con especies del sector A. Estas dos especies aparecen como especie de "satélites" del mencionado sector.

Sector E: Este sector está formado por dos especies (48 y 66), las cuales se caracterizan por poseer densidades relativas bastante bajas y por no mostrar asociación entre ellas ni con las demás especies.

2.2.7. Resumen de la información obtenida por especie.

La información expuesta en esta sección de resultados, ha sido condensada y expresada por especie en la Tabla XIII, - con el objeto de orientar al lector y permitirle un acceso rápido a la información más relevante.

RESUMEN DE LA INFORMACION OBTENIDA POR CADA ESPECIE.

ESPECIE		CARACTERISTICAS					
N° Cpo.	Determinación	FREC	CAS	D.A.	D.M.	ASO.	SP-SP
1	Gramineae 1	Alta	Azar	DND	DND	--	C
2	<u>Chamaedorea</u> sp.	Alta	Azar	F.A.	P.C.I.	--	C
4	Gesneriaceae 4	Baja					
7	<u>Miconia meridensis</u>	Media	Macro	A.C.II.		--	A
8	<u>Diplazium hians</u>	Alta	Azar	F.A.	P	--	B
9	Especie 9	Baja					
11	<u>Dunalia riparia</u>	Baja		A.C.II.		--	B
12	<u>Solanum</u> sp.	Baja	Agre.	A.C.II.		--	B
13	<u>Begonia</u> sp.	Baja	Macro	A.C.II.		A.H.	A
14	Rubiaceae 14	Alta	Azar	P.		--	B
17	<u>Solanum dissimile</u>	Media	Agre/azar	A.C.II		--	A
22	Especie 22	Baja		DND	DND		
23	<u>Solanum laevigatum</u>	Baja	Macro			A.H.	A
24	<u>Adenostemma lavenia</u>	Baja		DND	DND	A.H.	A
25	<u>Piper</u> sp.	Media	Macro	DND	DND	A.H.	A
28	<u>Renealmia tyrosoidea</u>	Media	Azar	A.C.II.		A.H.	A
29	<u>Canna</u> sp.	Baja				B.C*	
39	<u>Psychotria aubletiana</u>	Alta	Azar	DND	DND	--	C
33	<u>Piper</u> sp.	Baja					
35	Araceae 35	Baja				A.H.	B
39	Cyclanthaceae 39	Baja	Macro	DND	DND	A.H.	B
40	Rubiaceae 40	Baja				--	B
44	Rubiaceae 44	Media	Azar	P		--	D
45	<u>Trichipteris</u> sp.	Media	Macro	A.C.II.		A.H.	A
46	<u>Begonia</u> sp.	Baja					
48	<u>Solanum xylopiifolium</u>	Baja		P		--	E
55	Especie 55	Media	Azar	DND	DND	B.C.	C
66	Solanaceae 66	Baja		P		--	E
73	<u>Peperomia peltoidea</u>	Baja	Macro	DND	DND	--	A
79	Bromeliaceae 79	Baja					
85	Gramineae 85	Baja				--	D
94	<u>Bocconia frutescens</u>	Baja				B.C*	

Leyenda en la página siguiente.

LEYENDA:

FREC: Frecuencia: Alta: ≥ 15 presencias/transecta
 Media: ≥ 5 15 presencias/transecta
 Baja: < 5 presencias/transecta.

CAS: Modo de distribución determinado por el método de la cascada de información:

Azar: Al azar.

Macro: Macroheterogéneo.

Agre: Agregado.

D.A.: Información obtenida de los gráficos de densidades absolutas.

D.M.: Información obtenida de los diagramas de Manhattan.

Para D.A. y D.M., se utilizaron las siguientes abreviaturas:

DND: Densidad no determinable, debido a la arquitectura de la especie.

F.A.: Frecuencias demasiado altas.

A.C.II.: Ausente en el cuadrante superior de recho.

P.: Presente en toda el área de estudio.

P.C.II.: Presente en toda el área y las mayores densidades se encuentran en el cuádrante superior derecho de la misma.

ASO.: Asociación de las especies a los factores físicos medidos.

A.H.: Alta humedad del suelo (100-75%).

B.C.: Baja cobertura del dosel (25-75%).

- : Relación no significativa con B.C. o A.H.

B.C*: Baja cobertura no determinada estadísticamente.

SP - SP.: Sector de la Figura 31 al cual pertenece la especie.

A: Sector A.
B: Sector B.
C: Sector C.
D: Sector D.
E: Sector E.

Los espacios en blanco corresponden a especies cuyas frecuencias o densidades no son suficientemente altas para aplicar el método respectivo.

DISCUSION

Los resultados obtenidos en este estudio serán discutidos en torno a los tres aspectos más resaltantes de la información extraída. Estos aspectos son:

- 1º El número de especies del sotobosque, como medida de su riqueza específica.
- 2º Las abundancias de las especies, analizando las relaciones de dominancia.
- 3º Los patrones de distribución de las especies y algunas posibles causas determinantes de éstos.

Hemos encontrado que las angiospermas y pteridofitas arbóreas que tienen todo su ciclo de vida adaptado a las condiciones imperantes en el sotobosque totalizan, como mínimo, 32 especies. No es posible extrapolar este valor para obtener un estimado del total de especies de la selva, ya que no sólo deberíamos estimar el número de especies de árboles, sino también incluir las especies de hábitos trepadores, las epífitas y las restantes especies de briofitas y pteridofitas. Sarmiento (1984), establece un rango de 50-150 especies de plantas vasculares por hectárea, para las selvas nubladas. El mismo autor establece un máximo de 80 especies de árboles por hectárea. La dife-

rencia de los dos valores máximos nos dá un máximo de 70 - especies de plantas vasculares no arbóreas y un mínimo de 30 especies. En consecuencia, la estudiada por nosotros es relativamente pobre en especies. Comparando con otro gran grupo de selvas siempre verdes tropicales, las selvas húmedas de baja altitud, la diferencia es aún más notoria, pues según Sarmiento (1984), presentan un mínimo de 100 especies no arbóreas por hectárea.

Los resultados de este trabajo muestran que la mayor proporción de las especies tienen densidades muy bajas y un grupo de cuatro especies (Chamaedorea sp. (2), Diplazium hians (8), Gramíneae 1 y Psychotria aubletiana (30)), presentan frecuencias notablemente más elevadas, ejerciendo una marcada dominancia en el sotobosque. Este grupo de especies dominantes constituye el 12.5% del total de las especies estudiadas y dentro de este grupo, la especie Chamaedorea sp. (2) presenta densidades y frecuencias considerablemente superiores. Grubb et al (1963) encontraron resultados similares en un bosque de montaña en Ecuador (1.710 m. s.n.m.), donde también una especie de palma (Chamaedorea sp.) domina el sotobosque, junto con dos especies de la familia Cyclanthaceae. Es importante apuntar que en nuestro estudio el 62.5% de las especies tienen menos de cinco presencias por transecta (5 individuos sobre 210 m), es decir, tienen densidades muy bajas. Esta marcada dominancia de algunas especies del sotobosque difiere de lo que han afirmado algunos autores en relación a la distribución de las densidades de especies de árboles en los bosques tropica-

les de baja altitud. Ashton (1969), Janzen (1970), Poore (1968) y Richards (1979) sostienen que las selvas tropicales se caracterizan por poseer gran número de especies de árboles y que cada especie presenta bajas densidades de adultos, lo cual implica que no existe dominancia.

En relación a los patrones de distribución de las especies, los resultados muestran que el 50% de las especies se distribuyen al azar, el 43.8% presenta macroheterogeneidad y sólo una especie, Solanum sp. (12), el 6.2%, muestra un patrón agregado en su distribución.

Las especies cuya distribución es aleatoria, presentan frecuencias altas y medias, mientras las especies que presentan macroheterogeneidad o agregación tienen frecuencias medias y bajas, es decir, las especies dominantes en el sotobosque se distribuyen al azar. Poore (1968), Ashton (1969) y Hubell (1979), trabajando con árboles de selvas tropicales, encontraron que la distribución más importante es la agregada. Sin embargo, Janzen (1970) desarrolla una hipótesis, la cual, de ser cierta, favorecería una distribución uniforme de los mismos. Hubell (1979) demuestra que el patrón agregado se hace más frecuente y acentuado si se consideran los individuos juveniles de las poblaciones. Nuestros resultados muestran un panorama muy distinto ya que, a pesar de que hemos considerado tanto individuos juveniles como adultos, las especies del sotobosque muestran una fuerte tendencia a distribuirse aleatoriamente. Sin embargo, consideramos que los argumentos de Hubell (1979) en contra de una dis-

tribución uniforme y en bajas densidades de los árboles (disminución del éxito de la polinización cruzada, reducción del tamaño de las poblaciones y los requerimientos de la polinización a larga distancia), son también válidos para las plantas del sotobosque.

Las especies que mostraron macroheterogeneidad en su distribución son, como ya dijimos, especies de frecuencias medias y bajas. Esta macroheterogeneidad significa que las especies se reparten sólo en un sector del área muestreada. No podemos pensar que se trata de sectores de grandes agregados debido a que, si aumentásemos la longitud o el número de las transectas, pronto nos enfrentaríamos a cambios importantes de topografía y altitud, lo cual cambiaría el sentido de este estudio. Las especies con distribución macroheterogénea se encuentran en los sectores de suelos más húmedos del área muestreada, mientras la especie dominante (Chamaedorea sp.) presenta densidades marcadamente superiores en los sectores cuyos suelos están más secos. A pesar de que la especie dominante no está significativamente asociada a los suelos más secos, la mayoría de las especies que presentan macroheterogeneidad sí muestran asociación significativa con la categoría de suelos más húmedos. Sólo dos especies presentaron macroheterogeneidad y no mostraron asociación con humedades altas en el suelo, pero ambas están significativamente asociadas a especies con distribución macroheterogénea y/o relacionadas con altas humedades del suelo.

La mayoría de las especies de plantas del sotobosque presentan frutos pulposos atractivos para mamíferos y aves, y parte de los propágulos secos probablemente son transportados ocasionalmente en el pelaje o plumaje de esos vertebrados. Esto es de esperarse en el sotobosque, dada la baja incidencia del viento en este estrato del bosque. Los síndromes de los frutos carnosos apuntan, según van der Pijl (1982) y Howe y Smallwood (1982) a vertebrados como agentes de dispersión. Dado el tamaño relativamente pequeño de los frutos carnosos, sus colores negro, rojo, naranja, azul o verde de los frutos al madurar y su posición en la planta, cabe esperar que son consumidos y dispersados por aves y murciélagos. Solo la especie *Renealmia tyrsiodea* presenta frutos carnosos de mayor tamaño, olor particular y una disposición casi a ras del suelo, sugiriendo que sus agentes de dispersión son mamíferos de mayor tamaño y de desplazamiento sobre el suelo.

Sobre los mecanismos y patrones de dispersión de propágulos en la selva donde se realizó este estudio, prácticamente no se conoce nada. Soriano (1983), en un estudio sobre quirópteros frugívoros de selvas nubladas y la fenología de plantas consumidas por éstos, define dos estrategias de búsqueda y consumo de recursos de este grupo de animales. Una denominada "nómada", corresponde a ciertos grupos taxonómicos, cuyo movimiento de búsqueda de frutos es grupal, asociada a especies vegetales cuya producción de frutos es masiva y no continúa en el tiempo, su área vital y refugio son cambiantes y se mue-

ven predominantemente en estratos altos. La segunda estrategia es denominada por el autor "*sedentaria*". Esta se diferencia de la primera en que es propia de otros grupos taxonómicos, los cuales se mueven en forma solitaria, en un área vital más pequeña, predominantemente en el estrato arbustivo y se alimentan de frutos cuya producción es más continua en el tiempo y menos masiva. Cabría esperar que este segundo grupo de quirópteros son los responsables de la dispersión de parte de las especies del sotobosque. Por otra parte, Molinari (1984), en un estudio sobre la ecología trófica de murciélagos frugívoros de selva nublada, agrega que esta división probablemente es válida también para las aves.

La estrategia sedentaria de búsqueda y consumo, tanto en aves como en quirópteros, implica un movimiento individual de los miembros de las poblaciones, de la cual cabría esperar una dispersión de semillas al azar o en forma agregada, dependiendo del comportamiento de los animales, una vez consumido o recolectado el fruto. La dispersión se esperaría al azar si los dispersantes no tienen lugares comunes para el descanso y para la ingestión de los frutos. Consideramos que para determinar las causas de los modos de distribución de las especies, es necesario estudiar las sombras de semillas, ya que éstas son el punto de partida que determina la distribución y no es conveniente partir de especulaciones.

Dejando a un lado los patrones de sombras de semillas, se puede pensar que dos grandes elementos afectan

la distribución espacial de las especies en el sotobosque:

- 1º El efecto de los predadores y parásitos sobre la mortalidad de plantas y semillas, en relación a lo cual no se ha trabajado en selvas nubladas.
- 2º La mortalidad diferencial causada por la heterogeneidad ambiental.

Este segundo punto ha sido tratado por nosotros de manera indirecta, es decir, determinando el grado de asociación de las especies a los factores ambientales que pueden ser fundamentales:

- 1º La disponibilidad de luz en el sotobosque, determinada por los diferentes grados de cobertura del dosel.
- 2º La humedad del suelo.

Los resultados de estos dos aspectos del estudio muestran que un gran número de especies se encuentra asociada a altas humedades del suelo, un pequeño grupo, a bajas coberturas del dosel y un grupo relativamente grande, no muestra asociación con ninguno de los factores considerados. Este último grupo incluye las especies de altas frecuencias y distribución aleatoria.

Si observamos la Figura 31, donde se representan las relaciones significativas de asociación entre espe -

cies, encontramos grupos de especies muy relacionadas entre sí, en especial las de los sectores A, B y C. El sector A comprende especies cuya distribución es macroheterogénea y/o están asociadas a altas humedades del suelo, por lo tanto, pensamos que no se trata tanto de asociaciones entre especies, sino más bien que están asociadas a factores físicos comunes. Las especies de este sector tienen en común frecuencias medias y bajas.

Las especies del sector C de la misma figura, son especies de frecuencias medias y altas, de distribución aleatoria y que no presentan asociación con altas humedades del suelo y sus asociaciones al resto de las categorías de factores físicos son diversas y poco importantes.

El sector B constituye una especie de puente entre los sectores A y C, no sólo en relación a su ubicación en la figura, sino también en relación a las características de las especies contenidas en éste. Encontramos en este sector especies de frecuencias altas y bajas, asociadas a altas humedades del suelo y especies no asociadas a factores físicos, de distribuciones macroheterogénea, agregadas y aleatorias.

El sector D es un sector formado por dos especies ligeramente relacionados con el sector A. El sector E, está formado por dos especies que no se relacionan entre sí ni con ninguno de los sectores mencionados. Las especies de los sectores D y E no están relacionadas con altas humedades del suelo ni bajas coberturas del dosel y predominan las frecuencias bajas.

REFERENCIAS

- ASHTON, P.S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biol. J. Linnean Soc. London*, 1: 155-196.
- CHARLES-Dominique, P., M. Atramentowicz, M. Charles-Dominique, H. Gérard, A. Hladik, C. M. Hladik y M. F. Prévost. 1981. Les mamifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relaciones plantas-animaux. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 35:341-435.
- FARIÑAS, M. 1984. "La estructura horizontal de la vegetación. Análisis crítico metodológico!" Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida, 292 p.
- GODRON, M. 1971. "Un essai d'approche probabiliste de l'ecologie des végétaux!" Thèse d'Etat U.S.T.L., Montpellier, 247 p.
- GRUBB, P.J., J.R. Lloyd, T.D. Pennington and T.C. Whimore. 1963. A comparison of montane and lowland rainforest in Ecuador. *J. Ecol.*, 51: 567-601.
- HOWE, H.F. and J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 201-228.

- HUBELL, S. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science*. 203: 1299-1309.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Amer. Natur.*, 104:501-527.
- 1975. "Ecology of Plants in the Tropics!" Edward Arnold, Londres, vi + 66 p.
- KERSHAW, K. 1973. "Quantitative and Dynamic Plant Ecology!" 2a. Ed. Edward Arnold, London, vi + 308 p.
- MOLINARI, J. 1984. "Dinámica reproductiva y Ecología Trófica de Carollia brevicauda y otros Murciélagos Frugívoros!" Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, 136 p.
- POORE, M.E.D. 1968. Studies in Malaysian rainforest I. The forest in Triassic sediments in Jengka Forest Reserve. *J. Ecol.*, 56: 143-196.
- RICHARDS, P. 1979. "The tropical rain forest!" Cambridge Univ. Press, Cambridge, xviii + 450 p.
- SARMIENTO, G., M. Monasterio, A. Azócar, E. Castellano y J. Silva. 1971. "Vegetación Natural. Estudio integral de la Cuenca de los Ríos Chama y Capazón!" Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida, 84 p.
- 1984. "Los ecosistemas y la ecosfera!" Ed. Blume, S.A. Barcelona, 272 p.

SORIANO, P.J. 1983. "La Comunidad de Quirópteros de las - Selvas Nubladas de los Andes de Mérida. Patrón Reproductivo de los Frugívoros y Estrategias Fenológicas de las Plantas!" Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida, 113 p.

STEYERMARK, J. y O. Huber. 1978. "Flora del Avila!" Publicación especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas, 971 p.

VAN DER PIJL, L. 1982. "Principles of Dispersal in Higher Plants!" Springer Verlag, Berlin, 3a. Ed., 162 p.

WOODWARD, R. y P. Goldsmith. 1970. Les sommes cumulées. En Verhulst, M. (ED): "Mathematiques pour l'industrie!" Ent. Mod. D'Edition, Paris.